

アマゴ卵の発眼期およびふ化期の上限水温の推定

岸 大弼, 藤井亮吏

Effects of high water temperature on survival of red-spotted masu salmon eggs

DAISUKE KISHI AND RYOUJI FUJII

アマゴ *Oncorhynchus masou ishikawae* は、岐阜県における主要な養殖魚種のひとつである。本県は、全国に先駆けてアマゴの完全養殖の技術を確立した経緯から、アマゴが長年にわたって養殖されている。県内の民間養殖場を魚種ごとに集計すると、アマゴを飼育している軒数は第1位であり、年間100–150トンが市場出荷、加工、河川放流などに利用されている(岐阜県, 2020)。下呂支所では、1966年および1967年に採捕された天然アマゴを初代親魚とする系統を継代飼育しており(立川ほか, 1969)、飼育開始以来、50年にわたって所内での系統保存ならびに民間養殖場への種卵供給を継続している。

下呂支所では井戸の水量に限度があることから、アマゴ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。下呂支所におけるアマゴの採卵時期は、10月中旬から11月上旬にかけてであり(本荘・原, 1973)、50年を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、卵の生残率が低下しており、その要因として井戸水の水温上昇、あるいは親魚の飼育に使用される河川水と卵の管理に使用される井戸水の水温の不一致が疑われている。そこで本研究では、下呂支所における過去50年あまりの水温データを整理し、アマゴの採卵時期である10月および11月の月平均水温の経年変化を確認した。また、アマゴ卵の発眼期およびふ化期の上限水温を推定するために過去のデータの再解析を実施した。アマゴ卵の適温の検証は、1960年代に立川ほか(1969)、立川・熊崎(1970)、立川・熊崎(1971)によって実施されている。ただし、実験時の水温は立川ほか(1969)で3–4°Cならびに立川・熊崎(1970)で2–3°Cの変動幅があり、どちらの事例も水温の制御が不完全という問題があった。そのため、本研究では水温が安定的に制御されていた立川・熊崎(1971)の事例を再解析の対象とした。立川・熊崎(1971)は、13°C、14.5°C、16°Cで実験を行っており、ふ化の適温の上限が14.5°C付近であることを示唆しているが、その上限の特定には至っていない。本研究では、立川・熊崎(1971)の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

下呂支所では、1968年から河川水および井戸水の水温を10分間隔で測定している。本研究では、1968–2020年の10月および11月のデータを抽出し、各年10月および11月の月平均水温を算出した。また、測定開始当初の5箇年(1968–

1972年)の平均、ならびに直近の5箇年(2016–2020年)の平均を、河川水および井戸水の10月および11月でそれぞれ算出した。

アマゴ卵の発眼期およびふ化期の上限水温の推定には立川・熊崎(1971)のデータを使用した。立川・熊崎(1971)の材料と方法は次の通りである。実験は、1969年10–12月に当時

の岐阜県水産試験場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 13°C、14.5°C、16°C の水槽が用意された。アマゴの卵と精液の採取ならびに受精は、10 月 15 日に実施された。立川・熊崎 (1971) 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継代飼育されていた個体と推測される (立川ほか, 1969)。卵は、6 個体の雌親魚から個別に採取され、1 個体分ずつ 3 群に大別して 13°C、14.5°C、16°C の実験に使用された (計 18 群)。6 個体から採取された卵の重量の範囲は 76.5–181.0g、平均および標準偏差は 144.7 ± 39.3 g であった。卵 1 粒あたりの重量の範囲は 97.6–141.9mg、平均および標準偏差は 125.0 ± 15.1 mg であった。1 群の卵数の範囲は 128–480 粒、平均および標準偏差は 299.9 ± 106.5 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 18 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、毎日午前 10 時に記録された。水温は、11 月 29 日までは多少の変動が生じたものの、立川ほか (1969) や立川・熊崎 (1970) の前例と比較すると、概ね安定的に維持されていた。11 月 30 日以降は、装置の不調のため、所定の水温が維持されていなかった。

