

## 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  $31.345 \times 10^6$  and  $106.597 \times 10^6$  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/降海行動/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1,259km<sup>2</sup>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

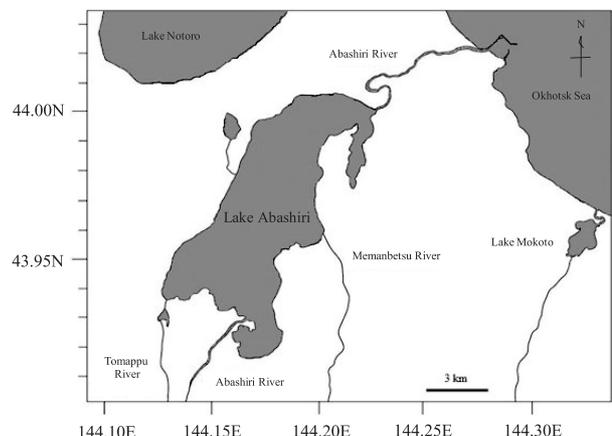


Fig.1 Map showing Lake Abashiri and adjacent rivers in eastern Hokkaido, Japan.

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）。網走湖への海水浸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「塩淡境界層」と記す。）の水深が5mと想定した場合、15m/secを越す強

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）。

塩淡境界層を塩分10の水深、塩淡境界層水深を水面から塩淡境界層までの深さと定義すると、網走湖の塩淡境界層水深は、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。

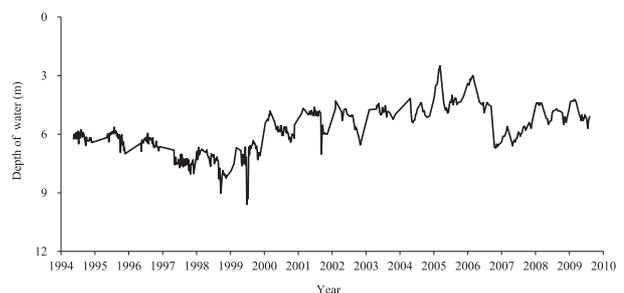


Fig.2 Depth (m) of interface layer between fresh and sea water in Lake Abashiri. Data: Hokkaido Regional Development Bureau Abashiri Development and Construction Department (2010).

## 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される漁具や漁法は、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 *Sebastes 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涯を過すものと (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.

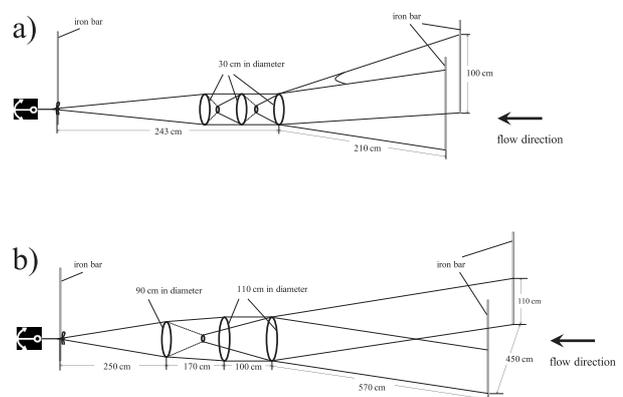


Fig.5 Trap-nets for collecting adult (a) and juvenile (b) of icefish in Abashiri River. Mesh size: 2 mm, Unit: cm.



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入手した。

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。親魚の採集は、基本的には1999~2007年の春季(5~6月)に行った。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。曳き網方法は、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、 $N = aL^b$  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のにせ、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  $\mu\text{m}$  および1  $\mu\text{m}$  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  $\mu\text{m}$  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  $\mu\text{m}$  とし、標準試料には、 $\text{CaCO}_3$  および $\text{SrCO}_3$  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: 31~83mm) 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130cm, 円筒部側長190cm, 円錐部側長230cm, 網地の目合: 0.33mm; 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10m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0.2m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8mm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 $\text{m}^3$ 当りの採集個体数を仔魚分布密度 (個体数/100 $\text{m}^3$ ) とし、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)、湖中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0cm (表層)、130cm、260cmおよび390cm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 $\text{m}^3$ ) 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0.2m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

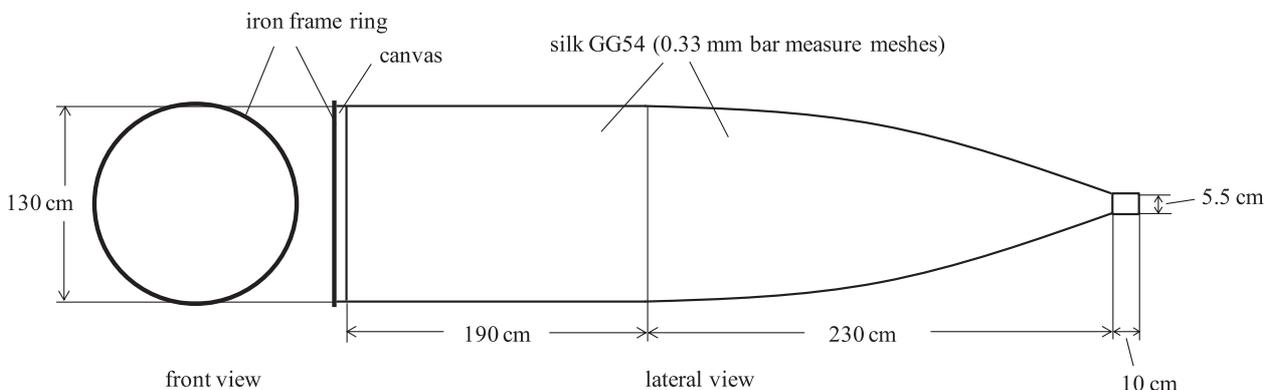


Fig.7 Schematic diagram of improved larva-net (Asami, 2004) for sampling larvae of icefish in Lake Abashiri. Unit: cm.

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ヶ続使用し、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)において地曳き網(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次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、 $l_{\infty}$ 、 $k$ 、 $t$ 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、表層水温の上昇とともに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119 cm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日目で、海面水位の日周変動が111 cm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100 cm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

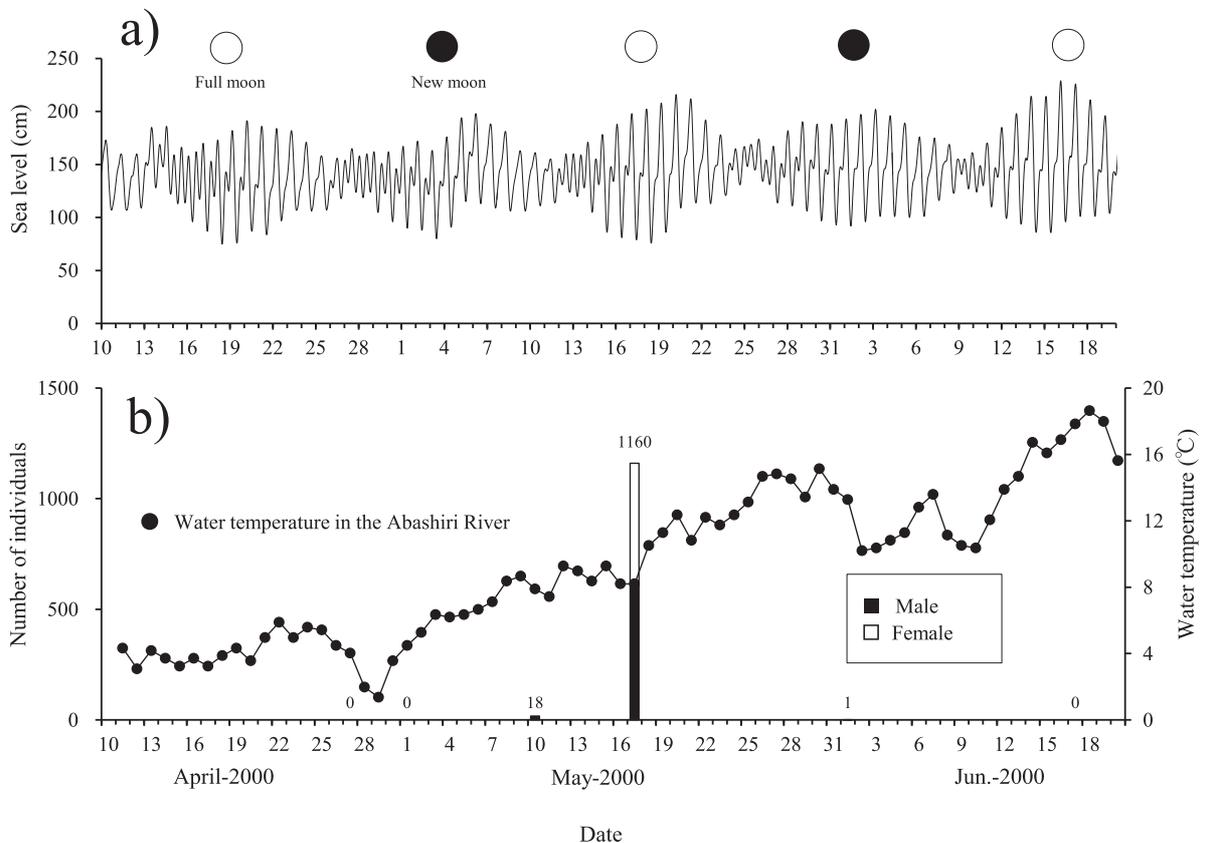


Fig.8 Temporal changes in sea level in Port of Abashiri (a) and number of adult icefish collected by a trap-net in Abashiri River (b) in 2000.

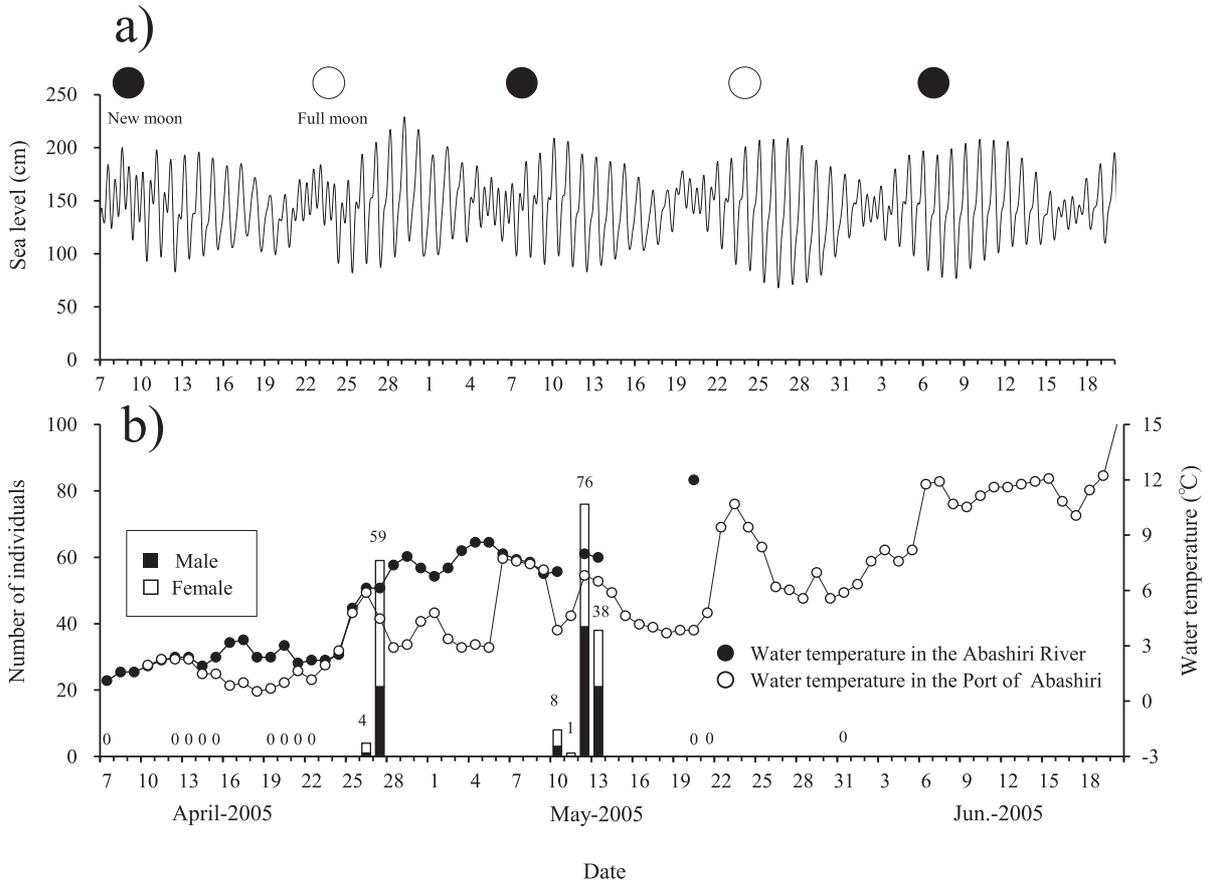


Fig.9 Temporal changes in sea level in Port of Abashiri (a) and number of adult icefish collected by a trap-net in Abashiri River (b) in 2005.

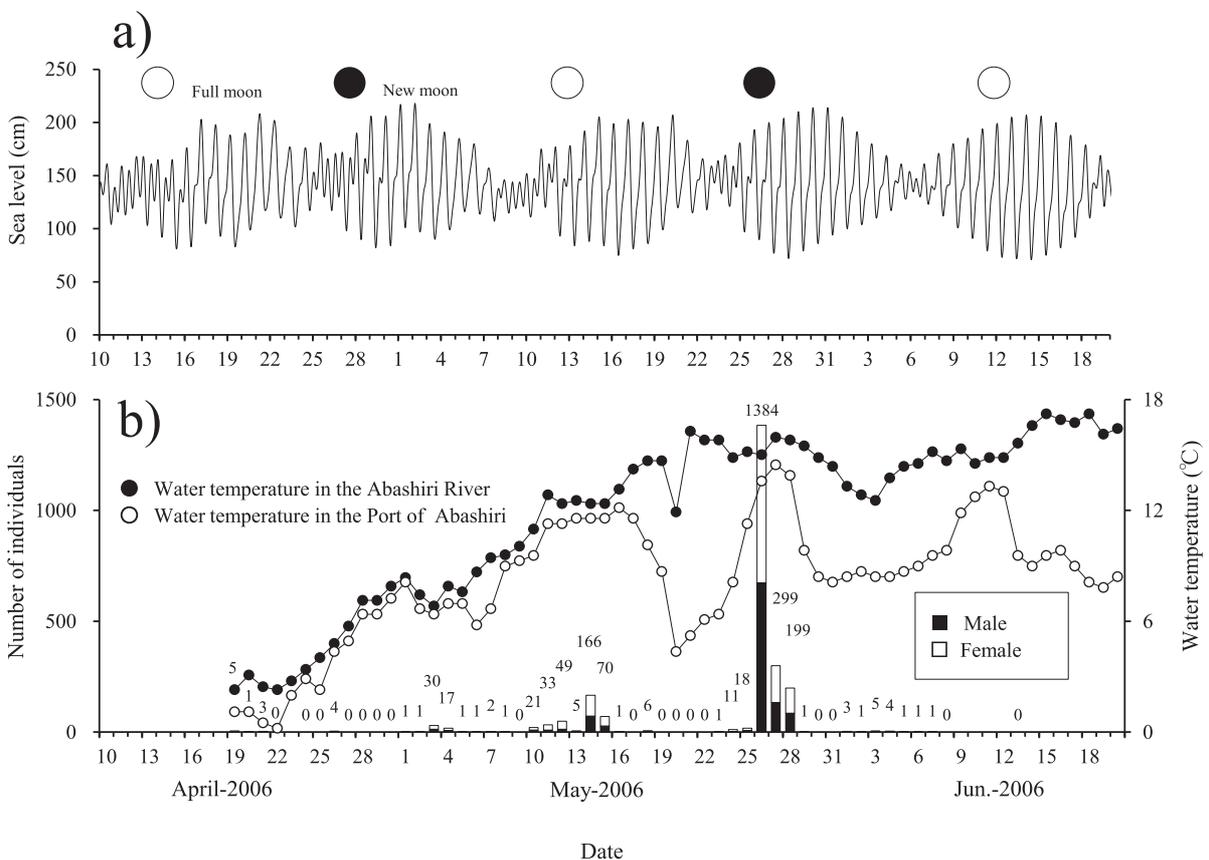


Fig.10 Temporal changes in sea level in Port of Abashiri (a) and number of adult icefish collected by a trap-net in Abashiri River (b) in 2006.

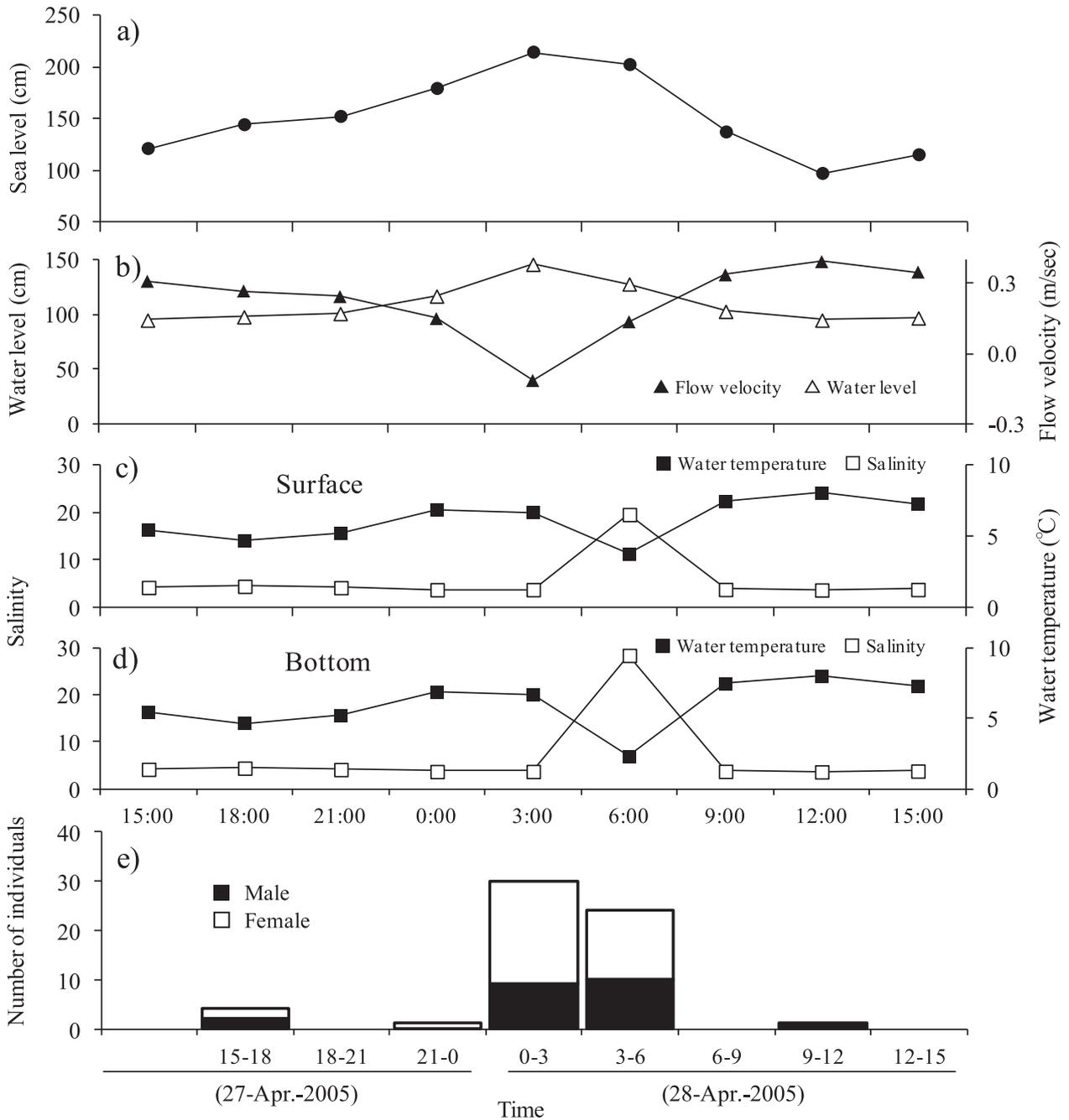


Fig.11 Diurnal changes in riparian-environment factors and number of adult icefish collected by a trap-net in Abashiri River. (a) Sea level in Port of Abashiri. (b) Flow velocity (▲) and water level (△) in the site of trap-net. (c) Temperature (■) and salinity (□) of surface in the site of trap-net. (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 (214 cm)、28日正午に最低値 (97 cm) を示し、その差は117 cm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、採集地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地点 (St.2) と網走川流入部の採集地点 (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3～5 mm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100 mm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年における各採集地点の性比と雌の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0.75 mm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0.7～0.8 mm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. 21 d) には、卵径0.61～0.64 mmの階級、および0.73～0.76 mm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、採集地点の 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)。採集地点の水深と表層水温は、St.10が2.2 mと15.6℃、St.14が5.0 m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、 $8.0 \times 10^{-3}$ 、 $21.5 \times 10^{-3}$  および  $30.8 \times 10^{-3}$  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  $8.0 \times 10^{-3}$  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

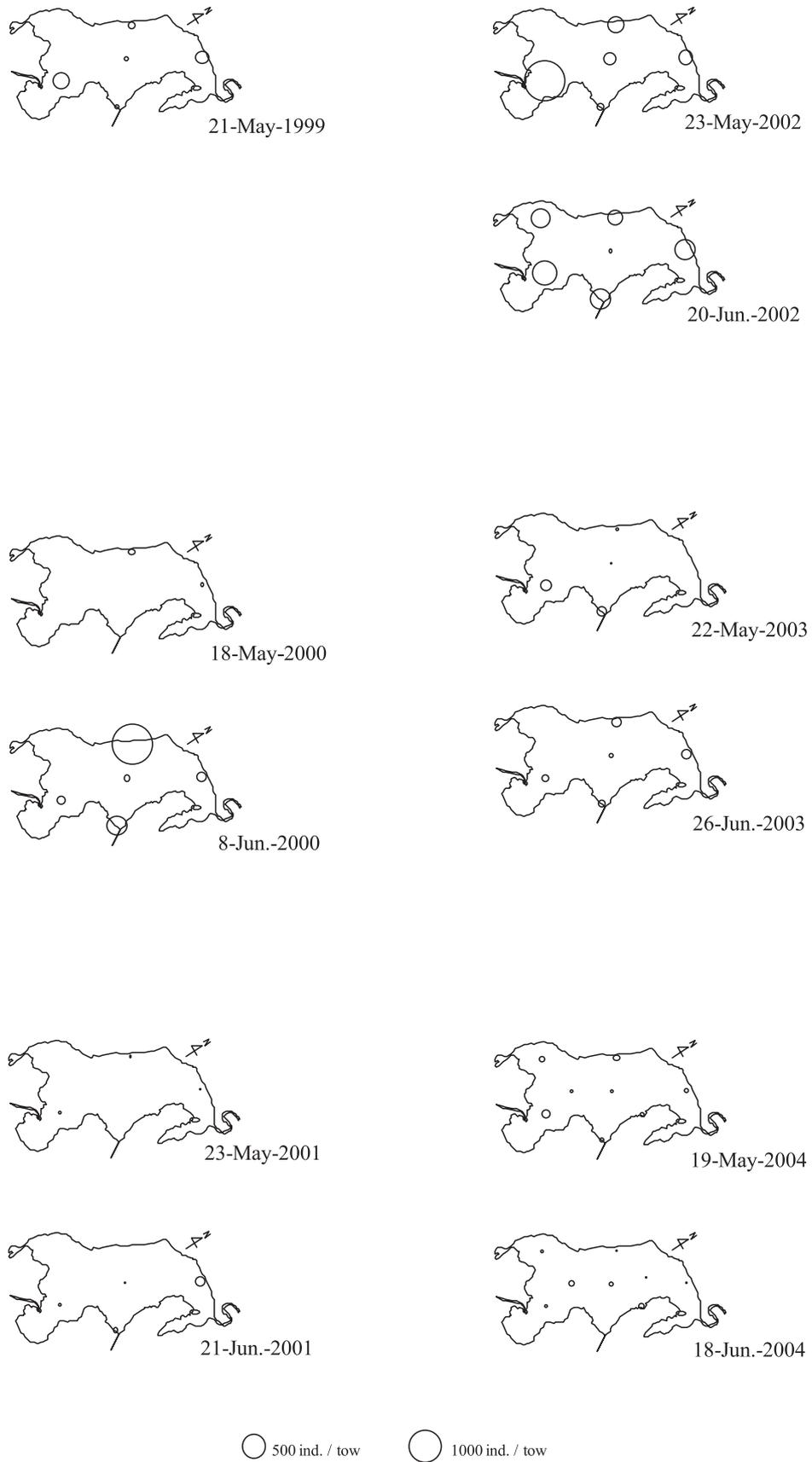


Fig.12a CPUEs of mature adult icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri in May to June of the year 1999–2004.

