

イワナ卵の発眼期およびふ化期の上限水温の推定

岸 大弼

Effects of high water temperature on survival of white-spotted charr eggs

DAISUKE KISHI

サケ科魚類は冷水性かつ狭温性であり、気候変動に伴う水温上昇の影響は分布南限域のサケ科魚類で顕在化しやすいと考えられている(例えば、Meisner, 1990; Almodóvar et al., 2012)。岐阜県の河川においてもサケ科イワナ属のイワナ *Salvelinus leucomaenis* の分布域が水温上昇によって縮小および分断が起こると予測されている(Nakano et al., 1996; 竹川ほか, 2017)。また、サケ科魚類に対する水温上昇の影響は、河川だけでなく養殖場において懸念されている(例えば、山本ほか, 2015)。下呂支所の事例では、気候変動との因果関係は不明であるもの、近年、秋季の飼育用水の温度が上昇傾向にあることが確認されているほか、高水温によるアマゴ *Oncorhynchus masou ishikawae* の卵の生残率の低下が懸念されている(岸・藤井, 2022)。そうした懸念はイワナの卵にも該当すると予想される。

今後、河川あるいは養殖場における水温上昇の影響を予測して適応策を検討するためには、イワナ的生活史の各段階における知見が不可欠である。生活史の中でも卵は、環境要因に対する反応が特に鋭敏であり、水温上昇の影響が顕在化しやすい段階と考えられることから、知見を充実させることが望まれる。水温とイワナ卵の発眼期およびふ化期の生残率との関係については、すでに比較的多数の検証事例がある(斉藤ほか, 1975b; 中野, 1981; 田崎・田中, 1984; 高越・泉, 1985; 佐藤ほか, 1993; 小池・細谷, 1999, 2000; 片岡・氏家, 2009; 加地ほか, 2010)。これらの中には明瞭な傾向が観察されなかった事例もあるが、概観としては、低水温(7-10°C)より高水温(12-15°C)のほうがイワナ卵の生残率が低いという点で共通している。しかし、大部分の事例では2通りの水温しか設定されておらず、上限水温の特定には至っていないのが実情である。本研究では、イワナ卵の発眼期およびふ化期の上限水温を推定するため、斉藤ほか(1975b)のデータの再解析を実施した。斉藤ほか(1975b)は4通りの水温(9°C、11°C、13°C、15°C)で実験を行っており、著者らが把握している文献の範囲では特に充実した実験設定と考えられることから、本研究の再解析の対象とした。斉藤ほか(1975b)では、ふ化の適温が11°C前後であることや、15°C以上では問題があることが示唆されているが、この事例でも上限水温の特定には至っていない。本研究では、斉藤ほか(1975b)に記載されているデータを使用して一般化線形モデルを作成し、発眼期およびふ化期の上限水温を推定した。なお、本研究の一部は、(独)環境再生保全機構の環境研究総合推進費(JPMEERF20202004)により実施した。

キーワード: 冷水性魚類、発眼率、ふ化率、高水温、気候変動

材料と方法

イワナ卵の発眼期およびふ化期の上限水温の推定には斉藤ほか(1975b)のデータを使用した。斉藤ほか(1975b)の材料と方法は次の通りである。実験は、1974年11月から翌年1月にかけて岐阜県水産試験場(現在の下呂支所)において実

施された。実験には井戸水が使用され、冷却装置および加温装置を使用して9°C、11°C、13°C、15°Cの水槽が用意された。イワナの卵と精液の採取ならびに受精は、11月11日に実施された。斉藤ほか(1975b)には使用した親魚の来歴が明記されていないが、雌雄ともに岐阜県水産試験場で飼育されていた個体である。卵は5個体の雌親魚から個別に採取され、1個

