

養殖ビワマスの素性

田中秀具

Profile of Domesticated Biwa salmon, *Oncorhynchus masou rhodurus*

Hidetomo Tanaka

キーワード：ビワマス、高成長系、選抜育種、継代飼育、早熟パー

ビワマス *Oncorhynchus masou rhodurus*¹⁾は、琵琶湖固有のサケ科魚類で、琵琶湖漁業にとって重要な水産資源である。1960年代以降、長らく漁獲量が低迷する中、近年その希少性ととも、特産品の価値が高くなり、それが遊漁人気や地産地消の取り組みとも相俟って、その水産資源の価値は益々高まりを見せ、本種の養殖生産も始められている。

養殖用のビワマスは、筆者が滋賀県醒井養鱒場(以下、醒井)において、1993年に作出した高成長ビワマス「養殖1号」²⁾を起源とする。これは醒井で継代飼育されていたビワマス(推定第5代)の中から、最大級サイズの雌雄各1尾を親として個体選抜、交配して作出した推定第6代の群である。この群は人為管理下で初めて、しかも1⁺齢で実用的なサイズに達する高成長を実現した(図1)。2021年現在、養殖業

れない特徴がある。しかもこれらの特徴は全て、既に初代の「養殖1号」で現れている。また、体長や体重のような量的形質の場合、ポリジーンと呼ばれる多くの遺伝子が関与するため、選抜育種の効果の発現には、多くの世代を要するといわれており、ニジマス *Oncorhynchus mykiss* におけるドナルドソン系の作出が有名な事例として挙げられる³⁾。然るに高成長系ビワマスの場合、22ヶ月齢の平均被鱗体長(平均体重)と比較すると、親群の29.2cm(326g)から、養殖1号の39.2cm(1098g)へと、1代で顕著な変化が現れている。ビワマスのこの選抜育種の例は、単にポリジーンの効果に依るものではないと考えられる。

一方、これらのこととは別に、筆者は滋賀県水産試験場(以下、滋賀水試)において、2005年以来琵琶湖におけるビワマスの資源構造(個体群構造)を追究しており⁴⁾、その過程で野生ビワマスの生活史の一端を垣間見る機会を得ている。

本稿では高成長系ビワマスの特徴を、野生ビワマスの生活史と比較し、ビワマスが本来有する生態的特徴の何が、選抜1代での顕著な育種効果に繋がったかに焦点を当てながら、この系統の素性を明らかにしたい。それが今後のビワマス養殖における飼育技術の改善や品種改良に資すると信じるからである。



※)月齢19, 体長39cm, 体重948g.

※)飼育群標識として脂鱗切除.

(1993年7月14日)

図1. 初代高成長系(養殖1号)

に供されているのは、1~2回の野生雌魚との交配を経てはいるが(後述)、この養殖1号の同系交配の子孫である。以降この系統を高成長系という。

高成長系には、①飼育下で1⁺で商品サイズに達する高成長、という特徴の他に、②0⁺で成熟する、所謂、早熟雄が高頻度で出現する、③パー・マークと朱点が生残る個体が存在する、④2年(1⁺)で成熟死亡するなど、野生のビワマス個体群にはあまり見ら

材料および方法

本研究に使用したデータは、筆者が1990~1993年および2003~2007年に醒井で行った、ビワマスの選抜育種を主題とする養殖に関する研究²⁾⁵⁾⁶⁾と、2005~2016年に滋賀水試で行った、ビワマスの資源に関する研究⁴⁾によるもので、未発表データも加えて、本研究用に再編した、次のものである。

養殖・育種に関するデータ

- (1) 1990～1991 年：1989 年 12 月に孵化した、醒井継代推定第 5 代魚(以下、推 5 群)および第 2 代(野生魚から採卵、飼育群の子群、以下、継 2 群)を、事業生産用飼育池を使い、成長に応じて池替えを行い、ニジマスまたはアマゴ用の配合飼料を飽食量与えるなどして、人為管理下におけるビワマスの成長能力を確認することを主目的に、飼育試験を行った結果、ふ化後 22 ヶ月齢で、両群の大半の個体が成熟した。
- (2) 1991～1993 年：推 5 群の成熟魚の中から最大体長の雄(38.5cm)と最大級の雌(32.4cm)を選抜、交配して作出したのが初代高成長群、「養殖 1 号」である。以降は、高成長系の継代数と継代群名は、これを第 1 代、01 群とする。なお、本研究では特に断らない限り、体長は被鱗体長のことである。
- (3) (2)と同時に、推 5 群を親として無作為交配し、継代推定第 6 代(以下、推 6 群)を作出、飼育した。
- (4) (2)(3)と同時に、野生魚から採卵、孵化させて、同様に飼育し、飼育初代群(以下、飼 1 群)とした。
- (5) 2003～2005 年：2003 年 10 月に成熟した 06 群(05 群雄×野生魚雌：06 群は血縁上、1/2 高成長系)から採卵、群内交配により 07 群を作出し、事業生産規模[※]で飼育したところ、01 群と遜色ない成長を示した(図 2)。



07 群,月齢 19.7,体長 44.5cm (2005.08.02)

図 2. 第 7 代高成長系魚

※) 高成長系は、01 群～03 群は事業生産用の池を使用して飼育されたが、04 群～06 群は試験用の小型水槽を使用して飼育され、体型も小型であったと思われる(ただし未測定)。

- (6) 2004～2006 年：(5)で作出した 07 群の 0⁺雄(早熟雄)に野生の雌を交配して、第 8 代を作出、飼育した(以下、08B 群)。これが B 系統の初代となり、以降西暦偶数年の作出、継代群になる。B 系統は血縁上 1/4 高成長系である。
- (7) 2005～2007 年：1⁺で成熟した 07 群を群内交配して第 8 代を作出、飼育した(以下、08F 群)。以降こ

の系統は(6)の B 系統と区別するため、F 系統という。F 系統は 01 群以来、2 年毎に継代を繰り返す系統で、西暦奇数年の作出、継代群である。

上記(1)～(7)の各群の作出(交配)は、筆者自身が行い、飼育は、醒井の事業生産用の飼育池を用いて、給餌、水量等の飼育条件が、できるだけ同じになるようにした。飼育期間は全群、概ね孵化～22 ヶ月齢である。飼育中は、必要に応じて 1～4 ヶ月に 1 回程度の成長、生残のチェックや池替えを行った。

