

技術資料 No. 2
Technical Report No.2

網走湖産ワカサギの生態と資源

Ecology and Resources of Wakasagi (*Hypomesus nipponensis*)

in Lake Abashiri, Hokkaido, Japan

2000年3月

March 2000

北海道立網走水産試験場

Hokkaido Abashiri Fisheries Experimental Station

網走湖産ワカサギの生態と資源

Ecology and Resources of Wakasagi (*Hypomesus nipponensis*)

in Lake Abashiri, Hokkaido, Japan

北海道立網走水産試験場

Hokkaido Abashiri Fisheries Experimental Station

はじめに

網走湖はオホーツク海に面した網走市，女満別町にまたがって位置する汽水湖で，全国でも有数のワカサギ生産地です。しかし，網走湖におけるワカサギの漁獲量は年変動が大きいため，地元の西網走漁業協同組合から依頼を受けた北海道立網走水産試験場は，1981年度より網走湖においてワカサギの調査に着手し，今日にいたっています。

その間，網走水産試験場は逐次得られた知見をまとめ，研究報告や事業報告書に掲載し，結果を発表してきました。しかし，網走湖における調査・研究も20年近いデータを蓄積するにいたり，一度すべてのデータを整理し，なにが分かったのかを解析してみる必要があると考えました。本報告は，その結果をまとめたものです。本誌が水産生物としてのワカサギを考えるときの一助となれば幸いです。

なお，網走湖産ワカサギに関する調査は先述のとおり，西網走漁業協同組合の嶋田善一組合長をはじめ漁業者や職員の皆さんによる，多大なる調査協力を得て行ってきました。それらのご協力に対し，ここに深い敬意ならびに感謝の意を表します。

2000年2月1日

目 次

はじめに

目次

第1章 網走湖におけるワカサギ漁業の概要	1
ワカサギの仲間	1
網走湖の歴史と環境	1
網走湖産ワカサギの生活史の概要	3
網走湖におけるワカサギ漁業	4
第2章 産卵生態	6
水温に左右される産卵遡上時期	6
常に雄が多い人工採卵事業漁獲物	7
産卵期直前の湖内の性比はほぼ1 : 1	7
ワカサギの産卵遡上は夜行われる	8
遡上個体・降河個体の成熟度組成は雌雄で異なる	8
雌雄で異なるGSI変化	10
産卵活動は雌では短期間、雄では長期間	11
第3章 初期生活期	12
ワカサギ仔魚は日没直後に一齐にふ化する	12
ワカサギ仔魚のふ化時期は5月から7月まで比較的長期にわたる	13
湖内における分布ははじめ流入河川河口から次第に湖全体に広がる	13
ワカサギ仔稚魚と餌生物の分布	14
湖内における初期生活期の成長	14
第4章 当歳魚の降海はなぜ、どのように行われるのか	17
網走川における降海ワカサギと流れの日周観察	17
満潮時には逆流することもある網走川	17
移動は夜間、流れに乗って行われる	18
年により異なる降海パターン	18
時期や年により異なる降海個体の体長	19
湖中残留群と降海群の体長はどちらが大きいとは決まっていない	20
降海前の湖内密度が高まると増える降海群量	21
年漁獲量は秋期遡上群によって左右される	22
オホーツク海は網走湖の安全弁?	23

第5章 海からの遡上行動	23
降海群の秋の遡上時期	24
年により異なる秋期遡上個体の体長や成熟度合い	25
秋期遡上は越冬のため?	25
秋期遡上に比べ、非常に少ない春期遡上	26
春期遡上個体の特徴	26
卵巢の成熟に与える水温と塩分の影響	27
第6章 ワカサギ漁業による漁獲物解析	28
年により大きな差のある成長	28
0+年魚の性比はほぼ1 : 1	29
1+年魚以上では雄より雌の方が多い	30
なぜ年齢によって性比が異なるのか?	31
雌より早い雄の生殖腺発達開始	31
その年成熟するか否かの境は体長60~70mm	34
第7章 網走湖産ワカサギの資源変動の仕組み	34
大きく年変動する漁獲量	35
前年の漁獲量と翌年の漁獲量の関係	35
卵から稚魚期までの生残は年により大きく変動	35
体サイズは資源量と半比例する	37
卵から稚魚にいたるまでの歩留まりは、親の魚体が大きいと、 また総産卵数が少ないと高くなる	38
網走湖産ワカサギの再生産関係	39
網走湖産ワカサギの資源変動サイクル	39
おわりに	41
文献	43

とりまとめ：北海道立網走水産試験場資源管理部

主任研究員 鳥澤 雅（文責）

報文番号 E1-2

Masaru Torisawa

Senior Scientist

Resources and Management division,

Hokkaido Abashiri Fisheries Experimental Station

第1章 網走湖におけるワカサギ漁業の概要

ワカサギの仲間

ワカサギ（学名 *Hypomesus nipponensis*（ヒポメス ニッポネンシス））はサケ亜目、キュウリウオ科、ワカサギ属（*Hypomesus*）に属する硬骨魚類です。現在、ワカサギ属には世界で6種がいるとされています¹⁾。我が国にはそれらのうちワカサギ、イシカリワカサギ *H. olidus*（ヒポメス オリドゥス）、チカ *H. japonicus*（ヒポメス ジャポニクス）の3種が生息し、網走湖にはワカサギとチカが分布しています。ワカサギとチカは非常によく似ていますが、体側の側線に沿った鱗の数がワカサギでは60枚以下であるのに対し、チカでは64～69枚あることで区別できます²⁾（図1）。また、腹びれの起点が、ワカサギでは背びれ起点の前方ないし直下に位置するのに対し、チカでは背びれ起点の後方にあることでも、区別することができます（図1）。ただし、これらのひれの位置は個体差が大きいため、絶対的な指標とはなりません。

網走湖の歴史と環境

網走湖は北海道のオホーツク海に面した網走市および女満別（めまんべつ）町にまたがって位置し、周囲には能取湖（のとりこ）、藻琴湖（もことこ）、涛沸湖（とうふつこ）があり（図2）、いずれも程度の差はあれ湖水に塩分を含む汽水湖となっています。網走湖は、過去に海から切り離されてできた湖であり、今から7,000～3,000年前までは入り江状の海湾であったものが、

今から3,000～1,200年前頃に湾の中間地帯が上昇して海から切り離され、塩分濃度のやや低い湖となり、その後1,200年前から現在にかけて、さらに希釈されてごく薄い塩分を含む低鹹水湖（ていかんすいこ）となりました³⁾。

網走湖は北東－南西方向に長く、湖面積32.9km²、最大水深16.8mです。湖への主要な流入河川は網走川、女満別川、トマップ川で、流入量は網走川からが最も多く、流出河川は網走川で、7.2kmの河道を経てオホーツク海に注いでいます。また網走湖の湖面の標高は平均数十cm程度であるため、水位が最低となる冬季の渇水期には、流出河道を通じて海水が逆流し、湖に流れ込みます。流れ込んだ海水は塩分を多く含み比重が重いために湖の底に沈みます。一旦湖に流入した海水はなかなか流れ出すことができず、上層の比重の軽い低塩分層との間に常に層を成しています。

このように海水の流入する汽水湖では、夏には表面近くの水は暖められて膨張するため、さらに比重が軽くなり、低温で塩分濃度が高い低層水との間に大きな比重の差ができて安定してしまい、湖水が鉛直方向で混ざらなくなります。この場合下層の塩水層は大気に触れないため、酸素が消費し尽くされて無酸素層となることがあります。しかし秋から冬にかけて、湖水が冷却されることによって表層近くの水の比重が重くなると、湖面を吹く風によって湖水が攪拌（かくはん）されやすくなり、無酸素層が

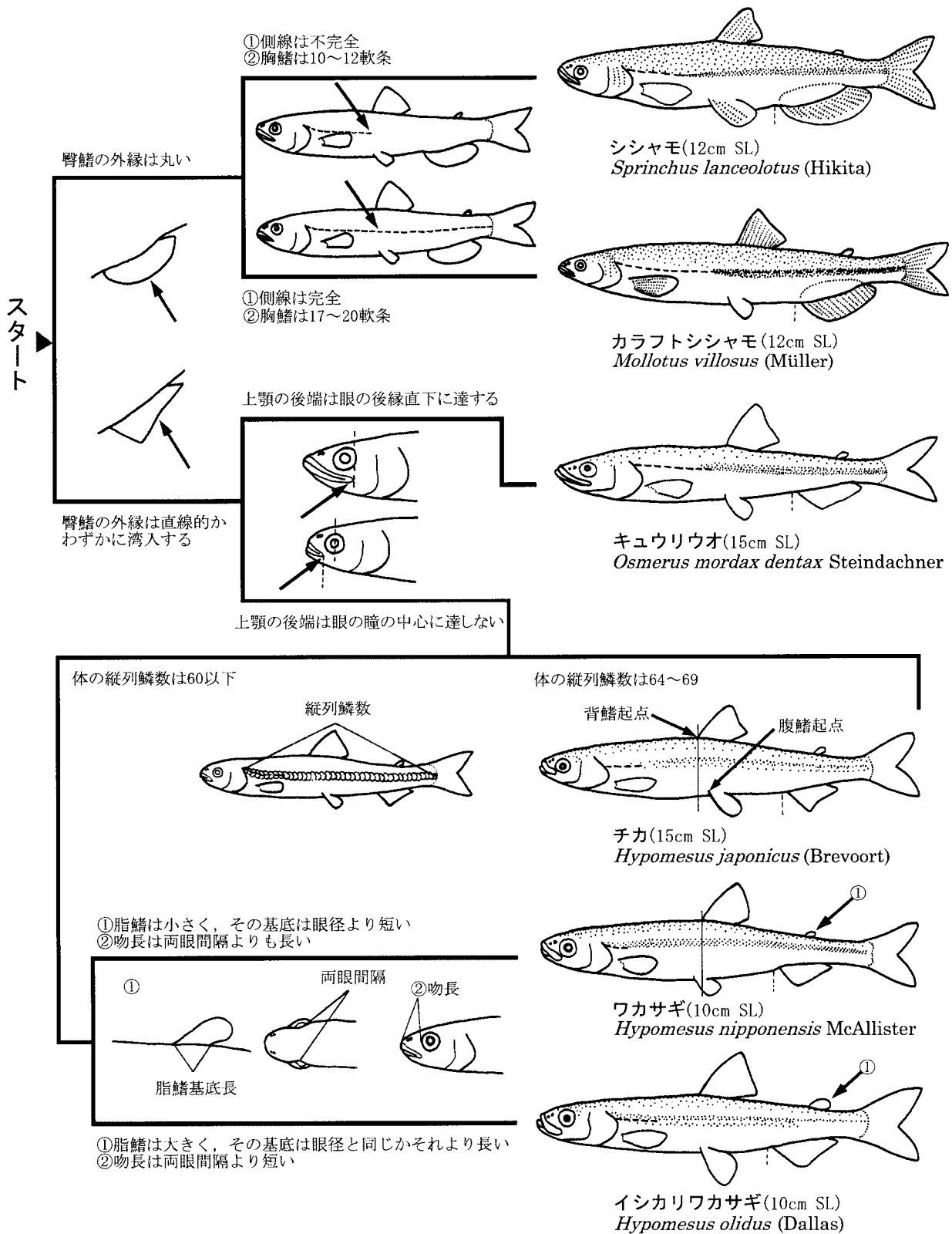


図1 日本産キュウリウオ科魚類の検索(細谷²⁾の原図を改変)。

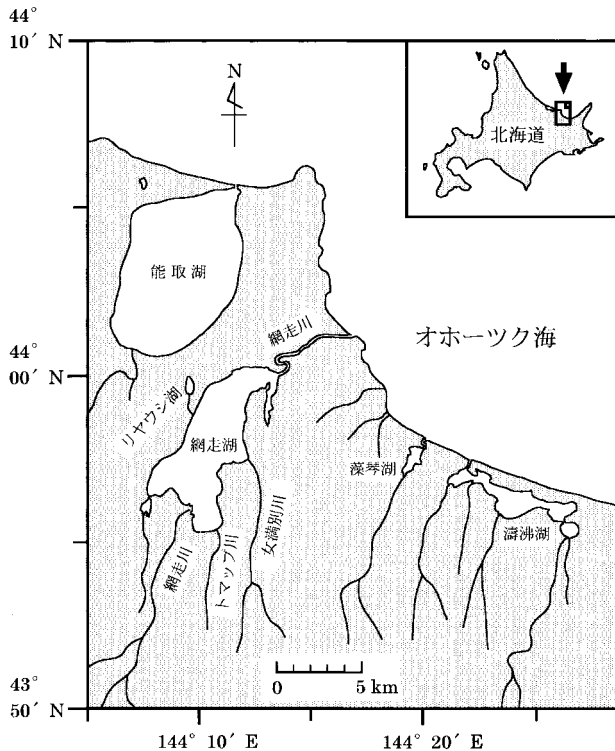


図2 網走湖とその周辺。

解消されます。ところが網走湖では、冬には湖面が結氷して天然の蓋の役目を果たし、風による湖水の上下攪拌を防ぐため、一年中底層域は無酸素層となっています³⁾。

網走湖は歴史的に海水湖から始まり、湖水は塩分濃度の上昇・下降を繰り返しているとされます⁴⁾。近代では、無酸素層の上限位置（塩淡境界層）は、昭和初期にはおよそ深度15mであったものが、1930年代以降、急速に塩分濃度が高まるとともに上昇してきました⁴⁾。塩淡境界層の上昇に伴い、底層に存在する無酸素水が一定方向に吹く強い風によって表層まで上がる青潮現象が多発するようになりました。青潮は上下層の密度差が小さくなる春と秋に起こりやすく、無酸素層の上限位置が深度5m前後にあって、平均風速が10m/秒、瞬間最大風速15m/秒以上の強風が続くと起こりやすくなります⁵⁾。

網走湖には昭和46年に環境基準が定められ、毎年水質の監視が行われていますが、未だ環境基準をクリアしたことがなく⁶⁾、夏にはアオコと呼ばれる藻類の異常増殖がみられるなど、北海道では富栄養化の進行が著しい湖であるとされています。

網走湖産ワカサギの生活史の概要

ワカサギのわが国での天然分布は、日本海側では島根県以北、太平洋側では千葉県以北、そして北海道の太平洋岸を除く各地にみられます⁷⁾。

ワカサギは本来淡水域で産卵・ふ化し、海に下ったあと、再び淡水域に遡上して産卵する遡河回遊（そかかいゆう）性の魚です。海に下る時期は主に春～秋ですが、遡上時期には、産卵のため春に海から河川へ遡上するタイプと、秋に遡上し、淡水域で越冬した後に産卵するタイプとがあります。さらにダムなどの物理的な障壁により陸封された陸封型もあります⁸⁾。なお網走湖などに見られる降海せず一生を湖内で過ごすタイプは、物理的な障壁により湖内にとどまるわけではありませんので、遡河回遊型に属する残留型であり、陸封型とは区別されています。

このようにワカサギは本来汽水域または海との往来が可能な水域に生息するものの、容易に陸封型を生じるため、淡水湖にも早くから移殖放流され⁹⁾、現在では、人為的に移殖された所で繁殖に成功している湖や人工湖は、100近い数に達するとされています¹⁰⁾。網走湖はこれらの水系への種卵の供給基地としても重要な役割を果たしています¹⁰⁻¹²⁾。

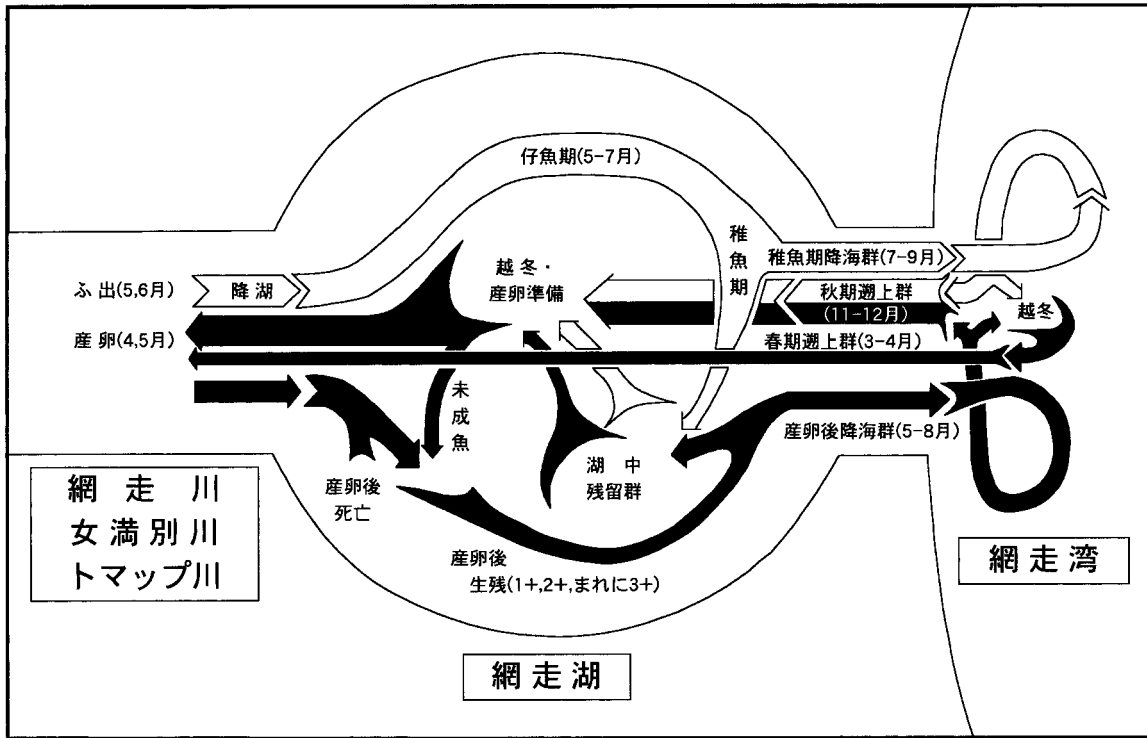


図3 網走湖産ワカサギの生活史模式図（宇藤¹⁴⁾を改変）。
□：生活第1年目，■：生活第2年目

網走湖産ワカサギには陸封型を除く上記の様々なタイプがあり，それらの生活史の概要が整理されています¹³⁾（図3）。

網走湖におけるワカサギ漁業

網走湖畔に人が入り込んだのは明治27～28年（1894～1895年）以後で，明治34年（1901年）の漁業法制定後に網走湖内に漁業権が設定されましたが，漁業が盛んに行われるようになったのは大正8～9年（1919～1920年）以後です¹⁴⁾。網走湖において，ワカサギは魚種別漁獲量および水揚げ金額で，ヤマトシジミに次いで第2位の位置を占めています。網走湖におけるヤマトシジミの漁獲が増加したのは，網走湖の塩分濃度が上昇し始めた1960年ころからであるのに対し，ワカサギは網走湖で本格的な漁業が行われるようになった大正8～9

年（1919～1920年）¹⁴⁾ 当時から今日までの間，変わらず主要な漁獲対象種となっています（図4）。しかし網走湖におけるワカサギの漁獲量は年変動が大きいことが知られています¹¹⁾。

ワカサギの主要な原産地は，石狩川，網走湖，小川原湖，八郎潟，宍道湖，霞ヶ浦などで⁷⁾，いずれもかつて，あるいは現在も汽水域であるか，海との間の移動が可能な水系です。今でも漁獲量はこうした汽水域で多くなっています（表1）。中でも網走湖は，水系別ワカサギ漁獲量上位5位以内に常に位置づけられる重要な生産地となっています。

網走湖におけるワカサギ漁業は，現在西網走漁業協同組合の30漁家によって，主に曳き網によって行われています。その漁業は漁期と漁法によって大きく4つに分ける

ことができます。その4つとは秋期曳き網漁業，氷下曳き網漁業，人工採卵事業（採卵用親魚捕獲のためのふくべ網漁業），そして春期曳き網漁業です。

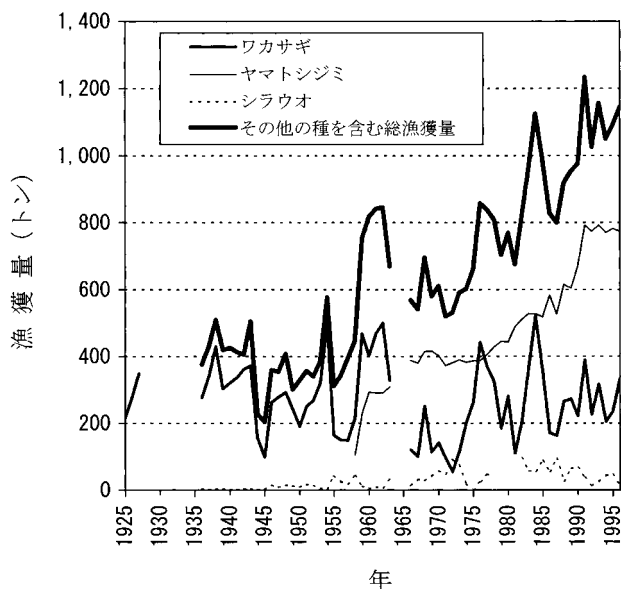


図4 網走湖における主要魚種漁獲量の推移。

秋期曳き網漁業はその年に生まれた当歳魚が漁獲の対象となる大きさにまで成長した9月以降に始まります。秋期曳き網漁業は10月中旬ころまでは降海前のその年生まれのシラウオも漁獲対象とします。秋期曳き網漁業の漁法は、かけまわし方式の船曳き網です。かつては人力で網を曳いていましたが、現在は各船とも発電機を電源とし、油圧ポンプを介したラインホーラーとネットホーラーを装備しています。

湖面の結氷から3月末までは湖面の氷に穴を開けて氷下曳き網漁業が行われます。この漁業はかつて網走湖周辺に移住した秋田県出身者が郷里の八郎潟から導入したとされています。操業はあらかじめ氷に穴を開け、各穴間にロープを張り巡らせておいた漁場で行われます（図5）。

表1 年別ワカサギ漁獲量上位10水系（単位：トン）。

年	1993		1994		1995		1996	
順位	水	系 漁獲量	水	系 漁獲量	水	系 漁獲量	水	系 漁獲量
1	小川原湖	578	小川原湖	636	小川原湖	638	小川原湖	367
2	霞ヶ浦	363	霞ヶ浦	251	八郎潟	249	網走湖	333
3	網走湖	317	八郎潟	242	網走湖	234	八郎潟	319
4	宍道湖	190	網走湖	205	霞ヶ浦	169	霞ヶ浦	177
5	八郎潟	182	諏訪湖	110	石狩川	110	石狩川	130
6	諏訪湖	96	石狩川	101	諏訪湖	90	琵琶湖	119
7	石狩川	80	阿寒湖	62	阿寒湖	84	北浦・外浪逆浦	82
8	阿寒湖	61	塘路湖	46	北浦・外浪逆浦	68	諏訪湖	72
9	北浦・外浪逆浦	57	北浦・外浪逆浦	38	塘路湖	39	阿寒湖	36
10	利根川	39	高瀬川	31	大沼	28	高瀬川	30
	全 国	2,333	全 国	2,082	全 国	2,077	全 国	2,321

