

# 網走湖産ワカサギの生活史多型分岐と資源変動機構<sup>\*1</sup>

鳥澤 雅<sup>\*2</sup>

Life history polymorphism and the population dynamics of wakasagi (*Hypomesus nipponensis*)  
in Lake Abashiri, Hokkaido, Japan<sup>\*1</sup>

Masaru TORISAWA<sup>\*2</sup>

The life history polymorphism and the population dynamics of wakasagi *Hypomesus nipponensis* McALLISTER in Lake Abashiri, Hokkaido, Japan were examined in this study. The catch-yield of wakasagi in Lake Abashiri always has a superior rank among the places of production of wakasagi in Japan. Lake Abashiri is also important as a base supplying eggs as artificial seeds to various areas of Japan. The catch-yield of wakasagi in Lake Abashiri, however, has been unstable. The mechanism of population dynamics of wakasagi in Lake Abashiri had not been elucidated. Wakasagi *H. nipponensis* is a diadromous fish and there are wakasagi with different types of life history polymorphism concerned with diadromous fish in Lake Abashiri. The mechanism of divergence of the life history polymorphism, however, had not been elucidated either. In this study, the author followed the whole life history of wakasagi in Lake Abashiri and discussed the mechanisms of divergence of life history polymorphism and population dynamics.

The peak of spawning season was April to May and the period of ascending into rivers for spawning seemed to be controlled by water temperature. Ascending and descending rivers for spawning occurred during nighttime. Males ascended the rivers before females and took part in spawning for long periods. On the other hand, females finished spawning a short time after ascending rivers and descended soon after spawning. A mating experiment combining males and females with different body sizes revealed that successful mating had nothing to do with combinations of body sizes between males and females. Besides, most fertilized eggs normally hatched out. Consequently, strict reproductive isolation seemed not to occur between fish with different life history polymorphism even if the spawning seasons or the body sizes were different according to the life history polymorphism.

Hatching out of wakasagi larvae was concentrated in a brief interval soon after sunset. The hatching periods had a little difference according to years and there were a couple of hatching peaks each year. Wakasagi in their early life stages were partially distributed in the lake and were abundantly distributed near the rivers flowing into the lake in May. However, after May, there was no fixed distribution pattern that was common to every year. Biomass and body sizes in early life stages fluctuated over the years.

Daily seaward movement and daily amount of seaward migration were examined in anadromous-form 0+ aged fish using traps in the Abashiri River flowing out from Lake Abashiri. As a result, the movement of the fish was nocturnal and passive to the flow so that their direction and speed were changed according to the ebb and flow of tide, and no active movements to the sea were observed. Seaward migration mainly occurred between July and September every year and the movement was closely connected with the cycle of the tide. The amount of seaward migration, the peak period of seaward migration, and the body length at the peak of seaward migration were quite different each year. Furthermore, the daily sizes of seaward migrating fish in the same year were not constant and gradually became larger day by day. The amount of seaward migration suddenly increases when the density of fish exceeded some value in the lake just before the seaward migration occurred. No universal differences were ob-

---

報文番号 A308 (1999年7月2日受理)

\*1 北海道大学審査学位論文を基本とし、その一部を改変。

\*2 北海道立網走水産試験場(Hokkaido Abashiri Fisheries Experimental Station, Masuura, Abashiri, Hokkaido 099-3119, Japan)

served even in body sizes, condition factors, and body colors between the residual fish in the lake and the fish migrating seaward. It became clear that wakasagi had high salinity tolerance beginning just after hatching from an experiment carried out using individuals at different developmental stages. Therefore, it was concluded that the divergence of life history polymorphism did not depend on genetics but on the population density in the lake just before the divergence occurred.

The autumn ascending period of 0+ aged fish from the sea was estimated from CPUE (catch per unit effort) of autumn wakasagi fishing in the lake. The autumn ascending period was estimated from the daily change in the number of individuals captured by a trap set in the Abashiri River between the sea and Lake Abashiri, too. As a result, the autumn ascension of 0+ aged wakasagi from the sea occurred from middle November to late November in most years. The various measurements of the fish indicated that the autumn ascension was connected with neither growth nor sexual maturity. On the other hand, the number of spring ascending fish was significantly fewer than that of autumn ascending fish. Non of the females captured in the river on the way from the sea to the lake had reached ovulation. An experiment that was conducted using those females suggested that not only water temperature but also salinity had an effect on the completion of maturation.

The biological aspect of wakasagi was studied based on periodical samplings from the catch in the lake and the river flowing into the lake. 0+ aged fish and fish older than 0+ could almost be distinguished based on body length. 0+ aged fish grew from spring to late October or to early November. In some years, body length components in the lake changed suddenly between mid November and December. The change seemed to be caused by the difference in body length between the residual fish in the lake and fish ascending from the sea. The body length underwent virtually no change between January and March. Male maturation exceeded female maturation and the maturation of larger individuals progressed ahead of smaller individuals in both sexes. The body length at which individuals could be distinguished as mature or immature was between 60 and 70 mm. Therefore, the rate of matured fish fell in years when the mean body size was smaller. The sex ratio (female: male) was almost 1: 1 in 0+ aged fish every year but females were apparently fewer than males in the fish older than 0+ year. The imbalance of sex ratio in fish older than 0+ year seemed to be derived from higher mortality in males caused by the difference in spawning behavior between male and female.

The yearly catch (population) of wakasagi in Lake Abashiri changed with a negative relationship to the catch in the year before. The changes of yearly catch balanced if the catch was about 250 tons in the year before. The yearly mortality of wakasagi in Lake Abashiri seemed to fluctuate between the egg stage and the juvenile stage and to stabilize in fish beyond the juvenile stage. The mean body weight changed with a negative relationship to the population size in both anadromous-fish and residual-fish. The yield rate from eggs to juveniles had a positive relationship to the body weight of parents and a negative relationship to the effective number of spawned eggs. However, there was no significant relationship between the body weight of parents and the effective number of spawned eggs. Therefore, both the body weight of parents and the effective number of spawned eggs separately affected the yield rate from eggs to juveniles. It was concluded that the population of wakasagi in Lake Abashiri stabilizes cyclically as follows: the population size increases → the body size becomes smaller (or the number of spawned eggs increases) → the early survival rate falls → the population size decreases → the body size becomes larger (or the number of spawned eggs decreases) → the early survival rate rises → the population size increases → ... The divergence of life history polymorphism concerning to anadromous fish seemed to be closely related with the mechanism of population dynamics mentioned above. Furthermore, to continue to use the resource of wakasagi stably in Lake Abashiri, it seemed necessary to keep about ten billion eggs every year and to protect the surrounding environment including the lake itself, and the spawning rivers.

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

## 第1章 緒 言

### 1. 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たが、漁業として盛んに行われるようになったのは大正8,9年(1919~1920年)以後であるとされる<sup>1)</sup>。その後の漁業の変遷は宇藤・坂崎<sup>2)</sup>に詳しい。北海道、網走湖において、ワカサギ *Hypomesus nipponensis* は魚種別漁獲量および水揚げ金額で、ヤマトシジミ *Corbicula japonica* に次いで第2位の位置を占めている。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)<sup>1)</sup> 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る (Fig. 1)。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る<sup>3)</sup>。

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<sup>4)</sup> で、いずれもかつて、

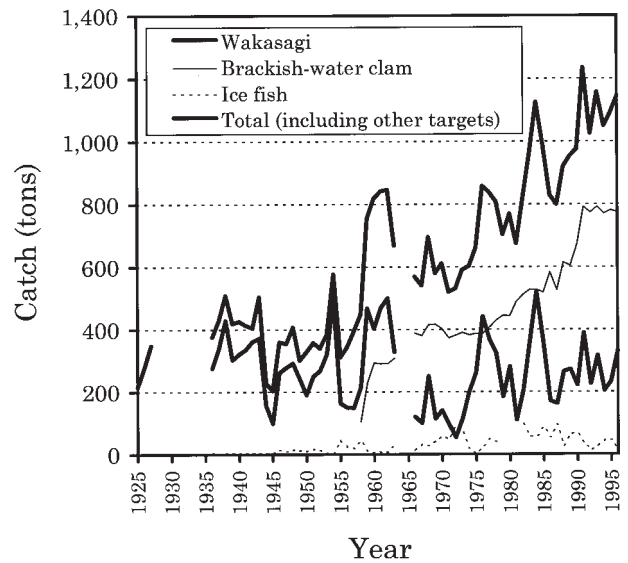


Fig. 1. The annual catch of main fishery targets in Abashiri Lake.

Table 1. The best ten ranking in annual catch of wakasagi by the water system in Japan from 1991 to 1994.

Ranking	Year							
	1991		1992		1993		1994	
	Water system	Catch (tons)	Water system	Catch (tons)	Water system	Catch (tons)	Water system	Catch (tons)
1st	Lake Ogawara	673	Lake Ogawara	609	Lake Ogawara	578	Lake Ogawara	636
2nd	Lake Kasumigaura	421	Lake Kasumigaura	328	Lake Kasumigaura	363	Lake Kasumigaura	251
3rd	Lake Abashiri	339	Lake Shinji	299	Lake Abashiri	317	Lake Hachirohgata	242
4th	Lake Shinji	270	Lake Abashiri	226	Lake Shinji	190	Lake Abashiri	205
5th	Lake Towada	218	Lake Hachirohgata	118	Lake Hachirohgata	182	Lake Suwa	110
6th	Ishikari River	136	Ishikari River	106	Lake Suwa	96	Ishikari River	101
7th	Lake Kitaura / Tonamisakaura	109	Lake Akan	79	Ishikari River	80	Lake Akan	60
8th	Lake Suwa	105	Lake Suwa	74	Lake Akan	58	Lake Kitaura / Tonamisakaura	38
9th	Lake Hachirohgata	89	Lake Kitaura / Tonamisakaura	72	Lake Kitaura / Tonamisakaura	57	Takase River	31
10th	Lake Akan	88	Lake Towada	48	Tone River	39	Tone River	27
	the whole country	2,938	the whole country	2,408	the whole country	2,333	the whole country	2,082

from "Annual Statistical Report on the Yield of Fisheries and Aquacultures (Statistics and information Division of the Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries)" and "Annual Report of Hokkaido Hatchery"

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ある。今でも漁獲量はこうした汽水域で多い (Table 1)。

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る。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る。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ある。秋期曳き網漁業はその年に生まれた0+年魚が漁獲の対象となる大きさにまで成長した9月以降に始まる。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の対象とするため、漁期の解禁日はその年のワカサギとシラウオの成長度合いによって前後し、遅い年には秋期曳き網漁業の解禁は10月に入ってからとなることもある。秋期曳き網漁業の漁法は、かけまわし方式の船を用いた曳き網である。かつては人力で曳網していたが、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る。

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る。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る。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る (Fig. 2)。

4月に入りワカサギの網走湖への流入河川への産卵遡

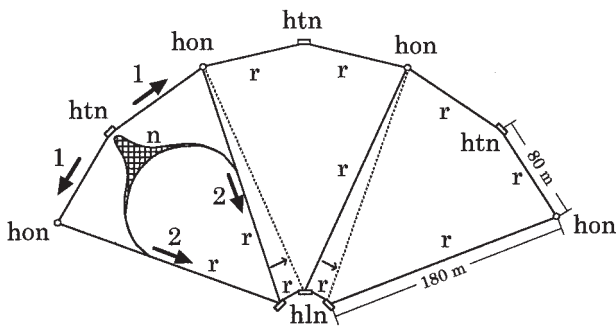


Fig. 2. The fishing method using seine-net under the ice in Lake Abashiri in winter.

The arrows with Arabic numerals indicate the steps to tow ropes. The fishing is repeated three times in a same fishing ground changing holes in order.

- n: net; r: rope; htn: hole to throw a net (1.3 m × 0.6 m);
- hon: hole to open a net (0.6 m × 0.6 m);
- hln: hole to land a net (1.7 m × 0.7 m)

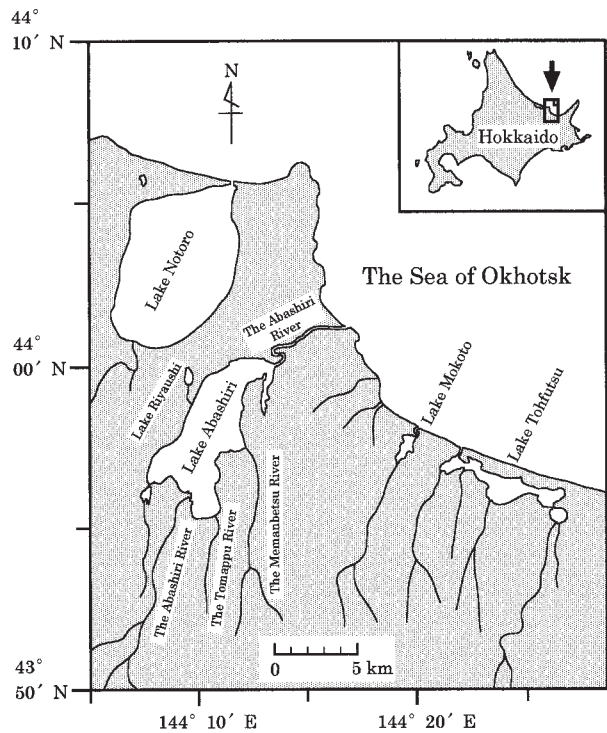


Fig. 3. Map showing Lake Abashiri and surroundings.

上が始まると、人工採卵用の親魚捕獲と採卵・人工受精作業が行われる。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る (Fig. 3)。親魚捕獲にはふくべ網 (トラップ) が使用される。採卵作業は例年4月から5月上旬ころまで行われる。

採卵作業が終了した後、4月末～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る。漁法は秋期曳き網漁業と同じである。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る。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ない。

## 2. 網走湖の環境特性

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町にまたがって位置し、周囲には能取湖、藻琴湖、涛沸湖があり (Fig. 3)、いずれも程度の差はあれ湖水に塩分を含む鹹水湖あるいは汽水湖となっている。網走湖の成因は海跡湖であり、今から7,000～3,000年前まで高鹹水で満たされた深い入り江状のカキ海湾であったものが、今から3,000～1,200年前頃には湾の中間地帯が上昇してカキ海湾から封ぜられ、中鹹性水域のシジミ湖となり、その後1,200年前から現在にかけて、さらに希釈され

て低鹹水湖となったとされる<sup>9)</sup>。

網走湖は北東-南西方向に長軸を持ち、湖の諸計測値は、湖周長44.0km、最大湖長12.0km、最大湖幅4.0km、湖面積32.9km<sup>2</sup>、肢節量2.2、最大水深16.8m、平均水深7.0m、容積0.230km<sup>3</sup>、集水面積1,405km<sup>2</sup>である<sup>9)</sup>。なお肢節量は湖岸の屈曲を示す値で、湖の湖岸延長とそれと等面積の円の円周との比であり、1に近いほど湖岸は円に近く、値が大きいほど湖岸は屈曲に富む<sup>10)</sup>。

網走湖への主要な流入河川は網走川、女満別川、トマッブ川で、流入量は網走川からが最も多い。中尾<sup>9)</sup>によれば、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る。また網走湖の湖水面標高は1953年から1967年まで15年間の平均で0.35mであり、年間最低水位となる冬季渇水期に流出河道を通じて海水が遡上し湖の深水層に流入する。海水が網走湖流水口から湖深部へ向けての湖底に刻まれた滲筋に沿って、網走湖へ海水が流入する経過が実際に観察されている<sup>9)</sup>。一方、湖の水深は流出口に向かって急激に浅くなっており、流出口付近では、水深は1.5mに過ぎない。このため、一旦流入した海水は永く湖低層に停滞し、安定した成分成層を形成している。この湖の深水層はCl<sup>-</sup>濃度10g・ℓ<sup>-1</sup>以上の塩水で、無酸素状態である。

海水の流入する汽水湖では夏期、水温の鉛直方向の勾配が急となることも関わって、湖水の密度成層が明瞭となり、湖水の鉛直方向に塩淡2層構造が維持され続ける場合がある。この場合下層の塩水層は還元され無酸素層となることがあるが、秋季～冬季、湖水の冷却によって水温成層が緩むとともに、湖面を吹く風によって湖水が攪拌されて、無酸素層が解消される。同じ汽水湖である宍道湖でも、鉛直方向の塩分濃度の差が大きく影響した密度成層から、夏季塩分躍層以深では溶存酸素が全く無くなる<sup>9)</sup>ことがあるが、この状態は夏季の数ヶ月間に限られる<sup>9)</sup>。網走湖でも冬季になると、顕著な2層構造は形成されないが<sup>10)</sup>、例年早い時期で12月中旬以降から湖面を覆いはじめる氷が、水中の上下攪拌を防ぐ天然の蓋の役目を果たし、冬季でも下層に塩分層が停滞し、水温成層が逆転する冬季においても底層域は無酸素層となっている<sup>9)</sup>。このため近代の網走湖は、周年上層のみが循環する部分循環湖<sup>9)</sup> または異鹹湖<sup>11)</sup> となっている。

網走湖は歴史的に鹹水湖から始まり、湖水は低鹹、高鹹を繰り返している<sup>9)</sup>とされる。近代では、無酸素層の上限位置は、昭和初期にはおよそ深度15mであったものが、1930年代以降急速に汽水化が進むとともに上昇してきた<sup>9)</sup>。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った。青潮は上下層の密度差が小

さくなって成層がやや不安定な状態になる春季と秋季に起こりやすく、無酸素層の上限位置が深度5m前後にあり、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いとされている<sup>12)</sup>。1991年5月から1992年2月にかけて行われた調査では、深度5m以深が無酸素層となっている<sup>9)</sup>。今田ら<sup>9)</sup>は網走湖では表層から5m層までの湖岸面積は全体の約40%、容積は全容積の約55%、表層から10mまでの湖岸域の面積は全体の約70%、容積は約90%と試算し、後者は前者のそれぞれ約2倍弱広いと試算している。こうした無酸素層の上昇による生活領域の減少や塩分濃度の変化による餌生物の質的、量的変化は、間接的にワカサギ資源に影響するものと考えられる<sup>13)</sup>。

坂田ら<sup>14)</sup>によれば、網走湖には昭和46年に環境基準の水域類型(湖沼A類型)があてはめられ、毎年水質の監視が行われているが、CODについては未だ環境基準(3mg/l)が達成されておらず、夏季には、藍藻類の大量発生(アオコ-著者追記)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。しかし網走湖に流入する網走川のCODが上流部ですでに3mg/l程度であることも明らかになっており<sup>15)</sup>、人為的原因による富栄養化が始まる以前から富栄養環境にあったと考えられる。このような網走湖の環境を改善するため、人為的な浄化対策も検討されている<sup>15, 16)</sup>。

### 3. ワカサギの分類と名称

ワカサギ *H. nipponensis* はサケ亜目(Salmonoidei)、キュウリウオ科(Osmeridae)、ワカサギ属(*Hypomesus*)に属する硬骨魚類である。ワカサギ類の分類はこれまでかなりの混乱を経てきており、本研究で扱った種の位置づけを明確にし、過去の研究との対比に混乱を招かないために、以下に分類上のこれまでの経過を簡単に整理する。