琵琶湖における資源構造に関するデータ

- (1) 2005 年に脂鰭等を切除した標識種苗を 39298 尾放流し、2010 年まで再捕調査を行った⁴⁾。再捕された標識個体の鱗相を参考にすることで、ビワマスの鱗による年齢査定が可能となった。
- (2) 2006～2016 年：漁獲魚と回帰親魚の標本調査により、野生魚個体群の年齢・体長組成を推定した。本研究ではこのうち、回帰親魚の年齢・体長データを用いた。この 11 年間の回帰親魚データ数は、雄 1698 尾、雌 2274 尾の合計 3972 尾である。

以上のデータを総合した結果、成長、成熟等に現れた高成長系の特徴や、野生魚との相違点を手掛かりに、この養殖系統の素性を追究した。

結果および考察

I. 養殖ビワマス「高成長系」の特徴

「養殖ビワマスの素性」の手がかりを、高成長系の特徴に求めて、その作出過程と飼育過程を辿る。

高成長系の作出 前述の様に、高成長系は 1991 年作出の 01 群を初代とする。図 3 に 01 群とその親群(推 5 群)の、22 ヶ月齢成熟時の体長分布を示す。推 5 群から選抜した両親の体長を図中に↓で示す。図は平均体長(±95%信頼幅)が 28.1(±0.2)cm の推 5 群から選抜した体長 38.5cm の雄と 32.4cm の雌を交配したところ、子群(01 群)の平均体長が 39.2(±0.6)cm で、雄親とほぼ等しくなったことを示している。性別の平均体長は推 5 群が雄 27.7(±0.6)cm、雌 28.2(±0.2)cm、01 群が雄 37.9(±0.9)cm、雌 40.7(±0.6)cm で、推 5 群は平均体長に性差があるとはいえないが、01 群は雌が雄よりやや大きい。体長の性差については後述する。とにかく 01 群は 22 ヶ月齢の平均体長が大きい方の親である雄親のサイズまで大型化した。

継代・選抜と体長の変化 上記の 1 世代での群平

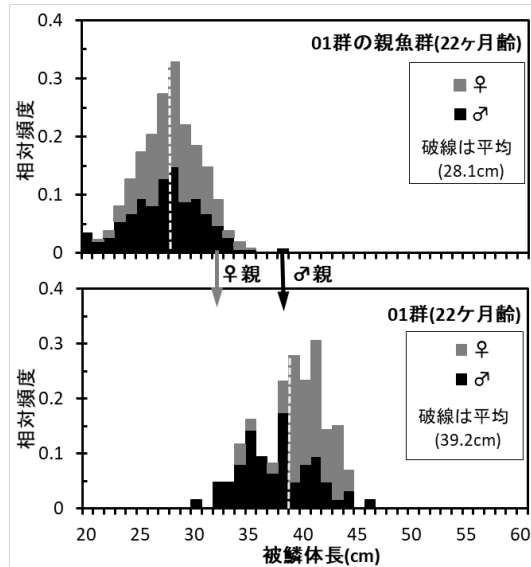


図 3. 高成長系 01 群と親群(推 5 群)との体長比較

均体長の大型化は、実に 1.4 倍に及ぶ。既報²⁾で筆者は、「人為管理下で継代を繰り返すと選抜しなくても大きくなる。大型親魚を選抜すると更に大きくなる」と述べた。本項では体長の変化について、飼育継代と選抜に分けて検討する。

選抜行為のない継代飼育群(無選抜継代群)の 22 ヶ月齢平均体長とその 95%信頼限界を表 1 に、選抜を行った後(高成長系)のそれを表 2 に示す。また図 4 には継代数と 22 ヶ月齢の平均体長との関係を示す。なお第 1 代～第 5 代の各群は、連続した継代ではなく、高成長系作出研究において、比較の為に設定した飼育群で、継代群間には直接の血縁関係はない。

無選抜継代群の平均体長(95%信頼区間)は、飼 1 群:20.9 (20.5～21.4)cm から、継 2 群:26.0(25.1～26.8)cm、推 5 群:28.1(28.0～28.3)cm、推 6 群:30.4(29.8～31.0)cm と、継代とともに大型化する(表 1)。しかし図 4 に示すように、継代が重なると大型化は停滞する傾向がある。また選抜後の 01 群～08B 群、08F 群間の差もごく小さく、これらの体長は平均 40.0cm で、ほぼ一定といってもよい(表 2)。すなわち、飼育継代による大型化傾向は確かにあり、これは家魚化と呼べる過程であろう。しかし第 5 代以降は停滞し、継代の継続だけでは高成長系の平均体長には達しないと思われる。01 群とその親、推 5 群との平均体長の差は 11.1cm である。また継代数の等しい推 6 群と 01 群の平均体長の差は 8.8cm で、飼 1 群-推 5 群間の差 7.2cm や飼 1 群-推 6 群間の差 9.5cm に匹敵する。つまり 1 回の選抜による大型化は、平均体長の

表 1. 無選抜継代群の 22 ヶ月齢平均体長

継代数	1	2	5	6
群名	飼 1 群	継 2 群	推 5 群	推 6 群
平均	20.9	26.0	28.1	30.4
95%下限	20.5	25.1	28.0	29.8
95%上限	21.4	26.8	28.3	31.0

表 2. 高成長系の 22 ヶ月齢平均体長

継代数	6	12	13	13
群名	01 群	07 群	08B 群	08F 群
平均	39.2	39.1	41.1	40.4
95%下限	38.6	37.5	40.3	40.0
95%上限	39.8	40.7	41.9	40.8

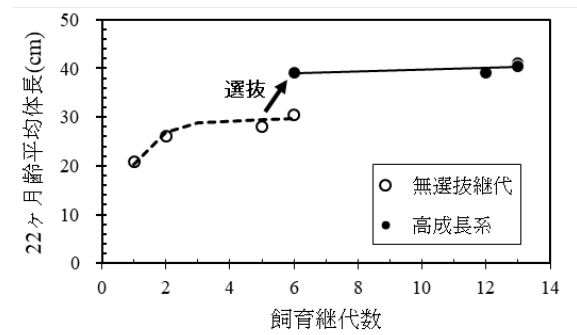


図 4. 飼育継代とサイズ変化

差からみれば、およそ飼育初代→5、6 代の継代分に相当する。このような大きな選抜効果の要因を求めて、次項には飼育過程に現れた高成長系の特徴を挙げる。

高成長系の特徴 高成長系には、既に 01 群で見られ、後代にも引き継がれている、そして野生魚にはあまり見られない、次の 3 つの特徴がある。

- (1) 高成長。人為管理下で速く、且つ大きく育つ。
 - (2) 早熟雄。スモルトに変態せず、パーのまま 0+で成熟する早熟雄(早熟パー)の出現頻度が高い。この早熟雄は回復後越年して 1+でも成熟し、死亡する。
 - (3) 若齢成熟死亡。ほぼ全個体が 1+で成熟死亡する。
- これら 3 点について、ビワス本来の態様を表すと思われる野生魚と比較する為に、次項では野生魚の生態的特徴について述べる。

