

北海道水産試験場研究報告

第 86 号

SCIENTIFIC REPORTS OF HOKKAIDO FISHERIES RESEARCH INSTITUTES No. 86

北海道立総合研究機構水産研究本部

北海道余市町

2014年9月

Hokkaido Research Organization
Fisheries Research Department

Yoichi, Hokkaido, Japan

September, 2014

北海道立総合研究機構水産研究本部の水産試験場は次の機関をもって構成されており、北海道水産試験場研究報告は、これらの機関における研究業績を登載したものです。

In addition, the Fisheries Research Department of the Hokkaido Research Organization will now comprise the following seven local Fisheries Research Institutes. The study achievements of these institutes will be published in the “Scientific reports of Hokkaido Fisheries Research Institutes”.

**地方独立行政法人
北海道立総合研究機構
水産研究本部**

(Local Independent Administrative Agency
Hokkaido Research Organization
Fisheries Research Department)

中央水産試験場 (Central Fisheries Research Institute)	046-8555 余市郡余市町浜中町238 (Hamanaka-cho, Yoichi, Hokkaido 046-8555, Japan)
函館水産試験場 (Hakodate Fisheries Research Institute)	040-0051 函館市弁天町20-5 函館市国際水産・海洋総合研究センター内 (Benten-cho, Hakodate, Hokkaido 040-0051, Japan)
釧路水産試験場 (Kushiro Fisheries Research Institute)	085-0024 釧路市浜町2-6 (Hama-cho, Kushiro, Hokkaido 085-0024, Japan)
網走水産試験場 (Abashiri Fisheries Research Institute)	099-3119 網走市鱒浦1-1-1 (Masuura, Abashiri, Hokkaido 099-3119, Japan)
稚内水産試験場 (Wakkanai Fisheries Research Institute)	097-0001 稚内市末広4-5-15 (Suehiro, Wakkanai, Hokkaido 097-0001, Japan)
栽培水産試験場 (Mariculture Fisheries Research Institute)	051-0013 室蘭市舟見町1-156-3 (Funami-cho, Muroran, Hokkaido 051-0013, Japan)
さけます・内水面水産試験場 (Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute)	061-1433 恵庭市北柏木町3-373 (Kitakashiwagi-cho, Eniwa, Hokkaido 061-1433, Japan)

北海道水産試験場研究報告

第86号

目 次

隼野寛史

網走湖産シラウオ *Salangichthys microdon* の生活史と個体群動態、および
資源の持続的利用に関する研究（学位論文） 1

齊藤節雄

循環濾過式飼育技術について（総説） 第1報 システム構成と要素技術 81

齊藤節雄

循環濾過式飼育技術について（総説） 第2報 種苗生産への適用 103

志田 修

根室海峡におけるスケトウダラ魚群の分布と海況－Ⅱ
1990年代後半の産卵期における分布と海況 125

川崎琢真，清水洋平，岩佐 睦，吉田眞也，乗原康裕

ミトコンドリアDNA 16S リボゾームRNA 遺伝子解析による奥尻島周辺のカキ類の種判別 137

春日井 潔，隼野寛史，眞野修一，渡辺智治，吉川朋子，斎藤真美，脇元理恵

耳石微量元素から推定した屈斜路湖に生息する湖沼型ベニザケの降海遡上履歴（短報） 145

虎尾 充

北海道根室海峡沿岸河川で捕獲された小型カラフトマス（短報） 151

（2014年9月）

**SCIENTIFIC REPORTS
OF
HOKKAIDO FISHERIES RESEARCH INSTITUTES**

No.86
CONTENTS

HIROFUMI HAYANO

Life history, population dynamics, and sustainable use of Icefish *Salangichthys microdon*
in Lake Abashiri, Hokkaido (Doctoral thesis) 1

SETSUO SAITO

Recirculating aquaculture system (RAS) (Review)
I . System structure and technological components 81

SETSUO SAITO

Recirculating aquaculture system (RAS) (Review)
II . Applications of RAS to seed production 103

OSAMU SHIDA

Distribution of the walleye pollock, *Gadus chalcogrammus* (*Theragra chalcogramma*),
and oceanographic conditions in the Nemuro Strait, Japan – II Distribution of spawning
adults in the late 1990's 125

**TAKUMA KAWASAKI, YOHEI SHIMIZU, MUTSUMU IWASA, SHINYA YOSHIDA
and YASUHIRO KUWAHARA**

Identification of oysters in Okushiri Island by mitochondrial 16S rRNA analysis 137

**KIYOSHI KASUGAI, HIROFUMI HAYANO, SHUUICHI MANO, TOMOHARU WATANABE,
TOMOKO YOSHIKAWA, MAMI SAITO, and RIE WAKIMOTO**

Upstream and downstream migration history of lacustrine sockeye salmon captured
in Lake Kussharo estimated from otolith microchemistry (Short Paper) 145

MITSURU TORAO

Instance of Small Pink Salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* in rivers at the Nemuro Strait,
Eastern Hokkaido, Japan (Short Paper) 151

(September, 2014)

網走湖産シラウオ *Salangichthys microdon* の生活史と個体群動態, および資源の持続的利用に関する研究 (学位論文)

隼野寛史

北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場

Life history, population dynamics, and sustainable use of Icefish *Salangichthys microdon* in Lake Abashiri, Hokkaido (Doctoral thesis)

HIROFUMI HAYANO

Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, *Eniwa, Hokkaido 061-1433, Japan*

The Japanese icefish *Salangichthys microdon* of Lake Abashiri has high commercial value as a typical fisheries resource in inland water fisheries in Hokkaido. However, the informations available on this species such as population dynamics and life history is very poor, and the annual catches of icefish are unstable. This study clarifies the development of fishery resource management for sustainable use of the icefish in Lake Abashiri. Therefore, the fluctuation mechanism of population size, spawning habitat and the life history of icefish in Lake Abashiri were elucidated. The life history was validated by field observations based on the hypothesis by the trace element analysis of otoliths and analysis data of icefish fisheries such as CPUE. In addition, the estimation method for population size of icefish in Lake Abashiri was developed in this study based on the features of their life history. And furthermore, an appropriate management strategy of icefish resources in Lake Abashiri was proposed based on Ricker's stock-recruitment curve. The results are summarized as below.

The timing of start of upstream migration of adult icefish to Lake Abashiri from Port of Abashiri was observed from late April to early May, when the water temperature of Abashiri River reached 5°C. The numbers of upstream migration changed with the tidal period, and increased at the time of the spring tide when there was frequent flow of the seawater from Port of Abashiri. Icefish seem to migrate efficiently from Okhotsk Sea to Abashiri Lake using the saltwater intrusion.

Icefish adults, which migrated to Lake Abashiri from Port of Abashiri, were distributed throughout Lake Abashiri but mainly around the mouth of the feeder river. No icefish migration to the upstream section from Lake Abashiri was observed. From the temporal changes in gonad somatic index (GSI) of female adult icefish collected in Abashiri River system, the spawning season was estimated to be from late May to mid-June. In addition, from the frequency distribution for the egg diameter of mature female icefish collected in Abashiri River system, the spawning behavior seems to be performed a plurality of times during the spawning season. The sex ratio greatly changed spatiotemporally.

The migration history of 20 individuals of adult female icefish was examined by the otolith Sr:Ca ratio. The findings suggested that the life history pattern of icefish in Lake Abashiri consisted of two types: i.e., 3 individuals belonged to the lake resident group, 17 individuals belonged to the anadromous migration group. In the anadromous migration group, the estimated body lengths at the beginning of the downstream migration were approximately 30 mm (4 individuals) and approximately 50 mm (13 individuals).

Icefish larvae emerged in Lake Abashiri in late May. The findings suggested that icefish larvae that hatched on the coast of Lake Abashiri were dispersed throughout the lake by diffusion of the lake flow. Vertical distribution of icefish larvae was observed in all water depths of the aerobic layer, but many individuals of icefish larvae tended to be distributed in the middle layer of the aerobic layer.

In fast-growing individuals of icefish larvae, the body length was more than 25 mm in mid-July, and larvae were transferred

to the juvenile stage.

Icefish juveniles were distributed unevenly or extensively in Lake Abashiri.

The growth curve of icefish in Lake Abashiri was fitted by using the exponential curve between July–November 1999–2006. The specific growth coefficient was 0.0065 on average. The specific growth coefficients of 2000 (0.0092) and 2005 (0.0081) were greater than those of other years.

Seine net fishing that targets icefish juveniles in Lake Abashiri was started in September every year. It was estimated that icefish juveniles migrated to Okhotsk Sea from Lake Abashiri in September–October during the fishing season.

The timing of downstream migration was synchronized with the tidal rhythm. Individuals of downstream migration increased at all times when the flow direction of Abashiri River current was favorable. The peak of downstream migration was observed at a time when the river temperature was below the seawater temperature. Icefish seemed to move toward the sea efficiently by using the water flow of Abashiri River.

The growth curve of ice fish in Lake Abashiri was fitted by using von Bertalanffy's growth curves based on the mean body length and variance by year class. The growth coefficient (k) of females ranged from 1.9 to 5.1, and males ranged from 2.0 to 4.5. The growth coefficient of the 2005 year class was maximum in both males and females.

Icefish eggs were distributed in the sediment comprised of sand and gravel in the shallow coastal waters. The density of icefish eggs tended to be higher in medium sand–gravel where the grain size was larger. Furthermore, there were few icefish eggs in the sediment where silt clay was predominant.

Icefish have lived in Lake Abashiri since the early 1930s because of climate change and topographical features, and have been caught by commercial fisheries since 1936. Their annual catches in 1936–2007 except 2005 fluctuated between 1 to 94 tons. The periodicity of one-year intervals relating to the life history of icefish was observed in annual catches. Thus, it seems that the population size of icefish is influenced by the parental numbers.

When juvenile icefish began to emigrate from Lake Abashiri to Okhotsk Sea, the density of juvenile icefish declined rapidly. Additionally, fisherman in Lake Abashiri changed the target from icefish to Japanese smelt *Hypomesus nipponensis*. Therefore, changes in the pattern of CPUE decrease were caused by these two factors.

In addition, the CPUE of icefish fishery was reduced by rising water followed by heavy rain. In 1992 and 1998, the CPUE of the first day of the fishing season showed an extremely low value by rising water just before the beginning of the fishing season. In 2001 and 2006, rising water followed by heavy rain occurred during the fishing season. The CPUE after rising water was much lower than that before rising water. The icefish seem to be stimulated into seaward migration by rising water.

Blue tide occurred during the fishing season in Lake Abashiri in 2004, leading to high mortality rates of a large number of juvenile icefish. Furthermore, the population characteristics of icefish in the 2005 year class showed the lowest value in all developmental stages as exemplified by the significantly small number of adult fish. As a result, icefish fishery was suspended in 2005.

Population sizes at the beginning of each fishing season from 1985 to 2006 were estimated to be $36,763 \times 10^3$ – $487,590 \times 10^3$ individuals based on DeLury's second model and the density of juveniles.

The relationship between the number of adults and recruitment fitted well with Ricker's reproduction model. Carrying capacity (K) and maximum sustainable yield (N_{MSY}) estimated by the Ricker stock–recruitment curve were 31.345×10^6 and 106.597×10^6 individuals, respectively. The initial population size of icefish in Lake Abashiri increased with an increase in the number of previous generation adult fish. However, the initial population size was reduced to reverse when the number of previous generation adult fish exceeded N_{MSY} . In 1992 and 2006, the initial population size of next generation fish was significantly reduced because the number of adult fish in both exceeded K .

Icefish catch in Lake Abashiri fluctuated, reflecting the population size in principle, but the catch was unexpectedly poor when there was blue tide and rising water caused by heavy rain. The remaining population size (approximately equal to or the image of the number of adults) excessively impacted the initial population size of the next generation.

For more sustainable and greater rational use of icefish resources in Lake Abashiri, leaving behind about 31 million uncaught individuals every year is necessary. In particular, in the case of missed opportunities of catch caused by rising water, it is necessary to catch fish that exceed N_{MSY} after the migration from Okhotsk Sea to Lake Abashiri. As a result, it is considered possible to maintain appropriate adult fish numbers.

キーワード：CPUE, MSY, 網走湖, 個体群動態, 再生産関係, 生活史, シラウオ

目 次

第1章 緒言

- 1.1 網走湖の環境特性
- 1.2 シラウオの分類と分布
- 1.3 網走湖におけるシラウオの漁業史
- 1.4 研究の背景と目的

第2章 生活史

2.1 材料および方法

遡上行動/親魚の湖内分布/耳石微量元素分析/仔魚の水平分布/仔魚の鉛直分布/稚魚の湖内分布/降河行動/海域沿岸における採集/成長解析

2.2 結果

遡上行動/親魚の湖内分布/耳石 Sr:Ca 比分析/仔魚の水平分布/仔魚の鉛直分布/稚魚の湖内分布/降河行動/海域沿岸における分布/成長曲線

2.3 考察

遡上行動/親魚の湖内分布/初期生活/降河行動/生活史

第3章 産卵場の分布と底質環境

3.1 材料および方法

塩淡水境界層水深の把握/シラウオ卵の採集/底質の粒度分析/統計解析

3.2 結果

塩淡水境界層水深/卵採集時における湖水の物理環境/卵分布と底質の粒度組成

3.3 考察

第4章 個体群の動態とその変動機構

4.1 材料および方法

漁獲資料の収集と解析/漁家毎の漁業情報の収集/網走川における流量データ/初個体群サイズの推定/発育段階毎の個体群動態に関わる諸特性値の算出/再生産関係

4.2 結果

漁獲量変動/CPUEと河川流量/初個体群サイズの推定/稚魚分布指数/発育段階毎の個体群動態/再生産関係

4.3 考察

第5章 総合考察

要約

謝辞

文献

第1章 緒 言

1.1 網走湖の環境特性

網走湖は、オホーツク海沿岸の網走市と大空町にまたがる汽水湖であり、1級河川網走川の下流部に形成されている (Fig. 1)。長軸は北東—南西方向に伸長し、周囲長44km、最大湖長11km、最大湖幅4km、最大水深16.1m、平均水深7mである。本湖は、周辺の能取湖、藻琴湖、湧沸湖などと同様に、かつての海の一部 (湾) が湾口に堆積した漂砂によって海と遮断され、長い年月を経て徐々に低鹹化した海跡湖である (高安・飛鳥, 1930)。湊・北川 (1955) によると、本湖は10,000~7,000年以前は海峡の一部であり、7,000~3,000年前に高鹹性の海湾の一部となり、3,000~1,500年前の中鹹性を経て、1,500~1,300年前から低鹹性の水域になったものと推定されている。その後、大正期から昭和初期までは純淡水湖であったが、1930年代に入り急激に塩分が上昇して、現在では独特な汽水環境を呈している (佐野, 1937; 元田, 1950; 黒田, 1967)。

網走湖の主な淡水流入源は、網走川、女満別川、トマップ川であり、中でも網走川が総流入量の70~90%を占めている。これらを含めた集水面積は1,259km²と大きく、道内最大である。湖の北東には流出河川である網走川があり、7.2kmの河道によってオホーツク海とつながっている。網走湖は、湖心部が最も深く、流出口で急激に浅いという湖盆地形のため、いったん海水が侵入すると長く底層に滞留する。下層水は低水温、高塩分で密度が大きく、表層水と混合することなく、上層水との間には慢性的に密度躍層が形成される。この鉛直的に堅固な2層構造により、網走湖はほぼ上層水のみが循環する部分循環湖となっている (大槻・多田, 1993)。また、嫌気的な下層水には、多量の硫化水素や無機塩類が溶存状態で蓄積されている。上層水中の栄養塩類は、広大な流域からの流

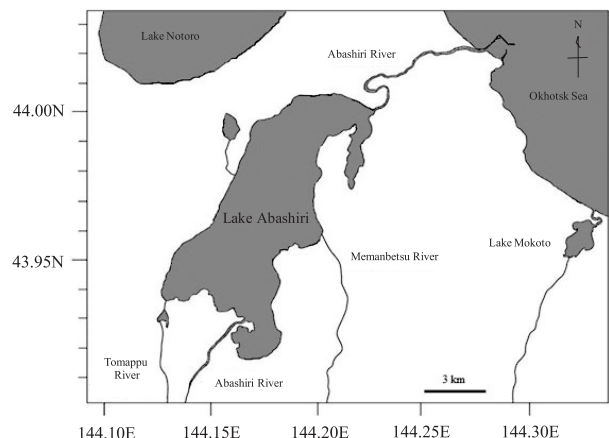


Fig.1 Map showing Lake Abashiri and adjacent rivers in eastern Hokkaido, Japan.

入に加え、強風時などには下層水からも供給されるため、網走湖の上層は栄養塩レベルが高く典型的な富栄養状態を呈している。このような独特な汽水環境により、網走湖は生物生産が高く、古くから水産業が盛んである（三上，2000）。網走湖への海水侵入がはじめて確認されたのは、1927年であるが（湊・北川，1955），高塩分水が安定的に湖底に貯留するようになったのは1935年以降である（中尾ら，1983）。この時期は、網走川の河口を囲む網走港が建設され、さらに河道改修により下流域の通水が良くなった時期と一致しており、これら一連の河川工事が網走湖の汽水化の一因になったものと考えられている（佐野，1975）。中でも、1931年に周辺住民により自発的に行われた中州の掘削が、網走湖への海水侵入の主因と考えられている（池永ら，1998a）。一方、網走湖へ向かって逆流する海水は、湖から流出する湖水の流量にも影響を受けている（三上，2000）。すなわち、河道底層を遡上する海水の上部には、湖から流出する淡水が流下しており、その密度境界で摩擦応力が働いて遡上する海水を下流方向へと引き戻している。中尾（1998）は、網走湖の底層水が低鹹水から高鹹水へと急激に変化した時期が、渇水年の頻発した時期と極めてよく一致することを指摘している。このように、網走湖の水質環境は、過去から現在まで降水量の経年変化によって変動している。

網走湖の下層水は、嫌気的で生物に有害な硫化水素を多量に含んでいる。そのため、下層水の規模や深度は漁場環境を考える上で極めて重要な要素となる。網走湖における湖水環境の特徴として、青潮の発生が知られている（大槻・多田，1993）。池永ら（1999）の青潮発生メカニズムによると、成層化した水域に強風が連吹すると、表層水の吹き寄せにともなう水面勾配と静水圧的に釣り合うように、下層の嫌気的な高塩分水塊が風上方向に湧昇する。それに伴って下層水中の汚濁物質が上層に連行されるため、水域全体の水質汚染が進行する。青潮の名の由来は、この下層水に含まれる硫化物イオンが表層の酸素と結合し、化学的な酸化作用による中間生成物からの散乱光により水面が青緑色あるいは乳白色に変色することにある。また、青潮発生が長期間継続することはほとんどないが、湖や沼などの閉鎖水域で発生した場合には、生態系や漁業資源にも甚大な被害を及ぼす。網走湖では、かつては青潮の発生は皆無であったが、1987年に突如として発生するようになり、その後は多い年で年5回、平均すると年1～2回の頻度で継続的に発生が見られている。池永ら（2004）は、観測と数値解析から網走湖における青潮の発生条件を明らかにしており、低塩分の上層水と高塩分の下層水との境界層（以下「塩淡水境界層」と記す。）の水深が5mと想定した場合、15m/secを超す強

風が約5時間にわたって連吹すると青潮が発生し、塩淡水境界層が浅いほど風速が低くても青潮が発生しやすい。近年、網走湖において青潮の発生頻度が高くなっている原因は、塩淡水境界層水深の上昇によるものと考えられている（北海道開発局網走開発建設部，2010）。

塩淡水境界層を塩分10の水深、塩淡水境界層水深を水面から塩淡水境界層までの深さと定義すると、網走湖の塩淡水境界層水深は、1950～1980年頃までは8～12mで推移していたが、その後急速に上昇し、1987年には5m程度となった。この原因は1980～1987年の降水量減少と考えられており、湖へ流入する淡水の減少によって湖水流出量が減り、結果的に海水の逆流を助長させたものと考えられている。その後、塩淡水境界層水深は1987年以降5～8mの範囲で比較的安定していたが、2003年から再び急激に浅くなり、湖と海との水位差が最も大きくなる冬季には2～3mにまで低下するようになった（Fig. 2）。この原因については十分明らかにされていないが、淡水流入量の減少と、近年の平均潮位の上昇が関連していると考えられている（池永ら，1998b；北海道開発局網走開発建設部，2010）。2004年9月には、台風18号の接近に伴う強風のため、青潮が発生し、シラウオの大量斃死が発生した。

このような状況から、国土交通省は「網走川水系網走川水環境改善緊急行動計画（清流ルネッサンスⅡ）」を策定し、青潮の発生を抑制するためには堰によって海水の浸入を制御し、塩淡水境界層を水深6～7mに維持する必要があるとしている（北海道開発局網走開発建設部，2010）。この提言に従って、網走川の流出河道には海水遡上量を制御するための可動堰が設置され、2005年以降冬季間の海水侵入と塩淡水境界層の上昇が人為的に抑制されている。

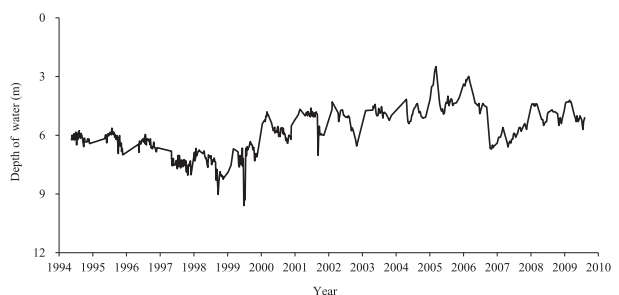


Fig.2 Depth (m) of interface layer between fresh and sea water in Lake Abashiri. Data: Hokkaido Regional Development Bureau Abashiri Development and Construction Department (2010).

1.2 シラウオの分類と分布

シラウオ *Salangichthys microdon* は、シラウオ科 *Salangidae* に属する体長70～100mmの小型魚で、その寿命は満1年の年魚である（落合・田中，1986）。ハゼ科 *Gobiidae*

のシラウオ *Leucopsarion petersii* などとともに、幼形成熟 (Harada *et al.*, 2003, 2005) する数少ない魚類の一種であり、体表に色素が少なく、透明で、成熟した雄の臀鰭基部を除いて鱗を欠いている。また、消化管は直線状で、盲嚢状の胃がなく、全体的に内部骨格の化骨度合いが低いなど、成熟時においても幼魚に見られる形質を示す (Saruwatari, 1988)。産卵期は2~6月で (松原・落合, 1965), 河川下流域や汽水湖内の浅場の砂礫底に粘着性纏絡卵を産出する (脇谷・高橋, 1913; 千田, 1973a; Saruwatari, 1988)。シラウオ科魚類は、現在までに4属11種が報告されているが、その分布はすべて北東アジアに局在している (Regan, 1908; 脇谷・高橋, 1913; Roberts, 1984; 猿渡, 1994)。本邦には、シラウオのほか海産のイシカワシラウオ *Salangichthys ishikawae* (脇谷・高橋, 1913; 藤本, 1954; 堀, 1969, 1971; 竹内, 1972, 1974; Senta *et al.*, 1986; 川端ら, 1994), 環境省によるレッドデータブックで絶滅危惧種に指定されているアリアケシラウオ *Salanx ariakensis* (水谷ら, 2000; 日比野ら, 2002) およびアリアケヒメシラウオ *Neosalanx regain* (田北ら, 1988) の3属4種が生息している。これらの中で、北海道で生息が確認されているのはシラウオのみである。

シラウオはシラウオ科でもっとも分布域が広く、北海道から岡山までの太平洋沿岸、および熊本までの日本海沿岸の汽水域に広く分布している。国外では、朝鮮半島東岸からロシア極東に至る沿岸地方 (落合・田中, 1986), サハリン南部の汽水域に分布している (Moukhametova, 2010)。シラウオを対象とした漁業は、河口域や内湾、汽水湖などの汽水域が大きく発達した地域で行われている。シラウオは、北海道ではオホーツク海側の網走湖 (隼野, 2001) やサロマ湖 (小長谷, 2004), 日本海側の石狩川 (福田, 1994a, 1994b), 太平洋側の厚岸湖 (山口, 2003) などで主に漁獲されている。道外では、青森県の小川原湖 (遊佐ら, 1972) や秋田県の八郎湖 (三浦ら, 1955), 茨城県の北浦 (加瀬林, 1967), 愛知県の豊川と矢作川 (堀田・田村, 1954), 三重県の長良川 (岡田・森, 1957), 岡山県の高梁川 (千田, 1973a, 1973b), 島根県の宍道湖 (河合, 1914; 川島, 1989) など古くから漁獲されている。また、福島県と青森県の太平洋沿岸では、イシカワシラウオの船曳き網漁業でシラウオが混獲されている (川端ら, 1994; 鷹崎, 2010)。シラウオ漁業の操業形態は水域や地方によりさまざまであり、一般的に河口域周辺では四手網や棒受け網などの敷き網やフクベ網などの小型定置網が用いられる。内湾や汽水湖では、それらに加えて刺し網や地曳き網、船曳き網などが多く用いられる。漁獲量は全国で年間300~1,300トン程度であるが、近年は減少傾向にある。農林水産省の内水面漁業生産統計調査

によると、2000~2010年における主要生産県の平均漁獲量は、青森県が644トン、茨城県が140トン、島根県が46トン、北海道が25トン、秋田県が19トンであった (<http://www.maff.go.jp/j/tokei/>)。

1.3 網走湖におけるシラウオの漁業史

網走湖における漁業の端緒は、1900 (明治33) 年までさかのぼる。郷土史を見ると、女満別原野 (現、大空町) に入植した鳥取県人が漁労に従事したのが本湖での漁業の始まりとされている (女満別町, 1969)。その後、大正期になって移住者が増えると、網走湖畔でワカサギ *Hypomesus nipponensis*, ハゼ科, スジエビ *Palaemon paucidens* などを対象とした漁業者が増加した。さらに、1924 (大正13) 年に専用漁業権が認可されると、これらの漁業が組織的に営まれるようになった (高安・飛鳥, 1930; 西網走漁業協同組合, 1999)。現在、網走湖の漁業を支える主な水産資源は、ヤマトシジミ *Corbicula japonica*, ワカサギ, シラウオの3種である (Fig. 3)。ワカサギが開拓当初から重要な漁獲資源となっていたのに対し、シラウオとヤマトシジミは網走湖の汽水化にともなって漁獲量が増加した (佐野, 1975)。現在では、これらの3種は何れも道内

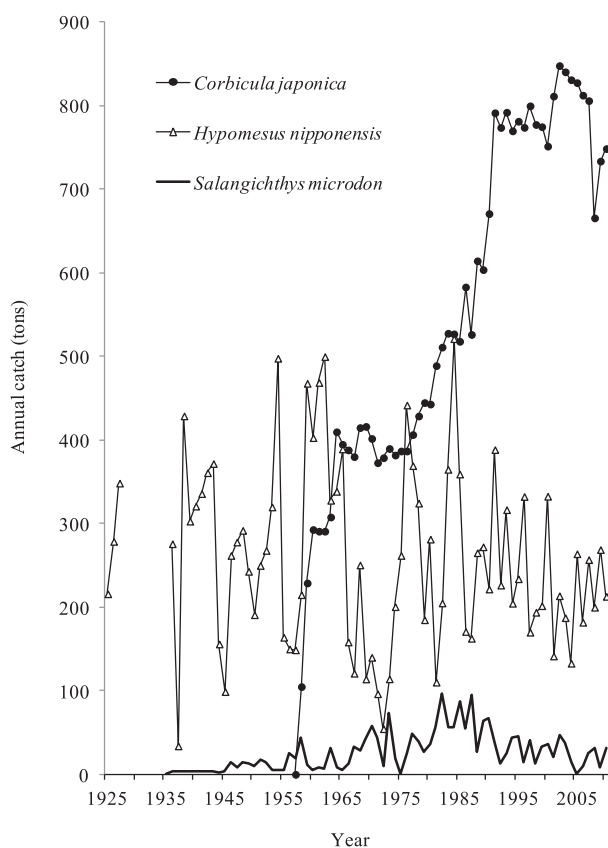


Fig.3 Annual catches of icefish *Salangichthys microdon*, Japanese smelt *Hypomesus nipponensis*, and brackish water clam *Corbicula japonica* in Lake Abashiri.

生産量の6~8割以上を網走湖産が占めている。また、網走湖産ワカサギはその漁業生産ばかりでなく、全国の主要なワカサギ生産地への種卵供給という重要な役割も担っている（大槻・多田, 1993；鳥澤, 1999）。

網走湖が完全な淡水湖であった、少なくとも1930年にはシラウオの生息は認められていない（高安・飛鳥, 1930）。佐野（1937）によると、シラウオは湖水が汽水化し始めた1933年頃より急激に出現数が増え、1937年当時には漁獲量も増加傾向にあったことが記録されている。網走湖産シラウオの漁獲量は、漁獲が開始された1936年から1966年までの年別漁獲量が報告されており（黒田, 1967）、その後、1973年までの漁獲量が追加報告されている（佐野, 1975）。また、それ以降は西網走漁業協同組合が各年の漁獲量を集計しデータを蓄積している。

網走湖において、シラウオ漁業は西網走漁業協同組合の30漁家によって行われ、そのすべてがワカサギ漁業との兼業で営まれている。シラウオ漁業で使用する漁具や漁法は、基本的にはワカサギと同一である。ワカサギ漁業の詳細については鳥澤（1999）に詳しく述べられている。網走湖産シラウオは、毎年9~12月にかけて実施される曳き網漁業においてのみ漁獲されており、網走湖の漁業者は秋季に先ずシラウオを漁獲し、その後、漁獲対象をシラウオからワカサギへと移行させる。漁獲開始日は、シラウオあるいはワカサギの成長に基づいて決定され、通常年は9月から開始されるが、遅い年には10月になることもある。漁法は、すべて船を用いたいわゆる「かけまわし方式」の曳き網漁業である。各船には発電機と揚網機が装備されているが、資源保護を目的として魚群探知機の使用は禁止されている。水揚げされたシラウオは、仲買人を通じて主に札幌や東京方面へ生鮮で出荷される。大空町では、毎年9月に「白魚まつり」が開催され、刺身や天ぷら、井ぶりなどが町民や観光客へ提供されている。また、網走市ではシラウオをキチジ *Sebastolobus macrochir*、カラフトマス *Oncorhynchus gorbusha*、スケトウダラ *Theragra chalcogramma*、ツチクジラ *Berardius bairdii*、ワカサギ、ヤマトシジミとともに「活き粋7珍」に選定し、網走市を代表する水産物として漁業や観光振興に活用している。

1.4 研究の背景と目的

前章に述べたように、網走湖は現在、北海道におけるヤマトシジミ、ワカサギ、シラウオの生産量の6~8割以上を占めており、道内で最も重要な内水面漁場となっている。また、古くから湖水環境（高安・飛田, 1930）や餌料生物（元田・石田, 1948, 1949；石田, 1950, 1952）に関わる調査研究が行われてきた。このほか、ヤマトシ

ジミ（Baba, 2006）やワカサギ（鳥澤, 1999；浅見, 2004）の漁業資源に関わる知見も多い。しかし、網走湖の代表的な漁業資源であるシラウオについては、これまで研究対象とされた経緯がなく、その生活史や資源に関する生物学的情報は極めて少ないのが現状である。また、シラウオの漁獲量は年変動が大きく、漁業者は有益な資源管理指針がない状態でシラウオ漁業を営んでいる（隼野, 2001）。

他水域のシラウオに関する研究は、比較的古くから産卵や卵発生に関する断片的な報告（堀田, 1951；堀田・田村, 1954；岡田・森, 1957；千田, 1973a, 1973b）が見られるほか、近年になり涸沼、小川原湖、由良川、石狩川において生活史を中心に詳細に行われている。シラウオは、以前は遡河回遊魚とみなされていたが（McDowall, 1988；松原・落合, 1965）、最近になり水域によって多様な生活史を有することが明らかとなってきた。例えば、由良川のシラウオはすべての個体が河口周辺から沿岸域一帯で一生を過ごすと考えられている（桑村, 1993）。ただし、石狩川では河口周辺から沿岸域一帯で一生を過ごす個体群の他に、一時期を淡水域で過ごし、再び降海する両側回遊型の個体群も存在する（山口, 2006）。また、汽水湖の涸沼ではすべての個体が降海せず、水系内で生活史を完結させる（Saruwatari and Okiyama, 1992）。一方、同じく汽水湖の小川原湖では生活史に多型が認められ、湖内に残留する個体群の他に、一時期降海して沿岸域で生活する遡河回遊型の個体群が存在する（片山ら, 2008）。このように、シラウオは生息水域の環境特性により生活様式をさまざまに分化させ、個体群を維持してきたものと考えられる。

シラウオの個体群動態に関する知見（加瀬林・浜田, 1973）は少なく、近年においても同じ水域に生息するワカサギとの関連から考察されたものはいくつか見られる程度である。霞ヶ浦では1980年代以降、ワカサギとシラウオの個体群サイズが同様な変動傾向を示してきたことが報告されている（久保田, 1998, 2002）。また、小川原湖では、稚仔の分布特性から両種が棲み分けを行い、競争を避けていると考えられており（三浦, 1992）、宍道湖（川島, 1989）や霞ヶ浦（野内, 2006）においても同様な種間関係が示唆されている。

本研究の目的は、網走湖のシラウオ漁業資源を持続的に利用するための管理指針を確立することである。そのために、これまで不明であった網走湖産シラウオの生活史を明らかにするとともに、漁業情報をもとに個体群動態のメカニズムを解明した。

第2章 生活史

シラウオの分布域は、基本的には汽水湖や河口周辺から沿岸域あるいは内湾などの淡水と海水が混合する汽水域であるが、水域によっては一生のうちの一時期を海水あるいは淡水域で過す個体群が存在する。McDowall (1988) と塚本 (1994) に基づくと、シラウオの回遊様式には、非通し回遊型と通し回遊型の2型が存在することになる。さらに、既往の知見をもとにシラウオの生活史をこの2型に分類すると、非通し回遊型には河口周辺から沿岸域一帯の汽水域で一生を過すものと(桑村, 1993), 汽水湖あるいは汽水湖を含む水系内で生活史を完結させるものがある(Saruwatari and Okiyama, 1992)。一方、通し回遊型には、河口や沿岸の汽水域で孵化した後、河川を遡上して淡水域で生活する両側回遊型(山口, 2006; 岡田ら, 2009)と、汽水湖で孵化した後、降海して沿岸域で生活する遡河回遊型(片山ら, 2008)がある。そして、通し回遊型が存在するすべての水域では生活史に多型分岐が認められ、非通し回遊型の個体群も存在する。

網走湖に生息するシラウオの生活史はこれまで主に漁業者の経験的識見から遡河回遊型と考えられてきたが、科学的には明らかにされていない。シラウオの資源変動機構ならびにその管理手法を検討するためには、先ず生活史の全容を明らかにしたうえで、生息水域における分布特性と回遊現象のメカニズムの解明が必要である。

本章では、Saruwatari (1988) が示したシラウオの卵期、仔魚期、稚魚期および成熟期の発育段階別にシラウオを採集し、時空間分布と成長を明らかにすることによって網走湖産シラウオの生活史を明らかにする。さらに、親魚の耳石微量元素分析によって回遊履歴を推定し、生活史を通した野外観察結果と比較することで、生活史の詳細を検討した。

2.1 材料および方法

遡上行動 親魚の採集は、主に流出河川である網走川で行った。河口から5.5km上流の採集定点(St.1)において(Fig. 4)、フクベ網と呼ばれる小型定置網(Fig. 5a)を用いて海域から網走湖へ遡上する親魚を採集した。フクベ網は、網地が総て目合2mmのもじ網で作られており、開口部を下流方向へ向けて設置した。フクベ網による親魚の採集は2000年、2005年および2006年のそれぞれ4~6月にかけて行った。フクベ網を設置後、24時間中に採集されたシラウオを調査日1日分の標本として、日別の採集個体数を比較した。網の設置作業にともなう影響を排除するため、調査開始の約1時間前には設置作業を完了させ、入網魚を一旦取り除いてから採集を開始した。ただし、採集日が連続している場合には、前日分の標本回収が終

わった時点で次の採集の開始時刻とした。基本的には、毎回、開始時刻が午前9~10時になるように調整したが、場合によっては若干前後した。採集期間中の河川と海域の水温を、フクベ網の設置地点および網走港内の、それぞれ底から60cmの位置に設置した水温ロガー(StowAway TidbiT, Onset社)により計測した。

網走川への遡上前の状況を調べるため、補足的に網走港内に設定した採集定点のSt.18において(Fig. 4)、シラウオの目視観察ならびに集魚灯とタモ網による採集を試みた(Fig. 6)。

2005年4月27~28日にかけて、入網した標本を3時間おきに計数し、遡上の日周変動を分析した。また、河川の物理環境を把握するため、標本採集の直後にフクベ網開口部の水深および流速(流速計CR-7型, YOKOGAWA社)を計測するとともに、表層と底層の水温および塩分を測定した(水温塩分計ACT20-D, アレック電子社)。流速値は、便宜的に順流時(網走湖から網走港方向への流れ)には正の値、逆流時(網走港から網走湖方向への



Fig.4 Map showing the study area and sampling stations of icefish in Lake Abashiri.

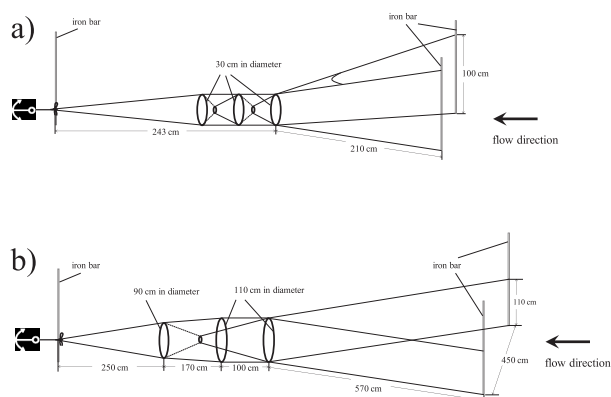


Fig.5 Trap-nets for collecting adult (a) and juvenile (b) of icefish in Abashiri River. Mesh size: 2mm, Unit: cm.



Fig.6 Landing-net and fishing-light sampling adult icefish in Port of Abashiri.

流れ)には負の値で表現した。さらに、気象庁のホームページ (<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>) より、網走港における潮位データを手入した。

採集したシラウオ標本は、直ちに10%ホルマリン溶液に固定し、固定から計測までの時間経過による体長収縮および体重減少の影響を小さくするために、採集後8日以上経過してから体長および体重を計測した。また、一部の雌の生殖腺重量および孕卵数も計測した。なお、脊索屈曲前の仔魚では、体長サイズは吻端から脊索末端まで、それ以降の個体では下尾骨末端までを用いた。

親魚の湖内分布 網走湖内に設定した採集定点のSt.3~16において (Fig. 4), シラウオ親魚の採集を行った。ただし、後述する夏季(7~9月)の稚魚を対象とした採集においても、主に産卵後の親魚が混獲されることから、ここでは1990~2007年の夏季(7~9月)に得られた標本も加えて検討することにした (Table 1)。シラウオの採集には、曳き網漁業で実際に使用されているものを小型化した試験用の曳き網を用いた (烏澤, 1999)。網は全長約55m, 網丈約5mで、コッド・エンド部の網地には目合2mmのもじ網が使われている。曳網方法は、実際の漁業と同様に船外機船をアンカーで固定して行ういわゆる「かけ回し漁法」とし、曳き網の巻き取りにはラインホーラー、揚網にはネットホーラーを用いた。また、曳き網の長さはすべての採集定点において片側約100mずつとした。親魚の分布と湖水の物理環境との関連を調べるため、すべての採集定点において、揚網時にメモリー式STD (Model-AST-1000S, アレック電子社) を用いて、湖底から表層までの水温および塩分を0.2m間隔で観測した。

採集した標本の中からシラウオ親魚を選別し、計数して各採集定点におけるCPUE (個体数/網) を算出した。

1999~2007年において、全年で共通して採集が行われた定点は、St.4, St.8~10およびSt.14であった (Table 1)。そこで、湖央のSt.9を除いた4採集定点によりCPUE平均値を算出し、平均値が最も高い採集日の値をその年の親魚分布指数とした。なお、シラウオは主に表層に分布するが、沖合の採集定点では網の下縁が着底せず、採集魚が逃避する危険性を完全には否定できない。そのため、St.9におけるシラウオの採集効率は、網の下縁が着底する他の採集定点とは異なる可能性が考えられるため、すべての年でSt.9の結果は平均値の算出から除外した。

標本は、採集後直ちに10%ホルマリン溶液に固定し、8日間以上経過してから体長と体重を計測した。また、一部の雌については生殖腺重量の計測も行った。シラウオ科魚類の卵巣は左右で大きさが異なり、体腔の前後に偏在する (高野, 1989)。1999年5月21日に採集された雌の一部から左右の卵巣を取り出し、それぞれの卵数を計数するとともに万能投影機を用いてすべての卵径を計測した。また、この標本とは別に、1999年の5~8月に採集された雌の一部から左側の卵巣の一部を取り出し、万能投影機上で卵径を測定した。

シラウオの体長 (L) と孕卵数 (N) には、 $N = a L^b$ のアロメトリー式が成り立つことが知られている (堀田, 1951)。本研究では、年級群毎の産卵数を推定するため、2004年5月19日に採集した93個体の測定データを用いて、網走湖産シラウオの体長 (cm) と孕卵数 (粒) との関係性を明らかにした。まず、 N および L を、それぞれ $\ln N$ および $\ln L$ に変換し、両者の関係を線形化して回帰分析を行った。回帰直線の有意性を確認した後、統計解析ソフト (JMP9.0.2, SAS Institute Japan 社) を用いて、 L と N の関係をアロメトリー式へ当てはめた。なお、回帰直線の有意性は「回帰係数=0」の帰無仮説を分散比により有意水準1%で検定した。

網走湖から流入河川への遡上状況を明らかにするため、2001年5~7月に女満別川流入部より約500m上流に位置する採集定点のSt.2, および網走川流入部より約1km上流に位置する採集定点のSt.17において、フクベ網 (Fig. 5a) による親魚の採集を試みた。

耳石微量元素分析 生息環境履歴を明らかにするために、2000年6月8日に、採集定点のSt.10およびSt.14 (Fig. 4) で採集された親魚の中から一部を抽出し、耳石微量元素の分析に供した。実験室において各標本の体長を計測した後、それぞれの左側頭部から耳石 (扁平石) を採取した。生物顕微鏡下で耳石の中心核から縁辺までの最大半径を計測した後、微量元素分析に供するまで耳石を70%エタノール中に保存した。微量元素分析用の試料作製ならびに分析作業は以下の手順により行った (Arai *et al.*,

Table 1 Sampling data on adult icefish collected by a seine net in Lake Abashiri

Year	Date	Sampling site	Number of sites	Year	Date	Sampling site	Number of sites
	-	-	-		-	-	-
	-	-	-		21-May	St. 4, 8-10, 14	5
1990	16-Jul.	St. 3-16	14	1999	12-Jul.	St. 3-16	14
	6-Aug.	St. 3-16	14		2-Aug.	St. 3-16	14
	3-Sep.	St. 3-16	14		30-Aug.	St. 3-16	14
	-	-	-		18-May	St. 4, 8-10, 14	5
	-	-	-		8-Jun.	St. 4, 8-10, 14	5
1991	15-Jul.	St. 3-12, 14-16	13	2000	17-Jul.	St. 3-16	14
	5-Aug.	St. 3-16	14		1-Aug.	St. 3-16	14
	4-Sep.	St. 3-16	14		4-Sep.	St. 3-16	14
	-	-	-		23-May	St. 4, 8-10, 14	5
	-	-	-		21-Jun.	St. 4, 8-10, 14	5
1992	13-Jul.	St. 3-16	14	2001	16-Jul.	St. 3-16	14
	3-Aug.	St. 3-16	14		1-Aug.	St. 3-16	14
	7-Sep.	St. 3-16	14		28-Aug.	St. 3-16	14
	-	-	-		23-May	St. 4, 8-10, 14	5
	-	-	-		20-Jun.	St. 4, 8, 9, 10, 14, 15	6
1993	2-Aug.	St. 3-16	14	2002	16-Jul.	St. 3-16	14
	23-Aug.	St. 3-16	14		31-Jul.	St. 3-16	14
	22-Sep.	St. 3-16	14		20-Aug.	St. 3-16	14
	-	-	-		22-May	St. 4, 8-10, 14	5
	-	-	-		26-Jun.	St. 4, 8-10, 14	5
1994	18-Jul.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8	2003	15-Jul.	St. 3-16	14
	8-Aug.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8		13-Aug.	St. 3-16	14
	5-Sep.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8		26-Aug.	St. 3-16	14
	-	-	-		19-May	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	-	-	-		18-Jun.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
1995	17-Jul.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8	2004	15-Jul.	St. 3-15	13
	7-Aug.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8		2-Aug.	St. 3-16	14
	4-Sep.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8		31-Aug.	St. 3-5, 7, 8, 10, 11, 13-16	11
	-	-	-		24-May	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	-	-	-		20-Jun.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
1996	16-Jul.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8	2005	20-Jul.	St. 3-16	14
	5-Aug.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8		2-Aug.	St. 3-16	14
	2-Sep.	St. 3-16	14		29-Aug.	St. 3-16	14
	-	-	-		23-May	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	-	-	-		21-Jun.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
1997	14-Jul.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8	2006	21-Jul.	St. 3-16	14
	4-Aug.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8		9-Aug.	St. 3-16	14
	8-Sep.	St. 3-9, 11-16	13		29-Aug.	St. 3-16	14
	-	-	-		25-May	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	-	-	-		21-Jun.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
1998	14-Jul.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8	2007	19-Jul.	St. 3-16	14
	6-Aug.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8		6-Aug.	St. 3-16	14
	3-Sep.	St. 3-16	14		30-Aug.	St. 3-16	14

2003)。(1) 個体別に耳石をスライドグラス上にのせ、エポキシ樹脂 (Epofix, Struers社) で包埋した。(2) ダイヤモンド研磨盤 (Discoplan-TS, Struers社) を用いて耳石の核を露出させ、さらに自動研磨機 (Planopol-V, Struers社) により、粒度 $6\text{ }\mu\text{m}$ および $1\text{ }\mu\text{m}$ のダイヤモンド・ペーストで耳石表面を研磨した。(3) 試料を超音波洗浄機で洗浄後、脱イオン水で濯いだ。(4) 試料を白金パラジウムでコーティングした。(5) 波長分散型電子プローブマイクロアナライザー (以下、EPMA: JEOL JXA-8900, JEOL社) により、耳石中心核から縁辺までの長軸上に沿って $2\text{ }\mu\text{m}$ 間隔で Sr および Ca 濃度を計測した。なお、EPMA の測定条件はビーム電流 $1.2\times 10^{-8}\text{ A}$ 、加速電圧 15 kV 、電子ビーム焦点 $2\text{ }\mu\text{m}$ とし、標準試料には、 CaCO_3 および SrCO_3 を用いた。

耳石の成長は、体成長に比べて環境に対する応答がやや遅れるものの、体成長を反映して成長するため、耳石輪紋径から過去の体長を逆算できる (渡邊, 1997)。本研究では、耳石 Sr:Ca 比の変化した体長を逆算するために、EPMA 分析に供した 20 個体に網走湖と網走川で採集した 91 個体 (標準体長: $31\sim 83\text{ mm}$) を加え、耳石最大半径と体長との関係式を求めた。

仔魚の水平分布 網走湖内に設定した採集定点の St.4~15 において (Fig. 4), シラウオ仔魚を採集した。採集は 1999~2006 年の各年 5~7 月に旬 1 回程度行った (Table 2)。シラウオ仔魚の採集は、浅見 (2004) が考案した改良型稚魚ネット (口径 130 cm 、円筒部側長 190 cm 、円錐部側長 230 cm 、網地の目合: 0.33 mm ; Fig. 7) により行い、採集方法はネットのリングを水面下まで水没させ、採集定点の周辺を直径数 10 m の円を描くように、曳網速度約 1 ノット で 3 分間表層を曳網した。ネット口部には濾水計を装着して、採集時の濾水率を算出した。また、仔魚の空間分布と湖水環境との関係を明らかにするため、揚網後、すべての採集定点においてメモリー STD を用いて、湖底から表層までの水温および塩分を 0.2 m 間隔で観測した。標

本は、採集後直ちに 5% 中性ホルマリン溶液に固定して実験室へ持ち帰り、後日シラウオ仔魚を抽出、計数した。標本中には、シラウオ仔魚とともに多くのワカサギ仔魚が含まれていた (浅見, 2004)。この 2 種の識別は、実体顕微鏡下において、脊索屈曲前 (体長 8 mm 以下) の個体では尾柄部上下の黒色素胞の有無、また、背鰭原基出現後の個体では背鰭原基と肛門との位置関係により行った (猿渡・沖山, 1988)。濾水量 100 m^3 当りの採集個体数を仔魚分布密度 (個体数/ 100 m^3) として、各採集定点における時系列変化を比較、検討した。脊索屈曲前の仔魚では、体長サイズは吻端から脊索末端まで、それ以降の個体では下尾骨末端までを用いた。

仔魚の鉛直分布 シラウオ仔魚の鉛直分布を明らかにするために、2009 年 6 月 26 日と 7 月 6 日に稚魚ネットによる層別採集を行った。仔魚の採集定点は水深によって、水深が浅い沿岸部の採集定点 (St.10 と St.14)、湖央最深部の採集定点 (St.9)、その中間の採集定点 (St.5) とした (Fig. 4)。採集方法は、基本的には前述の水平分布の場合と同様とした。ただし、ネット口部のリングには鉄棒をとりつけ、リング上部の水深が最大水深に合わせてそれぞれ 0 cm (表層)、 130 cm 、 260 cm および 390 cm になるよう、鉄棒の長さを調整した。採集した仔魚は、直ちに 5% 中性ホルマリン溶液に固定して実験室へ持ち帰り、シラウオ仔魚を抽出後、採集定点・水深別に仔魚分布密度 (個体数/ 100 m^3) を算出した。また、各採集定点における塩淡水境界層水深 (第 1 章「1-1. 網走湖の環境特性」で前説) を把握するため、仔魚採集後にメモリー STD を用いて、湖底から表層までの水温と塩分を 0.2 m 間隔で観測した。

稚魚の湖内分布 網走湖内に設定した採集定点の St.3~16 において (Fig. 4), シラウオ稚魚の採集を行った。稚魚の採集は、1985~2006 年の各年 7~9 月に 3 回ずつ実施し (Table 3), 採集方法は基本的に親魚と同様とした。各採集定点における CPUE (個体数/網) を算出し、その時系列変化を比較、検討した。また、各採集日の CPUE (個体

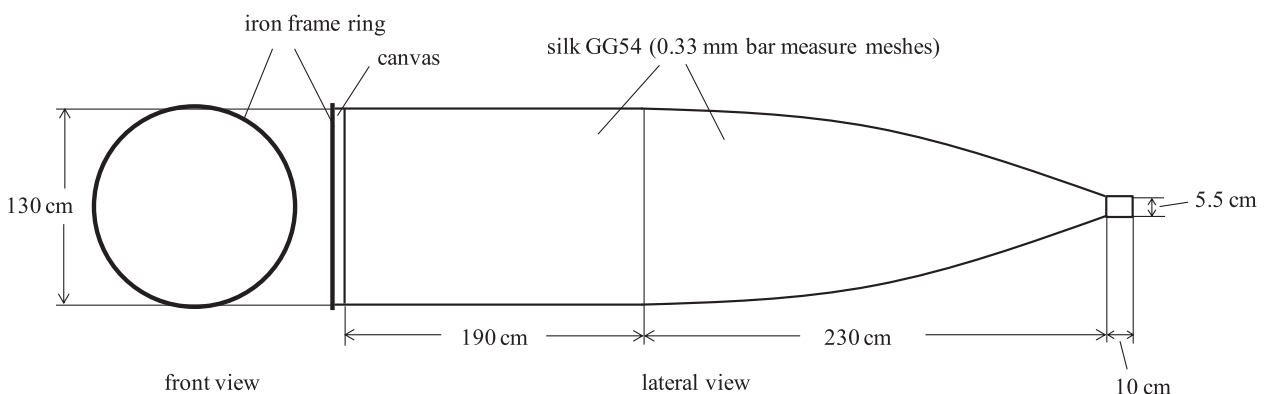


Fig.7 Schematic diagram of improved larva-net (Asami, 2004) for sampling larvae of icefish in Lake Abashiri. Unit: cm.

Table 2 Sampling data on larval icefish collected by a larva-net in Lake Abashiri

Year	Date	Sampling site	Number of sites
1999	31-May	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	9-Jun.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	23-Jun.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	2-Jul.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	13-Jul.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
2000	11-May	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	1-Jun.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	9-Jun.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	23-Jun.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	7-Jul.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	19-Jul.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	2-Aug.	St. 4, 8, 14, 15	4
2001	24-May	St. 4, 5, 8-10, 14, 15	7
	8-Jun.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	22-Jun.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	9-Jul.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
2002	10-May	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	24-May	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	6-Jun.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	21-Jun.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	17-Jul.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	1-Aug.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
2003	8-May	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	23-May	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	10-Jun.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	27-Jun.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	16-Jul.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	7-Aug.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
	28-Aug.	St. 4, 8-10, 14, 15	6
2004	7-May	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	24-May	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	4-Jun.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	17-Jun.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	9-Jul.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
2005	16-May	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	2-Jun.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	16-Jun.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	5-Jul.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
2006	9-May	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	17-May	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	30-May	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	7-Jun.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	23-Jun.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	12-Jul.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9
	26-Jul.	St. 4-6, 8-10, 12, 14, 15	9

数/網) 平均値をその月の稚魚分布指数とした。なお、シラウオは主に表層に分布するが、沖合の採集定点では網の下縁が着底せず、採集魚が逃避する危険性を完全には否定できない。採集定点の St.6, St.9 および St.12 におけるシラウオの採集効率は、網の下縁が着底する水深 5m 以下の他の採集定点とは異なる可能性が考えられるため、すべての年でこの 3 採集定点の結果は稚魚分布指数の算出から除外した。また、1994 年と 1995 年は、採集定点の St.5, St.7, St.11, St.13 におけるデータが得られなかったため、これらを除いた 7 採集定点により稚魚分布指数を算出した。各採集日で CPUE (個体数/網) が最大となった採集定点をシラウオとワカサギで比較した (鳥澤, 1999; 隼野未発表資料)。標本は、採集後直ちに 10% ホルマリン溶液に固定し、8 日以上経過してから体長と体重を計測した。稚魚の分布と湖水環境の関連性を明らかにするため、揚網時にすべての採集定点でメモリー式 STD を用いて、湖底から表層までの水温と塩分を 0.2m 間隔で観測した。

稚魚の体長は、1999~2006 年の各年 9~11 月に行われたシラウオ曳き網漁業の漁獲物から、各旬 1 回程度 100~500 個体の標本を任意に抽出して計測した。ただし、2005 年は休漁により漁獲物が得られなかったため、試験操業から得られた標本を用いて体長を計測した。1999~2006 年の各年で、第 1 回目の稚魚採集時 (7 月) からその年の最後の標本採取時までの成長速度を算出した。成長速度は瞬間成長係 $g(L)$ として、下式により求めた (LeBrasseur and Parker, 1964)。

$$g(L) = (\ln L_t - \ln L_0) / (t_1 - t_0)$$

ここで、 L_t は最終標本採取時 t_1 における平均体長 (mm)、 L_0 は第 1 回目の稚魚採集時 t_0 (7 月) における平均体長を示す。

降河行動 降河魚は、採集定点の St.1 (Fig. 4) において遡上魚と同様の方法で採集した。フクベ網の開口部は、遡上魚と同様に基本的に下流方向へ向けて設置した (Fig. 5b)。採集は、2001 年および 2004~2006 年の各年 7~12 月に不定期あるいは連続的に行った。標本回収と水温観測は、遡上魚採集時と同様の方法で行った。2001 年 10 月 3 日~4 日にかけて 3 時間おきに入網魚を採集し、降河個体数の日周変動を明らかにした。その際フクベ網は 2 ケ続使用し、一方は開口部を上流方向へ、他方は下流方向へ向けて方向別に採集個体数を計数した。また、採集直後にフクベ網設置地点の水深、流速、表層および底層の水温、塩分を測定した。これらの観測データを気象庁のホームページ (<http://www.jma.go.jp/jma/index.html>) から入手した網走港潮位データとともに、同じ時系列上に並べて分析した。

標本は、採集後直ちに 10% ホルマリン溶液に固定し、

8 日以上経過してから体長と体重を計測した。また、産卵後の雌が採集された場合には他の標本とともに固定し、後日、生殖腺重量と卵数を計測した。

海域沿岸における採集 降海後のシラウオ標本を採集するため、2002 年 4 月 16 日に St.19 (Fig. 4) において曳き網 (網の全長 13m, コッド・エンド部は目合 3mm のもじ網) によりシラウオを採集した。採集は、ドライスーツを着用した研究スタッフ数名が網をひき回すことにより行った。曳網は、碎波帯の約 300m 区間で行い、汀線に沿って場所を変えながら 8 回曳網した。

成長解析 発育段階別に採集したシラウオ標本の計測データを用いて、成長式を求めた。用いた標本は 1998~2006 年級群で、それぞれ稚魚ネット、曳き網およびフクベ網により網走湖と網走川で採集されたものである。また、これらに 1998~2007 年の漁獲物から抽出された標本も加えて分析を行った。漁獲物からの標本採取は、各年の漁期中に旬 1 回程度行い、漁場全体から任意に標本を抽出した。ただし、2005 年は前述の理由から漁獲標本が得られなかったため、試験操業から得られた標本を用いた。標本は、採取後直ちに 10% ホルマリン溶液に固定し、8 日以上経過してから体長を計測した。通常、性別は漁期中の 9~11 月では肉眼による判別が困難であるが、2004 年級群は例外的に第二性徴が発現したため性別判別も行った。

シラウオの成長式には、von Bertalanffy 式を使用した。

$$l(t) = l_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

ここで、 l_{∞} 、 k 、 t および t_0 は、それぞれ極限体長、成長係数、年齢および計算上体長が 0 となる年齢である。成長式への当てはめは、MS-Excel 2007 (Microsoft Japan 社) の Solver を用いて、非線形重みづけ最小 2 乗法により推定した。なお、成長式の当てはめには、性別不明の年齢および体長データは雌雄両方の成長式推定に用いた。

2.2 結果

遡上行動 遡上前のシラウオの集群状況を観察するため、2002 年 4 月 17 日 (19:00~21:00) に網走港内に設定した採集定点の St.18 において、集魚灯を用いてシラウオを目視観察するとともに、タモ網を用いてその一部を採集した。防波堤から海面へ向かって集魚灯を点灯後、約 20 分経過してから照明照射領域 (以下、照明スポット) 内を横切るシラウオを目視観測により計数した。シラウオは、10 個体以下の群れを形成しながら断続的に 5~6 群が照明スポット内を横断した。タモ網で採集された雌 10 個体と雄 8 個体の平均体長は、雌が 79.0mm (範囲: 71.5~84.0mm)、雄が 76.6mm (74.0~78.0mm) であった。また、採集時の表層水温は 6.2℃、塩分は 31.4 であった。

同様の観察を、2005 年の 4 月 12 日 (19:00~20:00)、4

Table 3 Samling data on juvenile icefish collected by a seine-net in Lake Abashiri

Year	Date	Sampling site	Number of sites
1985	18-Jul.	St. 3-16	14
	7-Aug.	St. 3-16	14
	13-Sep.	St. 3-8, 10, 11, 13, 15, 16	11
1986	22-Jul.	St. 3-16	14
	12-Aug.	St. 3-16	14
	9-Sep.	St. 3-16	14
1987	13-Jul.	St. 3-16	14
	4-Aug.	St. 3-16	14
	3-Sep.	St. 3-16	14
1988	12-Jul.	St. 3-16	14
	8-Aug.	St. 3-16	14
	6-Sep.	St. 3-16	14
1989	12-Jul.	St. 3-16	14
	8-Aug.	St. 3, 4, 7, 8, 10, 11, 13, 15, 16	9
	5-Sep.	St. 3-16	14
1990	16-Jul.	St. 3-16	14
	6-Aug.	St. 3-16	14
	3-Sep.	St. 3-16	14
1991	15-Jul.	St. 3-12, 14-16	13
	5-Aug.	St. 3-16	14
	4-Sep.	St. 3-16	14
1992	13-Jul.	St. 3-16	14
	3-Aug.	St. 3-16	14
	7-Sep.	St. 3-16	14
1993	2-Aug.	St. 3-16	14
	23-Aug.	St. 3-16	14
	22-Sep.	St. 3-16	14
1994	18-Jul.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8
	8-Aug.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8
	5-Sep.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8
1995	17-Jul.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8
	7-Aug.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8
	4-Sep.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8
1996	16-Jul.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8
	5-Aug.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8
	2-Sep.	St. 3-16	14
1997	14-Jul.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8
	4-Aug.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8
	8-Sep.	St. 3-9, 11-16	13
1998	14-Jul.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8
	6-Aug.	St. 3, 4, 8-10, 14-16	8
	3-Sep.	St. 3-16	14
1999	12-Jul.	St. 3-16	14
	2-Aug.	St. 3-16	14
	30-Aug.	St. 3-16	14
2000	17-Jul.	St. 3-16	14
	1-Aug.	St. 3-16	14
	4-Sep.	St. 3-16	14
2001	16-Jul.	St. 3-16	14
	1-Aug.	St. 3-16	14
	28-Aug.	St. 3-16	14
2002	16-Jul.	St. 3-16	14
	31-Jul.	St. 3-16	14
	20-Aug.	St. 3-16	14
2003	15-Jul.	St. 3-16	14
	13-Aug.	St. 3-16	14
	26-Aug.	St. 3-16	14
2004	15-Jul.	St. 3-15	13
	2-Aug.	St. 3-16	14
	31-Aug.	St. 3-5, 7, 8, 10, 11, 13-16	11
2005	20-Jul.	St. 3-16	14
	2-Aug.	St. 3-16	14
	29-Aug.	St. 3-16	14
2006	21-Jul.	St. 3-16	14
	9-Aug.	St. 3-16	14
	29-Aug.	St. 3-16	14

月26日(20:00~22:00)および5月10日(20:00~21:00)にも行った。4月12日では、ワカサギおよびイトヨ *Gasterosteus aculeatus* が多数認められたものの、シラウオは出現しなかった。観察時の表層水温は1.9℃であった。4月26日では、集魚灯下の照明スポット内を断続的に横切るシラウオの群れが観察され、その中からタモ網により雌2個体および雄1個体が採集された。採集時の表層水温は4.3℃であった。5月10日では、ほぼ連続的にシラウオが集魚灯下の照明スポット内を横切る様子が観察された。観察時の表層水温は6.3℃であった。シラウオは、表層水温の上昇にともなって網走港内に集群した。

網走川に設定した採集定点のSt.1におけるシラウオ親魚採集個体数の時系列変化を、Fig. 8~10に示した。2000年は、4月下旬~6月中旬にフクベ網による採集を6回行った(Fig. 8)。4月28日と5月1日では、シラウオ親魚は採集されなかった。採集時の河川水温は何れも5℃以下であった。水温が8℃を超える5月中旬から親魚の遡上が観察され、5月17日にはこの年最大となる雄608個体、雌552個体が採集された。5月31日は雄1個体のみ採集され、6月17日には全く採集されなかった。月齢および潮位変動との関連を見ると、採集ピーク時の5月17日は満月の前日で海面水位の日周変動が119cmと大きく、中潮から大

潮への移行期であった。

2005年は、4月上旬~5月下旬に18回の採集を行った(Fig. 9)。遡上魚は、河川水温が2~3℃で推移する4月中旬までは採集されなかった。ただし、5℃を超え、海水温との差が大きくなった4月下旬から観察されるようになり、4月27日には雄21個体、雌38個体が採集された。5月12日には、この年最大の雄39個体、雌37個体が採集された。5月20日以降は採集されなかった。親魚の採集個体数と月齢および潮位変動との関連を見ると、採集個体数が最も多かった5月12日は新月から4日目、海面水位の日周変動が111cmと潮位変動の大きい時期であった。

2006年は、4月19日~6月14日までの連続採集を行った(Fig. 10)。なお、4月23日と6月9~12日は増水でフクベ網が設置できず、この間のデータは欠測となった。採集個体数の時系列変化を見ると、遡上数の多い時期が3回認められ、その最大値は5月26日の雄673個体、雌711個体であった。採集個体数は河川と海との水温差が著しい時期に増加した。採集個体数が増加した時期は、何れも海面水位の日周変動が100cmを超える潮位変動の大きい時期と一致した。

採集個体数と月齢との関係は、3ヶ年とも新月の前後で採集個体数が最大となる場合が多かったものの、満月の

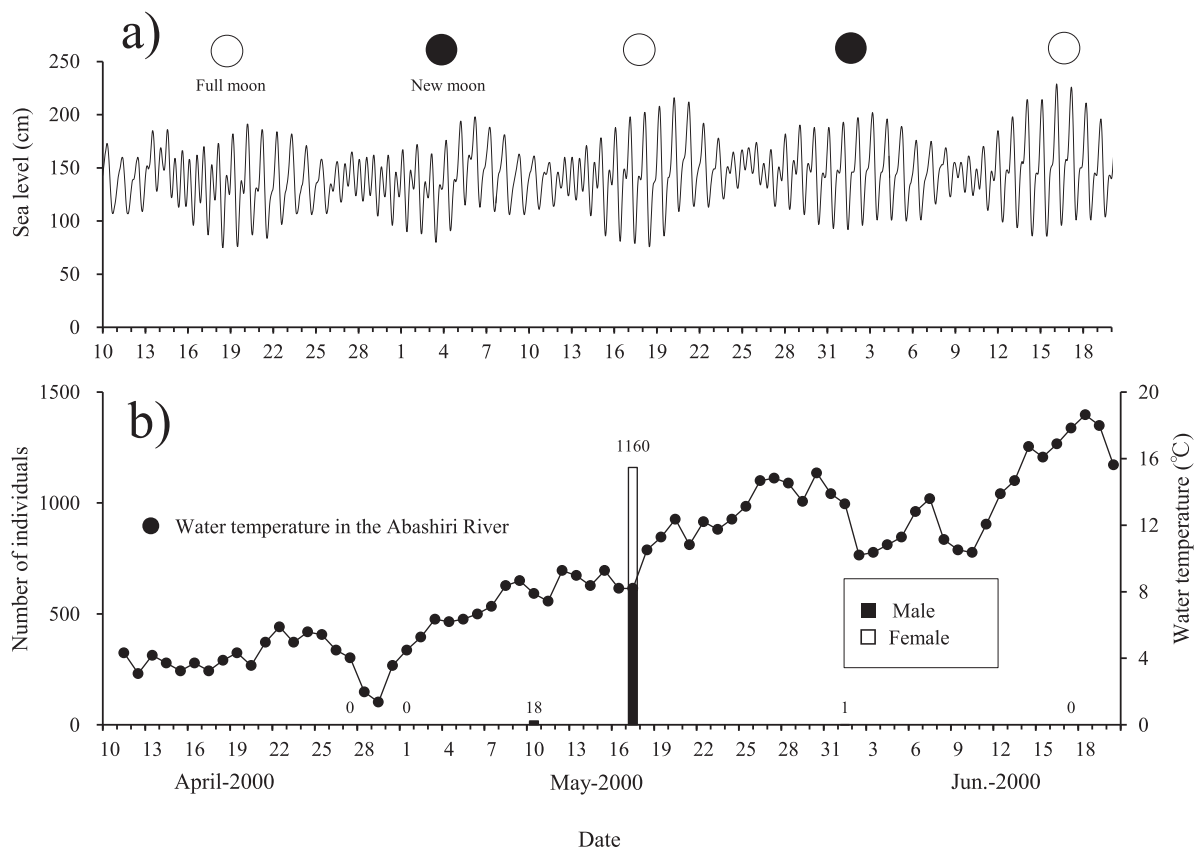


Fig.8 Temporal changes in sea level in Port of Abashiri (a) and number of adult icefish collected by a trap-net in Abashiri River (b) in 2000.

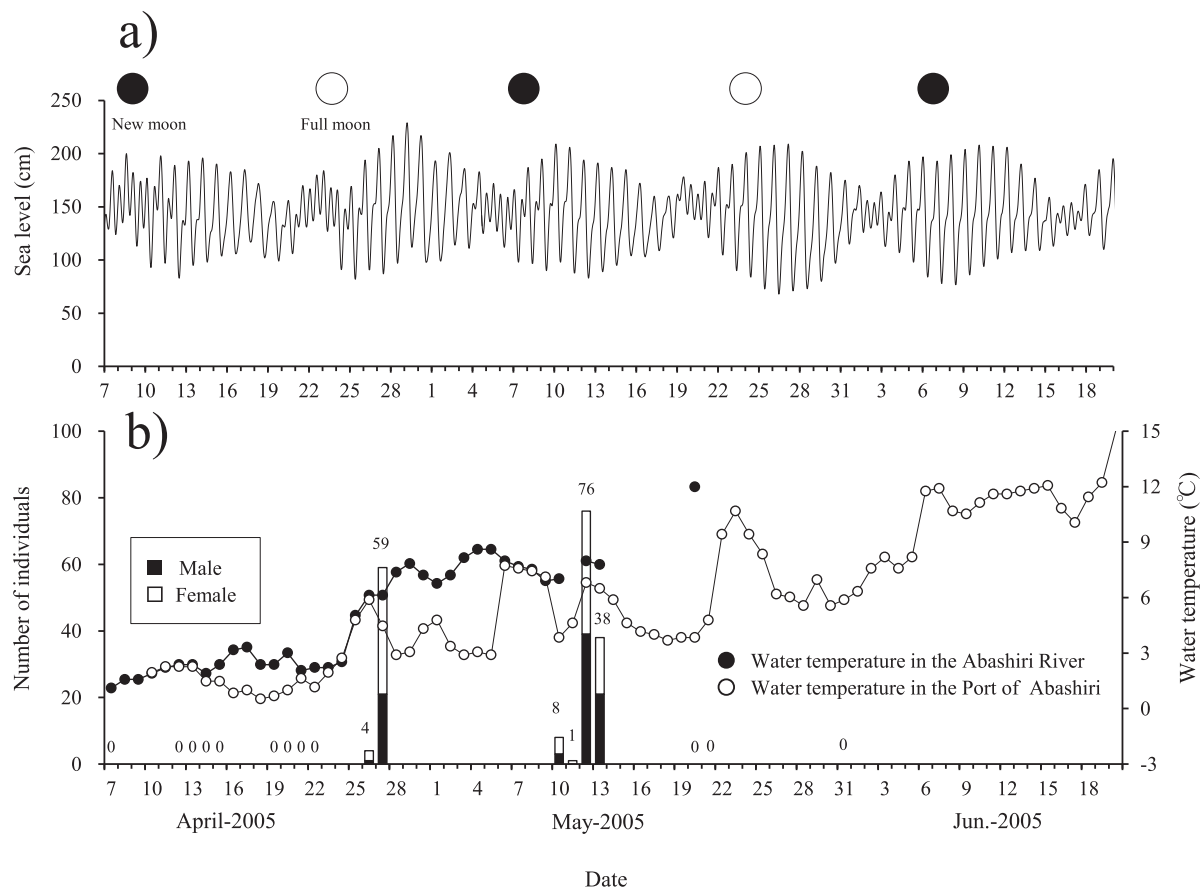


Fig.9 Temporal changes in sea level in Port of Abashiri (a) and number of adult icefish collected by a trap-net in Abashiri River (b) in 2005.

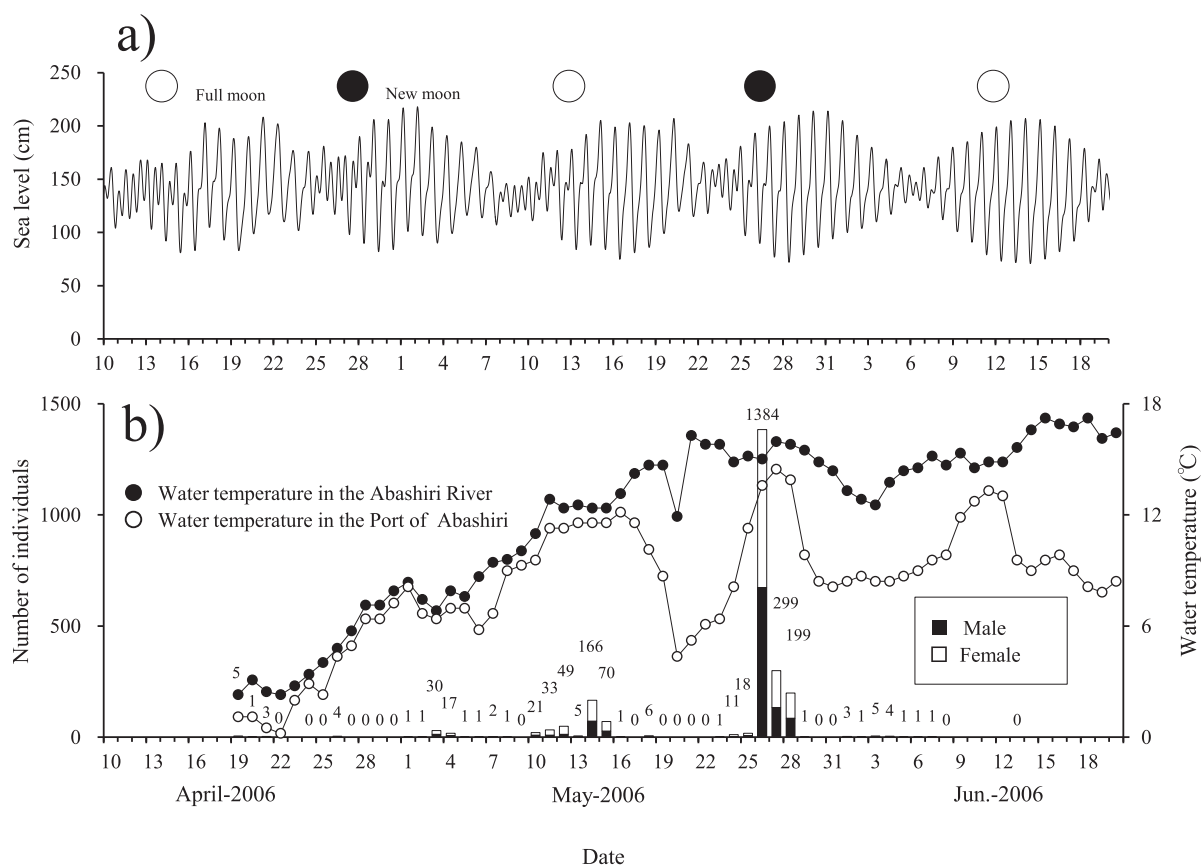


Fig.10 Temporal changes in sea level in Port of Abashiri (a) and number of adult icefish collected by a trap-net in Abashiri River (b) in 2006.

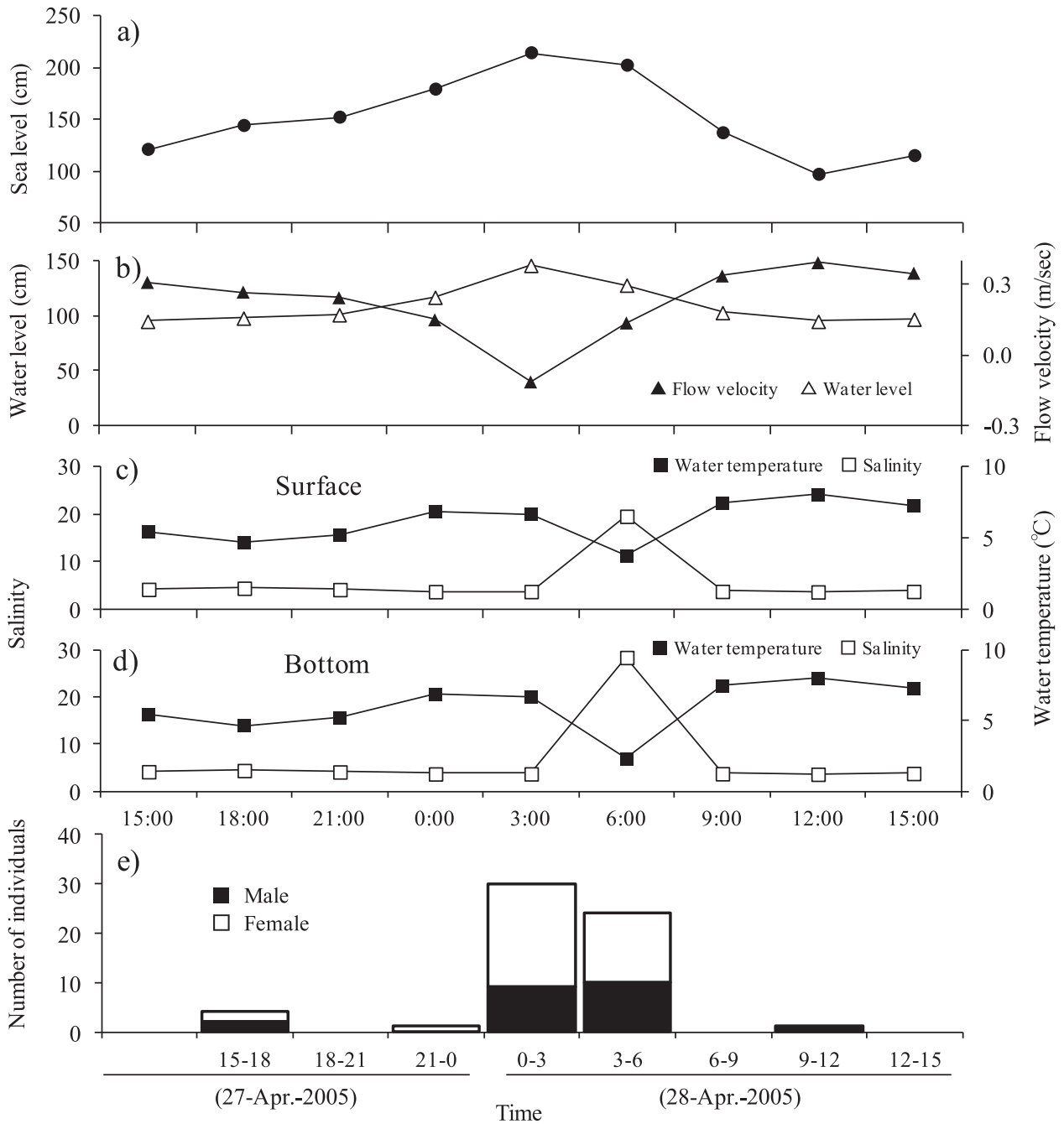


Fig.11 Diurnal changes in riparian-environment factors and number of adult icefish collected by a trap-net in Abashiri River. (a) Sea level in Port of Abashiri. (b) Flow velocity (▲) and water level (△) in the site of trap-net. (c) Temperature (■) and salinity (□) of surface in the site of trap-net. (d) Temperature (■) and salinity (□) of bottom layer in the site of trap-net. (e) Number of male (■) and female (□) icefish collected by trap-net.

前後でも増加する場合が見られ、明瞭な関係は認められなかった。採集個体数の最大値は、2000年が1,160個体、2005年が76個体、そして2006年が1,384個体で、2005年が著しく少なかった。

2005年4月27～28日における親魚の日間遡上動態と物理環境および潮位変動との関係を観察した (Fig. 11)。海面水位は、潮位変動にともなって27日午前3時に最高値 (214cm)、28日正午に最低値 (97cm) を示し、その差は117cmであった。フクベ網設置地点の河川水位は海面水位と同じ傾向で変動したが、流速は海面水位の上昇とともに低下し、満潮時には流向が反転した。一方、河川水温および塩分は水深や流速よりやや遅れて変化し、採集定点では塩水楔の到達が観察された。親魚の採集個体数は流向の反転に同調して増加し、順流時には減少した。

親魚の湖内分布 1999～2007年の春季 (5～6月) には、シラウオ親魚は湖内沿岸域に比較的多く分布し、特に河川流入部付近 (St.10とSt.14) で多く分布する傾向を示した (Fig. 12)。また、1990～2007年の夏季 (7～9月) では、親魚は7月には沿岸域を中心に広く分布するものの、8月以降ではほとんど認められなくなった (Fig. 13)。1999～2007年における親魚のCPUE (個体数/網) 平均値を、採集日別に Fig. 14 に示した。CPUEの平均値は毎年5月中旬～7月上旬にピークを示し、その後は急激に低下した。

2001年5月23日、6月7日と20日、7月9日に、女満別川流入部の採集定点 (St.2) と網走川流入部の採集定点 (St.17) にフクベ網を設置した。しかし、シラウオは全く採集されず、網走湖より上流域へのシラウオの遡上は観察されなかった。

採集された親魚の体長組成を、Fig. 15に、5月と6月の平均体長を Fig. 16 に示した。親魚の体長は、ほとんどの場合、雌が雄より3～5mm大型であった。2004年の雌は、例外的に8月以降成長し、11月上旬には100mmを超えた。また、多くの場合、産卵後も生残する個体は雌であるが、2002年と2005～2006年では7月下旬以降に僅かに雄個体の生残も認められた。親魚の体長は雌雄間で相対的に同じ年変動を示した (Fig. 16)。

性比と雌の生殖腺体指数 (GSI) の時系列変化を、年別に Figs. 17～18 に示した。性比は4～5月では雄の割合が高かったが、7月以降では雌が優占する傾向が見られた。GSI値は、多くの年で5月中旬～6月中旬にピーク (平均10.1～15.5) となり、7月以降は急激に低下したが2005年と2006年は7月になっても高い値を維持した。2004～2007年における各採集定点の性比と雌のGSI値を、Fig. 19 に示した。性比は、何れの年においても定点間あるいは月間で大きな偏りが見られた。5月における雄の割合は平均で45.4% (33.5～62.6%) であったが、6月には33.0% (27.6～35.7

%) となり、雌の比率が増加した。GSI値は、河川流入部付近 (St.8とSt.10) で高い傾向がうかがえたものの、月間 (Mann-Whitney U-test, $p=0.687$) および定点間 (Kruskal-Wallis test, $p=0.581$) で有意差は認められなかった。なお、性比 (雌比率) とGSI値との間には有意な関係は認められなかった (Spearmanの順位相関係数 $r_s=-0.101$, $n=85$, $p=0.357$)。

一般に、シラウオ科魚類の卵巣は左右で大きさが異なり、それぞれ体腔の前後に偏在するが (高野, 1989)、網走湖のシラウオも卵巣の大きさは左右で異なっていた。例えば、1999年5月21日に採集された標本の卵巣卵数は、右が1,694粒、左が2,654粒を数えた (Fig. 20)。また、卵巣卵には Fig. 20 に示すとおり、左右の何れにおいても平均卵径の異なる3つのコホートが認められた。中でも、平均卵径0.75mmのコホートは、他のコホートとは重なりを持たない大型卵であった。そこで、1999年5～7月に採集した標本の中から、代表的な例として左卵巣卵の卵径組成を、Fig. 21 に示した。卵径の頻度分布には、小型卵のみの組成から小型卵と大型卵、大型卵のみの組成へと移行する時系列変化が観察された。大型卵の平均卵径は0.7～0.8mmで、個体によってやや変動が見られるものの、体腔中への排卵状況から何れも産卵直前の成熟卵と判断された。1999年6月21日に網走湖で採集された産着卵の卵径組成 (Fig. 21d) には、卵径0.61～0.64mmの階級、および0.73～0.76mmの階級にモードを有する2峰型が認められた。

シラウオの体長 (L) と孕卵数 (N) との間には、 $N = 0.158 L^{2.263}$ ($r=0.495$, $n=93$, $p=4.54E-07$) のアロメトリ式が適合した。

耳石Sr:Ca比分析 2000年6月8日に、採集定点のSt.10とSt.14で採集された親魚の中から、それぞれ任意に雌10個体を抽出し、EPMAにより耳石の微量元素分析を行った (Table 4)。採集定点の水深と表層水温は、St.10が2.2mと15.6℃、St.14が5.0mと14.3℃であった。表層から湖底までの塩分は、St.10が1.5、St.14が0.9～1.4であった (Fig. 22)。

Sr:Ca比の度数分布では、 8.0×10^{-3} 、 21.5×10^{-3} および 30.8×10^{-3} に、それぞれモードを持つ3コホートに分離され、Sr:Ca比モード 8.0×10^{-3} のコホートは淡水生活期を示

Table 4 Samples of icefish for analyzing the otolith Sr:Ca ratio

Sampling		Sex	Body length (mm)			
Date	Site		n	mean	SE	Range
8-Jun.-2000	St.10	female	10	72.4	1.24	69 - 78
	St.14	female	10	74.0	1.00	69 - 79

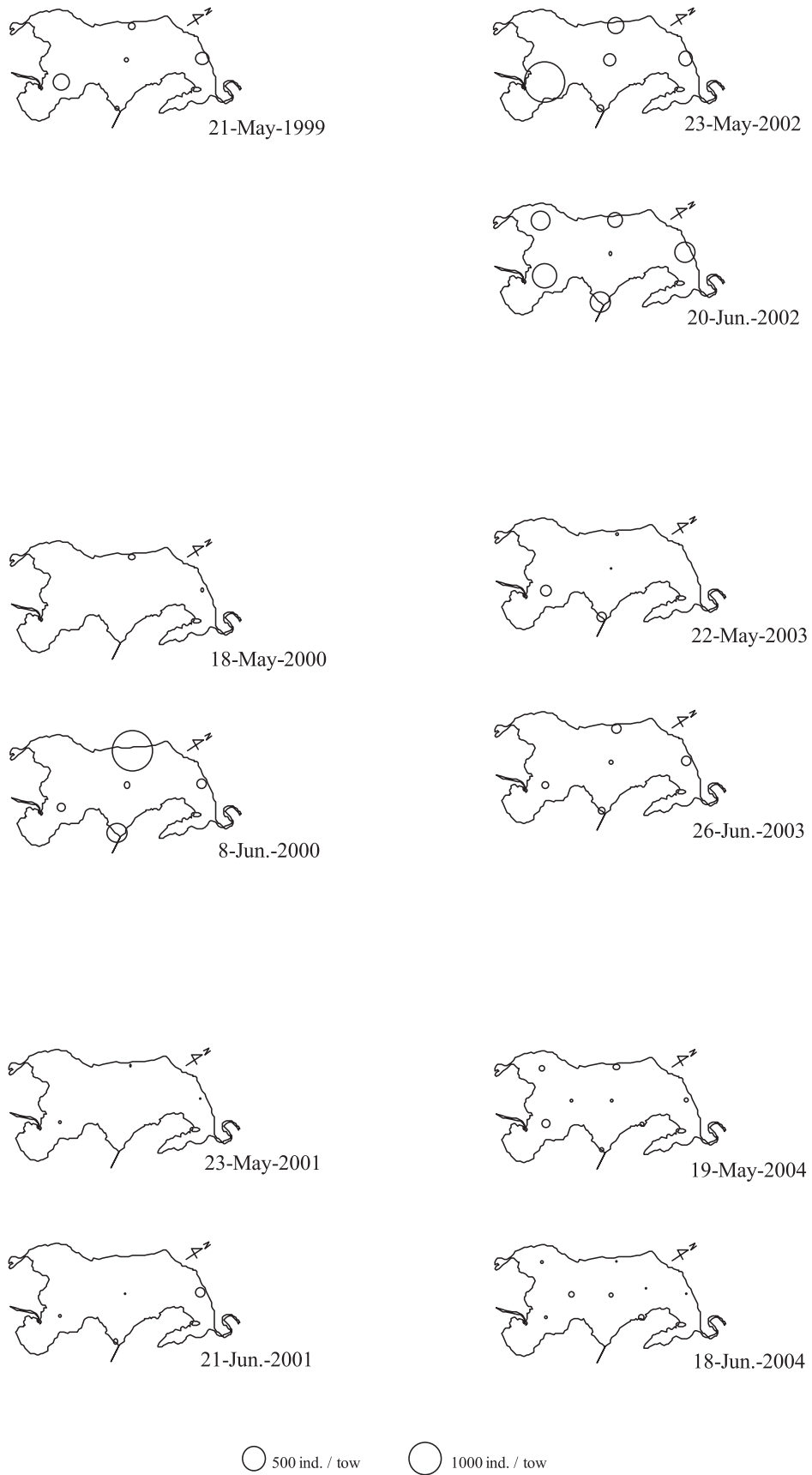


Fig.12a CPUEs of mature adult icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri in May to June of the year 1999–2004.

