

## 鵒川沿岸におけるシシャモ仔稚魚の分布と魚体の生化学的性状

虎尾 充<sup>\*1</sup>, 工藤 智<sup>2</sup>

<sup>1</sup>北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場道東支場,

<sup>2</sup>北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場

Distribution and biochemical conditions of shishamo smelt *Spirinchus lanceolatus* larvae and juvenile in coastal waters off Mukawa River mouth

MITSURU TORAO<sup>\*1</sup> AND SATOSHI KUDOU<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Hokkaido Research Organization, Doto Research Branch, Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, *Nakashibetsu, Hokkaido 086-1164*,

<sup>2</sup>Hokkaido Research Organization, Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, *Eniwa, Hokkaido 061-1433, Japan*

The spatial distribution and biochemical conditions of shishamo smelt *Spirinchus lanceolatus* larvae and juvenile were examined to elucidate the early life history of this species in the coastal waters. Shishamo smelt were collected with sledge nets in the coastal waters off Mukawa River mouth from May to July in 2004-2006. Shishamo larvae were collected from mid-May or mid-June, the highest densities in each year were observed in a range from 12 to 14 °C in water temperature. The total length of shishamo smelt collected was in a range of 9.3-42.4 mm. During the years of our study, the size distributions were unimodal. Although the RNA/DNA ratio showed a high value of 4-12 in 15-20 mmTL, it decreased rapidly to 25 mmTL. And then the ratio reached a constant level in 2-6 around 30 mmTL. The triglyceride/phospholipid ratio was in a range of 0.14-0.85, and was linearly related to total length. The biochemical state is assumed to fluctuate with the body size class of shishamo larvae and juveniles, and was not necessarily constant within the same year class.

キーワード : RNA/DNA比, *Spirinchus lanceolatus*, シシャモ, トリグリセリド/リン脂質比, 分布, 鵒川

シシャモ *Spirinchus lanceolatus* は北海道太平洋沿岸に分布する日本の固有種であり (McAllister, 1963), 地域の重要な水産資源として古くから利用されている。遡河回遊魚であるシシャモは10~12月にかけて産卵のために河川に遡上し, 河口から数kmの浅瀬の砂礫底を好んで産卵する (伊藤, 1964; 尾身, 1978; 佐川ら, 2003; 新居ら, 2006)。受精卵は沈性粘着卵で (伊藤, 1964), 砂礫底に付着し発生する (足田, 1958a; 岡田ら, 1975, 1976; 佐川ら, 2003)。翌年の4~5月に孵化した仔魚は全長6~9mmで直ちに流下し (尾身, 1978), 沿岸域において5月上旬までの浮遊生活を経て少なくとも7月頃まで水深10m程度の海底近くに分布すると考えられている (北海道立水産孵化場・室蘭地区水産技術普及指導所, 2002; 工藤・春日井, 2004)。その後, 主に水深20~30mの沿岸域で深淺移動を繰り返しながら

成長し (上田・三原, 2009), 約1年半の海洋生活を経て成熟し河川へ遡上する。

現在, シシャモはほとんどが小型底曳き網の一種のししゃもこぎ網漁業によって10~12月の比較的短期間に漁獲される。1971年以前は全道で年間1,000~3,000トンの漁獲があったが, 1970年代に入り漁獲量は激減し1988年には400トンを超えなくなった (虎尾, 2005)。襟裳岬より西側のえりも以西海域の資源の減少は深刻で, 漁獲量はさらに落ち込み1990年には年間漁獲量がわずか49トンとなった。このため, 漁業者が1991~1994年の4年間, 自主休漁を行うなどの資源保護対策を実施した (森, 2003; 虎尾, 2005)。この結果, 漁獲量の回復傾向が見られ安定したかに見えたが近年漁獲量の変動が大きくなっており, 原因究明が急務である。

これまでの研究によって、シシャモの卵発生過程(足田, 1958; 尾身, 1977) や形態形質(伊藤, 1958a; 1958b), 資源動態(小林ら, 1985) などが明らかにされてきている。また、遺伝的な解析から、十勝・釧路地方を含むえりも以東海域の集団と鵜川沿岸を含む西側のえりも以西海域に分布する集団は、異なる系群と考えられている(鈴木ら, 2000)。このうち、鵜川は沙流川と並んでえりも以西海域のシシャモ資源を支える主要な産卵河川である(新居ら, 2006)。しかし、シシャモの降海後の初期生活期に関する報告は少なく、鵜川沿岸でのシシャモ仔稚魚期に関する知見は北海道立水産孵化場・室蘭地区水産技術普及指導所(2002), 工藤・春日井(2004) による分布と食性に関する報告の他には見当たらない。