体分を4群に重量で等分して9°C、11°C、13°C、15°Cの実験に使用された(計20群)。5個体から採取された卵の重量の範囲は66.0–82.0g、平均および標準偏差は72.8±9.3gであった。卵1粒あたりの重量の範囲は78.5–81.1mg、平均および標準偏差は79.9±0.9mgであった。1群の卵数の範囲は150–210粒、平均および標準偏差は182.4±24.1粒であった。精液は、数個体の雄親魚から採取して混合したものが卵20群の受精に使用された。その後、各水温の水槽に受精卵が収容された。実験期間中の水温は、斉藤ほか(1975b)には測定頻度は明記されていないが、毎日の平均水温を記録したと記載されている。岐阜県水産試験場におけるアマゴ卵を使用した先行研究(立川・熊崎, 1971)では、受精日から検卵(発眼期)を経てふ化期にかけての設定水温(13°C、14.5°C、16°C)はほぼ一定であった。それに対して斉藤ほか(1975b)のイワナ卵の事例では、受精日から検卵(発眼期)にかけての設定水温は9°C、11°C、13°C、15°Cであったが、発眼期からふ化期にかけての設定水温はいずれも10.5°Cに変更されている。また、水温は、装置の不調で若干の変動が生じている。そのため、斉藤ほか(1975b)では試験区の名称は「9°C区、11°C区、13°C区、15°C区」と記載されているが、受精日からふ化期にかけての実際の平均水温はこれらとは異なる。本研究では、斉藤ほか(1975b)に記載されているふ化期の積算水温および日数をもとに、受精日からふ化期にかけての実際の平均水温を算定した(第1表)。これをもとに、以降の本稿では、斉藤ほか(1975b)の実験は9.28°C、10.57°C、11.93°C、12.86°Cで行われたものとして扱う。

第1表 斉藤ほか(1975b)の各試験区における受精日からふ化期にかけての平均水温

試験区	経過日数	積算水温(°C)	平均水温(°C)
9°C区	58	538	9.28
11°C区	56	592	10.57
13°C区	45	537	11.93
15°C区	42	540	12.86

発眼卵の確認は、9.28°Cの水槽は12月20日(積算水温369°C)、10.57°Cの水槽は12月14日(373°C)、11.93°Cの水槽は12月9日(376°C)、12.86°Cの水槽は12月5日(378°C)にそれぞれ実施された。生残および死亡した発眼卵の計数後、生残している発眼卵が水槽に戻された。ふ化した個体の確認は、9.28°Cの水槽は1月8日(積算水温538°C)、10.57°Cの水槽は1月6日(592°C)、11.93°Cの水槽は12月26日(537°C)、12.86°Cの水槽は12月23日(540°C)にそれぞれ実施された。斉藤ほか(1975b)には発眼率とふ化率が記

載されているが、生残数および死亡数のデータは記載されていない。そのため、本研究では、各試験区の受精卵数をもとに発眼期やふ化期の生残数および死亡数を算定して解析に使用した。

解析では、統計ソフト R version 4.0.3 およびパッケージ MuMIn を使用し(Bartoń, 2018; R Development Core Team, 2020)、応答変数に生残数・死亡数、説明変数に受精日から経過日数および水温、誤差構造に二項分布、リンク関数に logit を指定した一般化線形モデルを作成した。なお、今回算定した発眼期やふ化期の生残数および死亡数は、四捨五入して整数の値として使用した。本研究では、すべての説明変数の線形結合によるモデルをもとに説明変数の総当たりの組み合わせによりモデルを作成し、赤池情報量基準(AIC)の値が小さい上位モデル($\Delta AIC \leq 2.0$)の中からベストモデルを採用した。その後、得られたベストモデルに発眼期およびふ化期の日数を入力し、それらの時点での生残率を推定した。なお、発眼期およびふ化期ともに、実験開始時の受精卵の数を基準として生残率を算出した。各試験区における発眼期およびふ化期の日数は積算水温から算出した。イワナの発眼期は積算水温250–300°C、ふ化期は450–550°Cである(山本, 2005)。本研究では、それぞれ中間の積算水温(発眼期は275°C、ふ化期は500°C)を使用して発眼期およびふ化期の日数を算出した。また、ベストモデルからの逆算により、発眼期の生残率が80%以上および90%以上となる水温、ならびにふ化期の生残率が80%以上および90%以上となる水温を推定した。

