

モルフォメトリーによる網走湖産ワカサギの湖内残留型と 遡河回遊型個体の判別

虎尾 充^{*1}・今田 和史^{*1,2}

Morphometric Discrimination between the Lake-Resident and Anadromous Fish of Wakasagi in the Lake Abashiri System

Mitsuru Torao^{*1} and Kazushi Imada^{*1,2}

Abstract The Wakasagi, *Hypomesus nipponensis*, population in Lake Abashiri is comprised of lake-resident and anadromous groups depending on their migration patterns. We validated the morphometric method in discriminating the two groups. Principal component analysis was performed, and the difference summarized by the first and second principal component of the length- and size-adjusted data between lake-resident and anadromous forms. Discriminant analysis successfully separated the two groups with the high probability of about 95%, using ten variables (standard length, condition factor, body depth, body width, eye diameter, interorbital width, depth of caudal peduncle, length of the top of snout to the origin of pelvic fin, length of the origin of pelvic fin to the caudal fin base). The results show the possibility of distinction of the migration groups of Lake Abashiri by the morphometric method. We concluded that most morphological variations between two forms should be related to the growth. Lake-resident groups in Lake Abashiri mainly prey on plankton. On the other hand, anadromous form has a wider feeding habit, in most cases preying on benthos. Accordingly, the differences in the nutritional condition and growth would occur due to influence of the feeding environment.

Key words : モルフォメトリー, 判別分析, 網走湖, 回遊型, ワカサギ

網走湖に生息するワカサギ *Hypomesus nipponensis* は、一生を湖内で過ごす湖内残留型と、稚魚期に降海し10～12月あるいは翌年の3～4月に湖内に遡上する遡河回遊型という移動生態の異なる二つの集団(回遊型)から構成されている(浜田, 1953; Hamada,

1961; 宇藤ら, 1983)。網走湖は海水の流入に伴って水深5-7m以浅の淡水層と以深の高塩分貧酸素層の2層構造が形成されており、下層の高塩分貧酸素層は魚類の生息にとって不適な環境となっている(清水ら, 1990; 三上, 2000)。このため、ワカサギの生産力を制限して

^{*1} 北海道立水産孵化場 (Hokkaido Fish Hatchery, Kitakashiwagi 3-373, Eniwa, Hokkaido 061-1433, Japan)

^{*2} 現所属 北海道栽培漁業振興公社 (Hokkaido Aquaculture Promotion Corporation, Kita 3 Jyo Nishi 71, Chuo-ku Sapporo, 060-0003, Japan)

いると考えられる。また、浅見（2004）は網走湖の基礎生産力の研究からワカサギの潜在的な生産力はほぼ一定であると指摘しており、また鳥澤（1999）は回遊型の分岐要因に関して、環境収容力を越えた分のワカサギ稚魚が降海すると考えた。これらのことから、網走湖でのワカサギの高い漁獲量は、湖の生産力に加えて沿岸域の生産力を利用する遡河回遊型個体群が資源に加わることで支えられていると考えられている。

青森県小川原湖においても湖内残留型と遡河回遊型のワカサギ個体群が同所的に存在することが知られており、遡河回遊型個体の体サイズが湖内残留型より明らかに大きく産卵場所も異なる（Katayama, 2001）。しかし、網走湖産ワカサギでは遡上してきた群と湖内で採捕された群の体サイズの組成が重複しており、体サイズのみから2群を判別することは出来ない。そのため、湖内残留型と遡河回遊型の漁獲量や産卵集団への寄与の程度は明らかになっていない。両群を判別しその量的な評価を行うことは、ワカサギの資源管理を行う上でも重要な課題である。

異なる集団を外部形態から判別する手法として、Truss network法が提案されている（Strauss *et al.*, 1982）。この方法では、多変量解析と組み合わせることによって、従来の魚体各部の計測からは捉えられない外部形態の変異を明らかにすることができ、これまでに、系群の判別（Taylor *et al.*, 1985; Swain and Holtby, 1989; Swain *et al.*, 1991; Baumgartner, 1995; Bembo *et al.*, 1996）、放流魚と野生魚の判別（Winans, 1984）、近縁種の判別（井口ら, 2001）等に成功している。

本研究では、網走湖産ワカサギについて、計量形質を用いて多変量解析を行い回遊型の判別を試みた。その結果、湖内残留型個体と遡河回遊型個体との判別が高い確率で可能であるという結果を得たので報告する。

材料および方法

解析に用いたワカサギの採集地点を Fig. 1 に示した。St. A で採集したサンプルは、1995年11月20日に氷下曳き網漁業の漁獲物中から無作為に抽出した。St. B で採集したサンプルは、1995年11月21日に網走湖からオホーツク海へと流出している網走川の太曲地区で、ふくべ網を用いて採捕した。