一般的に魚類の減耗は初期生活期に大きく、その主要な要因は飢餓と被食、あるいはその相互作用とされる(Houde, 1987)。飢餓に陥った仔魚は捕食回避能力が低下し被食による減耗が増加する(Purcell *et al.*, 1987) ことや、飢餓が低成長率につながり(Buckley, 1982; 1984) 捕食されやすい体サイズの期間を長く過ごすことによる減耗の増大も指摘されている(Folkvord and Hunter, 1986; Rice *et al.*, 1993)。シシャモにおいても仔稚魚期の栄養状態と成長率の把握は、初期生活期における減耗過程を明らかにする上で重要である。栄養状態や成長率の評価手法として、多くの魚類仔稚魚でRNA/DNA比やトリグリセリド/リン脂質比(以下、TG/PL比)などの生化学的な指標が用いられている。RNA/DNA比の仔稚魚のコンディション評価への利用は、DNA量が組織量に対して一定であるのに対し細胞内のRNA量はタンパク合成の活発さと関連することに基づいている。したがってRNA/DNA比はタンパク質合成の指標であり、魚類仔魚の栄養状態および成長率の有効な指標となる(Buckley, 1984; Clemmesen, 1994; Ferron and Leggett, 1994; Westerman and Holt, 1994; Bergeron, 1997; Buckley *et al.*, 2000)。十分に摂餌し速い成長を示す仔魚では、飢餓状態の仔魚より高いRNR/DNA比を示す(Wright and Martin, 1985; Hovenkamp, 1990; Hovenkamp and Witte, 1991; Clemmesen and Doan, 1996; Garcia *et al.*, 1998; Ramirez *et al.*, 2001)。また、TG/PL比は細胞膜構成物質としてのPL量に対して、貯蔵エネルギーとしてのTG量の比率を用いて仔稚魚の栄養状態を評価するもので、TG/PL比が高い方が栄養の蓄積状態が良いと考えられる(例えばHakanson, 1989; 鈴木ら, 1994; Zenitani H, 1995)。これらの生化学的指標は仔稚魚の栄養状態評価の有効なツールであるが、RNA/DNA比やTG/PL比は、发育段階によってベースラインが異なるため、栄養状態や成長率の評価に用いるためには仔稚魚の发育に伴う動態を明らかにしておく必要がある。しかし、これまでシシャモ仔稚魚の

RNA/DNA比とTG/PL比を分析した報告はない。

本研究では、鵜川沿岸におけるシシャモ仔稚魚の分布を明らかにするため2004~2006年の5~7月にシシャモ仔稚魚の採集を試み、あわせて採集されたシシャモ仔稚魚のRNA/DNA比およびTG/PL比を分析した。

## 試料及び方法

**シシャモ仔稚魚の採集と測定** シシャモ仔稚魚の採集は2004~2006年の5~7月に原則隔週で実施した。採集地点は、鵜川河口沖と河口から約2km離れた左右両岸の3ライン上の水深約3, 6, 9mの定点とした。採集にはソリネット(開口部高さ0.3m, 幅1.5m, 網長20m, 目合いメッシュ5mm, 袋網1mm)を用い、各採集地点で300~500m底層曳きして採集した(Fig.1)。採集した魚類は10%海水ホルマリンで固定して実験室に持ち帰り、シシャモ仔稚魚を同定し選別した後、採集尾数を計数し全長の測定を行った。また、一部のシシャモ個体は選別後にドライアイスで凍結して持ち帰り、RNA/DNA比とTG/PL比の測定に用いた。仔稚魚採集時にはソリネットにデータロガー(MFS-Mk/DおよびACT-HR, アレック電子)を装着し、海洋物理環境(水深, 水温, 塩分)を記録した。シシャモ仔稚魚の分布密度(CPUE, 尾/100m<sup>2</sup>)はソリネットによる仔稚魚採集尾数を採集面積(ソリネット幅×曳網距離)で除して求めた。**RNA/DNA比およびTG/PL比の分析** 凍結して実験室に持ち帰ったシシャモ仔稚魚を用いてRNA/DNA比とTG/PL比の分析を行った。RNAとDNAの抽出・定量は中野(1988)の記述によるSTS変法に従って行った。TGとPLは、三坂ら(2004)に従って、試料をエタノール・エーテル混液

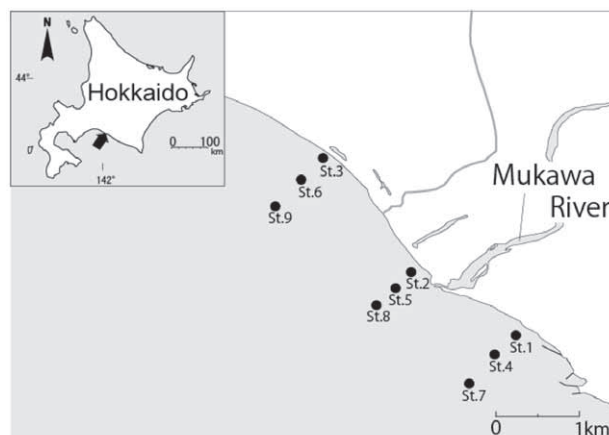


Fig.1 Map showing the sampling site where the shishamo smelt larvae and juvenile were collected in the coastal waters off Mukawa River mouth. Solid circles indicate sampling stations.