結 果

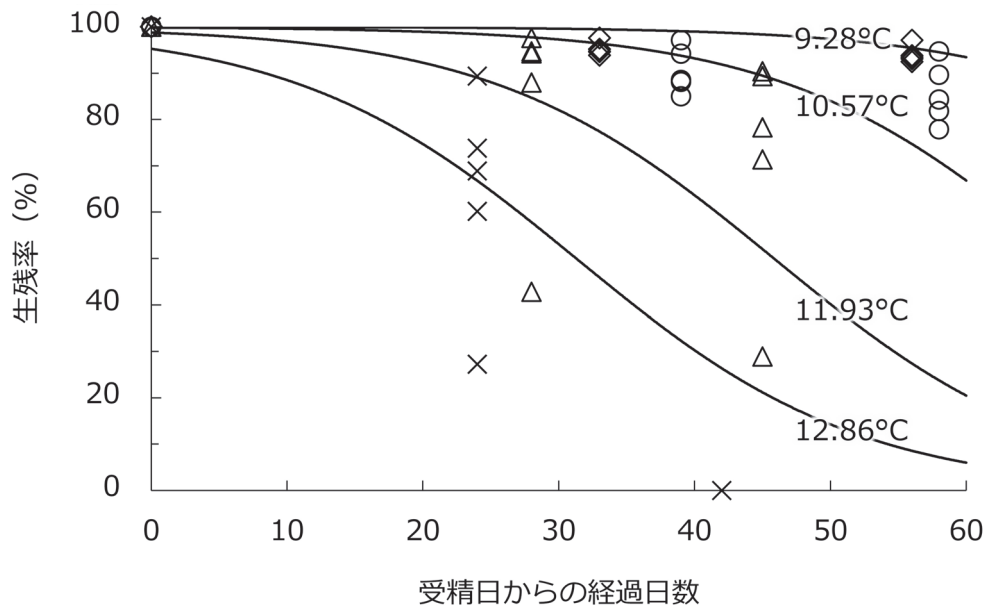
斉藤ほか(1975b)のデータを再解析した結果、作成された上位モデルは1つだけであった(第2表)。本研究では、それをベストモデルとして採用した。ベストモデルの説明変数には、受精日からの経過日数および水温の両方が選択された。生残率は、日数が経過するほど低下する傾向、ならびに水温が高いほど低下する傾向が認められた。

発眼期の生残率は、水温9.28°Cで99.6%、10.57°Cで98.1%、11.93°Cで89.9%、12.86°Cで72.1%と推定された(第1図)。ふ化期の生残率は、水温9.28°Cで96.2%、10.57°Cで87.2%、11.93°Cで59.3%、12.86°Cで32.6%と推定された。また、発眼期の生残率が80%以上となる水温は12.53°C以下、90%以上となる水温は11.93°C以下と推定された(第2図)。ふ化期の生残率が80%以上となる水温は11.06°C以下、90%以上となる水温は10.32°C以下と推定された。

第2表 イワナ卵の生残率を説明する一般化線形モデル

モデル	推定値(標準誤差)			AIC	ΔAIC
	切片	受精日からの経過日数	水温		
4	22.420 (0.235)*	-0.096 (0.001)*	-1.510 (0.017)*	10452.4	0
2	11.182 (0.140)*		-0.830 (0.012)*	21623.2	11170.8
3	2.783 (0.027)*	-0.038 (0.001)*		24387.2	13934.8
1	1.541 (0.011)*			28683.5	18231.1