II. 野生ビワマスの生態的特徴

野生魚の生活史 野生魚の典型的な生活史の概要は次のとおりである。

- (1) 主な産卵期は 10～11 月、ふ化は 11～1 月である。
- (2) 河川生活：孵化から約半年間のパー形態での河川生活の後、4～6 月にはスモルト化して琵琶湖へ降る。スモルト化とともに体側に散在する朱点は消失する。
- (3) 琵琶湖回遊：その期間は個体差があり、概ね 1.5～5.5 年である。
- (4) 母川回帰・繁殖・死亡：孵化から 1.9～5.9 年後。

成熟期を迎えると、稚魚期を過ぎた河川へ回帰し、繁殖行動の後、その一生を終える。

つまり、ビワマスは生活史の早い段階でパーからスモルトへと変態して琵琶湖で暮らす、典型的な湖沼回遊型の魚である。その生活史の中で、高成長系の特徴に関する事項について述べる。

稚魚期における生活史2型の分化 パーとスモルトは、サケ科魚類の稚魚期に普遍的にみられる形態である。ビワマスのパーとスモルトを図5に示す。ビワマスは野生ではふ化後約6ヶ月(以内)の春～初

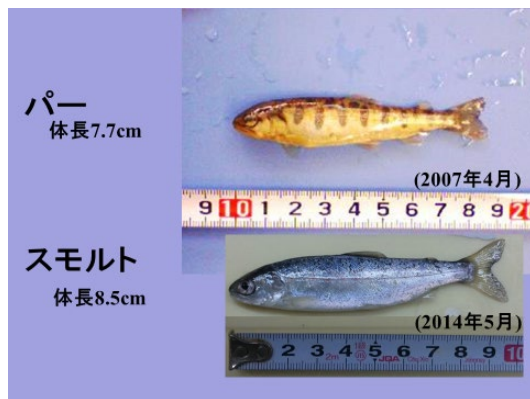
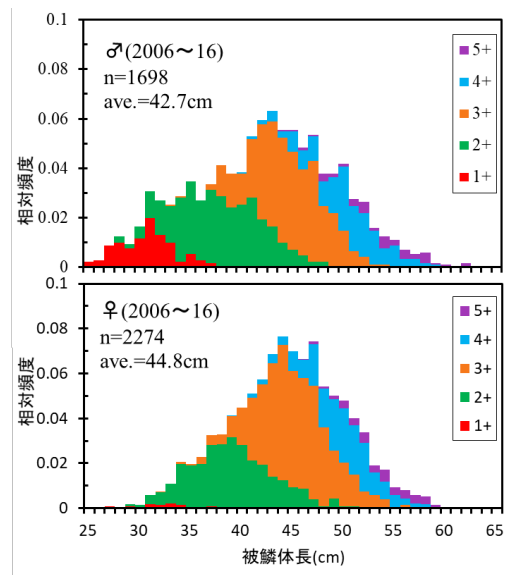


図5. ビワマス稚魚の2型、パーとスモルト

夏に、殆どの個体がパーからスモルトへと変態し、河川生活を終えて琵琶湖へ降る。図5にも示すように、この変態は体長8cm前後でおこる。藤岡⁷⁾、桑原⁸⁾は河川残留型雄、すなわち、パーのまま河川で生活し、秋に0+で成熟する雄個体(早熟雄)の存在を報告しているが、琵琶湖流入河川の規模や夏季の水温等の状況を考慮すると、極めて限定的な事象であろう。ビワマスは殆どの個体が生まれて初めて迎える春～初夏にはスモルト化して降湖すると考えられ、事実筆者が2006～2016年に行った漁獲魚調査・回帰親魚調査を通じて、目にした琵琶湖回遊個体は、全てスモルトであった。

成熟年齢と体長 琵琶湖を回遊するビワマスは、成熟期を迎えると母川回帰し、繁殖行為の後、その一生を終える。図6に2006～2016年における野生成熟魚(回帰親魚)の性別の体長分布を、年齢の別をつけて示す。表3には性別年齢組成と平均年齢を、表4には性別・年齢別平均体長を示す。この期間に確認した成熟魚の年齢は1+～5+(大凡1歳10ヶ月～5歳10ヶ月)で、満年齢(例えば1歳10ヶ月は1歳)での平均年齢は、雄が2.71歳、雌が2.96歳である。成熟魚の体長は、雄が24.8～64.7cmの範囲で、平均



※)図中の記号 ♂:雄、♀:雌、Ave.:平均体長。

※)満年齢から求めた平均年齢は♂:2.71歳、♀:2.96歳。

図6.野生成熟魚の年齢・体長組成(上:雄、下:雌)

表3. 回帰親魚の性別年齢組成と平均年齢

	1歳	2歳	3歳	4歳	5歳	平均年齢
雄(%)	10.1	32.6	37.6	16.0	3.8	2.71歳
雌(%)	1.1	28.8	47.5	18.5	4.0	2.96歳
平均	5.6	30.7	42.5	17.3	3.9	2.83歳

表4. 回帰親魚の性別年齢別平均体長 (単位: cm)

	1歳	2歳	3歳	4歳	5歳	全年齢
雄	31.2	38.3	45.0	50.5	54.1	42.7
雌	32.8	39.5	45.5	50.0	54.1	44.8
平均	32.0	38.9	45.3	50.3	54.1	43.8

は42.7cm、雌が27.0～62.1cmの範囲で、平均は44.8cmである。

雌雄間で比較すると、年齢組成には1+の頻度に性差が現れ、雄が10.1%、雌が1.1%で、雄の1+成熟魚の頻度が高い。雌は1+の頻度が低い分、3歳以降で少しずつ頻度が高くなって、平均年齢に若干の性差が生じる。一方、年齢別の平均体長は雌雄間で類似しており、年齢毎のサイズには性差はないといえる。

