

アユ仔魚の摂餌の日周変化と成長にともなう日間摂餌量の変化

誌名	水産増殖
ISSN	03714217
著者名	山本,章造 藤井,義弘 村田,守
発行元	水産増殖談話会
巻/号	51巻1号
掲載ページ	p. 73-80
発行年月	2003年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



アユ仔魚の摂餌の日周変化と成長にともなう日間摂餌量の変化

山本章造・藤井義弘・村田 守

(2002年12月3日受理)

Developmental Changes in Diurnal Feeding Activity and Daily Food Consumption in Ayu, *Plecoglossus altivelis* larvae

Syozo YAMAMOTO^{*1}, Yoshihiro FUJII^{*1}, and Mamoru MURATA^{*1}

Abstract: This paper describes the diurnal changes of feeding activity and daily food consumption in Ayu larvae ranging from 7.5 to 19.7 mm in total length (TL). Diurnal changes of feeding activity were examined by counting the number of food organisms in the gut of larvae sampled every hour, and daily food consumption was estimated using the method of Elliott and Persson.

Ayu larvae ingested food organisms only during the daytime, and the feeding activity showed a diurnal change with two peaks at dawn and dusk. Ayu larvae ingested nearly half of the daily food consumption during the 4 hours of dawn and dusk. The daily food consumption of the larvae increased remarkably during the early phase of transformation to juvenile. On the other hand, the rate of daily food consumption (daily food intake/body weight) decreased rapidly from a maximum of 104.4% at TL 7.7 mm to 33.6% at TL 20 mm.

The present study in the laboratory suggests that Ayu larvae in the wild may have two critical periods of potential food shortage; at the time immediately after hatching and at the early phase of transformation to juvenile when the food demand increases remarkably.

Key words: Ayu; *Plecoglossus altivelis*; Larvae; Food consumption; Diurnal change

アユ, *Plecoglossus altivelis* は種苗の大量生産技術が最も早期に確立した魚種の一つであり, 近年では種苗生産技術マニュアル^{1,2)}が作成されて, 毎年5,000万尾前後の稚魚が養殖や放流用に生産されている。しかし, 仔稚魚期の摂餌生態に関しては未解明な問題が多く残されており, 仔稚魚期の摂餌量を正確に把握することは, 種苗生産における餌料生物の計画的生産や適正な給餌を行うために, また, 海域生活期における生残機構を解明し資源変動の問題を考える上で, 重要である³⁾。筆者らはこれまで, 仔魚の消化管内に取り込まれた餌料生物数の日周変化と消失時間との関係から日間摂餌量を推定する方法を新たに提案し, アユ⁴⁾, キジハタ, *Epinephelus akaara*⁵⁾などの仔魚を対象に摂餌の日周変化を検討して日間摂餌量を明らかにしてきた。しかし, 日間摂餌量は, Elliott and Persson⁶⁾が提案した推定方法の精度が高いとされている⁷⁾ことから, この方法を用いて飼育条件下のアユ仔魚の日間摂

餌量を再評価した。また, 仔魚から稚魚への移行前期についても新たに調査し, 摂餌の日周変化と成長にともなう日間摂餌量の変化について検討を加えた。

材料および方法

飼育実験 供試材料と餌料生物の種類, 摂餌時間および実験時の水温を Table 1 に示した。

アユ仔魚の消化管内餌料数の日周変化の調査は成長段階別に5回実施した。陸上水槽で人工的に飼育したふ化後4~42日齢(以後H-4などとする。)のシラス型仔魚を対象にして, 全長(以後TLとする。)7.5, 7.7 mmの仔魚はシオミズツボウムシ, *Brachionus sp.*を, TL12.8, 19.7 mmの仔魚はアルテミア, *Artemia sp.* 幼生を餌料とし, それらに対する仔魚の摂餌の日周変化と日間摂餌量を調べた。

実験は屋内の1klおよび30kl水槽を用いて自然光下で行った。実験期間中は飼育水の水温と餌料密度を

^{*1} 岡山県水産試験場 (Fisheries Experiment Station Okayama Prefecture, 35 Ushimado, Okayama, 701-4303, Japan).

Table 1. Fish size, food organisms and rearing conditions in each experiment

Exp. no.	Days after hatching	Total length			Body weight		Food organisms		Feeding time (hours)	Water temperature ()
		mean (mm)	sd*	n	wet (mg/ind.)	dry (mg/ind.)	prey item	dry weight (μg/ind.)		
1	4	7.5	0.06	40	0.25	0.058	Rotifer	0.4	11.0	19.5-20.1
2	15	7.7	0.10	40	0.44	0.064	Rotifer	0.4	11.0	19.8-20.3
3	33	12.8	0.15	40	2.10	0.398	Artemia nauplii	2.47	11.0	16.8-17.5
4	15	12.8	0.68	21	3.60	0.519	Artemia nauplii	2.47	10.5	18.0-18.9
5	42	19.7	2.10	54	11.89	3.058	Artemia nauplii	2.47	10.5	14.8-15.5

*Standard deviation.