(V/V:3/1) でホモジナイズし、遠心分離 (800G, 20分) した上澄みを市販の脂質測定キット (トリグリセリドE-テストワコー, リン脂質C-テストワコー, 和光純薬工業, 大阪) を用いて測定した。いずれの分析も個別に行った。

結果

**仔稚魚の採集状況** シシャモ仔稚魚の出現時期は年によって異なり、2004年は5月中旬、2005年は5月下旬、最も遅い2006年には6月中旬から採集された (Fig. 2, Table 1)。6月中旬以降のCPUEを採集年ごとに比較すると (Fig. 3), 2004年には6月中旬~7月上旬まで35~46尾/100m<sup>2</sup>のCPUEであった。2005年は6月下旬に69.2尾/100m<sup>2</sup>と高いCPUEであったが6月上旬, 7月中旬はそれぞれ26尾/100m<sup>2</sup>, 37尾/100m<sup>2</sup>と3年間では低い値であった。2006年には, 6月中旬が34.0尾/100m<sup>2</sup>とやや低いCPUEだったが, 6月下旬に80.1尾/100m<sup>2</sup>, 7月下旬に81.4尾/100m<sup>2</sup>と3年間の中では最も高いCPUEであった。2004年の地点別の分布状況を見ると, 早い時期 (5月中~下旬) には水深3~6mの浅い地点に分布し, その後は水深9mの地点でも採集された。

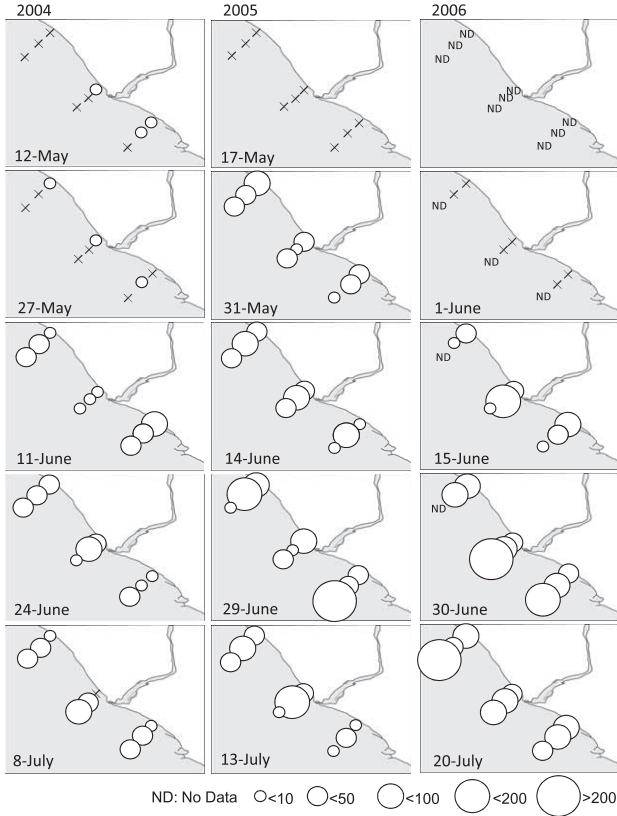


Fig.2 Seasonal changes in horizontal distributions of shishamo smelt in the coastal waters of the river mouth from 2004 to 2006. The diameter of each circle is drawn in CPUE (fish/100m<sup>2</sup>). A density scale is shown in the figure. Crosses: not collected.

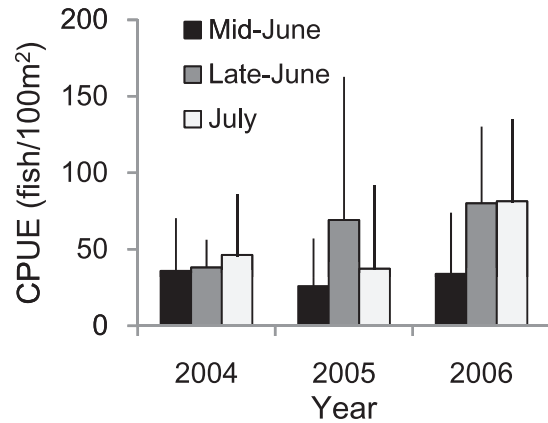


Fig.3 Changes in CPUE of shishamo smelt larvae and juvenile captured in the coastal waters of the river mouth from mid-June to Early July in 2004-2006. Vertical bars show standard deviations between the sampling stations.

Table 1 Water temperature, salinity, and number of shishamo smelt collected in the coastal waters of Mukawa river mouth