Ⅲ. ビワマスの生態と比較した高成長系の特徴

高成長系の3つの特徴を、野生魚と比較する。

高成長 図7に1+の野生成熟魚と1+成熟時の01群の体長分布を示す。野生魚の1+成熟魚は殆どが雄であり、01群は性に関わらず全個体が成熟するという違いはあるが、野生魚の平均体長(95%信頼幅)が31.4(±0.4)cmであるのに対して、01群は39.2(±0.8)cmで、01群が大きいのは明らかである。図8で

は2⁺の野生成熟魚と1⁺成熟時の01群の体長分布を比較する。野生の2⁺成熟魚の平均体長は39.0(±0.2)cmであり、両者の平均体長はほぼ等しい。つまり01群は1歳若く野生2⁺魚の体長に至り、成熟している。図9には体長がほぼ等しい2⁺漁獲魚(野生魚、標識再捕個体)と高成長系1⁺魚(08F群)を示す。図は高成長系の方が約1ヶ月遅いため、成熟の兆候がみられるが、ほぼ同体型である。以上の様に高成長系は、1年早く野生魚の2⁺のサイズに達する。野生魚の本格的な漁獲開始年齢は2⁺なので⁴⁾、高成長系は1⁺で商品サイズになるといえる。

早熟雄 表5に飼育各群の1歳時点における平均体長と、性比1の仮定の下での雄の早熟パー率を示

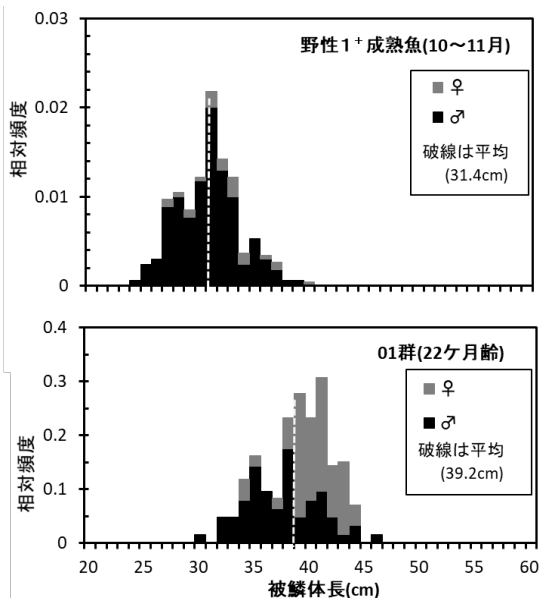


図7. 野生1⁺成熟魚と01群成熟魚(1⁺)の体長比較

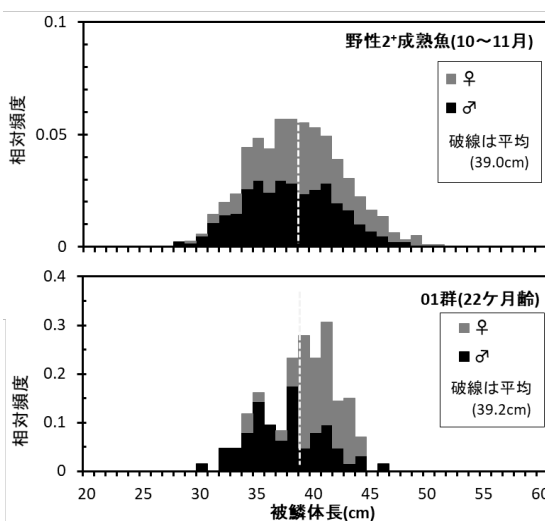


図8. 野生成熟魚(2⁺)と01群成熟魚(1⁺)の体長比較



上：漁獲魚(標識魚), 2⁺, 体長41.0cm (2007.08.09)
下：高成長系(08F), 1⁺, 体長41.4cm (2007.09.03)

図9. 高成長系(1⁺)と野生魚(2⁺)

す。高成長系01群の体長は25.2cmで、他群に比べて明らかに大きい。またこの群には早熟ペアが97.3%出現した。01群の雄のほぼ全てが早熟ペアということであり、これらの体側には朱点も散在した。また、後代の07群以降の群にも、頻度は調べていないが早熟ペアは多く出現している。

継代群(01以外の群)をみると、1歳時点の平均体長は継代数1、2、5、6の順に14.0cm、15.5cm、16.8cm、17.5cmである。早熟ペアの割合は、同順に26.7%、39.3%、20.7%、30.7%である。体長は継代を重ねると大きくなる傾向があるが、早熟ペアの割合と継代数との間には明確な関係はみられず、その平均は29.4%である。つまり飼育下では継代数に関わらず、雄の約3割は早熟ペアということになる。

そして01群は、1歳時点でも継代他群より体長が大きく、早熟雄の割合も高いのは明らかである。

表5. 継代・選抜各群の1歳時体長と雄早熟率

継代数	1	2	5	6	6
群名	飼1	継2	推5	推6	01群
1歳時の ^{※1)} 体長(cm)	14.0	15.5	16.8	17.5	25.2
雄早熟率 ^{※2)} (%)	26.7	39.3	20.7	30.7	97.3

※1)12ヶ月齢の平均体長

※2) 10～12ヶ月齢の平均のペア雄観察比率

飼育環境と早熟雄 前述の様に、自然環境下における早熟雄の存在の報告⁷⁸⁾はあるが、極めて限定的な現象と考えられる一方で、飼育環境下での早熟ペアの存在はより普遍的である。本研究以外でも、1930年に醒井で実施された琵琶鱒と櫻鱒の比較飼育試験⁹⁾の報告には早熟雄という記述はないが、「琵琶鱒幼魚には小朱点あり、池中飼育のものに在りては成熟するも消失せず・・・」(原文を現代の漢字とかなに変換して引用)との記載は、自然環境下では殆どの個体

がスモルト化するビワマスが、飼育環境下ではスモルト化しない個体が存在することを表している。

この現象について視野を広げて検討する。ビワマスが属するサクラマス群において南北に分布の広いサクラマスの場合、高緯度地域では雌雄ともにスモルト化して降海するが、緯度が低い地域ほど河川残留個体の頻度が増し、その傾向は雄に強いことが知られており¹⁰⁾、この河川残留型の雄が早熟雄になる。河川残留するか否かの生活型分岐には、河川での成長が関係し、成長の良い個体がパーのままで河川に残留し、河川で成熟する。この様なサクラマスの生活史から推察すると、ビワマスは野生状態ではあまり発現されない河川残留への生活型分岐能を、潜在的には十分に有しており、それが飼育環境下で発現するということであろう。そうであれば飼育下で成長が良いのは河川残留型、つまり早熟パーということになる。その実例が高成長系ということではなかろうか。