資料：漁業・養殖業生産統計年報（農林水産省統計情報部），事業成績書（北海道立水産孵化場）

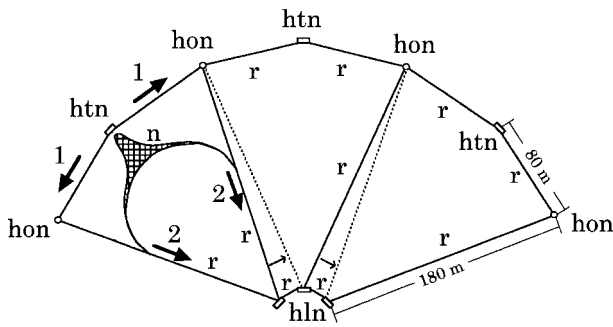


図5 網走湖における水下曳網漁業の操業方法。番号付き矢印はロープを曳く順番を示す。操業は同一漁場で順に穴を変えながら3回行われる。(n: 網, r: ロープ, htn: 投網する穴 (1.3m×0.6m), hon: 網を開くための穴 (0.6×0.6m), hln, 網を引き揚げる穴 (1.7×0.7m)。

4月に入りワカサギが網走湖への流入河川へ産卵のため遡上し始めると、人工採卵用の親魚捕獲と採卵・人工受精作業が行われます。この事業は網走湖への流入河川の

うち網走川と女満別川で行われています(図1)。親魚捕獲にはふくべ網(小型の定置網)が使用され、採卵作業は例年4月から5月上旬ころまで行われます。

採卵作業が終了した後、4月末から5月上旬にかけて、その年産卵に参加しなかった個体と産卵後の個体を主対象に春期曳き網漁業が短期間行われます。漁法は秋期曳き網漁業と同じ船曳き網です。春期曳き網漁業は現在、資源保護のため害魚駆除などを目的として数日間操業されるのみで、操業の行われない年もあります。春期曳き網漁業が終了すると9月あるいは10月までの間、最初に述べた秋期曳き網漁業の解禁までワカサギを漁獲対象とした漁業は行われません。

第2章 産卵生態

ワカサギの産卵場は、湖への流入河川や、湖岸に形成されます。また全国各地におけるワカサギの産卵期は1月から6月までの間で、南ほど早く北ほど遅いとされています⁹⁾。網走湖産ワカサギの産卵場は網走川、女満別川など網走湖への流入河川であり(図1)、産卵期は4月上旬～6月上旬とされています¹⁵⁾。

また、網走湖産ワカサギ産卵遡上魚の特徴として、性比に偏りがあって雄が多いものの、時期の経過に伴い雌の割合が増加し、次第に雌雄差が縮小することが挙げられています¹⁵⁾。網走湖産ワカサギの産卵場

で観察される雄が多い現象は、同様に他の水系でも観察され、これまでひとつの謎とされてきました。そこで網走湖産ワカサギの産卵生態について調べてみました。

水温に左右される産卵遡上時期

まず1981～1996年の網走川と女満別川における人工採卵事業による毎日の作業開始時(朝8時前後)の河川水温と日別捕獲重量の変化を見てみました(図6)。ここで、日別捕獲重量の変化は、人工採卵事業終了時までの総捕獲重量を100%としたときの、採卵事業開始時からその日までの累

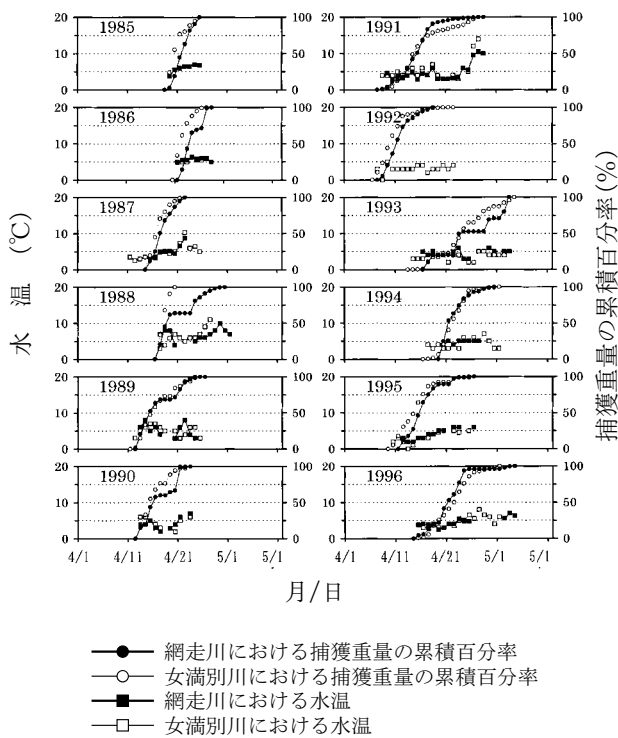


図6 人工採卵事業時の網走川と女満別川における水温とワカサギ親魚捕獲重量の累積百分率の変化。

積百分率 (%) で示しました。なお、産卵親魚の捕獲にはふくべ網（胴網が筒状の定置網）が用いられています。

その結果、採卵事業が行われていた時期の河川水温（図6）は0～15℃の範囲内で変動し、概ね春先の水温上昇期にあったことが分かります。毎年の採卵作業のピークを、その年の捕獲重量の累積百分率が50%に達した日とすると遡上ピーク前後の産卵河川の水温はほぼ毎年5℃前後でした（図6）。したがって、水温が5℃に達する日が早い年は採卵作業（産卵遡上）のピークを早くに迎え、5℃に達する日が遅い年は、採卵作業（産卵遡上）のピークも遅れる傾向が見られます。すなわち、網走湖におけるワカサギの産卵遡上時期は、水温によって左右されていると考えられます。

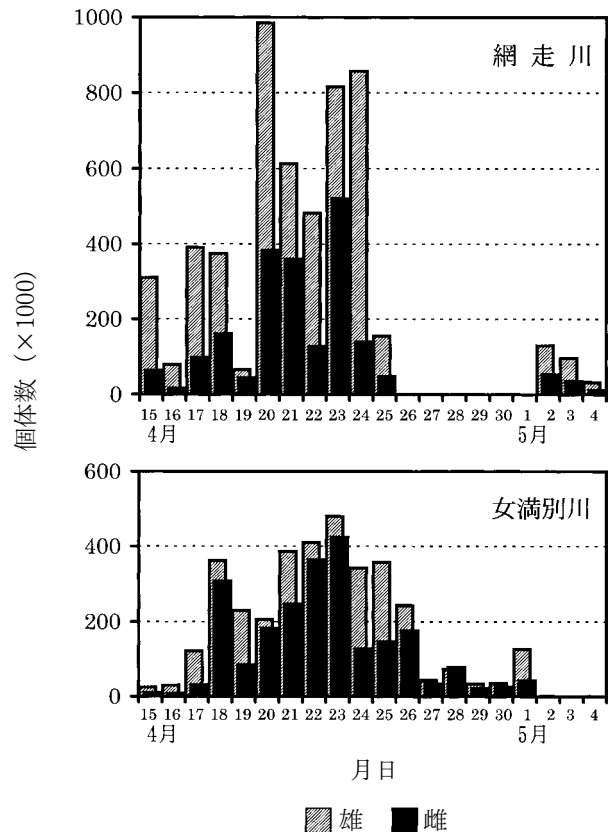


図7 1996年産卵期の網走川および女満別川における人工採卵事業雌雄別捕獲親魚数の日変化。

常に雄が多い人工採卵事業漁獲物

つぎに1996年の網走川と女満別川における人工採卵事業による産卵親魚の日別捕獲個体数を雌雄別に見てみました（図7）。図からは、どちらの河川においても人工採卵事業の行われている期間を通して常に雄の方が多いたことが分かります。では網走湖産ワカサギはもともと雄の方が多のでしょうか。

産卵期直前の湖内の性比はほぼ1：1

図8に、産卵遡上が始まる直前3月に網走湖内で氷下曳き網漁業によって漁獲されたワカサギ当歳魚の性比を、1982年から1997年まで16年間分示しました。図8上段は生殖腺が未熟なために性別を判定できな

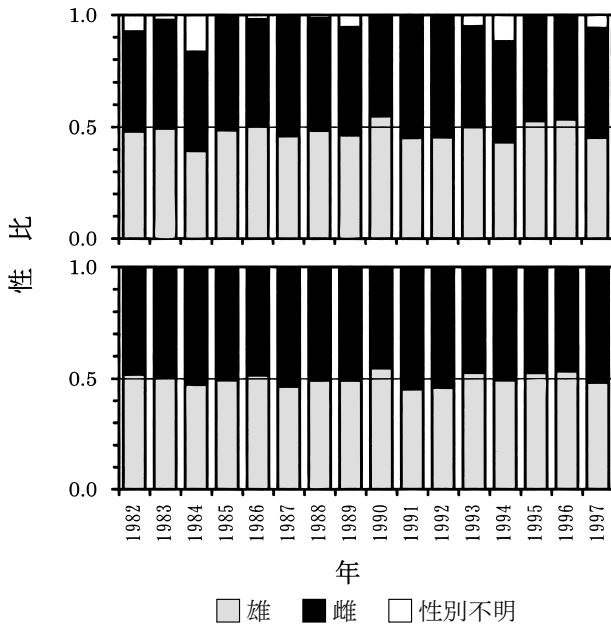


図8 網走湖における氷下曳き網漁業漁期末3月のワカサギ当歳魚(0+年魚)の性比。上段は生殖腺未熟で性別不明個体を含み、下段はそれら性別不明個体を除いて算出した性比。

かった性別不明個体を含めた性比で、下段はそれら性別不明個体を除き成熟個体のみで求めた性比です。図8下段の図から、産卵期直前の湖内における成熟個体の性比は毎年雌雄ほぼ1:1であることが分かります。したがって網走湖産ワカサギはもともと雄の方が多いわけではない、ということが分かりました。

ワカサギの産卵遡上は夜行われる

そこで、なぜ産卵場では雄の方が多いのかなど、ワカサギの産卵生態を調べるために、網走湖産ワカサギの産卵河川のひとつである女満別川の、湖への流入口近くに調査地点を設け、ワカサギの産卵遡上行動を24時間観察しました。

調査にはふくべ網(図9)2基を用いました。1基は降河してきた個体を捕まえる

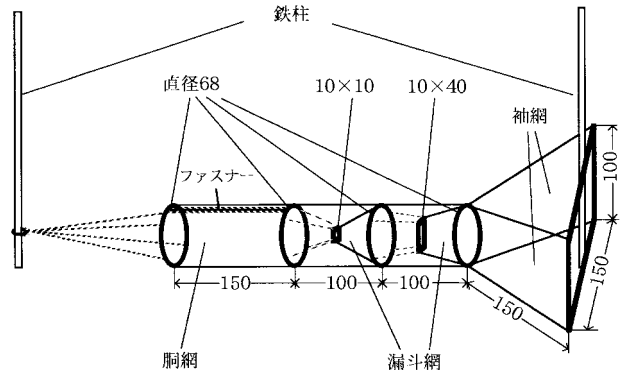


図9 使用漁具図(ふくべ網)。太い実線は直径13mmのステンレス丸棒製枠。図中数字の単位はcm。網地はすべて目合約2mmのもじ網(規格:2×2, 220掛, 薄ブルー)。

ために開口部を川の上流側に、もう1基は遡上してきた個体を捕まえるために開口部を下流側に向けて、2基を川の中に並べて設置しました。この網を前日の午後に設置し、翌日の同時刻まで24時間、2時間ごとに入網した個体を取り出し、各時間帯ごとに、網ごとの入網個体数、体長、体重、性別、生殖腺熟度、生殖腺重量を調べました。調査は1997年4月15~16日と同年5月14~15日の2回行いました。

その結果、ワカサギ親魚の産卵河川での遡上も降河もほぼ夜間に限って行われていることが分かりました(図10)。なお遡上・降河活動のピークは1回目調査時には日の出直前、2回目調査時には日没直後にあって、2回の調査で差が認められました。

遡上個体・降河個体の成熟度組成は雌雄で異なる

遡上・降河行動が夜間に行われるということに、雌雄で大きな差は見受けられませんでした。しかし遡上個体・降河個体の生

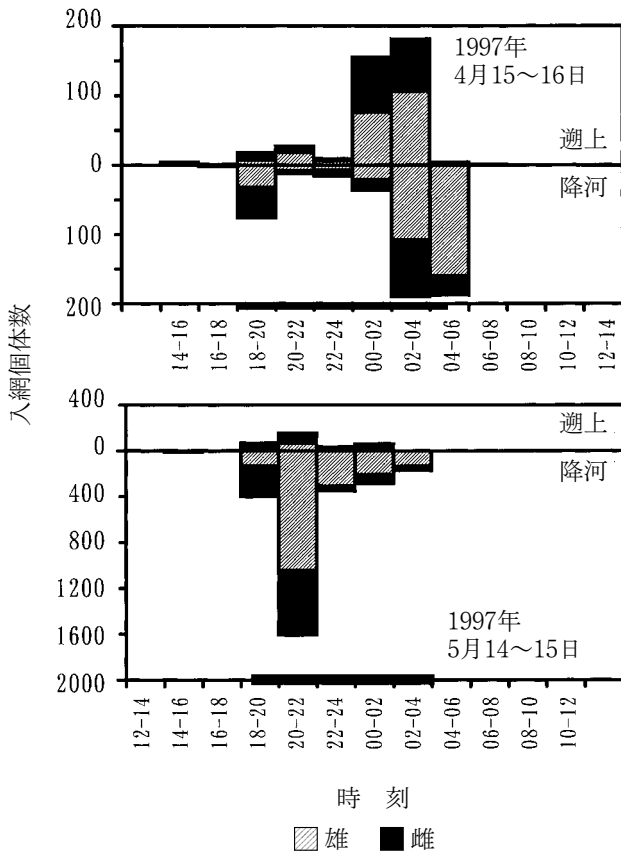


図10 1997年4月15～16日および5月14～15日の間に女満別川においてふくべ網によって採捕された産卵遡上・降河ワカサギ親魚の雌雄別時刻帯別採捕個体数。横軸上の太線は夜間を示す。

殖腺の成熟度組成には、雌雄で大きな違いが認められました。

生殖腺の成熟度は「未熟」、「成熟中」、「完熟」、「放卵後・放精後」の4つに区分しました。「完熟」は雌では卵が生殖腔（腹腔）内に排卵されて個々の卵がバラバラになったもの、雄では腹部を押すと精液の出てくるものを指します。

まず4月15～16日の遡上ピークであった00～04時における遡上魚は、雌雄ともほとんどが完熟あるいは成熟中の個体でした（図11）。一方降河ピークであった02～06時の降河魚では、雌の場合には産卵後の個体が多いのに対し、雄では、降河魚であり

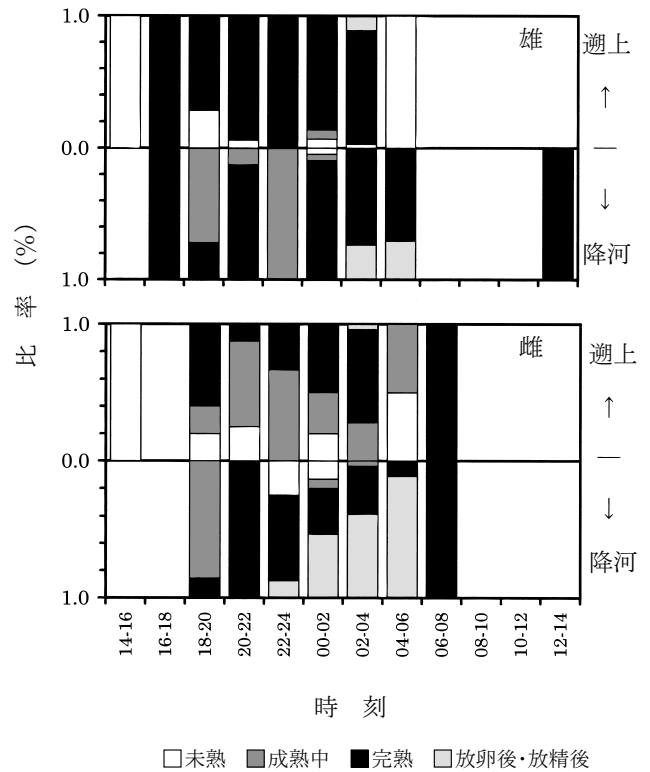


図11 1997年4月15～16日の間に女満別川においてふくべ網によって採捕された産卵遡上・降河ワカサギ親魚の雌雄別時間帯別成熟度組成。

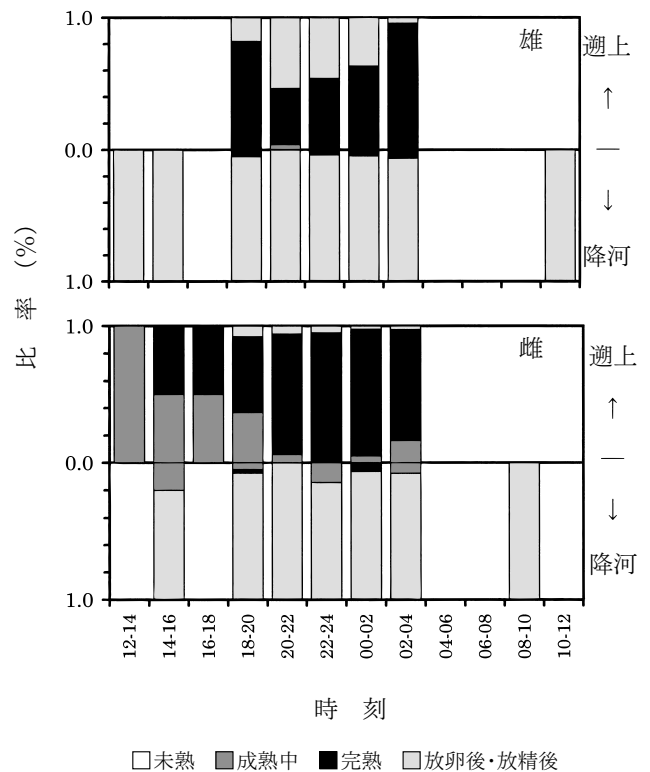


図12 1997年5月14～15日の間に女満別川においてふくべ網によって採捕された産卵遡上・降河ワカサギ親魚の雌雄別時間帯別成熟度組成。

ながら完熟状態の個体が多くを占めました（図11）。

5月14～15日の調査では、降河魚はいずれの時間帯においても雌雄ともほとんどが放卵後・放精後の個体でした（図12）。これに対し遡上魚では、いずれの時間帯においても雌の場合にはほとんどが放卵前の個体であったのに対し、雄では遡上魚でありながら放精後の個体が多く認められました（図12）。

このように、雌では2回の調査時いずれも遡上魚はほとんどが放卵前の個体、降河魚はその多くが放卵後の個体であったのに対し、雄では1回目調査時には降河魚にも

完熟個体が多く混ざり、2回目調査時には遡上魚にも放精後の個体が多く混ざっていました。

雌雄で異なるGSI変化

つぎに同じもうひとつの産卵河川である網走川で採捕された産卵親魚の個体別GSI（生殖腺指数）を産卵期間中、長期にわたって調べ、各個体の体長を横軸に、GSIを縦軸にとってそれぞれの値を雌（図13）と雄（図14）に分けて図に示してみました。

GSIは下式によって求めた値で、体重に対する生殖腺の相対的な大きさを表します。

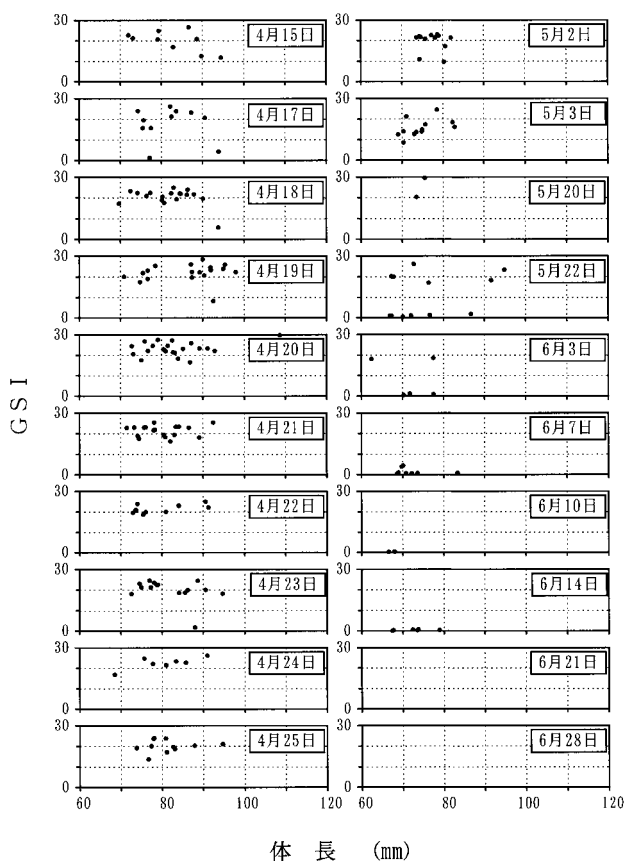


図13 1996年産卵期に網走湖に流入する網走川で採捕されたワカサギ雌GSIの経時変化。4月15日～5月3日の標本はふくべ網によって、5月20日～6月28日の標本は投網によって採捕した。

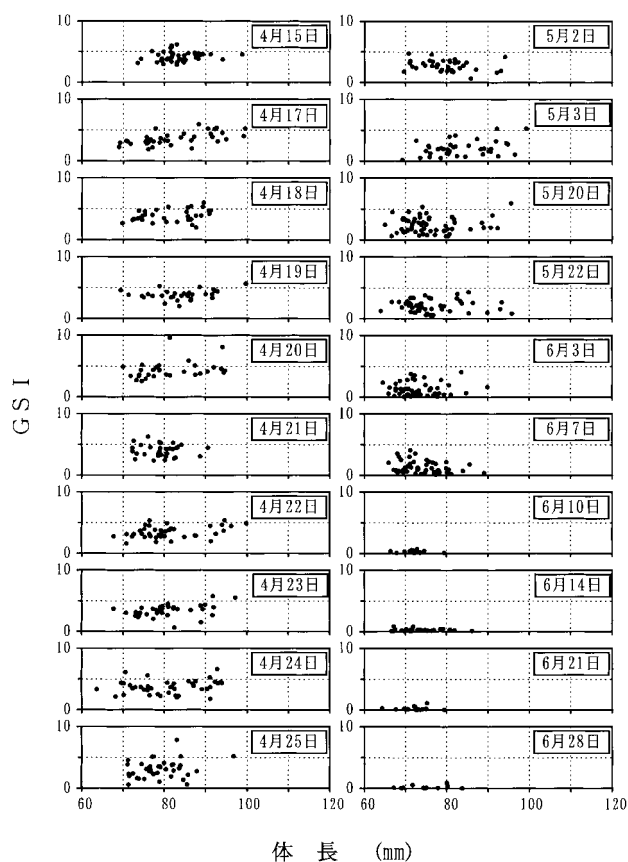


図14 1996年産卵期に網走湖に流入する網走川で採捕されたワカサギ雄GSIの経時変化。4月15日～5月3日の標本はふくべ網によって、5月20日～6月28日の標本は投網によって採捕した。

$$GSI = (\text{生殖腺重量(g)} / \text{体重(g)}) \times 100$$

雌のGSI（図13）は、調査期間を通じて20前後の高い値を示す個体と0に近い低い値を示す個体の2群にほぼ分離され、時期が遅くなると後者の低い値を示す個体の方が多くなりました。これに対し雄のGSI（図14）は、時間の経過とともに全体的に下向きに低下していき、雌とは異なる変化傾向を示しました。