北海道立網走水産試験場と西網走漁業協同組合では、網走川太曲において継続的なワカサギ遡上調査を行っており、11月20日の段階ではまだ大規模な遡上は認

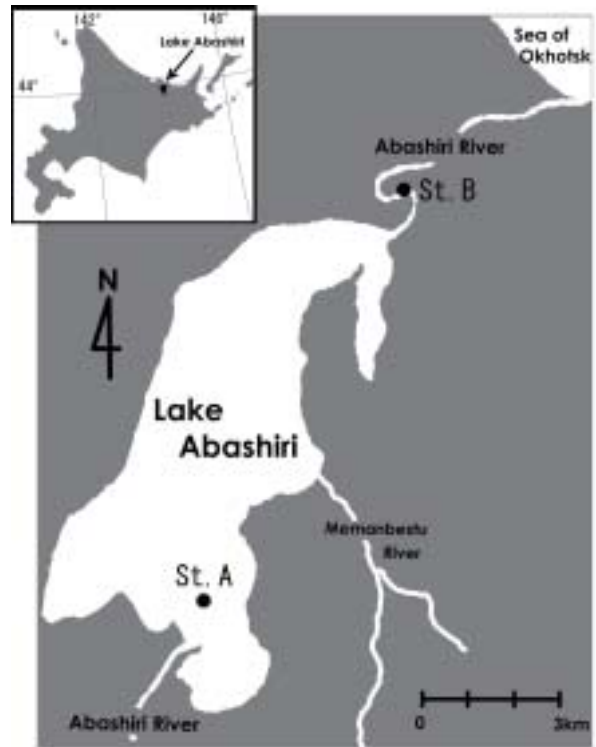


Fig. 1 Map showing the locations and sampling points where the lake-resident and the anadromous groups of *H.nipponensis* were collected. The lake-resident sample was collected in St. A, while the anadromous group was in St. B.

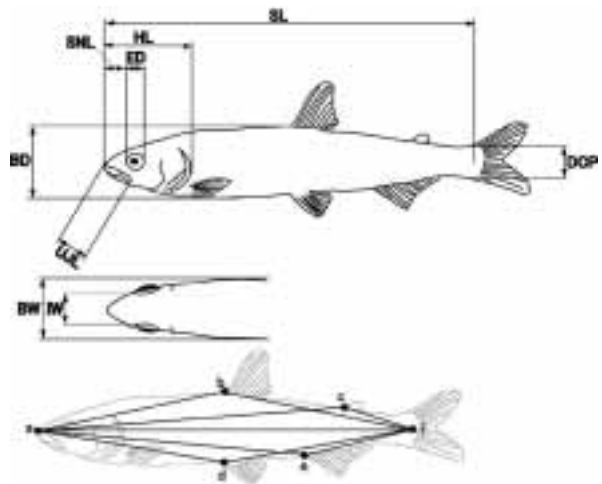


Fig. 2 Illustration of the measured morphometric characteristics and locations of the 6 landmarks used to calculate the truss network (lines). Measured characteristics are head length (HL), eye diameter (ED), snout length (SNL), upper jaw length (UJL), interorbital width (IW), body depth (BD), body width (BW), and depth of caudal peduncle (DCP). Truss landmarks refer to a) top of snout, b) origin of dorsal fin, c) origin of adipose fin, d) origin of pelvic fin, e) origin of anal fin, and f) caudal fin base.

められておらず (鳥澤, 1999), 秋期遡上群の湖内への加入は少ないと考え, 網走湖内 St. A で採捕された個体を湖内残留群と仮定した。宇藤ら (1987) はこの時期遡上する群を遡河回遊型・秋遡上型個体としており, このことから St. B で採捕された個体は沿岸域での生活を経て網走湖に遡上してきた遡河回遊群と仮定した。

採集した個体は直ちに 10% 中性ホルマリン液で固定し, 3ヶ月程度静置後, 形態計測に供した。形態計測を行ったのは, 湖内残留群として 123 個体, 遡河回遊群として 108 個体である。体重および生殖腺重量は 0.01g 単位で計測し, 生殖腺の肉眼観察から性別を判定した。計数形質として脊椎骨数および鰓耙数を計数した。脊椎骨数は軟エックス線写真撮影装置 (ソフテックス社製 CMB-2 型) によって写真撮影 (FUJI X-RAY FILM 使用, 電圧 30Kvp, 電流 5mA, 時間 30 秒, 撮影距離 64cm) した撮影像を用いて, 尾部棒状骨を含めて計数した。鰓耙数は, 魚体右側の第一鰓弓の鰓耙数とし, 鰓弓を切り出し実体顕微鏡下で計数した。

計測した外部形態は Fig. 2 に示したとおりで, 標準体長 (SL)・体高 (BD)・体幅 (BW)・尾柄高 (DCP)・頭長 (HL)・眼径 (ED)・吻長 (SNL)・上顎長 (UJL)・两眼間隔幅 (IW) の 9 形質について, デジタルノギスを用いて 0.01mm 単位で計測した。測定法は主に Hubbs *et al.* (1947) および松原 (1955) に従った。ただし頭長は鰓蓋膜後端までとした。两眼間隔幅は肉質部を含めた。さらに, 体型の変異をより詳細に検討するために,

Truss network 法を参考に 6 カ所の基点, すなわち吻端 (a)・背鰭基点 (b)・脂鰭基点 (c)・腹鰭基点 (d)・臀鰭基点 (e)・尾鰭基底 (f) を設定し (Fig. 2), 基点間の距離を計測し, 基点間距離を計量形質として扱った。基点間の距離の計測は, 個体をコルク板上に固定し各基点にピンを刺し, 各ピンの間の距離をデジタルノギスで計測して行った。計測した基点間距離は, 吻端-背鰭基点長 (ab)・吻端-脂鰭基点長 (ac)・吻端-腹鰭基点長 (ad)・吻端-臀鰭基点長 (ae)・吻端-尾鰭基点長 (af) 背鰭基点-尾鰭基底長 (bf)・脂鰭基点-尾鰭基底長 (cf)・腹鰭基点-尾鰭基底長 (df)・臀鰭基点-尾鰭基底長 (ef) の 9 形質である。