高成長系と早熟雄 したがって、飼育管理下において0⁺時点で大型個体を選ぶと、早熟パーである可能性がある。実際、01群の雄親は22ヶ月齢で群中最大の個体であるが、この個体は0⁺期には既に大型で、早熟パーであり、翌年1⁺で再び成熟して01群作出に供された。なお、この個体は0⁺での成熟から回復後、やや銀化はしたが、完全なスモルトには至らず、終生パー・マークと朱点は消失しなかった。

図10には01群の10ヶ月齢以降の成長曲線および早熟パーとスモルト各々の月別平均体長とその95%信頼区間を示す。01群の雄の早熟パー率から、早熟パーは雄、スモルトは雌と考えられる。図で、10ヶ月齢時点では早熟パーは平均体長(95%信頼幅)が24.7(±0.6)cmでスモルトの23.0(±0.6)cmより明らかに大きい、その差は月を追って縮まり、15ヶ月齢でスモルト30.8(±0.8)cm、早熟パー29.1(±0.7)cmと逆転して以降は、22ヶ月齢までスモルトの方が大きい。すなわち早熟パーは0⁺の間は成長が良いが、成熟以降は回復後もスモルトより成長が劣る。最終的に01群の平均体長は22ヶ月齢で39.2(±0.6)cm、性別では雄が37.9(±0.9)cm、雌が40.7(±0.6)cmとなった。

図11に14ヶ月齢の高成長系(07群)の早熟パーとスモルトを、同時期、同齢の野生魚(1月、1⁺、標識再捕個体)と対比して示す。この野生魚の体長は17.0cm

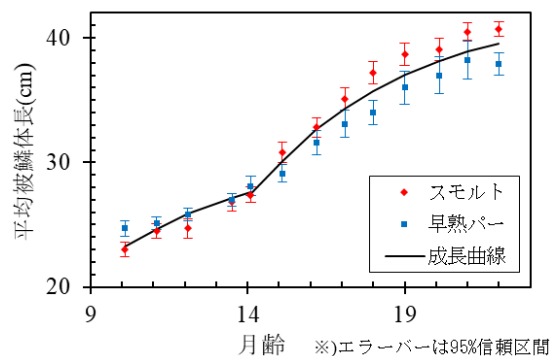


図10. 高成長系(01群)の10ヶ月齢以降の成長

であり、高成長系(パー、スモルトとも体長27.0cm)との大きさの違いは明らかである。藤岡⁷⁾、桑原ら⁸⁾が報告した野生魚の早熟雄の標準体長は、時期は10月で少し早い、各々平均が11.5cmと7.1cmで、被鱗体長に換算しても12.0cmと7.4cmであり、高成長系との差はさらに顕著である。なお、01群の14ヶ月齢における平均体長は27.7(±0.5)cm、その内早熟パーは28.1(±0.8)cm、スモルトは27.4(±0.6)cmで、ここに示す07群とほぼ同サイズである。

以上のことから、高成長系の2つの特徴、高成長と早熟雄について、次の様に総括できる。

高成長系作出用に選抜された雄親は早熟パーで、且つ親群中の最大個体であった。雌親はスモルトで、これも親群中では大きい方ではあったが雄親ほどではなかった。その結果、作出された01群は雄の殆どが早熟パーとなり、終生パー・マークと朱点は体側に残った。早熟パーは0⁺時の成長が優れるが、0⁺成熟以降の成長はスモルトに劣る。しかし親群の22ヶ月齢最大個体は早熟パー(01群の雄親)であり、この雄親は0⁺時の成長の速さとサイズ・アドバンテージを22ヶ月齢まで保持した個体である。この雄の子である01群では、スモルトー殆どが雌と推測さ



図11. 14ヶ月齢の高成長系(07群)と同時期の野生魚

れる一でさえ、その平均体長($40.7 \pm 0.6\text{cm}$)は雌親(32.4cm)を凌駕する大きさとなった。大型のパー型雄を親とすることにより、スモルト(雌)を含めた群全体が大型化したことになる。

加えて言えば、01 群の雌親には、親群内で最大級のスモルトを用いたが、これは高成長系にとって必須ではないと思われる。後代において、野生雌魚との交配を経た後の 07 群、08B 群は、ともに表 2 に示したように、01 群や 08F 群と同等に成長し、高成長という特徴は保っている。つまり、高成長系にとっては、22 ヶ月齢時点における大型のパー型雄の保持が重要ということである。

若齢成熟死亡 図 6、表 3 に示したように野生魚の成熟年齢には 1^+ ~ 5^+ と幅がある。図 12 に野生魚の 1^+ と 5^+ の成熟雄を示す。一方高成長系は 1^+ で全個体が成熟する。つまり高成長系は短命なのである。ビワマスは基本的には生涯 1 回成熟である。しかし、高成長系の 0^+ 早熟雄は回復して、翌年 1^+ でも成熟する。高成長系に限らず他の飼育群の 0^+ 早熟雄も然りである。また野生魚でも 1^+ で遡上回帰した成熟雄の中に、婚姻色を出さず外形では成熟魚とわかり難い個体がいる(図 12、下)が、こういう個体は回復して、翌年以降に再成熟する可能性があると思われる。こういう例外はあるとしても、基本的には 1 回成熟死亡だから、成熟は寿命を意味する。そこで高成長系の成熟について検討する。表 6 に野生魚と飼育各群の 1^+ 時点における成熟率と平均体長を示す。ここでいう 1^+ 時点は、飼育群は 22 ヶ月齢、野生魚は 2 歳直前の 10 月である。

野生魚の 1^+ 成熟魚の平均体長(95%信頼幅)は、雄が $31.2(\pm 0.4)\text{cm}$ 、雌が $32.8(\pm 1.3)\text{cm}$ である。また 1^+ での成熟率は雄が 10.1%、雌が 1.1%である。

他方、飼育各群の 1^+ 成熟であるが、“野生”と“飼育”



(上: 5^+ 齢、体長 51.8cm、下: 1^+ 齢、体長 30.5cm)
図 12. 野生魚の成熟雄 (2009.10)