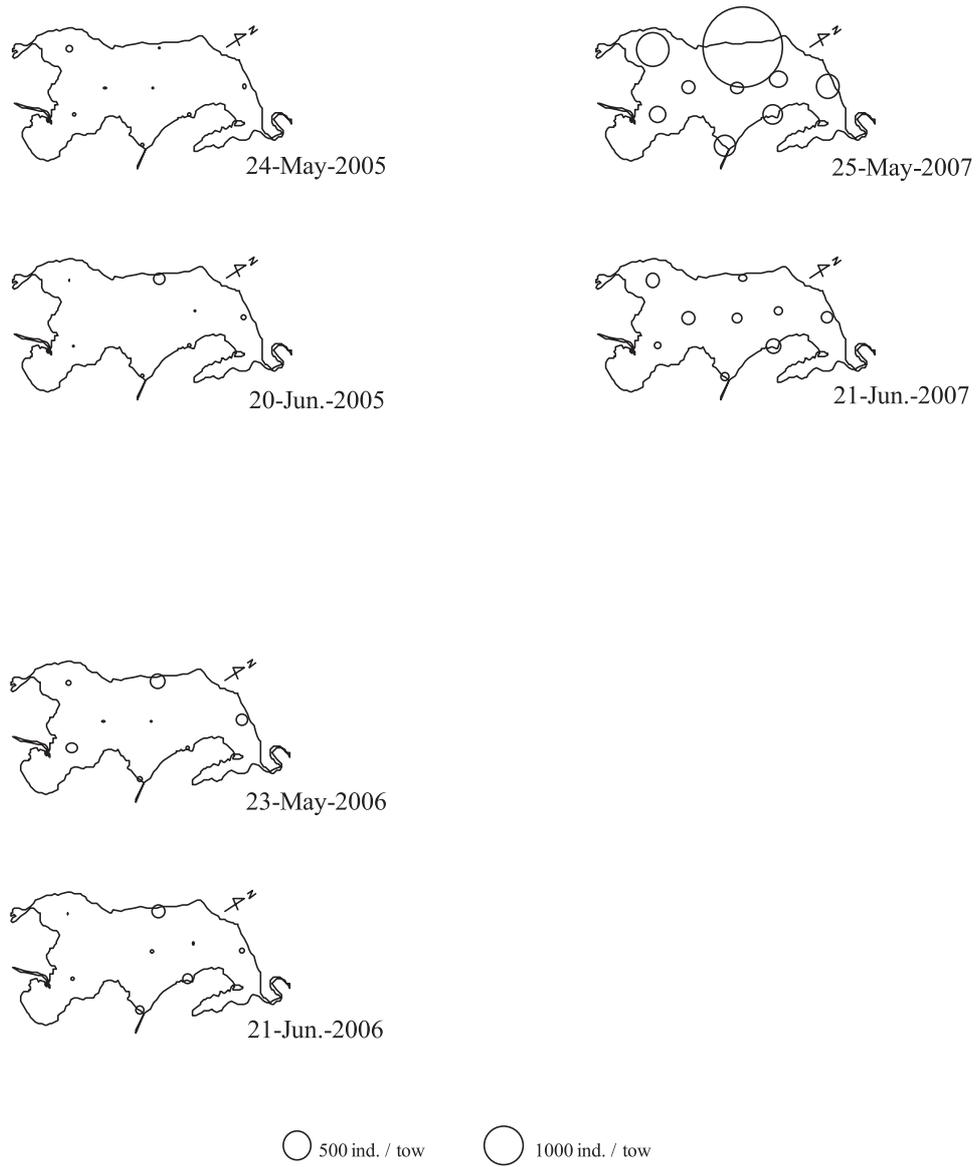


Fig.12b CPUEs of mature adult icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri in May to June of the year 2005–2007.

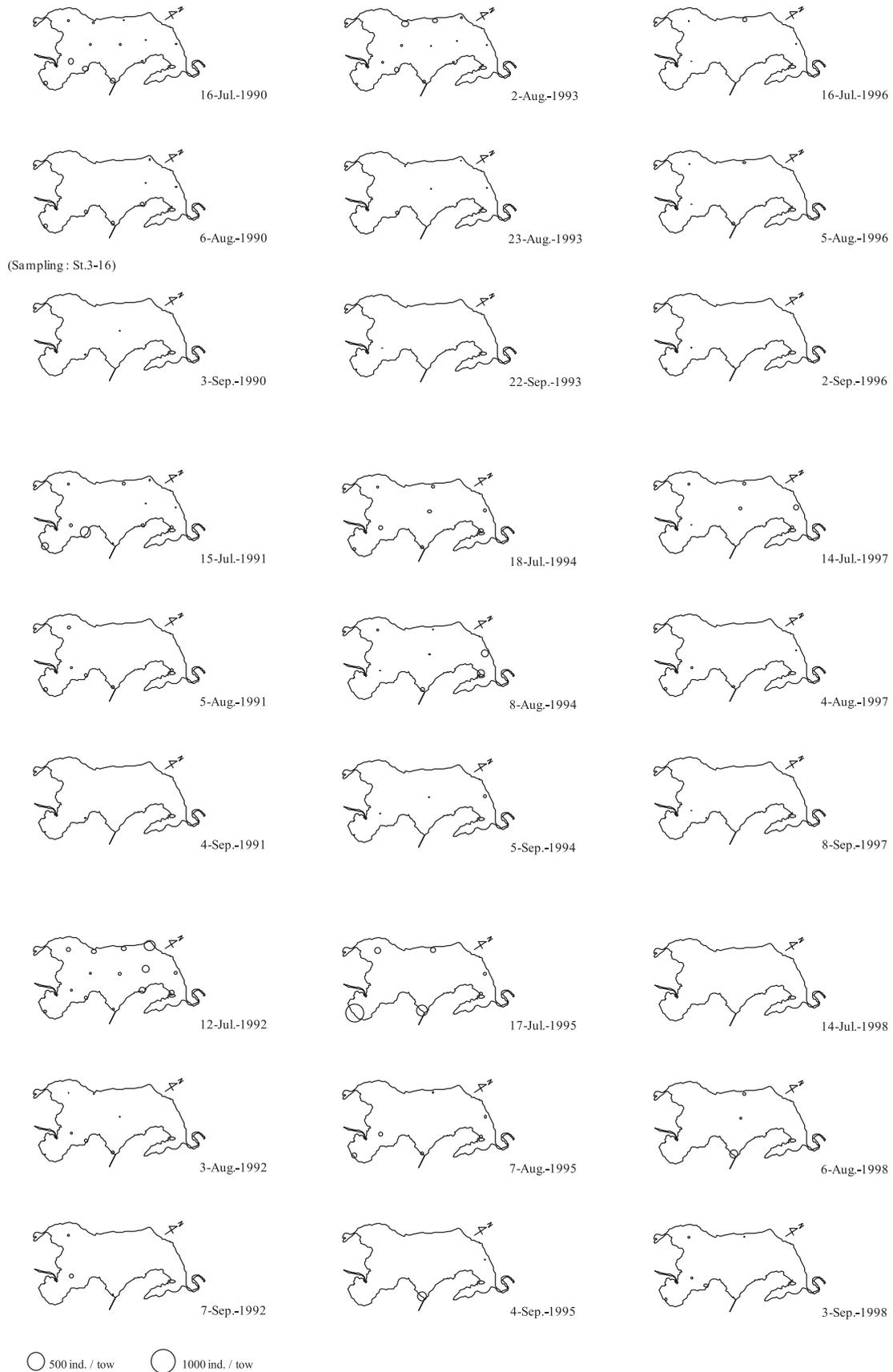


Fig.13a CPUEs of adult icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri in July to September of the year 1990–1998.

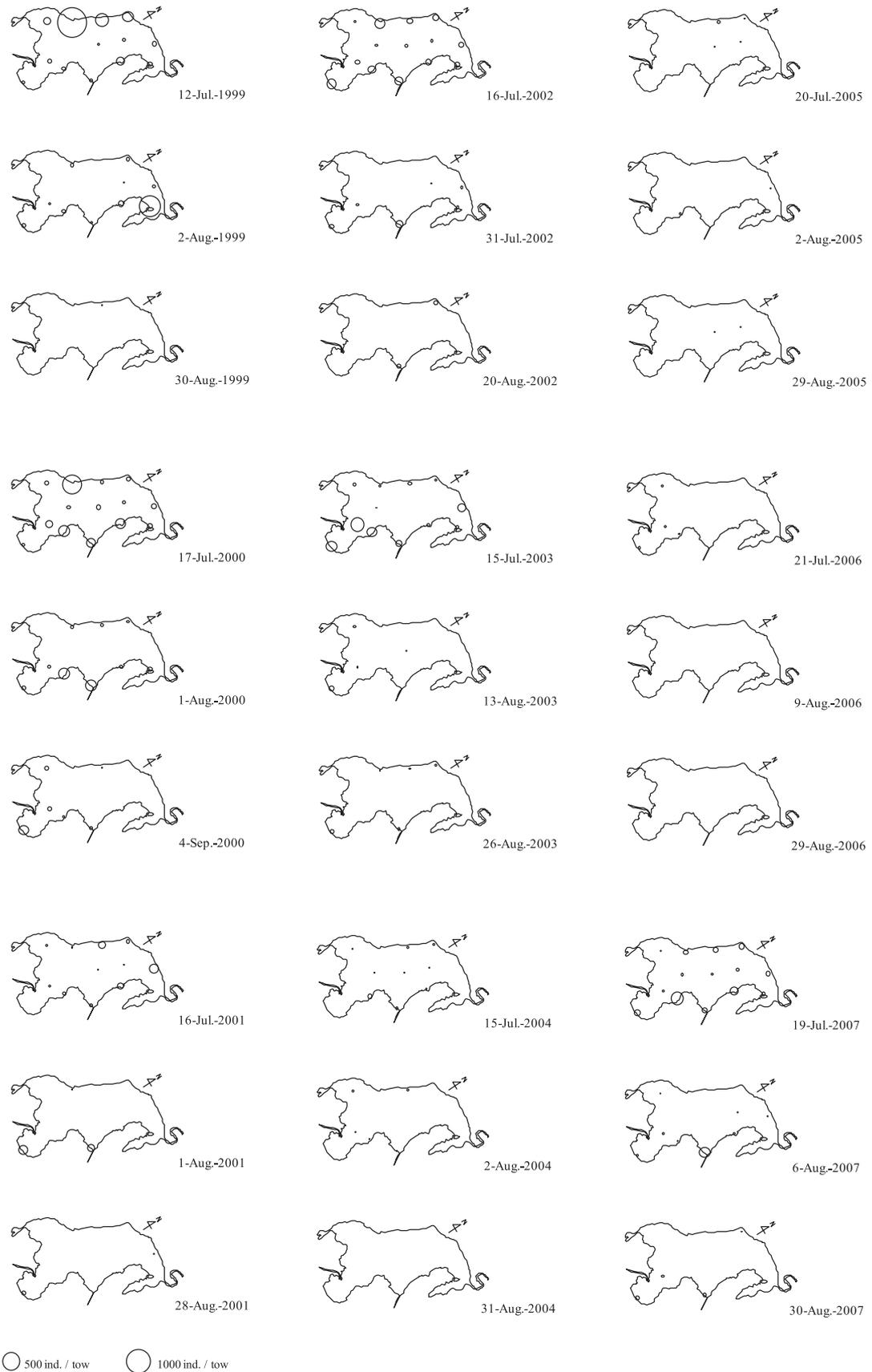


Fig.13b CPUEs of adult icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri in July to September of the year 1999–2007.

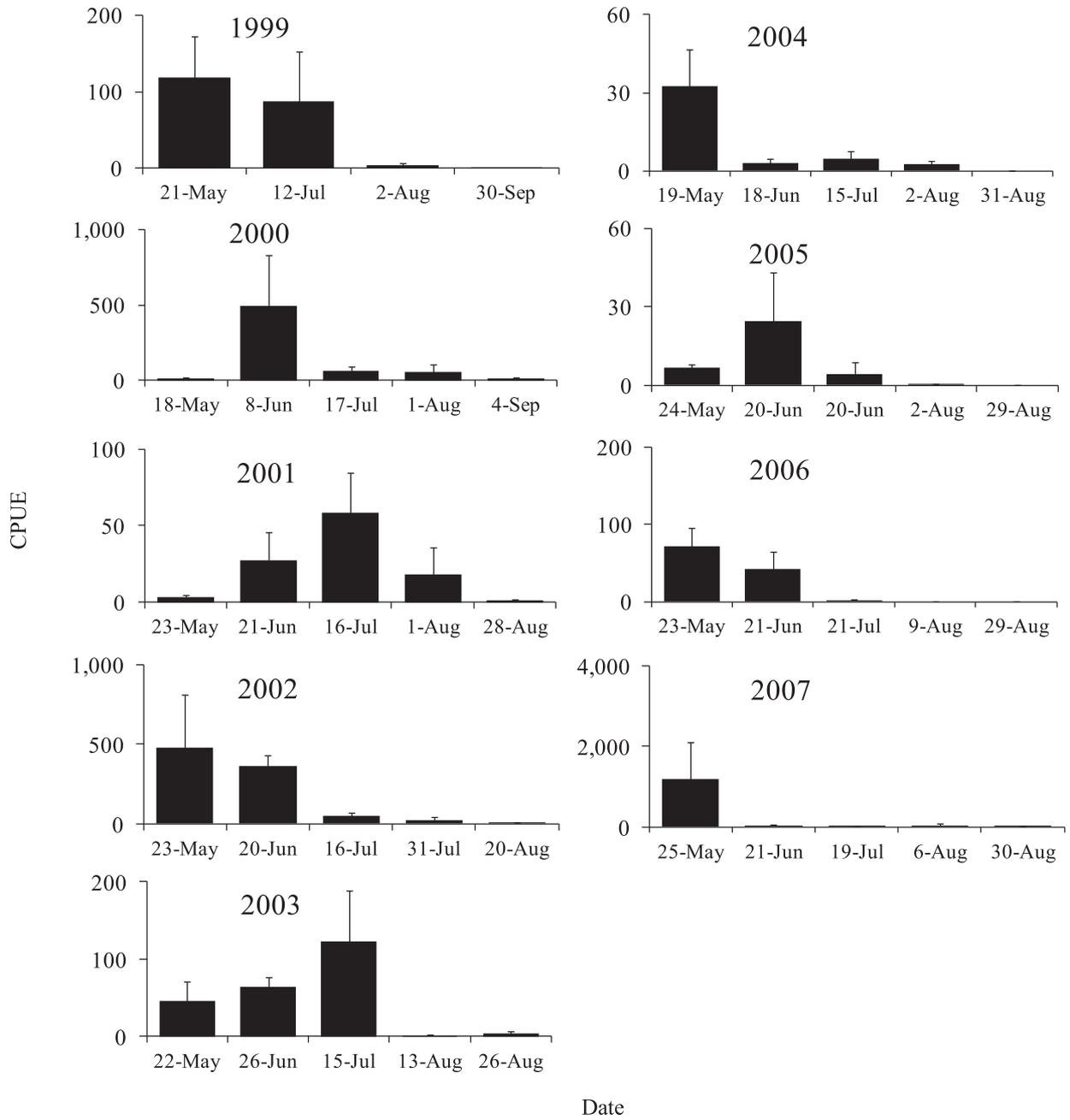


Fig.14 Temporal change in mean CPUE with SE of adult icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri during 1999–2007.

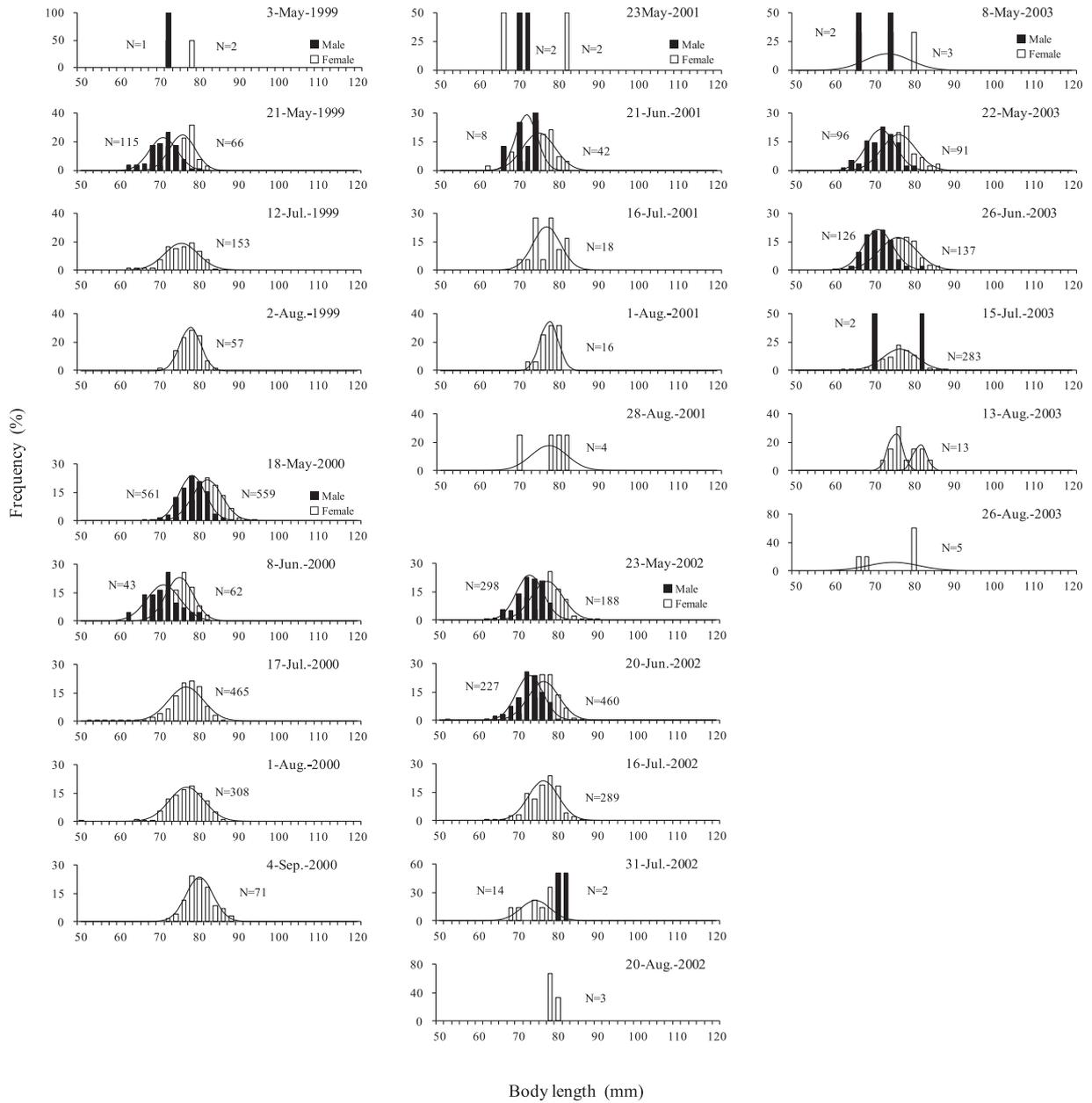


Fig.15a Frequency distribution of body length of adult icefish collected by a seine-net in Lake Abashiri during 1999–2003.

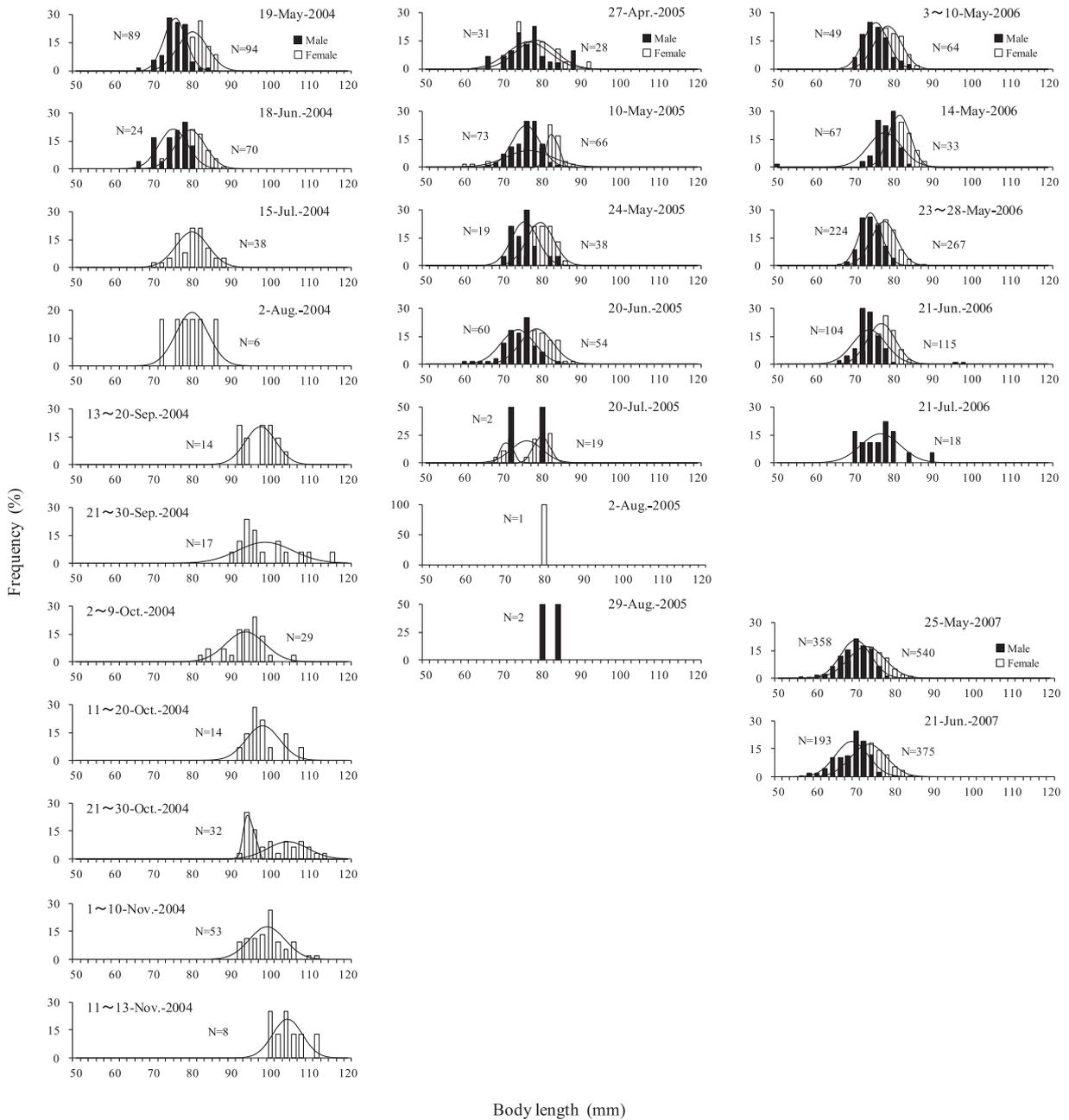


Fig.15b Frequency distribution of body length of adult icefish collected by a seine-net in Lake Abashiri during 2004–2007.

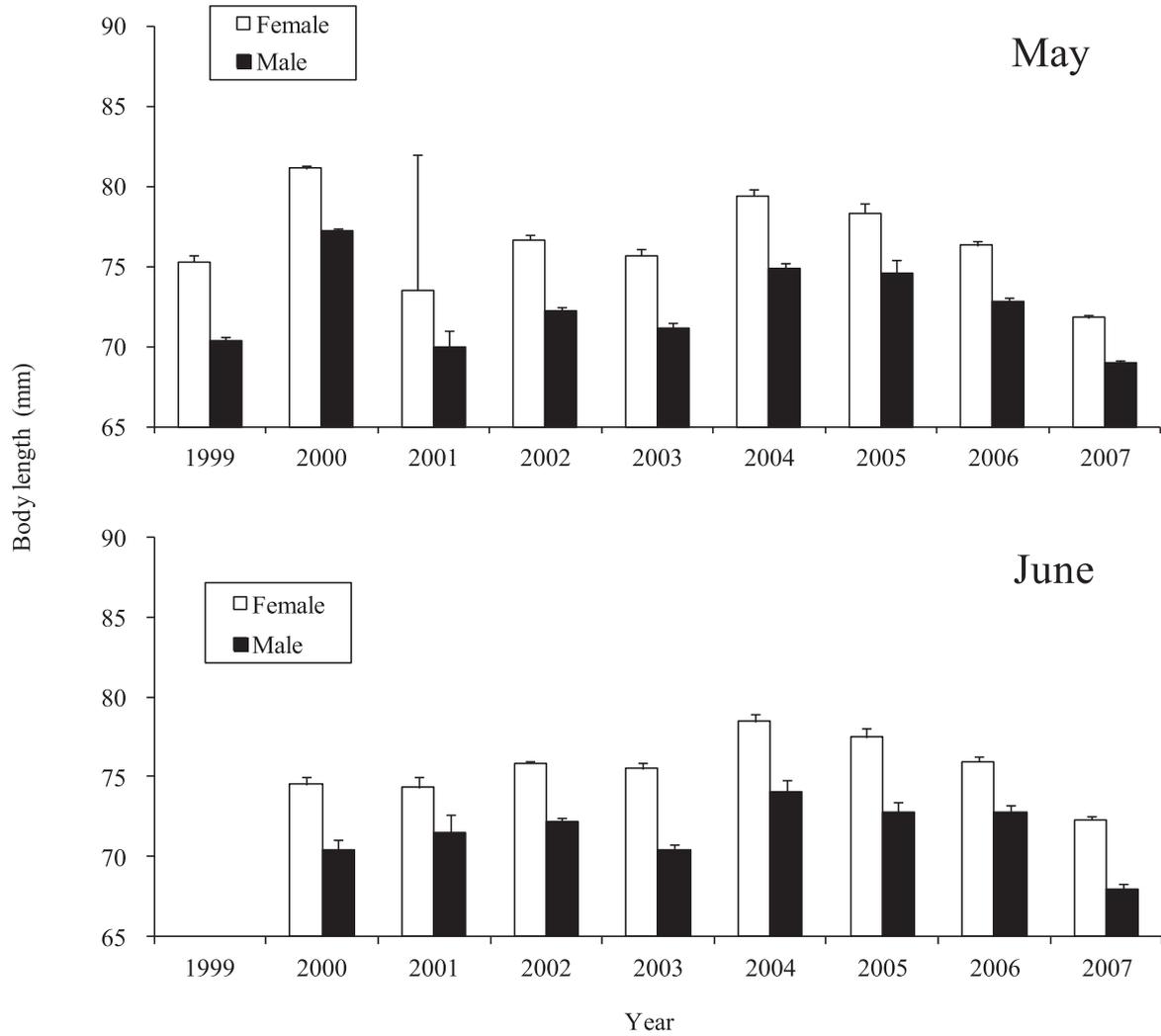


Fig.16 Annual changes in mean body length with SE of adult icefish collected in Lake Abashiri in May and June of the year 1999–2007.