湖内残留群と遡河回遊群の生物学的特徴を明らかにするため, 体長, 体重, 性比の比較と, 体型比較のため計量形質の実測値および標準体長に対する各形質の比率を求め比較を行った。また, 両群の形態的差異の特徴に与える測定部位の寄与率を検討するため, 主成分分析を行った。さらに形態形質から両群の判別の可否を検討するため, 判別分析を行った。なお, 多変量解析は, 柳井 (2005) によった。

結 果

体長・体重・肥満度および性比

Fig. 3 に湖内残留群と遡河回遊群の体長, 体重, 肥満度のヒストグラムを示した。湖内残留群の標準体長の

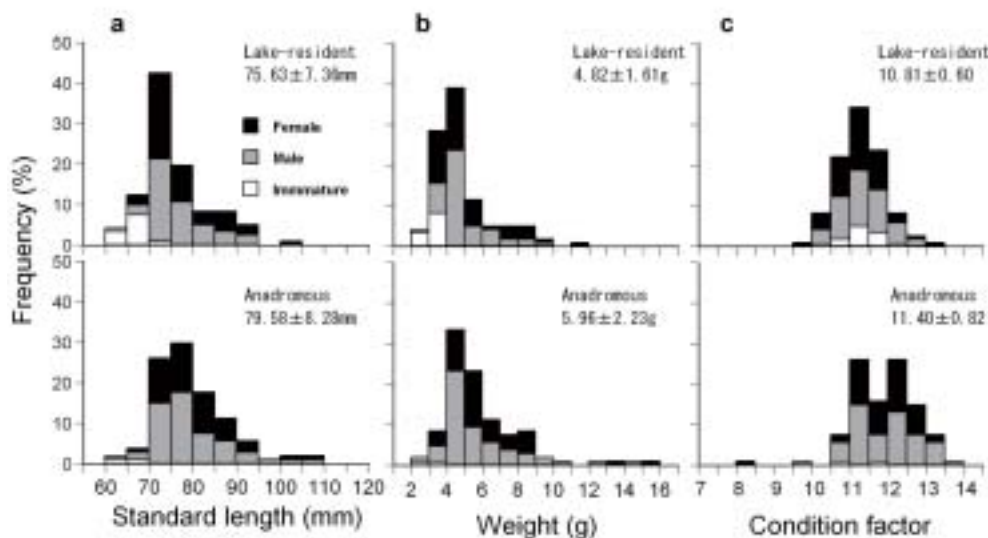


Fig. 3 Frequency distributions of standard length, body weight and condition factors with sex ratios of the lake-resident and anadromous groups of *H. nipponensis*. There were significant differences between the lake-resident ($n=123$) and anadromous ($n=108$) groups in each characteristic (Mann-Whitney's U-test. Standard length, $z=4.41$, $p<0.0001$; Body weight, $z=6.17$, $p<0.0001$, Condition factor, $z=6.17$, $p<0.0001$).

モードは70～75mmにあり、平均値(±標準偏差)は75.63±7.36mmであった。一方、遡河回遊群の標準体長のモードは75～80mmにあり、平均値は79.58±8.28であった。遡河回遊群が湖内残留群より有意に大きかった(Mann-WhitneyのU検定, $z = 441, p < 0.0001$)。しかし、両群の体長組成の範囲は、ほとんど重複していた。

湖内残留群の体重は、2.80～11.59gの範囲にあり、平均値は4.82±1.61gであった。遡河回遊群の体重の範囲は2.86～15.77g, 平均5.96±2.23gで、両群の体重の平均値には有意差が認められた(U検定, $z = 5.58, p < 0.0001$)。

湖内残留群の肥満度は9.11～12.63, 平均値は10.81±0.60であった。遡河回遊群の肥満度は7.93～13.28の範囲にあった。平均値は11.40±0.82であり、両群の肥満度の平均値には有意差が認められた(U検定, $z = 6.17, p < 0.0001$)。

両群の性比についてみると、湖内残留群では123個体中、雄が55個体(44.7%), 雌が54個体(43.9%), 未成熟個体が14個体(11.4%)であった。一方、遡河回遊群は108個体中雄が58個体(53.7%), 雌が48個体(44.4%),

未成熟個体が2個体(1.9%)であった。

計量形質

測定した各形質の実測値および標準体長に対する比率について、湖内残留群と遡河回遊群との間で比較を行った(Table 1)。

頭部形質として検討した、頭長(HL)・眼径(ED)・吻長(SNL)・上顎長(UJL)・両眼間隔幅(IW)の体長比は、上顎長比において遡河回遊群が高い傾向を示した。眼径・吻長・両眼間隔幅の体長比は湖中残留群で高い値を示した。また、体高・体幅・尾柄高の体部形質は、体高比においては両群で有意差が認められなかったが、体幅比および尾柄高比において有意差が認められた。さらに、基点間距離の実測値はいずれも遡河回遊群が上回っていた。基点間距離体長比の平均値においては、吻端-腹鰭基点(ad)・吻端-臀鰭基点(ae)および脂鰭基点-尾鰭基底(cf)に、両群間で有意差が認められなかった。基点間距離体長比からみても、ほとんどの形質で遡河回遊群が湖中残留群を上回っており、背鰭基点-尾鰭基底(bf)・腹鰭基点-尾鰭基底(df)・臀鰭基点-尾鰭基底(ef)に有意差が認められた。

Table 1 Comparisons of measured values and proportional measurements between the lake-resident and the anadromous groups of *H.nipponensis*.

