

## 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

虎尾 充

北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場道東支場

Morphological and biochemical early development of wakasagi based on wild-caught samples from Lake Abashiri, Hokkaido, Japan

MITSURU TORAO

Hokkaido Research Organization, Doto Research Branch, Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, Nakashibetsu, Hokkaido 086-1164, Japan

This report describes the morphometric changes and the biochemical development presumed by RNA, DNA and protein contents associated with the development in wakasagi based on wild samples from Lake Abashiri. Inflection points on the body proportion were recognized at 12, 33, 42, and 54 mm total length, corresponding to the phase transitions approximately. Early biochemical development of wakasagi based on the DNA base indices would consist of three cytological stages, namely, the cell proliferation period (hyperplasia, Phases A-E except D), the cell elongation period (hypertrophy, Phases F-G), and the higher level period than both of the proliferation and elongation periods (Phases D and H). The biochemical development showed steps similar to its morphological development, with the changes coincident to both. Since a shift of the feeding habit is seen just before the transition, the morphological and biochemical developments would be mutually related to the shift, and are suggested to occur in the same phases.

キーワード : *Hypomesus nipponensis*, RNA/DNA 比, 網走湖, 相対成長, タンパク質/DNA 比, 発育段階, ワカサギ

ワカサギ, *Hypomesus nipponensis* は琉球諸島と小笠原諸島を除く日本全国の汽水域と淡水域に生息する遡河回遊魚で, 湖沼漁業および遊漁にとって重要な魚種の1つとなっている (Hamada, 1961; 白石, 1961)。網走湖は日本における主要なワカサギ生産地の1つであるが, その年間漁獲量は76~460トンと大きく変動している (1981~2007年, 北海道立水産孵化場, 2010)。網走湖におけるワカサギの資源量決定には稚魚期までの生残が重要であることが指摘されている (鳥澤, 1999)。また, 一般的にワカサギは遡河回遊型の生活史を持つが, 網走湖では遡河回遊型と湖内残留型の2つの回遊型が同所的に存在する (Hamada, 1961; 宇藤・坂崎, 1987)。このような回遊型の分岐要因については網走湖内の環境収容力 (鳥澤, 1999) や稚魚の栄養状態 (虎尾, 2010) との関連性が指摘され, さらに個体の発育段階が稚魚期に達していることが降海の条件であることも指摘されている (虎尾, 2010)。これらのことから, 初期発育過程

が網走湖におけるワカサギの資源量決定や生活史分岐過程に関わっている可能性が推察され, ワカサギの初期発育過程について記載・整理する必要がある。ワカサギの初期発育過程については, 稚魚期の形態発育の記載 (Sato, 1952; 猿渡・沖山, 1988) と発育段階区分 (Torao, 2000) が試みられている。魚類の初期発育に伴う形態変化は生態的变化と対応して生じる場合があることが知られており (代田, 1978; Fukuhara, 1985; 帰山 1986), 形態の変化は生態上の変化を考慮した発育段階区分の基準として重要視される。しかしながら, ワカサギではこのような発育過程の特徴と生活上の意義については充分検討されていない。形態的な発育過程に加えて, 生化学的な指標の変化から発育様式を検討することも可能である (中野, 1991)。RNAやDNA, タンパク質など生化学的物質の魚体中の含量は魚類稚魚の成長の指標となり (Buckly, 1980; Buckley, 1984; Bullow, 1987; Ferron and Leggett, 1994; Buckley *et al.*, 1999), い

くつかの魚種において、これらの指標から生理的な発育様式を推定する試みがなされている(里見, 1969; 中野ら, 1985; 福田ら, 1986a, 1986b; Takii *et al.*, 1994; Seoka *et al.*, 1997; Gwak *et al.*, 2002; Tanaka *et al.*, 2007)。しかし、現在までにワカサギを対象にした報告はなされていない。

本研究では網走湖におけるワカサギの初期発育過程を形態的・生化学的な面から明らかにすることを目的とし、資源決定機構や生活史分岐過程に関わる初期生活期の発育特性を検討した。

### 試料及び方法

**標本採集** 実験に用いたワカサギは、北海道東部の網走湖において採集した (Fig. 1)。採集は稚魚ネットおよび曳き網を用いて、1997～1999年の5～9月に行った。採集した個体は直ちに5%中性ホルマリンで固定し形態計測に用いた。また一部の標本は核酸 (RNA, DNA) およびタンパク質の定量に使用するため、氷冷して研究室に持ち帰った。

**発育段階の区分および形態計測** 採集された標本は、Torao (2000) を改変した虎尾 (2010) の区分に従って発育段階を判別した。発育段階区分の基準を Table 1 に、それぞれの phase の外部形態スケッチを Fig. 2 に示した。採集されたワカサギ各 phase 50個体で計量形質 8 形質 (全長・頭長・眼径・吻長・上顎長・肛門前長・背鰭前長・体高) を実体顕微鏡のマイクロメーターあるいは万能投影器を用いて0.1mm単位で計測した。ただし、Phase D と E については、十分な個体数が得られなかったためそれぞれ42個体、37個体を用いた。形態計測に用いた個体数は合計379個体であった。本研究では野生魚サンプルを用いたことから、体長と孵化後日数の関係が不明であった。そこで、Sato (1952) がワカサギ飼育魚を用いて行った発育過程と、孵化後日数の記載と本研究で区分した phase を対応させ孵化日を 0 とし各 phase の孵化後日数とした。成長に伴う各形質の全長比から変曲点を検討した。変曲点は各形質比が最小値、最大値、あるいは変化し始めた時点の体長を個体の測定データから読み取って決定した。