同じ資料から産卵期間中の性比と雌雄それぞれの成熟度組成の推移を見てみました（図15）。すると、始め雄の比率が高く、次第に雌が多くなるものの雄より雌の方が多くなることはなく、再び雄の比率が高くなり、後期にはほとんどが雄だけとなりました。放卵後の雌は後期以外にはほとんど見られませんでした。雄では5月以降次第に放精後個体の比率が高くなりました。

産卵活動は雌では短期間、雄では長期間

以上の結果をまとめてみたいと思います。遡上行動の日周観察結果から、雌では遡上魚のほとんどが放卵前の個体、降河魚の多くは放卵後個体であったこと、産卵河川における雌のGSIは高い値を示す個体と低い値を示す個体とにほぼ2分され、中間の値を示す個体がほとんどいなかったことから、雌の個体ごとの産卵は短期間に行われ、しかも放卵後の個体は直ちに降河すると考えられました。これに対し雄では、日周観察の1回目調査時には降河魚にも完熟個体が多く混ざり、2回目調査時には遡上魚にも放精後個体が多く混ざっていたこと、雄の個体ごとのGSIは時間の経過とともに全体的に下向きに低下していったこと、また性

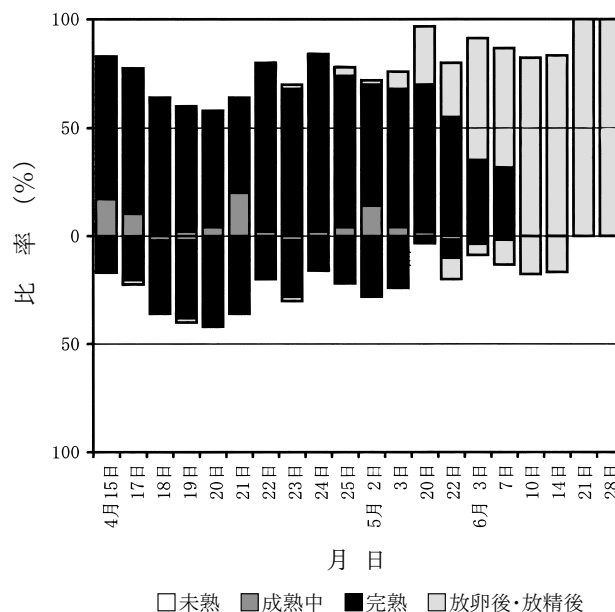


図15 1996年産卵期に網走湖に流入する網走川で採捕されたワカサギの性比と生殖腺成熟度組成の経時変化。

比に見られた経時変化から、雄は雌より早くに産卵場にやってきて、産卵場に滞留あるいは遡上・降河する雌に付いて何度も遡上・降河を繰り返す、少しずつ放精しながら長期にわたって産卵に参加し続けると考えられました。

以上のような雌雄の産卵生態の差が、ワカサギの産卵場において常に雄が多いという現象となって現れるのだと考えられました。ちなみにワカサギは年魚（1年で一生を終える魚）であるといわれることが多いのですが、実際には2年目まで生き残る個体も相当数見られます。しかし、2年目にまで生き残ったワカサギの産卵期以外の性比を見てみると、当歳魚とは異なり明らかに雌の方が多くなっています。雄は産卵場に長く留まることから人工採卵事業によって雌より多く漁獲される上に、このような雄の過酷な産卵行動がその後の死亡率も高めているのではないのでしょうか。

第3章 初期生活期

網走湖への流入河川である網走川，女満別川などで4月上旬～6月上旬に産卵された網走湖産ワカサギの卵は，5～6月にふ化した後，網走湖に降り，湖内で成長します¹³⁾。一般に魚類では，生まれてからすぐの初期死亡率が高く，この時期の生き残り率とその後の資源量に大きな影響を与えると考えられています。また，網走湖産ワカサギでは，湖内で初期生活期を過ごした後，湖中残留群と海に降る遡河回遊群とに分かれます^{13, 16)}。これらのことには，湖内での初期生活が大きく関係していると考えられます。そこで，産卵場である流入河川と網走湖内で，当歳魚の初期生活期について調べてみました。なお，網走湖産ワカサギの年齢の表し方として，本書では産卵期を境にして，満1歳未満の個体を0+年魚，満1歳を超えて満2歳未満の個体を1+年魚，満2歳を超えて満3歳未満の個体を2+年魚としました。したがって，当歳魚は0+年魚と表します。

ワカサギ仔魚は日没直後に一斉にふ化する

網走湖畔呼人（よびと）漁港近くにあるワカサギ人工ふ化施設で，ワカサギ仔魚のふ化時刻を調べました。

調査を行った人工ふ化施設は，プレハブの建物の中に設置された3列の平行なコンクリート製水路（ふ化水槽）からなっています。これらの水路には底面から浮かせて張られた網の上に，直径5～10cm程度の小石が一面に敷かれています。水路には，網

走湖から汲み上げた湖水が一定の流速で流されています。ふ化場を通った湖水は，コンクリート製水路を通過して湖に直接排出されています。人工採卵された受精卵は，この小石の上にばらまかれ，小石に付着したまま，ふ化を待ちます。また，ふ化施設のプレハブ側面は一部が開放されており，施設内の明るさは，外の明るさとほぼ連動して変化しています。

ふ化施設における調査は，収容していた卵がふ化時期を迎えていた1997年5月14日14時から翌5月15日12時までの間の各偶数時刻に行いました。

ふ化施設の最下流部で，2時間ごとにふ化用水100ℓ当たりのふ化仔魚数を数えました。

その結果，ふ化仔魚は日没直後に集中して採集されたことから（図16），ワカサギの仔魚は日没直後に一斉にふ化することが分かりました。仔魚のふ化が日没直後に一斉に行われるということは，ワカサギに近縁のアユ¹⁷⁾やキュウリウオ¹⁸⁻¹⁹⁾などでも観察されています。

このように，ワカサギ仔魚が日没直後に一斉にふ化するのにはなぜでしょうか。河川に産卵された卵からふ化したワカサギ仔魚は遊泳力が小さいため，ふ化後直ちに川の流れに乗って流下すると考えられます。そして流下中は常に外敵の目にさらされることとなります。目視によって外敵に見つかる度合いは日中より夜間の方が低いと考えられます。したがって，流下・移動のため

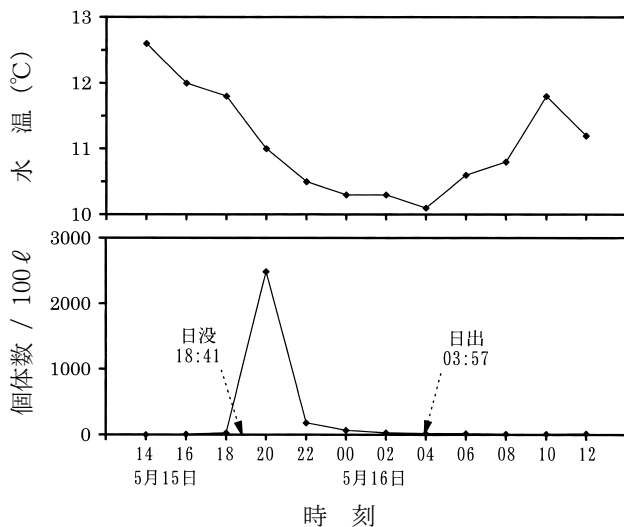


図16 呼人ふ化場において1997年5月14日14:00~15日12:00の間2時間ごとに調べた水温と用水100リットル当たりのワカサギふ化仔魚個体数。

に比較的安全な夜をなるべく長く利用するため、日没直後にふ化する習性を身につけたのでしょう。

ワカサギ仔魚のふ化時期は5月から7月まで比較的長期にわたる

1996年と1997年に、天然産卵河川である女満別川において、プランクトンネットを用いてワカサギのふ化時期を調べてみました。調査は1週間に2回をめぐりに実施しました。調査は毎回正午をはさむ10時~14時の間に行いました。

その結果(図17), 1996年には5月27日から7月5日までの間にふ化仔魚が採集され、最も多くのふ化仔魚が採集されたのは6月7日でした。また1997年の調査では、ふ化仔魚は5月13日から6月21日の間に採集され、最も多くのふ化仔魚が採集されたのは6月12日でした。さらに、いずれの年もふ化仔魚の採集数には2度ほどのピークが見られました。これらのことから、網走

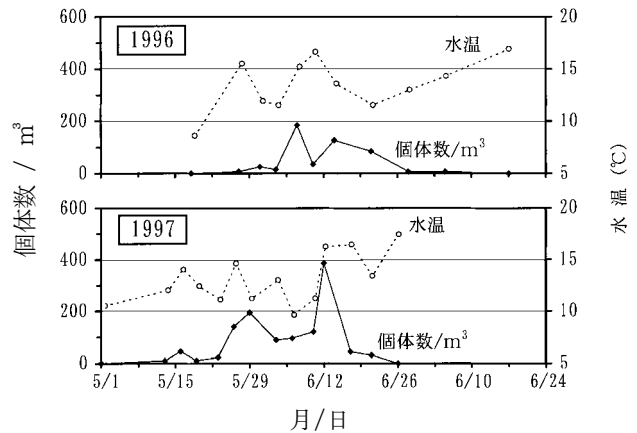


図17 1996年と1997年の女満別川河口付近における水温とプランクトンネットで採集された流下仔魚1m³当たり個体数の経時変化。

湖産ワカサギ仔魚のふ化は5月から7月まで比較的長期にわたって複数のピークを持って行われ、しかも年によりふ化盛期が若干ずれることも分かりました。これらのうち、同一年内においてふ化時期がずれる原因としては、産卵個体ごとに産卵時期がずれることが考えられ、年ごとにふ化時期がずれる原因としては、年による産卵時期のずれや、産卵からふ化までの水温の高低などが考えられます。

湖内における分布ははじめ流入河川河口から次第に湖全体に広がる

網走湖内においてワカサギ当歳魚(0+年魚)がどのように分布するのかを調べるため、ワカサギ当歳魚がまだ十分な遊泳力を有していないと思われる5月から6月(または7月)にかけての間は稚魚ネットを用いて、その後成長して遊泳力が増し、稚魚ネットでの採集が困難と思われた7月から9月にかけての間は、曳き網を用いて網走湖内の定点(図18)で定期的に採集を行いました。

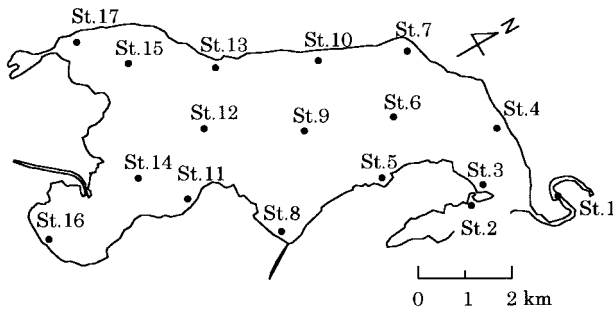


図18 網走湖産ワカサギの稚魚ネットおよび曳き網による調査地点。

1981～1996年の各調査時期・各調査地点ごとの、稚魚ネットおよび曳き網それぞれ1曳網当たり採集個体数のうち、1985年および1986年の結果を図19に示しました。稚魚ネットによる調査では、ほとんどの場合、ワカサギ0+年魚は湖内全体に一様ではなく、偏って分布していました。特に調査開始初期の5月中の調査時には、流入河川のある湖南部の湖上流部で分布量が多くなっていました。また調査時によっては湖の東西方向どちらかの側に偏って分布している場合もありました。

曳き網調査時の分布パターンは調査時によって異なり、湖全体に広く分布していました。

これらのことから、ふ化後、湖に流入する網走川や女満別川から網走湖に流下してきたワカサギ仔魚は、その後次第に湖全体に分布を広げるものと考えられます。

ワカサギ仔稚魚と餌生物の分布

このような生活初期の分布には、まず餌生物の分布が関係している可能性が考えられます。ワカサギ仔魚は卵黄を完全に吸収し尽くす前から餌をとり始め²⁰⁾、最初の餌としてはワムシ類が重要であるとされてい

ます^{9, 20-25)}。ただしワムシ類単独ではなく、植物プランクトンも同時に食べることが知られており²⁰⁾、実験的にもワムシと植物プランクトンとを混合して食べることが仔魚の生き残りを高めることが確かめられています²³⁾。その後成長するに従い、動物プランクトンである甲殻類、特にカイアシ類のノープリウスと呼ばれる幼生が次の段階の餌として重要になります^{20-22, 24, 25)}。網走湖に分布するカイアシ類では、汽水性のキスイヒゲナガケンミジンコが最も多く²⁶⁾、ワカサギ稚幼魚の重要な餌生物となっています²⁴⁾。しかし、これらの餌生物とワカサギ仔魚の分布は必ずしも一致しません²⁷⁻²⁹⁾。したがって、ワカサギ仔稚魚、特に仔魚は遊泳力も弱いと考えられることから、おそらく、特定の餌生物を追いながら移動しているのではなく、風によって起こる流れなどによって受動的に移動しているのではないかと考えられます。

湖内における初期生活期の成長

各調査時ごとの稚魚ネットおよび曳き網調査によって得られた当歳魚（0+年魚）の体長組成のうち、特徴的な1988年、1993～1995年の結果を図20に示しました。ここでは稚魚ネットによる調査結果と曳き網による調査結果を連続して年ごとにそれぞれひとつの図に示しています。

稚魚ネットで採集された個体はいずれの年も体長（全長）5 mm以上であって、5月中旬の体長組成はいずれの年も体長範囲が5～10mmのひとつの体長群からなっていました。しかし、その後は複数の体長群からなる場合が多く見受けられました。

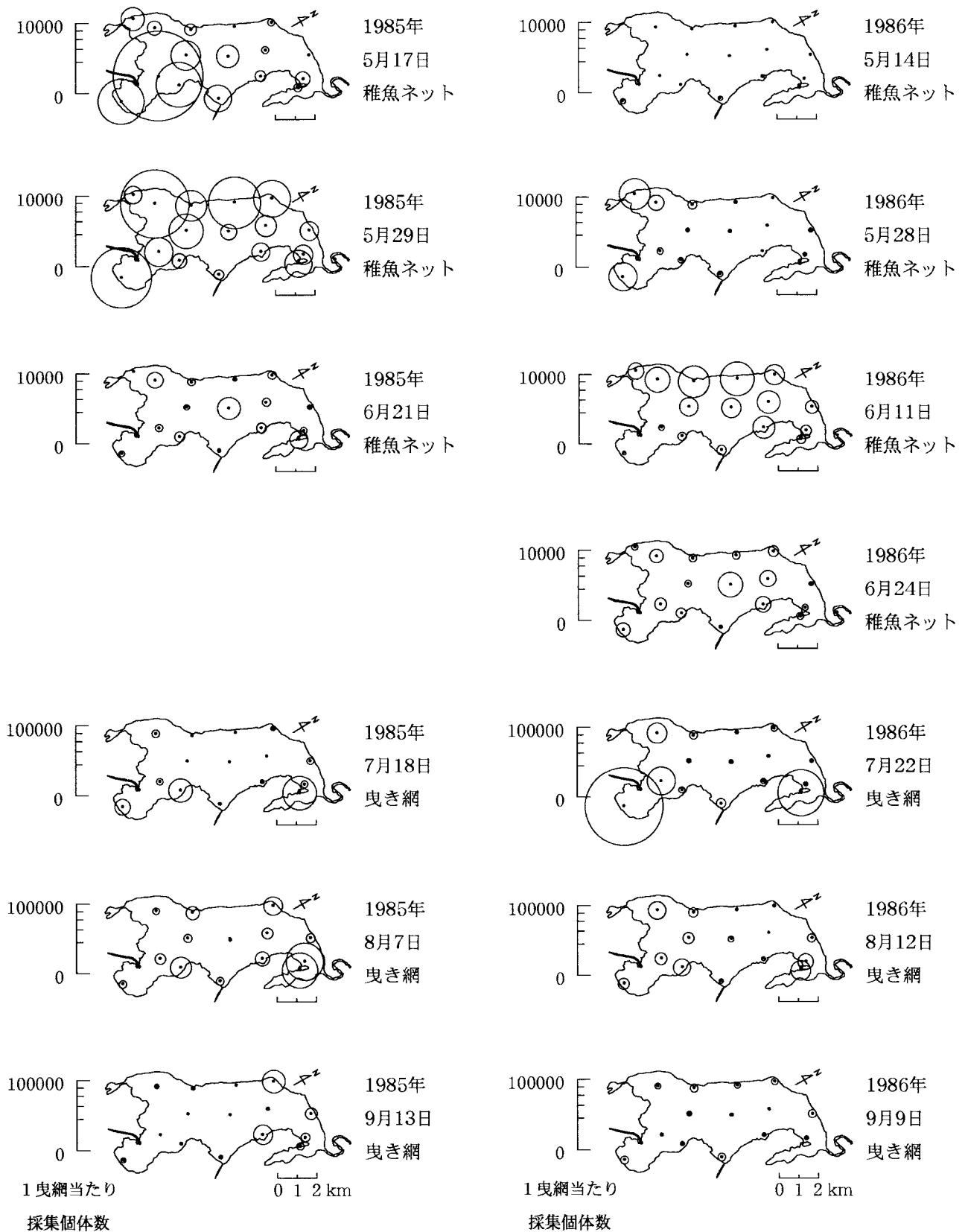


図19 1985年および1986年の網走湖におけるワカサギ当歳魚（0+年魚）の稚魚ネットまたは調査曳き網による1曳網当たり採集個体数。各地点ごとの円の面積が1曳網当たり採集個体数を表す。

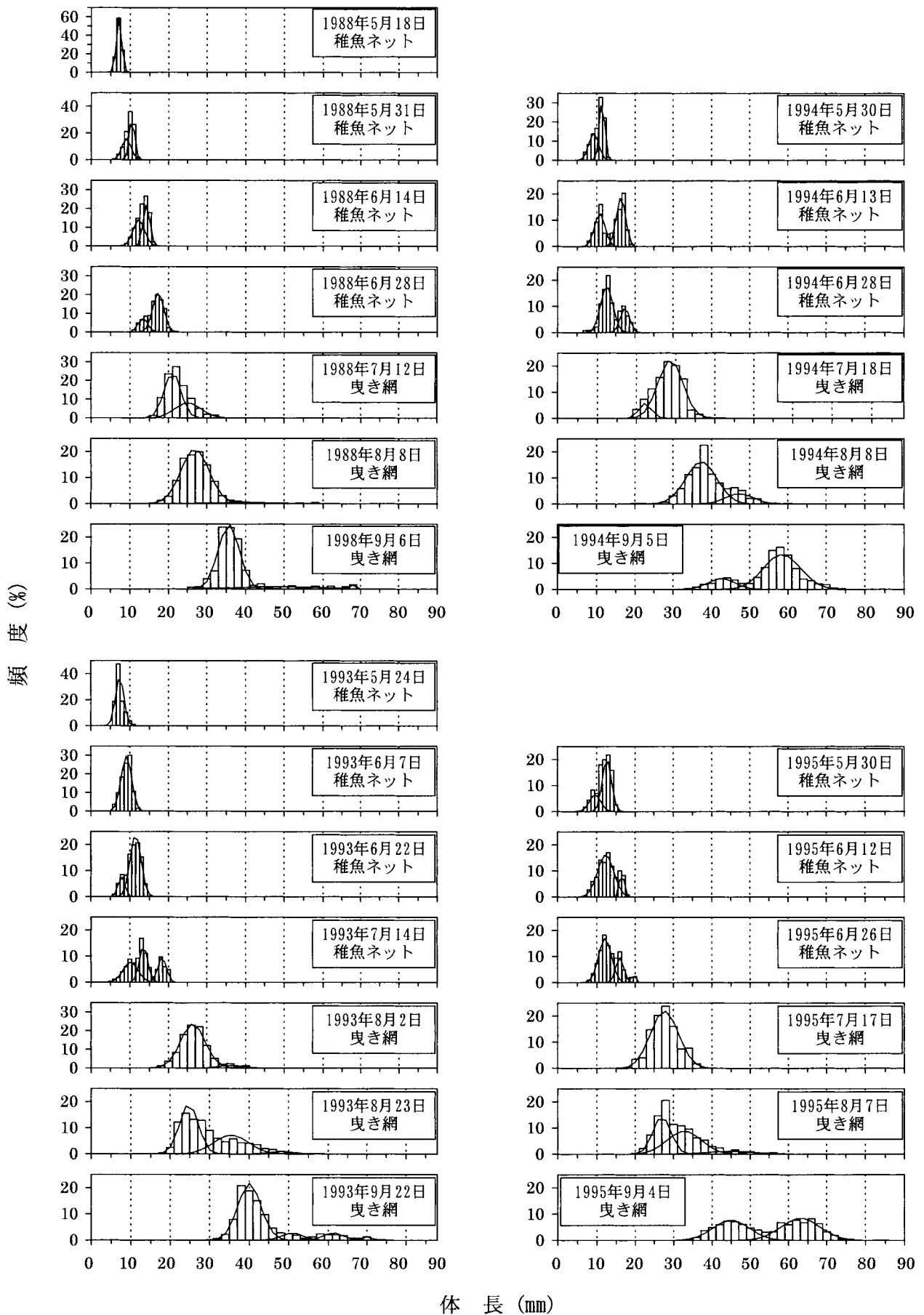


図20 1988年，1993年，1994年および1995年の5月から9月にかけて網走湖において稚魚ネットまたは調査曳き網によって採集されたワカサギ当歳魚（0+年魚）の体長組成。

このようにワカサギの同一年齢の中に複数の体長群が存在する例は、霞ヶ浦水系^{28, 30)}や石狩川³¹⁾などでも観察されています。その原因として、移殖放流、ふ化時期の違い、生息場・生息水深の違いなどが考