Measured morphometric characters	Measured values			Probability	Proportional measurements	Proportional measurements		
	Lake-resident	Anadromous	Probability			Lake-resident	Anadromous	Probability
HL	15.85±1.67	16.52±0.82	$p = 0.0037$	HL/SL(%)	20.95±0.58	20.77±0.85	$p = 0.0602$	
ED	4.65±0.36	4.72±0.48	$p = 0.1658$	ED/SL(%)	6.16±0.38	5.98±0.35	$p < 0.0001$	
SNL	4.97±0.73	5.01±0.74	$p = 0.7158$	SNL/SL(%)	6.55±0.47	6.29±0.57	$p < 0.0001$	
UJL	6.94±0.74	7.40±0.93	$p < 0.0001$	UJL/SL(%)	9.17±0.41	9.30±0.47	$p = 0.0433$	
IW	3.47±0.45	3.47±0.47	$p = 0.9784$	IW/SL(%)	4.59±0.34	4.38±0.40	$p < 0.0001$	
BD	12.59±1.44	13.32±1.60	$p < 0.0001$	BD/SL(%)	16.63±0.69	16.72±0.81	$p = 0.2852$	
BW	8.55±0.99	8.52±1.05	$p = 0.8481$	BW/SL(%)	11.30±0.53	10.69±0.55	$p < 0.0001$	
DCP	4.64±0.47	4.79±0.62	$p = 0.0452$	DCP/SL(%)	6.14±0.27	6.02±0.33	$p = 0.0008$	
ab	37.34±3.88	39.56±3.98	$p < 0.0001$	ab/SL(%)	49.32±1.22	49.75±1.23	$p = 0.0115$	
ac	60.94±5.99	65.09±6.86	$p < 0.0001$	ac/SL(%)	80.49±1.69	81.80±1.81	$p < 0.0001$	
ad	36.74±3.73	38.70±4.20	$p = 0.0002$	ad/SL(%)	48.57±1.14	48.63±1.29	$p = 0.7473$	
ae	54.26±5.38	57.24±6.27	$p = 0.0001$	ae/SL(%)	71.63±1.82	70.28±6.05	$p = 0.2302$	
bf	37.09±3.60	39.89±4.69	$p < 0.0001$	bf/SL(%)	49.05±1.24	50.01±1.73	$p < 0.0001$	
cf	13.12±1.56	13.92±1.99	$p = 0.0008$	cf/SL(%)	17.35±1.06	17.46±1.35	$p = 0.4606$	
df	37.88±3.84	40.40±4.75	$p < 0.0001$	df/SL(%)	50.08±1.16	50.72±1.66	$p = 0.0006$	
ef	19.80±2.23	21.49±2.63	$p < 0.0001$	ef/SL(%)	26.18±1.26	26.98±1.34	$p < 0.0001$	

The statistical differences were determined by the t-test. Gray mesh shows the average value is significantly larger. Measured characteristics are head length (HL), eye diameter (ED), snout length (SNL), upper jaw length (UJL), interorbital width (IW), body depth (BD), body width (BW), and depth of caudal peduncle (DCP). Landmarks referred to a) top of snout, b) origin of dorsal fin, c) origin of adipose fin, d) origin of pelvic fin, e) origin of anal fin, f) caudal fin base. Then, the lengths of ab, ac, ad, ae, bf, cf, df and ef were obtained.

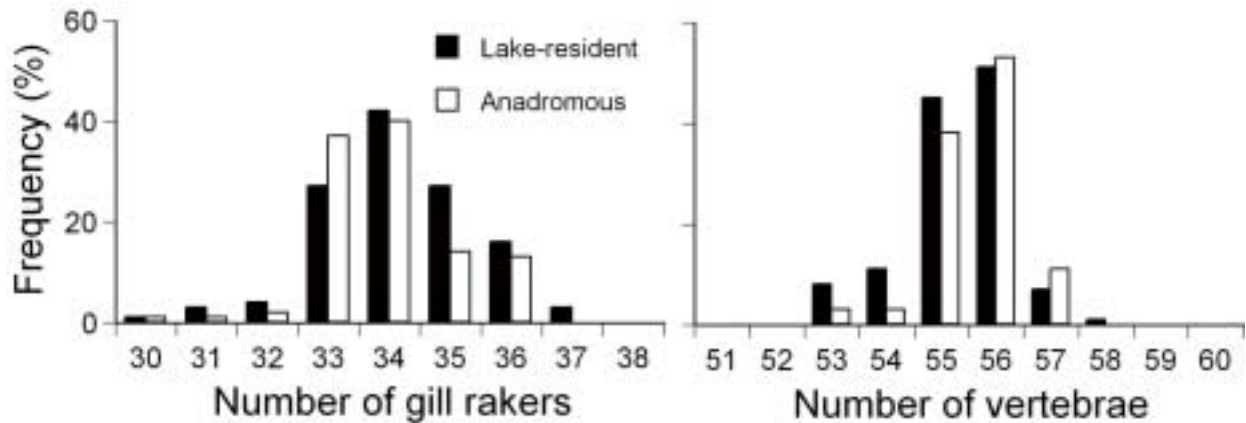


Fig. 4 Frequency distributions of numbers of gill rakers and vertebrae of the lake-resident and the anadromous groups of *H. nipponensis*. No significant differences were found between both groups in the numbers of gill rakers and vertebrae (Mann-Whitney's U-test, numbers of gill rakers; $z=1.94$, $p>0.05$; number of vertebrae, $z=1.25$, $p>0.05$).