適宜測定し、ワムシの密度は5個体/ml以上(最大10個体)、アルテミア幼生は0.5個体/ml以上(最大2個体)を常に保った。また、仔魚の採取と同時に水面直上の照度を測定した。実験にはナンノクロロプシス、*Nannochloropsis sp.*で培養したワムシを用い、乾燥重量は0.4μg、アルテミアは24時間培養でふ化した幼生で、乾燥重量は2.47μgであった。

実験 No. 1~3の調査は、夜明け前に浮遊懸垂状態の仔魚が空胃であることを確認し、夜明け後摂餌活動を開始してから日中および日没後摂餌活動を停止するまで行った。また、実験 No. 4および5の調査は、摂餌停止後も消化管内餌料が消失するまで継続した。仔魚は原則として1時間間隔で30個体前後を採取し、実体顕微鏡下で消化管内の餌料生物を計数した。仔魚の採取および消化管内餌料生物の計数はキジハタ⁵⁾と同様の方法で行った。

仔魚の摂餌量は、消化管内餌料生物数から推定し、餌料生物の湿重量測定における誤差を防ぐために⁷⁾、乾燥重量に換算した。また、摂餌率は仔魚の体重に対する摂餌量の割合、日間摂餌率は体重に対する日間摂餌量の割合とし、いずれも乾燥重量で算出した。

実験 No. 1, 2および3は1972年11月20日, 30日および12月18日に、実験 No. 4, 5は2000年11月8日および12月5日に実施した。

摂餌量の推定 仔魚の摂餌量は、給餌量と残餌量の差から推定する間接法⁸⁾や消化管内餌料生物数を直接計数し、消化管内餌料数の日周変化と消失時間との関係から推定する⁹⁾ことが多い。筆者らは既報⁴⁾と比較する意味で、精度が高い⁷⁾とされる後者の Elliott and Persson⁹⁾の方法を用いて推定した。この推定法の応用に当たっては、消化管内容物量、摂餌時間および内容物の消化管内消失速度の値が必要であり、次式で示される。すなわち

$$F_t = (St - Soe^{-Rt})R / (1 - e^{-Rt}) \quad (1)$$

F_t : 時間0からtまでの摂餌量, So : t=0の時の消化管内容物量, St : t時間後の内容物量, R : 内容物の消失速度係数

また、 R は餌料の消化管内消失速度から次式で導かれる。

$$St = Soe^{-Rt} \quad (2)$$

餌料生物の消化管内消失速度の調査は成長段階別に3回実施した。餌料生物を2時間前後十分に摂餌させた後水槽を暗化して摂餌を停止させ、以後、1時間間隔で経時的に仔魚を30尾前後採取し、消化管内の餌料生物を計数した。消化管内餌料生物量の経時変化から、消失時間(ほぼ完全に排出するまでの時間)と式(2)を用いて消失速度を調査し、消失速度係数 R を算出した。また、アユのように直線的な消化管を有する仔魚の消失速度係数は消失時間の逆数で代用できる¹⁰⁾ことから、消失速度係数を消失時間の逆数とした値(R')および筆者が提案した a^4 値を用いて日間摂餌量を算出し、 R を用いて算出した日間摂餌量と比較した。

結 果

消化管内餌料生物数の日周変化 仔魚の消化管内餌料数の平均値と標準偏差および照度の日周変化を成長段階別に Fig. 1 に示した。TL 7.5 mm (H-4) の仔魚は6:35(照度300 lx)から消化管内にワムシが認められた。平均餌料数は8:20に8.3個体で、昼間は10個体前後を上下した後、14:20頃から多くなり16:20に15.0個体と最高になった。TL 7.7 mm (H-15) の仔魚は6:20(100 lx)から消化管内にワムシが認められた。平均餌料数は8:15に16個体に達し、15:15までほぼ平衡状態で推移した後、17:15に26個体と最高になった。TL 12.8 mm (H-33) の仔魚は6:25(32 lx)にアルテミア幼生の摂餌が認められた。平均餌料数は30分後(300 lx)に9.2個体となった後、昼間は13個体前後を上下し、16:20に多くなり17:20に25個体に達した。

TL 12.8 mm (H-15) の仔魚は6:15(2.5 lx)に浮遊懸垂状態であったが、6:30(13.3 lx)に正位遊泳を始め摂餌行動が観察された。7:00(530 lx)に消化管後半部に10個体前後のアルテミア幼生が観察され、8:00にはすでに部分的に消化の進んだ幼生が直腸部に認められた。平均餌料数は昼間11個体前後を推移した