* $P < 0.001$



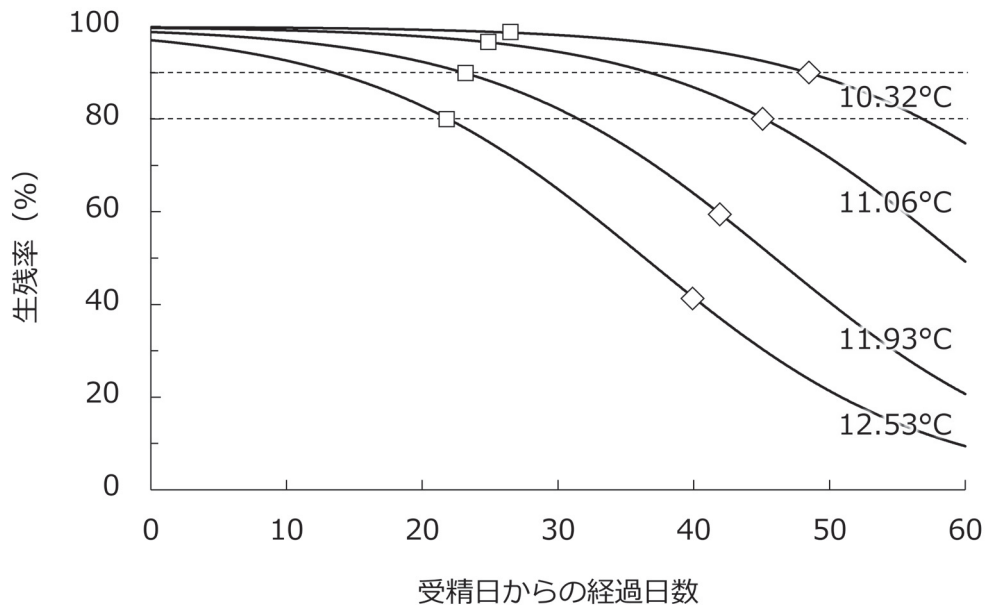
第1図 水温 9.28°C、10.57°C、11.93°C、12.86°C でのイワナ卵の発眼期およびふ化期の生残率(○は 9.28°C、◇は 10.57°C、△は 11.93°C、×は 12.86°C)、ならびにベストモデルで推定された曲線

考 察

本研究では、発眼期のイワナ卵は水温 12.53°C 以下で 80% 以上、11.93°C 以下で 90% 以上が生残すると推定された。ふ化期については、水温 11.06°C 以下で 80% 以上、10.32°C 以下で 90% 以上が生残すると推定された。これらの結果から、受精からふ化にかけて確実に生残できる上限水温は 10.32°C 以下と考えられる。木曾川水系の馬瀬川人工産卵河川の事例では、平均水温 10.7°C でイワナの産卵が確認されている(岸・徳原, 2017)。本研究の結果は、野生魚の産卵期の水温と概ね一致しているものと考えられる。また、前述のように、水温とイワナ卵の発眼期およびふ化期の関係を検証した先行研究では、明瞭な傾向が確認されなかった事例もあるが、概観としては低温(7-10°C)より高温(12-15°C)のほうがイワナ卵の生残率が低いことが示唆されている(斉藤ほか, 1975b; 中野, 1981; 田崎・田中, 1984; 高越・泉, 1985; 佐藤ほか, 1993;

小池・細谷, 1999, 2000; 片岡・氏家, 2009、加地ほか, 2010)。本研究の結果は、それら先行研究の結果とも概ね一致した。今後、イワナ卵に対する水温上昇の影響について研究する際には、発眼期の生残率が 80% または 90% となる水温(12.53°C または 11.93°C)、もしくはふ化期の生残率が 80% または 90% となる水温(11.06°C または 10.32°C)のいずれかを上限水温として適用するのがよいと考えられる。

本研究で得られた知見を養殖場での卵管理に適用する場合は、ふ化期の生残率が 80% あるいは 90% となる水温を設定することが望ましい。上限水温は 11.0°C が目安であり、より低温の用水が確保できる場合は 10.3°C を上限とするのが適切と考えられる。なお、今回作成されたベストモデルに準拠すると、計算上は水温が低いほど卵の生残率が高まる傾向があるが、既存の報告ではイワナ卵の適温の下限は特定されていない。ただし、サケ *O. keta* 卵の事例では、生残率は 8°C で高く、4°C では低下する場合があるとされている(Beacham and