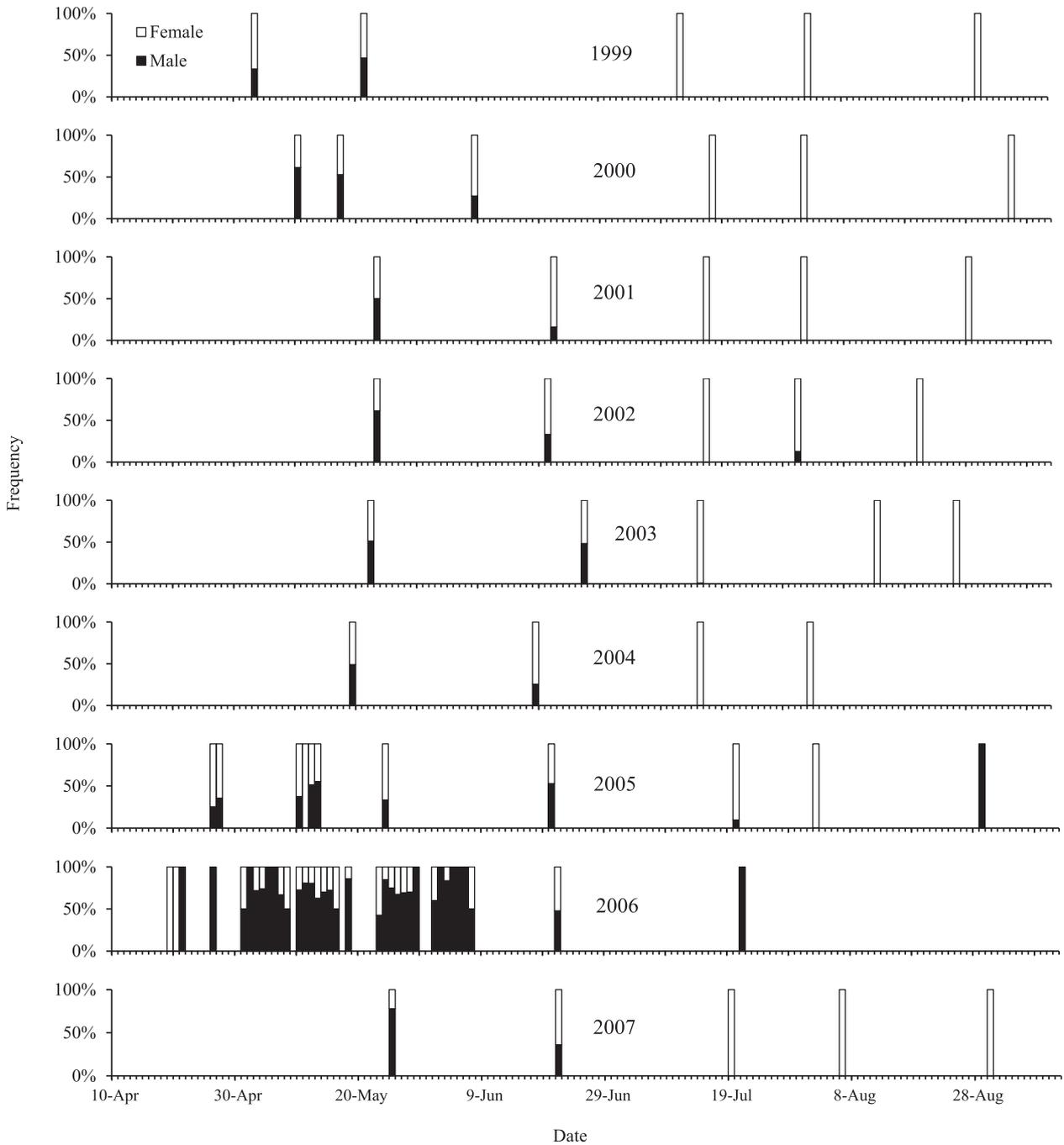


Fig.17 Temporal change in sex ratio of adult icefish collected in Abashiri River System during 1999–2007.

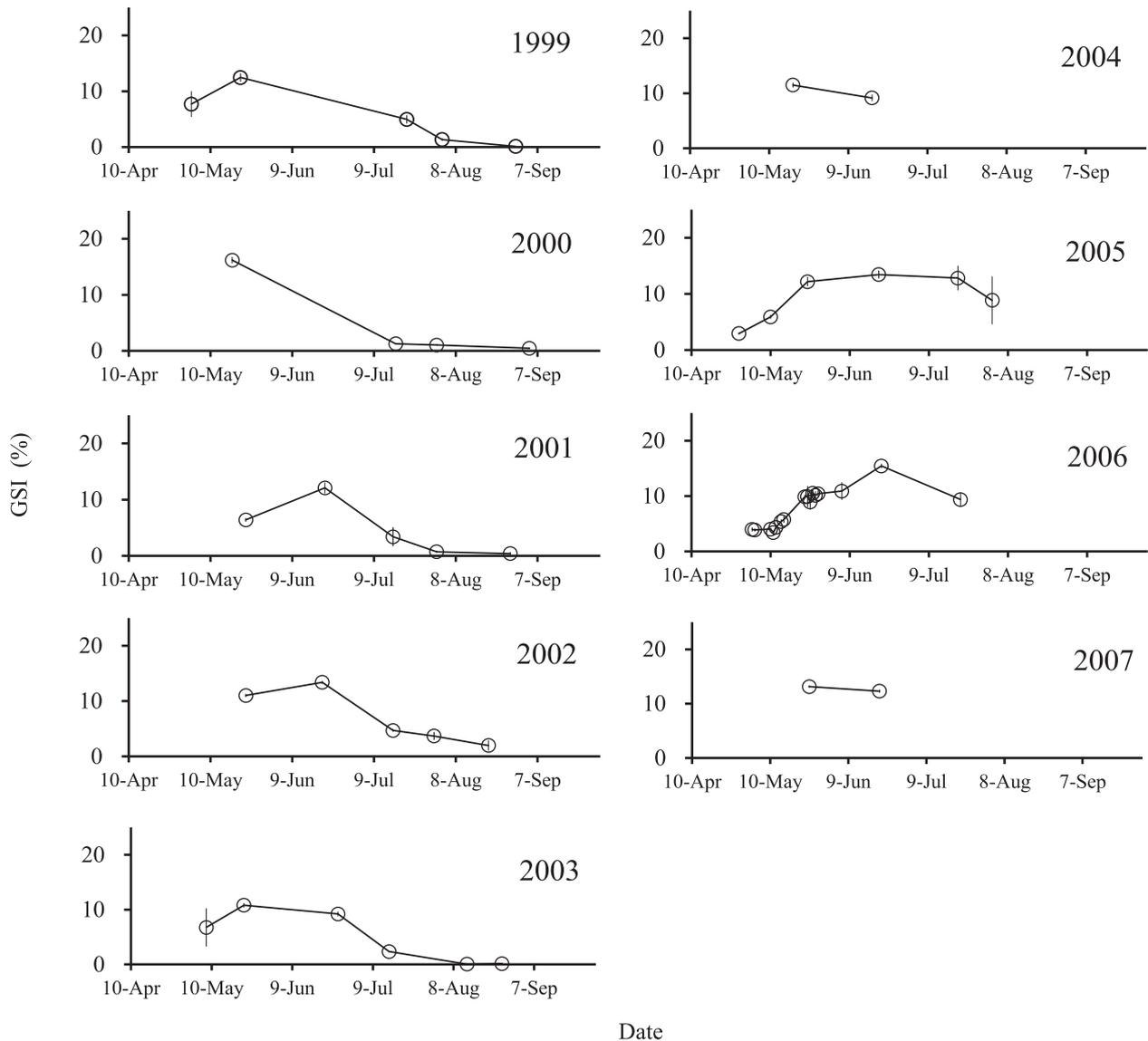


Fig.18 Temporal changes in gonad somatic index (GSI) with SE of female adult icefish collected in Abashiri River system during 1999–2007.

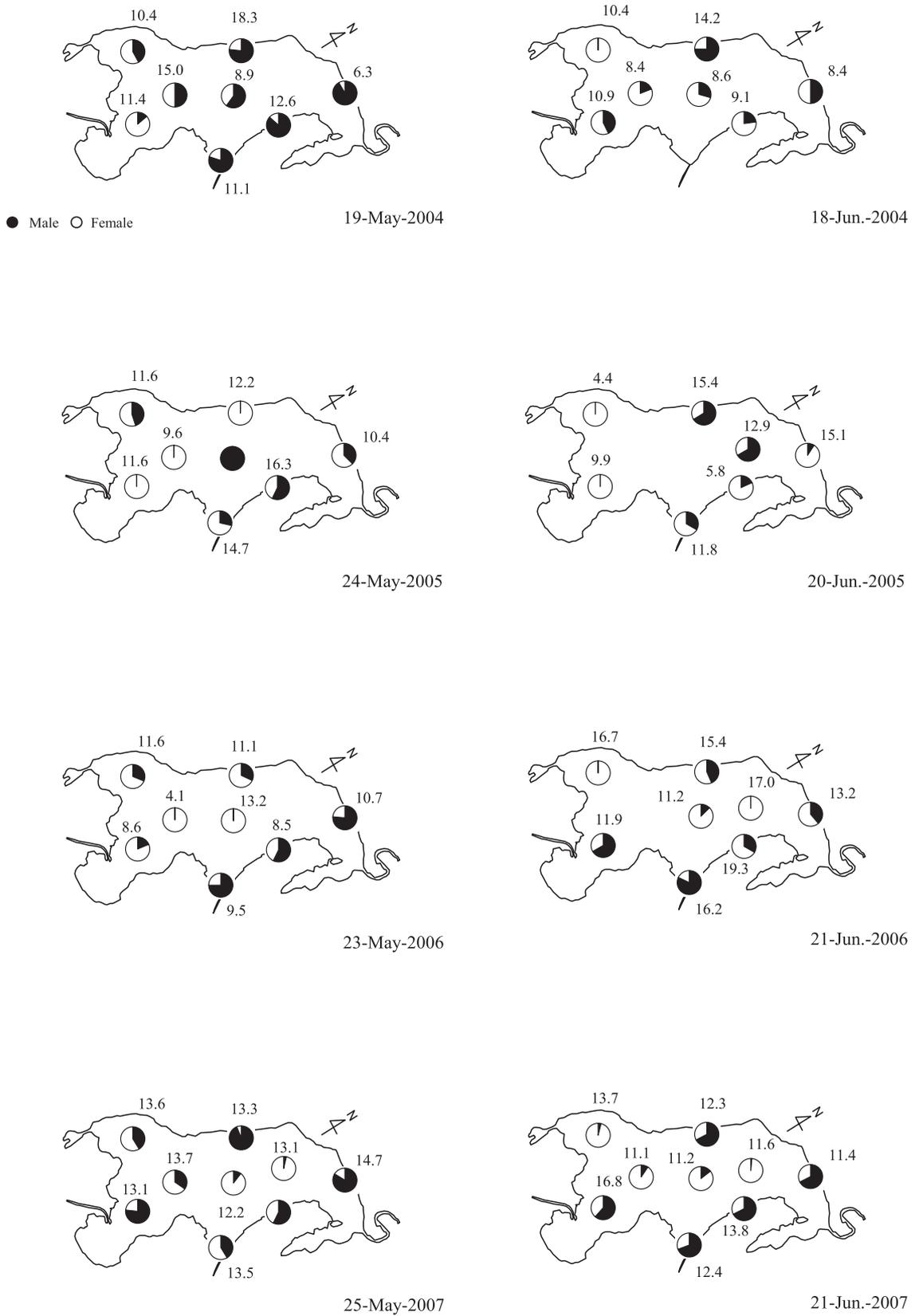


Fig.19 Spatiotemporal changes in sex ratio and gonad somatic index (GSI) of female adult icefish collected in Lake Abashiri from May to July during 2004–2007. Arabic numerals indicate the mean GSI of female.

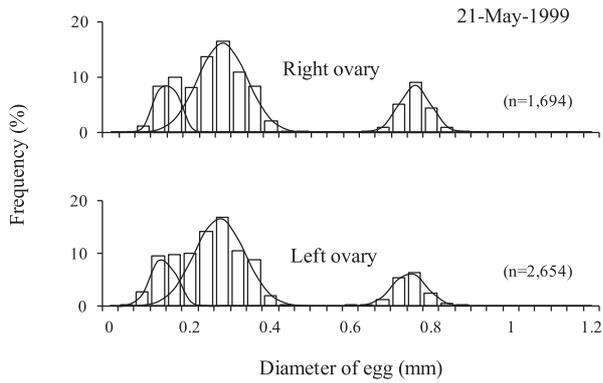


Fig.20 Frequency distribution for egg diameter of matured female icefish (BL: 78 mm, BW: 1.27 g, GSI: 17.4) collected by a seine-net in Lake Abashiri on May 21, 1999.

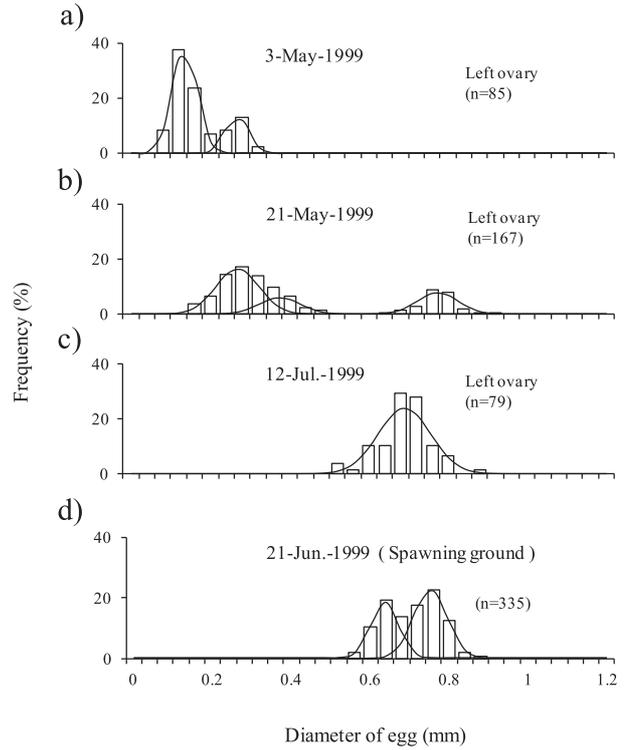


Fig.21 Frequency distribution for egg diameter of icefish collected in Lake Abashiri in 1999. (a) A part of left ovarian taken from a female (BL: 73 mm, BW: 1.43 g, GSI: 6.5) collected on May 3, 1999. (b) A part of left ovarian taken from a female (BL: 65 mm, BW: 0.81 g, GSI: 15.4) collected on May 21, 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.

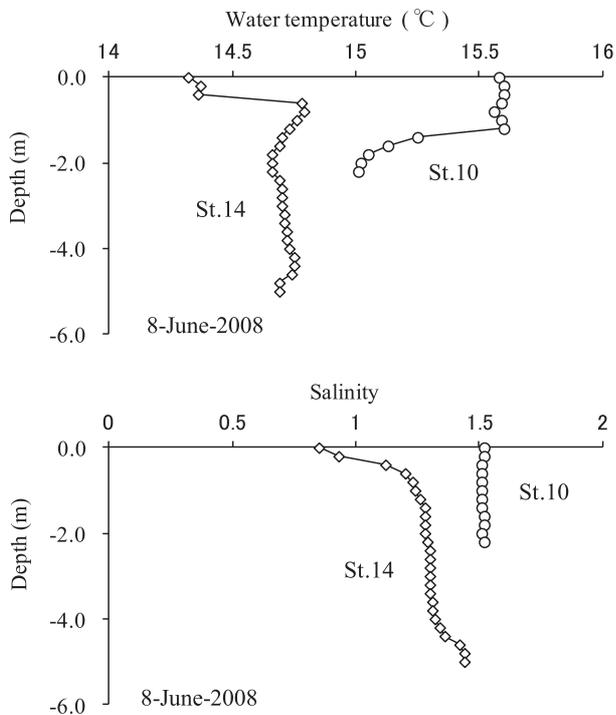


Fig.22 Vertical profiles of water temperature and salinity at Sts.10 and 14 in Lake Abashiri on June 8, 1999.

しているものと判断された。また、 $21.5 \times 10^{-3}$ と $30.8 \times 10^{-3}$ 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  $3.284 \text{ mm}$  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

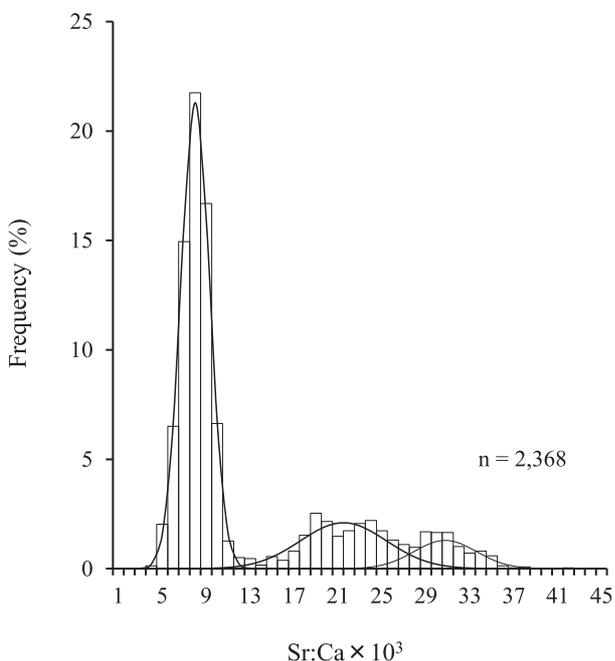


Fig.23 Frequency distribution of Sr:Ca ratio of icefish collected in Lake Abashiri.

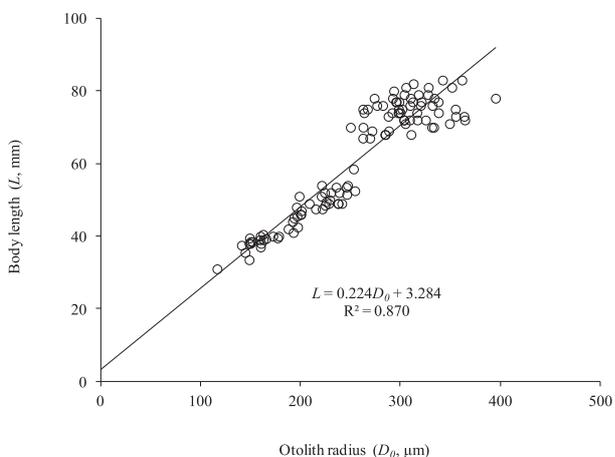


Fig.24 Relationship between maximum radius of otolith ( $D_0$ ) and body length ( $L$ ) of icefish collected in Lake Abashiri.

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 $29.1 \text{ mm}$ , 範囲 $23.3 \sim 31.7 \text{ mm}$ ) と、大型で降海する個体 (13個体, 平均 $49.9 \text{ mm}$ , 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  $\text{m}^3$ ) 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  $\text{m}^3$ ), 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 $20 \text{ mm}$ 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 $4.0 \text{ m}$ , 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 $5.0 \text{ m}$ , 7月6日には水深 $4.8 \text{ m}$ 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

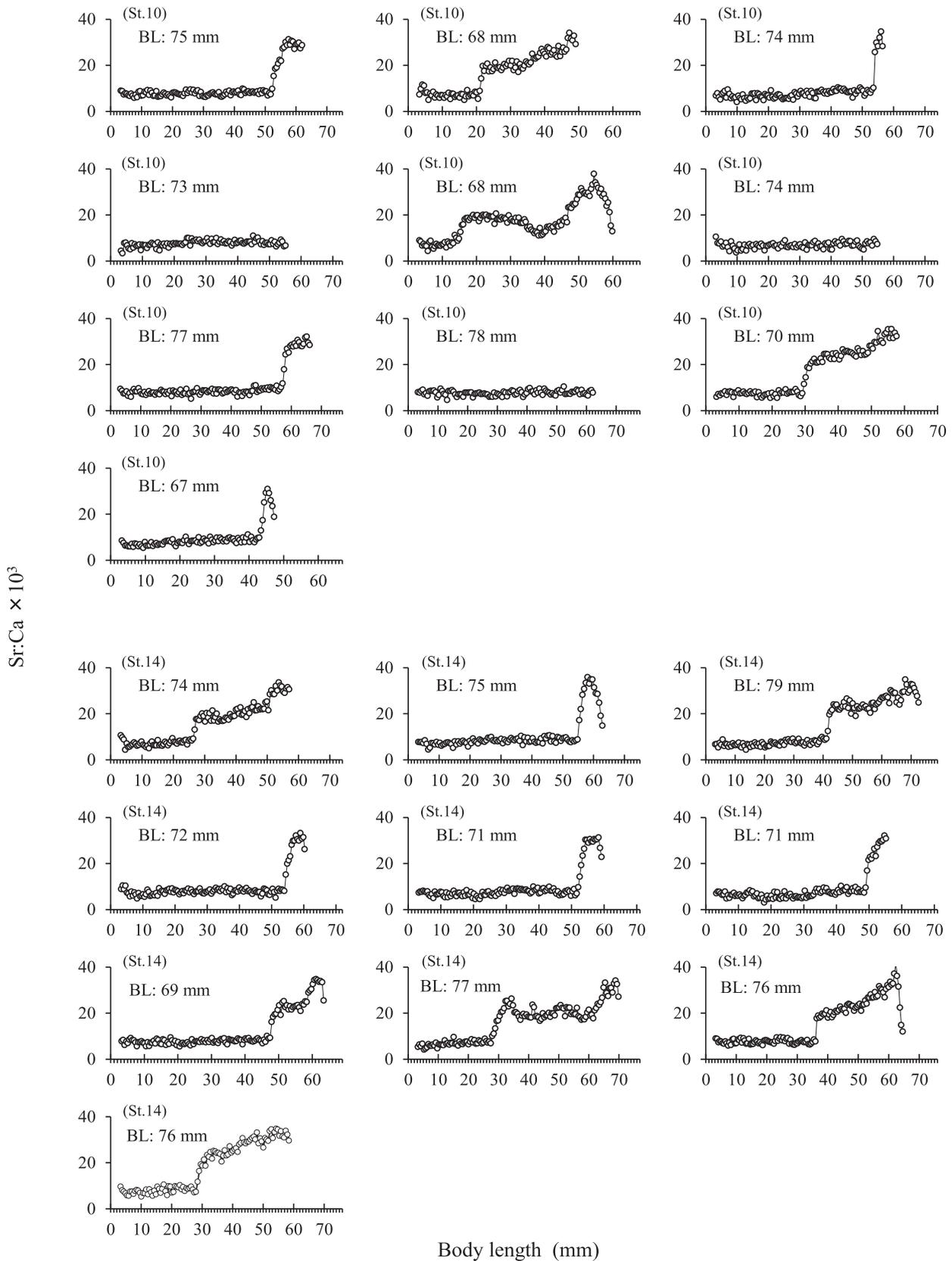


Fig.25 Changes in Sr:Ca ratio of otolith of icefish with the growth. BL: Body length, St: sampling station.