えられています。網走湖の場合は、おそらく流下仔魚の観察で見られたように、ふ化時期の異なる個体群が湖内に混在するために生じる現象であろうと考えられます。

第4章 当歳魚の降海はなぜ、どのように行われるのか

前にも述べたとおり、網走湖産ワカサギにはふ化から成熟し産卵するまでの間に降海し、一時期を海で生活する群れがいます。同じ湖にいたワカサギが湖に残る個体と海に降る個体に分かれるのはなぜでしょうか。また、降海はどのように行われているのでしょうか。これらのことを調べるために、いくつかの調査と、過去からの調査結果を整理してみました。

網走川における降海ワカサギと流れの日周観察

ワカサギが網走湖から降海している時期に、網走湖からの流出河川である網走川に

おいて、ワカサギの降海行動を調べる調査を行いました。調査は1996年7月24日14時～7月25日14時、同年8月8日12時～8月9日14時、および同年9月12日12時～9月13日14時の3回行いました。まず、図18に示したSt. 1（大曲）で網地がもじ網のふくべ網2カ統を用い、開口部を1カ統は上流側に、もう1カ統は下流側に向けて設置し（図21）、2時間ごとにそれぞれの網に入ったワカサギの個体数と体長を調べました。また、同時に表層と底層における川の流向・流速と、水位として川岸に設けた基準点から水面までの鉛直距離も計測しました。

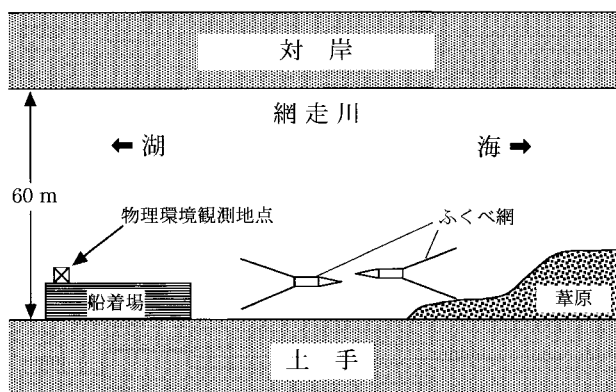


図21 降海ワカサギの日周観察を行った網走川St. 1におけるふくべ網などの配置。

満潮時には逆流することもある網走川

図22に、ふくべ網を用いた調査を行ったSt. 1における、川の流向・流速と水面の高さの経時変化を示しました。ここでは、便宜的に流速は流れが湖向きである場合をプラス、海向きである場合をマイナスの値として示し、水位は川岸の基準点からの鉛直距離をマイナスの値として示しました。

まず川の流れの流向・流速は、表層、底層共に潮の干満周期と連動して変化し、干

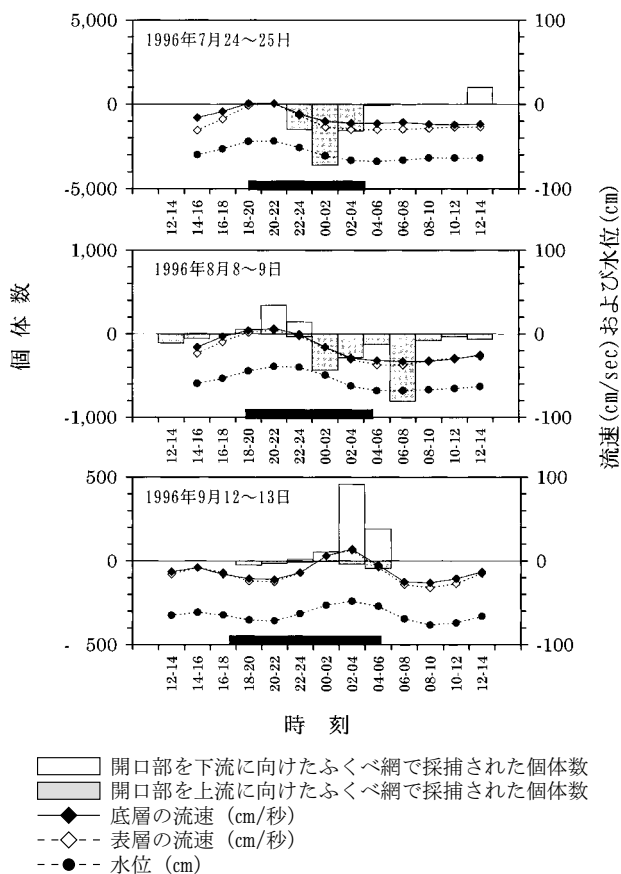


図22 網走川のSt. 1において開口部をそれぞれ上流と下流に向けたふくべ網で採捕されたワカサギ当歳魚と表層および底層の流速ならびに水位の各経時変化。正の値は湖側への、負の値は海側への動きを示す。横軸上の黒棒は夜間を示す。

潮時には海に向けての速い流れ（流速がマイナスの大きな値）を示し、満潮時には流速は極端に遅くなり、一時的には逆流現象（流速がプラスの値）も観察されました。

St. 1での水位も流向・流速とほぼ同じ変化を示しました。すなわち、水位は干潮時には下がり、満潮時には上がりました。このような現象は、2回目（8月8～9日）、3回目（9月12～13日）にも同様に観察されました。

移動は夜間、流れに乗って行われる

つぎに、開口部をそれぞれ上流側および下流側に向けて設置したふくべ網によって

採捕された降海中の当歳魚採捕個体数の経時変化（図22）を見てみましょう。図に棒グラフで示した採捕個体数のうち、上向きのプラスの値は網の開口部を下流に向けて設置したふくべ網によって採捕された個体数で、上流向きに移動していたことを表します。一方、マイナスの値は開口部を上流に向けて設置したふくべ網によって採捕された個体数で、下流向きに移動していたことを表します。

7月24日から9月13日までの間に3回繰り返された調査によって採捕された当歳魚の採捕個体数の日周変化は、以下のような毎回共通する特徴を示しました。

まず上流向きの移動であれ、下流向きの移動であれ、ふくべ網による採捕はほぼ日没から日の出までの夜間に集中していました。しかも、その間の移動は流れに逆らって行われるのではなく、流れに乗るようにして、そのときの流れの向きと同じ方向に行われているということです。したがって、降海するワカサギが海に向かって移動するのは、満潮時以外の、川の流れが海に向かっていているときということになります。

年により異なる降海パターン

1981年から毎年、その年に生まれたワカサギが湖内で成長し、降海する個体が現れ始める7月上旬～中旬から、降海がほぼ終わる9月上旬～下旬までの間、前述の網走川のSt. 1（大曲）にふくべ網を設置し、毎日網に入ったワカサギの個体数と体長を調べました。なお、ふくべ網の開口部を1986年以前は上流側に向けていましたが、ワカサギ以外の流下物が多量に入り、毎日

の処理が大変であることから、1987年以降は網の開口部を下流側に向けて設置しています。網の開口部を下流側に向けても、降海中のワカサギを採捕できることは前述のとおりです。

図23に、1981～1996年にSt. 1（大曲）でふくべ網により採捕された降海ワカサギ当歳魚の日別入網個体数を示しました。なお採捕個体数は移動平均（5日ごと）という方法を用いて、日変動をならして示しました。また満月の日と新月の日をそれぞれ白丸と黒丸で示しました。

図23から、降海行動には満月あるいは新月のそれぞれ大潮前後に山のある、半月周リズムの周期があることが分かります。前述した潮の干満に関する日周リズムの結果とも併せ、ワカサギの降海行動は潮汐周期に大きく影響を受けていることが分かります。

さらに図23からは、降海パターンには年によって降海する量，時期，継続期間にそれぞれ大きな差があることが分かります。

まず、年ごとの降海移動群量を、その年の日別採捕個体数の平均値で見ると、網の開口部を下流側に向けて設置した1987～1996年では、降海移動群量は90～7,579（個体数/日）の範囲にあって、年による変動が非常に大きいことが分かります。また、降海行動の盛期も、1994年や1995年のように早い時期にある年から1993年のように遅い時期にある年まで様々です。さらに降海が継続する期間も、1993年、1994年および1995年のように降海が短期間で終了してしまう年から、1987年や1996年のように降海が長期にわたって続く年まで、これま

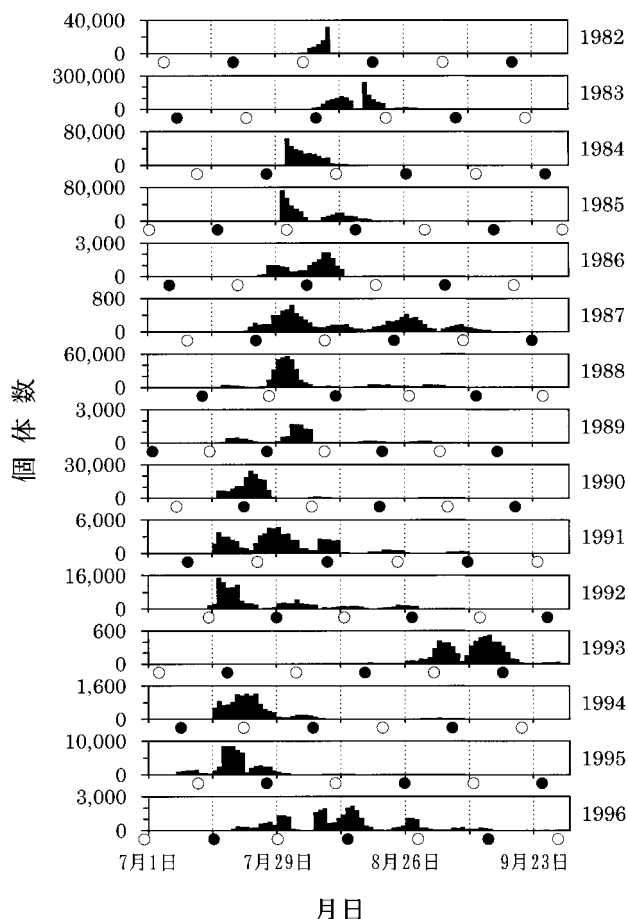


図23 網走川のSt. 1においてふくべ網で採捕された降海ワカサギ当歳魚（0+年魚）日別採捕個体数の5点（日）移動平均値の年別（1982年～1996年）経時変化。横軸上の黒丸は新月，白丸は満月を示す。

た様々です。

このように、網走湖産ワカサギの降海には、年により様々なパターンが見られます。

時期や年により異なる降海個体の体長

図24に1994年と1995年の2年間について、網走川のSt. 1（大曲）で採捕された降海ワカサギ当歳魚（0+年魚）の体長組成を時期を追って示しました。両年とも、時期を追うにしたがって体長組成は大きい方に移行し、降海開始時期と終了時期では大きな体長差がありました。

また、毎年の降海初期における降海群の

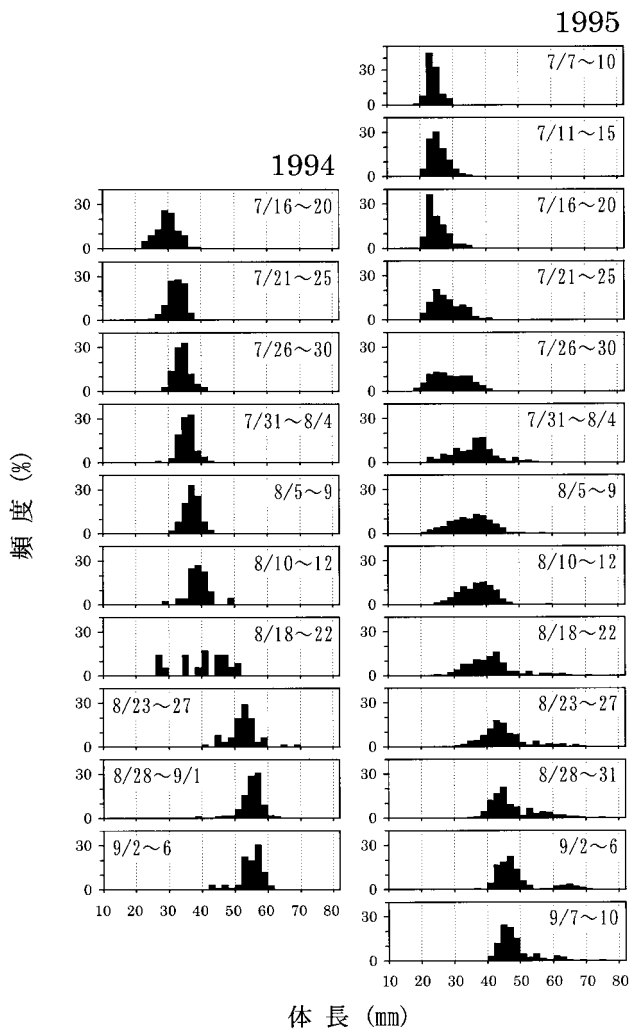


図24 1994年と1995年に網走川のSt. 1でふくべ網によって採捕された降海ワカサギ当歳魚（0+年魚）の体長組成の経時変化。

体長組成も年によって異なり（図25左）、ます。一方、降海盛期（降海群の累積採捕個体数とその年の総採捕個体数の50%を超えた日前後）の体長組成も、年により大きく異なりました（図25右）。

湖中残留群と降海群の体長はどちらが大きいとは決まっていない

図26に、1990年、1991年、1994年および1995年の4年間について、湖内での曳き網調査時に得られた標本の体長組成と、同時

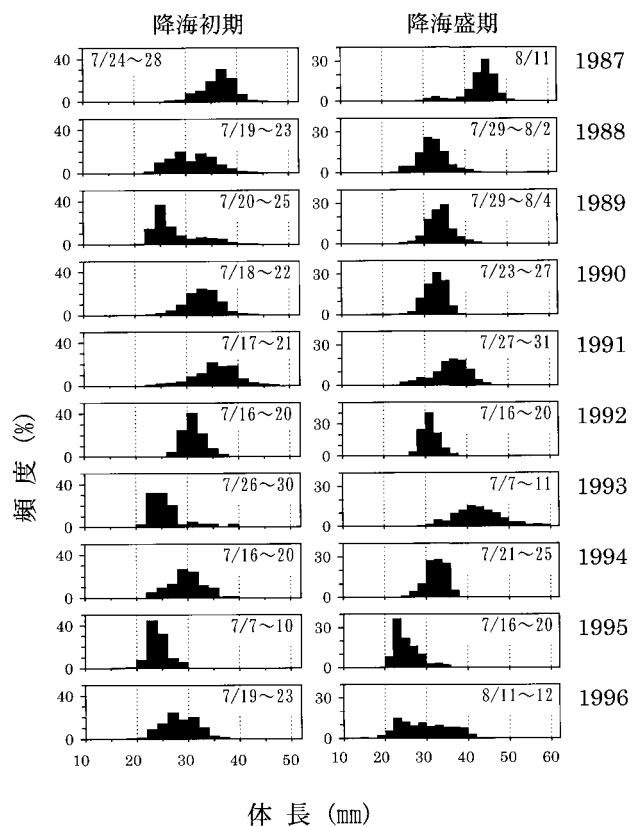


図25 1987年から1996年までの網走川St. 1でふくべ網によって採捕された降海ワカサギ当歳魚（0+年魚）の降海初期（左）および降海盛期（右）における年別体長組成。降海盛期は総採捕個体数に対する累積採捕個体数が50%に達した日とした。

期にSt. 1でふくべ網によって採集された降海群の体長組成を示しました。

これらの結果からは、常に降海群、湖中残留群のどちらかが大きい、といった一定の傾向はうかがえず、降海群、湖中残留群それぞれの体長組成関係は、年・時期により一定していませんでした。さらに、いずれの年においても、時期が経るにつれて両群とも体長は大型化していきました。

以上のことから、網走湖産ワカサギの降海は、体がある一定の大きさ（成長段階）に達すると行われる、といった性質のものではないと考えられました。

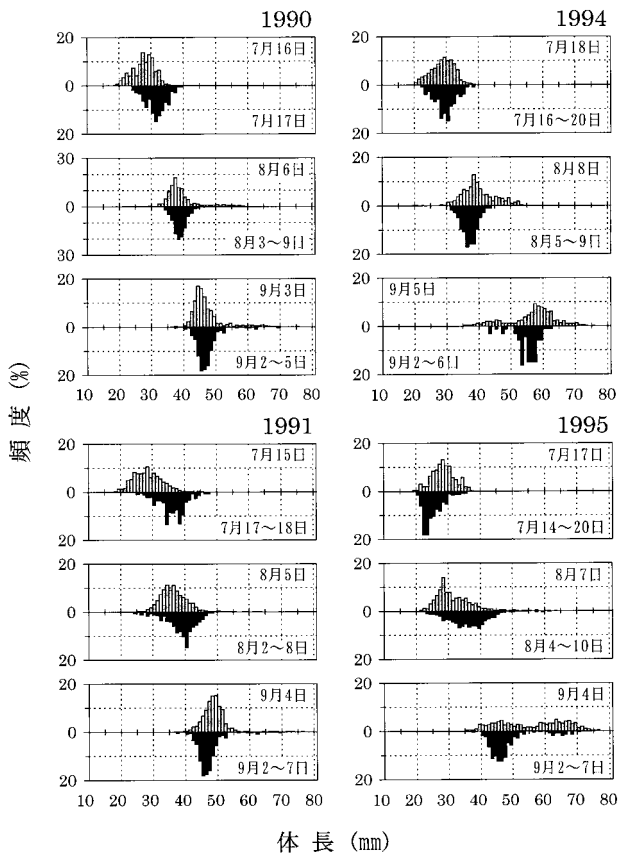


図26 1990年，1991年，1994年および1995年に，網走湖内および網走川St. 1で同時期に採集されたワカサギ当歳魚の体長組成の比較。上向き棒グラフが湖内で採集された個体，下向き棒グラフがSt. 1で採集された個体の組成を示す。

降海前の湖内密度が高まると増える降海群

以上のように，降海量も降海時期も降海サイズも，いずれも年によりほとんど一定ではない網走湖産ワカサギは，いったい何をきっかけとして降海しているのでしょうか。図27に降海盛期が始まる前の網走湖内での曳き網調査時における1曳網当たりのワカサギ当歳魚の入網重量と，その年の降海群量指数の関係を示しました。その結果，1日当たりの降海群量指数が他の年の値から大きく離れた1988年の値を除いて見ると，降海盛期を迎える直前の網走湖内での曳き網調査時における1曳網当たりのワカサギ当歳魚の入網重量が2 kg前後ま

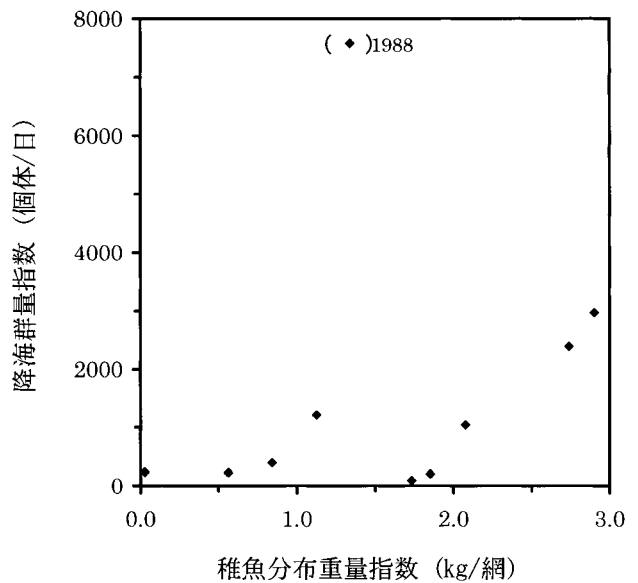


図27 降海直前の網走湖内における曳き網による稚魚分布指数と網走川St. 1におけるふくべ網による降海群量指数の関係。

では，降海群量指数に大きな変化は見られません。しかしこの値が1曳網当たり2 kg前後を超えると，降海群量指数が急に増加し始めることが分かります。すなわち，網走湖にはワカサギを収容できる容量に上限があり，湖内におけるワカサギの生息密度がこの上限を超えると，ワカサギの降海が始まり，超える度合いが高ければ高いほど降海する量も多くなるものと考えられます。

ワカサギと同じように淡水域で生まれ，その後降海するサケ・マス類では，海水生活に適応できるような生理的機能は，ある程度成長してから発達し，降海はその後に行われることが知られています。しかし，ワカサギの場合，実験的にもふ化直後から海水適応能力を備えていることが確かめられています。したがって，ワカサギの場合には，海水適応能力を獲得すること自体は，降海を始める重要なきっかけとはなっ

ていないと考えられます。

年漁獲量は秋期遡上群によって左右される

網走湖における主なワカサギ漁業と漁獲対象は以下のとおりです。まず、その年の春に産まれた当歳魚（0+年魚）が漁獲対象サイズまで成長し、しかも降海群がほぼ降海を終えた9月または10月から、湖内に残った湖中残留群を漁獲対象として秋期曳き網漁が始まります。秋期曳き網漁では湖中残留群の大部分を漁獲してしましますが、11～12月には海に下っていた遡河回遊群（降海群）が秋期遡上群として湖内に遡上して来ると、漁獲量が急激に増加します。便宜的にこの秋の遡上より前を秋漁前期、以後を秋漁後期とします。12月以降、湖面が結氷すると湖面の氷に穴を開けて行う氷下曳き網漁が3月末まで行われます。したがって、秋漁前期は湖中残留群、秋漁後期～氷下漁は降海群の秋期遡上群がそれぞれ主な漁獲対象となります。4月に入ると、湖への流入河川で人工採卵事業が行われ、産卵親魚が漁獲されます。この採卵作業は5月上旬頃までには終了します。採卵作業が終わると、産卵後産卵河川から湖に降った個体とその年産卵に参加しなかった個体を対象に、短期間の春期曳き網漁が湖内で行われます。さらに、各漁期には当歳魚以外に、前年度生まれの満1歳魚（1+年魚）以上のワカサギも、量は少ないですが漁獲されます。

図28に今述べた漁期ごとの網走湖におけるワカサギの年度別・漁期別・年齢別漁獲量を示しました。なおここでは、当歳魚が初めて漁獲される9月から翌年8月までを

単年度として集計しました。また、同じ秋期遡上群を主な漁獲対象としている秋漁後期と氷下漁期の漁獲量はひとつにして示しました。さらに採卵事業の後で行われる春期曳き網漁業の漁獲物は産卵盛期後に行われるため、それぞれ1歳ずつ年齢を加え、小型魚を1+年魚、大型魚を2+年魚以上としました。

図を見ると、年度漁獲量は約200トンから約600トンまで、年による変動が大きくなっています。さらによく見てみると、漁獲量が多く、しかもこの漁獲量変動を最も左右しているのは秋漁後期から氷下漁期までの0+年魚（当歳魚）の漁獲量（図の白抜き部分）であることが分かります。次に漁獲量が多いのが秋漁前期の0+年魚です。1982～1996年度の湖中残留群を漁獲対