計数形質

脊椎骨数は、湖内残留群では53～58の範囲にあり、56の個体をもっとも多かった。平均値は55.33 ± 0.98であった。遡河回遊群の脊椎骨数は53～58であった。モードは湖内残留群と同じく56で、平均値は55.61 ± 0.82であった (Fig. 4)。両群の脊椎骨数に有意差は認められなかった (U検定, $z=1.94$, $p>0.05$)。

鰓耙数は、湖内残留群では30～37で、平均値は33.98 ± 1.76であった。一方、遡河回遊群の鰓耙数は30～36の範囲にあり、平均値は33.91 ± 1.20であった (Fig. 4)。両群の鰓耙数に有意差は認められなかった (U検定, $z=1.25$, $p>0.05$)。

主成分分析

主成分分析の結果、3つの主成分 (PC1-PC3) によって全分散の82.9%が説明された (Table 2)。特に第1主成分の寄与率は73.6%と高かった。各主成分の因子負荷量についてみると、第1主成分では吻端-尾鰭基底長 (af)、標準体長、吻端-背鰭基点長 (ac)、吻端-臀鰭基点長 (ae) がそれぞれ0.990, 0.986, 0.983, 0.983と非常に大きく、第2主成分では肥満度が0.590と特に大きく表れ、大きさに関する因子の寄与が高かった。

判別分析

測定した全計数の中から高いF値を示した形質を選択して線形判別分析を行った。判別に用いた形質は、体長・肥満度・体高・体幅・眼径・両眼間隔幅・尾柄高・吻端-腹鰭基点長 (ad)・腹鰭基点-尾鰭基底長 (df)

Table 2 Eigenvalue of principal components (PC) 1-3 of the morphological variation among individuals and the loadings of predictor characteristics.

	PC1	PC2	PC3
Eigenvalue	16.918	1.177	0.978
Cummulative percentage	0.736	0.787	0.829
Factor loading			
Standard length (SL)	0.986	-0.031	-0.044
weight	0.973	0.119	-0.035
Condition factor (CF)	0.276	0.590	0.269
Body depth (BD)	0.949	0.155	0.079
Body width (BW)	0.894	0.166	0.003
Head length (HL)	0.961	0.025	-0.039
Eye diameter (ED)	0.821	0.037	-0.182
Interorbital width (IW)	0.790	-0.040	-0.010
Upper jaw length (UJL)	0.936	0.037	-0.064
Snout length (SNL)	0.855	-0.058	-0.021
Depth of caudal peduncle (DCP)	0.921	0.044	-0.013
ad	0.977	-0.023	-0.038
ae	0.983	-0.014	-0.042
df	0.978	-0.040	0.005
ef	0.927	-0.081	0.042
ab	0.973	-0.027	-0.030
ac	0.983	-0.020	-0.018
bf	0.970	-0.024	0.013
cf	0.882	-0.077	0.022
af	0.990	-0.040	-0.016
No. of gill rakers	-0.009	0.486	0.627
No. of vertebrae	0.212	-0.627	0.505

の10形質であった。これらの形質を用いて得られた判別関数式は次式のとおりである。

$$DF = -2430 \times \text{体長} - 7.220 \times \text{肥満度} + 2446 \times \text{体高} + 9497 \times \text{体幅} + 2.377 \times \text{眼径} + 3.780 \times \text{両眼間隔幅} + 3.038 \times \text{尾柄高} + 0.796 \times \text{ad} - 0.004 \times \text{df} + 87471$$

この判別関数式において、正の判別得点を与えられれば湖内残留群、負であれば遡河回遊群と判別され、判別の結果は湖内残留群 123 個体中 119 個体、遡河回遊群 108 個体中 102 個体が正しく判別され (Fig. 5)、正判別率はそれぞれ 95.9%、94.4%であった。これらのことから、網走湖内で採集した群と、網走川で採集した群の体型を分析することで 95% 前後の分析精度で両群を判別できることがわかった。

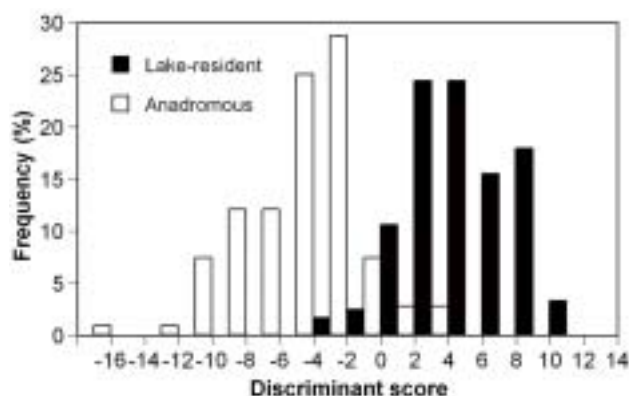


Fig. 5 Frequency distributions of discriminant scores among the lake-resident or the anadromous groups of *H. nipponensis* from the Lake Abashiri system

考 察

採集日と採集場所が異なる網走湖産ワカサギ 2 群について、計量形質の特徴から、多変量解析による両群の判別の可能性について検討した。初めに、体長・体重および肥満度の基本統計量を比較した結果、両群の平均値に有意な差が見られた。いずれの平均値も遡河回遊群が有意に高い値を示し、両群の間では体成長に明らかな差が認められた。湖内残留群は遡河回遊群に比較して、体長および体重が小さいことはこれまでも指摘されており (宇藤ら, 1983)、本研究からも同様の結果が得られた。また、青森県小川原湖に生息するワカサギにも、産卵期に体長組成の異なる大小 2 群があり、80 ~ 100mm の大型群は遡河回遊型、40 ~ 60mm にモードを持つ小型群は湖内残留型と考えられている (Katayama, 2001)。しかし、網走湖産ワカサギでは、いずれの形質においても両群の値の範囲は重複しており、通常測定される体サイズの形質のみで回遊型を判別することは困難であった。