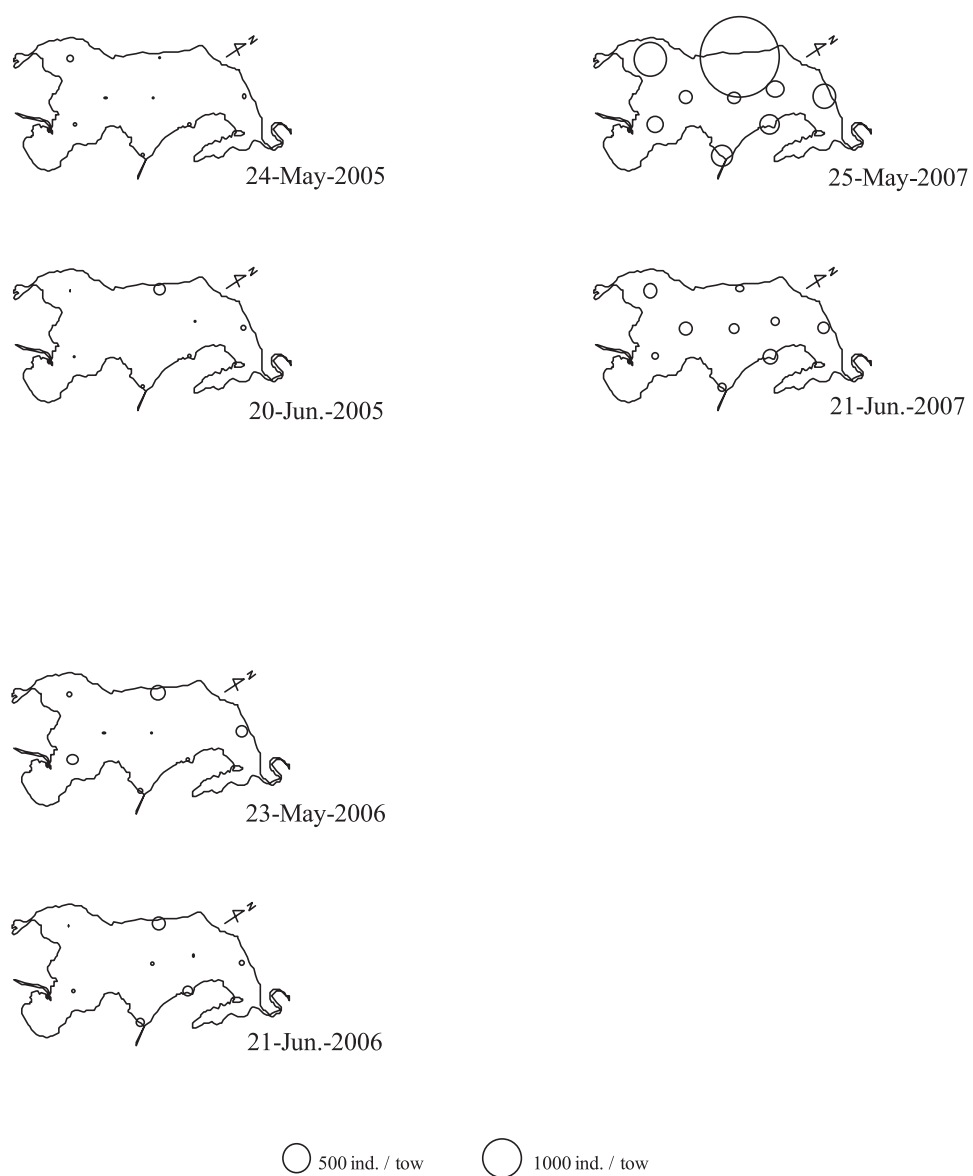


Fig.12b CPUEs of mature adult icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri in May to June of the year 2005–2007.

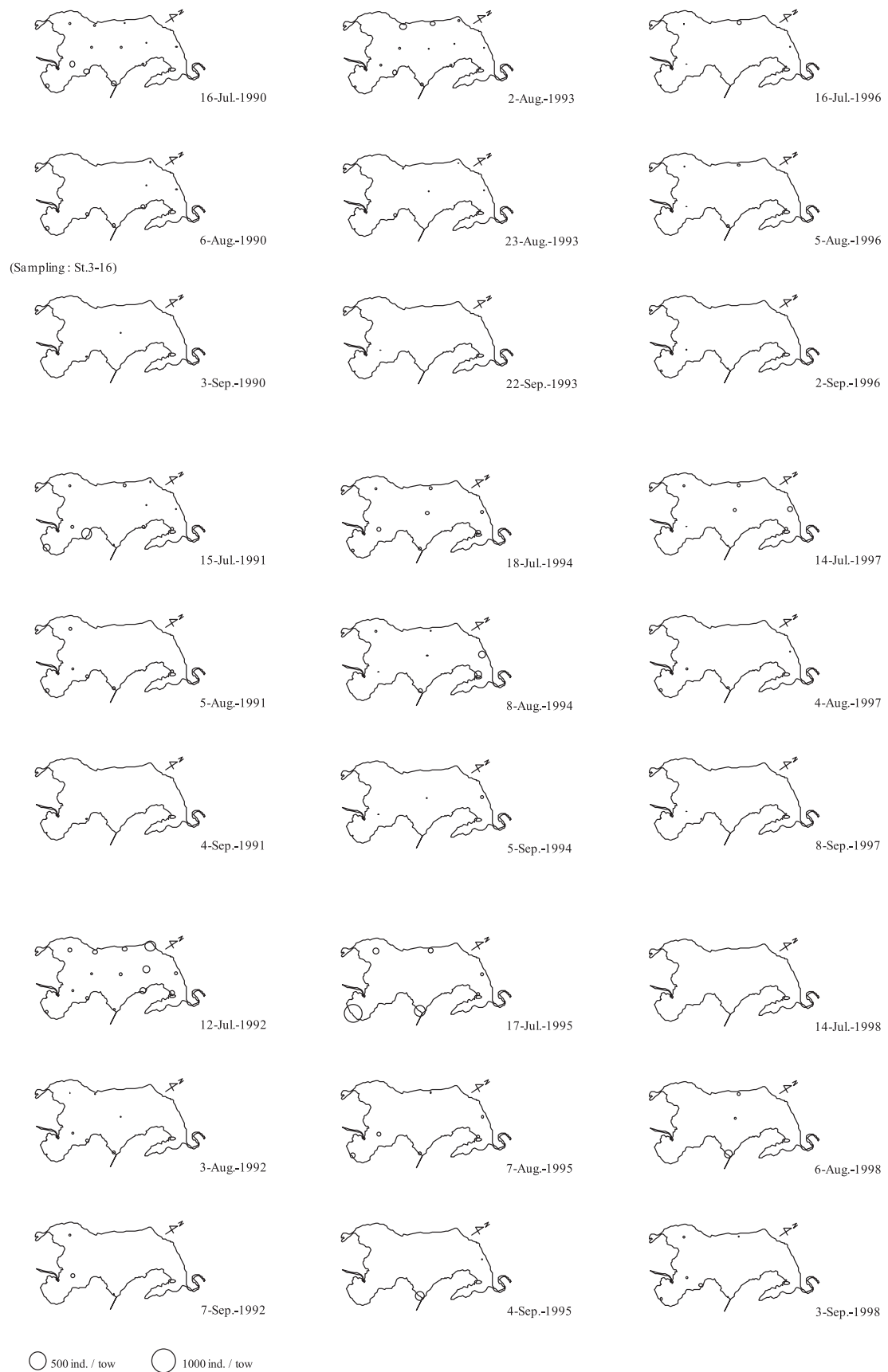


Fig.13a CPUEs of adult icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri in July to September of the year 1990–1998.

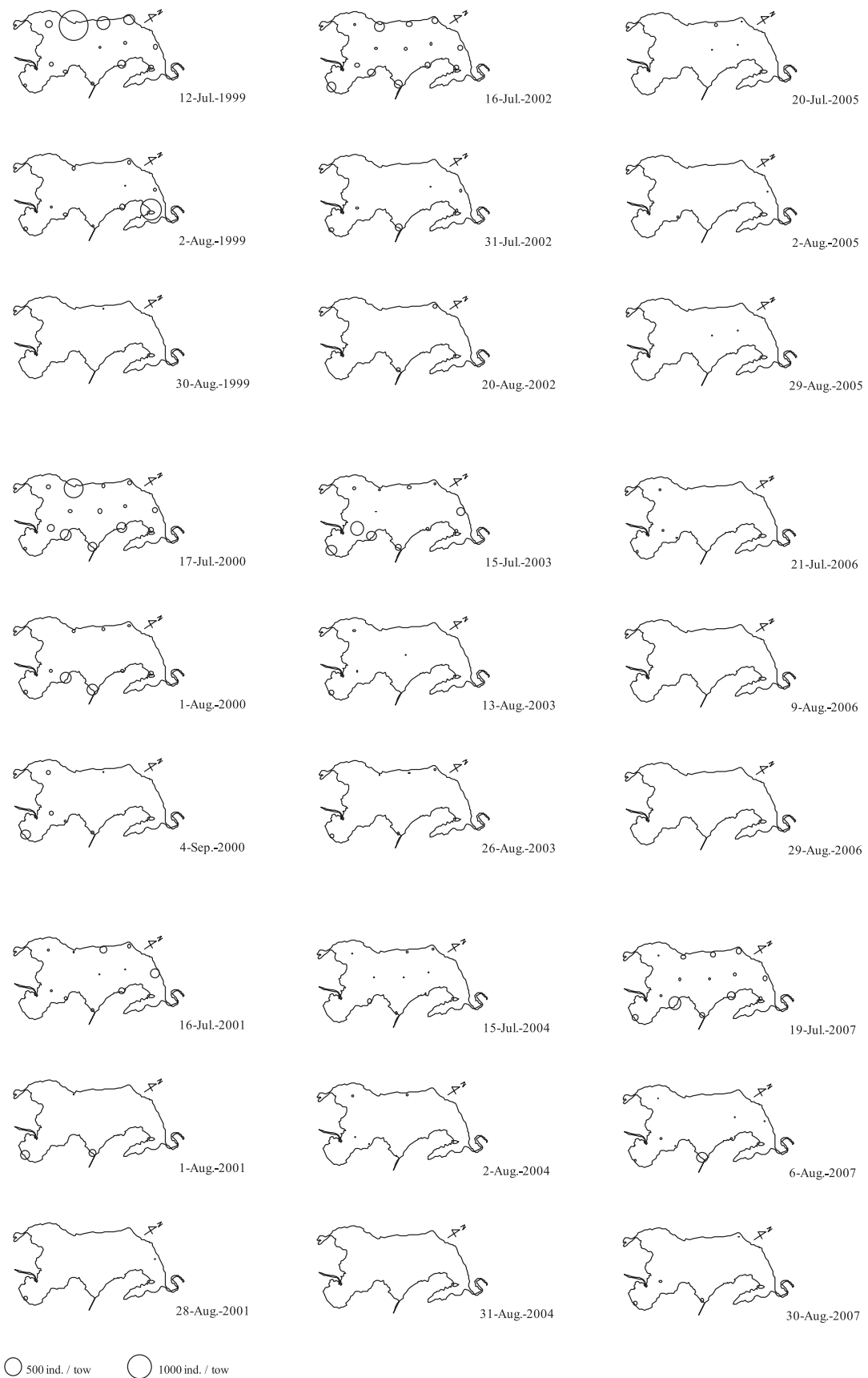


Fig.13b CPUEs of adult icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri in July to September of the year 1999–2007.

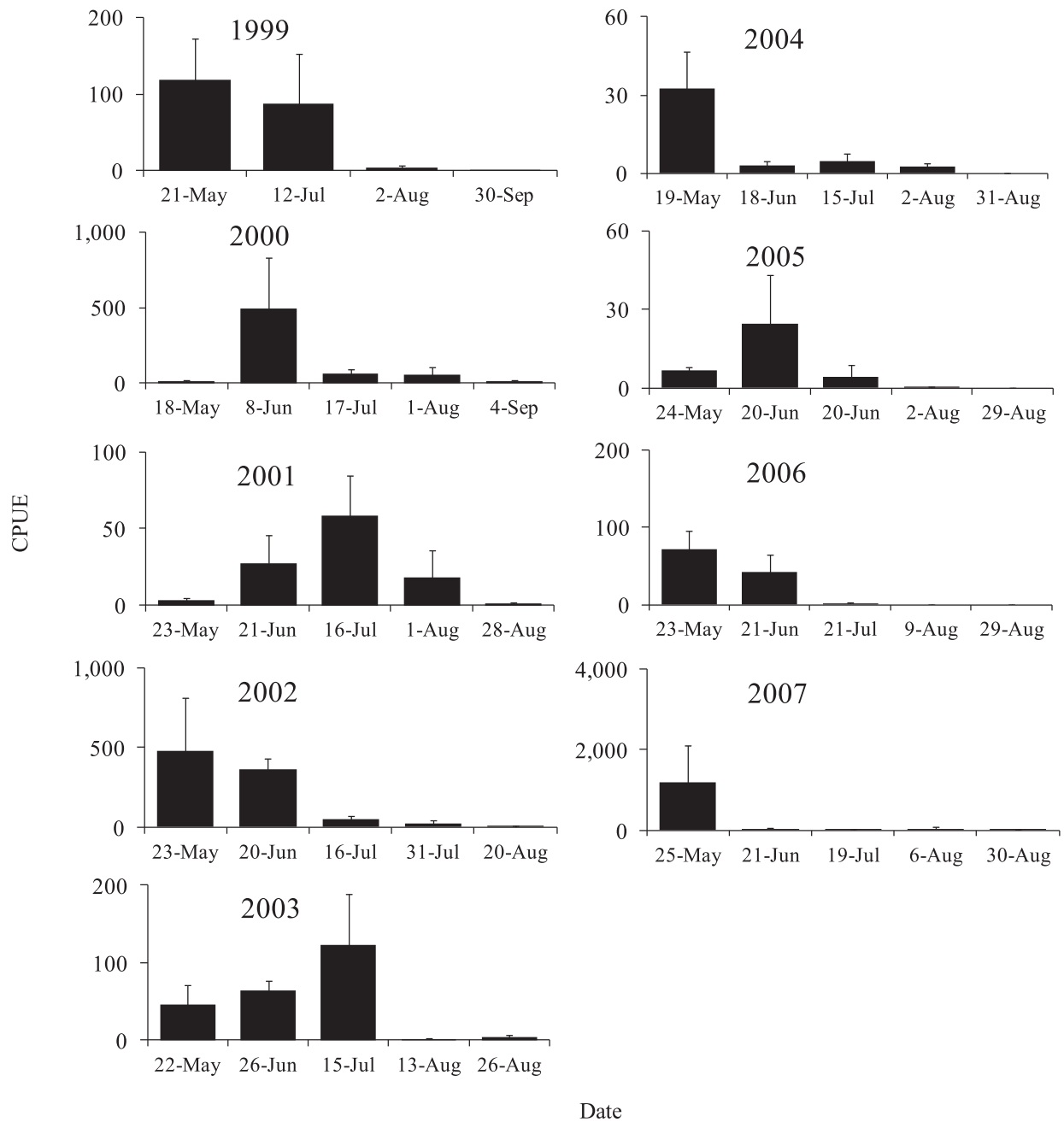


Fig.14 Temporal change in mean CPUE with SE of adult icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri during 1999–2007.

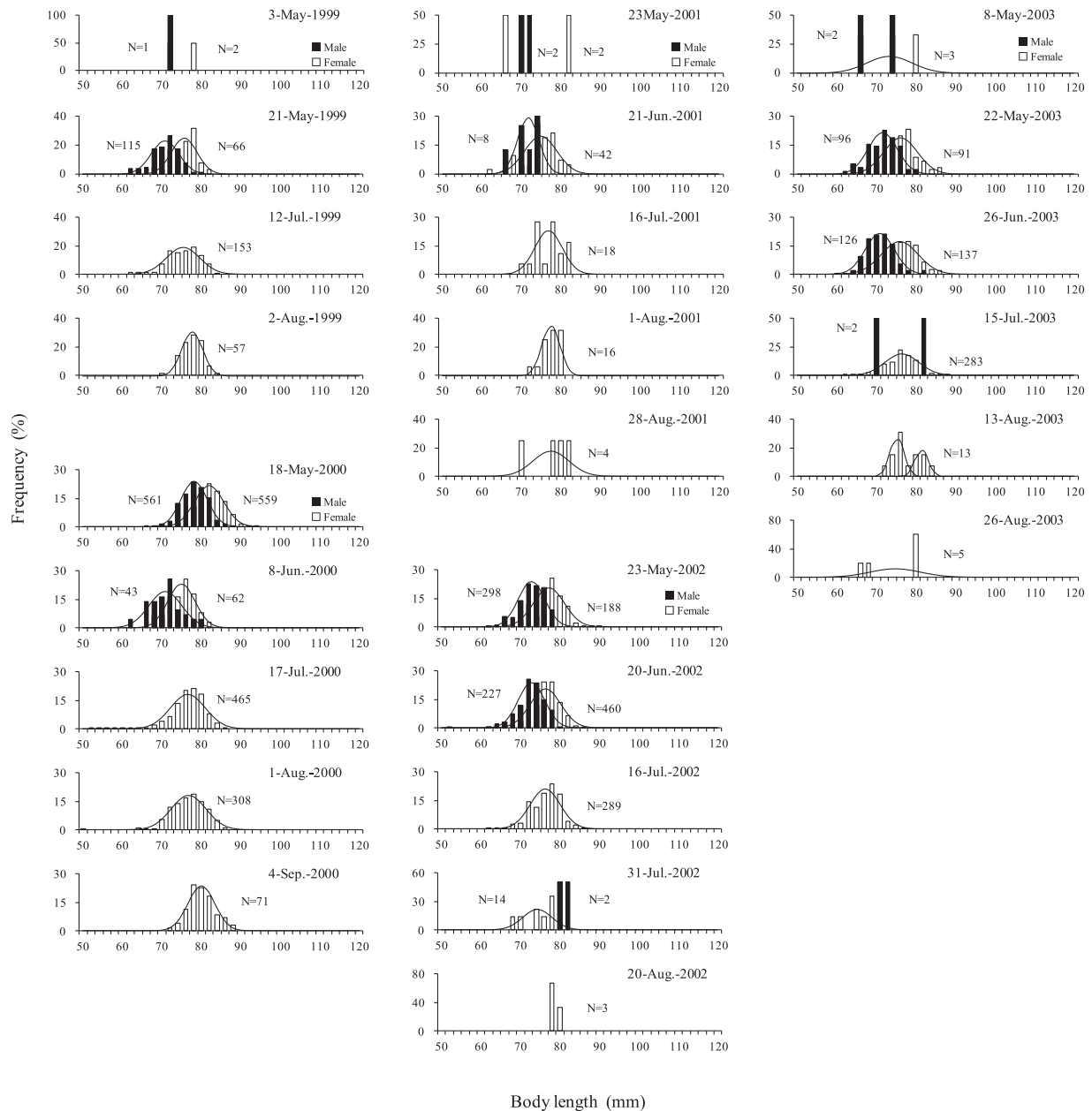


Fig.15a Frequency distribution of body length of adult icefish collected by a seine-net in Lake Abashiri during 1999–2003.

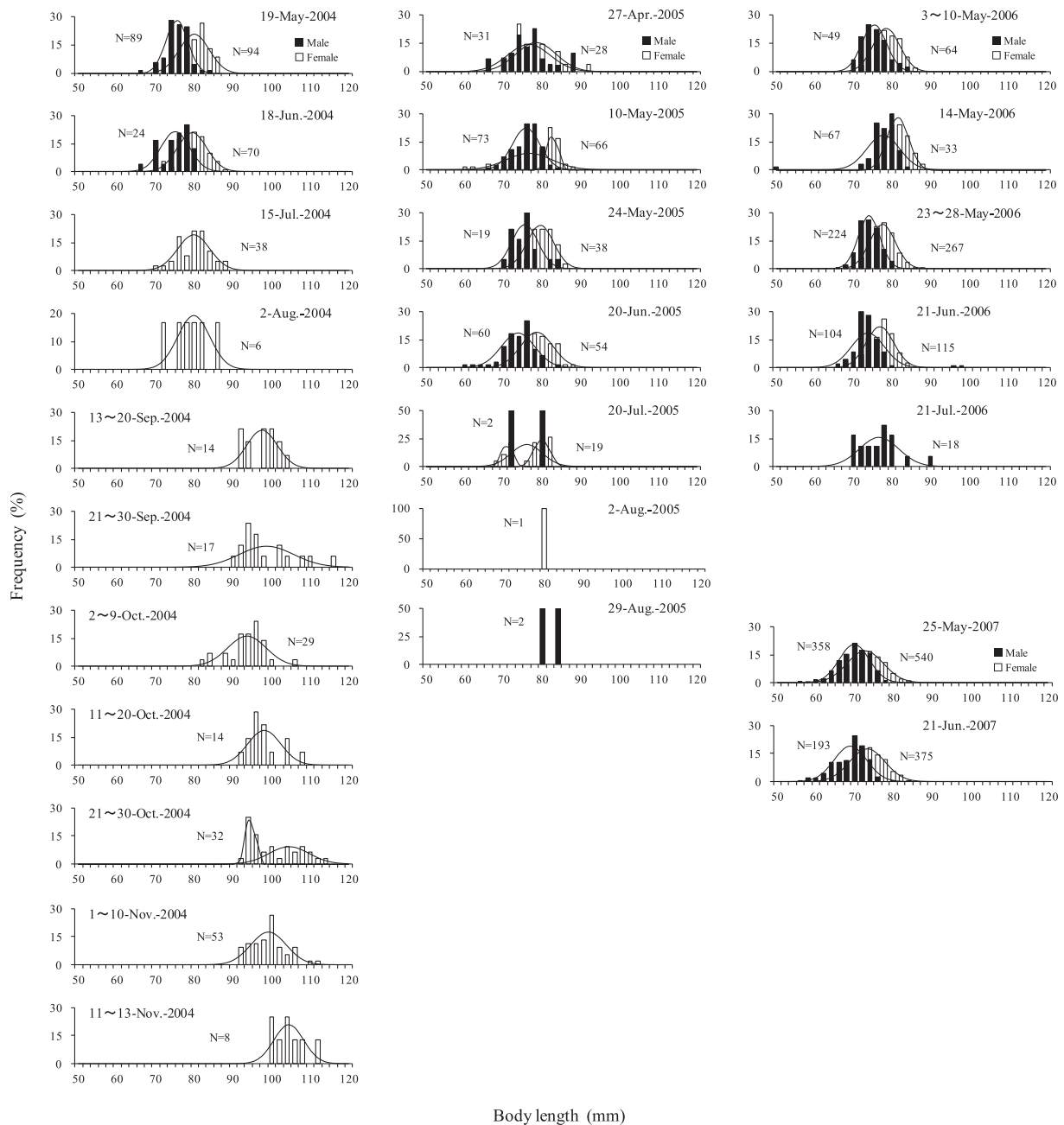


Fig.15b Frequency distribution of body length of adult icefish collected by a seine-net in Lake Abashiri during 2004–2007.

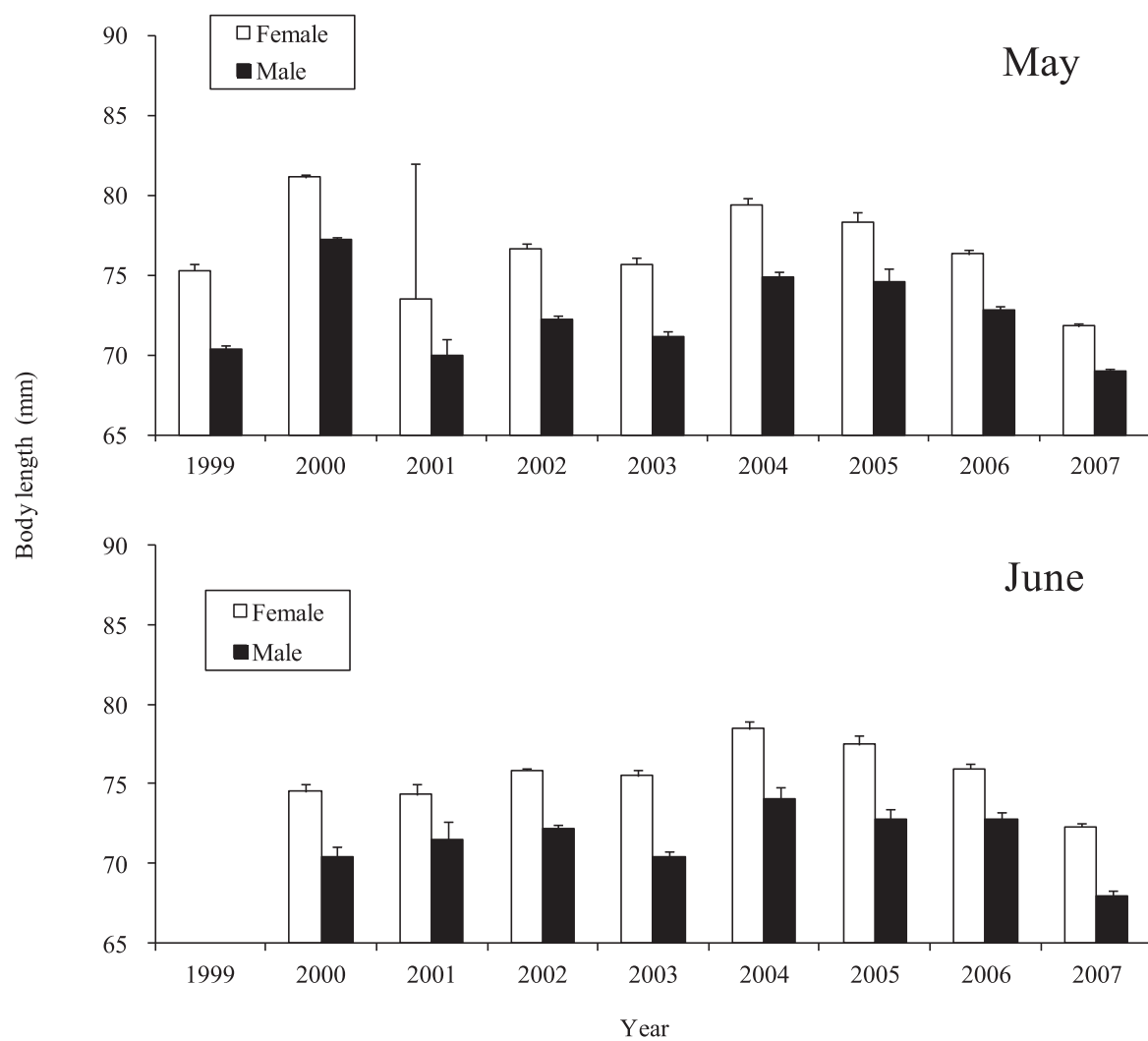


Fig.16 Annual changes in mean body length with SE of adult icefish collected in Lake Abashiri in May and June of the year 1999–2007.

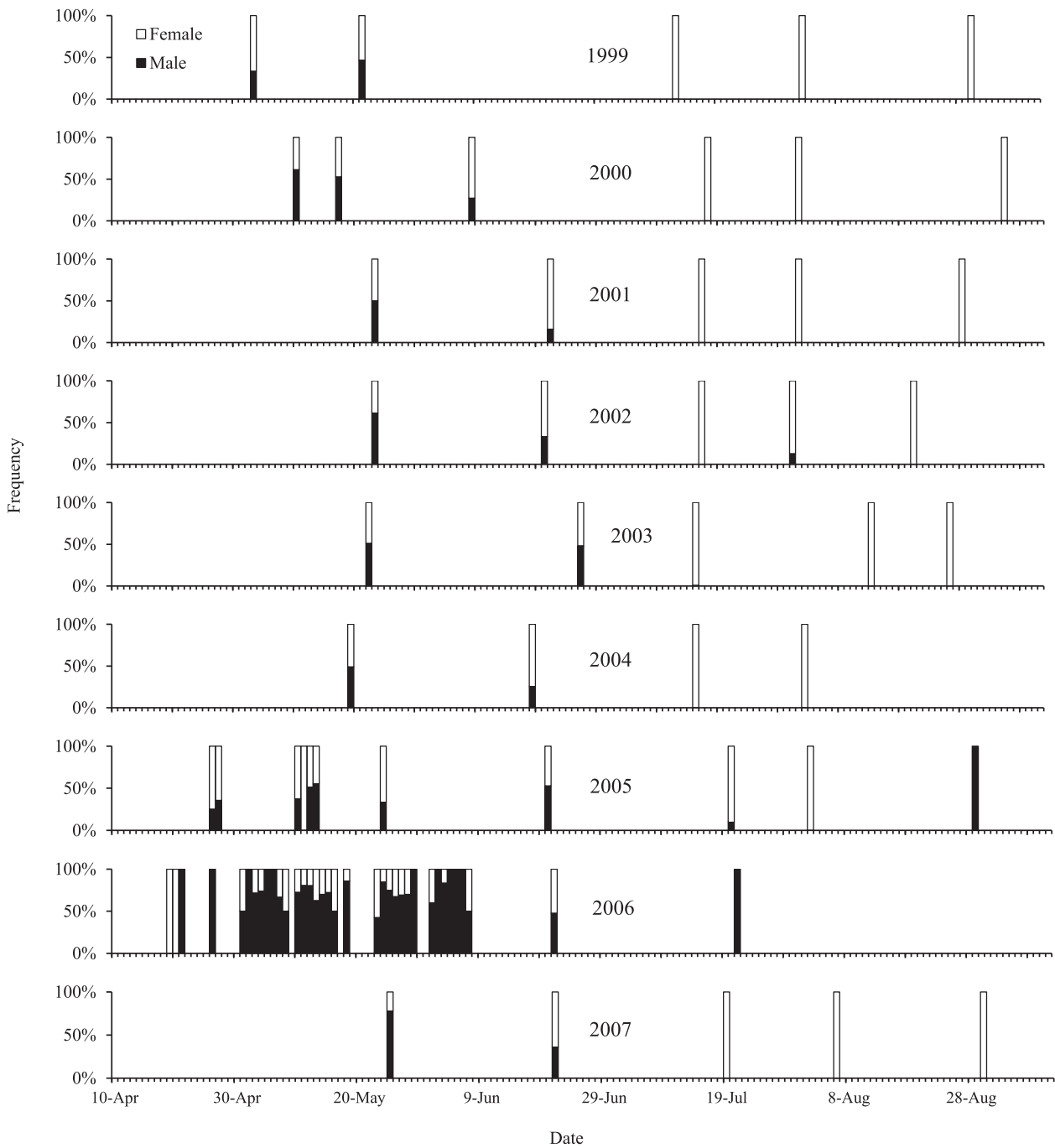


Fig.17 Temporal change in sex ratio of adult icefish collected in Abashiri River System during 1999–2007.

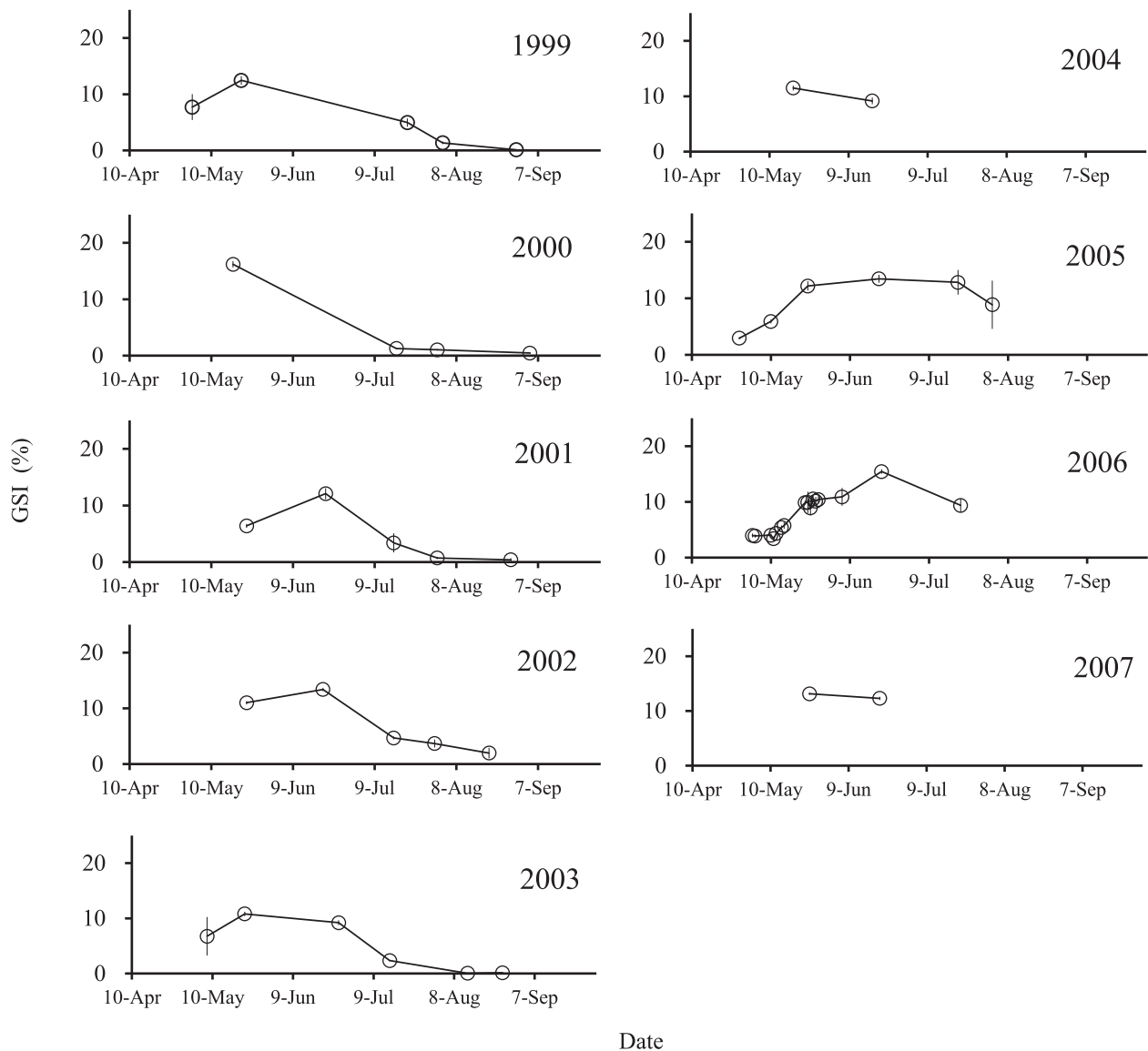


Fig.18 Temporal changes in gonad somatic index (GSI) with SE of female adult icefish collected in Abashiri River system during 1999–2007.

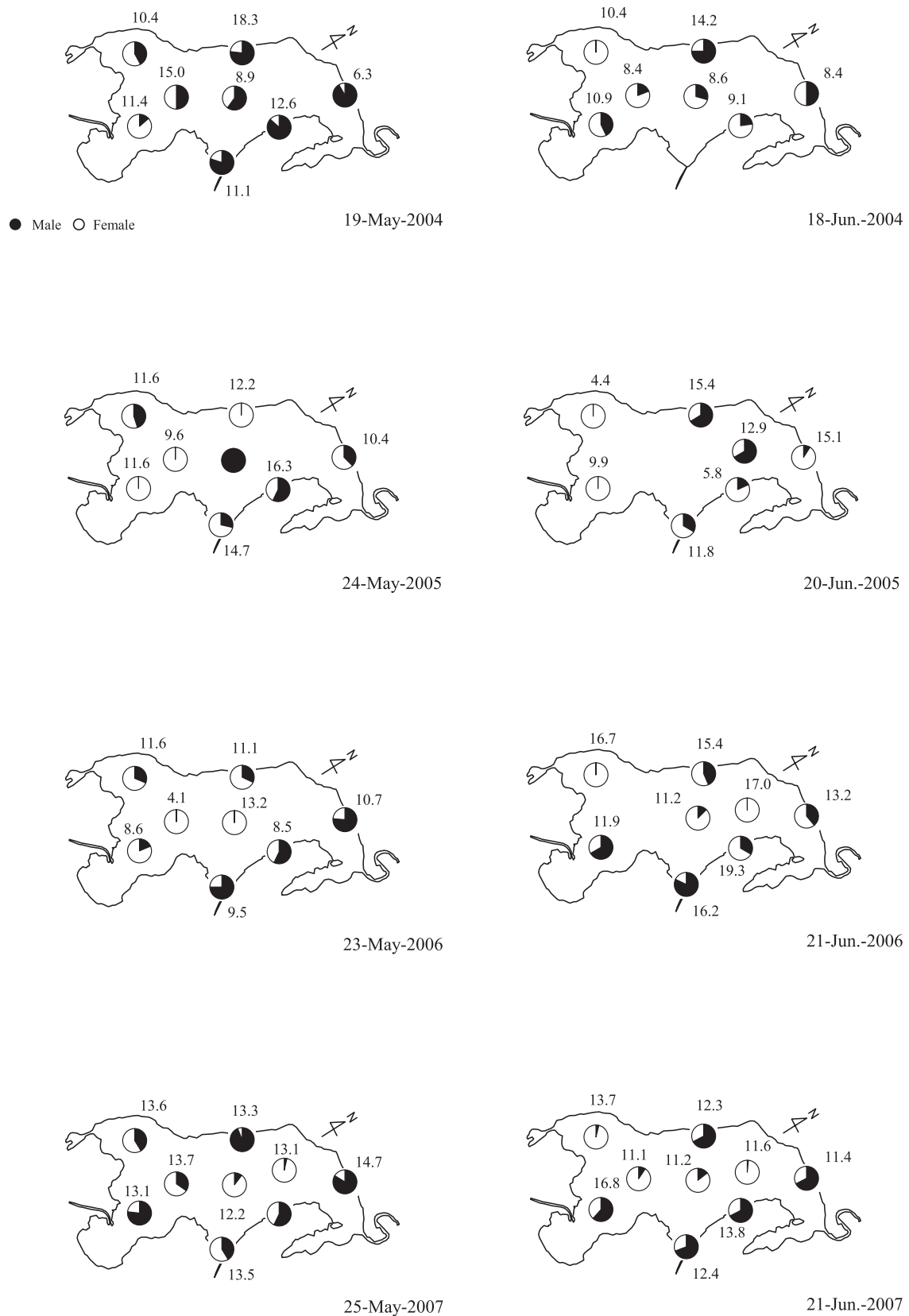


Fig.19 Spaciotemporal changes in sex ratio and gonad somatic index (GSI) of female adult icefish collected in Lake Abashiri from May to July during 2004–2007. Arabic numerals indicate the mean GSI of female.

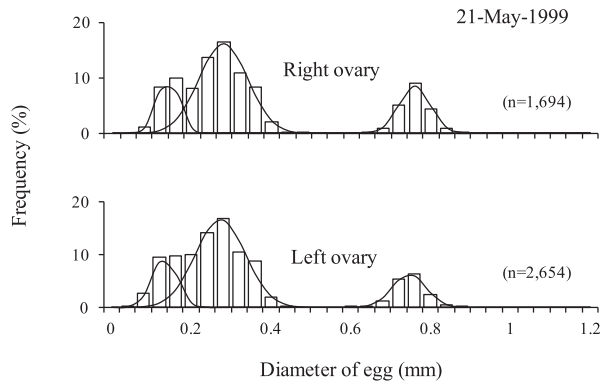


Fig.20 Frequency distribution for egg diameter of matured female icefish (BL: 78 mm, BW: 1.27 g, GSI: 17.4) collected by a seine-net in Lake Abashiri on May 21, 1999.

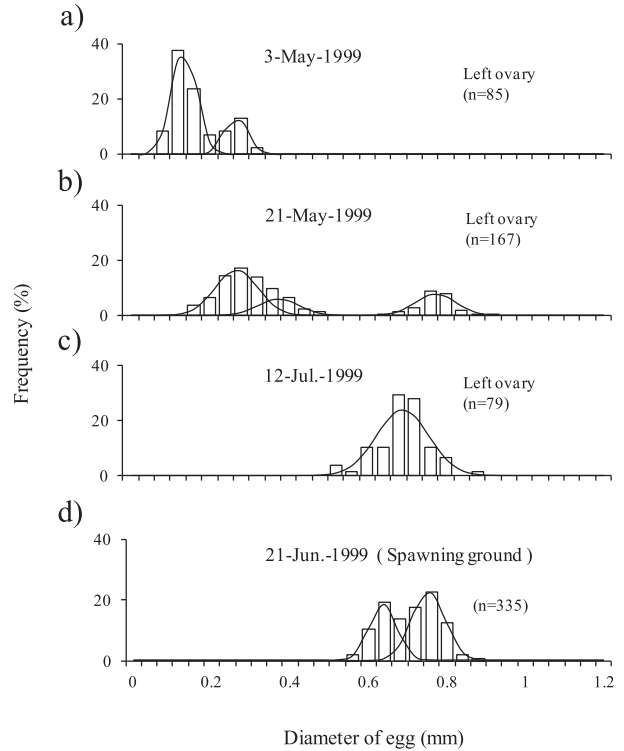


Fig.21 Frequency distribution for egg diameter of icefish collected in Lake Abashiri in 1999. (a) A part of left ovarian taken from a female (BL: 73 mm, BW: 1.43 g, GSI: 6.5) collected on May 3, 1999. (b) A part of left ovarian taken from a female (BL: 65 mm, BW: 0.81 g, GSI: 15.4) collected on May 21, 1999. (c) A part of left ovarian taken from a female (BL: 77 mm, BW: 1.19 g, GSI: 6.0) collected on July 12, 1999. (d) Eggs collected in spawning ground on June 21, 1999.

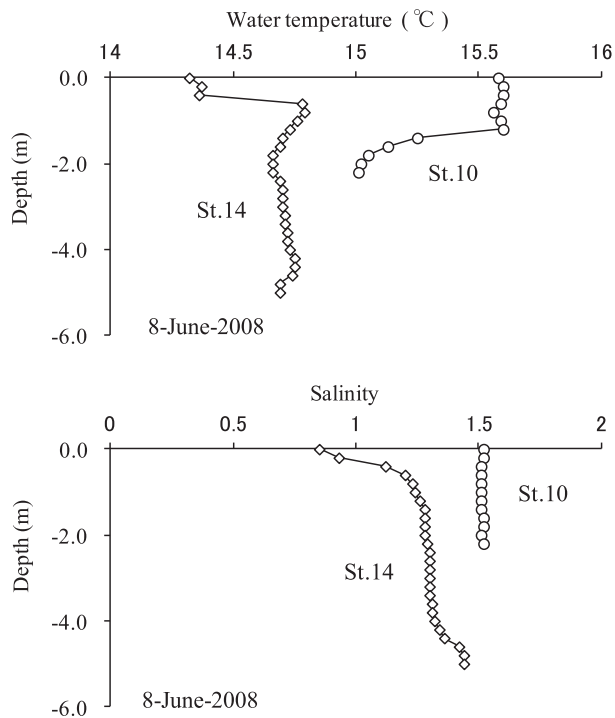


Fig.22 Vertical profiles of water temperature and salinity at Sts.10 and 14 in Lake Abashiri on June 8, 1999.

しているものと判断された。また、 21.5×10^{-3} と 30.8×10^{-3} にモードを持つ2つのコホートは、それぞれ海洋生活期への移行期と海洋生活期を示すと判断された (Fig. 23)。

網走湖内で採集した様々な発育段階のシラウオ111個体による耳石最大半径 (D_0) と体長 (L) との間には、回帰式 $L = 0.224 D_0 + 3.284$ ($r = 0.932$, $n = 111$, $p < 0.001$) が得られた (Fig. 24)。ここで、個体群中の各個体の耳石形成開始時の体長は、いずれもこの回帰式で得られる切片 3.284 mm で共通であると仮定し (Fraser-Lee法), 耳石微量元素分析に供した20個体の耳石最大半径と体長のデータセットから、個体別に回帰直線の傾きを求めた (渡邊, 1997)。これにもとづいて、各個体のEPMA計測軸を体長

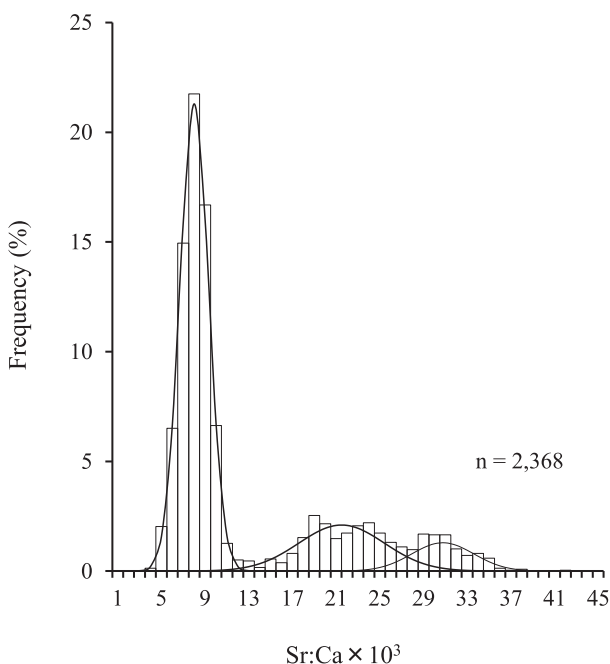


Fig.23 Frequency distribution of Sr:Ca ratio of icefish collected in Lake Abashiri.

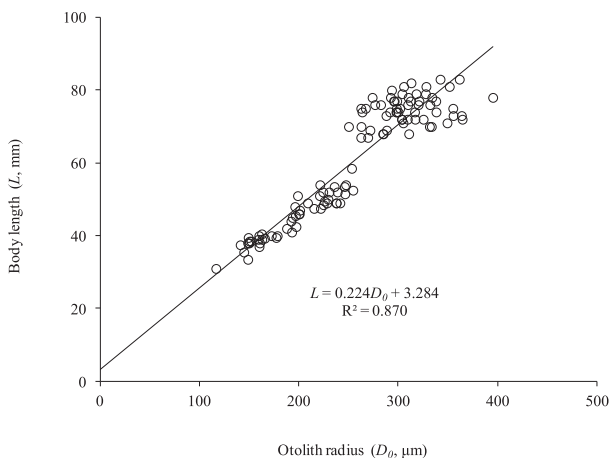


Fig.24 Relationship between maximum radius of otolith (D_0) and body length (L) of icefish collected in Lake Abashiri.

に置き換え, Sr:Ca比の変化を比較した (Fig. 25)。その結果, 20個体中3個体はSr:Ca比の平均値が一貫して $6.8 \sim 7.7 \times 10^{-3}$ と低く, 生活史を通してほぼ淡水に近い環境, すなわち網走湖内で過ごしたものと判断された。一方, 他の17個体のSr:Ca比は, 低値の後に急激な上昇が見られ, その後は高値 (平均 $21.9 \sim 28.9 \times 10^{-3}$) で推移した。これらの変化は, シラウオが湖内生活の後に, やや塩分の高い汽水環境を経て海洋生活へと移行したことを示すものと判断された。 D_0 から, 海水移行時の体長を推定すると, 比較的小型で降海する個体 (4個体, 平均 29.1 mm , 範囲 $23.3 \sim 31.7 \text{ mm}$) と, 大型で降海する個体 (13個体, 平均 49.9 mm , 範囲 $39.6 \sim 58.2 \text{ mm}$) とに分かれた。

仔魚の水平分布 シラウオ仔魚の1999～2006年の水平分布を, Fig. 26に示した。また, 採集定点St.4～6, St.8～10, St.12, St.14およびSt.15における仔魚分布密度 (個体数/100 m^3) を, Fig. 27に示した。シラウオ仔魚は5月下旬～6月上旬に出現し始め, 6月下旬～7月中旬にピークに達し, その後急激に減少した。仔魚は, 出現初期には湖沿岸で比較的多く分布する傾向が見られたが, 時間の経過とともに沖合でも高い密度で分布するようになった。ピーク時の仔魚分布密度は各年で著しく変動し (7～214個体/100 m^3), 2005年が最も低かった。1999～2003年の仔魚の体長頻度分布を見ると (Fig. 28), 孵化直後の仔魚出現時における平均体長は $4.7 \sim 6.4 \text{ mm}$ で, その後時間の経過とともに大型化し, 2～3峰型の体長頻度分布を示した。孵化後間もない最小サイズのコホートは, 1999～2002年では5月下旬～6月下旬, 2003年では7月中旬に出現した。次に, 湖の沿岸 (St.10) と沖合 (St.9) における仔魚の体長組成を比較した (Fig. 29)。標本数の多い2002年および2003年では, 6月下旬までの体長組成に沿岸と沖合で大きな違いは認められなかった。しかし, 7月中旬になると, 大型コホート (体長 20 mm 前後) は沿岸にのみ出現した。

仔魚の鉛直分布 2009年6月26日および7月6日に, 稚魚ネットを用いてシラウオ仔魚を水深別に採集した (Table 5)。採集定点の水深は, St.10が $2.6 \sim 3.8 \text{ m}$, St.14が 4.0 m , St.5が $7.2 \sim 9.6 \text{ m}$, St.9が $16.0 \sim 16.2 \text{ m}$ であった。塩淡水境界層は, 6月26日には水深 5.0 m , 7月6日には水深 4.8 m 付近に認められた (Fig. 30)。塩淡水境界層より上層は好気的環境であるが, 塩淡水境界層より下層は無酸素のため (三上, 2000), 好気性生物は生息できない。仔魚は, 水深の浅い沿岸の採集定点 (St.10とSt.14) では表層から底層までほぼ一様に分布したが, 水深の深いSt.5およびSt.9では, 好気層の中層 (水深 $1.3 \sim 3.9 \text{ m}$ 層) で分布密度が高かった (Fig. 31)。

仔魚の体長組成は, 水深の浅い沿岸のSt.10では表層と底層で大きな違いは認められなかったが, 沖合のSt.9では好

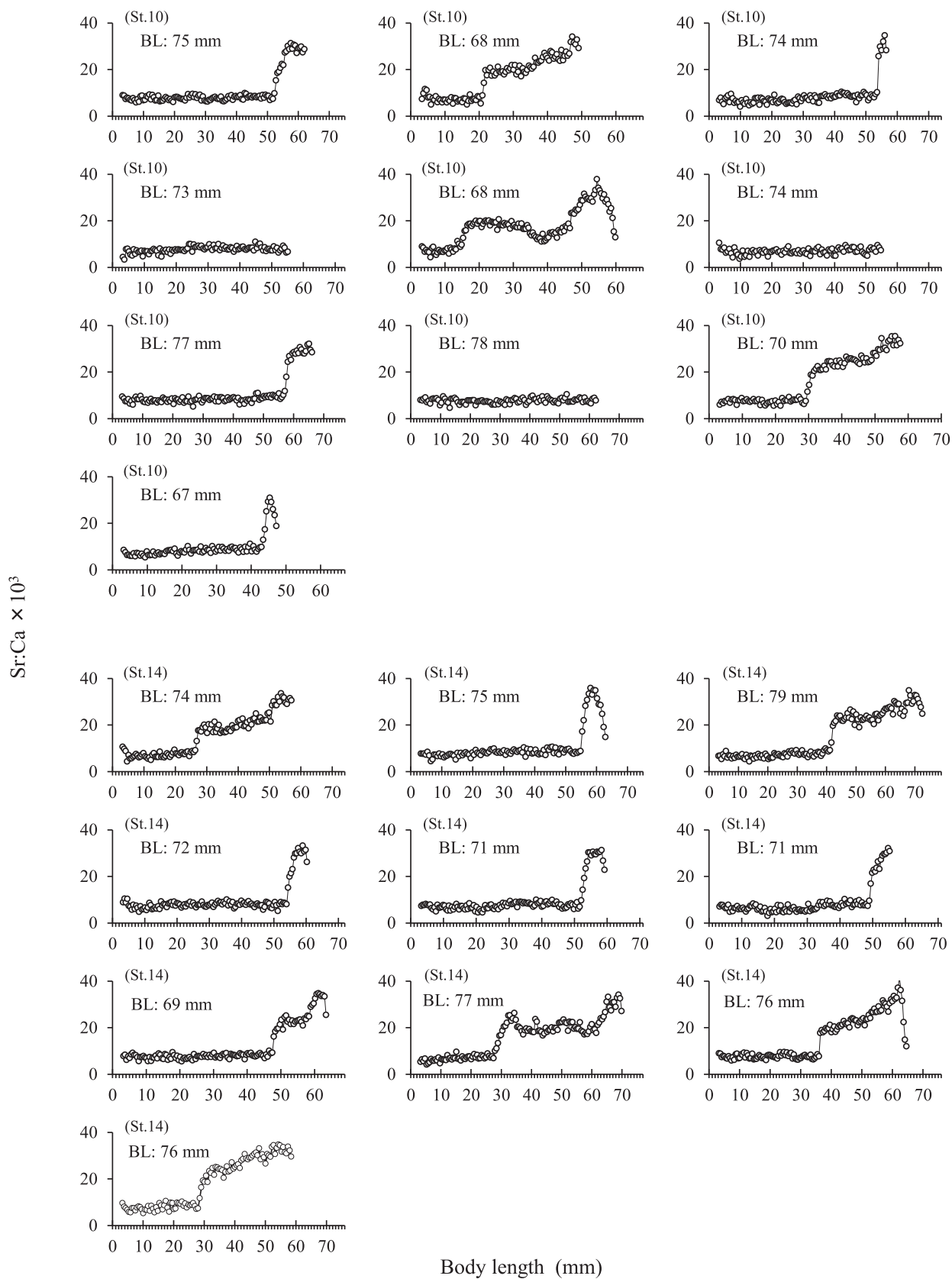


Fig.25 Changes in Sr:Ca ratio of otolith of icefish with the growth. BL: Body length, St: sampling station.

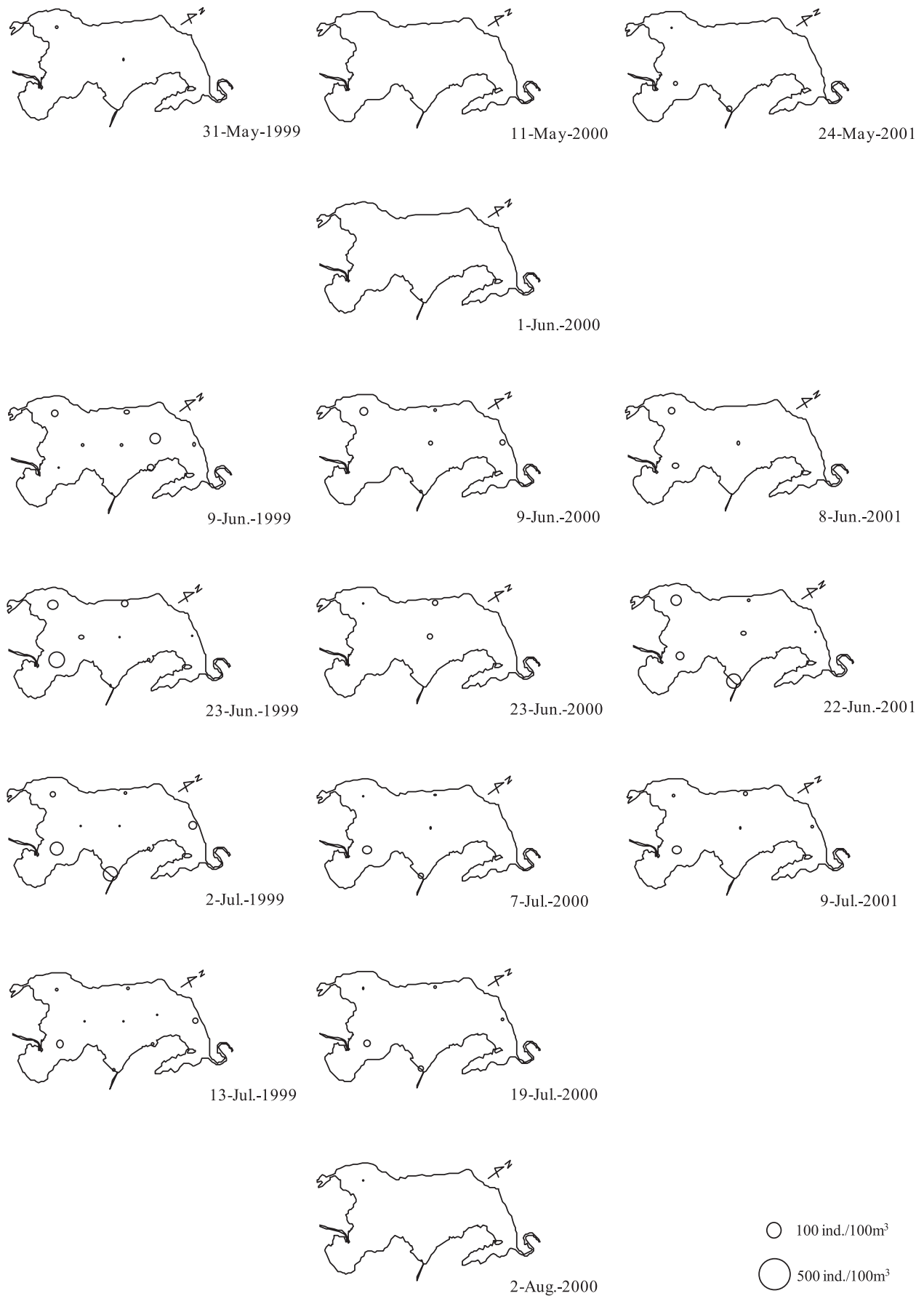


Fig.26a Distribution density (inds. /100 m³) of larval icefish caught by a larva-net in Lake Abashiri during 1999–2001.

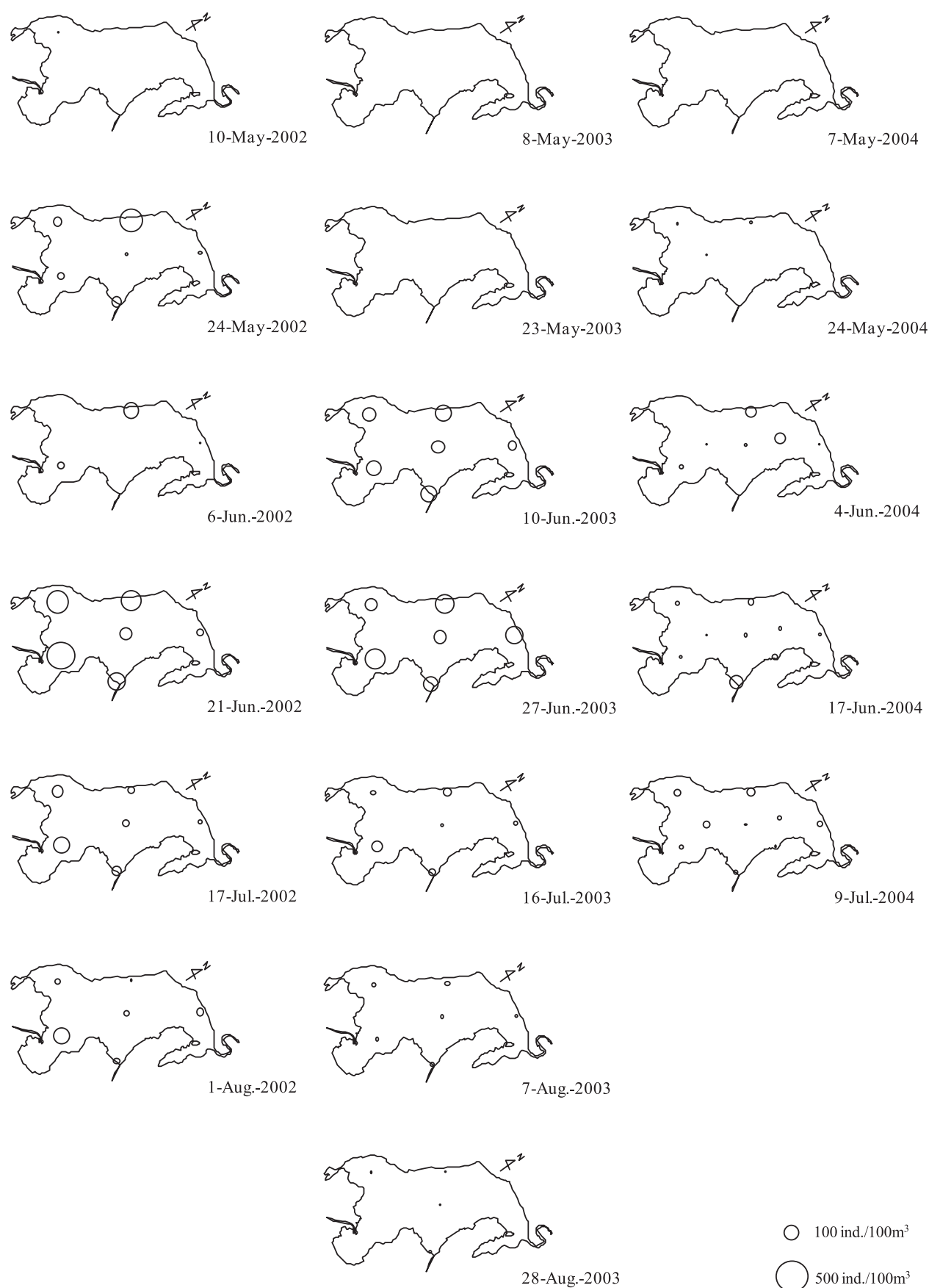


Fig.26b Distribution density (inds. /100 m³) of larval icefish caught by a larva-net in Lake Abashiri during 2002–2004.

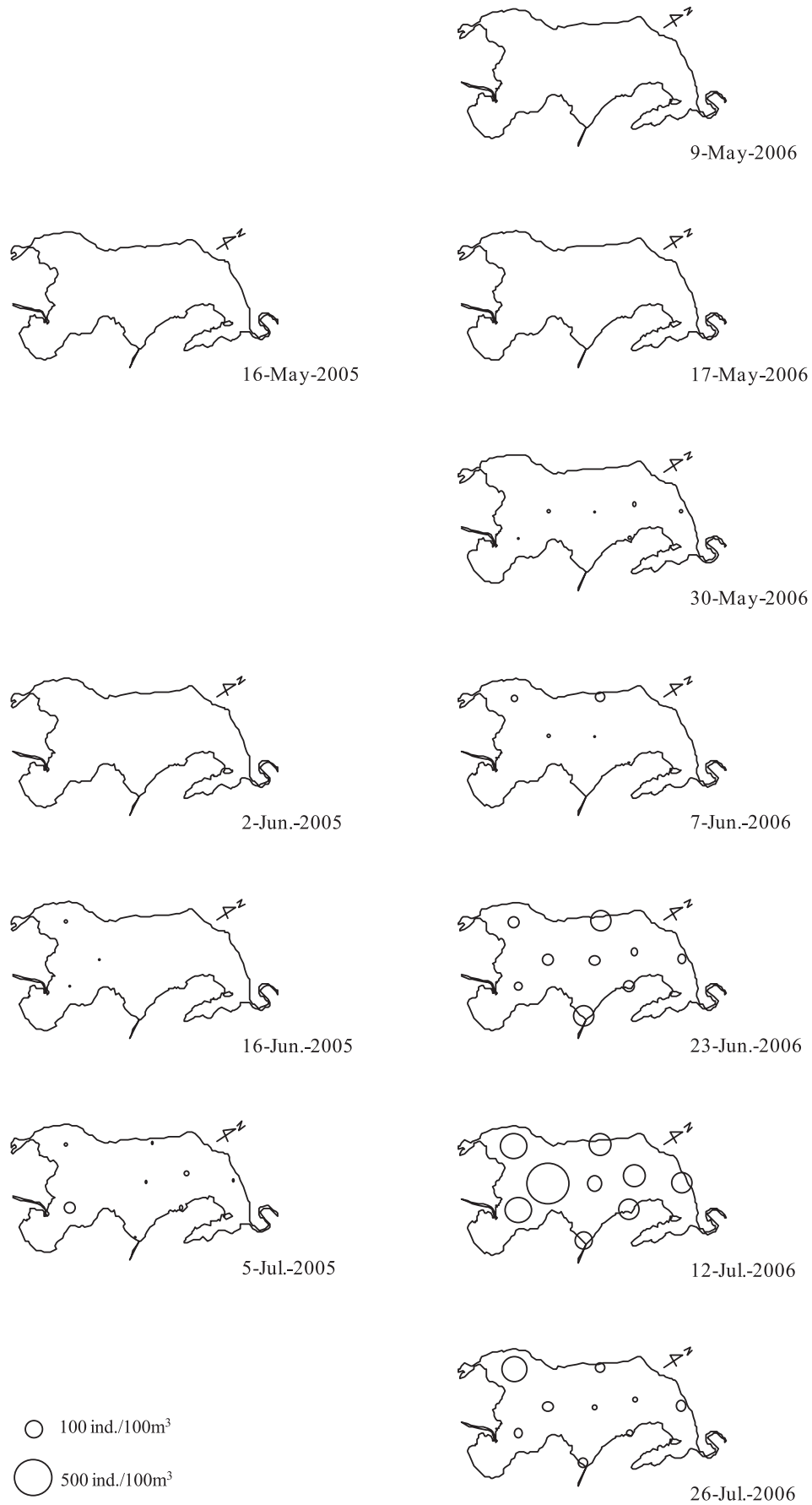


Fig.26c Distribution density (inds. /100 m³) of larval icefish caught by a larva-net in Lake Abashiri during 2005–2006.

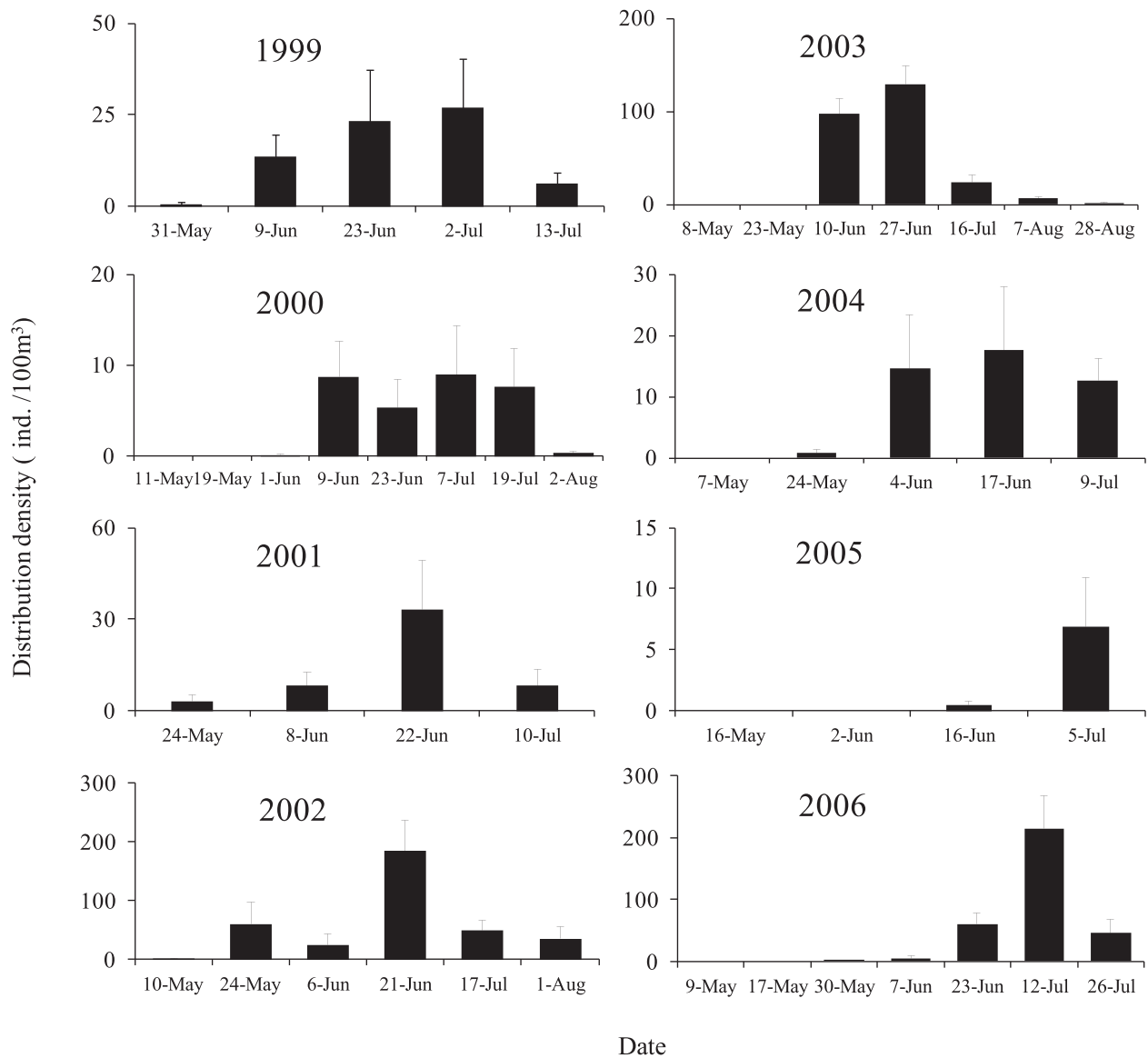


Fig.27 Temporal change in mean distribution density with SE of larval icefish caught by a larva-net in Lake Abahiri during 1999–2006.

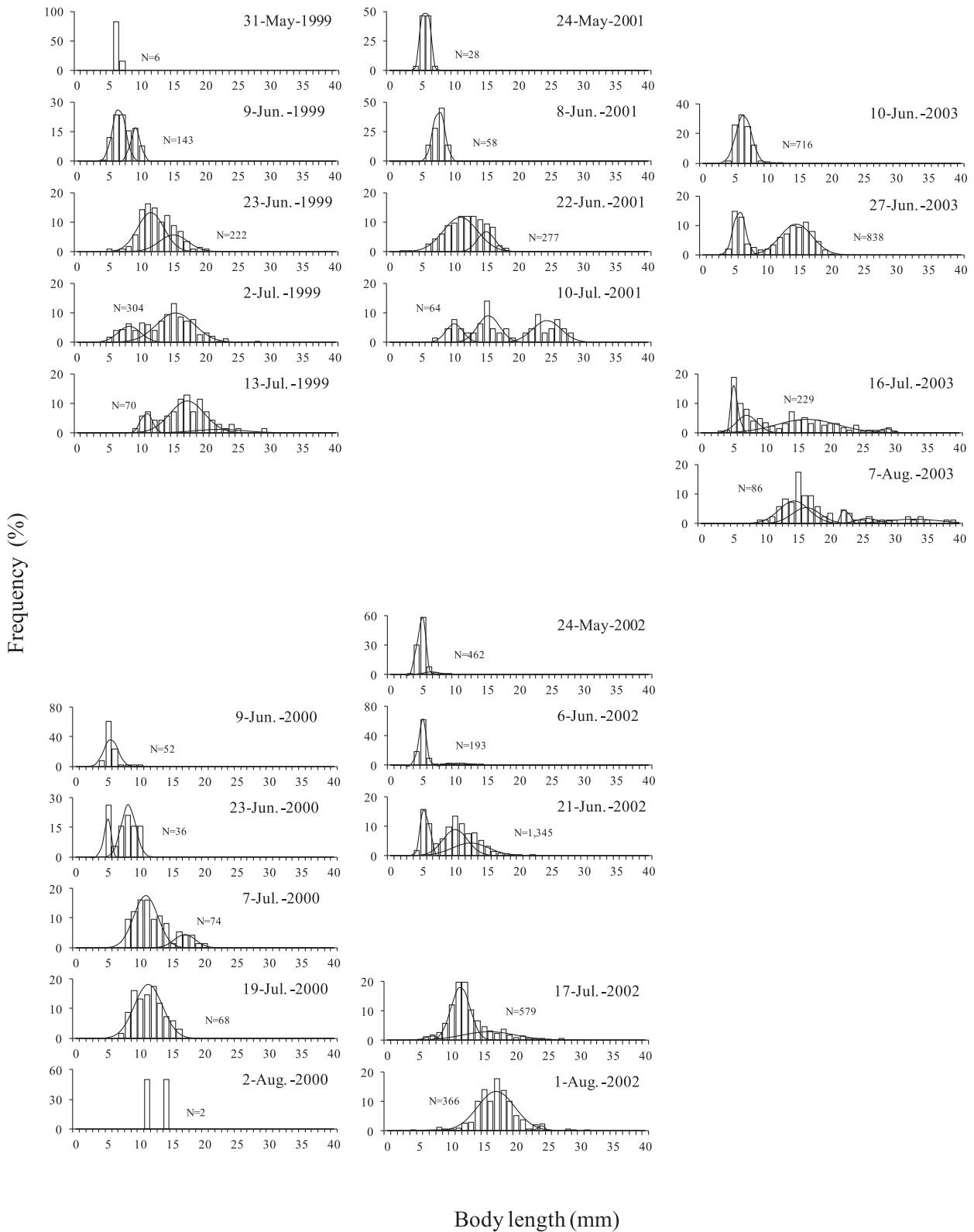


Fig.28 Frequency distribution for body length of larval icefish collected by a larva-net in Lake Abashiri during 1999–2003.

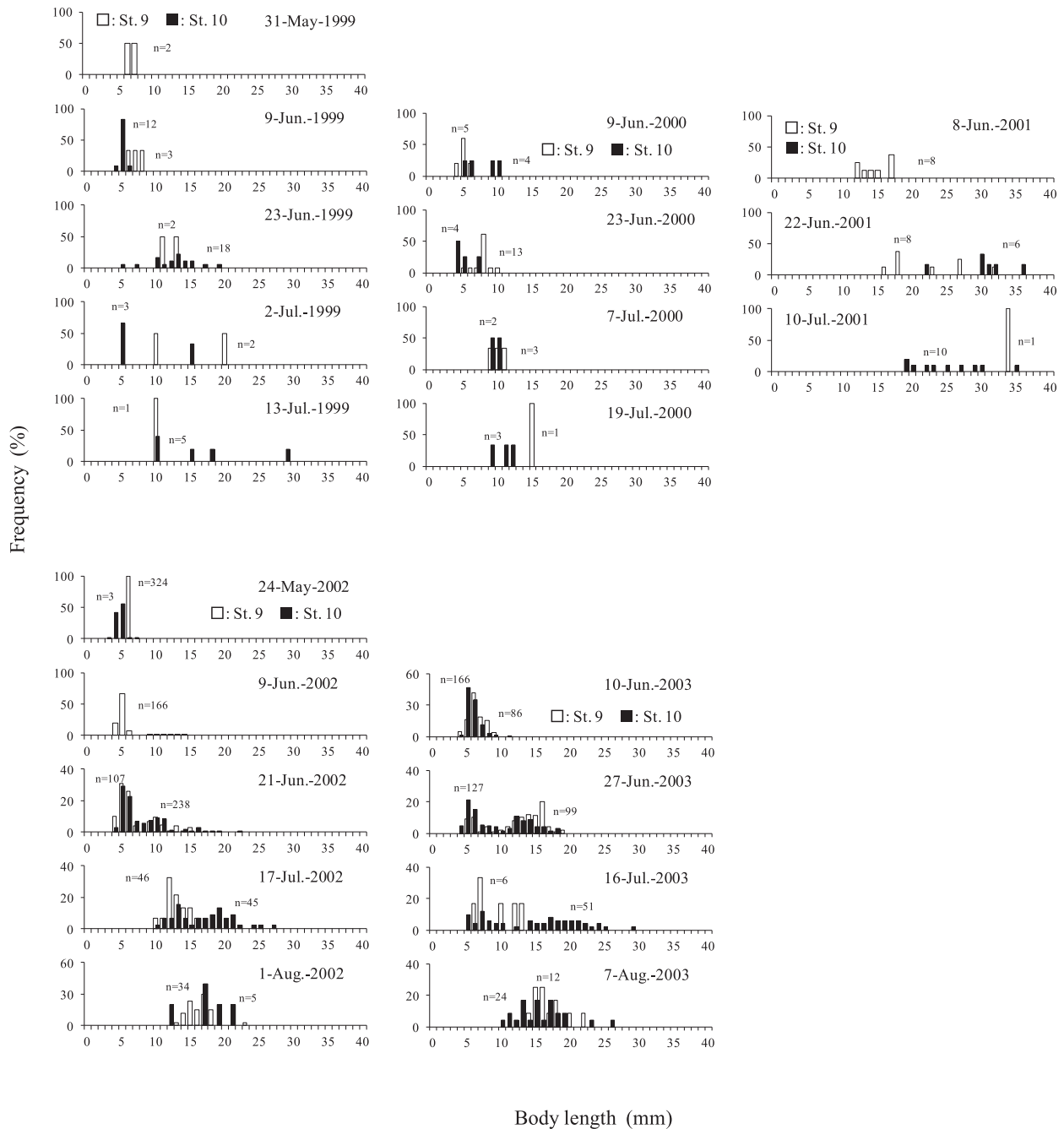
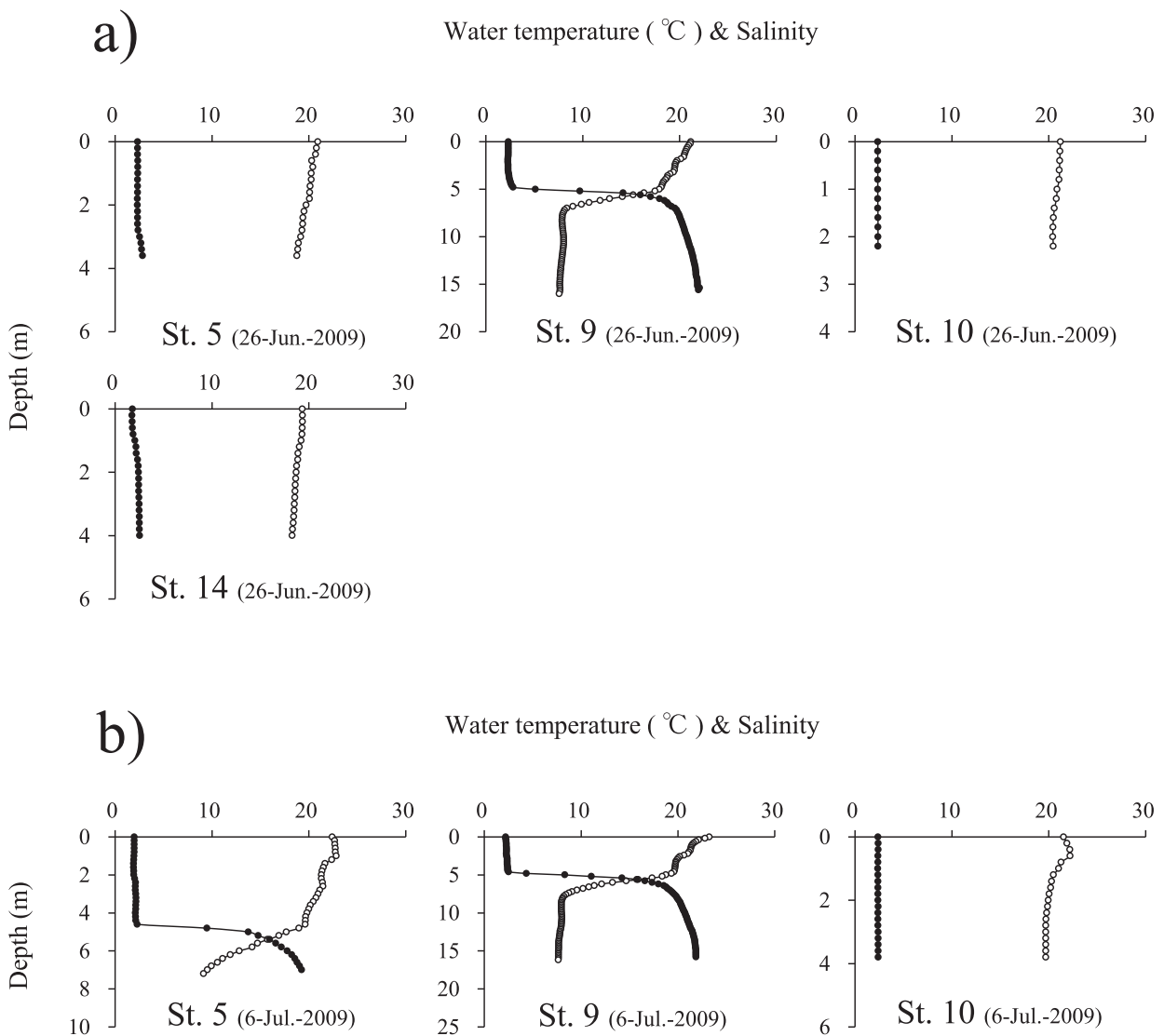


Table 5 Distribution density of larval icefish captured at Sts. 5, 9, 10 and 14 in Lake Abashiri

Date	Sampling station	Depth (m)	Total number of larvae captured (inds.)	Distribution density (inds./100 m ³)			
				0 - 1.3 m	1.3 - 2.6 m	2. 6 -3.9 m	3. 9- 5.2 m
26-Jun.-2009	St.5	9.6	1,311	58	453	275	118
	St.9	16.0	801	81	339	120	34
	St.10	2.6	2,507	741	1,085	-	-
	St.14	4.0	914	241	230	158	-
6-Jul.-2009	St.5	7.2	1,532	20	241	591	263
	St.9	16.2	1,074	40	355	229	119
	St.10	4.0	810	261	264	-	-

**Fig.30** Vertical profiles of water temperature (open circle) and salinity (filled circle) in Lake Abashiri on 26 June (a) and 6 July (b), 2009.

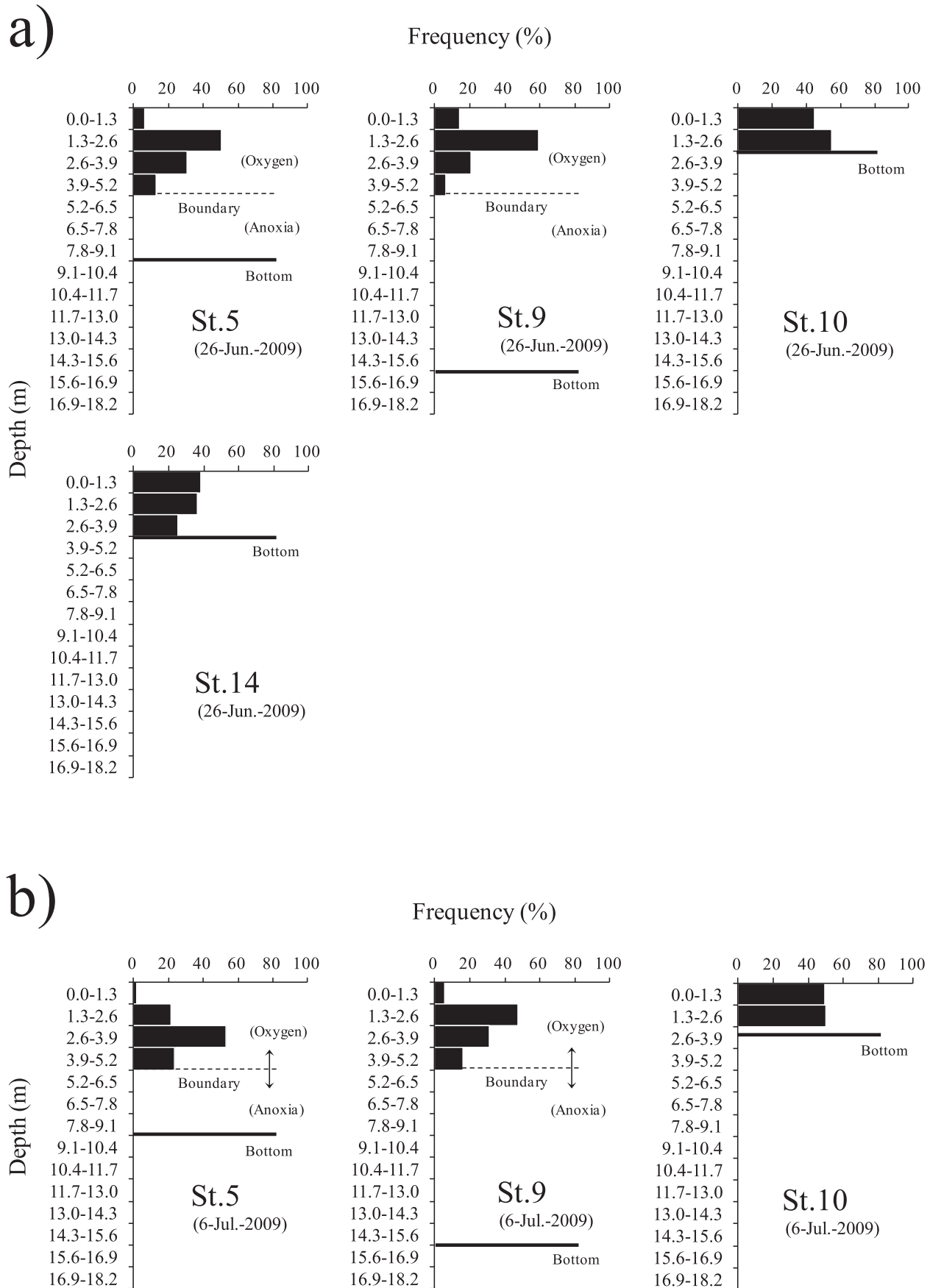


Fig.31 Histogram of distribution density (inds. /100m³) of larval icefish collected at Sts. 5, 9, 10 and 14 on 26 June (a) and 6 July (b), 2009.