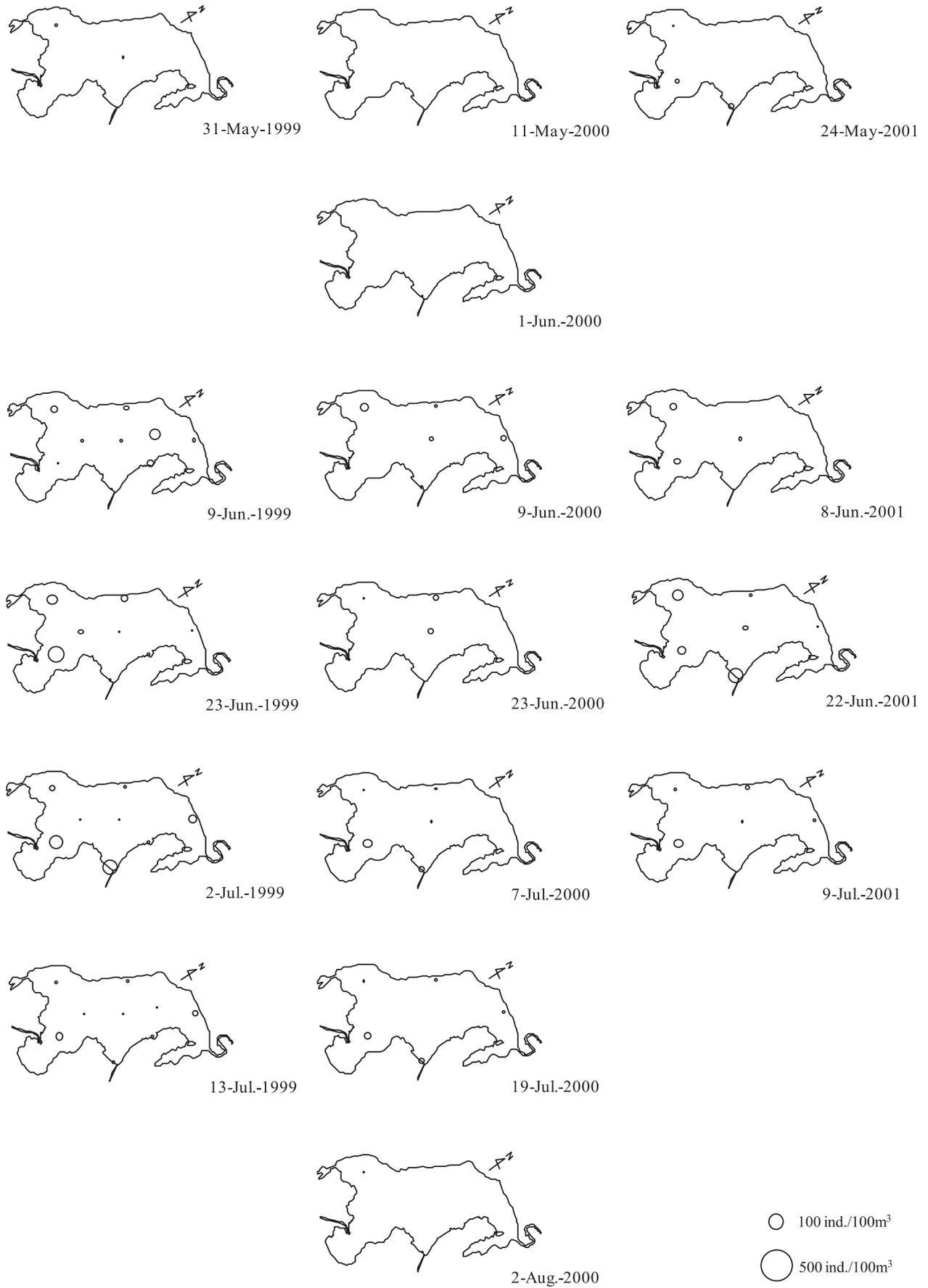


Fig.26a Distribution density (inds. /100 m<sup>3</sup>) of larval icefish caught by a larva-net in Lake Abashiri during 1999–2001.

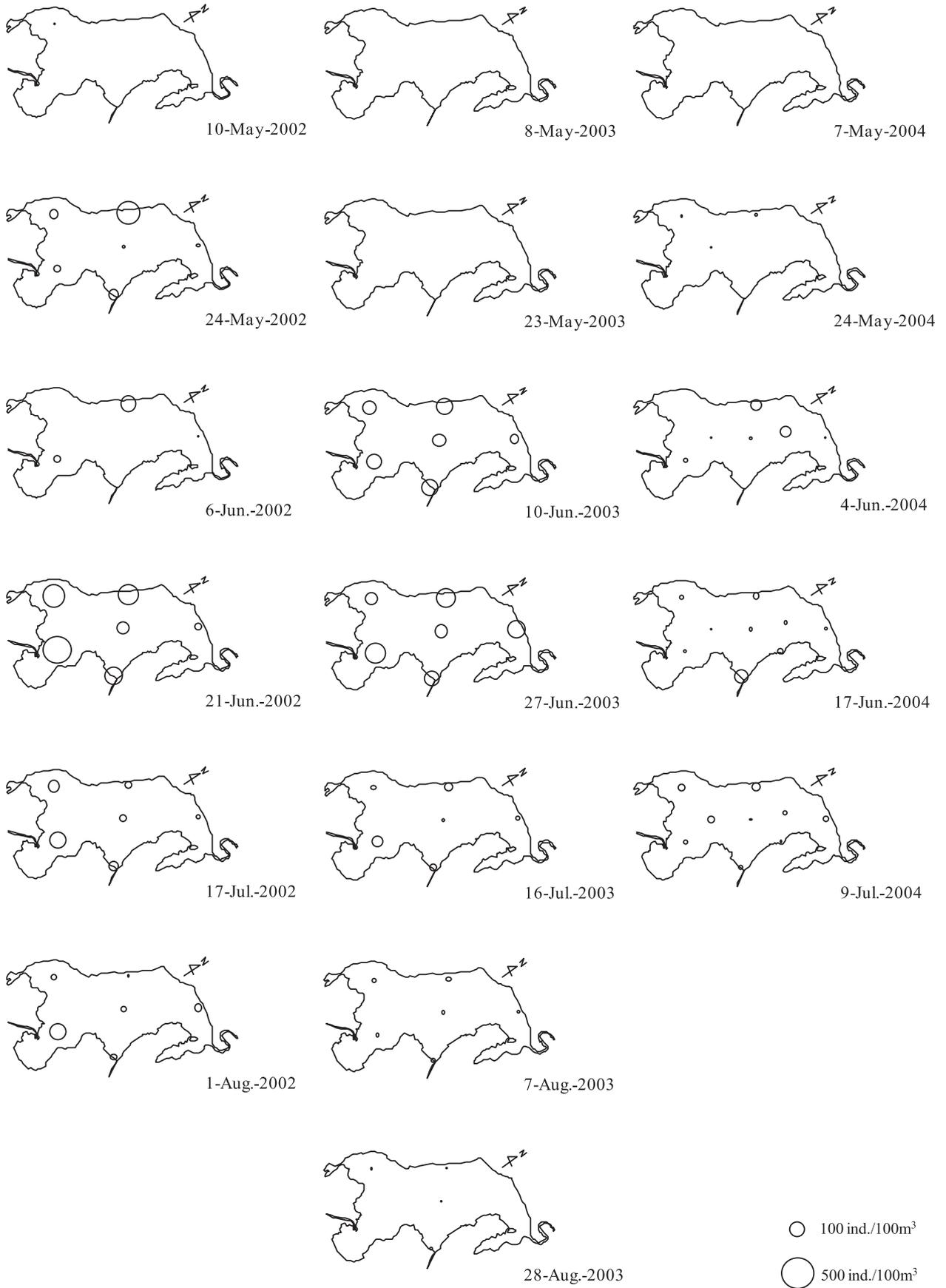


Fig.26b Distribution density (inds. /100 m<sup>3</sup>) of larval icefish caught by a larva-net in Lake Abashiri during 2002–2004.

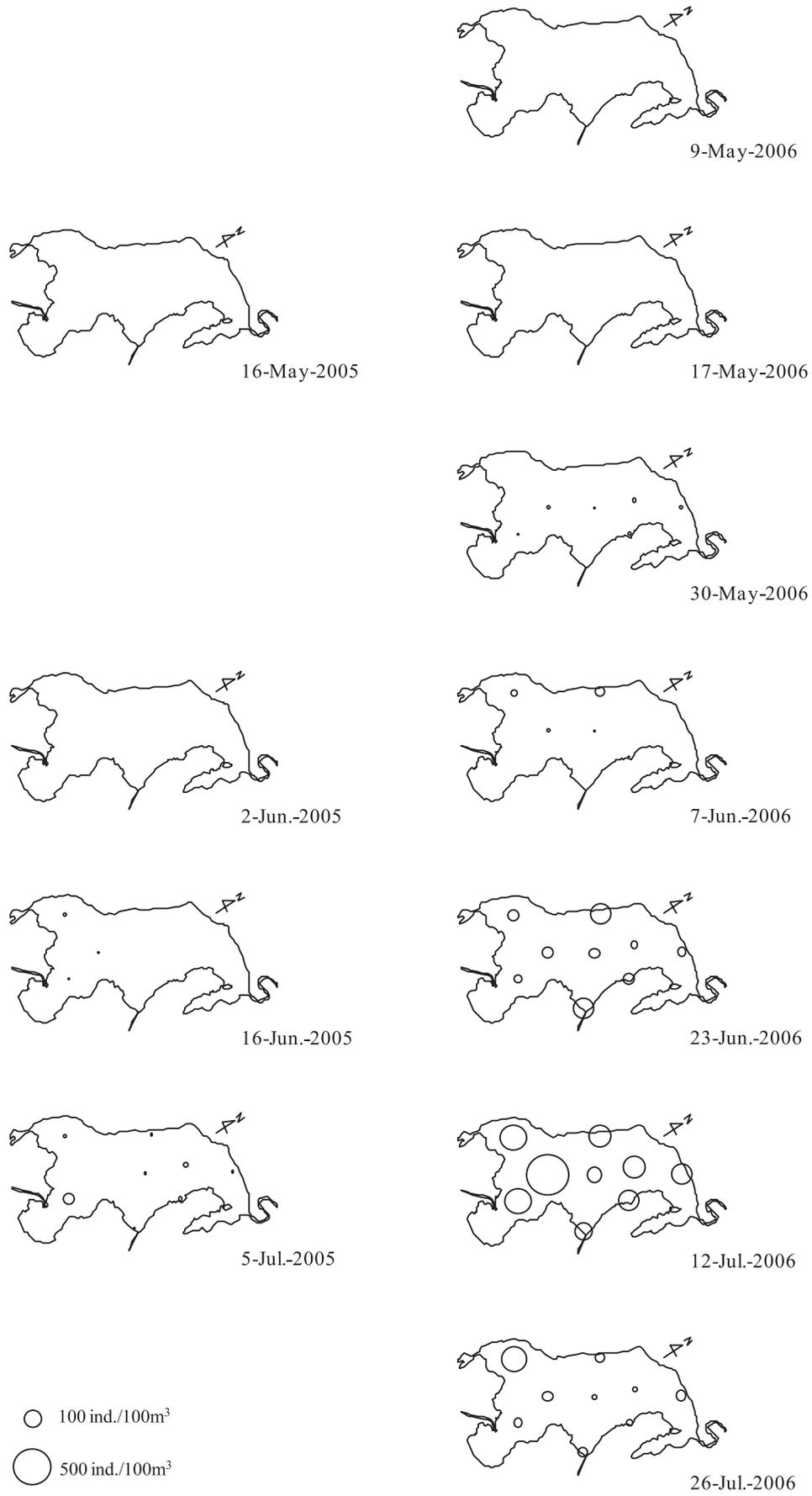


Fig.26c Distribution density (inds. /100 m<sup>3</sup>) of larval icefish caught by a larva-net in Lake Abashiri during 2005–2006.

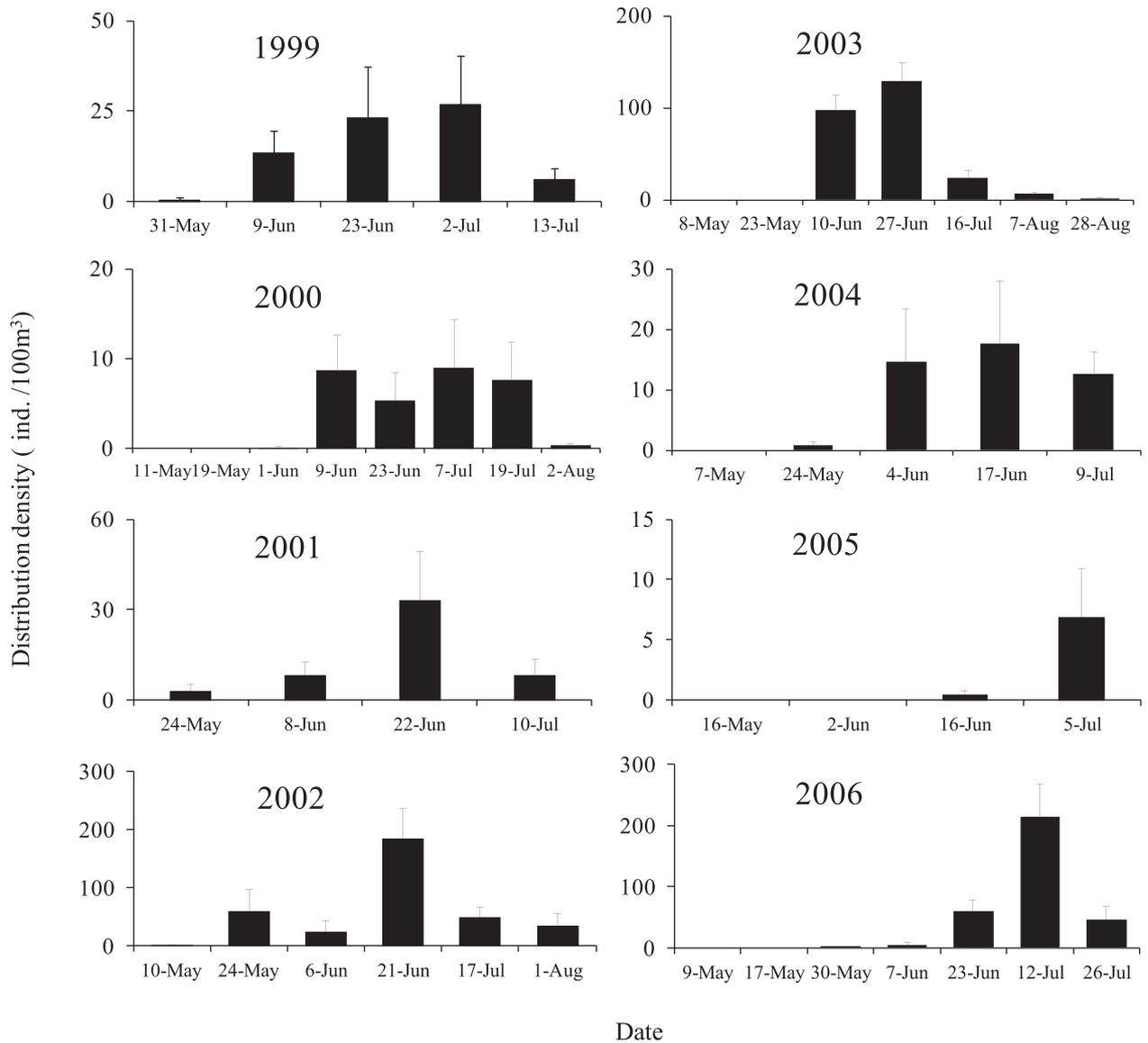


Fig.27 Temporal change in mean distribution density with SE of larval icefish caught by a larva-net in Lake Abahiri during 1999–2006.

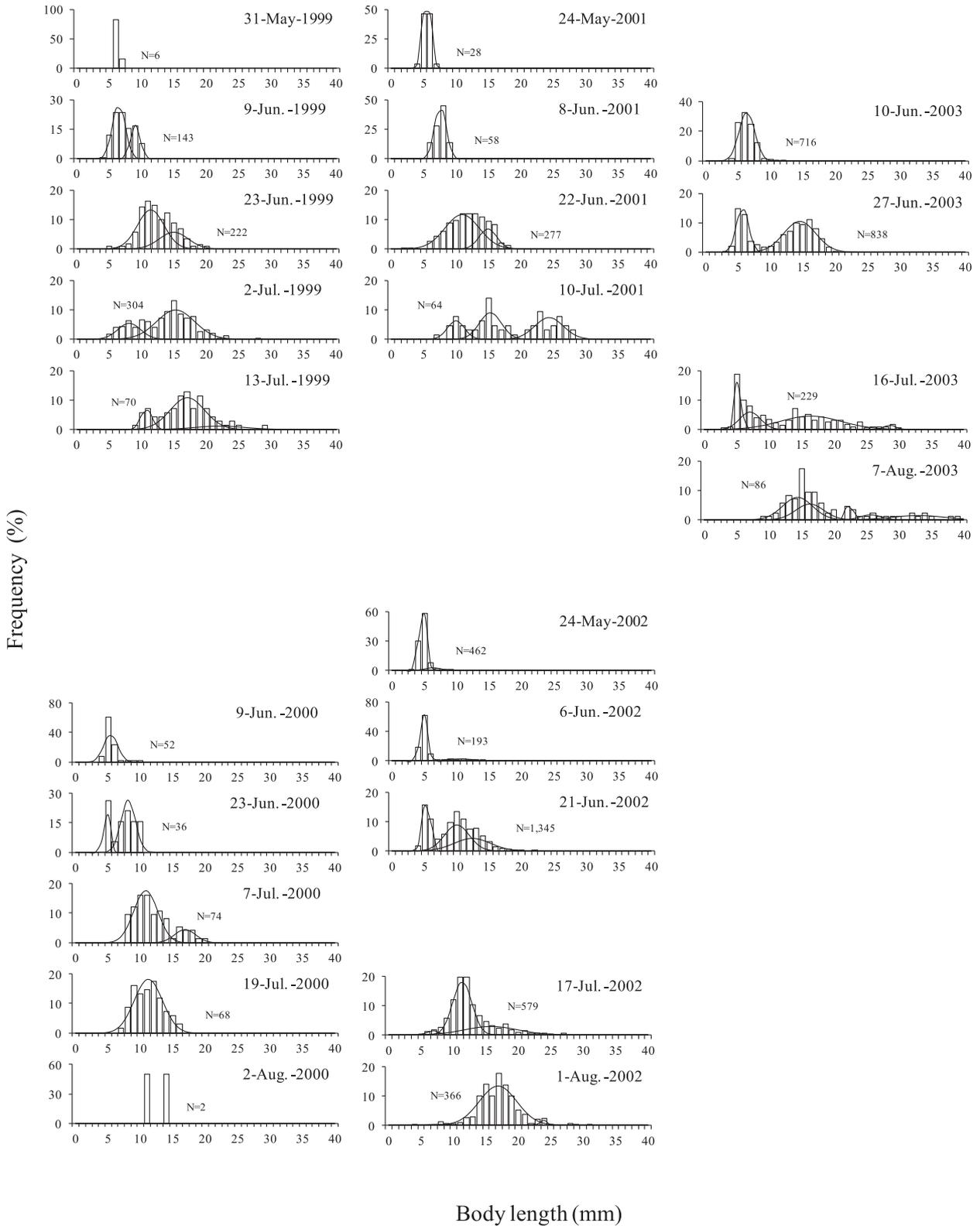


Fig.28 Frequency distribution for body length of larval icefish collected by a larva-net in Lake Abashiri during 1999–2003.

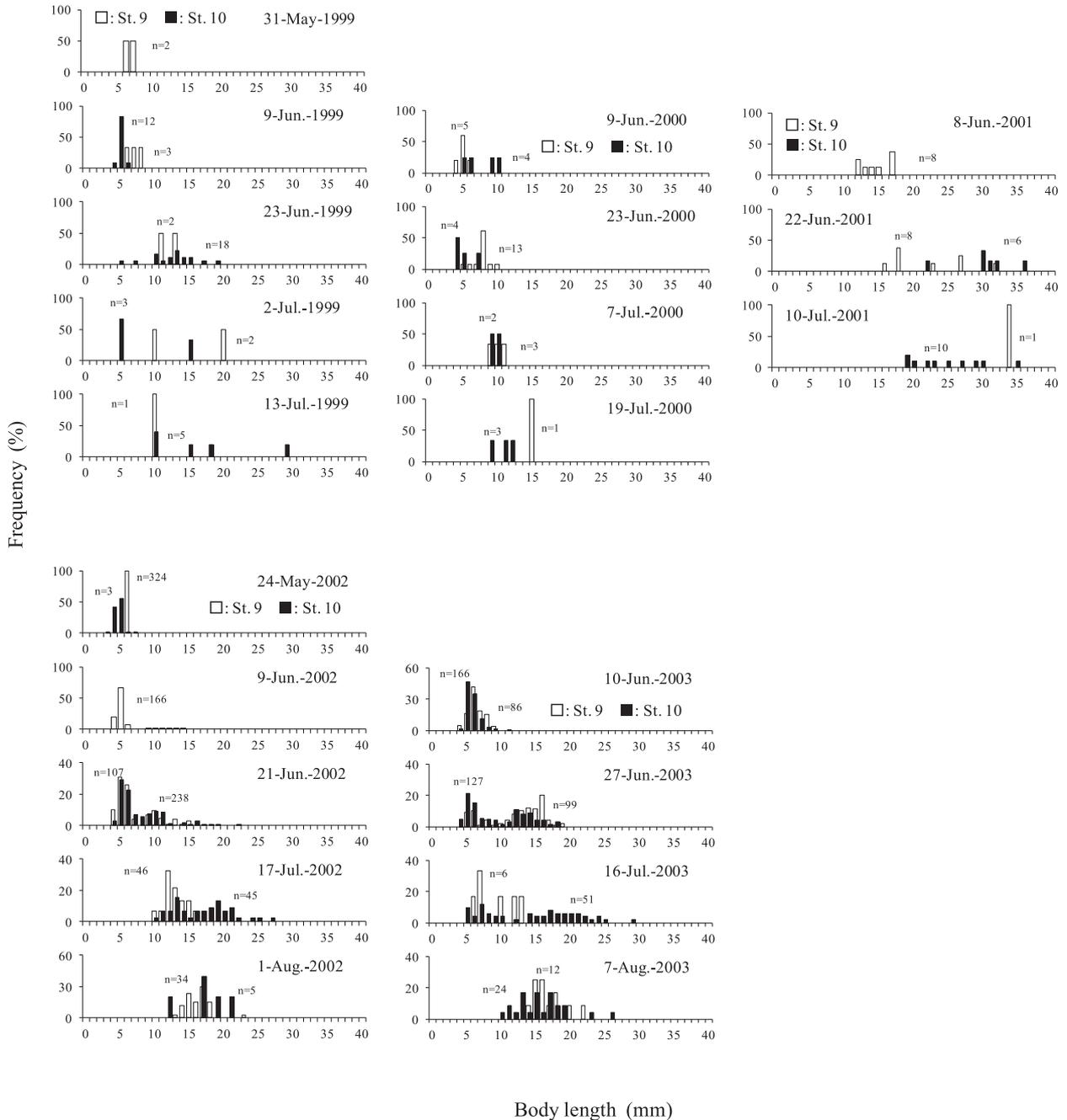


Fig.29 Frequency distribution for body length of larval icefish caught in offshore site (□ : St. 9) and inshore site (■ : St. 10) in Lake Abashiri during 1999–2003.

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 <sup>3</sup> )			
				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	-	-

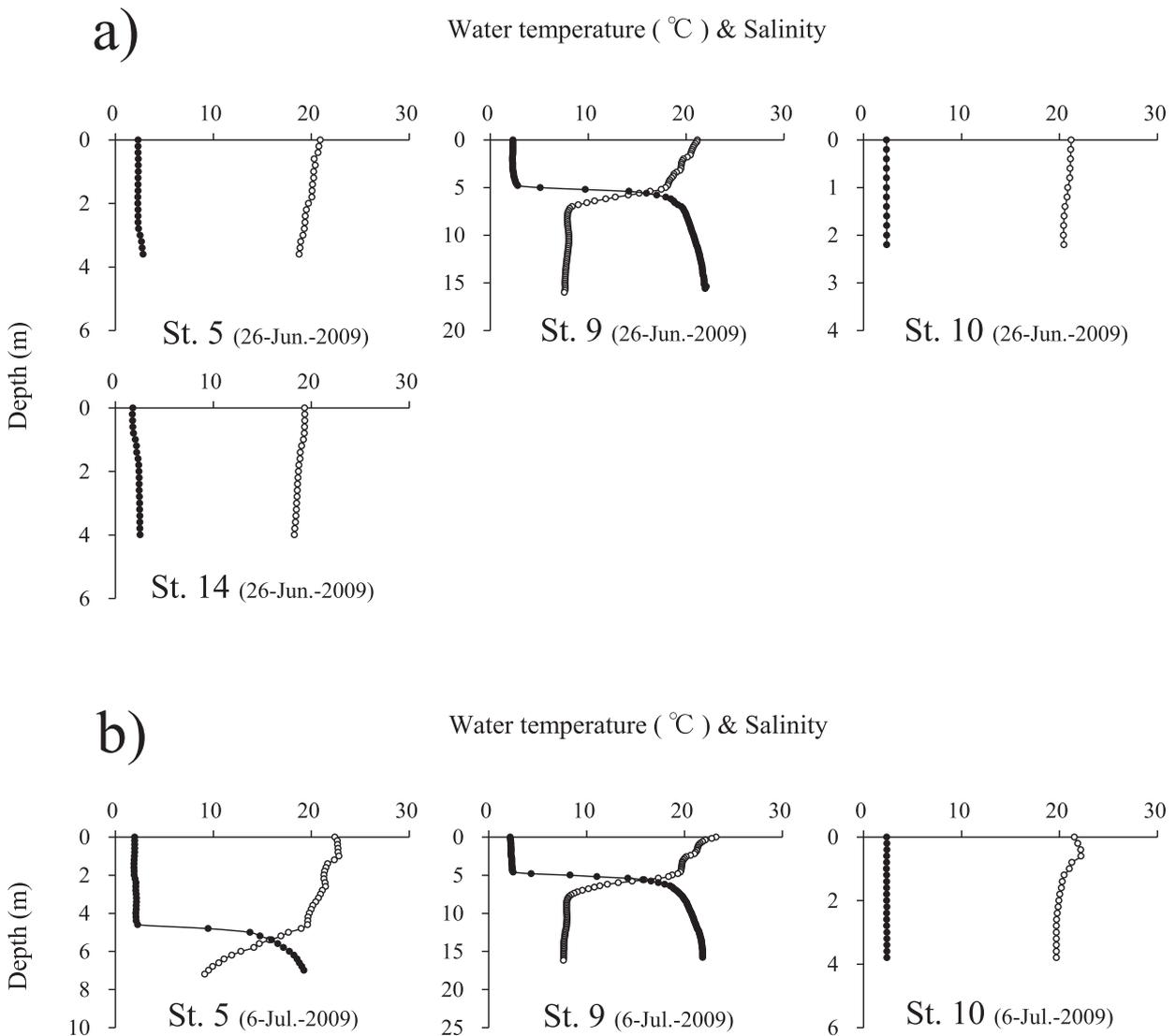


Fig.30 Vertical profiles of water temperature (open circle) and salinity (filled circle) in Lake Abashiri on 26 June (a) and 6 July (b), 2009.