多変量解析による回遊型の判別を試みるため、初めに主成分分析を行った。この結果では、魚体の長さ・

肥満度などの体サイズに関わる形質の主成分得点が高かった。

次に、測定した 23 の形質すべてを用いて判別分析を行い、*F* 値の高かった 10 形質を選び、2 群の線形判別分析を試みた。この結果、湖内残留群 123 個体中、遡河回遊群と誤判別されたものは 5 個体であり、正判別率は 95.9% であった。遡河回遊群では 108 個体中 6 個体が誤判別され、正判別率は 94.4% であった。このことから本研究を行った遡上時期の段階では、湖内残留群と遡河回遊群の体型には個体として明らかな差異があると考えられた。菅 (1993) は、90 ~ 100% を「分析の精度が非常に良い」としていることから、今回の分析結果の有効性を示唆するものであり、モルフOMETリー法で 2 群の判別は十分可能であることがわかった。湖内残留群と遡河回遊群として仮定した 2 カ所で採集した群は、これまで言われている湖内残留型と遡河回遊型と判断して支障ないと考えられた。

ただ、両群ともにわずかであるが 5% 程度の誤判別される個体があり、この誤判別の原因のひとつとして、成熟に伴う形態変化の影響が考えられた。このため、生殖腺の肉眼観察を行ったところ、どちらの群にも性別を判断できない未成熟魚が含まれていた。しかし、誤判別された個体に性別あるいは未成熟による偏りは見られておらず、誤判別の原因は雌雄差あるいは成熟度の違いによるものではないといえる。もうひとつの誤判別の原因として 2 群の混入が考えられる。本研究では遡河回遊群の湖内への遡上がごく少ない時期に標本の採集を行うことで 2 群を分けることを試みたが、対象としたサンプルにそれぞれの群からの混入がなかったとは断定できない。最近、ワカサギが汽水域を広く利用することが明らかになった (Katayama *et al.*, 2007) ことから、網走湖内への遡河回遊群の加入時に、湖内残留群も流出河川まで降りてくることによって、わずかながら両群が混入した可能性も否定できない。しかし、95% 程度と高い分析精度で 2 群を判別できるという結果から、形態による回遊型の判別は十分可能であることは変わらない。

湖内残留群と遡河回遊群を判別する形態的な差異について、判別分析を行う中で *F* 値の高い順に変数を加えて分析し誤判別率がどのように変わるかについて検討したところ、肥満度を加えると判別率が 0.713 から 0.898 へ大きく向上した。また、体長・体高・体幅・尾柄高・ad (吻端 - 腹鰭基点長)・df (腹鰭基点 - 尾鰭基

底長)の魚体のサイズと長さに関わる変数の F 値が高く、判別式に選択された。したがって、主成分分析の結果からも裏付けられるように、湖内残留群と遡河回遊群では魚体サイズと体躯の長さにかかわる形質に差があると考えられる。両群の体サイズの違いに影響すると考えられる成長過程の違いについては、湖内残留型と遡河回遊型の成長差に関する観察から、例年、7月～9月の稚幼魚の降海時には、降海し遡河回遊型となる稚幼魚の方が、湖内で採集される群より成長が低い傾向にある。しかし、遡上時には遡河回遊型の肥満度が湖内残留型を上回ることが多いことから(鳥澤, 1999)、成長に関しては遡河回遊型が有利であると考えられる。このような成長差が生じる要因として餌環境の違いを検討してみた。網走湖で採集されたワカサギはキスイヒゲナガミジンコ *Sinocalanus tenellus*, イサザアミ *Neomysis intermedia* などの動物プランクトンを主に捕食するプランクトン食であることが知られている(石田, 1949; 浅見ら, 1997)。一方、沿岸域で採集されたワカサギは、浮遊性コペポダの *Paracalanus parvus* などの他、端脚類、クーマ類など底生甲殻類も多く捕食している(山中ら, 2000)。また、網走湖と同じくオホーツク海に面する湧湖湖に遡上するワカサギは、ドロクダムシ、イソコツブムシなどのマクロベントスを主に捕食していた(桑原ら, 1996)。これらのことから、湖内残留型と遡河回遊型ワカサギは、選択的にプランクトンあるいはベントスを捕食しているのではなく、それぞれ生活環に合わせて環境中に多く分布し摂餌しやすい生物を捕食したと考えられる。このようにワカサギは幅広い食性の適応性を持っていて、このことが結果的に成長差をもたらす可能性が高くなったものと考えられる。

魚類では陸封化すると、魚体が小型化し頭部が大きい体型になる矮小化が認められることがあり、イトヨでは体長と頭長の伸長の差異により形態差が生じている(森, 1984)。本研究で測定したワカサギの計量形質を両群で比較すると、湖内残留群の体型は相対的に頭部周辺形質が大きく体躯が短くなっていた。一方、遡河回遊群は体躯の伸長が頭部周辺形質の伸長より大きいことが示唆され、両群の体躯にも違いがみられた。ワカサギでは、移植によって体型、とりわけ頭部周辺形質の体長比に変異が見られたことが報告されている(藤田, 1926; 長内ら, 1956)。また、駒田(1980)は、ワカサギの頭長・眼径・上顎長や口部形態の相対成長

を検討し、全長60mmに成長屈折点を見いだしている。網走湖産ワカサギの場合、全長60mmの時期は湖内残留型と遡河回遊型が生活場を異にしている時期であり、生息環境の違いが相対成長の違いを生じさせることは十分考えられる。特に頭部形質と体躯の伸長に差があるため、体型に差が生じた可能性がある。