Year	Date	Water temperature (°C)	Salinity (psu)	Number of shishamo smelt collected										Total length		
				St.1	St.2	St.3	St.4	St.5	St.6	St.7	St.8	St.9	Total	mean	S.D.	
2004	12 May	5.3	30.6	5	24	0	6	0	0	0	0	0	0	35	11.48	1.48
	27 May	7.2	31.3	1	6	40	3	0	2	0	0	0	52	15.45	1.53	
	11 June	11.2	31.0	201	3	15	119	39	161	277	5	143	963	18.50	1.42	
	24 June	14.3	30.8	17	78	140	62	395	146	58	34	94	1,024	21.83	1.72	
	8 July	12.5	32.3	6	2	21	192	107	148	125	258	67	926	26.55	1.88	
2005	17 May	6.6	30.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	
	31 May	10.0	30.0	288	119	606	142	48	254	20	146	270	1,894	16.20	1.34	
	14 June	10.1	31.2	8	232	190	47	376	385	24	190	193	1,645	19.66	1.53	
	29 June	12.5	32.4	108	386	518	50	27	456	1,160	52	20	2,776	21.96	3.77	
13 July	14.3	32.2	34	79	231	74	1,000	448	18	18	102	2,005	26.87	2.22		
2006	1 June	8.0	32.4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-	-	
	15 June	9.6	31.1	359	293	64	242	742	61	20	25		1,806	N.D.	N.D.	
	30 June	12.0	31.5	152	362	438	436	577	352	414	1,070		3,801	23.12	1.83	
	20 July	16.4	32.2	324	279	443	457	448	211	67	321	923	3,473	29.73	2.94	

2004~2006年を通じて採集時の水温は5.3~16.4°C (Table 1) で, 各年で最もCPUEが高かったときの水温は12~14°Cであった (Fig. 4)。採集時の水温が最も低かったのは2004年5月12日の5.3°Cで, St.1, 2, 4でシシャモが採集された。水温が6.6°Cだった2005年5月17日, 8.0°Cであった2006年6月1日にはいずれの地点でも仔魚が採集されなかった。2006年7月20日には16.4°Cと最も水温が高かったが全ての地点でシシャモが採集された。また, 採集時の塩分は30.0~32.4psuで, 調査期間中は時期による塩分濃度の違いは見られなかった (Table 1)。

**仔稚魚の体長組成** 各採集年で最もCPUEが高かった6月下旬のサンプルについて, 採集水深 (3, 6, 9m) ごとのシシャモの全長の平均値についてTukey-Kramerの多重比較検定を行ったが, 有意差は認められなかったため (5%水準), 採集日ごとに全地点をまとめてFig. 5に示した。3年間で最も早く採集された2004年5月12日のシシャモの平均全長は11.5±1.5mmであった。本研究で得られた最も大きな個体は全長42.4mmで, 2006年7月20日に採集されたものであった。2004年5月中旬に採集されたシシャモ仔稚魚の11.48mmだった平均全長は7月上旬に26.55mmとなった。2005年は16.20~26.87mm, 2006年には29.73mmまで成長した。

**RNA/DNA比およびTG/PL比** RNA/DNA比の分析に用いた全長15~40mmにおいて, シシャモ仔稚魚のRNA/DNA比は

成長に伴って低下した (Fig. 6)。全長15~20mmではRNA/DNA比の個体差が大きく, 4~12の範囲で高い値を示した。全長25mmにかけてRNA/DNA比は低下し, 全長30mm以上では2~6の範囲で安定した。年級間で比較す

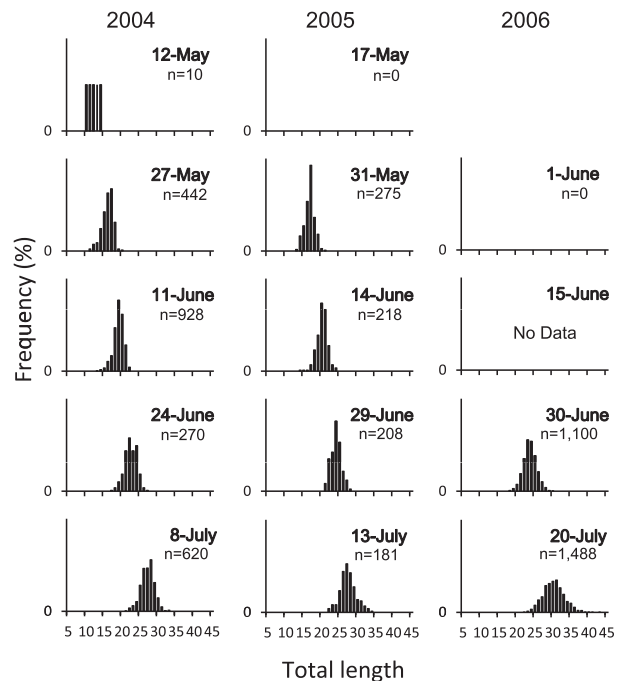


Fig. 5 Seasonal change in size distribution of shishamo smelt larvae and juvenile captured in the coastal waters of the river mouth from 2004 to 2006.