**RNA, DNA およびタンパク質の測定** 本研究では野外採集サンプルを用いて発育段階別の生化学指標の変化を明らかにした。RNA/DNA比やタンパク質/DNA比は個体の栄養状態や生息環境の水温の影響を受ける事が知られており (例えば, Shimizu *et al.*, 1989; Sato *et al.*, 1995; Folkvord and Moksness, 1995; Morioka *et al.*, 1996; Bergeron, 1997), 栄養状態や水温和の影響を平準化するため、異なる時期・採集地点のサンプルを phase ごとにま

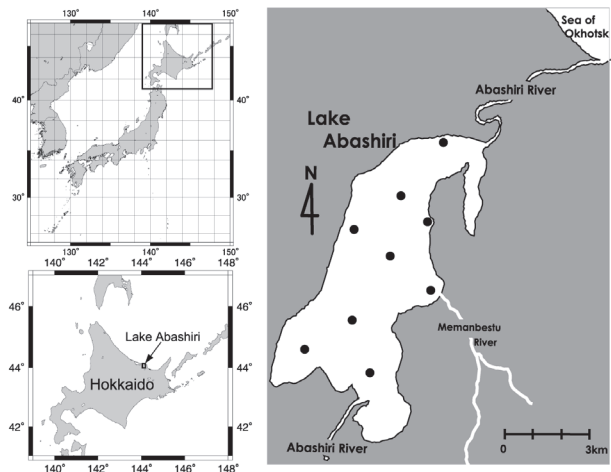


Fig. 1 Location of Lake Abashiri in Hokkaido, Japan. Solid circles show the sampling points.

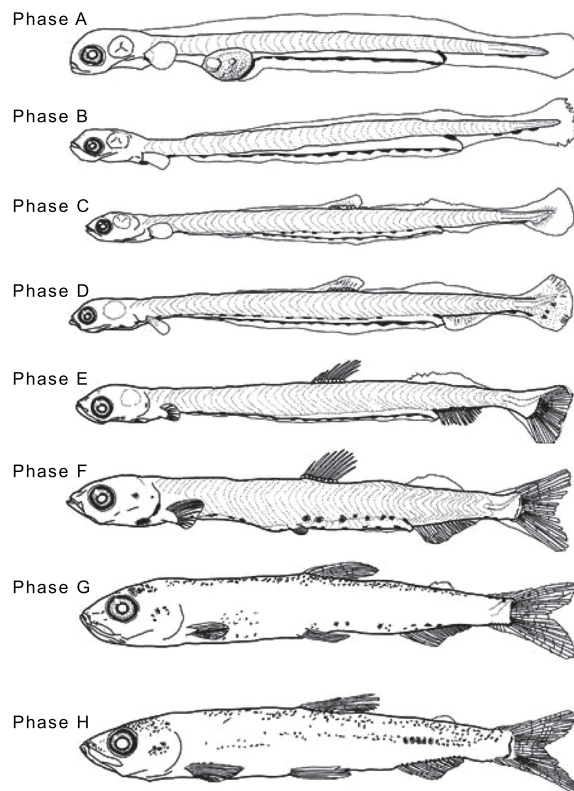


Fig. 2 Developmental phases of *Hypomesus nipponensis*. A) 4.5mm; B) 5.1mm; C) 11.9mm; D) 12.5mm; E) 27.8mm; F) 35.7mm; G) 36.0mm; H) 50.0mm.

とめて分析した。分析に用いた標本は氷冷して持ち帰ったワカサギを室温 0°C の実験室内で実体顕微鏡を用いて速やかに phase を判別した。phase ごとに 5～30 個体をまとめて 0.25M Sucrose-1mM EDTA-20mM Tris·HCl (pH 7.5) 溶液を入れたマイクロチューブに入れ、-80°C で分析まで保存した。DNA と RNA の抽出・定量は中野 (1988)

Table 1 Realignment of the developmental division of *Hypomesus nipponensis* from Torao (2000)

Period	Stage	Phase	Devide criterion
larval	yolk-sac	A	From the hatching to the completion of yolk absorption.
		B	From the completion of yolk absorption to just before the appearance of the dorsal fin rudiment .
	preflexion	C	From the forming of dorsal fin rudiment to just before the beginning of notochord flexion.
		D	From the notochord flexion begins to the beginning of caudal fin indentation.
	postflexion	E	From the beginning of caudal fin indentation to just before the attainment of complete fin ray counts.
		F	From attainment of fin ray full complement to transformation to early juvenile.
juvenile	juvenile	G	Transformation into the juvenile form progresses. Characterized by the melanophores appear on the cephalic region, the posterior part of trunk, and the upper part of the caudal peduncle.
		H	The transformation from larva to juvenile is complete. Characterized by the melanophores on the lateral line become conspicuous and are distributed on the anterior trunk in front of the dorsal fin base.