ワカサギは、Pallas<sup>17)</sup>によって*Salmo olidus*として記載されて以来、その分類学上の位置づけは幾多の混乱を経た。我が国に分布するワカサギは、Jordan and Hubbs<sup>18)</sup>以来、1960年代までは*Hypomesus olidus*として扱われてきた。一方、北海道においてワカサギはチカとも呼ばれ、ワカサギとチカの区別は明確には行われていなかった。能島<sup>19)</sup>は我が国に生息するワカサギとチカを区別して、小樽近海産の両種を調べ、側線上の縦走鱗数と脊椎骨数に明瞭な差を認め、背鰭起部と腹鰭起部の相対的位置関係にも差があることを確かめた。またHamada<sup>20)</sup>はこれらに加え、両者の間には上顎の形態と長さ、および胃の形態などに明らかな差があることを見いだした。さらにHamada<sup>21)</sup>はサハリンから入手したワカサギの標本が、気道管の鰓への接続位置、幽門垂数、主

上顎骨/頭長比などから *H. olidus* とは異なる新種 *H. sakhalinus* であるとした。Hamada<sup>29)</sup> は *H. sakhalinus* にイシカリワカサギの和名を与え、これが北海道の石狩古川にも生息することを明らかにした。

Hamada<sup>29)</sup> は上述の形態学的観点に加え、生態学的観点からも検討を加え、我が国に生息する *Hypomesus* 属を、ワカサギ *H. olidus*、イシカリワカサギ *H. sakhalinus* およびチカ *H. japonicus* の3種に整理した。

その後、McAllister<sup>28)</sup> は、Hamada<sup>29)</sup> の発表した *H. sakhalinus* は北太平洋沿岸に広く分布する *H. olidus* であり、我が国で *H. olidus* として扱っていたワカサギこそが新種であるとし、これに *H. transpacificus nipponensis* の学名を与えた。我が国では、田中<sup>20)</sup> が初めてワカサギの学名として *H. transpacificus nipponensis* を用いて以来、我が国でもこの学名が用いられるようになった。その後、さらに Kljukanov<sup>25)</sup> が *H. transpacificus nipponensis* を *H. nipponensis* として以来、我が国でも後者の学名を用いることが多くなった<sup>3, 26)</sup>。

Saruwatari *et al.*<sup>27)</sup> は南部千島から新たに採集した標本に加え、日本および北米各地の研究所所蔵標本の外部・内部形態を比較検討し、*Hypomesus* 属の分類の再整理を行った。その結果 *Hypomesus* 属を、1新種を含む6種に分類整理した。すなわちこれまで標準和名ワカサギとされ、琉球および小笠原諸島を除く日本列島に生息する *H. nipponensis*、南部千島のみから採集され、新種として記載した標準和名チシマワカサギ(新称) *H. chishimaensis* (英名 Kunashir smelt(新称))、北米カリフォルニアから採集された *H. transpacificus* (英名 delta smelt)、北海道からサハリン、千島列島、カムチャツカ半島を経て北米アラスカにまで分布するイシカリワカサギ *H. olidus*、仙台以北の日本の太平洋沿岸からピョートル大帝湾まで分布するチカ *H. japonicus*、そしてカリフォルニアからアラスカにかけての北米太平洋岸に分布する *H. pretiosus* (英名 surf smelt) である。なお Saruwatari *et al.*<sup>27)</sup> の結果に基づけば、道上<sup>28)</sup> がワカサギであるとした国後島に生息していた姫鱈(ヒメアジ)は、チシマワカサギ *H. chishimaensis* である可能性が高い。

本研究で扱ったワカサギは Saruwatari *et al.*<sup>27)</sup> が整理した *H. nipponensis* であり、上に整理したとおり、過去の我が国における研究において *H. olidus* または *H. transpacificus nipponensis* と記載されていたものと同一種である。

なお、ワカサギ *H. nipponensis* は北米に移殖され、American Fisheries Society は *H. nipponensis* の英名として *wakasagi* を採用している<sup>28)</sup>。これまで我が国ではワカサギ *H. nipponensis* の英名として一般的に *pond smelt* が用

いられてきた。しかし Robins *et al.*<sup>29)</sup> によれば、*pond smelt* はイシカリワカサギ *H. olidus* の英名として用いられている。そこで本報告では混乱を避けるため、Robins *et al.*<sup>29)</sup> に従ってワカサギ *H. nipponensis* の英名に *wakasagi* を採用した。

#### 4. 網走湖産ワカサギの生活史

ワカサギ *H. nipponensis* の我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る<sup>30)</sup>。ただし浜田<sup>30)</sup> は道上<sup>28)</sup> を引用し、国後島にも *H. nipponensis* が天然分布するとしているが、上述のとおり、これはチシマワカサギ *H. chishimaensis* の可能性がある。

Hamada<sup>29)</sup> は、ワカサギは本来遡河回遊性 (anadromous) の魚であると位置づけ、これをさらに産卵のため春に海から河川へ遡上する遡河回遊 a 型 (a-type of anadromous form) と秋に淡水域へ遡上し、越冬した後に産卵する遡河回遊 b 型 (b-type of anadromous form) とに分けた。さらに物理的な障壁により陸封された陸封型 (land-locked form) もあるとした。なお網走湖などに見られる降海せずに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ないので、遡河回遊型 (anadromous form) に属する残留型 (residual fish) であり、陸封型 (land-locked form) とは区別している。

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が行われ<sup>30)</sup>、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る<sup>30)</sup>。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である<sup>2, 30, 32)</sup>。

Hamada<sup>29)</sup> は網走湖産ワカサギを彼の定義した遡河回遊 b 型に分類した。さらに浜田<sup>30)</sup> は、この遡河回遊 b 型はオホーツク海沿岸一帯から日本海にかけて分布するが、春に遡上する遡河回遊 a 型の分布は日本海に限定され、その原因は日本海とオホーツク海を分断した地史に起因するワカサギの分化にあるとした。しかし宇藤・坂崎<sup>33)</sup> は、網走湖産ワカサギの降海および遡河移動を周年調べ、海からの遡河移動は11月から12月に集中するが、4月にも成熟魚の海からの遡河が見られることを明らかにし、網走湖産ワカサギの生活史を整理した (Fig. 4)。

#### 5. 本研究の目的

以上のように網走湖産ワカサギは汽水環境と密接に関連した生活を有している。しかし過去に行われたワカサギに関する多くの研究の中に、本来汽水環境に自然分布するワカサギを、汽水環境との関連に着目して研究した

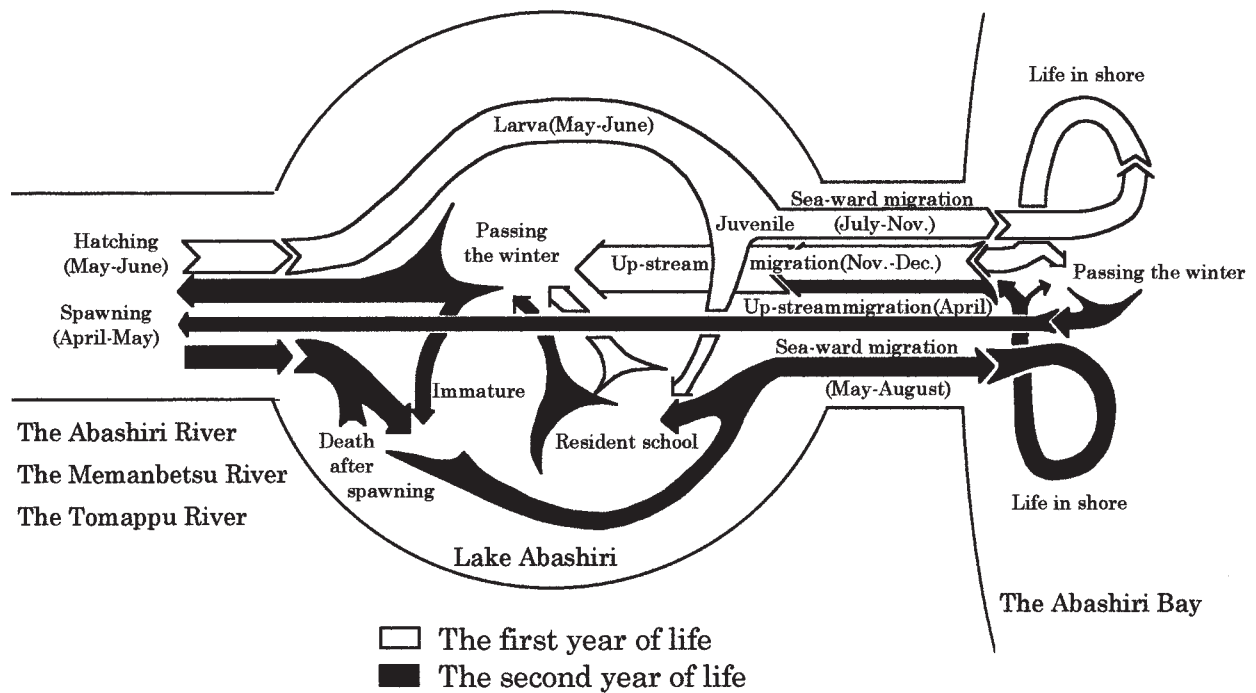


Fig. 4. Schematic diagram of the life history of wakasagi in Lake Abashiri. (after Utoh<sup>13)</sup>)

例は数少ない。浜田<sup>31)</sup>, Hamada<sup>22)</sup>, 宇藤・坂崎<sup>33)</sup>, 片山<sup>35)</sup>, Matsumoto<sup>36)</sup>, 虎尾<sup>37)</sup> などの報告は, その数少ない貴重な研究成果である。しかし, いずれもワカサギと汽水環境との関係, 同所的に棲息するワカサギに生ずる遡河回遊型と淡水残留型の分岐機構などについては十分に明らかにしていない。また, 網走湖の環境は近年急激に変化してきていると考えられる。しかし人為的な環境改善を考える前に, そこに棲息する生物と環境との関わりを明らかにしておくことが重要である。さらに冒頭に述べたように資源変動の大きな網走湖産ワカサギを対象とする漁業を持続的に行うためには, その資源変動機構につい

ても明らかにする必要がある。

本研究は網走湖におけるワカサギ漁業の恒久的高位安定化を目的として行われたものである。そのためにまず, 網走湖産ワカサギ *Hypomesus nipponensis* の生活史全体の概要を明らかにした上で, 遡河回遊型・淡水残留型の分岐機構, さらにその分岐と資源変動との関係について考察した。

なお本研究は, 著者が独自に行った実験・調査から得た資料に加え, 1981年以降, 西網走漁業協同組合, 網走市および北海道立網走水産試験場が共同で蓄積してきた資料<sup>38-43)</sup> を用いて行われた。

## 第2章 産卵生態

ワカサギ *Hypomesus nipponensis* の産卵場は, 阿寒湖<sup>7)</sup>, 相模湖<sup>53, 56)</sup>, 諏訪湖<sup>31, 57)</sup> などでは湖への流入河川, 石狩古川<sup>38)</sup>, 霞ヶ浦<sup>39)</sup>, 河口湖<sup>40)</sup>, 宍道湖<sup>41)</sup> などでは湖岸, 桂沢人工湖<sup>42)</sup>, 小川原湖<sup>53, 63-65)</sup> などでは, 湖への流入河川と湖内のいずれにも形成される。また全国各地のワカサギの産卵期は1月から6月までの間で, 北ほど遅く南ほど早い<sup>31)</sup>。

網走湖産ワカサギでは, 産卵場は網走川, 女満別川などの網走湖への流入河川であり<sup>33, 40, 66, 67)</sup>, 産卵期は4月上旬~6月上旬であるとされている<sup>66)</sup>。

網走湖産ワカサギの産卵遡上に関して, 小型の魚ほど

遅れて遡上すること, また産卵遡上魚の性比には偏りが見られ, 雄が卓越しているが, 時期の経過に伴い雌の割合が増加し, 雌雄の差が縮小することが特徴として挙げられている<sup>66)</sup>。これらと同様の現象は, 石狩古川<sup>38)</sup>, 小川原湖<sup>53)</sup>, 諏訪湖<sup>31, 57)</sup> などでも観察されている。

このようなワカサギの産卵生態に見られる現象や, その生態上の意味を明らかにすることは, 網走湖産ワカサギの資源管理を進める上で, またワカサギ種苗を全国に供給するために, 現在毎年行っている人工採苗事業を行う上でも重要である。そこで, 網走湖産ワカサギの産卵生態を明らかにする目的で, 産卵群を対象とした各種の

調査を行った。

## 1. 材料および方法

### 1. 1. 採卵事業漁獲物の解析

例年産卵期の4～5月、網走湖に流入する網走川および女満別川の河口付近において、西網走漁業協同組合によってワカサギの採卵事業が行われている。採卵用の親魚の採捕は、複数のふくべ網（トラップ）を用いて行われる。使用されるふくべ網は網走川では比較的大型のもの、女満別川では比較的小型のもの（Fig. 5）が使用されている。

調査としてまず、西網走漁業協同組合のワカサギ採卵事業を行っている漁業者に、毎日の親魚採捕状況を記録してもらった。採捕状況の記録は、女満別川1箇所、網走川複数箇所の各実行組合の作業場ごとに行ってもらった。記録する項目は、採捕作業時の河川の表層水温（℃）、揚網したふくべ網の数、採卵した卵の総重量（kg）、採卵後・採精後の親魚の総重量（kg）、採捕したが採卵作業には使用しなかった親魚の総重量（kg）である。

測定用標本として、採卵用に採捕した親魚のうち無作為に100個体以上を毎日、採集日を記入した標本瓶に入れて保存してもらった。標本の保存には、現場河川水または水道水で希釈した10%ホルマリンを用いた。なおここでいう10%ホルマリンとは、市販ホルムアルデヒド溶液（ホルマリン）を100%として希釈したもので、後出するホルマリン濃度もすべてこれと同様に扱った。採集した標本はその年の採卵作業期間終了後、まとめて研究室に運び測定した。各標本は水道水でホルマリンを洗浄後、各個体ごとに体長を0.1mm単位、体重を0.01または0.001g単

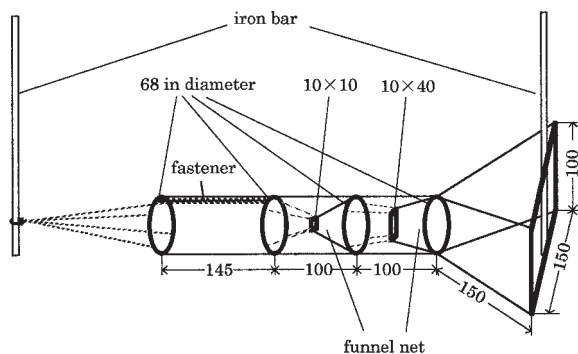


Fig. 5. Trap-net used for sampling of spawning wakasagi in the Memanbetsu River.

Thick solid lines express frames made of stainless steel bar with diameter of 7.5 mm. Arabic numerals indicate sizes of net in cm. The net is spliced net with 7 mm bar measure meshes.

位で測定した。なお体長には標準体長を用いることが望ましいが、標準体長の計測は多量の標本を処理する場合には時間を要するので、白石ら<sup>68)</sup>にしたがって被鱗体長を用いた。なお白石ら<sup>68)</sup>はその図中から、被鱗体長として下顎先端から鱗の生えている末端までを被鱗体長としたようであるが、本研究においては、上顎正中線上の前端から、側線上の尾柄被鱗部最後端までの直線距離を被鱗体長とした。また体重の計測は、体表に付着した水分をタオルなどで吸い取ってから行った。一部の標本はさらにはさみで開腹し、生殖巣を0.01gまたは0.001g単位で計測した。さらに一部の標本について、生殖巣の熟度を記録した。産卵期におけるワカサギ生殖巣の熟度区分を行ったものにKatayama and Okata<sup>69)</sup>の報告がある。しかし産卵期以外の生殖腺熟度の中には、彼らの区分に当てはめられないものがあるため、本研究においては、全生活史に共通に適用できるよう、独自の生殖腺熟度区分（Table 2）を設定し、これを用いた。後述する魚体の測定もほぼ上述の方法に従った。

雌の孕卵数を計数するため、年ごとに網走川と女満別川からそれぞれ30個体前後の成熟した雌を、上記標本とは別に採集した。採集した雌は各個体ごとに小型のファスナー付きプラスチックバッグに入れ、10%ホルマリンで固定・保存した。ホルマリンで固定・保存した標本はそのまま放置すると、生殖腔内に排卵した卵同士が固着して分離しづらくなるため、固定後一両日中に体長・体重・卵巣重量を計測後、取り出した卵巣（卵塊）をプラスチック板を材料にして作成したへら状器具および解剖針を用いて慎重に1卵粒ごとに分離し、個体ごとに全卵数を肉眼で計数した。

得られた結果から、日別に雌雄別の採捕個体数、性比（全個体数を1としたときの雌雄それぞれの比）および生殖線指数（GSI）を求めた。生殖線指数（GSI）は下式により求めた。

$$GSI = GW / BW \times 10^2$$

ただし、ここでGWは生殖腺重量（g）、BWは体重（g）である。

また体長5mm階級幅ごとの雌雄別体長組成を算出した。さらに日別の雌雄別熟度組成を算出した。

### 1. 2. 投網による産卵親魚の採集

人工採卵用親魚採捕作業終了後の産卵遡上魚の標本を得る目的で、1996年5月18日～6月28日の間、網走川と女満別川において投網による産卵遡上魚の採集を行った。採集には目合12mm、半径1.9mのマルチフィラメント製投網を用いた。採集地点は女満別川では網走湖へ流入する河口から約150～200m上流の地点、網走川では同じく網



Table 2. Maturation stage of gonad of wakasagi used in this study.