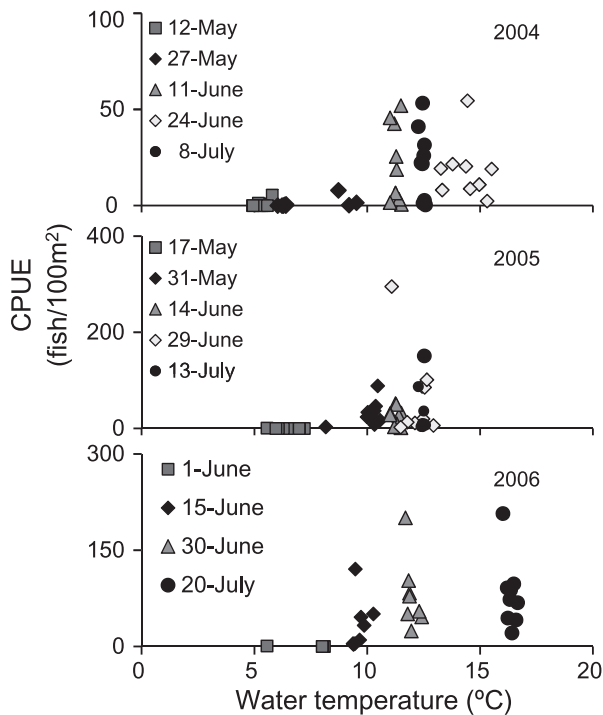


Fig. 4 CPUE of shishamo smelt larvae and juvenile and in relation to water temperature (°C) from 2004 to 2006.

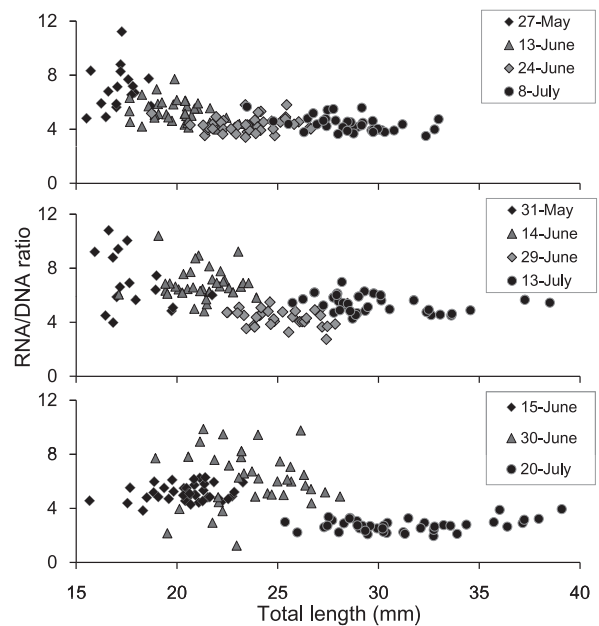


Fig. 6 Changes in the RNA/DNA ratio of shishamo smelt larvae and juvenile in 2004 (upper), 2005 (middle), and 2006 (lower).

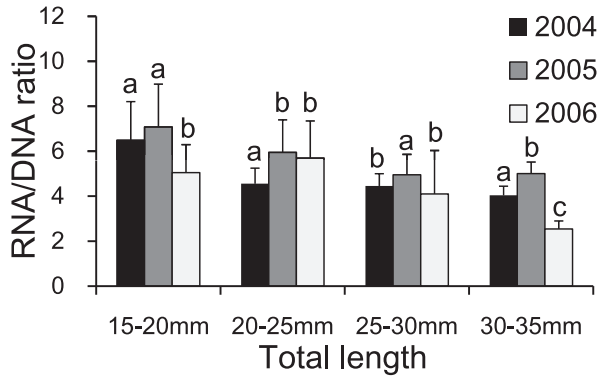


Fig. 7 Comparison between year classes of the RNA/DNA ratio of shishamo smelt by body size class. Vertical bars are expressed as the standard deviation. Columns with a different alphabetical letter at the same time are statistically different. Statistical significance was shown when  $p < 0.05$ .

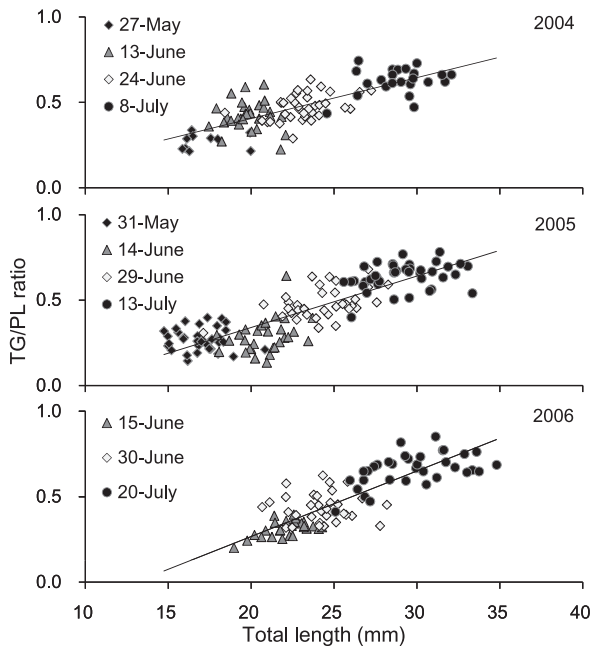


Fig. 8 Relationship between total length and TG/PL ratio for shishamo smelt larvae and juvenile from the coastal waters of Mukawa River mouth during 2004-2006. A significant correlation was observed between TL and TG/PL ratio in the three year-class.