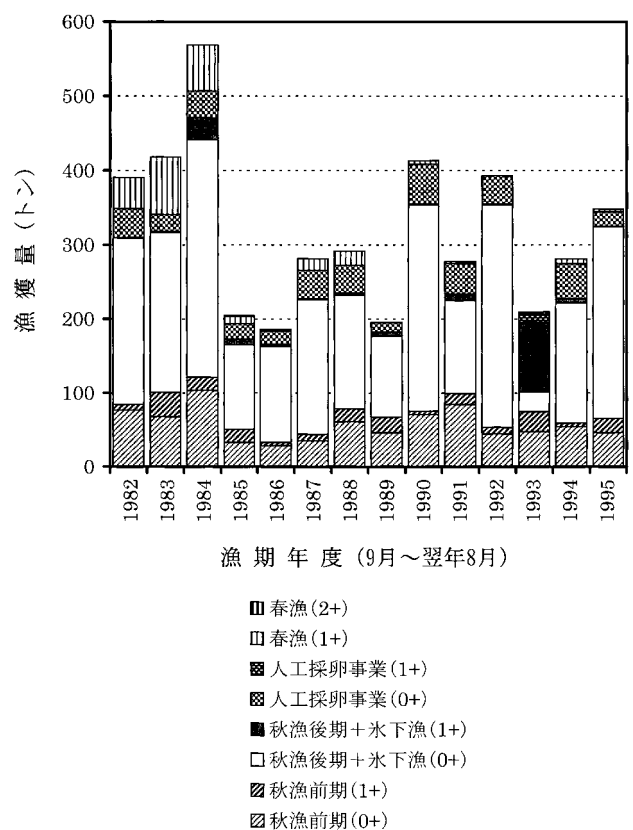


図28 網走湖における漁期、年齢ごとのワカサギ漁獲量。

象とする秋漁前期の0+年魚漁獲量は平均57.0トンで、変動幅も33～103トンと比較的小さくなっています。一方、秋期遡上群を主な漁獲対象とする秋漁後期～氷下漁の0+年魚漁獲量は平均181トン、変動幅27～321トンと、前者に比べ平均漁獲量、変動幅とも大きくなっています。

オホーツク海は網走湖の安全弁？

図29に網走川のSt.1にふくべ網を下流向きに設置した1987～1996年における0+年魚の降海群量指数と、0+年魚の秋期遡上群量の関係を示しました。降海群量指数が他の年に比べ異常に多かった1988年のデータを除くと、降海群量が多ければ多いほど、秋期遡上群量も多いという関係が認められます。ただし、降海群量指数が他の年に比べ異常に多かった1988年のデータも含めて考えると、降海群量があまりに多すぎると、海での生き残りが悪くなり、秋期遡上群量はかえって少なくなってしまう、という関係があるのかもしれませんが。

以上のことから、網走湖にはワカサギに対しては30～100トン程度の漁獲量をもたらすだけの収容力しかなく、そこからあふ

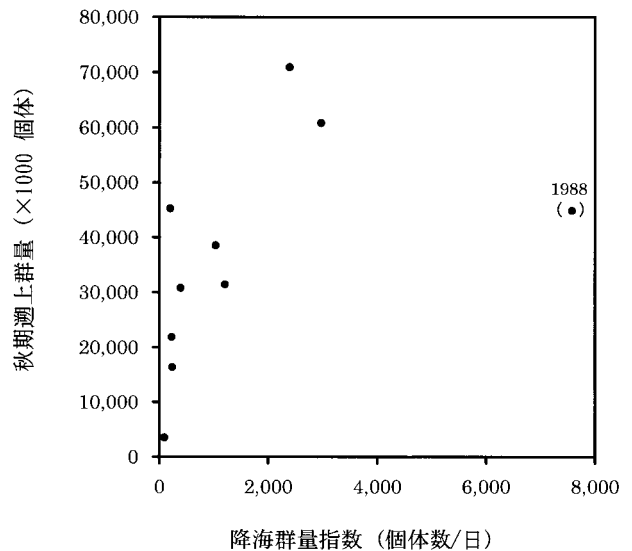


図29 降海群量と秋期遡上群量との関係。

れたワカサギはオホーツク海に出て、秋または春、再び網走湖に戻ってくると推定されます。夏季に降海するのは、その時期ワカサギの成長が著しく、湖内の餌が不足するためと考えられます。もし、網走湖がオホーツク海につながっておらず、閉鎖された湖であったとしたら、湖内におけるワカサギの生息密度が異常に高まったとき、全ての個体が餌不足に陥ってしまう危険があります。このように考えると、網走湖産ワカサギにとってオホーツク海は、安全弁の役割を担っているのかもしれませんが。

第5章 海からの遡上行動

網走湖産ワカサギの降海群の中には、海から春に遡上するタイプと秋に遡上するタイプの両方がいます。かつては、網走湖を含むオホーツク海沿岸に生息するワカサギは秋遡上するタイプ、日本海や太平洋沿岸

に生息するワカサギは春遡上するタイプ、と考えられていました^{8, 10}。しかし、その後の調査により、網走湖産ワカサギにも春遡上するタイプがいることが分かりました。春遡上することの最終目的が産卵であ

ることは分かりますが、なぜ秋遡上するタイプもいるのでしょうか。網走湖ではむしろ秋遡上するタイプの方が圧倒的に多いのです。

降海群の秋の遡上時期

1995年11月15日～12月30日と、1996年11月16日～12月30日までの間の2年間にわたって、網走湖からの流出河川である網走川のSt. 1（図18）にふくべ網を設置して、海からいつワカサギが遡上してくるのかを調べてみました。その結果を図30に示しました。

両年ともふくべ網を設置した地点での朝の水温は、調査期間中変動しながらも下降

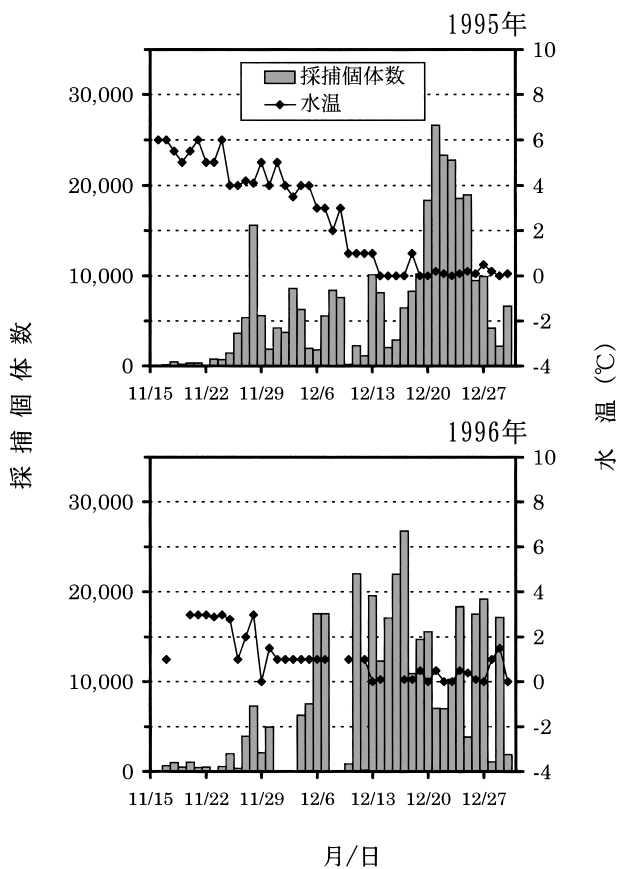


図30 網走川St. 1において海からの遡上途中ふくべ網によって採捕されたワカサギ当歳魚（0+年魚）の採捕個体数と水温の日変化（1995年11月15日～12月30日、1996年11月16日～12月30日）。

し続け、ほぼ0℃に達した後、その水温で安定しました。遡上魚の1日5,000個体を超える採捕は、両年とも11月下旬以降に見られ、その年最も多くの遡上が見られたのは調査地点の水温が0℃近くでほぼ安定した以降でした。

一方、秋期曳き網漁業における操業日誌資料から得た当歳魚（0+年魚）の日別1曳網あたりあるいは1漁家当たりの漁獲尾数（CPUE（catch per unit of effort：単位努力量あたり漁獲量））の推移を図31に示しました。

図を見ると、漁期当初はシラウオをねらった操業が中心なので、CPUEの値に多少ばらつきが見られました。しかし、その後操業の主対象がワカサギに移行すると、いずれの年もCPUEが時間の経過とともに減少して行くのが分かります。これは、湖内のワカサギが次々漁獲されていくことに

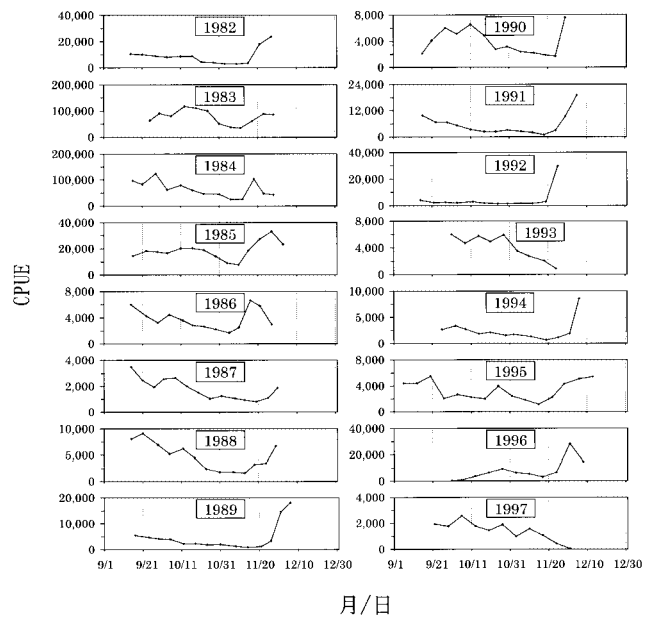


図31 秋期曳き網漁業における網走湖産ワカサギ当歳魚（0+年魚）のCPUE（1曳網あたり漁獲尾数）の変化。1983、1984および1985年は1漁家あたり漁獲尾数。

よって、湖内の資源尾数がしだいに減少していくことを表しています。ところがその後、11月中旬から下旬にかけて、今度は急激なCPUEの上昇が見られます。この急激なCPUEの上昇は、海から湖へ降海群が遡上してきたことによって生じます。

したがって、降海群の秋期遡上は、主に11月以降に起こると考えられました。

年により異なる秋期遡上個体の体長や成熟度合い

上記のふくべ網調査で採集された秋期遡上当歳魚（0+年魚）の体長は、明らかに1995年の方が1996年より大型でした。（図32）。また1995年は、ほとんどの個体の生殖腺が発達途中にあって雌雄が判別できた

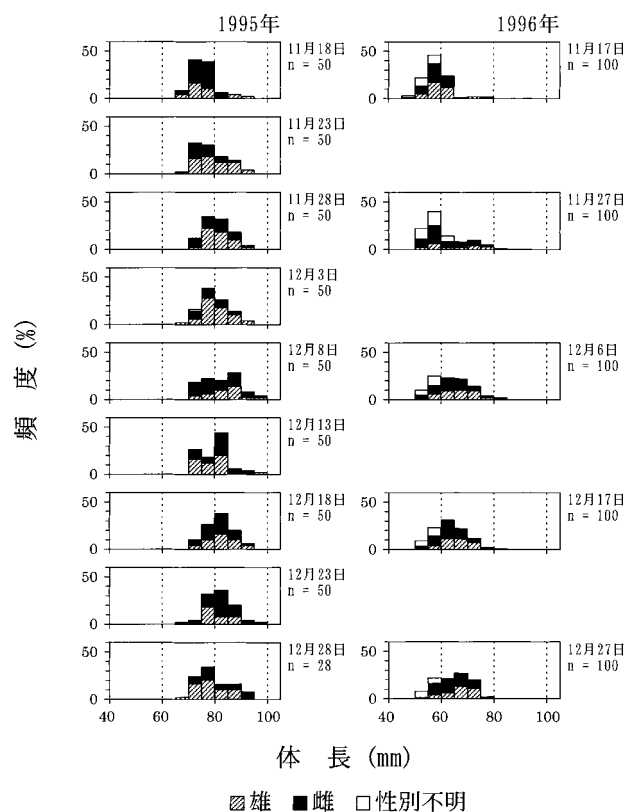


図32 1995年と1996年の秋に海から遡上途中に網走川のSt.1においてふくべ網によって採捕された当歳魚（0+年魚）の雌雄別体長組成。

のに対して、1996年には体長45～65mmの小型個体の中に生殖腺が未熟な性別不明個体が多く見られました。一方両年とも、時期が遅くなるにしたがって遡上魚の体長はしだいに大きくなっていきました。

秋期遡上は越冬のため？

7～9月の間に降海したワカサギはなぜ秋から冬にかけて再び網走湖に戻ってくるのでしょうか。上で述べた結果のように、秋期遡上するワカサギは年によって、体長も、卵巣や精巣の成熟状態も異なります。さらに同じ年であっても、大きな個体から小さな個体まで、また卵巣や精巣の成熟状態についても、まったく未熟な個体からかなり成熟の進んだ個体まで、様々の状態の個体が遡上してきます。これらのことから、秋期遡上は成長や性成熟に関連して起こっているのではなさそうです。

過去の観測記録から、流水に覆われる網走沿岸における厳冬期の海水温は、 -2°C 近くまで下がることが知られています。網走湖産ワカサギを夏から海水で飼育し続けた例では、冬季の急激な冷え込みによって飼育水温が -1.0°C に達した時点で、飼育していたワカサギはすべて死んでしまいました。これに対して冬季間の網走湖は、やはり湖面は結氷し表層近くは 0°C 近くに下がるものの、下層に行くにしたがい水温は高くなり、ワカサギが生息可能と考えられる塩淡水境界直上では、少なくとも $1\sim 2^{\circ}\text{C}$ 前後の水温があります。したがって、一度降海した網走湖産ワカサギは、オホーツク海における冬季間の低い海水温を避けて、秋に遡上し、網走湖内で越冬するのではな

いでしょうか。しかし、この後でも述べるように、網走湖産ワカサギには秋には遡上せず海で越冬し、春に遡上する群れもいることから、本当の理由については、今後さらに詳しく調べる必要があるでしょう。

秋期遡上に比べ、非常に少ない春期遡上

1996年3月19日から5月2日までの間、網走湖からの流出河川である網走川のSt. 1（図18）にふくべ網を設置して、海からいつワカサギが遡上してくるのかを調べてみました。結果は図33に示しました。まず水温は、調査開始時の0～2℃から調査終了時の7℃台まで、多少の上下をしながらもほぼ直線的に上昇しました。

ワカサギのふくべ網への入網は、調査期間中5～10日程度の間隔で増減しながら続きました。しかし調査期間中に採捕された個体数は0+年魚と1+年魚を合わせても約5,200個体だけで、1995年11～12月の同一年級の秋期遡上で得た0+年魚と1+年魚の合計採捕個体数約301,600個体に比べる

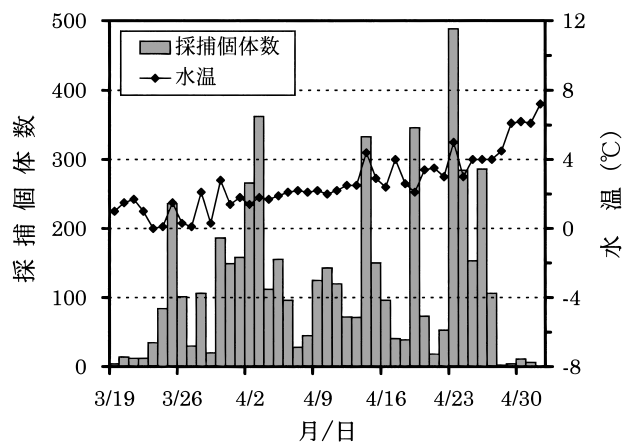


図33 網走川St. 1において海からの遡上途中ふくべ網によって採捕されたワカサギ当歳魚（0+年魚）の採捕個体数と水温の日変化（1996年3月19日～5月2日）。

と非常に少ない個体数でした。

春期遡上個体の特徴

調査期間中の体長組成の変化を図34に示しました。体長モード（最も干頻度の高い体長範囲）は調査期間を通じてほぼ70～80mmの範囲にあって大きな変化はありませんでしたが、体長組成は調査開始直後にはやや小さな方に偏っており、3月末から4月に入ると、全体に大型化しました。しかし、4月下旬には再び大型個体が減ってやや小型化する傾向がみられました。このように遡上魚の体長組成の推移には一貫した傾向は見られませんでした。また生殖腺が未熟なために雌雄判別が困難な個体が、調

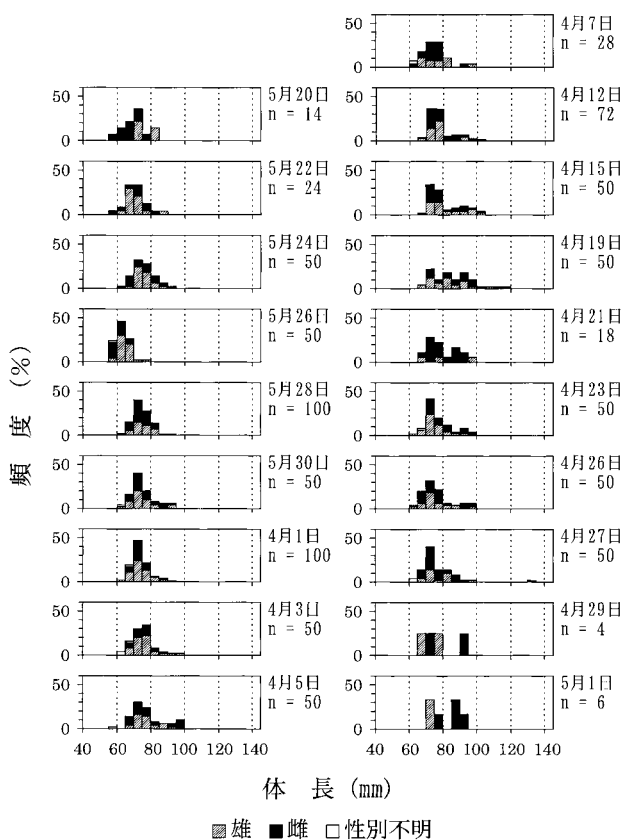


図34 1996年の春に網走川St. 1において海からの遡上途中ふくべ網によって採捕されたワカサギ当歳魚（0+年魚）の雌雄別体長組成。

査期間を通してわずかですがみられました。これらは主に体長70mmに満たない個体でした。

さらに大きな特徴は、海から湖に向かって遡上中に採捕されたこれらの雌の中に、卵が卵巣から離れてバラバラの状態になった完熟（排卵）状態の個体は1個体も見つからなかったことです。

卵巣の成熟に与える水温と塩分の影響

春先には、網走湖内より水温が低く、塩分濃度も高い海から遡上してきたワカサギの卵巣がすべて完熟状態に達していなかったことから、水温と塩分のどちらがワカサギの卵成熟に影響を与えているのか調べてみました。

上記のふくべ網を用いた遡上調査で採集された雌を、飼育条件の異なる3つの水槽で各30個体ずつ飼育して実験しました。なお実験に用いた雌は、腹部を圧して卵が出てこないことにより、すべて完熟に達していない（排卵していない）個体であることを事前に確認しました。

3つの実験水槽は、海水を入れ室温下で放置（海水＋水温非管理）、淡水を入れ室温下で放置（淡水＋水温非管理）、淡水を入れ水温を1～2℃前後の低温に維持（淡水＋低水温）、としました。ただし淡水＋低水温の水槽も、始めは室温から始め、2～3日をかけて徐々に水温を下げました。飼育中は毎日、餌として少量の冷凍イザザアミを与えました。

各水槽に入れたワカサギは、1996年4月1日から4月20日まで20日間飼育した後開腹して、個体ごとに卵巣の成熟状態を観察

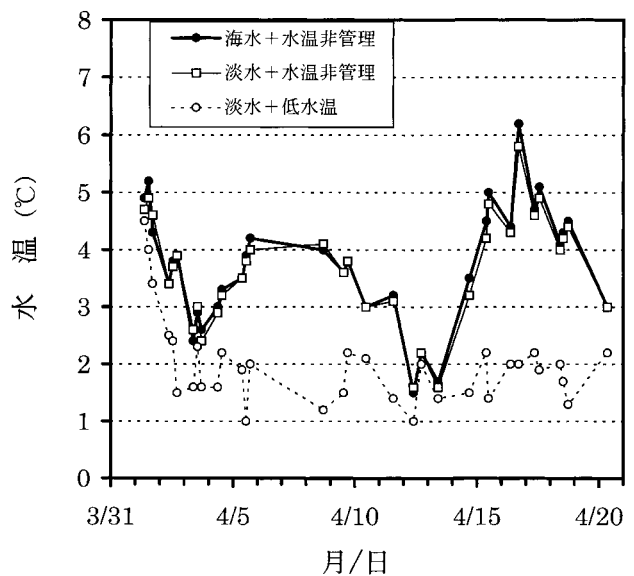


図35 雌飼育実験水槽の水温変化。

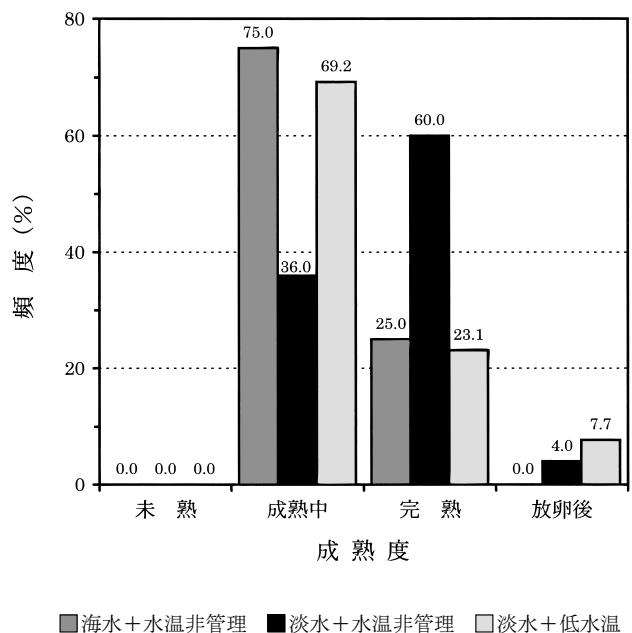


図36 飼育実験後の雌の生殖腺成熟度。

しました。

飼育水槽の水温は、水温を室温下で放置（水温非管理）した水槽では、外気温の変化に伴い1℃台から6℃台の間で変動しました（図35）。一方、水温を低温に保った水槽では、水温は実験開始時の4.5℃から

徐々に下がり，ほぼ恒温となった5月3日以降はほぼ1～2℃の低水温で維持されました。

各水槽の実験終了後の成熟度組成を見ると（図36），淡水＋水温非管理の水槽では完熟状態の個体が60.0%と最も多く，次いで完熟前の個体が36.0%，放卵後の個体も4.0%見られました。これに対し，海水＋

水温非管理の水槽，および淡水＋低水温の水槽では比較的似た組成を示し，しかも完熟の個体はそれぞれ25.0%，23.1%と，淡水＋水温非管理の水槽に比べ，明らかに少ないことが分かりました。これらのことから，高い塩分濃度はワカサギ雌の卵巣の完熟を阻害するらしいということが分かりました。