表 6. 野生魚と飼育魚の 1^+ 成熟時の体長と成熟率

	野生魚	飼1群	継2群	推5群	推6群	01群
1^+ 雄成熟率(%)	10.1	85.9	84	88	85.4	100.0
1^+ 雌成熟率(%)	1.1	40.8			86.5	100.0
1^+ 成熟雄体長	31.2cm	22.0cm	25.6cm	27.6cm	30.4cm	37.9cm
1^+ 成熟雌体長	32.8cm	22.5cm	25.3cm	28.2cm	32.2cm	40.7cm
1^+ 未成熟魚体長	不定	18.8cm	不明		24.7cm	—

との比較という観点から、先ず 01 群を除いて検討する。飼育各群の 1^+ 成熟魚の平均体長は、飼 1 群の、雄 $22.0(\pm 0.5)\text{cm}$ 、雌 $22.5(\pm 0.9)\text{cm}$ に対して、推 6 群は、雄 $30.4(\pm 0.6)\text{cm}$ 、雌 $32.2(\pm 0.8)\text{cm}$ である。その間に位置する継 2 群、推 5 群の平均体長も併せてみると、雌雄とも継代が重なるほど大きくなる傾向がみられる。成熟率は飼 1 群の雌が 40.8%である他は、いずれも 80%以上である。野生魚と比較すると、飼育各群の平均体長は野生魚と同じ(推 6 群)か、むしろ小さい(飼 1 群~推 5 群)にも関わらず、飼育各群の 1^+ 成熟率は野生魚より明らかに高い。

野生魚の 1^+ 成熟率を見る限り、ビワマスは本来 2^+ 以上で成熟する魚といえるが、飼育すると 1^+ で成熟し易くなり、更に継代によって大型化とともに、大半の個体が 1^+ で成熟するということであろう。なお継代に伴う大型化は未成熟魚の平均体長にも現れている。興味深いのは、継代を重ねた推 6 群の未成熟魚の平均体長が、飼 1 群の成熟魚のそれより大きいことであるが、これについては後述する。

そして、高成長系 01 群をみると、 1^+ 成熟魚の平均体長は、雄 $37.9(\pm 0.9)\text{cm}$ 、雌 $40.7(\pm 0.6)\text{cm}$ と、雌雄ともに同世代の推 6 群より明らかに大きく、 1^+ 成熟率も雌雄とも 100%である。

以上のことを、次の様に総括する。ビワマスの場合、野生では低い 1^+ での成熟率が、飼育下では高くなることで短命の傾向があるが、選抜による大型化は 1^+ での成熟を確実なものにする為、高成長系は 2 歳までという短命となる。すなわち高成長系にとって、短命は必然的な特徴といえる。ただしビワマスは、高成長系も含めて雌は 0^+ で成熟せず、 0^+ 早熟雄も回復するので、これ以上短命は進行しないだろう。

IV. 高成長系ビワマスの素性

I ~ III の検討をもとに、高成長系の素性について総括する。

ビワマスは飼育継代すると大型化する傾向があり、これは家魚化の過程と考えられるが、5 世代も経るとその傾向は停滞する。また、ビワマスは飼育下で

は、河川残留型のパー(早熟パー、雄)が出現し易い。この早熟パーは生涯完全なスマルトにはならず、体側に朱点が残る。そして早熟パーは0⁺期の成長が速く、0⁺で成熟するが、回復して翌年も成熟する。ただし0⁺成熟後の成長はスマルトより劣るため、2年目(1⁺)はスマルトが追いつき、むしろ若干大きくさえなる。しかし早熟パーのうち0⁺期の成長が特に良い個体は、1⁺期も優位なサイズを保ち、22ヶ月齢でも群中最大個体となり得る。01群の雄親個体がこれに相当する。

高成長系初代、01群の親群は、継代推定第5代群で、既に家魚化による一定の大型化が進んでいた。その群中にいた、0⁺期の成長が特に良く、その優位なサイズを22ヶ月齢まで保持した早熟パーを雄親に用いたことで、スマルトを含めた群中の全個体が大型化したのが、01群である。ただし、大型化の結果か、早熟パーを親としたことが直接の原因かは定かではないが、01群の雄の殆どが早熟パーとなった。

また、01群の後代において、野生雌との交配を経ても、高成長という特徴が維持されたことから、高成長系保持の鍵となるのは、22ヶ月齢において最大級のパー型雄であるといえる。

高成長系は、高成長という特徴を得たことによって、ビワマスの1⁺齢での成熟可能サイズを超えた結果、全個体が22ヶ月齢で成熟し、2歳直前で死亡する。つまり高成長系にとって短命は宿命といえる。

以上の総括に加えて、本研究の飼育過程全般、および2010年実施の民間養魚場への高成長系種苗の試験的配布¹¹⁾後の飼育経過聞き取りを通じて得られた高成長系の特徴に関する事項を2点補足する。

- (1) 高成長系の特徴は、適切な飼育管理(池掃除、適正密度、適正注水量等)の下で、十分な給餌を行い、持てる成長能力を十分発揮させた場合に発現する。例えば、小型水槽で飼育された06群は十分成長できず、小型であった(既述)。また冬季低水温となる河川水を使用する養魚場では、成長停滞は避けられず、商用サイズの実現は3年目に持ち越された。
- (2) 高成長系の継代過程で野生雌との交配を経た後の世代では、スマルトの銀白色が鮮やかになり、野生魚に近い体色になった(図13)。ただし、これを客観的に評価するデータはなく、現時点では筆者の感想または印象という類のものである。

V. 今後のビワマス養殖にむけて



(2007.07)
※)野生雌との交配群の2世代後の08F群, 19ヶ月齢

図13. 銀白色が鮮やかな高成長系

ビワマス養殖業は、緒に就いたばかりであり、その発展のためには、飼育技術の改善や品種改良も必要であろう。高成長系ビワマスの3つの特徴をふまえ、今後取り組むべき課題について検討する。

高成長 言い換えれば速い成長は養殖魚としては長所であり、更に伸ばすことを考える。本研究では主に平均体長で継代や選抜育種による大型化を評価してきた。しかし飼育群の中には大小の個体差がある。図14に示すのは高成長系に現れた最大の個体で22ヶ月齢の体長が52.0cm。野生魚の4⁺、5⁺(図6参照)に匹敵する体格である。この3ヶ月前の姿で漁獲魚(野生魚)の中に並べても、かなり大きい部類に入ったであろう。高成長系に22ヶ月齢でこのサイズに至る能力があるとすれば、それを活かすべきで