の記述によるSTS変法に従って行った。タンパク質含量の測定はLowry法 (Lowry *et al.*, 1955) によって行った。定量されたDNAとRNA, タンパク質の含量からRNA/DNA比とタンパク質/DNA比を求めた。

## 結果

**体型変化** Phaseごとの全長の平均値をFig. 3に示した。Sato (1952) に対応させた相対日数は, Phase A ~ Hがそれぞれ1, 4, 7, 21, 30, 47, 66, および110日であった。ふ化直後の卵黄仔魚期であるPhase Aの平均全長は $5.58 \pm 0.28$ mm (平均±標準偏差), 範囲は4.9~6.3mmであった。卵黄を吸収し終えたPhase Bでは全長 $9.00 \pm 1.02$ mm (全長範囲7.2~11.4mm), 背鰭原基が形成され始めるPhase Cの全長は $11.70 \pm 0.74$ mm (10.0~13.5mm)であり, Phase AからCまでの成長率は大きいとみられ, 短期間でphaseが変わっていた。その後, 脊索後端の屈曲が始まるPhase Dでは $13.41 \pm 0.74$ mm (11.9~15.2mm), 尾鰭の湾入が開始されるPhase Eでは $14.33 \pm 1.30$ mm (12.4~16.2mm)であり, 成長率は停滞しているように見られた。Phase全ての鰭条形成が開始されるPhase Fになると全長は $24.10 \pm 3.83$ mm (14.7~32.6mm)となり, 再び成長率は上昇したと見られた。稚魚期に達したPhase Gでは急速に成長し全長 $42.55 \pm 3.83$ mm (33.8~48.9mm), Phase Hでは $53.94 \pm 9.13$ mm (28.9~74.6mm)となった。

成長に伴う各形質長比の変化をFig. 4およびTable 2に示した。全長に対する頭長の割合は, 孵化直後のPhase Aでは平均15%であったが, 成長に伴い減少し平均10%となった。頭長比がもっとも小さくなった時点の全長は12mmであり, この体長はPhase CからDへの移行期と対応していた。その後, 全長15mmから35mm (Phase DからF)の間は急激に増加し, 全長33mmで最大値を示し約20%となった。全長33mmはPhase FからGへの移行期と対応していた。全長33mmから42mmまではほぼ一定の値を示したが, その後緩やかに低下した。全長54mmに達するとほぼ一定値の17%となった。この体長はPhase GからHへの移行期にあっていた。その他の眼径比と吻長比, 上顎長比も頭長比とほぼ同様の変化を示した。一方, 肛門前長比は孵化直後のPhase Aでは約72%であるが, 成長に伴い全長12mm前後までは増加し76%となった。その後, 急激に減少し全長42mm前後で

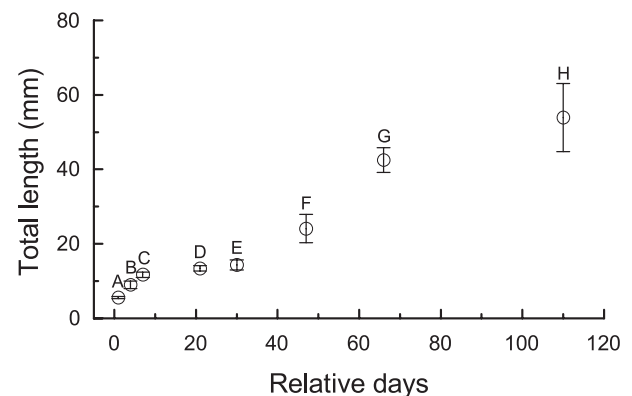


Fig. 3 Change in the total length with developmental phases of *H. nipponensis*. Relative days were expressed as elapsed days on the basis of Phase A, which are relating by the findings of the present study to the description of the developmental process by Sato (1952). The letters stand for the each developmental phase. Average total lengths are indicated by closed circles with standard deviations (vertical bars).

ほぼ一定値の62%となった。また, 背鰭前長比もPhase Cにおける背鰭原基出現時に50%を示し, それから全長55mm程度まで減少し43%となった。尾鰭の形状の変化を示す指標となる尾鰭湾入度は全長16mm以上のPhase Eで湾入が現われてから, 緩やかに増大した。全長40mm以上で安定し, 平均9%となった。測定した形質の体長に対する比率は, 多くの形質において全長12, 33, 42, 55mm前後で変化し, それぞれPhaseの移行期と対応していた。

**DNA, RNAおよびタンパク質含量の変化** 発育に伴う生化学的指標の変化をFig. 5に示した。核酸 (DNAとRNA)

およびタンパク質含量はそれぞれ仔稚魚の湿重量 (g) 当たりの  $\mu\text{g}$  で表示した。DNAとRNA含量は Phase A から E の初期の発育段階で特に大きく変動した (Fig. 5-a)。DNA含量は Phase A から B にかけて一時的に減少し、その後 Phase C で急激に増加した。Phase D で再び減少した後、Phase E で急激に増加し Phase F, G でわずかに減少した。その後、Phase H で急激に増加した。一方、RNA含量はDNA含量の変化とほぼ同じ変動過程を示したがその変化はDNA含量よりも大きかった。RNA含量は一時的に Phase B と Phase G で減少したが継続的に増加した。特にDNA量が減少した Phase D においてもRNA量は増加していた。タンパク質含量は Phase A では  $12,000 \mu\text{g/g}$  であった (Fig. 5-b)。Phase B にかけて減少したが、その後増加し Phase C から G まで  $15,000 \mu$