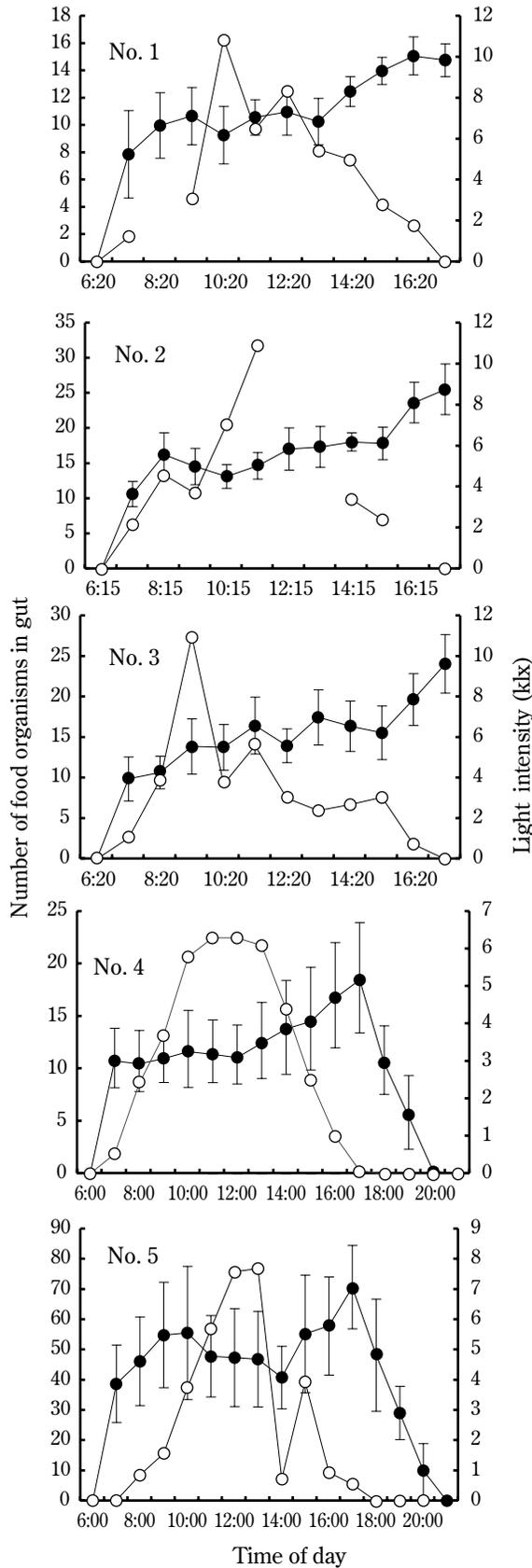


Fig. 1. Diurnal changes in the number of food organisms in gut (solid circles) and light intensity (open circles). The values of food organisms are expressed as mean (circles) with standard deviation (vertical bars). Rotifers were used as food organisms in No. 1, and 2, and Artemia nauplii in No. 3, 4, and 5.

が、変動係数は20%を前後して個体差が大きく、必ずしも飽食していない仔魚が認められた。平均餌料数は17:00に18個体と最高になった。17:20 (10 lx) に摂餌行動は観察されず、以後、仔魚は水槽の中下層部を懸垂状態で浮遊した。摂餌停止後の平均餌料数は少なく、20:00には完全に消化された幼生が直腸部に少数認められるのみとなった。実験 No. 3 と 4 のふ化後の日数が異なっても、平均全長が等しい仔魚の消化管内餌料数は、同様な傾向の日周変化を示した。

TL19.7 mm (H-42) の仔魚は6:50 (7 lx) に摂餌行動が観察された。平均餌料数は8:00に50個体前後認められて飽食数近くに達し、直腸部の幼生はすでに部分的に消化が進んでいた。以後、平均餌料数は50個体前後を推移したが、個体差があり変動係数は大きかった。15:00頃は60個体前後で17:00に70個体以上と最高になった。摂餌停止後、消化管内餌料は急速に減少し、21:00には完全に消化された幼生が直腸部に一部認められるのみとなった。

いずれの成長段階の仔魚においても、消化管内の平均餌料数は、夜明け直後の空胃時から1, 2時間後に多くなり、昼間は平衡状態で推移した後、日没前後に再び多い日周変化を示した。

消化管内餌料の消失速度 消化管内餌料生物重量の摂餌停止後の経時変化を Fig. 2 に示した。消化管内餌

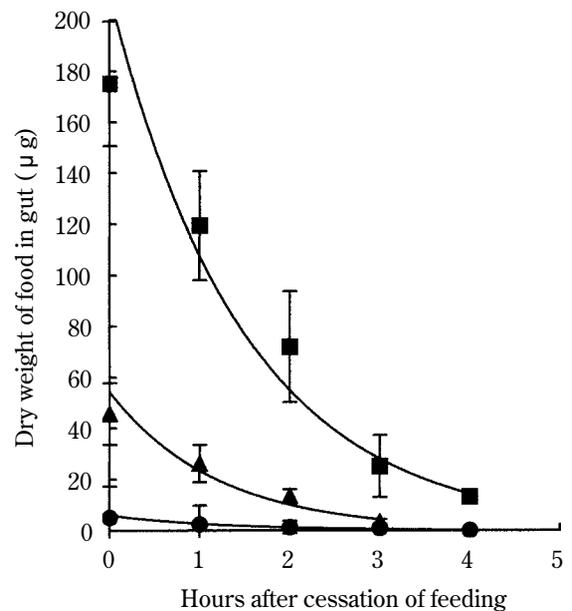


Fig. 2. Gut clearance process after feeding in each experiment (: No. 1, and 2, : No. 3, and 4, and : No. 5). Each exponential equation of gastric evacuation rate is expressed as follows; No. 1, and 2: $Y=5.94e^{-0.793x}$ ($R^2=0.925$), No. 3, and 4: $Y=54.31e^{-0.840x}$ ($R^2=0.950$), and No. 5: $Y=210.57e^{-0.671x}$ ($R^2=0.971$). Y: dry weight of food organisms in gut (μg), x: hours after cessation of feeding.

料の消失時間は、TL 7.5, 7.7 mm で4時間, 12.8 mm で3時間と推定された。また、TL 19.7 mm では4時間後においても10個体前後のアルテミア幼生が直腸部に認められたが、これらはすべて完全に消化された状態であったことから、消失時間は4時間と推定した。消化管内餌料量は時間の経過とともに指数関数的に減少し、消失速度は仔魚の成長にともない1.25から42.5 $\mu\text{g}/\text{h}$ と飛躍的に増大した。式(2)をあてはめて算出した消失速度係数Rは仔魚の全長によって若干異なり、TL 7.5, 7.7 mm で0.794, 12.8 mm で0.840および19.7 mm で0.671と算出された。

摂餌の日周変化 消化管内餌料数の日周変化と餌料生物の消失速度との関係式(1)から、1時間あたりの餌料生物の摂餌数を推定した。その摂餌数に餌料生物の乾燥重量をかけて摂餌量を算出した。さらに、1時間あたりの摂餌率(1時間あたりの摂餌量/仔魚の乾燥体重 $\times 100$)に換算した摂餌の日周変化をFig. 3に示した。