第2図 ベストモデルに水温 10.32°C、11.06°C、11.93°C、12.53°C を代入して推定されたイワナ卵の生残率の曲線[曲線上の□は発眼期(積算水温 275°C)、◇はふ化期(積算水温 500°C)、点線は生残率 80%および 90%の位置]

Murray, 1985)。同様に、イワナの場合も過度の低水温は卵の生残に負の影響を及ぼすかもしれない。栃木県の利根川水系鬼怒川支流の事例では、イワナの産卵期の最終日の水温は 5-7°C (平均 6°C) と報告されている(中村, 1999)。また、5°C と 7°C でイワナ卵の生残率を水槽実験で検証した中野(1981)によれば、発眼期までは 7°C のほうが生残率がよい一方、ふ化期は大きな差異がなかったという。現時点ではイワナ卵の適温の下限に関する知見は十分とはいえないものの、下限の水温は 6°C 前後であると推測される。

下呂支所では、1970 年代に導入された数系統のイワナ(斉藤ほか 1975a)のうち 1 系統が現在も継代飼育されている。この系統は、神通川(宮川)水系の小谷(現在の飛騨市宮川町)で採捕された天然魚(在来個体群)を初代親魚とするイワナで、岐阜県水産試験場には 1973 年に導入されている(斉藤・立川, 1978)。現在、小谷では在来個体群が残存していない可能性があるほか、この系統を保有している養殖場が他に存在しないことから、系統保存のために下呂支所で継代飼育が実施されている。下呂支所では井戸の水量に限度があることから、稚魚期以降のイワナの飼育には主に河川水(水源は木曾川水系飛騨川)が使用されている。ただし、河川水は増水時に濁りが発生するため、卵の管理には継代飼育開始当時から井戸水が使用されている。下呂支所におけるイワナの採卵時期は 11 月中旬であり(斉藤ほか, 1975a,b)、50 年が経過した現在でも概ね同様である。卵管理の期間も継代飼育開始当時から

ほぼ変化していない。しかし、近年、下呂支所における秋季の井戸水は、測定開始当初の 1970 年頃より水温が高くなっていることが確認されている(岸・藤井, 2022)。11 月の水温は、2005 年頃までは 12.5°C 前後で推移していたが、それ以降は上昇傾向にあり、2016-2020 年は平均 14.6°C に達している(岸・藤井, 2022)。水温が上昇している要因については不明であるものの、こうした高水温はイワナ卵の生残率を大幅に低下させることが懸念される。今後は、本研究で得られた知見をもとに井戸水の冷却を試行し、イワナ卵の生残率の改善が可能かどうか検証することが望まれる。

要 約

1. イワナ卵の発眼期およびふ化期の上限水温を推定するため、斉藤ほか(1975)のデータの再解析を実施した。
2. 発眼期の生残率は、水温 9.28°C で 99.6%、10.57°C で 98.1%、11.93°C で 89.9%、12.86°C で 72.1%と推定された。ふ化期の生残率は、水温 9.28°C で 96.2%、10.57°C で 87.2%、11.93°C で 59.3%、12.86°C で 32.6%と推定された。
3. 発眼期の卵を 80%以上生残させるために必要な水温は 12.53°C 以下、90%以上生残させるために必要な水温は 11.93°C 以下と推定された。ふ化期の卵を 80%以上生残させるために必要な水温は 11.06°C 以下、90%以上生残させるために必要な水温は 10.32°C 以下と推定された。