Sex	Maturation stage	Appearance feature		
		Shape	Color	Others
Male	1	Strings like to chalaza like	Translucent to semi-translucent	
	2	The height of front part is a little wide	White	Sperms do not flow out
	3	The height of front part is wider than stage-3	White	Sperms flow out
	4	The height of front part is a little wide	The edge or whole of testis is translucent to semi-translucent	Sperms do not flow out
Female	1	Strings like to chalaza like	Translucent to semi-translucent	
	2	The height of front part is a little wide to wide	Opaque whitish yellow to opaque yellow	Oocytes are inseparative
	3	-	Semi-translucent deep yellow to orange	Oocytes are separative
	4	Chalaza like	Translucent to semi-translucent	Remained oocytes often exist

走湖へ流入する河口から約4,000m上流の地点である。女満別川の調査地点は川幅約20m, 網走川の調査地点は川幅約50mであった。

ワカサギの産卵遡上は夕刻から夜間にかけて多いとされる<sup>34, 57, 65)</sup>ため、採集は夜間行うことが望ましい。しかし、いずれの調査地点においても、採集開始当初は融雪後の増水が継続しており、特に網走川における採集地点の川床は軟弱な土砂が堆積し、複雑な流れが入り組んでいたため、夜間の調査は危険と判断し、投網による採集は主に日中に行った。

投網によって採集したワカサギはその場で標本瓶に入れ、10%ホルマリンで固定・保存した。固定・保存した標本は調査期間終了後、体長・体重・性別・生殖腺重量を測定し、生殖腺熟度を観察・記録した。

### 1. 3. ふくべ網による産卵遡河行動の日周観察

ワカサギの産卵遡上親魚の日周活動を調べるため、1997年4月15～16日の間、網走湖に流入する女満別川河口から約150m上流の地点で、小型のふくべ網 (Fig. 5) を用いて2時間ごとに遡上魚および降下魚を採捕した。採捕にはふくべ網2カ統を用い、1カ統は開口部を上流側に、もう1カ統は開口部を下流側に向けて設置した。調査地

点の川幅は約20m, 水深50～100cmで、川床の底質は泥混じりの砂であった。

調査実施時、現場では人工採卵用の親魚採捕のため、多数のふくべ網が川幅全体を遮断するように横1列に設置されていたため、調査用ふくべ網は1カ統を人工採卵用に設置されたふくべ網の下流側に、開口部を下流側に向けて、もう1カ統を人工採卵用ふくべ網の上流側に、開口部を上流側に向けて設置した。2カ統の調査用ふくべ網の間の距離は約20mで、いずれも湖に向かって左岸の護岸に接して川岸に平行に設置した。揚網は1997年4月15日16時～4月16日14時の間、2時間ごと各偶数時刻に行った。なお、ふくべ網は調査開始の約1時間前に設置を済ませ、4月15日14時に一度それまでに入網した採集物を取り出してから調査を開始した。

調査期間中、各偶数時刻の揚網時には、河川の調査現場表層水温と電磁式流向流速計を使用して水面下約10cmの流速を記録した。ふくべ網に入網したワカサギは網別に容量2lの標本瓶に入れ、10%ホルマリンで固定・保存した。固定・保存した標本は調査終了後研究室に持ち帰り、体長・体重・生殖腺重量を測定し、性別・生殖腺熟度を記録した。

1997年5月14～15日の間、上記と同様の調査を再度実

施した。ただし、ふくべ網の設置場所は採集効率を考慮し、1回目の調査地点から約300m上流の川幅の狭い地点に移動した。調査地点の川幅は約10m、水深30～50cmで、底質は砂混じりの礫であった。2カ統の網を、開口部を上流側に向けた網の開口部右前端と、開口部を下流側に向けた網の開口部右前端を互いに接し、それぞれの網の開口部前縁が横1線上に並ぶよう、網の長さ方向を川岸と平行に設置した。2カ統のふくべ網は、下流に向かって左側の岸から2～3m離れた所から川のほぼ流心部までの間に配置された。揚網は1997年5月14日14時～5月15日12時の間、2時間ごと各偶数時刻に行い、同時に河川の調査現場表層水温を測定した。流速は計測しなかった。採集した標本の処理は1回目と同様に行った。

#### 1. 4. 水槽内における産卵行動観察

ワカサギ雌雄大小の組み合わせによる生殖行動に障害が生ずる場合の有無を調べるため、水槽内で以下の産卵行動に関する実験と観察を行った。

実験および観察に用いたワカサギは1996年4月30日、女満別川河口近くの河川内に、人工採卵作業のために設置されたふくべ網によって採捕された個体から得た。運搬用容器には容量20ℓの円筒形密閉タンク4つを用い、中に厚手の大型ビニール袋を入れ、その中に現場の河川水を8分目ほど満たし、それぞれ乾電池式携帯用エアポンプを用いて、エアレーションした。つぎに選別用バケツに取った魚を1個体ずつ雌と雄に、さらに肉眼で見た相対的な魚体の大小で2区分に、計4区分し、それぞれ4つの運搬用容器に分けて収容した。雌雄の選別は外観で行った。ワカサギは鱗や体色などに二次性徴が明瞭に現れるシシャモ*Spirinchus lanceolatus*<sup>69, 70</sup>などと異なり、二次性徴が明瞭ではない<sup>71</sup>。しかしワカサギでも産卵期、表皮上に雌雄ともに現れる追い星が雄で顕著で、魚体表面に光を反射させると、雌の場合は光沢があるのに対し、雄ではざらついて見える。また触感も雄の場合にはざらついた感じがする。さらに産卵直前の雌は雄に比べ腹部が膨れて見える。これらを基準に外観から雌雄を判別した。なお魚体の測定は後述するように実験および観察終了後に行った。なお作業時の現場河川水温は4.0℃であった。選別作業終了後直ちに親魚を運搬容器ごと研究室へ運んだ。研究室へ運んだワカサギは室温にて、運搬してきた4つの容器に分けて入れてエアレーションしたまま、同日夕刻まで静置した。

1996年4月30日夕刻、あらかじめ用意しておいた市販の60cmアクリル水槽(幅60cm×奥行30cm×高さ36cm)に実験魚を移した。水槽は実験用に4基、観察用に1基用意した。いずれの水槽も、あらかじめ篩を用いて径を約

1～3mmにそろえ、水道水の流水で洗浄・脱塩した海砂を底から約2cm厚に敷き、水道水を満たした後、室温で1週間ほど放置して水道水に含まれる塩素を中和しておいた。各水槽には市販の上面フィルターを設置し、水槽内の水の濾過と瀑気を実験終了まで継続した。

4基の各実験用水槽には、それぞれ雌雄3個体ずつ6個体を、魚体の大きさの組み合わせを変えて収容した。雌雄と魚体大小の組み合わせは、大型雌×大型雄、大型雌×小型雄、小型雌×大型雄、小型雌×小型雄の4組であった。実験魚の選別に当たっては、雌雄とも総排泄腔近くの腹部を指先で軽くつまむようにそっと圧迫し、放卵・放精する個体を選別した。またこのようにして放卵・放精する個体であっても、外見上すでに一部を放卵または放精していたと思われた個体は実験魚として用いなかった。

実験魚収容後、各水槽は黒色ビニールシートで周囲全体を覆い、光を遮断した。各水槽は数cmの間隔を空けて横一列に並べて配置した。なお各水槽間には黒色ビニールシートを挿入し、水槽間の視認を完全に遮った。実験魚を収容した水槽は翌朝まで室温のまま静かに放置した。

翌朝9時、実験水槽の黒色ビニールシートを外し、各実験魚を水を張らないプラスチックバットに各水槽ごとに取り出した。このとき水槽内の水温は8.4℃であった。プラスチックバットに取り出した実験魚は、バットごと-30℃の冷凍庫に凍結直前まで入れて凍死させ、直ちに生鮮のまま体長、体重、生殖腺重量を測定し、性別と生殖腺熟度を記録した。

上記実験用水槽と同様の手順で、あらかじめ設置しておいた観察用水槽1基に、大型雌、小型雌、大型雄、小型雄各1個体ずつ4個体を収容した。水槽前には水槽全体が映し出せるよう配置した家庭用8mmビデオカメラを設置し、別室に設置したモニターに接続し、画像をビデオテープに記録しながら、モニターによる観察を行った。観察用照明として、水槽上部に調光可能な白色電灯を配置し、ビデオカメラを通じて魚の行動が観察できる限界まで照度を落とし、観察を行った。照明は、光源が直接魚からは見えないよう、水槽上方に配置した明るい灰色に塗装されたベニヤ板に一旦反射させ、間接光として使用した。その後、1997年5月11日、5月18日、5月29日にも投網を用いて採集した親魚を用いて、同様の産卵行動観察を行った。なお産卵行動の観察を行った水槽は、いずれも大きな窓のある同一の部屋に設置され、したがって水槽内の明るさは直接野外の明るさに影響を受けた。また観察に用いた水槽は使用前に、前回使用時の影響を避けるため、毎回水槽、砂、ろ過槽などを十分洗浄し天日で乾燥後、別にあらかじめプラスチックコンテナに1

週間以上放置して塩素を中和しておいた水道水を注入して用いた。また観察に用いたワカサギは、採集地点から運搬してきた容器に入れたまま、観察水槽と同じ部屋に室温で放置し、両者の水温をほぼ同じにしてから、観察水槽に移した。

1996年5月29日の産卵行動の観察には、岡田ら<sup>7)</sup>を参考にして、雌の卵巣から採取した生殖行動刺激物質を使用した。生殖行動刺激物質は以下の手順で作成した。まず観察前日の5月28日に網走川および女満別川で投網を用いて観察用親魚と同時に採捕し水槽内で蓄養していた成熟雌12個体の腹部を圧迫し、生殖腔内に排卵されていた卵を遠沈管4本に分けて搾出した。搾出した卵には生殖腔液<sup>7)</sup>、尿なども含まれていた可能性がある。卵を主体とした搾出物重量の約2倍量の0.85%NaCl水溶液を加え攪拌後、恒温遠心分離器により、温度を5.0°Cに保ったまま、回転数3,000rpmで15分間遠沈した。遠沈終了後各遠沈管から上澄み液を取り、蒸留水で2倍量に希釈し生殖行動刺激物質とした。得られた生殖行動刺激物質は総量約70m<sup>3</sup>であった。生殖行動刺激物質の作成は生殖行動刺激物質を用いた観察の1時間ほど前に行った。

生殖行動刺激物質を使用した観察は、上記のとおり1996年5月28日に投網を用いて網走川および女満別川で採捕したワカサギ親魚を混合して、雌雄3個体ずつをその他の観察で用いたのと同じ市販の60cm水槽に入れて行った。観察した時間帯は日没後から夜半にかけてであった。

生殖行動刺激物質の水槽への注入は、注入操作が水槽内のワカサギを驚かすことを最小限におさえるために、以下の手順によって数次にわたって行った。まず全長約3mのビニールチューブの一端を観察用水槽に入れて固定し、もう一端は小型の漏斗を取り付け、水槽から離れた水槽よりやや高い位置に固定した。小型のピーカーに入れてあった生殖行動刺激物質を、この漏斗に少量ずつ注入することによって、水槽内に流し込んだ。

#### 1. 5. 水槽内における産卵行動観察で得た受精卵のふ化実験

雌雄別大小の組み合わせによる産卵実験の目的は、雌雄大小の組み合わせによって生殖行動に障害が生ずる場合があるかを調べることであった。仮に産卵が正常に行われたとしても、産出卵が正常に発生しふ化しなければ、生殖行動が成功したとはいえない。そこで雌雄別大小組み合わせによる産卵実験によって産出された卵のふ化実験を以下のとおり行った。

雌雄別大小組み合わせによる産卵実験終了後、実験魚を取り出した水槽の底に敷いてあった砂に付着した産出

卵を、各水槽別実験区ごとに直径13.5cm深さ5cmのガラスボウルに、卵の付着した砂ごと、底面に砂が一層に並ぶ程度に取った。砂に付着した卵を入れたガラスボウルには実験に用いた水槽の水をボウル容積の半量ほど入れて卵とともに室温のままのインキュベーターに入れた。インキュベーター内の温度はその後10°Cに維持した。卵を収容したガラスボウルの水は2日に1回程度、その7分目ほどを換水した。発眼するまでは卵にはなるべく刺激を与えないよう静置した。

ガラスボウルに収容した卵のふ化が始まった1996年5月21日からすべての卵がふ化終了するまで毎日、1日1回実体顕微鏡下でふ化した仔魚をすべてスポイトで吸い取り、日別に実験区(ガラスボウル)ごとに標本瓶に入れ、10%ホルマリンで固定保存した。保存したふ化仔魚は実験終了後、標本瓶ごとに体型上正常と思われる個体と異常個体とに分けて個体数を計数した。

1996年6月4日にはふ化仔魚を採取した後、各実験区ごとに実体顕微鏡下で残りのすべての生卵数と死卵数を計数し、生卵のみを残し、死卵を除去した。なお死卵は発眼の有無も記録した。その後すべての生卵がふ化し終わった段階で再度死卵数を計数し、実験を終了した。

## 2. 結 果

### 2. 1. 人工採卵事業用捕獲および投網によって得られたワカサギ産卵親魚の特徴

網走川および女満別川における人工採卵事業によって採捕されたワカサギ親魚の採捕重量をTable 3~4にまとめた。

これを見ると、採卵作業開始日は網走川では4月4日(1991年)から4月22日(1986年)まで、女満別川では4月7日(1992年)から4月21日(1986年)まで、それぞれ最大18日と14日のずれが見られた。またその年最多の漁獲が得られた日は、網走川では4月11日(1992年)から4月23日(1986年、1993年)まで、女満別川では4月9日(1992年)から4月24日(1993年)まで、それぞれ最大12日と15日の開きがあった。さらに採卵作業が終了した日は、網走川では4月18日(1992年)から5月11日(1993年)まで、女満別川では4月20日(1988年)から5月11日(1993年)まで、それぞれ最大23日と25日の差があった。1985~1996年の年ごとの採卵事業によるワカサギ親魚の採捕量にも、網走川においては9.5~47.9トン、女満別川においては0.4~16.2トン、合計では12.3~53.2トンの年較差がみられた。

採卵作業期間中の作業開始時(ほぼ毎日午前8時)における現場河川の水温(Fig. 6)は0~15°Cの範囲内で変動し、概ね春先の水温上昇期にあった。しかし気温の寒

Table 3. The daily catch of wakasagi for artificial fertilization in the Abashiri River flowing into Lake Abashiri.

Date	Year												
	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	
Apr. 1													
Apr. 2													
Apr. 3													
Apr. 4							3						
Apr. 5							11						
Apr. 6													
Apr. 7													
Apr. 8							600	1,434					
Apr. 9							1,400	4,114					
Apr. 10							3,232	4,275					
Apr. 11							1,731	5,218					
Apr. 12							734	4,678			3,628		
Apr. 13					6,699	1,795	6,283	2,382			1,852		
Apr. 14					5,711	376	6,321	952			3,004		
Apr. 15			1,902		4,872	2,733	4,163	1,361			5,848	526	
Apr. 16			2,107		3,718	1,602	8,325	1,615			5,696	135	
Apr. 17			4,059	7,927	1,591	250	7,041	495	2,538		3,342	820	
Apr. 18			2,901	9,426		5	3,628	473	2,071		2,527	782	
Apr. 19	1,040		1,464	6,253		504	1,011				1,790	274	
Apr. 20	5,468		1,528	801	1,004	286	700			2,328	77	2,270	
Apr. 21	8,766		1,293		3,687	3,687	600			2,727		1,380	
Apr. 22	6,199	2,695	799		3,683		800			976	2,380	953	
Apr. 23	6,412	5,335			977	41	100		6,783	1,020	538	1,893	
Apr. 24	2,949	4,113		6,440	1,000		550		743	932		1,927	
Apr. 25	3,229	755		1,909			240		30	399		262	
Apr. 26		438		1,972	60		280			464	385		
Apr. 27		5,059		1,486			90			66			
Apr. 28		227		1,118			90			322			
Apr. 29				528					3,732	179			
Apr. 30				175					437	78			
May 1				19									
May 2									2,100				204
May 3									4,653				198
May 4													66
May 5									*1,315				
May 6									*1,190				
May 7									*680				
May 8									*690				
May 9									*460				
May 10													
May 11									*250				
Total	34,063	18,621	16,052	38,053	33,002	11,280	47,932	26,997	27,672	9,491	31,067	11,687	

\* The weight includes the catch in the Memanbetu River

Unit; kg

Table 4. The daily catch of wakasagi for artificial fertilization in the Memanbetsu River flowing into Lake Abashiri.

Date	Year												
	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	
Apr. 1													
Apr. 2													
Apr. 3													
Apr. 4													
Apr. 5													
Apr. 6													
Apr. 7								1,471					
Apr. 8							50	1,868					
Apr. 9							91	2,915					
Apr. 10							97	2,398			853		
Apr. 11							414	1,839			2,047		
Apr. 12					60		280	1,960			2,070		
Apr. 13					620	152	594	336			1,179		
Apr. 14					854	178	1,059	124	10		1,657		
Apr. 15			295		645	220	580	281	5		2,534	80	
Apr. 16			384		465	127	444	233	45		1,904	76	
Apr. 17			392	148	407	87	335	320	976	13	1,787	301	
Apr. 18			147	150	294		215	288	755	45	525	980	
Apr. 19	476		147	100		122	116	70		140	353	682	
Apr. 20	614		75	40	527	57	69	60	545	442		509	
Apr. 21	422	469	62		126	31	74	20		586		749	
Apr. 22	70	385	16		227		148	10	1,185	480	955	761	
Apr. 23	170	230			70	25	63		983	350	188	1,178	
Apr. 24	120	140			216		108		1,342	424		972	
Apr. 25	100	94			60		179		884	410	150	810	
Apr. 26		60					236			54		466	
Apr. 27		10					147		624	20		111	
Apr. 28									973	19		195	
Apr. 29									293	30		114	
Apr. 30									378	11		114	
May 1										30		175	
May 2									560				
May 3									313				
May 4									460				
May 5									*				
May 6									*				
May 7									*				
May 8									*				
May 9									*				
May 10													
May 11									*				
Total	1,972	1,388	1,518	438	4,571	1,000	5,298	14,191	10,331	3,054	16,201	8,271	

\* The catch is included in the catch in the Abashiri River

Unit; kg

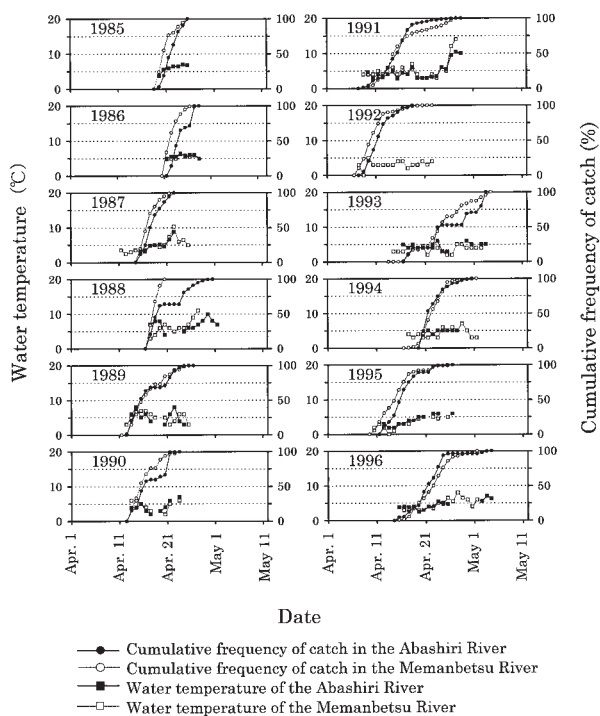


Fig. 6. Water temperatures and cumulative frequencies of catch of wakasagi for the artificial fertilization in the Abashiri River and the Memanbetsu River.

暖差と融雪水の流入などを反映してか、年によっては、例えば1988年や1991年のように、水温の乱高下が激しい年もあった。同年同日の網走川と女満別川では、ほぼ似通った水温値を示したものの、日によっては両者の間に4~5℃の差がある日もあった。

毎年の採卵作業のピークを、その年の採捕重量の累積百分率が50%に達した日とすると (Fig. 6), 採捕重量の累積百分率が50%に達した日前後の産卵河川の水温はほぼ毎年5℃前後であった。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た。

Fig. 7に、操業記録と魚体測定結果から算出した1996年の網走川、女満別川両河川における人工採卵のための日別・雌雄別採捕個体数を示した。1996年には、両河川とも4月15日に採捕作業が開始された。採捕個体数は、雌雄とも採捕作業開始当初は少なかったが、次第に増加して4月20~24日の間にピークを迎えた。その後採捕個体数は雌雄ともに再び減少し、網走川では5月4日に、女満別川では5月1日に採卵用採捕作業を終えている。

しかし日別採捕個体数の変動を雌雄別にもう少し詳細に見てみると、雌雄間ではいくつかの異なる現象が見ら

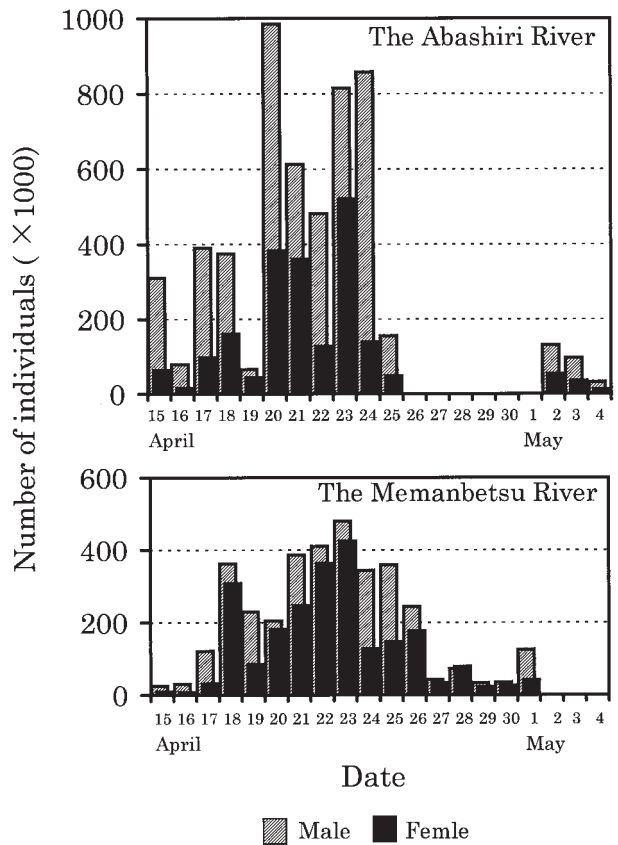


Fig. 7. The changes of daily catch of wakasagi caught in the spawning rivers, the Abashiri River and the Memanbetsu River, in the spawning season of 1996.