第6章 ワカサギ漁業による漁獲物解析

1981年以降，網走湖産ワカサギの漁獲物調査を北海道立網走水産試験場と西網走漁業協同組合，網走市などが継続して行ってきました³²⁻⁴⁷⁾。ここでは，それらの調査から得られた資料を整理してみました。なお，ワカサギの年齢査定には現段階で確立した手法がないため，年ごとにその年の相対的な体サイズの大小で分けた小型魚を0+年魚（当歳魚），大型魚を1+年魚（満1歳以上満2歳未満）以上として扱いました。ただし春期曳き網漁業の漁獲物は産卵盛期後に行われるため，それぞれ1歳ずつ年齢を加え，小型魚を1+年魚，大型魚を2+年魚以上としました。

年により大きな差のある成長

春から続いていた成長がほぼ止まった10月下旬～11月上旬の，雌雄を区別した体長組成を0+年魚と1+年魚以上に分けて年ごとに見てみました（図37～38）。この時期，秋期遡上はまだ始まっておらず，湖内のワカサギはほとんどが湖中残留群と考え

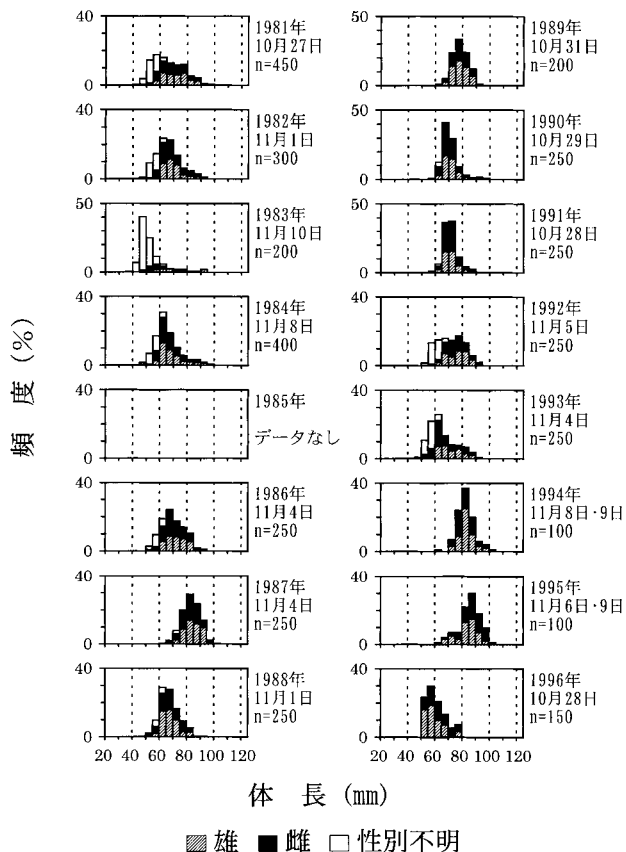


図37 網走湖における秋期遡上開始前の秋期曳き網漁業によるワカサギ当歳魚（0+年魚）漁獲物雌雄別体長組成。1996年は顕微鏡で性別判定。

られます。

まず0+年魚（図37）では年により体長サイズに差がみられ，体長モード（最も頻

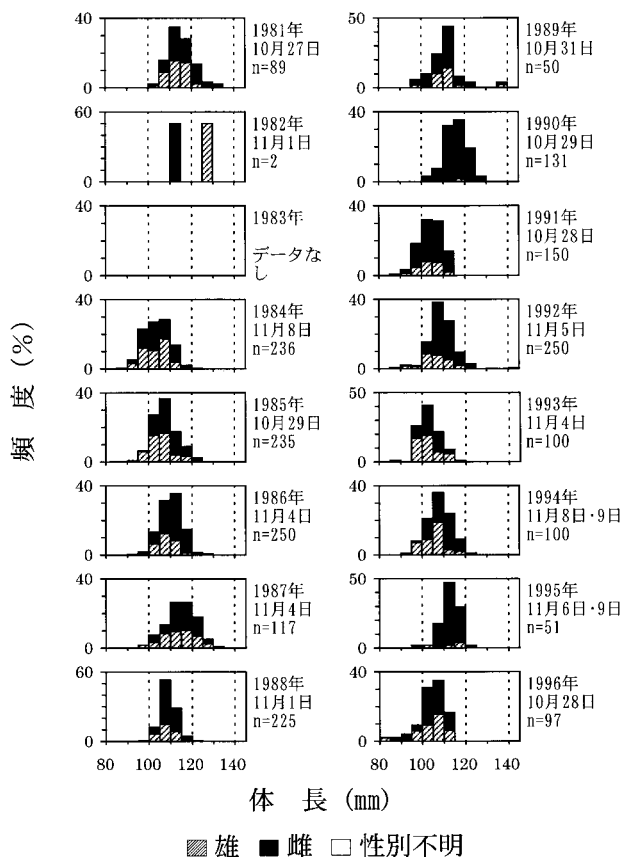


図38 網走湖における秋期遡上開始前の秋期曳き網漁業によるワカサギ1+年魚以上漁獲物雌雄別体長組成。

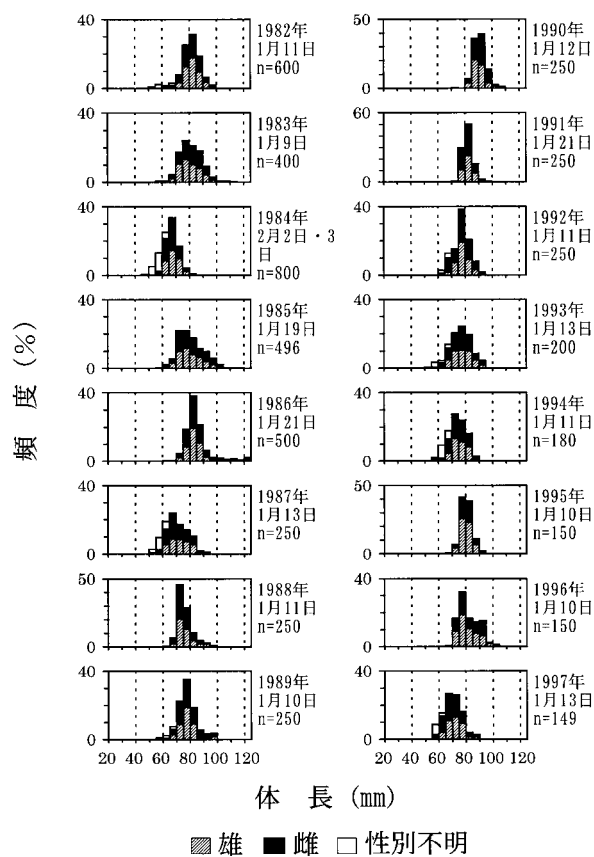


図39 網走湖における氷下曳き網漁業初期（1月または2月）のワカサギ当歳魚（0+年魚）漁獲物雌雄別体長組成。

度の高い体長範囲）の位置は1983年の45～50mmから1995年の85～90mmまでと、大きな開きがありました。また体長60～70mmより小型の個体の中には、未熟で性別不明の個体が多くみられました（図中、白抜きで示した部分）。したがって成長がよく、ほとんどの個体が体長70mm以上に成長している年には、性別不明の個体はほとんど見られませんでした。

同時期の1+年魚以上の個体（図38）でも体長には年による差がみられ、モードの位置は年により100～105mmから115～120mmまでの開きがありました。ただしこの時期には、1+年魚以上の中に未熟な個体はまったくみられませんでした。

当歳魚（0+年魚）の性別体長組成に関して、10月下旬～11月上旬の漁獲物に見られたこれらの特徴は、魚群が降海群の秋期遡上個体に入れ替わったと考えられる氷下曳き網漁初期の翌年1～2月（図39）や同漁期末の3月（図40）にも同様に見られました。

0+年魚の性比はほぼ1：1

秋期遡上の始まる直前である10月下旬～11月上旬における0+年魚の性比を図41に年別に示しました。これは年内では成長のほぼ止まった時期の湖中残留群0+年魚の性比を表します。なおここで、性比は全個体数を1としたときの比率で示しています。

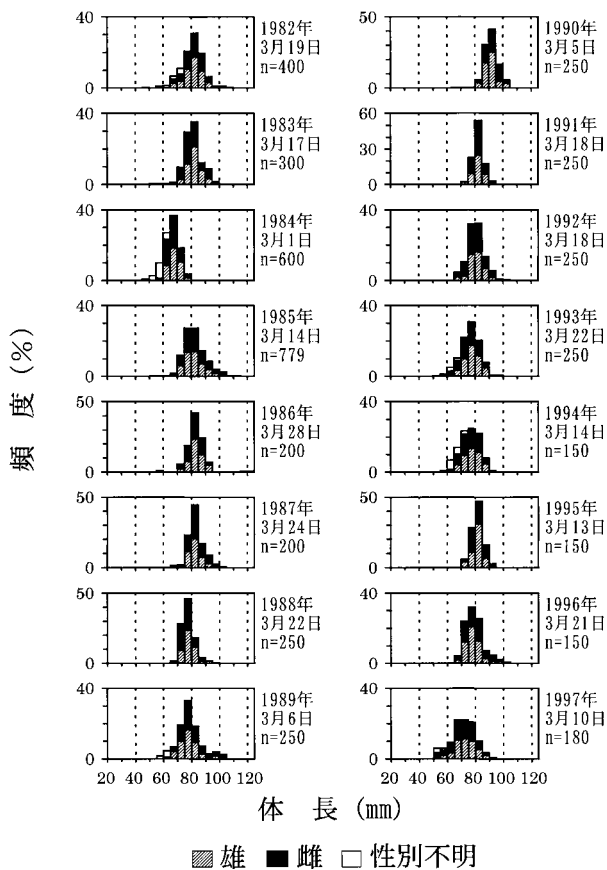


図40 網走湖における氷下曳き網漁業漁期末(3月)のワカサギ当歳魚(0+年魚)漁獲物雌雄別体長組成。

生殖腺が未発達で性別が不明である個体(図中白抜きの部分)の占める割合は1983年の0.76を最高に、年によって大きく異なりました(図41上段)。これは前述のとおり、成長は年により異なり、成長の悪い年には未熟な個体が増えることによります。つぎに、これら性別不明の個体を除いて性比を見てみると(図41中段)、雌雄の性比は毎年ほぼ1:1でした。

湖中残留群の0+年魚で見られたこのような性比の特徴は、魚群が降海群の秋期遡上個体に入れ替わったと考えられる氷下曳き網漁の開始直後や終了間際にも同じく見られました。

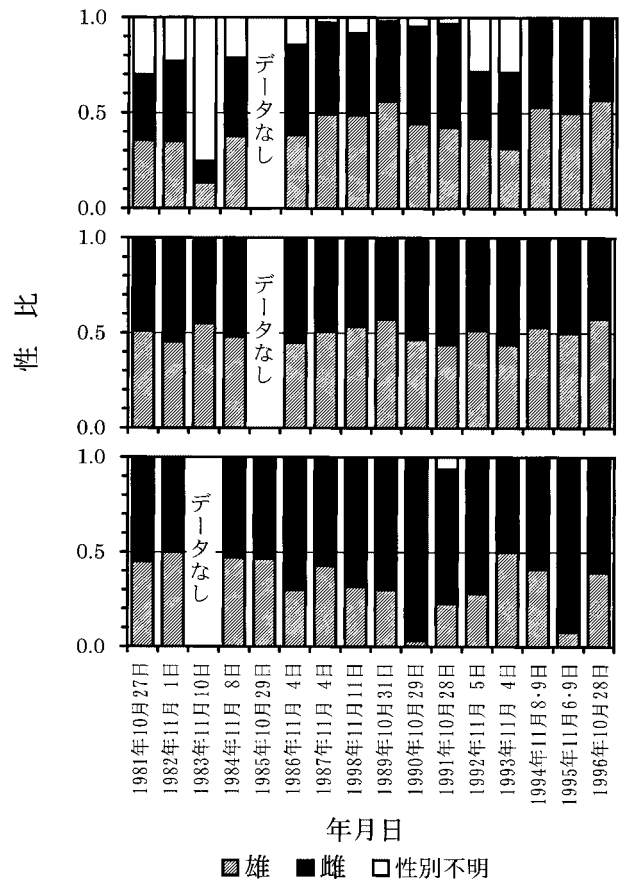


図41 秋期遡上直前の網走湖における秋期曳き網漁業によるワカサギ漁獲物の性比。上段の図は生殖腺未熟で性別不明個体を含む当歳魚(0+年魚)の性比、中段の図は生殖腺未熟で性別不明個体を除いた当歳魚(0+年魚)の性比、下段の図は生殖腺未熟で性別不明個体を含む1+年魚以上の性比。

1+年魚以上では雄より雌の方が多い

次に、産卵期直後の5月上旬~中旬に行われる春期曳き網漁における性比を見てみましょう(図42)。なお、ここでは産卵期を過ぎたということから、年齢を1年加えて示してあります。たとえば、ここで1+年魚としている個体は、春期曳き網漁直前の4月以前には0+年魚としていた個体のことです。

産卵期を過ぎたこれらの個体の中には、性別不明個体(図中白抜きの部分)が多数含まれています(図42上段)。これらの性

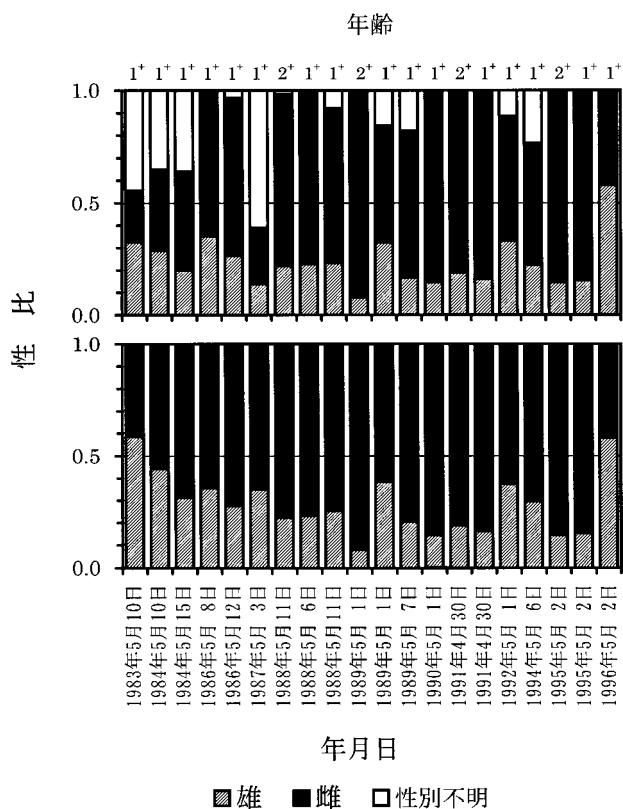


図42 網走湖における春期曳き網漁業によるワカサギ漁獲物の性比。上段の図は生殖腺未熟で性別不明個体を含む性比，下段の図は生殖腺未熟または産卵・放精後で性別不明個体を除いた性比。

性別不明個体の中には成長が悪く、その年の産卵期には成熟せず産卵に参加しなかった個体と、産卵後で生殖腺が小さくなってしまい、性別を全く判別できなかった個体が含まれています。そこでこれら性別不明個体を除いた性比を見てみると（図42下段）、ほとんどの場合、圧倒的に雌の占める割合が高くなっていました。なおこれらの雌には、産卵後ではあるものの、生み残した卵が腹の中に残って性別を判定できた個体を多く含んでいます。

春漁から約半年経った10月下旬～11月上旬における1+年魚以上には、生殖腺が未発達で性別を判別できない個体はほとんど見られませんでした（図41下段）。またこの時期の1+年魚以上の個体でも、春期曳

き網漁のときと同じに、ほとんどの場合、圧倒的に雌の占める割合が高くなっていました。

なぜ年齢によって性比が異なるのか？

過去に、諏訪湖産ワカサギの年齢や産卵場での性比の違いについて述べた報告⁹⁾があります。それによれば、諏訪湖内における育成期のワカサギはほぼ雌雄同数とみられるのに産卵場では雄が多いのは、産卵期以外の2年魚（1+年魚）では雌が多いことから、雌では産卵に参加せず2年魚（1+年魚）として湖内に残るものが多いためである、という考えです。

網走湖産ワカサギの性比の特徴も、産卵期以外の0+年魚ではほぼ雌雄同数であるのに、産卵場では雄が、産卵期以外の1+年魚以上では雌が多いことから、現象としては諏訪湖産ワカサギとほぼ同じです。

しかし網走湖産ワカサギでの調査から、産卵場で雄が多いのは、満1年で産卵に参加する雌が雄に比べて少ないのではなく、雌は産卵を短期間で終えてすぐに産卵場を去ってしまうのに対して、雄は長期にわたって産卵に参加し、長く産卵場に留まるためであることは、前述したとおりです。

その結果、長期間産卵行動に参加し続ける雄では、産卵場で長期にわたって漁獲の対象となることや、産卵期から産卵期後にかけての死亡率が雌より高くなるためではないかと考えられます。

雌より早い雄の生殖腺発達開始

1996年5月から1997年4月にかけて採集した個体を例に、1年間における雌雄それ

GSI

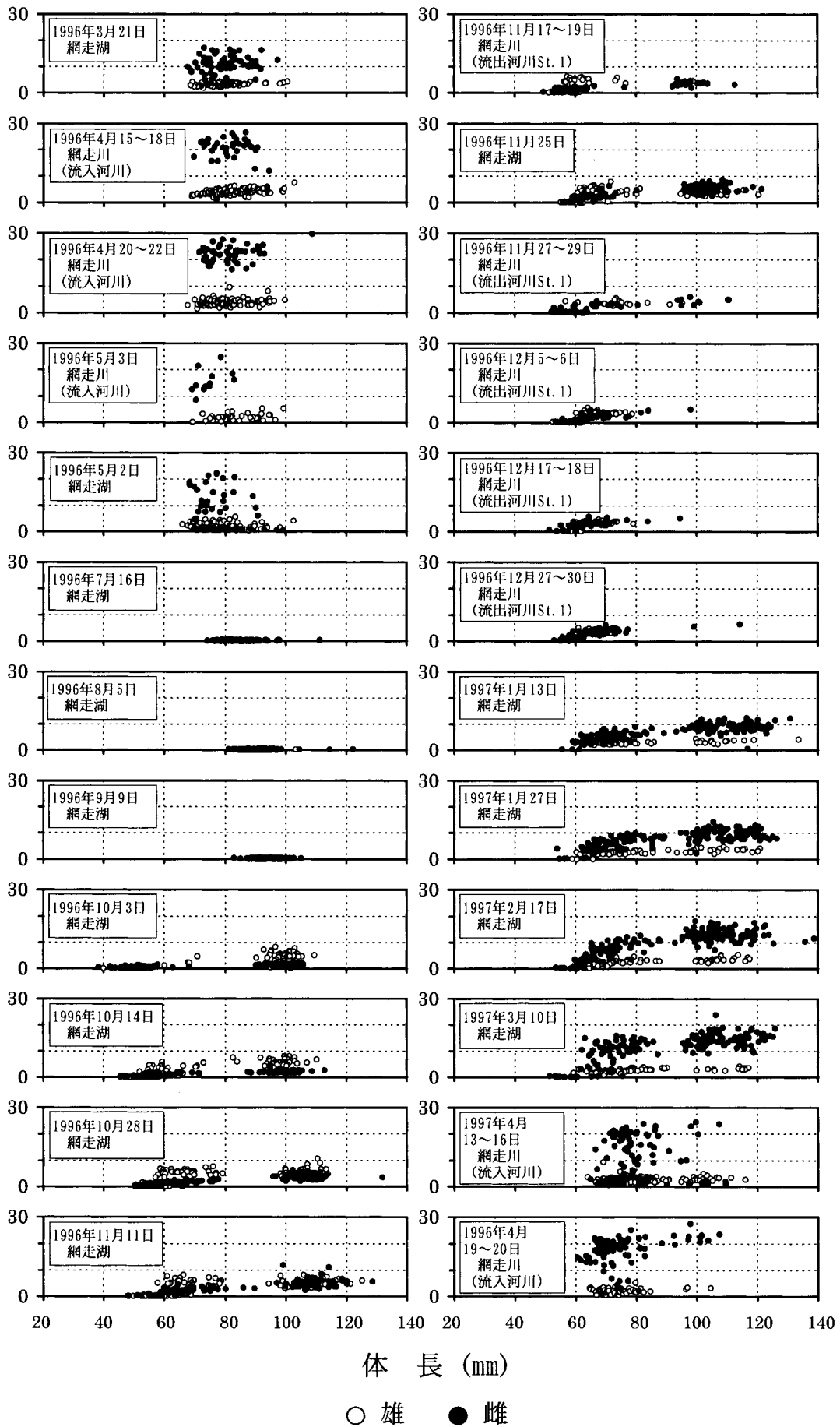


図43 網走湖および流出河川におけるGSIの季節変化 (1996年3月~1997年4月)。

ぞれのGSI（生殖腺指数）の変化を見てみました（図43）。なお、前述のとおりGSIは下式によって求めた値で、体重に対する生殖腺の相対的な大きさを表します。

$$GSI = (\text{生殖腺重量(g)} / \text{体重(g)}) \times 100$$

まず、3月下旬から5月上旬にかけての産卵期前後では、雄のGSIは雌のGSIより低いものの、急激な変化はなく、各体長と

もほぼ同じように徐々にGSIが下がっていくのが分かります（図43）。一方この間、雌のGSIは4月中旬から下旬にかけて急激に上昇し、その後、一部の個体では一気に0に近い低い値に下がっています。このような産卵期におけるGSI変化の雌雄差は、前述のとおり雌雄による産卵行動の違いから来るものです。