$\text{g/g}$  前後でほぼ一定であった。Phase H で急激に増加し約  $59,000 \mu\text{g/g}$  となった。RNA/DNA比は卵黄を持った Phase A では  $3.19 \pm 0.66$  であった (Fig. 5-c)。Phase B から C の発育段階では緩やかに低下し RNA/DNA 比は 1.5–3.0 の範囲であった。その後、Phase D で急激な上昇が観察され  $5.7 \pm 0.7$  を示した。Phase E で再び低下したが、Phase F (後屈曲期仔魚期) 以降の発育段階では12前後の高い値で安定した。タンパク質/DNA比は Phase A で 22.9 を示し、Phase C にかけて緩やかに減少した (Fig. 5-d)。Phase D で一時的に増加し 45.2 となった。その後、Phase F から G ではほとんど変化はなかったが、Phase H で急激な上昇が観察された。

#### 考察

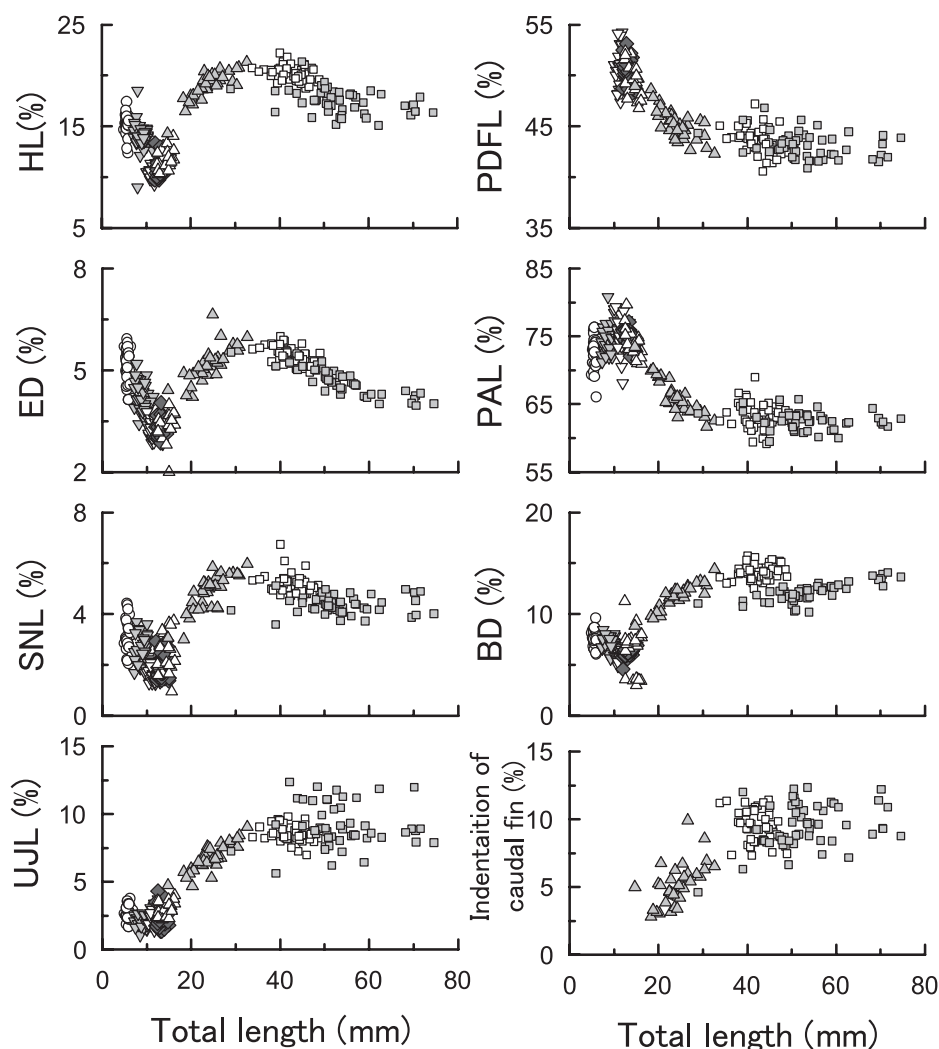


Fig. 4 Sequence of changes in the ratio of each measured part to the total length with developmental phases of *H. nipponensis* collected from Lake Abashiri. HL, head length; ED, eye diameter; SNL, snout length; UJL, upper jaw length; PAL, preanal length; PDFL, predorsal fin length; BD, body depth. Open circles show Phase A. Shaded down triangles show Phase B. Open down triangles show Phase C. Shaded diamonds show Phase D. Open up triangles show Phase E. Shaded up triangles show Phase F. Open and shaded squares show the Phase G and H, respectively.



Table 2 Ratios of the body parts to total length with developmental phase. The values show mean and standard deviation. The range is shown inside parentheses.