れた。ひとつは、採卵作業期間を通じて、ほぼいずれの日においても雄の採捕個体数が雌の採捕個体数を上回っていることである。さらにもうひとつは、採卵作業 (産卵遡上) 開始当初は雄の比率がより高く、雌の日別採捕個体数は雄より遅れて増加しているということである。そこで1985~1996年各年ごとの、網走川、女満別川それぞれの日別採捕個体の性比を調べた (Fig. 8~9)。なおここでは“性比”という語を、総個体数を1としたときの雌雄それぞれの占める割合として用いた。またFig. 8~9の日別性比は、毎日の採捕個体に対して行った魚体測定結果から得た。さらに毎年の採卵作業で採捕された総個体数の雌雄比は、以下の方法によって求めた。すなわち、まず日別の採捕重量を日別の魚体測定結果から得た平均体重で除してその日の採捕個体数を求め、その日の測定資料から得た性比で雌雄別採捕個体数に振り分け、得られた日別・雌雄別採捕個体数の累積合計値からその年の全体の性比を求めた。

Fig. 8~9から、いくつかの例外を除き、多くの年に共通する性比変動傾向を読み取ることができる。すなわ

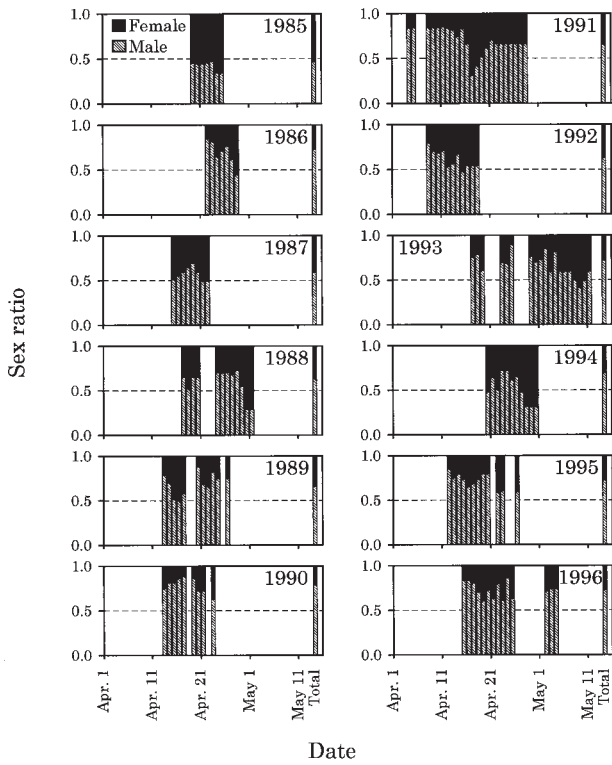


Fig. 8. Daily and total sex ratios of wakasagi caught by trap-nets for the artificial fertilization in the Abashiri River.

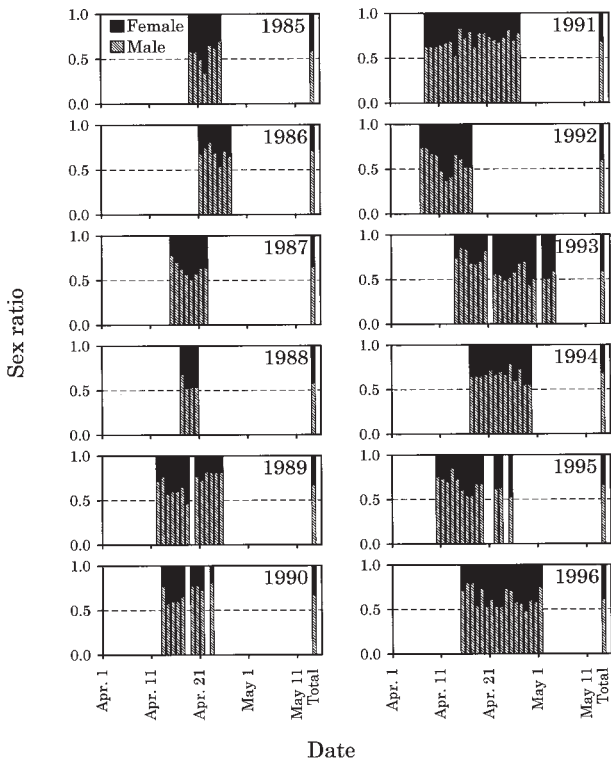


Fig. 9. Daily and total sex ratios of wakasagi caught by trap-nets for the artificial fertilization in the Memanbetsu River.

ち採卵作業（産卵遡上）開始当初は雄の占める割合が高く、次第に雌の比率が高まってくるものの、雌の割合が0.5を超える日は少なく、採卵作業終了に向けて再び雄の割合が高くなる。その結果、採卵作業期間を通じて採捕した全個体の性比は、両河川とも、いずれの年も雄の方が高い。年ごとの雄の占める割合は、網走川では0.54~0.78（平均値0.67）、女満別川では0.58~0.71（同0.64）、1985~1996年の両河川すべての値から求めた平均値は0.66で、すべての場合において雄の占める割合が0.5を超えていた。

つぎに1996年を例として、産卵期間中の産卵河川における性比と雌雄ごとの生殖腺熟度の変化を調べた（Fig. 10）。期間前半の資料は採卵作業で採捕されたものの標本から得、採卵作業終了後の産卵期後期の資料は投網で採集した標本から得た。資料は網走川、女満別川の両河川

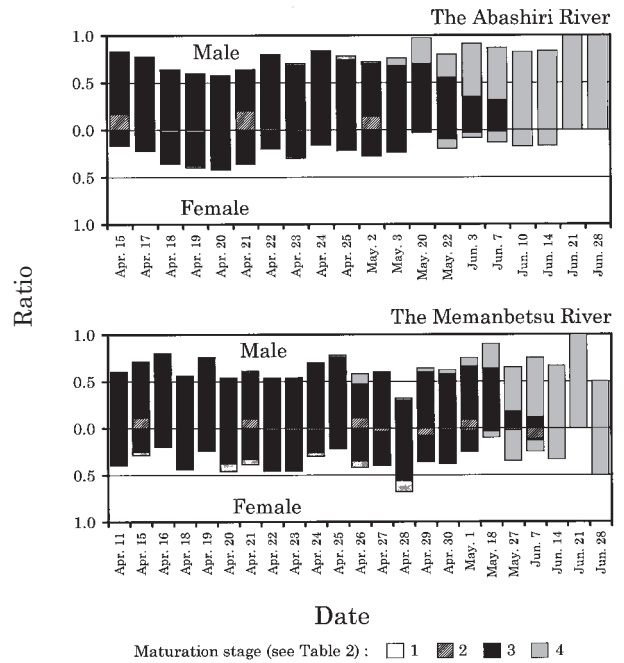


Fig. 10. The changes of sex ratios and maturation stages by the sex of wakasagi caught in the Abashiri River and the Memanbetsu River flowing into Lake Abashiri during the spawning season of 1996.

Data in the Abashiri River from April 15 to May 3 and in the Memanbetsu River from April 11 to May 1 were obtained from the fish caught by trap-nets. Data in the Abashiri River from May 20 to June 28 and in the Memanbetsu River from May 18 to June 28 were obtained from the fish caught by cast-nets.

ごとに分けて整理した。

まず網走川について見てみる (Fig. 10)。日ごとの採集個体数に占める雌雄それぞれの割合は、前述のとおり初めは雄が高く、次第に雌が高くなっていくが、再び雄が高くなって、5月下旬以降にはほとんどが雄になった。

生殖腺熟度は、4月15~22日の間は雌雄とも熟度3の個体が大部分を占め、直ちに放卵・放精できる状態の個体が圧倒的に多く、これに雄の場合には熟度2の放精できる状態には至っていない個体、雌の場合には熟度4の放卵後個体が少数混ざっていた。4月23日を過ぎると雄にも熟度4の放精後個体が現れ、その後は雌雄とも、時間経過とともに熟度4の放卵・放精後個体の比率がだいに高まった。6月10日以降には雌雄とも、すべての個体が放卵・放精後個体となった。

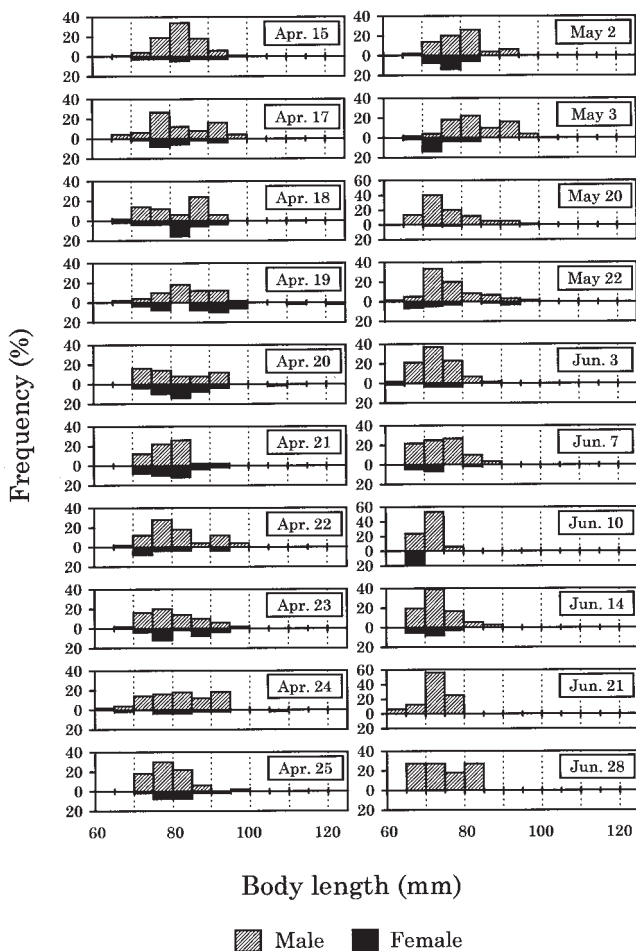


Fig. 11. Body length frequencies of wakasagi caught in the Abashiri River flowing into Lake Abashiri during the spawning season of 1996.

Data from April 15 to May 3 and from May 20 to June 28 were obtained from the fish caught by trap-nets and by cast-nets, respectively.

つぎに女満別川の場合を見てみる (Fig. 10)。網走川に比べると日による細かい変動が見られたものの、性比の変動傾向は、網走川とほぼ同じであった。すなわち初め雄が多く、次第に雌の比率が高まるものの、再び雄の占める割合が高くなった。

女満別川での生殖腺熟度も、雌雄とも初めから放卵・放精可能な熟度3の割合が高く、雌では4月15日にはすでに放卵後の個体が見られた。雄では4月21日以降に初めて熟度4の放精後個体が現れた。5月18日以降には、雌雄ともに急激に放卵・放精後個体の割合が増え、6月14日

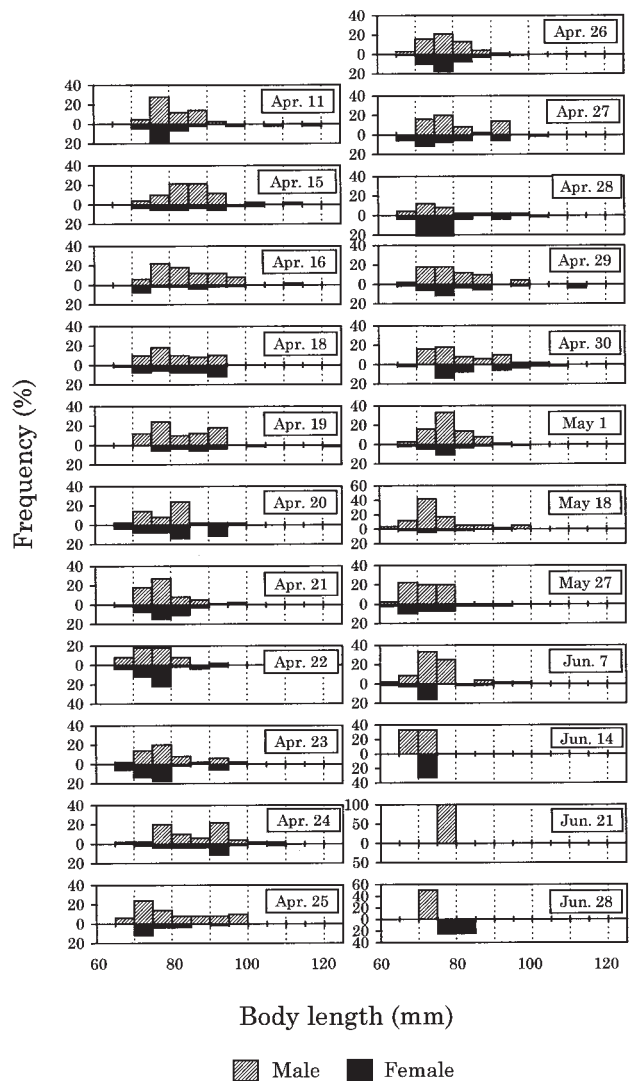


Fig. 12. Body length frequencies of wakasagi caught in the Memanbetsu River flowing into Lake Abashiri during the spawning season of 1996.

Data from April 11 to May 1 and from May 18 to June 28 were obtained from the fish caught by trap-nets and by cast-nets, respectively.



以降はすべての個体が放卵・放精後の個体となった。女満別川における生殖腺熟度組成の変化傾向もほぼ網走川で観察された結果と同じであった。

1996年4月11日～6月28日の間に、採卵作業用ふくべ網および投網によって採集した網走川および女満別川に遡上したワカサギ産卵親魚の、雌雄別体長組成を河川別・日別に整理した (Fig. 11~12)。いずれの河川においても、雌雄ともに初期は比較的大型の個体が多く、時期を経るにしたがって次第に小型の個体に移行した。しかし4月末から5月初めにかけてやや大型の個体が増え、そこから再び雌雄とも魚体はしだいに小型化していった。調査期間を通しての日別体長組成のモードは、網走川、女満別川いずれも、雌雄ともに概ね70~90mmの範囲にあった。

上記と同じ標本の個体ごとの体長とGSIの関係を、雌

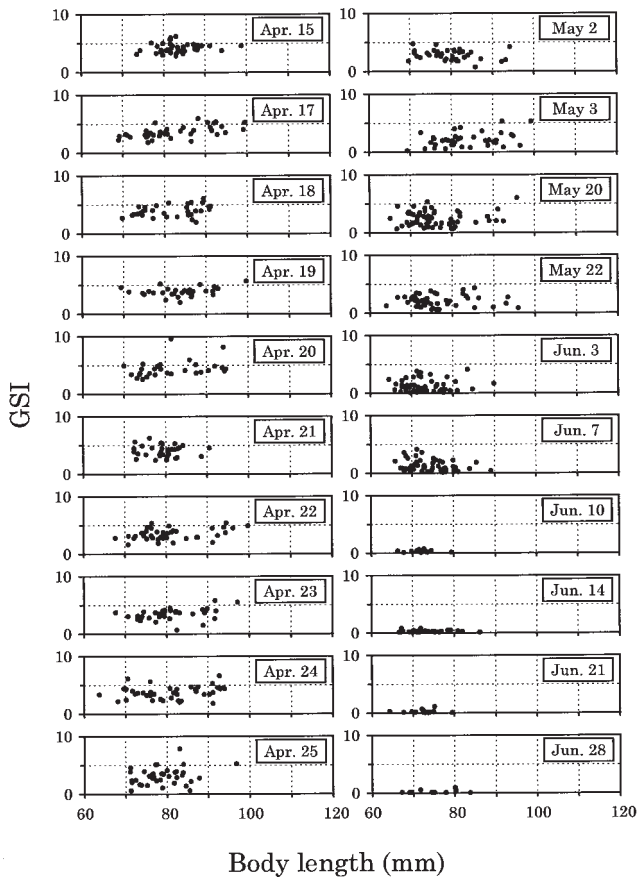


Fig. 13. GSI (gonad weight (g) / body weight (g) × 100) of male wakasagi caught in the Abashiri River flowing into Lake Abashiri during the spawning season of 1996.

Data from April 15 to May 3 and from May 20 to June 28 were obtained from the fish caught by trap-nets and by cast-nets, respectively.

雄ごとに河川別・日別に整理した (Fig. 13~16)。まず雄の場合 (Fig. 13~14), 4月中旬には各体長とも4前後の値を示したGSIは、4月下旬から低下し始め、6月中旬にはほとんどの個体が0に近い値となった。この雄のGSIの低下は、いずれの体長でもほぼ同時に同じよう進行した。ただし体長組成の変化で述べたように、調査期間終了近くには大型個体の標本は得られなくなった。網走川と女満別川の両河川間で、以上の結果にほとんど差はみられなかった。

一方雌の場合 (Fig. 15~16), 4月中旬にはいずれの体

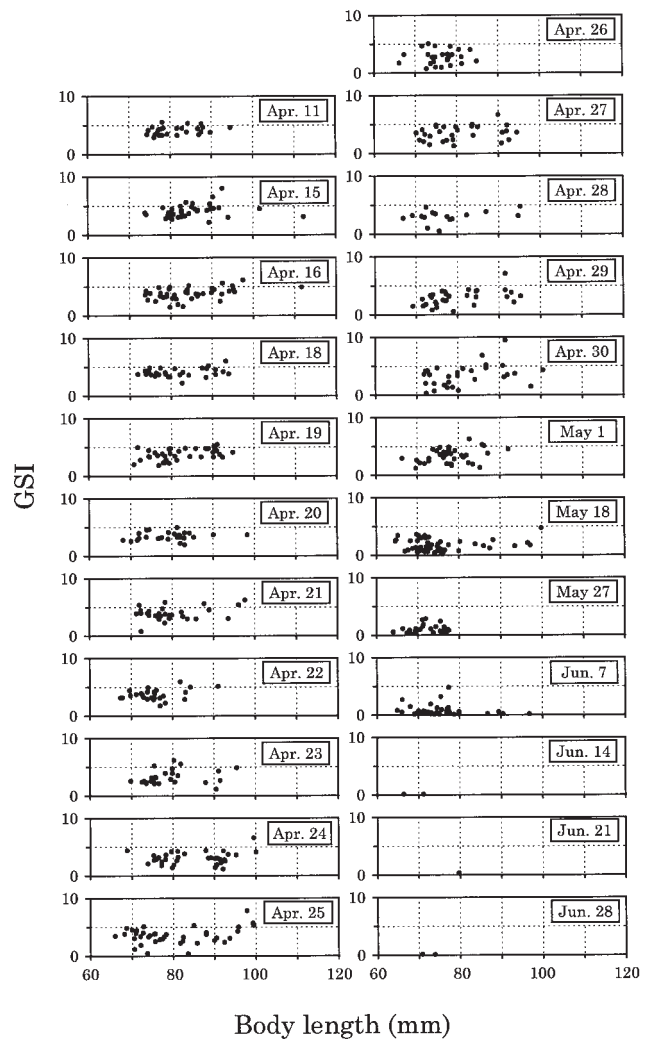


Fig. 14. GSI (gonad weight (g) / body weight (g) × 100) of male wakasagi caught in the Memanbetsu River flowing into Lake Abashiri during the spawning season of 1996.