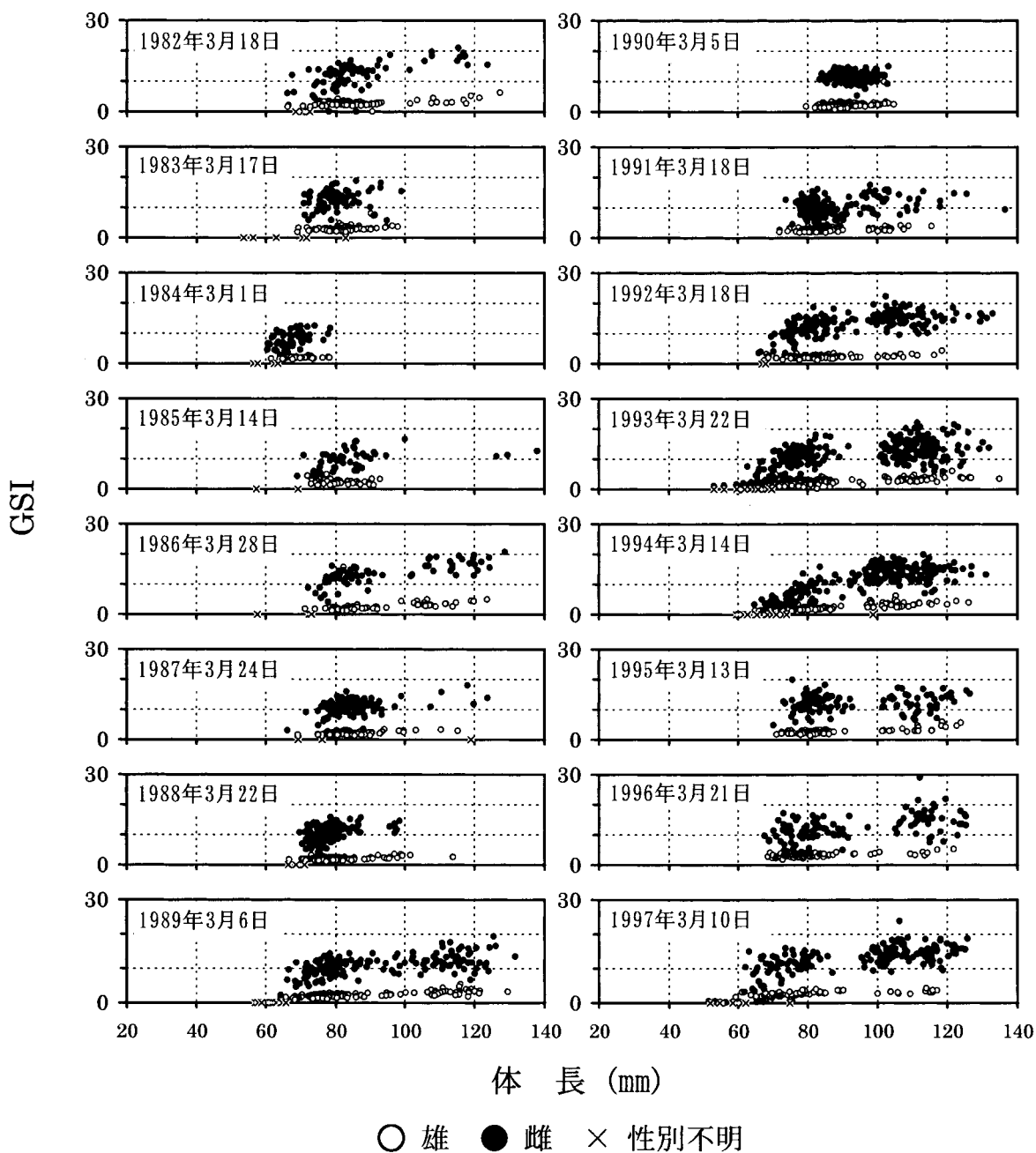


図44 網走湖産ワカサギにおける氷下曳き網漁業漁期末のGSIの年変化。

産卵期の終了した7月になると、産卵後に生き残った個体のGSIはほとんど0に近く、生殖腺は非常に小さな状態にあります。この状態は9月上旬まで続きました。なお、体長は3月下旬から5月上旬まではほとんど変化しませんが、産卵期後の7月以降、しだいに大きい方に移っていき、再び成長していつていることが分かります。

10月上旬になると、この年に生まれた0+年魚が標本に加わってきます。その後も11月下旬ころまで、0+年魚と1+年魚以上は共にしだいに体長が大きくなり成長していくとともに、雌雄ともGSIも上昇していきます。ここで特徴的なことは、GSIの上昇は雌より雄で、しかも雌雄とも大きな個体ほど早く始まるということです。

このように、雄では雌よりかなり早くにGSIが上昇し始まるのですが、11月ころには小さな個体でも雄のGSIの上昇は止まり、その後はむしろ若干低下するほどです。一方、雌のGSIは11月以降も上昇し続け、2～3月には雄よりはるかに高い値に達します。ただし前述のとおり、12月ころを境に、湖内のワカサギは湖中残留群から降海群の秋期遡上個体に入れ替わっていると考えられます。その後、4月に入って産卵河川で採捕された個体のGSIは、3月に

湖内で採捕された個体より一段と高い値になったことは、その1年前と同じです。

なお、1月を過ぎても体長60mmに達しない個体のほとんどは、産卵期近くになってもGSIが上昇しないことから、これらの個体は満1年では産卵に参加しないと考えられます。

その年成熟するか否かの境は体長60～70mm

図44に1982年～1997年の産卵期直前である氷下曳き網漁業漁期末3月における漁獲物のGSIを示しました。

前述のとおり、1997年に限らず、体長60mmより小さな個体ではいずれもGSIは非常に低い値を示し、これらの個体はその年の産卵期には産卵に参加できないと考えられました。体長70mm以上の個体では、雌雄ともGSIはそれぞれに固有の高い値を示し、その直後の産卵に十分参加できると考えられました。これら成熟、未成熟の境界となる体長は年によって必ずしも一定していないものの、概ね60～70mmの間にあります。また成熟、未成熟に別れる体長の境は、0+年魚全体の体長組成が大きい年には大きい方に、小さい年には小さい方にずれる傾向のあることも分かります。

第7章 網走湖産ワカサギの資源変動の仕組み

古くから、網走湖以外においてもワカサギは資源変動が大きいことが知られ、ワカサギの資源安定を目的として、これまでも

多くの研究が行われてきました^{9, 48-50)}。

では、ワカサギはどのようにして資源変動しているのでしょうか。ここでは、網走

湖において過去から蓄積されてきた資料に基づき、網走湖産ワカサギの資源変動の仕組みについて考えてみました。

大きく年変動する漁獲量

推定資源量から算出した網走湖産ワカサギの近年の漁獲率は8割を超えています。ほとんど漁獲制限がなかった昔の漁獲率はこれ以上に高かったと考えられます。したがって、漁獲量の変動はほぼ資源量の変動を表していると考えられます。そこで過去からの資源状態を、漁獲量を指標として見てみました。

1～12月を単年度とした1925年～1996年の網走湖におけるワカサギの年漁獲量は1972年の54.6トンから1984年の524.5トンまで大きく変動しています(図4)。しかし、ワカサギの年級(同じ年生まれ)ごとの漁獲量を把握するためには、1～12月ではなく、その年生まれの0+年魚が初めて漁獲され始める9月から翌年8月までを単

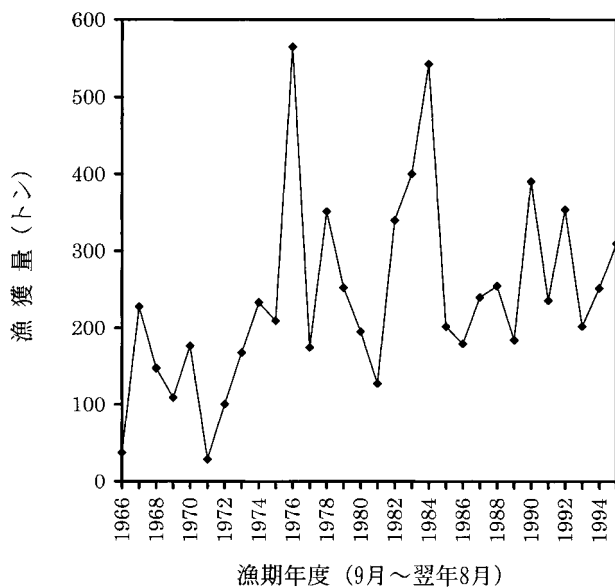


図45 網走湖産ワカサギ漁獲量の年変動。単漁期年度は9月から翌年8月までとした。

年度とした漁獲量で見た方がよいので、月別統計資料のある1966年～1996年の資料から9月～翌年8月を単年度として年漁獲量を集計し直しました(図45)。これによっても年漁獲量は1971年度の28.5トンから1976年度の564.9トンまで、大きく変動していることが分かります。

前年の漁獲量と翌年の漁獲量の関係

次にある漁期年度(n年度)の漁獲量とその年度の漁獲量から翌年度(n+1年度)の漁獲量への変化量(n+1年度の漁獲量-n年度の漁獲量)との関係を見てみました(図46)。その結果、ある年度(n年度)の漁獲量が多いとその翌年度(n+1年度)の漁獲量は大きく減少し、逆にある年度(n年度)の漁獲量が少ないとその翌年度(n+1年度)の漁獲量は増加することが分かりました。また、年漁獲量が250トン前後であれば、その翌年への漁獲量の変化量は0トンを含んで均衡すること

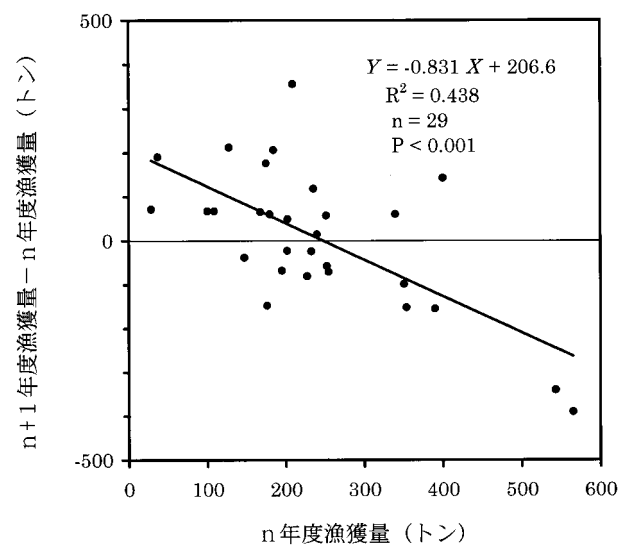


図46 ある年度(n年度)の漁獲量とその年から翌年度(n+1年度)への漁獲量増減(n+1年度漁獲量-n年度漁獲量)との関係。

も分かります (図46)。

卵から稚魚期までの生残は年により大きく変動

生物の生き残り過程を生まれてからの時間経過と共に示した場合、魚のように死亡率が一生の初期に非常に高い場合は初期型といわれ⁵¹⁾、初期死亡率の変動が、その後の資源量を大きく左右します。

そこで、網走湖産ワカサギの発育段階ご

との分布量から、どの段階で資源量が安定するのかを見てみました。用いた資料は1982~1995年の有効産卵数、仔魚期分布指数 (個体数/曳網)、稚魚期分布指数 (個体数/曳網) および各年級の総漁獲個体数です。これらすべての組み合わせについて、相関関係が認められるか否かを統計的に調べてみました (図47)。なお有効産卵数とは、推定された総産卵数から、人工採卵事業によって網走湖以外に移出された卵

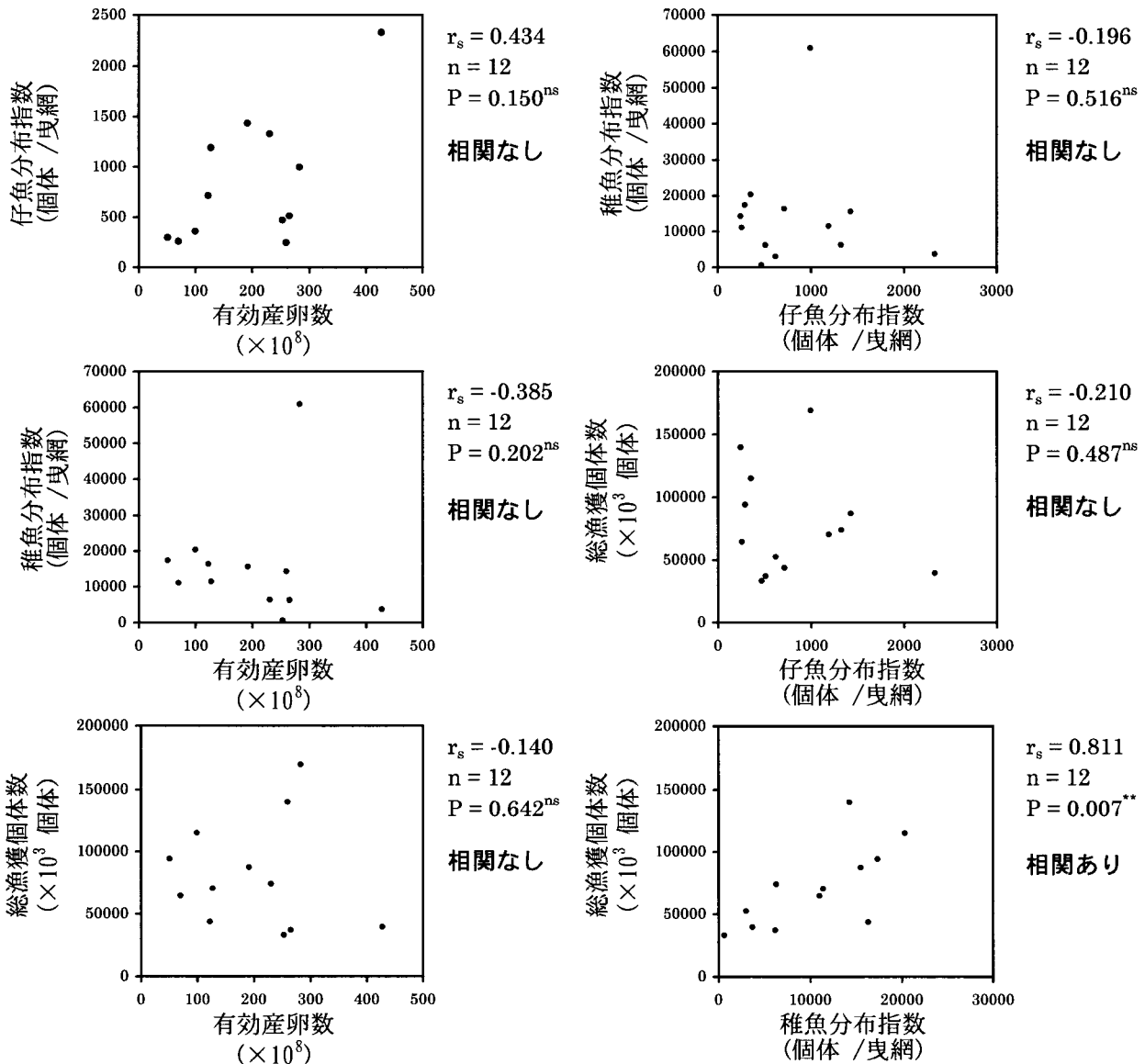


図47 1982年から1995年まで各年の網走湖産ワカサギにおける発育段階別分布量指数間の相関関係。各図の右側に統計的 (Spearmanの順位相関係数による) 検討結果を示した。当歳の産卵親魚が非常に少なかったため、1994年のデータは計算から除いた。

数を除いた，網走湖にとって有効な産卵数のことです。ただし，1994年のデータはその他の年と異なり，産卵親魚は0+年魚の個体が非常に少なく，大部分を1+年魚が占めたため計算からは除きました。

その結果，両者間に統計的に意味のある相関関係，すなわち，一方の値が増減することによって，もう一方の値もその変化に連動して増減すると認められたのは，稚魚期分布指数（個体数／曳網）と各年級の総漁獲個体数との間においてのみで，その他の間に統計的に意味のある相関関係は認められませんでした。すなわち網走湖産ワカサギの生き残り率は，卵から稚魚期にいたるまでの過程では年による変動が大きく，ある程度成長した稚魚期になって初めて安定するということが分かります。

体サイズは資源量と半比例する

つぎに，網走湖産ワカサギ0+年魚の分布密度と体サイズの関係を見てみました。

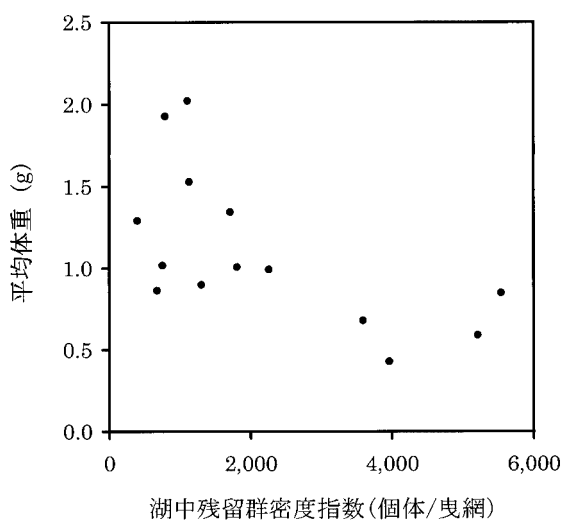


図48 毎年9月上旬に行った網走湖内での曳き網調査時における湖中残留群0+年魚の密度指数と平均体重の関係。両者間には統計的に有意な負の相関関係が認められた（Spearmanの順位相関係数 $r_s = -0.648$, $n = 14$, $P = 0.012^*$ ）。

まず，湖中残留群の分布量を示す9月上旬の曳き網調査時における密度指数（個体数／曳網）と，その時の平均体重との関係を見てみました（図48）。また，遡河回遊群の秋期遡上群量（個体数）とそれらの産卵期直前3月における平均体重の関係も見てみました（図49）。すると，湖中残留群の9月上旬における密度指数とその時の平均体重，および遡河回遊群の秋期遡上個体数とそれらの産卵期直前3月における平均体重との間には，いずれも統計的に意味のある負の相関関係（一方が増えると一方は減少する，あるいは一方が減れば一方は増える関係）が認められました。すなわち，湖中残留群，遡河回遊群（降海群）いずれも，それぞれの個体数が多いと魚体は小さくなり，個体数が少ないと魚体が大きくなる，という性質を持っていることとなります。このような関係は，個体数が多くなると1個体当たりの餌の量が減少する，といったことが関係していると考えられま

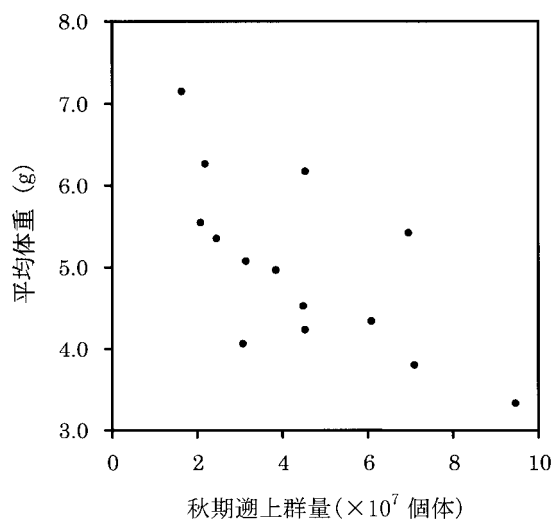


図49 降海群0+年魚の秋期遡上群量と氷下曳き網漁業漁期末における平均体重との関係。両者間には統計的に有意な負の相関関係が認められた（Spearmanの順位相関係数 $r_s = -0.640$, $n = 14$, $P = 0.014^*$ ）。

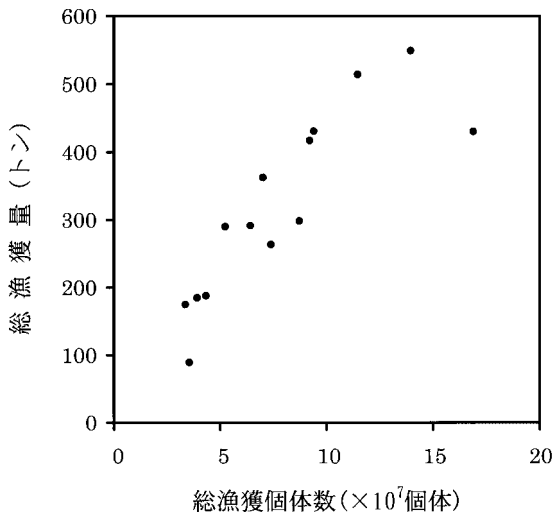


図50 網走湖産ワカサギの年級別総漁獲個体数と総漁獲量との関係。両者間には統計的に有意な正の相関関係が認められた (Spearmanの順位相関係数 $r_s=0.952$, $n=14$, $P<0.001^{**}$)。

す。しかし、個体数×体重の値が常に一定の水準に保たれるかという点、総漁獲量でみた場合には、総漁獲個体数の多い年の方がやはり漁獲重量も多くなっています (図50)。

卵から稚魚にいたるまでの歩留まりは、親の魚体が大きいと、また総産卵数が少ないと高くなる

最終的な資源量を左右する初期の生き残り率 (歩留まり) が何によって左右されているのかを調べてみました。

まず産卵期直前3月における親魚 (0+年魚) の平均体重と歩留まりの関係を、歩留まりを有効産卵数に対するそこから生き残った稚魚の密度指数の比 (稚魚密度指数/有効産卵数) として見てみました (図51)。その結果、統計的にも親の魚体が大きくなると、卵から稚魚までの歩留まりがよくなり、逆に親の魚体が小さいと、卵から稚魚までの歩留まりが悪くなる、という

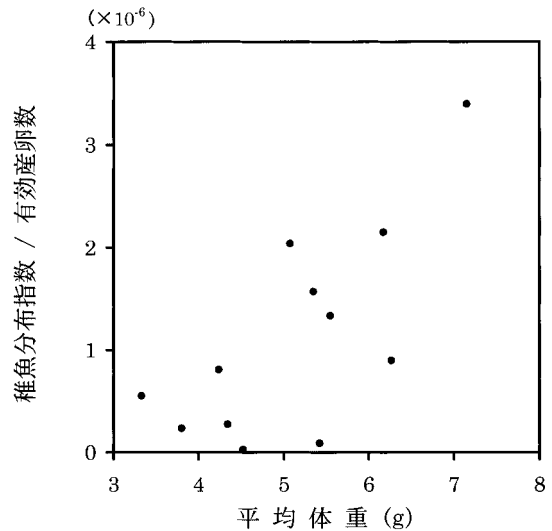


図51 親魚平均体重と歩留まり指数 (稚魚分布指数/有効産卵数) の関係。1994年のデータは当歳の産卵親魚が非常に少なかったため解析から除いた。両者間には統計的に有意な正の相関関係が認められた (Spearmanの順位相関係数 $r_s=0.594$, $n=12$, $P=0.049^*$)。

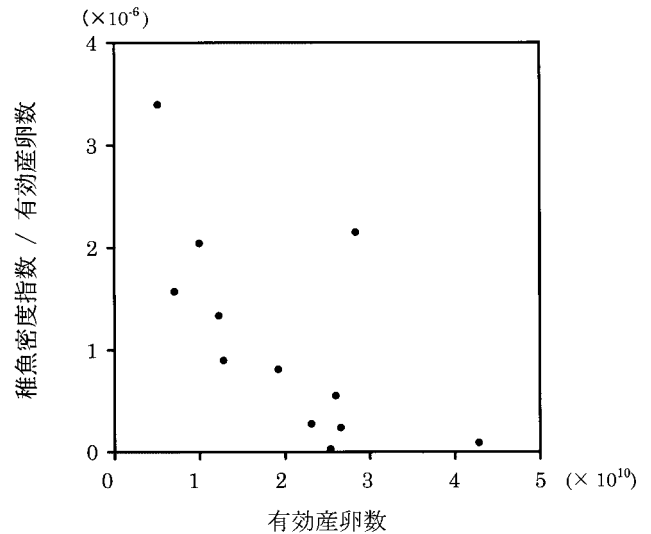


図52 1983年～1995年の有効産卵数と歩留まり指数 (稚魚分布指数/有効産卵数) の関係。1994年のデータは当歳の産卵親魚が非常に少なかったため解析から除いた。両者間には統計的に有意な負の相関関係が認められた (Spearmanの順位相関係数 $r_s=-0.615$, $n=12$, $P=0.041^*$)。