いずれの成長段階の仔魚においても、摂餌率は夜明け後の摂餌開始間もない空胃時と日没前後に高く、昼間に低いという双峰型の日周変化を示した。すなわち、TL 7.5 ~ 12.8 mm の仔魚の摂餌率は摂餌開始からの1時間に8 ~ 10%を示し、昼間は4 ~ 10%で変動が大きく、日没前後に再び8 ~ 14%の高い範囲を示した。また、TL 19.7 mm の仔魚は、摂餌開始からの1時間は4.3%であったが、昼間は2 ~ 3%を推移し、日没前後には再び3.8%と高くなった。

全体の1時間あたりの摂餌率は2.2 ~ 14.3%の範囲を変動し、全長別の摂餌率は、摂餌開始後1時間が4.3 ~ 10.4%、日没前後が3.8 ~ 14.3%の範囲であり、成長にともない低下する傾向を示した。一方、昼間の摂餌率は2.2 ~ 10.5%の範囲で変動し、時刻によるばらつきが大きかった。実験No. 3と4の全長が等しい仔魚の摂餌率は、ふ化後の日数が異なっても、互いに同様な傾向の日周変化を示した。また、実験No. 3および5では照度が午後から急に低下したが、摂餌可能な500 lx以上を保っていたことから、摂餌率のパターンが変化することはなかった。

次に、1時間あたりの摂餌量の合計から日間摂餌量を算出し、成長段階別の日間摂餌量、日間摂餌率、摂餌速度および摂餌開始時の照度をまとめて、Table 2に示した。

日間摂餌量は、TL 7.5 mm の0.044 mg から12.8 mm の0.395 mg まで徐々に増えた後、19.8 mm で1.027 mg と指数関数的に増加し、以下の関係式が導かれた。

$$\text{日間摂餌量(mg)} = 0.0000887 \text{TL}^{3.196} \text{(mm)} \quad (R^2 = 0.976, n = 5)$$

全長別の1時間あたりの平均摂餌量は、TL 7.5 mm

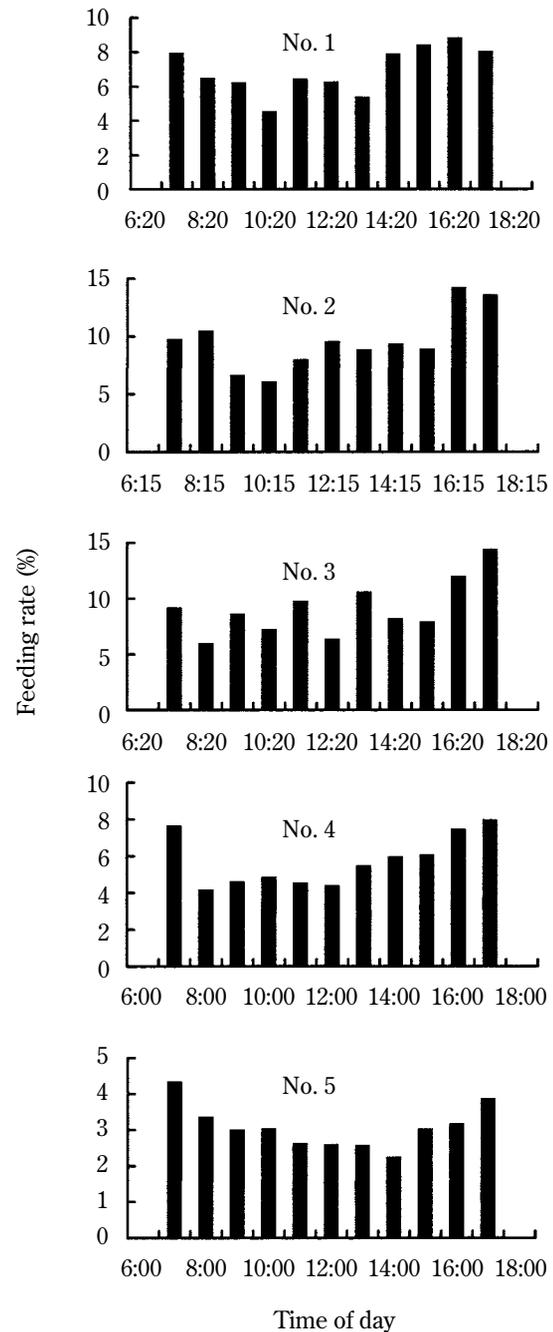


Fig. 3. Diurnal changes of the feeding rate. Feeding rate indicates the percentage of dry weight of food organisms ingested by a larva per hour to mean dry body weight of the larvae. No. 1 to 5 indicate the experiment number.

の0.004 mg から19.7 mm の0.098 mg へと20倍以上に急増し、日間摂餌率はTL 7.7 mm で104.4%と100%以上に達した後、19.8 mm で33.6%と成長にともない急激に低下した。また、夜明け後に仔魚が摂餌を開始できる照度は、TL 7.5 mm で100 lx 以上、12.8 mm で数十lx、さらに、19.7 mm では7 lx であり、成長にともない急速に低下した。

摂餌率が高かった摂餌開始後2時間及び日没前後の

Table 2. Daily food consumption, food consumption per hour estimated using the method of Elliott and Persson⁶⁾, and light intensity when the feeding started

Exp. no.	Daily food consumption			Mean food consumption per hour		Light intensity (lx)
	number	dry weight (mg)	(%) *	dry weight (mg)	(%) *	
1	110	0.044	75.8	0.004	6.9	300
2	168	0.067	104.4	0.006	9.5	100
3	160	0.395	99.3	0.036	9.0	32
4	132	0.325	62.6	0.031	5.7	13
5	416	1.027	33.6	0.098	3.1	7

* Food consumption in dry weight/mean dry body weight of the larvae × 100.