Developmental Phase	Ratios of body parts to total length (%)						
	HL	ED	SNL	UJL	PAL	BD	PDFL
A	15.1±0.9 (12.4-17.5)	5.1±0.5 (4.1-5.9)	3.1±0.5 (2.1-4.4)	2.8±0.5 (1.7-3.8)	72.9±2.1 (66.1-76.4)	7.6±0.7 (6.1-9.7)	
B	14.0±1.2 (9.0-18.5)	4.1±0.5 (3.4-5.2)	2.5±0.5 (1.6-3.7)	2.2±0.3 (1.1-2.7)	74.4±1.8 (71.2-80.8)	7.2±0.5 (5.6-8.4)	
C	10.4±0.5 (9.3-12.0)	3.2±0.2 (2.8-3.8)	1.8±0.3 (1.3-2.6)	2.5±0.5 (1.4-3.7)	75.3±1.9 (68.1-79.3)	5.8±0.4 (4.9-6.6)	50.7±1.5 (47.4-54.2)
D	11.1±0.9 (9.7-13.3)	3.4±0.2 (2.9-4.0)	1.9±0.4 (1.4-3.0)	2.4±0.6 (1.4-4.3)	74.7±1.1 (72.1-77.2)	74.7±1.1 (72.1-77.2)	50.2±1.3 (48.1-53.1)
E	11.8±1.0 (10.3-14.1)	3.4±0.4 (2.0-4.0)	2.4±0.8 (1.0-3.8)	3.1±0.6 (2.2-4.0)	73.9±2.1 (71.0-79.7)	6.4±2.2 (3.0-11.3)	49.6±1.7 (46.8-52.4)
F	19.0±1.4 (14.3-21.3)	5.2±0.5 (4.2-6.7)	4.9±0.7 (3.0-6.0)	6.7±1.0 (4.7-9.0)	66.1±2.5 (61.7-73.5)	11.7±1.1 (8.8-14.4)	45.2±1.5 (42.3-49.0)
G	20.3±0.7 (18.7-22.2)	5.4±0.3 (4.9-6.0)	5.2±0.4 (4.7-6.7)	8.6±0.6 (7.0-9.8)	63.3±1.9 (59.2-69.0)	14.2±0.7 (12.5-15.7)	43.6±1.2 (40.6-47.2)
H	17.5±1.2 (15.1-21.4)	4.7±0.4 (4.0-5.5)	4.4±0.4 (3.6-5.1)	9.2±1.6 (5.6-12.4)	62.6±1.3 (59.5-65.7)	12.1±0.9 (10.2-14.1)	43.1±1.3 (40.9-46.8)

**体型変化** Phase別の全長の推移 (Fig.3) から, Phase A (卵黄仔魚期) から Phase C (前屈曲期仔魚) にかけての成長率が高く, Phase D (屈曲期仔魚) から Phase E (後脊索屈曲期) には一時的に成長率は停滞すると考えられた。その後, Phase F以降は高い成長率を維持すると考えられた。

全長に対する各形質長の比率の変化から (Fig. 4, Table 2), 網走湖のワカサギでは主要な体型の変曲点が全長12mm, 33mm, 42mm, 54mmに存在すると考えられ, 特に顕著な変化は全長12mm, 次いで全長33mmであると考えられた。第一の体型の変曲点の認められた全長12mm前後は Phase C から Phase D への移行期, すなわち前屈曲期仔魚から屈曲期仔魚への移行段階に相当していた。Phase C (前脊索屈曲期) から D (脊索屈曲期) への移行期には背鰭鰭条原基の出現, 尾鰭鰭条の形成開始, 脊索後端の屈曲開始, 背鰭鰭条の形成, 尾鰭鰭条の形成進行, 臀鰭原基の出現など形態形成が集中して生じており (Torao, 2000), 形態形成および体型変化が盛んな時期である。ワカサギの仔魚期の中でも形態形成において重要な区分点であると位置づけられる。次の重要な変化は, 各形質長比が最大に達する全長33mm前後で生じると考えられた。この時期は Phase F から Phase G への移行期と対応していた。Phase F はすでに脊索の屈曲が完了し鰭分化・鰭条形成もみられるが形状がまだ不完全であり後脊索屈曲期仔魚にあたる (Torao, 2000) ことから, 変曲点の認められた全長33mmは仔魚期から稚魚期への移行期に相当すると考えられる。稚魚期に区分

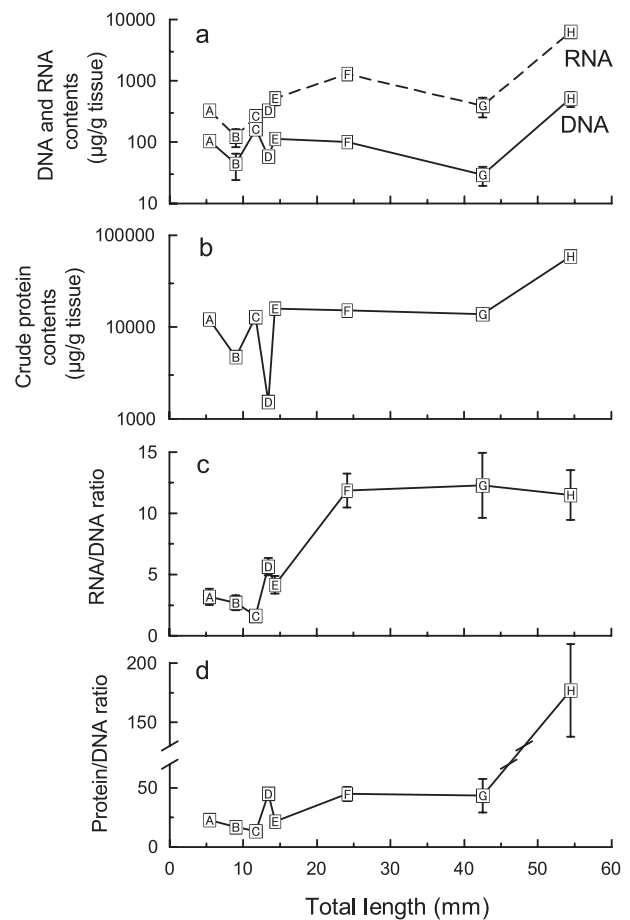


Fig. 5 Changes in the biochemical indices with the developmental phases in *H. nipponensis*. a:DNA and RNA contents, b:protein contents, c:RNA/DNA ratio, d:protein/DNA ratio.