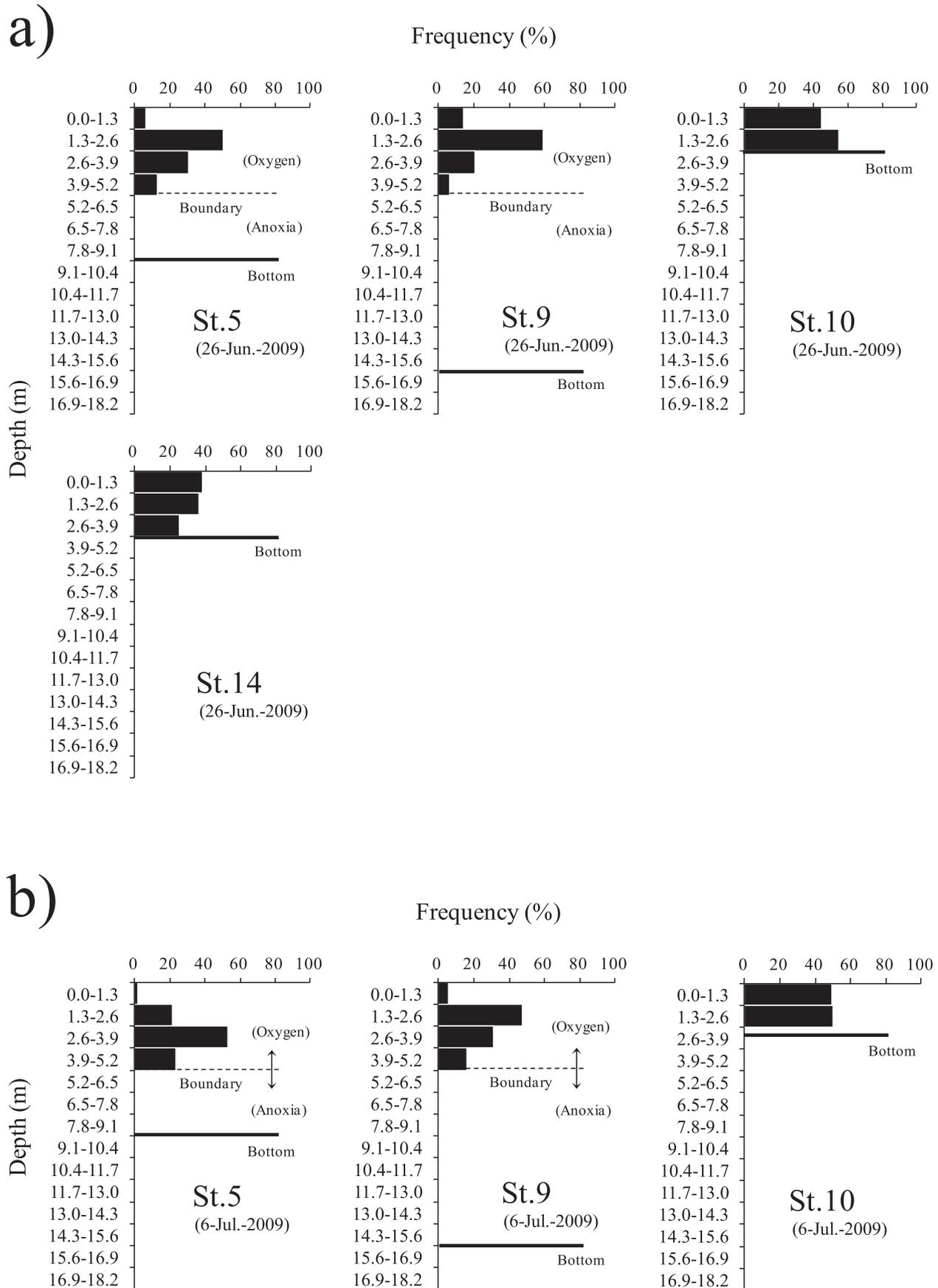


Fig.31 Histogram of distribution density (inds./100m<sup>3</sup>) of larval icefish collected at Sts. 5, 9, 10 and 14 on 26 June (a) and 6 July (b), 2009.

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、すべての雄に第二次性徴が認められ、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見えなかった。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、第二次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

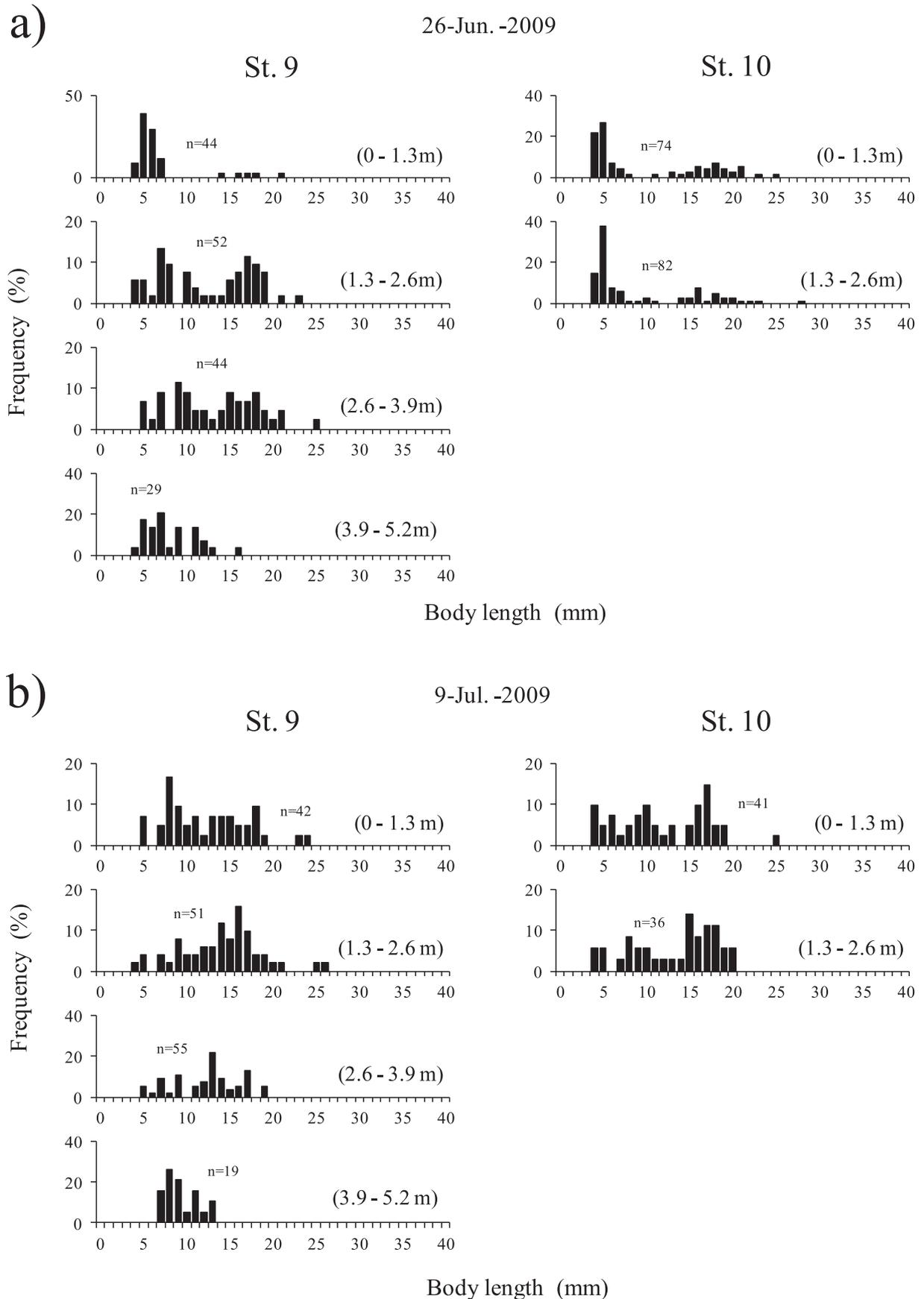


Fig.32 Frequency distribution for body length of larval icefish collected in offshore (St. 9) and inshore (St. 10) on 26 June (a) and 6 July (b), 2009. Number in parentheses indicates depth of the water collecting larva.

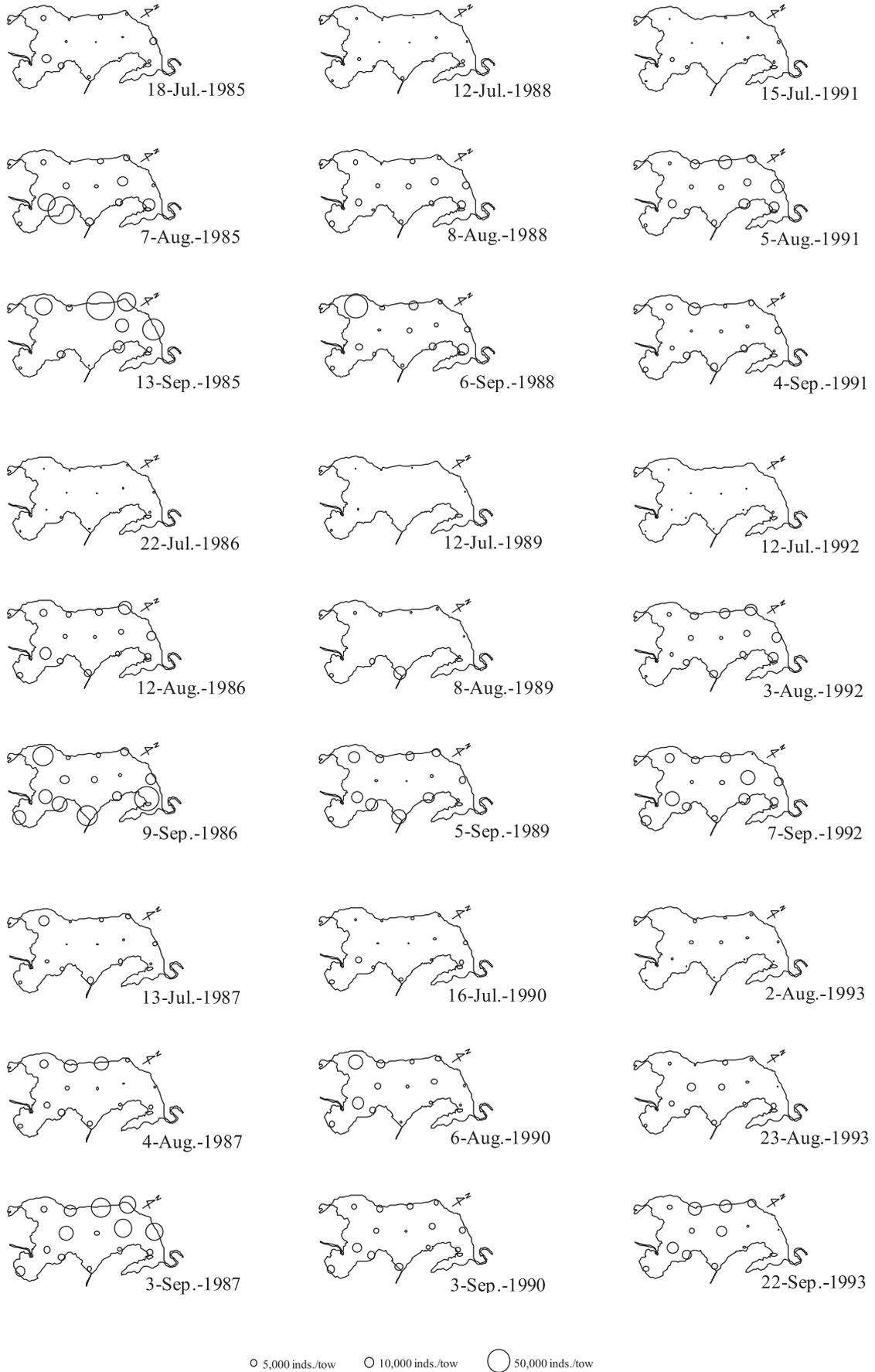


Fig.33a CPUEs (inds. /tow) of juvenile icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri during 1985–1993.

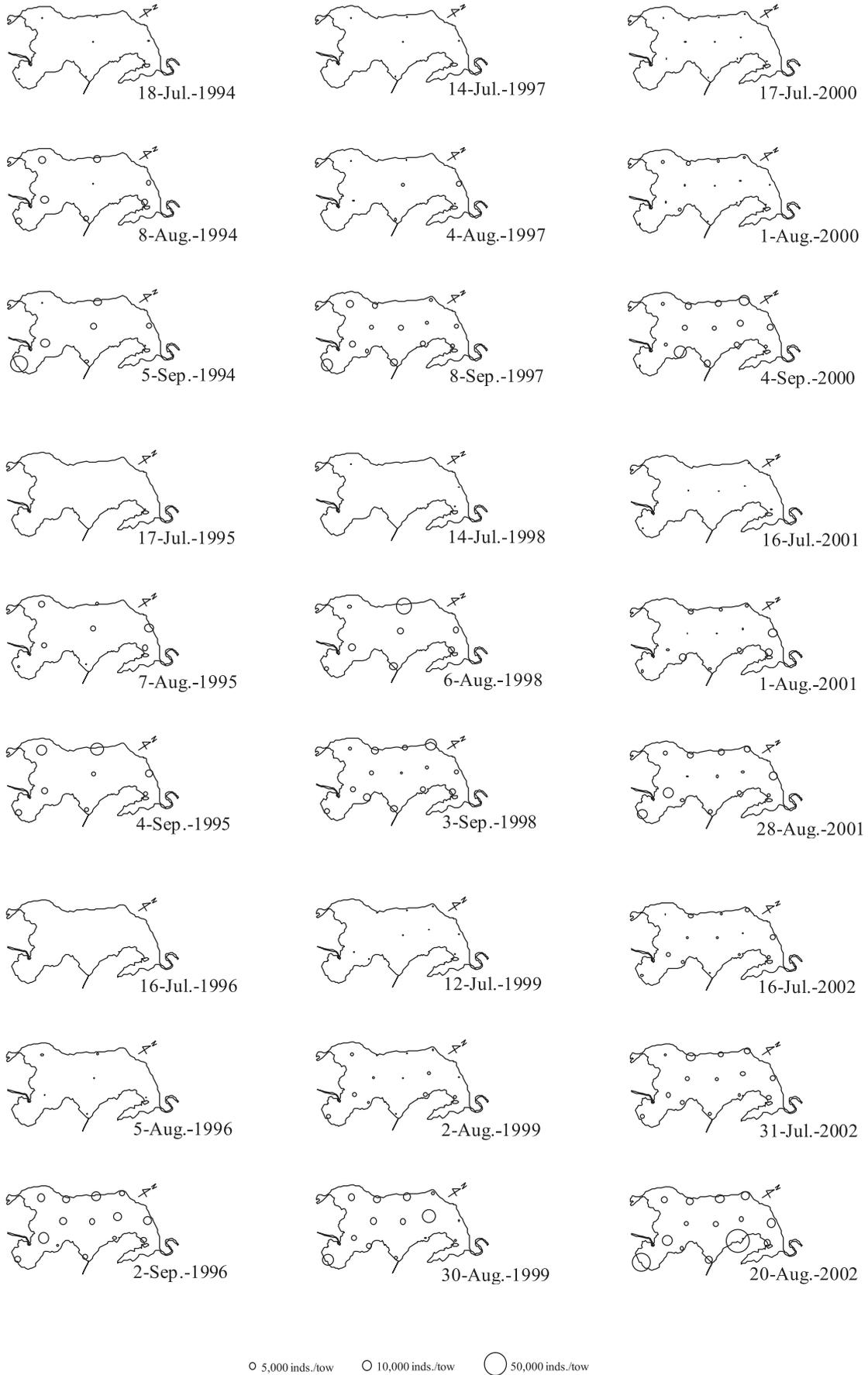


Fig.33b CPUEs (inds. /tow) of juvenile icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri during 1994-2002.

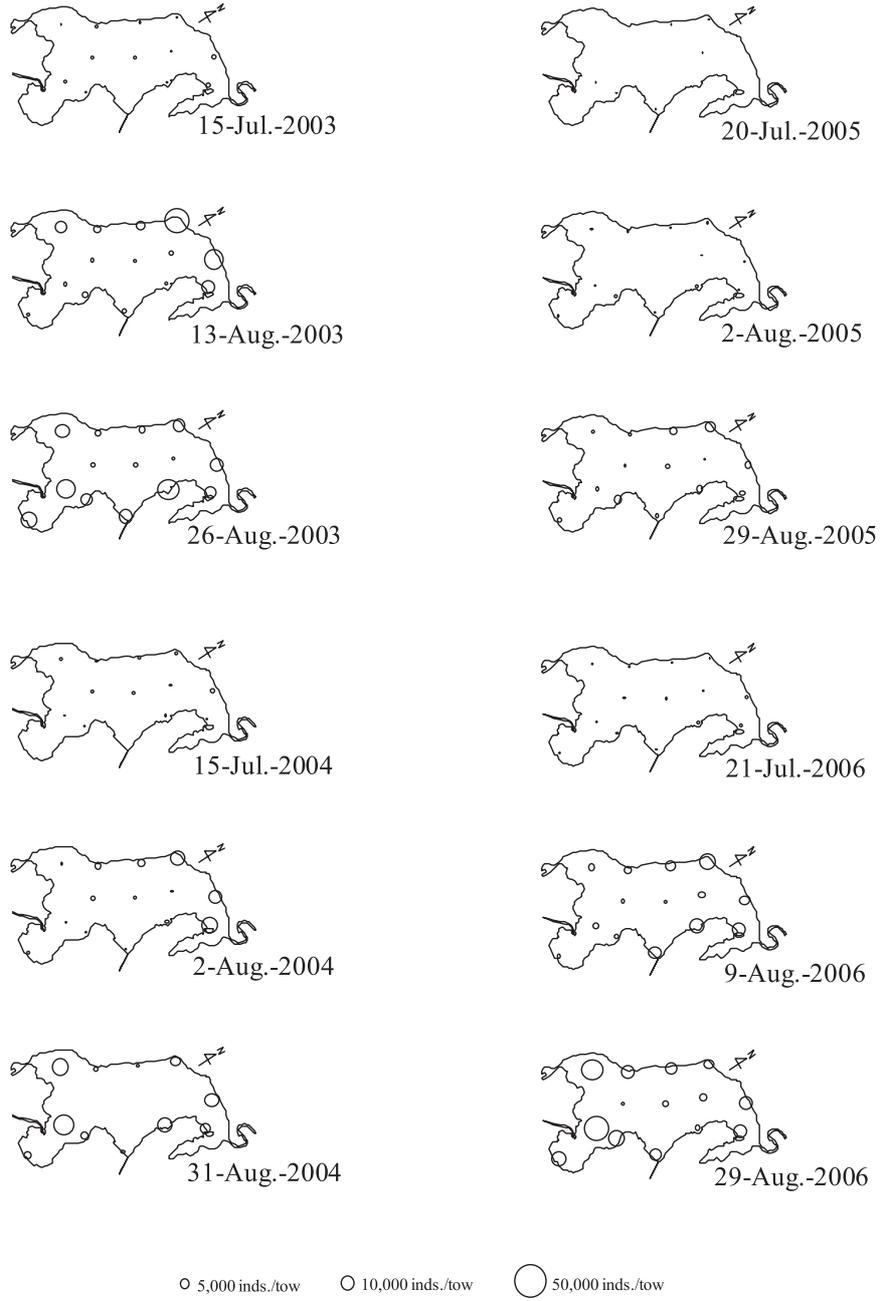


Fig.33c CPUEs (inds. /tow) of juvenile icefish caught by a seine-net in Lake Abashiri during 2003–2006.

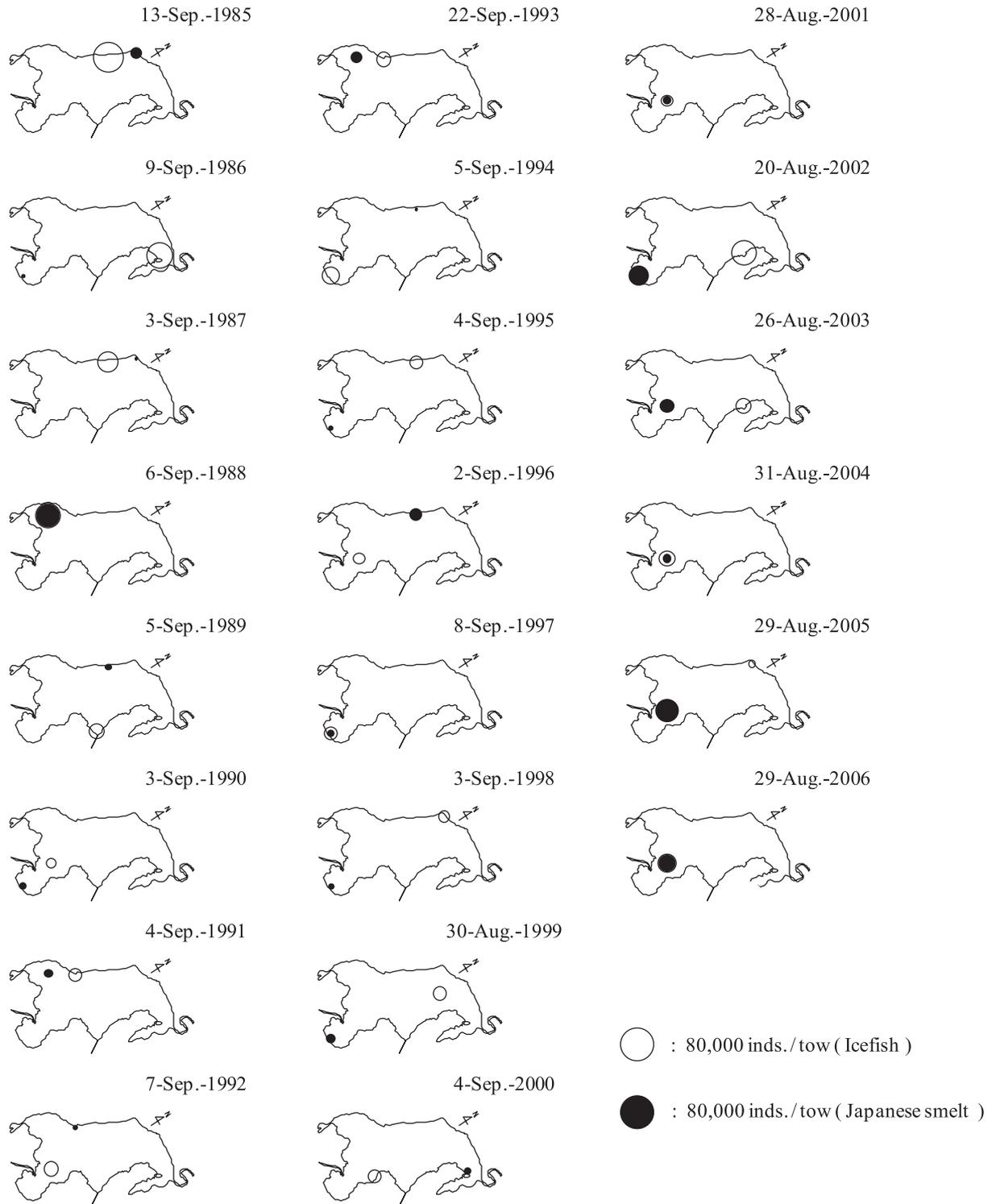


Fig.34 Maximum CPUEs (inds. /tow) of icefish (○) and Japanese smelt (●) caught by a seine-net in Lake Abashiri in August and September of 1985–2006.