Table 3. Food consumption during the first 2 hours in the morning, the last 2 hours in the evening, and the contribution of the consumption during these 4 hours to daily ration

Exp. No.	Food consumption (dry weight, mg)			Ratio * for 4 hours (%)
	daily	first	last	
1	0.044	0.008	0.010	40.9
2	0.067	0.013	0.018	47.8
3	0.395	0.060	0.104	41.5
4	0.325	0.061	0.080	43.1
5	1.027	0.234	0.214	43.5

* Food consumption during the first and last two hours of the day/daily total food consumption × 100.

摂餌停止前2時間における摂餌量とその日間摂餌量に対する割合を Table 3 に示した。摂餌開始後と停止前の合計4時間における仔魚の摂餌量は0.018 ~ 0.447 mg の範囲であった。この摂餌量は日間摂餌量の40.9 ~ 47.8%に相当し、仔魚はこの間に1日の半分近くの量を摂食した。1日の摂餌時間は10.5および11時間であったことから、この時間帯の摂餌割合は明らかに高かった。一方、摂餌開始後と停止前の合計4時間における摂餌量の日間摂餌量に対する割合は、成長にともなって特に変化することはなかった。

考 察

消化管内餌料生物数の日周変化 夜明け前のアユ仔魚は空胃であり、消化管内に餌料生物が認められたのは、夜明け後から日没後数時間の間であったことから、マダイ, *Pagrus major*¹¹⁾, ヒラメ, *Paralichthys olivaceus*⁹⁾ 仔魚などと同様に、アユ仔魚は日中のみ摂餌することが確認された。また、消化管内餌料数は日没後照度が低下すると速やかに減少したことおよび仔魚が摂餌を始める照度は成長にともない低下したことから、仔魚の摂餌は照度に強く依存していることが示唆された。アユ成魚の遊泳行動の日周リズムは内因性の関与が少なく、主として明暗サイクルに直接応答した行動リズム¹²⁾とされていることから、アユ仔魚の消化管内餌料数の昼夜変化も内因性の関与は少なく、主に照度に依存した変化と推察された。

仔魚の消化管内餌料数は照度の上昇とともに急増した後、昼間の数時間は増減を繰り返しながらもほぼ平衡状態で推移した。マダイ仔魚の昼間の消化管内餌料数は飽食数の60 ~ 70%に相当し、種々の摂餌状態の個体が見られることから、昼間は間欠的な摂餌をする¹¹⁾と考えられている。アユ仔魚は昼間常に飽食しているとの報告もあるが¹³⁾、この時間帯の消化管内餌料数は個体差があり、変動係数が10 ~ 30%と大きかったことから、アユ仔魚はかならずしも飽食しているとは限らず、他の仔魚^{5,9)}と同様に、昼間は間欠的な摂餌をしていると考えられた。

摂餌の日周変化 仔魚の摂餌率はいずれの成長段階においても夜明け後の摂餌開始時と日没前後に高く、昼間は低いという双峰型の日周変化を示した。夜明け後の摂餌開始間もない空胃時に摂餌は活発化し、摂餌率が高くなるのは当然である。一方、昼間の摂餌率は全体に低下するとともに時刻によるばらつきや個体差が大きかったことから、摂餌開始時ほど活発でないことと推察された。昼間に摂餌率が低下したのは、他の海産仔魚^{5,11,9)}と同様に、空胃時の連続的な摂餌活動が間欠的な摂餌活動に移行するためと考えられた。

日没前後に摂餌率は再び高くなり、摂餌停止前2時間の摂餌割合は日間摂餌量の25%近くに達した。日没前後には、餌料の単なる通過部位である仔魚の前腸部にも、餌料生物が充満しているのが観察されたことから、日没前後には摂餌行動が活発化して摂餌率が高く

なつたと推察される。伊藤ら¹⁴⁾は餌が常に存在する屋内水槽の実験でアユ仔魚の摂餌行動は夕方に活発化することを観察し、また、石田¹⁵⁾は屋外地中池での実験から3.7gの稚アユは日中も餌を食べるが、早朝と夕方には摂餌活動が活発化し、この時間帯に日間摂餌量の50~60%を摂食するとしている。双峰型を示す摂餌の日周変化はアユの仔魚から稚魚まで共通した現象と考えられる。

摂餌量が日没前後に増加する現象は多くの動物に認められており¹⁶⁾、魚類においても摂餌活動は日周リズムを示し¹⁷⁾、日没前後に活動が活発化する現象は夕まずめ^{18,19)}としてよく知られている。天然海域のマアジ、*Trachurus japonicus*²⁰⁾、ブリ、*Seriola quinqueradiata* 稚魚²¹⁾、チダイ、*Eynnys japonica* 当歳魚²²⁾、マダイ²³⁾、ヒラメ0歳魚²⁴⁾などでは日の出と日没前後に摂餌行動が活発で、日中はやや低下する傾向が報告されている。この日周活動性は餌料生物の日周鉛直移動に起因するもの³⁾としてまとめられ、餌料環境との関連で考察されていることが多い。ところが、餌が常に存在する水槽実験においても日没前後に摂餌量が増加するパターンは前述したとおりである。また、自発摂餌の実験から、体重79.8gのブリ幼魚は夕暮れから摂餌頻度が高くなり²⁵⁾、体重23gのクエ、*Epinephelus bruneus* 稚魚の摂餌活動は明期型で明期の終了時にピクが現れる²⁶⁾。いずれも明暗周期に同期した日周リズムを示し、光が重要な環境因子であるとされている²⁷⁾。一方、ニジマス、*Oncorhynchus mykiss*、ヨーロッパスズキ、*Dicentrarchus labrax*²⁸⁾、マダイ²⁹⁾の摂餌パターンには個体差があり、摂餌時間帯は多様で固定的でない例も報告されている。これらのことから、アユ仔魚も摂餌率に個体差や時刻によるばらつきを生じやすかったと推察されるが、アユ仔魚の摂餌の日周変化は基本的には夜明けと日没前後にピークを持つ双峰型であると考えられた。