成長差による形態的差異とは別に、食性の違いが摂餌関連形質に変異を生じる例はよく知られている(片野, 1993)。例えば、同所的に生息するホッキョクイワナ *Salverinus alpinus* の底生型は底生動物をおもに捕食し、ずんぐりした体型で吻長が短く、鰓耙数が少ない。一方、中層型は動物プランクトン食あるいは魚食性であり、紡錘状の体型と長い吻長を持ち鰓耙数が多いなど、摂餌に適応したと思われる形態的差異が認められるという(Malmquist *et al.*, 1992)。また、北米のキュウリウオ *Osumerus mordax* は湖沼型と遡河回遊型の回遊型を持ち、さらに湖沼型は遡河回遊型と同じ大きさで成熟する正常型と小型で成熟する矮小型(dwarf型)が存在する。これらは、遺伝的には全く無関係に鰓耙数・上顎長など摂餌関連形質に差がある2つの栄養生態型に区分される(Taylor *et al.*, 1993)。本研究で測定したワカサギの頭部周辺形質の体長比をみると、相対的に湖内残留群の方が大きい形質が多かったが、上顎長比のみは遡河回遊群で大きく、成長差に伴う形態的差異ではなく食性の違いと関連している可能性をうかがわせた。このような違いがどの発育段階から生じるか、どのような条件が回遊型の違いによる成長差となって現れるかなどについて、回遊型2群の成長差の発現理由を考える上でも今後解明する必要がある。また、計数形質は主成分分析の結果からも網走湖ワカサギの湖内残留群と遡河回遊群を特徴づける形質としては認められなかった。鰓耙数は、一般的にプランクトン食性の群で多くなる傾向があるが、網走湖産ワカサギの湖内残留群と遡上群の間では鰓耙数について有意差は認められなかった。ワカサギの鰓耙の形態は全長30mmには完成しているとされ(Sato, 1952)、初期生活期とともに網走湖内で過ごす湖内残留型と遡河回遊型では、食性に差が無く形態差も生じないと考えられる。脊椎骨数にも両群間で有意差は認められなかった。網走湖と周辺水域のワカサギの間に脊椎骨数の差が認められなかったことが報告されており(浜田, 1953)、今回、湖中残留型と遡河回遊型の間にも差のないことが証明された。脊椎骨数の変異は発生初期の水温によ

る影響が大きいとされる（岩井，1985）ことから，同所的に発生する湖内残留群と遡河回遊群に差が生じにくいと考えられる。

網走湖は漁獲圧が非常に高く，漁獲統計の解析からは，秋期曳き網漁および氷下曳き網漁において湖内残留群の80～90%以上が漁獲されると推定されている（宇藤ら，1984）。一方，網走湖におけるワカサギの再生産過程と生活史型との関連は資源管理上重要な問題（宇藤ら，1983）とされてきた。近年，網走湖の環境変化などの影響で，漁獲量の変動も激しく，しかも長期的に見ると漁獲量は漸減の傾向にあり，資源管理はますます重要な課題となっている。形態形質から湖内残留群と遡河回遊型・遡上群の判別が可能であることは，遡上前と遡上後の混入率や資源量の把握が可能となり，新たな資源管理手法の開発へとつながる可能性がある。再生産を維持し，資源の安定化から上昇に向けてどのような資源管理方法が必要かなど，今後の網走湖におけるワカサギ資源の維持管理に貢献できる可能性もっている。

要 約

1. 湖内残留型と遡河回遊型の生活史多型を持つ網走湖産ワカサギの形態形質を用いて多変量解析を行い，2群の判別を試みた。
2. 主成分分析により，両群の形態的差異の特徴に与える測定部位の寄与率を検討した。この結果，体長や吻端-尾鰭基底間の長さなど魚体の長さ・肥満度などのサイズに関わる形質の主成分得点が高かった。
3. 体長・肥満度・体高・体幅・眼径・両眼間隔・尾柄高・吻端腹鰭基点長・腹鰭尾鰭基点長の10形質を用いて線形判別分析を行った。この結果，95%程度の高い確率で湖内残留型個体と遡河回遊型個体への判別が可能であった。
4. 湖内残留群と遡河回遊群の形態差は，それぞれの成長過程の違いによる影響が大きいと考えられ，その要因として，動物プランクトン食性を持つ湖内残留群と動物プランクトンの他に底生甲殻類なども捕食する遡河回遊群の食性の違いが考えられた。

謝 辞

本研究の遂行にあたり，終始御指導を賜った元東京

農業大学大学院生物産業学研究科桑原連博士に厚く御礼申し上げる。ワカサギの生態に関し様々な御助言を頂いた北海道立中央水産試験場鳥澤雅博士，同稚内水産試験場浅見大樹博士，網走市水産課の坂崎繁樹氏をはじめとする網走市水産科学センター職員の皆様，また，サンプル採集に御協力頂いた西網走漁業協同組合川尻敏文氏をはじめとする皆様方，網走湖ワカサギ漁業者の皆様に深く感謝の意を表する。

文 献

- 浅見大樹・川尻敏文（1997）. 網走湖産ワカサギ稚魚 (*Hypomesus transpacificus nipponensis*) の胃内容物および摂餌日周期性について. 北海道立水産孵化場研究報告, **51**, 45-52.
- 浅見大樹（2004）. 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, **67**, 179.
- Bembo, D. G., Cavalho, G. R., Cingolani, N., Arneri, E., Giannetti, G. and Pitcher, T. J. (1996). Allozyme and morphometric evidence for two stocks of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in Adriatic waters. *Marine Biology*, **126**, 529-538.
- Baumgarther, J. V. (1995). Phenotypic, genetic and environmental integration of morphology in a stream population of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**, 1307-1317.
- 藤田経信（1926）. 移植によるワカサギの体格に及ぼす変異. 動物学雑誌, **38**, 186-194.
- 浜田啓吉（1953）. ワカサギの生態学的研究Ⅲ. 網走湖産ワカサギに於ける鱗相による年齢査定の不確実性とその原因. 北海道大学水産学部研究彙報, **4**, 46-53.
- Hamada, K. (1961). Taxonomic and ecological studies of the genus *Hypomesus* of Japan. *Memories of the Faculty of Fishes, Hokkaido University*, **9**, 1-56.
- Hubbs, C. L. and Lagler, K. F. (1947). Anatomical features, and terms and methods of counting and measuring. In *Fish of Great Lakes Region*. pp.19-26. Univ. Michigan Press, Ann Arbor.