気層の中層に大型個体が多く分布する傾向を示した (Fig. 32)。

稚魚の湖内分布 1985～2006年における稚魚の分布結果を、Fig. 33に示した。稚魚の湖内分布は採集日により大きく異なり、偏在する場合もあれば、広く一様に分布する場合も見られた。1985年と1987年の9月は西岸、1986年、2002年および2004年の9月は東岸に偏って分布する傾向が見られた。CPUEが最大値を示した採集定点は沿岸域に多く認められたが、その場所は採集日により著しく変化した (Fig. 34)。また、CPUEが最大値を示した採集定点は、シラウオとワカサギでは一致しない場合が多かった (Fig. 34)。稚魚分布指数は、7月が低く、9月が最大となる場合が多かった (Fig. 35)。例年、7～8月は仔魚から稚魚への移行期のため、7月と8月の採集時には曳き網魚捕部からシラウオ稚魚が抜け出す場合が多く見られた。9月の稚魚分布指数は1985年が最も高く、2005年が最低であった。

1999～2006年に得られた標本による体長の頻度分布を、Fig. 36に示した。稚魚の体長は14～84mmの範囲にあったが、前述の通り7～8月では小型の稚魚が採集されていない。稚魚の体長組成は、仔魚期と異なり各年で単峰型を示す場合が多かったが、2001年と2005年では2峰型を示した。また、2004年11月15日の漁獲物から得られた標本では、すべての雄に第二性徴が認められ、臀鰭基部に鱗が発現していた。

各年の7～11月までの瞬間成長係数は、2000年と2005年を除く1999～2006年が平均0.0065 (範囲0.0060～0.0071) であり、2000年 (0.0081) と2005年 (0.0092) は他の年よりも高かった。

降河行動 網走湖産シラウオは、秋に湖から移動して降海する (Arai *et al.*, 2003)。稚魚の降河動態を、Figs. 37～40に示した。2001年は、8月下旬～11月上旬にフクベ網による採集を9回行った。降河のピークは10月3日に見られ、その日の河川水温は13℃、降雨により増水していた。降河のピークを示した10月3日は、満月の翌日であり、満潮時と干潮時の海面水位差が83cmと、比較的潮位変動の小さい時期であった (Fig. 37)。

2004年は、7月12日～11月12日の毎日、連続的に採集を行った。ただし、8月11日～17日と9月5～12日は台風通過のためフクベ網を設置できなかった。降河のピークは新月後の9月16～20日に見られ、この時期の河川水温は18～19℃であった。降河ピーク時の日間の海面水位差は96cmで、比較的潮位変動の小さい時期であった (Fig. 38)。

2005年は、稚魚は10月5日、11月1日および11月12日を中心に降河した。最初のピークを示した時期の河川

水温は17℃であった。また、これより以降は河川水温と海水温が逆転し、海水温が河川水温より高く推移した。何れの降河ピーク時においても、日間の海面水位差は41～88cmと小さかった (Fig. 39)。

2006年は、8月21日～29日と10月7日～30日には降雨増水のためフクベ網を設置することができなかった。稚魚の降河は11月上旬にピークが認められたものの、10月には採集がほとんどできなかったため、本結果が母集団を代表しているかどうかは必ずしも明らかではない。降河のピークが見られた11月1日の河川水温は8.5℃で、海水温よりも2.2℃低かった。また、潮位変動も日間の海面水位差が42cmと小さい時期であった (Fig. 40)。

月齢との関係を見ると、降河魚が増加した時期は、何れも新月あるいは満月の前後で潮位変動の小さい時期であった。また、降河のピークは河川水温が海水温よりも低下した直後に認められた (Figs. 39～40)。

2001年10月3～4日における稚魚の日間降河動態と物理環境および潮位変動との関係を、Fig. 41に示した。海面水位は、潮位変動にともなって3日午後21時には最低値の114cm、4日午前3時には最高値の165cmとなり、その水位差は51cmであった。河川水位は海面水位に同調して緩やかに変化した。流速は、海面水位の上昇とともにいったん減少した後、海面水位の下降にともなって再び増加した。その間、流向は常に順流を示し、潮位変動にともなって逆転することはなかった。河川水温および塩分も表層および底層で変化が見られず、調査定点への海水の遡上は観察されなかった。降河稚魚の採集個体数は、開口部を上流向きに設置したフクベ網の方が下流向きの網よりも多かった。上流向きのフクベ網では、採集個体数の変化に明瞭な傾向は認められなかったが、下流向きのフクベ網では満潮から干潮への移行期、すなわち河川の流速が増加する時に稚魚の採集個体数がやや増加する傾向が見られた。全体的には、採集期間中、稚魚は常に降河している様子がうかがえた。なお、採集日の前日から当日にかけては40mm/日の降雨があり (気象庁ホームページ: <http://www.jma.go.jp/jma/>)、増水していた。

海域沿岸における分布 2002年4月16日、オホーツク海域沿岸に設定した採集定点のSt.19において地曳き網を8回行い、雌雄1個体ずつのシラウオを採集した。採集時の海水温は4.9～7.4℃、塩分は32.3～32.7であった。

成長曲線 1998～2006年級群の平均体長とその分散データを用いて、非線形重みづけ最小2乗法により、von Bertalanffyの成長式を求めた (Fig. 42)。多くの年級群は、第二性徴の発現後にほとんど成長しなかったが、例外的に2003年級群は産卵後も成長し、11月には平均体長が100mmを超えた。また、この年級群と同所的に生息して

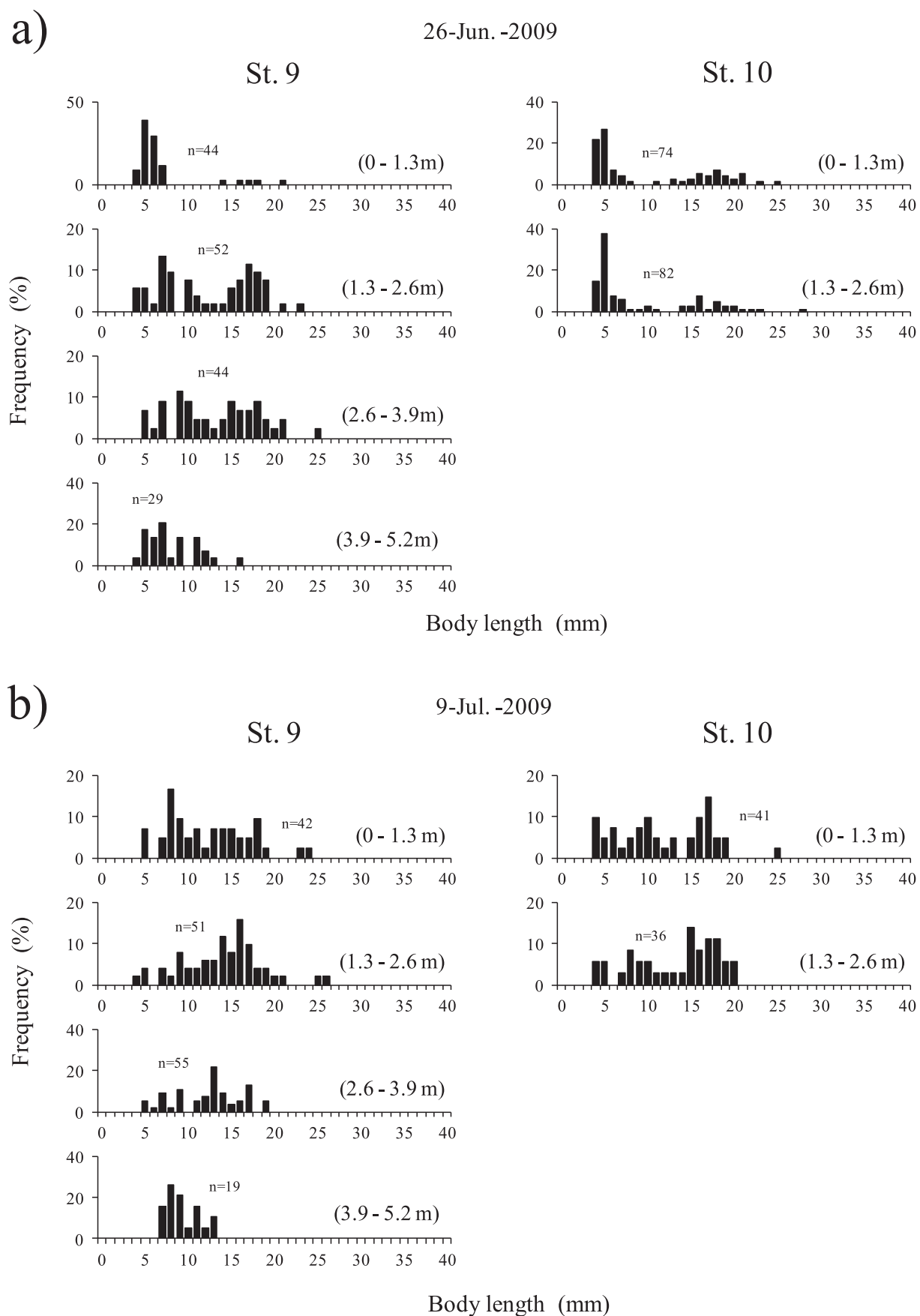


Fig.32 Frequency distribution for body length of larval icefish collected in offshore (St. 9) and inshore (St. 10) on 26 June (a) and 6 July (b), 2009. Number in parentheses indicates depth of the water collecting larva.

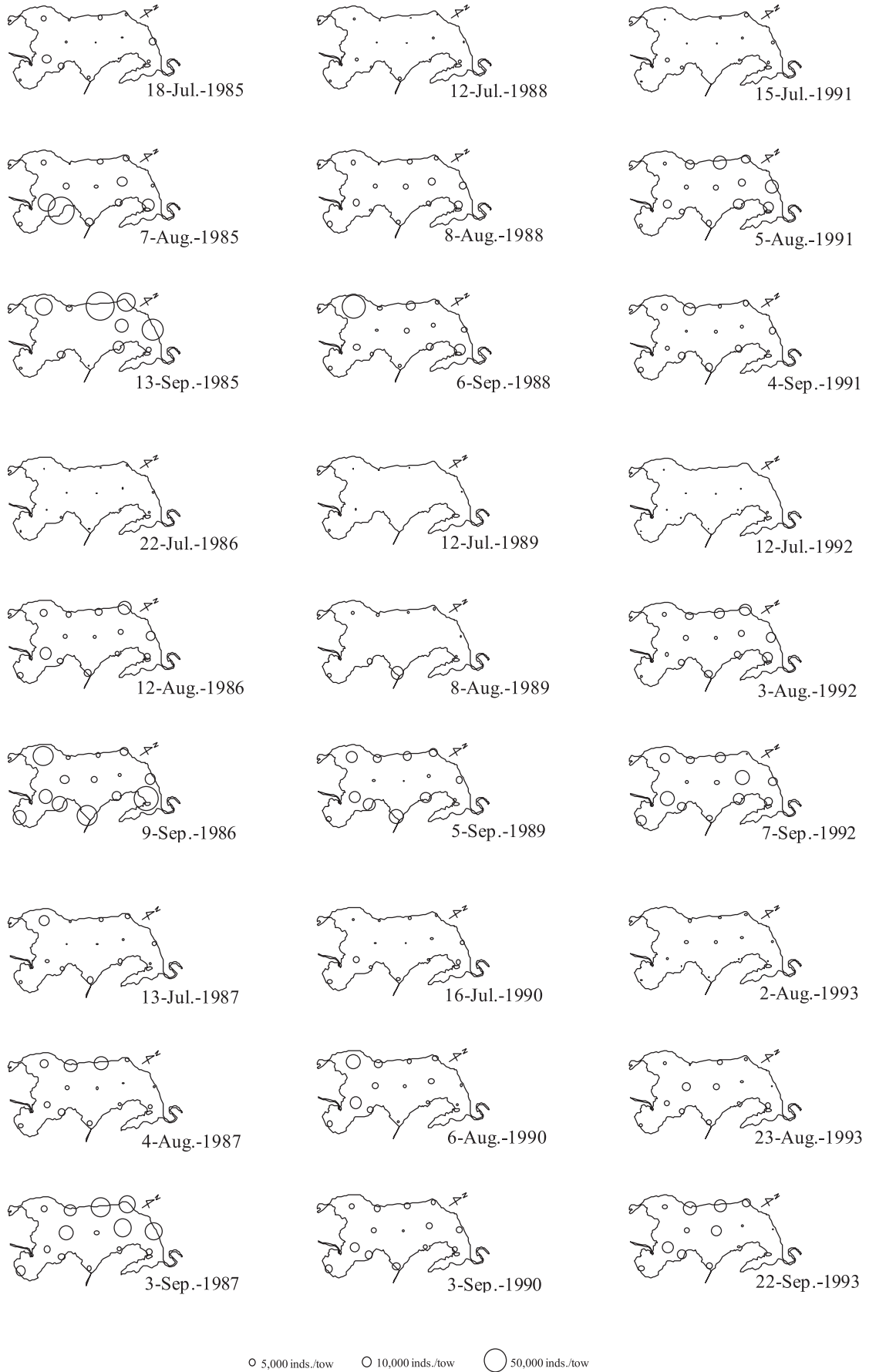


Fig.33a CPUEs (inds. /tow) of juvenile icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri during 1985–1993.

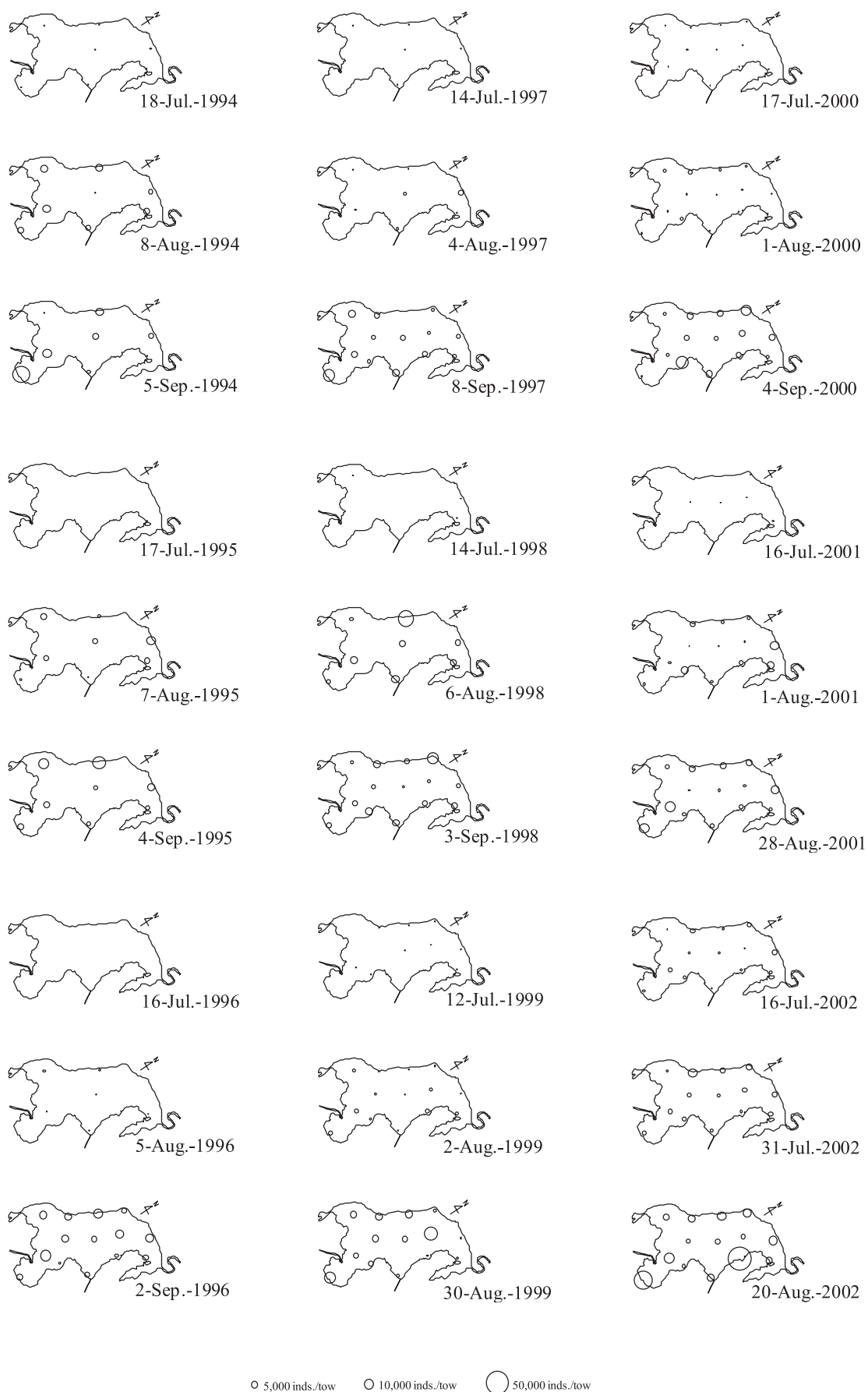


Fig.33b CPUEs (inds./tow) of juvenile icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri during 1994–2002.

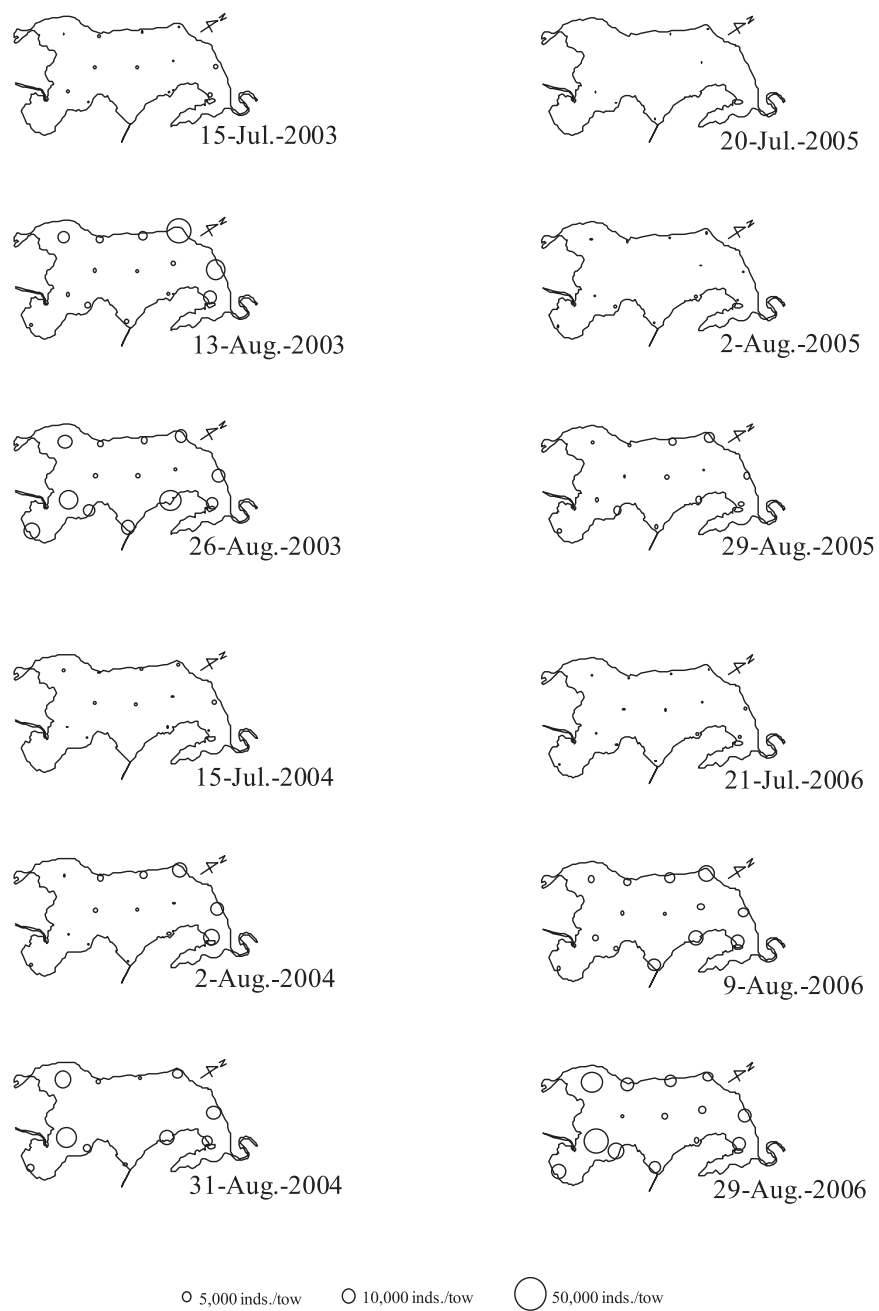


Fig.33c CPUEs (inds. /tow) of juvenile icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri during 2003-2006.

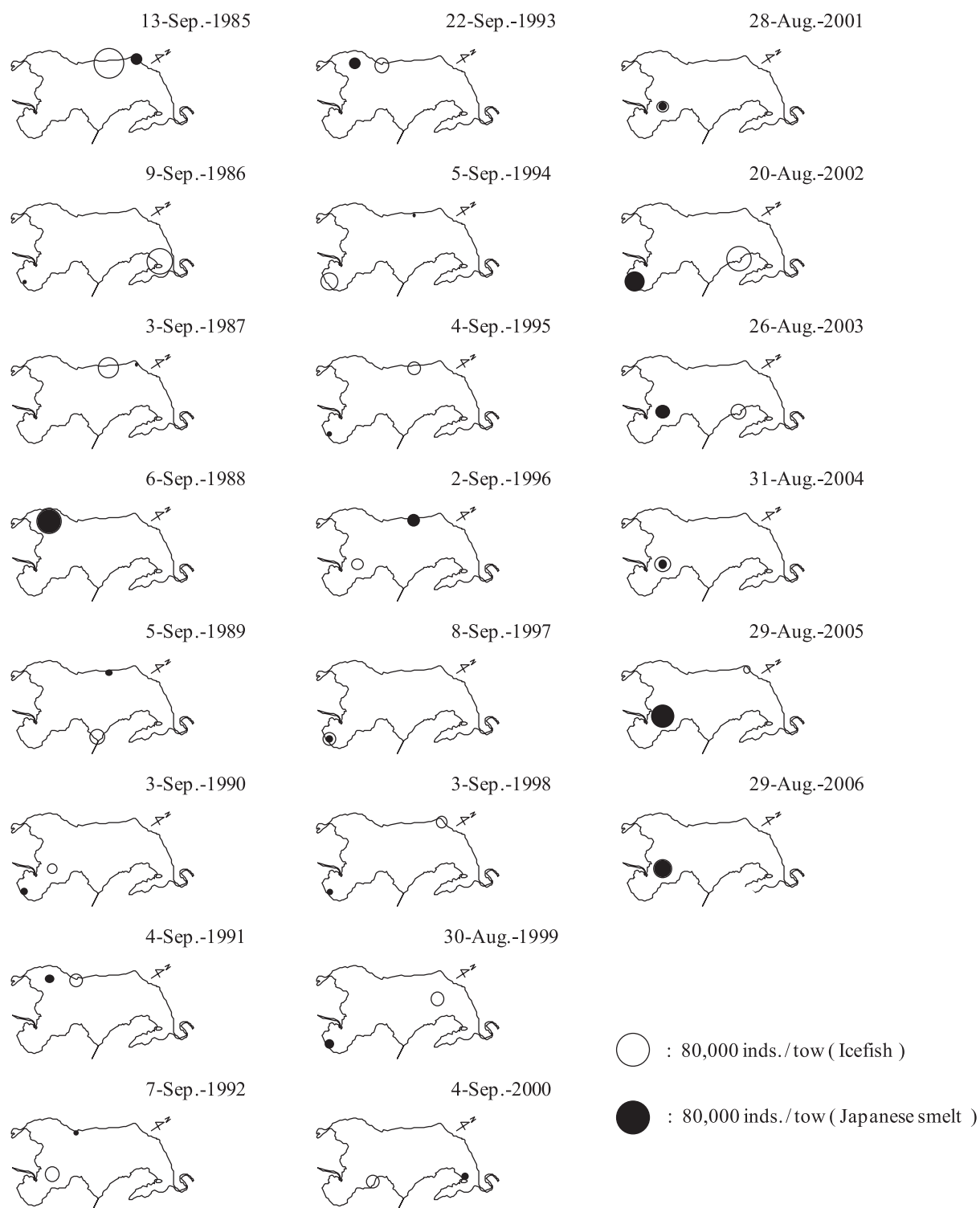


Fig.34 Maximum CPUEs (inds./tow) of icefish (○) and Japanese smelt (●) caught by a seine-net in Lake Abashiri in August and September of 1985–2006.

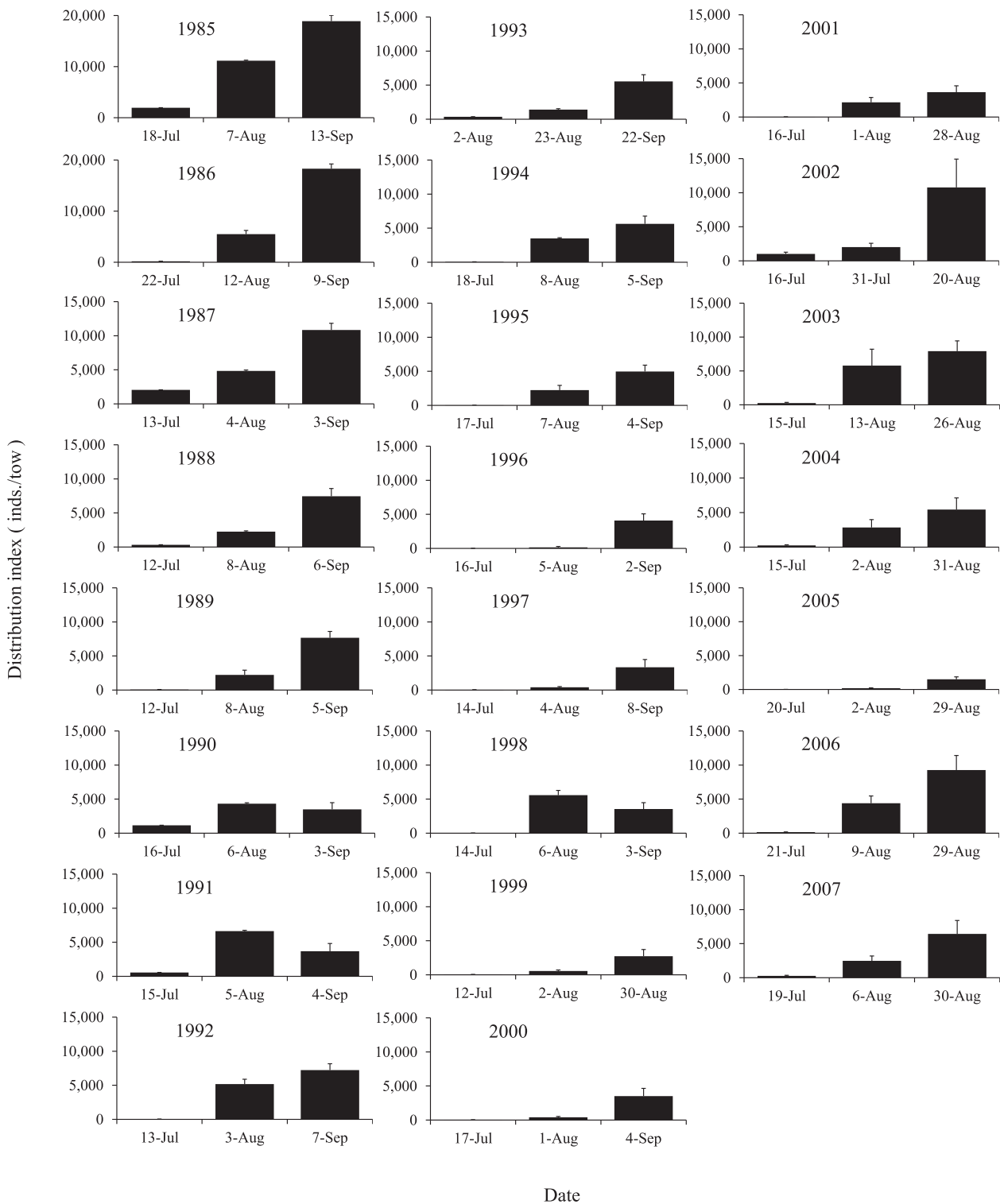


Fig.35 Temporal changes in mean distribution index with SE of juvenile icefish during 1985–2007. The distribution index means average CPUE (inds./tow) at Sts. 3–5, 7, 8, 10–11 and 13–16. Vertical bars indicate the standard error.

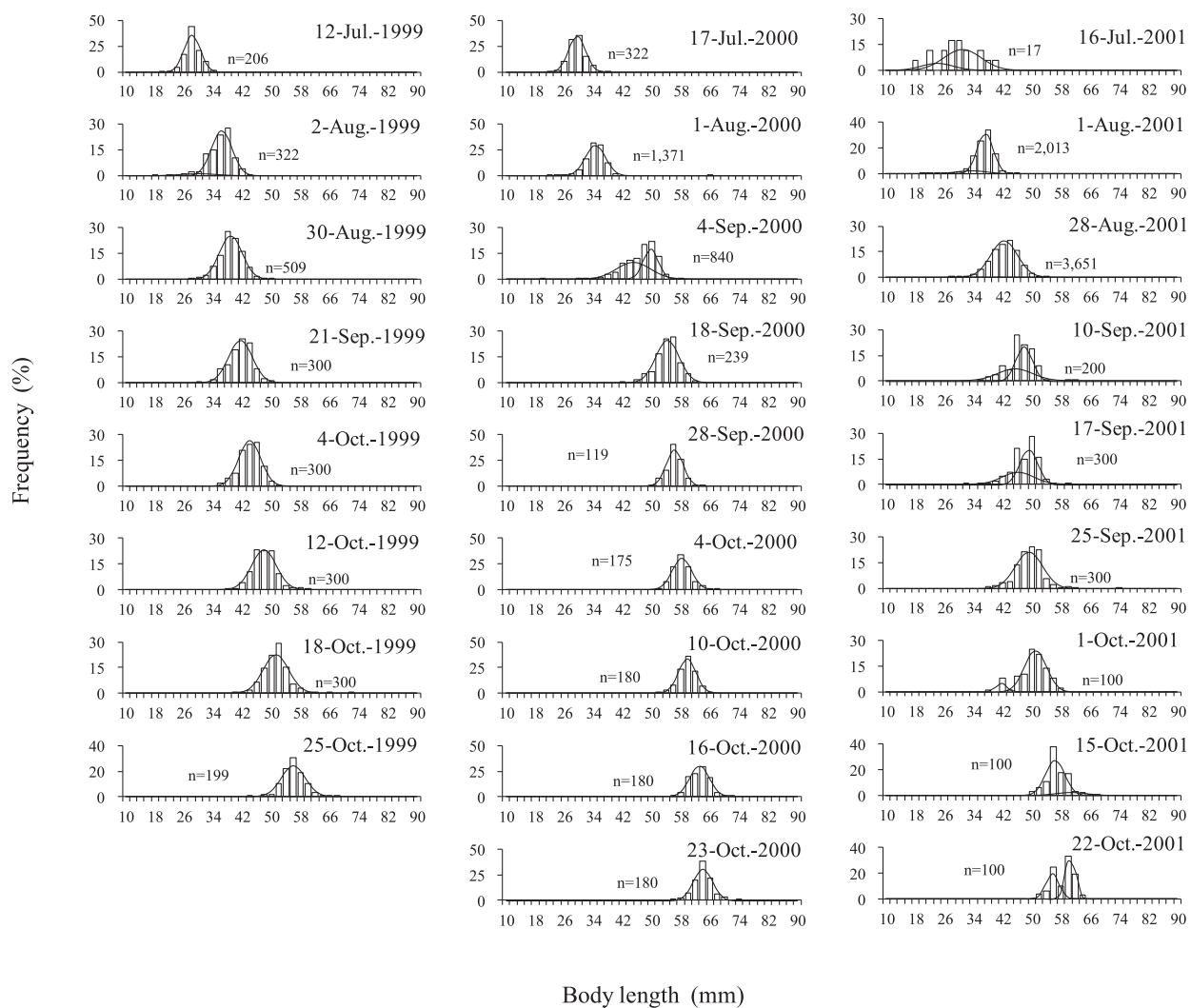


Fig.36a Frequency distribution on body length of juvenile icefish collected in Lake Abashiri during 1999–2001.

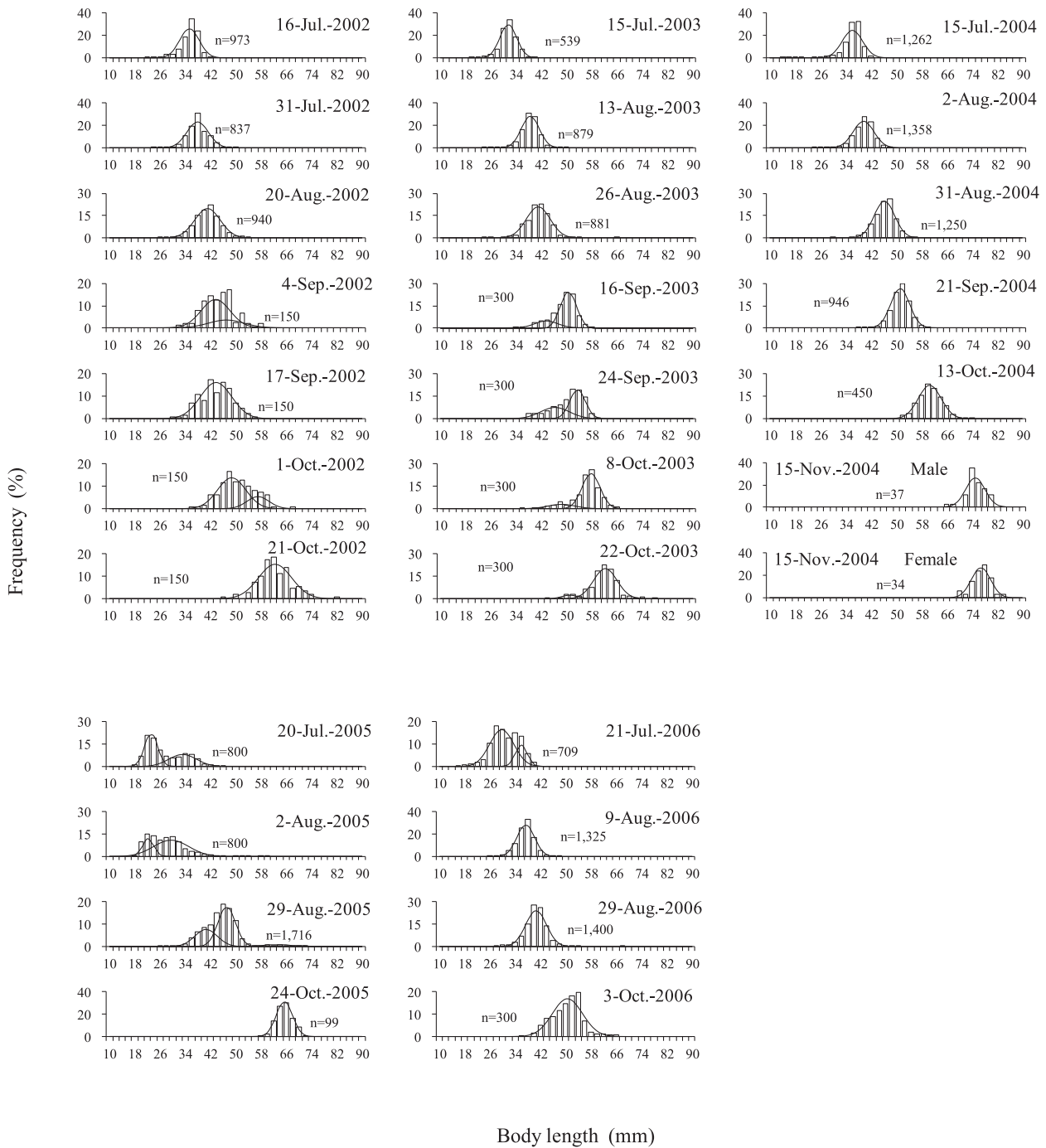


Fig.36b Frequency distribution on body length of juvenile icefish collected in Lake Abashiri during 2002–2006.

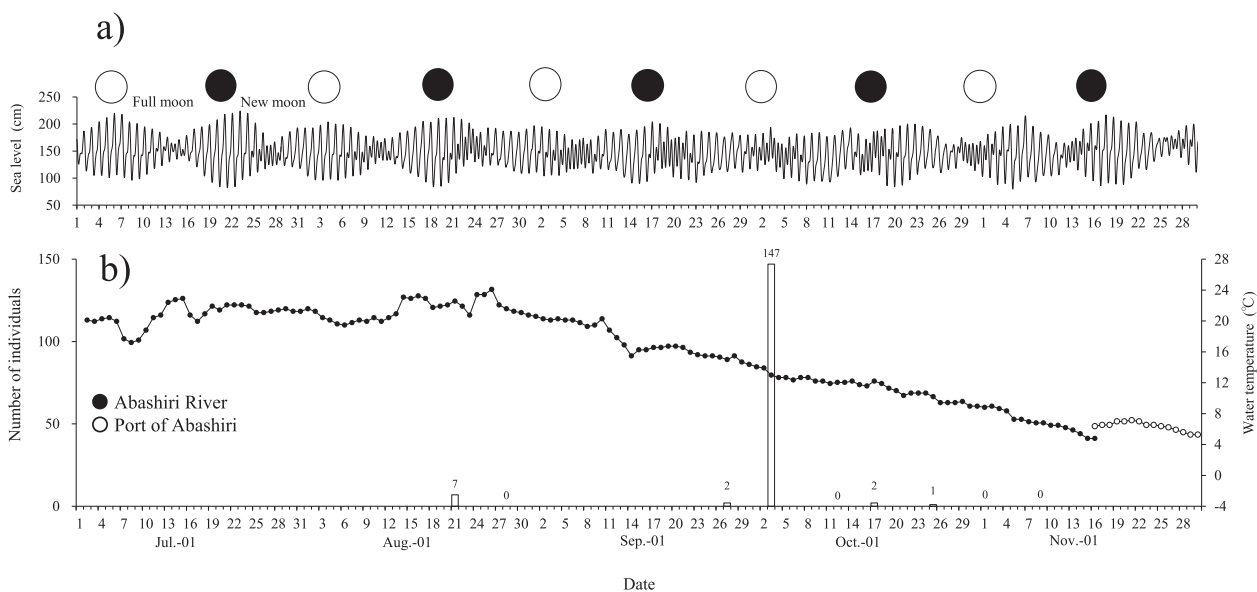


Fig.37 Temporal changes in sea level in Port of Abashiri (a), water temperature, and number of juvenile icefish collected by a trap-net in Abashiri River (b) in 2001. Circles indicate the water temperature. Vertical bars and Arabic numbers indicate number of icefish collected.

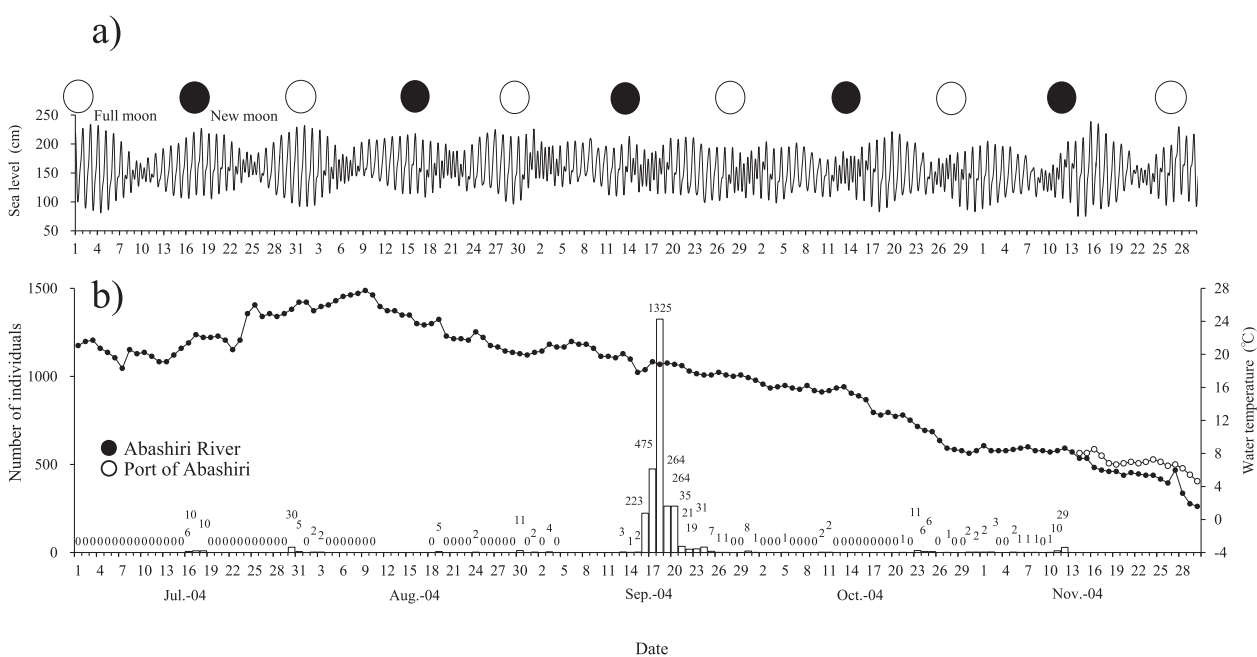


Fig.38 Temporal changes in sea level in Port of Abashiri (a), water temperature, and number of juvenile icefish collected by a trap-net in Abashiri River (b) in 2004. Circles indicate the water temperature. Vertical bars and Arabic numbers indicate number of icefish collected.

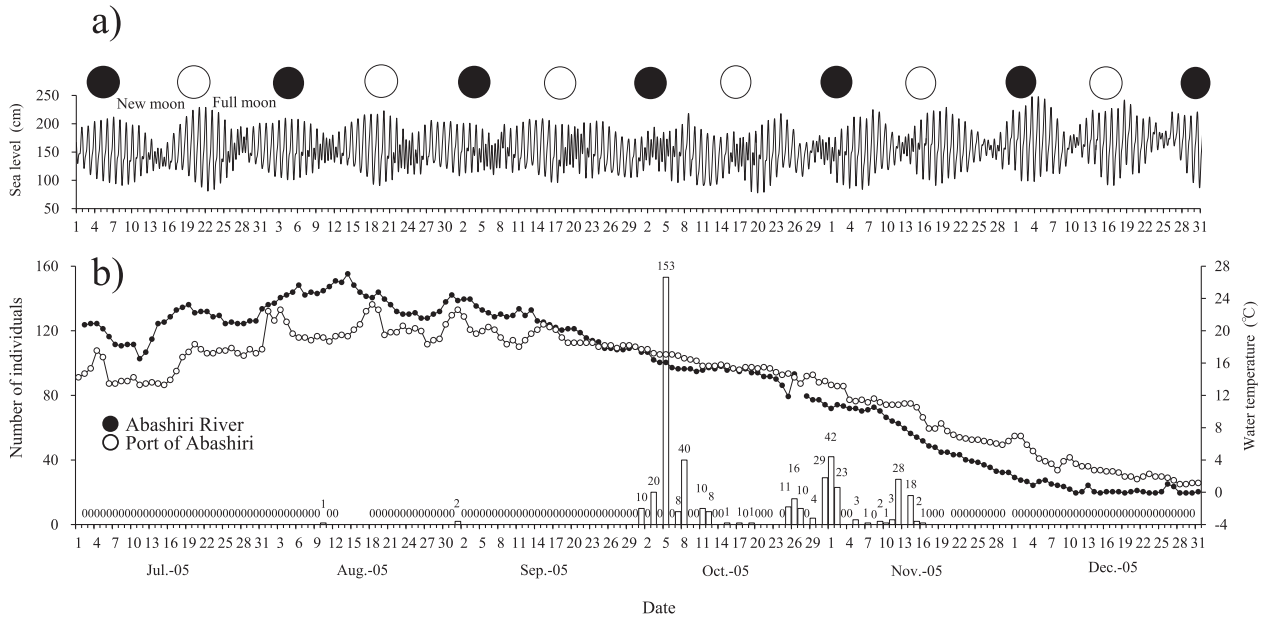


Fig.39 Temporal changes in sea level in Port of Abashiri (a), water temperature, and number of juvenile icefish collected by a trap-net in Abashiri River (b) in 2005. Circles indicate the water temperature. Vertical bars and Arabic numbers indicate number of icefish collected.

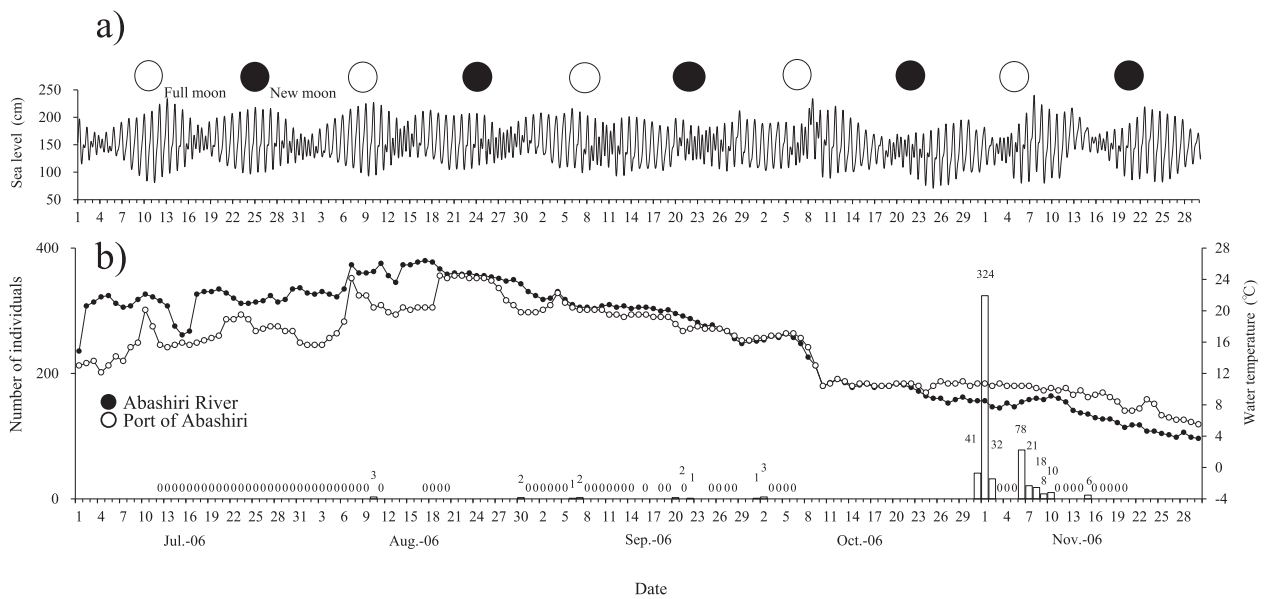


Fig.40 Temporal changes in sea level in Port of Abashiri (a), water temperature, and number of juvenile icefish collected by a trap-net in Abashiri River (b) in 2006. Circles indicate the water temperature. Vertical bars and Arabic number indicate number of icefish collected.

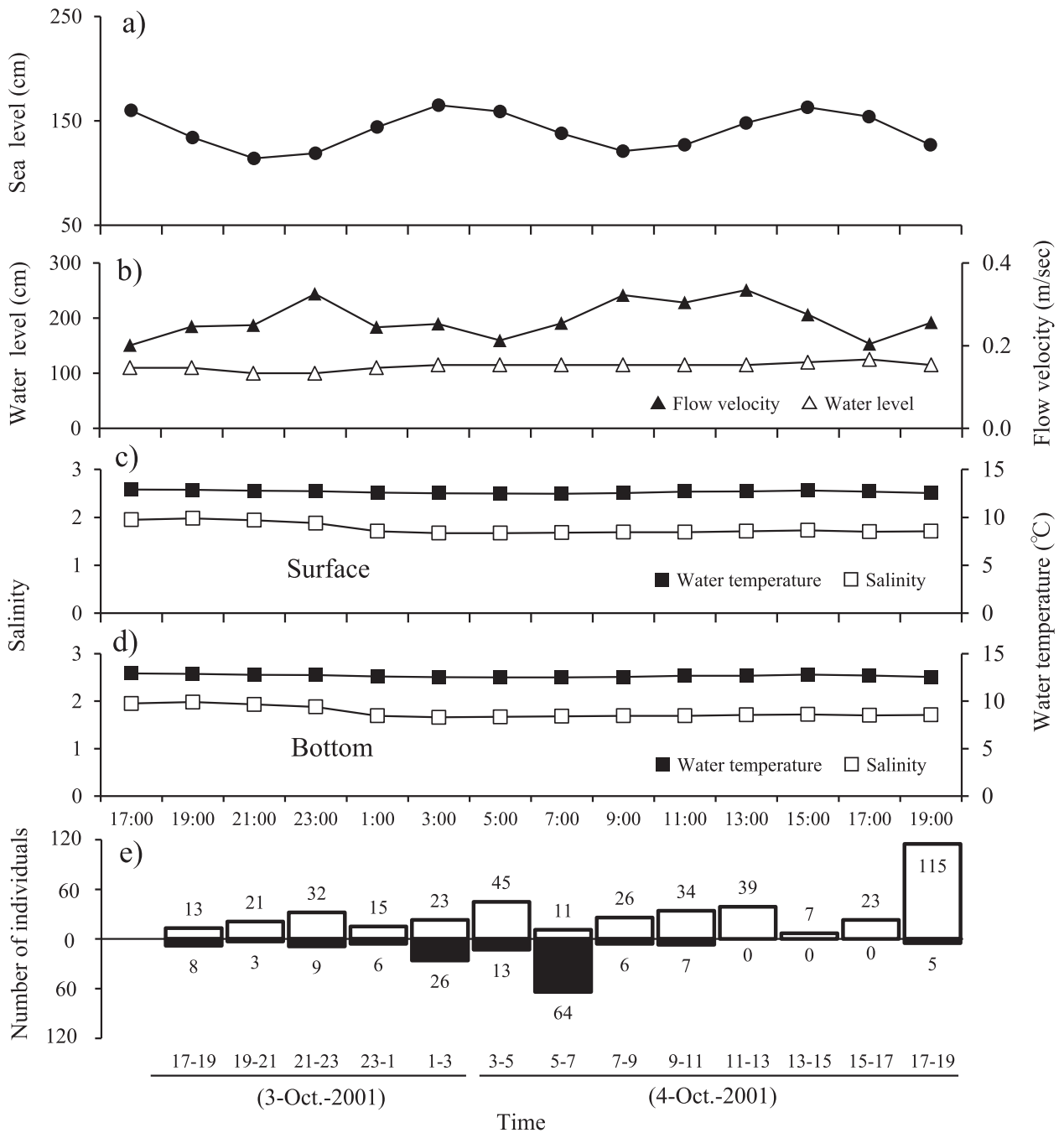


Fig.41 Diurnal changes in Sea level (a), water level and flow velocity (b), salinity and water temperature (c: surface, d: bottom), and number of juvenile icefish collected by two trap-nets (e) in Abashiri River.

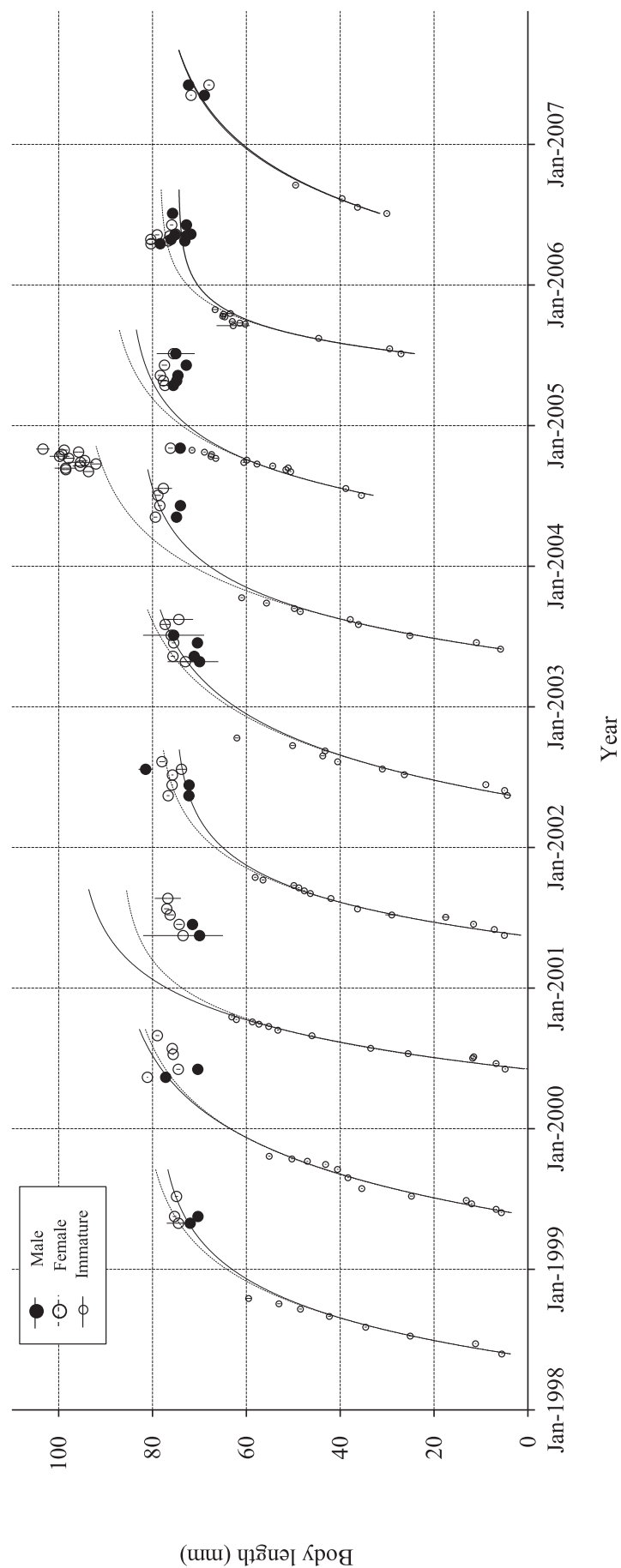


Fig.42 Von Bertalanffy's growth curves of icefish.

いた2004年級群は、11月に平均体長が70mmを超え、第二次性徴が発現した。

各年級群の極限体長 (L_{∞}) は、雌が74.5~96.4mm, 雄が78.4~95.6mmの範囲にあり (Table 6), ほぼ実測体長を反映した。極限体長には雌雄間で有意差は認められなかった (Student's t -test, $df=16$, $p=0.474$)。各年級群の成長係数 (k) は雌が1.9~5.1, 雄が2.0~4.5の範囲にあり (Table 6), 雌雄間で有意差は認められなかった (Student's t -test, $df=16$, $p=0.761$)。極限体長と成長係数は年変動が大きく雌雄間で有意差はなかったが、多くの年級群 (9年級群中6年級群) で雌は雄より極限体長が大きく、かつ成長係数は低かった。また、2005年級群は雌雄ともに極限体長が最小値, 成長係数が最大値を示した。成長係数が高いと早期に成長が頭打ちとなる傾向を示した。

Table 6 Estimated parameters of von Bertalanffy's growth curves of icefish

Year class	Parameter					
	Male			Female		
	L_{∞} (mm)	k	t_0	L_{∞} (mm)	k	t_0
1998	79.4	2.5	0.4	82.6	2.4	0.4
1999	88.9	2.0	0.4	86.7	2.1	0.4
2000	96.4	2.8	0.4	86.9	3.3	0.4
2001	75.5	3.1	0.4	79.4	2.9	0.4
2002	83.1	2.1	0.4	86.9	2.0	0.4
2003	83.4	2.7	0.4	95.6	2.2	0.4
2004	85.3	2.8	0.4	90.0	2.5	0.4
2005	74.5	5.1	0.5	78.4	4.5	0.5
2006	79.7	1.9	0.3	79.2	2.0	0.3

2.3 考察

遡上行動 オホーツク海沿岸で越冬したシラウオは、融雪増水の影響が残る4月下旬に網走川河口の網走港内に集群し、河川水温がほぼ5℃に達すると、網走湖を目指して網走川を遡上しはじめる。シラウオは遊泳力に乏しく、遊佐 (1980) の実験結果によると、遊泳行動をとる最適流速が10~20cm/sec, 限界流速が40cm/sec付近で、限界流速での滞泳時間は5秒前後である。また、山口・高谷 (2000) によると、10分間の臨界遊泳速度と体長の比である耐久速度は体長の2倍程度しかなく、魚類の中では下限値に近い。4月下旬の網走川では流速が40cm/secを超えることも珍しくないが (Fig. 11), シラウオは潮汐リズムに同期して網走川を逆流する海水を利用しながら移動していることが明らかとなった (Figs. 8~11)。

このような潮汐リズムを利用したシラウオの移動は、石狩川においても観察されている。石狩川のシラウオは、河口域で孵化した後に稚魚が潮汐に合わせて川水の上層と下層間で鉛直的に分布を変えながら、侵入する塩水楔に運ばれる形で約7km上流の三日月湖へ移動すると考え

られている (山口, 2004a, 2004b)。石狩川のような大規模な河川では、逆流する海水を巧みに利用しながら選択的潮汐輸送 (田中・曾, 1998) により効率的な遡上をしていると考えられる (山口, 2006)。一方、網走川は石狩川に比べて川幅が狭く、水深も数10~200cm程度と浅い。上, 下層の塩分を見る限りでは、海水は楔型~強混合型で遡上すると考えられるが (池永ら, 1998a), 上層においても塩分濃度は20に達し、流向も完全に逆転する (Fig. 11)。そのため、本研究の採集定点では、山口 (2004a, 2004b) が観察した選択的潮汐輸送を示唆するような行動は観察されなかった。しかしながら、水深の深い河口域では、石狩川や由良川 (桑村, 1993) で観察されたように順流時には底層の塩水楔内に滞留している可能性も考えられる。そして、潮汐リズムに同期して逆流する海水を利用して、能動かつ効率的に網走湖へ遡上していると考えられる。

親魚の湖内分布 親魚の性比は何れの年においても採集地点により著しく異なり、偏る傾向を示した (Fig. 19)。一般に、産卵期のシラウオの性比は偏ることが知られている。三河湾では、雌雄が月齢や潮汐リズムに合わせて離合集散するため性比が偏り、性比が1対1となる時期に産卵していると考えられている (堀田・田村, 1954)。網走湖では、性比は年や時期により大きく変動し、その傾向は必ずしも明瞭ではなかった。しかし、2005年と2006年を除くと、産卵期の終期から産卵後にかけては雌に偏る傾向が見られた (Fig. 18)。山口 (2006) は、繁殖行動の観察から、産卵場における性比が雄から雌へと偏重する要因として、雄が先に産卵場に現れて雌の到来を待ち、その間に雄同士の間によって弱い雄が徐々に産卵場から排除されることによると述べている。また、シラウオは複数回に分けて産卵を行うことが知られている (岡田・森, 1957; 山口・藤岡, 1999)。山口 (2006) は、産卵行動の観察から、雌は産卵と産卵の間に摂餌しながら卵を成熟させるため、産卵後はいったん産卵場を離れて索餌回遊し、成熟後に再び産卵場への来遊を繰り返すと述べている。一方、雄は雌の来遊を待ち受けて産卵場に留まるため、結果的に産卵場における性比は周期的に変化する (山口, 2006)。本研究で観察された性比の偏りも、このような産卵行動の特性によるものと推察される。2005年と2006年では、7月中旬を過ぎても性比が雄に偏っていたことから (Fig. 18), これらの年では産卵期が他の年よりも長期化した可能性が高い。産卵回数は、卵巣の卵径頻度分布の時系列変化 (Fig. 21) から、他水域と同様に複数回行うと推定される。

初期生活 Saruwatari (1988) によると、シラウオは孵化時の体長が4.5mm, 体長8mmで脊索屈曲が開始し、体長

25.3mmで胸鰭を除くすべての鰭条が完成して稚魚となる。それ以降、シラウオは第二性徴の発現を除いて、体構造に顕著な変化が認められない。本研究で採集されたシラウオの最小体長は3.1~4.0mmで、これらは孵化直後の個体と考えられる。網走湖のシラウオ仔魚は、5月下旬以降に出現しはじめ、その後急速に成長して7月には体長15~25mmに達し (Fig. 28), 稚魚となる (Saruwatari, 1988)。孵化後間もない仔魚が、遅い年では7月中~下旬まで継続的に出現することから、網走湖産シラウオの産卵期は1ヶ月以上の長期にわたると推定される。仔魚は、出現初期には産卵場付近を中心に沿岸域に集中する傾向が見られるが、時間の経過とともに沖合を含めた湖全域に分布する。これは、遊泳力に乏しい生活初期には湖流の拡散作用により、広く分散するためと考えられる。

仔魚の鉛直分布は、水深の浅い沿岸域では上層から底層までほぼ一様に分布するが、沖合では表層や水深4~5m層 (塩淡水境界層直上) で分布が少なく、水深1~3m層 (好気層中層) で多くなる傾向が見られた (Fig. 31)。また、それらの体長頻度分布を見ると、沿岸では、大型と小型の2峰型の群れが出現するものの、その頻度分布に水深による違いは認められなかったが、沖合では水深によって異なった。すなわち、沖合の表層と水深4~5m層では、体長5~10mmの小型個体のみが観察されたのに対して、水深1~4m層では、小型と大型の両サイズの個体が認められた (Fig. 32)。仔魚の鉛直分布に関して、浅見 (2004) は、網走湖のワカサギにおいても水深によって偏っていることを観察しており、このことが結果的に餌生物との遭遇の機会を高めていると述べている。

von Bertalanffy の成長式から、2005年級群の成長係数 k は、雌雄ともに最大となった (Table 6)。一般に、 k が大きい時は初期の成長は早いものの急速に頭打ちとなり、 k が小さい時はゆるやかで直線的な成長を示すと考えられている (Beverton and Holt, 1959; 田中, 1985)。第4章で後述するが、2005年級群は親世代が青潮の影響を受けて大量に斃死した年級群である。そのため、2005年級群の個体群動態に関わる諸特性値は、すべての発育段階で最低値を示し、湖内における個体群密度は他の年級群に比べて著しく低かった。このことが、2005年級群の k を最大にさせた要因と考えられる。他の年級群では、雄の k は1.9~3.1、雌の k は2.0~3.3の範囲にあった。三浦 (1992) は、小川原湖において k を4.5と推定している。従って、網走湖は小川原湖よりも個体群密度がやや高いと推察される。

降海行動 シラウオが降河移動を開始する時期は、河川水温と海水温が逆転する時期にほぼ一致していた (Fig. 39)。シラウオの降海行動は潮汐リズムに同期し、海水遡上の起こらない小潮期を中心にそのピークが観察された。

また、降海行動には明瞭な日周変化が認められなかったが、これは、小潮期や増水時には流向の反転が起こらず、網走川が常に順流であることに関連していると考えられる。このように、シラウオは順流時の川水を利用しながら、効率的に海域へ移動しているものと考えられる。本研究では、降海後の生活は明らかにできなかったが、遡上期前に網走市沿岸の碎波帯でシラウオの生息が観察されたことから、オホーツク海沿岸域で越冬しているものと考えられる。

生活史 このように、網走湖産シラウオは、季節的に網走湖と海域との間を回遊することが明らかとなった。全生活期にわたるフィールド観察と耳石の微量元素分析から、網走湖産シラウオの生活史パターンは主に遡河回遊型であると定義づけられる。その生活史の概要は以下の通りである (Fig. 43)。

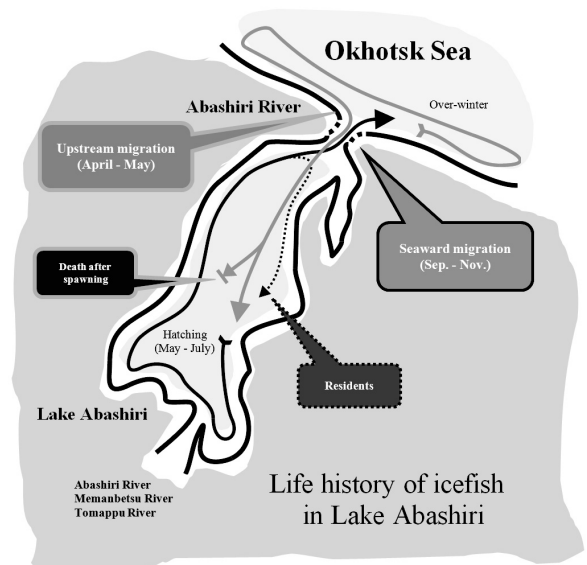


Fig. 43 Estimated life history of icefish in Lake Abashiri.

毎年、融雪増水の終了が近付くと、シラウオはオホーツク海沿岸から網走川河口の網走港内へと集群し、やがて網走湖へ遡上を開始する。遡上開始のタイミングは河川水温が5℃に上昇する時期とほぼ一致するが、遡上のピークは概ね河川と海との水温差が著しい時期と一致している。遡上のタイミングは潮位変動に同調した周期性を示し、満潮時と干潮時の水位差が100cm以上になる大潮の時期を中心に遡上ピークが見られる。シラウオは、満潮時に逆流する塩水楔を利用しながら遡上することが観察された。

湖内に遡上した親魚は、主に流入河川の河口域付近に集群するが、網走湖より上流に遡上する親魚は観察されなかった。産卵場における性比は偏る場合が多く、特に、産卵期の終期から産卵後にかけては雌に偏る傾向が見ら

れた。これは、雌が産卵後にいったん産卵場を離れて索餌回遊し、成熟後に再び産卵場に来遊するシラウオ特有の産卵様式によるものと考えられる。卵巣卵径頻度分布の経時変化から、網走湖産シラウオの産卵は複数回に分けて行われていることが示唆された。GSIの時系列変化から、産卵期は主に5月下旬～6月中旬であるが、年によっては7月中旬にまで及ぶこともあると推定される。シラウオは産卵後間もなく斃死するが、通常8月までは雌の一部に生残個体が見られる。例外として、2004年は産卵後の雌が11月まで生き残り、それらは8～11月まで成長が観察された。

孵化仔魚は5月下旬から出現し、はじめは産卵場付近の沿岸域に多く分布するが、やがて沖合を含めた網走湖の全域に分布域を拡大する。産卵期が長期に及ぶため、仔魚の体長組成には2～3峰群が認められる。仔魚の鉛直分布は沿岸域と沖合で異なり、水深の深い沖合では表層よりも好気層の中層（水深1～4m層）に多く分布する。

稚魚の分布も湖内全域で見られるが、年により局所あるいは湖の東西のどちらかに偏在することが多い。網走湖ではこの稚魚期のシラウオを対象に曳き網漁業が行われており、通常、9月から漁獲が開始される。この漁期中（9～10月）に、シラウオは網走湖からオホーツク海へ降河移動をはじめ。降海時の体長は、耳石最大半径による逆算から30mm前後と50mm前後の2サイズ群が認められるが、ほとんどの個体は50mm前後で降海する。移動開始のタイミングは、河川水温がほぼ20℃を下回る時期と一致するが、そのピークは河川と海の水温が逆転する時期と概ね一致する。また、降河タイミングには潮位変動と同調した周期性が認められ、遡上時とは逆に、海水遡上が起こらない小潮の時期を中心に降河移動のピークが見られる。また、降河移動には日周変動が観察されず、常に降河している。

シラウオの降海後の生活様式はほとんど不明であるが、翌春には沿岸域で曳き網によって採集される。また、4月には網走川河口（網走港内）に親魚が集群すること、さらに親魚の耳石微量元素分析の結果から、秋に降海したシラウオはオホーツク海沿岸域で越冬し、再び産卵のために網走湖へと回帰するものと考えられる。

第3章 産卵場の分布と底質環境

シラウオを漁業資源として持続的に利用するためには、自然再生産の維持が前提条件となり、産卵場や産卵環境の維持や保全が極めて重要である。

シラウオの産卵場は河川下流域や汽水湖内の浅場で、砂礫の底質上に形成されることが高梁川（千田，1973a）、涸沼（Saruwatari, 1988）、宍道湖（藤川ら，2005）、石狩川

（山口，1994）、北浦（富永，2009）および小川原湖（榊ら，2008）において報告されている。また、網走湖においても湖岸の浅場でシラウオ卵の分布が観察されているものの（隼野，2001）、卵分布と底質環境の関係は明らかにされていない。本章では、水深別の卵の分布状況、湖水の物理環境ならびに底質粒度組成から、卵分布と環境特性との関連性を明らかにする。

3.1 材料および方法

塩淡水境界層水深の把握 2001～2003年の各年5～8月に網走湖最深部の調査定点において（Fig. 44）、塩淡水境界層水深の観測を行った。観測にはメモリー式STD（Model-AST-1000S，アレック電子社）を使用し、表層から湖底まで20cm間隔で塩分ならびに水温を観測した。

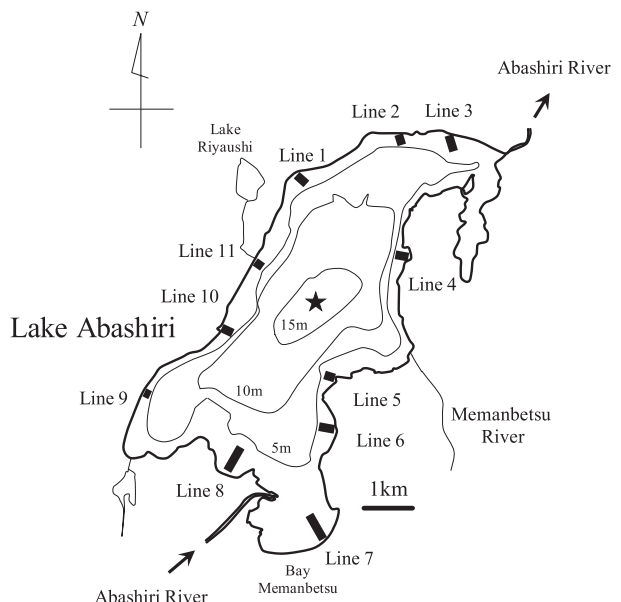


Fig.44 Map showing locations of sediment sampling (Lines) and vertical distribution of water temperature and salinity (a star) in Lake Abashiri.

シラウオ卵の採集 網走湖産シラウオの産卵期は、親魚の出現時期（Fig. 12）、生殖腺体指数の経時変化（Fig. 18）および仔魚の出現時期（Fig. 26）から、5月下旬～7月中旬と考えられる（隼野，2003）。そこで、2001～2003年の各年6月に、網走湖の沿岸域一帯をほぼ等間隔に11定線を設定し、各定線上の水深1m、2m、3mの合計33採集定点でシラウオ卵を採集した（Fig. 44）。卵の採集には、採泥面積0.05m²のスミス・マッキンタイヤ型採泥器を使用し、各採集定点で船上から採泥場所を変えながら2回ずつ底泥を採取した。採泥前に、湖底直上の溶存酸素をポータブルDOメータ（Model-58，YSI社）により測定するとともに、ポータブル水温塩分計（Model-ACT20-D，アレック電子社）を用いて塩分と水温を観測した。

1回目に採取した底泥は、5% 中性ホルマリン溶液で固定して実験室へ持ち帰り、シラウオ卵計数用の試料とした。2回目に採取した底泥は、表層から深度約3cmまでをプラスチック製容器に収容し、粒度分析に供するまで-30℃の冷凍庫内で保存した。なお、定線5および定線10の付近では、各年において補足的に水深4~5m地点においても卵計数用の採泥を行った。卵計数用の試料は、採集定点毎に水で静かに泥を洗い流しながら、目合いが2mmと0.125mmのふるいにかけた。その際、卵を潰さないように注意しながら、砂礫から卵が分離するように水中で試料を静かに攪拌した。目合い0.125mmのふるい上に残った試料を飽和塩化亜鉛水溶液に浸漬して、比重差によりさらに分割した。浮上した比重の小さな分画から実体顕微鏡下でシラウオ卵を選別し、計数して各採集定点における卵分布密度(粒/m²)を求めた。比重差による分割作業は、予め一部の試料により、沈降した分画中にシラウオ卵が含まれていないことを確認した上で行った。黒田(1967)によると、網走湖には21種の魚類が生息し、本研究においてその卵が採取される可能性が考えられるのは、シラウオ、ワカサギ、キュウリウオ *Osmerus mordax dentex* およびハゼ科 Gobiidae の数種である。シラウオ卵は、他種にはない、卵門から放射状にのびる纏絡糸の存在(脇谷・高橋, 1913)により同定した。

底質の粒度分析 底質の粒度分析は、湿式ふるい分け法により行った。すなわち、採集定点毎の底質試料を、それぞれ目合い2mm, 1mm, 0.5mm, 0.25mm, 0.125mm および0.063mmのふるいを用いて分割し、乾燥後、各階級の重量比を基準に粒度組成を求めた。これにより、底質を構成する粒径成分は、細礫(2mm超過)、極粗粒砂(2.00~1.00mm)、粗粒砂(1.00~0.50mm)、中粒砂(0.50~0.25mm)、細粒砂(0.25~0.125mm)、極細粒砂(0.125~0.063mm)、およびシルト・粘土(0.063mm未満)の7階級となる。得られた粒度組成データをもとに、採集定点毎に粒径加積曲線を作成し、重量百分率が50%になる階級(以下、有効粒径 D_{50} と記す)を、それぞれの底質における代表的な粒径とした。2001~2003年までの粒度組成データを合わせてクラスター分析を行い、各採集定点の底質を分類した。クラスター分析は、粒度組成データを基に平方ユークリッド距離を求め、Ward法により連結したデンドログラムを作成することによって行った(SPSS ver15.0 J, SPSS Japan 社)。各群の有効粒径 D_{50} は群を構成する採集定点の粒度組成データを平均して求め、これを各群における代表的な粒径とした。

統計解析 各群の卵分布密度は、群間における差の有無について Kruskal-Wallis test により検定を行うとともに、すべての2群の組合せについて Bonferroni 法に基づいて危

険率を調整の上、Mann-Whitney検定により差の検定を行った。なお、この際に資源豊度に基づく卵採集数の偏りを排除するため、卵分布密度の比較には各年の総採集数に対する相対頻度に換算した値(以下、卵密度指数と記す)を用いた。これらは統計解析ソフト SPSS ver15.0Jを用いて行った。

3.2 結果

塩淡水境界層水深 塩淡水境界層水深は、2001年の5~8月において4.0~5.0m, 2002年の5~7月において4.6~5.0m, 2003年の5~8月において4.4~4.8mに位置していた(Fig. 45)。2001年および2002年では、6月の塩淡水境界層水深が5月に比べて20~60cm上昇した。上層の塩分は、2001年の5~8月で1.84~2.10, 2002年の5~7月で2.05~2.75, 2003年の5~8月で1.46~3.21の範囲にあった。水温は上層で大きく変動し、2001年の5~8月の表層水温は13.8~22.7℃, 2002年の5~7月は15.7~20.9℃, 2003年の5~8月は9.2~21.6℃の範囲で変動した。

卵採集時における湖水の物理環境 卵採集時における湖底直上の水温、塩分、溶存酸素量ならびに卵分布密度を、Table 7に示した。水温は、2001年が13.3~18.0℃, 2002年が16.4~17.4℃, 2003年が16.5~21.3℃であった。塩分は、2001年が0.82~2.31, 2002年が1.25~2.26, 2003年が2.54~3.02の範囲にあった。溶存酸素量は、2001年が8.1~16.2mg/L, 2002年が7.9~12.7mg/L, 2003年が5.4~12.5mg/Lの範囲にあった。卵分布密度の平均値は2001年が139粒/m², 2002年が435粒/m², 2003年が267粒/m²であった。なお、採集時の網走市の天候は何れも快晴で、風速は1.4~1.6m/secの範囲にあり、ほぼ無風状態であった(気象庁ホームページ, <http://www.jma.go.jp/jma/>)。

2001~2003年における卵密度指数は、水温(Spearman's $r_s = -0.346$, $df=30$, $p=0.052$), 塩分(Spearman's $r_s = -0.115$, $df=30$, $p=0.531$), 溶存酸素量(Spearman's $r_s = 0.046$, $df=51$, $p=0.744$), および採集水深(Spearman's $r_s = 0.010$, $df=41$, $p=0.947$)との間に相関が見られなかった。卵が発見されなかった採集定点の割合(卵未発見の定点数/調査定点数×100)は、水深1mが55%, 水深2mが45%, 水深3mが39%と、浅くなるほど高かった。

卵分布と底質の粒度組成 シラウオ卵は、2001年では定線9の水深1mと定線11の水深2mにおいて極めて高密度に分布していた。また、卵は定線3, 定線6, 定線7および定線8では全く採集されなかった(Table 7)。これらの底質における有効粒径 D_{50} は、定線11の水深2mが粗粒砂, 定線9の水深1mおよび定線6の水深2mが中粒砂であり、定線6の水深1mと3m, 定線3の全水深, 定線8の全水深が細粒砂であった。定線7では水深1mが中粒砂, 水深2

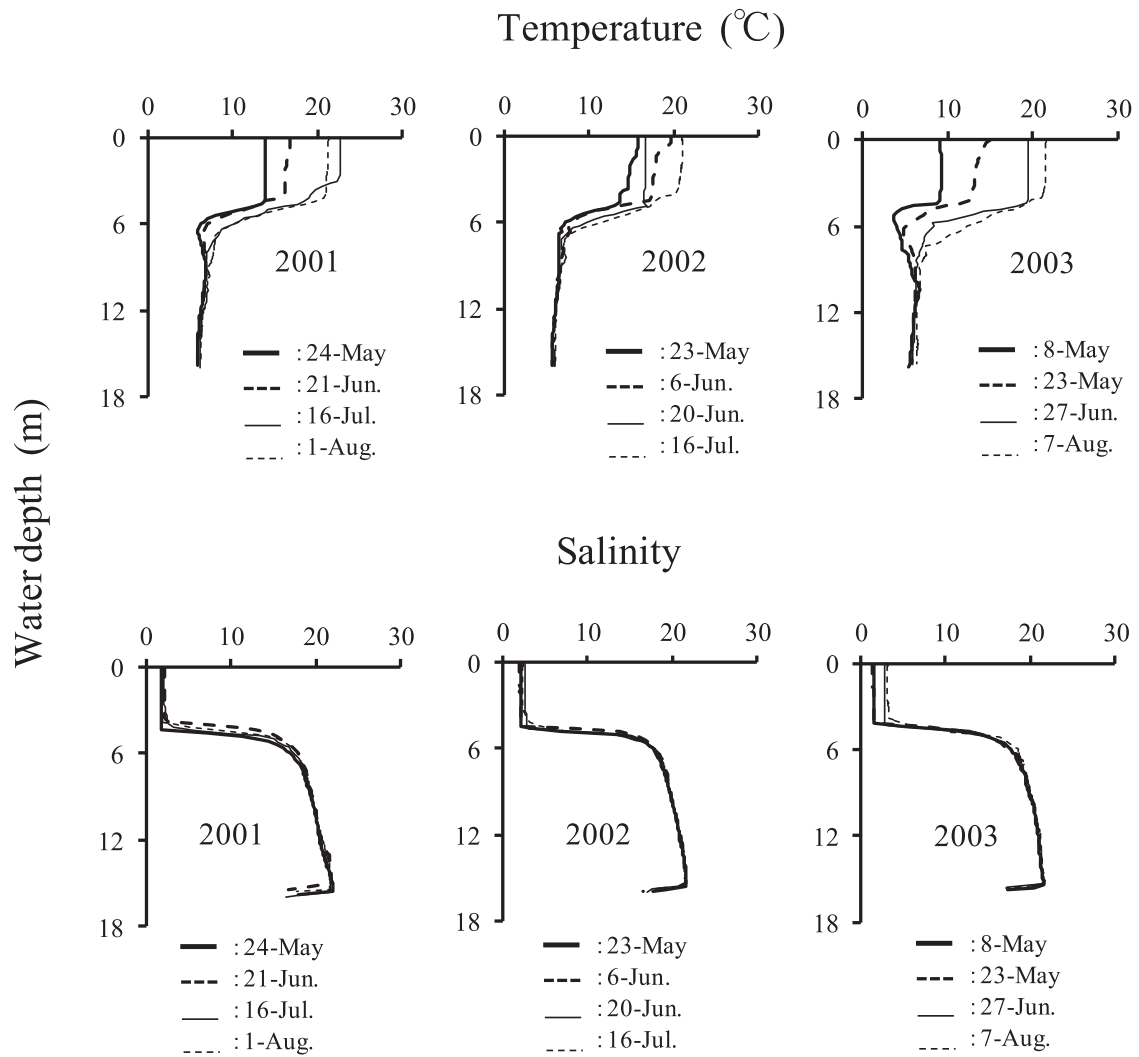


Fig.45 Vertical distribution of water temperature and salinity in the center of Lake Abashiri from May to August in 2001–2003.

Table 7 Number of eggs of icefish and environmental conditions in Lake Abashiri during 2001–2003

Line No		15-Jun.-2001				5-Jun.-2002				11-Jun.-2003					
		Environment		Icefish eggs		Environment		Icefish eggs		Environment		Icefish eggs			
		Water temperature (°C)	Dissolved oxygen (mg/L)	Density (inds./m ³)	Density index (%)	Water temperature (°C)	Salinity	Dissolved oxygen (mg/L)	Density (inds./m ²)	Density index (%)	Water temperature (°C)	Salinity	Dissolved oxygen (mg/L)	Density (inds./m ³)	Density index (%)
L1	1		11.8	165	3.6			9.1	0	0.0	19.3	2.84	6.6	0	0.0
	2	18.0	2.24	11.9	0	0.0		9.0	0	0.0	17.6	2.84	6.4	145	1.6
	3		8.1	248	5.4	17.4	2.13	8.9	434	3.0	17.3	2.84	5.4	207	2.3
L2	1		9.8	0	0.0			9.3	331	2.3	20.4	2.81	9.9	0	0.0
	2	16.1	2.24	9.3	41	0.9		8.0	62	0.4	18.6	2.82	9.6	0	0.0
	3		9.8	62	1.4	16.8	2.22	8.5	0	0.0	18.3	2.82	11.3	21	0.2
L3	1		12.9	0	0.0			9.6	0	0.0	20.0	2.83	10.2	0	0.0
	2	15.9	2.31	12.4	0	0.0		9.8	0	0.0	19.0	2.84	7.8	0	0.0
	3		11.6	0	0.0	16.8	2.26	9.7	0	0.0	18.0	2.86	9.1	0	0.0
L4	1		11.6	165	3.6			9.9	0	0.0	21.3	2.79	10.4	0	0.0
	2	15.8	2.22	11.0	207	4.5		9.4	83	0.6	18.5	2.81	8.6	83	0.9
	3		10.6	0	0.0	16.9	2.21	8.4	558	3.9	17.8	2.83	7.4	475	5.4
L5	1		13.4	41	0.9			11.8	785	5.5	17.7	2.73	10.7	145	1.6
	2	14.5	1.71	10.9	124	2.7		9.8	1,777	12.4	17.7	2.74	10.8	165	1.9
	3		8.2	0	0.0	16.4	1.84	9.5	2,789	19.5	17.7	2.74	11.0	909	10.3
L6	1		14.7	0	0.0			12.1	21	0.1	18.8	2.55	11.8	0	0.0
	2	14.7	1.74	10.5	0	0.0		11.0	0	0.0	17.8	2.61	8.5	393	4.4
	3		9.9	0	0.0	16.0	1.54	9.9	0	0.0	17.7	2.70	10.5	21	0.2
L7	1		16.2	0	0.0			12.7	0	0.0	18.3	2.54	12.5	0	0.0
	2	13.3	0.82	12.0	0	0.0		11.7	0	0.0	16.7	2.84	6.6	0	0.0
	3		8.8	0	0.0	16.8	1.25	9.5	0	0.0	16.5	3.02	6.6	0	0.0
L8	1		11.8	0	0.0			9.4	41	0.3	16.7	2.82	9.5	0	0.0
	2	15.6	2.18	11.8	0	0.0		9.5	0	0.0	17.1	2.88	9.6	165	1.9
	3		10.3	0	0.0	16.8	1.90	8.9	455	3.2	17.0	2.89	7.6	2,045	23.2
L9	1		13.2	1,756	38.3			9.6	62	0.4	18.1	2.88	9.6	145	1.6
	2	16.5	2.01	12.8	0	0.0		7.9	21	0.1	17.5	2.89	9.2	41	0.5
	3		9.5	0	0.0	16.8	1.97	9.8	21	0.1	17.3	2.89	9.8	165	1.9
L10	1		11.4	103	2.3			9.8	393	2.7	18.7	2.84	10.7	124	1.4
	2	16.2	2.15	12.4	0	0.0		9.6	971	6.8	17.6	2.85	10.4	1,033	11.7
	3		11.7	41	0.9	16.7	2.19	8.7	331	2.3	17.9	2.83	11.1	248	2.8
L11	1		11.0	0	0.0			9.3	0	0.0	19.0	2.85	9.3	21	0.2
	2	16.7	2.15	11.7	1,116	24.3		8.5	4,897	34.1	17.3	2.84	9.3	847	9.6
	3		10.4	517	11.3	16.9	2.19	9.3	310	2.2	16.9	2.85	9.8	1,426	16.2

mと3mがシルト・粘土であった。

2002年では、定線11の水深2m、定線5および定線10の全水深において極めて高密度に分布し、定線3および定線7では全く採集されなかった (Table 7)。これらの底質における有効粒径 D_{50} は、定線11の水深2mが細礫、定線5および定線10の全水深が中粒砂、定線3の水深1mと2mが細粒砂、定線3の水深3mが極細粒砂であった。定線7では、水深1mが中粒砂、水深2mと3mがシルト・粘土であった。

2003年では、シラウオ卵は定線8の水深3m、定線11の水深2mと3m、定線10の水深2m、定線5の水深3mにおいて極めて高密度に分布し、定線3と定線7では全く採集されなかった (Table 7)。これらの底質における有効粒径 D_{50} は定線11の水深2mが細礫、定線11の水深3m、定線5の全水深、定線8の水深3m、定線10の全水深が中粒砂、定線3の水深1mと2mが細粒砂、定線3の水深3mが極細粒砂であった。定線7では、水深1mが中粒砂、水深2mと3mがシルト・粘土であった。このように、採集を行った3年間を通じて、定線11の水深2mと3mでは常に多くの卵が採集された。また、定線3と定線7では卵は全く採集されなかった (Fig. 46)。

2001～2003年における粒度組成のクラスター分析の結果、底質は6群 (A～F群) に分類された (Fig. 46)。各群における有効粒径 D_{50} は、A群およびE群が中粒砂、B群が細礫、C群およびD群が細粒砂、F群がシルト・粘土であった。ただし、E群はA群に比べ、中粒砂よりも大きな粒径成分の含有率が高かった。また、D群はC群に比べて細粒砂よりも大きな粒径成分の含有率が高く、かつ極細粒砂およびシルト・粘土の含有率が低かった。卵密度指数 (%) の平均値は、A群が4.2% (標本数 (n) = 31)、B群が15.6% (n=3)、C群が0.0% (n=10)、D群が1.5% (n=35)、E群が7.0% (n=10)、そしてF群が0.2% (n=10)であった。卵密度指数の群間には有意差が認められた (Kruskal-Wallis test, $df=5$, $p<0.001$)。そこで、A～F群のすべての2群の組合せについて、Bonferroni法に基づいて有意水準を調整し ($\alpha=0.003$)、Mann-Whitney検定を行ったところ、A群はC群ならびにF群より有意 ($p<0.001$ ならびに $p=0.001$) に卵密度指数が高いことが分かった。

3.3 考察

本研究では、網走湖におけるシラウオ卵の分布と湖水の物理環境、ならびに底質の粒度組成との関係を明らかにし、産卵場の形成と環境との関係について検討した。網走湖では、シラウオは底質が細粒砂から細礫に至る粒径成分が主体となっている湖底上で産卵し、シルト・粘土が優占する湖底質では産卵していなかった。これらは

涸沼 (Saruwatari, 1988)、宍道湖 (藤川ら, 2005)、石狩川 (山口, 1994)、小川原湖 (榊ら, 2008) および北浦 (富永, 2009) において観察された結果と概ね一致している。さらに、クラスター分析の結果に基づく、細粒砂主体の底質から発見された卵はごく僅かであり、産卵場は中粒砂かそれよりも大きな粒径成分が優占する底質に多く観察された。これは、シラウオ卵が卵径の1/3から同大の砂粒に産み付けられるとした千田 (1973a) の報告とよく一致している。同じシラウオ科魚類であるアリアケシラウオ *Salanx ariakensis* やアリアケヒメシラウオ *Neosalanx reganius* においても、卵は粗粒砂以上の粒径で構成される砂礫底から多く出現する (水谷・松井, 2006)。また、イシカワシラウオ *Salangichthys ishikawae* でも、多くの卵は粒径0.42～0.84mmの粗砂で発見され、0.177～0.250mmの細砂やシルトでは採集されない。このような粒径の大きな底質に卵を付着させる理由として、細小な砂に産卵した付着卵は波浪などにより巻き上げられ、攪拌されて減耗するためと考えられている (秋元ら, 1990)。

網走湖において、底質が中粒砂から細礫が主体の湖底は西岸側で多く見られ、また、東岸側の一部でも認められた。特に、3年間を通じて常に多くの卵が発見された西岸の定線11では、隣接するリヤウシ湖から900～5,000 m³/dayの湧水が流入し (福富ら, 1964)、このことが良好な底質環境と高い卵分布密度の維持に寄与しているものと考えられる。一方、3年間を通じて一度も卵が発見されなかった湖底は網走川流入部の女満別湾内と網走川流出部付近に集中しており、底質はシルト・粘土で多く占められていた。

シラウオの産卵場所の水温は、高梁川で10℃前後 (千田, 1973a)、宍道湖で4.7～9.5℃ (藤川ら, 2005)、小川原湖で15～17℃ (榊ら, 2008)、そして石狩川では12.7～18.1℃ (山口, 2006) であった。これらの既往の研究と比較すると、本研究で観測された水温は変動が大きく、上限値も高かった。網走湖では、融雪の影響が残る5月から7月にかけて、水温が急激に上昇する (北海道開発局網走開発建設部, 2010)。この時期、晴天時には日周変動も大きい。このような環境特性が網走湖のシラウオの産卵環境に影響を及ぼしているものと考えられる。一方、2003年の網走湖の水温は水深が浅いほど高く、一部の定線では水深1mで20℃を超えていた。丹下 (1968) の飼育実験によると、シラウオが正常に孵化する時の水温は4.8～20.0℃であり、23～24℃が致死限界温度である。従って、網走湖の浅所は水温がシラウオ卵の致死限界温度まで達し、シラウオの産卵環境として不適である。

涸沼や小川原湖におけるシラウオの産卵場は水深0.5～1mの波打ち際であり (Saruwatari, 1988; 榊ら, 2008)、

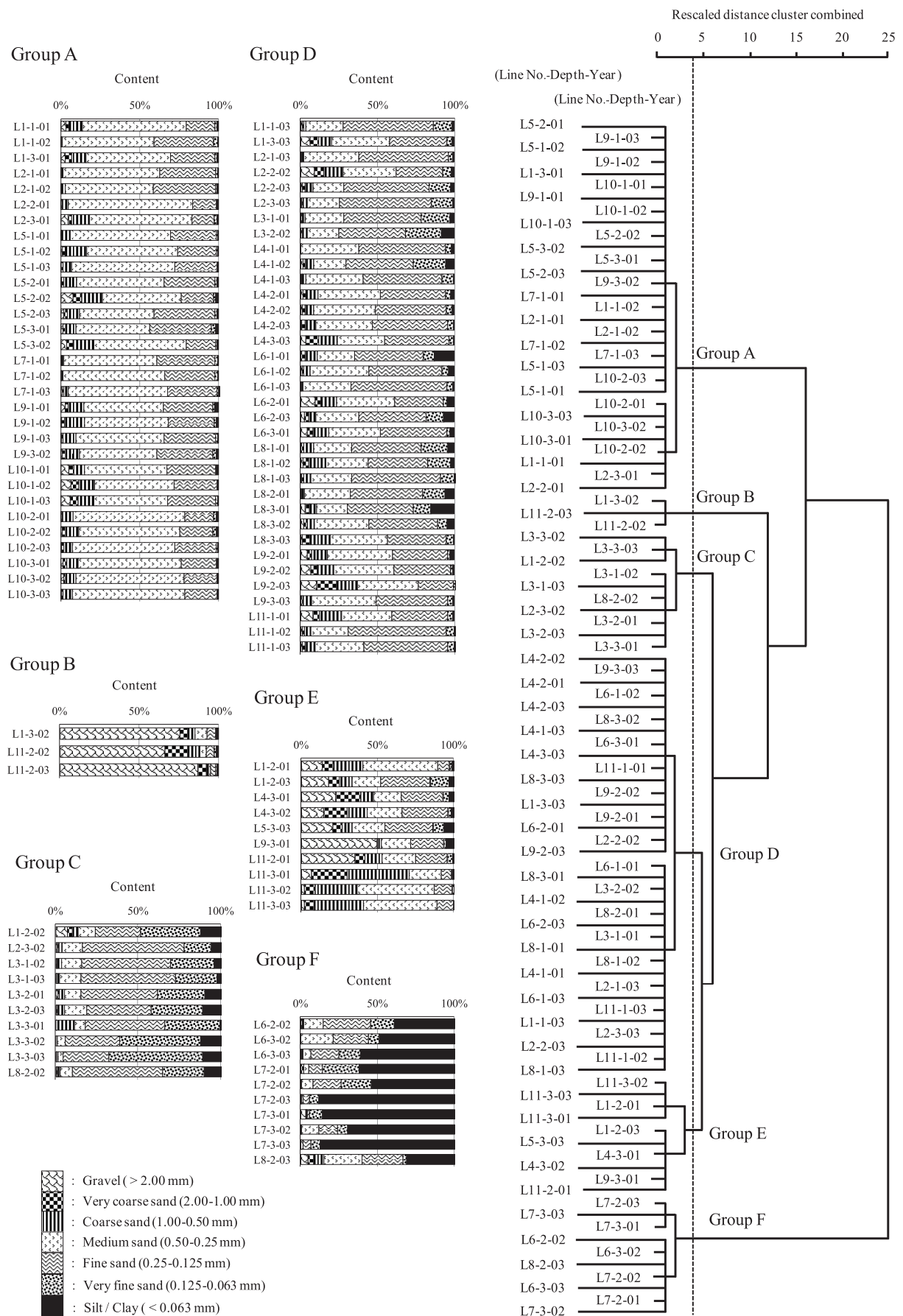


Fig.46 Result of cluster analysis on benthic composition in Lake Abashiri from 2001 to 2003.