魚類において体内時計を示唆する活動はニジマス²⁸⁾、キンギョ、*Carassius auratus*³⁰⁾、メダカ、*Oryzias latipes*³¹⁾などで観察されているが、魚類の生物時計は他の生物に比較して安定性が悪く、恒常条件下では数日から10日程度で消失することが多い³²⁾。また、スケトウダラ、*Theragra chalcogramma* 稚魚³³⁾の活動やアユ¹²⁾の遊泳行動の日周リズムは内因性の関与が少なくと考えられている。発育初期のアユ仔魚の摂餌日周変化は基本的に明暗サイクルに支配されているが、日没前後における摂餌量の増加は、Boujard¹⁷⁾が述べているように空腹感覚と満腹感覚の周期を調節している結果であろうと推察される。しかし、日没前後に摂餌量が増加する作用機序に関してはいずれも推測の域を越えず、今後の検討課題である。

成長にともなう日間摂餌量および摂餌率の変化 日間摂餌量はTL7.5mmから徐々に増加し、13mm以後20mm近くで急激に増加した。TL20mm前後のアユ仔魚は東³⁴⁾の発育段階区分におけるB2に相当し、直線的な消化管はさらに伸長するとともに内腔全体が顕著に膨大化して腸前部から屈曲を始め³⁵⁾、内部形態的には稚魚への移行前期にさしかかる。消化管内腔容積の顕著な増大は仔魚の摂餌量を増加させ、それは胃腺が形成されて消化吸收や蓄積機能が向上する稚魚期への備えと考えられる。一方、このサイズのアユ仔魚は琵琶湖においては沖合に分布を広げ³⁴⁾、海域河口部では主な生息場を感潮域の浅瀬から流心部に移し³⁶⁾、また、体長23mm近くになると、砕波帯から隣接する沖合域に拡大する³⁷⁾ことから、生態的にも新たな食性への転換期に当たると考えられる。天然海域におけるアユ仔魚は、ふ化直後の外部栄養に移行する時期とともに、摂餌量が顕著に増大し水温下降期で餌生物が減少する時期にあたる稚魚への移行前期に、餌不足となる危険性が高いと推察された。

一方、アユ仔魚の日間摂餌率はTL7.7mmで104.4%に達した後徐々に低下し、TL20mm近くで33.6%になった。体重0.25~2mgの仔アユの日間摂餌率は40~65%の範囲であり³⁸⁾、また、体重3.7gの稚アユの人工配合飼料に対する日間摂餌率は15~20%¹⁵⁾、河川における成長期のアユは1日に体重の30~50%にあたる藻類を摂食している³⁹⁾ことから、アユの日間摂餌率は稚魚期以後も同程度と考えられた。

既報の仔稚魚に関する日間摂餌率をまとめてTable 4に示した。日間摂餌率は、キジハタ⁵⁾、スズキ、*Lateolabrax japonicus*⁴⁰⁾、マダイ¹¹⁾のように仔魚期を通してさほど変わらない種類も見られるが、100%以上に達する魚種や同一種内でも摂餌開始直後あるいは数日後に最大値に達し、その後発育に伴い徐々に低下する魚種が多い⁷⁾。直線的な消化管を持つアユ仔魚の日間摂餌率は後者に属し、多くの海産仔魚に近い値と考えられた。しかし、日間摂餌量の推定に用いた消失速度係数は摂餌を停止させて測定した値であり、無給餌状態で測定すると過小評価される¹⁰⁾との指摘があることから、アユ仔魚の実際の日間摂餌率はさらに高い可能性がある。

推定法の違いによる日間摂餌量の比較 消失速度係数としてR、R'⁷⁾およびa⁴⁾を用いて推定した日間摂餌量を比較して、Table 5に示した。Rを用いて算出した日間摂餌量は他の推定法に比べ約2倍多く、R'とaを用いて算出した日間摂餌量は互いに近似した。3方法の大きな違いは、Rの消失速度が指数関数と見なされているのに対し、他の2方法は一次関数とされていることである。日間摂餌量は消失速度を一次関数とし

Table 4. Inter-species comparison of the rate of daily food consumption (%) based on the published data

Species	Total length (mm)	Daily food consumption (%)		Temperature ()	References
		(wet/wet)	(dry/dry)		
<i>P. altivelis</i>	7.5-19.7	31.6-100.2	33.6-104.4	15-20	
<i>P. altivelis</i>	7.0-15.0	40-65		15-20	Ito ³⁸⁾
<i>T. chalcogramma</i>	4.0-6.0		24-58	6.4	Yamashita ⁴¹⁾
<i>L. japonicus</i>	5.4-10.7	43.5-60.0		13.9-18.0	Nanbu ⁴⁰⁾
<i>P. olivaceus</i>	5.0-17.5	40.4-192.5		14-21	Yasunaga ⁹⁾
<i>P. major</i>	3.9-10.1	40-70		16.9-20.2	Kitajima ¹¹⁾
<i>A. schlegelii</i>	4.8-11.4	79-167		17.0-23.0	Okauchi ⁴²⁾
<i>A. schlegelii</i>	8.5-15.0	51.5-53.5		22.1-23.2	Xu ⁴³⁾
<i>O. fasciatus</i>	3.9-6.9	48-116		19.5-22.2	Fukusho ⁴⁴⁾
<i>E. akaara</i>	3.9-9.9	28.2-30.1		28.4-29.1	Yamamoto ⁵⁾