Data from April 11 to May 1 and from May 18 to June 28 were obtained from the fish caught by trap-nets and by cast-nets, respectively.

長範囲でもほとんどの個体のGSIは20前後の値を示し、一部の個体のみが10以下の低い値を示した。同様の状態が5月上旬まで続いた。その後5月下旬からしだいに10以下の0に近い低い値を示す個体の比率が高くなり、6月中旬以降はすべての個体が0に近い低い値となった。調査期間終了近くには大型個体の標本が得られなくなった。以上に述べた結果に、網走川と女満別川の両河川間にほとんど差がみられなかったことは、雄の場合と同じであった。

以上のように、時期を経るにしたがい低いGSIを示す個体が増加していく傾向は、雌雄共通であったが、その変化の仕方は雌雄で明らかに異なった。ひとつは、産卵期初期の高いGSIの値が雄では4前後であったのに対し、雌では雄より明らかに高い20前後の値を示したことであ

る。もうひとつは、雄では個体ごとのGSIが、時期を経るにしたがいしだいに低下していったのに対し、雌では一部の個体を除き、各個体はいずれの時期においても20前後の高いGSIを示す個体か、0に近い低いGSIを示す個体のいずれかに二分されたことである。雌の場合、時間の経過に伴い後者の0に近いGSIを示す個体の割合が増加していった。

1981~1992年の間の各産卵期に、産卵河川である網走川および女満別川で得た産卵雌親魚の体長と孕卵数から、両変数の対数値に対する最小二乗法を用いた直線回帰により、下式を得た (Fig. 17)。なお体長75mm付近に変曲点

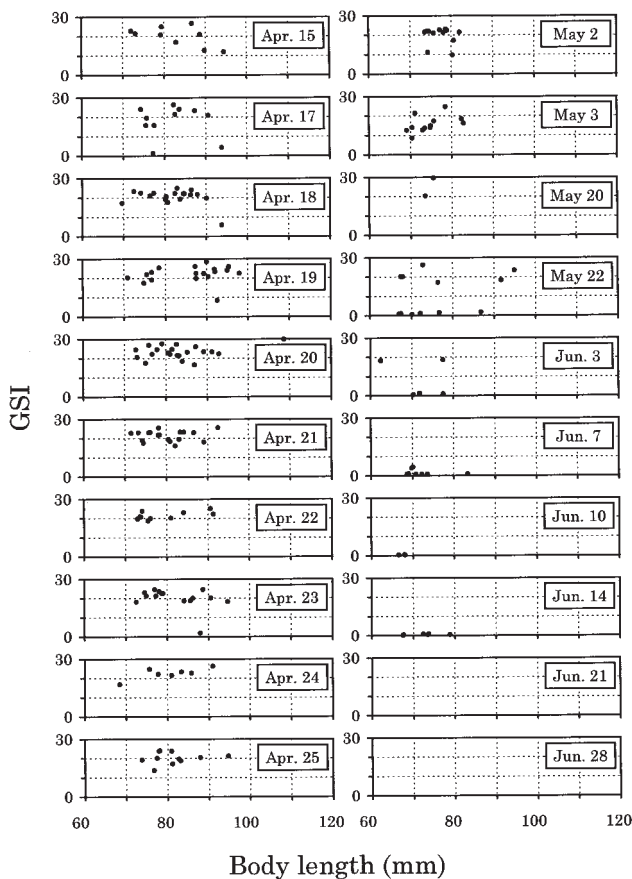


Fig. 15. GSI (gonad weight (g) / body weight (g) × 100) of female wakasagi caught in the Abashiri River flowing into Lake Abashiri during the spawning season of 1996.

Data from April 15 to May 3 and from May 20 to June 28 were obtained from the fish caught by trap-nets and by cast-nets, respectively.

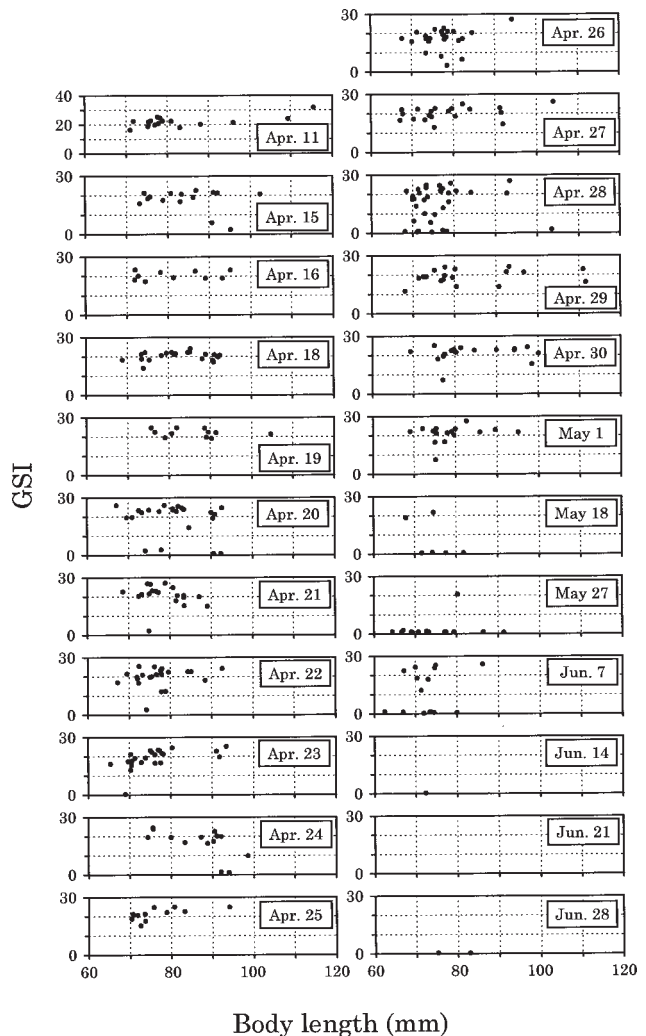


Fig. 16. GSI (gonad weight (g) / body weight (g) × 100) of female wakasagi caught in the Memanbetsu River flowing into Lake Abashiri during the spawning season of 1996.

Data from April 11 to May 1 and from May 18 to June 28 were obtained from the fish caught by trap-nets and by cast-nets, respectively.

Table 5. Fecundity of female wakasagi in Lake Abashiri in the spawning season.

Body length (mm)	N	Mean	Maximum	Minimum	S.D.
55 - 59	3	1,354	1,658	1,068	241
60 - 64	24	1,727	2,342	1,033	378
65 - 69	48	2,406	3,810	1,125	657
70 - 74	93	3,474	6,205	1,737	929
75 - 79	147	4,365	10,387	2,045	1,269
80 - 84	122	5,256	9,340	2,704	1,095
85 - 89	69	6,418	11,238	3,795	1,528
90 - 94	41	7,939	12,464	4,607	1,819
95 - 99	16	10,095	14,843	5,255	2,331
100 - 104	11	13,216	19,938	10,191	2,958
105 - 109	8	15,505	20,393	10,736	3,046
110 - 114	7	17,054	23,317	11,918	3,616
115 - 119	3	19,535	20,443	18,978	648
120 - 124	1	24,801	24,801	24,801	-
125 - 129	2	32,189	43,776	20,601	11,588
130 - 134	1	31,212	31,212	31,212	-
Total	596				

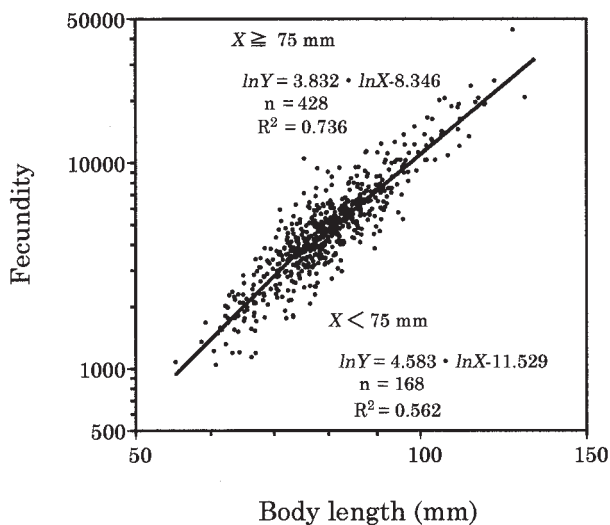


Fig. 17. Relationship between the body length and the fecundity of female wakasagi in Lake Abashiri in the spawning season.

が認められたので、回帰式は体長75mm未満と75mm以上に分けてそれぞれ求めた。

$$X < 75$$

$$\ln Y = 4.583 \cdot \ln X - 11.529 \quad (n=168, R^2=0.562, P<0.001)$$

$$X \geq 75$$

$$\ln Y = 3.832 \cdot \ln X - 8.346 \quad (n=428, R^2=0.736, P<0.001)$$

ただし、ここで $X$ は体長 (mm)、 $Y$ は孕卵数である。また、

体長階級 5mm幅ごとに孕卵数の平均値、最大・最小値、標準偏差を求めた (Table 5)。

## 2. 2. 産卵遡河の日周行動

1997年4月15～16日の調査地点における水温は、4月16日0時の2.9℃から4月15日16時の7.9℃までの間で変動した。流速は調査期間を通じて4～10cm/秒であった。1997年5月14～15日に行った2回目調査時の調査地点における水温は5月15日4時の10.7℃から5月14日14時の16.5℃までの間で変動した。2回目の調査時には流速を計測できなかったが、目測上1回目調査時の調査地点より速い流れであった。

2回の調査それぞれの2時間ごとに揚網して得られた雌雄別の入網個体数を、採集した網別にFig. 18に示した。開口部を下流に向けた網で採集された個体は上流へ向けて遡上中の個体、開口部を上流に向けた網で採集された個体は下流へ向けて降下中の個体であったと考えられるので、実際に移動した方向を示す意味で、以下では狭義に前者を「遡上魚」、後者を「降下魚」と表現する。

1回目の1997年4月15～16日および2回目の1997年5月14～15日の調査時2回とも、遡上魚、降下魚いずれもまとまって入網したのは日没から日の出までの夜間のみで、日中入網した個体は非常に少なかった。また1回目と2回目では、同じ夜間でも入網時刻に大きなずれが見られた。すなわち、多量の入網が見られた時間帯は、1回目では遡上魚で0～4時の間、降下魚で2～6時の間

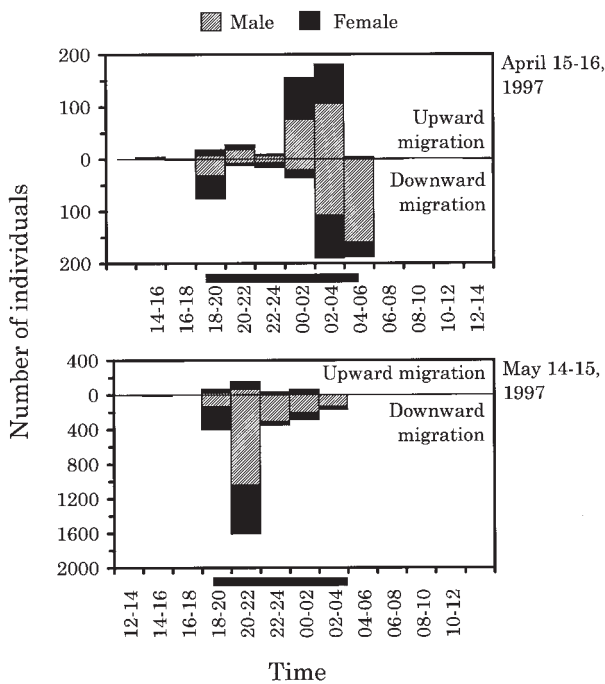


Fig. 18. The number of individuals of wakasagi caught by trap-nets every two hours in the Memanbetsu River on April 15-16, 1997 and on May 14-15, 1997.

Upward and downward bars indicate individuals migrating upward and downward, respectively. Closed bars under horizontal axes indicate nocturnal periods.

と、いずれも夜半過ぎから明け方にかけてであったのに対し、2回目では遡上魚、降下魚ともに日没直後から夜半までの18~22時の間であった。さらに1回目の調査時には、入網ピーク前後における入網個体数の時刻変動は、降下魚では遡上魚より約2時間ほど遅れて生じていたのに対し、2回目の調査時には、入網ピーク時のみならず、その他の時刻の入網状況も遡上魚・降下魚ともほぼ同様の変動傾向を示した。また2回の調査時の総入網個体数は、1回目は遡上魚400個体、降下魚522個体とほぼ似通った値であったが、2回目では遡上魚319個体に対し降下魚2,832個体と、降下魚が遡上魚の約9倍と、圧倒的に多かった。

2回の調査時それぞれの全採集個体の体長組成を各時間帯ごとのそれぞれの採集個体数で重み付けして作成し、Fig. 19に示した。遡上魚、降下魚ともに4月15~16日の方が5月14~15日より大型であった。また、5月14~15日の体長組成は遡上魚と降下魚でよく似ていたものの、4月15~16日の体長組成は、降下魚が遡上魚に比べ大きい方に偏っていた。同様に、各時間帯ごとの組成をその時

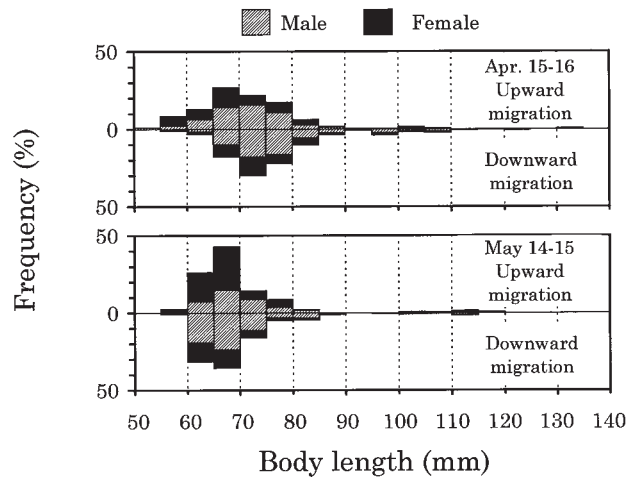


Fig. 19. Frequency distributions in body length of all wakasagi caught by trap-nets in the Memanbetsu River on April 15-16 and May 14-15, 1997.

Upward and downward bars indicate individuals migrating upward and downward, respectively.

の採集個体数で重み付けして求めた全採集個体に占める雄の割合は、1回目の調査時には遡上魚で0.55, 降下魚で0.60, 2回目の調査時には遡上魚で0.37, 降下魚で0.66であり、特に2回目の遡上魚に占める雄の割合が低かったことが目につく。

各調査時、各時間帯ごとの雌雄別生殖腺熟度組成(Fig. 20~21)は、調査時期、雌雄、遡上魚・降下魚で、それぞれかなり異なった特徴を示した。

まず1回目の結果を見ると(Fig. 20)、雄の場合では、遡上魚ではそのほとんどを放精可能な熟度3の個体が占め、わずかながら完全状態には至らない熟度2や放精後の熟度4の個体もみられた。また産卵遡上でありながら全く未熟な熟度1の個体もみられた。なお14~16時と4~6時は熟度1の未熟な個体がそれぞれ100%を占めているが、それぞれの採集個体数はいずれも1個体および2個体と非常に少なかった(Fig. 18)。時間帯としては、採集個体数の圧倒的に多かった0~4時(Fig. 18)の組成が、4月15~16日における遡上雄の生殖腺熟度組成を最もよく示していると思われる。

雄の降下魚でも放精可能な熟度3の割合が高く、これに完全前の熟度2と放精後の熟度4が混ざっていた。時間帯としては採集個体数の圧倒的に多かった2~6時(Fig. 18)の組成が、4月15~16日における降下雄の熟度組成を最もよく示していると考えられることから、1回目調査時の降下雄には、放精後の熟度4の個体がみられ

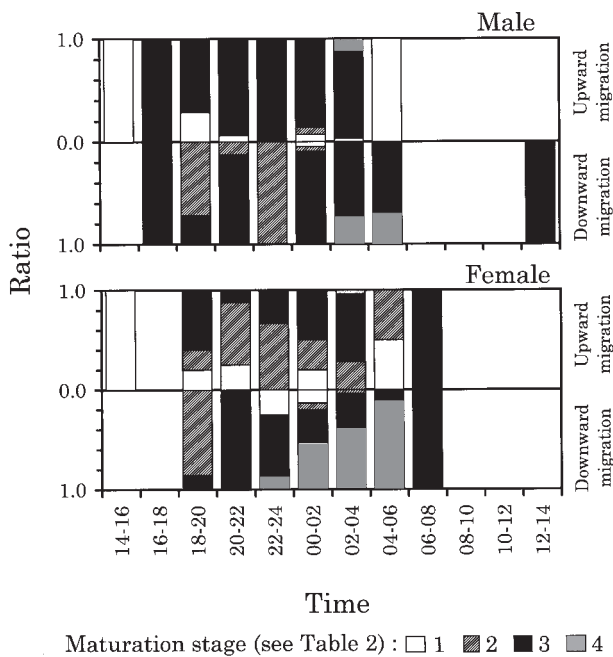


Fig. 20. Maturation stages of wakasagi caught by trapnets every two hours in the Memanbetsu River on April 15-16, 1997.

Upward and downward bars indicate individuals migrating upward and downward, respectively.

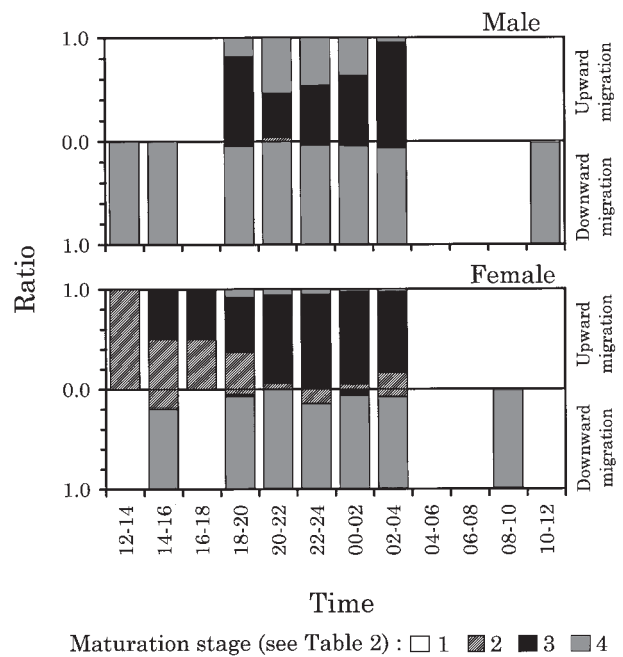


Fig. 21. Maturation stages of wakasagi caught by trapnets every two hours in the Memanbetsu River on May 14-15, 1997.

Upward and downward bars indicate individuals migrating upward and downward, respectively.