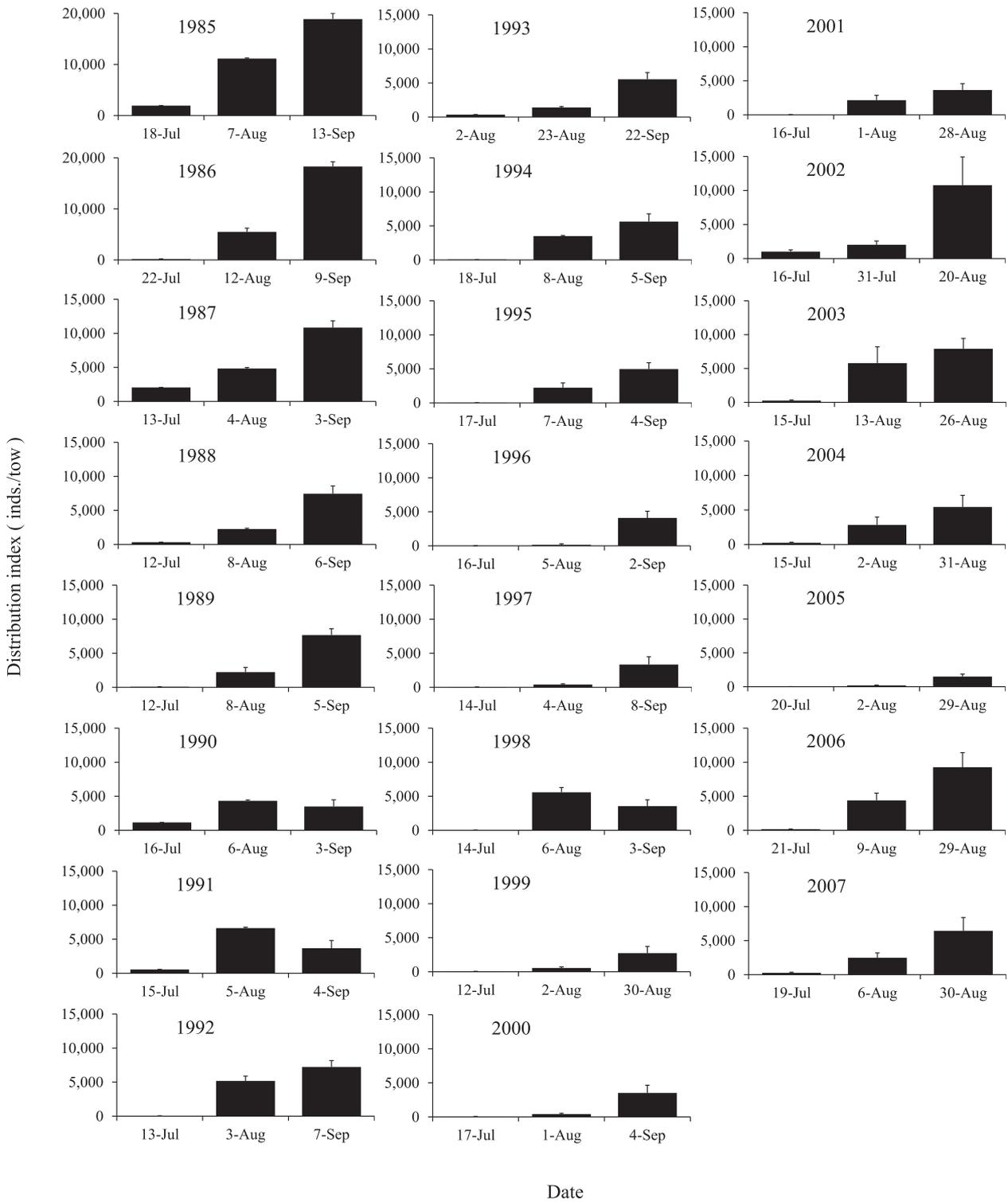


Fig.35 Temporal changes in mean distribution index with SE of juvenile icefish during 1985–2007. The distribution index means average CPUE (inds./tow) at Sts. 3–5, 7, 8, 10–11 and 13–16. Vertical bars indicate the standard error.

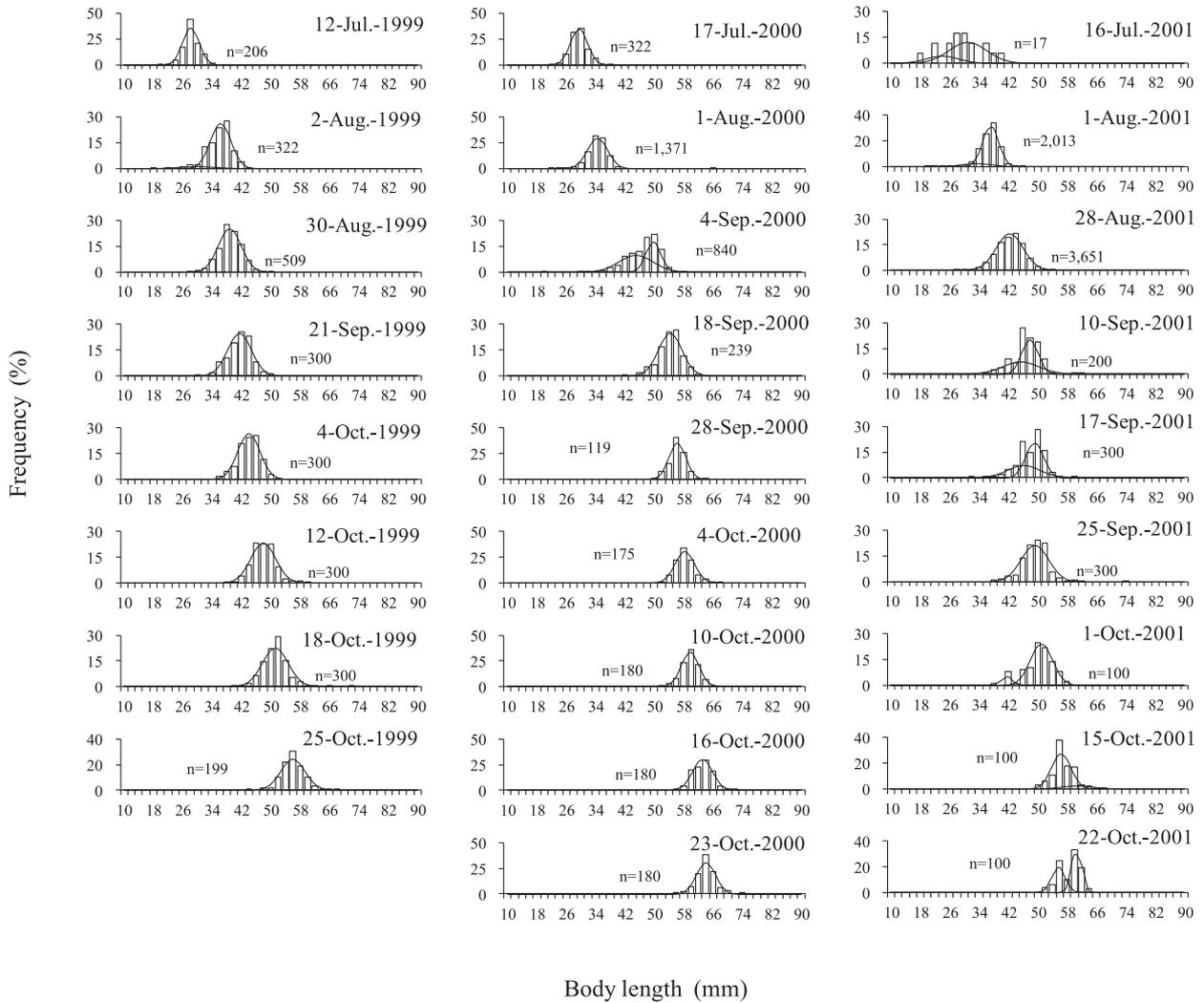


Fig.36a Frequency distribution on body length of juvenile icefish collected in Lake Abashiri during 1999–2001.

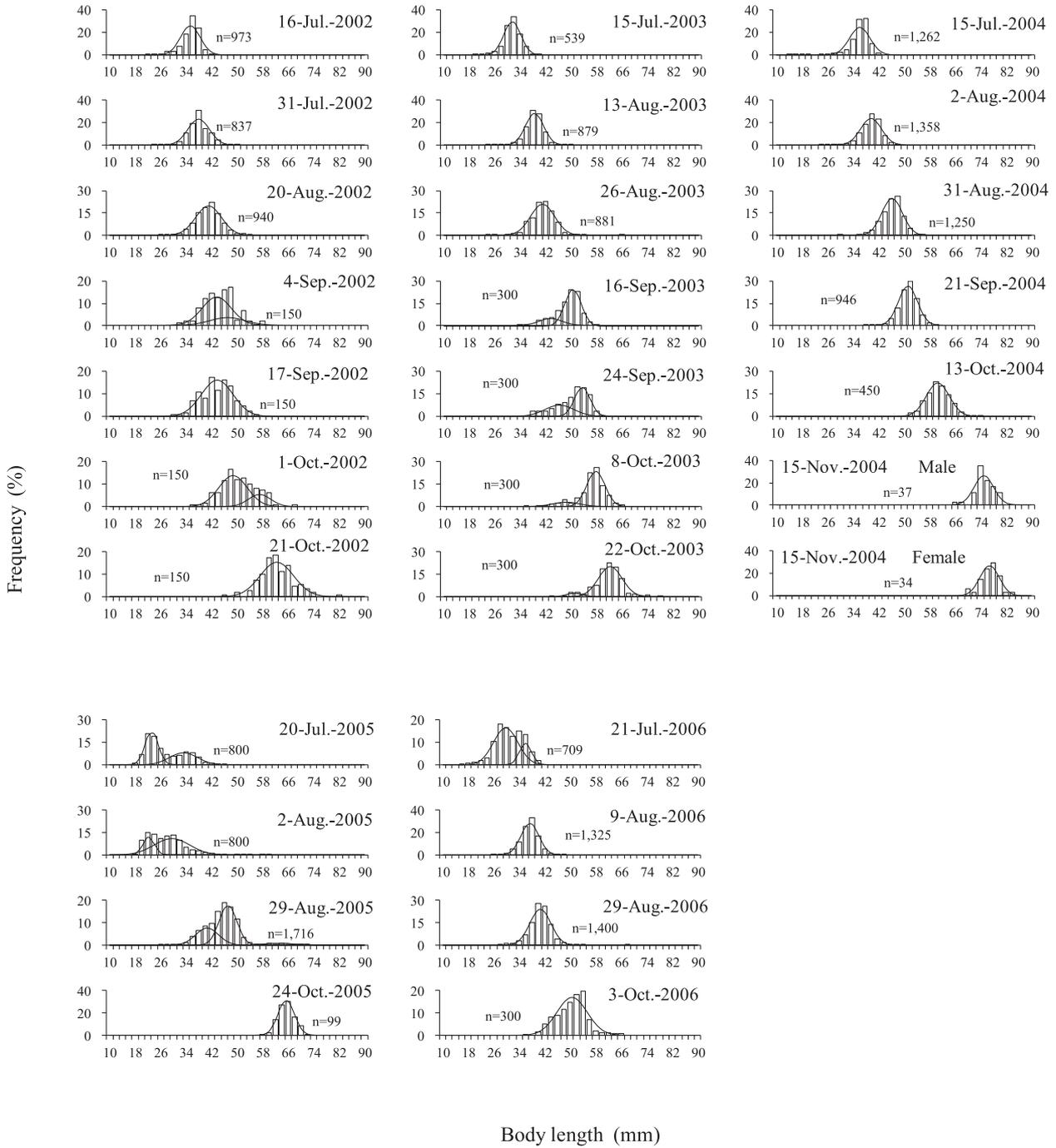


Fig.36b Frequency distribution on body length of juvenile icefish collected in Lake Abashiri during 2002–2006.

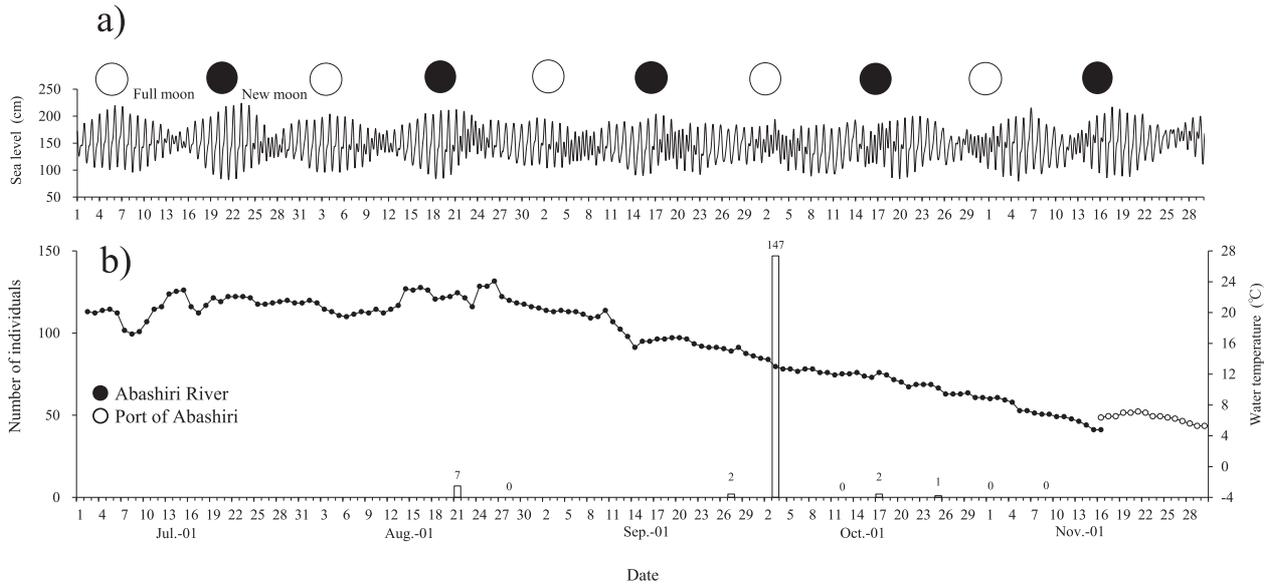


Fig.37 Temporal changes in sea level in Port of Abashiri (a), water temperature, and number of juvenile icefish collected by a trap-net in Abashiri River (b) in 2001. Circles indicate the water temperature. Vertical bars and Arabic numbers indicate number of icefish collected.

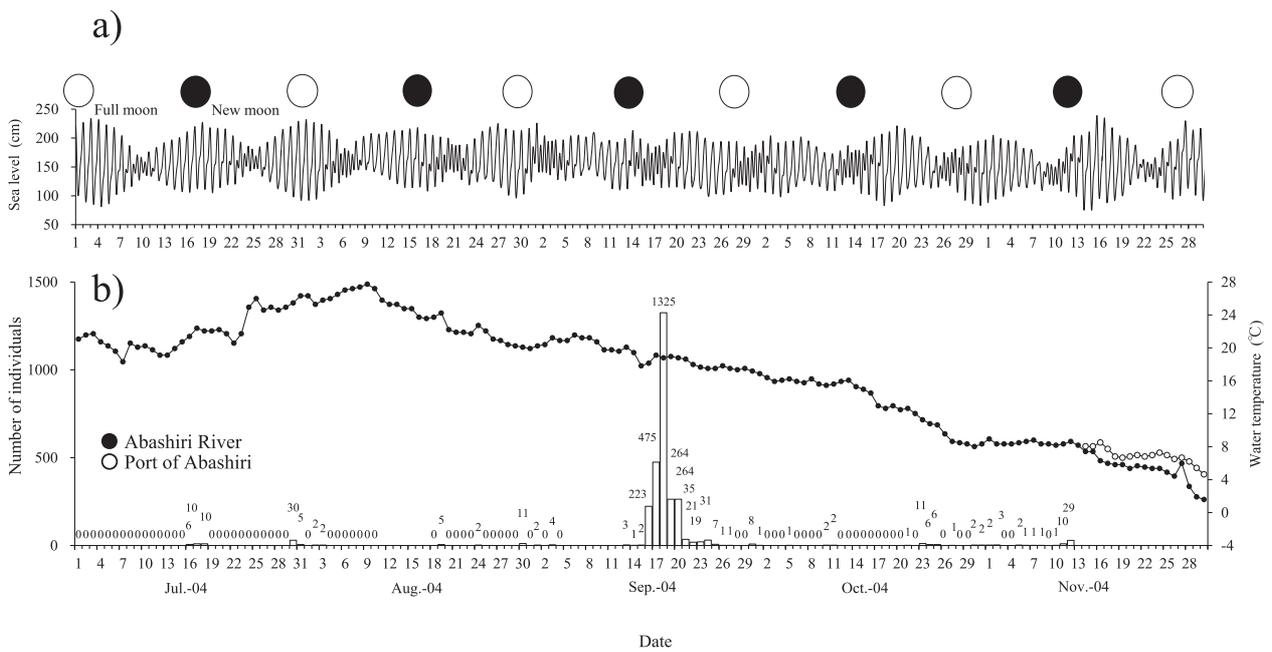


Fig.38 Temporal changes in sea level in Port of Abashiri (a), water temperature, and number of juvenile icefish collected by a trap-net in Abashiri River (b) in 2004. Circles indicate the water temperature. Vertical bars and Arabic numbers indicate number of icefish collected.

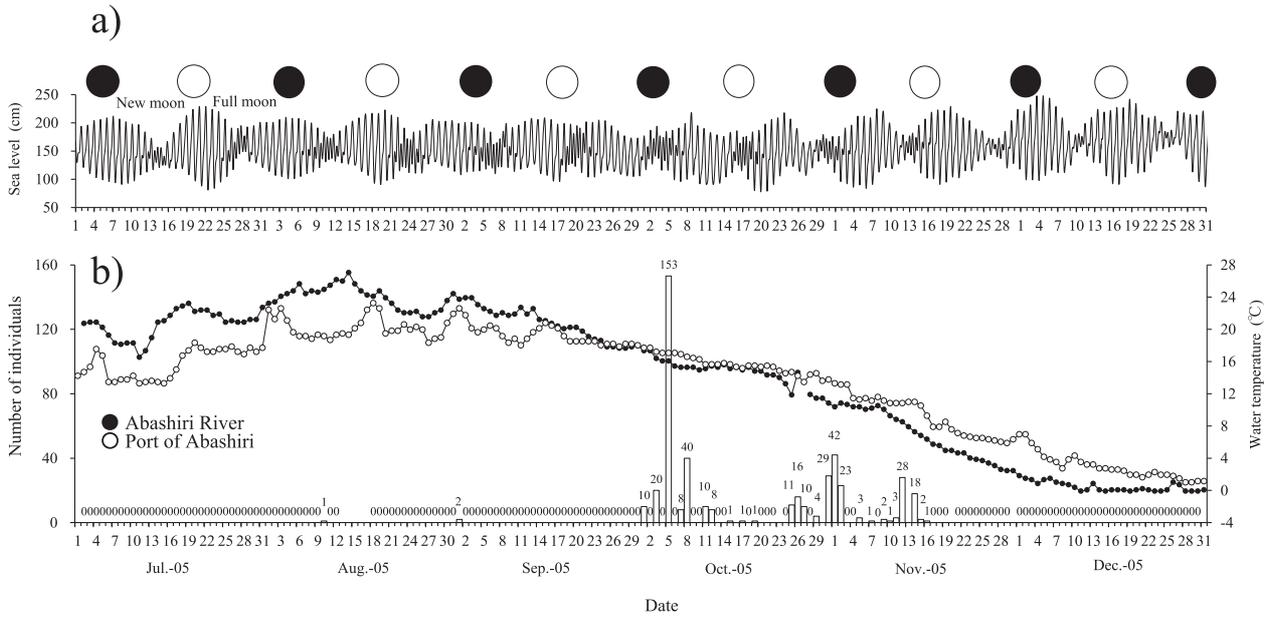


Fig.39 Temporal changes in sea level in Port of Abashiri (a), water temperature, and number of juvenile icefish collected by a trap-net in Abashiri River (b) in 2005. Circles indicate the water temperature. Vertical bars and Arabic numbers indicate number of icefish collected.

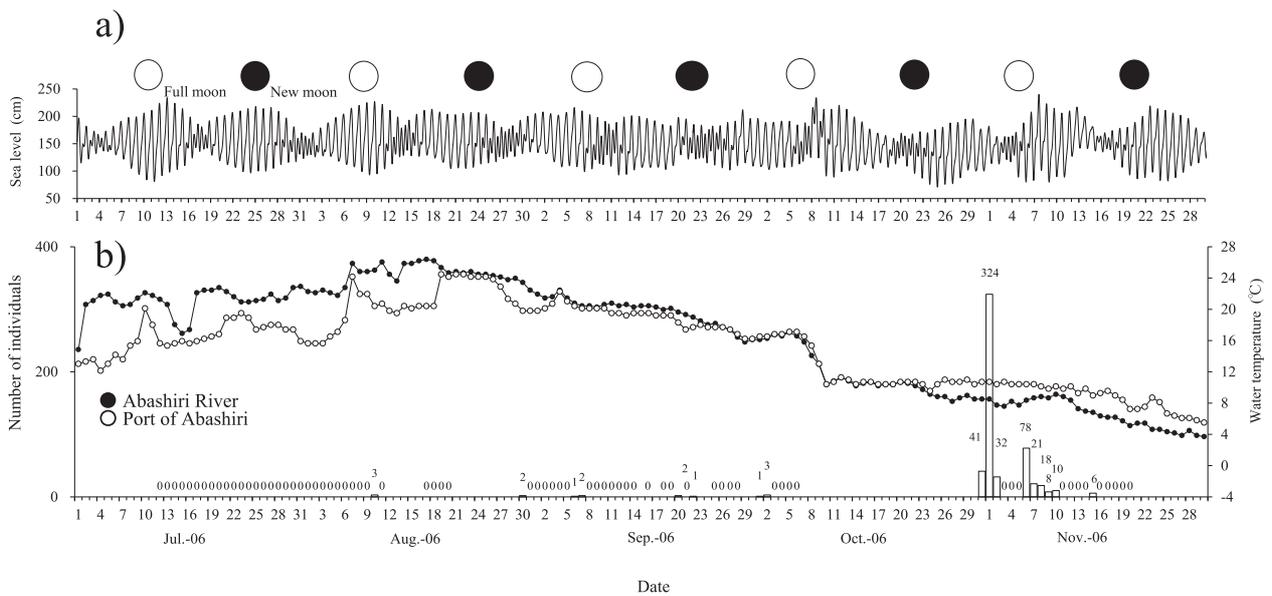


Fig.40 Temporal changes in sea level in Port of Abashiri (a), water temperature, and number of juvenile icefish collected by a trap-net in Abashiri River (b) in 2006. Circles indicate the water temperature. Vertical bars and Arabic number indicate number of icefish collected.

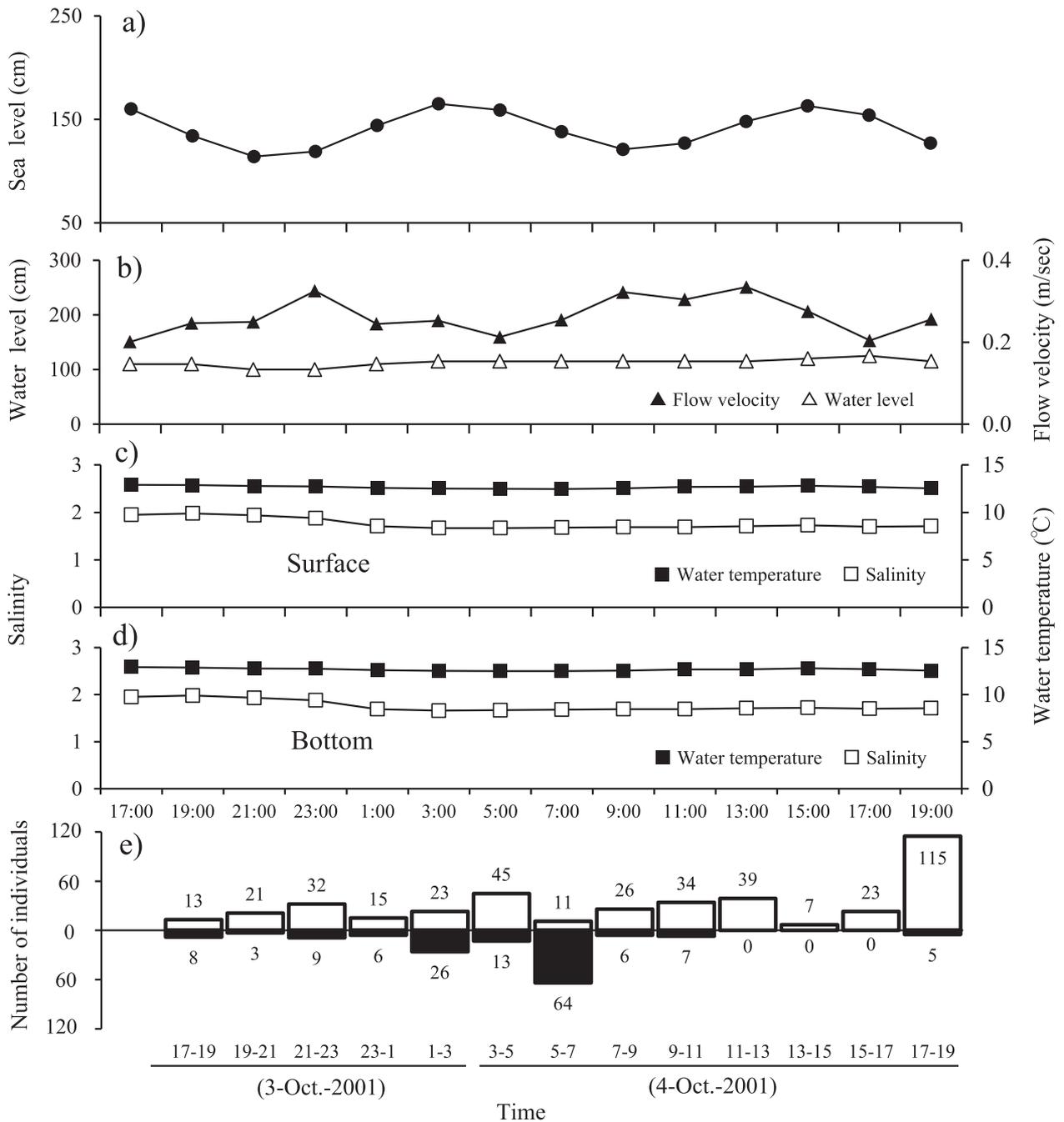


Fig.41 Diurnal changes in Sea level (a), water level and flow velocity (b), salinity and water temperature (c: surface, d: bottom), and number of juvenile icefish collected by two trap-nets (e) in Abashiri River.