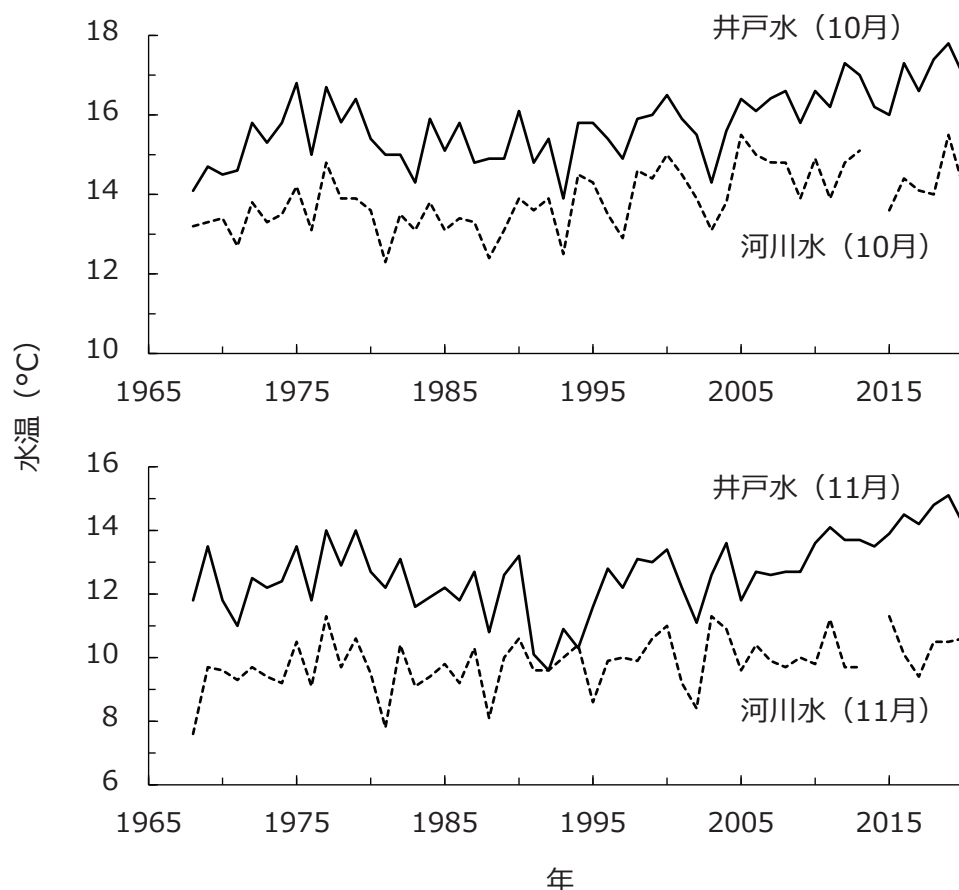
発眼卵の確認は、13°C の水槽は 11 月 8 日 (積算水温 314°C)、14.5°C の水槽は 11 月 6 日 (320°C)、16°C の水槽は 11 月 4 日 (325°C) にそれぞれ実施された。生残および死亡した発眼卵の計数後、生残している発眼卵が水槽に戻された。ふ化ならびに浮上した個体の確認は、13°C の水槽は 12 月 18 日 (積算水温 816°C)、14.5°C の水槽は 12 月 11 日 (813°C)、16°C の水槽は 12 月 5 日 (814°C) にそれぞれ実施された。この時は、ふ化した個体数、生残して浮上した個体数、死亡した個体の計数が実施された。ただし、積算水温 813–816°C は、浮上期に相当するものである (桑田・徳原, 2005)。ふ化期は積算水温 450–510°C の日であるが (桑田・徳原, 2005)、これは安静が必要な時期であるため、立川・熊崎 (1971) は浮上期まで待つてふ化した個体数を確認したものと推測される。