文 献

- Almodóvar, A., G. G. Nicola, D. Ayllón and B. Elvira. 2012. Global warming threatens the persistence of Mediterranean brown trout. *Global Change Biology*, 18: 1549-1560.
- Bartoń, K. 2018. Package “MuMIn”: Multi-Model Inference. R package, Version 1.42.1: <https://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>. (参照 2020-5-10)
- Beacham, T. D. and C. B. Murray. 1985. Effect of female size, egg size, and water temperature on developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from the Nitinat River, British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 1755-1765.
- 加地弘一・高橋一孝・大森洋治. 2010. 在来イワナ種苗生産試験 III (短報) ~養成親魚からの採卵成績~. 山梨県水産技術センター事業報告書, 37: 79-80.
- 片岡佳孝・氏家宗二. 2009. 在来イワナ卵の受精からふ化までの生残率-異なる 2 つの飼育水温における比較-. 平成 19 年度 滋賀県水産試験場事業報告, 74.
- 岸 大弼・藤井亮吏. 2022. アマゴ卵の発眼期およびふ化期の上限水温の推定. 岐阜県水産研究所研究報告, 67: 7-12.
- 岸 大弼・徳原哲也. 2017. 岐阜県下呂市馬瀬に整備された人工産卵河川の物理環境およびイワナの産卵状況. 応用生態工学, 19: 221-231.
- 小池利通・細谷久信. 1999. イワナの臍嚢水腫に関する研究 -1 ふ化用水冷却による発症抑制について. 新潟県内水面水産試験場調査研究報告, 23: 37-43.
- 小池利通・細谷久信. 2000. イワナにおける臍嚢水腫の発症要因とその関与時期について. 新潟県内水面水産試験場調査研究報告, 24: 36-42.
- Meisner, J. D. 1990. Effect of climatic warming on the southern margins of the native range of brook trout, *Salvelinus fontinalis*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 1065-1070.
- 中村智幸. 1999. 人工産卵場におけるイワナの産卵と産着卵のふ化. 日本水産学会誌, 65: 434-440.
- 中野文雄. 1981. イワナ種苗の量産化試験(水温別ふ化の比較試験). 山形県内水面水産試験場事業報告(昭和 54 年度), 69-72.
- Nakano, S., F. Kitano and K. Maekawa. 1996. Potential fragmentation and loss of thermal habitats for charrs in the Japanese archipelago due to climatic warming. *Freshwater Biol.*, 36: 711-722.
- R Development Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing: <http://www.R-project.org>. (参照 2020-5-10)
- 斉藤 薫・熊崎隆夫・立川 互. 1975a. イワナの増殖に関する研究-III イワナの生殖腺の発達過程について. 岐阜県水産試験場研究報告, 21: 61-65.
- 斉藤 薫・熊崎隆夫・立川 互. 1975b. イワナの増殖に関する研究-IV 孵化用水の適温について. 岐阜県水産試験場研究報告, 21: 67-70.
- 佐藤陽一・山口安男・茅根正洋. 1993. イワナ種苗生産試験 -1 親魚の低水温飼育および卵・孵化仔魚の低水温管理による稚魚歩留り向上効果について. 茨城県内水面水産試験場調査研究報告, 29: 90-95.
- 立川 互・熊崎隆夫. 1971. アマゴの増殖に関する研究(第 16 報) アマゴのふ化水温について(3). 岐阜県水産試験場研究報告, 16: 35-42.
- 高越哲男・泉 茂彦. 1985. イワナ種苗生産試験-IV 受精卵のふ化用水について. 福島県内水面水産試験場研究報告, 5: 1-4.
- 竹川有哉・河口洋一・三橋弘宗・谷口義則. 2017. 日本におけるイワナ *Salvelinus leucomaenis* の生息適地推定と地球温暖化を考慮した保全計画への適用. 保全生態学研究, 22: 121-134.
- 田崎志郎・田中深貴男. 1984. 荒川水系産イワナの人工採卵. 埼玉県水産試験場研究報告, 43: 77-81.
- 山本 聡. 2005. イワナ. 隆島史夫・村井 衛(編), pp.1-5. 水産増養殖システム 2 淡水魚. 恒星社厚生閣, 東京.
- 山本 聡・小川 滋・川之辺素一・近藤博文・新海孝昌・横山隆雄・山崎正幸. 2015. ニジマス卵生産に対する温暖化の影響. 長野県水産試験場研究報告, 16: 1-4.