それ以外の場所では、捕食や静水状態の酸素欠乏による減耗が著しいと考えられている（Saruwatari, 1988）。網走湖の水深1～3mの範囲内では、水深とシラウオの卵分布密度との間に明瞭な関係が認められなかった。また、卵が発見されなかった場所は水深1mの採集定点で多かった。シラウオは、本来水深1m以浅の浅瀬で産卵する 경우가多いが、網走湖においては水温が著しく上昇する。また、水深4～5mの湖底では塩淡水境界層により貧酸素の影響を受ける（三上, 2000）。従って、網走湖のシラウオは、結果的に水深2～3mの湖底で産卵する個体が持続的に再生産するようになったと考えられる。

第4章 個体群の動態とその変動機構

網走湖産シラウオは、ヤマトシジミ *Corbicula japonica* やワカサギ *Hypomesus nipponensis* に次いで本湖の重要な漁業資源であり、その漁獲量は道内全体の80～90%を占める。しかしながら、これまで網走湖産シラウオに関する研究は少なく、生活史の一端を明らかにしたArai *et al.* (2003) や津野 (2001, 2003) の研究以外は見当たらない。本章では、網走湖におけるシラウオ漁業の変遷を精査するとともに、網走湖産シラウオの個体群動態を明らかにする。

網走湖のシラウオ漁業はすべてワカサギ漁業との兼業で営まれている。着業漁家数は西網走漁業協同組合の30軒であり、シラウオは毎年9～12月の曳き網漁業により漁獲されている。また、シラウオ漁業の盛期は短く、シラウオが体長40～60mmの漁獲サイズに達する漁期ははじめから、降海するまでの約1ヶ月間に限られている。漁業者はシラウオの降海がいったん始まると、直ちに曳網方法を変え、漁獲対象をワカサギへと変える（鳥澤, 1999）。漁業者からの聞き取りによると、曳網水深は両種の分布に関連して若干異なり、シラウオは表層、ワカサギは水深2～5m層を主に曳網する。また、曳網速度はシラウオが約1m/sec、ワカサギが0.5～0.7 m/secである。漁期はじめは、毎年概ね9月であるがシラウオの成長度合いによっては10月以降になる場合もある。漁法は船外機船を用いたいわゆる「かけまわし方式」の曳き網漁業で、操業船には発電機と揚網機が装備されているが魚群探知機の使用は禁止されている。シラウオ漁業に用いる漁具や漁法は、基本的にはワカサギ漁業と同じである。

4.1 材料および方法

漁獲資料の収集と解析 網走湖の生息魚類に関する高安・飛鳥 (1930) の報告には、シラウオに関する記載はない。佐野 (1937) は、シラウオは湖水が汽水化し始めた1933年頃より観察され、1937年には「漁獲が増加しつつある」

と記載している。網走湖産シラウオの漁獲記録は、黒田 (1967) による1936年から1966年までの年別漁獲量の記載が初めてで、その後、佐野 (1975) の1973年までの漁獲量データ、1974年以降の西網走漁業協同組合による年別漁獲量データがある。本研究ではこれらを資料として、1936年から2007年までの漁獲量の時系列変化、特にその周期性を検討した。

具体的には1936～2007年の年別漁獲量について、その変動における周期性の有無を調べた。漁獲量の推移に増加あるいは減少を示すトレンドが見られる場合には周期性の有無を調べる前に、漁獲量を下式の変化量に変換してトレンドの除去を行った。

$$\text{変化量} = (n+1) \text{ 年の漁獲量} - n \text{ 年の漁獲量}$$

ついで、トレンドが除去されたデータを用いて、1936～1997年までの62年間の変化量に対する1～10年差の変化量との自己相関係数を明らかにした。

漁家毎の漁業情報の収集 単位漁獲努力数あたりの漁獲数から初個体群サイズを推定するため、漁家毎に記帳された1985～2007年のシラウオ漁業に関わる情報を入手し、資源解析に供した。漁業情報の収集はシラウオ漁業を営む30漁家に対して、戸別の漁業日誌の記帳ならびに当番制による漁獲物100g当たりの個体数計数を依頼することによって行った。漁業日誌に記録された漁獲量 (kg) ならびに漁獲努力数 (曳網回数) から漁獲日毎のCPUE (kg/網) を算出した。記入漏れなどにより一部のデータが入手できなかった場合には、得られたデータを基に30漁家分に引き伸ばして漁獲日当りの値とした。また、漁業者が漁期中のほぼ毎日計測した生標本100g当たりの個体数に基づき、漁獲量 (kg) から漁獲数 (個体数) への換算を行った。各年の漁獲量 (kg) の合計値 (以下、累積漁獲量と記す) を累積漁獲数で除して、各年級群の平均体重 (g) を求めた。なお、前述の通りシラウオは年魚であるため、漁獲物はすべて単一年級で構成されている。また、漁期直前に実施した稚魚採集により、資源量が極めて少ないと判断された2005年は、休漁により漁業情報は得られなかった。

網走川における流量データ 国土交通省水文水質データベース (<http://www.1.river.go.jp>) より、網走湖流入部 (本郷観測所) の河川流量データを利用し、1985～2007年の各年8月1日～11月30日の日別平均流量 (m³/sec) を算出した。

初個体群サイズの推定 漁獲日誌に基づいて算出されたCPUE (個体数/網) と曳き網回数から、下式のDeLury第2モデルにより初個体群サイズ (個体数) を推定した。

$$\ln\left(\frac{C_t}{\bar{X}_t}\right) = \ln(qN_0) - q \sum_{i=0}^{t-1} X_i \quad (1)$$

ここで、 C_t は t 日目の漁獲数、 X_t は t 日目の曳網回数、 q は漁具能率、 N_0 は初個体群サイズである。但し、CPUE (C_t/X_t) は厳密にはその日の漁獲開始時の個体群サイズに比例するのではなく、むしろその日の中間での個体群サイズに比例すると考えた方が良いと言われていることから、(1) 式をさらに下式のように修正した (田中, 1985)。

$$\ln\left(\frac{C_t}{X_t}\right) = \ln(qN_0) - q\left(\sum_{i=0}^{t-1} X_i + \frac{X_t}{2}\right) \quad (2)$$

ところで、DeLury法を適用する際の条件として3つの仮定が置かれているが (山川, 2002)、本研究では、その中のいわゆる「閉鎖系」の要素を完全には満たしていない。つまり、網走湖産シラウオは漁期の途中で漁場から移動して降海するため、CPUEの時系列変化度合いは降海を境に変化する (隼野, 2003)。そこで、降海前の回帰直線をモデル1、降海後のそれをモデル2として、それぞれの傾きと切片を最小二乗法により求めた。この場合、観測された累積努力数が交点における累積努力数よりも小さい時にはモデル1、大きい時にはモデル2に当てはめることとした。2本の回帰直線は、残差平方和の合計が最小となるように Solver (MS-Excel 2007, Microsoft Japan 社) の最適化法により求めた。これにより決定された2本の回帰直線の内、モデル1の有意性を検定の上、 N_0 および q を推定した。回帰直線の有意性は「回帰係数=0」の帰無仮説をF検定により有意水準1%で検定した。

発育段階毎の個体群動態に関わる諸特性値の算出 網走湖産シラウオの個体群動態に関わる諸特性値を下記に基づき算出した。Spearmanの順位相関係数 (r_s) により、算出された諸特性値について発育段階間の相関を分析した。

- 1) 卵分布指数 (粒/ m^2) : 2001~2006年の6月に実施された卵採集において、採集卵数が6年間ゼロであった定線3および定線7 (第3章参照) を除く定線1~11における卵分布密度 (粒/ m^2) の平均値。卵採集は各年1定線につきそれぞれ3定点 (水深1, 2, 3m地点) で行った。
- 2) 仔魚分布指数 (個体数/網) : 1985~2006年の5~7月に実施された仔魚採集において、CPUE (個体数/網) 平均値が最大となった採集日の値をその年の仔魚分布指数 (個体数/網) とした。平均値の算出にあたり対象とした採集定点は、各年共通して採集が行われた St.4, St.8~10, St.14, St.15 とした。また、稚魚ネットの曳網時間は1985~1997年が5分間 (鳥澤, 1999)、1998~2006年が3分間であったため、すべて3分間あたりに換算した。
- 3) 仔魚密度指数 (個体数/ $100 m^3$) : 上記の仔魚分布指数 (個体数/網) を濾水量 $100 m^3$ 当りの採集個体数に換算した値。

- 4) 稚魚分布指数 (個体数/網) : 1985~2006年の7~9月に実施された稚魚採集において、9月の稚魚分布指数 (個体数/網) をその年の稚魚分布指数 (個体数/網) とした。
- 5) 稚魚平均体長 (mm) : 1999~2006年の8月下旬~9月上旬における稚魚の平均体長 (mm)。
- 6) 稚魚平均体重 (g) : 1997~2007年の8月下旬~9月上旬における稚魚の平均体重 (g)。
- 7) 初個体群サイズ (個体数) : DeLury 第2モデルおよび稚魚分布指数 (個体数/網) に基づいて算出された1985~2007年における各年の初個体群サイズ (個体数)。
- 8) 累積漁獲量 (kg) : 1985~2007年の操業日誌に基づいて算出された各年の総漁獲量 (kg)。
- 9) 累積漁獲数 (個体数) : 上記の累積漁獲量 (kg) を個体数に換算した値。操業日誌に記帳された漁獲量 (kg) と漁獲物 100 g 当りの個体数から算出。
- 10) 漁獲率 : 1985~2007年の各年における累積漁獲数をその年の初個体群サイズ (個体数) で除した値。
- 11) 降海開始日 : DeLury 第2モデルから推定された1985~2007年における各年の降海移動開始日。
- 12) 残存個体群サイズ (≡産卵親魚数) : 1985~2007年の各年において、初個体群サイズ (個体数) から累積漁獲数を引いた値。
- 13) 親魚分布指数 : 1999~2007年の5~6月に実施した親魚採集において、CPUE (個体数/網) 平均値が最大となった調査日の値をその年の親魚分布指数とした。平均値の算出にあたり対象とした採集定点は、各年共通して採集が行われた St.4, St.8, St.10 および St.14 とした。
- 14) 親魚平均体長 (mm) : 上記において、5月に採集した雌の平均体長 (mm)。
- 15) 成長係数 (k) : 発育段階別に得られた雌の平均体長と分散データから求めた von Bertalanffy の成長式における成長係数 (k)
- 16) 平均産卵数 (粒/個体) : 体長 (L) と産卵数 (N) のアロメトリー式 ($N = 0.158 L^{2.263}$) に親魚平均体長を代入して求めた、1998~2006年の各年級群における1個体当りの平均産卵数。
- 17) 総産卵数 : 各年級群の総産卵数を下式により算出。
総産卵数 = 残存個体群サイズ (≡産卵親魚数 $\times 0.5$ (性比) \times 平均産卵数
但し、性比 (雄:雌) は 1:1 と仮定した。
- 18) 生残率 : 総産卵数に対する次世代の初個体群サイズの割合。

再生産関係 各年級群の初個体群サイズから、累積漁獲

数を差し引いて残存個体群サイズを求め、これを産卵親魚数 S として、次世代の初個体群サイズ R との関係について検討した。まず、 R を $\ln R/S$ に変換し、 S に対する関係を線形化して(田口, 1965)、回帰分析によりその有意性を調べた(有意水準1%)。次に、非線形最小二乗法(JMP 9.0.2, SAS Institute Japan 社)により、 S と R からRicker型再生産曲線を求め(Ricker, 1954)、最大持続生産量 N_{MSY} (個体数)と環境収容力 K (個体数)を算出した(田中, 1985)。なお、残存個体群サイズには産卵するまでの間にある程度の自然死亡が想定されるが、自然死亡率が毎年一定であればその大きさは再生産曲線に影響しないと判断した。本研究では、自然死亡率は毎年同程度であるものと仮定した。

4.2 結果

漁獲量変動 網走湖産シラウオの1936～2007年における年別漁獲量(kg)の推移をFig. 47に示した。漁獲量は漁獲開始から10年間は2～3トンで推移したが、1946年に15トンに達し、その後は大きく増減を繰り返しながら急激に増加した。1980年代には60～90トンのピークに達するが、その後は減少傾向へ転じ、2000年以降は休漁した2005年を除いて10～50トンの範囲で変動した。

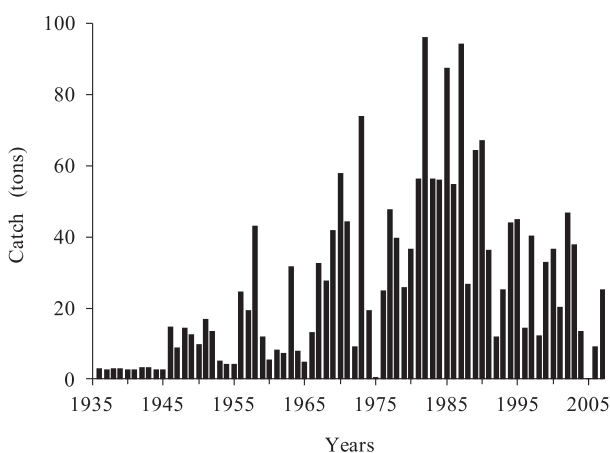


Fig.47 Annual change in catch of icefish in Lake Abashiri from 1936 to 2007.

1936～1984年の漁獲量には、増加のトレンド(Spearman's $r_s=0.746$, $n=49$, $p=7.704E-10$), また、1985年以降には減少のトレンド(Spearman's $r_s=-0.620$, $n=23$, $p<0.01$)が認められた。1936～2007年までの漁獲量には、1946年から1980年代前半までの急激な増加傾向を反映して、強いトレンドが認められた(Spearman's $r_s=0.561$, $n=72$, $p=3.013E-07$)。このトレンドを除去するため、漁獲量を n 年から $(n+1)$ 年への変化量に変換したところ(Fig. 48)、年変化にともなうトレンドは除去されたものと判断された

(Spearman's $r_s=0.029$, $n=72$, $p=0.806$)。ついで、このデータを用いて1936～1997年度の値に対する1～10年差との自己相関係数を調べた結果(Fig. 49)、1年差においてのみ有意な負の相関関係が認められた($r=-0.4703$, $n=62$, $p=0.0001$)。これにより、網走湖産シラウオの漁獲量には1年ごとに増減する周期性のあることが明らかとなった。

シラウオはすべての個体が満1年で再生産に加わるため、ある年の個体群サイズは前年生まれの産卵親魚数に大きく影響を受けると考えられる。そこで、 n 年の漁獲量と n 年から $(n+1)$ 年への変化量との関係を調べたところ、両者には有意な負の相関が認められ(Spearman's $r_s=-0.350$, $n=72$, $p=0.003$)、 n 年の漁獲量が多いと翌年の漁獲量は大きく減少し、逆に、少なければ増加した(Fig. 50)。CPUEと河川流量 1985～2007年のシラウオ漁業における漁獲日毎のCPUE(10³個体/網)ならびに各年8月1日～11月30日における網走川日平均流量(m³/sec)の時系列

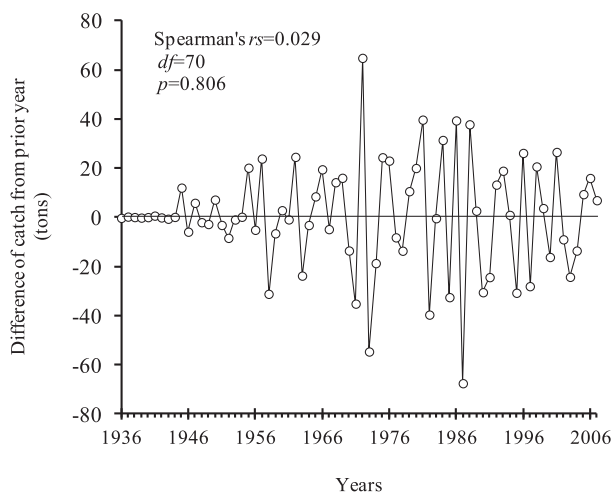


Fig.48 Annual change in difference of catch from prior year ($C_{t+1} - C_t$) of icefish in Lake Abashiri.

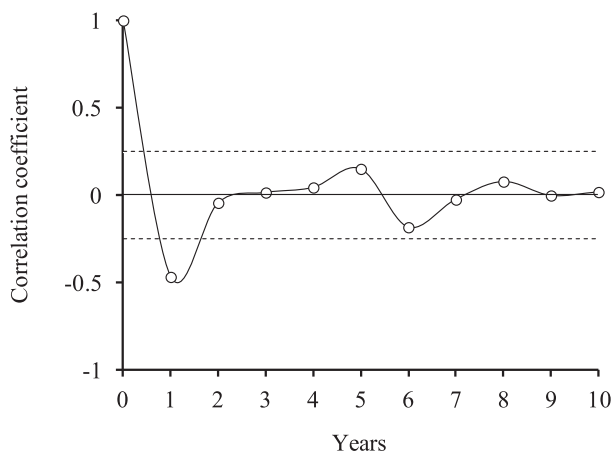


Fig.49 Correlogram for differences of annual catches of icefish from one year to the next year in Lake Abashiri. Horizontal broken lines indicate the 5% level of significance ($n=62$, $r=\pm 0.250$).

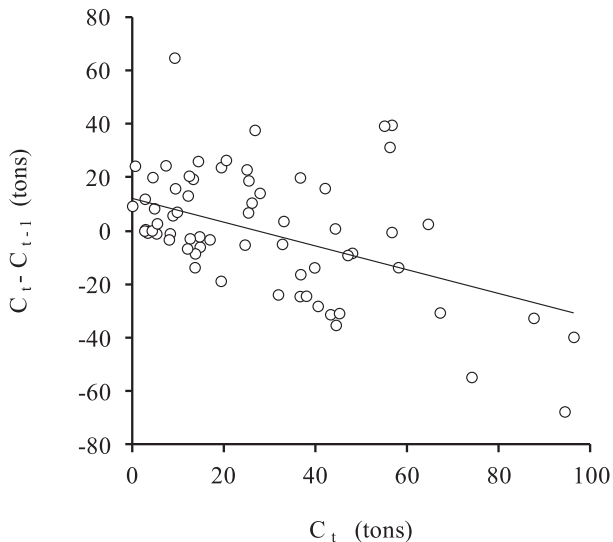


Fig. 50 Relationship between catch (C_t) and difference of catch from the prior year ($C_t - C_{t-1}$) of icefish in Lake Abashiri. Spearman's correlation coefficient: $r_s = -0.350$, $n=72$, $p=0.003$.

変化を Fig. 51 に示した。漁獲初日の CPUE は 1998 年の 3.8×10^3 個体/網から 1985 年の 198.4×10^3 個体/網まで、著しい変動が見られた。また、各年における CPUE の平均値は $1.7 \times 10^3 \sim 46.4 \times 10^3$ 個体/網であった。一方、網走川の日平均流量は 1988 年の $4.0 \text{ m}^3/\text{sec}$ から 2001 年の $586.9 \text{ m}^3/\text{sec}$ まで、著しく変動した。特に 1992 年、1998 年、2001 年、2006 年では、漁期前あるいは漁期中に大規模な降雨増水が発生し、増水後の CPUE は $0.1 \times 10^3 \sim 22.5 \times 10^3$ 個体/網と増水前に比べて極端に低い値を示した (Fig. 51)。CPUE は日平均流量が $300 \text{ m}^3/\text{sec}$ を超す大規模な増水が発生すると、著しく低下することが明らかとなった。

初個体群サイズの推定 漁期中に CPUE の減少パターンが変化することを仮定した DeLury の第 2 モデルに基づき、2005 年を除く 1985～2007 年の初個体群サイズを推定した。まず、Solver の最適化法により交差する 2 本の回帰直線を求めたところ、2006 年を除くすべての年で当てはめが可能であった (Fig. 52)。モデル 1 の有意性について検定を行ったところ、2001 年と 2004 年を除くすべての年で有意と判定された ($p < 0.01$; Table 8)。そこで、これらの回帰直線に基づき 2001 年、2004 年、2006 年を除く、各年の初個体群サイズ N_0 を推定した結果、1998 年の 16.447×10^6 個体から 1985 年の 487.590×10^6 個体まで、年により大きく変動した (Table 8)。また、2 直線の交点から求められた降海開始日は、1986 年の 10 月 3 日から 1996 年の 11 月 5 日まで、約 1 ケ月の範囲で変動した。しかし、19 年級群中 12 年級群で降海開始日は 10 月下旬に集中した (Table 8)。なお、1990 年、1992 年および 1998 年では、 N_0 が累積漁獲数よりも少なかった。

各年級群の累積漁獲量 (kg) を累積漁獲数で除した平均体重は、 $0.168 \sim 0.506 \text{ g}$ を示した (Table 8)。

稚魚分布指数 1985～2007 年の漁期直前 (9 月) における稚魚分布指数は、2005 年の 1,500 個体/網から 1985 年の 18,907 個体/網まで、大きく変動した (Fig. 53)。この稚魚分布指数と DeLury の第二モデルによって推定された初個体群サイズ N_0 との間には、有意な正の相関関係 ($r=0.884$, $df=14$, $p=5.399 \text{ E}-06$) が認められた (Fig. 54)。そこで、DeLury の第二モデルでは推定が不可能であった 7 年分について、Fig. 54 に示された回帰式を用いて稚魚密度指数から N_0 を推定した結果、1990 年は 82.037×10^6 個体、1992 年は 166.365×10^6 個体、1998 年は 83.252×10^6 個体、2001 年は 85.543×10^6 個体、2004 年は 126.030×10^6 個体、2005 年は 36.763×10^6 個体、2006 年は 212.653×10^6 個体と推定された。但し、1990 年の N_0 は累積漁獲数よりも少なかった。

DeLury の第 2 モデルならびに稚魚分布指数により推定された各年級群の N_0 と平均体重 (Table 8) との間には、顕著な負の相関が認められた ($r=-0.681$, $df=20$, $p=0.0005$)。

発育段階毎の個体群動態 1985～2007 年級群における発育段階毎の個体群動態の結果を Table 9 に示した。各年の初個体群サイズ N_0 は、1992 年、1998 年、2001 年、2005 年および 2006 年については稚魚分布指数から換算した値、それ以外の年では DeLury 第 2 モデルによる推定値とした。但し、推定値が過小評価された 1990 年と青潮が発生して自然死亡率が他の年とは異なる 2004 年については、漁獲率、降海開始日、残存個体群サイズおよび総産卵数の算出は行わなかった。

卵分布指数 (粒/ m^2) と仔魚分布指数 (個体数/網) との間には、2006 年の値を除くと Fig. 55 に示す通り、顕著な正の相関が認められた (Spearman's $r_s=1.0$, $n=5$, $p < 0.01$)。また、卵分布指数と稚魚分布指数 (個体数/網) との間にも、2006 年を除くと有意な正の相関が認められた (Fig. 55)。しかし、卵分布指数と N_0 との間には有意な関係は認められなかった (Fig. 55)。仔魚分布指数と稚魚分布指数ならびに仔魚分布指数と N_0 との間には、両者ともに顕著な正の相関が認められた (Fig. 56)。稚魚分布指数と N_0 ならびに稚魚分布指数と累積漁獲数との間にも正の相関が認められた (Fig. 57)。個体群動態の諸特性値と N_0 との関係を発育段階毎に比較すると、両者は稚魚期に最も顕著な相関を示した (Spearman's $r_s=0.80$, $n=21$, $p < 0.01$)。

残存個体群サイズと翌春の卵分布指数との間には、2006 年の観測値を除くと正の相関が認められ (Spearman's $r_s=1.0$, $n=4$, $p=0.05$)、残存個体群サイズ (≡産卵親魚数) が多ければ産卵数も多い傾向を示した (Fig. 58)。

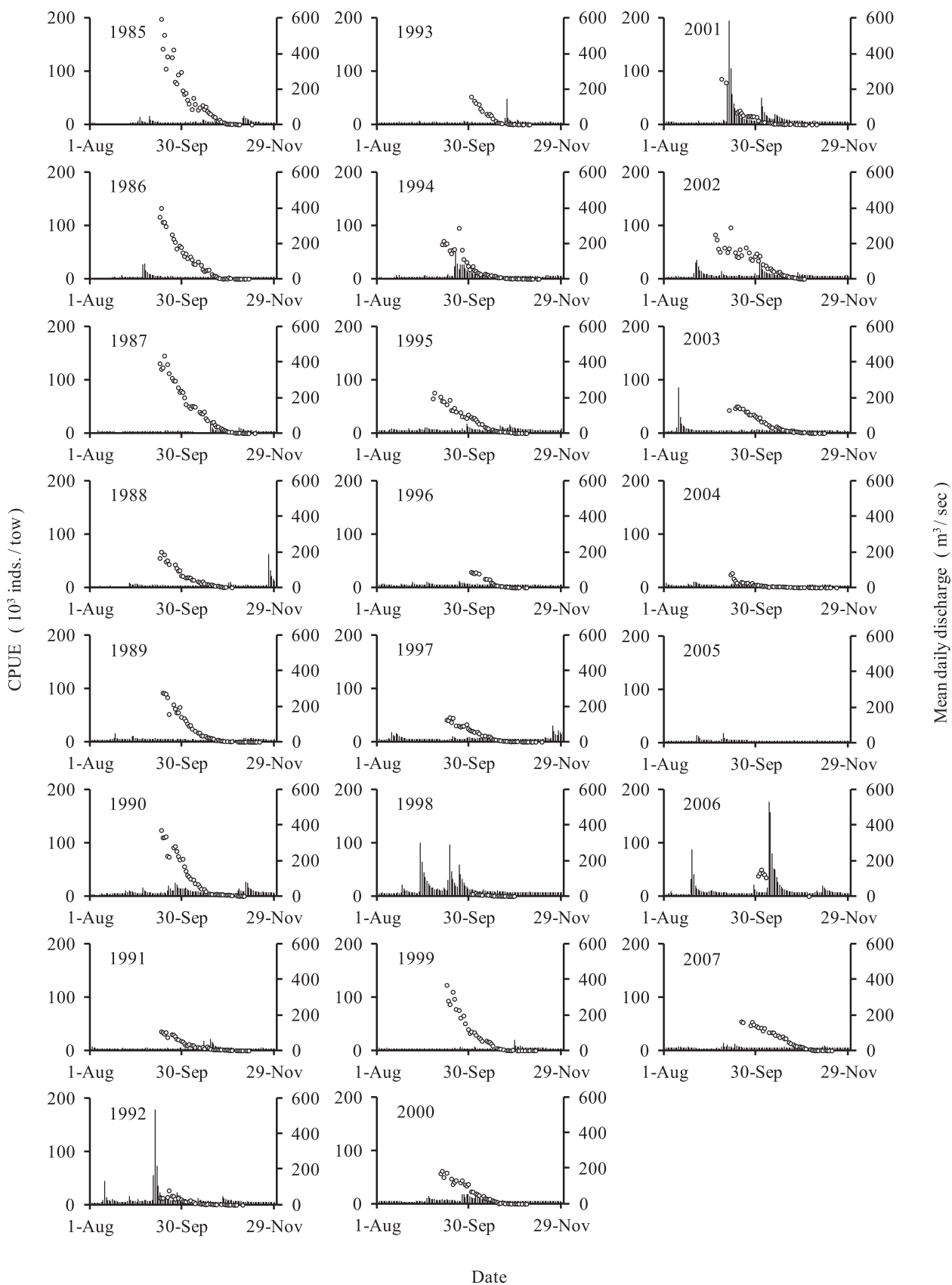


Fig.51 Temporal changes in mean daily discharge (m³/sec) and daily CPUE (10³ inds./tow) of icefish in Abashiri River System. Vertical bar: daily discharge. White circle: daily CPUE.

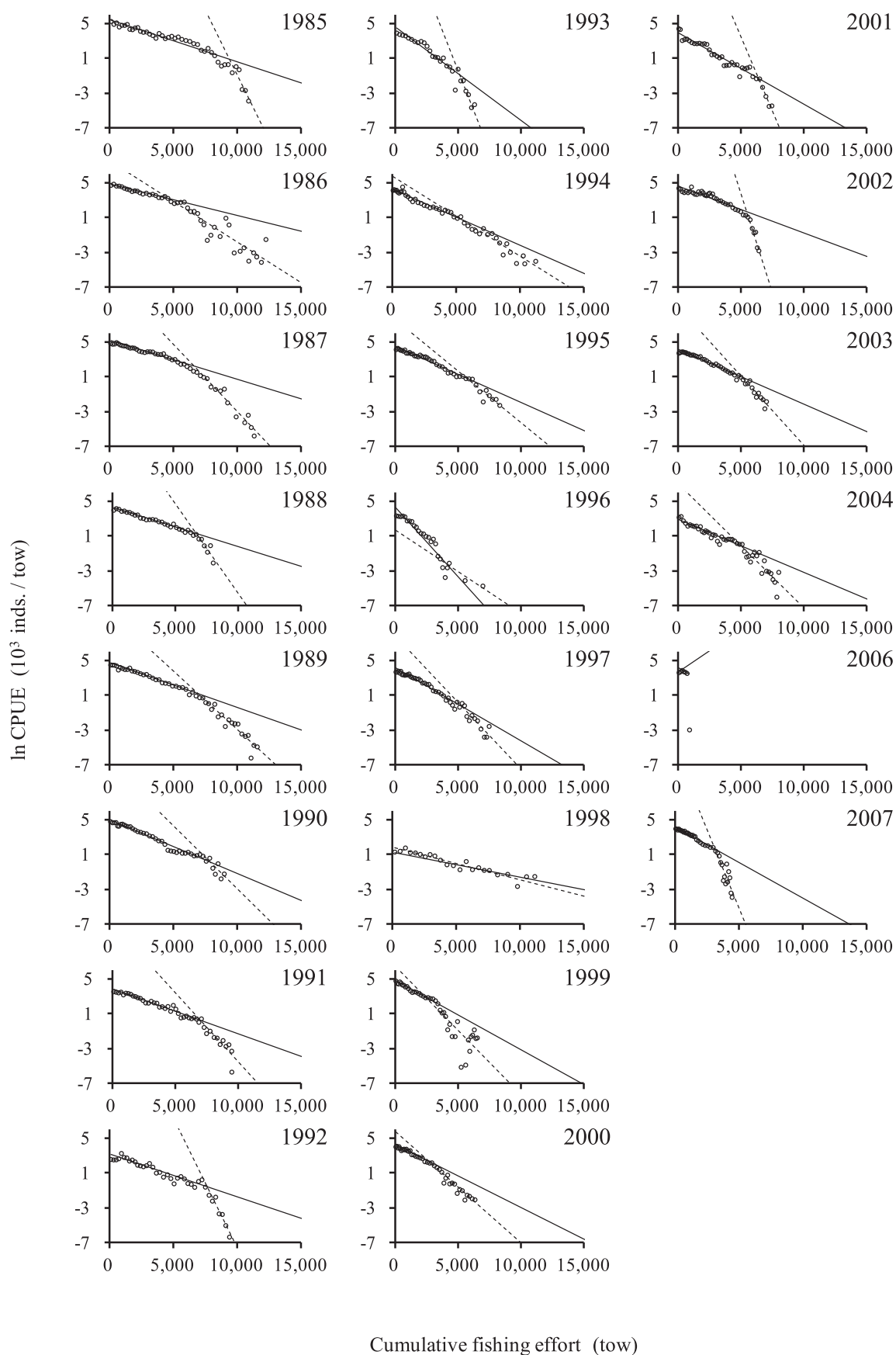


Fig.52 Relationship between cumulative fishing effort (tow) and $\ln \text{CPUE}$ (10^3 inds. / tow) of icefish in Lake Abashiri. Solid and broken lines indicate the regression lines before and after seaward migration of icefish, respectively.

Table 8 Cumulative catch and estimated population size at the beginning of each fishing season by DeLury's 2nd formula of icefish in Lake Abashiri

Year class	Cumulative catch		Date of beginning of seaward migration	N_0 (10^3 inds.) ^{*1}	Estimated parameters and result of F -test (<i>Model 1</i>)				
	kg	10^3 inds.			a ^{*2}	b ^{*3}	R^2 ^{*4}	F ^{*5}	p ^{*6}
1985	80,673	459,300	1-Nov.	487,590	5,470	-4.87E-04	0.919	410.175	2.89E-21
1986	55,184	319,974	3-Oct.	353,407	4,846	-3.60E-04	0.965	518.925	2.95E-15
1987	93,672	362,243	28-Oct.	383,659	5,106	-4.30E-04	0.962	781.671	1.49E-23
1988	26,048	154,728	24-Oct.	161,141	4,292	-4.54E-04	0.981	1,450.197	1.15E-25
1989	65,254	210,948	25-Oct.	215,026	4,705	-5.14E-04	0.981	1,493.495	1.69E-26
1990	67,945	241,703	4-Nov.	237,162	4,994	-6.22E-04	0.973	1,281.812	9.61E-30
1991	36,973	89,683	29-Oct.	92,581	3,874	-5.20E-04	0.963	829.374	1.88E-24
1992	13,863	46,908	29-Oct.	45,800	3,117	-4.93E-04	0.908	287.633	1.36E-16
1993	26,215	80,794	31-Oct.	92,933	4,605	-1.08E-03	0.889	160.310	5.24E-11
1994	45,100	114,166	20-Oct.	114,991	4,309	-6.47E-04	0.946	454.269	5.46E-18
1995	46,309	139,962	25-Oct.	144,249	4,534	-6.46E-04	0.970	1,022.394	7.36E-26
1996	14,590	39,831	5-Nov.	51,964	4,424	-1.61E-03	0.904	197.131	3.82E-12
1997	37,193	73,547	30-Oct.	75,996	4,161	-8.44E-04	0.964	883.689	2.12E-25
1998	13,124	30,655	20-Oct.	16,447	1,796	-3.66E-04	0.797	47.025	1.75E-05
1999	29,911	147,865	11-Oct.	152,269	4,801	-7.99E-04	0.967	471.523	2.68E-13
2000	36,810	86,621	12-Oct.	92,136	4,200	-7.24E-04	0.951	371.657	6.20E-14
2001	20,908	67,120	17-Sep.	63,843	3,961	-8.23E-04	0.935	N.D.	N.D.
2002	47,645	180,332	24-Oct.	197,039	4,673	-5.43E-04	0.887	260.137	3.26E-17
2003	38,344	102,640	28-Oct.	106,238	4,212	-6.36E-04	0.972	1,068.656	1.37E-25
2004	13,618	32,610	15-Sep.	31,076	2,945	-6.12E-04	0.907	N.D.	N.D.
2005	0	0	-	-	-	-	-	-	-
2006	9,582	32,487	3-Oct.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.
2007	25,939	75,019	31-Oct.	80,130	4,189	-8.24E-04	0.972	873.736	5.73E-21

^{*1} Size of population at the beginning of the fishing season^{*2} Regression intercept^{*3} Regression slope^{*4} Coefficient of multiple determination^{*5} Variance ratio^{*6} Probability

Table 9a Population characters of icefish in Lake Abashiri

Item	Unit	Year class											
		1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996
Density index of larvae	inds. / tow	382	276	119	421	67	91	8	71	57	205	35	4
Density index of juveniles	inds. / tow	18,907	18,314	10,849	7,448	7,672	3,501	3,677	7,229	5,555	5,629	4,979	4,089
Initial population size	10 ³ inds.	487,590	353,407	383,659	161,141	215,026	82,037	92,581	166,365	92,933	114,991	144,249	51,964
Cumulative catch	kg	80,673	55,184	93,672	26,048	65,254	67,945	36,973	13,863	26,215	45,100	46,309	14,590
Cumulative catch	10 ³ inds.	459,300	319,974	362,243	154,728	210,948	241,703	89,683	46,908	80,794	114,166	139,962	39,831
Exploitation rate		0.94	0.91	0.94	0.96	0.98	-	0.97	0.28	0.87	0.99	0.97	0.77
Date of beginning the seaward migration		1-Nov.	3-Oct.	28-Oct.	24-Oct.	25-Oct.	-	29-Oct.	29-Oct.	31-Oct.	20-Oct.	25-Oct.	5-Nov.
Remaining population size	10 ³ inds.	28,290	33,433	21,416	6,413	4,078	-	2,898	119,458	12,138	825	4,288	12,133

Table 9b Continued

Item	Unit	Year class										
		1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007
Density index of eggs	inds. / m ²	-	-	-	-	170	531	327	42	17	49	-
Density index of larvae	inds. / tow	123	20	52	12	46	224	137	30	13	259	-
Density index of larvae	inds. / 100m ³	112	18	40	9	33	184	129	23	8	165	-
Density index of juveniles	inds. / tow	3,338	3,555	2,732	3,506	3,656	10,773	7,916	5,446	1,500	9,275	6,441
Mean body length in early September	mm	-	-	38.3	46.0	42.0	43.7	40.4	45.4	44.5	39.6	-
Mean body weight in early September	g	0.289	0.197	0.170	0.313	0.216	0.192	0.196	0.305	0.291	0.169	0.234
Initial population size	10 ³ inds.	75,996	83,252	152,269	92,136	85,543	197,039	106,238	126,030	36,763	212,653	80,130
Cumulative catch	kg	37,193	13,124	29,911	36,810	20,908	47,645	38,344	13,618	0	9,582	25,939
Cumulative catch	10 ³ inds.	73,547	30,655	147,865	86,621	67,120	180,332	102,640	32,610	0	32,487	75,019
Exploitation rate		0.97	0.37	0.97	0.94	0.78	0.92	0.97	-	0.00	0.15	0.94
Date of beginning the seaward migration		30-Oct.	20-Oct.	11-Oct.	12-Oct.	17-Sep.	24-Oct.	28-Oct.	-	-	3-Oct.	31-Oct.
Remaining population size	10 ³ inds.	2,449	52,597	4,404	5,515	18,423	16,707	3,598	-	36,763	180,166	5,111
Density index of mature adult fish	inds. / tow	-	-	97	402	22	409	55	27	20	58	-
Mean body length of mature female in May	mm	-	75.3	81.1	73.5	76.7	75.7	79.4	78.3	76.3	71.8	-
Growth coefficient (k) of female estimated by von Bertalanffy formula		-	2.4	2.1	3.3	2.9	2.0	2.2	2.5	4.5	2.0	-
Fecundity	inds. / ind.	-	2,787	3,298	2,638	2,904	2,817	3,142	3,047	2,874	2,503	-
Total number of spawned eggs	10 ⁶ inds.	-	-	7,262	7,275	26,753	23,532	5,653	-	52,837	225,450	-
Suvaival rate of spawned eggs	%	-	-	1.27	1.18	0.74	0.45	2.23	-	0.40	0.04	-

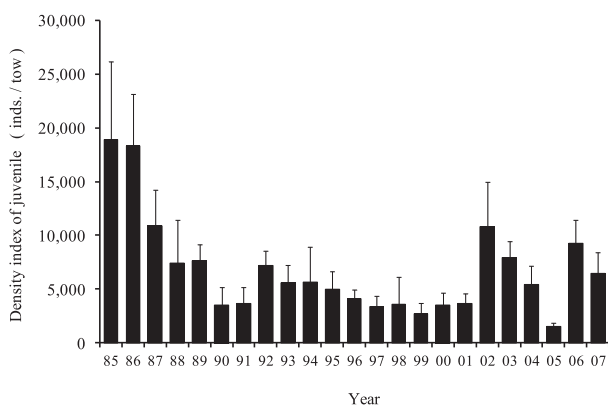


Fig.53 Annual change in mean density index with SE of juvenile icefish in Lake Abashiri from 1985 to 2007.

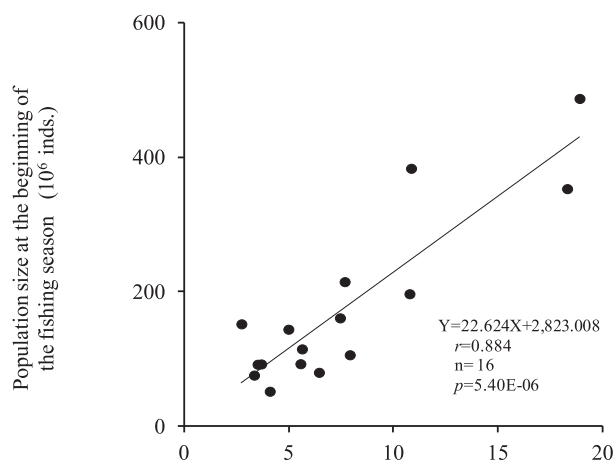


Fig.54 Relationship between density index of juvenile icefish and population size at the beginning of the fishing season.

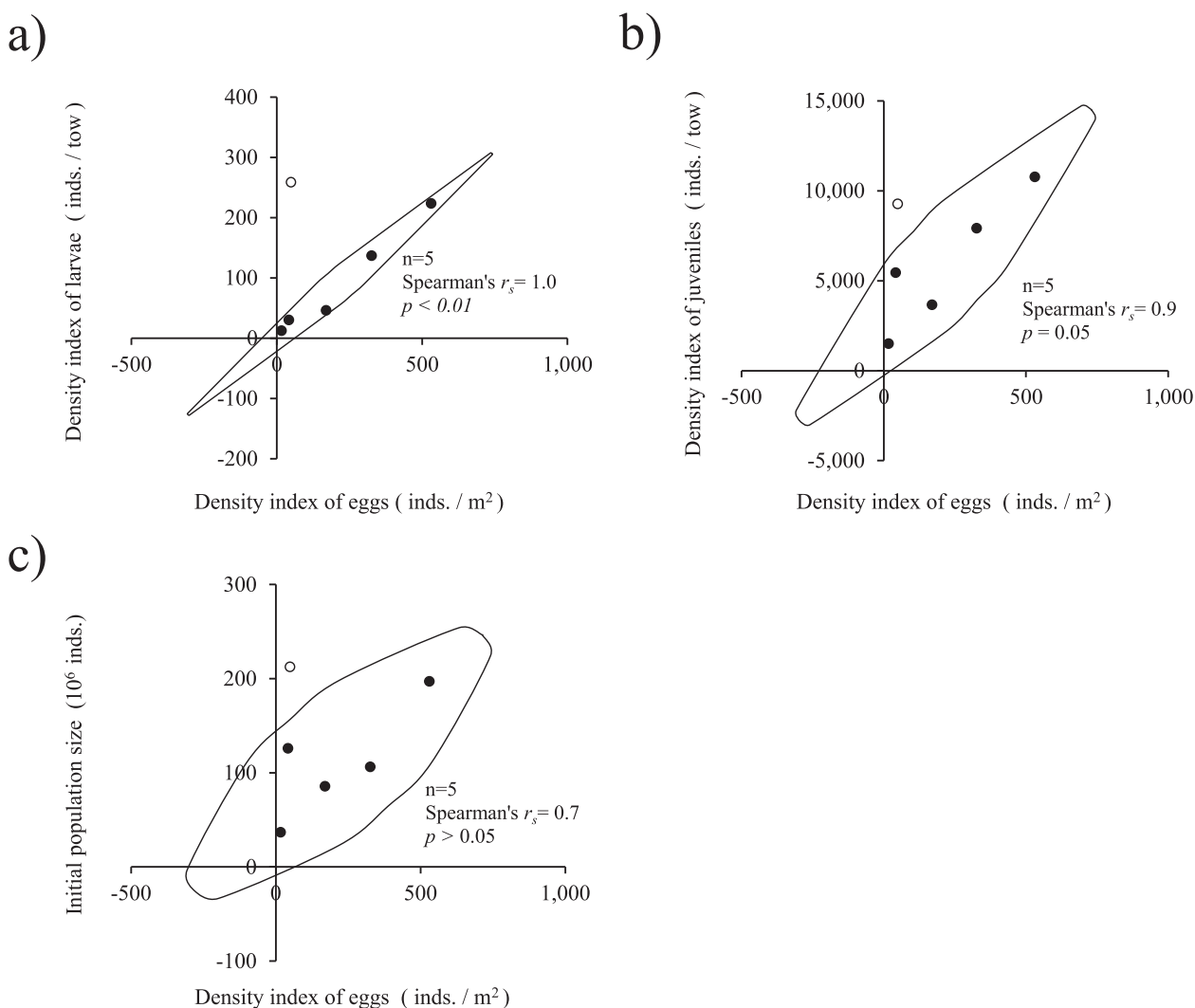


Fig.55 Relationship between density indexes of egg and larva (a), juvenile (b) or initial population size (c). Ellipses indicate the 95%-confidence area. A white spot indicates outlier point in 2006.

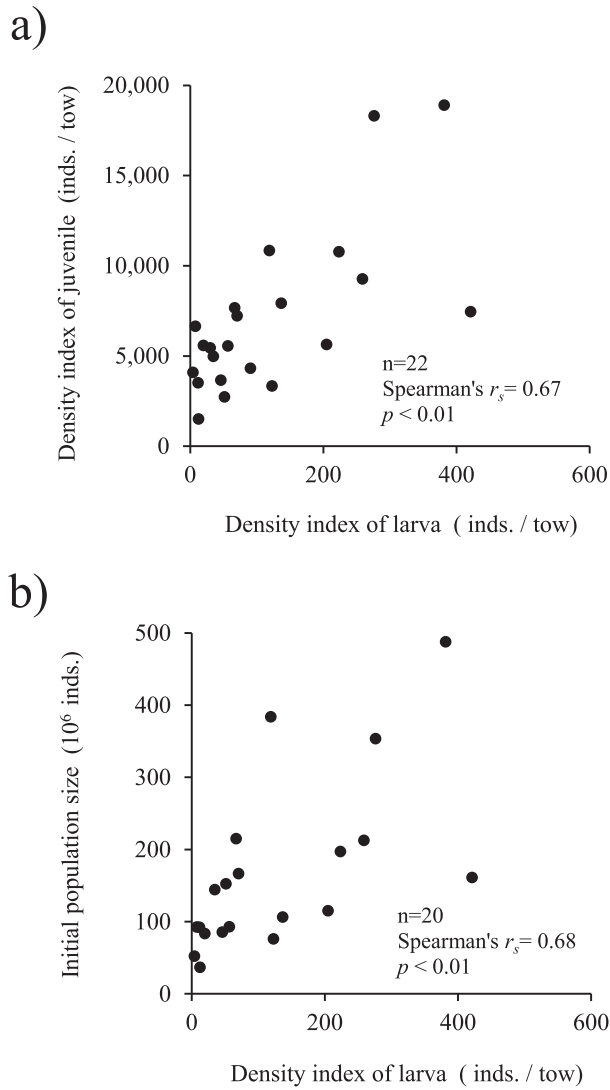


Fig.56 Relationship between density indexes of larva and juvenile (a) or initial population size (b).

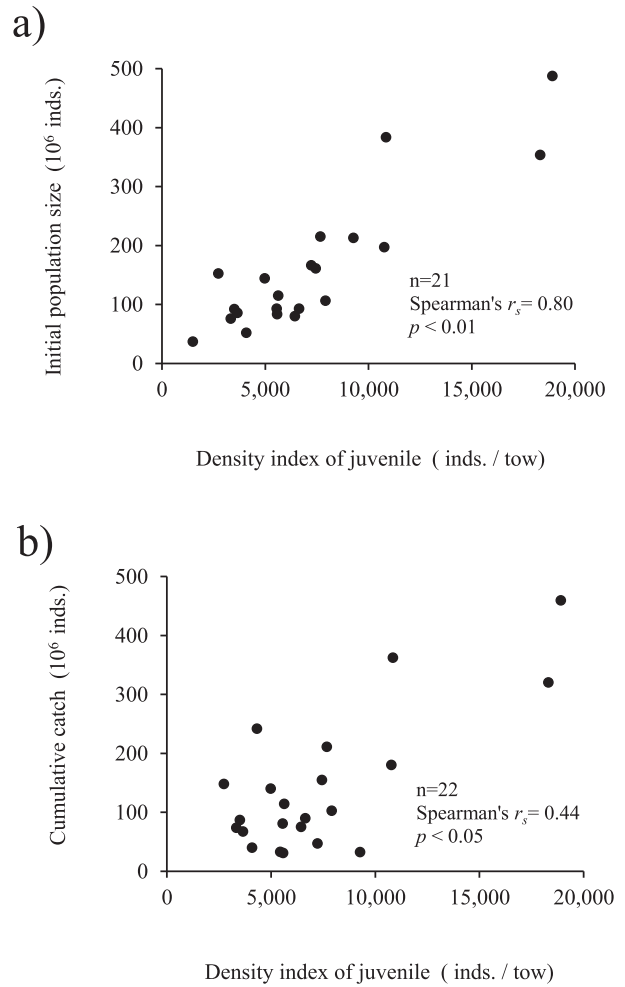


Fig.57 Relationship between density indexes of juvenile and initial population size (a) or cumulative catch (b).

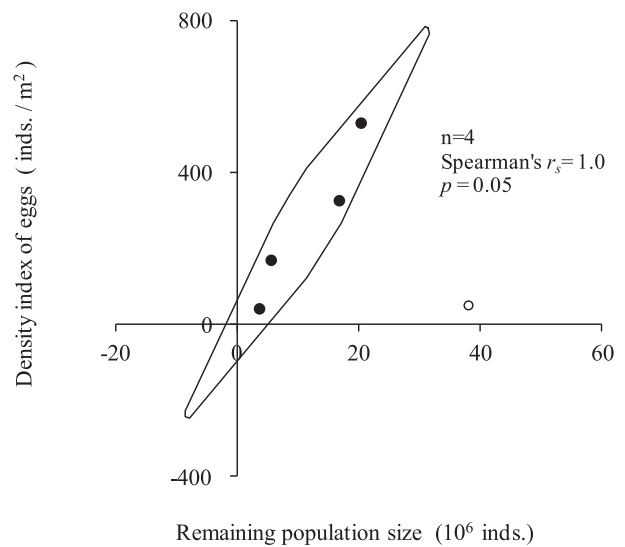


Fig.58 Relationship between remaining population size and density indexes of egg. An ellipse indicates the 95% confidence area. A white spot indicates the outlier point.

初個体群サイズと稚魚の平均体長 (mm) との間には、有意ではないものの負の関係 (Spearman's $r_s = -0.48$, $n=8$, $p>0.05$) が認められた (Fig. 59)。また、 N_0 と成長係数 (k) との間には顕著な負の相関 (Spearman's $r_s = -0.85$, $n=9$, $p<0.01$) が認められ (Fig. 59), 個体群サイズが増加することにより生活初期の個成長が抑制され、成長係数が小さくなることがうかがわれた。

降海開始日と稚魚の平均体重ならびに N_0 との間には、両者ともに明瞭な関係は認められなかった (Fig. 60)。また、多くの年で降海開始日は10月下旬に集中する傾向を示した。

再生産関係 1985～2006年級群の産卵親魚数 (S) と次世

代の初個体群サイズ (R) とのデータセットを Table 10 に示した。両者には、顕著な相関が見られた ($r = -0.846$, $n=20$, $p=2.56 \times 10^{-6}$)。そこで、両者を Ricker 型の再生産曲線に当てはめた結果、 S が 36.210×10^6 個体のときに R が極大値となる密度依存的な関係が得られた (Fig. 61)。再生産曲線から求めた最大持続生産量 (N_{MSY}) は 31.345×10^6 個体と極大値に近似し、環境収容力 (K) は 106.597×10^6 個体であった。網走湖産シラウオの初個体群サイズは、前世代の産卵親魚数が N_{MSY} に達するまで、産卵親魚数の増加にともなって増えるが、 N_{MSY} を超えると逆に減少することが明らかとなった。1992年と2006年は産卵親魚数が K を超えたため、次世代の初個体群サイズは著しく減少した。なお、初個体群サイズが過小評価された1990年級群と青潮が発生して自然死亡率が他の年とは異なった2004年級群については、これらの分析から除外した。

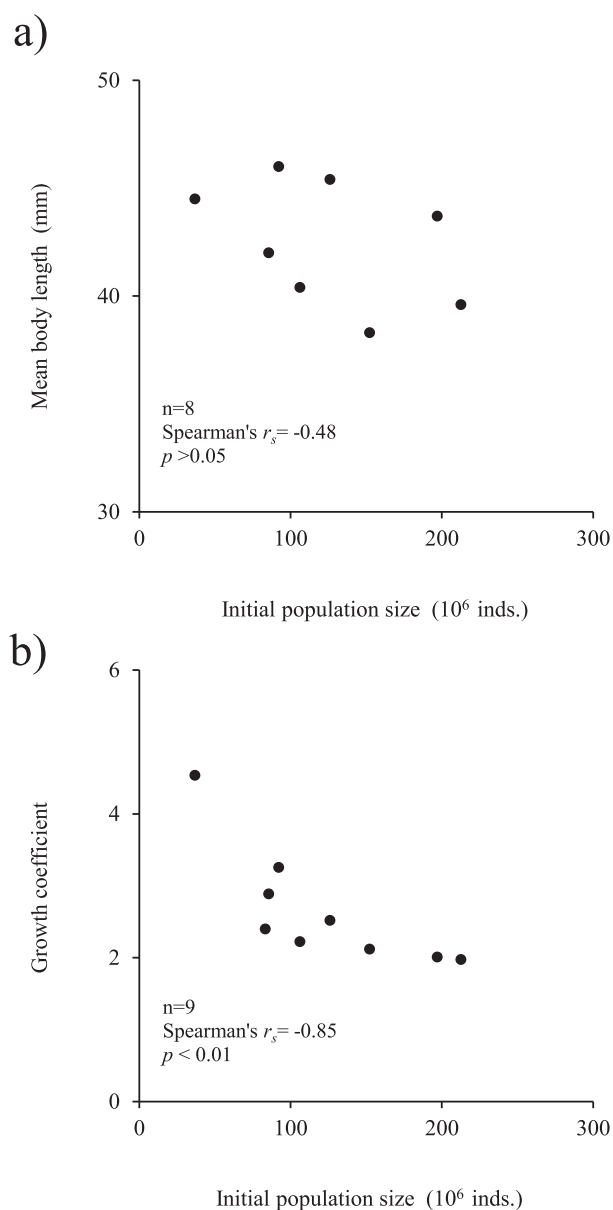


Fig.59 Relationship between initial population size and mean body length in early September (a) or growth coefficient estimated by von Bertalanffy formula (b).

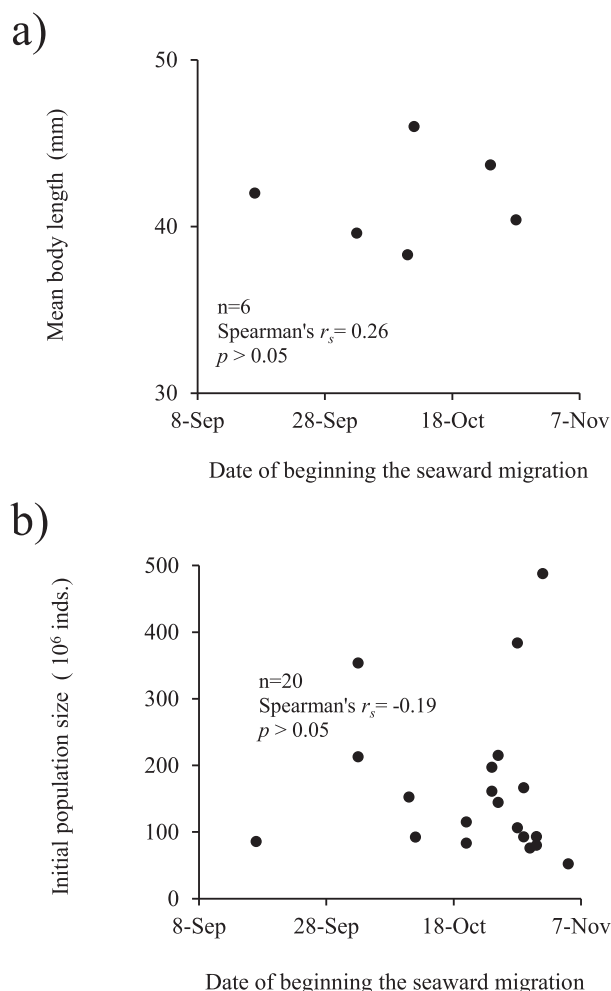


Fig.60 Relationship between date of beginning the seaward migration and mean body length (a) or initial population size (b). The date when icefish begins the seaward migration was estimated by the DeLury's 2nd formula (Fig.52).

Table 10 Data set on adults (S) and recruitment (R) of icefish in Lake Abashiri

Year class	S (10^3 inds.)	R (10^3 inds.)
1985	28,290	353,407
1986	33,433	383,659
1987	21,416	161,141
1988	6,413	215,026
1989	4,078	82,037
1990	—	92,581
1991	2,898	166,365
1992	119,458	92,933
1993	12,138	114,991
1994	825	144,249
1995	4,288	51,964
1996	12,133	75,996
1997	2,449	83,252
1998	52,597	152,269
1999	4,404	92,136
2000	5,515	85,543
2001	18,423	197,039
2002	16,707	106,238
2003	3,598	126,030
2004	—	36,763
2005	36,763	212,653
2006	180,166	80,130

4.2 考察

1936～2007年における網走湖産シラウオの漁獲量は1～94トンの範囲で著しく変動し、その変動には1年ごとに増減する周期性が認められた。この周期性は満1年で寿命を完結させるシラウオの生活史に起因し、ある年の初個体群サイズがその前年生まれの産卵親魚数に大きく影響を受けているためと考えられる。また、産卵親魚数とその次世代の初個体群サイズとの間には密度依存的なRicker型の再生関係がよく当てはまった。すなわち、網走湖産シラウオの初個体群サイズは、前世代の産卵親魚数が最大持続生産量 N_{MSY} (31.345×10^6 個体) に達するまでは産卵親魚数の増加とともに増えるが、 N_{MSY} を超えると逆に減少する。増水で不漁となった1992年、1998年および2006年は、シラウオが漁獲されずに沿岸へ移動したことによって残存個体群サイズ (=産卵親魚数) が著しく多くなり、それにとまって次世代の初個体群サイズが減少したものと考えられる。特に、1992年と2006年は産卵親魚数が環境収容力 K (106.597×10^6 個体) を超えたため、次世代の初個体群サイズは著しく減少したと推察される。

網走湖産シラウオのCPUEの減少パターンは、漁期の途中で大きく変化する (隼野, 2003)。シラウオの生活様式は、汽水域で生活史を完結させる洄遊個体群 (Saruwatari and Okiyama, 1992)、通し回遊を行う石狩川 (Yamaguchi *et al.*, 2004) や小川原湖の個体群 (片山ら, 2008) など、水域によって異なる。網走湖産シラウオは、稚魚期に網走湖から降海する (Fig. 25)。降海移動が始まると、シラウオの湖内の生息密度は急激に低下し、それにとまない漁業者も漁獲対象をワカサギへと変える。このように、網

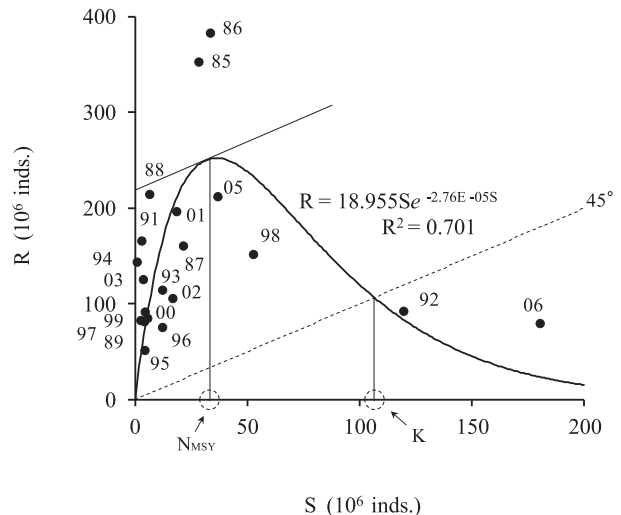


Fig.61 Ricker stock-recruitment curve estimated for icefish in Lake Abashiri. S: Spawning adults, R: Recruitment.

走湖産シラウオのCPUE減少パタンの変化は彼らの降海移動によりもたらされたものと考えられる。なお、CPUEは降雨増水によっても著しく減少する。漁期直前に大規模な増水に見舞われた1992年および1998年では、漁期初日のCPUEが極端に低い値を示した。また、漁期中に増水が発生した2001年および2006年においても、増水後のCPUEが増水前の28.2%および0.2%まで低下した。これらは何れも、降り始めからの降雨量が70～140mmに達した場合に見られた現象であり、大雨による増水がシラウオを早期に降海させたものと考えられる。シラウオの遊泳力が乏しい (臨界遊泳速度20 cm/sec程度; 山口・高谷, 2000) ことも、増水時の降海移動を加速させた可能性が高い。ただし、著しい増水に遭遇した2001年級群の親魚分布指数と卵分布指数が1999～2006年の中で最も高かったことから、増水がシラウオの生残に及ぼす影響は無視できるほどに小さいものと推察される (Table 9)。

シラウオの降海開始日は、例外を除き、10月下旬に集中していた。また、降海開始日と稚魚の平均体長あるいは初個体群サイズとの間には明瞭な関係が認められなかった (Fig. 60)。これらのことから、網走湖産シラウオの降海タイミングは個体群内の密度効果よりも、水温や潮汐などの季節的環境要因によって影響を受けているものと考えられる。

本研究において、初個体群サイズの推定をDeLuryの第2モデルにより行った。根本 (1995) はワカサギの初個体群サイズを推定して、累積漁獲数=初個体群サイズという条件下では、第1モデルが過小評価になる場合が多いことを指摘している。本研究では、第1モデルは23年級群中12年級群が過小評価あるいは適用が不可能であった。従って、網走湖産シラウオの初個体群サイズの推定には

第2モデルが適切であると考えられる。なお、大規模な増水や青潮と遭遇した年級群では、初個体群サイズの推定値がどちらも過小評価となった。

第5章 総合考察

網走湖にシラウオが生息するようになったのは、湖水が汽水化しはじめた1933年頃である（佐野，1937）。その後、急激に個体数が増え、1936年には漁業が開始された（黒田，1967；佐野，1975）。網走湖でシラウオが増えはじめた時期は、ちょうど湖内に流入する海水が増え、底層に高塩分水が安定的に貯留するようになった時期（中尾ら，1983）に、ほぼ一致している。網走湖では、シラウオが移殖された記録はなく、今日の湖産シラウオは、元来、網走川の河口周辺で自然再生産していた個体群に起源すると推定され、網走湖の汽水化にともなって、急速に個体数を増加させたと考えられる。

網走湖のシラウオは、耳石Sr:Ca比分析、漁業データおよびフィールドにおける分布と成長の観察結果から、主に遡河回遊型の生活史をとる。すなわち、網走湖のシラウオは水温や潮汐変動と連動した季節的な周期性により、網走湖と海域との間を回遊する。特に、生息場所の移動のタイミングには潮位変化と同期した周期性が認められ、遡上行動は海水の逆流によって網走川の流向が逆転する大潮期の満潮時に、降海行動は流向が逆転しない小潮期に多く観察された。このように、遊泳力に乏しいシラウオは、網走湖周辺で水の流れを利用することにより、能動的かつ効率的に回遊していると判断された。

魚類の成長と個体群密度との間には、一般的に負の相関が見られる場合が多い（例えば、白石，1961）。網走湖産シラウオにおいても、von Bertalanffyの成長式から求めた成長係数 k は、初個体群サイズとの間で著しい負の相関を示し、顕著な密度依存的成長を示した。つまり、網走湖産シラウオは初個体群サイズの増加により個成長が抑制されるといえる。このような密度依存的成長が起こる理由には、水温や水質、あるいは気象などの物理化学的要因と個体群密度や餌生物の豊度などの生物学的要因が考えられる（白石，1961）。

これまでに、シラウオの産卵場は河川下流域や汽水湖内の浅場で、砂礫の底質上に形成されることが知られているが（千田，1973a；Saruwatari，1988）、具体的な底質の粒径サイズとの関係については不明であった。網走湖産シラウオが産卵する底質は、主に中粒砂（0.25～0.5mm）から細礫（2mm超過）の粒径成分であった。細粒砂（0.125～0.25mm）よりも小さな粒径成分で構成されている底質では、シラウオは産卵していなかった。このことは、シラウオ卵が卵径の1/3から同大の砂粒に産み付けられると

した千田（1973a）の報告とよく一致していた。加えて、アリアケシラウオやアリアケヒメシラウオの卵は、粗粒砂以上の粒径で構成される砂礫底から多く出現すること（水谷・松井，2006）、イシカワシラウオの卵が粒径0.42～0.84mmの粗砂において発見されること（秋元，1990）ともよく一致する。浅場の砂礫底で産卵するシラウオ科魚類は、波浪の影響などに起因する減耗（秋元ら，1990）の結果、比較的粒径の大きな砂礫質上に産卵するようになったと考えられる。一方、網走湖におけるシラウオ卵の分布場所は、ヤマトシジミの生息域（Baba，2006）ともよく一致する。つまり、シラウオ卵の多く分布する場所はヤマトシジミも多く生息し、毎年、鋤簾操業が盛んに行われる好適なシジミ漁場でもある。安木・三浦（2009）は、宍道湖では鋤簾による連続的な耕耘が底質のシルト・粘土含量を低下させ、砂の割合を増加させるとともに、CODや強熱減量を低下させる効果があることを報告している。また、中村（2000）は、ヤマトシジミが高密度に生息する場所では、その生理機能が高い環境浄化作用を誘引するとしている。網走湖でも、同様の現象が起きているのかも知れない。シラウオを漁業資源として持続的に利用するためには、その自然再生産の維持が前提となる。今後は、ヤマトシジミ漁業との因果関係も含め、シラウオ産卵場の維持や産卵環境の保全へ向けた研究の深化が極めて重要である。

網走湖産シラウオの漁獲変動には、1年おきの周期性が見られた。これは年魚であるシラウオの生活史に関連している可能性が高く、ある年の初個体群サイズはその前年生まれの産卵親魚数に影響を受けると推定された。そして、産卵親魚数と次世代の初個体群サイズとの間には、密度依存的なRicker型の再生関係がよく当てはまっていた。次世代の初個体群サイズは、産卵親魚数が最大持続生産量 N_{MSY} （ 31.345×10^6 個体）に達するまでは、産卵親魚数の増加とともに増えるが、産卵親魚数が N_{MSY} を超えると逆に減少する。例えば、2005年級群の初個体群サイズは、親である2004年級群が青潮との遭遇で著しく減耗したことにより、過去最低となった。ところが、2005年度のシラウオ漁業を休漁した結果、2006年級群の初個体群サイズは 212.653×10^6 個体となり、1988年以降で最大となった。また、大規模な増水に見舞われた1992年と2006年級群では、産卵親魚数が環境収容力 K （ 106.597×10^6 個体）を超えたため、次世代の初個体群サイズは著しく減少した。これらは、年魚であるシラウオの個体群動態の特徴をよく表しているとともに、壊滅的なダメージを受けたとしても、産卵親魚数を N_{MSY} に維持すれば漁獲資源は速やかに回復することを示唆している。

初個体群サイズと個体群動態の諸特性値との間には、

稚魚期においてもっとも顕著な相関が見られる。Hjort (1914) は、魚類の初期生残に関する critical period 仮説を提唱し、摂餌開始期の餌不足によって仔魚の大量減耗が生じ、その死亡の程度によって年級群豊度が決まると述べている。

本研究により、網走湖のシラウオ漁業では、その漁獲量が基本的には個体群サイズを反映して変動するものの、突発的な大雨による増水や青潮により予期せず不漁となることが明らかとなった。そして、増水により過多となった産卵親魚数が、次世代の初個体群サイズに影響を与えていることも明らかとなった。このことは、増水でシラウオ漁が不漁になった場合には、産卵親魚を適正数に調整する必要があることを示唆している。本研究で示された再生産関係から、最大持続生産量 N_{MSY} は、残存資源尾数 (= 産卵親魚数) で 31.345×10^6 個体と推定された。従って、網走湖産シラウオ資源を持続的、かつもっとも合理的に利用して行くためには、毎年3,100万尾程度を取り残しながら、漁獲を行う必要がある。具体的な資源管理の方法としては、稚魚分布指数と初個体群サイズに顕著な相関が見られることから、予め稚魚分布指数を調べることによって、毎年の漁獲予測が可能である。また、増水によって漁獲の機会を逃した場合には、 N_{MSY} の超過分を遡上後に漁獲することで、産卵親魚数を適正数に維持することが可能と考えられる。一方、シラウオの生息密度は塩淡水境界層の変動により大きく変化し、それにもなつてシラウオの生息環境も著しく変化することが予想される。従って、シラウオ資源を持続的に利用して行くためには、シラウオの資源動態とともに生息環境をモニタリングすることも基本的に重要である。

要 約

網走湖のシラウオは高い商業価値を持ち、北海道の内水面漁業を代表する水産資源である。しかし、その生活史や個体群動態に関する知見は極めて少なく、漁獲量の年変動も大きい。本研究は、網走湖産シラウオを漁業資源として持続的に利用するための漁業資源管理技術の確立を目的とし、本種の生活史、産卵環境および個体群サイズの変動機構を明らかにした。生活史解明は、耳石の微量元素分析と漁業データ解析の結果に基づいて仮説を立て、生活史を通したフィールド観察によって仮説を検証した。また、網走湖産シラウオの生活史特性を考慮した個体群サイズの推定方法を開発するとともに、再生産関係に基づいた適切な漁業資源の管理方策を提案した。以下に、得られた知見を要約する。

1. シラウオ親魚の遡上は、河川水温が5℃を超える4月下旬～5月上旬に開始した。遡上のタイミングは潮

汐リズムと同期し、遡上数は海水の逆流が頻繁に起こる大潮の時期に増加した。シラウオは、満潮時に網走川を逆流する塩水楔を利用して、効率的に海域から網走湖へ移動しているものと考えられた。

2. 網走湖に遡上した親魚は、流入河川の河口付近を中心に湖内全域に分布した。網走湖より上流域への遡上は観察されなかった。雌 GSI 値の時系列変化から、産卵期は5月下旬～6月中旬と推定された。また、卵巣卵径組成の経時変化から、産卵は複数回に分けて行われると考えられた。性比は採集時期や場所により著しく変化した。
3. 親魚20個体の回遊履歴を耳石 Sr:Ca 比特性から推定した結果、湖内で生活史を完結させる湖中残留群 (3個体) と、一時期海域で生活する遡河回遊群 (17個体) の存在が示唆された。遡河回遊群には、体長30mm前後で降海する個体 (4個体) と体長50mm前後で降海する個体 (13個体) が存在した。
4. シラウオ仔魚は5月下旬から出現した。湖内沿岸で孵化したシラウオは、湖流の拡散作用によって湖内全域に分散すると考えられた。仔魚の鉛直分布は好気層の全水深層で認められたが、大型個体ほど好気層の中層に分布する傾向が見られた。
5. 仔魚は成長の早い個体では、7月中旬に体長が25mmを超え、稚魚となった。
6. シラウオ稚魚は、湖内に偏在する場合と、広く一様に分布する場合が見られた。
7. 各年級群の7～11月における瞬間成長係数は、平均0.0065 (範囲0.0060～0.0071) であった。2000年 (0.0081) と2005年 (0.0092) 級群は、他の年より高い成長係数を示した。
8. 網走湖では、毎年9月からシラウオ稚魚を対象とした曳き網漁業が行われているが、漁期中の9～10月に、シラウオは網走川を降河し、オホーツク海域へと移動していると推定された。
9. 降河のタイミングは潮汐リズムと同期し、降河個体数は網走川の流向が常に順流となる小潮の時期に増加した。降河ピークは、河川水温が海水温を下回る時期に見られた。シラウオは、網走川を流下する川水を利用して効率的に海域へ移動しているものと考えられた。
10. 平均体長と分散データから、年級群毎に von Bertalanffy の成長式を求めた。成長係数 (k) は、雌が1.9～5.1、雄が2.0～4.5であった。2005年級群の成長係数は雌雄ともに最大であった。
11. 網走湖産シラウオの産卵は、湖沿岸の浅場の砂礫底で行われていた。シラウオの産卵は主に中粒砂～細

礫主体の湖底質上で行われ、シルト・粘土主体の湖底質上では産卵しない。

12. 網走湖産シラウオは1930年代前半に出現し、1936年から漁業が開始されている。休漁した2005年を除く1936～2007年の漁獲量は、1～94トンの範囲で大きく変動し、その変動には1年おきの周期性が見られた。この周期性は満1年で寿命を完結させるシラウオの生活史に起因し、ある年の初個体群サイズがその前年生まれの産卵親魚数に大きく影響を受けているためと考えられた。
13. 降海が始まるとシラウオの生息密度は急激に低下し、漁業者は漁獲対象をシラウオからワカサギへと変えた。網走湖産シラウオのCPUE減少パタンの変化は、彼らの降海移動によりもたらされると考えられる。
14. シラウオ漁業のCPUEは、大雨による増水によっても低下した。1992年と1998年は漁期直前に増水が発生したため、漁期初日のCPUEが極端に低い値を示した。2001年と2006年は漁期中に増水が発生し、増水後のCPUEが増水前に比べて大きく低下した。大雨による増水がシラウオを早期に降海させると考えられた。
15. 2004年の漁期中に網走湖で青潮が発生し、大量のシラウオが斃死した。2005年級群は産卵親魚が著しく減少したことにより、すべての発育段階において個体群動態に関わる諸特性値が過去最低となった。これにより、2005年度のシラウオ漁業は休漁した。
16. 1985～2006年級群の初個体群サイズは、DeLury第2モデルと稚魚分布指数により、 36.763×10^6 個体～ 487.590×10^6 個体と推定された。
17. 網走湖産シラウオの再生産関係には、密度依存的なRicker型の再生産曲線が良く当てはまった。再生産曲線から求めた最大持続生産量 (N_{MSY}) は 31.345×10^6 個体、環境収容力 (K) は 106.597×10^6 個体であった。網走湖産シラウオの初個体群サイズは、前世代の産卵親魚数が N_{MSY} に達するまでは産卵親魚数の増加にともなって増えるが、 N_{MSY} を超えると逆に減少する。1992年と2006年は産卵親魚数が K を超えたため、次世代の初個体群サイズは著しく減少した。
18. 網走湖のシラウオ漁業では、その漁獲量が基本的には個体群サイズを反映して変動するものの、突発的な大雨による増水や青潮により予期せずに不漁となる。そして、過多となった残存個体群サイズ (≒産卵親魚数) は次世代の初個体群サイズに影響を与える。
19. 再生産関係から、網走湖のシラウオ資源を持続的、かつもっとも合理的に利用するためには、毎年3,100万尾程度を取り残しながら漁獲する必要がある。また、増水によって漁獲の機会を逃した場合には、 N_{MSY}

の超過分を遡上後に漁獲することで、産卵親魚数を適正に維持することが可能と考えられる。

謝 辞

本研究をとりまとめるにあたり、懇切な御指導と御校閲を賜った北海道大学の帰山雅秀教授に心から感謝申し上げます。また、同大学大学院水産科学研究所の桜井泰憲教授、高津哲也教授ならびに工藤秀明准教授には多くの御助言と御教示を頂いた。深く感謝申し上げます。本研究をはじめのあたり、様々な便宜を図って頂いた元北海道立水産孵化場長の岡田鳳二博士、元北海道立中央水産試験場副場長の小島 博氏、元北海道立水産孵化場長の河村 博博士に感謝申し上げます。研究全般にわたり多くのご教示を賜った北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場長の永田光博博士に厚く御礼申し上げます。

本研究において1985～1998年のデータは、網走水産試験場がワカサギを研究対象として収集した資料の中から一部を抽出して使用した。調査に携わった網走水産試験場の職員諸氏に感謝申し上げるとともに、資料の使用を快諾して頂いた北海道立総合研究機構水産研究本部長の鳥澤 雅博士に厚く御礼申し上げます。

元東京大学海洋研究所准教授の新井崇臣博士には、耳石微量元素分析において多くの御教示を賜った。また、北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場の宮腰靖之博士ならびに北海道大学大学院水産科学研究所の松石 隆准教授には、個体群サイズ推定において貴重な御教示を頂いた。東京大学大気海洋研究所の猿渡敏郎助教ならびに北海道立総合研究機構法人本部の山口幹人博士には多くの御助言とシラウオ研究の魅力について御教示頂いた。西網走業協同組合の川尻敏文指導課長には、本研究のほぼ全てのフィールドワークに対し多大な御協力を賜った。北海道立総合研究機構水産研究本部の佐藤一博士、北海道立総合研究機構栽培水産試験場の田村亮一氏、オホーツク総合振興局網走東部水産技術普及指導所の職員諸氏には、野外調査において多くの御協力を頂いた。北海道立総合研究機構中央水産試験場の浅見大樹博士、元網走市水産港湾部の坂崎繁樹部長、同佐藤範幸係長ならびに網走市水産港湾部の渡部貴聴技師の各位には、日頃から貴重な御意見をいただくとともに、絶え間ない励ましを頂いた。元北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場内水面資源部長の小出展久氏、北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場内水面資源部長の鈴木邦夫博士、同道東内水面グループの眞野修一氏ならびに渡辺智治氏には、研究活動に対して多大な御協力をいただくとともに、精神的にも支えて頂いた。以上の多くの方々や関係者の皆様に謹んで感謝申し上げます。

文 献

- 秋元義正, 鈴木 馨, 遠藤克彦. 福島県太平洋岸におけるイシカワシラウオの産卵. 水産増殖 1990; 38: 337-342.
- Arai T, Hayano H, Asami H, Miyazaki N. Coexistence of anadromous and lacustrine life histories of the shirauo, *Salangichthys microdon*. *Fisheries Oceanography* 2003; 12: 134-139.
- 浅見大樹. 網走湖産ワカサギの初期生活に関する生態学的研究. 北海道立水産試験場研究報告 2004; 第67号別冊: 1-79.
- Baba K. Ecological study on spawning and early life stage of the brackish water bivalve *Corbicula japonica* in Lake Abashiri. *Scientific Reports of Hokkaido Fisheries Research Institutes* 2006; 71: 1-41.
- Beverton RJH, Holt SJ. A review of the lifespans and mortality rates of fishes in nature, and their relation to growth and other physiological characteristics. *Ciba Foundation colloquia on ageing* 1959; 5: 142-180.
- 藤川裕司, 江角陽司, 大北晋也. 宍道湖におけるワカサギ, シラウオ卵の出現特性 (宍道湖・中海水産振興対策検討調査事業). 平成15年度 島根県内水面水産試験場事業報告 2005; 39-44.
- 藤本 武. シラウオ *Salangichthys microdon* (Bleeker) の抱卵数について. 茨城県水産試験場試験報告 昭和25・26年度 1954; 143-152.
- 福田敏光. 石狩前浜及び石狩川に生息するシラウオの生態と漁業の実態について. 育てる漁業 1994a; 235: 1-9.
- 福田敏光. 石狩前浜及び石狩川におけるシラウオの生態と漁業の実態について (その2). 育てる漁業 1994b; 236: 1-10.
- 福富孝治, 藤本正美, 須川 明, 中尾欣四郎, 和田昭夫, 小林大二, 北原義章. 12. リヤウシ湖および付近地下水の地球物理学的調査. 北海道大学地球物理学研究報告 1964; 12: 137-162.
- Harada Y, Kinoshita I, Kaneko T, Moriyama S, Tanaka M, Tagawa M. Response of a neotenic goby, ice goby (*Leucopsarion petersii*), to thyroid hormone and thiourea treatments. *Zoological Science* 2003; 20: 877-882.
- Harada Y, Kuwamura K, Kinoshita I, Tanaka M, Tagawa M. Histological observation of the pituitary-thyroid axis of a neotenic fish (the ice fish, *Salangichthys microdon*). *Fisheries Science* 2005; 71: 115-121.
- 隼野寛史. 網走湖産シラウオの生活史研究の現状. 魚と水 2001; 38: 75-83.
- 隼野寛史. 網走湖産シラウオの生活史. 育てる漁業 2003; 358: 3-7.
- 日比野学, 木下 泉, 太田太郎, 田中 克. 筑後川河口で採集されたアリアケシラウオ仔魚の形態. 魚類学雑誌 2002; 49: 103-108.
- Hjort J. Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. P. -v. Reun. Cons int. Explor. Mer* 1914; 20: 1-228.
- 北海道開発局網走開発建設部. 網走湖の良好な水環境をめざして. 2010.
- 堀 義彦. イシカワシラウオ *Salangichthys ishikawai* Wakiya et Takahashi の生活について I 成長・二次性徴・卵巣・抱卵数について. 茨城県水産試験場試験報告 昭和43年度 1969; 41-46.
- 堀 義彦. イシカワシラウオ *Salangichthys ishikawai* WAKIYA et TAKASI の生活について II 漁獲量・漁場について. 茨城県水産試験場試験報告 昭和45年度 1971; 26-31.
- 堀田秀之. 日本産シラウオ属 (*Salangichthys*) の抱卵数について. 日本水産学会誌 1951; 16: 363-366.
- 堀田秀之, 田村 正. シラウオ (*Salangichthys microdon* BLEEKER) の生態について. 北海道大学水産学部研究彙報 1954; 5: 41-46.
- 池永 均, 大束淳一, 三沢大輔, 内島邦秀, 榎山和男, 山田 正. 網走川における塩水遡上特性と塩水楔の形態変化に関する研究. 水工学論文集 1998a; 42: 775-780.
- 池永 均, 山田 正, 向山公人, 大島伸介, 内島邦秀. 網走湖の塩水化の機構と塩淡水二成層の長期変動特性に関する研究. 土木学会論文集 1998b; 600: 85-104.
- 池永 均, 向山公人, 大島伸介, 内島邦秀, 山田 正. 汽水湖成層界面の挙動と吹送循環流の形成に関する研究. 土木学会論文集 1999; 614: 77-96.
- 池永 均, 向山公人, 大島伸介, 吉本健太郎, 山田 正. 網走湖における青潮発生に関する現地観測と数値解析の比較. 土木学会論文集 2004; 775: 11-27.
- 石田昭夫. 網走湖の研究, 磷酸塩その他の成層状態について. 水産孵化場試験報告 1950; 5: 113-117.
- 石田昭夫. 網走湖の研究, 浅い湾内での甲殻類プランクトンの昼夜垂直移動の観察. 水産孵化場試験報告 1952; 7: 127-131.
- 加瀬林成夫. 霞ヶ浦におけるシラウオ *Salangichthys microdon* の天然餌料について (予報). 茨城県霞ヶ浦北浦水産事務所調査研究報告 1967; 9: 9-14.
- 加瀬林成夫, 浜田篤信. 霞ヶ浦におけるシラウオ資源と

- その管理. 茨城県内水面水産試験場調査研究報告 1973; 11: 23-32.
- 片山知史, 榎 昌文, 鶴ヶ崎昭彦, 沼辺啓市. 耳石微量成分分析から推定された青森県小川原湖におけるシラウオの遡河回遊群. 水産増殖 2008; 56: 121-126.
- 川端 淳, 久保田清吾, 石戸芳男, 藤田敏彦, 北川大二, 飯塚景記. 青森県太平洋岸におけるイシカワシラウオ *Salangichthys ishikawae* の生物特性と資源量. 東北区水産研究所研究報告 1994; 56: 105-114.
- 河合盾丸. 松江の白魚. 水産研究誌 1914; 9: 5-12.
- 川島隆寿. 宍道湖におけるワカサギ及びシラウオ資源の変動. 島根県水産試験場研究報告 1989; 6: 69-80.
- 小長谷博明. シラウオ; 川と海の狭間で…育てる漁業 2004; 381: 3-5.
- 久保田次郎. 霞ヶ浦におけるシラウオの資源動向について. 茨城県内水面水産試験場調査研究報告 1998; 34: 29-40.
- 久保田次郎. 霞ヶ浦北浦におけるワカサギ・シラウオの資源動向について. 茨城県内水面水産試験場調査研究報告 2002; 37: 1-28.
- 黒田久仁男. 昭和42年 網走湖の現況について. 北海道立網走水産試験場 1967; 160pp.
- 桑村勝士. 由良川河口に出現するシラウオ (*Salangichthys microdon*) の生活史. 農学部修士論文, 京都大学, 京都. 1993; 19pp.
- LeBrasseur RJ, Parker RR. Growth rate of central British Columbia pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 1964; 21: 1101-1128.
- 松原喜代松, 落合 明. 第24節 シラウオ *Salangichthys microdon* (BLEEKER). 「魚類学 (下)」恒星社厚生閣, 東京. 1965; 516-518.
- McDowall RM. *Diadromy in fishes. Migrations between Freshwater and Marine Environments*. Croom Helm, London. 1988; 308 pp.
- 女満別町. 女満別町史 1969; 941pp.
- 三上英敏. 網走湖の陸水学的特徴と長期的環境変化. 「湖沼環境の変遷と保全に向けた展望 (高村典子編)」. 国立環境研究所研究報告 2000; 153: 5-33.
- 湊 正雄, 北川芳男. 海岸湖の鹹度の変化. 陸水学会 1955; 17: 1-3.
- 三浦五郎, 山口正男, 松本秀三, 片岡太刀三, 中村嘉和. 八郎潟のワカサギとシラウオの産卵と稚魚分布調査. 昭和28年度 秋田県水産試験場試験調査事業報告書 1955; 71-82.
- 三浦雅大. 小川原湖におけるシラウオの資源生態学的研究. 東北大学修士論文, 東北大学, 仙台. 1992; 38pp.
- 水谷 宏, 松井誠一. 有明海に固有な絶滅危惧種アリアケシラウオとアリアケヒメシラウオの生態. 「魚類環境生態学入門 溪流から深海まで, 魚と棲みかのインターアクション (猿渡敏郎編著)」東海大学出版会, 東京. 2006; 134-152.
- 水谷 宏, 松井誠一, 竹下直彦. アリアケシラウオの卵内発生と仔稚魚の形態変化. 水産増殖 2000; 48: 497-502.
- 元田 茂. (35) 網走湖附リヤウシ湖. 「北海道湖沼誌湖沼特集号」. 水産孵化場試験報告 1950; 5: 77-82.
- 元田 茂, 石田昭夫. 網走湖の研究特にプランクトン相について (第1報). 水産孵化場試験報告 1948; 3: 1-12.
- 元田 茂, 石田昭夫. 網走湖の研究特にプランクトン相について (第2報). 水産孵化場試験報告 1949; 4: 1-9.
- Moukhametova ON. Comparative characteristics of the ichthyoplankton of lagoon lakes of the south-eastern part of Sakhalin. *Journal of Ichthyology* 2010; 50: 660-670.
- 中村幹雄. 第2章 シジミ漁業の特性. 「日本のシジミ漁業 その現状と問題点 (中村幹雄編著)」たたら書房, 米子. 2000; 18-30.
- 中尾欣四朗. 湖環境の変動機構. シンポジウムⅡ「網走湖の湖環境変動と漁業生物」. 日本陸水学会第52回大会シンポジウム記録. 陸水学雑誌 1998; 49: 293-301.
- 中尾欣四朗, 松原三喜, 石井吉之, 知北和久. 塩淡水境界における懸濁物の集積機構. 北海道大学地球物理学研究報告 1983; 42: 1-14.
- 根本 孝. 1990年から1992年までの霞ヶ浦におけるワカサギ資源量. 茨城県内水面水産試験場調査研究報告 1995; 31: 92-97.
- 西網走漁業協同組合. 西網走漁業協同組合五十年史, 網走. 1999; 329pp.
- 野内孝則. 霞ヶ浦・北浦におけるワカサギ及びシラウオ仔魚の出現について. 茨城県内水面水産試験場研究報告 2006; 40: 29-36.
- 落合 明, 田中 克. 37.2 シラウオ. 「新版 魚類学 (下)」恒星社厚生閣, 東京. 1986; 475-477.
- 大槻知寛, 多田匡秀. 網走湖の環境について. 北水試だより 1993; 23: 1-8.
- 岡田のぞみ, 浅見大樹, 山口幹人. 夏季の石狩川水系および河口周辺におけるシラウオ仔稚魚の分布と摂餌. 北海道立水産試験場研究報告 2009; 75: 7-13.