ふ化期は、積算水温を 480°C (桑田・徳原, 2005) とする場合、13°C の水槽は 11 月 20 日、14.5°C の水槽は 11 月 17 日、16°C の水槽は 11 月 14 日と推定される。前述のように、所定の水温が維持できたのは発眼期およびふ化期を含む 11 月 29 日までであり、それ以降の浮上期は水温の維持に失敗している。立川・熊崎 (1971) では、受精時の卵数、発眼した卵数、ふ化した個体数、浮上した個体数が記録されているが、本研究ではふ化期までのデータを解析に使用し、浮上期のデータは使用しないこととした。立川・熊崎 (1971) にはふ化期の日が明記されていないため、本研究では、積算水温が 480°C に相当する日数を各水温で算出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。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。各水温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。アマゴの発眼期は積算水温 200–400°C、ふ化期は 450–510°C である (桑田・徳原, 2005)。本研究では、それぞれ中間の積算水温 (発眼期は 300°C、ふ化期は 480°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。なお、今回使用したデータの水温の範囲は 13–16°C であるが、生残率が 80% 以上および 90% 以上となる水温の推定では外挿 (13–16°C の範囲外の水温の適用) を許容した。

結 果

下呂支所における河川水および井戸水の 10 月および 11 月の月平均水温の経年変化は第 1 図の通りであった。なお、井戸水は 1968–2020 年のすべての年のデータが得られたが、河川水は 2014 年が欠測であった。河川水の月平均水温は、年変動があるものの 2000 年頃までは 10 月が 13.5°C 前後、11 月が 9.5°C 前後で推移していたが、それ以降はわずかに上昇傾向にあるように見受けられた。10 月の河川水は、1968–1972 年の平均は 13.3°C、2016–2020 年の平均は 14.4°C であった。11 月の河川水は、1968–1972 年の平均は 9.2°C、2016–2020 年の平均は 10.2°C であった。2016–2020 年は、1968–1972 年と比較して 10 月は 1.1°C、11 月は 1.0°C 高かった。また、井戸水の月平均水温は、年変動があるものの 2005 年頃までは 10 月が 15.5°C 前後、11 月が 12.5°C 前後で推移していたが、それ以降は上昇傾向にあるように見受けられた。10 月の井戸水は、1968–1972 年の平均は 14.7°C、2016–2020 年の平均は 17.2°C であった。11 月の井戸水は、1968–1972 年の平均は 12.1°C、2016–2020 年の平均は 14.6°C であった。2016–2020 年は、1968–1972 年と比較して 10 月および 11 月ともに 2.5°C 高かった。



第1図 下呂支所における河川水および井戸水の1968-2020年の10月および11月の月平均水温

第1表 アマゴ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	13.033 (0.364)*	-0.084 (0.003)*	-0.632 (0.022)*	2573.8	0
2	3.208 (0.061)*	-0.063 (0.002)*		3476.5	902.7
3	8.272 (0.302)*		-0.439 (0.020)*	4055.6	1481.8
1	1.800 (0.023)*			4568.2	1944.4