される Phase G および H も、体型の変化をとともなう42～54mmの Phase G, 体型がほぼ完成し安定期に入る54mm以上の Phase H の段階は異なる発育的特徴を持つことが示唆される。相対成長の変曲点が鰭や消化器系の発達、食性の変化時期と対応していることが多く魚種で認められている (例えば, 代田, 1978; Fukuhara, 1985)。魚類の初期発育段階 (stage) は、仔魚期・稚魚期に大きく分けられ、仔魚期はさらに卵黄仔魚期, 前脊索屈曲期, 脊索屈曲期, 後脊索屈曲期に分けられる (Kendall Jr., 1984)。変曲点が仔魚期から稚魚期への移行期に生じる魚種も多く (代田, 1978; 帰山, 1986), 発育段階を区分する上で重要な指標のひとつである。ワカサギでは変態に相当する顕著な形態変化は認められない (Torao, 2000) が、これらの体長で段階的に変化すると考えられる。

**生化学的発育過程** 魚類の成長は細胞数増加による増殖的成長 (cell proliferation, hyperplasia) と細胞の体積が大きくなる肥大的成長 (cell enlargement, hypertrophy) の2つの側面を持つ (中野, 1991)。DNA, RNAおよびタンパク質含有量の変化が細胞増殖, 細胞肥大および代謝活性の程度を反映することが知られており, 相対的な細胞数の指標としてDNA含量が, またタンパク質/DNA比は相対的な細胞の大きさの指標として用いられる (中野, 1991), さらにRNA/DNA比はタンパク質合成の活発さの指標となる (Bulow, 1987)。これらの指標は生化学的・組織学的変化に関する発育上の出来事と対応し, これらDNAベースの生化学的指標から生理的な発育様式を推定することが可能である (中野, 1991)。本研究で実施した発育段階ごとの生化学的指標の変化は, ワカサギの生化学的な初期発育過程が細胞増殖期 (Phase A～C, E), 細胞増殖・肥大型 (Phase D), 細胞肥大型 (Phase F～G), そして細胞増殖・肥大型 (Phase H) から構成されることを示唆している。卵黄を持つ Phase A は DNA および RNA, タンパク質含量が高く, 生化学的にも他の Phase と異なると考えられる。Phase B から Phase E にかけては単位組織量あたりのDNA量が増加しており細胞数の増加が示唆される。同時にタンパク質/DNA比が低下していることから, 細胞体積が相対的に小さいと考えられる。したがって, Phase B から Phase E では細胞数の増加による増殖的成長 (hyperplasia) が主体の発育様式であると推定される。この間, Phase D では一時的にRNA/DNA比とタンパク質/DNA比の急激な上昇が認められることから, 増殖的成長と肥大的成長が同時に生じていると考えられる。次いで, Phase F ではDNA量が減少しタンパク質/DNA比が増加していることから, 細胞数の増加率は低下し細胞体積が大きくなる傾向が示唆さ

れ, この段階で主に肥大的成長へと発育様式が転換したと考えられる。Phase G ではDNA量が減少しタンパク質量・RNA/DNA比・タンパク質/DNA比の全ての生化学的指標が高い値で安定しており, 引き続き肥大的成長が続いていると解釈される。Phase H になるとDNA量・タンパク質量・タンパク質/DNA比が飛躍的に増大し, 細胞増殖と肥大的成長が活発に行われる発育様式へと転換したと考えられ, Phase H から新たな生化学的発育段階に移行したことが示唆される。発育初期の活発な細胞分裂は, 多くの魚種の発育様式で示唆され (里見, 1969; 中野ら, 1985; 福田ら, 1986a; 福田, 1988), 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。一定の細胞増殖期の後に細胞体積の肥大型が続く初期発育過程は, コイ *Cyprinus carpio* やクロガシラガレイ *Limanda schrenki* などで見られる (里見, 1969; 福田ら, 1986a)。一方, ニシン *Clupea pallasii* では発育初期の細胞増殖・肥大型, 細胞増殖期, 稚魚期の細胞肥大型という発育過程が推測されている (福田ら, 1986b)。ヒラメ *Paralichthys olivaceus* 飼育魚では変態完了期 (着底直後) までは細胞肥大, その後は細胞増殖を中心に発育することが推定されている (Gwak and Tanaka, 2001)。また, サケ *Oncorhynchus keta* では孵化から体長37mmまでの第1段階, 37～52mmまでの第2段階, そして52～80mmまでの第3段階に区分され, それぞれ細胞増殖期から増殖・肥大型, そして細胞肥大型という発育過程をたどる (中野ら, 1985)。これらの発育段階は, それぞれ帰山 (1986) の示した仔魚期 Alevin Stage, 稚魚期 Fly Stage, そして幼魚期 Fingerling Stage とほぼ一致し, それぞれの stage ごとに異なる生化学的な発育様式を持つことを示す。これらの知見から, 魚類では発育段階の移行期には生理的な発育様式にも大きな変化を伴うことが一般的であると考えられるが, 本研究で示されたワカサギを含めてその生化学的発育過程は魚種によって異なる。

**形態形成・生化学的発育との対応** ワカサギにおける形態的発育段階と生理的発育段階の対応をみると, 形態発育上の重要な区分点と考えられた全長12mm前後における Phase C から D へ移行は, RNA/DNA比とタンパク質/DNA比の急増として現れていた。また, 形態的に一時的な安定期にあると認められた全長33～42mmの範囲の Phase G は, RNA/DNA比, タンパク質/DNA比が比較的高い値で安定していることから, 生化学的にも発育様式が高い水準で安定する発育段階であると考えられた。そして急激な成長が見られた Phase G から Phase H への移行期は生理的発育様式からみても増殖・肥大的成長へ転換した時期と見られ, 形態的・生理的にほぼ対応して変化していると考えられた。