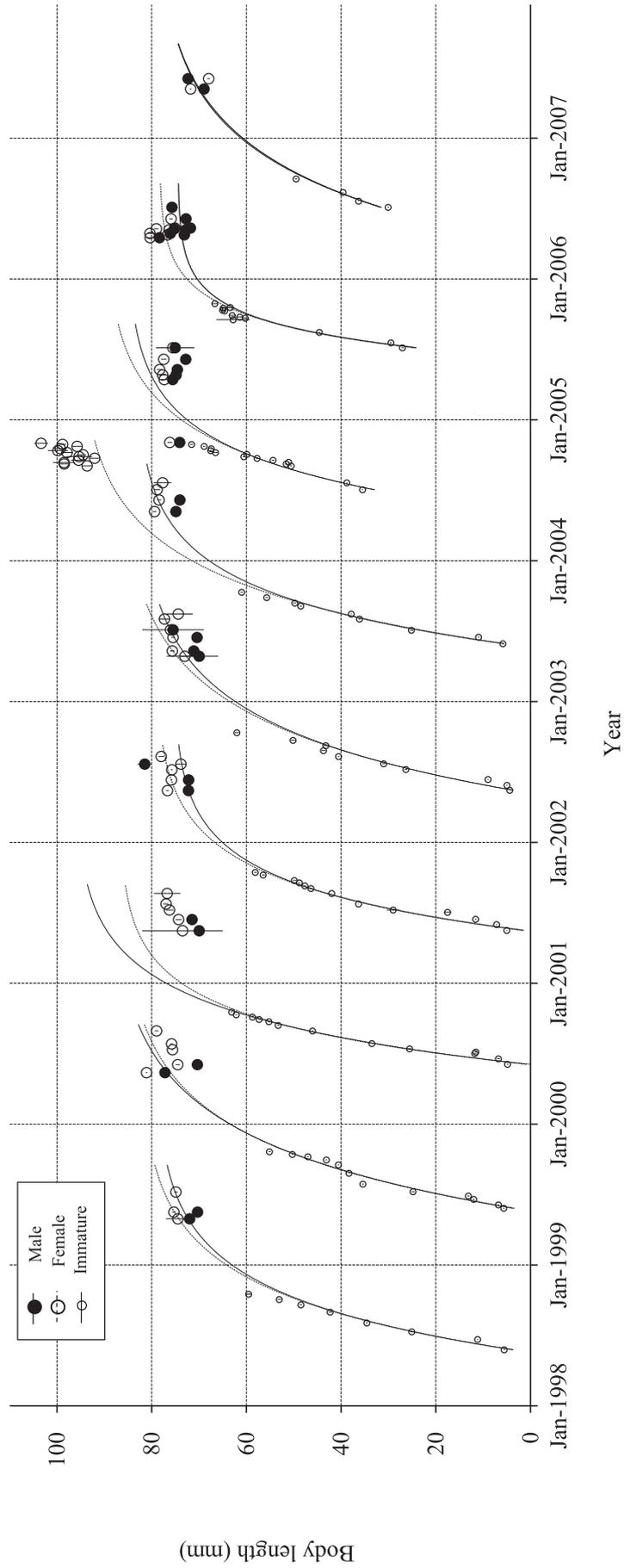


Fig.42 Von Bertalanffy's growth curves of icefish.

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 ( $l_{\infty}$ ) 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		
	$l_{\infty}$ (mm)	$k$	$t_0$	$l_{\infty}$ (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°C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て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、能動的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、卵巢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、シラウオは第二次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** シラウオが降海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)。

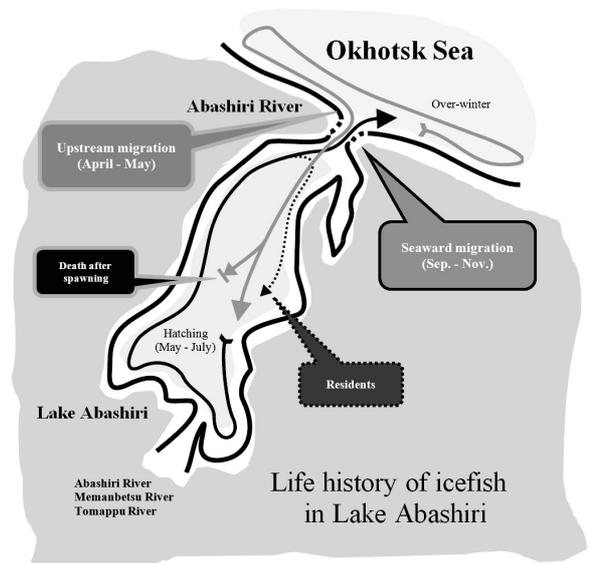


Fig. 43 Estimated life history of icefish in Lake Abashiri.

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、翌春には沿岸域で地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。

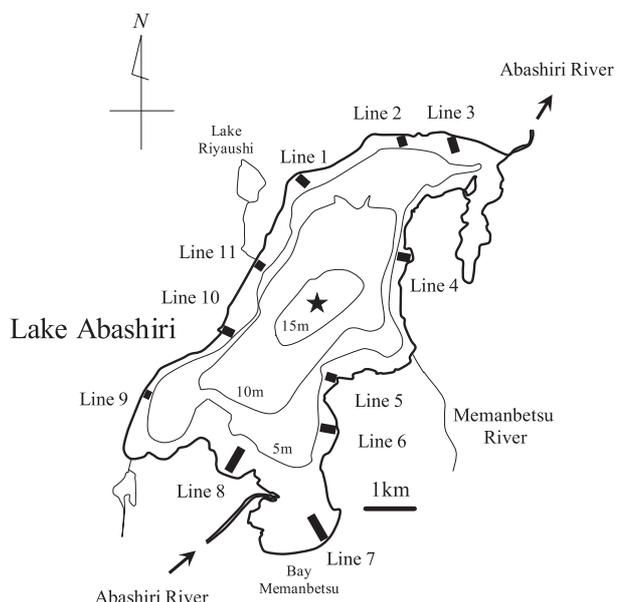


Fig.44 Map showing locations of sediment sampling (Lines) and vertical distribution of water temperature and salinity (a star) in Lake Abashiri.

**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0.05m<sup>2</sup>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のふるいにかけて。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/m<sup>2</sup>)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/m<sup>2</sup>, 2002年が435粒/m<sup>2</sup>, 2003年が267粒/m<sup>2</sup>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 $\times 100$ )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

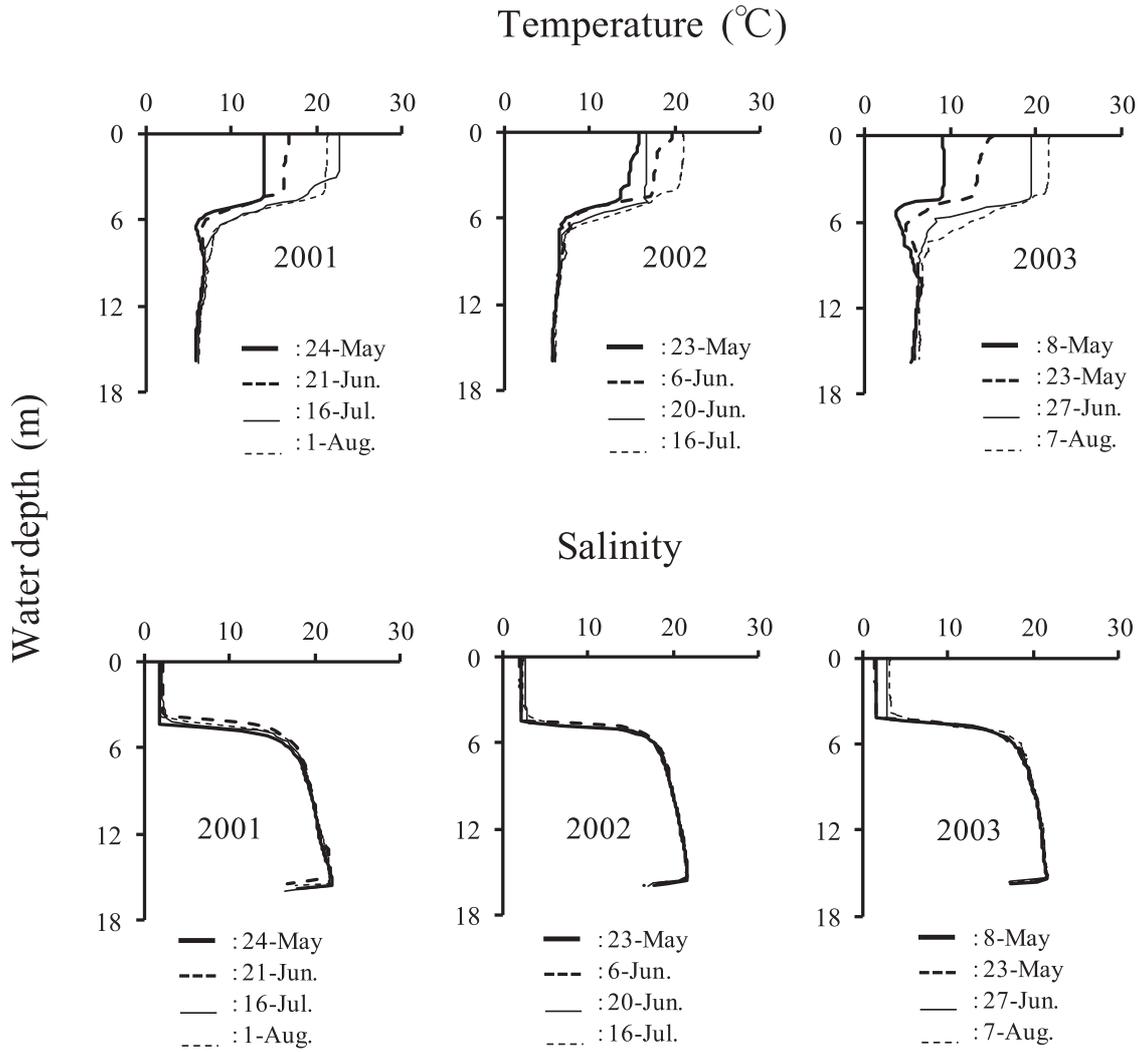


Fig.45 Vertical distribution of water temperature and salinity in the center of Lake Abashiri from May to August in 2001–2003.

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

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

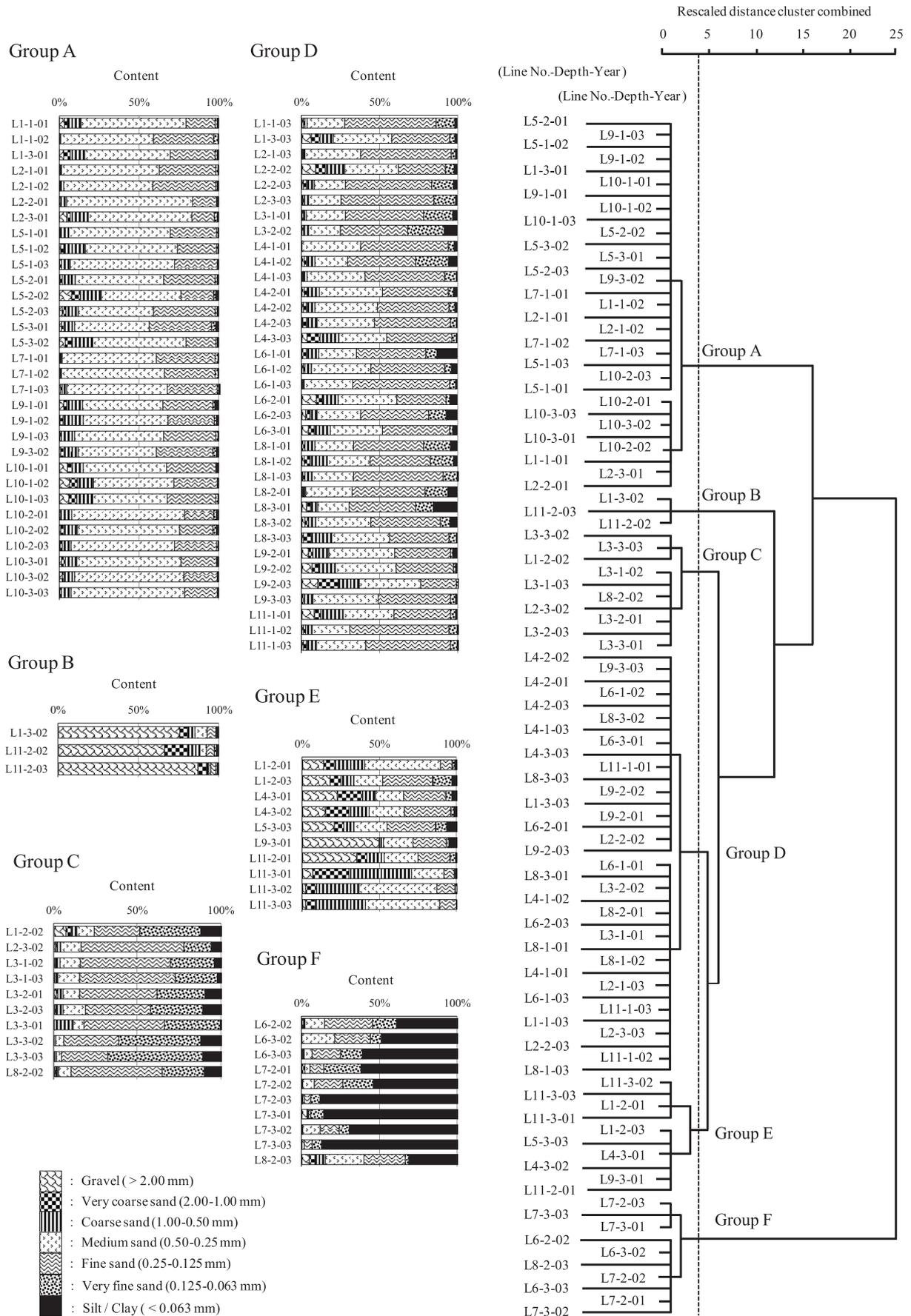


Fig.46 Result of cluster analysis on benthic composition in Lake Abashiri from 2001 to 2003.

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の採集定点が多かった。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) や隼野 (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、曳網水深は二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。

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

ここで、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://www1.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 (m<sup>3</sup>/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。

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

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地点(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分間当たりに換算した。
- 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。操業日誌に記載された漁獲量(kg)と漁獲物100g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×0.5(性比)×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。

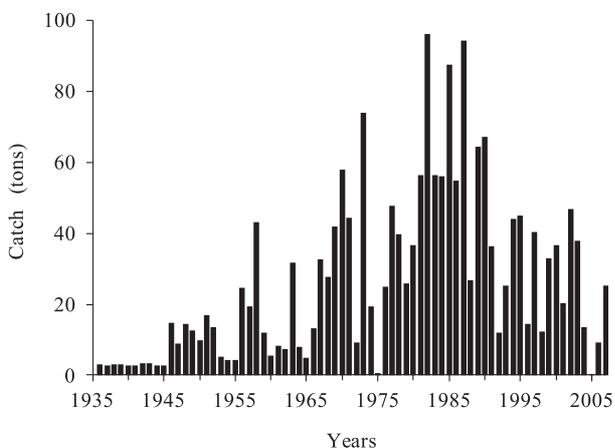


Fig.47 Annual change in catch of icefish in Lake Abashiri from 1936 to 2007.

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た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(10<sup>3</sup>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(m<sup>3</sup>/sec)の時系列

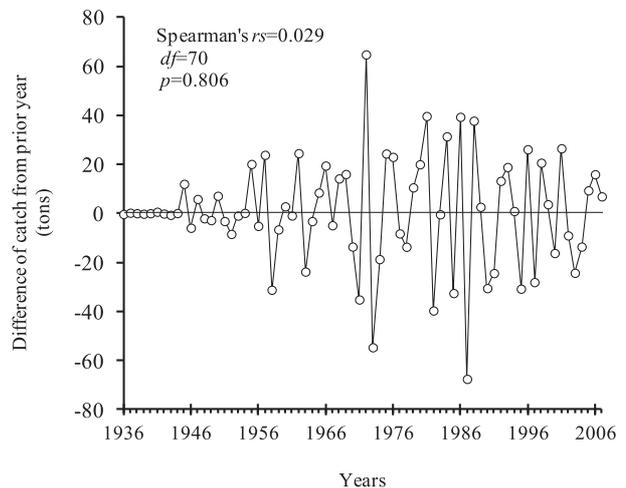


Fig.48 Annual change in difference of catch from prior year ( $C_{t+1} - C_t$ ) of icefish in Lake Abashiri.

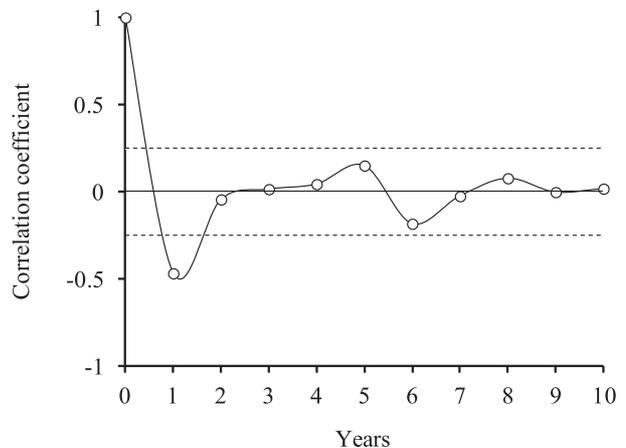


Fig.49 Correlogram for differences of annual catches of icefish from one year to the next year in Lake Abashiri. Horizontal broken lines indicate the 5% level of significance ( $n=62$ ,  $r=\pm 0.250$ ).

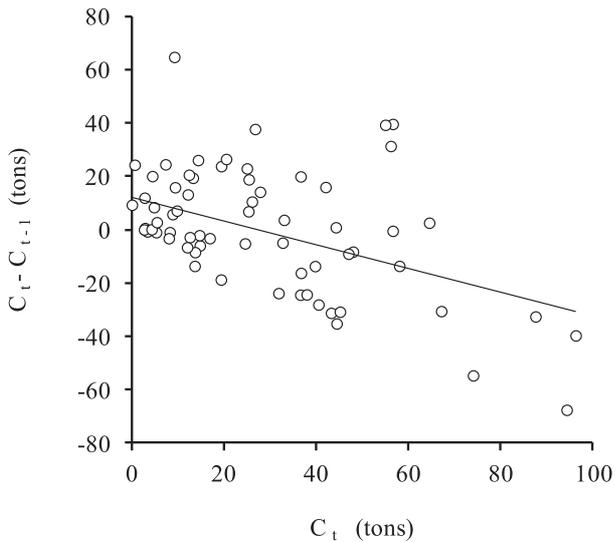


Fig.50 Relationship between catch ( $C_t$ ) and difference of catch from the prior year ( $C_t - C_{t-1}$ ) of icefish in Lake Abashiri. Spearman's correlation coefficient:  $r_s = -0.350$ ,  $n=72$ ,  $p=0.003$ .

変化を Fig. 51 に示した。漁獲初日の CPUE は 1998 年の  $3.8 \times 10^3$  個体/網から 1985 年の  $198.4 \times 10^3$  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  $16.447 \times 10^6$  個体から 1985 年の  $487.590 \times 10^6$  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 ヶ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  $82.037 \times 10^6$  個体、1992 年は  $166.365 \times 10^6$  個体、1998 年は  $83.252 \times 10^6$  個体、2001 年は  $85.543 \times 10^6$  個体、2004 年は  $126.030 \times 10^6$  個体、2005 年は  $36.763 \times 10^6$  個体、2006 年は  $212.653 \times 10^6$  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/ $\text{m}^2$ ) 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  $N_0$  との関係を生産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)。

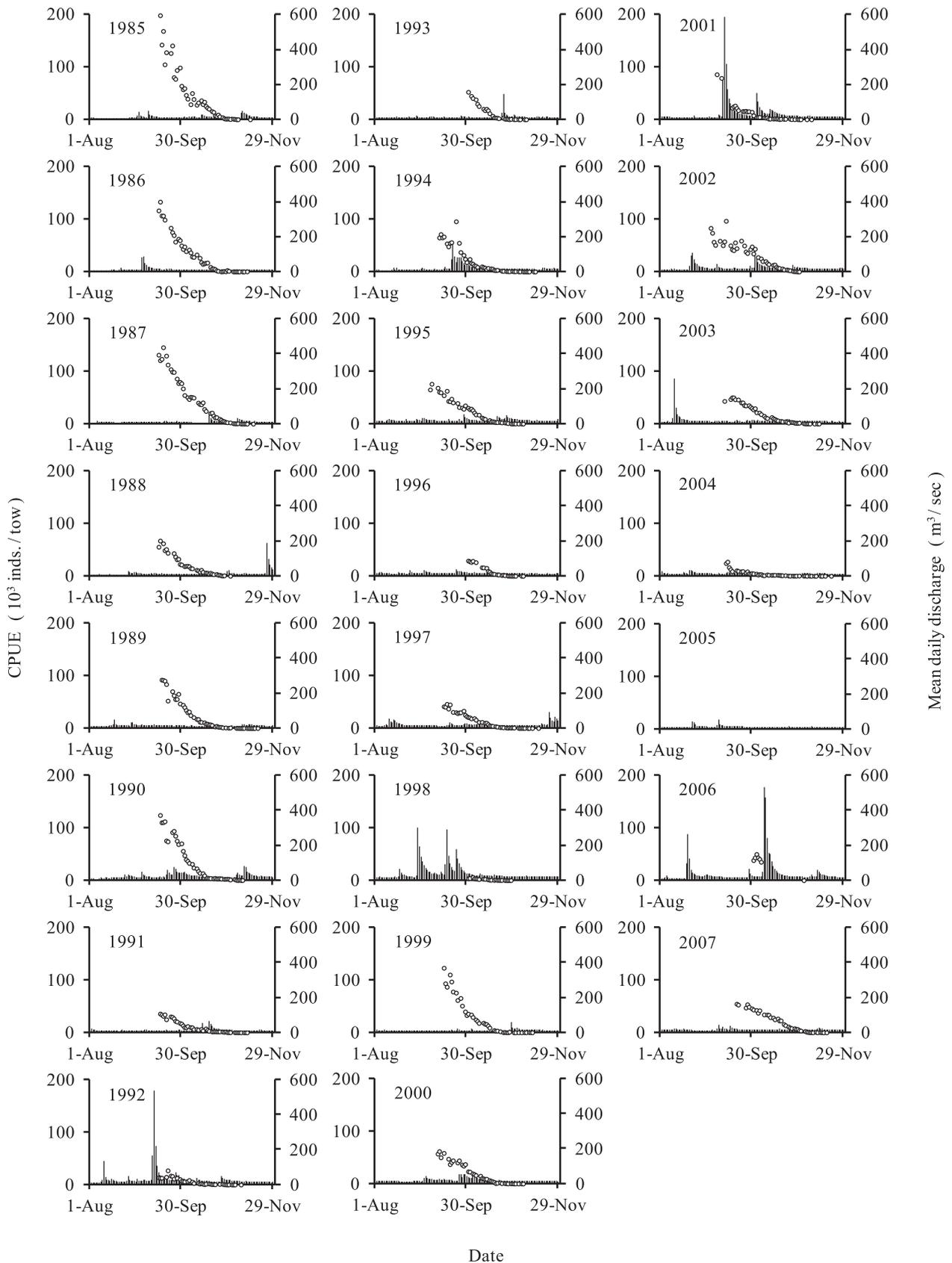


Fig.51 Temporal changes in mean daily discharge (m<sup>3</sup>/sec) and daily CPUE (10<sup>3</sup> inds./tow) of icefish in Abashiri River System. Vertical bar: daily discharge. White circle: daily CPUE.