Table 5. Comparison of estimated daily food consumption between three methods using the instantaneous rate of gastric evacuation (R)⁶⁾, calculated from gut clearance time (R')¹⁰⁾ or Yamamoto's "a" value⁴⁾

Exp. no.	Gastric evacuation rate		Daily food consumption (dry weight, mg)			Rate of daily food consumption ^{*2} (%)		
	R	R' ^{*1}	R	R'	a	R	R'	a
1	0.794	0.25	0.042	0.018	0.022	73.0	30.7	37.5
2	0.794	0.25	0.064	0.028	0.033	104.4	43.7	51.2
3	0.840	0.33	0.395	0.161	0.181	99.3	47.9	45.6
4	0.840	0.33	0.338	0.155	0.149	65.1	29.8	28.7
5	0.671	0.25	1.027	0.502	0.659	33.6	16.4	21.6

*1 R'=1/gut clearance time (hours).

*2 Daily food consumption in dry weight/mean dry body weight of the larvae × 100.

て算出すると過小評価される⁶⁾ことから, R'およびaを用いて推定した日間摂餌量は少ない値になったと考えられる。直線的な消化管を持つ仔魚に対しても, 消失速度係数を一次関数と見なして消失時間の逆数を用いると摂餌量は過小評価される傾向が強く, 指数関数として取り扱う必要があると考えられた。

要 約

アユ仔魚の消化管内の餌料生物数の日周変化と消失速度との関係から, 成長段階別の摂餌の日周変化を検討し, 日間摂餌量を推定した。

仔魚は日中のみ摂餌活動を行い, 摂餌量は夜明け後の摂餌開始時と日没前後に増加する双峰型の日周変化を示した。摂餌開始2時間と日没前後2時間の計4時間に, 仔魚は日間摂餌量の半分近くを摂餌した。日間摂餌量は平均全長13 mmまで徐々に増加し, 稚魚への移行前期にあたる20 mm近くで顕著な増加を示した。一方, 日間摂餌率はTL 7.7 mmの104.4%から成長とともに低下し, 19.7 mmでは33.6%となった。シラス型のアユ仔魚の日間摂餌率は他の海産仔魚と大差なかった。天然海域におけるアユ仔魚は, ふ化直後の外部栄養移行期とともに摂餌量の増加が顕著な稚魚への移行前期に餌不足に遭遇する危険性が高いと推察された。

謝 辞

本研究をまとめるに当たり, 京都大学農学研究科大学院生日比野 学氏(現愛知県水産試験場), 上坂裕子氏には貴重なご助言をいただき, 京都大学大学院教授田中 克博士には本稿を校閲し, ご指導いただいた。また, 本実験を進めるに当たり, 岡山県水産試験場職員の方々には多々ご協力いただいた。ここに深く謝意を表します。

文 献

- 1) 兵庫県水産試験場(1994): アユ種苗生産マニュアル。兵庫水試種苗生産マニュアルシリーズ1, 62p.
- 2) アユ初期飼料研究部会(1999): アユ種苗生産マニュアル。全国湖沼河川養殖研究会, 91p.
- 3) 田中 克(1981): 海産仔魚の摂餌と生残 - , 魚卵・仔魚の垂直分布と垂直移動。海洋と生物, 16, 379-386.
- 4) 山本章造・田畑和男(1979): アユの種苗生産における若干の問題点 - 特に仔魚期の摂餌と餌料について - 。淡水魚, 5, 37-41.
- 5) 山本章造(1996): キジハタ仔魚の摂餌日周期性の検討並びに日間摂餌量の推定。日水誌, 62(3), 399-405.
- 6) Elliott, J. M. and L. Persson (1978): The estimation of daily rates of food consumption for fish. *Journal of Animal Ecology*, 47, 977-991.
- 7) 山下 洋(1991): エネルギー収支。魚類の初期発育(田