- 岡田弥一郎, 森浩一郎. 産卵期におけるシラウオ (*Salangichthys microdon* BLEEKER) の生態学的研究. 魚類学雑誌 1957; 5: 99-106.
- Regan CT. A synopsis of the fishes of the subfamily Salanginae. *Annals and Magazine of Natural History* 1908; 2: 444-446.
- Ricker WE. Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 1954; 11: 559-623.
- Roberts TR. Skeletal anatomy and classification of the neotenic Asian salmoniform superfamily Salangoidea (icefishes or noodlefishes). *Proceedings of the California Academy of Sciences* 1984; 43: 179-220.
- 榊 昌文, 片山知史, 鶴ヶ崎昭彦, 沼辺啓市. 小川原湖におけるシラウオの産卵場. 水産増殖 2008; 56: 139-140.
- 佐野誠三. 網走湖の主なる棲息魚について. 鮭鱒さけ報 1937; 9: 7-10.
- 佐野誠三. 網走湖の現況 (湖の環境保存について). 社団法人北海道水産資源技術開発協会 1975; 66pp.
- Saruwatari T. Studies on the reproductive biology of Japanese Salangid fishes. Ph. D. Thesis, Tokyo Univ, Tokyo. 1988; 221 pp.
- 猿渡敏郎. シラウオー汽水域のしたたかな放浪者. 「川と海を回遊する淡水魚ー生活史と進化 (後藤 晃, 塚本勝巳, 前川光司編)」東海大学出版会, 東京. 1994; 74-85.
- 猿渡敏郎, 沖山宗雄. シラウオ科. 「日本産稚魚図鑑 (沖山宗雄編)」東海大学出版会, 東京. 1988; 69-72.
- Saruwatari T, Okiyama M. Life History of Shirauo *Salangichthys microdon*; Salangidae in a Brackish Lake, Lake Hinuma, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1992; 58: 235-248.
- 千田哲資. 岡山県高梁川におけるシラウオの産卵場. 魚類学雑誌 1973a; 20: 25-28.
- 千田哲資. 岡山県高梁川における産卵期のシラウオ. 魚類学雑誌 1973b; 20: 29-35.
- Senta T, Kinishita I, Kitamura T. Larval Ishikawa Icefish, *Salangichthys ishikawae* from Surf Zones of Central Honshu, Japan. *Bulletin of the Faculty of Fisheries Nagasaki University* 1986; 59: 29-34.
- 白石芳一. ワカサギの水産生物学的ならびに資源学的研究. 淡水区水産研究所研究報告 1961; 10: 1-263.
- 田口喜三郎. アラスカにおけるサケ・マス (*Oncorhynchus* spp.) の再生産状態についてーI. カラフトマス (*O. gorbuscha*). 日本水産学会誌 1965; 31: 957-963.
- 高野和則. 1. 卵巣の構造と配偶子形成. I 魚類の成熟, 発生, 成長とその制御. 「水産養殖学講座 4 水族繁殖学 (隆島史夫, 羽生功編)」緑書房, 東京. 1989; 3-23.
- 鷹崎和義. 福島県沿岸域におけるシラウオの多獲 (短報). 福島県水産試験場研究報告 2010; 15: 47-48.
- 高安三次, 飛島貫治. 湖沼調査第4編 網走湖 (昭和4年) 調査. 水産調査報告 1930; 22: 1-53.
- 竹内 啓. 福島県産シラウオの研究ーI. 種の査定. 福島県水産試験場研究報告 1972; 1: 1-7.
- 竹内 啓. 福島県産シラウオの研究ーII. イシカワシラウオの産卵期. 福島県水産試験場研究報告 1974; 2: 1-8.
- 田北 徹, 川口和宏, 増谷英雄. アリアケヒメシラウオの分布と形態. 魚類学雑誌 1988; 34: 497-503.
- 田中 克, 曾 朝曙. 9. 幼生の接岸と着底の機構. 水産学シリーズ116 日本水産学会監修. 「砂浜海岸における仔稚魚の生物学 (千田哲資, 木下泉編)」恒星社厚生閣, 東京. 1998; 100-112.
- 田中昌一. 3・6・4成長曲線. 「水産資源学総論」恒星社厚生閣, 東京. 1985; 56-58.
- 丹下勝義. シラウオのふ化飼育実験ーII 水温とふ化との関係について. 水産増殖 1968; 16: 81-86.
- 富永 敦. 北浦潮来地先における1980年頃と2007年のワカサギとシラウオ産卵状況の比較. 茨城県内水面水産試験場研究報告 2009; 42: 15-19.
- 鳥澤 雅. 網走湖産ワカサギの生活史多型分岐と資源変動機構. 北海道立水産試験場研究報告 1999; 第56号別冊; 1-177.
- 塚本勝巳. 通し回遊魚の起源と回遊メカニズム. 「川と海を回遊する淡水魚ー生活史と進化 (後藤晃, 塚本勝巳, 前川光司編)」東海大学出版会, 東京. 1994; 2-17.
- 脇谷洋次朗, 高橋仁助. 日本産シラウオ. 動物学雑誌 1913; 25: 551-555.
- 渡邊良朗. 2. 年齢形質の有効性検討. 水産学シリーズ115 日本水産学会監修. 「水産動物の成長解析 (赤嶺達郎, 麦谷泰雄編)」恒星社厚生閣, 東京. 1997; 17-27.
- 山口幹人. 石狩川水系のシラウオ産卵場を発見. 北水試だより 1994; 27: 40-42.
- 山口幹人. 19. シラウオ *Salangichthys microdon* Bleeker. 「漁業生物図鑑 新北のさかなたち (上田吉幸, 前田圭司, 嶋田宏, 鷹見達也編)」北海道新聞社, 札幌. 2003; 104-107.
- 山口幹人. 石狩川下流域および沿岸域に分布するシラウオの資源生態学的研究. 北海道立水産試験場研究報告 2006; 第70号別冊: 1-72.

- 山口幹人, 藤岡 崇. 水槽内で観察されたシラウオの複数回産卵. 北海道立水産試験場研究報告 1999 ; 54 : 9-13.
- 山口幹人, 藤岡 崇. シラウオ稚魚の石狩川本流から三日月湖への移動機構解明のためのボックスモデル・シミュレーション. 水産海洋研究 2004a ; 68 : 1-8.
- 山口幹人, 藤岡 崇. 石狩川本流と三日月湖間を繋ぐ水路内におけるシラウオ稚魚の移動. 水産海洋研究 2004b ; 68 : 87-92.
- Yamaguchi M., Katayama S, Omori M. Migration pattern of shirauo *Salangichthys microdon* Bleeker, in the Ishikari River system and adjacent nearshore sea area, Japan, as estimated by otolith microchemistry analysis. *Fisheries Science* 2004; 70: 546-552.
- 山口幹人, 高谷義幸. シラウオの遊泳速度. 北海道立水産試験場研究報告 2000;57:31-32.
- 山川 卓. 1. DeLury (Leslie法・除去法). IV. 漁業情報を用いた資源量推定法. 「平成12年度 資源評価体制確立推進事業報告書—資源解析手法教科書—」 社団法人日本水産資源保護協会, 東京. 2002 ; 73-90.
- 安木 茂, 三浦常廣. 穴道湖における漁場改善技術を用いたモデル事業. 「平成19年度 島根県水産技術センター事業報告」, 2009 ; 65.
- 遊佐多津雄, 頼 茂, 青山禎夫. シラウオの生態. 「小川原湖利水の影響事前調査報告」 社団法人日本水産資源保護協会, 東京. 1972 ; 167pp.
- 遊佐多津雄, 頼 茂, 長峰良典. 「青森県高瀬川におけるシラウオ *Salangichthys microdon* BLEEKER の生態に関する調査報告」 社団法人日本水産資源保護協会, 東京. 1980 ; 1-14.

循環濾過式飼育技術について（総説） 第1報 システム構成と要素技術

齊藤節雄

北海道立総合研究機構栽培水産試験場

Recirculating aquaculture system (RAS) (Review) I. System structure and technological components

SETSUO SAITO

Mariculture Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, *Muroran, Hokkaido, 051-0013,*

Many studies concerning recirculating aquaculture systems (RAS) have been conducted worldwide over the past four decades. RAS have the advantage of using much smaller quantities of water for fish production than flow-through systems. Using these systems, makes it is easier to maintain an optimum temperature for rearing species and also to disinfect the rearing water. Further, they have the advantage of having less direct impact on the aquatic environment than open systems when the waste materials and discharge water from the system are managed properly. The principal components of an RAS include a rearing tank; mechanical filter (form fractionator); biological filter, which removes ammonia, nitrite, and nitrate (nitrification and denitrification); CO₂ stripping unit; DO control (oxygenator); sterilization (UV light); and temperature control (heating-cooling unit). The biological filter is the most important component of the system. In this review, many types of biological filters and the current status of RAS development in Europe, the USA, and other countries, including Japan, are described.

キーワード：循環濾過飼育，生物濾過器，硝化，脱窒，養殖

20世紀後半から世界人口の急激な増加が継続しており（World Population Prospects, 2013），将来の食料危機に対する危惧が益々増大している（FAO, 2012）。水産資源が総じて減少傾向にある中，養殖業には蛋白源を確保するための重要な手段として大きな期待が掛けられている。我が国では，養殖業が着実に発展を続け，漁業総生産額の約34%（生産量では約20%）を占めるに至っている。しかし，近年，安価な輸入魚等による魚価の低迷，餌料価格の高騰等により生産量の伸びが停滞し，東日本大震災後は減少している（水産白書，2013）。更に，顕在化した養殖漁場の自家汚染（中里，1999）を解消すると共に，天然物に比べ養殖物は品質的に劣るという消費者のイメージを払拭するためにも，既存の概念に囚われない養殖業の技術革新が待たれている。一方，世界では健康志向の高まりと共に魚需要の急増により，FAO統計では2012年時点での魚の消費量における養殖魚の占める割合は43%にまで達し，今後益々高まる魚の需要に対して対応できるのは養殖産業のみであることが提言されている（FAO, 2012）。

陸上水槽において魚介類を飼育する際に，一度使用した海水を繰り返し再利用する方法として，「循環濾過式飼育システム」がある。循環濾過式陸上飼育技術は，用水を浄化，循環して使用するため，海を汚さずに魚を飼育できる環境に優しい養殖技術であり（丸山，1999），本方式による養殖業の振興と食糧確保や環境問題への貢献が期待されている。一方で，近年地球規模の気候変動により，海水温の異常上昇・下降や異常発達した低気圧による被害等々，海面養殖漁業を取り巻く環境は厳しさを増している。対象となる魚介類の成長等に適した水温条件を保つためには，前浜から揚水した水を加温あるいは冷却する必要がある。適水温にコントロールした水を掛け流しで捨ててしまうと，エネルギーコストの著しい損失となる。循環濾過式飼育を行うメリットとしては，水の使用量を減らすと共に，飼育水温の調節に掛るエネルギーコストを減らす効果が期待できることにある。

「循環濾過式飼育システム」に関する研究は歴史的には，1950～1960年代に我が国の大学においてその基礎的研究がなされた。砂濾過フィルターの有機物分解機能の研究

を行うことで、経験では無く科学的理論に基づいた装置の設計とそれに必要な基準が明らかにされた（佐伯, 1958; 平山, 1965a, 1965b, 1966a, 1966b; 河合ら, 1964, 1965）。これらの研究から浄化微生物とその酸素要求との関係が明らかになり、研究者達に基盤となる技術を提供した。その後濾過槽の詳細な検討を行うと共に、水族館等への応用もなされ、生物浄化槽の機能に関して多くの知見が集積された。一方欧米では、1970年代から研究が盛んになり（Liao and Mayo, 1972）、1980年代から排水処理分野における水処理技術の進展に伴い、「養殖」への応用が図られた（Betlach and Tiedje, 1981; Brune and Gunther, 1981; Colt *et al.*, 1981; Olsen, 1981; Alleman *et al.*, 1982; Kaiser and Wheaton, 1983; Krunner and Rosenthal, 1983; Manthe *et al.*, 1984; Miller and Libey, 1985; Rogers, 1985; Wilderer *et al.*, 1987; Kaiser *et al.*, 1989）。1990年代に入り欧米では循環濾過式養殖における、飼育システムの構築に必要な要素技術として一つの標準型が示された（Summerfelt, 1996）。すなわちマイクロスクリーン・フィルター、バイオ・フィルター、脱窒装置、泡沫分離、紫外線殺菌、沈澱槽等で構成される現在の標準技術であった。日本では、国の支援を受けた民間企業において、魚介類養殖の実用化に向けた取り組みが盛んになった。1990年代後半には、マリノフォーラム21の支援を受け、循環濾過式陸上養殖システムの実用化試験が進み、一般企業においても実用化に向けた取り組みが盛んになった（マリノフォーラム21水産養殖研究会, 2003）。しかし、既に「バブル」が崩壊した後の時代であったため、ヒラメ、マダイ、トラフグ等の高級魚の魚価も低迷し、本システムの商業化は困難な状況が続いている。

著者はかつて20年程前に北海道立栽培漁業総合センターにおいて、民間企業との共同研究により循環濾過方式によるヒラメの飼育試験を行った（鳥居ら, 1994; 齊藤ら; 1994）。その技術開発の成果は、北海道栽培漁業羽幌・瀬棚両センターにおいて、ヒラメ親魚養成水槽に一部活用されている。しかし近年種苗生産におけるコスト削減が強く求められていることから（北田, 1998; 早乙女,

2009）、特に今世紀に入り「閉鎖循環式飼育技術」を種苗生産に利用した、エネルギーコストの節減による養殖のトータルコスト低減化を目指した技術開発が、我が国始め先進各国において精力的に展開されている（Aquacultural Engineering Society News, 2013）。このような現状に鑑み、その後ほとんど「循環濾過」とは疎遠となっていた著者ではあるが、本飼育技術の有効性を再認識すると共に本技術の更なる発展を願い、これまでの技術開発の経緯を総括することを目的に総説を作成した。

本稿では、「循環濾過式飼育」のシステム構成と基本的な要素技術を紹介すると共に、我が国を含む欧米諸国における技術開発の現状を解説する。今後、循環濾過式飼育システムに関する研究を進める場合の参考になれば幸いである。

1. 循環濾過式飼育システムの構成 (System Structure)

1.1 掛け流し方式 (Flow Through System)

養殖あるいは種苗生産における飼育は、通常掛け流し方式 (Fig. 1a) で行われる。掛け流し式では、飼育水に使用する用水を海、川等から汲み上げ、使用後の汚れた水は、また海や川へ流される。近年地域によっては、飼育に適した用水の入手が困難になると共に、排水による環境汚染等が問題視されている（中里, 1999）。

1.2 循環方式 (Recirculating System)

新しい用水を出来るだけ節減する飼育方法として、循環方式 (Fig. 1b) がある。システムへの一日当たり給水量の5~10%前後の水を定期的に海や川等から給水しながら飼育水を濾過し循環再利用する (Masser *et al.*, 1999) もので、給水量に応じた排水を伴う。給排水量は、濾過能力によって、掛け流し式の数%程度にまで減らすことが出来る。「循環式飼育」システムの水処理工程を端的に言えば、次の3つの工程になる。①「スラッジ」と呼ばれる沈澱物（残餌や糞等）をまず取り除く。②水溶性の有機物等を生物膜に吸着・分解させて除去する。③水に溶解している有害なアンモニア態窒素を、硝化細菌の働きで

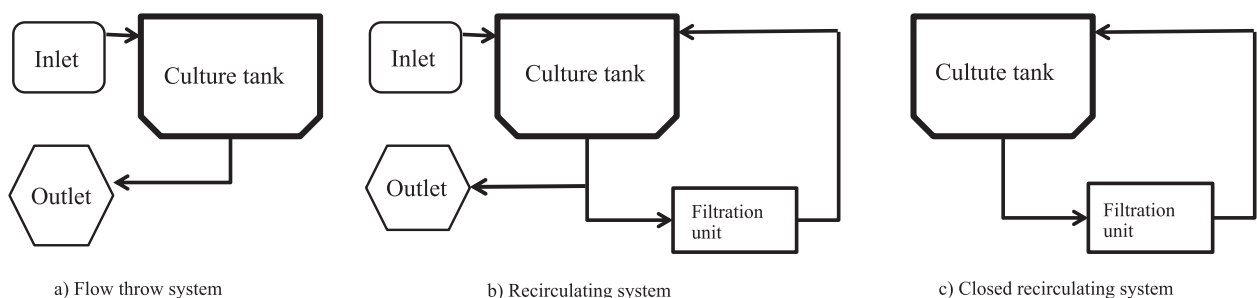


Fig.1 Schematic diagram of the three different culturing systems in aquaculture.

毒性の少ない硝酸まで変換する。

1.3 閉鎖循環方式 (Closed Recirculating System)

これに対して閉鎖循環式 (Fig. 1c) は、飼育水の入れ替えや定常的な給排水を行わずに、飼育水を循環再利用するものである。このシステムは、飼育水を高度に浄化することにより完全循環を行い、蒸発した分の水量の調整や種々の作業操作等により系外に失われた分のみの注水で、換水を必要とせず、環境負荷を全く与えない理想的な養殖システムである。

循環濾過方式の基本構成としては、次のものがある。飼育水槽、物理濾過、生物濾過 (硝化、脱窒)、溶存二酸化炭素の除去、pH調整、溶存酸素制御、水温制御、流量制御、殺菌 (Fig. 2) である。但し、この中には、飼育密度によっては必要の無いものもあれば、一つの装置で二つの機能を持たせることが可能なものもあり、それぞれに幾つかの処理方法があるためシステムは多様である。

2. 循環型養魚の要素技術 (Technological Components)

陸上養殖システムの構築のためには必要な要素技術を整理し、それぞれの要素技術に関する技術動向を見極めることが重要である。陸上養殖が経済性を持つためには、それぞれの要素技術が優れており、かつ安価であると共に、要素技術を適正に組み合わせる必要がある。これら要素技術の中で最も重要となるのが、水質浄化技術であり、魚介類が排出するアンモニアを亜硝酸、硝酸へと変換する「硝化」と硝酸を窒素ガスとして空気中へ放出する「脱窒」の2つのプロセスがある。アンモニアを酸化して亜硝酸へ変換する微生物は、従属栄養細菌に属し、次のものが知られている。*Nitrosomonas*, *Nitrosococcus*, *Nitrosolobus*, *Nitrospira*, *Nitrosovibrio*。一方、生成された亜硝酸を硝酸へと変換 (分解) する細菌としては、*Nitrobacter*, *Nitrococcus*, *Nitrospina*, *Nitrospira* 属の硝化

菌が知られている (Watson, 1971; Harms *et al.*, 1976; Meincke *et al.*, 1989; Ehrich *et al.*, 1995)。

脱窒は多種類の脱窒菌と総称される細菌により行われる。無酸素条件下で亜硝酸、硝酸といった結合性酸素を用いた呼吸を行う脱窒能は多様な微生物が有する (van Rijn and Barak, 1998) とされているが、微生物の特定は一部しか成されていない。脱窒菌は有機物を炭素源とする従属栄養性細菌であり、脱窒工程ではメタノール等の有機物を添加するのが一般的である。

脱窒は嫌気状態で行われるため、脱窒槽に入る水の溶存酸素が低い程脱窒反応が早まる。また、脱窒反応には溶存有機物 (メタノール等) が必要であり (Payne, 1973; Tam *et al.*, 1992; Isaacs *et al.*, 1994), その添加量に比例した脱窒量を算出し、溶存有機物が過剰にならない様に必要量を添加することが重要である。この際、脱窒菌の状態により、窒素まで還元されずに亜硝酸が発生することがある。亜硝酸は魚に有害なため、そのまま飼育水槽に流れ込まない様に、循環水の一部を硝化槽に戻すことで、亜硝酸を再び硝酸に酸化する様に工夫が成されている (Fig. 2)。

2.1 飼育水槽 (Culture Tank)

飼育水槽の基本的な役割は、掛け流し式の場合と同様であるが、閉鎖循環式では水質を悪化させる原因物質を速やかに取り除くことが強く求められる。従って、単に飼育容器というだけでなく、淀みなく均一な水質を作る上で、魚の健康や環境に合った流速を広い範囲で設定できることや沈澱固形物の処理が容易に行えることが必要である (Losordo *et al.*, 1998; Timmons and Summerfelt, 1998)。

水槽の形状は、円形、長方形、巡流型等があるが、通常上記の条件を満たすのは円形水槽であろう。円形水槽では水流の回転方向に給水口を設けることにより、回転

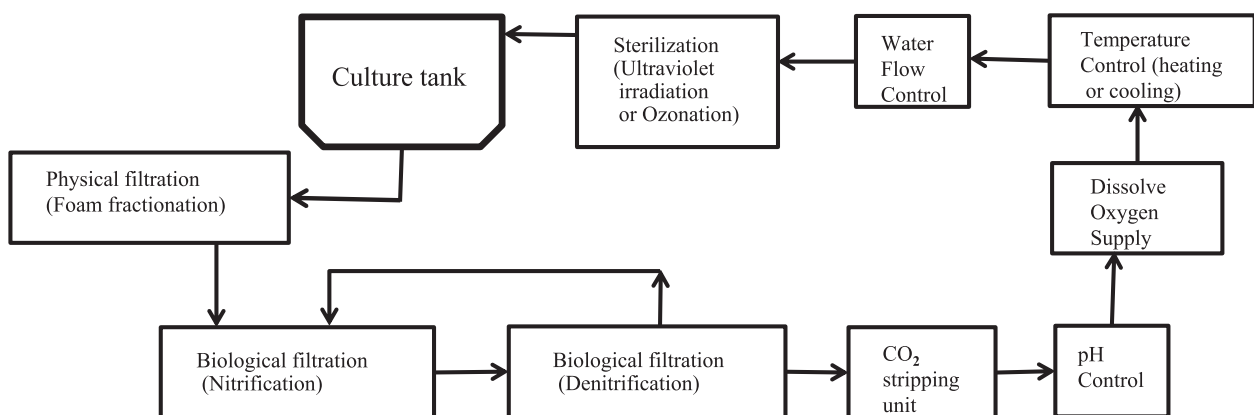


Fig.2 Schematic flow diagram of a typical recirculating aquaculture system.

流が発生するため、水槽内の水質を均一にする他に、魚に適度の運動を課すると共に、沈澱固形物を中央に集め、容易に排出させることができる (Davidson and Summerfelt, 2004)。

2.2 物理濾過 (Physical Filtration)

残餌や糞等の固形物がシステム内に残っていれば、微生物により分解され、水質の悪化を招き、生物濾過槽に流れ込むと目詰まりの原因となる。従って、水槽から排出された後は、速やかに取り除かれなければならない。

物理濾過の方法には、沈澱、スクリーンフィルター、泡沫分離等があり、飼育魚種の糞や残餌の形態、性状に合わせて選択することになる。形が崩れにくく比重の重いもの等は、沈澱やスクリーンフィルターにより殆ど取り除くことが出来るが、崩れやすく、溶けやすい性状のものは泡沫分離が良いとされている。

スクリーンフィルターは、目詰まり防止のために逆洗を行うが、逆洗に使用する水量に注意が必要である。逆洗水を新たに使用し、そのまま排水すると大量の水が必要となるため、飼育水を再利用すると同時に、逆洗水も沈澱濾過して再利用する必要がある (Libey, 1993; Summerfelt *et al.*, 1994)。

2.2.1 泡沫分離 (Foam Fractionation)

泡沫分離とは、様々な物質が気泡の気液界面に吸着する性質を利用し、気泡をフィルターとして液体中より目的物質を分離・除去する浮上分離の一種である。気泡と水の境目に存在する数 μm のマイクロレイヤと呼ばれる薄膜は、蛋白質、脂質、細菌等様々な物質を吸着・濃縮する性質がある。この界面に吸着・濃縮した物質が発泡性を有する場合には、水面上に消えにくい泡の層を形成する。この現象は波の花や鍋の灰汁等身近なところでも見ることができる。コロイド粒子等の微粒子を目詰まりすることなく短時間に除去する事ができるため、飼育海水中の水質汚濁原因物質でもある体表粘液等タンパク質の除去には、最も適した方法である。また、泡沫分離は気泡に物質が吸着・濃縮する性質を利用しているので、一種の濃縮装置とも考えられるため、高濃度よりも中・低濃度物質の除去に向いている (Chen *et al.*, 1992; Weeks *et al.*, 1992; Timmons, 1994)。泡沫分離の場合も、沈澱物質を多く含んだ泡を排出するが、そのまま捨てると補給水が必要となる。

2.3 生物濾過 (Biological Filtration)

新たに生物濾過システムを立ち上げる際には、濾材の硝化作用の状態を見極めることが重要である。新しい濾

材をセットした後の飼育水中のアンモニア、亜硝酸、硝酸濃度の変化の典型的な例 (河合ら, 1964, 1965; 佐野, 1988) としては、セット後約2週間目でアンモニア濃度がピークに達し、次に亜硝酸濃度が約4週間目に最高値となり、その後減少に転ずる。一方、硝酸濃度は約3週間目頃から上昇を続ける。約5週間目以降はアンモニア及び亜硝酸濃度共に低く抑えられているが硝酸濃度は上昇を続けている場合には、生物膜濾材が十分に「熟成」した状態にあることが分かる。循環システムにおいて、飼育水中の硝酸濃度は日々新しい水を給水することで制御されるが、換水率が極めて低い場合、良好な水質を維持するためには脱窒が重要な要素となる。

生物濾過装置の理想像は、濾材の表面積が広く、アンモニアを100%除去し、亜硝酸の生成が少なく、酸素供給量が大きく、システムの全容量に対する占有率 (容積比率) が小さく、水頭損失 (水の流動に伴い発生する摩擦によるエネルギー損失) が少なく、安価な濾材で、維持管理が容易で、固形物の沈澱が少なく、送水压を掛けずに維持管理が出来る等の条件が満たされる事であるが、このような条件を全て満たす装置は、未だ開発されていないのが現状である。近年、大規模養殖施設においては、粒子状濾材を使用したものが主流となっているが、様々なタイプの物がある。Malone and Pfeiffer (2006) は、これら様々な濾過装置を、主に酸素供給、バイオフィルム (生物膜) の成長の観点から分類し、濾過器を決定する際の指針を構築した。

2.3.1 バイオフィロック (Biofloc System)

活性汚泥 (activated sludge process) の始まりは、1914年にArdenとLockettという二人の英国人研究者が、下水に空気を吹き込むことにより発生する凝集性の固形物を繰り返し利用する下水の浄化実験について発表したことによる (北尾, 2003)。元々微生物に下水処理を行わせるためではなく、下水から発生する悪臭対策として下水を曝気するために始まった。下水の放つ悪臭は、嫌気的な環境から発生するため、空気を送り込んで好気的な環境にすることで悪臭が改善され、その過程で反応槽の中で生じる浮遊物質に、下水を浄化する効果の有ることが分かった。

ティラピアやエビの養殖においては、養殖池の水中に、バイオフィロックと呼ばれる微生物の固まりを人為的に作り、給餌により増加する有害なアンモニアや亜硝酸を減少させると共に、バイオフィロック自体も蛋白源として魚やエビの餌になる。養殖池では、飼料 (有機物) の給餌により投入された炭素と窒素は魚に摂餌され、一部未利用分は糞尿として排泄される。また炭素と窒素は残餌と

して池の中にも残る。炭素は CO_2 ガスとして水中に溶解し大気中に放出されるが、窒素は微生物により糞尿や残餌が分解し、アンモニアとして水中に溶解する。アンモニアは細菌の硝化作用により亜硝酸、硝酸へと順次酸化され、硝酸が増えて来る。そこへ炭水化物を池に加えると、C/N比が高くなり、バイオフィロックを形成する微生物が窒素を養分として蛋白質を生成し、増殖することになる。

一般に、C/N比が低いと微生物による有機物の分解が早く、水生生物に有害なアンモニアや亜硝酸が増えやすく成る。逆にC/N比が高いと、有機物の分解は遅く、窒素が微生物に取り込まれ、有害なアンモニアや亜硝酸の発生も抑えられる (Avnimelech, 1999)。

2.3.2 生物膜 (Fixed Film System)

生物膜法の特徴は、活性汚泥法 (バイオフィロック) と異なり、付着した微生物を処理槽内に保持し続けることができることであり、増殖速度が遅い微生物でも高濃度に維持することが可能である。生物膜処理法は污水を畑地等に撒く灌漑処理から発展し、1870年代にイギリスで下水を間欠砂濾過で処理したのが始まりといわれている (北川, 2010)。微生物の働きで有機物を分解し、窒素、燐等を除去する技術が、その後水産養殖における水処理による循環システム技術に転用されている。

濾材 (担体) には様々な材質と形状のものがあ、石、貝殻、砂、プラスチック等々である。担体表面に繁殖した硝化細菌により、アンモニアが亜硝酸を経て硝酸へと酸化される。生物膜法は微生物を付着させる濾材の位置により、空気中にある濾材に排水をかける散水濾床のような方式と、処理槽中に濾材を入れて空気を送る方式がある。後者においては濾材の状態により固定床方式と流動床方式に大別できる (北尾, 2003)。

固定床方式は、生物膜が付着した碎石あるいはプラスチック濾材を処理槽中に固定し、その下部から曝気する

ものであり、生物膜の剥離作用が弱いため、担体 (濾材) 間で剥離微生物が閉塞しやすく、強制的に下部から曝気して剥離することもある。

これに対して、流動床法は、曝気などによって流動状態で砂や活性炭などの濾材を保持しているため、余剰生物膜の剥離も行われ、廃水中に懸濁性物質が存在していても閉塞することはない。また剥離生物膜が濾材間に浮遊していることから、活性汚泥のような作用を示す。濾材には、スポンジのようなものや、高分子ゲル内に微生物を包括固定化させたものを用いるものがあり、濾材の流出防止、濾材の分離、あるいは過剰な生物膜の剥離などの技術開発がなされている。固定膜濾過方法は、濾材への酸素供給と硝化細菌の繁殖手法から、更に露出濾床法と浸漬濾床法の2種類の濾過器に分類される (Fig. 3)。

2.3.2.1 露出濾床法 (Emerged Filters Method)

露出濾床においては、生物膜への酸素供給及び二酸化炭素の排出に優れている。アンモニアを効率よく酸化するが、濾材表面積が少なくなるという欠点もある。

2.3.2.1.a 回転円板 (Rotating Biological Contactors)

飼育水を満たしたタンクの中で、一部を飼育水に接触させた円板を水車の様に回転させて、円板上に形成された生物膜によって浄化を行う方式である。回転する間にアンモニアの硝化と酸素の供給が交互に行われる。処理槽内での水頭損失は殆ど無く、また乱流の発生も少ないことから処理に要するエネルギーは小さい。

家庭からの生活排水の処理用に開発され、現在も排水処理分野で広く使用されている (Van Gorder and Jug-Dugakovic, 2005; Brazil, 2006)。円板の半分は水中に没し、残りの半分は空中に露出している。Hochheimer and Wheaton (1998) は、最大の水理的負荷は $300\text{m}^3/\text{m}^2/\text{day}$ が望ましく、Brazil (2006) は、全アンモニアの除去率は、

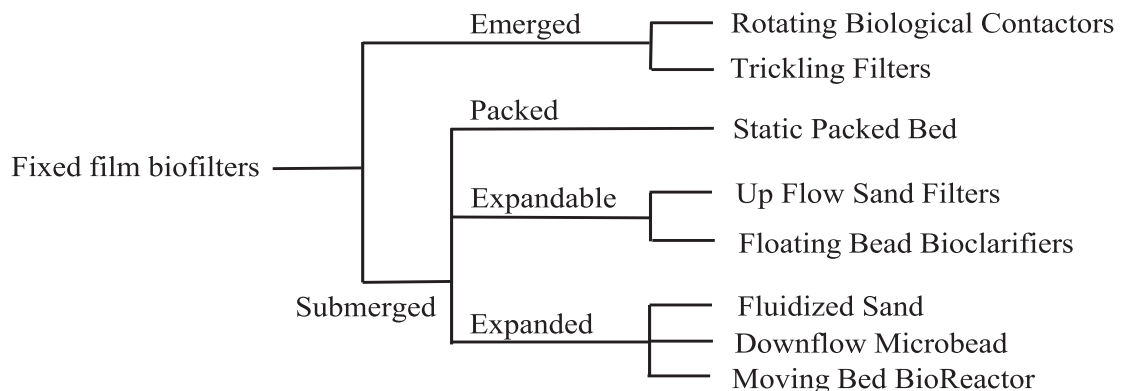


Fig.3 Fixed film biofilters can be clustered into four fundamental categories that represent “emerged”, “packed”, “expandable” and “expanded”.

0.43±0.16 g/m²/day が、28℃でティラピア養殖を行う場合の平均的な値であるとした。一方、Van Gorder and Jug-Dugakovic (2005) は、同様に 1.2 g/m²/day が最大であることを報告した。更に CO₂ 濃度は、約 39% (Brazil, 2006) あるいは 65% (Van Gorder and Jug-Dugakovic, 2005) 減少することを報告している。

回転円板は、通気が自動的に行われ、水頭損失が少なく、運転費用も少なく、脱気が容易である。更に濾材が回転しているため、生物膜の掃除も自動で行われる。回転円板は、極めて安定した水処理が可能であるため、下水処理の現場に採用されて久しい (北川, 2010)。

回転円板は Lewis and Buynak (1976) がナマズの養殖に使用して以来、ストライプトバス、ティラピア等多くの魚種で用いられて来た。また、人工合成した飼育水を用い回転円板、散水濾床、バイオドラム (多数の穴の開いたシリンダー状の容器に濾材を充填し、回転円板と同様に回転させ浄化を行う) の処理能力を比較した Rogers and Klemetson (1985) は、アンモニア除去に関しては、回転円板が最も有効であることを報告した。同様の報告には、Miller and Libey (1986) と Westerman *et al.* (1996) がある。

2.3.2.1.b 散水濾床 (Trickling Filters)

濾材を積層した濾過槽の上面から均等に散水し、飼育水が濾材間を下降する間に浄化が行われるもので、下向式の浸漬濾床とはほぼ同じ構造である。濾材の高さが通常 1~5 m であるため、飼育水の供給に他の方式よりもエネルギーを要する。また、効率を上げるため下から送風する場合もあるが、濾過槽の逆洗は殆ど要しない。

散水濾床は、固定膜を濾材表面に形成し、処理する水に溶けている窒素性有機物を重層された濾材を通過する際に、濾材表面のバクテリアにより硝化させる。濾床の底に通気されるため、絶えず酸素が供給され、CO₂ が除去される。濾床の構造が簡単で、稼動が容易なため、養殖に広く使用されている。

散水濾床は、開発当初濾材に砂利が用いられていたが、現在プラスチック製のものが主流となっている。それは砂利よりも軽量で比表面積が 100~300 m²/m³ と広く、閉塞率も低い。Kamstra *et al.* (1998) と Eding *et al.* (2006) によると、比表面積が 100~200 m²/m³ であるプラスチック製濾材は、アンモニアの除去効率が良い。

散水濾床の場合、低水温時には硝化効率が低下するため、冷水で使用するには不向きである。しかし、小規模な種苗生産施設等で有機物負荷の少ない場合には使用可能である。濾過器の内部をブローで通気し、BOD と CO₂ の除去を行う。夏季には通気により冷却も出来る。濾過器内に処理する水を満遍なく行き渡らせることが重

要であり、ノズルやアームを回転させて行う (Summerfelt *et al.*, 2000)。

散水濾床を用いた飼育例には Otte and Rosenthal (1979) のティラピアとヨーロッパウナギ, Bovendeur *et al.* (1987) のアフリカナマズがある。

2.3.2.2 浸漬濾床法 (Submerged Filters Method)

固定膜濾過器の第二のカテゴリーとして、浸漬濾床がある。循環率を高く設定し、濾過器に流入する飼育水により酸素は生物膜へ供給される (Malone and Pfeiffer, 2006)。更に、比表面積を増大させた濾材を使用することで、生物膜の増殖を促し硝化効率を向上させる。浸漬濾床法は更に濾過器への酸素供給と生体膜の増殖の違いから固定濾床、膨張濾床、流動膨張濾床に分かれる。

2.3.2.2.a 固定濾床 (Static Packed Bed)

固定濾床の場合は濾材が固定され、生物膜や固形物の集積等は行われない。濾材には碎石やプラスチック、貝殻等が用いられており、生物膜の生成は循環系内における酸素供給に依存する (Manthe *et al.*, 1988)。濾過槽の中を、水は底から表面へ、或いは表面から底へと流れる。従って、水理的滞留時間 (Hydraulic Retention Time) は、系内の循環水の流量により制御される。

飼育水槽から出る固形物は、硝化細菌や従属栄養細菌の作用により浸漬濾過器に集積する。この過程で空隙が閉塞するため、長期間安定して運転するためには、固形物を取り除くために逆洗する機構が必要である。濾材の詰まりを防ぎ空隙を確保するため、濾材は直径 5 cm の碎石や直径 2.5 cm 以上のプラスチックが用いられてきた。直径 5 cm の碎石は、比表面積率が 75 m²/m³ であり、空隙は 40~50% 程度である。一方プラスチック濾材をランダムに詰め込んだ濾材の場合、比面積率は 100~200 m²/m³ と比較的低いが、空隙率は 95% と大きな値となる。

過去には養殖に用いられた浸漬濾床であるが、建設コストが高く、濾材のトラブルや運転経費が嵩む等の理由から、使用されなくなっている。しかし、飼育密度の低い水族館や展示水槽等では用いられ、カキ貝殻を投入することで、炭酸カルシウムやミネラルの補給が行われている。

2.3.2.2.b 膨張濾床 (Expandable Filters)

膨張濾床では、空気や水を用いた混合、あるいは機械的な混合を行うことで、固定濾床の欠点を補っている。濾材を振動、煽動することで、濾材表面に生成される余分な生物膜を除去し、濾過器の水流を確保する。膨張濾床は、固形物を除去する物理濾過器として運転可能であ

り、生物濾過器としてアンモニアの除去に使用される。そのため、定期的な逆洗が必要である。膨張濾床としては、上向流砂濾過器、浮遊ビーズ生物濾過器がある。

2.3.2.2.b-1 上向流砂濾過器 (Up Flow Sand Filters)

本濾過器は、水泳用プールで使用され、基本的に物理濾過器である。生物濾過器としても使用されているが、逆洗を頻繁に行う必要があるため生物膜の生成率は低い。水族館では広く使用されているが、生物膜の生成には極めて高い循環率が必要であり、逆洗に伴う水の損失が大きいいため、現在養殖には殆ど使用されていない。

2.3.2.2.b-2 浮遊ビーズ生物濾過器

(Floating Bead Bioclarifiers)

浮遊ビーズ濾過器は、砂濾過器と同様に、膨張粒状濾材を使用したものである (Malone and Beecher, 2000)。本濾過器は、固形物を濾過する物理濾過器としても機能する (Chen *et al.*, 1993)。同時に溶存アンモニア態窒素を除去する細菌が付着するのに十分な比表面積を持っている (Malone, 1993)。ビーズ濾過器は、生物濾過と物理濾過の両方の機能を兼ね備えた濾過器と見なされている。ビーズフィルターでは、水よりも軽い直径数ミリ程度のプラスチックビーズを入れた密閉式の濾過槽に上向式で飼育水を導入する。ビーズ上に形成された生物膜によってアンモニア等の浄化が行われると共に、ビーズが濾過槽上部に集積するため、ビーズ層の下の部分では浮遊懸濁物 (SS) がトラップされる。SSの除去には極めて有効な方式であり、また硝化機能に関しても回転円板や流動床と差がないとの報告がなされている (Malone and Coffin, 1991)。

PolyGeyser ビーズフィルターは、空気圧により自動的に逆洗が行われる。水はビーズが充填された濾床の下部から入り、フィルター容器の中を上向きに流れる。その間に物理濾過と生物濾過が同時に行われる。また、空気が濾過器の中に供給され、予め設定された逆洗頻度に従って逆洗される。逆洗が必要になると、自動的に空気が濾過器の底の濾床の下から入り込み、フィルタービーズを混合し、掛け回す。水の循環は、ポンプやエアリフトにより行われ、逆洗の後には、直ちに水が満たされ、濾過が再開される。逆洗に伴う水の損失は全く無く、固形物 (ゴミ) の排出の際の水の損失は無視出来る。従って、本濾過器は、逆洗による水のロスが無いため、海水飼育で使用する場合有利である。空気圧による操作のため、プラスチックビーズが緩く混合されるため、フィルター表面の生物膜が健全に保たれ、硝化作用が維持される (Malone, 1992)。

2.3.2.2.c 流動膨張濾床 (Expanded Bed)

浸漬濾過器の第三のカテゴリーとして、流動膨張濾床がある。濾材が常に水中に広がっているため、固形物によるフィルターの閉塞が無く、生物膜が常に保たれる。濾材の比表面積は大きく、非常にきめ細かな砂やプラスチック製のビーズが使用される。流動砂濾過器、マイクロビーズフィルター、流動床バイオリアクターの3タイプがある。

2.3.2.2.c-1 流動砂濾過器 (Fluidized Sand)

流動床バイオフィルターは、大規模な養殖施設 ($15\text{m}^3/\text{min}$ 又は $400\sim 4,000\text{gpm}$) で使用される。本濾過器の利点は、濾材の比表面積が非常に大きいことである。極小の砂やプラスチック製ビーズでは、比表面積は $4,000\sim 45,000\text{m}^2/\text{m}^3$ であり、散水濾床では、 $100\sim 800\text{m}^2/\text{m}^3$ 、ビーズフィルターでは、 $1,050\text{m}^2/\text{m}^3$ である。流動床濾過器は、スケールアップが容易であり、比較的建設費も安い (Summerfelt and Wade, 1998)。しかし、濾材の費用は、他の種類の濾過器のものに比べ割高である。本濾過器のアンモニア除去率は、低水温下での養殖の場合は $0.2\sim 0.4\text{kg}/\text{m}^3/\text{day}$ であり、高水温養殖においては $0.6\sim 1.0\text{kg}/\text{m}^3/\text{day}$ である (Timmons and Summerfelt, 1998)。

本濾過器の欠点は、ポンプによる送水コストが高いことと、散水濾床や回転板濾床と同様に、通気を行わないことである。更に、運転が難しく、浮遊固形物の除去が困難であり、ファウリングを起こすことである。

本濾過器においては、通水を分散させることが、極めて重要である (Summerfelt and Cleasby, 1996; Summerfelt *et al.*, 1996)。濾過器の底への通水には様々な方法があるが、伝統的にパイプを濾過器の底まではわせる方法がある。まずフィルターの頂上に通水し、次第に底の方へ水が下る様にするものである。この頂上給水と側面送水システムは、更にポンプに通常の $1/3\sim 1/2$ の負荷を余分に掛ける。

本濾過器の大きな利点は、魚を 50 トン単位の大規模で飼育した場合でも、アンモニアを除去出来ることである。しかし、壊滅的な失敗をする危険性も併せ持っている。近年本濾過器の構造に改良が加えられ、容器の底の側面から水を入れることで、容器内を水が回りながら上部へ抜け易くなり、より効率良く容器内を水が通る様になった (Timmons *et al.*, 2001)。

本濾過器の生物膜への酸素の供給は、浸漬濾床と同様に飼育水によってのみ行われるが、通常、濾過槽への飼育水の流入速度が速いため、滞留時間が短く、酸素が制限要因となることは無い。また、槽内の閉塞も殆ど無く、一度熟成すると極めて安定した処理が可能となる。

2.3.2.2.c-2 マイクロビーズフィルター (Downflow Microbead)

マイクロビーズ濾過器は、通常の浮遊ビーズ濾過器とは明らかに異なる。浮遊ビーズは濾過塔の中に収められ、濾材として僅かに浮上しており、濾材の重量は濾過槽1トン当たり700kg必要であり、砂やマイクロビーズに比べれば高価である。マイクロビーズはポリスチレン製（1トン当たり16kg）で、半径1~3mmである。マイクロビーズ濾過器（Timmons *et al.*, 2006）は、流動砂濾過器より低コストで、大規模化が可能である。また、コストが流動砂濾過器の50%と低コストであり、これは低い水頭損失と高い容量のポンプが使用出来るからである。マイクロビーズ濾過器は、1m³濾材当たり一日にTAN（全アンモニア態窒素）を約1.2kg処理出来る。出口水のアンモニア濃度を2~3mg/Lに維持出来る。これは暖水の場合で、水温が低くなると50%くらい能力が低下するが、流動砂濾過器と同程度の効率である（Timmons *et al.*, 2005）。

2.3.2.2.c-3 流動床バイオリアクター (Moving Bed BioReactor)

1980年代初期に、ノルウェーで排水処理により北海の汚染を軽減する目的で開発された。従来の濾過器に比べて優れている点としては、余剰汚泥が少なく、維持費が少ないことであり、現在ヨーロッパにおける排水処理施設では、広く使用されており、養殖においては、規模の大小を問わず普及している。

本濾過器は、常に運転が可能であり、濾材の詰まりが無く、水頭損失が少なく、比表面積が大きく、逆洗が不要である。この濾過器は、好気条件では硝化が、嫌気条件では脱窒が可能である。硝化するための好気条件を作るには空気の泡を常に循環させ、脱窒のための嫌気条件にするには水中ミキサーが必要である。濾材は通常、濾過器容量の70%が適している。濾材が出口から漏れない様に十文字のメッシュや円筒状のスクリーンが濾過器内に縦横に配置されており、その中に濾材が縦方向に入れている。濾材は、高密度ポリエチレン（0.95/cm³）製で、小さな円筒状で内部、外部に鰭状の突起が付いている（Odegaard *et al.*, 1994）。

2.4 pH及びアルカリ度調整 (pH and Alkalinity Control)

硝化作用に及ぼす要因の主なものには、pH、アルカリ度、水温、溶存酸素、溶存二酸化炭素、塩分等がある。

硝化作用に及ぼすpHの影響は、過去60年間に亘り研究されてきた（Biesterfeld *et al.*, 2001）。*Nitrosomonas*はpH 7.0~7.8、*Nitrobacter*はpH 7.2~8.2が最適な値とされている（Painter and Loveless, 1983; Antoniou *et al.*, 1990）。

アンモニアは水中でNH₄⁺とNH₃の形で存在し、その存在割合は水温とpHにより決まる。魚にとって有害なNH₃はpHが高いと割合が高くなる。硝化細菌はpH 7~8で活性が高く、pH 6以下では殆ど活動を停止する。また、硝化にはアルカリ物質を消費し、アルカリ度25 mg CaCO₃/L以下では硝化は停止する。

硝化に伴うアルカリ物質の消費や溶存二酸化炭素の蓄積からpHは下がる傾向にある。このため、溶存CO₂の除去やアルカリ物質の補給によりpHを調整する必要がある。pHセンサーと連動させ、アルカリ物質（NaHCO₃）を添加する方法もある。アルカリ物質の消費量がアンモニアの硝化量に比例することから、給餌量に応じてアルカリ物質を添加する方法もある。一方、カキ殻やサンゴ砂の利用も考えられるが、当初効果があっても、時間の経過と共に表面がバクテリアに覆われ、アルカリ物質の溶出量が減少する。飼料1kgに対して0.25gのNaHCO₃が必要である（Loyless and Malone, 1997）。

2.5 溶存二酸化炭素の除去 (CO₂ Stripping)

魚やバクテリアの呼吸により二酸化炭素が発生するが、水中の飽和溶存CO₂は約0.5mg/Lで、過飽和となった場合は、大気との接触面から放散される。飼育密度を上げるにつれ、水中に高濃度に蓄積する（Summerfelt and Sharrer, 2004）。

DCO₂（溶存二酸化炭素）耐性は魚種により異なるが、一般に水槽内を20mg/L以下にすることが推奨されている。DCO₂そのものが魚の健康に影響するが、魚に耐性がある場合でも、高濃度になると水のpHを下げるので、DCO₂の除去は必要であり、そのため脱ガス、曝気が行われる（Summerfelt *et al.*, 2000; Bergheim *et al.*, 2009; Kristensen *et al.*, 2009）。

2.6 溶存酸素制御 (DO Supply)

魚の成長に影響を与えるDO（溶存酸素量）は、飽和の60%程度と言われている（Summerfelt *et al.*, 2000）。従って、水槽出口でのDOが60%以上になる様に酸素を供給する必要がある。水槽への供給酸素量は、魚の時間当たり酸素消費量から計算され、時間当たりの酸素供給量は、流量×（供給酸素濃度－飽和溶存酸素量×0.6）となる。また、硝化細菌も硝化の過程で酸素を消費するが、この量も給餌量から計算可能である。

日本では通常エアレーションにより溶存酸素濃度を高めるが、エアレーションでは飽和以上には出来ない。過飽和の溶存酸素を供給するためには、純酸素や酸素濃度の高い気体を酸素溶入器で供給する必要がある（Summerfelt *et al.*, 2000）。その際、酸素が気泡となって放

散しないようにし、酸素不足や過剰供給とならない様にセンサーを用いて制御する必要がある。

Knowles *et al.* (1965) によると、*Nitrosomonas* は、2.0 mg/L の DO でも硝化作用に影響は無いが、*Nitrobacter* は、4 mg/L 以下では、影響を受けることを報告している。Wheaton *et al.* (1991) と Malone *et al.* (1998) によると、出水口での DO 2 mg/L が、硝化作用を維持する上で最低限必要な DO レベルであるとしている。

2.7 水温および流量制御

(Water Temperature and Flow Control)

水温は水質と並び重要な管理項目であり、魚の成長に最も適した範囲に調整しなければならない。水温制御には、水を直接加温冷却する方法と、室内を空調する方法がある。何れも建物やシステムそのものの断熱を十分にを行い、熱エネルギーの損失を最小限にすべきである。水を直接加温冷却する方法では、雰囲気温度（室温）より水温が高い場合は、飼育水の蒸発が多くなるので、注意が必要である。逆に水温が低く雰囲気温度が高い場合は、断熱が十分でないと結露が発生し、周辺機器に害を及ぼすことがある。

循環流量は、水槽内のアンモニア濃度、生物濾過の硝化量、水槽への酸素供給量や水槽内の流速に影響を及ぼす。成長段階や飼育密度に応じた流量のコントロールが重要である。飼育魚種、飼育重量、給餌率等からおおよそのアンモニア等の窒素排泄量が計算され、実際の飼育水温や水質に応じたアンモニア硝化速度から必要とする濾材容量を算出する必要がある。

硝化速度は処理水のアンモニア態窒素濃度により変化するが、特に $\text{NH}_4\text{-N}$ 5 mg/L 以下では大きく減少する。最大硝化速度の測定では、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 10 mg/L 以上の高いアンモニア濃度で測定される場合も多いので、使用する濾材の硝化速度がどのような濃度で測定された値であるか把握すべきである。実際に飼育する場合のアンモニア濃度は、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 1 mg/L 程度であるから、実用硝化速度は最大硝化速度よりかなり低くなる。

硝化作用に対する水温の影響は、生物化学的な作用と同様に、極めて重要な要因 (Okey and Albertson, 1989) ではあるが、研究成果は限られている。水温が硝化作用に及ぼす影響は、van Hoff-Arrhenius 定数と同様であり、最適水温は、28～38℃であり (Sharma and Ahlert, 1977)、14～27℃の範囲で酸素が十分に供給されていれば、顕著な影響は無いとされている (Zhu and Chen, 2002)。また、養殖対象種の適正な飼育水温の範囲であれば、水温の上昇と共に硝化率は直線的に上昇する (Wortman and Wheaton, 1991)。

2.8 光の影響 (Photoinhibition)

光は硝化細菌の成長を阻害し、藻類の生長を促す (Guerrero and Jones, 1996)。硝化細菌は、可視光線、長波長紫外線に対して感受性が有り、チトクローム C の光酸化による阻害作用の有ることが示されている (Muller-Neugluck and Engel, 1961; Bock, 1965)。*Nitrobacter* は *Nitrosomonas* より光感受性が強く (Bock, 1965; Olson, 1981)、*Nitrosomonas oceanus* の増殖が抑制される (Watson, 1965)。波長 480 nm の紫外線の場合も増殖が抑制される (Schon and Engel, 1962)。一方、光による抑制からの回復には、暗所で数十日の培養が必要である (Yoshioka and Saijo, 1984)。

2.9 殺菌 (Sterilization)

オゾンは強力な殺菌作用を有し、病原細菌やウイルスを速やかに駆逐することが出来る。そして、最終産物として酸素が生成されるため、他の化学的殺菌剤よりも環境に優しい。オゾンは用水の脱色や有機物の除去に対して極めて高い反応性を有するが、人体や養殖魚にとっては有害である。通常商業的には、一般に水銀灯による短い波長の紫外線照射や高電圧による低温放電によって生成されるが、効率が低く、せいぜい 10% 程度である (Summerfelt and Hochheimer, 1997)。水中に有機物、特に亜硝酸が存在すると直ぐに反応し、殺菌効果を下げる (Rosenthal and Kruner, 1985)。重炭酸や炭酸イオンが存在する際にも、OH 基を捕獲するため、同様に殺菌効果が低下する (Legube *et al.*, 1986)。

オゾンは、病原細菌を殺すのに、淡水中では少なくとも、0.02 mg/L の OH 基が必要である。しかし、淡水中では、更に高い濃度と処理時間が必要となる (Liltved *et al.*, 1995)。0.0093 mg/L の濃度のオゾンが残留しているとマスカリには有害性がある (Liltved *et al.*, 1995)。IHN ウイルスに対するオゾンの殺菌効率は、0.20 mg/L の濃度で 10 分間の処理で有効である (Owsley, 1991)。一方、Colberg and Lingg (1978) によると、循環濾過システムにおいては、*Aeromonas*, *Pseudomonas*, *Yersinia* 等の病原細菌に対してオゾンは 99% 有効ではある。このようなオゾンの殺菌効率は確かであり、アルテミア幼生の消毒にもその有効性が示されている (Theisen *et al.*, 1998)。しかし、有機物負荷の大きな用水には不向きであるため、比較的汚れの少ない用水に使用されるべきである。また、臭素を含む海水にオゾンを使用すると、有害な酸化プロマイド (BrO_3^-) が生成するため (Summerfelt, 2003; Von Gunten and Hoigne, 1994)、活性炭フィルターを通した後、飼育水に給水する必要がある。

紫外線 (UV) 照射もオゾンと同様に、長年に亘り広く循環濾過飼育に用いられて来た。Spotte and Adams (1981)

によると、UV照射は循環濾過システムにおける病原体の殺菌に有効ではあるが、UV殺菌装置の大小や性能に関わらず、病原体が完全にゼロに成ることはない。同様に、物理的、化学的な方法による殺菌においても、完全にゼロに成ることはない。従って、殺菌曲線のみならず、最初の病原体の数を把握しておくことは重要である。

UV照射は、淡水及び海水ともに用水の殺菌に有効 (Liltved *et al.*, 1995) で、ウイルスよりも細菌に対してより有効であるが、有機物の多い用水では殺菌効果は期待できない。波長300–200nmの紫外線が利用可能であるが、254nmが最も効果的である。

3. 各国の取り組み

循環濾過式養殖システムに関する研究は、主にヨーロッパ (デンマーク, オランダ, ドイツ, ノルウェー, フランス) やアメリカ, イスラエル, 日本等で進められてきた。各国の主な大学等の研究機関で取り組まれて来た主要な魚種や文献等を Table 1 に取りまとめた。近年本技術開発が盛んになり、欧米のみならず、中国, 韓国, インド等の国々にも波及している。

3.1 米国

環境保護の観点から海面養殖に対する規制が厳しく、州政府の「許可」を得るのに長期間を要するため、実質的に海面養殖の実施は困難である。海を漁業のためばかりでなく、遊漁、観光等のレジャー、保養の場としての共有財産とする考え方が明確となっている。従って養殖は、陸上で行うものと位置付けられている (守村, 1999; マリノフォーラム21水産養殖研究会, 2003)。

魚種としては、Rainbow trout, Arctic char, Tilapia等の淡水魚が主流であり、海水浄化技術の困難さから、本格的な海産魚の循環式陸上養殖は少ない。本システムは主に種苗生産と親魚育成に利用されている。大学等研究機関と養殖現場が密接に連携しており、産学共同体制が出来ている。主な研究機関を以下に紹介する。

3.1a North Carolina State University

ノースカロライナ州立大学には、米国における循環濾過システム研究の権威 T. M. Losordo がおり、1970年代から生物濾過器、システム設計等の研究、技術開発が精力的に行われている (Losordo and Westerman, 1994; Losordo, 1997; Losordo *et al.*, 1998; Westerman *et al.*, 1996; Losordo *et al.*, 2000; Losordo and Hobbs, 2000; Delong and Losordo, 2004)。1990年代には本技術に関する初の国際シンポジウムを企画実行した。また、本技術を用いた養殖生産に掛かるコスト面について技術的な提案を行ってい

る (Losordo and Westerman, 1994; Dunning *et al.*, 1998)。

3.1b University of Maryland

メリーランド大学では、養殖と水産バイオ及び微生物学の基礎と応用研究を行っている (Hochheimer and Wheaton, 1998)。この研究施設では、バイオテクノロジーにより遺伝的に改変された魚は、完全閉鎖循環水槽を使用して飼育されている。新たなタイプの濾過器 (バイオリアクター) による水処理技術を試行し (Tal *et al.*, 2003)、硝化、脱窒に関与する微生物のメタゲノム解析を行うと共に、下水処理分野で注目を集めている海洋性アナモックス菌の研究を行っている (Tal *et al.*, 2006)。

3.1c Louisiana State University

ルイジアナ州立大学の循環システムでは、生物フィルターにはドラム型の大型装置に代わり、浮遊型ビーズフィルターを採用し、装置の小型化を図っている (Gutierrez-Wing and Malone, 2006)。ビーズ上には、脱窒細菌と一般従属栄養細菌を付着させ (Malone and Beecher, 2000)、ポンプを使用しないエアリフト方式によって、電気料金の節約を図っている。循環システムの基本コンセプトは、「コンパクト」、「シンプル」、「安定性」そして「経済性」である (Malone and Pfeiffer, 2006)。

3.1d University of Texas Medical Branch

テキサス大学の医学部では、医学分野の基礎研究材料としてイカ類 (Yang *et al.*, 1989; Lee *et al.*, 1994) の飼育に循環飼育装置を使用している。本システムは、飼育する生物に適した形と色の水槽、粒子状浮遊物を除去するフィルター、生物硝化及び脱窒 (メタノール添加)、泡沫分離装置、紫外線殺菌装置、エアリフトポンプ及びこれらを制御するコンピュータにより構成される。これらのシステム工程管理は、コンピュータにより自動化され (Lee, 1995; Lee, 2000; Lee *et al.*, 2001)、最大限のパフォーマンスと高い飼育水質の維持が可能であり、本装置は米国及び海外の「特許」を受けている (Lee *et al.*, 2001)。

水質管理項目は、窒素態物質 (NH_3 , NO_2 , NO_3), pH, ORP (酸化還元電位), 水温, 塩分, DO, 流量である。水質以外で特に重要な管理指標は、海水中1mL当たりの細菌数である。窒素態濃度の低い中で効率的なアンモニア態窒素の酸化と脱窒を行うためには、細菌数を低く抑える必要があり、総細菌数を100個/mL以下にしている。

3.1e Cornell University

コーネル大学には、North Carolina State University の T. M. Losordo と共に初の国際シンポジウムを企画実行した

Table 1 Main universities and institutes conducting research and development on RAS

Nation	University and institute	Target species	Examples of references
United States of America	North Carolina State University	Tilapia	Losordo and Westerman (1994); Losordo (1997); Losordo et al. (1998); Westerman et al. (1998); Dunning et al. (1998); Losordo and Hobbs (2000); Losordo et al. (2000); Delong and Losordo (2004)
	University of Maryland	Gilthead Seabream	Wortman and Wheaton (1991); Hochheimer and Wheaton (1998); Tal et al. (2003); Tal et al. (2006); Lyssenko and Wheaton (2005); Tal et al. (2009)
	Louisiana State University	Blue crab,	Manthe et al. (1988); DeLosReyes Jr. and Lawson (1996); Malone and Beecher (2000); Gutierrez-Wing and Malone (2006); Malone and Pfeiffer (2006); Pfeiffer and Malone (2006);
	University of Texas Medical Branch	Loliginid squid, Shrimp, Flounder	Yang et al. (1989); Lee et al. (1994); Lee (1995); Lee et al. (2000); Lee (2000); Lee et al. (2001)
	Cornell University	Sturgeon, Arctic charr, Rainbow trout	Chen et al. (1991); Weeks et al. (1992); Chen et al. (1993); Timmons et al. (1995); Bullock et al. (1997); Timmons et al. (1998); Greiner and Timmons (1998); Singh et al. (1999); Timmons et al. (2002); Timmons et al. (2006)
	The Conservation Fund Freshwater Institute	Rainbow trout, Arctic charr,	Summerfelt and Cleasby (1996); Summerfelt et al. (1997); Summerfelt et al. (1999); Summerfelt et al. (2000); Summerfelt (2003); Ebeling et al. (2004); Summerfelt et al. (2004a); Summerfelt et al. (2004b); Summerfelt (2006); Summerfelt et al. (2009)
Denmark	Technical University of Denmark (DTU Aqua)	Turbot, Flounder, Parch, Rainbow trout, European eel, Atlantic salmon	Suhr and Pedersen (2010); Kirkegaard (2010); Pedersen et al. (2012); Dalsgaard et al. (2013)
France	Palavas Institute of French Research Institute for Exploration of the sea (IFREMER)	Sea bass, Rainbow trout, Turbot,	Blancheton et al. (1995); Sauther et al. (1998); Leonard et al. (2000); Blancheton (2000); d'orbcastel et al. (2009)
Germany	Institute of Oceanography of Kiel University	European eel, Cat Fish, Tilapia, Rainbow trout, Turbot,	Otte and Rosenthal (1979); Krüner and Rosenthal (1983); Rosenthal and Krüner (1985); Thetmeyer et al. (1999); Stiller et al. (2013)
the Netherlands	Wageningen University (Aquaculture and Fisheries Group)	European Eel, African catfish, Rainbow trout, Tilapia,	Bovendeur et al. (1987); Heinsbroek and Kamstra (1990); Nijhof (1995); Kamstra et al. (1998); Eding and Kamstra (2002); Eding et al. (2006); Verdegem et al. (2006); Verdegem and Bosma (2009)
	Institute for Marine Resources and Ecosystem Studies (IMARES)	Turbot, Flounder, Parch, Sole, Sea bass, Sea bream	Schram et al. (2009); Martins et al. (2010); Schneider et al. (2013)
Norway	The Norwegian Institute of Food, Fisheries and Aquaculture Research (Nofima)	Atlantic Cod, Atlantic salmon, Rainbow trout, Atlantic halibut,	Terjesen et al. (2008); Kolarevic et al. (2012a); Kolarevic et al. (2012b); Nobel et al. (2013)
	Norwegian University of Science and Technology (NTNU)	Atlantic Cod, Turbot, European eel, Arctic charr,	Odegaard et al. (1994); Eikebrokk and Ulgenes (1998); Kristensen et al. (2009); Attramadal et al. (2012)
Israel	Hebrew University	Tilapia, Common carp, Channel catfish, Eel	Aboutboul et al. (1995); Arbiv and van Rijn (1995); van Rijn (1996); Barak and van Rijn (2000); Barak et al. (2003); Cytryn et al. (2005); van Rijn et al. (2006)
	Israel National Centre for Mariculture	Sea bream, Sea weed, Abalone, Sea urchin, Sea cucumber	Schroeder (1987); Krom and Neori (1989); Neori et al. (2000); Krom et al. (2001); Mozes et al. (2003); Neori et al. (2004)
China	Chinese Academy of Fisheries Sciences	Channel catfish, Spine stickleback, Yellow catfish, Silver carp,	Wang et al. (2007); Liu et al. (2009); Xial et al. (2009); Zhang et al. (2011); Zheng et al. (2011); Gao et al. (2012); Zheng et al. (2012); Liu et al. (2013); Peirong and Wei (2013)
India	Cochin University	Shrimp, Prawn	Kumar et al.(2008); Kumar et al. (2008); Kumar et al. (2009a); Kumar et al. (2009b); Kumar et al. (2010)

Table 1 Continued

Nation	University or institute	Target species	Examples of references
South Korea	Pukyong National University	Tilapia, Common carp, Channel catfish, Eel, Abalone,	Kim (1997); Kim and Jo (1998); Kim et al. (2000); Park et al. (2001); Seo et al. (2001); Park et al. (2008); Park et al. (2009); Harwanto et al., (2011)
Japan	Central Research Institute of Electric Power Industry	Japanese flounder	Honda (1988); Kikuchi et al. (1990); Kikuchi et al. (1991); Kikuchi et al. (1992); Honda et al. (1993); Kikuchi et al. (1994); Honda (1998)
	Miyazaki University	Eel	Maruyama et al. (1991); Maruyama and Suzuki (1998); Suzuki et al. (2003)
	Tokyo University of Marine Science and Technology	Tilapia	Takeuchi and Endo (2004a); Takeuchi and Endo (2004b); Takeuchi and Endo (2013)

M. B. Timmons がいる。Sturgeon, Arctic char, Rainbow trout 等の淡水魚を対象に、飼育水槽の最適化や泡沫分離装置 (foam fractionation) の開発 (Weeks *et al.*, 1992; Chen *et al.*, 1993; Timmons *et al.*, 1995), 更に従来からの散水濾床と新たなビーズフィルターとの比較検討を行った (Greiner and Timmons, 1998)。

3.1f The Conservation Fund Freshwater Institute

淡水保護基金センターには、本技術に関する実用性を強く意識した研究開発を行っている S. T. Summerfelt がおり、主に淡水魚を対象として技術開発に取り組んでいる。殺菌装置として、オゾンや紫外線の導入 (Summerfelt *et al.*, 1997; Summerfelt, 2003; Summerfelt *et al.*, 2009) やマイクロスクリーン (Ebeling *et al.*, 2004) を用いた SS やリンの除去技術の開発、酸素供給や二酸化炭素の除去 (Summerfelt *et al.*, 2000) 等の研究を行った。

3.2 欧州

ヨーロッパでは、早くから循環式高密度養殖システムが開発され、ウナギ、ニジマス等の淡水魚を対象に実用化されている。システム開発のニーズとしては、①天然水の汚染と工業用水の需要増加による用水不足、②加温の必要な地域での省エネルギー等の課題解決があった。また、③労働力不足と④栄養塩の排出量削減へのニーズが高まったことが挙げられる。

自然環境の保護やレジャー産業が優先されるため、海面養殖の実施は極めて困難であり、循環式陸上養殖に関する研究開発が1970年代から行われている。採算性に問題はあるが、技術的には相当部分が解明されており、水質保全上、独自の餌の開発や、自動給餌システムの開発も実施されている。養殖業者に対してコンサル会社が設備の設置を行うと共に、その後も技術指導を行いつつ技術相談に応ずるシステムが出来ている (守村, 1999; マリノフォーラム21水産養殖研究会, 2003)。

3.2a Technical University of Denmark (DTU Aqua)

デンマークの Technical University of Denmark (DTU Aqua) では、主にニジマスを対象とした研究開発が盛んである (Dalsgaard *et al.*, 2013)。給餌量と窒素収支のバランス (Pedersen *et al.*, 2012) や固定床濾過器と流動床濾過器の実用規模での比較検討を行っている (Suhr and Pedersen, 2010)。固定床は効率、スピードで流動床 (ビーズ担体等) に劣るが、SSの発生が少なく水槽がきれいであり水の使用量が少なくて済む。

一方、Turbot, Flounder, Parch 等海産魚の飼育も行われており、将来的に有望な養殖対象種として、近年、完全閉鎖循環式養殖が試みられ、種苗生産に関する研究も行われている。

3.2b Palavas IFREMER Station

フランスの Palavas IFREMER Station 施設は1970年に種苗生産のモデル施設として建設された。それ以前は魚類の孵化場であり、孵化仔魚の飼育を行っていた。

この施設の要素技術の重要なポイントは、物理濾過フィルターであり、飼育排水中の懸濁物質を出来る限り除去することにある。新水の供給は5回/日換水以上であれば、排水中の窒素濃度は、掛け流し式と同じである。シーバス (Blancheton and Canaguier, 1995) の飼育密度は100kg/m³で、新水の供給量は0.5%程度。飼育水が黄色に着色する問題があるが、細菌、フィルター、オゾン処理による対策を行っている。DOは80%以上を維持する。pHは8.0~8.5が目標である。飼育水槽と生物濾過槽の容量比率は、1:1/5が目安である。脱窒槽は、間欠運転が基本 (Sauther *et al.*, 1998)。

Blancheton (2000) は、ヘダイ、スズキの循環式養殖研究を実施し、地中海産クロマグロの種苗生産、養殖にも着手している。浄化システムに密閉式の物理濾過及び生物濾過方式を導入している。逆洗用水の流出量が多く、通常よりも20~30%/日換水率が高い。

3.2c Institute of Oceanography of Kiel University

ドイツのInstitute of Oceanography of Kiel UniversityのRosenthal博士はヨーロッパの循環濾過飼育に関する権威である。European eel, Cat Fish, Tilapia, Rainbow trout等の淡水魚やTurbot等の海産魚を対象に循環飼育に関する研究開発を行った(Otte and Rosenthal, 1979)。本システムを用いた「養殖」と「種苗生産」は、分けて考える必要があり、殺菌に頼らない生態学的バランスを保つ飼育を心掛けるべきとのことである。バイオフィルターによる水質浄化は、BOD値を水質評価の基準とし、pHの変化を重視している。紫外線殺菌装置の配管をサイクロン構造にし、循環水に対する外気温の影響を回避するため断熱構造を採用している。オゾンを使用した際に発生するオキシダントを除去するために活性炭を用いている。しかし活性炭はパイプに付着するため、パイプの孔が塞がる等の問題があったが、洗浄コストが掛かる問題を含め解決を図った(Rosenthal and Krüner, 1985)。

3.2d Wageningen University

(Aquaculture and Fisheries Group)

オランダのWageningen University (Aquaculture and Fisheries Group)では、European eel, African cat fish, Rainbow trout, Tilapiaをターゲット(Bovendeur *et al.*, 1987; Eding and Kamstra, 2002)とした技術開発が行われている。特にウナギ養殖(Heinsbroek and Kamstra, 1990)に本システムを使用して成果を上げている。生物濾過では、散水濾床(Nijhof, 1995; Kamstra *et al.*, 1998; Eding *et al.*, 2006)が用いられている。

3.2e Institute for Marine Resources and Ecosystem Studies (IMARES)

ワゲニンゲン大学のInstitute for Marine Resources and Ecosystem Studies (IMARES)では、Turbot, Flounder, Parch, Sole (Schneider *et al.*, 2012), Sea bass, Sea breamで飼育試験も実施され(Martins *et al.*, 2010)、海産魚(Schram *et al.*, 2009)が主に行われている。

3.2f The Norwegian Institute of Food, Fisheries and Aquaculture Research (Nofima)

ノルウェーのThe Norwegian Institute of Food, Fisheries and Aquaculture Research (Nofima)では、Atlantic cod, Atlantic salmon, Rainbow trout, Atlantic halibutの飼育が行われ、特に大西洋サケの種苗生産に循環式飼育システムを使用し、流動床濾過器及びCO₂曝気を機能化し、自動化による省力化が図られている(Terjesen *et al.*, 2008; Nobel *et al.*, 2013)。一方、高密度種苗育成を行う際に、高濃度

のアンモニアがサケ種苗の育成に及ぼす影響調査等が、生理学的及び分子生物学的手法を用いて行われている(Kolarevic *et al.*, 2012a; 2012b)。

3.2g Norwegian University of Science and Technology (NTNU)

Norwegian University of Science and Technology (NTNU)では、Atlantic cod, Turbot, European eel, Arctic char, を対象に研究開発が行われてきた(Eikebrokk and Ulgenes, 1998)。生物濾過に関して、排水処理分野で使用されている生物濾過の技術(Odegaard *et al.*, 1994)を循環濾過システムへ応用する試みが成されており、タラの種苗生産における飼育水中の微生物の制御(Attramadal *et al.*, 2012)の可能性を研究している。

3.3 その他の国

3.3.1 イスラエル

3.3.1a Hebrew University

ヘブライ大学では、Tilapia, Common carp, Channel catfish, Eel等の淡水魚を対象種としながらも、Van Rijn, J.を中心とする研究者により、生物濾過における硝化・脱窒に関する基礎と応用研究が精力的に展開されている(Aboutboul *et al.*, 1995; Arbiv and van Rijn, 1995; Van Rijn, 1996)。循環濾過飼育技術により、ゼロエミッションを目指した微生物学的研究に関して、窒素除去(Van Rijn *et al.*, 2006)のみならず、リン(Barak and van Rijn, 2000; Barak *et al.*, 2003)や硫化物(Cytryn *et al.*, 2005)等の除去についても理論と実践を展開している。

3.3.1b Israel National Centre for Mariculture (NCM)

イスラエル国立海洋センターでは、N. Mozes, M. D. Krom, A. Neoriらの研究者による研究開発が1980年代から行われおり(Krom and Neori, 1989)、実用化を強く意識した取り組みが多い。海浜域における池中飼育に微細藻類や海藻の培養を取り入れた養殖法が開発されており(Schroeder, 1987)、Sea bream, Abalone, Sea urchin, Sea cucumber等が飼育されている(Neori *et al.*, 2000; Mozes *et al.*, 2003; Neori *et al.*, 2004)。

3.3.2 中国

3.3.2a Chinese Academy of Fisheries Sciences

中国水産科学院Chinese Academy of Fisheries Sciencesでは、主に淡水魚であるChannel catfish, Spine stickleback, Yellow catfish, Silver carp等を対象としている。実用規模の飼育技術の開発等(Wang *et al.*, 2007; Liu *et al.*, 2009; Zhang *et al.*, 2011)のみならず、硝化・脱窒細菌の培養

(Zheng *et al.*, 2011; Zheng *et al.*, 2012; Gao *et al.*, 2012) や固定化技術の開発 (Peirong and Wei, 2013), 更にアナモックス菌 (Xiao *et al.*, 2009) 等のメタゲノム解析も行われている。

3.3.3 インド

3.3.3a Cochin University

コーチン大学Cochin Universityでは、主にShrimp, Prawn等のエビ類を対象に、種苗生産に用いる新たな生物濾過器の開発 (Kumar *et al.*, 2008) や硝化・脱窒の役割を担う微生物に関する基礎的な研究が盛ん (Kumar *et al.*, 2010) であり、また生物濾過器自体の改良 (Kumar *et al.*, 2009a; Kumar *et al.*, 2009b) にも取り組んでいる。

3.3.4 韓国

3.3.4a Pukyong National University

釜慶大学校Pukyong National Universityでは、Tilapia, Common carp, Channel catfish, Eel等の淡水魚の飼育が盛んであるが (Kim, 1997; Kim and Jo, 1998), 近年, Abaloneの養殖を目的に循環濾過飼育システムが開発されている (Park *et al.*, 2008; Park *et al.*, 2009)。生物濾過に関して硝化, 脱窒素に関与する微生物の固定化利用 (Kim *et al.*, 2000; Park *et al.*, 2001; Seo *et al.*, 2001) に関する研究も行われている。

3.3.5 日本

3.3.5a Central Research Institute of Electric Power Industry (CRIEPI)

電力中央研究所Central Research Institute of Electric Power Industryでは、1986年から水産業の活性化と一次産業における電気利用技術の開発を目的に、当時市場価値の高かったヒラメを対象に循環濾過式養殖システムの開発が行われた。

酸素消費量 (Honda, 1988) や窒素排出 (Kikuchi *et al.*, 1990; 1991; 1992; 1994) 等のヒラメの生物学的情報の収集から、硝化, 脱窒細菌の培養, 生物浄化槽 (アンモニア, 溶存有機物の微生物分解) を用いた高密度飼育 (Honda *et al.*, 1993) 等の成果が得られた。

3.3.5b Miyazaki University

宮崎大学Miyazaki Universityでは、ウナギ養殖への実用化を意識した技術開発が行われ (Maruyama and Suzuki, 1998), 物理濾過に関して、泡沫分離装置の有効性 (Maruyama *et al.*, 1991) を実証し、ゼロエミッションを目指した研究開発 (Suzuki *et al.*, 2003) が行われた。

3.2.5c Tokyo University of Marine Science and Technology

東京海洋大学Tokyo University of Marine Science and Technologyの竹内教授を中心とする取り組みが、近年積極的に展開されている (Takeuchi and Endo, 2004a)。ティラピア等の淡水魚 (Takeuchi and Endo, 2004b) が中心であるが、閉鎖循環式飼育システムを用いた魚類の飼育技術と宇宙開発とのコラボレーションも実施しており (Endo and Takeuchi, 2013) 注目される。一方、循環濾過養殖に関する研修会を毎年主催し、本技術の向上と普及にも取り組んでいる。

おわりに

循環濾過式養殖システムは、海洋汚染, 安全性に対する問題を解決する一方式として、将来性のある有望なシステムと言える。疾病防除, 高生産性, 省エネ等々においても極めて有効である。本システムは様々な要素技術, 仕様等が既に開発されているが、使用目的に如何に合致したシステムを構築するかが、高性能, 低コストを実現するためには重要であろう。

循環濾過式養殖に関する国際シンポジウム (AES News, Summer 2013) は、殆ど毎年の様に開催されており、本技術に対する関心の高さの表れと思われる。本技術は、20世紀の内に現在の基本的なシステムに関しては、ほぼ完成の域に達した感がある。しかし、魚介類には様々な種類があり、魚類, 貝類, 甲殻類等々大括りにしても各々の魚種毎に最適化が求められている。システムの要素技術に関しても、その周辺技術の発展と共に、生産効率の向上のためには常に改良が求められる。

本技術に関わる科学的な知識や経験は必須であり、このシステムを導入するだけで、利益が生まれる訳ではない。日本では1990年頃に民間企業により循環濾過式養殖システムの開発が行われたが、完全な技術とは言えず、いまだ技術開発の途上にあるのが現状である。本技術の使用者が、各要素技術を十分に理解, 評価すると共に、生産計画に合致したシステムの構築が必要であり、それに応えるためのハード面に関する技術開発や情報提供が求められる。

本システムの要である水処理技術に関しては、水産以外の工学分野等異分野との連携による技術革新が是非とも必要である。効率よく硝化, 脱窒する細菌の探索や培養技術, 更に細菌の固定化技術を利用した浄化法の改良が考えられる。飼育装置や水温制御技術等々の改良によるシステムの簡易化, コンパクト化も重要であり、やはりエネルギーコストを如何に低く抑えるかが、低コスト化に大きく貢献する事に結びつくはずである。将来的に

は、再生可能エネルギー等の確保による安価な熱源を組み込み、更なる低コスト化システムの実用化が望まれる。

文 献

- Aboutboul Y, Arbiv R, van Rijn J. Anaerobic treatment of intensive fish culture effluents: volatile fatty acid mediated denitrification. *Aquaculture* 1995; 133: 21–32.
- Aquacultural Engineering Society News, Summer 2013, Vol. 16, No.2
- Alleman JE, Veil JA, Canaday JT. Scannig electron microscope evaluation of rotating biological contactor biofilm. *Water Res.*, 1982; 16: 543–550.
- Antoniou P J, Hamilton B, Koopman R, Jain B, Holloway G, Lyberators S, Svoronos A. Effect of temperature and pH on the effective maximum specific growth rate of nitrifying bacteria. *Water Research* 1990; 24: 97–101.
- Arbiv R, van Rijn J. Performance of treatment system for inorganic nitrogen removal in intensive aquaculture systems. *Aquacultural Engineering* 1995; 14: 189–203.
- Attramadal KJK, Salvesen I, Xue R, Oie G, Storseth TR, Vadstein O, Olsen Y. Recirculation as a possible microbial control strategy in the production of marine larvae. *Aquacultural Engineering* 2012; 46: 27–39.
- Avnimelech, Y. Carbon/nitrogen ratio as a control element in aquaculture systems. *Aquaculture* 1999; 176: 227–235.
- Barak Y, van Rijn J. Biological phosphate removal in a prototype recirculating aquaculture treatment system. *Aquaculture Engineering* 2000; 22: 121–136.
- Barak Y, Cytryn E, Gelfand I, Krom M, van Rijn J. Phosphorus removal in a marine prototype, recirculating aquaculture system. *Aquaculture* 2003; 220: 313–326.
- Bergheim A, Drengstig A, Ulgenes Y, Fivelstad S. Production of Atlantic salmon smolts in Europe – Current characteristics and future trends. *Aquacultural Engineering* 2009; 42(2): 46–52.
- Betlach MR, Tiedje JM. Kinetic explanation for accumulation of nitrite, nitric oxide and nitrous oxide during bacterial denitrification. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1981; 42: 1074–1084.
- Biesterfeld S, Greg F, Phil R, Linda F. Effect of alkalinity type and concentration on nitrifying biofilm. Proceeding of the Water Environment Federation, WEFTEC 2001, pp. 277–291.
- Blancheton JP, Canaguier B. Bacteria and particulate materials in recirculating sea bass (*Dicentrarchus labrax*) production system. *Aquaculture* 1995; 133: 215–224.
- Blancheton JP. Developments in recirculating systems for Mediterranean fish species. *Aquaculture Engineering* 2000; 22: 17–31.
- Bock E. Vergleichende Untersuchungen über die Wirkung sichtbaren Lichtes auf *Nitrosomonas europaea* und *Nitrobacter winogradskyi*. *Archiv für Mikrobiologie*, 1965; 51: 18–41.
- Bovendeur J, Eding EH, Henken AM. Design and performance of a water recirculation system for high-density culture of the African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell 1822). *Aquaculture* 1987; 63: 329–353.
- Brazil BL. Performance and operation of a rotating biological contactor in a tilapia recirculating aquaculture system. *Aquacultural Engineering* 2006; 34: 261–274.
- Brune DE, Gunther DC. The design of a new high rate nitrification filter for aquaculture reuse. *J. World Maricult. Soc.*, 1981; 12: 20–31.
- Chen S, Timmons MB, Bisogni JJ, Aneshansley DJ. Suspended solids removed by foam fractionation. *Prog. Fish. Cult.*, 1992; 55: 69–75.
- Chen S, Timmons MB, Aneshansley DJ, Bisogni Jr. JJ. Suspended solids characteristics from recirculating aquacultural systems and design implications. *Aquaculture* 1993; 112: 143–155.
- Colberg PJ, Lingg AJ. Effect of ozonation on microbial fish pathogens, ammonia, nitrate, nitrite, and BOD in stimulated reuse hatchery water. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 1978; 35: 1290–1296.
- Colt J, Ludwig R, Tchobanoglous G, Cech Jr JJ. The effect of nitrite on the short-term growth and survival of channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Aquaculture* 1981; 24: 111–122.
- Cytryn E, Minz D, Gelfand I, Neori A, De Beer D, Van Rijn J. Sulfide-oxidizing activity and bacterial community structure in a fluidized bed reactor from a zero-discharge mariculture system. *Environ Sci Technol.* 2005; 39: 1802–1810.
- Dalsgaard J, Lund I, Thorarindottir R, Drengstig A, Arvonen K, Pedersen PB. Farming different species in RAS in Nordic countries: current status and future perspectives. *Aquacultural Engineering* 2013; 53: 2–13.
- Davidson J, Summerfelt S. Solids flushing, mixing, and water profiles within large (10 and 150m³) circular ‘Cornell-type’ dual-drain tanks. *Aquacultural Engineering* 2004; 32: 245–271.