魚類の発育上のイベントと生化学的指標の対応については、変態前にRNA/DNA比が上昇することがマアナゴ *Conger myriaster* (黒木, 2008), ニシン仔魚 (福田ら, 1986b) で観察されている。クロマグロ *Thunnus orientalis* では変態終了時にRNA/DNA比が急激に上昇する (Tanaka *et al.*, 2007)。逆にヒラメでは変態時にRNA/DNA比の減少が観察されている (Tanangonan *et al.*, 1998; Gwak and Tanaka, 2001)。またクロガシラガレイでは変態期にDNA増加率が低下しタンパク質/DNA比が大きくなる (福田ら, 1986a) ことから、異体類では変態期の生理的な発育様式として細胞肥大が示唆される。ワカサギでは顕著な変態は見られなかったものの形態的变化と生理的变化は対応しており、形態的变化と同様に生理的発育にも段階性が認められた。

**生態的知見との対応** 網走湖におけるワカサギの食性は体長10mm前後でワムシ類の *Keratella cruciformis* 中心から、カイアシ類の *Sinocalanus tenellus* や枝角類の *Diaphanosoma brachyurum* へと移行する (浅見・川尻, 1997) ことが知られている。この時の体長はPhase CからDへの移行時期に対応すると考えられ、形態的・生化学的発育様式の変化する時期と重なる。網走湖内には異なる発育段階のワカサギが同時期に分布しており、出現時期も年によって約1ヶ月の差がある。網走湖内にPhase C～Dの発育段階の個体が最も多く分布するのは、1997年には6月下旬、1998年は5月下旬そして1999年は6月中～下旬であった (虎尾, 2001)。浅見 (2004) は、ワカサギ仔魚1尾が利用可能なカイアシ類 *Sinocalanus tenellus* の量とワカサギ仔魚が平均体長10mmに達した時期の生残率との間に有意な相関を見いだしており、ワカサギの発育と餌資源量のマッチングがその後のワカサギ資源量に影響することを示唆している。また、網走湖では動物プランクトンの中でも優占種であるイサザアミ *Neomysis intermedia* がワカサギの主要な餌生物として重要視されている (浅見・川尻, 1997)。ワカサギは体長およそ40mm以上でイサザアミを捕食できるようになり (浅見・川尻, 1997; 石田, 1949), この体長はPhase GからPhase Hへの移行期にほぼ相当している。この発育段階は急激な成長と顕著な生理的発育様式の変化が認められた段階でもあり、この時期の食性移行はPhase Gにおける成長を支える要因のひとつになっているのかもしれない。

網走湖では湖内残留型と遡河回遊型の2つの生活史型が同所的に発生する (Hamada, 1961; 宇藤・坂崎, 1987)。遡河回遊型個体の降海移動は主に7月上旬～8月下旬の時期に生じ、その発育段階はPhase G (稚魚期) 以降に限られており、また栄養状態が関連することが示

唆されている (虎尾, 2010)。Phase Gは鱗条の形成がほぼ完了し移動のための遊泳能力がほぼ備わった時期と考えられる。帰山 (1986) はサケの初期生活期における生活様式は成長量に見合った餌料源を求めての索餌回遊、生息空間を求めての移動の面があることを示唆しているが、ワカサギの降海移動要因にも同様のことがあるのかもしれない。

網走湖におけるワカサギの場合、ワカサギが持つ発育上の特性と食性の転換期が重なる時期が潜在的に減耗の大きい時期となる可能性があり、プランクトンの発生時期とワカサギの初期発育とのマッチングが注目される。これらの点から脊索屈曲期が潜在的な発育の転換点になると考えられる。

## 謝辞

本研究を行うにあたり、終始御指導いただいた東京農業大学名誉教授桑原連博士、元東京農業大学教授 (故) 鈴木淳志博士に心から感謝申し上げます。本稿の作成にあたり、北海道栽培漁業振興公社今田和史氏に有益な議論と貴重なご意見をいただいた。西網走漁業協同組合川尻敏文氏と漁業者の方々には、サンプル採集に多大なご協力をいただいた。深く感謝する。

## 引用文献

- 浅見大樹, 川尻敏文. 網走湖産ワカサギ稚魚 (*Hypomesus transpacificus nipponensis*) の胃内容物および摂餌日周性について. 北海道立水産孵化場研究報告 1997; 51: 45-52.
- 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; 67: 1-79.
- Bergeron JP. Nucleic acids in ichthyoplankton ecology: a review, with emphasis on recent advances for new perspectives. *J.Fish.Biol.* 1997; 51(Supplement A): 284-302.
- Buckly L, Calderone E, Ong TL. RNA-DNA ratio and other nucleic acid base indicators for growth and condition of marine fishes. *Hydrobiologica* 1999; 401: 265-277.
- Bullow FJ. RNA-DNA ratios as indicators of growth in fish: A review. In Summerfelt RC, Hall GE (eds). *Age and growth in fish*. Iowa State University Press, Ames. 1987; 45-64.
- Ferron A, Leggett WC. An appraisal of condition measures for marine fish larvae. *Advances in Marine Biology* 1994; 30: 217-303.
- Folkvord A, Moksness E. RNA/DNA ratios and growth of