るものの、放精可能な熟度3の個体の方が圧倒的に多かったと言える。

つぎに1回目調査時の雌について見てみる (Fig. 20)。遡上雌では遡上雄に比べ、放卵可能な熟度3の個体比率が低く、排卵前の熟度2の個体がかなりの割合を占めた。しかも夜間に集中した遡上のうち、早い時間帯に熟度2の個体比率が高い傾向がみられた。遡上雌の場合においても、遡上雄と同様に産卵遡上でありながら、熟度1の未熟な個体が見られた。時間帯としては、採集個体数の圧倒的に多かった0~4時 (Fig. 18) の組成が、4月15~16日における遡上雌の熟度組成を最もよく示していると考えられる。

一方降下雌では、日没から日の出までの間では遅い時間帯ほど放卵後の熟度4の比率が高まった。時間帯としては採集個体数の圧倒的に多かった2~6時 (Fig. 18) の組成が、4月15~16日における降下雌の熟度組成を最もよく示していると考えられる。このとき両時間帯とも熟度4の放卵後個体の比率が高く、2~4時と4~6時を比べると、後者でより放卵後個体の比率が高かった。

2回目調査時の遡上・降下魚の熟度組成は、1回目調査時とはかなり異なっていた (Fig. 21)。まず、雌雄、遡上・降下を問わず、各時間帯ごとの熟度組成には、1回目調査

時にみられたような時間帯ごとの組成のばらつきは見られず、一見して明瞭な組成を示した。

遡上雄では1回目同様、熟度3の個体が占める割合が高かった。しかし1回目と比べると、2回目には熟度3に匹敵するほど、放精後である熟度4の比率が高かった。採集個体数の最も多かった時間帯である20~22時 (Fig. 18) では、むしろ熟度4の個体の方が熟度3の個体より多かった。2回目調査時の遡上雄にも、熟度2の個体がわずかながら見られた。しかし2回目には、全く未熟な熟度1の個体はみられなかった。一方降下雄では、採集された個体はすべての時間帯において、そのほとんどを熟度4の放精後個体が占め、その他では、熟度3の個体が夜間のいくつかの時間帯にわずかに見られただけであった。

つぎに2回目調査時の雌について見てみる (Fig. 21)。遡上雌では、採集個体数の非常に少なかった12~18時 (Fig. 18) の時間帯を除くと、圧倒的に熟度3の個体が多かった。しかしほとんどの時間帯で、まだ排卵前の熟度2の個体がわずかながらみられた。夜間の18~4時の間には、いずれの時間帯においても、熟度4の放卵後個体がそれぞれ若干であるがみられた。降下雌では降下雄と同様に、採集された個体はすべての時間帯において、そ

のほとんどを熟度4の放卵後個体が占め、その他では熟度2と3の個体がわずかにみられたのみであった。なお2回目調査時には遡上、降下を問わず、雌には熟度1の未熟個体はみられなかった。

### 2. 3. 水槽内における産卵行動

ワカサギ雌雄大小の組み合わせによる産卵実験に用いた個体の、実験終了後に行った測定結果をTable 6 に示した。雌では、大型雌×小型雄の水槽の1個体を除き、すべての雌が実験終了後の翌朝には産卵を終え、生殖腺熟度は4、GSIは0.48~3.08を示した。ただし産卵をほぼ完全に終えた個体でも、生殖腔内に若干の残留卵を残していた個体もあった。大型雌×小型雄の水槽で1個体だけ産卵していなかった雌の卵は、生殖腔内には排卵されていて産卵できる状態にあった。ただし実験開始時には気がつかなかった長さ約1 cmほどの傷が体側に認められた。

実験終了後の雄のGSIは0.34~1.80で、産卵期初期の4前後の値 (Fig. 13~14) に比べるとかなり低い値であった。外観上の生殖腺熟度は12個体中7個体が放精後の4であったが、残る5個体は、まだこれから放精可能と思われる3であった。

実験終了後には雌雄とも、相対的に相手の大きさが自分たちと等しいかあるいは大きい場合には、自分たちの大きさにかわらわずほぼ同じ低いGSIを示したが、相手が相対的に自分たちより小さかった場合には、雌雄とも前者に比べると目立って高いGSIを示した (Table 6)。

水槽内におけるビデオカメラを介した産卵行動の観察は、毎回日没前の夕刻ごろから行った。観察されたワカサギの行動の概要は以下のとおりである。まず水槽内のワカサギは、野外がまだ明るく、水槽内も明るいときには目立った行動は示さなかった。日没までは、各個体は上面フィルターの水流によって生じた水槽内の一定方向

Table 6. Body measurements of the wakasagi used for mating experiment. The measurements were carried out just after the experiment.

Plot		Sex	Body length (mm)	Body weight (g)	Maturation stage of gonad	Gonad weight (g)	GSI
Large	Large	Female	98.6	6.11	4	0.06	0.98
		Female	98.6	6.93	4	0.06	0.87
		Female	103.5	8.43	4	0.07	0.83
		Male	97.2	7.05	4	0.03	0.43
		Male	92.7	6.36	4	0.03	0.47
		Male	87.3	5.82	4	0.04	0.69
Large	Small	Female	99.4	9.45	3	2.02	21.38
		Female	106.8	8.43	4	0.26	3.08
		Female	102.6	6.85	4	0.09	1.31
		Male	77.1	3.70	3	0.04	1.08
		Male	76.8	3.60	4	0.02	0.56
		Male	80.4	3.95	4	0.02	0.51
Small	Large	Female	69.7	2.32	4	0.02	0.86
		Female	83.2	4.18	4	0.02	0.48
		Female	81.7	3.05	4	0.03	0.98
		Male	90.7	6.02	3	0.09	1.50
		Male	96.5	8.34	3	0.15	1.80
		Male	92.8	6.86	3	0.09	1.31
Small	Small	Female	76.9	3.23	4	0.02	0.62
		Female	74.7	3.12	4	0.03	0.96
		Female	73.8	2.73	4	0.02	0.73
		Male	75.5	2.98	4	0.01	0.34
		Male	75.4	3.27	3	0.03	0.92
		Male	83.0	3.70	4	0.02	0.54

の緩い流れの上流向きに頭を向け、底近くで個体ごとに一定の距離を保って水流に対して相対的に緩やかに泳ぎながら、水槽内では定位していた。ときどき反転するが、再びほぼ同じ位置に戻って、また緩やかに泳ぎながら定位した。行動は日没直後から急に活発になりだした。しかし活発な動きを示したのは雄だけで、雌の動きには日中と特に大きく変わった点は見られなかった。

雄は雌に常に寄り添うようにつきまとい、雌の腹部下斜め後方から反対側の斜め前方に向かって、雄の背に雌の腹を乗せるように、あるいは雄の背鰭の先で雌の腹部下面をくすぐるように、素早く泳いで雌の前に出ると、再び反転して寄り添うか、また同じような行動を繰り返した。また雄が雌に平行に寄り添い、雌を横に押しつけるような行動も観察された。

複数の雌がいる場合、雄は複数の雌に対して上記と同様の行動を示した。ただし雌個体によって雄がその行動を示す頻度は異なった。雄のこうした行動は、対象となる雌間および自分と相手となる雌との間の、いずれの相対的大小関係にも関わらず行われているように思えた。

雄は同一水槽内の雄に近づき、体を寄せる行動を示すことはあったが、雄間の闘争的な行動はいっさい観察されなかった。ただし雌に対する行動が活発な雄と、そうでない雄がいて、後者の雄は前者の雄から逃避するかのごとく、水槽内で常に対角線上の反対側に位置するようにしている場合が観察された。ただしこの逃避行動とも思える動きも、逃げ回るといようなものではなく、非常にゆったりとした動きであった。なおこのとき、後者の雄は相対的に前者の雄より小さな個体であった。しかし常に大きな雄の方が小さな雄に比べ雌に対して活発かという、そのようなことはなく、小さな雄の方の雌に対する行動の方が大きな雄の行動より活発な場合もあり、この場合、小さな雄は相対的に自分より大きな雌に対しても活発な行動を示した。

雄の行動が非常に活発なとき、雄は常に雌につきまとい、雌が反転して流れの下流側に移動すると、雄はすぐそれを追いかけて自分も反転して再び雌につきまといた。

生殖行動刺激物質を使用しない観察では、産卵にまで至ったと思われる場合はほとんどなかった。1～2度突然雌雄が寄り添って同時に水槽の底の砂を蹴散らしながら、前方に突進したことがあったが、その後継続してこの行動が繰り返されることはなく、実際に産卵が行われたかどうかは確認できなかった。ただし夜半過ぎ、観察を止めて照明を消し、そのまま放置して翌朝見てみると、水槽の水が精液で白く濁り、底の砂に卵が付着し、明らかに産卵が行われていた場合があった。しかし途中で観察を止めても、撮影用照明を点灯したままにしておいた

場合には、翌朝になっても産卵は行われていなかった。

以上の観察では、産卵に至るまでの行動を十分に観察できなかったため、生殖行動刺激物質を使用して、強制的に産卵行動を誘起することを試みた。別室でビデオカメラとモニターを介して行っていたそれまでの観察とは異なり、このときは水槽前で直接肉眼による観察を行った。

雌雄それぞれ3個体ずつのワカサギを水槽内に入れ、ビデオカメラの撮影を開始した状態で照明をすべて消し、午8時30分過ぎに生殖行動刺激物質を15～20ml程度水槽内に添加した。生殖行動刺激物質添加後しばらくすると、水槽内で底の砂を激しくはじくバチバチという音が頻繁に聞こえるようになり、産卵行動が開始されたと感じられた。そこで冷光照明装置を使って水槽を照明し、観察を開始した。

産卵に至る前の行動は、基本的には生殖行動刺激物質を使用せずに行ったときに観察されたものとほぼ同様であった。ただしその頻度と激しさが生殖行動刺激物質を使用しなかったときに比べ増していたように思われた。産卵は雌雄が左右に体を接して並んで、腹部から尾部に掛けてを底の砂に押しつけるように接して、激しく前方に突進するようにして行われた。結果として砂と卵が激しく蹴散らされた。この突進行動は水槽の壁面に達して終了するまで非常に短い時間で完結した。産卵した雌雄の通過した跡は細長い窪みとなって残った。この行動は連続的に次々繰り返されることはなく、単発的に突然起こった。また1回の産卵に参加したのはほとんどの場合が雌雄1個体ずつの2個体のみであった。ときにやや遅れて他の1～数個体がこれを追う場合もあった。また明らかに雄同士と分かる突進行動も観察された。また1個体のみでの突進行動も観察された。なお産卵行動における雌雄個体の組み合わせは一定していなかった。水槽内で行われた産卵回数は正確には計数できなかったが、少なくとも水槽内に入れた雌の個体数よりはるかに多い回数行われた。また産卵行動の結果として窪みができたということ以外に、積極的に堀を掘って産卵床を作るような行動は、雌雄ともにすべての水槽観察を通じて観察されなかった。その後行動が沈静化したので残りの生殖行動刺激物質を全量数回に分けて添加したが、目立った変化はなく、観察は夜半過ぎ中止した。翌朝実験に用いた3個体の雌を開腹すると、いずれも卵はほとんど残っておらず、1晩のうちにすべて放卵したと考えられた。

#### 2. 4. 水槽内における産卵行動観察で得た受精卵のふ化実験

各実験区ごとのふ化開始日、ふ化終了日、ふ化個体数、

死卵数などをTable 7にまとめた。ふ化率は小型雌×小型雄が最もよく(94.9%),次いで大型雌×大型雄(91.9%),大型雌×小型雄(85.1%),小型雌×大型雄(83.7%)の順であった。全実験区から得たそれぞれの個体数から求めた全体のふ化率は89.7%であった。いずれの実験区とも、等しくこの全体のふ化率でふ化したとして求めた各実験区のふ化個体数と、実際のふ化個体数を用いてカイ二乗検定を行ったところ、各実験区のふ化率は一定とはいえないと判定された( $\chi^2=24.4$ ,  $df = 3$ ,  $P < 0.001$ )。

各実験区とも受精後21日目の1996年5月21日から一斉にふ化が始まり(Fig. 22, Table 7),数日のうちにピークを迎えた。ピークを向かえた日は、大型雌×大型雄,大型雌×小型雄,小型雌×大型雄がいずれも22日目であったのに対し,小型雌×小型雄では24日目であり,他の実験区に比べ2日遅れた。

3. 考 察

網走湖産ワカサギの産卵期について高安・飛鳥<sup>1)</sup>は「3月下旬~4月中旬」,元田<sup>73)</sup>は「4月4日から5月6日までの間で一つの場所に於いては産卵期間平均4日間の短時日」とし,基本的には春であるものの両者にはかなりの開きがある。宇藤・坂崎<sup>94)</sup>は4月上旬から6月上旬までの間,産卵河川である女満別川にふくべ網を設置して産卵遡上魚の遡上量を把握し,網走湖におけるワカサギの産卵期は4月上旬~6月上旬とするのが妥当とした。また彼らは産卵遡上は開始後,短期間で盛期を迎えるが,その後も小規模ながら1カ月近く継続するとし,さらに遡上のピークには年による遅速があり,それは気温(水温)の上昇の遅速と対応している,とした。

網走湖産ワカサギの産卵河川である網走川,女満別川

で行われている人工採卵事業は,本格的な親魚の捕獲に先だって,3月末~4月初め頃から予備的な網を入れ,遡上開始を確認してから本格的作業にとりかかる。したがって人工採卵用親魚捕獲作業はほぼ産卵遡上の盛期に行われていると考えられる。本研究では,この網走川と女満別川における人工採卵用親魚捕獲作業には,開始日と最多捕獲日には約2週間,終了日には20日以上年による遅速があることが明らかになった。また本研究の結果

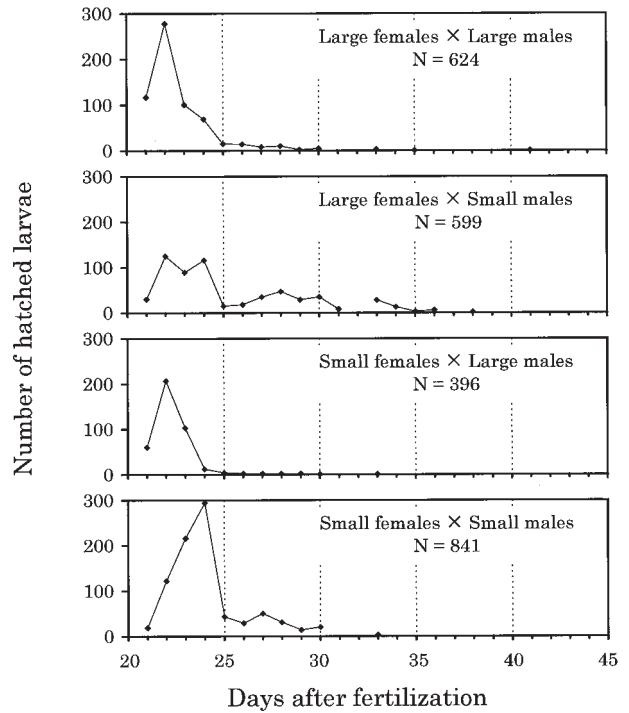


Fig. 22. Daily changes of the number of hatched larvae from eggs fertilized in combinations of parents with different or similar body sizes.

Table 7. Results of hatching experiment for eggs derived from the mating experiment.

Plot	Female Male	Large Large	Large Small	Small Large	Small Small	Total
Date of fertilization		April 30, 1996	April 30, 1996	April 30, 1996	April 30, 1996	April 30, 1996
First date of hatch		May 21, 1996	May 21, 1996	May 21, 1996	May 21, 1996	May 21, 1996
Last date of hatch		June 10, 1996	June 7, 1996	June 2, 1996	June 2, 1996	June 10, 1996
Larvae hatched normally		622 (0.916)	598 (0.849)	392 (0.829)	840 (0.948)	2,452 (0.894)
Larvae hatched abnormally		2 (0.003)	1 (0.001)	4 (0.008)	1 (0.001)	8 (0.003)
Total hatched larvae		624 (0.919)	599 (0.851)	396 (0.837)	841 (0.949)	2,460 (0.897)
Eyed dead eggs		19 (0.028)	23 (0.033)	10 (0.021)	31 (0.035)	83 (0.030)
Non-eyed dead eggs		36 (0.053)	82 (0.116)	67 (0.142)	14 (0.016)	199 (0.073)
Total dead eggs		55 (0.081)	105 (0.149)	77 (0.163)	45 (0.051)	282 (0.103)
Total hatched larvae and dead eggs		679 (1.000)	704 (1.000)	473 (1.000)	886 (1.000)	2,742 (1.000)



は、その要因として宇藤・坂崎<sup>66)</sup>の指摘した気温(水温)上昇の遅速と対応しているという説を強く支持し、産卵河川水温(朝8時前後の水温)が5℃に達する時期にほぼ遡上のピークを迎えると考えられた。

ワカサギの産卵場においては雄の方が雌より多く、しかもより早い時期にその傾向が強いことは岡田・伊藤<sup>30)</sup>、Katayama and Okata<sup>65)</sup>、片山ら<sup>70)</sup>、白石<sup>31, 37)</sup>などがすでに指摘しており、宇藤・坂崎<sup>66)</sup>は網走湖産ワカサギでも同様の現象のみられることを明らかにした。しかしこれまで、このようなワカサギの産卵場における性比の偏りについて、現象としては把握されていても、その理由についてはまったく明らかにされていなかった。

ワカサギの産卵場における性比について述べている多くの報告はほぼ共通して、初期に雄の割合が高く、やがて雌の割合が増すことは述べているが、その後の性比の変化に着目して述べているものは少ない。数少ない例外のひとつとして白石<sup>30)</sup>は、諏訪湖産ワカサギの産卵場における性比について「遡上初期には雄がきわめて多く、以後急減して盛期にはほぼ同数となり、末期にはふたたび雄が多くなる」とした。網走湖で漁業を営む漁業者の中には、遡上初期は雄の割合が多く、やがて雌の割合が増え、末期には雌の割合の方が高くなる、とする説もある。しかし本研究では、産卵場における性比は白石<sup>30)</sup>が諏訪湖産ワカサギで観察したのと同様に、遡上初期は雄の割合が高く、以後雌の割合が増してくるが、ピークを過ぎると再び雄が多くなることを確認した。

網走湖産ワカサギでも、遡上初期から遡上ピークに向けて、しだいに雌の割合は増加した。しかしピーク前後においても雌の方が雄より多くなることは少なく、採卵作業による全採捕個体数で見た場合にも、いずれの年においても雄の割合が雌の割合より高い。白石<sup>30)</sup>は全国各地から得たワカサギ標本の性比を調べ、「北方の湖沼ではいずれも性比(雄/雌; 著者追記)が1以上で雄の方が多く、中国地方以南の湖沼ではいずれも雌の方が多く」としている。その報告の中で網走湖の性比は1.04(1950年9月18日110個体の標本で体長範囲55~89mm)となっており、ほぼ雌雄同数である。また第6章で述べるように、本研究で産卵遡上開始直前である3月に得た網走湖内の標本では、生殖腺の状態からその年産卵に参加すると思われる0+年魚の性比は、毎年ほぼ1:1で等しい。にもかかわらず、なぜ産卵場においては明らかに雄が多いのであろうか。それはワカサギの産卵場における生態が、以下のように雄と雌ではまったく異なるため、と考えられた。