関係が認められました。また、有効産卵数と歩留まり (稚魚密度指数/有効産卵数) の間には、有効産卵数が多いと、卵から稚

魚までの歩留まりが悪くなり、逆に有効産卵数が少ないと、卵から稚魚までの歩留まりがよくなる、という親魚の体サイズの場合とは逆の関係が認められました（図52）。

網走湖産ワカサギの再生産関係

ワカサギの生き残りと物理環境との関係について、諏訪湖産ワカサギでは、2～3月の水温が低いと、また結氷日数が長いと、それぞれワカサギの資源尾数が多くなるという報告があります⁹⁾。また霞ヶ浦・北浦産ワカサギでは、産卵～ふ化時期の湖水水温が低くなるほど産卵からふ化率まで好条件になるという報告もあります⁵²⁾。このように、ワカサギの生き残りは物理環境によって影響を受けると考えられます。ワカサギが本来持っている再生産関係は、これら物理環境がほぼ等しい条件下で見てみる必要があるでしょう。

網走湖には連続する長期の湖水環境データがないので、代わりに1957年から1996年まで40年間の網走における日平均気温を調べ、初期生活期に相当する5月1日から6月30日までの積算気温を年ごとに算出しました。さらに、この積算気温分布の高温の方から20%に含まれる年を高気温の年、低温の方から20%に含まれる年を低気温の年、残りを平年値の年としました。これに基づき毎年の有効産卵数と稚魚期分布指数との関係をこの気温条件で振り分け、気温が平年値の年のデータだけで見ると、両者の関係には途中にピークを持つ曲線（Ricker型再生産曲線）⁵⁴⁾の当てはめが妥当と考えられました（図53）。この曲線からは、有効産卵数が約100億粒前後で稚魚

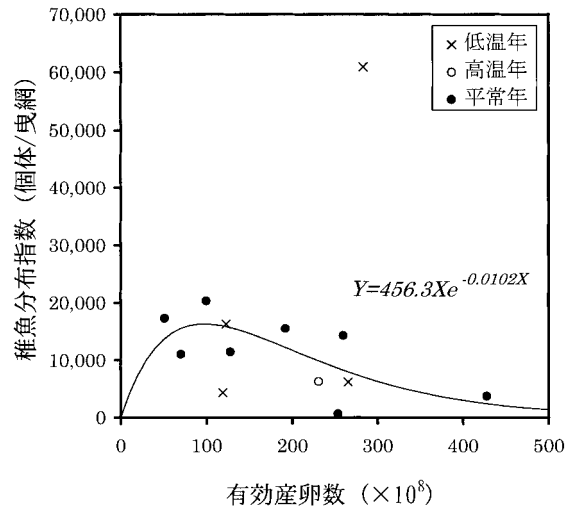


図53 有効産卵数と稚魚分布指数（降海開始直前における当歳魚の分布密度）の関係。Ricker型再生産曲線は5月～6月の累積気温が平年値のデータに対してのみ当てはめた。

密度が最も高くなることが読みとれます。

網走湖産ワカサギの資源変動サイクル

網走湖産ワカサギの湖中残留群0+年魚は、秋期曳き網漁業前期～氷下曳き網漁業を通じてほとんど漁獲されてしまうことから、氷下曳き網漁業漁期末まで生き残る0+年魚の湖中残留群はほとんどいないと考えられます。また第5章で述べたように、春期遡上群の遡上量は秋期遡上群に比べ非常に少ないと考えられます。また、産卵後生き残って1+年魚以上となる個体も0+年魚に比べると非常に少ないことから、再生産に関与する個体はそのほとんどが遡河回遊群（降海群）のうちの秋期遡上群0+年魚（産卵期に満1歳）であると考えられます。

また一方、網走湖産ワカサギの資源量変動と連動する漁獲量変動からは、ある年の漁獲量が多いと翌年の漁獲量は減少し、逆

にある年の漁獲量が少ないと翌年の漁獲量は増加する傾向が示され、増減の境目となる漁獲量は約250トンでした。したがって、網走湖産ワカサギは漁獲量250トン前後を生産できる資源量を安定的な状態として小刻みに資源変動していると考えられます。では、このような資源変動は、どのようなメカニズムによってもたらされているのでしょうか。

これまで見てきたように、網走湖産ワカサギ資源は、稚魚期以降は年によらず比較的安定した減耗率に落ち着くので、卵から稚魚にいたる間における減耗率が年により大きく異なり、それが資源の多い少ないを決定する大きな要因となっていると考えられます。また魚体の大きさは湖中残留群においても遡河回遊群においても、それぞれの個体数と反比例する関係を持って変動することも分かりました。さらに親の魚体サイズが大きいと卵から稚魚に至る間の生残率が高く、逆に親の魚体サイズが小さいと、この間の生残率が低いということも示されました。

一方、有効産卵数が少ないと卵から稚魚にいたる間の生残率は高く、有効産卵数が多いとその間の生残率が低くなることも分かりました。

以上のように、卵から稚魚にいたる間の減耗率には、親の体サイズと産卵数が関与していると考えられました。

これらの結果に基づき、前述の漁獲量（資源量）変動のメカニズムを考えると、次のようになります。すなわち、**資源量増加→親魚小型化（あるいは産卵量増加）→初期生残低下→資源量減少→親魚大型化（あるいは産卵量減少）→初期生残上昇→資源増加→…**，という因果関係に基づくサイクルによって、常に平衡状態に保たれるような資源変動機構が働いていると考えられます。

網走湖産ワカサギにとって、このようにして平衡が保たれる資源水準は、さきに求めた250トン前後の漁獲量を取り出すことのできる状態ということになるのでしょうか。

資源量が多いことによって生ずる魚体が小さくなることと産卵量が多くなることは、次世代の生残率にとってはいずれもマイナスの要因として働くこととなります。しかし産卵量が多いということ自体は、次世代資源にとって出発点の個体数としてプラスの要因となります。同様に資源量が少ないことによって生ずる魚体の大型化と産卵量の減少も、次世代資源にとっては、初期生残率の上昇という点ではプラスの要因ですが、出発点の個体数という点ではマイナスの要因となります。

網走湖産ワカサギ資源は、有効産卵数約100億粒の時に資源が極大となるメカニズムの下で、資源の増減を繰り返しながらバランスを保っているのではないのでしょうか。

おわりに

ワカサギは本来汽水域を生息の場としますが、環境適応性が高く、これまでも純淡水域を含む多くの水系に移殖・放流され、その生息域を広げてきました¹⁰⁾。ワカサギは原産地である網走湖、石狩川、小川原湖、八郎潟、霞ヶ浦、宍道湖など本来の汽水域に限らず、人為的に移殖された十和田湖、諏訪湖、芦ノ湖など淡水湖においても重要な水産資源や観光資源となっています。これらの水域におけるワカサギに対する最大の関心事は、大きな資源変動の高位安定化と人工採卵・移殖放流技術に関する2つに集約されるといっても過言ではありません。このことは網走湖産ワカサギにおいても同様です。さらに網走湖産ワカサギでは、湖中残留群と遡河回遊群という遡河回遊に関わる生活史多型（異なる生活史を持つ群れ）が存在し、それらが異なる生活史に分かれる仕組みにも関心が持たれてきました¹⁶⁾。

現在全国で行われているワカサギの人工採卵・移殖放流において、網走湖は種苗卵の供給基地として非常に重要です。網走湖におけるワカサギの人工採卵事業を行う時期は、これまで経験的知見に基づいて決められてきました。作業は産卵河川に設置された事前の予備網への入網状況によって遡上の本格化を確認してから開始され、次第に雌の排卵個体（完熟個体）の比率が高まることと、それまで順次上昇していった雌個体数比率が減少に転じたことによってピークが過ぎたと判断し、入網量の減少に

よって作業を終了していました。しかし年によりこれらの変動傾向は異なり、遡上がピークを過ぎたか否かを判断するのは容易ではありませんでした。

本誌で述べた結果から、網走湖産ワカサギの産卵遡上の開始は河川水温の変化によって年により前後することがわかりました。また産卵活動には雌雄で差がみられ、雌は産卵河川に遡上後短時日のうちに産卵を終え降河するのに対し、雄は雌に先んじて産卵河川に遡上し、長期にわたって産卵行動に参加することが明らかになりました。したがって雄のGSIの変化を調べることによって、産卵期のピークがまだこれから来るのか、あるいはもう過ぎてしまったのかを判断することが可能になると考えられます。さらに性比やふくべ網一網当たり入網数、河川水温情報などを加えることによって、その判断はより精度の高いものとなるでしょう。

このようにしてその年の産卵遡上ピーク時期が判断できれば、卵の提供依頼が殺到する網走湖産ワカサギの人工受精卵配布に当たっては、その調整がしやすくなると考えられます。

一方、網走湖産ワカサギの魚体は、資源量が多くなると小さくなり、資源量が少なくなると大きくなることがわかりました。また、卵から稚魚にいたる間の生き残り率は、親魚の体サイズが大きい小さいかと、有効産卵数が多いか少ないかのそれぞれに相関を持って年により大きく変動して

いることも分かりました。その結果、**資源量増加→親魚小型化（あるいは産卵量増加）→初期生残低下→資源量減少→親魚大型化（あるいは産卵量減少）→初期生残上昇→資源増加→・・・**，というサイクルによって、常に平衡状態に保たれるような資源変動機構が働いていると考えられました。そして、長期的には漁獲量として平均250トン前後を利用できる資源として安定しているのでしょう。

このような資源量の安定にとって、遡河回遊に関して異なる生活史を持つ群れ（生活史多型）が存在することは大きな意味を持つと考えられます。前述したように、湖中残留群の初期資源量が毎年それほど大きく変動しないのに対して、遡河回遊群となる個体は、降海行動が起こる前の湖内における資源密度が高いほど増すと考えられました。このことは、遡河回遊型は湖内の資源密度が高まることによって生ずることを示唆しています。

ワカサギは年により成長が大きく変化することは、その他多くの水系からの報告にも見られます。網走湖産ワカサギにおいても個体数と魚体サイズの間には負の相関関係がみられました。すなわち、個体数が増えれば魚体は小さくなり、個体数が減れば魚体が大きくなるという関係です。網走湖産ワカサギは個体数が増加すると1個体当たりの成長を抑えることによって環境収容量に適応しようとするのでしょう。それでも環境収容量に対して湖内密度が高いときには、降海して生息の場を海に拡大することによって、限られた湖内の餌を消費し尽くし、資源全体が共倒れすることを防いで

いると考えられます。

さて、このような網走湖産ワカサギ資源を恒久的に維持しながら利用していく方策として、どのようなことが考えられるでしょうか。

網走湖におけるワカサギ漁業は西網走漁業協同組合という単一漁業協同組合の組合員によって営まれています。西網走漁業協同組合は資源の共同管理を原則に、自ら厳しい規制を加えて操業し、漁獲物も自家加工することによって付加価値を高め資源の有効利用を図っています。これまでの資源変動傾向を見る限りにおいては、網走湖産ワカサギに資源減少の兆しはみられません。しかし今後操業形態が変化する可能性もあることを考えるならば、できるだけ高い再生産を維持するのに必要な有効産卵数の維持・確保が必要です。その有効産卵数としては再生産関係の試算で得られた約100億粒がめどとなるでしょう。ただし有効産卵数のうち、人工ふ化施設に収容される卵数は、現在約10億粒前後でしかありません。したがって天然産卵場に産卵される卵の方が圧倒的に多いこととなります。

近年、網走湖産ワカサギの主要な天然産卵場である網走川および女満別川において、産卵期前後に気温が上がることによって生ずる雪解けに伴う増水が、過去に比べ急激に起こるようになったといわれています。河川流域の開発と、河川改修に伴う河川の直線化もこのような現象が起こる原因のひとつと考えられます。仮に必要な有効産卵数を確保したとしても、産卵場としての流入河川の環境が悪化すれば、初期の生残率は低下することとなります。

一方、網走湖産ワカサギ遡河回遊群の降海・遡上行動は、海の潮汐リズムと密接に関連して行われていることも分かりました。さらに、ワカサギ雌の最終成熟には淡水環境が密接に関与している可能性が示唆されました。また網走湖における漁業にとってワカサギ以上に重要な位置を占めるヤマトシジミも、網走湖の微妙なバランスが保たれた汽水環境と密接な関係を持って生息していることが分かっています。湖面標高数十cmである網走湖の汽水環境は、海の潮汐と上流からの淡水流入との微妙なバランスの上に成り立っていると考えられます。網走湖における青潮発生後の環境変化に関するある報告⁵⁴⁾では「網走湖の環境は

様々な要因が複雑に影響しあって成立している」とし、「網走湖をとりまく環境が改変された場合にはさらに大きな影響が顕在化する可能性があり、今後とも細心の注意が必要であろう」としています。

網走湖産ワカサギ資源や網走湖における漁業を維持する上では、前述した再生産のための産卵数を確保することに加え、このような湖の汽水環境や流入・流出河川を含む網走湖周辺の環境を守ることが非常に重要であると考えられます。

なお、本誌の内容は北海道立水産試験場研究報告第56号(1999)⁵⁵⁾に掲載した内容を元に再構成したものです。

文 献

- 1) Saruwatarai, T., J. A. López and T. W. Pietsch: A revision of the Osmerid genus *Hypomesus* Gill (Teleostei : Salmoniformes), with the description of a new species from the Southern Kuril Islands. *Species Diversity*. 2(1), 59-82 (1997)
- 2) 細谷和海：“キュウリウオ科 Osmeridae”. 日本産魚類検索－全種の同定－(中坊徹次編). 東京, 東海大学出版会, 1993, 253-254.
- 3) 湊 正雄・北川芳男：オホーツク海沿岸の湖沼. 網走道立公園知床半島学術調査報告, 網走道立公園審議会, 48-59.
- 4) 中尾欣四郎：湖環境の変動機構. 陸水誌. 49, 293-296 (1988)
- 5) 大槻知寛・多田匡秀：網走湖の環境について. 北水試だより. 23, 1-8 (1993)
- 6) 坂田康一・青井孝夫・村田清康・近藤秀治・日野修次・小西一夫：富栄養化に関する研究－網走湖のCODについて－. 北公害研報. 11, 52-66 (1984)
- 7) 西内修一：“ワカサギ *Hypomesus nipponesis* McAllister”. 漁業生物図鑑 北のさかなたち(長澤和也・鳥澤 雅編). 札幌, 北日本海洋センター, 1991, 30-33.
- 8) Hamada, K.: Taxonomic and ecological studies of the genus *Hypomesus* of Japan. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 9(1), 1-56 (1961)
- 9) 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. 淡水研報. 10(3), 1-263 (1961)
- 10) 浜田啓吉: ワカサギ—弱いものは強い. 日本の淡水生物—侵略と攪乱の生態学 (川合禎次・川那部浩哉・水野信彦編). 東海大学出版会, 東京, 1980, 49-55.
- 11) 宇藤 均・坂崎繁樹: 網走湖産ワカサギの生活史 第1報 網走湖におけるワカサギ漁業の歩みと生活史研究の現状. 北水試月報. 40(7), 147-156 (1983)
- 12) 女満別町役場. “第五節 水産”. 女満別町史 (女満別町史編さん委員会編), 女満別町, 女満別町役場, 1969, 519-526.
- 13) 宇藤 均: ワカサギの生態と漁業. 陸水誌. 49(4), 296-299 (1988).
- 14) 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. 22, 1-53 (1930)
- 15) 宇藤 均・坂崎繁樹: 網走湖産ワカサギの生活史 第2報 産卵期に産卵河川および湖内で採捕されるワカサギについて. 北水試月報. 41(11), 447-459 (1984)
- 16) 宇藤 均・坂崎繁樹: 網走湖産ワカサギの生活史 第3報 降海及び遡河移動について. 北水試報. 29, 1-16 (1987)
- 17) 武藤義範・浅野篤志・原 徹・斉藤薫・土川博之: 長良川におけるアユ仔魚の降下状況, 1994年. 岐水試研報. 41, 37-40 (1996)
- 18) Ouellet, P. and J. J. Dodson : Dispersion and retention of anadromous rainbow smelt (*Osmerus mordax*) larvae in the middle estuary of the St. Lawrence River. *Can. J. Aquat. Sci.* 42, 332-341 (1985)
- 19) Ouellet, P. and J. J. Dodson : Tidal change of anadromous rainbow smelt (*Osmerus mordax*) larvae between a shallow spawning tributary and the St. Lawrence Estuary. *Can. J. Aquat. Sci.* 42, 1352-1358 (1985)
- 20) Sato, R. : On feeding habits of the larva of pond smelt, *Hypomesus olidus* (Pallas). *Tohoku J. Agricul. Res.* 1(2), 215-222 (1950)
- 21) 佐藤隆平: 青森県小河原沼の水産開発調査, 第二報 ワカサギ稚・幼魚の発生, 成長及び食性について. 青森県水産資源調査報告書. 3, 21-37 (1953)
- 22) 小沼洋司: 霞ヶ浦・北浦の湖沖帯に現われる稚仔とその摂餌について. 茨内水試調研報告. 22, 1-30 (1985)
- 23) 岩井寿夫・田中秀具: ワカサギ稚仔の初期飼育について. 水産増殖. 37(1), 49-55 (1989)
- 24) Asami, H., H. Sakamoto, T. Kawajiri, K. Kobayashi, K. Chida, and S. Sakazaki : Early life ecology of smelt (*Hypomesus transpacificus nipponensis*) with special reference to stomach contents in brackish lakes, Okhotsk, eastern Hokkaido. *The tenth international symposium on Okhotsk Sea, Sea Ice and Peoples Abstract.* 7-10 (1995)
- 25) 北海道立水産孵化場: 湖沼のワカサギ資源増大対策研究. 平成7年度事業成績書. 103-104 (1996)
- 26) 浅見大樹: 網走湖における動物プランクトンの季節変動および年変動. 北水研報. 51, 31-43 (1997)
- 27) 浅見大樹: 網走湖におけるワカサギの初期生活について特に, ワカサギ仔稚魚と環境との関係. 魚と水. 34, 73-76

- (1997)
- 28) 鈴木健二：北浦ワカサギ資源における大小2魚群について．茨内水試調研報告．19，1-16（1982）
- 29) 元田 茂：北海道湖沼誌．孵化場試験報告．5(1)，1-96（1950）
- 30) 根本 孝：霞ヶ浦・北浦における成長の異なるワカサギ2魚群の存在について－I 体長組成から見たふ化時期の推定．茨内水試調研報告．29，13-27（1993）
- 31) 田中寿雄：ワカサギの生態学的研究1．石狩湾における2魚群の成因に関する考察．北孵研報．24，89-95（1969）
- 32) 宇藤 均・辻 敏・坂崎繁樹：網走湖産ワカサギ生態調査．昭和56年度事報網走水試．121-132（1982）
- 33) 宇藤 均・辻 敏・坂崎繁樹：網走湖産ワカサギ生態調査．昭和57年度事報網走水試．130-154（1983）
- 34) 宇藤 均・小林 喬・坂崎繁樹・黒萩尚：網走湖産ワカサギ生態調査．昭和58年度事報網走水試．144-176（1984）
- 35) 宇藤 均・坂崎繁樹・黒萩 尚：網走湖産ワカサギ資源調査．昭和59年度事報網走水試．146-168（1985）
- 36) 山岸吉弘・坂崎繁樹・尾居昭人：網走湖産ワカサギ資源調査．昭和60年度事報網走水試．35-55（1986）
- 37) 山岸吉弘・坂崎繁樹・川尻敏文：ワカサギ資源調査．昭和61年度事報網走水試．46-70（1987）
- 38) 山岸吉弘・川尻敏文：ワカサギ資源調査．昭和62年度事報網走水試．4465（1988）
- 39) 山岸吉弘・川尻敏文：ワカサギ資源調査．昭和63年度事報網走水試．57-78（1989）
- 40) 山岸吉弘・川尻敏文：ワカサギ資源調査．平成元年度事報網走水試．42-64（1990）
- 41) 山岸吉弘・川尻敏文：ワカサギ資源調査．平成2年度事報網走水試．44-65（1992）
- 42) 山岸吉弘・川尻敏文：ワカサギ．平成3年度事報網走水試．33-55（1993）
- 43) 鳥澤 雅：ワカサギ．平成4年度事報網走水試．42-64（1994）
- 44) 鳥澤 雅：ワカサギ．平成5年度事報網走水試．44-56（1995）
- 45) 鳥澤 雅：ワカサギ．平成6年度事報網走水試．42-53（1996）
- 46) 鳥澤 雅：ワカサギ．平成7年度事報網走水試．20-31（1997）
- 47) 鳥澤 雅：ワカサギ．平成8年度事報網走水試．25-38（1998）
- 48) 佐藤隆平：ワカサギの漁業生物学．水産増殖叢書．5，1-99（1954）
- 49) 中村 誠：霞ヶ浦におけるワカサギ資源に関する研究．茨内水試調研報告．28，1-19（1992）
- 50) 松本洋典：宍道湖におけるワカサギ資源の変動．島水試研報．8，171-183（1994）
- 51) 久保伊津男・吉原友吉：水産資源学．改訂版．東京，共立出版，1969，482p.
- 52) 小沼洋司：霞ヶ浦・北浦の湖沖帯に現われる稚仔とその摂餌について．茨内水試調研報告．22，1-30（1985）
- 53) Ricker, W. E. : Stock and recruitment.

- J. Fish. Res. Bd. Can.* 11(15), 559-623 (1954)
- 54) 三上英敏・日野修次・有末二郎：青潮発生後の網走湖の化学的，生物学的環境変化．北環科研セ研報．20，55-59 (1993)
- 55) 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．北水試研報．56，1-117 (1999)

指示的抄録

網走湖産ワカサギの生態と資源

鳥澤 雅

網走湖産ワカサギの生活史全体の概要と資源変動の仕組みを解説した。特に産卵生態，遡河回遊に関わる生活史多型の分岐機構，ならびに資源変動機構について解説した。

キーワード：ワカサギ，網走湖，生活史多型，遡河回遊，降海，産卵，性比，資源変動

技術資料 No.2 網走湖産ワカサギの生態と資源

2000年3月15日 発行

編集兼発行者 北海道立網走水産試験場

〒099-3119 北海道網走市鱒浦31番地

電話 0152(43)4591

FAX 0152(43)4593

Masuura 31, Abashiri, Hokkaido 099-3119, Japan

印刷所 株式会社 大成印刷

網走市南5条東2丁目15-2

電話 0152(43)2033

FAX 0152(43)6126