- herring larvae. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 1995 ; 121 : 311-312.
- 福田雅明, 矢野豊, 中野広, 杉山元彦. クロガシラガレイ稚仔魚の成長に伴うタンパク質量と核酸量の変化. 日本水産学会誌 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. 北大水産彙報 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.
- Fukuhara O. Functional morphology and behavior of early life stages of Red Sea Bream. *Bull.Japan.Soc.Sci.Fish.* 1985 ; 51 : 731-743.
- Gwak WS, Tanaka M. Developmental change in RNA: DNA ratios of fed and starved laboratory-reared Japanese flounder larvae and juveniles, and its application to assessment of nutritional condition for wild fish. *J.Fish Biol.* 2001 ; 59 : 902-915.
- Gwak WS, Tanaka M. Changes in RNA, DNA and protein contents of laboratory-reared Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* during metamorphosis and settlement. *Fish.Sci.* 2002 ; 68 : 27-33.
- Hamada K. Taxonomic and ecological studies of the genus *Hypomesus* of Japan. *Bull.Fac.Fish.Hokkaido.Univ.* 1961 ; 9 : 1-55.
- 北海道立水産孵化場. 網走湖ワカサギ, シラウオ資源動態調査. 平成20年度事業成績 2010 ; 95-99.
- 石田昭夫. 網走湖におけるワカサギの食性に関する研究. 北海道水産孵化場研究報告 1949 ; 4 : 47-56.
- 帰山雅秀. サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum) の初期生活に関する生態学的研究. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1986 ; 40 : 31-92.
- Kendall Jr. AW, Ahlstrom EH, Moser HG. Early life history stages of fishes and their characters. In Moser HG, Richardson WJ, Cohen DM, Fahay MP, Kendall Jr. AW (eds). *Ontogeny and Systematics of Fishes* Amer.Soc. Ichthyol.Herpetl.,Spec.Pub.No.1, 1984 : 11-22.
- 黒木洋明. マアナゴ (*Conger myriaster*) 葉形仔魚の沿岸域への回遊機構に関する研究. 水研センター研報 2008 ; 24 : 105-152.
- Lowry OH, Rosebrough NJ, Farr AL, Randall RJ. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J.Bio.Chem.* 1955 ; 193 : 265-275.
- Morioka S, Ohno A, Kohno H, Taki Y. Nutritional condition of larval milkfish, *chanos chanos*, occurring in the surf zone. *Ichthyol.Res.* 1996 ; 43 : 367-373.
- 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. 北水研報告 1985 ; 50 : 71-77.
- 中野広. 海産魚類初期生活史研究の手法 1 3. 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.
- 猿渡敏郎, 沖山宗男. ワカサギ. 1988「日本産稚魚図鑑(沖山宗男編)」東海大学出版会, 東京. 1988 ; 65-67.
- Sato C, Kimura R, Nakata K, Umeda S, Suzuki M. RNA/DNA ratio of first-feeding larvae of Japanese sardine. *Fish.Sci.* 1995 ; 61 : 538-539.
- Sato R. Larval development of the pond smelt, *Hypomesus Olidus* (PALLAS). *Tohoku Journal of Agricultural Research* 1952 ; 2 : 41-48.
- 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. 淡水研報 1969 ; 19 : 47-72.
- Seoka M, Takii K, Takaoka O, Nakamura M, Kumai H. Biochemical phases in embryonic red sea bream development. *Fish.Sci.* 1997 ; 63 : 122-127.
- Shimizu H, Nakata K, Nakano H. Comparison of nutritional condition of sardin larvae, *Sardinops melanostictus* taken from the coastal and offshore region of the Kuroshio current. *Bull.Japan.Soc.Sci.Fish.* 1989 ; 55 : 179.
- 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.
- 代田昭彦. 魚類稚仔魚期の口径に関する研究Ⅲ. 魚類の上顎比曲線と形態的・生態的变化. 日本水産学会誌 1978 ; 44 : 1179-1182.
- Takii K, Seoka M, Takaoka O, Furuta S, Nakamura M, Kumai H. Chemical composition, RNA and DNA contents, and alkaline phosphatase activity with growth of striped jack larvae through juveniles. *Fish.Sci.* 1994 ; 60 : 73-76.
- Tanaka Y, Gwak WS, Tanaka M, Sawada Y, Okada T, Miyashita S, Kumai H. Ontogenetic changes in RNA, DNA and protein contents of laboratory-reared Pacific bluefin tuna *Thunnus orientalis*. *Fish.Sci.* 2007 ; 73 : 378-384.
- Tanangonan JB, Nakano H, Tanaka M. Changes in DNA, RNA and protein content during early growth and development of Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *SUISANZOSHOKU* 1998 ; 46 : 243-252.
- Torao M. Early developmental phase of wakasagi, *Hypomesus nipponensis*, in Lake Abashiri. *Fish.Sci.* 2000 ; 66 :



605-607.

虎尾充. 網走湖産ワカサギ *Hypomesus nipponensis* の生活史に関する発育段階的研究. 博士論文, 東京農業大学生物産業学部, 網走. 2001.

虎尾充. 網走湖産ワカサギ降海移動期の発育段階と栄養状態. 北海道立水産孵化場研究報告 2010 ; 64 : 23-27.

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 ; 56 : 1-117.

宇藤均, 坂崎繁樹. 網走湖産ワカサギの生活史. 第3報. 降海および遡河移動について. 北海道水産試験場研究報告 1987 ; 29 : 1-16.