08B群, ♂, 月齢22, 体長52.0cm (2006.10.24)

図14. 高成長系の最大個体

ある。目標をこれにおいた、次の様な飼育技術の改良が考えられる。

- (1) 給餌強化。高成長系は、飼料効率の上昇により大型化したのではなく、摂餌量が多いことによる。またビワマスは池底に沈んだ餌は食べない。観察の充実により、飽食量を把握して、給餌回数と量の調節などにより給餌量の増加を図る。
- (2) 全雌3倍体化。成熟を阻止して飼育期間を延長し、大型魚を生産する。これは醒井で既に技術開発に取り組みされているので、本稿では検討しない。また、育種技術として、次のものが挙げられる。

(3) 更なる選抜。高成長系はただ 1 回の個体選抜で作出し、1 または 2 回の野生魚との交配を経たものの、基本的には家系内の継代系統である。今後、この群から選抜育種によって、図 14 の個体の大きさを目標に大型化を目指すのも一法である。

早熟雄 ビワマスの商品価値が、全身トロといわれる肉質を活かせる刺身で、且つ活け造りの様に姿も併せて評価されるなら、商品はスマルトである必要があり、早熟パーは不要となる。早熟パーの出現を防ぐために、染色体操作と性ホルモン処理を組み合わせた全雌 2 倍体生産技術がある。これは既に醒井で取り組まれ、実用化されている。

別の観点として、早熟雄の成長の速さを利用した製品開発があり得る。高成長系の 0⁺の夏までの大型個体は、多くが早熟パーであり、これらを十分成長させて食用(塩焼き)に利用できる。これは同時に 1⁺飼育群のスマルト頻度の向上という利点もある。滋賀県漁業調整規則には、全長 25cm 以下のビワマスの採捕禁止条項があり、ビワマスの姿塩焼きは養殖魚でしか商品化できないという意味でも価値がある。

短命 短命のデメリットは商品としての期間が短いことである。前出の全雌 3 倍体化は短命対策にもなるが、ここではこれ以外の方法を検討する。

短命を改善する飼育技術としては、次の 2 つの電照飼育法が考えられる。

- (1) 親魚候補群の電照(短日処理)による成熟促進。採卵期を前に移すことで、飼育期間が延長できる。
 - (2) 飼育魚の電照(長日処理)による成熟抑制。飼育魚の成熟を遅らせて、飼育期間を延長する。
- いずれも電照条件を究明する必要がある。

新しい系統 短命の克服を飼育技術ではなく、育種技術に依って、新しい長命系統を作るのも一法である。野生ビワマスでは 2⁺以上での成熟が一般的だから、1⁺で成熟しない(し難い)系統作出もあり得よう。群馬県が作出した 3 年成熟系ニジマス「ギンヒカリ」¹²⁾¹³⁾が好例となるだろう。短命対策の(3)として挙げておきたい。

(3) 高成長系の作出時には棄却された満 2 歳の未成熟魚の飼育を継続して、翌年成熟した個体から次世代の親を選抜する。これを繰り返して遺伝的に固定する。

本研究の飼育データの中から、上記(3)の可能性を検討する。飼 1 群の 22 ヶ月齢における体長分布を、成

熟・未成熟別に図 15 に、推 6 群のそれらを図 16 に示す。高成長系作出の場合は、図 15、図 16 の上図の個体から大型魚を選抜、交配する。しかしここでは、未成熟魚(図 15、図 16 の下図)に着目する。未成熟魚を継続して飼育し、翌年成熟した個体から親を選抜して次世代を作出するのである。

飼 1 群の 1⁺成熟率は 63.4%、成熟魚の平均体長は 22.2cm、未成熟魚のそれは 18.8cm である。一方、推 6 群の 1⁺成熟率は 86.0%、成熟魚の平均体長は 31.3cm、未成熟魚のそれは 24.7cm である。先にも述べ、図 15 と図 16 の比較でもわかるように、継代を重ねると成熟率が高くなり、成熟魚のサイズも大きくなるが、併せて未成熟魚のサイズも大きくなる。しかも推 6 群未成熟魚の平均体長は、飼 1 群成熟魚

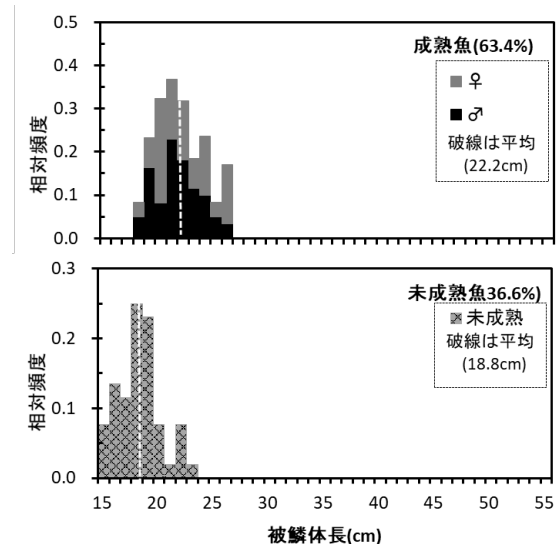


図 15. 飼 1 群の 22 ヶ月齢における体長組成

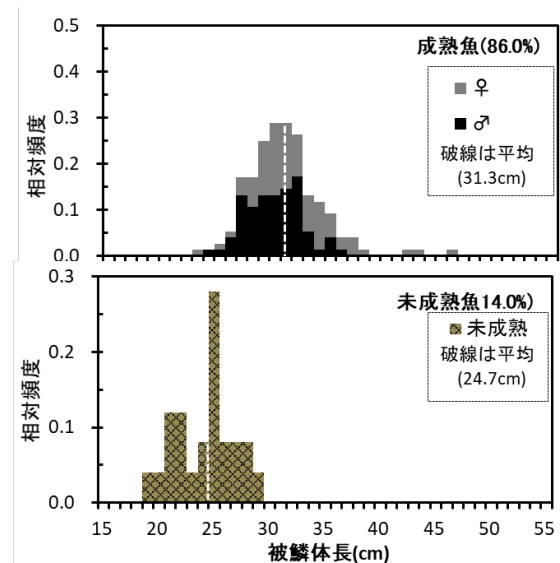


図 16. 推 6 群の 22 ヶ月齢における体長組成

のそれより大きい。継代すれば成熟率が上がるので、未成熟魚の選抜の余地は狭くなるが、継代(家魚化)すれば選抜しなくても未成熟魚のサイズは大きくなるというトレード・オフの関係がある。どの程度継代を利用するかであるが、本研究からは、継代による大型化が停滞する前(図4)まで、例えば3代程度は無選抜で継代した後に、未成熟魚からの選抜を開始するのが良いと思われる。いずれにせよ選抜育種には長い時間を要するのが普通である。広い視野の下での計画的な取り組みが必要であろう。