* $P < 0.001$

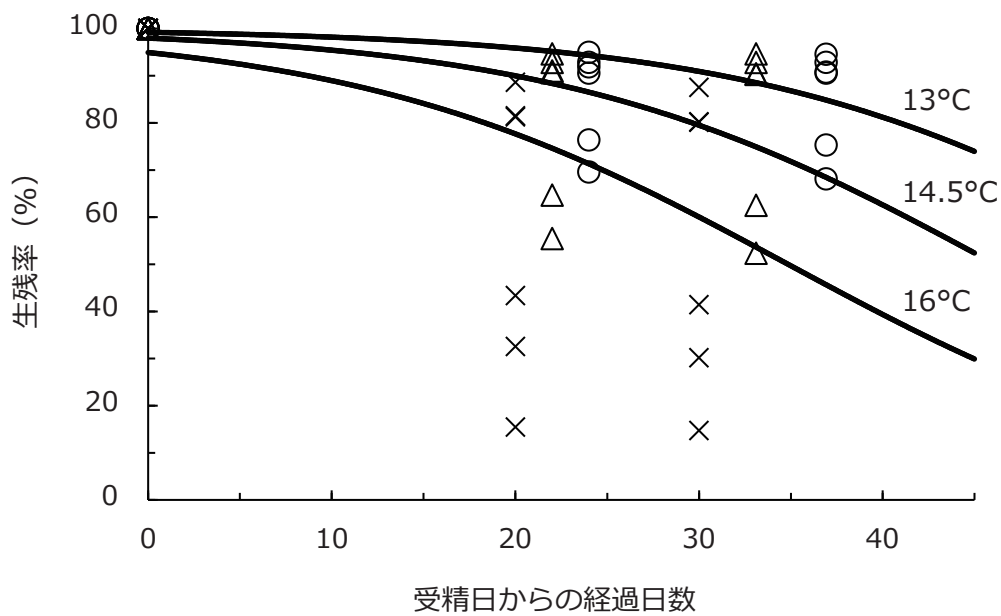
立川・熊崎(1971)のデータを再解析した結果、作成された上位モデルは1つだけであった(第1表)。本研究では、AICの値が最小であるそのモデルをベストモデルとして採用した。ベストモデルの説明変数には、受精日からの経過日数および水温の両方が選択された。生残率は、日数が経過するほど低下する傾向、ならびに水温が高いほど低下する傾向が認められた。

発眼期の生残率は、水温13°Cで94.7%、14.5°Cで89.4%、16°Cで79.4%と推定された(第2図)。ふ化期の生残率は、水温13°Cで84.8%、14.5°Cで74.9%、16°Cで60.0%と推定され

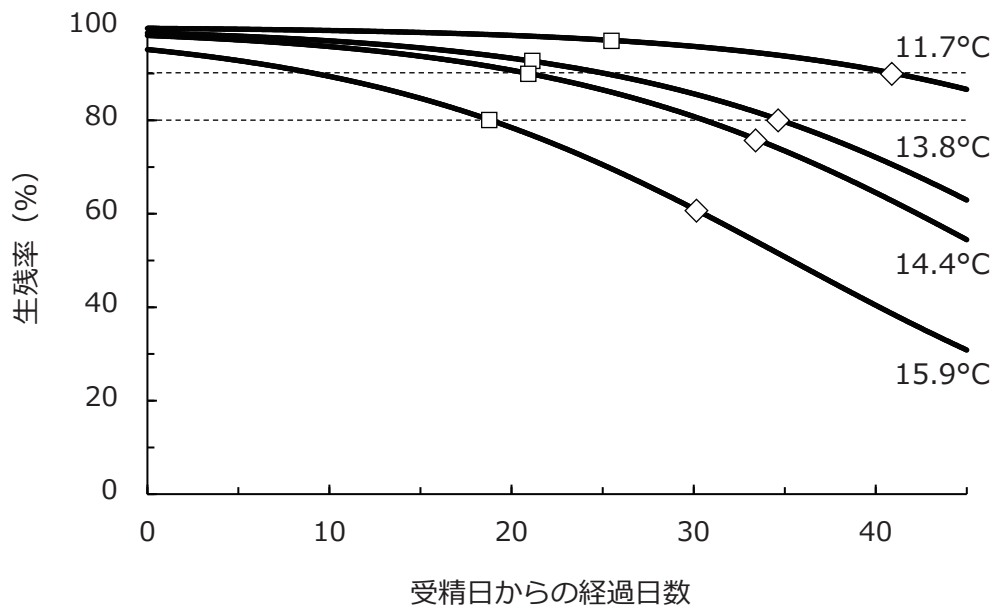
た。また、発眼期の生残率が80%以上となる水温は15.9°C以下、90%以上となる水温は14.4°C以下と推定された(第3図)。ふ化期の生残率が80%以上となる水温は13.8°C以下、90%以上となる水温は11.7°C以下と推定された。

考 察

アマゴ卵の発眼期およびふ化期の生残率と水温との関係については、立川ほか(1969)、立川・熊崎(1970)、立川・熊崎(1971)のほか、Lopes et al.(1985)による検証事例がある。