- Delong DP, Losordo TM. A comparison of alternative designs and technologies in recirculating aquaculture. In: Proceeding of the Canada Freshwater Aquaculture Symposium, 2004; pp 86–90.
- Dunning RD, Losordo TM, Hobbs AO. The economics of recirculating tank systems: A spreadsheet for individual analysis. SRAC Publication 1998; No. 456 USDA, 8pp.
- Ebeling JM, Ogden SR, Sibrell PL, Rishel KL. Application of chemical coagulation aids for the removal of suspended solids (TSS) and phosphorus from the microscreen effluent discharge of an intensive recirculating aquaculture system. *North American Journal of Aquaculture* 2004; 66:198–207.
- Eding EH, Kamstra A. Netherlands farms tune recirculation systems to production of varied species. *Global Aquaculture Advocate* 2002; 5:52–54.
- Eding EH, Kamstra A, Verreth JAJ, Huisman EA, Klapwijk A. Design and operation of nitrifying trickling filters in recirculating aquaculture: A review. *Aquacultural Engineering* 2006; 34:234–260.
- Ehrich S, Behrens D, Lebedeva E, Ludwig W, Bock E. A new obligately chemolithoautotrophic, nitrite-oxidizing bacterium, *Nitrospira moscoviensis* sp. Nov. and its phylogenetic relationship. *Arch. Microbiol.*, 1995; 164 (1): 16–23.
- Eikebrokk B, Ulgenes Y. Recirculation technologies in Norwegian aquaculture. The second International Conference on Recirculating Aquaculture, Roanoke, Virginia, USA, 1998; pp. 129–137.
- Endo M, Takeuchi T. Effect of production on fish under the closed systems and microgravity. *Int. J. Microgravity Sci. Appl.* 2013; 30(2): 111–119.
- FAO: “The State of World Fisheries and Aquaculture 2012”, FAO Fisheries and aquaculture department FAO, Rome. 2012.
- Gao X-Y, Xu Y, Liu Y, Liu Y, Liu Z-P. Bacterial diversity, community structure and function associated with biofilm development in a biological aerated filter in a recirculating marine aquacultural system. *Marine Biodiversity*, 2012; 42(1): 1–11.
- Greiner AD, Timmons MB. Evaluation of the nitrification rates of microbead and trickling filters in an intensive recirculating tilapia production facility. *Aquacultural Engineering* 1998; 18:189–200.
- Guerrero MA, Jones RD. Photoinhibition of marine nitrifying bacteria. I. Wavelength – dependent response. *Marine Ecology Progress Series*, 1996; 141: 183–192.
- Gutierrez-Wing MT, Malone RF. Biological filters in aquaculture: Trends and research directions for freshwater and marine applications. *Aquaculture Engineering* 2006; 34: 163–171.
- Harms H, Koops H-P, Wehrmann H. An ammonia-oxidizing bacterium, *Nitrosovibrio tenuis* nov. gen. nov. sp. *Arch. Microbiol.*, 1976; 108: 105–111.
- 平山和次. 海産動物飼育海水の循環濾過式浄化法に関する研究－Ⅰ. 濾過による海水浄化量の指標としての溶存酸素の減少量. 日水誌 1965a ; 31 : 977–982.
- 平山和次. 海産動物飼育海水の循環濾過式浄化法に関する研究－Ⅱ. 濾過速度および砂層の厚さと海水浄化量との関係. 日水誌 1965b ; 31 : 983–990.
- 平山和次. 海産動物飼育海水の循環濾過式浄化法に関する研究－Ⅲ. 濾砂の粒径と海水浄化量 (OCF) との関係. 日水誌 1966a ; 32 : 11–19.
- 平山和次. 海産動物飼育海水の循環濾過式浄化法に関する研究－Ⅳ. 飼育魚による海水の汚濁, および循環濾過式飼育水量の安全収容量. 日水誌 1966b ; 32 : 20–27.
- Heinsbroek LTH, Kamstra A. Design and performance of water recirculation systems for eel culture. *Aquacultural Engineering* 1990; 9: 187–207.
- Hochheimer JN, Wheaton, FW. Biological filters: trickling and RBC design. In: Libey, G.S., Timmons, M.B. (Eds.), Proceedings of the Second International Conference on Recirculating Aquaculture, Roanoke, VA, 16–19 July, 1998; pp. 291–318.
- Honda H, Watanabe K, Kikuchi N, Iwata S, Takeda H, Uemoto M, Kiyono M. High density rearing of Japanese flounder with a closed seawater recirculating system equipped with a denitrification unit. *Suisanzoshoku* 1993; 41(1): 19–26.
- Honda H. Displacement behavior of Japanese flounder estimated by the difference of oxygen consumption rate. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 1988; 54(7): 1259.
- Isaacs SH, Henze M, Soeberg H, Kummel M. External carbon source addition as a means to control an activated sludge nutrient removal process. *Water Research* 1994; 28(3): 511–520.
- Kaiser GE, Wheaton FW. Nitrification filters for aquatic culture systems: state of the art. *J. World Maricult. Soc.* 1983; 14: 302–324.
- Kaiser H, Moskwa G, Schmitz O. Growth of trout in a recirculated system with pH-stabilization by

- denitrification. *J. World Aquacult. Soc.* 1989; 20(1): 46.
- Kamstra A, van DerHeul JW, Nijhof M. Performance and optimization of trickling filters on eel farms. *Aquacultural Engineering* 1998; 17:175-192.
- 河合 章, 吉田陽一, 木俣正夫. 循環濾過飼育水槽の微生物科学的研究－I. 魚の飼育に伴う水質ならびに微生物相の変化について. 日水誌 1964; 30: 55-62.
- 河合 章, 吉田陽一, 木俣正夫. 循環濾過飼育水槽の微生物科学的研究－II. 濾過砂の硝酸化成作用について. 日水誌 1965; 31: 65-71.
- Kikuchi K, Takeda S, Honda H, Kiyono M. Oxygen consumption and nitrogenous excretion of starved Japanese flounder. *NIPPON SUISAN GAKKAISHI* 1990; 56(11): 1891.
- Kikuchi K, Takeda S, Honda H, Kiyono M. Effect of feeding on nitrogen excretion of Japanese flounder. *NIPPON SUISAN GAKKAISHI* 1991; 57(11): 2059-2064.
- Kikuchi K, Takeda S, Honda H, Kiyono M. Nitrogenous excretion of juvenile and young Japanese flounder. *NIPPON SUISAN GAKKAISHI* 1992; 58(12): 2329-2333.
- Kikuchi K, Honda H, Kiyono M. Ammonia oxidation in marine biological filters with plastic filter media. *Fisheries Sci.* 1994; 60: 133-136.
- Kim I-B, Jo J-Y. Recirculating aquaculture systems in Korea- development of an environmentally friendly aquaculture system, intensive bio-production Korean (IBK) system. The second International Conference on Recirculating Aquaculture, Roanoke, Virginia, USA, 1998; pp. 139-146.
- Kim I-B. Closed aquaculture systems for the mass production of food fish. *SUISANZOUHOKU* 1997; 45(3): 423-436.
- Kim S, Kong I, Lee B, Kang L, Lee M, Suh K. Removal of ammonium - N from a recirculation aquacultural system using an immobilized nitrifiers. *Aquacultural Engineering* 2000; 21:139-150.
- 北尾高嶺. 生物学的排水処理工学. (株)コロナ社. 東京. 2003; 186pp.
- 北川政美. 好気性生物処理技術の特徴と発展の流れ. エバラ時報 2010; 228: 13-22.
- 北田修一. 栽培漁業の成功条件と生物学的問題点. 栽培漁業を考える (第5回). アクアネット, 東京. 1998; 11: 42-44.
- Knowles G, Downing AL, Barrett MJ. Determination of kinetic constants for nitrifying bacteria in mixed culture, with the aid of an electric computer. *J. Gen. Microbiol.* 1965; 38: 263-278.
- Kolarevic J, Selset R, Felip O, Good C, Snekvik K, Takle H, Ytteborg E, Baeverfjord G, Asgard T, Terjesen BF. Influence of long term ammonia exposure on Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr growth and welfare. *Aquaculture Research* 2012a; 1-16.
- Kolarevic J, Takle H, Felip O, Selset R, Ytteborg E, Selset R, Good CM, Baeverfjord G, Asgard T, Terjesen BF. Molecular and physiological responses to long-term sublethal ammonia exposure in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquatic Toxicology* 2012b; 125: 48-57.
- Kristensen T, Atland A, Rosten T, Urke HA, Rosseland BO. Important influent-water quality parameters at freshwater production sites in two salmon producing countries. *Aquacultural Engineering* 2009; 41(2): 53-59.
- Krom MD, Neori A. A total nutrient budget for and experimental intensive fishpond with circularly moving seawater. *Aquaculture* 1989; 83:345-358.
- Krunner G, Rosenthal H. Efficiency of nitrification in trickling filters using different substrates. *Aquacultural Engineering* 1983; 2:49-67.
- Kumar VJR, Achuthan C, Manju NJ, Philip R, I.S.B. Singh ISB. Activated packed bed bioreactor for rapid nitrification in brackish water hatchery system. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 2008; 355-365.
- Kumar VJR, Achuthan C, Manju NJ, Philip R, Singh, ISB. A stringed bed suspended bioreactor (SBSBR) for in situ nitrification in penaeid and non-penaeid hatchery systems. *Aquacult. Int.* 2009a; 17: 479-489.
- Kumar VJR, Achuthan C, Manju NJ, Philip R, Singh ISB. Activated packed bed bioreactors (PBBR) for the rapid nitrification in brackish water hatchery system. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 2009b; 36: 355-365.
- Kumar VJR, Joseph V, Philip R, Singh, ISB. Nitrification in brackish water recirculating aquaculture system integrated with activated packed bed bioreactor. *Water Sci. Tech.* 2010; 61(3): 797-805.
- Lee PG, Turk PE, Yang WT, Hanlon RT. Biological characteristics and biomedical applications of the squid *Sepioteuthis lessoniana* cultured through multiple generations. *Biol. Bull.* 1994; 186: 328-341.
- Lee PG, Turk PE, Whitson JL. Automated closed recirculating aquaculture filtration system. Patent No. US 6,171,480 B1, 2001.
- Lee PG, Lea RN, Dohmann E, Prebilsky W, Turk PE, Ying

- H, Whitson JL. Denitrification in aquaculture systems: an example of a fuzzy logic control problem. *Aquacultural Engineering* 2000; 23: 37–59.
- Lee PG. A review of automated control systems for aquaculture and design criteria for their implementation. *Aquacultural Engineering* 1995; 14: 205–227.
- Lee PG. Process control and artificial intelligence software for aquaculture. *Aquacultural Engineering* 2000; 23: 13–36.
- Legube B, Croue JP, Reckhow DA, Dore M. Ozonation of organic precursors: effects of bicarbonate and bromide. Pages 73–86 in R. Perry and A.E. McIntype, editors. Proceeding of the international conference on the role of ozone in water wastewater treatment. Pelper, Ltd., London. 1986.
- Lewis WM, Buynak GL. Evaluation of a revolving plate type biofilter for use in recirculating fish production and holding tanks. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1976; 105: 704–708.
- Liao PB, Mayo RD. Salmonid hatchery water reuse systems. *Aquaculture* 1972; 1: 317–335.
- Libey GS. Evaluation of a drum filter for removal of solids from a recirculating aquaculture system. pp. 519–532. In J.K. Wang, Editor. Techniques for modern aquaculture. American Society of Agricultural Engineers, Saint Joseph, Michigan. 1993.
- Lilthved H, Hekton H, Efraimsen H. Inactivation of bacterial and viral fish pathogens by ozonation or UV irradiation in water of different salinity. *Aquacultural Engineering* 1995; 14: 107–122.
- Liu H, Chen J, Ni Q, Xu H. Design of a recirculating aquaculture system based on mass balance. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering* 2009; 25(2): 161–166.
- Losordo TM, Westerman PW. An analysis of biological, economic, and engineering factors affecting the cost of fish production in recirculating aquaculture systems. *J. World Aquaculture Society* 1994; 24: 193–203.
- Losordo TM, Hobbs AO. Using computer spreadsheets for water flow and biofilter sizing in recirculating aquaculture production systems. *Aquacultural Engineering* 2000; 23: 95–102.
- Losordo TM, Hobbs AO, Delong DP. The design and operational characteristics of the CP&L/EPRI fish barn: a demonstration of recirculating aquaculture technology. *Aquacultural Engineering* 2000; 22: 3–16.
- Losordo TM, Masser MP, Rakocy J. Recirculating aquaculture tank production systems: An overview of critical considerations. SRAC Publication No. 451 USDA, 6pp. 1998.
- Losordo TM. Tilapia culture in intensive recirculating systems. In: Tilapia Aquaculture in the Americas. Vol. 1. pp. 185–211. (Costa-Pierce, B.A. and J.E. Rakocy, Eds.). Baton Rouge, Louisiana: The World Aquaculture Society. 1997.
- Loyless JC, Malone RF. A sodium bicarbonate dosing methodology for pH management in freshwater recirculating aquaculture systems. *Prog. Fish-Culturist* 1997; 59(3): 198–205.
- Malone RF, Beecher LE. Use of floating bead filters to recondition recirculating waters in warm water aquaculture production systems. *Aquacultural Engineering* 2000; 22: 57–74.
- Malone RF, Pfeiffer TJ. Rating fixed-film nitrifying biofilters used in recirculating aquaculture systems. *Aquacultural Engineering* 2006; 34: 389–402.
- Malone, R.F., and D.E. Coffin, (1991) Biofiltration and solids capture with low density bead filters, in “Design of high-density recirculating aquaculture systems” (A workshop proceeding, September 25–27, 1991), Louisiana sea grant communication office, Baton rouge, 1991, pp. 29–35.
- Malone RF, Manthe DP. Chemical addition for accelerated nitrification of biological filters in closed blue crab shedding systems. National Symposium on the soft-shelled blue crab fishers, Ocean Springs, MS. 1985.
- Malone RF, Chitta BS, Drennan DG. Optimizing nitrification in bead filters for warm water recirculating aquaculture system. In: Wang, J K (Ed.), Techniques for modern aquaculture, American society of agriculture engineers, Michigan, pp. 315–325. 1993.
- Malone RF. Floating media biofilter. U.S. Patent No. 5,126,042. 1992.
- Malone RF. Floating media hourglass biofilter. U.S. Patent No. 5,232,586. 1993.
- Malone, R.F., Becher, L.E., DelosReyes Jr., A.A. Sizing and management of floating bead bioclarifiers. In Proceeding the second international conference of recirculating aquaculture, July 16–19; pp. 319–341. 1998.
- Manthe DP, Malone RF, Kumar S. Submerged rock filter evaluation using an oxygen consumption criterion for closed recirculating system. *Aquacultural Engineering* 1988; 7: 97–111.
- Manthe DP, Malone RF, Kumar S. Limiting factors associated

- with nitrification in closed blue crab shedding systems. *Aquacultural Engineering* 1984; 3: 119–140.
- Martins CIM, Eding EH, Verdegem MCJ, Heinsbroek LTN, Schneiden O, Blancheton JP, d'Orbcasteld ER, Verreth JAJ. New developments in recirculating aquaculture systems in Europe: A perspective on environmental sustainability. *Aquacultural Engineering* 2010; 43(3): 83–93.
- マリノフォーラム21水産養殖研究会. 閉鎖循環式陸上養殖システムの開発(環境創出型養殖技術)技術資料. 社)マリノフォーラム21, 東京. 2003; 1–85.
- Maruyama T, Suzuki Y. The present stage of effluent control in Japan and pollutant load from fish culture to environment. Possibility of intensive recirculating fish culture systems. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1998; 64, 216–226.
- Maruyama T, Okuzumi M, Saheki A, Shimamura S. The purification effect of the foam separating system in living fish transportation and preservation. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1991; 57: 219–225.
- 丸山俊朗. 養魚排水の量・濃度と環境への負荷. 「水産養殖とゼロエミッション研究. (日本水産学会監修) (日野明徳, 丸山俊朗, 黒倉 寿編). 水産学シリーズ No.123.」. 恒星社厚生閣, 東京. 1999; 9–24.
- Masser MP, Rackocy J, Losordo TM. Recirculating aquaculture tank production systems: management of recirculating systems. Southern Regional Aquaculture Center, Publication no. 452. 12pp. 1999.
- Meincke M, Krieg E, Bock E. Nitrososivrio spp., the dominant ammonia-oxidizing bacteria in building sandstone. *Appl. Environ. Microbiol.* 1989; 55(8): 2108–2110.
- Miller GE, Libey GS. Evaluation of three biological filters suitable for aquaculture applications. *J. World Maric. Soc.* 1985; 16: 158–168.
- 守村慎次. 負荷低減研究における国際情勢. 「水産養殖とゼロエミッション研究. (日本水産学会監修. 日野明徳, 丸山俊朗, 黒倉 寿編) 水産学シリーズNo.123.」 恒星社厚生閣, 東京. 1999; 32–40.
- Mozes N, Eshchar M, Conijeski D, Fediuk M, Ashkenazy, A. Marine recirculating systems in Israel – performance, production cost analysis and rationale for desert condition. *Israeli J. Aquacult. – Bamidgeh* 2003; 55(4): 274–282.
- Muller-Neugluck M, Engel H. Photoinaktivierung von *Nitrobacter uinogradskyi*. *Buch. Arch. Mikrobiol.* 1961; 39: 130–138.
- 中里 靖. 養魚排水の環境影響低減への施策. 「水産養殖とゼロエミッション研究. (日本水産学会監修. 日野明徳, 丸山俊朗, 黒倉 寿編) 水産学シリーズ No.123」 恒星社厚生閣, 東京. 1999; 25–31.
- Neori A, Shpigiel M, Ben-Ezra D. Sustainable integrated system for culture of fish, seaweed and abalone. *Aquaculture* 2000; 186: 279–291.
- Neori A, Chopin T, Troll M, Buschmann AH, Kraemer GP, Halling C, Shpigiel M, Yarish C. Integrated aquaculture: rationale, evolution and state of the art emphasizing seaweed biofiltration in modern mariculture. *Aquaculture* 2004; 231: 361–391.
- Nijhof M. Bacterial stratification and hydraulic loading effects in a plug-flow model for nitrifying trickling filters applied in recirculating fish culture systems. *Aquaculture* 1995; 134: 49–64.
- Nobel C, Kankainen M, Setälä J, Berrill IK, Ruohonen K, Damsgård B, Toften H. The bio-economic costs and benefits of improving productivity and fish welfare in aquaculture: utilization CO₂ stripping technology in norwegian Atlantic salmon smolt production. *Aquaculture Economics & Management* 2013; 16(4): 414–428.
- Odegaard H, Rusten B, Westrum T. A new moving bed biofilm reactor – applications and results. *Water Sci. Technol.* 1994; 29: 157–165.
- Okey RW, Albertson OE. Diffusion's role in regulating rate and masking temperature effects in fixed-film nitrification. *J. Water Pollution Control Federation* 1989; 61(4): 500–509.
- Olson RJ. Differential photoinhibition of marine nitrifying bacteria: a possible mechanism for the formation of the primary nitrite maximum. *J. Mar. Res.* 1981; 39: 227–288.
- Otte G, Rosenthal H. Management of a closed brackish water system for high-density fish culture by biological and chemical water treatment. *Aquaculture* 1979; 18(2): 169–181.
- Owsley DE. Ozone for disinfecting hatchery rearing water. Pages 417–420 in J. Colt and R.J. White, editors. Fisheries bioengineering symposium. American Fisheries Society, Symposium 10, Bethesda, Maryland. 1991.
- Painter HA, Loveless JE. Effect of temperature and pH value on the growth-rate constants of nitrifying bacteria in the activated-sludge process. *Water Research* 1983; 17: 237–

- 248.
- Park E-J, Seo J-K, Kim M-R, Jung II-H, Kim JY, Kim S-K. Salinity acclimation of immobilized freshwater denitrifier. *Aquacultural Engineering* 2001; 24(3): 169–180.
- Park J, Kim P-K, Jo J-Y. Growth performance of disk abalone *Haliotis discus hannai* in pilot- and commercial-scale recirculating aquaculture systems. *Aquacult. Int.* 2008; 16: 191–202.
- Park J, Kim H-B, Kim P-K, Jo J-Y. Feces production and ammonia excretion of pacific abalone, *Haliotis discus hannai*, fed kelp, *Laminaria japonica*, in relation to water temperature and shell length. *Journal of the World Aquaculture Society* 2009; 40(2): 207–215.
- Payne WJ. Reduction of nitrogenous oxides by microorganisms. *Bacteriol. Rev.* 1973; 37(4): 409–452.
- Pedersen L-F, Karin IK, Dalsgaard J, Pedersen P, Arvin E. Effects of feed loading on nitrogen balances and fish performance in replicated recirculating aquaculture systems. *Aquaculture* 2012; 338: 237–245.
- Peirong Z, Wei L. Use of fluidized bed biofilter and immobilized *Rhodopseudomonas palustris* for ammonia removal and fish health maintenance in a recirculation aquaculture system. *Aquaculture Research* 2013; 44(3): 327–334.
- Rogers GL, Klemetson SL. Ammonia removal in selected aquaculture water reuse biofilters. *Aquacultural Engineering* 1985; 4: 135–154.
- Rogers GL. Ammonia removal in selected aquaculture water reuse biofilters. *Aquacultural Engineering* 1985; 4: 135–154.
- Rosenthal H, Krüner G. Treatment efficiency of an improved ozonation unit applied to fish culture situations. *Ozone Sci. Eng.* 1985; 7(3): 179–190.
- 齊藤節雄, 高丸禮好, 森 立成. 生物濾過処理による魚類飼育海水の高度利用技術開発試験. 平成5年度北海道立栽培漁業総合センター事業報告書. 1994: 69–76.
- 佐伯有常. 魚介類の循環濾過式飼育法の研究基礎理論と装置設計基準. 日水誌 1958; 23: 684–695.
- 早乙女浩一. 栽培漁業の現状と課題. 日本水産学会誌 2009; 75(1): 131–137.
- 佐野和生. 水の再利用. 養殖工学概論. 緑書房, 東京. 1988; 140–156.
- Sauther N, Grasmick A, Blancheton LP. Biological denitrification applied to a marine closed aquaculture system. *Water Research* 1998; 32(6): 1932–1938.
- Schneider O, Schram E, Kals J, van der Heul J, Kankainen M, van der Mheen H. Welfare interventions in flatfish recirculation aquaculture systems and their economical implications. *Aquaculture Economics & Management* 2012; 16: 399–413.
- Schon G, Engel H. Der Einfluss des Lichtes auf *Nitrosomonas europaea*. *Win. Arch. Mikrobiol.* 1962; 42: 415–428.
- Schram E, Verdegem MCJ, Widjaja RTOBH, Kloet CJ, Foss A, Schelvis-Smit R, Roth B, Imsland AK. Impact of increased flow rate on specific growth rate of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*, Rafinesque 1810) *Aquaculture* 2009; 292: 46–52.
- Schroeder, G.L. Carbon and nitrogen budgets in manured fish ponds on Israel's coastal plain. *Aquaculture* 1987; 62: 259–279.
- Seo J-K, Jung II-H, Kim M-R, Kim BJ, Nam S-W, Kim S-K. Nitrification performance of nitrifiers immobilized in PVA (polyvinyl alcohol) for a marine recirculating aquarium system. *Aquacultural Engineering* 2001; 24(3): 181–194.
- Sharma B, Ahlert RC. Nitrification and nitrogen removal. *Wat. Res.* 1977; 11: 897–925.
- Spotte SS, Adams G. Pathogen reduction in closed aquaculture systems by UV radiation: Fact or Artifact? *Marine Ecology – Progress Series* 1981; 6: 295–298.
- Suhr KI, Pedersen PB. Nitrification in moving bed and fixed bed biofilters treating effluent water from a large commercial outdoor rainbow trout RAS. *Aquaculture* 2010; 42: 31–37.
- 水産動物の種苗の生産及び放流並びに水産動物の育成に関する基本方針. 「水産動物の種苗の生産及び放流並びに水産動物の育成に係る技術の開発に関する事項」. 2010; 4p.
- 水産白書. 「我が国水産業をめぐる動き」. 農林水産省, 東京. 2013; 108–112.
- Summerfelt ST, Cleasby JL. A review of hydraulics in fluidized-bed biological filters. *ASAE Trans.* 1996; 39(3): 1161–1173.
- Summerfelt ST, Hochheimer JN. Review of ozone processes and applications as an oxidizing agent in aquaculture. *The Progressive Fish-Culturist* 1997; 59: 94–105.
- Summerfelt ST, Sharrer MJ. Design implication of carbon dioxide production within biofilters contained in recirculating salmonid culture systems. *Aquacultural Engineering* 2004; 32: 171–182.

- Summerfelt ST, Wade EM. Fluidized-sand biofilters installed at two farms. *Recirc. Today* 1998; 1(1): 18-21.
- Summerfelt ST, Hankins JA, Durant MD, Goldman JN. Removing obstructions: modified pipe-lateral flow distribution mechanism reduces backflow in fluidized-sand biofilter. *Water Environ. Technol.* 1996; 8: 39-49.
- Summerfelt ST, Hankins JA, Weber AL, Durant MD. Ozonation of a recirculating rainbow trout culture system II. Effects on microscreen filtration and water quality. *Aquaculture* 1997; 158: 57-67.
- Summerfelt ST, Vinci BJ, Piedrahita RH. Oxygenation and carbon dioxide control in water reuse systems. *Aquacultural Engineering* 2000; 22: 87-108.
- Summerfelt ST, Sharrer MJ, S.M. Tsukuda SM, Gearheart M. Process requirements for achieving full-flow disinfection of recirculating water using ozonation and UV irradiation. *Aquacultural Engineering* 2009; 40(1): 17-27.
- Summerfelt ST. Engineering design of modular and scalable recirculating systems containing circular tanks, microscreen filters, fluidized-sand biofilters, cascade aerators, and low-head or U-tube oxygenators. pp. 217-244 in G.S. Libey and M.B. Timmons, editors. *Aquacultural Engineering Society Proceedings II: Successes and failures in commercial recirculating aquaculture*. Northeast Regional Agricultural Engineering Service, Ithaca, New York. 1996.
- Summerfelt ST. Ozonation and UV irradiation - an introduction and examples of current applications. *Aquacultural Engineering* 2003; 28: 21-36.
- Summerfelt ST, Hankins JA, Heinen JM, Weber AL, Morton JD. Evaluation of the triangle TM microsiege filter in a water-reuse system. pp. 45 In world aquaculture society symposium (Proceedings). World aquaculture society, Baton Rouge, Louisiana. 1994.
- Suzuki Y, Maruyama T, Numata H, Sato H, Asakawa M. Performance of a closed recirculating system with foam separation, nitrification and denitrification units for intensive culture of eel: towards zero emission. *Aquacultural Engineering* 2003; 29: 165-182.
- Takeuchi T, Endo M. Recent advances in closed recirculating aquaculture systems. *Eco-Engineering* 2004a; 16(1): 15-20.
- Takeuchi T, Endo M. Nutrient removal from aquaculture waste using the green alga *Scenedesmus quadricauda*. *Eco-Engineering* 2004b; 16(3): 195-201.
- Tal Y, Watts JEM, Schreier SB, Sowers KR, Schreier HJ. Characterization of the microbial community and nitrogen transformation processes associated with moving bed bioreactors in a closed recirculated mariculture system. *Aquaculture* 2003; 215: 187-202.
- Tal Y, Schreier HJ, Sowers KP, Stubblefield JD, Place AR, Zohar Y. Environmentally sustainable land-based marine aquaculture. *Aquaculture* 2006; 286: 28-35.
- Tam NFT, Wong YS, Leung G. Effect of exogenous carbon sources on removal of inorganic nutrient by the nitrification-denitrification process. *Water Research* 1992; 26: 1229-1236.
- Terjesen BF, Ulgenon Y, Faera SO, Summerfelt ST, Brunsvik P, Baeverfjord G, Nerland S, Takle H, Norvik OC, Kittelsen A. RAS research facilities dimensioning and design: a special case compared to planning production systems. In *Aquaculture Engineering Society Issues Forum Proceeding*. Roenoke, Virginia, 23rd-24th July, 2008. 223-238.
- Theisen DD, Stansell DD, Woods LC. Disinfection of nauplii of *Artemia franciscana* by ozonation. *The Progressive Fish-Culturist* 1998; 60(2): 149-151.
- Timmons MB. Use of foam fractionators in aquaculture. In: Timmons, M.B., Losordo, T.M. (eds.), *Aquaculture Water Reuse System: Engineering Design and Management*. Elsevier, Amsterdam, pp. 247-279. 1994.
- Timmons M, Chen S, Weeks N. Mathematical model of a foam fractionator used in aquaculture. *J. World Aquaculture Soc.* 1995; 26: 225-233.
- Timmons MB, Summerfelt ST. Application of fluidized-sand biofilters. In: Libey GS, Timmons MB. (eds.), *Proceedings of the Second International Conference on Recirculating Aquaculture*, Virginia Polytechnic Institute and State University, Roanoke, VA, pp. 342-354. 1998.
- Timmons MB, Ebeling JM, Wheaton FW, Summerfelt ST, Vinci BJ. *Recirculating Aquaculture Systems*. Cayuga Aqua Ventures, Ithaca, New York, p. 647. 2001.
- Timmons MB, Holder JL, Ebeling JB. Microbead Filters: Cost-Effective, Scalable Filtration. *Global Aquaculture Advocate* 2005; 8: 68-69.
- Timmons MB, Holder JL, Ebeling JB. Application of microbead biological filters. *Aquacultural Engineering* 2006; 34: 332-343.
- 鳥居茂樹, 齊藤節雄, 森 立成, 高丸禮好, 川真田憲治, 清野勝博, 余湖孝吉, 川崎周次成. ヒラメ種苗生産における好適飼育条件について - 生物濾過処理によ

- る魚類飼育海水の高度利用技術開発試験－平成6年度水産試験研究成果発表会講演要旨集. 1994 ; 4p.
- Van Gorder SD, Jug-Dugakovic J. Performance characteristics of rotating biological contactors within a commercial recirculating aquaculture system. In: Proceedings of the Fifth International Conference on Recirculating Aquaculture, July 2005; 22–24, pp. 350–360.
- Van Rijn J. The potential for integrated biological treatment systems in recirculating fish culture – A review. *Aquaculture* 1996; 139: 181–201.
- Van Rijn J, Barak Y. Denitrification in recirculating aquaculture systems: from biochemistry to biofilter. In: The Second International Conference on Recirculating Aquaculture, Cooperative Extension/Sea Grant, Virginia Tech, Blacksburg, Virginia, pp. 179–187. 1998.
- Van Rijn J, Tal J, Schreier HJ. Denitrification in recirculating systems: Theory and applications. *Aquacultural Engineering* 2006; 34:364–386.
- Van Rijn J. The potential for integrated biological treatment systems in recirculating fish culture—A review. *Aquaculture* 1996; 139: 181–201.
- Von Gunten U, Hoigne J. Bromate formation during ozonation of bromide-containing waters: interaction of ozone and hydroxyl radical reactions. *Environ. Sci. Technol.* 1994; 28(7): 1234–1242.
- Wang H, Liu C-F, Qin C-X, Cao S-Q, Ding J. Using a macroalgae *Ulva pertusa* biofilter in a recirculating system for production of juvenile sea cucumber *Apostichopus japonicus*. *Aquacultural Engineering* 2007; 36(3): 217–224.
- Watson SW. Characteristics of a marine nitrifying bacterium, *Nitrosocystis oceanus* sp. N. *Limnol. Oceanogr.* 1965; 10: 274–289.
- Watson SW. Taxonomic considerations of the family *Nitrobacteraceae* Buchanan. *Int. J. Systematic Bacteriology* 1971; 21(3): 254–270.
- Weeks N, Timmons M, Chen S. Feasibility of using foam fractionation for the removal of dissolved and suspended solids from fish culture water. *Aquacultural Engineering* 1992; 11: 251–265.
- Westerman PW, Losordo TM, Wildhaber ML. Evaluation of various biofilters in an intensive recirculating fish production facility. *Trans. ASAE* 1996; 39: 723–727.
- Wheaton F, Hochheimer J, Kaiser GE. Fixed film nitrification filters for aquaculture. In: Brune DE, Tomasso JR. (Ed.), *Aquaculture and Water Quality*. World Aquacult. Soc., Baton Rouge, LA, pp. 272–303. 1991.
- Wilderer PA, Jones WL, Dau U. Competition in denitrification systems affecting reduction rate and accumulation of nitrite. *Water Res.* 1987; 21: 239–245.
- World Population Prospects. The 2012 version. “Highlights and Advance Tables.” United Nations New York. 2013.
- Wortman B, Wheaton F. Temperature effects on biofilm nitrification. *Aquacultural Engineering* 1991; 10(3): 183–205.
- Xiao Y, Zeng GM, Yang ZH, Liu YS, Ma YH, Yang L, Wang RJ, Xu ZY. Coexistence of nitrifiers, denitrifiers and anammox bacteria in a sequencing batch biofilm reactor as revealed by PCR-DGGE. *Journal of Applied Microbiology* 2009; 106: 496–505.
- Yang WT, Hanlon RT, Lee PG, Turk PE. Design and function of closed seawater systems for culturing loliginid squids. *Aquacultural Engineering* 1989; 8(1): 47–65.
- Yoshioka T, Saijo Y. Photoinhibition and recovery of NH_4^+ -oxidizing bacteria and NO_2^- -oxidizing bacteria. *J. Gen. and Appl. Microbiology* 1984; 30: 151–166.
- Zhang S-Y, Li G, Wu H-B, Liu X-G, Yao Y-H, Tao L, Liu H. An integrated recirculating aquaculture system (RAS) for land-based fish farming: The effects on water quality and fish production. *Aquacultural Engineering* 2011; 45: 93–102.
- Zheng H, Liu Y, Sun G, Gao X, Zhang Q, Liu Z. Denitrification characteristics of a marine origin psychrophilic aerobic denitrifying bacterium. *Journal of Environmental Sciences* 2011; 23(11): 1888–1893.
- Zheng H-Y, Liu Y, Gao X-Y, Ai G-M, Miao L-L, Liu Z-P. Characterization of a marine origin aerobic nitrifying-denitrifying bacterium. *Journal of Bioscience and Bioengineering* 2012; 114(1): 33–37.
- Zhu S, Chen S. The impact of temperature on nitrification rate in fixed film biofilters. *Aquacultural Engineering* 2002; 26: 221–237.

循環濾過式飼育技術について（総説） 第2報 種苗生産への適用

齊藤節雄

北海道立総合研究機構栽培水産試験場

Recirculating aquaculture system (RAS) (Review) II. Applications of RAS to seed production

SETSUO SAITO

Mariculture Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, *Muroran, Hokkaido, 051-0013,*

The application of RAS to seed production has been recently developed not only for reducing production costs but also for preventing disease outbreaks. Biological filtration is a key technology for RAS. The aim of this review is to identify the water quality-improving novel bacteria (anammox) and archaea that are required using molecular techniques and to apply the results to biological filtration, and to describe enrichment culture techniques and immobilization technologies for the microorganisms. RAS technology has been applied to prepare a stable, automatic culture of rotifers. The technology has also been used for low-salinity rearing water for improving the growth and survival of seeds. The production of marine species at the larval stage has shown benefits in terms of increased growth, survival, and health as a result of biologically treated, conditioned, or matured water containing probiotics.

キーワード：アーキア、アナモックス、シオミズツボウムシ、種苗生産、循環濾過、低塩分、プロバイオティクス

北海道における栽培漁業技術開発は、開始されてから約40年が経過した。これまでに、実に様々な魚種について種苗生産に関する試験研究が実施されてきた。魚類、貝類、甲殻類等々50種近くある（Table 1）。しかし、実際に「事業化」され、大量種苗生産、大量放流が実施されている魚種は多くはなく、その代表的なものはエゾアワビ、エゾパフンウニ、キタムラサキウニ、ヒラメ、クロソイ、ニシン、マツカワ等である（北海道水産林務部水産振興課：栽培漁業基本計画の概要http://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/ssk/kihon/fifth/gaiyo_ki.htm）（2014.5.23）。

近年、栽培漁業を取り巻く環境は厳しさを増し、事業効果において従来からの一代回収型の栽培漁業では、採算性の面で立ち行かなくなることも危惧されている（北田，1998；水産庁；早乙女，2009）。種苗放流に掛かるコストでは、種苗生産・中間育成に掛かるコストが大きな割合を占めており、その内訳としては、人件費を除けば飼育水の揚水・送水ポンプの電気代、水温の調整等に掛かる燃油代等の経費が大きく、餌代を加えるとほぼ80％に達する（鴨志田，2008）。

我が国の栽培漁業における種苗生産は、基本的に海の近くに陸上施設を建設し、前浜から揚水した海水を掛け流して飼育する方式が一般的である。このシステムは、常に新鮮な海水が供給されるため、水質を良好に保つことが比較的容易である反面、取水、濾過、調温のために、電気・ガス代等が常に掛かるため、施設の維持を含めたランニングコストが嵩む。施設の規模が大きくなり事業規模となれば、建設のためのインシヤルコストも莫大になる。

栽培漁業は、費用対効果の観点から一層の経費節減が求められており、これまでに、飼育技術の向上や安価な餌の使用、人件費等の節約を行ってきたが限界がある。経費の内大きな割合を占める燃油代等を含む光熱費を節減するためには、やはり、揚水、濾過、調温等の飼育システムそのものに踏み込んだ「抜本的」な改良が必要である。

魚介類を飼育する際に、一度使用した海水を繰り返し再利用する方法として、「循環濾過式飼育システム（RAS）」がある。RASを用いた養殖のメリットとしては、①防疫

Table 1 Changes in the marine species that were studied for seed production technology at the Hokkaido Institute of Mariculture & Mariculture Fisheries Research Institute

[illegible]

○ : basic study for seed production
 ◎ : mass production study

対策が容易（取水を介した病原体の侵入の回避）、②安全・安心な生物生産（薬剤の不使用と海洋汚染等からの回避）、③ランニングコストの削減（加温、冷却に掛かるエネルギーの低減）、④海に依存しない生産システムの構築も可能（人工海水、地下海水の利用）、⑤排水処理等管理の徹底による環境保全等がある。特に近年種苗生産におけるコスト削減が大きな課題として扱われ、飼育水の加温・冷却に掛かるエネルギーコストの低減化が期待される本システムの必要性が高まって来ている（マリノフォーラム21種苗生産システム研究会，2000；遠藤，2012）。

海外では、RAS技術を種苗生産に適用する取り組みが2000年代から盛んになっており（Attramadal *et al.*, 2012; Lee and Ostrowski, 2001; Verner-Jeffreys *et al.*, 2003），我が国では、独）水産総合研究センターにおいて主に海産魚類を対象に技術開発が進展している（山本，2011）。北海道においても、既に数多くの種苗生産施設が稼働しており（北海道水産林務部水産振興課：海域別栽培漁業推進計画の概要http://www.pref.hokkaido.lg.jp/sr/ssk/kihon/fifth/gaiyo_ka.htm）（2014.5.23），栽培漁業の今後の発展を考えると、極力エネルギーコストを削減し、種苗生産コストの抜本的な低減化を図ることが重要である。本稿では「種苗生産」に焦点を当て、循環濾過式飼育システムを種苗生産に適用する際に必要となる技術について概観する。

1. 循環濾過式飼育システムを種苗生産へ適用する際に必要となる要素技術

種苗生産における循環濾過式飼育システムについても、いわゆる養殖を目的とした循環濾過式養魚システムと、基本的なシステム構成において大きく変わるところはない。しかし、孵化仔魚や幼生から飼育が開始されるため、餌としては、生物餌料であるシオミズツボワムシ（以下ワムシ）やアルテミア、或いは植物性プランクトンが与えられ、更に飼育水にもいわゆる「水づくり」のために、クロレラ等の植物性プランクトンが添加されるのが一般的である。従って、孵化仔魚や幼生の飼育段階においては、ほぼ止水状態で飼育される。水質の状況を見ながら徐々に循環を開始し、水質の浄化を促すことになる。循環ポンプによる飼育水の換水率が高いと、生物餌料であるワムシ、アルテミアの損失が多くなり非効率であるため、生物餌料を回収、再利用することが必要となる。また、飼育水中のクロレラ等植物性プランクトンが有機懸濁物除去のためのゴミ取り装置により排出されることも、仔魚期の飼育にとっては問題である。

循環濾過式養魚システムでは、循環ポンプにより飼育水をシステム内で循環させることで、魚介類飼育水槽からの排水を受水槽に受け、泡沫分離装置によりゴミ等を

除去し、熱交換機で調温した後、生物濾過器で水質を浄化（アンモニア、亜硝酸等の除去）し、紫外線装置等で殺菌・消毒した後、飼育水槽へ給水する。この水処理工程で最も重要なのが生物濾過装置であり、アンモニア→亜硝酸→硝酸→脱窒の分解過程を担うバクテリアである。バクテリア（硝化・脱窒細菌）の分解性能の向上がキーポイントとなる。生物濾過器のコンパクト化、高性能化がコスト低減化の観点から極めて重要である。新水の供給をほぼゼロにする「閉鎖」循環濾過飼育システムにおいては、硝化工程で生成される硝酸が高濃度に飼育水中に蓄積されるため、硝酸を窒素ガスとして除去する脱窒工程が必要である。

魚類の種苗生産においては必須の生物餌料であるワムシの培養に、循環濾過システムを適用した生産技術の開発が今世紀に入り盛んになっている。安定した培養生産による生物餌料の確保のみならず、培養システムの機械化、自動化を図ることによる省力化、低コスト化が期待される。取水した海水中には病原性の微生物が含まれている可能性があるため、紫外線照射や電解海水による殺菌が必要である。病原体フリーの人工海水を利用すれば、疾病対策は万全であるが、購入コストが問題と成る。

水産増養殖において、魚病が発生した際の対処法としては、従来から薬剤の投与がある。抗生物質が使用され、病原微生物を排除することが行われてきた。しかし、耐性菌の出現等問題も多く、安易に抗生物質に頼らない魚病対策が求められている。この様な背景から水産分野においても、プロバイオティクスの有効活用が注目される様に成ってきた。「掛け流し」飼育に比べ、飼育水中のプロバイオティクス菌の量的コントロールが容易と考えられる循環濾過飼育における活用が期待される。

これらの要素技術について、①生物濾過装置の機能向上、②ワムシ培養への適用、③人工海水の利用、④プロバイオティクスの利用の順に解説する。

2. 生物濾過装置の機能向上

硝化細菌には、アンモニア態窒素を亜硝酸態窒素に酸化する細菌群と亜硝酸態窒素を硝酸態窒素に酸化する細菌群とがあり、濾材熟成過程におけるそれぞれの増殖特性が異なることが知られている。両細菌群共に十分に熟成させるためには、少なくとも3カ月間は必要とされている。また、循環濾過式飼育システムにおける生物濾過器は、従来からブラックボックスとして扱われ、濾材に繁殖する細菌の同定や定量化は直接行われず、水質変化により熟成状況を見極め、システムの運転条件を決めているのが現状である。

海水中に存在する硝化・脱窒細菌の増殖を促すだけで

なく、積極的に優れた硝化・脱窒能力を持つ細菌を探索、選抜、株培養し、必要に応じて随時生物濾過器における利用を図ることが重要である。高分子の透過性ビーズに包括する微生物固定法も開発されており (Sumino *et al.*, 1991; 1992), より効率的な培養, 定着技術への応用が望まれる。

近年下水処理水の有効利用のため, 高度な処理が必要とされ, 特に都市部においては, 新たな敷地確保の困難性から省スペース施設が求められている。そのため標準活性汚泥法に替わる新しい下水処理プロセスとして, 硝化細菌を曝気槽内部に高濃度に保持できる濾過法や担体投入法が採用され, 反応槽の小型化と硝化処理の安定化のための技術開発が行われている。これら排水処理分野における技術は, RAS 技術の改良へ, 更には種苗生産へ適用され, 生産コストの削減が期待される。

2.1 微生物の固定化

酵素, 微生物等の生体触媒を, 活性を維持した状態で水に不溶性にすることを「固定化」という。微生物を担体に固定化する方法は, 包括法と結合法に大別される。包括固定化法は, 発酵産業で実用化されており (千畑, 1975), 排水処理においてもバイオリアクターの開発が進められて来た (Hashimoto *et al.*, 1986; 橋本, 1989; 江森ら, 1995)。結合固定化法では, ポリエチレングリコール等を主材料として硝化細菌を高濃度に保持した担体が開発され, この担体を濾過槽に添加することで, 反応槽のコンパクト化を図り, 従来の硝化法と同等の滞留時間で, BOD と窒素の同時処理が可能な窒素除去リアクターが開発されている (宮崎・中原, 2002)。

2.1.1 包括固定化法

包括固定化法は, ポリエチレングリコールやポリビニルアルコール等の水溶性高分子と微生物を混合し, 水溶性高分子を重合, ゲル化させることで, 高分子ゲルの格子中に微生物を固定化する方法である。担体の形状は通常立方体や直方体で, 材質にはポリエチレングリコール, ポリビニルアルコール等が使用されている。包括固定化法は, 直ちに活性化できる長所もあるが, 固定化操作や固定化後の貯蔵条件に制約が多い。

循環濾過飼育システムに本法を適用した研究が多く報告されている (Nilson *et al.*, 1980; 植本ら, 1991, 1993, 1994; 渡部ら, 1993; Nagadomi *et al.*, 1999; Sung-Koo *et al.*, 2000; Seo *et al.*, 2001; Jae-Koan *et al.*, 2001; Park *et al.*, 2001; Tal *et al.*, 2003; Achuthan *et al.*, 2006; Kumar *et al.*, 2009)。しかし, 種苗生産への適用には至っていない。

2.1.2 結合固定化法

結合固定化法は, 砂や活性炭, プラスチックビーズの様な水に不溶性の担体表面に微生物を, 微生物自身が生産する粘性物質を介して自然発生的に付着させ生物膜を形成させる方法である。担体の形状は, 球状, 円柱状, 中空円筒状, 立方体, 直方体等であり, 材質にはポリエチレングリコール, 化学修飾セルロース, ポリウレタンフォーム, ポリビニルアルコール, 発泡ポリプロピレン, ポリエステル球状繊維塊, 高密度ポリエチレン等がある。

結合固定化法で作成されたポリプロピレンを基材とする中空筒状の固体で, 表面に微細な凹凸を設けているものでは (宮崎・中原, 2002) 次の様な特長がある。1) 比表面積が大きく, 大量の微生物を保持できる。2) 比重が水に近く, 反応タンク内で均一に分散できる。3) ポリプロピレンは, 生分解されず, 物理的強度が高く, 摩耗に強く, 担体の補充が不要。4) 硝化細菌等増殖速度が小さい有用微生物を反応タンク内に保持でき, 湿潤状態の保存が不要なため, 保管が容易である。

2.2 新規生物学的窒素除去

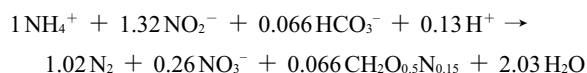
一般的に生物学的窒素除去法は, アンモニア酸化細菌及び亜硝酸酸化細菌を用いた好気条件で $\text{NH}_4\text{-N}$ を酸化する硝化工程と脱窒細菌を用いて嫌気条件で $\text{NO}_2\text{-N}$, $\text{NO}_3\text{-N}$ を窒素ガスに還元する脱窒工程とを組み合わせた硝化/脱窒法が最もよく知られている。

排水処理プロセスにおいては, 硝化/脱窒法の欠点とも言える硝化工程での pH 制御と多大な曝気動力, そして脱窒工程での多量の有機物 (メタノール等) の添加に伴う処理費用増加の問題を解決するために様々な変法が開発されてきた。しかし, 硝化工程と脱窒工程の組み合わせであることと, そこで利用される生物種はほぼ同じであるため, 根本的な解決には至らなかった。

硝化細菌は, 今から 100 年以上も前にその存在が証明されており, 硝化/脱窒は各々の細菌が担うものと考えられていた。しかし, 近年新たな細菌が発見され, 学術的にも実用上も注目を集めている。

2.2.1 アナモックス (Anammox)

1995 年オランダのデルフト工科大学の研究グループにより発表された Anammox (嫌氣的アンモニア酸化; Anaerobic Ammonium Oxidation) は, 全く新規な生物学的窒素除去プロセスである (Mulder *et al.*, 1995; van de Graaf *et al.*, 1995)。Anammox 反応は, 亜硝酸 ($\text{NO}_2\text{-N}$) を電子受容体としてアンモニア ($\text{NH}_4\text{-N}$) を酸化する微生物による酸化還元反応であり, 次式で表され, アンモニアと亜硝酸を直接窒素ガスに変換する。



すなわち、1モルのアンモニアを除去するために、1.32モルの亜硝酸を必要とし、1.02モルの窒素ガス（N₂）と0.26モルの硝酸（NO₃-N）を生成する。この反応は無酸素条件下で起こること、また、有機物を必要としない独立栄養性生物による反応であることから、従来の硝化/脱窒法とは全く異なった新しい反応である（Strous *et al.*, 1998）。

Anammox微生物は、アンモニアと亜硝酸を基質とする性質の他に、増殖速度が0.0027（h⁻¹）、すなわち倍加時間が10.7日であり、増殖速度が極めて遅い。また酸素への暴露により可逆的な反応阻害を受けるという性質を有する（Strous *et al.*, 1997a）。また、基質となる亜硝酸は100 mgN/L以上の濃度になるとAnammox反応に阻害を与える（Strous *et al.*, 1999a）。温度やpH等、増殖に適する条件を調べた報告では、至適pHは7.0～8.5（最大速度は8.0）、至適温度は30～36℃付近である（Strous *et al.*, 1997b）。

Strous *et al.* (1999b) は、排水処理工程におけるAnammox反応槽から取り出したバイオフィルムを構成する細胞の16S rRNA遺伝子の塩基配列を調べた。彼らはAnammox菌が、これまで知られていた最も近いバクテリアでも相同性が80.2%しかなく、Planctomycetes門に属する新規な細菌であることを発見した。その後Anammox反応に関する研究報告が数多く出されている。Anammoxに関与する微生物が複数存在し、環境中に広く分布し、地球上の窒素サイクルに大きな割合を占めている可能性が指摘されており（Kuypers *et al.*, 2003; Dalsgaard *et al.*, 2003; Trimmer *et al.*, 2003; Kuypers *et al.*, 2005; Tal *et al.*, 2005; Meyer *et al.*, 2005; Trimmer *et al.*, 2005; Hu *et al.*, 2011）、これまでに、*Candidatus* ‘Brocadia’, ‘Kuenenia’, ‘Scalindua’, ‘Anammoxoglobus’, の4グループが知られている（Penton *et al.*, 2006）。

2.2.2 アナモックス菌の利用

2.2.2.1 排水処理分野における利用

排水処理場における従来の窒素処理技術は、生物学的硝化/脱窒法が用いられており、排水中のアンモニアを硝化細菌により全量硝酸へ酸化する硝化工程とその硝酸を有機物（メタノール等）と共に脱窒菌により窒素ガスに変換する脱窒工程を経る。硝化工程での多大な曝気動力や脱窒工程での多量の有機物添加を必要とし、処理コストの増加が課題となっている。

アナモックス反応を用いた窒素処理システムでは、独立栄養性のアナモックス菌により嫌気条件下で、アンモニアと亜硝酸を直接窒素ガスに変換する。排水処理等の

分野においても活性汚泥の成分として重要性が増している（Strous *et al.*, 1997b; Toh *et al.*, 2002; Schmidt *et al.*, 2003; Egli *et al.*, 2003; Dapena-Mora, 2004; Jianlong and Jing, 2005; Isaka *et al.*, 2007; Pathak *et al.*, 2007; Hsia *et al.*, 2008）。

アナモックス反応を用いた窒素処理システムは、アナモックス槽の前段に、約半量のアンモニアを亜硝酸に酸化する亜硝酸型硝化槽を付加した2槽型のシステムとなる。アナモックス菌及び硝化菌を各々包括固定化した担体を各槽に使用し、担体内でアナモックス菌や硝化菌をそれぞれ高濃度に保持し、高い処理速度と安定性能が得られる。従って、アンモニアを約半量だけ亜硝酸に酸化することで曝気動力の削減ができ、かつ有機物を添加することなく窒素ガスに変換できるため、省エネルギー、低コスト型の窒素処理システムである（木村・井坂, 2013）。

アナモックス菌の集積培養に関しては、Nakajima *et al.* (2008) が初めての成功例とされ、NH₄Cl, NaNO₂を海水に添加しながら、約1年間継続培養した。16S rRNA遺伝子を調べた結果、*Candidatus* ‘Scalindua wagneri’ と同定された。集積培養は、生物濾過器における濾材の熟成を早める意味で極めて有効とされており、その後も研究開発が続けられている（Lopez *et al.*, 2008; van de Vossenberg *et al.*, 2008; Kawagoshi *et al.*, 2009; Kawagoshi *et al.*, 2010; Ni *et al.*, 2010; Shen *et al.*, 2012; Gao *et al.*, 2012）。また、細菌群のメタゲノム解析（van de Vossenberg *et al.*, 2013）を行う際にも活用される。

2.2.2.2 循環濾過飼育における利用

Tal *et al.* (2006) は、循環濾過飼育における生物濾過器の濾材に形成されたバイオフィルムを16S rRNA遺伝子解析によりアナモックス菌を分離し、嫌氣的アンモニア酸化に関与していることを初めて報告した。その後Lahav *et al.* (2009) は、脱窒反応におけるアナモックス活性を定量的に解析し、循環濾過飼育システムにおける生物濾過器への応用研究が続けられている。

2.2.3 アーキア (Archaea)

古細菌（アーキア）は、バクテリアと形態はほとんど同一であるが異なる系統に属し、16S rRNA遺伝子解析から得られる進化的な類縁性は、細菌と真核生物も離れている。一般的にはメタン菌、高度好塩菌、好熱好酸菌、超好熱菌等が知られており、いわゆる極限環境に生息する微生物である。

しかし、近年極限環境だけでなく、より温和な環境にも古細菌が存在し（DeLong, 1998）、例えば極地の海、湖等の冷たい環境において、古細菌の遺伝子が高頻度で検

出されている (Lopez-Garcia *et al.*, 2001)。その他に海洋 (DeLong, 1992; Fuhrman *et al.*, 1992; Konneke *et al.*, 2005; Hallam *et al.*, 2006; Mincer *et al.*, 2007; Agogue *et al.*, 2008; Beman *et al.*, 2008; Abell *et al.*, 2010)、土壌 (Ochsenreiter *et al.*, 2003) 等の一般的な条件にも古細菌は存在し、メタゲノム解析等の手法によりその存在が明らかにされつつある (Venter *et al.*, 2004; Treusch *et al.*, 2005; Biddle *et al.*, 2008; Walker *et al.*, 2010)。

一般的な海洋においては、細菌数当たりで微生物の約20%を古細菌が占めている (DeLong and Pace, 2001)。2005年に純培養が報告されたCrenarchaeotaに属する*Nitrosopumilus maritimus*を含む海洋性アーキアは、アンモニア酸化作用を持ち、これら生物が海洋の炭素、窒素サイクルに重要な役割を果たしている (Francis *et al.*, 2005)。

古細菌の窒素循環への関与が近年注目されており、メタゲノム解析により、アンモニアモノオキシゲナーゼ遺伝子 (*amoA*, *amoB*, *amoC*) を有するCrenarchaeotaが海洋、土壌何れにおいてもアンモニア酸化細菌を遥に上回ることが示されている (Leininger *et al.*, 2006; Wuchter *et al.*, 2006; Francis *et al.*, 2007)。

2.2.3.1 排水処理分野における利用

アーキアのアンモニア酸化能力に注目し、排水処理への利用が試みられている (Park *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2009; Kayee *et al.*, 2011; Wu *et al.*, 2013; Limpiyakorn *et al.*, 2013)。集積培養に関しても近年研究が盛んになりつつある (Santoro and Casciotti, 2011; Jung *et al.*, 2011; Xu *et al.*, 2012)。

2.2.3.2 循環濾過飼育における利用

循環濾過システムにおける生物濾過槽からもメタゲノム解析によりアーキアが分離されており (Konneke *et al.*, 2005)、生物濾過プロセスにおける有効活用が期待されている。硝化・脱窒工程を担うバクテリアやアーキアの同定、定量化、更に固定化技術を応用した生物濾過器の立ち上げの迅速化と安定化を図るためにも、遺伝子解析技術を駆使した研究開発が望まれる。

2.2.4 硝化脱窒細菌の挙動把握のための菌の同定と機能遺伝子の定量

処理プロセスの高度効率化、省エネルギー、低コスト化を考慮すると、処理に携わる微生物個体群の変遷と、それら微生物の活性及び生物濾過の特性を結びつけ、工学的に評価、解析することが重要である。

しかし、既存の技術で単離、培養できる微生物は全体の数%に過ぎず、微生物の挙動や群集構造全体を把握す

ることは困難であるため、単離、培養を必要としない分子生物学的手法の導入が重要である。水処理プロセス内の微生物叢を構成する細菌の同定、定量には、クローニング法、シーケンス法、T-RFLP法、FISH法、DGGE法等のDNA解析技術が用いられている。

一方、亜硝酸イオンを一酸化窒素に還元する亜硝酸還元酵素 (Nitrite Reductase; NIR) をコードする*nir*遺伝子をPCR法で特異的に検出することにより、脱窒細菌叢を評価することもできる (Braker *et al.*, 2000; Prieme *et al.*, 2002)。Real time PCR法を用いた脱窒素細菌が有する*nirS*遺伝子の定量法が確立されている (Gruntzig *et al.*, 2001)。脱窒細菌の異なる種では、*nirS*遺伝子又は*nirK*遺伝子のどちらか一方を保有する (Braker *et al.*, 1998) とされており、アーキアにおいても同一種からそれぞれ一方の遺伝子が検出されている (Abell *et al.*, 2010; Lund *et al.*, 2012)。

3. ワムシ培養への適用

ワムシ (*Brachionus plicatilis*) は、海産魚の種苗生産においては、必須の餌料プランクトンであり、安定した培養を行うことが、種苗生産の成否を決めると言っても過言ではない。ワムシは、大きさ約100~300 μ mの動物性プランクトンであるが、単一の種では無く、遺伝的には14種以上に分類される複合種である (福所・平山, 1989)。種苗生産の現場では、SS型、S型、L型と便宜的に大きさで3つのグループに分けられている。元来、養鰻池でしばしば大発生して「水変わり」を起こす有害動物プランクトンの一種 (伊藤, 1957) であったが、1960年代に魚類の初期餌料として利用され (伊藤, 1960)、1970年代の種苗生産技術の飛躍的發展に大きく貢献した。

3.1 従来型培養法

従来から採用されているバッチ式の回分培養法や間引き式の培養法等の技術は既に確立している (桑田, 2000a) が、新たに高密度培養法 (Yoshimura *et al.*, 1997; Hino *et al.*, 1997) や連続培養法 (Fu *et al.*, 1997; 桑田, 2000b) が開発された。バッチ式培養法は、通常2~3日於きにワムシを植え継ぎながら培養、管理する方法であり、植え継ぐ度に水槽の洗浄や水溜の作業が必要であり、多くの手間が掛かる培養法である。また、これらの作業を頻繁に行うことで、ワムシの培養不調の原因となる細菌や原生動物の培養槽への混入等のリスクの高まることが指摘されている (桑田, 2000b)。

3.2 循環濾過式培養法

近年ワムシ培養の更なる効率化、省力化、安定化のため、循環濾過システムを組み込んだ培養法が試みられて

いる。ワムシの循環濾過式連続培養法は、新たな海水を全く補給しないため、必然的に廃水も出ず、極めて環境に優しい培養法でもある。循環濾過式飼育システムの構成要素である生物濾過装置、泡沫分離装置、オゾンあるいは紫外線殺菌装置等をワムシの連続培養装置に組み込んだ培養法が、近年盛んになって来ている。国内では水産総合研究センター（森田，2011）が、海外ではヨーロッパ（Suantika *et al.*, 2000, 2003; Attramadal *et al.*, 2010）、アメリカ（Bentley *et al.*, 2005; Delbos and Schwarz, 2009）を中心に、循環濾過システムを組み込んだワムシ培養法が試みられ、機械化、自動化も図られつつある（Sananurak *et al.*, 2009）。

水産総合研究センターで採用されている培養システムでは、培養槽1基に対して収穫槽1基と収穫したワムシを受ける水槽1基でこの水槽にゴミの除去する泡沫分離装置1基が連結しており、次の生物濾過槽でアンモニア等を硝化細菌により無害化した水を再び培養槽に戻す。ワムシ培養の際に培養水中に蓄積するアンモニアを生物濾過装置で無害な硝酸に酸化し、泡沫分離装置で浮遊物や微細なゴミ等を除去し、培養水を殺菌することで感染症の発生等の予防が期待される。

4. 人工海水の利用

通常種苗生産においては、前浜から取水した海水をろ過することで用水として使用している。しかし、その際に病原体が侵入する危険性は常について回り、紫外線殺菌等の処理の有効性が示されてはいる（Summerfelt *et al.*, 2009）ものの、事業規模となれば、処理する水量は莫大なものとなり、コスト増が懸念される。そこで、循環濾過飼育の用水に人工海水を用いることが出来れば、疾病対策は完璧なものとなる反面、購入コストが問題と成る。

一般に市販の人工海水は、観賞魚用に多くの商品が開発され、海水の取水が困難な立地の水族館等での利用や研究機関等における小規模な飼育実験の環境精度の向上を目的に使用されている（山本，2008）。

4.1 好適環境水

最近、低塩分環境下での種苗生産や低塩分人工海水（好適環境水）を用いた海産魚の飼育事例が報告されている（山本，2010）。従来から海産魚の種苗生産において低塩分海水を用いた仔稚魚の飼育事例が報告されており、成長、生残に好成績が得られている（森実ら，1983；御堂岡・飯田，2006；今井ら，2010；御堂岡，2011）。

魚類の体内浸透圧は、海水より低く淡水より高い。好適環境水は、魚類本来の体液に極力近づけたイオン組成と浸透圧であるため、浸透圧調節のためのエネルギーが

不要となり、その分成長が良好と成り（Canagaratnam, 1959; Lall and Bishop, 1976; Arunachalam and Ravichandrareddy, 1979；齊藤ら，1990），種苗生産においては特に生残率の向上に繋がると推察される。

循環濾過飼育においては、飼育水の塩分濃度を最適に保持することは、比較的容易に制御可能であることから、その有効活用が期待される（Riche *et al.*, 2012）。人工海水を利用する際には、コスト面のデメリットが大きな障害である。安価な人工海水の開発、あるいは、対象種の発育段階毎の最適な塩分濃度を探ることで、人工海水の使用量の低減化を図ることも可能であろう。

5. プロバイオティクスの利用

近年魚介類の疾病対策として、抗ウイルス活性を有する細菌や抗細菌活性を持つバクテリアが腸内細菌から発見され、抗生物質等の薬剤に頼らない、環境にも優しい方法が注目されている。免疫系の未発達な仔稚魚期（Uribe *et al.*, 2011）においては、特に有効と考えられている。抗ウイルス活性を有する細菌に関する研究としては、吉水・笠井（2007）があり、海産魚における種苗生産現場への適用が期待されている。また魚介類のプロバイオティクスに関する研究（杉田，2007）も盛んになり、ビタミン等生理活性物質の供給、消化酵素の生産、免疫増強、抗菌物質の産生等の効果が認められており、養殖等飼育技術の改良への応用が図られつつある。

これまでに日本のみならず海外においても、プロバイオティクスに関する研究が過去30年程続けられており、多くの総説が発表されている（Gatesoupe, 1999; Gomez-Gil *et al.*, 2000; Verschuere *et al.*, 2000; Irianto and Austin, 2002; Balcázar *et al.*, 2006; Farzanfar, 2006; Vine *et al.*, 2006; Tinh *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2008; Kesarcodi-Watson *et al.*, 2008; Ninawe and Selvin, 2009; Yousefian and Amiri, 2009; Merrifield *et al.*, 2010; Prado *et al.*, 2010; Nayak, 2010; Aguirre-Guzmán *et al.*, 2012; Mohapatra *et al.*, 2013）。

5.1 プロバイオティクスの定義と意義

プロバイオティクスとは、原生動物の生産物で、他の原生動物の増殖を促進する物質を表すとされ、Lilley and Stillwell（1965）によって初めて提唱された。その後、動物の腸内細菌叢に効果的な作用を及ぼす栄養補助剤として用いられる様になり（Parker, 1974），更にFuller（1989）は、宿主の腸内細菌叢組成を宿主の健康増進あるいは成長促進に有効な状態に保つ微生物と定義した。

プロバイオティクスの意義は無菌動物が、より容易に罹病することからも推測できる。プロバイオティクスは、微小藻類、酵母、グラム陽性菌、グラム陰性菌等を含む

微生物又は微生物が産生する物質で、宿主に対して健康に良く、養殖においては、病気の制御に用いられ、サプリメント飼料や抗生物質の代わりにも使用される (Irianto and Austin, 2002)。すなわち、プロバイオティクスと病原体とは、消化管内において空間的占有や栄養素の競合が生じ、宿主の免疫系が刺激されると共に、食欲増進、ビタミン産生、解毒、不消化物の除去等の作用がある。

5.2 プロバイオティクスの選択基準

一般的にプロバイオティクス候補菌の選抜基準 (Vine *et al.*, 2006) としては、まず、病原性が無いこと。培養が容易で、大量に培養可能であること。腸管に生きて届き、腸管上皮に棲みつき増殖、定着するものであること。病原体と拮抗し、宿主の健康に貢献すること。宿主の生体で機能すること。そして抗生物質耐性遺伝子等を持たないことがある。

5.3 作用機序

魚介類を対象に行ったプロバイオティクス効果と思われる細菌に関する研究報告を、次の作用機序毎に分類し、特に仔稚魚・幼生期の魚類、貝類、甲殻類や生物餌料に関して取りまとめた (Table 2)。

5.3.1 拮抗

細菌の拮抗作用は、自然界では一般的な現象である。従って、細菌の増殖を阻害する物質を産生する病原細菌と、有害な細菌とのバランスを保つのに拮抗作用は重要な役割を果たしている。拮抗作用は、病原体に負の効果をもたらし、宿主の健康に対して正の効果をもたらす。拮抗作用を持つプロバイオティクス菌は、病原性細菌を排除する (Austin *et al.*, 1995; Ruiz-Ponte *et al.*, 1999; Verschuere *et al.*, 2000; Hjelm *et al.*, 2004)。

5.3.2 競合的排除

競合的排除は、同じ場所で競合する細菌の増殖を抑制するために確立された細菌の作用工程である。このタイプのプロバイオティクス産物の目的は、接着面、栄養、阻害物質の産生において競合することを基本とし、着実な平衡微生物叢を得ることである (Gil-Turnes *et al.*, 1989; Garriques and Arevalo, 1995; Rico-Mora *et al.*, 1998; Gram *et al.*, 1999; Ottosen and Olafsen, 2000; Li *et al.*, 2006; Gomez-Gil *et al.*, 2002;)。

5.3.3 免疫賦活作用

プロバイオティクスは、病原体に対する免疫系への賦活作用の能力を有する物質を産生する。これら免疫系を

賦活化する物質は、グラム陰性細菌 (脂質、多糖類)、グラム陽性細菌 (ペプチドグリカン) と真菌 ($\beta(1, 3)$ -グルカン) の様な細菌細胞壁から抽出される物質であり、最も実際の投与法は、餌料への添加である (Gildberg and Mikkelsen, 1998; Skjermo and Vadstein, 1999; Rengpipat *et al.*, 2000)。

5.3.4 接着

プロバイオティクスのある種の株では、腸管の粘液、上皮細胞や他の組織に接着する能力を持つ。接着する主な目的は、宿主内で細菌が高い効率で行き渡るために重要であり、食べ物が消化管を通して速やかに排泄されるのを防ぐためである。小腸粘膜に接着することで、腸内に留まる時間を長くし、宿主の腸内細菌叢に影響を与えることが出来る (Gildberg *et al.*, 1997; Ringo and Vadstein, 1998; Carnevali *et al.*, 2004)。

5.3.5 疾病の防除と制御

プロバイオティクス菌は、病原体の増殖を制御し、有用細菌の増殖を高め、水質改善、魚介類の健康を増進させることに使用されている (Gatesoupe, 1991b, 1994; Nogami and Maeda, 1992; Vadstein *et al.*, 1993; Maeda, 1994; Nogami *et al.*, 1997; Maeda *et al.*, 1997; Riquelme *et al.*, 1997; Gibson *et al.*, 1998; Riquelme *et al.*, 2001; Orozco-Medina *et al.*, 2002; Gatesoupe, 2002; Villamil *et al.*, 2003; Patra and Mohamed, 2003)。

5.3.6 消化過程

魚介類の消化管は開放系であり、常に環境水に接している。消化管は環境水に比べて栄養素に富むため、細菌が増殖しやすい環境である (Avendano and Riquelme, 1999)。腸内細菌は、栄養素の消化や微生物にとって生理活性物質である酵素、アミノ酸、ビタミンの供給に関与する。プロバイオティクスを使用する上で重要な効果としては、魚介類の飼料効率の向上や成長促進がある (Gatesoupe, 1989, 1991a, b, 1997, 2002; Douillet and Langdon, 1993, 1994; Garriques and Aevalo, 1995; Munro *et al.*, 1995; Skjermo *et al.*, 1997; Rengpipat *et al.*, 1998; Bogut *et al.*, 1998; Hirata *et al.*, 1998; Verschuere *et al.*, 1999; Rombaut *et al.*, 1999; Douillet, 2000; Planas *et al.*, 2004; Venkat *et al.*, 2004)。

5.3.7 水質と底質

水質改良に効果があるプロバイオティクス菌は、水質を直接改善し、有機物を消化し、藻類の成長を助長する (Fukami *et al.*, 1992; Suminto and Hirayama, 1996, 1997)。

Table 2 Probiotics considered as biological control agents in seed production of fish, crustaceans, mollusks, and live food

Probiotic strain	Source	Effect	Method of application	Reference
Fish				
<i>Bacillus</i> strain IP5832 spores	—	Increase of weight and decrease of mortality of turbot larvae	Addition to culture water	Gatesoupe (1991a)
<i>Bacillus toyoi</i>	<i>Scophthalmus maximus</i>	Improved turbot larval growth	Addition to culture water	Gatesoupe (1989)
<i>Pediococcus acidilactici</i> and <i>Saccharomyces cerevisiae</i>	Pollack (<i>Pollachius pollachius</i>)	Improved growth of Pollack larvae	Enrichment of Artemia (in vivo)	Gatesoupe (2002)
<i>Lactobacillus plantarum</i> and <i>Carnobacterium</i> sp.	Rotifers (<i>Brachionus plicatilis</i>)	Decrease of mortality of turbot larvae	Enrichment of live food	Gatesoupe (1994)
Lyophilized <i>Carnobacterium divergens</i>	Atlantic cod intestines	Decrease of mortality of Atlantic cod fry	Addition to diet	Gildberg et al. (1997)
Lyophilized <i>Carnobacterium divergens</i>	Atlantic salmon intestines	Decrease of mortality of Atlantic cod fry	Addition to diet	Gildberg and Mikkelsen (1998)
Microbially matured water	—	Increase of initial growth rate of turbot and halibut larvae	As culture water	Skjermo et al. (1997)
Microbiologically matured water	<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	Improved survival of yolk-sac larvae	Addition to culture water (?)	Vadstein et al. (1993)
Mixture of <i>Pseudomonas</i> and <i>Cytophaga</i> / <i>Flavobacterium</i>	<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	Improved larval survival and immunostimulant treatment	Addition to culture water (?)	Skjermo and Vadstein (1999)
<i>Lactobacillus fructivorans</i> (AS17B) and <i>L. plantarum</i> (906)	<i>Sparus auratu</i>	Reduced larval mortality	Addition to culture water	Carnevali et al. (2004)
<i>Pseudomonas fluorescens</i> AH2	Iced Lake Victorian Nile perch	Decrease of mortality of rainbow trout juveniles	Addition to culture water and/or bathing in bacterial suspension	Gram et al. (1999)
<i>Roseobacter</i> strain 27-4	<i>Scophthalmus maximus</i>	Improved larval survival	Addition to culture water	Hjelm et al. (2004)
Spray-dried <i>Tetraselmis suecica</i> (unicellular alga)	—	Decrease of mortality of Atlantic salmon juveniles	Addition to diet	Austin et al. (1992)
Strain E (<i>Vibrio alginolyticus</i> -like)	Healthy turbot larvae	Decrease of mortality and increase of the growth of turbot	Enrichment of rotifers	Gatesoupe (1997)
<i>Streptococcus faecium</i> M74	<i>Cyprinus carpio</i>	Improved growth and food conversion ratio	Addition to diet	Bogut et al. (1998)
<i>Streptococcus thermophilus</i> , <i>Scophthalmus maximus</i> , <i>Lactobacillus helveticus</i> and <i>Lactobacillus plantarum</i>		Increase larval survival of turbot	Enrichment of rotifers	Gatesoupe (1991b)
<i>Vibrio alginolyticus</i>	Commercial shrimp hatchery in Ecuador	Decrease of mortality of Atlantic salmon juveniles	Bathing in bacterial suspension	Austin et al. (1995)
<i>Vibrio pelagius</i>	Copepod-fed turbot larvae	Increase larval survival of turbot	Addition to culture water	RingØ and Vadstein (1998)
<i>Vibrio salmonicida</i> strain	<i>Hippoglossus hippoglossus</i>	Increase of larval survival of Atlantic halibut	Addition to culture water	Ottesen and Olafsen (2000)
VKM-124	<i>Sparus auratu</i>	Reduced infection with various pathogenic viruses	Addition to culture water (?)	Maeda et al. (1997)
Crustaceans				
<i>Bacillus</i> strain S11	<i>Penaeus monodon</i> or mud and water from shrimp ponds	Increase of mean weight and survival of <i>P. monodon</i> larvae and postlarvae	Addition to diet (in vivo)	Rengpipat et al. (1998)
<i>Vibrio alginolyticus</i>	Pacific Ocean seawater	Increase of survival and weight of <i>L. vannamei</i> postlarvae	Addition to culture water	Garriques and Arevalo. (1995)
Strain PM-4	Soil	Increase of survival of <i>P. monodon</i> and <i>P. trituberculatus</i> larvae	Addition to culture water	Maeda (1994)

Table 2 Continued

Probiotic strain	Source	Effect	Method of application	Reference
<i>Lactobacillus sporogenes</i>	Gram negative bacteria	Improved growth rate and feed efficiency ration of postlarvae of F.W. prawns (<i>Macrobrachium rosenbergii</i>)	In vivo	Venkat et al. (2004)
<i>Bacillus</i> S11	<i>Penaeus monodon</i> (PL-10)	Increase of postlarval survival, and provid cellular and humoral immune defence responses	In vivo	Rengpipat et al. (2000)
VKM-124	<i>Penaeus</i> sp.	Reduce mortality	In vivo	Maeda et al. (1997)
<i>Pseudoalteromonas undina</i> Bacterial strains F3 and PM-4	<i>Portunus trituberculatus</i>	Improved crab larval survival. PM-4 repressed growth of <i>Vibrio</i> spp.	In vivo	Nogami and Maeda (1992)
<i>Alteromonas</i> sp.	<i>Lagenidium callinectes</i> (fungus)	Shrimp embryos	In vivo	Gil-Turnes et al. (1989)
<i>Arthrobacter</i> XE-7	<i>V. parahaemolyticus</i> , <i>V. anguillarum</i> , <i>V. nereis</i>	Shrimp larvae	In vitro and in vivo	Li et al. (2006)
<i>Thalassobacter utilis</i>	<i>V. anguillarum</i> , <i>Haliphthoros</i> sp. (fungus)	Swimming crab larvae	In vivo	Nogami et al. (1997)
Mollusks				
<i>Aeromonas media</i> (strain A199)	<i>A. spp.</i> , <i>V. spp.</i> , <i>P. damsella</i> , <i>Y. ruckeri</i> , <i>V. tubiashii</i> (<i>Crassostrea gigas</i>)	Decrease of mortality and suppression of the pathogen of Pacific oyster larvae	Addition to culture water (in vitro and in vivo)	Gibson et al. (1998)
<i>Roseobacter</i> sp. BS107	Scallop larval cultures (Variety-including <i>V. spp.</i> , <i>A. spp.</i>)	<i>Pecten maximus</i> (Scallop larvae)	Addition to culture water (in vitro and in vivo)	Ruiz-Ponte et al. (1999)
<i>Vibrio</i> strain 11	Microalgae in a scallop hatchery	Decrease of mortality of scallop larvae	Bathing in bacterial suspension	Riquelme et al. (1997)
<i>Alteromonas</i> sp. (CA2)	Pacific oyster larvae	Growth and natural survival experiment	In vivo	Douillet and Langdon (1993)
<i>Vibrio</i> sp. 33, <i>Pseudomonas</i> sp. 11 and <i>Bacillus</i> sp. (strain CA2)	<i>Crassostrea gigas</i> (Pacific oyster larvae)	Enhanced growth and natural survival experiment	Addition to culture water (in vivo)	Douillet and Langdon (1994)
Marine bacteria (Strains 11 and C33)	<i>Argopecten purpuratus</i> (Scallop larvae)	Added with microalgae and colonized digestive tract (<i>V. anguillarum</i>)	Addition to culture water (in vivo)	Avendaño and Riquelme (1999)
<i>Vibrio</i> sp. 33, <i>Pseudomonas</i> sp. 11 and <i>Bacillus</i> sp. (strain B2)	<i>Argopecten purpuratus</i> (Scallop larvae)	Compared with antibiotic treatment, the addition of probiotics increased number of eyed larvae	Natural survival experiment in mass culture(in vivo)	Riquelme et al. (2001)
Live food—Algae				
Several strains	Turbot larvae	Growth stimulation of <i>P. lutheri</i>	Addition to culture water	Munro et al. (1995)
Marine bacteria	Microalgae growth study	<i>Chaetoceros ceratosporum</i>	In vivo	Fukami et al. (1992)
<i>Flavobacterium</i> sp.	Co-culture study	<i>Chaetoceros gracilis</i>	In vivo	Suminto and Hirayama (1996)
7 inhibitory substance-producing marine bacteria	Co-culture study	<i>Isochrysis galbana</i>	In vivo	Avendaño and Riquelme (1999)
Putative <i>A. sp</i> (SK-05)	<i>Skeletonema costatum</i> culture	Inhibition of the growth of <i>V. alginolyticus</i> in <i>Skeletonema costatum</i> culture	Addition to culture water (in vivo)	Rico-Mora et al. (1998)
<i>Flavobacterium</i> sp.	<i>Chaetoceros gracilis</i> culture (Co-culture study)	Improved growth characteristics of <i>Chaetoceros gracilis</i> , <i>Isochrysis galbana</i> , <i>Pavlova lutheri</i>	Addition to culture water(in vivo)	Suminto and Hirayama (1997)
<i>Vibrio alginolyticus</i> C7b	Seawater(Co-culture study)	<i>Chaetoceros muelleri</i>	Addition to culture water(in vivo)	Gomez-Gil et al. (2002)

Table 2 Continued

Probiotic strain	Source	Effect	Method of application	Reference
Live food—Rotifer				
<i>Lactobacillus plantarum</i>	Turbot growth study	Inhibition of the growth of a fortuitous <i>A. salmonicida</i> strain in rotifer culture	Addition to diet (in vivo)	Gatesoupe (1991b)
Several strains	Rotifer culture	Increase of the specific growth rate of rotifer culture	Addition to culture water	Rombaut et al. (1999)
Mixed culture	Rotifers	Growth experiment	In vivo	Hirata et al. (1998)
<i>Lactococcus lactis</i> AR21	Rotifer culture	Rotifers resistant to <i>V. anguillarum</i>	Addition to culture water (in vivo)	Harzevili et al. (1998)
<i>Alteromonas</i> sp., Gram negative strain	Rotifers	Growth study	In vivo	Douillet (2000a)
Commercial product: 9 commercial products and 8 laboratory cultures (including mainly <i>B. spp.</i> and <i>Ps. spp.</i>)	Rotifers	Natural growth study	In vivo	Douillet (2000b)
7 terrestrial LABs	Rotifers	Growth study	In vivo	Planas et al. (2004)
Live food—Artemia				
<i>A. spp.</i> , <i>V. spp.</i>	Artemia culture	Decrease of mortality of Artemia juveniles	In vivo	Verschuere et al. (2000)
9 marine bacteria	Artemia	Natural survival and growth study	In vivo	Verschuere et al. (1999)
<i>Microbacterium spp.</i> , <i>Exiguobacterium sp.</i>	Artemia	Natural survival study	In vivo	Orozco-Medina et al. (2002)
<i>Saccharomyces boulardii</i> (yeast)	Artemia	<i>V. harveyi</i>	In vivo	Patra and Mohamed (2003)
<i>Pediococcus acidilactici</i>	Artemia	Commercial product	Addition to culture water	Gatesoupe (2002)
<i>Lactobacillus casei</i> , <i>L. brevis</i> , <i>L. helveticus</i> , <i>Lactococcus lactis</i> spp. <i>lactis</i> , <i>Leuconostoc</i> , <i>Mesenteroides</i> spp. <i>mesenteroides</i> , <i>Pediococcus acidilactici</i>	<i>Artemia nauplii</i>	Culture collection (<i>V. alginolyticus</i>)	Addition to culture water (In vitro and in vivo)	Villamil et al. (2003)

プロバイオティクス細菌を、珪藻を培養している環境で使用する場合には、この単細胞藻類との相互作用に配慮する必要がある。ある細菌は、藻類に対する拮抗作用を示し、単細胞藻類（バプロバールセリやナンノクロロプシス）の増殖を阻害するため、種苗生産においては注意が必要である。

今後の展望

循環濾過式飼育システムに関しては、養殖よりも種苗生産で使用する方が、飼育環境の制御が比較的容易なため、より早期に成果が得られる（Bostock *et al.*, 2010）とする報告もある。RAS技術を北海道における栽培漁業の推進に適用するためには、更なる技術的改良が必要である。本道周辺には既に多くの種苗生産施設が建設され稼働しており、今後種苗生産効率の向上、特に生産コストの低減化を図るために、本システムの実用化が望まれる。

実用化に向けた技術開発の方向性としては、循環濾過式飼育技術のシステム構成を検討し、種苗生産に適した

ものとする必要がある。養殖生産での事例については既にかなり蓄積されているが、種苗生産に関しては、未だ開発途上であり、システム構成のみならず対象種毎の生物学的特性に適合させた技術開発が求められる。しかし、具体的な飼育方法である水温、塩分等の条件や循環濾過水の最適な回転率、対象種の発育段階毎の適正な給餌量、飼育管理上重要な水質チェック、底掃除等々についての情報が必須条件である。システム構成等のハード面の情報のみならず、システムを運転する際の情報及び実際の飼育方法に関するソフト面のきめ細かな情報提供があつてこそ、循環濾過式飼育技術の真価が発揮されるであろう。

今後、本技術を種苗生産に適用し、早期に成果を得るためには、やはり異分野の研究者が連携して取り組むことが必要である。例えば、①種苗生産技術の向上（成長適水温・塩分、病原性微生物のバイオコントロール、プロバイオティクスの利用等）、②生物濾過能力の向上（硝化細菌・脱窒細菌等水処理に有効なバクテリアの探索と効率的培養技術の開発等）、③システム工学の適用（生物

濾過機，ゴミ除去機，殺菌装置等々の合理的配置設計等)，④安価な熱源の利活用（温泉，発電所，焼却場，風力や太陽光，海洋深層水，地下水等々）等の課題に対する連携が考えられる（Fig. 1）。

近年種苗生産技術は進展し，いわゆる「ほっとけ飼育」（高橋，1998）という名の飼育管理を極力省力化した方法が提唱されるようになった。これは，仔魚の飼育開始時に生物餌料や生物餌料の餌となる植物性プランクトンを飼育水に添加し，その後は定期的に減少した餌料を補給する程度で，水槽の底掃除をほとんど行わずに取り上げ時まで「ほっとけ」飼育方法である。循環濾過式飼育システムに「ほっとけ飼育」の概念やノウハウを適用し，更に餌料培養や水質等のモニタリングと監視を機械化・自動化することで，種苗生産そのものの「自動化」への技術革新が期待される。

おわりに

ハタ類等の難種苗生産魚種では，仔魚が水質の急激な変化に弱いので，種苗生産が困難であった（照屋，2002）。このような魚種にも，循環濾過式飼育システムの活用が考えられる。新しい水をほとんど給水せずに水質を常に良好な状態に保つことが出来るため，環境適応能の低い仔魚期の飼育には好都合な飼育システムと思われる。

一方，種苗生産に使用される採卵用の親魚については，病原体対策として，閉鎖循環式飼育システムを有効活用することで，いわゆる SPF（Specific Pathogen Free）化が可能であろう。魚介類の様々な病原体対策が課題（川合，2007）と成っている現状からして，極めて重要な技術と考えられる。

水産分野における循環濾過飼育に係る水処理技術の発展は，排水処理産業における生物学的水処理技術の発展に負うところが大きかった様に思われる。排水処理技術は100年以上の歴史があり，その技術開発の一環として生物学的水処理技術が要の技術として発展して来た。濾材に用いられる材質にプラスチックやポリマーが使用されるようになるためには，当該科学技術の進歩に依るところが大きかった。また，技術開発の方向性としては，濾過槽のコンパクト化によるランニングコストの低減化が有り，それに適した浄化細菌の探索が続けられ，アナモックス菌に代表される様な，新たな特性を備えた菌の発見とその実用化への技術開発が続けられている。循環濾過養殖においても，これら排水処理分野における技術を積極的に取り入れ，低コスト化と効率化に向けた技術的改良を進める必要がある。

生物濾過器のメカニカルな仕様のみならず，濾材及びその表面に生成されるバイオフィームに関する工学的観

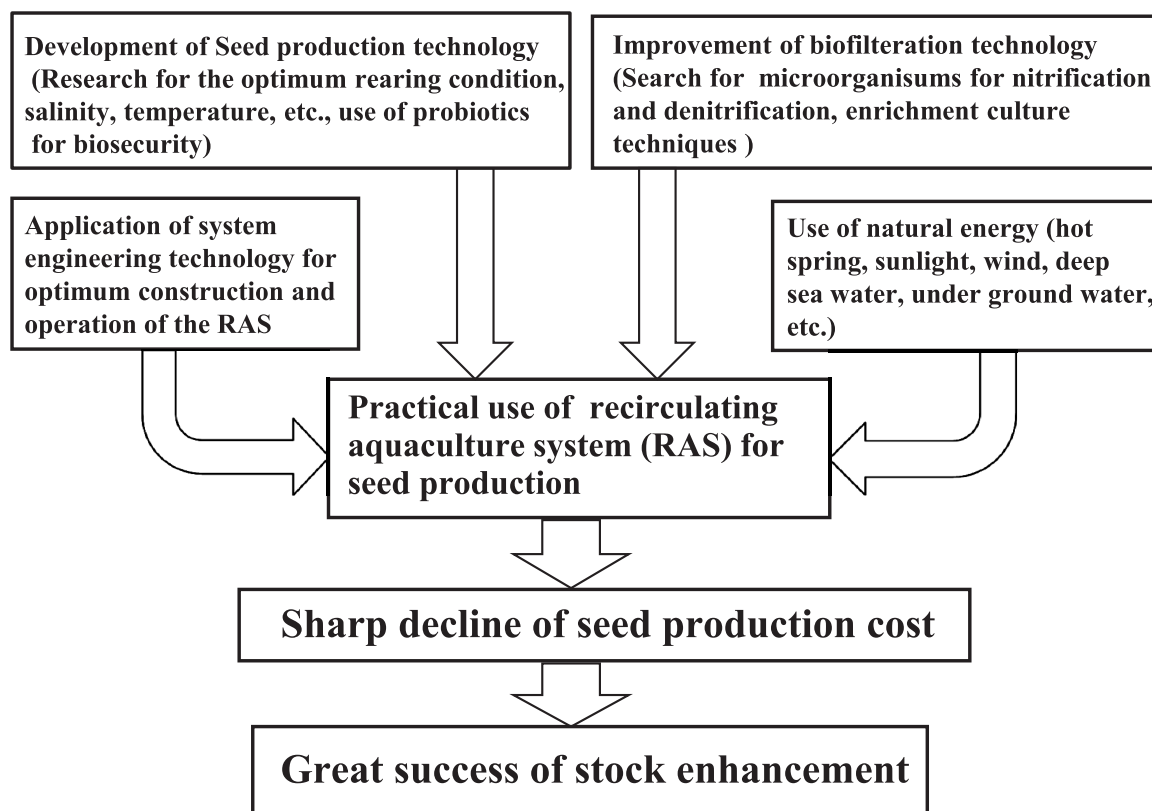


Fig.1 Sharp decline in the cost for seed production from the practical use of RAS.

点からの作用メカニズムと水処理の効率化技術の開発が重要である。下水処理においては、近年水処理技術の進展が著しく、硝化細菌を高分子ゲルの中に固定化した担体を生物反応槽に投入することで、高速で安定した処理が可能となっている。また、次世代型窒素処理技術と注目されているアナモックス菌等の有用細菌の探索が行われており、閉鎖循環飼育における生物濾過技術への応用が期待されるところである。将来的には、水産分野と排水処理工学分野とのコラボも必要であろう。

抗生物質の安易な使用により耐性菌が問題となり、治療よりも予防へと魚病対策の方向性が変わりつつあり、幼稚仔飼育におけるプロバイオティクスが重要性を増している。発育の初期段階において、稚仔の腸内細菌を操作するため、プロバイオティクスを飼育水に添加、あるいは生物餌料を介して投与することが可能である。プロバイオティクスを利用した飼育環境のコントロールは、免疫機能の未発達な仔魚・幼生期には特に有効である。微生物（プロバイオティクス菌及び水質浄化細菌等）の動態をリアルタイムでモニタリングする機器（次世代シーケンサーの進化形等）を開発することで、飼育水を常に最適な状況に維持するシステムの構築が望まれる。種苗生産現場において実用可能な微生物製剤の有効性、安全性を確かめつつ、作用メカニズムに関する科学的、実証的データを蓄積していくことで、環境に優しい21世紀型の新規プロバイオティクスの創成が期待される。プロバイオティクス菌の探索のみならず、作用機序を解明するためにも、基礎と応用を繋ぐ連携が不可欠であり、水産学以外の分野、例えば医学、獣医学、分子生物学等の研究者と協力・連携した取り組みも望まれる。

文 献

- Abell GC, Revill AT, Smith C, Bissett AP, Volkman JK, Robert SS. Archaeal ammonia oxidizers and nirS-type denitrifiers dominate sediment nitrifying and denitrifying populations in a subtropical macrotidal estuary. *ISME J.* 2010; 4: 286–300.
- Achuthan C, Kumar VJR, Manju NJ, Philip R, Singh ISB. Development of nitrifying bacteria for immobilizing in nitrifying bioreactors designed for penaeid and non-penaeid larval rearing systems in the tropics. *Indian J. Mar. Sci.* 2006; 35: 240–248.
- Agogue H, Brink M, Dinasquet J, Herndl GJ. Major gradients in putatively nitrifying and non-nitrifying Archaea in the deep North Atlantic. *Nature* 2008; 456: 788–791.
- Aguirre-Guzmán G, Lara-Flores M, Sánchez-Martínez JG, Campa-Córdova AI, Luna-González A. The use of probiotics in aquatic organisms: a review. *Afr. J. Microbiol. Res.* 2012; 6: 4845–4857.
- Arunachalam S, Ravichandradev S. Food intake, growth, food conversion and body composition of catfish exposed to different salinities. *Aquaculture* 1979; 16: 163–171.
- Attramadal JK, Vadsteins O, Olsen Y, Oie G. Recirculation: Microbial control strategy for intensive marine larviculture. *Global Aquaculture Advocate* 2010 August; 65–67.
- Attramadal JK, Salvesen I, Xue R, Oie G, Storseth RT, Vadstein O, Olsen Y. Recirculation as a possible microbial control strategy in the production of marine larvae. *Aquacultural Engineering* 2012; 46: 27–39.
- Austin B, Stuckey LF, Robertson PAW, Effendi I, Griffith DRW. A probiotic strain of *Vibrio alginolyticus* effective in reducing diseases caused by *Aeromonas salmonicida*, *Vibrio anguillarum* and *Vibrio ordalii*. *J. Fish Dis.* 1995; 18:93–96.
- Avendaño RE, Riquelme CE. Establishment of mixed probiotics and microalgae as food for bivalve larvae. *Aquaculture Research* 1999; 30: 893–900.
- Balcázar JL, de Blas I, Ruiz-Zazuela I, Cunningham D, Vandrell D, Muzquiz JL. The role of probiotics in aquaculture. *Vet. Microbiol.* 2006; 114: 173–186.
- Beman JM, Popp BN, Francis CA. Molecular and biogeochemical evidence for ammonia oxidation by marine Crenarchaeota in the Gulf of California. *ISME J.* 2008; 2: 429–441.
- Bentley CD, Carroll PM, Riedel AM, Watanabe WO. Pilot-scale recirculating rotifer culture system uses condensed microalgae. *Global Aquaculture Advocate*, August 2005; 54–55.
- Biddle JF, Fitz-Gibbon S, Schuster SC, Brenchley JE, C. H. House CH. Metagenomic signatures of the Peru Margin subseafloor biosphere show a genetically distinct environment. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2008; 105 : 10583–10588.
- Bogut I, Milakovic Z, Bukvic Z, Brkic S, Zimmer R. Influence of probiotic (*Streptococcus faecium* M74) on growth and content of intestinal microflora in carp (*Cyprinus carpio*). *Czech J Anim Sci* 1998; 43: 231–235.
- Bostock J, McAndrew B, Richards R, Jauncey K, Telfer T, Lorenzen K, Little D, Ross L, Handiside N, Gatward I, Corner R. Aquaculture: global status and trends (Review). *Phil. Trans. R. Soc. B.* 2010; 365: 2897–2912.