おわりに 琵琶湖におけるビワマスの2020年の採捕量は49.2トン(琵琶湖海区漁業調整委員会事務局調べに基づく)である。対してビワマス養殖業は2020年には、約10経営体で営まれ、この年の総出荷量は11トン(びわサーモン振興協議会集計)である。つまり天然物と養殖物の生産比率は、凡そ5:1ということになる。琵琶湖特産の食材としてだけでなく、琵琶湖での釣りも含めて、ビワマス人気が高まっている中で、過去の漁獲実績から見る限り、天然物の増産は見込めず、養殖物への期待は高まると思われる。今後のビワマス養殖の発展の為には、飼育技術の研鑽・改善や品種改良が求められるであろう。本稿で明かした養殖ビワマス「高成長系」の素性が参考になれば幸いである。

謝 辞

高成長系作出に関する育種研究では、飼育管理に関して、滋賀県醒井養鱒場の当時の職員、西出和彦、江竜勝一、坂本サカエの各氏、および当時の臨時職員の中村信子氏には一方ならぬお世話になった。また2003年の高成長系研究再開のきっかけを設けて頂いたのは、当時の滋賀県水産試験場醒井養鱒分場長、岩崎治臣氏である。以上の先輩諸氏に厚くお礼を申し上げたい。2004年以降の高成長系継代群の飼育管理、採卵作業では、滋賀県漁業協同組合連合会醒井事業場職員、上野嘉之(当時)、小笹双夏(当時)、西村哲也の各氏の手を煩わせた。深謝の意を表す。野生ビワマスの回帰親魚調査では、滋賀県漁業協同組合連合会高島事業所、北船木漁業協同組合、百瀬漁業協同組合の職員、組合員の皆様の御協力を得た。ここに記して謝意を表す。そして最後に研究全般に亘って、様々な御協力を頂いた滋賀県水産試験場の職員諸氏に深甚なる謝意を表す。

摘 要

- 1) 養殖用ビワマス、高成長系は、1⁺齢で2⁺齢の野生魚の大きさになるという高成長の他、河川残留型雄(早熟パー)の高頻度出現、1⁺齢での成熟死亡(短命)と、合わせて3つの特徴があった。これらの特徴を手掛かりに、この系統の素性を追究した。
- 2) ビワマスは飼育下で次の様な態様を現した。①継代によって大型化する傾向があるが、5世代も経るとその傾向は停滞する。②野生状態では稀な早熟パーが出現し易い。早熟パーは生涯完全なスモルトにはならず、体側の朱点も消えない。③早熟パーは0⁺期の成長に優れ、0⁺での成熟後も生存するが、1⁺期の成長はスモルトより劣り、再成熟後死亡する。
- 3) この様な飼育下でのビワマスの態様を背景として、1回の個体選抜で大型化に成功した高成長系の素性は、以下の様に解釈された。
- 4) 初代高成長群の親は、継代推定第5代群で、既に一定の大型化は進んでいた。
- 5) 親群の中にいた、0⁺期の成長の優位性を1⁺成熟時まで保持した群中最大体長の早熟パーを雄親に用いたことで、スモルトを含めた全個体が劇的に大型化したのが、初代高成長群であるが、この時点で全ての雄が早熟パーという特徴も付随した。この群を継代したのが高成長系である。
- 6) 高成長系の維持には大型の早熟パーが重要であることが、後代における野生雌との交配により確認された。
- 7) 高成長系の成長の良さが、ビワマスの1⁺齢での成熟可能サイズを超えさせたことで、全個体が22ヶ月齢で成熟、2歳直前での死亡という短命を招いた。

文 献

- 1) 荒賀忠一(1985): サクラマス群の学名・和名について. 日本産魚類大図鑑(益田一・尼岡邦夫・荒賀忠一・上野輝弥・吉野哲史 編), 38, 東海大学出版会, 東京.
- 2) 田中秀具 (2006): ビワマスの成長に関する選抜育種の研究. 滋賀県水産試験場研究報告, 51, 25-41.
- 3) 藤尾芳久・木島明博 (1987): 水産育種の基礎. 水産増養殖叢書, 36, 1-96, 社団法人日本水産資源保護協会, 東京.

- 4) 田中秀具 (2011) : 琵琶湖におけるビワマスの資源構造に関する研究. 滋賀県水産試験場研究報告,54,7-61.
- 5) 田中秀具 (2005) : 琵琶湖の固有種ビワマスの養殖研究. アクアネット,2005 年 12 月号,58-60.
- 6) 田中秀具(1993) : ビワマスの人為管理下における成長と成熟について. 平成 4 年度全国湖沼河川養殖研究会要録,124-130,宮城県.
- 7) 藤岡康弘(1991) : ビワマスの形態ならびに生理・生態に関する研究.滋賀県醒井養鱒場研究報告,3, 1-112.
- 8) 桑原雅之・井口恵一郎 (1994) : ビワマスにおける河川残留型成熟雄の存在. 魚類学雑誌, 40(4), 495-497.
- 9) 滋賀県水産試験場(1932): 鱒池中養殖試験(1)琵琶鱒櫻鱒比較試験. 昭和五年度滋賀県水産試験場事業報告,42-46.
- 10) 木曾克裕(2014) : 二つの顔をもつ魚サクラマス. ベルソープックス,043,1-186,成山堂書店,東京.
- 11) 田中秀具・桑村邦彦・西村哲也(2012) : 高成長系ビワマスの成長に関するモニタリング. 平成 22 年度滋賀県水産試験場事業報告,84.
- 12) 松岡栄一・佐藤敦彦・星野勝弘・薩美賢策(1995) : ニジマス 3 年成熟系の固定. 群馬県水産試験場研究報告,1,18-21.
- 13) 新井肇・松岡栄一・星野勝弘・茂木実・信沢邦宏・薩美賢策(1999) : ニジマス 3 年成熟系の固定－Ⅱ. 群馬県水産試験場研究報告,5,11-16.