- 中 克編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 71-85.
- 8) 伏見 徹 (1983): 稚仔魚の摂餌量. シオミズツボワムシ - 生物学と大量培養 (日本水産学会編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 69-93.
- 9) 安永義暢 (1971): ヒラメ稚仔の摂餌生態と成長. 東海水研報, 68, 31-42.
- 10) Theilacker, G. H. (1987): Feeding ecology and growth energetics of larval northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull., U. S.*, 85(2), 213-228.
- 11) 北島 力・福所邦彦・岩本 浩・山本博敬 (1976): マダイ稚仔のシオミズツボワムシ摂餌量. 長崎水試研報, 2, 105-112.
- 12) Minh-Nyo, M., M. Tabata, and M. Oguri (1991): Circadian locomotor activity in Ayu *Plecoglossus altivelis*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 57(5), 979.
- 13) 高見東洋・宇都宮正・前川兼佑 (1968): アユ *Plecoglossus altivelis* T & S の種苗生産に関する研究 - 1 初期幼生の摂餌について. 山口内海水試調研業績, 17(1), 1-31.
- 14) 伊藤 隆・岩井寿夫・古市達也・鈴木惇悦 (1965): 飼育池におけるアユ仔魚の分布, 行動, 摂餌活動および消化管内食物量の日周変化, アユ種苗の人工生産に関する研究 - XIII. 木曾三川河口資源調査報告書, 2, 971-1022.
- 15) 石田力三 (1964): アユの摂餌率, 消化率および摂餌活動に関する二 三の実験. 生理生態, 12, 99-105.
- 16) 加藤 勝 (1973): 摂食のリズム. 光と動物の生活, 共立出版, 東京, pp. 59-62.
- 17) Boujard, T. and J. F. Leatherland (1992): Circadian rhythms and feeding time in fish. *Env. Biol. Fish.*, 35, 109-131.
- 18) Yamada, S., K. Takagi, N. Hirayama, and K. Sakuramoto (1989): A statistical study on mazume phenomenon by outdoor tank experiments, *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55(9), 1547-1552.
- 19) 藤森康澄・東海 正・松田 咬 (1994): 水槽実験におけるニジマス日周活動と照度の刺網漁獲に及ぼす影響. 日水誌, 60(5), 577-583.
- 20) 小笹悦二 (1970): マアジ稚仔魚の摂餌生態. 西水研研報, 38, 79-86.
- 21) 安楽正照・畔田正格 (1967): 流れ藻に付随するブリ稚魚の摂餌活動. 西水研研報, 35, 41-50.
- 22) 富山 実・首藤宏幸・畔田正格・田中 克 (1985): 志々伎湾におけるチダイ当歳魚の摂餌日周期と日摂餌量. 日水誌, 51(10), 1619-1625.
- 23) Sudo, H., M. Azuma, and M. Azeta (1987): Diel changes in predatory-prey relationships between red sea bream and gammaridean amphipods in Shijiki Bay. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53(9), 1567-1575.
- 24) 興石裕一・中西 孝・赤嶺達郎・田中邦三・長沼典子 (1982): ヒラメ増殖上の諸問題に関する基礎的研究 ヒラメ 0 才魚の摂餌日周性. 日水研研報, 33, 67-80.
- 25) 神原 淳・日高磐夫 (2001): ブリの自発摂餌. 魚類の自発摂餌 - その基礎と応用 (田畑満生編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 20-34.
- 26) 島 隆夫 (2001): ハタ類の自発摂餌行動. 魚類の自発摂餌 - その基礎と応用 (田畑満生編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 35-42.
- 27) 田畑満生 (2002): 魚類の日周リズムと自発摂餌への展開研究. 日水誌, 68(3), 305-308.
- 28) 田畑満生 (2001): 自発摂餌のリズム. 魚類の自発摂餌 - その基礎と応用 (田畑満生編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 61-69.
- 29) 古川 清 (2001): マダイの自発摂餌. 魚類の自発摂餌 - その基礎と応用 (田畑満生編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 9-19.
- 30) Sanchez-Vazquez, F. J., A. Madrid, S. Zamora, M. Iigo, and M. Tabata (1996): Demand-feeding and locomotor circadian rhythms in the goldfish, *Carassius auratus*: Dual and independent phasing. *Physiol. Behav.*, 60, 665-674.
- 31) Sohn, J. J. (1996): Hatching of the fish, *Oryzias latipes*, the medaka, is under control of a biological clock, *The Fish Biology Journal MEDAKA*, 8, 37-46.
- 32) 田畑満生 (1988): 魚類の日周行動と概日リズム. 水産動物の日周活動(丹羽 功, 田畑満生編), 恒星社厚生閣, 東京, pp. 79-100.
- 33) 藤森康澄・塩出大輔・馬場紀彦・清水 晋・三浦汀介 (1999): スケトウダラ稚魚の時刻と照度による行動. 日水誌, 65(1), 26-32.
- 34) 東 幹夫 (1964): 琵琶湖におけるアユの生活史 - 発育段階的研究の試み -. 生理生態, 12(1,2), 55-71.
- 35) 田中 克・川合真一郎・山本章造 (1972): アユ仔魚の消化系の発達と消化酵素活性について. 日水誌, 38(10), 1143-1152.
- 36) Takahashi, I., K. Azuma, S. Fujita, and I. Kinoshita (2002): Habitat shift of ayu *Plecoglossus altivelis* in early stages from waters adjacent to the bank to the center of flow in the Shimanto Estuary. *Fisheries Sci.*, 68(3), 554-559.
- 37) 田子泰彦 (2002): 富山湾の砂浜砕波帯周辺におけるアユ仔魚の出現, 体長分布と生息場所の変化. 日水誌, 68(2), 144-150.
- 38) 伊藤 隆・今井正直 (1979): アユ種苗の人工生産に関する研究 - LXXXV. 人工採苗過程における仔アユによる生物餌料の日間摂餌量について. アユの人工養殖研究, 2, 85-103.
- 39) 宮地伝三郎 (1994): アユの話. 岩波書店, 東京, 308p.
- 40) 南部豊輝 (1979): スズキの種苗生産に関する研究 - スズキ稚仔魚の摂餌と消化時間に関する試験. 昭和50年度熊本水試報, 224-229.
- 41) Y. Yamashita and K. M. Baily (1989): A laboratory study of the bioenergetics of larval walleye pollock, *Theragra chalcogramma*. *Fish. Bull., U. S.*, 87(3), 525-536.
- 42) 岡内正典・尾城 隆・北村章二・辻ヶ堂諦・福所邦彦 (1980): クロダイ仔稚魚の日間ワムシ摂餌量. 養殖研研報, 1, 39-45.
- 43) 許 波濤・平田八郎 (1987): クロダイ仔稚魚の成長に伴うチグリオプスの日間摂餌量. 水産増殖, 34(4), 235-239.
- 44) 福所邦彦 (1979): イシダイの種苗生産に関する基礎的研究. 長崎水試論文集, 6, 173p.