- Braker G, Fesefeldt A, Wittzel KP. Development of PCR primer systems for amplification of nitrite reductase genes (*nirK* and *nirS*) to detect denitrifying bacteria in environmental samples. *Appl. Environ. Microbiol.* 1998; 64: 111–127.
- Braker G, Zhou J, Wu, L, Devol AH, Tiedje JM. Nitrite reductase genes (*nirK* and *nirS*) as functional markers to investigate diversity of denitrifying bacteria in Pacific Northwest marine sediment communities. *Appl. Environ. Microbiol.* 2000; 66: 2096–2104.
- Canagaratnam P. Growth of fishes in different salinities. *J. Fish. Res. Board Can.* 1959; 16(1): 121–130.
- Carnevali O, Zamponi MC, Sulpizio R, Rollo A, Nardi M, Orpianesi C, Silvi S, Caggiano M, Polzonetti AM, Cresci A. Administration of a probiotic strain to improve sea bream wellness during development. *Aquaculture Int* 2004; 12: 377–386.
- Chen AHC, Dosoretz CG, Grethlein HE. Ligninase production by immobilized cultures of *Phanerochaete chrysosporium* grown under nitrogen sufficient conditions. *Enzyme Microbiol. Technol.* 1991; 13: 404–407.
- Dalsgaard T, Canfield DE, Petersen J, Thamdrup B, Acuna-Gonzalez J. N₂ production by the anammox reaction in the anoxic water column of Golfo Dulce, Costa Rica. *Nature* 2003; 422: 606–608.
- Dapena-Mora A, Campos JL, Mosquera-Corral A, Jetten MSM, Mendez R. Stability of the ANAMMOX process in a gas-lift reactor and a SBR. *J. Biotechnol.* 2004; 110: 159–170.
- Delbos B, Schwarz MH. Rotifer production (as a first feed item) for intensive finfish larviculture. Virginia Cooperative Extension, Publication 600–105, www. Ext. vt. Edu. 2009.
- DeLong EF. Archaea in coastal marine environments. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 1992; 89: 5685–5689.
- DeLong EF. Everything in moderation: archaea as ‘non-extremophiles’. *Curr. Opin. Genet. Dev.* 1998; 8(6): 649–654.
- DeLong EF, Pace NR. Environmental diversity of bacteria and archaea. *Syst. Biol.* 2001; 50: 470–478.
- Dhanasiri AKS, Kiron V, Fernanders JMO, Bergh O, Powell MD. Novel application of nitrifying bacterial consortia to ease ammonia toxicity in ornamental fish transport units: trials with zebrafish. *J. Appl. Microbiol.* 2011; 111: 278–292.
- Douillet P, Langdon CJ. Effects of marine bacteria on the culture of axenic oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) larvae. *The Biological Bulletin* 1993; 184, 36–51.
- Douillet PA, Langdon CJ. Use of a probiotic for the culture of larvae of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas* Thunberg). *Aquaculture* 1994; 119: 25–40.
- Douillet PA. Bacterial additives that consistently enhance rotifer growth under synxenic culture conditions 1. Evaluation of commercial products and pure isolates. *Aquaculture* 2000a; 182: 249–260.
- Douillet PA. Bacterial additives that consistently enhance rotifer growth under synxenic culture conditions 2. Use of single and multiple bacterial probiotics. *Aquaculture* 2000b; 182: 241–248.
- Egli K, Bosshard F, Werlen C, Lais P, Siegrist H, Zehnder AJ, Van der Meer JR. Microbial composition and structure of a rotating biological contactor biofilm treating ammonium-rich wastewater without organic carbon. *Microb. Ecol.* 2003; 45: 419–432.
- 江森弘祥, 中村裕紀, 竹島 正, 田中和博, 中西 弘. 包括固定化微生物を用いた窒素除去リアクターの開発. 土木学会論文集 1995 ; No.515/Ⅱ-31 : 115–126.
- 遠藤雅人. 内陸での海産魚養殖を実現する閉鎖循環式養殖システム. 楽水だより 2012 ; No.839.
- Farzanfar A. The use of probiotics in shrimp aquaculture. *FEMS Immunol. Med. Microbiol.* 2006; 48: 149–158.
- Francis CA, Beman JM, Kuypers MM. New processes and players in the nitrogen cycle: the microbial in marine ecology of anaerobic and archaeal ammonia oxidation. *ISME J.* 2007; 1(1): 19–27.
- Francis CA, Boberts KJ, Beman JM, Santoro AE, Oakley BB. Ubiquity and diversity of ammonia-oxidizing archaea in water columns and sediments of the ocean. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2005; 102: 14683–14688.
- Fu Y, Hada A, Yamashita T, Yoshida Y, Hino A. Development of a continuous culture system for stable mass production of the marine rotifer *Brachionus*. *Hydrobiologia* 1997; 358: 145–151.
- Fuhrman, JA, McCallum K, Davis AA. Novel major archaeobacterial group from marine plankton. *Nature* 1992; 356: 148–149.
- Fukami K, Nishijima T, Hata Y. Availability of deep seawater and effects of bacteria isolated from deep seawater on the mass culture of food microalga *Chaetoceros ceratosporum*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1992; 58(5): 931–936.
- Fuller R. Probiotics in man and animals, a review. *J. Appl.*

- Bacteriol.* 1989; 66: 365–378.
- 福所邦彦, 平山和次. 「初期餌料生物—シオミズツボウムシ (福所邦彦, 平山和次編)」, 恒星社厚生閣, 東京. 1989 ; 1–240.
- Gao Y, Liu Z, Liu F, Furukawa K. Mechanical shear contributes to granule formation resulting in quick start-up and stability of a hybrid anammox reactor. *Biodegradation* 2012; 23 (3): 363–372.
- Garriques D, Arevalo G. An evaluation of the production and use of a live bacterial isolate to manipulate the microbial flora in the commercial production of *Penaeus vannamei* postlarvae in Ecuador, p. 53–59. In C. L. Browdy and J. S. Hopkins (ed.), *Swimming through troubled water. Proceedings of the Special Session on Shrimp Farming, Aquaculture'95.* World Aquaculture Society, Baton Rouge, La. 1995.
- Gatesoupe FJ. Further advances in the nutritional and antibacterial treatments of rotifers as food for turbot larvae, *Scophthalmus maximus*. *Aquaculture – A Biotechnology in Progress* (de Pauw N, ed), pp. 721–730. European Aquaculture Society, Bredene. 1989.
- Gatesoupe FJ. Bacillus sp. spores as food additive for the rotifer *Brachionus plicatilis*: improvement of their bacterial environment and their dietary value for larval turbot, *Scophthalmus maximus* L., p. 561–568. In S. Kaushik (ed.), *Fish nutrition in practice. Proceedings of the 4th International Symposium on Fish Nutrition and Feeding.* Institut National de la Recherche Agronomique, Paris, France. 1991a.
- Gatesoupe FJ. The effect of three strains of lactic bacteria on the production rate of rotifers, *Brachionus plicatilis*, and their dietary value for larval turbot, *Scophthalmus maximus*. *Aquaculture* 1991b; 96: 335–342.
- Gatesoupe FJ. Lactic acid bacteria increase the resistance of turbot larvae, *Scophthalmus maximus*, against pathogenic vibrio. *Aquatic Liv Resour* 1994; 7: 277–282.
- Gatesoupe FJ. Sidephore production and probiotic effect of *Vibrio* sp. associated with turbot larvae, *Scophthalmus maximus*. *Aquatic Liv Resour* 1997; 10: 239–246.
- Gatesoupe FJ. The use of probiotics in aquaculture. *Aquaculture* 1999; 180: 147–165.
- Gatesoupe FJ. Probiotic and formaldehyde treatments of *Artemia* nauplii as food for larval pollack, *Pollachius pollachius*. *Aquaculture* 2002; 212: 347–360.
- Gibson LF, Woodworth J, George AM. Probiotic activity of *Aeromonas media* on the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, when challenged with *Vibrio tubiashii*. *Aquaculture* 1998; 169: 111–120.
- Gildberg A, Mikkelsen H, Sandaker E, Ringø E. Probiotic effect of lactic acid bacteria in the feed on growth and survival of fry of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Hydrobiologia* 1997; 352: 279–285.
- Gildberg A, Mikkelsen H. Effects of supplementing the feed of Atlantic cod (*Gadus morhua*) fry with lactic acid bacteria and immunostimulating peptides during a challenge trial with *Vibrio anguillarum*. *Aquaculture* 1998; 167: 103–113.
- Gil-Turnes MS, Hay ME, Fenical W. 1989. Symbiotic marine bacteria chemically defend crustacean embryos from a pathogenic fungus. *Science* 1989; 246: 116–118.
- Gomez-Gil B, Roque A, Turnbull JF. The use and selection of probiotic bacteria for use in the culture of larval aquatic organisms. *Aquaculture* 2000; 191: 259–270.
- Gomez-Gil B, Roque A, Velasco-Blanco G. Culture of *Vibrio alginolyticus* C7b, a potential probiotic bacterium, with the microalga *Chaetoceros muelleri*. *Aquaculture* 2002; 211: 43–48.
- Gram L, Melchiorson J, Spanggaard B, Huber I, Nielsen T. Inhibition of *Vibrio anguillarum* by *Pseudomonas fluorescens* strain AH2—a possible probiotic treatment of fish. *Appl. Environ. Microbiol.* 1999; 65 (3): 969–973.
- Gruntzig V, Nold SC, Zhou J, Tiedje JM. *Pseudomonas stutzeri* nitrite reductase gene abundance in environmental samples measured by real-time PCR. *Appl. Environ. Microbiol.* 2001; 47: 760–768.
- Hallam SJ, Mincer TJ, Schleper C, Preston CM, Roberts K, Richardson PM, E. F. DeLong EF. Pathways of carbon assimilation and ammonia oxidation suggested by environmental genomic analyses of marine Crenarchaeota. *PLoS Biol.* 2006; 4: e95.
- Hashimoto S, Furukawa K, Hana H. Fundamental study on immobilization of activated sludge and its characterization of biodegradation. *Gesuidokyoukaishi* 1986; 23: 16–22.
- 橋本 奨. バイオテクノロジー活用の高機能型活性汚泥法. 技報堂出版. 東京, 1989 ; 52–65.
- Hino A, Aoki S, Ushiro M. Nitrogen-flow in the rotifer *Brachionus plicatilis* and its significance in mass culture. *Hydrobiologia* 1997; 358: 77–82.
- Hirata H, Murata O, Yamada S, Ishitani H, Wachi M. Probiotic culture of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Hydrobiologia* 1998; 387/388: 495–498.
- Hjelm M, Bergh Ø, Riaza A, Nielsen J, Melchiorson J, Jensen

- S, Duncan H, Ahrens P, Birkbeck H, Gram L. Selection and identification of autochthonous potential probiotic bacteria from turbot larvae (*Scophthalmus maximus*) rearing units. *System. Appl. Microbiol.* 2004; 27: 360–371.
- Hsia T-H, Feng Y-J, Ho C-M, Chou W-P, Tseng S-K. PVA-alginate immobilized cells for anaerobic ammonium oxidation (anammox) process. *J. Ind. Microbiol. Biotechnol.* 2008; 35: 721–727.
- Hu B-L, Shen L-D, Xu X-Y, Zheng P. Anaerobic ammonium oxidation (anammox) in different natural ecosystems. *Biochem. Soc. Trans.* 2011; 39: 1811–1816.
- 今井 正, 荒井大介, 森田哲男, 小金隆之, 山本義久, 千田直美, 遠藤雅人, 竹内俊郎. 閉鎖循環濾過式種苗生産におけるトラフグの成長, 生残および飼育水の浄化に及ぼす低塩分の影響. 水産増殖 2010; 58 (3): 373–380.
- 伊藤 隆. 伊勢湾西岸養鰻池の塩分とプランクトン動物相. 三重県立大学研報 1957; 2: 473–501.
- 伊藤 隆. 輪虫の海水培養と保存について. 三重県立大学水産学部紀要 1960; 3(3): 708–740.
- Irianto A, Austin B. Probiotics in aquaculture. *J. Fish Dis.* 2002; 25: 633–642.
- Isaka K, Date Y, Kimura Y, Sumito T, Tsuneda S. Nitrogen removal performance using anaerobic ammonium oxidation at low temperatures. *FEMS Microbiol. Lett.* 2007; 282: 32–38.
- Jae-Koan, S, Jung H, Kim MR, Kim BJ, Nam SW, Kim SK. Nitrification performance of nitrifiers immobilized in PVA (polyvinyl alcohol) for a marine recirculating aquarium system. *Aquacultural Engineering* 2001; 24: 181–194.
- Jianlong W, Jing K. The characteristics of anaerobic ammonium oxidation (ANAMMOX) by granular sludge from an EGSB reactor. *Process Biochem.* 2005; 40: 1973–1978.
- Jung M-Y, Park S-J, Min D, Kim J-S, Rijpstra WIC, Damste JSS, Kim G-J, Madsen EL, Rhee S-K. Enrichment and characterization of an autotrophic ammonia-oxidizing archaeon of mesophilic crenarchaeal group I.1a from an agricultural soil. *Appl. Environ. Microbiol.* 2011; 77: 8635–8647.
- 鴨志田正晃. 「栽培漁業におけるコスト削減の考え方」. 平成20年度栽培漁業ブロック会議資料. (独)水産総合研究センター. 2008.
- Kawagoshi Y, Nakamura Y, Kawashima H, Fujisaki K, Fujimoto A, Furukawa K. Enrichment culture of marine ammonium oxidation (anammox) bacteria from sediment of sea-based waste disposal site. *J. Bioscience Bioengineering* 2009; 107(1): 61–63.
- Kawagoshi Y, Nakamura Y, Kawashima K, Fujisaki K, Furukawa K, Fujimoto A. Enrichment of marine anammox bacteria from seawater-related samples and bacteria community study. *Water Science & Technology* 2010; 61(1): 2010.
- 川合研児. 魚病原因微生物とその防除の考え方. 「微生物の利用と制御—食の安全から環境保全まで. 水産学シリーズ (日本水産学会監修. 藤井建夫, 杉田治男, 左子芳彦編)」 恒星社厚生閣, 東京. 2007; 46–56.
- Kayee P, Sonthiphand P, Rongsayamanont C, Limpiyakon T. Archaeal *amoA* genes outnumber bacterial *amoA* genes in municipal wastewater treatment plants in Bangkok. *Microb. Ecol.* 2011; 62(4): 776–788.
- Kesarcodi-Watson A, Kaspar H, Lategan MJ, Gibson L. Probiotics in aquaculture: the need, principles and mechanisms of action and screening processes. *Aquaculture* 2008; 274: 1–14.
- 北田修一. 栽培漁業の成功条件と生物学的問題点. 栽培漁業を考える (第5回). アクアネット, 東京. 1998; 11: 42–44.
- 木村裕哉, 井坂和一. アナモックス反応による窒素排水処理技術の適用拡大. 日立プラントテクノロジー技報, 2013; No.7.
- Konneke M, Bernhard AE, de la Torre JR, Walker CB, Waterbury JB, Stahl DA. Isolation of an autotrophic ammonia-oxidizing marine archaeon. *Nature* 2005; 437: 543–546.
- Kumar VJR, Achuthan C, Manju NJ, Philip R, Singh ISB. Stringed bed suspended bioreactors (SBSBR) for in situ nitrification in penaeid and non-penaeid hatchery systems. *Aquacult. Int.* 2009; 17: 479–489.
- Kuypers MM, SliekersAO, Lavik G, Schmid M, Jorgensen BB, Kuenen JG, Damste JSS, Strous M, Jetten MSM. Anaerobic ammonium oxidation by anammox bacteria in the Black Sea. *Nature* 2003; 422: 608–611.
- Kuypers MM, Lavik G, Woebken D, Schmid M, B. M. Fuchs BM, Amann R, Jorgensen BB, Jetten MS. Massive nitrogen loss from the Benguela upwelling system through anaerobic ammonium oxidation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2005; 102: 6478–6483.
- 桑田 博. 現在普及している培養法. 「海産ワムシ類の培養ガイドブック」 (栽培漁業技術シリーズNo.6) (社)

- 日本栽培漁業協会, 東京. 2000a ; 48-80.
- 桑田 博. 粗放連続培養. 「海産ワムシ類の培養ガイドブック」(栽培漁業技術シリーズNo.6)」(社)日本栽培漁業協会, 東京. 2000b ; 92-107.
- Lahav O, Massada IB, Yackoubov D, Zelikson R, Mozes N, Tal Y, Tarre S. Quantification of anammox activity in a denitrification reactor for a recirculating aquaculture system. *Aquaculture* 2009; 288: 76-82.
- Lall SP, Bishop FJ. 海水中及び淡水中で育てたニジマス (*Salmo gairdneri*) の栄養要求に関する研究 FAO水産増養殖国際会議論文集 II, 水産庁. 1976 ; 113-119.
- Lee CS, Ostrowski AC. Current status of marine finfish larviculture in the United States. *Aquaculture* 2001; 200: 89-109.
- Leininger S, Urich T, Schlöter M, Schwark L, Qi J, Nicol GW, Prosser JI, Schuster SC, Schleper C. Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils. *Nature* 2006; 442: 806.
- Li J, Tan B, Mai K, Ai Q, Zhang W, Xu W, Liufu Z, Ma H. Comparative study between probiotic bacterium *Arthrobacter* XE-7 and chloramphenicol on protection of *Penaeus chinensis* post-larvae from pathogenic vibrios. *Aquaculture* 2006; 253: 140-147.
- Lilley DM, Stillwell RJ. Probiotics: growth promoting factors produced by microorganisms. *Science* 1965; 147: 747-748.
- Limpiyakorn T, Furrhacker M, Haberl R, Chodanont T, Srithep P, Sonthiphand P. *amoA*-encoding archaea wastewater treatment plants: a review. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2013; 97(4): 1425-1439.
- Lopez H, Puig S, Ganique R, Rusalleda M, Balaguer MD, Colprim J. Start-up and enrichment of a granular anammox SBR to treat high nitrogen load wastewaters. *J. Chem. Technol. Biotechnol.* 2008; 83: 233-241.
- Lopez-Garcia P, Lopez-Lopez A, Moreira D, Rodriguez-Valera F. Diversity of free-living prokaryotes from a deep-sea at the the Antarctic Polar Front. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2001; 36: 193-202.
- Lund MB, Smith JM, Francis CA. Diversity, abundance and expression of nitrite reductase (*nirK*)-like genes in marine thaumarchaea. *ISME J.* 2012; 6: 1966-1977.
- Maeda M. Biocontrol of the larvae rearing biotope in aquaculture. *Bull. Natl. Res. Inst. Aquacult.* 1994; 1: 71-74.
- Maeda M, Nogami K, Kanematsu M, Hirayama K. The concept of biological control methods in aquaculture. *Hydrobiologia* 1997; 358: 285-290.
- 社)マリノフォーラム21種苗生産システム研究会. 平成11年度閉鎖循環飼育循環式陸上養殖システムの開発(環境創出型養殖技術)に関する報告書. 東京. 2000 ; 1-248.
- Merrifield DL, Dimitroglou A, Foey A, Davies SJ, Baker RTM, Børgwald J, Castex M, Ringø E. The current status and future focus of probiotic and prebiotic applications for salmonids. *Aquaculture* 2010; 302: 1-18.
- Meyer RL, Risgaard-Petersen N, Allen DE. Correlation between anammox activity and microscale distribution of nitrite in a subtropical mangrove sediment. *Appl. Environ. Microbiol.* 2005; 71: 6142-6149.
- Mincer TJ, Church MJ, Taylor LT, Preston C, D. M. Karl DM, DeLong EF. Quantitative distribution of presumptive archaeal and bacterial nitrifiers in Monterey Bay and the North Pacific Subtropical Gyre. *Environ. Microbiol.* 2007; 9: 1162-1175.
- 宮崎 徹, 中原啓介. 新環境社会を創造する商品と技術. NKK技報. 2002 ; No.179 : 98-103.
- Mohapatra S, Chakraborty T, Kumar V, Deboeck G, Mohanta KN. Aquaculture and stress management: a review of probiotic intervention. *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.* 2013; 79: 405-430.
- 森実康男, 高橋紹典, 市川 衛. 50% 海水によるカサゴ仔魚の飼育. 栽培技研 1983 ; 12 : 11-18.
- 森田哲男. 「閉鎖循環飼育システム」を用いた海産魚類の種苗生産への適用. 平成23年度栽培漁業技術研修会テキスト集 ー省力化・省エネ化・低コスト化に役立つ増養殖技術ー. (社)全国豊かな海づくり推進協会. 2011 ; 1-16.
- Mudler A, van de Graaf AA, Robertson LA, Kuenen JG. Anaerobic ammonium oxidation discovered in a denitrifying fluidized bed reactor. *FEMS Microbiol. Ecol.* 1995; 16: 177-184.
- Munro PD, Barbour A, Birkbeck TH. Comparison of the growth and survival of larval turbot in the absence of culturable bacteria with those in the presence of *Vibrio anguillarum*, *Vibrio alginolyticus*, or a marine *Aeromonas* sp. *Appl. Environ. Microbiol.* 1995; 61: 4425-4428.
- Nagadomi H, Hiromitsu T, Takeno K, Watanabe M, Sasaki K. Treatment of aquarium water by denitrifying photosynthetic bacteria using immobilized polyvinyl alcohol beads. *J. Biosci. Bioeng.* 1999; 87: 189-193.
- Nakajima J, Sakka M, Kimura T, Furukawa K, Sakka K. Enrichment of anammox bacteria from marine environment

- for the construction of a bioremediation reactor. *Environ. Biol.* 2008; 77: 1159–1166.
- Nayak SK. 2010. Probiotics and immunity: a fish perspectives. *Fish Shellfish Immunol.* 2010; 29: 2–14.
- Ni S-Q, Lee P-H, Fessenhaie A, Gao B-Y, Sung S. Enrichment and biofilm formation of anammox bacteria in a non-woven membrane reactor. *Bioresouce Technology* 2010; 101(6): 1792–1799.
- Nicol GW, Schleper C. Ammonia-oxidising Crenarchaeota: important players in the nitrogen cycle? *Trends in Microbiology* 2006; 14: 207–212.
- Nilson I, Ohlson S, Haggstrom L, Molin N, Mosbach K. Denitrification of water using immobilized *Pseudomonas denitrificans* cells. *Eur. J. Appl. Microbiol.* 1980; 10: 261–274.
- Ninawe AS, Selvin J. Probiotics in shrimp aquaculture: avenues and challenges. *Crit. Rev. Microbiol.* 2009; 35: 43–66.
- Nogami K, Maeda M. Bacteria as biocontrol agents for rearing larvae of the crab *Portunus trituberculatus*. *Can J Fish Aquatic Sci* 1992; 49: 2373–2376.
- Nogami K, Hamasaki K, Maeda M, Hirayama K. Biocontrol method in aquaculture for rearing the swimming crab larvae *Portunus trituberculatus*. *Hydrobiologia* 1997; 358: 291–295.
- Ochsenreiter T, Selezi D, Quaiser A, Bonch-Osmolovskaya L, Schleper C. Diversity and abundance of Crenarchaeota in terrestrial habitats studied by 16S RNA surveys and real time PCR. *Environ. Microbiol.* 2003; 5: 787.
- 御堂岡あにせ, 飯田悦左. 希釈海水処理によるオニオコゼ仔魚の斃死軽減方法. 広島水技センター研報 2006 ; 1 : 41–42.
- 御堂岡あにせ, 「閉鎖循環飼育システム」を活用した低塩分海水によるカサゴ種苗生産. 平成23年度栽培漁業技術研修会テキスト集 ー省力化・省エネ化・低コスト化に役立つ増養殖技術ー. (社)全国豊かな海づくり推進協会. 2011 ; 1 ~ 8.
- Orozco-Medina C, Maeda-Martínez M, López-Cortés A. 2002. Effect of aerobic Gram-positive heterotrophic bacteria associated with *Artemia franciscana* cysts on the survival and development of its larvae. *Aquaculture* 2002; 213: 15–29.
- Ottesen OH, Olafsen JA. Effects on survival and mucous cell proliferation of Atlantic halibut, *Hippoglossus hippoglossus* L, larvae following microflora manipulation. *Aquaculture* 2000; 187: 225–238.
- Park EJ, Seo JK, Kim MR, Jung IH, Kim JY, Kim SK. Salinity acclimation of immobilized freshwater denitrifiers. *Aquacultural Engineering* 2001; 24: 169–180.
- Park H-D, Wells GF, Bae H, Criddle CS, Francis CA. Occurrence of ammonia-oxidizing Archaea in wastewater treatment plant bioreactors. *Appl. Environ. Microbiol.* 2006; 72: 5643–5647.
- Parker RB. Probiotics, the other half of the antimicrobial story. *Anim. Nutr. Health* 1974; 29: 4–8.
- Patra, SK, Mohamed KS. Enrichment of *Artemia* nauplii with the probiotic yeast *Saccharomyces boulardii* and its resistance against a pathogenic *Vibrio*. *Aquaculture International* 2003; 11: 505–514.
- Pathak BK, Kazama F, Tanaka Y, Mori K, Sumino T. Quantification of anammox populations enriched in an immobilized microbial consortium with low levels of ammonium nitrogen and at low temperature. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2007; 76: 1173–1179.
- Penton CR, Devol AH, Tiedje JM. Molecular evidence for the broad distribution of anaerobic ammonium-oxidizing bacteria in freshwater and marine sediments. *Appl. Environ. Microbiol.* 2006; 72(10): 6829–6832.
- Planas M, Vázquez JA, Marqués J, Pérez-Lomba R, González MP, Murado M. 2004. Enhancement of rotifer (*Branchionus plicatilis*) growth by using terrestrial lactic acid bacteria. *Aquaculture* 2004; 240: 313–329.
- Prado S, Romalde JL, Barja JL. Review of probiotics for use in bivalve hatcheries. *Vet. Microbiol.* 2010; 145: 187–197.
- Prieme A, Braker G, Tiedje JM. Diversity of nitrite reductase (*nirK* and *nirS*) gene fragments in forested upland and wetland soils. *Appl. Environ. Microbiol.* 2002; 68: 1893–1900.
- Rengpipat S, Phianphak W, Piyatiratitivorakul S, Menasveta P. Effects of a probiotic bacterium on black tiger shrimp *Penaeus monodon* survival and growth. *Aquaculture* 1998; 167: 301–313.
- Rengpipat S, Rukpratanporn S, Piyatiratitivorakul S, Menasveta P. Immunity enhancement in black tiger shrimp (*Penaeus monodon*) by a probiont bacterium (*Bacillus* S11). *Aquaculture* 2000; 191: 271–288.
- Riche MA, Pfeiffer TJ, Wills PS, Amberg JJ, Sepulveda MS. Inland marine fish culture in low salinity recirculating aquaculture systems. *Bull. Fish. Res. Agen.* 2012; 35: 65–75.
- Rico-Mora R, Voltolina D, Villaescusa-Celaya JA. Biological

- control of *Vibrio alginolyticus* in *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) cultures. *Aquacultural Engineering* 1998; 19: 1–6.
- RingØ E, Vadstein O. Colonization of *Vibrio pelagius* and *Aeromonas caviae* in early developing turbot (*Scophthalmus maximus* L.) larvae. *J Appl Microbiol* 1998; 84: 227–233.
- Riquelme C, Araya R, Vergara N, Rojas A, Guaita M, Candia M. Potential probiotic strains in the culture of the Chilean scallop *Argopecten purpuratus* (Lamarck, 1819). *Aquaculture* 1997; 154: 17–26.
- Riquelme CE, Jorquera MA, Rojas AI, Avendaño RE, Reyes N. Addition of inhibitor-producing bacteria to mass cultures of *Argopecten purpuratus* larvae (Lamarck, 1819). *Aquaculture* 2001; 192: 111–119.
- Rombaut G, Dhert P, Vandenbergh J, Verschuere L, Sorgeloos P, Verstraete W. 1999. Selection of bacteria enhancing the growth rate of axenically hatched rotifers (*Brachionus plicatilis*). *Aquaculture* 1999; 176: 195–207.
- Ruiz-Ponte C, Samain JF, Sa´nchez JL, Nicolas JL. 1999. The benefit of a *Roseobacter* species on the survival of scallop larvae. *Mar. Biotechnol.* 1999; 1: 52–59.
- 齊藤節雄, 佐々木睦子, 李 海鷗, 清水幹博, 山田寿郎. ヒラメ稚魚の成長と代謝に及ぼす低塩分環境の影響. 北水試研報 1990 ; 34 : 1–8.
- Sananurak C, Lirdwitayaprasit T, Menasveta P. Development of a closed-recirculating, continuous culture system for microalga (*Tetraselmis suecica*) and rotifer (*Brachionus plicatilis*) production. *Science Asia* 2009; 35: 118–124.
- Santoro A, Casciotti KL. Enrichment and characterization of ammonia-oxidizing archaea from the open ocean: phylogeny, physiology and stable isotope fractionation. *The ISME Journal* 2011; 5: 1796–1808.
- 早乙女浩一. 栽培漁業の現状と課題. 日本水産学会誌 2009 ; 75(1) : 131–137
- Schmidt I, Sliemers O, Schmidt M, Bock E, Fuerst J, Kuenen JG, Jetten MSM, Strous M. New concepts of microbial treatment processes for the nitrogen removal in wastewater. *FEMS Microbiol. Rev.* 2003; 27: 481–492.
- 千畑一郎. 「固定化酵素 (千畑一郎編)」講談社サイエンスフィク, 東京. 1975 ; 305pp.
- Seo JK, Jung IH, Kim MR, Kim BJ, Nam SW, Kim SK. Nitrification performance of nitrifiers immobilized in PVA (polyvinyl alcohol) for a marine recirculating aquarium system. *Aquacultural Engineering* 2001; 26: 191–203.
- Shen L-D, Hu A-H, Jin R-C, Cheng D-Q, Zheng P, Xu X-Y, Hu B-I. Enrichment of anammox bacteria from three sludge sources for the startup of monosodium glutamate industrial wastewater treatment system. *J. Hazard. Mater.* 2012; 199: 193–199.
- Skjermo J, Salvesen I, G. Oie G, Olsen Y, Vadstein O. Microbially matured water: a technique for selection of a non-opportunistic bacterial flora in water that may improve performance of marine larvae. *Aquacult. Int.* 1997; 5: 13–28.
- Skjermo J, Vadstein O. Techniques for microbial control in the intensive rearing of marine larvae. *Aquaculture* 1999; 177: 333–343.
- Strous M, Gervens EV, Kuenen JG, Jetten MS. Effects of aerobic and microaerobic conditions on anaerobic ammonium-oxidizing (Anammox) sludge. *Appl. Environ. Microbiol.* 1997a; 63(6): 2446–2448.
- Strous M, Gervens EV, Zheng P, Kuenen JG, Jetten MS. Ammonium removal from concentrated waste streams with the anaerobic ammonium oxidation (anammox) process in different reactor configurations. *Water Res.* 1997b; 31: 1955–1962.
- Strous M, Heijnen JJ, Kuenen JG, Jetten MSM. The sequencing batch reactor as a powerful tool for the study of slowly growing anaerobic ammonium-oxidizing microorganisms. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 1998; 50: 589–596.
- Strous M, Kuenen JG, Jetten MSM. Key physiology of anaerobic ammonium oxidation. *Appl. Environ. Microbiol.* 1999a; 65(7): 3248–3250.
- Strous M, Fuerst JA, Kramer EH, Logemann S, Meyzer G, van de Pas-Schoonen KT, Webb R, Kuenen JG, Jetten MS. Missing lithotroph identified as new *planctomycete*. *Nature* 1999b; 400: 446–449.
- Suantika G, Dhert P, Nurhudah N, Sorgeloos P. High-density production of rotifer *Brachionus plicatilis* in recirculated system: consideration of water quality, zootechnical and nutrient aspects. *Aquacultural Engineering* 2000; 21: 201–214.
- Suantika G, Dhert P, Sweetman E, O’Brien E, Sorgeloos P. Technical and economical feasibility of a rotifer recirculation system. *Aquaculture* 2003; 227: 173–189.
- 杉田治男. プロバイオティクスの魚介類への応用. 「微生物の利用と制御—食の安全から環境保全まで 水産学シリーズ (日本水産学会監修. 藤井建夫, 杉田治男,

- 左子芳彦編)」恒星社厚生閣, 東京. 2007; 57-69.
- Sumino T, Nakamura H, Mori N. Immobilization of activated sludge by the acrylamide method. *J. Ferment. Bioeng.* 1991; 72: 141-143.
- Sumino T, Nakamura H, Mori N, Kawaguchi Y. Immobilization of nitrifying bacteria by polyethylene glycol prepolymer. *J. Ferment. Bioeng.* 1992; 73: 37-42.
- Suminto K, Hirayama K. Effects of bacterial coexistence on the growth of a marine diatom *Chaetoceros gracilis*. *Fisheries Science* 1996; 62(1): 40-43.
- Suminto K, Hirayama K. 1997. Application of a growth-promoting bacterium for stable mass culture of three marine microalgae. *Hydrobiologia* 1997; 358: 223-230.
- Summerfelt ST, Sharrer MJ, Tsukuda SM, Gearheart M. Process requirements for achieving full-flow disinfection of recirculating water using ozonation and UV irradiation. *Aquacultural Engineering* 2009; 40: 17-27.
- Sung-Koo K, Kong I, Lee B. Removal of ammonium-N from a recirculation aquaculture system using a immobilized nitrifier. *Aquacultural Engineering* 2000; 21: 139-150.
- 高橋庸一. ヒラメの種苗生産マニュアル「ほっとけ飼育」による飼育方法－栽培漁業技術シリーズ 4, 日本栽培漁業協会, 東京. 1998; 1-57.
- Tal Y, Watts JE, Schreier HJ. Anaerobic ammonia-oxidizing bacteria and related activity in Baltimore inner harbor sediment. *Appl. Environ. Microbiol.* 2005; 71: 1816-1821.
- Tal Y, Nussinovitch A, van Rijn J. Nitrate removal in aquariums by immobilized denitrifiers. *Biotechnol. Prog.* 2003; 19: 1019-1021.
- Tal Y, Watts JEM, Schreier HJ. Anaerobic ammonium-oxidizing (Anammox) bacteria and associated activity in fixed-film biofilters of a marine recirculating aquaculture system. *Appl. Environ. Microbiol.* 2006; 72(4): 2896-2904.
- Tal Y, Nussinovitch A, van Rijn J. Nitrate removal in aquariums by immobilized *Pseudomonas*. *Biotechnol. Progress* 2003; 19: 1019-1021.
- 照屋和久. クエ種苗生産の初期減耗対策, 養殖, 東京. 2002; 66-69.
- Tinh NTN, Dierckens K, Sorgeloos P, Bossier P. A review of the functionality of probiotics in the larviculture food chain. *Mar. Biotechnol.* 2008; 10: 1-12.
- Toh SK, Webb RI, Ashbolt NJ. Enrichment of autotrophic anaerobic ammonium-oxidizing consortia from various wastewaters. *Microb. Ecol.* 2002; 43: 154-167.
- Treusch AH, Leininger S, Kletzin A, Schuster SC, Klenk HP, Schleper C. Novel genes for nitrite reductase and *Amo*-related proteins indicate a role of uncultivated mesophilic crenarchaeota in nitrogen cycling. *Environ. Microbiol.* 2005; 7: 1985-1995.
- Trimmer M, Nicholls JC, Deflandre B. Anaerobic ammonium oxidation measured in sediments along the Thames estuary, United Kingdom. *Appl. Environ. Microbiol.* 2003; 69: 6447-6454.
- Trimmer M, Nicholls JC, Morley N, Davies CA, Aldridge J. Biphase behavior of anammox regulated by nitrite and nitrate in an estuarine sediment. *Appl. Environ. Microbiol.* 2005; 71: 1923-1930.
- 植本弘明, 菊池弘太郎, 清野通康. 海洋性硝化細菌の固定化とその有効性－高能率魚類生産のための水質浄化技術の開発(6). 電力中央研究所報告研究報告 1991; U90056: 1-26.
- 植本弘明, 菊池弘太郎, 清野通康. 海洋性硝化細菌の分離, 培養および固定化法－高能率魚類生産のための水質浄化技術の開発 (8). 電力中央研究所報告研究報告 1993; U93022: 1-21.
- 植本弘明, 渡部良朋, 菊池弘太郎. ヒラメ飼育への固定化微生物の適用－高能率魚類生産のための水質浄化技術の開発(10). 電力中央研究所報告研究報告 1994; U93048: 1-22.
- Uribe C, Floch H, Enriquez R, Moran G. Innate and adaptive immunity in teleost fish: a review. *Veterinarni Medicina* 2011; 56(10): 486-503.
- Vadstein O, Øie G, Olsen Y, Salvesen I, Skjermo J, Skjak-Braek G. A strategy to obtain microbial control during larval development of marine fish, p. 69-75. In H. Reinertsen, L. A. Dahle, L. Jørgensen, and K. Tvinnereim (ed.), Proceedings of the First International Conference on Fish Farming Technology. Balkema, Rotterdam, The Netherlands. 1993.
- van de Graaf AA, Mulder A, de Bruijn P, Jetten MSM, Robertson LA, Kuenen JG. Anaerobic oxidation of ammonium is a biologically mediated process. *Appl. Environ. Microbiol.* 1995; 61: 1246-1251.
- van de Vossenberg J, Rattray JE, Greets W, Kartal B, van Niftrik L, van Donselaar EG, Sinnigle Damste JS, Strous M, Jetten MS. Enrichment and characterization of marine anammox bacteria associated with global nitrogen gas production. *Environ. Microbiol.* 2008; 10: 3120-3129.
- van de Vossenberg J, Woebken D, Maalcke WJ, Wessels

- HJCT, Dutilh BE, Kartal B, Janssen-Megens EM, Roeselers G, Yan J, Speth D, Gloerich J, Geerts W, van der Biezen E, Pluk W, Francoijs K-J, Russ L, Lam P, Malfatti SA, Tringe SG, Haaijer SCM, Op den Camp HJM, Stunnenberg HG, Amann R, Kuypers MMM, Jetten, MSM. The metagenome of the marine anammox bacterium '*Candidatus Scalindua profunda*' illustrates the versatility of this globally important nitrogen cycle bacterium. *Environ. Microbiol.* 2013; 15(5): 1275–1289.
- Venkat HK, Sahu NP Jain KK. Effect of feeding Lactobacillus-based probiotics on the gut microflora, growth and survival of postlarvae of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man). *Aquaculture Res* 2004; 35: 501–507.
- Venter JC, Remington K, Heidelberg JF, Halpern AL, Rusch D, Eisen JA, Wu D, Paulsen I, Nelson KE, Nelson Fouts WD, Levy S, Knap AH, Lomas MW, Nealson K, White O, Peterson J, Hoffman J, Parsons R, Baden-Tillson H, Pfannkoch C, Rogers YH, Smith HO. Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea. *Science* 2004; 304: 66–74.
- Verner-Jeffreys DW, Shields RJ, Bricknell IR, Brickbeck TH. Changes in the gut-associated microflora during the development of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.) larvae in three British hatcheries. *Aquaculture* 2003; 219: 21–42.
- Verschuere L, Rombaut G, Huys G, Dhont J, Sorgeloos P, Verstraete W. Microbial control of the culture of *Artemia* juveniles through preemptive colonization by selected bacterial strains. *Appl. Environ. Microbiol.* 1999; 65: 2527–2533.
- Verschuere L, Heang H, Criel G, Dafnis S, Sorgeloos P, Verstraete W. Protection of *Artemia* against the pathogenic effects of *Vibrio proteolyticus* CW8T2 by selected bacterial strains. *Appl. Environ. Microbiol.* 2000; 66: 1139–1146.
- Verschuere L, Rombaut G, Sorgeloos P, Verstraete W. Probiotic bacteria as biological control agents in aquaculture. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2000; 64: 655–671.
- Villamil L, Figueras A, Planas M, Novoa B. Control of *Vibrio alginolyticus* in *Artemia* culture by treatment with bacterial probiotics. *Aquaculture* 2003; 219: 43–56.
- Vine NG, Leukes WD, Kaiser H. Probiotics in marine larviculture. *FEMS Microbiol. Rev.* 2006; 30: 404–427.
- Walker CB, de la Torre JR, Klotz MG, Urakawa H, Pinel N, Arp DJ, Brochier-Armanet C, Chain PS, Chan PP, Gollabgir A, Hemp J, Hugler M, Karr EA, Konneke M, Shin M, Lawton TJ, Lowe T, Martens-Habbena W, Sayavedra-Soto LA, Lang D, Sievert SM, Rosenzweig AC, Manning G, Stahl DA. *Nitrosopumilus maritimus* genome reveals unique mechanisms for nitrification and autotrophy in globally distributed marine crenarchaea. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2010; 107: 8818–8823.
- Wang YB, Li JR, Lin J. Probiotics in aquaculture: challenges and outlook. *Aquaculture* 2008; 281: 1–4.
- 渡部良朋, 菊池弘太郎, 植本弘明, 清野通康. 海洋性脱窒菌の大量培養ならびに固定化した脱窒菌の脱窒能力—高能率魚類生産のための水質浄化技術の開発(9). 電力中央研究所報告研究報告 1993; U93023: 1–22.
- Wu YJ, Whang LM, Fukushima T, Chang SH. Responses of ammonia-oxidizing archaeal and betaproteobacterial populations to wastewater salinity in a full-scale municipal wastewater treatment plant. *J. Biosci. Bioeng.* 2013; 115 (4): 424–432.
- Wuchter C, Abbas B, Coolen MJL, Herfort L, van Bleijswijk J, Timmers P, Strous M, Teira E, Herndl GJ, Middelburg JJ, Schouten S, Sinninghe Damste JS. Archaeal nitrification in the ocean. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 2006; 103: 12317–12322.
- Xu M, Schnorr J, Keibler B, Simon HM. Comparative analysis of 16S rRNA and *amoA* genes from archaea selected with organic and inorganic amendments in enrichment culture. *Appl. Environ. Microbiol.* 2012; 78 (7): 2137–2146.
- 山本俊政. 人工飼育水. 特開 2010-193902(P2010-193902 A). 2010.
- 山本義久. マダイを対象とした閉鎖循環飼育—Ⅱ—人工海水の利用—. 栽培漁業センター技報 2008; 7: 23–28.
- 山本義久. 閉鎖循環飼育システム開発と欧州の閉鎖循環養殖研究の現状. 平成23年度栽培漁業技術研修会テキスト集—省力化・省エネ化・低コスト化に役立つ増養殖技術—. (社)全国豊かな海づくり推進協会, 東京. 2011; 1–18.
- 吉水 守, 笠井久会. 微生物による魚病原因ウイルスの制御. 「微生物の利用と制御—食の安全から環境保全まで. 水産学シリーズ (日本水産学会監修, 藤井建夫, 杉田治男, 左子芳彦編)」。恒星社厚生閣, 東京. 2007; 70–82.
- Yoshimura K, Usuki K, Yoshimatsu T, Kitajima C, Hagiwara A. Recent development of a high density mass culture

system for the rotifer *Brachionus rotundiformis* Tschugunoff. *Hydrobiologia* 1997; 358: 139–144.

Yousefian M, Amiri MS. A review of the use of prebiotic in aquaculture for fish and shrimp. *Afr. J. Biotechnol.* 2009; 8: 7313–7318.

Zhang T, Jin T, Yan Q, Shao M, Wells G, Criddle C, P Fang HH. Occurrence of ammonia-oxidizing Archaea in activated sludges of a laboratory scale reactor and two wastewater treatment plants. *J. Appl. Microbiol.* 2009; 107: 970–977.

根室海峡におけるスケトウダラ魚群の分布と海況－Ⅱ 1990年代後半の産卵期における分布と海況

志田 修

北海道立総合研究機構中央水産試験場

Distribution of the walleye pollock, *Gadus chalcogrammus* (*Theragra chalcogramma*), and oceanographic conditions in the Nemuro Strait, Japan – II

Distribution of spawning adults in the late 1990's

OSAMU SHIDA

Central Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, Yoichi, Hokkaido, 046–8555, Japan

The winter distribution of adult walleye pollock during the spawning season and oceanographic conditions in the Nemuro Strait were investigated based on integrated surveys, applying an echosounder and the STD from 1997 and 1999. The majority of walleye pollock were distributed in the modified Soya Warm Current water in this area. Their depth ranged from 140 to 440 m at the beginning of the spawning season, then decreased to more than 300 m from late February to early March during peak spawning. In late March, walleye pollock moved to shallower water. On the basis this vertical migration pattern, the thermal conditions where they were found changed from 2 to 5°C until mid-January and from 0 to 2°C after February. The observed fish movements and their interactions with the environment differed from those in other spawning grounds around Hokkaido. Walleye pollock in the Nemuro Strait may have adapted to the unique oceanographic conditions in this area.

キーワード：魚群探知機，産卵期，水温，水塊，スケトウダラ，分布，根室海峡

根室海峡はスケトウダラ (*Gadus chalcogrammus*, 旧名 *Theragra chalcogramma*) の産卵場であり，冬季に産卵のため来遊する成魚を対象とした漁業が営まれている (佐々木, 1984, 1985; Yoshida, 1988)。この海域におけるスケトウダラ漁獲量は1980年代に10万トンを超える高い水準にあったが，1990年代に入って激減し，1990年代後半から現在にいたるまで1万トン前後の非常に低い水準で推移している (釧路水試, 2013)。本種の資源量は，漁業活動だけではなく海洋環境の影響をうけて変動することが指摘されており (例えば三宅, 2012)，根室海峡のスケトウダラにおいても，1990年代の資源減少に産卵期を含む冬季の海洋環境の変化が影響を与えた可能性が示唆されている (石田ら, 2006)。これらのことから，当海域の資源変動機構に関する研究を進める上で，まず出発点である産卵期におけるスケトウダラ成魚の分布と海洋環境を明らかにすることが必要である。

著者は前報 (志田, 2001) で計量魚群探知機を用いて1996年～1998年に産卵前の11月の根室海峡におけるスケトウダラの分布水深と海洋環境との関係を調べ，この時期のスケトウダラが水深180～400m，水温2～5°Cの混合水 (宗谷暖流変質水: 佐々木, 1985) 中に分布することを報告した。産卵期の分布については，佐々木 (1985) が1982年の1～4月に根室海峡において水深0～200mまでの海洋観測を行って水塊分布を観察し，産卵がスケトウダラの産卵適水温とされる1～4°Cの混合水中で行われていると推測している。しかし，この研究では魚群の分布を直接観察しておらず，根室海峡においては，スケトウダラの卵が，佐々木 (1985) が観測を行った水深200mより深い水深帯からも採取されることが報告されている (佐々木, 1984; Miyake *et al.*, 1993) ことから，産卵期の魚群分布を明らかにするには，水深200m以深の観察も必要と考えられる。

そこで本研究では、産卵期におけるスケトウダラ成魚の分布水深と環境（特に水温）を明らかにすることを目的として、資源が急激に減少した後の1997～1999年の3年間、魚群探知機を用いてスケトウダラの鉛直分布を直接観察し、同時にSTDを用いて水深400mまでの水温および塩分の観測を行い、結果をとりまとめたので報告する。

材料と方法

魚群探知機によるスケトウダラ魚群観察および海洋観測

調査は根室海峡において1997年～1999年の各年1から4月に、5ないし6回、羅臼漁業協同組合所属調査船第3らうす丸（9.9トン）を用いて日中に実施した（Fig.1およびTable 1）。

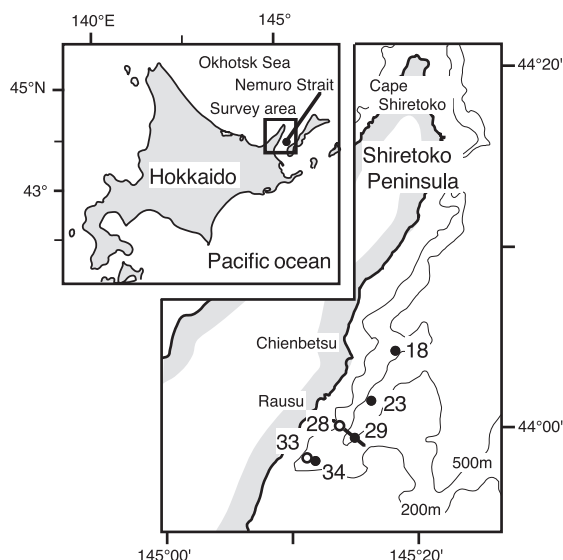


Fig.1 Map of the study area in the Nemuro Strait showing the locations of the STD observation stations (black circles) and the transect line for acoustic observation.

Table 1 Summary of oceanographic observations and acoustic surveys in this study.

Year	Cruise No	Date	Acoustic survey
1997	1	20 Jan.	
	2	5, 6 Feb.	
	3	24, 26 Feb.	○
	4	5, 6 Mar.	○
	5	24, 25 Mar.	○
	6	10, 11 Apr.	
1998	1	22, 23 Jan.	
	2	12, 18 Feb.	○
	3	9, 11 Mar.	○
	4	24, 25 Mar.	○
	5	10, 11 Apr.	
1999	1	20, 22 Jan.	
	2	8 Feb.	○
	3	24, 25 Feb.	○
	4	8, 9 Mar.	○
	5	25, 26 Mar.	○
	6	12, 14 Apr.	
2000	1	18 Jan.	○

スケトウダラ魚群の観察は、第3らうす丸に搭載したカラー魚群探知機（以降魚探機と略す：FURUNO FCV-252 周波数28kHz 古野電気製）を用いて行った。本研究で利用した観測点は、佐々木（1984, 1985）が卵分布および海洋観測調査を行った調査位置とし、調査点番号も佐々木（1984）に従った。まず、日中、産卵場の中心と考えられる羅臼沖（佐々木, 1984）に設定された観測点 St.28 および 29 を通り、等深線に垂直になるように設定した調査定線上（Fig.1）を8ノットで航行しながら魚探機画面（エコグラム）をデジタルカメラで連続して撮影した。次に、撮影した画像をパーソナルコンピュータ上において画像処理ソフト Photoshop（アドビ社製）を用いて1画面に合成した。この画像から、魚群の分布水深を10m単位で読み取った。

1997年の調査における水温および塩分の観測は、根室海峡内に設定した St.18, St.23, St.28, St.33 の4定点（Fig.1）において、海底付近（海底水深が400mより深い場合には水深400mまで）から海面までの範囲をメモリ STD（塩分－温度－深度記録計：AST1000-PK/P64K ALEC電子：現JFEアドバンテック社製）により観測した。1997年に実施した2観測点、St.28 および St.33 の水深がスケトウダラの分布水深より浅かったことから、1998年以降はこの2点を St.29 および St.34 に変更した。

魚群反応の魚種確認

魚探機で観察された魚群がスケトウダラ成魚に由来するものかどうか確認するため、2000年1月9日、10日、13日～17日に羅臼漁業協同組合所属のすけとうだらはえ縄漁船1隻（八王丸）の漁具深度を小型メモリ深度計（MDS-D：ALEC電子、現JFEアドバンテック社製）により記録し、魚群の分布水深と比較した。深度計は、はえなわの沈子に装着し、記録間隔は10分とした。調査期間中の操業時間は、日出（6:51～6:52）直前の6:30から日出後の8:20または8:30までであった。調査を行った日のすけとうだらはえ縄漁業のスケトウダラ漁獲量は羅臼漁業協同組合から入手した。

魚群の分布水深は、2000年1月18日に羅臼沖の定線上において前述の方法により観測した。また、同日にすけとうだらはえ縄漁船により漁獲された漁獲物について、尾叉長を測定し、成熟度を調べ、成魚の割合を算出した。熟度の判別は生殖腺の肉眼による外観上の観察から、北水試魚介類測定・海洋観測マニュアル（吉田, 1996）に従い行った（Table 2）。雌雄ともに成熟度10の個体を未成年魚、雄は成熟度20、雌は成熟度21以降の個体を成魚とした。

Table 2 Walleye pollock maturity conditions based on visual observations of the ovary and testis, according to Yoshida, 1996.

Sex	Condition	Maturation Stages	Visual observation
Male	Immature	10	Spermary very small
	Developing - Prespawning	20	Spermary still small and transparent, or larger, milk-white
	Ripe	30	Spermary large. Milk-white and opaque. Sperms discharge to
	Spent	40	Spermary wither, brownish-red
Female	Immature	10	Ovaries very small, light orange or transparent
	Developing	21	Ovaries still small. Individual oocytes not visible and opaque
	Pre-spawning	22	Ovaries larger. Yolk at globular stage. Oocytes discernible and
	Spawning	31-33	Some or most of oocytes are transparent
		40	All oocytes are transparent
	Spent	50	Ovaries wither, dark red

スケトウダラ雌魚漁獲物の熟度組成の変化

分布観察を行った期間のスケトウダラの成熟状態を調べるために、1997～1999年1～3月の根室海峡において、すけとうだら刺し網漁業により漁獲された雌魚の成熟度組成を調べた。成熟度の判別は、前項と同じ方法で行った。調査には、各月1ないし2回、普通銘柄の漁獲物からランダムに100尾を採集して測定に供した標本のうち、雌魚のデータを使用した。

結果

魚群反応と魚種確認

Fig.2に2000年1月18日に観察されたエコグラム（左図）と、調査線上の観測点（St.29）における水温、塩分鉛直分布（右図）を示した。水深130～370mの範囲に濃密な層状および塊状の魚群反応（矢印）が観察された。これらの魚群は水温2.7～5.2℃、塩分32.9～33.5の範囲に分布した。同一日にすけとうだらはえ縄漁業により漁獲されたスケトウダラは、尾叉長386～628mmの範囲にあり、成魚の割合は普通銘柄で98%，小銘柄で76%と大部分が成魚で占められていた。Fig.3に、すけとうだらはえ縄漁船の漁具水深を示した。調査日のうち、1月14日は、実作業時間が1時間と他日と比較して半分程度であったため、データから除いた。調査期間を通じて、はえ縄の沈子が安定して分布した水深は193～226mの範囲にあり、前述した魚群の分布水深範囲（Fig.2, 矢印）に含まれていた。また、すべての調査日においてスケトウダラが漁獲され、漁獲量は操業隻数10隻で10.1トン～43.9トンであった。これらのことから、魚探機により観察された魚群反応（Fig.2, 矢印）はスケトウダラ成魚により構成されている可能性が高いと考えられた。以降は、この魚群反応と同様な中層に分布する層状および塊状の魚群反応がスケトウダラ成魚であるとみなして結果を記述する。

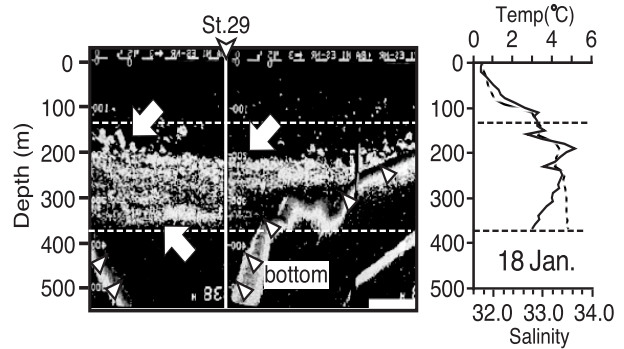


Fig.2 The echogram along the survey transect (the left panel) and the profile of temperature and salinity at St. 29 in 2000. Arrows show typical echosigns of walleye pollock.

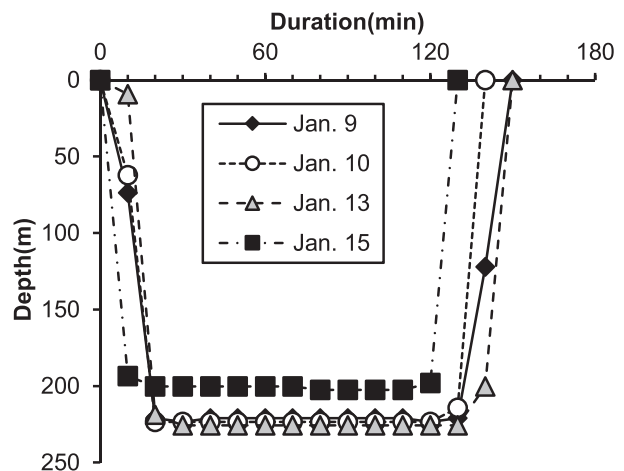


Fig.3 Records of the depth of the commercial mid-water long line fishing gear targeting adult walleye pollock in January 2000.

スケトウダラ魚群の分布深度、水温および塩分の範囲

Fig.4～6に、1997～1999年の調査で得られたエコグラムと調査線上の観測点（St.28またはSt.29）における水温、塩分鉛直分布を示した。

1. 1997年

2月24日は、水深270～520mの範囲にスケトウダラと考えられる層状の魚群反応が確認された（Fig.4A, 矢印）。STDの観測水深が反応のほぼ上端までであったため、スケトウダラが分布した水温範囲は明らかにできなかったが、分布深度の上端付近における水温は0.6～0.7℃、塩分は33.0～33.3であった。3月6日においても水深300～520mに2月24日の調査で観察されたものと同様のスケトウダラと考えられる層状の反応が観察された（Fig.4B, 矢印a）。これらの反応の分布上端付近の水温は0.8℃、塩分は33.1であった。また、水深60～120mに塊状の反応（同, 矢印b）が観察され、これらの分布水温は-0.7～-0.1℃、塩分32.5～32.7であった。3月25日には水深230～500

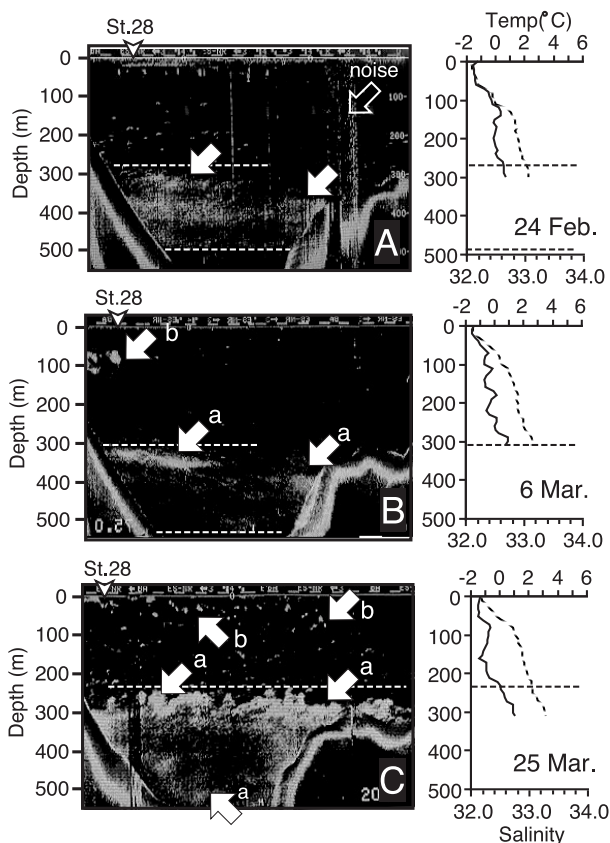


Fig.4 Echograms along the survey transect (left panels) and vertical profiles of temperature and salinity at St. 28 (right panels) in 1997. Arrows labeled “a” show echosigns of walleye pollock, and labeled “b” show echosigns of other organisms. Dotted lines indicate the upper and lower depths of walleye pollock echosigns. A: Feb. 24, B: Mar. 6, C: Mar. 25.

mの範囲にスケトウダラと考えられる反応 (Fig.4C, 矢印 a) が観察された。これらは水温 $0.1 \sim 1.0^{\circ}\text{C}$ 、塩分 $33.0 \sim 33.3$ の範囲に分布した。スケトウダラと考えられる魚群反応の上端は、前2回の調査より浅くなっていた。水深 100 m 以浅にも点状の反応 (同, 矢印 b) が観察されたが、これらは $-0.6 \sim -1.5^{\circ}\text{C}$ の氷点下の水温帯に分布した。

2. 1998年

2月18日の調査においては、水深 $170 \text{ m} \sim 330 \text{ m}$ にスケトウダラと考えられる2層の魚群反応が観察された (Fig.5 A, 矢印 a)。これらは水温 $0.6 \sim 2.2^{\circ}\text{C}$ 、塩分 $32.8 \sim 33.3$ の範囲に分布していた。また、水深 $420 \sim 440 \text{ m}$ にも魚群が観察された (同, 矢印 a')。3月9日の調査では海況が悪く、魚探画像にノイズが入ったが、水深 $370 \sim 450 \text{ m}$ にスケトウダラと思われる弱い魚群反応 (Fig.5B, 矢印) が観察された。この魚群の分布水温および塩分はそれぞれ 1.4°C 、 33.4 であった。3月24日は水深 $130 \sim 380 \text{ m}$ の範囲にスケトウダラと考えられる2層の魚群が観察された (Fig.5 C, 矢印)。これらの魚群の分布水温、塩分はそれぞれ 0.0

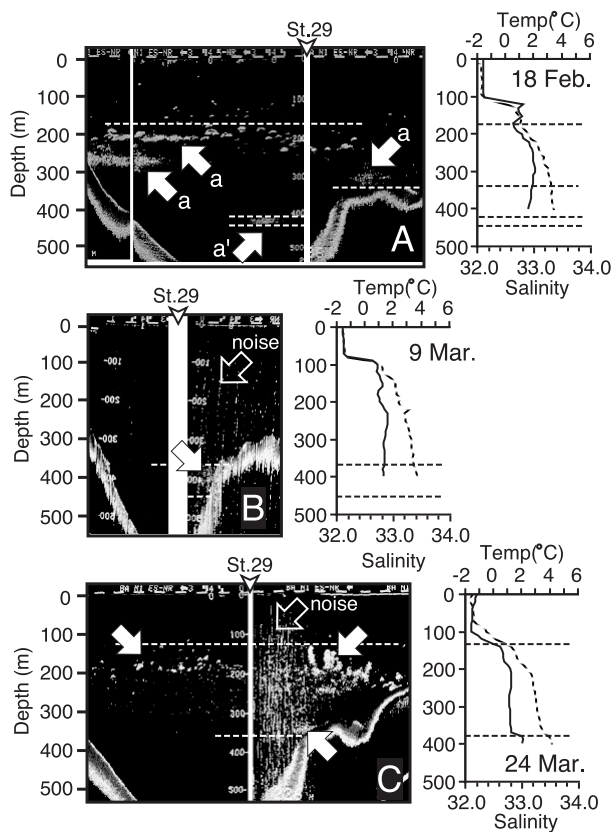


Fig.5 Echograms along the survey transect (left panels) and vertical profiles of temperature and salinity at St. 29 (right panels) in 1998. Arrows labeled “a” show echosigns of walleye pollock, and arrows labeled “b” show echosigns of other organisms. Dotted lines indicate the upper and lower depths of walleye pollock echosigns. A: Feb. 18, B: Mar. 9, C: Mar. 24.

$\sim 1.3^{\circ}\text{C}$ 、塩分 $32.8 \sim 33.4$ であり、魚群の分布上端は、 0°C の等温線の分布水深と一致していた。

3. 1999年

2月9日の調査では、水深 $150 \sim 360 \text{ m}$ の範囲にスケトウダラと考えられる濃密な魚群が観察された (Fig.6A, 矢印)。これらの分布水温および塩分の範囲は $0.4 \sim 2.1^{\circ}\text{C}$ および $32.7 \sim 33.4$ にあり、魚群の上端は 0°C の等温線の分布水深とほぼ一致していた。2月25日は、調査線の一部しか観察できなかったが、魚群 (Fig.6B, 矢印) の分布水深は前回調査より深い 300 m 以深となった。魚群の下端深度は確認できなかったが、観察できた範囲の水温、塩分値は、それぞれ $1.3 \sim 1.7^{\circ}\text{C}$ 、 $33.4 \sim 33.5$ であった。3月8日では、2月25日の調査とほぼ同様の水深 320 m 以深、水温 $1.3 \sim 1.5^{\circ}\text{C}$ 、塩分 $33.3 \sim 33.5$ に層状の魚群が観察された (Fig.6C, 矢印)。3月25日には、前回調査と比較してやや分布が深くなり、 390 m 以深となった。

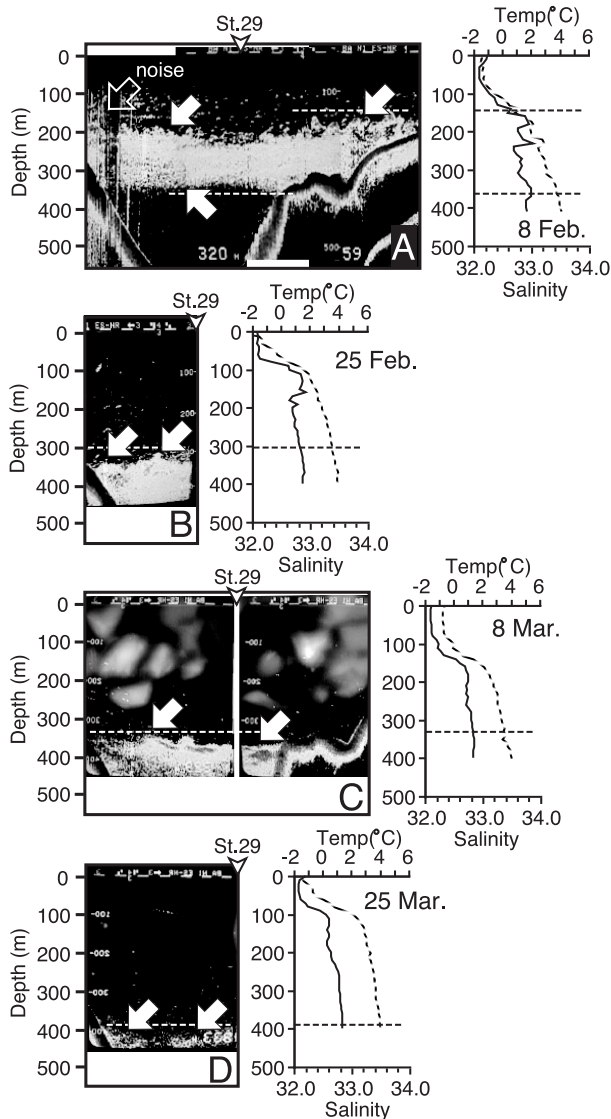


Fig.6 Echograms along the survey transect (left panels) and vertical profiles of temperature and salinity at St. 29 (right panels) in 1999. Arrows labeled “a” show echosigns of walleye pollock, and labeled “b” show echosigns of other organisms. Dotted lines indicate the upper and lower depths of walleye pollock echosigns. A: Feb. 2, B: Feb. 25, C: Mar. 6, D: Mar. 25.

スケトウダラ雌魚の成熟度組成の変化

各年の成熟度組成の変化をFig.7に示した。測定標本中の雌魚の割合は15.0～75.0%，そのうち成熟度21以上の成魚は96.8～100.0%を占めていた。未成熟魚（成熟度10）の割合は、調査期間を通じて0.0～3.2%と非常に低かった。1月中旬は生殖腺の成熟途上にある産卵前の熟度21～22が63（1998年）～91%（1997年）と最も多く、産卵中の成熟度31～33および40は9～37%を占めていた。産卵終了後の成熟度50は標本中には観察されなかった。成熟度21～22の個体の割合は、2月以降減少した。年による変動はあるが、産卵中の成熟度31～33および40の割合は、2

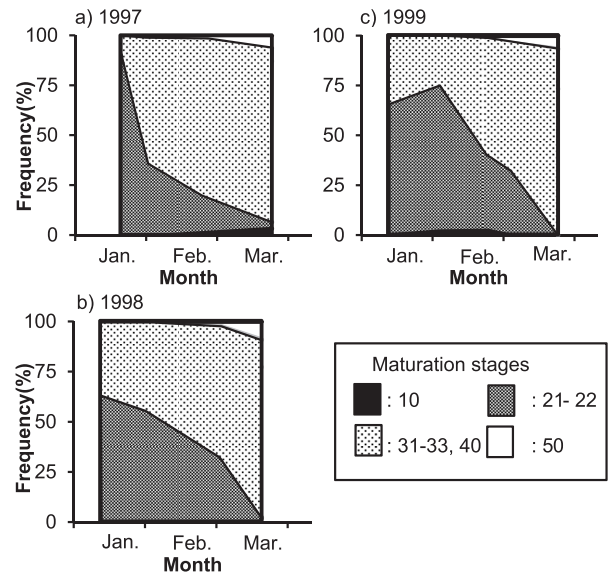


Fig.7 Changes in the maturity of female walleye pollock caught by commercial gill-net fishery in the Nemuro Strait from 1997 to 1999.

月中旬には50%以上となり、3月には87～93%を占めた。産卵終了後の成熟度50の個体は2月中旬から観察されたが、3月下旬でも7～9%と低い割合であった。

根室海峡における海況の変化

Fig.8～10に1997年～1999年の調査で得られた水温および塩分の鉛直分布を示す。水塊の区分は佐々木（1985）に従った（Table 3）。

1. 1997年

1月20日（Fig.8a）の調査では、水深100m以深の広い範囲が水温1～4℃、塩分32.6～33.5の主として混合水に覆われていた。水深10m以浅域はそれより低温（0.5～1℃）、低塩分（32.5未満）であった。2月5～6日（Fig.8b）では、表層域が東カフト海流水に覆われ、海面から水深60mまで水温が0℃以下となった。中層域には知床半島の先端側（St. 18）から中心（水深160～190m）の水温が0℃未満、塩分32.9の冷水が差し込んでいた。2月24および26日（Fig.8c）は悪天候のためSt.18観測点のデータがないものの、全層に渡って水温が前回の観測時より低下していた。3月5～6日の観測（Fig.8d）では、St.18側から、中層域に中冷水（水温－0.5℃以下、塩分32.4～33.2）が差し込んでおり、深いところで水深320mまで水温0℃未

Table 3 Water masses in the present study during winter (Sasaki, 1987)

Water masses	Temperature(°C)	Salinity
Intermediate Cold Water	≤ -0.5	32.4 - 33.2
Modified Soya Warm Current Water	1.0 - 4.0	32.8 - 33.4
East Sakhaline Current Water	≤ 2.5	≤ 32.2

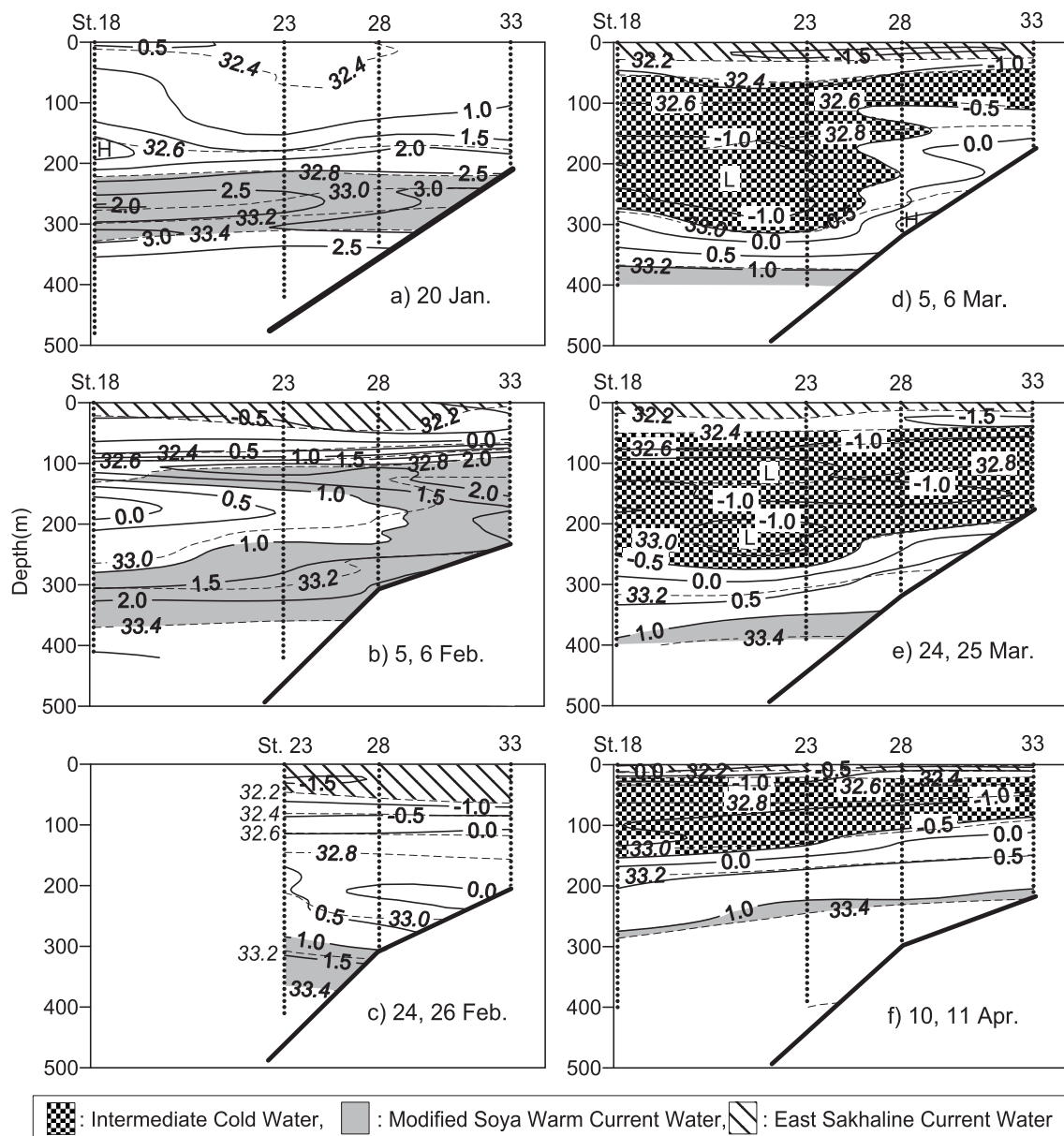


Fig.8 Vertical sections of temperature (solid lines and plane figures) and salinity (dotted lines and italic figures) in 1997. Vertical dotted lines show observation stations. a) Jan. 20, b) Feb. 5 and 6, c) Feb. 24 and 26, d) Mar. 5 and 6, e) Mar. 24 and 25, f) Apr. 10 and 11.

満となった。水温 1°C 以上の混合水は水深370m以深に観察されるのみであった。3月24～25日 (Fig.8e) の観測時においても中層域は広く中冷水に占められており、水深220～290m以浅は広く 0°C 未満となっていた。4月10～11日の調査 (Fig.8f) では、 0°C 未満の範囲が水深160m以浅と狭くなった。

2. 1998年

1月22～23日 (Fig.9a) では、中層域に1997年と同様に広く混合水が分布した。水深200mまでは深度の増加に伴って水温 5°C まで徐々に増加し、それ以深では再び低下した。中心の水温は1997年の 3°C 台と比較して 2°C 高かった。2月12日 (Fig.9b) および3月9,11日 (Fig.9c) では水深80

～100m層に塩分躍層があり、それ以浅は塩分32.2未満、水温 -1°C 以下の東カラフト海流に覆われていた。塩分躍層より深い層は広く $1\sim 3^{\circ}\text{C}$ の混合水に占められていた。3月24～25日 (Fig.9d) の観測では、水温 0°C 未満の水が水深160m台と前回の観測時と比較してやや深くまで広がっていたが、200m以深は広く水温 $1.0\sim 1.5^{\circ}\text{C}$ の範囲にあった。4月10～11日 (Fig.9e) には水温 0°C の等温線が水深100m前後、 1°C 等温線が水深150m前後と前回観測時と比較して、いずれもやや浅くなった。1998年は、調査期間を通じて1997年に観察されたような中冷水の中層域への大きな張り出しは観察されなかった。

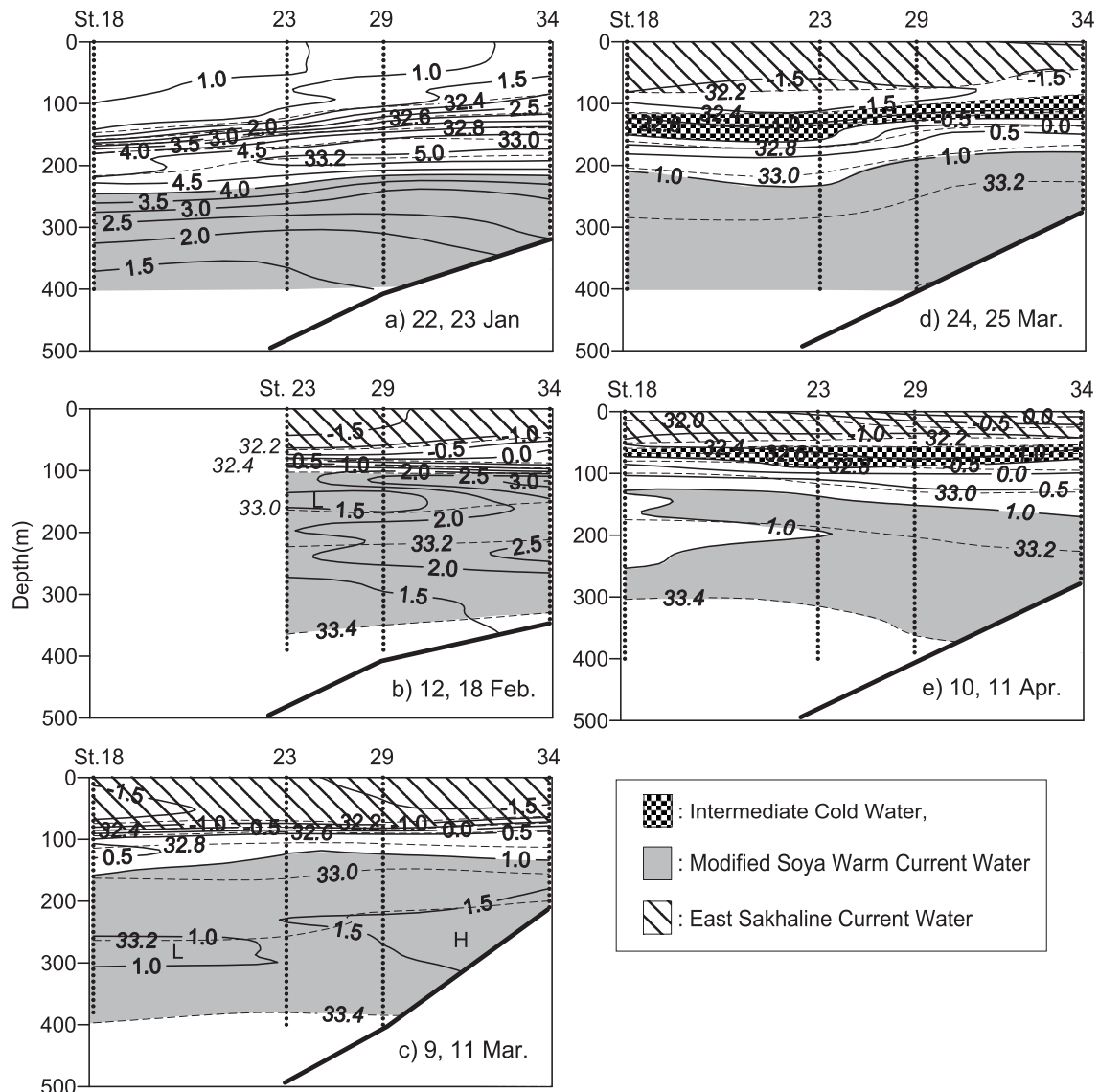


Fig.9 Vertical sections of temperature (solid lines and plane figures) and salinity (dotted lines and italic figures) in 1998. Vertical dotted lines show observation stations. a) Jan. 20, b) Feb. 5 and 6, c) Feb. 24 and 26, d) Mar. 5 and 6, e) Mar. 24 and 25, f) Apr. 10 and 11.

3. 1999年

1月20, 22日の観測では、水深130～150m以深を混合水が広く占めていた (Fig.10a)。水温は深度の増加とともに上昇し、St.34の水深220～250mに水温4℃台の水が分布した。それ以深では徐々に水温が低下した。2月8日では、前2年と同様に表層域を寒冷な東カラフト海流水が覆っていた。それ以深は水温1～2℃の混合水が広く分布した (Fig.10b)。2月24～25日では、知床半島先端側のSt.18から1℃未満の水がSt.29付近まで差し込んでいたが、前回調査と同様に表層域は東カラフト海流水、中～底層は混合水が占めていた。 (Fig.10c)。3月8～9日は水深100m前後に中冷水が入り込んでおり、0℃の等温線が水深150m前後とやや深くなった (Fig.10d)。3月25～26日の調査においては、St.18の水深150m前後に氷点下の水が観察され

たが、その範囲は狭く、1997年のように海域全体を占めるような状態ではなかった (Fig.10e)。また、水温1℃以上の水はSt.23～34の水深200～300mの中層域から海底付近に分布した。4月12, 14日では、水温0℃未満の範囲が再び水深150m前後までと深くなったが、前回調査で観察された冷水の張り出しは消失し、水深200m以深は広く1℃以上となっていた (Fig.10f)。1999年も1998年と同様に中冷水の中層への大きな張り出しは観察されなかった。

考察

本研究を行った冬季の根室海峡は、流氷に覆われている期間が長いこと、また、調査が可能な昼間は狭い漁場に多くの漁船が操業中であることから、大型の調査船による計量魚群探知機およびトロール網を使用した調査は

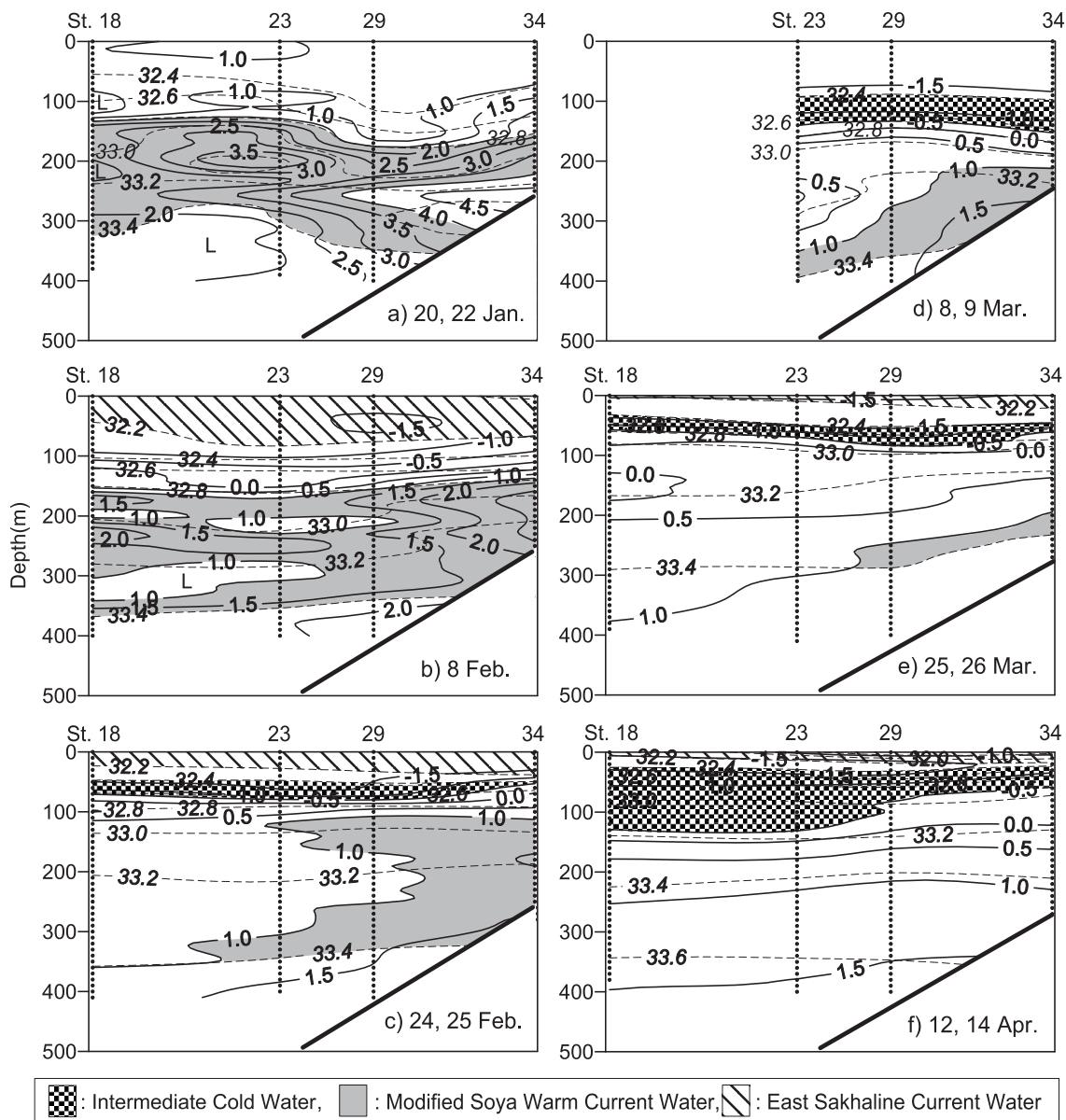


Fig.10 Vertical sections of temperature (solid lines and plane figures) and salinity (dotted lines and italic figures) in 1999. Vertical dotted lines show observation stations. a) Jan. 20 and 22, b) Feb. 8, c) Feb. 24 and 25, d) Mar. 8 and 9, e) Mar. 25 and 26, f) Apr. 12 and 14.

実施することができない。そこで本研究では、小型の調査船に搭載した漁船用のカラー魚探機を使用して魚群の分布水深を観察した。1997～2000年1月中旬～3月下旬の調査において、中層に層状および塊状の魚群が観察された (Fig.2矢印, Fig.4～6矢印または矢印a)。これらは、志田 (2001) が同一海域において報告した11月中旬～12月下旬のスケトウダラ魚群と同様の形状であった。また、2000年1月中旬の調査において観察された魚群の分布水深と同時期に操業中のすけとうだらはえ縄漁業の漁具深度は一致していた。1月中旬の漁獲物はスケトウダラ成魚のみであること、スケトウダラは有鰾魚であり、調査に使用した低周波 (28kHz) に強いエコーを返すと考えられる

ことから、中層域に観察された層状および塊状の魚群はスケトウダラ成魚に由来する可能性が高いと判断される。一方、1997年の調査においては、これらの魚群とは離れて、比較的浅い水深帯にも反応が観察された (Fig.4Bおよび4C, 矢印b)。これらの反応は氷点下の水温帯に分布した。スケトウダラは血液中に抗凍結物質を欠くために、氷点下の水温を避けると考えられている (NOAA, 2012) ことから、これらの反応はスケトウダラ以外の生物に由来すると判断できるため、以降の考察から除外した。

1997～1999年の1月～3月におけるスケトウダラ漁獲物の熟度組成のデータに基づき、成魚の50%以上が産卵中の熟度31～33および40となった時期を産卵期とみなすと

(前田ら, 1976), 産卵期は2月中旬以降であったと考えられる (Fig.7)。この結果は, 1980年代に行われたYoshida (1988) の報告, 卵分布からみた産卵期 (佐々木, 1984) ととも一致しており, この期間が1980年代から1990年代を通じた根室海峡における産卵期と考えられる。

志田 (2001) および本研究の結果から得られた, 根室海峡における産卵前から産卵期のスケトウダラの分布水深および水温帯をまとめてみると (Fig.11), 時期によって変化することが明らかとなった。11月下旬から12月上旬における分布水深は, 200~400mであったが (志田, 2001), 1月下旬から2月の中旬にかけて, やや分布の上限が浅くなって水深200m以浅にあった。その後, 2月下旬から3月の中旬には分布水深の上限が大幅に深くなって300m以深となり, 3月下旬には調査を行った3年のうち1997および1998年には分布水深の上限が200m前後と再び浅くなり, 1999年は深い水深にとどまっていた。分布水温および塩分の変化を見ると, 11月下旬から1月にかけて概ね水温2~5℃, 塩分32.9~33.5の範囲, 2月以降は低下して水温0~2℃, 塩分32.7~33.5の範囲であったが, 期間を通じて混合水が主たる分布水塊であった。スケトウダラが主として混合水中に分布すること, 産卵期の分布水深が400m付近におよぶことが, 以前から推測されていたが (佐々木, 1984, 1985; Miyake *et al.*, 1993), 本研究はこれを裏付ける結果となった。

本種の分布水深は, 水温と関連していることが指摘されている。餌の少ない北部日本海海域では, 索餌期には代謝効率を上げ, エネルギーを節約するために水温の低い

深い水深帯に (三宅, 2012), 産卵期には卵の適水温と考えられる2~5℃の水温帯 (前田ら, 1976) が分布する浅い水深帯に移動すると考えられている (前田ほか, 1988; 1989)。スケトウダラ太平洋系群の主要な産卵場である日高湾でも, 索餌期および索餌期から産卵期への移行期には, スケトウダラ成魚が主として水深200~400m, 水温2~3℃に分布するが, 産卵盛期には分布の中心が水深100m以浅の浅い海域に移り, 分布水温も3~6℃と高くなることが報告されている (志田, 2011)。日高湾においては, 索餌期にスケトウダラの分布密度が高い水域は餌生物プランクトンの分布量が多いこと, スケトウダラは元来深海から浅い海域に回遊して産卵する特性を持っており, 産卵期には浅い海域への回遊を妨げる表中層の高水温が解消されることが分布変化の理由としてあげられている (前田ら, 1987)。このように, 両海域とも分布水深は産卵前の時期に深く, 産卵期に浅くなり, 分布水温は産卵前の時期に低く, 産卵期に高くなっている。

一方, 前述のように本研究で観察した根室海峡のスケトウダラの分布は, これと全く逆のパターンで変化したことから, その理由を考察するために, 当該海域における海洋環境の特徴を検討した。本研究でも佐々木 (1986) が報告した3つの水塊, 東カラフト海流水, 中冷水および混合水が観察された。東カラフト海流水は, 3年間を通じて2月以降表層域に分布し, その分布層の水温は氷点下となった。スケトウダラ卵は-1℃の水温下では孵化率, 正常発生する仔魚の割合とも極めて低くなるが, 桑実胚以降に発生が進んだものでは氷点下の水温への耐性が高ま

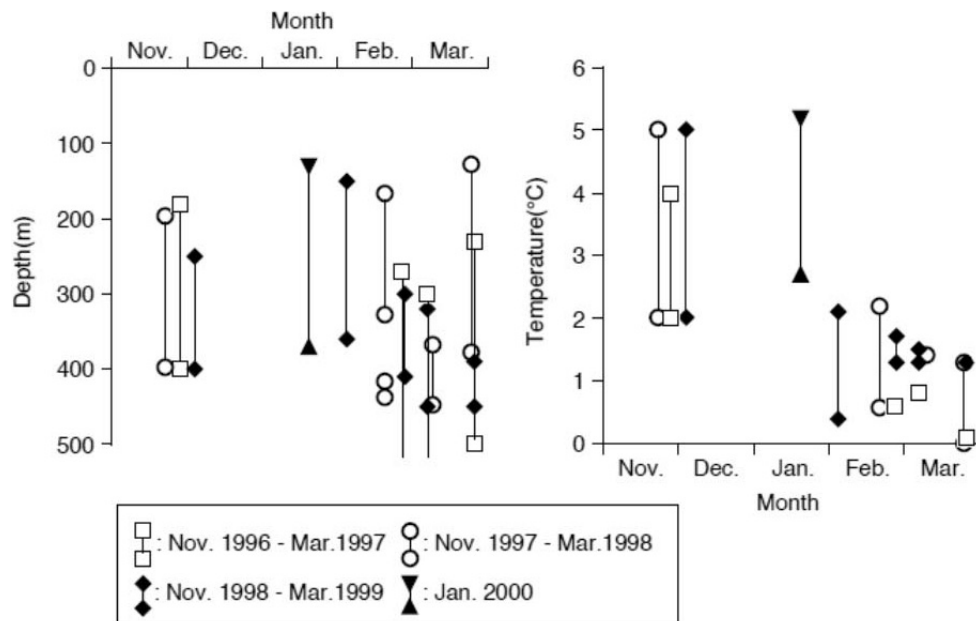


Fig.11 Changes in the range of the distribution depth (left panel) and temperature (right panel) of walleye pollock in the Nemuro Strait from the pre-spawning to spawning season.