ワカサギの産卵遡上は雌雄ともに、ほぼ夜間に限って行われた。このことは白石<sup>30)</sup>が諏訪湖産ワカサギの産卵

河川、六斗川での野外採集によって確認した結果と一致した。さらに本研究では降下行動も、ほぼ夜間に限られるということが明らかとなった。さらに夜間の遡上雌の生殖腺は、いずれの時間帯においてもほとんどが放卵前であるのに対し、夜間の降下雌では、5月14~15日の場合はいずれの時間帯においてもほとんどが放卵後であり、4月15~16日場合においても、降下がピークを向かえた明け方前にはほとんどが放卵後の個体となった。片山<sup>35)</sup>は小川原湖産ワカサギの産卵場である砂土路川に設置したブロックに付着した産出卵の経時変化を観察することによって産卵が夜間に行われていることを確認しており、おそらく網走湖産ワカサギの産卵河川においても、産卵が夜間に行われていることは間違いないと考えられる。なお4月15~16日の降下ピーク以前における降下雌の中には、高い比率で放卵前の個体が含まれていた。これはこのときの調査地点の流速が10cm/秒とかなり遅かったことから、本研究や岡田ら<sup>70)</sup>が水槽内で観察したような産卵前の雄による雌への追尾行動や、佐々木<sup>76)</sup>が閉伊川で野外観察したワカサギの集団での産卵行動によって、産卵行動に入った魚群が流れにあまり制限されずに比較的広範囲に動き回ったため、これから産卵する個体も下流方向に移動したためではないかと考えられる。

このように雌では遡上魚はほとんどが放卵前の個体、降下魚は少なくとも降下ピーク時あるいはそれ以降ではほとんどが放卵後の個体で占められるのに対して、雄ではこれとは様相を異にした。

1996年4月15~16日調査時に降下ピークを示した0~4時の降下雄には、高い割合で放精可能な個体(熟度3)が混じり、その割合は放精後の個体(熟度4)よりも高かった。さらに5月14~15日調査時の遡上雄には、遡上ピーク時を含むいずれの時間帯においても高い比率で放精後の個体が混じっていた。

GSIの経時変化も雌雄で異なり、雌ではいずれの時期も放卵前と思われる高いGSIを示す個体と放卵後の非常に低いGSIを示す個体とにほぼ二分され、産卵期後期で後者の比率が急に高まるのに対し、雄ではすべての個体がほぼ平行して時間の経過とともに徐々にGSIを下げるということが明らかとなった。

水槽内での産卵実験では、体表に傷があつて産卵しなかったと考えられた1個体を除き、一晚の実験後にはすべての雌で、ほぼ全卵が放卵され尽くされていた。

以上のことを総合すると、ワカサギの産卵場における行動を以下のように整理できる。まず雄は雌に比べ、より多くの個体が早い時期に産卵河川に遡上する。続いて雌はしだいに遡上量を増やし、雄も継続して遡上量を増やす。遡上は雌雄ともにより大型の個体で先行して起こ

る。この間雌雄ともに遡上は夜間行われる。雌は遡上開始時には排卵していない個体も多いが、時間の経過とともに排卵し、おそらくその夜のうちに孕卵数のほぼすべてを放卵し、直ちにやはり夜間のうちに降下する。しかし雄の場合は一晩の産卵行動で精巣内の精子をすべて使い尽くすことはなく、数度の放精後もあるものは産卵場に留まり、またあるものは放卵後の降下雌に付いて降下する。放精後、降下する雌に付いて降下した雄は、新たな雌が湖から遡上すると、初めて遡上する雄に混ざって再び遡上する。放精後産卵場に残っていた雄は、産卵場で新たな雌の来遊を待ち、その場で次の産卵に参加し、またあるものは待機場所の前を遡上する雌に付いてさらに上流に向かって遡上し、産卵に加わる。やがて雌の遡上がピークを過ぎても、多くの雄は継続して産卵に参加し続ける。

産卵場での雌雄の行動を以上のように考えると、性比の雄への偏り、性比の経時変化、GSI経時変化様式の雌雄差、遡上・降下行動の日周観察で得られた生殖腺熟度の雌雄差などが、すべてほぼ矛盾なく説明できる。このような産卵場内における雌雄の行動の違いは、白石・鈴木<sup>76)</sup>、Iguchi and Maekawa<sup>77)</sup>、井口<sup>78)</sup>などが報告したアユ *Plecoglossus altivelis* の産卵生態と共通する点が非常に多い。またワカサギではサケ<sup>79)</sup> のように産卵床を作ることでも雄間での目立った闘争もなく、これらの点もアユ<sup>77, 78)</sup> に似ていた。

産卵に伴う遡上は、活発な遡上活動は昼間行くとされるサケ *Oncorhynchus keta*<sup>79)</sup> などを除き、ワカサギと同じキュウリウオ科 (Osmeridae) のキュウリウオ *Osmerus mordax dentex*<sup>80)</sup>、シシャモ *Sprinchus lanceolatus*<sup>81, 82)</sup> とともに夜間に行われる。またこれらキュウリウオ<sup>80)</sup> とシシャモ<sup>81-83)</sup> の産卵も、ワカサギ同様夜間行われる。

雄が雌に先立って産卵場に来遊し、しかも長期にわたってそこに留まることによって、産卵場における性比が雄に偏るといえるのは、ワカサギのほかアユ<sup>76)</sup>、ウグイ属魚類 (*Tribolodon*)<sup>84)</sup> などの通し回遊魚<sup>85)</sup> に限らず、非通し回遊魚の海産魚であるスケトウダラ *Theragra chalcogramma*<sup>86)</sup>、ホッケ *Pleurogammus azonus*<sup>87)</sup> など多くの魚種で見られる現象である。このような現象は雄にとって、結果として他の雄に先行し、しかもより長く産卵場に留まることによって、より多くの卵に自分の遺伝子を伝える機会を増すことになるのであろう。

同様に、雌雄とも大型の個体がいずれも早く産卵場に来遊するということが多くの魚種に、むしろ一般的な現象として見られる。これは第6章で網走湖産ワカサギの場合についても述べるように、大型の個体でより成熟が先行して進むことが原因のひとつと考えられる。

このように雌雄によって遡上の時期や魚体の大小、産卵場での滞在期間などが異なると、当然産卵場における雌雄間の魚体サイズの組み合わせは変化に富むものとなる。しかも網走湖産ワカサギには、淡水残留型の湖中残留群と一度海に降海する遡河回遊群とがあり、後者で魚体サイズが大きい場合がある<sup>33, 34)</sup> ことから、これら生活史多型間でも産卵場においては雌雄間の魚体サイズが異なる場合があるであろう。もし雌雄間の魚体サイズの組み合わせ (size assortative mating) が産卵を完結する条件として利いているとすると、生活史多型間には生殖的隔離が生じる可能性がある。アユの場合には、産卵に際して雄は雌を選ばないが、雌には好む雄のサイズがあり、雄の体サイズが自分と近いほど高い頻度で産卵に応じる<sup>77, 78)</sup>。

ワカサギの場合、本研究での水槽実験から、少なくとも雌雄の体サイズの組み合わせに選択肢がない場合には、どのような相対的雌雄の大小関係でも産卵にいたり、受精卵も正常に孵化にいたることが確認された。水槽内での観察から、ワカサギの場合もアユと同様に、産卵にまでいたる決定権は雌が握っているように思えた。実際の産卵場においては様々な大きさの雌雄が混在しており、そこでも雌雄間の体サイズ選択がないとはいえない。しかし仮に、初めに産卵にいたる1対の雌雄間に体サイズによる選択性が働いたとしても、その周囲にいた他の雄がいっせいに集まり放精する<sup>79)</sup> ことから、異なる生活史多型間での厳密な生殖的隔離は起こり得ないであろう。

以上のように、これまでほとんど分からなかったワカサギの産卵生態が、本研究によってかなり明らかになった。しかし網走湖産ワカサギの産卵生態について、不明な点もまだいくつか残る。まず雌の産卵回数である。本研究においては水槽実験の結果などから、雌は数回に分けて放卵するものの、一晩のうちにすべての卵を放卵してしまうと考えた。しかし古田<sup>88)</sup> は、流水としたA、B、2つの水槽を用い、それぞれ雌1個体×雄7個体、雌1個体×雄2個体のワカサギ成熟魚を入れて毎日の産出卵数を調べ、Aでは3回(日)、Bでは2回(日)の産卵があったとした。また網走湖産ワカサギの産卵場である網走川および女満別川で採集したワカサギ雌の孕卵数には、同じ体長でも少ない個体と多い個体では数倍の開きがある。同じくワカサギの孕卵数を調べた山本<sup>89)</sup> および伊藤・岡田<sup>90)</sup> のそれぞれ示した図中から判読するに、同一体長における孕卵数の個体差は、後者ではそれほど大きくないが、前者ではやはり最大2倍程度の開きがある。このような同一体長の個体間による孕卵数の差が、すでに一部放卵した個体を含んだ計数によってもたらされた可能性は否定できない。ただしGSIで見た場合、産卵期に産卵

河川である網走川および女満別川で採集されたワカサギ雌のGSIは、一部を除き、放卵前と思われる20前後が放卵後と思われる0に近い値にほぼ二分されたことから、やはり産卵は一晚のうちに行われる可能性が高いと考えられる。しかし中間のGSIを示す個体もいないわけではなく、ワカサギの産卵が1産卵期に何回あるか、何日にわたって行われるのかは、今後さらに検討すべき課題であろう。

一方雄の場合は複数回長期にわたって放精を続けると考えられた。しかし雌雄大小の組み合わせによる水槽内での産卵実験では、一部の個体を除き実験に用いた雄の実験後のGSIは、12個体中8個体が1未満の低い値となっていた。ただし大型個体においては、配偶相手が小型個体であった場合には、実験後のGSIはその他の組み合わせの場合に比べ高い値を示した。このことは雌の場合にも当てはまった。ワカサギは、どのような雌雄大小の

組み合わせにおいても産卵が可能であるが、相手が相対的にかなり小型である場合には、すべてを放卵・放精しつくせないのかも知れない。またこの実験では雌雄同数の組み合わせで行ったが、産卵場においては前述のとおり相対的に雄が多く、1回の産卵に雌1個体に対し多数の雄が参加する天然の状態<sup>70)</sup>とは異なった。水槽実験では、同一水槽内の雄間に産卵に参加する確率に差がなかったと仮定すると、計算上1個体の雄は1個体の雌を独占してその雌のすべての産卵に参加できたことになる。したがって一晚での放精量は水槽実験では天然の場合より多くなった、とも考えられる。しかし逆に、佐々木<sup>70)</sup>が観察したような天然の状態では、雄は複数の雌が放卵するたびに放精すると考えると、むしろこの場合の方が雌を独占した場合より精子の消費量が多くなると考えられる。実際野外で雄がどのように産卵に参加しているのかは、更に詳しく調べる必要があるだろう。

### 第3章 初期生活期

網走湖産ワカサギは4月上旬～6月上旬に流入河川である網走川、女満別川、トマップ川などに遡上し砂礫底に産卵する<sup>38, 40, 66, 67)</sup>。仔魚は5～6月にふ化後、降湖し、湖内で成長するとされている<sup>13)</sup>。

生物の生残曲線の形状を類別した場合、魚のように初期死亡率が非常に大きい場合は初期型 (positively skew rectangular) といわれ<sup>80)</sup>、初期の死亡率の変動がその後の資源量を大きく左右する。初期減耗の要因として飢餓<sup>9)</sup>、被食<sup>82)</sup>、輸送<sup>83)</sup>、卵質<sup>91)</sup>などが想定され、水産資源学の重要な課題として、これまでも多くの魚種で初期減耗に関する研究がなされてきた。

網走湖産ワカサギは資源の年変動が大きく<sup>2)</sup>、しかも湖内で初期生活期を過ごした後、湖中残留群と海に下る遡河回遊群とに分岐する<sup>13, 33)</sup>。このような資源変動や生活史多型の分岐には、湖内での初期生活が大きく関与しているものと考えられる。

本研究では網走湖産ワカサギの初期生活期の概要と、その分布様式および分布量の年変動を把握するため、産卵場である流入河川と湖内で初期生活期の0+年魚を対象に調査を行った。

#### 1. 材料および方法

##### 1. 1. 仔魚のふ化時刻

ワカサギ仔魚のふ化時刻を把握するため、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、2時間ごと1昼夜のふ化仔魚採集を行った。

調査を行った人工ふ化施設は、床面積123.75m<sup>2</sup>の細長い

長方形をした全面に屋根を持つプレハブの中に、3列平行に配したコンクリート製水路からなる。水路(ふ化水槽)には底面から浮かせて水平に張られた網の上に、およそ5～10cm径の礫が敷かれ、さらにこの礫が水面下数cmに維持されるよう、網走湖から揚水した湖水が張られている。人工採卵された受精卵は、この礫の上にはばらまかれ、礫に付着する。湖から揚水された湖水は、水路上流に配した貯水槽を経て常時水路に供給されている。水路を通過した湖水は、さらに細長いコンクリート製水路と暗渠を経て湖に直接排出される。したがって礫に付着した受精卵は、ふ化まで常に流水の中に浸漬された状態となっている。さらに、ふ化した仔魚は流水に乗って直ちに湖に直接流下することになる。ふ化施設プレハブのふ化水槽最上流部は、ほぼ壁面全面が開放されており、ふ化水槽には太陽光が間接的に入り込んでいて、施設内の照度は屋外の明るさと連動して変化した。

ふ化施設におけるふ化仔魚の採集は、1997年5月14日14時～5月15日12時の間の各偶数時刻に行った。調査時、ふ化施設には同年4月12～17日の間に網走川および女満別川で採捕した産卵遡上親魚から採卵した人工受精卵が収容してあった。

採集には5ℓごとに目盛りを付けた容量20ℓ強のバケツを用いた。水路最下流部でこのバケツを用いて水路の水を40ℓまたは100ℓ汲み、プランクトン用ろ過ネット(網地GG54)で、仔魚を漉し取った。漉し取った仔魚は少量のふ化施設水路の水とともに標本瓶に入れ、10%濃度となるように市販のホルマリン原液を滴下し、固定・保存

した。また採集時には毎回、採集地点の水路水温を棒状温度計により計測し記録した。

採集後固定・保存した各標本は、後日研究室にて標本ごとに仔魚数を計数し、ふ化施設用水100/当たりのふ化仔魚数を算出した。また20倍の万能投影機下で、仔魚の全長と、腹部卵黄嚢の卵黄長および高さを各標本ごとに最大20個体分計測した。求めた卵黄長および高さから、下式により卵黄体積指数を求めた。

$$V=L \times H^2$$

なおここで、 $V$ は卵黄体積指数 ( $\mu m^3$ )、 $L$ は卵黄長 ( $\mu m$ )、 $H$ は卵黄の高さ ( $\mu m$ ) である。

### 1. 2. 流入河川における流下仔魚

網走湖への流入河川であり、網走湖産ワカサギの産卵場とされる女満別川の河口から約200m上流の地点で、ワカサギの流下仔魚を採集した。仔魚の採集にはNORPAC-net (北太平洋標準プランクトンネット、口径45cm、ネット長180cm、網地GG54) を用いた。ネットにはろ水計を装着し、湖内での鉛直引きによる無網試験を経て、毎回のろ水量を算出した。調査は1996年5月18日～7月17日および1997年5月1日～6月26日の間、1週間に2回をめぐりに実施した。調査時刻は正午を挟む10時～14時の間で、採集時刻は一定ではない。

両年とも、融雪後の増水で調査地点に十分な流れがあった間は、ネットを持って河川内に立ち込み、ネット枠に取り付けたロープを掴んでネットを流れの中に完全に没し、吹き流し状に約5分間保持して採集を行った。調査期間終了間際には、河川の水量が減じ、調査地点にはほとんど流れがなくなったため、それまでと同様にネットを保持し、河川内を徒歩で曳網して採集を行った。

採集した仔魚は現場の河川水とともに標本瓶に入れ、10%ホルマリンで固定・保存した。また採集時には毎回、採集地点の河川水温を棒状温度計により計測し記録した。採取した標本は研究室に持ち帰り、後日仔魚を抽出し、前項と同様に標本ごとに計数し、最大20個体ずつ、全長と卵黄長および卵黄の高さを計測し、卵黄体積指数を算出した。

### 1. 3. 湖内における稚魚ネットによる採集

ふ化後、網走湖内に降湖したワカサギ0+年魚を湖内で採集した。ワカサギ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、あるいは7月にかけての間は、稚魚ネットを用いて採集した。

稚魚ネットによる採集はFig. 23に示したSt. 1～17の各定点で、5月中旬から6月下旬の間を中心として、年2～4回行った (Table 8)。実際に曳網した調査点数は、年

および調査時期により若干異なった。採集には口径130cm、長さ4.5mの丸稚Aネット<sup>50)</sup> (Fig. 24) を用いた。

稚魚ネットの曳網は、船外機船を用いて行った。宇藤ら<sup>50)</sup>は1982年5月27日～6月3日、同年6月23～24日および7月14日に網走湖において、丸稚ネットとデプレッサーを用いて深度0～1m、2～3m、4～5mおよび7～9mの各層を層別に採集し、ワカサギ仔魚の鉛直分布を調べた。その結果、ワカサギ仔魚は湖表層 (0～1m) のみならず、深度2～9mからも採集された。しかし5m以浅で採捕数の90%以上を占めた。また各地点の表層 (0～1m層) の採捕数はその地点の採捕数の合計値と対応しており、表層の採捕数がその地点の分布量のある程度反映しているとした。そこで曳網は表層水平曳きとし、定点周辺を直径数10メートルの円を描くように5分間行った。ネットは船側に位置するように船首からロープで固定した。この状態でネット枠の上部が、ネット枠口径の1/4～1/3が安定して水面上に出るように船速を調整しながら曳網した。濾水計は装着しなかった。

採集した標本は船上で直ちに標本瓶に入れ、10%ホルマリンで固定・保存した。固定・保存された標本は研究

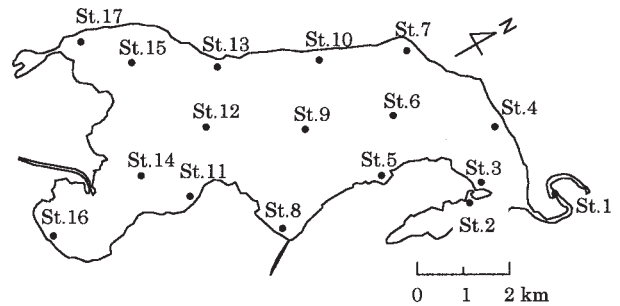


Fig. 23. Map showing sampling stations for 0+ aged wakasagi by a larva-net or a seine-net in Lake Abashiri.

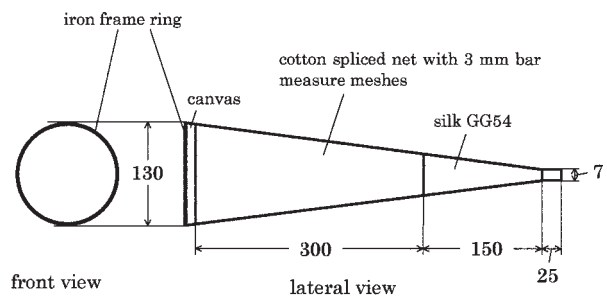


Fig. 24. Schematic diagram of larva-net (Maruchi net) used for sampling of 0+ aged wakasagi in Lake Abashiri.

Table 8. The sampling dates and the sampling stations by a larva-net or a seine-net.