- 石田昭夫 (1949). 網走湖におけるワカサギの食性に関する研究. 北海道水産孵化場研究報告, **4**, 47-56.
- 井口恵一朗・北野 聡・松原尚人 (2001). モルフォメトリーによるイワナ・カワマス間の種判別. 水産総合研究センター研究報告, **1**, 1-5.
- 岩井 保 (1985). 水産脊椎動物II 魚類. 恒星社厚生閣, 東京.
- 片野 修 (1993). 採餌における個体変異. 生物科学, **45**, 58-66.
- Katayama, S. (2001). Spawning grounds and reproductive traits of anadromous and resident pond smelt, *Hypomesus nipponensis*, in Lake Ogawara, Japan. *Fisheries Science*, **67**, 401-407.
- Katayama, S., Saruwatari, T., Kimura, K., Yamaguchi, M., Sasaki, T., Torao, M., Fujioka, T. and Okada, N. (2007). Variation in migration patterns of pond smelt, *Hypomesus nipponensis*, in Japan determined by otolith microchemical analysis. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography*, **71**, 175-182.
- 菅 民郎 (1993). 多変量解析の実践 (上). 現代数学社, 東京.
- 駒田格知 (1980). ワカサギ (*Hypomesus transpacificus nipponensis*) 若・成魚の口部形態および歯の分布について. 歯科基礎医学会誌, **22**, 289-299.
- 桑原 連・近藤豊彦・小林耕一・坂崎繁樹・千田耕平・浅見大樹 (1996). 涛沸湖産ワカサギの湖口移動に関する調査・研究. 第3回網走のワカサギに学ぶ会発表要旨集, 5-6.
- Malmquist, H. J., Snorrason, S. S., Skulason, S., Jonsson, B., Sandlind, O. T. and Jonasson, P. M. (1992). Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn. *Iceland. Journal of Animal Ecology*, **61**, 21-35.
- 松原喜代松 (1955). 魚類の形態と検索. 石崎書店, 東京.
- 三上英敏 (2000). 網走湖の陸水学的特長と長期環境変動. 高村典子編「湖沼環境の変遷と保全に向けた展望」. 国立環境研究所研究報告, **153**, 5-33.
- 森 誠一 (1984). ハリヨの性的二型. 魚類学雑誌, **30**, 419-425.
- 長内 稔・棚田昭二 (1956). 網走湖, 阿寒湖, 朱鞠内湖ワカサギの地域別形態差異. 魚と卵, **7**, 20-21.
- Sato, R. (1952). Larval development of the pond smelt, *Hypomesus Olidus* (PALLAS). *Tohoku Journal of Agricultural Research*, **2**, 41-48.
- 清水幾太郎・真山 紘・関 二郎 (1990). サケ稚魚滞泳期の網走湖の水質について. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, **44**, 29-38.
- Strauss, R. E. and Bookstein, F. L. (1982). The trus : body form reconstructions in morphometrics. *Systematic Zoology*, **31**, 113-135.
- Swain, D. P. and Holtby, L. B. (1989). Differences in morphology and behavior between juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) rearing in a lake and in its tributary stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46**, 1406-1414.
- Swain, D. P., Riddell, B. E. and Murray, C. B. (1991). Morphological differences between hatchery and wild populations of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) : environmental versus genetic origin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **48**, 1783-1791.
- Taylor, E. B. and McPhail, J. D. (1985). Variation in body morphology among British Columbia populations of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **42**, 2020-2028.
- Taylor, E. B. and Bentzen, P. (1993). Evidence for multiple origins and sympatric divergence of trophic ecotypes of smelt (*Osmerus*) in northeastern north America. *Evolution*, **47**, 813-831.
- 鳥澤 雅 (1999). 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, **56**, 11-17.
- 宇藤 均・坂崎繁樹 (1983). 網走湖産ワカサギの生活史. 第1報. 網走湖におけるワカサギ漁業の歩みと生活史研究の現状. 北水試月報, **40**, 147-156.
- 宇藤 均・坂崎繁樹 (1984). 網走湖産ワカサギの生活史. 第2報. 産卵期に産卵河川および湖内で採捕されるワカサギについて. 北水試月報, **41**, 447-459.
- 宇藤 均・坂崎繁樹 (1987). 網走湖産ワカサギの生活史. 第3報. 降海および遡河移動について. 北海道立水産試験場報告, **29**, 11-16.
- Winans, G. A. (1984). Multivariate morphometric variability in pacific salmon: technical demonstration.

虎尾・今田

Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 41, 1150-1159.

山中 薫・桑原 連 (2000). 北海道東部鱒浦海岸で採捕されたワカサギの胃内容物調査. *水産増殖*, **48**,

33-38.

柳井久江 (2005). *エクセル統計—実用多変量解析編—*.
オーエムエス出版, 埼玉県.