$$2004: Y = 0.021X + 0.0038, r^2 = 0.518, n = 114$$

$$2005: Y = 0.0301X - 0.2615, r^2 = 0.727, n = 144$$

$$2006: Y = 0.0384X - 0.4999, r^2 = 0.772, n = 108$$

るため、便宜的に全長5mmごとにサイズクラスを区分しRNA/DNA比の比較を行った (Tukey-Kramerの多重比較検定, 有意水準5%, Fig. 7)。全長15~20mmでは2006年のRNA/DNA比のみ有意に低かった。20~25mmクラスでは2004年で有意に低かった。25~30mmクラスでは2004年

と2005年, 2004年と2006年に有意差はなく2005年と2006年には有意差が認められた。30~35mmクラスでは3群ともに有意差が認められ, 2005年が最も高く, 2006年が最も低い値であった。

一方, TG/PL比は0.14~0.85の範囲にあり, 魚体が大きくなるにつれて増加した (Fig. 8)。全長をX軸にとると, Y軸のTG/PL比との間には有意な正の相関が認められ, 回帰式は下記のとおりであった。

$$2004年: Y = 0.021X + 0.0038, r^2 = 0.518, n = 114$$

$$2005年: Y = 0.0301X - 0.2615, r^2 = 0.727, n = 144$$

$$2006年: Y = 0.0384X - 0.4999, r^2 = 0.772, n = 108$$

また, 全長20~25mmにおけるTG/PL比の個体差や年級間の差が大きいように見られた。

## 考 察

**鵜川沿岸におけるシシャモ仔稚魚の分布** 鵜川河口沿岸では5月中旬から遅くとも7月中旬まで水深3~9mの底層付近にシシャモ仔稚魚が分布することが確認された。沿岸域への出現時期は調査を行った3年間で異なり, 2004年では5月中旬, 2005年は5月下旬, 2006年では6月上旬以降に出現したと考えられた。沿岸水温とシシャモ仔稚魚の出現時期には明瞭な関係性は見られず, 鵜川沿岸におけるシシャモ仔稚魚の出現時期は, 河川からの加入時期に依存するのかもしれない。沿岸域に加入したシシャモ仔稚魚の分布には一定の方向性は見られず, 鵜川河口の沖合また左右両岸の採集地点で採集された。2004年の採集状況を見ると, 早い時期ほど水深3~6mの岸に近い採集地点で仔稚魚が採集された。また, ソリネットの底層曳きによって採集を行った本研究では, 全長は最小で9.5mm, 最も採集の早かった2004年5月12日に平均全長11.5mmの仔魚が採集された。鵜川沿岸において, 5月上旬まではシシャモ仔稚魚は水深2m前後の砕波帯の表層に分布することが調べられている (北海道立水産孵化場・室蘭地区水産技術普及指導所, 2002)。鵜川から沿岸域に加入したシシャモ仔稚魚は5月中~下旬にかけて, ごく沿岸に近い砕波帯において全長11mm前後で浮遊生活から底層への生活に移行すると考えられる。底層への生息場所の移行後, シシャモ仔稚魚は底層付近の浮遊性カイアシ類とその卵, 底生動物のアミ類や十脚類幼生を利用しており (工藤・春日井, 2004), 生息場所の移行と餌生物の切り替えはシシャモ仔稚魚の生残にとって重要な生活史上のイベントと推察される。

シシャモ仔稚魚が採集された時の水温は5.3~16.4°Cで, 各年で最もCPUEが高かったときの水温は12~14°Cであった。工藤・春日井 (2004) は, 水温9~11°Cでシシャモ仔稚魚の高い分布が見られたとしている。また, シシャモ幼

魚・未成魚も比較的低温(4~13°C)に分布し水温の上昇に伴ってより水深の深い地点へ移動することが示唆されている(上田・三原, 2009)。これらのことから、シシヤモは仔稚魚・幼魚・未成魚期を通じて14°C以下の低温を選好し分布すると推定される。しかし、水温が16°Cを越えた2006年7月20日にも多くの仔稚魚が採集されており、必ずしも水温が分布の制限要因にはなっていない。また、採集時の塩分は30~32.4psuであったがCPUEとの関係性は明瞭ではなく、シシヤモ仔稚魚の分布には、この範囲での塩分であれば影響は少ないと考えられる。日本海から太平洋に流出する津軽暖流水は5~6月から渡島半島南東部から徐々に拡大し、7月には分布範囲を急速に広げ日高沿岸の陸棚縁に達する(大谷ら, 1971)。津軽暖流水の特性は温暖かつ高塩分(塩分33.6psu以上, 水温6.0°C以上)であることにある(大谷, 1971)。本研究では33psu以上の高塩分の水塊は観察されず、津軽暖流水の影響はシシヤモが分布するごく沿岸までは及んでいないと考えられるが、夏季以降のシシヤモ仔稚魚の分布と津軽暖流水の勢力の関係についても今後の研究の中で考慮する必要がある。