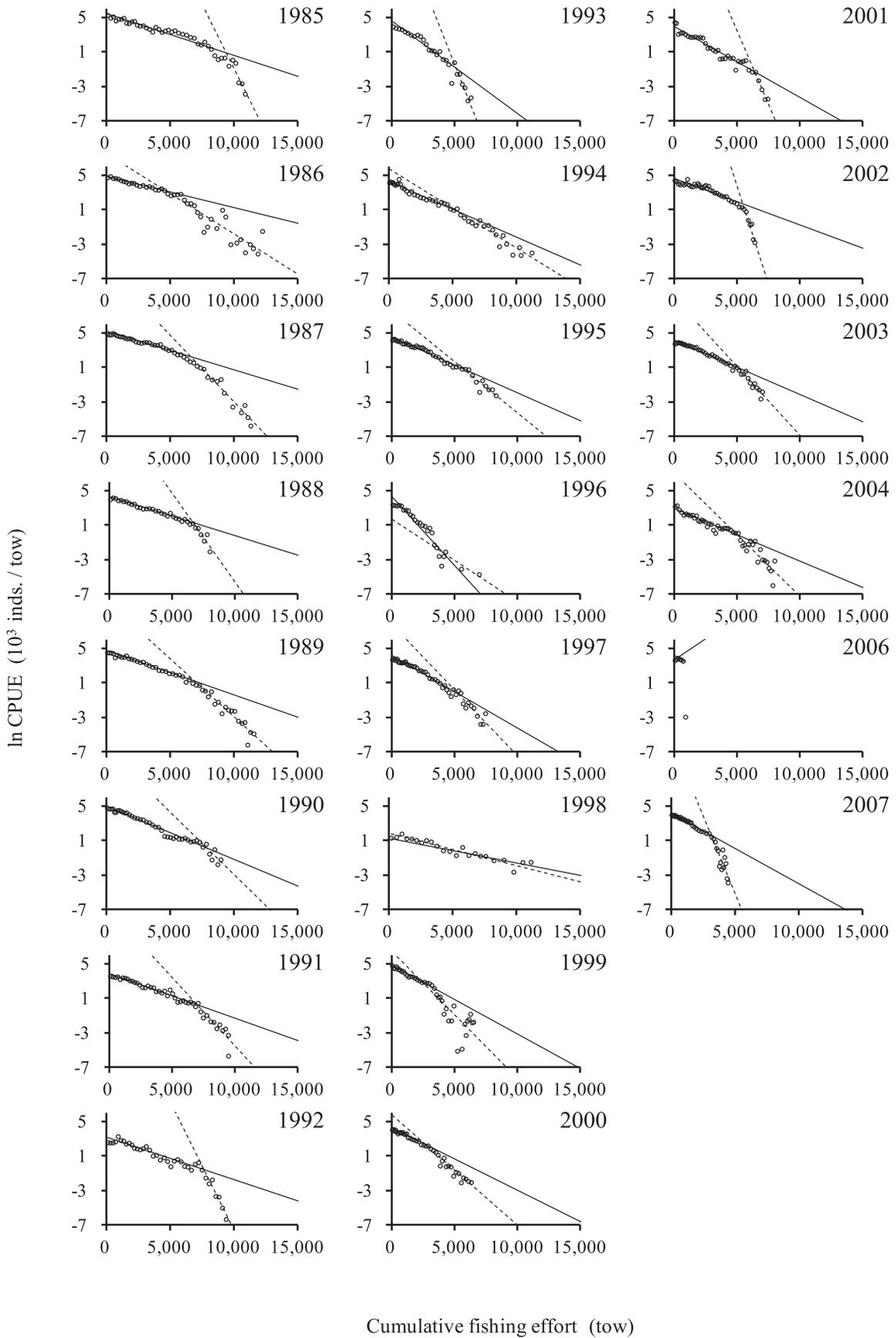


Fig.52 Relationship between cumulative fishing effort (tow) and ln CPUE ( $10^3$  inds. / tow) of icefish in Lake Abashiri. Solid and broken lines indicate the regression lines before and after seaward migration of icefish, respectively.

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.) <sup>*1</sup>	Estimated parameters and result of $F$ -test (Model 1)					
	kg	$10^3$ inds.			Mean body weight (g)	a <sup>*2</sup>	b <sup>*3</sup>	$R^2$ <sup>*4</sup>	$F$ <sup>*5</sup>	$p$ <sup>*6</sup>
1985	80,673	459,300	0.176	487,590	5.470	-4.87E-04	0.919	410.175	2.89E-21	
1986	55,184	319,974	0.172	353,407	4.846	-3.60E-04	0.965	518.925	2.95E-15	
1987	93,672	362,243	0.259	383,659	5.106	-4.30E-04	0.962	781.671	1.49E-23	
1988	26,048	154,728	0.168	161,141	4.292	-4.54E-04	0.981	1,450.197	1.15E-25	
1989	65,254	210,948	0.309	215,026	4.705	-5.14E-04	0.981	1,493.495	1.69E-26	
1990	67,945	241,703	0.281	237,162	4.994	-6.22E-04	0.973	1,281.812	9.61E-30	
1991	36,973	89,683	0.412	92,581	3.874	-5.20E-04	0.963	829.374	1.88E-24	
1992	13,863	46,908	0.296	45,800	3.117	-4.93E-04	0.908	287.633	1.36E-16	
1993	26,215	80,794	0.324	92,933	4.605	-1.08E-03	0.889	160.310	5.24E-11	
1994	45,100	114,166	0.395	114,991	4.309	-6.47E-04	0.946	454.269	5.46E-18	
1995	46,309	139,962	0.331	144,249	4.534	-6.46E-04	0.970	1,022.394	7.36E-26	
1996	14,590	39,831	0.366	51,964	4.424	-1.61E-03	0.904	197.131	3.82E-12	
1997	37,193	73,547	0.506	75,996	4.161	-8.44E-04	0.964	883.689	2.12E-25	
1998	13,124	30,655	0.428	16,447	1.796	-3.66E-04	0.797	47.025	1.75E-05	
1999	29,911	147,865	0.202	152,269	4.801	-7.99E-04	0.967	471.523	2.68E-13	
2000	36,810	86,621	0.425	92,136	4.200	-7.24E-04	0.951	371.657	6.20E-14	
2001	20,908	67,120	0.312	63,843	3.961	-8.23E-04	0.935	N.D.	N.D.	
2002	47,645	180,332	0.264	197,039	4.673	-5.43E-04	0.887	260.137	3.26E-17	
2003	38,344	102,640	0.374	106,238	4.212	-6.36E-04	0.972	1,068.656	1.37E-25	
2004	13,618	32,610	0.418	31,076	2.945	-6.12E-04	0.907	N.D.	N.D.	
2005	0	0	-	-	-	-	-	-	-	
2006	9,582	32,487	0.295	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	N.D.	
2007	25,939	75,019	0.346	80,130	4.189	-8.24E-04	0.972	873.736	5.73E-21	

<sup>\*1</sup> Size of population at the beginning of the fishing season<sup>\*2</sup> Regression intercept<sup>\*3</sup> Regression slope<sup>\*4</sup> Coefficient of multiple determination<sup>\*5</sup> Variance ratio<sup>\*6</sup> 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 <sup>3</sup> 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 <sup>3</sup> 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 <sup>3</sup> 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 <sup>2</sup>	-	-	-	-	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 <sup>3</sup>	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 <sup>3</sup> 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 <sup>3</sup> 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 <sup>3</sup> 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 <sup>6</sup> 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	-	

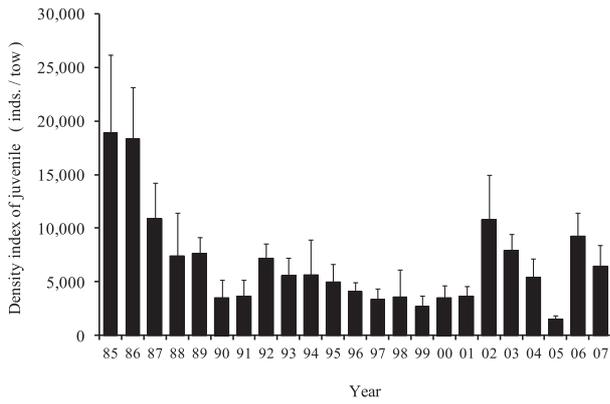


Fig.53 Annual change in mean density index with SE of juvenile icefish in Lake Abashiri from 1985 to 2007.

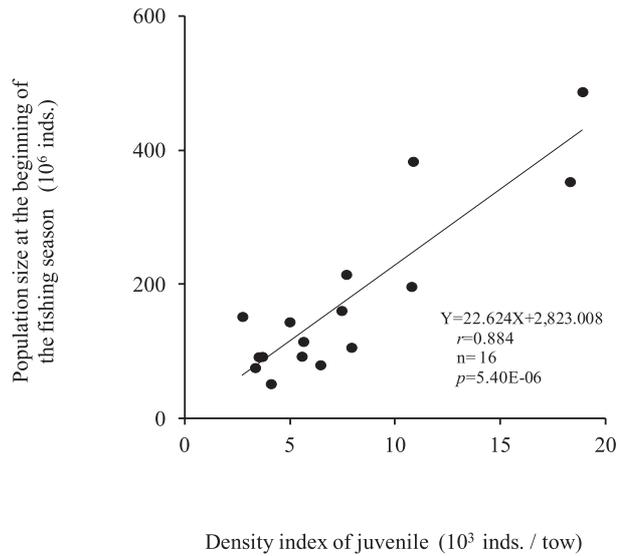


Fig.54 Relationship between density index of juvenile icefish and population size at the beginning of the fishing season.

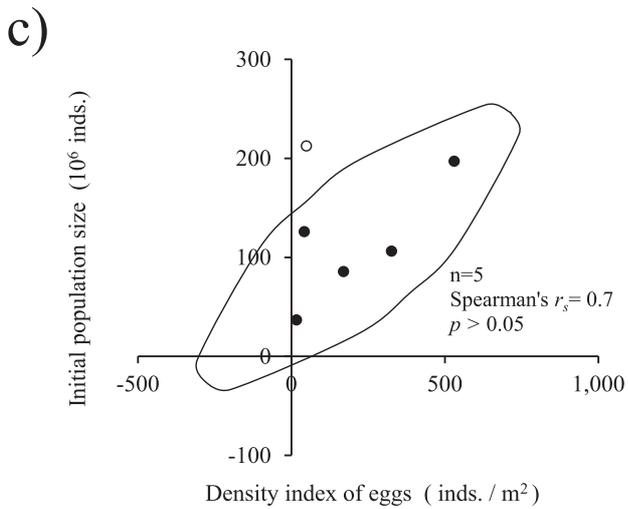
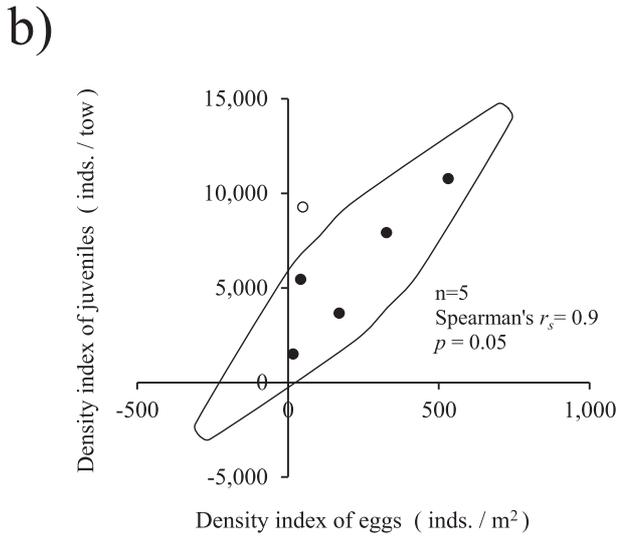
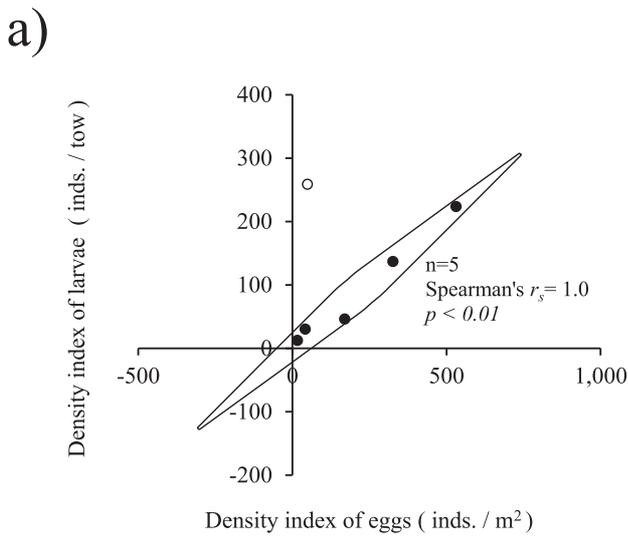


Fig.55 Relationship between density indexes of egg and larva (a), juvenile (b) or initial population size (c).Ellipses indicate the 95%-confidence area. A white spot indicates outlier point in 2006.

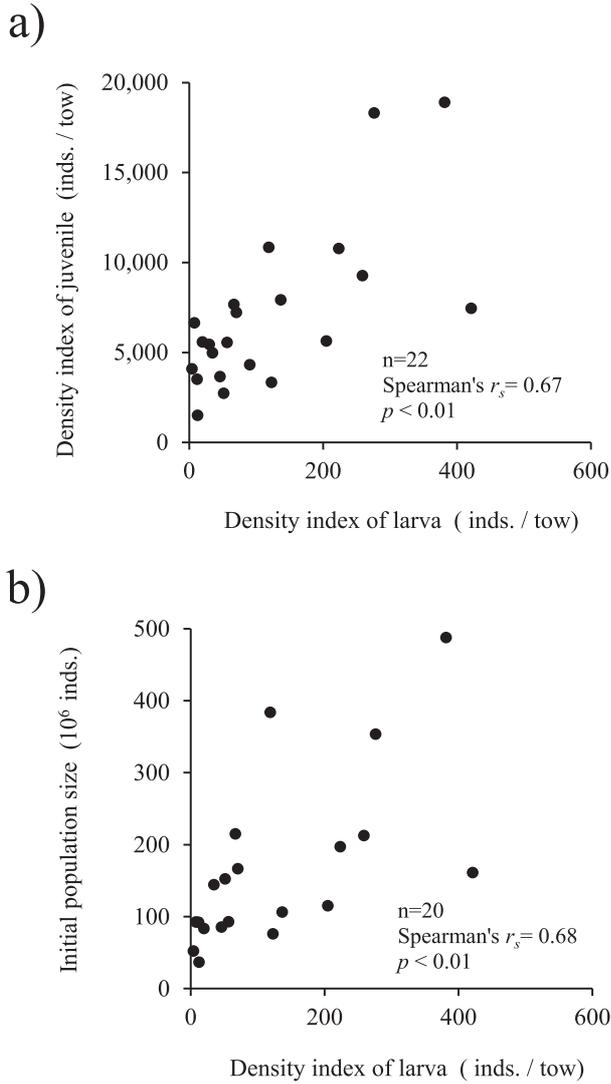


Fig.56 Relationship between density indexes of larva and juvenile (a) or initial population size (b).

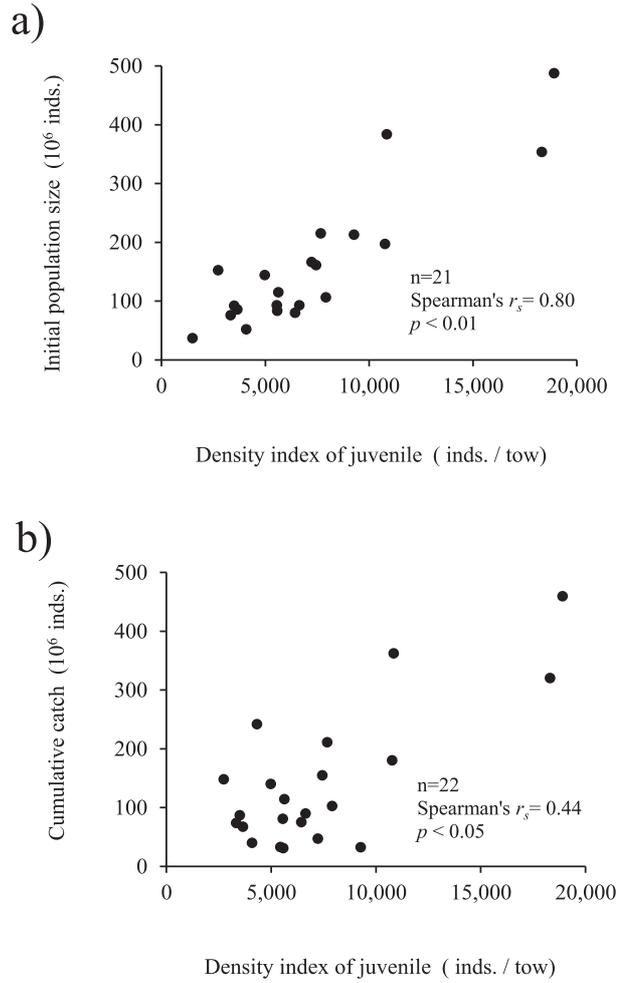


Fig.57 Relationship between density indexes of juvenile and initial population size (a) or cumulative catch (b).

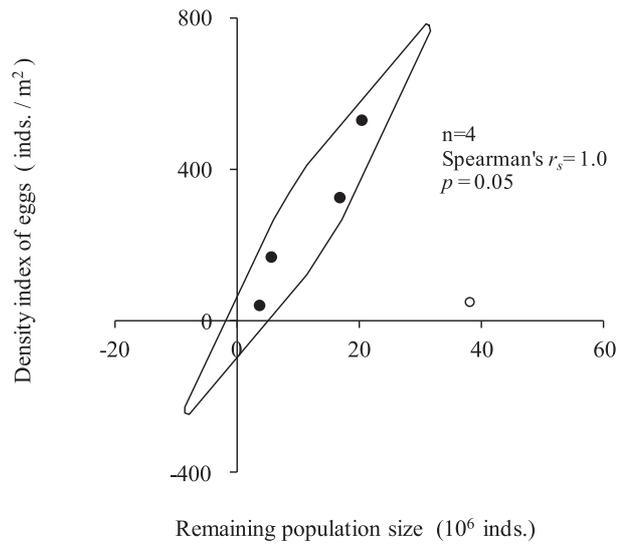


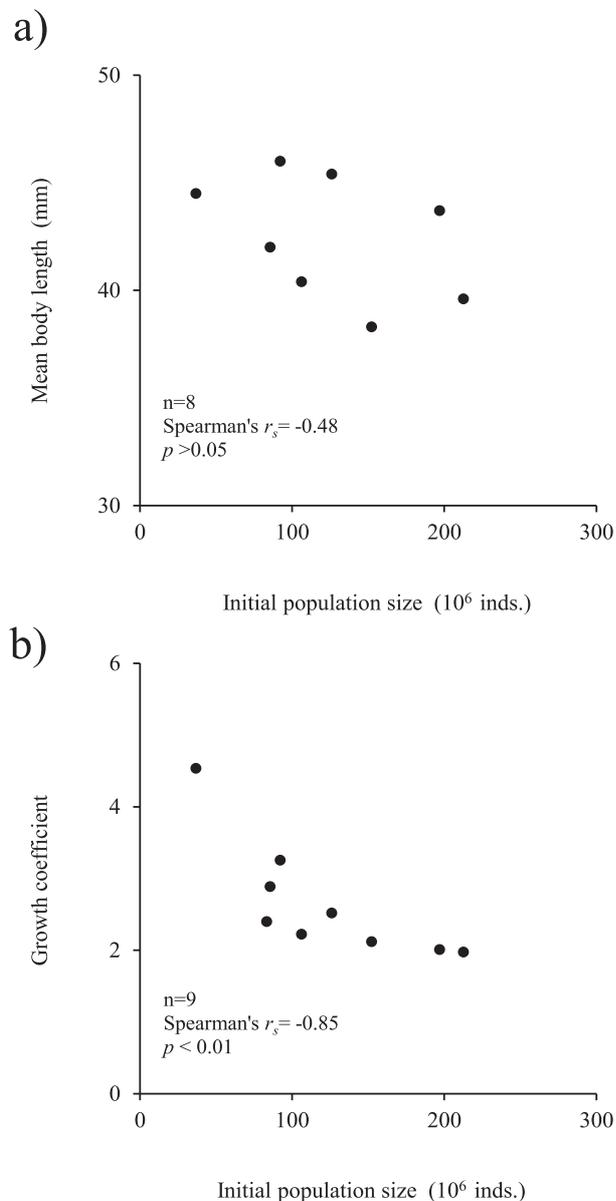
Fig.58 Relationship between remaining population size and density indexes of egg. An ellipse indicates the 95%–confidence area. A white spot indicates the outlier point.

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わかった。

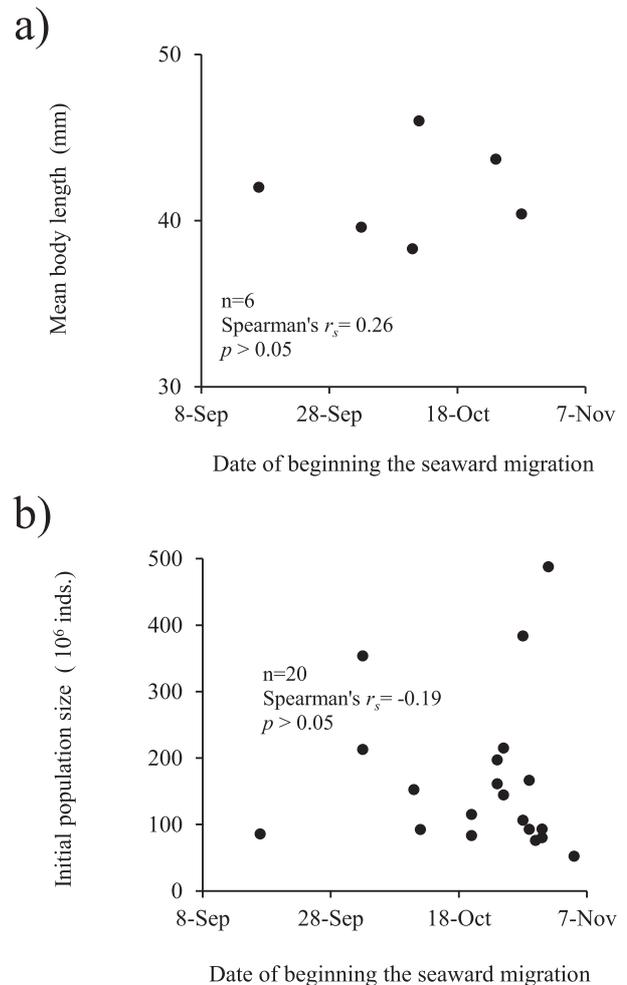
降海開始日と稚魚の平均体重ならびに  $N_0$  との間には、両者ともに明瞭な関係は認められなかった (Fig. 60)。また、多くの年で降海開始日は10月下旬に集中する傾向を示した。

**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  $36.210 \times 10^6$  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  $31.345 \times 10^6$  個体と極大値に近似し、環境収容力 ( $K$ ) は  $106.597 \times 10^6$  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 $N_{MSY}$  ( $31.345 \times 10^6$  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 $K$  ( $106.597 \times 10^6$  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瀬沼個体群 (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

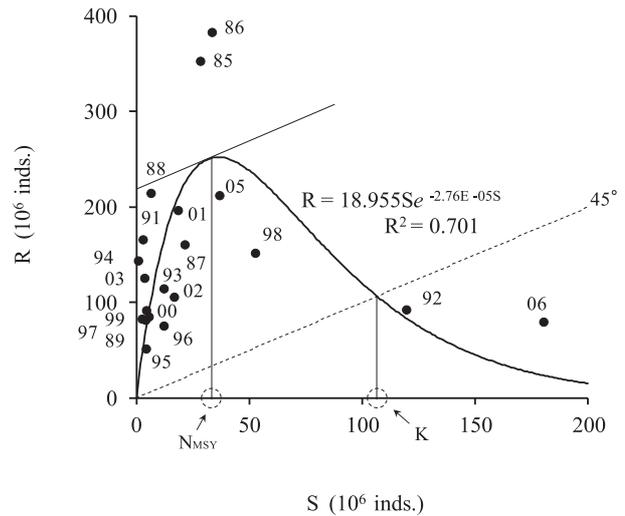


Fig.61 Ricker stock–recruitment curve estimated for icefish in Lake Abashiri. S: Spawning adults, R: Recruitment.

走湖産シラウオのCPUE減少パター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、シラウオが移植された記録はなく、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 $N_{MSY}$ ( $31.345 \times 10^6$ 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 $212.653 \times 10^6$ 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 $K$ ( $106.597 \times 10^6$ 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  $31.345 \times 10^6$  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、それにもなっ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。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、 $36.763 \times 10^6$ 個体～ $487.590 \times 10^6$ 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 $31.345 \times 10^6$ 個体、環境収容力 ( $K$ ) は $106.597 \times 10^6$ 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。本研究をはじめると同時に、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 (*Leuncopsarion 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, 大東淳一, 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; 941 pp.
- 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; 38 pp.
- 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.
- 榎 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—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—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—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—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—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—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. 宍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.