第2図 水温 13°C、14.5°C、16°C でのアマゴ卵の発眼期およびふ化期の生残率(○は 13°C、△は 14.5°C、×は 16°C)、ならびにベストモデルで推定された曲線



第3図 ベストモデルに水温 11.7°C、13.8°C、14.4°C、15.9°C を代入して推定されたアマゴ卵の生残率の曲線[曲線上の□は発眼期(積算水温 300°C)、◇はふ化期(積算水温 480°C)、点線は生残率 80%および 90%の位置]

Lopes et al. (1985) は、ふ化期の生残率が 10°C で 0-5%、12.5°C で 80-100%、15°C で 60-75%、17.5°C で 15-20% という結果を提示している。本研究で推定された 13°C で 84.8%、14.5°C で 74.9%、16°C で 60.0% という生残率は、Lopes et al.

(1985) の 12.5°C、15°C、17.5°C の結果と矛盾しない値といえる。しかし、河川におけるアマゴの産卵の最盛期の水温は 9-11°C であり(白石ほか 1957)、養殖場における卵の管理の適温は 8-11°C とされていることから(立川ほか、1969)、Lopes et

al. (1985) が示した 10°C の生残率 0-5% は過小評価と考えられる。

本研究では、発眼期のアマゴ卵は水温 15.9°C 以下で 80% 以上、14.4°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 13.8°C 以下で 80% 以上、11.7°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 11.7°C 以下と考えられる。アマゴの産卵期の水温は、県内の木曾川水系竹原川の事例では 9.1-15.2°C (平均 12.6°C)、三重県の淀川水系馬野川の事例では 8-14°C (最盛期は 9-11°C) と報告されている (白石ほか, 1957; 徳原ほか, 2017)。本研究の結果は、河川における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、立川ほか (1969) によれば、養殖場での卵管理の適温は 8-11°C とされており、14-18°C では生残率が著しく低下することが例示されている。これについても、本研究の結果は概ね一致しているものと考えられる。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% 以上あるいは 90% 以上となる水温を設定することが望ましい。上限水温は 13.8°C が目安であり、より低温の用水が確保できる場合は 11.7°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 (白石ほか, 1957; 立川ほか, 1969; 徳原ほか, 2017) では 8°C 以下の水温の適否に関する知見は得られていない。ただし、サケ *O. keta* の卵の事例では、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ことから (Beacham and Murray, 1985)、アマゴでも過度の低水温は卵の生残に負の影響を及ぼす可能性に留意する必要がある。今のところ、アマゴ卵の下限水温は解明されていないが、白石ほか (1957) が産卵の最盛期の水温を 9-11°C ならびに立川ほか (1969) が養殖場での卵の管理の適温を 8-11°C と報告していることから、8°C あるいは 9°C を下限とみなすのが無難であろう。

近年の下呂支所におけるアマゴの採卵時期の水温は、河川水および井戸水ともに、測定開始当初より高くなっていることが確認された。ただし、水温が高くなっている要因については不明である。2016-2020 年は 10 月の河川水が 14.4°C および井戸水が 17.2°C、11 月の河川水が 10.2°C および井戸水が 14.6°C であり、アマゴ卵への影響が特に懸念されるのは 10 月の井戸水の高水温と考えられる。井戸水の水温が河川水より高い傾向は、1968-1972 年当時から存在することが確認された。ただし、10 月の井戸水の水温は、1968-1972 年が 14.7°C であったのに対し、2016-2020 年は 17.2°C にまで上昇しており、河川水より上昇幅が大きいことに留意する必要がある。このような河川水と井戸水の温度差の拡大も、卵管理を困難に