**RNA/DNA比およびTG/PL比の変動** RNA/DNA比やTG/PL比は栄養状態や成長率を反映するが、発育段階によってベースラインが異なり(中野, 1991)、単純に比較することは出来ない。シシヤモのRNA/DNA比は発育初期に高く全長25mmにかけて急激に低下した。発育初期のRNA/DNA比の低下は他魚種でも示唆されており(里見, 1969; 中野ら, 1985; 福田ら, 1986a; 福田, 1988; 虎尾, 2012)、福田(1986b)は魚類の初期成長に一般的な性質かもしれないと述べている。本研究で観察された全長25mmにかけてのRNA/DNA比の低下はシシヤモの生化学的な発育特性を反映したものと考えられる。発育段階によってRNA/DNA比が大きく変動する場合、発育段階ごとに年級群比較を行うことで、栄養状態の年級群差を検討することが可能である。しかし、現時点ではシシヤモの発育段階区分に関する知見はなく、体サイズごとに比較することが次善の検討方法である。体サイズ別に年級群間の比較を行ったところ、RNA/DNA比の変動には特徴的な傾向は見られなかったが、有意な差を示す群があった。年によって異なる餌条件や水温などの環境要因にRNA/DNA比の変動が影響を受けるとすれば、RNA/DNA比がシシヤモ仔稚魚のコンディションの指標となる可能性がある。一方、TG/PLは魚体が大きくなるとともに直線的に増加した。その中でも全長20~25mmではTG/PL比の個体差が大きく、2005年では低い個体が多く見られた。これら2つの生化学的指標の推移から、シシヤモでは特に全長25mmまでに食性や生息場所の変化などを伴う発育段階の移行が示唆される。近縁種のワカサギでは発育段階の移行と食性移行に対応して

RNA/DNA比が大きく変化することが明らかとなっている(虎尾, 2012)。シシヤモでは、3年間通じて全長15~20mmでのRNA/DNA比の個体差が大きいことや、2005年に採集されたシシヤモ仔稚魚のTG/PL比が全長20mm以降に大きく低下していたことから、シシヤモ仔稚魚が浮遊生活から底生生活への移行後に栄養状態が低下している可能性がある。

今後、シシヤモ仔稚魚の発育段階を記載・区分し、野外で採集された仔稚魚に適用することで発育段階別の分布の情報が得られ、有効な情報が得られるであろう。また、発育に伴うRNA/DNA比の変動や摂餌状態とTG/PL比の関係を飼育実験で明らかにしておくことも必要である。

## 謝 辞

本研究を行うにあたり、胆振管内シシヤモ漁業振興協議会には本調査に対して多大なご支援をいただいた。胆振地区水産技術普及指導所の当時の職員の方々には、シシヤモ仔稚魚の採集に多大なご協力をいただいた。また、現北海道立総合研究機構栽培水産試験場調査研究部長前田圭司氏、同中央水産試験場資源管理部主査星野 昇氏には海産仔稚魚の調査手法についてご教示頂いた。東京大学大気海洋研究所猿渡敏郎博士にはシシヤモの同定に関して貴重な助言をいただいた。厚くお礼申し上げます。査読者には原稿に対し貴重なご意見をいただき、お礼申し上げます。本研究は2003~2006年に北海道が行った「以西太平洋海域のシシヤモ生残様式解明による資源安定化研究」による成果の一部である。

## 引用文献

- Buckley LJ. Effects of temperature on growth and biochemical composition of larval winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1982; 8: 181-186.
- Buckley LJ. RNA-DNA ratio: an index of larval fish growth in the sea. *Mar. Biol.* 1984; 80: 291-298.
- Folkvord A, Hunter JR. Size specific vulnerability of northern anchovy (*Engraulis mordax*) larvae to predation by fishes. *Fish. Bull.* 1986; 84: 859-869.
- 福田雅明, 矢野 豊, 中野 広, 杉山元彦. クロガシラガレイ稚魚の成長に伴うタンパク質量と核酸量の変化. *日水誌* 1986a; 52: 951-955.
- 福田雅明, 中野 広, 山本和久. ニシンの発育初期における体成分の変化. *北海道大学水産学部研究彙報* 1986b; 37: 30-37.