The results in November and December are from Shida (2001).

ること、そして卵の浮上速度は毎時4.9～8.6mであることが実験的に知られている（中谷・前田，1984）。したがって、成魚の分布・産卵水深が深ければ、浮上していく間に発生が進み、表層における低水温暴露への耐性を高めることができると予想される。

これらのことから、産卵期にスケトウダラ成魚の分布水深が深くなるのは、このような根室海峡の海洋環境に適応した結果であると推察される。一方、中冷水の分布には大きな年変動が見られ、この水塊の挙動によって中層域の環境は大きく変動していた。最も広範囲に中冷水の分布が観察された1997年では、産卵期の2月～3月にかけて最大水深300m前後まで氷点下の水温となったが、中冷水の分布範囲の狭かった1998および1999年では中層域には混合水が広く分布し、水温は氷点下とはならなかった。このように中層域における水温の年変動は比較的大きかったが、3年を通じて同様な分布水深の変化が観察されたことから、年単位の環境変動はスケトウダラの分布水深に大きな影響を与えていないことが示唆される。

3月後半の分布水深を見ると、1997および1998年では、その上端が浅くなり、両年ともほぼ0℃の等温線と一致していたが、1999年では100m付近に0℃の等温線があったにもかかわらず深いままであった。3月後半の成熟度組成を見ると、3年とも産卵中の個体が大部分を占め、産卵を終了した個体の割合は低いままであり、年による成熟度の違いは明確ではなかった。本研究からは、産卵期後半に見られる分布水深の変化が何に起因するかは明らかにできなかった。

石田ら（2006）は、根室海峡における流水観測日数と冬季の表面水温の間に負の相関があり、1980年代後半から1990年代前半に見られた流水観測日数の著しい減少や冬季水温の上昇に代表される海洋環境の変化が、スケトウダラの再生産に悪影響をおよぼした可能性に言及している。一方で、本研究を行った1990年代後半では流水観測日数が徐々に増加し（石田ら，2006）、1999年には流水観測日数、1～4月の水温ともに1980年代前半から中盤の水準と同程度となっている。このような表層域における環境指標の変化だけでなく、中層域の環境を見ると、1997年は中冷水が大きく張り出し、広い範囲が氷点下の水温となっていた（本研究）。また、佐々木（1985）が観測した1982年と比較すると、本研究を行った3カ年とも、産卵適水温とされる2～4℃の水帯が2ないし3月には観察されなくなっており、1990年代後半は1980年代と同様の海洋環境か、むしろ寒冷だったことがうかがわれる。氷点下の水温における孵化後の仔稚魚の生残に関する研究例はないが、中谷・前田（1984）が指摘しているように、冬期間の表層水温が－1℃以下になる海域では、産卵期が

遅く表層水温が上昇する春季になっていることから判断して、生残に有利な環境とは思われない。1990年代後半に寒冷期に入っても加入量の増加が認められなかったことから、石田ら（2006）が指摘した海水の有無や表面水温の上昇だけでなく、卵の分布する中～深層の環境の状況も考慮する必要があることを本研究から示唆される。

根室海峡では、スケトウダラ漁獲量の大部分が羅臼町の海域であり、海峡の奥側に位置する別海町や標津町における漁獲は非常に少なかった（釧路水産試験場，2013）。これは、産卵前の11～12月には表層域に分布する高温の宗谷暖流水が（志田，2001）、それ以降は本研究で明らかとなった、氷点下の東カラフト海流水が表層域を覆うことがスケトウダラの羅臼海域から水深の浅い標津や別海海域への回遊を制限する要因と考えられる。しかし、近年、標津町の漁獲割合の増加が観察されており（釧路水産試験場，2013）、おそらく海洋環境の変化による来遊パターンの変化と考えられる。このような変化の原因を明らかにするためにも、海洋環境の詳細な解析を行っていく必要がある。

謝辞

本研究は、羅臼漁業協同組合が実施した調査から貴重なデータを提供いただいた。同組合職員の石亀正則、竹田和人、菊池八起各氏には特に感謝の意を表す。また、漁獲水深調査に協力いただいた同組合所属のすけとうだらはえ縄漁船八王丸の長内慎二船頭および乗組員諸氏に深く感謝する。本研究をとりまとめるにあたり、貴重なご意見をいただいた、スケトウダラ研究グループ会議の構成員各位と北海道音響資源調査情報交換会の参加者の皆様に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- 釧路水産試験場．スケトウダラ（根室海峡海域）2013年度資源評価書．北海道立総合研究機構水産研究本部．Download from: (<http://www.fishexp.hro.or.jp/exp/central/kanri/SigenHyoka/Kokai/>) 2013
- 石田良太郎，鳥澤 雅，志田 修．水産資源の持続的利用 一知床半島周辺海域の漁業と水産資源（陸棚）一．月刊海洋 2006；38（9）：626–631．
- 前田辰昭，中谷敏邦，高橋豊美，高木省吾，亀井佳彦，梶原善之，目黒敏美．北海道檜山および後志沖合におけるスケトウダラ成魚の分布・回遊について．漁業資源研究会議 北日本底魚部会報 1989；22：55–72．
- 前田辰昭，高橋豊美，伊地知誠．噴火湾周辺海域におけるスケトウダラの漁場学的研究－Ⅱ 産卵期．日本

- 誌 1976；42，1213-1222.
- 三宅博哉. 音響学的手法を用いたスケトウダラ北部日本海系群の資源動態評価と産卵場形成に関する研究（学位論文）. 北水試研報 2012；81：1-56.
- Miyake H, Hamabayashi K, Ishigame M, Sano M. Recent sharp decrease in walleye pollock egg abundance in the Nemuro Strait, Hokkaido. Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Stn. 1993; 42: 113-119.
- 中谷敏邦, 前田辰昭. スケトウダラ卵の発生に対する水温の影響およびその浮上速度について. 日水誌 1984；50(6)：937-942.
- 夏目雅史. 北海道檜山海域スケトウダラ延縄漁業の漁獲深度と水温. 北水試研報 1988；53：1-8.
- NOAA: “NOAA FY 2012 Budget Blue Book Chapter 7: Research and Development” National Oceanic and Atmospheric Administration. Internet web. Download from (http://www.corporateservices.noaa.gov/nbo/fy12_bluebook/chapter7_2012_RandD.pdf)
- 佐々木正義. 北海道東部根室海峡におけるスケトウダラ卵の分布. 北水試月報 1984；41：237-248.
- 佐々木正義. 北海道東部根室海峡におけるスケトウダラの産卵期の海況と産卵場. 北水試月報 1985；42：53-63.
- 志田 修. 根室海峡におけるスケトウダラ魚群の分布と海況－Ⅰ 産卵前の水平および垂直分布. 北水試研報 2001；59：1-10.
- 志田 修. スケトウダラ太平洋系群の資源変動におよぼす成魚期の海洋環境の影響に関する研究. 北水試研報 2011；79：1-75.
- 上野元一, 中村秀男, 前田辰昭, 平川英人. 噴火湾におけるスケトウダラの漁場学的研究－Ⅰ 索餌期. 日水誌 1975；41(12)：1237-1245.
- Yoshida H. Walleye pollock fishery and fisheries management in the Nemuro Strait, Sea of Okhotsk, Hokkaido. Proc. Int. Symp. Biol. Mgnt. Walleye Pollock 1988: 59-77.
- 吉田英雄. 底魚類 1. スケトウダラ. 北水試魚介類測定・海洋観測マニュアル. 北海道. 北海道立中央水産試験場. 1996；1-14

ミトコンドリアDNA 16S リボゾームRNA 遺伝子解析による奥尻島周辺のカキ類の種判別

川崎琢真^{*1}, 清水洋平¹, 岩佐 睦², 吉田眞也³, 乗原康裕⁴

¹北海道立総合研究機構栽培水産試験場, ²奥尻地区水産技術普及指導所, ³渡島水産技術普及指導所,
⁴北海道立総合研究機構網走水産試験場

Identification of oysters in Okushiri Island by mitochondrial 16S rRNA analysis

TAKUMA KAWASAKI^{*1}, YOHEI SHIMIZU¹, MUTSUMU IWASA², SHINYA YOSHIDA³ and
YASUHIRO KUWAHARA⁴

¹ Mariculture Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, Muroran, Hokkaido 051-0013

² Okushiri Fishery Technical Guide Office, Okushiri, Hokkaido 043-1401

³ Oshima Fishery Technical Guide Office, Hakodate, Hokkaido 041-8558

⁴ Abashiri Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, Abashiri, Hokkaido 099-3119, Japan

Oysters around Okushiri Island are difficult to classify based on appearance. Therefore, we had identified their species using DNA analysis. After obtaining the results, we explored the relationship between species and habitat. Oysters were collected by scuba divers at 1–9 m depth in the sea at 7 different areas around Okushiri Island from November 2011 to the next November. It was difficult to identify the 297 oysters based on their morphological characters. Therefore, we analyzed the nucleotide sequences of mtDNA 16S rRNA genes. Polymerase chain reaction with a template of total DNA from muscle tissues of oysters successfully amplified DNA fragments of 464 bp in the 16S rRNA gene, which were identified as *Crassostrea gigas*, *C. nippona*, *Ostrea circumpecta*, and *Saccostrea* sp. All of the areas had at least two different species, and species matched their characteristic shell size and depth of habitation, but these were insufficient for certain classification. Therefore, the DNA fingerprinting technique were shown to be beneficial for the classification of oysters.

キーワード：PCR, カキ類, シーケンス, 種判別, 分布, ミトコンドリアDNA

北海道南西部日本海沿岸に位置する奥尻島では、近年新たな特産品としてイワガキ *Crassostrea nippona* (Seki, 1934) に注目しており、奥尻ブランドの確立に向け養殖試験に取り組んでいる。しかし、奥尻島の軟体動物相の報告 (木下, 1939) ではカキ類は未報告であり、島周辺に生息しているカキ類は主要な漁獲対象ではないことからその種類や分布状況についてはほとんど調べられておらず、採苗用の母貝採取や蓄養用の種採取が困難な状況にある。これまで北海道周辺にはマガキ *C. gigas* (Thunberg, 1793) の他、寿都町および熊石町に天然イワガキが生息していることが報告された (浜口, 2000)。同報告ではこれら2種を外観で見わけることが困難なため、

種の判別には遺伝子の解析を併用している。カキ類の遺伝子解析による種の判別法として、ミトコンドリアDNA上のチトクロームc酸化還元酵素サブユニット1 (O'Foighil *et al.*, 1998) および16SリボゾームRNAの塩基配列の違いを利用したもの (O'Foighil *et al.*, 1995) の他、リボゾームDNAのITS領域の長さの違いを利用した方法 (浜口, 2000) があり、天然カキ類の種判別においてはDNAの鑑定が最も信頼性が高いとされている (飯塚・荒西, 2008)。

そこで本研究では、奥尻島周辺のカキ類の生息状況を明らかとするため、解析が簡便でデータベースへの登録数が比較的多いミトコンドリアDNAの16SリボゾームRNA遺伝子の塩基配列の解析を行い、種の判別を行った。

報文番号 A512 (2014年8月6日受理)

*Tel: 0143-22-2323. Fax: 0135-23-7605. E-mail: kawasaki-takuma@hro.or.jp

試料および方法

試料

本研究には, 2011年11月から2012年11月にかけて, 奥尻島周辺の7海域 (A~G) から潜水により採集された天然のカキ類297個体を用いた (Table 1)。得られたカキ類は外観撮影および殻高測定を行った後, 開殻して閉殻筋の一部を採取した。閉殻筋試料は, DNA抽出に用いるまで-30℃で保存した。尚, 本報告では密漁防止の観点から採集地点に関する情報は明示していない。

Table 1 Number of oyster samples per collecting point and depth

Sampling location	Depth			Total
	1~3m	4~6m	7~9m	
A	40	0	0	40
B	28	0	20	48
C	36	20	0	56
D	26	0	0	26
E	52	0	0	52
F	21	0	0	21
G	10	24	20	54
Total				297

DNA抽出

カキ類から採取した閉殻筋より, 尿素-SDS-Proteinase 法 (飯塚ら, 2008) 又はDNA抽出キット (Wizard® Genomic DNA Purification Kit Promega 社) によりゲノムDNAを抽出した。得られたDNA溶液は分光光度計 (Nanodrop サーモフィsherサイエンティフィック社) を用いて濃度測定を行い, PCR反応に供するまで-30℃で保存した。

PCR反応

閉殻筋より抽出したゲノムDNAを鋳型とし, ミトコンドリアDNA 16SリボソームRNA遺伝子の部分配列をPCR法により増幅した。PCR反応には16Sar:5'-CGCCTGTTTATCAAAAACAT-3'および16Sbr:5'-CG GTCTGAACTCAGATCACG-3'のプライマーセットを用いた (Kessing *et al.*, 1989)。PCR反応液は, 10μL反応系にて10×Ex Taq Buffer (タカラバイオ株式会社) 1μL, 2.5mM dNTP Mixture (タカラバイオ株式会社) 0.8μL, 5μMプライマー各0.5μL, TaKaRa Ex Taq (タカラバイオ株式会社) 0.05μL, およびDNAのサンプル10-100ngの割合で混合して作成した。PCR反応条件は, サーマルサイクラー (Veriti® ライフテクノロジー社) を用いて94℃で2分間の初期変性反応の後, 94℃で30秒間の変性/52℃で1分間の会合/72℃で2分間の伸張を40回繰り返し, 72℃で7分間の最終伸張を行った。PCR産物は, PCR産物精製キット (ExoSAP-IT® 岩井化学薬品) を用いてプライマーおよび未反応dNTPsの除去を行い, 塩基配列解析用サンプルとして-30℃で保存した。

塩基配列解析

PCR産物を鋳型とし, シークエンスPCRキット (BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit ライフテクノロジー社) を用いて反応を行ない, シークエンスPCR産物を得た。得られたシークエンスPCR産物はシークエンス産物精製キット (Agencourt CleanSEQ kit ベックマンコールター社) を用いて残存したシークエンスPCR試薬類を除去した。精製済みのシークエンスPCR産物を試料として, キャピラリーシークエンサー (Applied Biosystems 3130xl ジェネティックアナライザライフテクノロジー社) を用いて塩基配列の決定を行った。得られた塩基配列はNCBIのBLASTプログラム (Kaminuma *et al.*, 2010) によりアライメントを行い, 99%以上の相同性がある種を判別種とした。種の特定のための比較対象として用いたカキ類 (3属9種) の16SリボソームRNA遺伝子の部分配列はDDBJデータベース (日本DNAデータバンク) から取得し, コケゴロモガキ *Ostrea circumpicta* Pilsbry, 1904に関してのみ飯塚・荒西 (2008) にて報告されている配列を用いた。塩基配列の種間比較および樹形図の作成はClustalXプログラム (Thompson *et al.*, 1997) およびMEGA4 (Tamura *et al.*, 2007) を用いた。

結果

カキ類の16SリボソームRNA遺伝子の部分配列を解析した結果, マガキ, イワガキの2種についてデータベース登録情報と99%以上の塩基配列が一致したものを判別種とした。また, 塩基配列がオハグロガキ属の1種 *Saccostrea* sp. (Liu *et al.*, 2011) として報告されているものと完全に一致した標本も含めて, 99%以上一致したものについては, オハグロガキ属の1種とした。飯塚・荒西 (2008) にて報告されているコケゴロモガキの配列と100%一致したものについて, コケゴロモガキと判別した。今回得られた塩基配列と国内に生息する主要なカキ類の塩基配列情報を用いて樹形図を作成した結果, オハグロガキ属の1種については, ケガキ *Saccostrea kegaki* Torigoe & Inaba, 1981とクロヘリガキ *S. echinata* (Quoy & Gaimard, 1835) の間に位置した (Fig.1)。

遺伝子の解析により判別した種を海域別に整理すると, 海域AおよびFでは4種, 海域CおよびEでは3種, 海域B, DおよびGでは2種のカキ類が生息していた。このうち, 海域B, EおよびFではマガキが, 海域A, CおよびGではイワガキが, 海域Dではオハグロガキ属の1種が主要な構成種であった (Table 2)。これらの結果より, 奥尻島周辺には4種のカキ類が生息しており, 調査した7海域すべてにおいて複数種のカキ類が同所的に生息していることが明らかとなった。

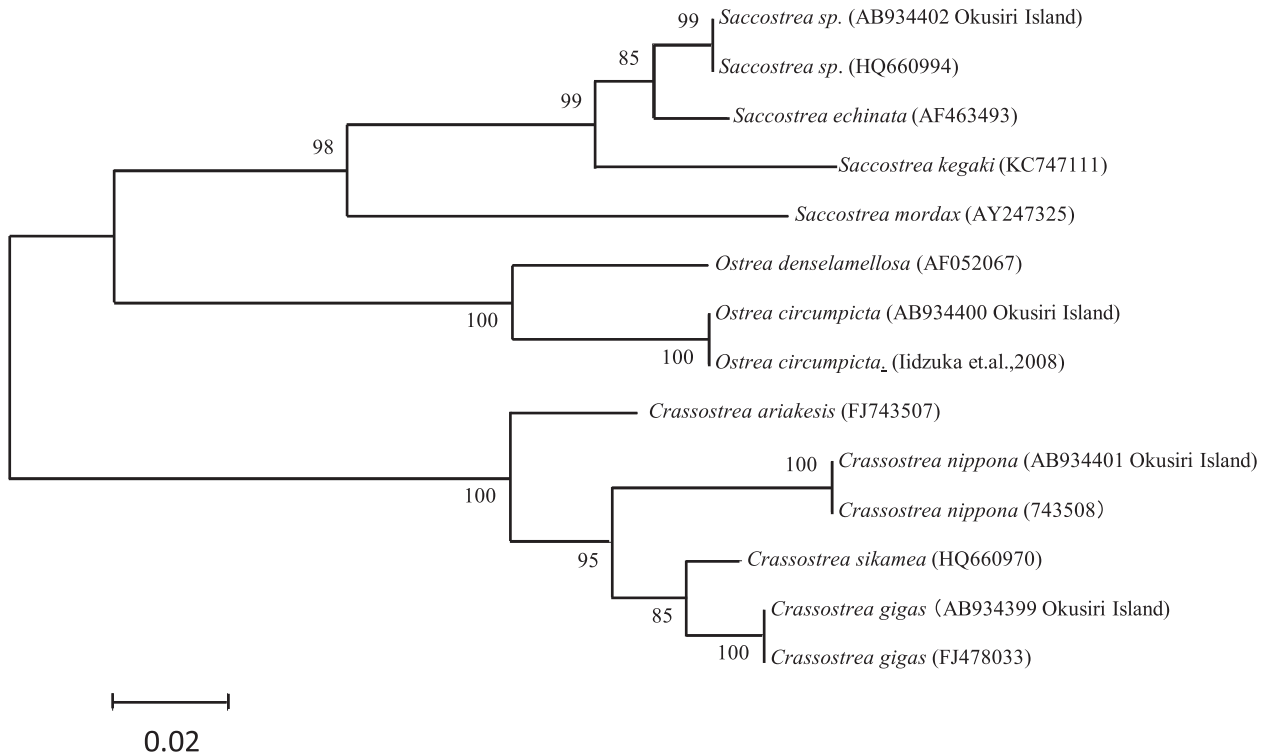


Fig.1 Tree diagram based on a partial sequence (464 bp) of the 16S ribosomal RNA gene of *Ostreidae* major and the Okushiri oysters. Symbols and numbers in parentheses indicate the Genebank accession number. The numbers in the branched graph shows the match percentage from 1000 bootstrap extractions.

Table 2. Results of classification by DNA fingerprinting

Sampling location	Number of each species				Total
	Japanese Oyster (<i>Classostrea gigas</i>)	Rock Oyster (<i>Classostrea nippona</i>)	<i>Saccostrea</i> sp.	<i>Ostrea circumpicta</i>	
A	2	28	8	2	40
B	29	19	0	0	48
C	0	26	14	16	56
D	0	7	19	0	26
E	40	11	0	1	52
F	11	1	3	6	21
G	0	53	0	1	54
Total	82	145	44	26	297

DNA鑑定により種が明らかとなったカキのうちマガキ、イワガキおよびコケゴロモガキの3種については外観からの種判別は困難であった (Fig.2)。オハグロガキ属の1種と考えられるカキでは、殻の辺縁部に棘状の突起が形成されている点が特徴的で、外部形態により上記3種から識別可能であった (Fig.3)。調査したすべての海域に生息していたイワガキについて外部形態の比較観察を行った結果、同一種であっても、採取地点により外観が様々であった (Fig.4)。海域による外観の多様性については、他の3種にも共通であった。

DNA鑑定により種判別した4種のカキ類について、種毎に殻高組成の比較を行った結果、マガキでは殻高40

～11mm (平均 74.7 ± 24.5 mm) の範囲のものが最も多く、イワガキは110～180mm (平均 118.6 ± 33.4 mm) とマガキに比べて大きな貝が多い傾向にあった。オハグロガキ属の1種では、特に殻高30～50mm (平均 41.3 ± 8.0 mm) に集中していた。コケゴロモガキは個体数が少なく特徴は明確ではないが、10～120mm (平均 75.6 ± 32.8 mm) の範囲で少数が幅広く出現した (Fig.5)。

採取された水深帯別の出現頻度を解析した結果、マガキは水深3m以浅に多く、イワガキは水深1～9mまで広く分布していた。オハグロガキ属の一種は3m以浅でのみ見られた。コケゴロモガキは主に3m以浅に分布していたが、7～9mにもわずかに見られた。 (Fig.6)

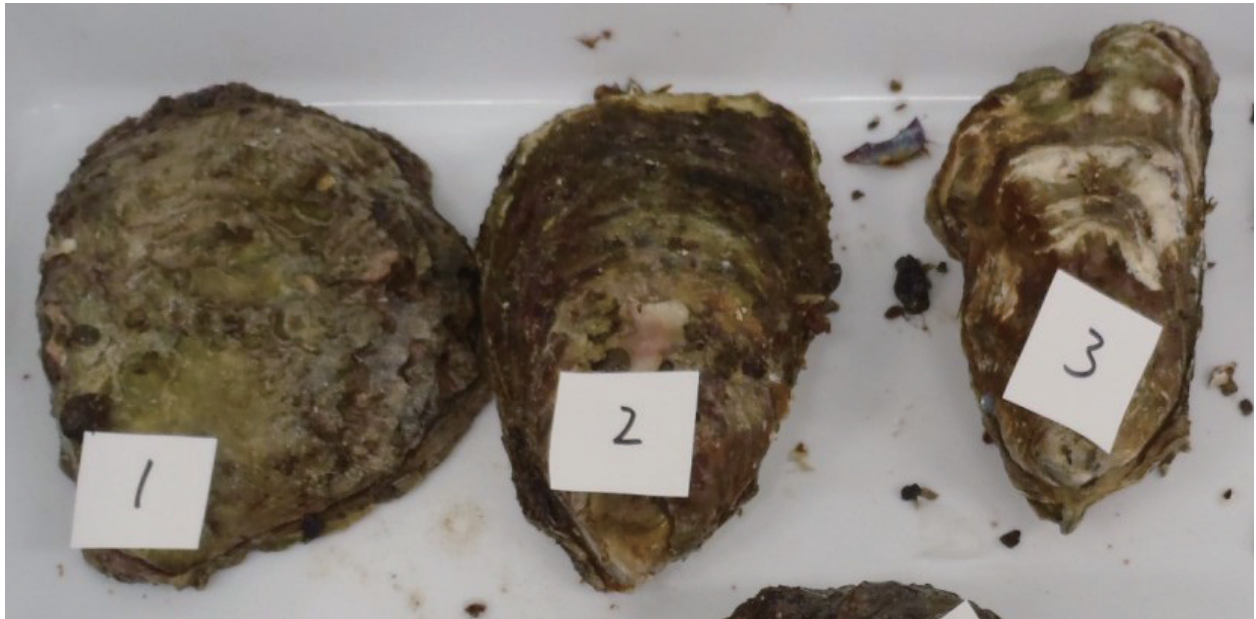


Fig.2 Shells of oysters from station F. Left: *Ostrea circumpicta*, Center: *Crassostrea nippona*, Right: *Crassostrea gigas*.



Fig.3 Characteristic shell shape (arrow) of *Saccostrea* sp.

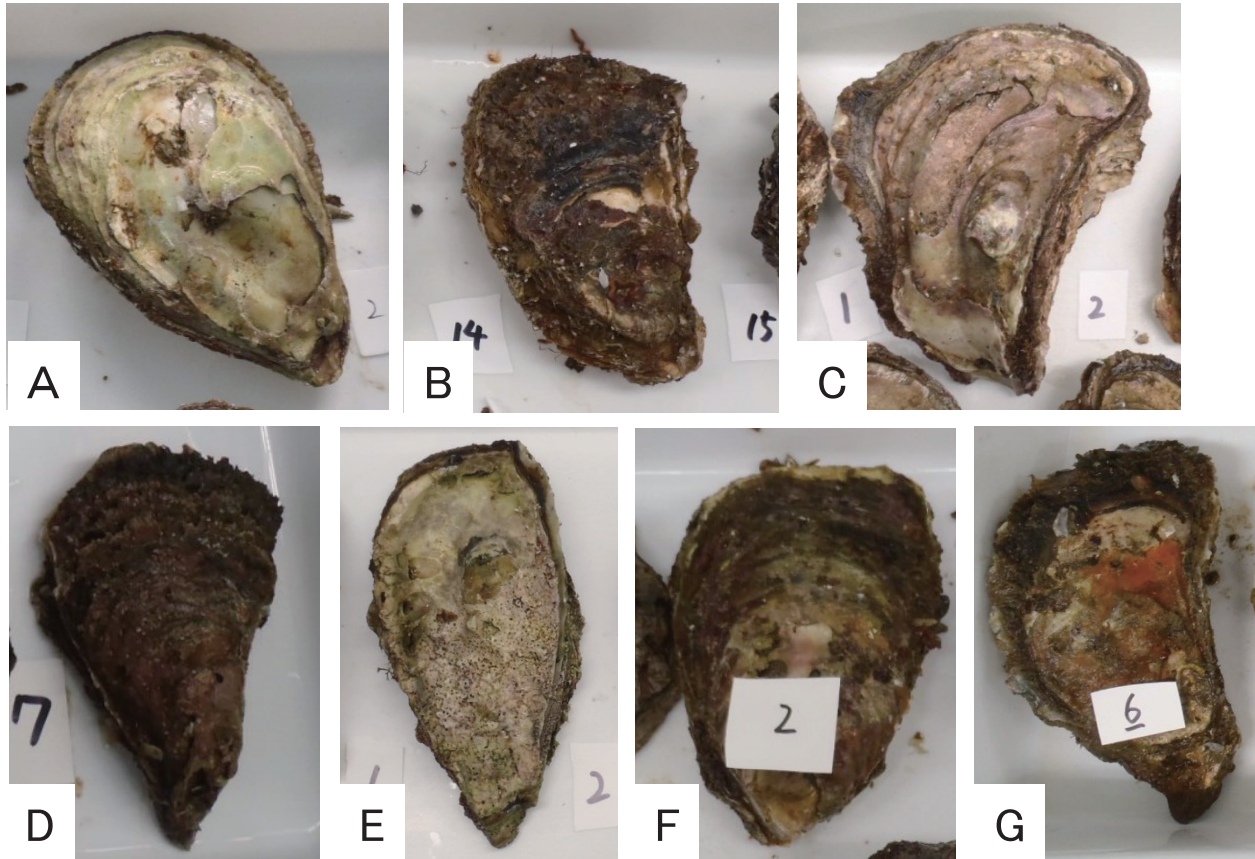


Fig.4 Shells of Rock Oysters (*Crassostrea nippona*) from each station.

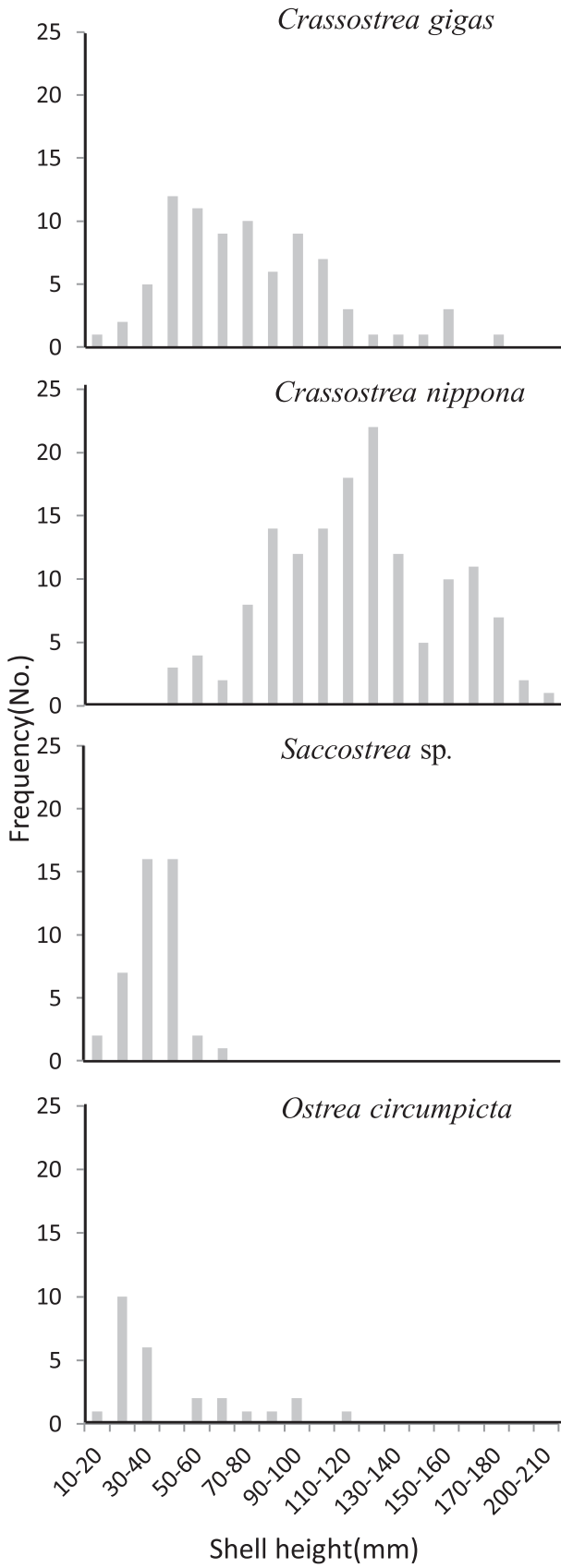


Fig.5 Frequency distribution of shell height.

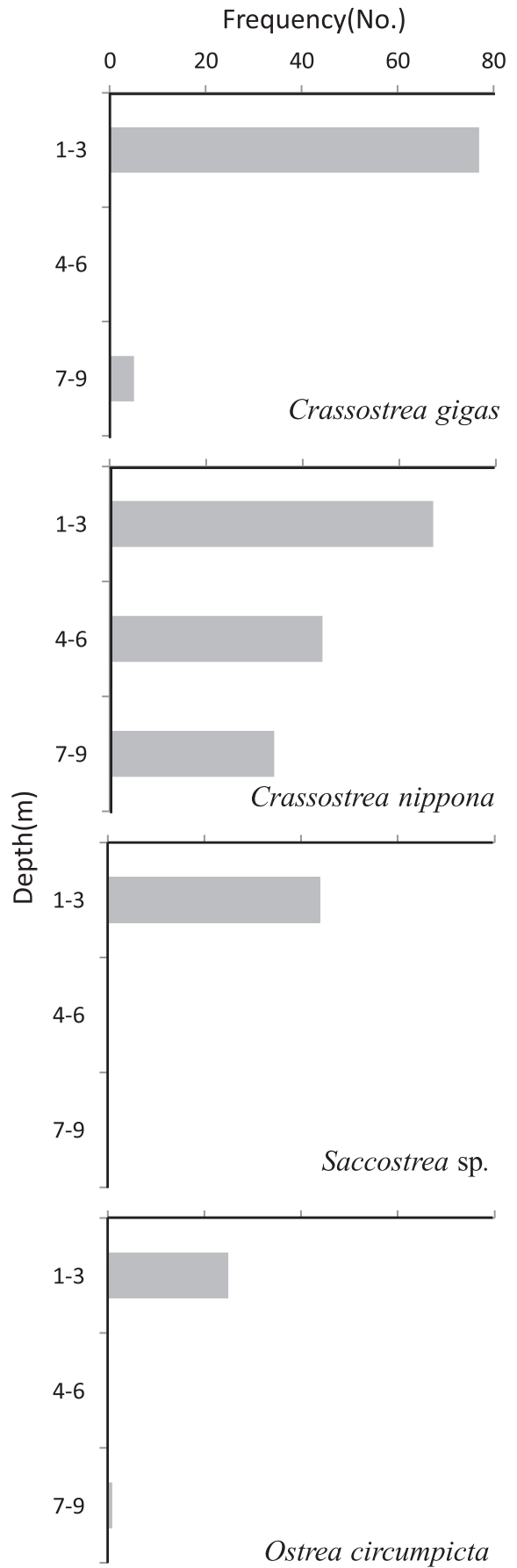


Fig.6 Frequency distribution of collecting depth.

考察

ミトコンドリアDNA 16SリボゾームRNAの部分配列の解析の結果、奥尻島周辺海域にはマガキ、イワガキ、コケゴロモガキ、オハグロガキ属の1種の3属4種のカキが生息していることが明らかとなった。これら4種は海域によっては同所的に混在しており、マガキ、イワガキおよびコケゴロモガキは外観での判別が困難であることから漁獲の際には複数種の混入が懸念される。本研究により奥尻島に生息が確認されたコケゴロモガキは、過去にもイワガキと外観が酷似している（松浦・森，2005）という報告があることから、これらの種の判別にはDNA鑑定を用いるのが有効と考えられる。これらのことから、イワガキを特産品として養殖しようとする際、種苗生産に用いる母貝や天然種苗については、DNA鑑定による種の判別が重要である。

コケゴロモガキは陸奥湾から九州まで分布が確認されており、本研究における奥尻島での発見は北海道初記録である。過去にコケゴロモガキの属するイタボガキ属 *Ostrea* のイタボガキ *Ostrea denselamellosa* Lischke, 1869 の北海道分布報告（波部・伊藤，1965）がある。この種はコケゴロモガキと殻形態が酷似しており、分布も房総半島以南および能登半島以南（稲葉，2004）とされていることから、北海道におけるイタボガキの記録はコケゴロモガキである可能性が高い。

16SリボゾームRNAの部分配列の解析により、オハグロガキ属の1種と考えられたカキは、樹形図から遺伝的にケガキ *Saccostrea kegaki* Torigoe & Inaba, 1981 とクロヘリガキ *S. echinata* (Quoy & Gaimard, 1835) の中間に位置し、姉妹群を形成した。また、オハグロガキ属の1種はケガキやクロヘリガキと同様に殻の縁辺部に円筒状の長棘構造を持つという形態的特徴を有していた。過去に波部・伊藤，（1965）は北海道にケガキが分布していると報告しているが、現在は陸奥湾から奄美大島まで（稲葉，2004）とされており、今回の結果は稲葉（2004）の見解を支持するものである。しかし、本研究で発見したオハグロガキの1種は、外見的特徴がケガキと類似していることから、波部・伊藤，（1965）の報告にてケガキと判断された種が、今回発見されたオハグロガキ属の1種であった可能性もある。

殻高や水深別の分布を解析した結果、奥尻島周辺の4種のカキのうち、イワガキについては殻高や生息水深に特徴が見られた。そのため、水深5m以深で殻高110mm以上のものを漁獲するなどの工夫をすることでイワガキを高い確率で漁獲できる可能性がある。この他の3種では、生息する水深や殻高組成では重複する点が多く、種類の判別は困難と考えられる。

本研究により生息が確認されたコケゴロモガキは食用可能なカキであり、フランスガキ（ヨーロッパガキ）類の一種として特徴づけてブランド化する地域もある（田村，2007）。奥尻島では現状注目している種ではないが、将来の漁獲対象種となる可能性は秘めている。

本研究により、殻形態での類似性が高い奥尻島周辺に生息するカキ類の同定に関してDNA鑑定の有効性が示された。しかし、実際の漁業の現場において詳細な解析はできない。現状では、漁場や殻高の情報からイワガキとその他3種を分ける方法が考えられるが、将来的には種特異的な生化学マーカーを探索し、現場レベルで客観的に種を証明できる簡易な判別キットの開発が必要である。さらに、コケゴロモガキおよびオハグロガキ属の1種の発見は、北海道産海産軟体動物相の種多様性評価への分子生物学的手法の有用性を示す好例と考えられる。

謝辞

本研究を遂行するに当たり、カキ類の採取を実施してくださったひやま漁業協同組合奥尻支所青年部の皆様に深く感謝の意を表する。

引用文献

- 波部忠重, 伊藤 潔. 原色世界貝類図鑑 (I) 北太平洋編. 保育社. 大阪. 1965; X+176+54 pls.
- 浜口昌巳. イワガキとマガキの識別方法について. 瀬戸内水研ニュース 2000; 4: 1-3.
- 飯塚祐輔, 荒西太士. 九州に分布するイタボガキ科カキ類のDNAの鑑定. LAGUNA 2008; 15: 69-76.
- 稲葉明彦. 世界のカキ (2) 各論西宮市貝類館研究報告 2004; No. 3: 1-63, pl. I-XIII, (1)-(9).
- Kaminuma E, Mashima J, Kodama Y, Gojobori T, Ogasawara O, Okubo K, Takagi T, Nakamura Y. DDBJ launches a new archive database with analytical tools for next-generation sequence data". Nucleic Acids Research, 2010; 38; Database issue D33-D38
- Kessing B, Croom H, Martin A, McIntosh C, McMillian WO, Palumbi SP. The simple fool's guide to PCR. University of Hawaii, Honolulu, USA. 1989
- 木下虎一郎奥尻島の貝類. 北海道水産試験場事業旬報1939, No. 412: 7-10.
- Liu J, Li Q, Kong L, Yu H, Zheng X. Identifying the true oysters (Bivalvia: Ostreidae) with mitochondrial phylogeny and distance-based DNA barcoding. Mol. Ecol. Resour. 2011; 5: 820-830.

- 松浦裕幸, 森 勝義. イワガキとマガキ? 「水産増養殖システム3貝類・甲殻類・ウニ類・藻類 (森勝義編)」恒星社厚生閣, 東京. 2005 ; 269-278.
- O'Foighil D, Gaffney PM, Hilbish TJ. Difference in mitochondrial 16S ribosomal gene sequences allow discrimination among American [*Crassostrea virginica* (Gmelin)] and Asian [*C. gigas* (Thunberg), *C. ariakensis* Wakiya] oyster species. *J. Exp. Mar. Biol.Ecol.*, 1995; 192: 211-220.
- O'Foighil D, Gaffney PM, Wilbur AE, Hilbish TJ. Mitochondrial cytochrome oxidase I gene sequence s support an Asian origin for the Portuguese oyster *Crassostrea angulata*. *Mar.Biol.*, 1998; 131: 497-503.
- Tamura K, Dudley J, Nei M, Kumar S. MEGA4: Molecular Evolutionary Genetics Analysis (MEGA) software version 4.0. *Molecular Biology and Evolution* 2007; 24: 1596-1599.
- 田村義信. フランスがき類による新たな広島ブランドの開発に向けて. 広島県立総合技術研究所水産海洋技術センター研究発表会要旨集 2007 ; URL: <http://www.pref.hiroshima.lg.jp/uploaded/attachment/41678.pdf>
- Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins DG. "The Clustal_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools". *Nucleic Acids Research* 1997; 25 (24): 4876-4882.

耳石微量元素から推定した屈斜路湖に生息する 湖沼型ベニザケの降海遡上履歴（短報）

春日井 潔^{*1}, 隼野寛史¹, 眞野修一², 渡辺智治², 吉川朋子³, 斎藤真美⁴, 脇元理恵⁵

¹北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場, ²北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場
道東内水面グループ, ³玉川大学農学部生物環境システム学科, ⁴日本エヌ・ユー・エス株式会社環境科学研
究所, ⁵日本電子株式会社

Upstream and downstream migration history of lacustrine sockeye salmon captured in Lake Kussharo estimated
from otolith microchemistry (Short Paper)

KIYOSHI KASUGAI^{*1}, HIROFUMI HAYANO¹, SHUICHI MANO², TOMOHARU WATANABE²,
TOMOKO YOSHIKAWA³, MAMI SAITO⁴, and RIE WAKIMOTO⁵

¹ Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, *Eniwa, Hokkaido, 061–1433, Japan*

² Doto Inland Fisheries Group, Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, *Abashiri, Hokkaido, 093–0131, Japan*

³ Department of Bioenvironmental Systems, College of Agriculture, Tamagawa University, *Machida, Tokyo, 194–8610, Japan*

⁴ Environmental Science Laboratory, Japan NUS Co. Ltd., *Yokohama, Kanagawa, 236–0004, Japan*

⁵ JEOL Ltd., *Akishima, Tokyo, 196–8558, Japan*

Extremely large lacustrine sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka* (fork length: 63.6 cm), was captured in Lake Kussharo, eastern Hokkaido, Japan. Initially, the average otolith strontium:calcium (Sr:Ca) ratio of large fish was 1.10 (range: 0–4.22), which then elevated to 4, after which fluctuated about between 6–8 (mean 6.54, range 2.84–9.25), and dropped to 4 before the fish was captured in the lake. This fluctuation in the Sr:Ca ratio demonstrated that the large sockeye salmon that was captured in Lake Kussharo had migrated to the ocean.

キーワード：Sr:Ca比, 屈斜路湖, 耳石, 微量元素, ベニザケ

屈斜路湖は北海道東部に位置する, 面積77.5km², 水深117 mを擁する国内6番目の面積規模の湖で, 南東端から流出する釧路川が太平洋に流入している。釧路川は魚の遡上を妨げる常時設置されている河川工作物がない。

屈斜路湖は1950–60年代の温泉開発による湖水の酸性化とアルミニウムイオンによる毒性化によって生息する魚類の大部分が死滅したと思われた(橋本, 1989)。湖水は1960年代には強い酸性を示していたが, 1980年代以降中性化が進み, 現在はほぼ中性を示している(福山・斉藤, 1994; 伴・鈴木, 2003; 田中, 2004)。水質の中性化および1968年以降の弟子屈町などによる魚類の放流事業によ

り魚類相の回復が見られ, 現在ではサクラマス*Oncorhynchus masou*, ヒメマス*O. nerka*, ニジマス*O. mykiss*, アメマス*Salvelinus leucomaenis*, オシヨロコマ*S. malma*, ワカサギ*Hypomesus nipponensis*, ギンブナ*Carassius auratus langsdorfii*, ウグイ*Tribolodon hakonensis*, エゾウグイ*T. ezoe*, イトヨ*Gasterosteus aculeatus*, ハナカジカ*Cottus nozawae*, ドジョウ*Misgurnus anguillicaudatus*, フクドジョウ*Noemacheilus barbatulus toni*が確認されている(伴・鈴木, 2003; 北海道立水産孵化場未発表資料, 2004; 弟子屈町, 2010)。

屈斜路湖では, 1954年に魚類資源の減少により漁業協同組合が解散して以来, 漁業権が設定されていないため,

2014年現在、湖内で自由に釣りをすることが可能である。近年、魚類相の回復とともにニジマス、アメマス、サクラマス、ヒメマスが釣り上げられるようになり、大型サケ科魚類を釣ることのできる湖として人気が高い(堀内, 2006)。

ヒメマスはベニザケの陸封型である。ベニザケは、湖沼で数年過ごした後、降海／遡上して産卵する遡河型(降海型: anadromous type), 遡河型から生じ、降海せずにそのまま淡水域で成熟する湖沼型(lacustrine type; 残留型 residual type), 全く降海せず淡水の湖沼で世代交代を繰り返すkokanee型に分けられる(Burgner, 1991; 帰山, 1991)。現在、北海道で報告されてきたヒメマスは、一部の個体が降海性を有することからkokanee型とは見なされず、湖沼型であるとされる(帰山, 1991; 帰山ら, 2005)。

屈斜路湖にはヒメマス(ベニザケ)は元々生息していなかったが(北海道水産試験場, 1929), 1931年には生息が報告されている(高安・澤, 1931)。1934年には択捉島ウルモベツ湖からベニザケ卵25万粒が移植され(田中, 1937), 1938年の屈斜路湖地震後の調査で4歳のヒメマスが確認されている(五十嵐ら, 1938)。しかし、その後の水質悪化により絶滅したものと考えられる。1994, 1995年には弟子屈町が阿寒湖産のヒメマス稚魚を, 1995年から2000年にかけてさけます資源管理センター鶴居事業所(現北海道区水産研究所鶴居さけます事業所)が釧路川遡上魚由来のベニザケ稚魚を放流しており(伴・鈴木, 2003; 弟子屈町, 2012), それらが現在の屈斜路湖のヒメマスの起源になっていると思われる。一方、釧路川においては現在も海洋から遡上してきたベニザケ親魚から採卵し、成育したベニザケ幼魚を放流している。

サケ属魚類の6種(シロサケ *O. keta*, カラフトマス *O. gorbusha*, サクラマス, マスノスケ *O. tshawytscha*, ギンザケ *O. kisutch*, ベニザケ)は水産資源保護法および北海道内水面漁業調整規則により内水面における親魚の採捕が禁じられている。ただし、サクラマスの淡水残留型であるヤマベや、ベニザケの湖沼型であるヒメマスはこの法や規則の対象外である。屈斜路湖に生息するヒメマスは釧路川を通じて太平洋に降海／遡上することが可能で、降海／遡上したベニザケを採捕した場合、上記法や規則に抵触する。そのため、湖沼型か降海型かを判別することは資源管理を行う上で重要である。

魚類の降海遡上履歴を明らかにする方法として耳石の微量元素を解析する方法が用いられている(Campana, 1999; 新井, 2007)。耳石のSr濃度、もしくはSr:Ca比を調べることで、降海しているか否かが判断できる。屈斜路湖では、湖内や湖への流入河川で採捕されたサクラマス親魚が、耳石微量元素の分析から降海／遡上して

いないことが示されており(Kasugai *et al.*, 2014), ヒメマスの大型個体でも降海していない可能性がある。本研究では、屈斜路湖で採捕された大型ヒメマスが降海／遡上しているか否かを明らかにするため、耳石のSr:Ca比を分析し、降海遡上履歴を推定した。

材料および方法

魚類の採捕は、玉川大学と弟子屈町が2009年10月19日午後から20日午前にかけて、目合い2寸5分(7.6cm), 長さ15mの刺網を湖内の6カ所(尾札部川河口付近: St.1, エントコマップ川河口付近: St.2, オンネシレト川河口付近: St.3, シケレベンベツ川河口付近: St.4, オンネナイ川河口付近: St.5, 仁伏の岬付近: St.6)に各1反ずつを設置して行った(Fig. 1)。採捕した魚類は尾叉長を測定し、その中から降海／遡上した可能性があった大型ヒメマス雄1個体から鱗と耳石を採取した。

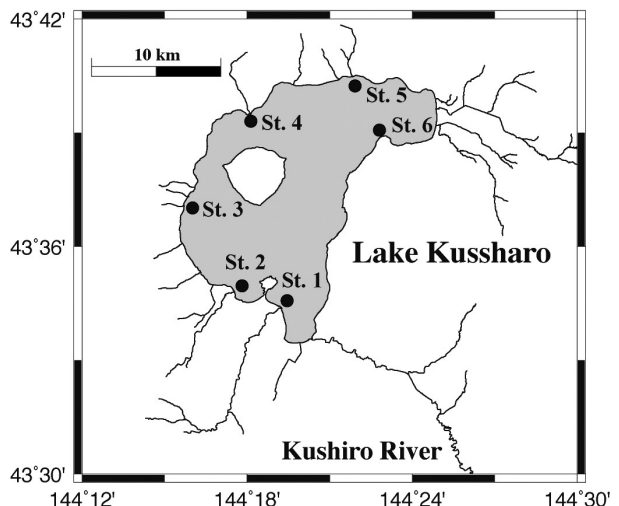


Fig.1 Location of capture of lacustrine sockeye salmon.

小型個体10個体と大型個体から採取した鱗については、休止帯を計数して年齢査定を行った。

耳石は洗浄後、エポキシ樹脂に包埋し、スライドガラスに接着した。耐水研磨紙#1000, #1200で核が露出するまで研磨した後、9-μmのラッピングフィルムとアルミナ懸濁液で鏡面仕上げし、白金を蒸着した。電子ブループライクアナライザー(EPMA: JXA8100, JEOL)を用いて耳石の長軸上を核から縁辺にかけて、ビーム径3μm, 加速電圧15kV, 照射電流200nAでSrとCaの濃度を測定した。SrTiO₃およびCaSiO₃をSr濃度とCa濃度の標準試料に用いた(Kasugai *et al.*, 2014)。算出されたSr:Ca比は1000倍にして示す。

結果

ヒメマスは全部で573個体の標本が採捕された。標本のほとんどすべてが平均尾叉長27–28 cmの成熟雌雄個体であった。一方で、明らかにサイズの異なる大型成熟雄個体（尾叉長63.6 cm，体重3.12 kg）が定点5で1個体採捕された。

鱗による年齢査定では，10個体の小型個体の内，休止帯が9個体で3本，1個体で4本確認され，それぞれ4歳魚と5歳魚と推定された。大型個体では休止帯が3本確認され，4歳魚と推定された。

大型ヒメマスの耳石のSr:Ca比は，核から1,164 μmの距離までの平均±SDは1.10±0.61（n = 389, 範囲0–4.22）であったが，それ以降に値が急上昇した後，およそ6–8の範囲で変動し（平均±SD: 6.54±1.16, n = 236, 2.84–9.25），採捕前の核から1,875 μmの距離以降に急減していた（Fig. 2）。

耳石の核からSr:Ca比が大きく変化した地点までの距離と透明帯との位置関係から，大型個体は淡水域で2冬，海洋で1冬過ごした後，遡上したと推定された。

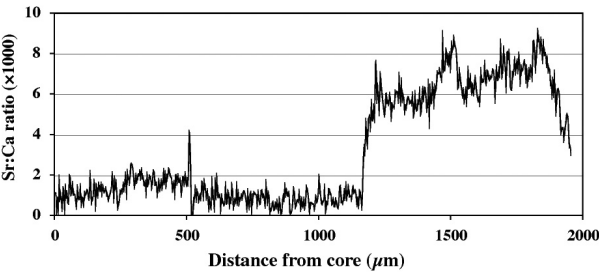


Fig.2 Change in Sr:Ca ratio in otolith of large lacustrine sockeye salmon captured in Lake Kussharo.

考察

降海／遡上したベニザケの耳石のSr:Ca比は，海水生活期においては3–5の範囲を取ることが示されている（Rieman *et al.*, 1994）。サクラマスでは，本州日本海側の沿岸域で採捕された幼魚および親魚，もしくは遡上を開始した親魚では，耳石のSr:Ca比は耳石の核から平均950 μmで急上昇して4以上に達していたのに対し，淡水で飼育していた個体では上昇は見られず3以下の値で推移した（Arai and Tsukamoto, 1998）。サクラマスの亜種サツキマス *O. masou ishikawai* では，淡水飼育した個体では平均値で2以下，海水飼育した個体では平均で3以上を示した（海野ら，2001）。一方，屈斜路湖とその流入河川で採捕されたサクラマス親魚の耳石Sr:Ca比はおおむね2以下であった（Kasugai *et al.*, 2014）。過去に屈斜路湖で採捕されたヒメマス大型個体では，アニサキスが寄生していたことから降海したことが示されている（伴・鈴木，2003）。これらを考慮すると屈斜路湖で採捕されたヒメマス大型個体は降海した後，遡上したベニザケと判断される。

ベニザケにおいては，耳石の核付近のSr濃度が高い個体は，その親が降海していたと推測されている（Rieman *et al.*, 1994; Volk *et al.*, 2000）。釧路川に放流されているベニザケ幼魚は遡上親魚由来なので，それらが屈斜路湖まで遡上してきている可能性は低いものと思われる。屈斜路湖で採捕されたベニザケでは核付近のSr濃度は高くなかったため，ベニザケの親はヒメマス由来の可能性が高く，湖内のヒメマスは一定程度の降海個体が出現する湖沼型ベニザケの特徴を示していると思われる。このことは2012年に釧路川捕獲場に設置したロータリー式スクリーンでスモルトが採捕されたことから裏付けられる（さけます・内水面水産試験場未発表資料）。

Table 1 Number and fork length of lacustrine sockeye salmon captured in Lake Kussharo

Station	Small fish			Large fish	
	Number of fish	Mean ± SD (cm)	Range (cm)	Number of fish	Fork length (cm)
1	4	28.8 ± 2.1	26.4 – 31.6	-	-
2	46	28.1 ± 1.4	26.2 – 32.0	-	-
3	168	27.6 ± 0.8	25.5 – 31.1	-	-
4	105	27.6 ± 1.0	25.7 – 31.9	-	-
5	249	-	-	1	63.6
6	11	-	-	-	-
Total	583	27.7 ± 1.0	25.5 – 32.0	1	63.6

弟子屈町による屈斜路湖の魚類相調査では、1995年からヒメマスが採捕されているが、体長は14–35 cmと大きくはない（弟子屈町，2012）。本研究におけるベニザケは尾叉長63.6 cm，2000年に採捕されたベニザケは平均尾叉長が53.8 cmであり，湖内においてはサイズでおよそ判別が付けられるものと考えられる。

屈斜路湖においては，ワカサギが1930–1934年に移入されたが（飛島ら，1933；田中，1937），定着は確認されなかった。しかし，ワカサギは近年再導入され（弟子屈町役場山口私信），定着している可能性が高い（橋本ら，2008；弟子屈町，2010）。ワカサギは同じように動物プランクトン食を主な餌とするヒメマスと競争関係にあり，一方の種の個体群密度は他方の種の個体群密度に非常に強く影響される（鈴木ら，1999；埴山，1999）。ヒメマスは個体群が大きく，密度が高くなると降海型が出現しやすくなる（埴山，1991）。ワカサギが増加することにより，湖内の摂餌環境が悪化し，降海個体が増加する可能性がある。

また，屈斜路湖には降海せず湖内で生活するサクラマスが報告されている（Kasugai *et al.*, 2014）。ワカサギが生息する湖においては，サクラマスはワカサギを主要な餌としていることから（長内，1962；山口ら，2000；坂本ら，2002），屈斜路湖においてもサクラマスの主要な餌はワカサギであると予想される。ワカサギはヒメマスと餌をめぐる競争することにより，ヒメマスの個体群密度，ひいてはワカサギを餌とするサクラマスの個体群密度にも影響を及ぼすことが予想される。現在，屈斜路湖では漁業が行われていないため，漁獲を通じた生息魚類の資源量の把握が行われていない。今後のベニザケの出現状況について注意深くモニタリングする必要がある。

謝辞

さけます・内水面水産試験場（当時の所属）の伊澤敏穂，宮本真人，坂本博幸；玉川大学の中澤恒久，上田 潤，宮川 健，大宮正博，金井秀明；弟子屈町の山口智明，岡林正昭，清水 均，守屋憲一の諸氏には野外調査を手伝って頂いた。調査当時，さけます・内水面水産試験場所属の杉若圭一氏には，調査全体を取りまとめるとともに，本論文に対して貴重な意見を頂いた。ここに記して感謝します。

引用文献

新井崇臣. 耳石が解き明かす魚類の生活史と回遊. 日本水産学会誌 2007；73：652–655.

Arai T, Tsukamoto K. Application of otolith Sr:Ca ratios to estimate the migratory history of masu salmon,

Oncorhynchus masou. *Ichthyol. Res.* 1998; 45: 309–313.

伴 真俊，鈴木俊哉. 屈斜路湖におけるベニザケの人工増殖. さけ・ます資源管理センター技術情報 2003；169：13–23.

Burgner, RL. Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). In: Groot C, Margolis L (eds). *Pacific Salmon Life Histories*, UBC Press, Vancouver, Canada. 1991；1–117.

Campana SE. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1999; 188: 263–297

福山龍次，齊藤 修. pH変動に伴う湖底堆積物の生成と水質への影響. 北海道環境科学研究センター所報 1994；21：29–33.

堀内正徳. どうなる，どうする，屈斜路湖. フライの雑誌 2006；75：48–55.

橋本昭彦，片山知史，池田 実 2008. 北海道太平洋沿岸におけるワカサギは移植由来か？—AFLP分析による検討—. 2008（平成20）年度日本水産学会春季大会講演要旨集，152.

北海道水産試験場. 屈斜路湖. 北水試旬報 1929；74：759.

五十嵐彦仁，木村錠郎，川内 滋. 屈斜路湖震災調査概要（其一）. 北水試旬報 1938；399：168–171.

埴山雅秀. 支笏湖に生息する湖沼型ベニザケの個体群動態. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1991；45：1–24.

埴山雅秀. 十和田湖のヒメマス資源管理. 国立環境研究所研究報告 1999；146：36–40.

埴山雅秀，眞山 紘，加藤禎一，小林哲夫，河村 博. VI章 我が国におけるヒメマスの増養殖. 「湖沼環境の基盤情報整備事業報告書—豊かな自然環境を次世代に引き継ぐために—支笏湖（社団法人日本水産資源保護協会編）」社団法人日本水産資源保護協会，東京. 2005；123–155.

Kasugai K, Hayano H, Mano S, Watanabe T, Yoshikawa T, Saito M, Wakimoto R, Sugiwaka K. Preliminary study of migration history estimated from otolith Sr:Ca ratios of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in Lake Kussharo. *Ichthyol. Res.* 2014; 61: 178–182.

長内 稔. 陸封型サクラマスの生態調査. I. 雨竜人工湖の湖況の遷移と湖産サクラマスの食性について. 北海道立水産孵化場研究報告 1962；17：21–29.

Rieman BE, Myers DJ, Nielsen RL. Use of otolith microchemistry to discriminate *Oncorhynchus nerka* of resident and anadromous origin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1994; 51: 68–77.

- 坂本博幸, 隼野寛史, 小島 博. 有珠山噴火後の洞爺湖サケ・マス類の生息状況について. 魚と水 2002; 38: 69-73.
- 鈴木俊哉, 長崎勝康, 水谷 寿, 埴山雅秀. 十和田湖におけるヒメマスおよびワカサギの個体群動態. 国立環境研究所研究報告 1999; 146: 27-35.
- 高安三次, 澤 賢蔵. 湖沼調査. 屈斜路湖調査. 北水試旬報 1931; 137: 1316-1324.
- 田中 敦. 屈斜路湖が自然に中性化した原因を探るには. 国立環境研究所ニュース 2004; 23: 6-7.
- 田中林蔵. 塘路湖, 屈斜路湖の養殖事業. 鮭鱒彙報 1937; 9: 19-24.
- 弟子屈町. “屈斜路湖フィッシングルール&マナー” 10. 弟子屈町 2010” Internet web. URL: Download from: (https://www.town.teshikaga.hokkaido.jp/02_sougou/37_kankou/20_naisuimen/01_kussharo/files/2010-0909-0953.pdf) (2014.5.15)
- 弟子屈町. “屈斜路湖魚類放流, 採捕実績” Internet web. Download from: (https://www.town.teshikaga.hokkaido.jp/02_sougou/37_kankou/20_naisuimen/01_kussharo/files/2012-0730-1528.pdf) (2014.5.15)
- 飛島貫治, 小林教司, 中川数一. 屈斜路湖ワカサギ移殖試験. 北海道水産試験場事業旬報 1933; 223: 181-183.
- 海野徹也, 清家 暁, 大竹二雄, 西山文隆, 柴田恭宏, 中川平介. 耳石微量元素分析による広島県太田川サツキマスの回遊履歴の推定. 日本水産学会誌 2001; 67: 647-657.
- Volk EC, Blakley A, Schrodel SL, Kuehner SM. Otolith chemistry reflects migratory characteristics of Pacific salmonids: using otolith core chemistry to distinguish maternal associations with sea and freshwaters. *Fish. Res.* 2000; 46: 251-266.
- 山口一彦, 中村智幸, 丸山 隆. 人工湖における降湖型サクラマス, *Oncorhynchus masou masou* の天然魚と放流魚の年齢組成, 性比, 成長, 食性. 水産増殖 2000; 48: 615-622.

北海道根室海峡沿岸河川で捕獲された小型カラフトマス（短報）

虎尾 充

北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場道東支場

Instance of Small Pink Salmon, *Oncorhynchus gorbusha* in rivers at the Nemuro Strait, Eastern Hokkaido, Japan (Short Paper)

MITSURU TORAO

Doto Research Branch, Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, Nakashibetsu, Hokkaido 086–1164, JAPAN

I examined the body size, maturity and age of “small pink salmon” caught in the rivers at Nemuro Strait, Eastern Hokkaido, Japan. On September 28, 2009 a male pink salmon with a fork length of 31.5 cm and weight of 381.4 g was caught in Shibetsu River. The Gonad Somatic Index (GSI) was 7.86. This mature male had scales indicating 1-year old fish (i.e., “jack”). A female pink salmon caught in Furen River on 20 November 2010 had a fork length of 26.5 cm and weight of 156.8 g, indicating it was an immature (GSI 0.77) 1-year old fish. An immature female (28.5 cm in fork length) caught in Kunbetsu River on 10 September 2013 had otoliths marked by the Alizarin Complexone (ALC). Marked pink salmon were released from the Shibetsu Hatchery during May in 2012. Therefore this fish was a 2-year-old fish. “Small pink salmon” are likely to contain mixed age, sex and maturity, and the ocean conditions (e.g., water temperature and nutritional conditions) affecting the growth of juvenile pink salmon during their first year at sea may have some influence on the appearance of small pink salmon.

キーワード：*Oncorhynchus gorbusha*, ジャック, 成熟度, 早熟雄, 年齢, 鱗相

北海道におけるカラフトマス *Oncorhynchus gorbusha* の産卵期は8～10月で、沿岸に回帰したカラフトマスは主に根室海峡を含むオホーツク海に流入する河川に遡上し産卵する。孵化した稚魚は翌春の4～6月にかけて降海し（小林・原田, 1966; 虎尾ら, 2010）、沿岸域で数ヶ月を過ごした後、オホーツク海を経由して北西太平洋に回遊し成長する（高木ら, 1982）。

カラフトマスは通常ほぼ全ての個体が2年で成熟し産卵後に斃死するために、偶数年級群と奇数年級群には生殖的隔離がある（Heard, 1991）。一方で、北米ではまれに1年魚や3年魚が出現することが知られている（Anas, 1959; Foster *et al.*, 1981; Kwain and Kerr, 1984）。また、ロシアのサハリンの河川や北海道のオホーツク海や日本海に面する河川でも1年魚と考えられる小型のカラフトマスが捕獲されたとの報告がある（Ivankov *et al.*, 1975; 正田, 1965; 正田, 1984）。これらの小型カラフトマスはいずれも尾叉

長30 cm程度で、根室海峡流入河川で捕獲され人工ふ化放流事業の受精・採卵に用いられた親魚の体長（2008年回帰群雌 50.5 ± 2.7 cm, $n=700$; 雄 54.2 ± 4.3 cm, $n=345$; 2009年回帰群雌 51.1 ± 2.4 cm, $n=849$; 雄 57.3 ± 4.4 cm, $n=101$, 虎尾, 未発表）に比べると、明らかに小さい。これまでに報告はないが、根室海峡沿岸の河川においても親魚捕獲施設で毎年少なくとも数尾の小型カラフトマスが捕獲されるという（一般社団法人根室管内さけ・ます増殖事業協会, 私信）。しかし、これらの小型カラフトマスの年齢や成熟度など生物学的特徴については不明である。

本研究では、根室海峡沿岸河川の親魚捕獲施設で捕獲された小型カラフトマスを入手し、体サイズと成熟度、年齢の推定を行ったので報告する。

試料及び方法

本研究では2009年9月28日に標津川捕獲場、2010年11月20日に風蓮川捕獲場および、2013年9月10日に薫別川捕獲場において、一般社団法人根室管内さけ・ます増殖事業協会が捕獲したカラフトマス3個体を標本とした (Fig.1)。標津川および風蓮川で捕獲されたカラフトマスは、冷凍保存されていた個体を分析に供した。標本は自然解凍後に尾叉長と体重を測定した。また、生殖腺観察から雌雄を判別し、生殖腺重量指数 (gonad somatic index, GSI) を $GSI = 100 \cdot (\text{生殖腺重量 g} / \text{体重 g})$ で求めた。各個体の背鰭後端下の側線より上部の領域から採鱗し、各個体3枚の鱗について鱗紋数を計数し平均値をその個体の鱗紋数とした。また、さけます・内水面水産試験場では2007年と2008年、および2012~2014年に根室海区においてカラフトマスに耳石 ALC 標識を施して放流しており (Table 1)、確認のため耳石を摘出して蛍光顕微鏡下で ALC 標識の有無を確認した。薫別川捕獲個体については、捕

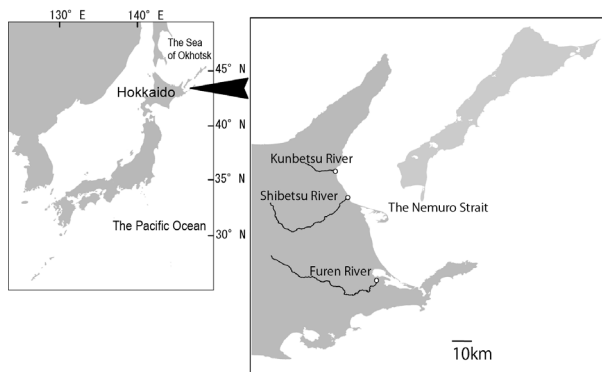


Fig.1 Map showing the locations of three sampling rivers in Nemuro Strait. Open circles indicate sampling points.

獲直後に現地で尾叉長の測定と採鱗・耳石の摘出・生殖腺の肉眼観察のみを行った。回収した鱗と耳石は同様に解析に用いた。

結果

今回分析に用いた小型カラフトマスは3個体とも尾叉長30cm前後であった (Table 2)。2009年9月28日に標津川で捕獲された個体は尾叉長31.5cm、体重381.4gで、生殖腺を観察したところGSIが7.86の成熟した雄の個体であった (Fig.2c)。外部形態はカラフトマスの成熟時の特徴である背部の隆起が認められた (Fig.2a)。2010年11月20日に風蓮川で捕獲された個体は尾叉長26.5cm、体重156.8gで、生殖腺の観察から雌であることが確認された (Fig.2d)。GSIは0.77であった (Table 2)。外部形態からは二次性徴は確認できなかった (Fig.2b)。2013年9月10日に薫別川で捕獲された個体は、尾叉長28.5cmの雌で、生殖腺重量は測定していないが、風蓮川の個体と同様に卵巣は十分に発達していなかった (Fig.2e)。鱗紋数を計数したところ、標津川と風蓮川で捕獲された個体の輪紋数はそれぞれおよそ19本と18本が確認できた (Fig.3a; b, Table 2)。一方、薫別川捕獲個体の輪紋数は29本が観察された (Fig.3c, Table 2)。人工ふ化放流事業のために採卵されたカラフトマス雌親魚では、輪紋数は30本以上が確認された (Fig.3d)。全ての個体の耳石について ALC 標識の有無を確認したところ、薫別川捕獲個体のみ ALC 標識が確認された (Fig.2f)。確認された ALC 標識は長径265 μ m、短径85 μ mであり、これは2012年春に標津川に放流された2011年級の小リング群に該当した (Table 1)。これにより、薫別川捕獲個体の年齢は2歳と確定した。

Table 1 ALC-marked pink salmon released from the rivers at Nemuro Strait during 2012–2014.

Brood Year	Year of Release	Year of Return at 2-year-old	Release Site	Type of ALC-mark	Length of major axis in ALC-mark	Length of minor axis in ALC-mark
2011	2012	2013	Shibetsu River	Single-large ring	265.8 \pm 23.3	144.4 \pm 10.4
2011	2012	2013	Shibetsu River	Single-small ring	214.1 \pm 27.2	98.0 \pm 8.4
2011	2012	2013	Touhoro River	Double-large ring	255.5 \pm 27.1	134.0 \pm 8.9
2011	2012	2013	Touhoro River	Double-small ring	200.3 \pm 26.7	86.9 \pm 8.0
2012	2013	2014	Shibetsu River	Single-large ring	294.9 \pm 27.3	154.3 \pm 9.4
2012	2013	2014	Shibetsu River	Single-small ring	262.5 \pm 29.3	111.7 \pm 7.7
2013	2014	2015	Shibetsu River	Single-large ring	229.2 \pm 21.0	123.9 \pm 7.5
2013	2014	2015	Touhoro River	Double-large ring	229.2 \pm 21.0	123.9 \pm 7.5

Table 2 Biological traits of small pink salmon caught in the rivers at Nemuro Strait.

Catch date	Stream sampled	Fork length (cm)	Weight (g)	Sex and maturation	GSI	Mean number of circuli	Estimated age
28 September 2009	Shibetsu River	31.5	381.4	Male, mature	7.86	19.3	0+
20 November 2010	Furen River	26.5	156.8	Female, immature	0.77	17.7	0+
10 September 2013	Kunbetsu River	28.5	-	Female, immature	-	29.3	1+ (confirmed by ALC-marking)

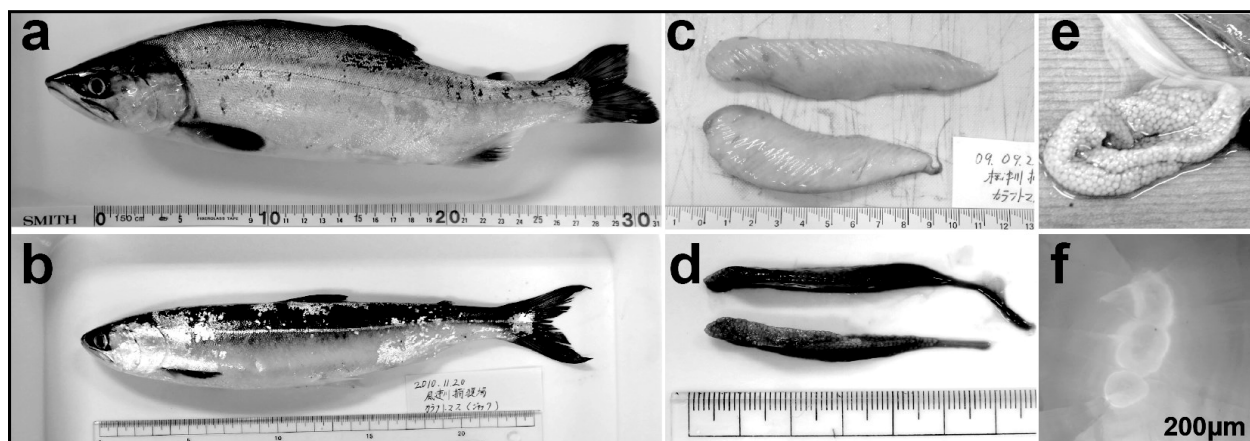


Fig.2 Photographs of small pink salmon. a: small mature male pink salmon caught in Shibetsu River on 28 September 2009; b: immature female pink salmon caught in Furen River on 20 November 2010; c: the testes of pink salmon caught in Shibetsu River; d: the ovary of an immature female pink salmon caught in Furen River on 20 November 2010; e: the ovary of an immature female pink salmon caught in Kunbetsu River on 10 September 2013; f: Otolith ALC marking of Kunbetsu River pink salmon.

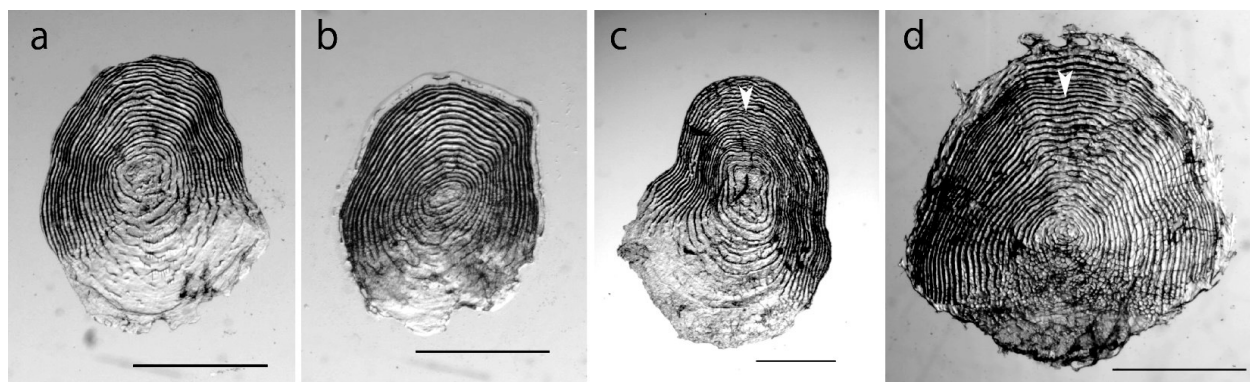


Fig.3 Scales of the small pink salmon caught in rivers at Nemuro Strait. a: 1-year-old mature male pink salmon caught in Shibetsu River on 28 September 2009; b: 1-year-old immature female pink salmon caught in Furen River on 20 November 2010; c: 2-year-old immature female pink salmon caught in Kunbetsu River on 10 September 2013. d: 2-year-old mature female used for enhancement program on 14 September 2009. The bars show the length in units of 1-mm. Arrows show the 20th circulus.

考察

本研究で調査した小型カラフトマスは年齢や性別、成熟度がそれぞれ異なっており、カラフトマス小型魚にも複数のタイプがあることが示唆された。日本系カラフトマスでは、生活史1年目に形成される鱗紋数は23本程度である（宮口・石田，1957）。また、北米のカラフトマスの鱗相と生活史パターンを対応させたMyers（1994）の報告からは、降海後沿岸域での生活期までに13本程度、降海1年目の夏までに形成される鱗紋は18本、越冬期までに28本、そして2年目の夏までに28～38本が形成されることが読み取れる。したがって、本研究で観察した小型カラフトマスの年齢は、輪紋数が17～19本であった標津川捕獲個体と風蓮川捕獲個体は1歳魚と推定される。29本の鱗紋が確認された薫別川捕獲個体は、耳石ALC標識からも2歳魚と確認された。

標津川で捕獲された雄の小型カラフトマス1歳魚は、外部形態とGSIからみて十分に成熟しており、降海した年に河川に遡上して繁殖する“jack”（Gross, 1985）に相当すると考えられる。Godfry（1961）はカラフトマス雌魚の成熟と未成熟の区分について便宜的にGSI 1.0を目安としている。この区分に従うと、風蓮川捕獲個体のGSIは0.77で未成熟と判別される。風蓮川と薫別川で捕獲された小型カラフトマスは、いずれも雌の未成熟で、当該年に産卵する個体とは考え難い。性別と成熟度から、jackには相当しない。

標津川で捕獲された1歳雄個体は、その年に繁殖に参加したと考えられる。また、1歳雌の風蓮川捕獲個体は何らかの理由で沿岸域に留まったものの、翌年2歳で産卵に参加する個体であった可能性が高い。また、薫別川で捕獲された2歳雌の個体は未成熟であったことから、この年は産卵せず、翌年3歳魚として産卵していた可能性がある。

このような回帰年齢や成熟度、体サイズの異なるカラフトマス出現要因については、稚幼魚期の成長が関連している可能性がある。カラフトマスは淡水で低水温飼育すると成長が悪く成熟が遅れることが知られている (Kwain, 1982)。一方、12℃に加温した海水で飼育すると1歳の早熟雄を作ることが出来るという (MacKinnon and Donaldson, 1976)。また、Foster *et al.* (1981) はWashington州Puget湾の孵化場産カラフトマスの河川回帰魚で小型1歳魚を発見したが、これは通常より大型のカラフトマス稚魚 (1.0~18.9g) を放流した時の回帰親魚で出現しており、稚魚期の成長と放流時期が早熟魚の出現に関係する可能性を指摘している。Kwain and Kerr (1984) は、北米の五大湖のSuperior湖に移植されたカラフトマスで1歳魚と2歳魚を含む小型成熟雄と成熟3歳雌を発見している。この報告の中では、Superior湖は低水温・低栄養であり成長を促進し早熟雄が出現する環境的な要因はないが、1歳の早熟雄の出現が早期群の大型稚魚に由来する可能性を指摘している。これらの事例から、根室海峡沿岸河川で捕獲されたカラフトマスの小型魚の出現にも、環境水温や栄養状態の影響を受ける稚幼魚期の成長率が関連していると推察される。本研究においては、薫別川で捕獲された2歳雌未成熟個体で6~18本目までの鱗紋が標津川、風蓮川捕獲個体に比べて密になっている状態が観察された。これは沿岸滞留・離岸期から越冬期までの稚幼魚期の成長が悪かった可能性を示唆する。この時期の成長が悪かったために成熟が遅れ、2歳魚として繁殖に参加できない状態となった可能性がある。

カラフトマスは通常2年で成熟することから、偶数年級群と奇数年級群間での交雑はほとんど生じない。しかし、1年魚や3年魚が発生した場合、年級群をまたいで繁殖に参加することになる。これはカラフトマスの遺伝的多様性の維持などに寄与するかもしれない。今後、回帰親魚における1歳魚や3歳魚の出現割合や、沿岸環境と出現状況の関連性について検証する必要がある。

謝辞

本研究を行うにあたり、小型カラフトマスのサンプルと情報を提供していただいた一般社団法人根室管内さけ・ます増殖事業協会にお礼申し上げます。

引用文献

- Anas RE. Three-year-old pink salmon. *Journal of the Fisheries Research Board Canada* 1959; 16: 91-94.
- Foster RW, Bagatell C, Fuss HJ. Return of One-year-old Pink Salmon to a Stream in Puget Sound. *The Progressive Fish-Culturist* 1981; 43: 31.
- Godfrey H. アラスカ湾でカナダ調査船が漁獲したべにざけおよびしろざけの成熟未成熟を判別する方法. 北太平洋漁業国際委員会研究報告 1961; 5: 15-22.
- Gross MR. Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature* 1985; 313: 47-48.
- Heard WR. Life History of Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). In: Groot C, Margolis L (eds). *Pacific salmon life histories* The University of British Columbia Press, Vancouver, Canada. 1991; 119-230.
- 疋田豊彦. カラフトマス矮小形の一例について. 水産孵化場研究報告 1965; 20: 139-141.
- 疋田豊彦. 北海道で捕られた小型カラフトマス. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1984; 38: 83-88.
- Ivankov VN, Mitrofanov YA, Bushuyev VP. An instance of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) reaching maturity at an age of less than 1 year. *Journal of Ichthyology* 1975; 15: 497-499.
- 小林哲夫, 原田 滋. 西別川におけるサケ・マスの生態調査 II. カラフトマス稚魚の降河移動, 成長, 食性. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1966; 20: 1-10.
- Kwain W. Spawning behavior and early life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 1982; 39: 1353-1360.
- Kwain W, Kerr SJ. Return of 1-Year-Old Pink Salmon in Michipicoten River, Eastern Lake Superior. *North American Journal of Fisheries Management* 1984; 4: 335-337.
- MacKinnon CW, Donaldson EM. Environmentally induced precocious sexual development of the male pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*. *Journal of the Fisheries Research Board Canada* 1976; 33: 2602-2605.
- 宮口喜一, 石田昭夫. カラフトマスの鱗相の観察. 北海道区水産研究所研究報告 1957; 16: 49-55.
- Myers KW. Scale Growth and Life History Patterns of Pink Salmon in Periods of Low and High Abundance. *North Pacific Anadromous Fish Commission Document* 1994 64; 1-16.
- 高木健治, K.V. アロー, A.C. ハート, M.D. デル. 北太平洋の沖合水域におけるカラフトマス (*Oncorhynchus gorbuscha*) の分布及び起源. 北太平洋漁業国際委員会研究報告 1982; 40: 1-78.
- 虎尾 充, 竹内勝巳, 佐々木義隆, 春日井 潔, 村上 豊, 永田光博. 当幌川におけるカラフトマス放流魚と野生魚の降河生態. 北海道立水産孵化場研究報告 2010; 64: 7-15.

網走湖産シラウオ *Salangichthys microdon* の生活史と個体群動態、および資源の持続的利用に関する研究 (学位論文)

隼野寛史

網走湖のシラウオは高い商業価値を持ち、北海道の内水面漁業を代表する水産資源である。しかし、その生活史や個体群動態に関する知見は極めて少なく、漁獲量の年変動も大きい。本研究は、網走湖産シラウオを漁業資源として持続的に利用するための漁業資源管理技術の確立を目的とし、本種的生活史、産卵環境および個体群サイズの変動機構を明らかにした。生活史解明は、耳石の微量元素分析と漁業データ解析の結果に基づいて仮説を立て、生活史を通したフィールド観察によって仮説を検証した。また、網走湖産シラウオの生活史特性を考慮した個体群サイズの推定方法を開発するとともに、再生産関係に基づいた適切な漁業資源の管理方策を提案した。

A508 北水試研報 86 1-79 2014

循環濾過式飼育技術について (総説)

第1報 システム構成と要素技術

齊藤節雄

魚介類を飼育する際に、一度使用した飼育水を繰り返し再利用する方法として「循環濾過式飼育システム」がある。飼育用水を循環、浄化して使用するため、海や川を汚さずに魚を飼育できる環境に優しい養殖技術である。用水の使用量を減らすと共に、飼育水温の調節に掛るエネルギーコストの低減化が図られ、疾病対策等にも有効であるため、養殖生産の効率化が期待されている。「循環濾過式飼育システム」の構成要素である水処理技術としての物理濾過、生物濾過、殺菌等について解説した。特に本システムの重要な要素技術である生物濾過に関しては、多くの種類を解説すると共に、我が国を含む欧米等における技術開発の現状を紹介した。

A509 北水試研報 86 81-102 2014

循環濾過式飼育技術について (総説)

第2報 種苗生産への適用

齊藤節雄

循環濾過式飼育システム (RAS) は、養殖のみならず種苗生産における利用が、生産コストの低減化と生産効率の向上を目的に技術開発が活発化している。RAS技術を種苗生産に適用させるために求められる技術開発を紹介した。生物濾過技術を更に向上させるための新規浄化細菌の探索や集積培養と固定化技術、海産魚の種苗生産に必須とされるシオミズツボムシの安定した培養と機械化への応用、種苗生産において低塩分飼育水を使用することで期待される成長、生残率の向上、更に感染症の予防や種苗の成長、生残率の向上への利用が期待されているプロバイオティクス研究の現状を解説した。

A510 北水試研報 86 103-124 2014

根室海峡におけるスケトウダラ魚群の分布と海況Ⅱ
1990年代後半の産卵期における分布と海況

志田 修

根室海峡における産卵期のスケトウダラ成魚の分布と海洋環境の変化を魚群探知機とSTDを用いて1997年から1999年までの3年間調査した。スケトウダラ成魚は、調査期間を通じて、主として混合水 (宗谷暖流変質水) 中に分布した。産卵期はじめの分布水深は140~440mの範囲であったが、産卵盛期の2月下旬から3月上旬にかけて300m以深と深くなり、3月下旬に再び浅くなった。分布水温も海況と分布水深の変化に伴って変化し、1月中旬までは概ね2~5℃の範囲、2月以降は低下して0~2℃の範囲にあった。このような分布の特徴は北海道周辺の他の産卵場とは異なっており、根室海峡の海洋環境に適応した結果であると考えられた。

A511 北水試研報 86 125-135 2014

ミトコンドリアDNA16SリボゾームRNA遺伝子解析による奥尻島周辺のカキ類の種判別

川崎琢真, 清水洋平, 岩佐 睦, 吉田眞也, 栗原康裕

奥尻島周辺に生息するカキ類は外部形態からの種の判別が困難であるため, DNAの鑑定により種を判別し, 海域, 殻高及び水深別の分布を調べた。ミトコンドリアDNA上の16SリボゾームRNA遺伝子をコードする塩基配列を調べた結果, 奥尻島にはマガキ, イワガキ, コケゴロモガキおよびオハグロガキ属の1種の3属4種が生息していた。オハグロガキ属の1種を除く3種については外観での種同定は困難であった。DNA鑑定により種を決定したことにより, 調査した7海域ではいずれも複数種のカキ類が同所的に分布し, 種によっては殻高組成や生息水深に特徴があることが分かった。以上の結果より, 本海域に生息するカキ類は外部形態および採取水深では種判別は困難であり, 正確な判別にはDNA鑑定が有効であると考えられた。

A512 北水試研報 86 137-144 2014

耳石微量元素から推定した屈斜路湖に生息する湖沼型ベニザケの降海遡上履歴 (短報)

春日井 潔, 隼野寛史, 眞野修一, 渡辺智治, 吉川朋子, 斎藤真美, 脇元理恵

北海道東部の屈斜路湖で採捕されたヒメマス *Oncorhynchus nerka* の中に大きさが極端に異なる大型個体 (尾叉長63.6 cm) が1個体発見された。この個体の耳石Sr:Ca比は, 当初平均1.10 (範囲0-4.22) で推移したが, 値が急上昇し, おおよそ6-8の範囲で変動し (平均6.54, 2.84-9.25), 採捕前に急減した。この結果から, このヒメマス大型個体は降海した後, 遡上したベニザケと判断された。

A513 北水試研報 86 145-149 2014

北海道根室海峡沿岸河川で捕獲された小型カラフトマス (短報)

虎尾 充

根室海峡沿岸の標津川と風蓮川, 薫別川のカラフトマス親魚捕獲施設で捕獲された小型カラフトマス3個体について生物学的特徴を調べた。標津川捕獲個体は尾叉長31.5 cm, 体重381.4 g, GSI 7.86の1歳成熟雄 (jack) であった。風蓮川捕獲個体は尾叉長26.5 cm, 体重156.8 g, GSI 0.77の1歳雌の未成熟魚であった。薫別川捕獲個体は尾叉長28.5 cmの未成熟雌で, 耳石のALC標識から2歳と確認された。小型カラフトマスには異なる年齢, 性別, 成熟度の個体が含まれていた。カラフトマス早熟雄や成熟の遅い雌の出現には, 稚幼魚期における環境水温や栄養状態の影響が推察される。

A514 北水試研報 86 151-154 2014

水産研究本部図書出版委員会

委員長 齊藤 幸雄
委 員 佐藤 一 中明 幸広 森 立成
夏目 雅史 前田 圭司 大久保 進一
事務局 上田 吉幸 中野 薫 吉田 英雄

水産研究本部出版物編集委員会

委員長 上田 吉幸
委 員 三宅 博哉 丸山 秀佳 田中 伊織 宮園 章
奥村 裕弥 飯田 訓之 蛭谷 幸司 鈴木 邦夫
中島美由紀 宮腰 靖之 隼野 寛史
事務局 中野 薫 吉田 英雄 (作業補助：矢部 康子)

北海道水産試験場研究報告 第86号

2014年9月30日発行 ISSN : 2185-3290

編集兼 北海道立総合研究機構水産研究本部
発行者 〒046-8555 北海道余市郡余市町浜中町238
電話 総合案内 0135(23)7451 (総務部総務課)
図書案内 0135(23)8705 (企画調整部企画課)
FAX 0135(23)3141
Hamanaka-cho 238, Yoichi-cho, Hokkaido 046-8555, Japan
印刷所 岩橋印刷株式会社
〒063-8580 札幌市西区西町南18丁目1番34号
電話 (011)669-2500