している一因と考えられる。今後の対策としては、飼育池で電照を実施して井戸水の水温が低下する時期まで親魚の成熟を遅延させること (立川・渡部, 1973)、あるいは、採卵時期は現行のままでも卵管理に使用する井戸水を冷却することが挙げられる。ただし、かつて下呂支所で試行された電照の事例では、親魚の成熟を遅延させることはできたものの、採卵前に水カビによって斃死する個体が多数観察されている。現段階では水カビを予防する効果的な方法がないため、電照による親魚の成熟の遅延は必ずしも有利とはいえない。したがって、採卵時期は現行のままとし、卵管理に使用する井戸水を冷却することが唯一の対策と考えられる。今後は、冷却した井戸水によるアマゴ卵の管理を試行し、その生残率について検証することが望まれる。

本研究では立川・熊崎 (1971) のデータの再解析により、アマゴ卵の発眼期およびふ化期の上限水温について一定の知見が得られた。ただし、立川・熊崎 (1971) の実験対象と思われる系統のアマゴは現在も下呂支所で継代飼育されているものの、当時および現在の卵の上限水温の相違については解明されていない。今後は、現在の卵の上限水温についても検証することが課題である。また、立川・熊崎 (1971) が実験対象としたアマゴは 1 系統のみであるため、別の系統の卵の上限水温についても検証することが望まれる。

要 約

1. 下呂支所におけるアマゴの採卵時期の水温の経年変化を確認した。またアマゴ卵の発眼期およびふ化期の上限水温を推定するため、立川・熊崎 (1971) のデータの再解析を実施した。
2. 近年のアマゴの採卵時期の水温は、1968-1972 年よりも高くなっていることが確認された。アマゴ卵への影響が特に懸念されるのは、10 月の井戸水の高水温であると考えられた。
3. 発眼期の生残率は、水温 13°C で 94.7%、14.5°C で 89.4%、16°C で 79.4% と推定された。ふ化期の生残率は、水温 13°C で 84.8%、14.5°C で 74.9%、16°C で 60.0% と推定された。
4. 発眼期の卵を 80% 以上生残させるために必要な水温は 15.9°C 以下、90% 以上生残させるために必要な水温は 14.4°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 13.8°C 以下、90% 以上生残させるために必要な水温は 11.7°C 以下と推定された。

文 献

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.
- 岐阜県. 2020. 岐阜県の水産業. 岐阜県農政部里川振興課水産振興室, 岐阜. 50pp.
- 本荘鉄夫・原 武史. 1973. 養魚講座 第8巻 ヤマメ・アマゴ. 緑書房, 東京. 184pp.
- 桑田知宣・徳原哲也. 2005. アマゴ(サツキマス). 隆島史夫・村井 衛(編), pp.57-67. 水産増養殖システム 2 淡水魚. 恒星社厚生閣, 東京.
- Lopes, A.N.G., M. Kashiwagi and T. Iwai. 1985. Effects of temperature and salinity on egg hatch of the amago salmon, *Oncorhynchus masou macrostomus*. *Bull. Fac. Fish. Mie Univ.*, 12: 45-50.
- R Development Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing: <http://www.R-project.org>. (参照 2020-5-10)
- 白石芳一・鈴木喜三郎・玉田五郎. 1957. 三重県馬野川のアマゴに関する水産生物学的研究 第二報 産卵習性に関する研究. 淡水区水産研究所研究資料, 14: 1-17.
- 立川 互・本荘鉄夫・田口錠次・熊崎隆夫. 1969. アマゴの飼育について. 岐阜県水産試験場研究報告 昭和 42 年度, 3-47.
- 立川 互・熊崎隆夫. 1970. アマゴの増殖に関する研究(第11報) アマゴのふ化水温について(2). 岐阜県水産試験場研究報告, 15: 52-55.
- 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.
- 立川 互・渡部邦夫. 1973. アマゴの増殖に関する研究—XVII 電照による産卵時期の遅延について. 岐阜県水産試験場研究報告, 18: 1-6.
- 徳原哲也・辻 寛人・大原健一・岸 大弼. 2017. 河川におけるアマゴ養殖雌親魚と先住の雄親魚による自発産卵およびその卵の発眼率. 岐阜県水産研究所研究報告, 62: 15-17.