- 福田雅明. ニシン稚仔魚の発育過程—生化学的手法を用いた発育の推定—. 栽培技研 1988 ; 17 : 69-80.
- Hakanson JL. Analysis of lipid components for determining the condition of anchovy larvae, *Engraulis mordax*. *Mar. Biol.* 1989; 52: 313-31.
- 疋田豊治. 本邦産 *Argentinidae* の一新種について. 動物学雑誌 1958a ; 25 : 1-3.
- 疋田豊治. 柳葉魚 (シシヤモ) *Spirinchus lanceolatus* (HIKITA) の発生について. 北海道立水産孵化場研報 1958b ; 13 : 39-49.
- 北海道立水産孵化場, 室蘭地区水産技術普及指導所. 平成13年度受託研究 シシヤモ仔稚魚の沿岸環境における初期生態調査結果報告書. 北海道立水産孵化場, 恵庭. 2002 ; 10pp.
- Houde ED. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.* 1987; 2:17-29.
- 伊藤小四郎. 日高沿岸のシシヤモの計測値について. 北海道立水産孵化場研報 1958a ; 13 : 51-57.
- 伊藤小四郎. 柳葉(シシヤモ)の生殖巣並び卵卵数について. 魚類学雑誌1958b ; 7 : 57-60.
- 伊藤小四郎. シシヤモの生態Ⅲ 天然産卵について. 北海道水産孵化場研報 1964 ; 19 : 17-26.
- 小林美樹, 杉若圭一, 岡田鳳二. 鶴川および沙流川におけるシシヤモ資源の動態に関する考察. 北海道水産孵化場研報 1985 ; 40 : 95-101.
- 工藤 智, 春日井潔. シシヤモの海洋生活初期における資源生態調査 (受託研究). 魚と水 2004 ; 40 : 71-80.
- McAllister DE. A revision of the smelt family, *osmeridae*. *National Museum of Canada Bulletin* 1963; 191: 1-53.
- 三坂尚行, 水野伸也, 宮腰靖之, 竹内勝巳, 鷹見達也, 笠原 昇. 飢餓中のサクラマス当歳魚の肝臓におけるトリグリセライド含量およびグリコーゲン含量の変動. 日水誌 2004 ; 70 : 168-174.
- 森 泰雄. 14.シシヤモ.「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 ; 86-89.
- 中野 広, 安藤義秀, 白旗総一郎. 成長にともなうサケ稚魚の酸性フォスファターゼ活性, 総蛋白質, RNA およびDNA量の変化. 北水研研報 1985 ; 50 : 71-77.
- 中野 広. 海産魚類初期生活史研究の手法13. 稚仔魚研究のための核酸の定量法. 海洋と生物 1988;54:23-26.
- 中野 広. 生体成分の生化学的分析.「魚類の初期発育(田中克編)」恒星社厚生閣, 東京. 1991 ; 60-70.
- 新居久也・村上一夫・米田隆夫・上田 宏. シシヤモ *Spirinchus lanceolatus* の遡上河川における産卵場所と物理環境条件の関係. 日水誌 2006 ; 72 : 390-400.
- 岡田鳳二, 工藤 智, 林 和明. シシヤモ *Spirinchus lanceolatus* (HIKITA)の産卵生態 I . 北海道立水産孵化場研報 1975 ; 30 : 31-38.
- 岡田鳳二, 工藤 智, 林 和明. シシヤモ *Spirinchus lanceolatus* (HIKITA)の産卵における臀鰭の働きについて. 北海道立水産孵化場研報 1976 ; 31 : 155-161.
- 尾身東美. シシヤモの卵発生と卵発生速度に及ぼす水温の影響. 北水試月報 1977 ; 35 : 10-20.
- 尾身東美. 釧路地方の河川におけるシシヤモの卵分布状態と孵化仔魚の降海について. 北水試月報 1978 ; 35 : 12-28.
- 大谷清隆. 噴火湾の海況変動の研究: II. 噴火湾に流入・滞留する水の特性. 北海道大学水産学部研究彙報 1971 ; 22 : 58-66.
- 大谷清隆, 秋葉芳雄, 伊藤悦郎, 小野田勝. 噴火湾の海況変動の研究: IV. 津軽暖流水の流入・滞留期の海況. 北海道大学水産学部研究彙報 1971;22:221-230.
- Purcell JE, Siferd TD, Marliave JB. Vulnerability of larval herring (*Clupea harengus pallasii*) to capture by the jellyfish *Aequorea victoria*. *Mar. Biol.* 1987; 94:157-162.
- Rice JA, Miller TJ, Rose K, Crowder LB, Marschall EA, Trebitz AS, DeAngelis DL. Growth rates variation and larval survival: inference from an individual based size-dependent predation model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1993; 50: 133-142.
- 佐川志朗, 三沢勝也, 妹尾優二, 中村太士. 北海道南部小溪流河川におけるシシヤモの産卵場所選択. 魚類学雑誌 2003 ; 50 : 63-66.
- 里見至弘. コイ稚魚の体成分(核酸, リン脂質, 全窒素, 全燐, 水分)に及ぼす飽食と絶食の影響. 淡水研研報 1969 ; 19 : 47-72.
- 鈴木満平, 山下倫明, 藤田盛人, 菊地 弘, 中野 広, オルドニオ・リサ. 仔稚魚脂質の微量分析法. 中央水研研報 1994 ; 6 : 1-7.
- 鈴木研一, 小林敬典, 松石 降, 沼知健一. ミトコンドリアDNAの制限酵素切断型多型解析から見たシシヤモの遺伝的変異性. 日水誌 2000 ; 66 : 269-274.
- 虎尾 充. 北海道の淡水魚類. シシヤモ(柳葉魚). 魚と水 2005 ; 41 : 99-102.
- 虎尾 充. 網走湖におけるワカサギの形態的・生化学的初期発育過程. 北水試研報 2012 ; 81 : 131-140.
- 上田吉幸・三原行雄. えりも以西太平洋海域におけるシシヤモの深淺移動. 北水試研報 2009 ; 76 : 51-53.
- Zenitani H. Analysis of lipid components for determining the

nutritional condition of sardine larvae *Sardinops melanostictus*. *Fish. Sci.* 1995; 61: 725-726.