Year	Sampling by a larva-net				Sampling by a seine-net			
	Time	Date	Stations surveyed	The number of stations	Time	Date	Stations surveyed	The number of stations
1981	1st	Jun. 17	St. 1, 3-5, 8-15, and 17	13	1st	Jul. 20	St. 1-3, 7, 11-12, and 14-16	9
	2nd	Jul. 20	St. 2-3, 6-7, and 11-15	9	2nd	Aug. 24	St. 1-3, 7, 11-12, and 14-16	9
	3rd	Aug. 24	St. 1-3, 6-7, and 12-16	11				
1982	1st	May 13	St. 1-2, 4-13, and 16-17	14	1st	Aug. 3	St. 2-16	15
	2nd	May 30	St. 1-2, 4-13, and 15-17	15	2nd	Sep. 10	St. 2-5, 7-9, 11-14, and 16	12
	3rd	Jun. 24	St. 1-2, and 4-17	16				
	4th	Jul. 14	St. 1-2, 4-9, and 11-17	15				
1983	1st	May 10	St. 2, 4-17	15	1st	Aug. 4	St. 2-16	15
	2nd	May 19	St. 2-17	16	2nd	Sep. 5	St. 2-16	15
	3rd	Jun. 3	St. 2-17	16				
	4th	Jun. 23	St. 2-17	16				
1984	1st	May 30	St. 1-2, and 4-17	16	1st	Jul. 19	St. 2-116	15
	2nd	Jun. 12	St. 1-17	17	2nd	Aug. 9	St. 2-9 and 11-16	14
	3rd	Jun. 29	St. 1-17	17	3rd	Sep. 5	St. 2-16	15
1985	1st	May 17	St. 2-17	16	1st	Jul. 18	St. 2-17	15
	2nd	May 29	St. 1-17	17	2nd	Aug. 7	St. 2-17	15
	3rd	Jun. 21	St. 2-17	16	3rd	Sep. 13	St. 2-8, 10-11, 13, and 15-16	12
1986	1st	May 14	St. 2-17	16	1st	Jul. 22	St. 2-16	15
	2nd	May 28	St. 2-17	16	2nd	Aug. 12	St. 2-16	15
	3rd	Jun. 11	St. 1-17	17	3rd	Sep. 9	St. 3-16	14
	4th	Jun. 24	St. 1-17	17				
1987	1st	May 12	St. 2-17	16	1st	Jul. 13	St. 2-16	15
	2nd	May 26	St. 2-17	16	2nd	Aug. 4	St. 3-17	14
	3rd	Jun. 9	St. 2-17	16	3rd	Sep. 3	St. 3-17	14
	4th	Jun. 23	St. 1-17	17				
1988	1st	May 18	St. 2-17	16	1st	Jul. 12	St. 2-16	15
	2nd	May 31	St. 2-17	16	2nd	Aug. 8	St. 3-16	14
	3rd	Jun. 14	St. 2-17	16	3rd	Sep. 6	St. 3-16	14
	4th	Jun. 28	St. 1-17	17				
1989	1st	May 23	St. 2-17	16	1st	Jul. 12	St. 3-16	14
	2nd	Jun. 1	St. 2-17	16	2nd	Aug. 8	St. 3-4, 7-8, 10-11, 13, and 15-16	9
	3rd	Jun. 13	St. 1-17	17	3rd	Sep. 5	St. 3-16	14
	4th	Jun. 27	St. 1-17	17				
1990	1st	May 17	St. 2-17	16	1st	Jul. 16	St. 3-16	14
	2nd	May 29	St. 2-17	16	2nd	Aug. 6	St. 3-16	14
	3rd	Jun. 12	St. 2-17	16	3rd	Sep. 3	St. 3-16	14
	4th	Jun. 25	St. 1-17	17				
1991	1st	May 13	St. 2-17	16	1st	Jul. 15	St. 3-12 and 14-16	13
	2nd	May 27	St. 4 and 7-17	12	2nd	Aug. 5	St. 3-16	14
	3rd	Jun/ 10	St. 2-17	16	3rd	Sep. 4	St. 3-16	14
	4th	Jun. 24	St. 1-17	17				
1992	1st	May 28	St. 2-17	16	1st	Jul. 13	St. 3-16	14
	2nd	Jun. 12	St. 2-17	16	2nd	Aug. 3	St. 3-16	14
	3rd	Jun. 22	St. 2-17	16	3rd	Sep. 7	St. 3-16	14
1993	1st	May 24	St. 2-17	16	1st	Aug. 2	St. 2-16	15
	2nd	Jun. 7	St. 2-17	16	2nd	Aug. 23	St. 2-16	15
	3rd	Jun. 22	St. 2-17	16	3rd	Sep. 22	St. 2-16	15
	4th	Jul. 14	St. 5, 7-8, 10, and 15-17	7				
1994	1st	May 30	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8	1st	Jul. 18	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8
	2nd	Jun. 13	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8	2nd	Aug. 8	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8
	3rd	Jun. 28	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8	3rd	Sep. 5	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8
1995	1st	May 30	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8	1st	Jul. 17	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8
	2nd	Jun. 12	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8	2nd	Aug. 7	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8
	3rd	Jun. 26	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8	3rd	Sep. 4	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8
1996	1st	May 13	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8	1st	Jul. 16	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8
	2nd	May 27	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8	2nd	Aug. 5	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8
	3rd	Jun. 10	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8	3rd	Sep. 2	St. 3-16	14
	4th	Jun. 24	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8				
	5th	Jul. 17	St. 3-4, 8-10, and 14-16	8				

室に持ち帰った後、魚類の仔稚魚類を肉眼下または拡大鏡下で抽出し、そこからさらにワカサギを実体顕微鏡下で抽出した。

調査を行った時期に、網走湖においてワカサギ仔稚魚とまぎらわしいものとしては、シラウオ *Salangichtys microdon* が挙げられる。ワカサギとシラウオは、孵化後間もない個体では筋節数がワカサギでは54~56、シラウオでは60~62であること、幽門部の位置がワカサギでは消化管中央、シラウオでは消化管前部1/3にあること、肛門付近尾柄部の黒色素胞が、ワカサギでは尾柄部下部にしかみられないのに対して、シラウオでは尾柄部の上下に対をなしてみられることなどで識別できる<sup>98,99)</sup>。背鰭原基形成後の個体では、背鰭またはその原基がワカサギでは体の長軸方向ほぼ中央に有るのに対して、シラウオでは明らかに尾柄寄りに有ることで識別された。

分別抽出されたワカサギ仔稚魚は、倍率20倍の万能投影機下で各調査地点ごとに50個体をめどに体長を測定した。体長は尾鰭が発達せず、膜鰭状のときは全長を、尾椎骨が発達してきた場合には標準体長を、尾椎骨末端が透過して見えることがなくなり、鱗が発達してきた以降は被鱗体長を測定した。標準体長および被鱗体長の計測において、体前端部は上顎吻端とした。体重は秤量しなかった。

得られた0+年魚の体長データから、各調査時ごとに体長階級1mm幅の体長組成を算出した。なお各調査時の体長組成は、各調査地点ごとに求めた体長組成を、各調査地点ごとの1曳網当たり採捕個体数で重み付けして合成した。また求めた体長組成には、赤峰<sup>98)</sup>の方法を組み込んだBASICプログラム(山岸吉弘氏作成)により、1つまたは2つ以上の正規分布を当てはめた。後に述べる体長ヒストグラムへの正規分布の当てはめは、すべてこの方法に基づいた。

#### 1. 4. 湖内における曳き網による採集

ワカサギ当歳魚が成長して遊泳力が増し、稚魚ネットでの採集が困難になると思われた7月から9月にかけての間は、曳き網を用いてワカサギ当歳魚を採集した。

曳き網による採集には、網走湖でワカサギ曳き網漁に実際に用いられている曳き網を小型化したもの(Fig. 25)を作成し用いた。網の全長は約55m、魚捕部(コッド・エンド)の網地は網目一辺の長さが約2mmのもじ網(220掛/50cm)である。

曳網方法は曳網位置にアンカーで船を固定して行ういわゆるかけ回し漁法である。曳網には船外機船を用いた。なお曳き網の巻き取りにはラインホーラー、網の揚網にはネットホーラーを用いた。曳き網の長さは曳網地点に

関わらず、片側約100mずつとした。

曳き網による採集はFig. 23に示したSt. 2~16の各定点で、7月から9月までの間に年3~4回行った(Table 8)。実際に曳網した調査点数は、年および調査時期により若干異なった。

採集した標本は船上で直ちに標本瓶に入れ、10%ホルマリンで固定・保存した。固定・保存した標本は研究室に持ち帰った後、そこからワカサギを抽出し、体サイズによって0+年魚と1+年魚以上の大型魚とに分けて、それぞれ1標本につき50~100個体をめどに、体長・体重を測定した。

また個体ごとに肥満度(CF: Condition factor)を下式により算出した。

$$CF=(BW/BL^3) \times 10^3$$

ここでCFは肥満度、BWは体重(g)、BLは被鱗体長(mm)である。求めた個体ごとの肥満度から、体長階級5mm幅ごとに肥満度の平均値と標準偏差を求めた。

## 2. 結 果

### 2. 1. 仔魚のふ化時刻

Table 9に孵化場における2時間ごと採集時の水温、ろ過水量、標本ふ化仔魚個体数、ろ過水量から算出されたふ化用水100ℓ当たりのふ化仔魚数を示した。

ふ化仔魚は1997年5月14日14時にまったく採集されなかったほかは、すべての採集時刻に採集された。しかし各時刻ごとのふ化用水100ℓ当たり採集個体数には大きな偏りがあった。日没前の採集では、いずれの時刻もふ化用水100ℓ当たり30個体未満であったが、日没後最初の採集時刻20時には、100ℓ当たり2,485個体と、2時間前の90倍近くに急増した。次の採集時刻の22時には100ℓ当たり181個体と、20時の約14分の1に急減し、その後も徐々に減少した。

ふ化用水の水温は10.1~12.6℃の範囲で変化した。ふ化用水の水温は日中から夜間(日没:5月14日18時41分)にかけて徐々に低下し、日の出(日の出:5月15日3時57分)から日中にかけて再び緩やかに上昇した。採集個体数の最も多かった20時の水温は11.0℃で18時の11.8℃から0.8℃低下した。その低下の度合いは、その前後における他の時刻間の水温変化に比べ比較的大きなものであった。

Fig. 26に各採集時刻ごとのふ化用水水温、用水100/当たりのふ化仔魚数、ふ化仔魚の平均体長(±SD)、ふ化仔魚の卵黄体積指数( $\mu m^3$ )の経時変化を示した。図で見たふ化仔魚全長は、測定個体数が少なく標準偏差も大きくなった6時を除き、採集時刻による差はあまり大きくないと思われた。同様にふ化仔魚の卵黄体積指数はふ化ピー

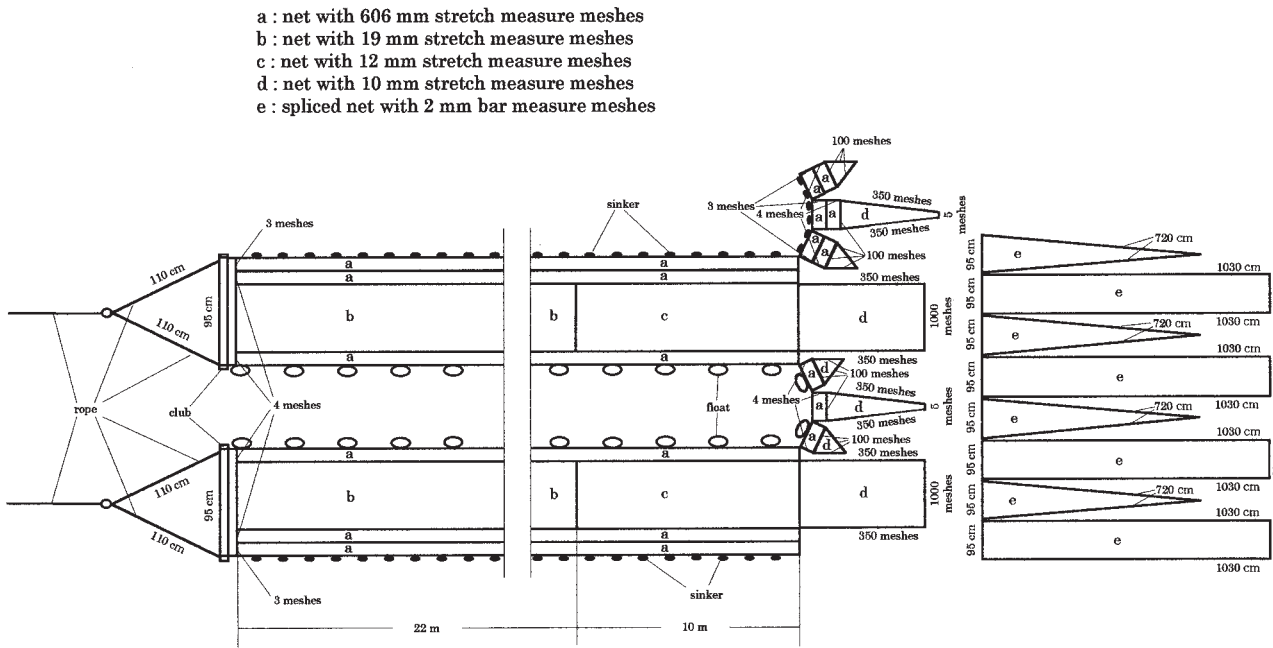


Fig.25. Schematic diagram of seine-net used sampling of 0+ aged wakasagi in Lake Abashiri. Arabic numerals express sizes in cm.

クの20時で低く、日中の12時で高かったのを除き、他の時刻はいずれも大きな差はないように思えた。そこで、日没直後をピークとした夜間に行われると考えられたので、日没直前から日の出直後までの18, 20, 22, 0, 2および4時の各時刻ごとに採集された仔魚の全長および卵黄体積指数に各時刻間で差があるかどうかを検定した(ANOVA)。その結果、全長(df=70, P=0.1448)および卵黄体積指数(df=70, P=0.2166)は、いずれも時刻によって差があるとはいえないと判定された。

2. 流入河川における流下仔魚

Fig. 27に、1996年および1997年に、網走湖に流入する女満別川河口から約200m上流地点で採集した流下ふ化仔魚の、調査日ごとのろ水1m<sup>3</sup>当たり採集個体数を示した。

1996年は5月18日には流下仔魚は全く採集されず、5月27日にこの年初めて7個体/m<sup>3</sup>が採集された。採集数はその後徐々に増え、6月7日に最多の184個体/m<sup>3</sup>を記録した。その後6月10日には34個体/m<sup>3</sup>にまで減少したが、6月14日に再び127個体/m<sup>3</sup>まで増えた後次第に減少し、7月17日には全く採集されなくなった。調査地点における調査時刻の水温は8.6~16.9℃の範囲で変動し、調査期間後期にかけて上昇していく傾向を示した。

1997年は5月1日には流下仔魚は全く採集されず、5月13日にこの年初めて10個体/m<sup>3</sup>が採集された。採集数はその後小さな増減をしながら徐々に増え、5月29日に194

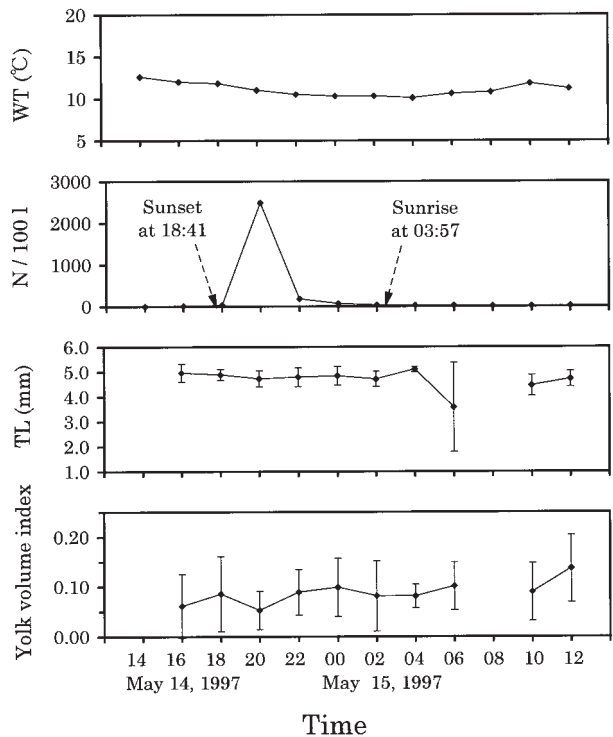


Fig. 26. Water temperature, the number of individuals per 100 liters of filtered water, mean total length (±SD), and the mean yolk volume index (±SD) of larvae caught in the hatchery every two hours from May14 14:00 to May 15 12:00, 1997.

The yolk volume index was calculated as (yolk sack length) × (yolk sack height)<sup>2</sup> (μ m<sup>3</sup>).

Table 9. Temporal change of numbers of larvae collected at the hatchery.

Time	Water temperature (°C)	Filtered water volume (l)	Number of larvae	Number of larvae / 100 l of water
May 14, 1997 14:00	12.6	40	0	0
May 14, 1997 16:00	12.0	40	3	8
May 14, 1997 18:00	11.8	100	28	28
May 14, 1997 20:00	11.0	100	2,485	2,485
May 14, 1997 22:00	10.5	100	181	181
May 15, 1997 00:00	10.3	100	67	67
May 15, 1997 02:00	10.3	100	31	31
May 15, 1997 04:00	10.1	100	20	20
May 15, 1997 06:00	10.6	100	17	17
May 15, 1997 08:00	10.8	100	9	9
May 15, 1997 10:00	11.8	100	9	9
May 15, 1997 12:00	11.2	100	14	14

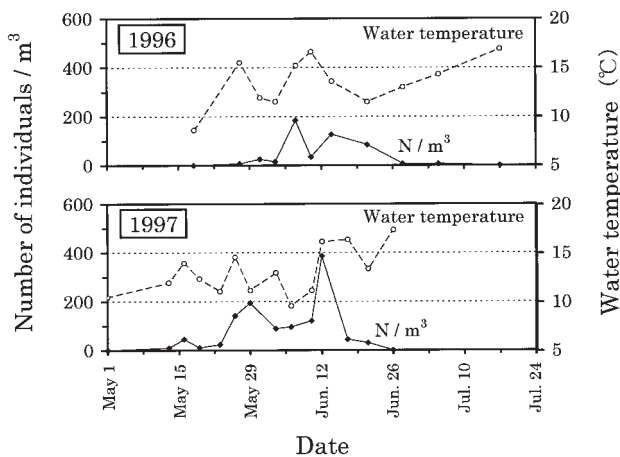


Fig. 27. Temporal changes of the number of larvae captured by NORPAC-net in the Memanbetsu River near the mouth in 1996 and 1997.

個体/m<sup>3</sup>のピークを記録した。その後100個体/m<sup>3</sup>前後にまで減少したが、6月12日に再びこの年最多の387個体/m<sup>3</sup>を記録した後次第に減少し、6月26日には3個体/m<sup>3</sup>のみになった。

以上のように、1996年、1997年両年では流下仔魚の採集される時期には1～2週間ほどのずれが見られ、1997年の方が早かった。また両年とも間隔は異なるものの、流下仔魚の採集個体数変動には2～3つの山が見られた。なお調査地点における調査時刻の水温は9.6～17.3°Cの範囲で変動し、1996年同様調査期間後期にかけて上昇していく傾向を示した。

Fig. 28に1997年の結果について、流下仔魚採集個体数、平均全長(±SD)、平均卵黄体積指数(±SD)の変化を示した。

流下仔魚は前述のとおり5月13日～6月26日の間に採集され、5月1日には採集されなかった。単位ろ水量当たり採集個体数には、5月29日と6月12日に大きなピークが見られた。

採集された流下仔魚の平均全長(±SD)は5.3(±0.3)～4.6(±0.1)mmの間で変動し、時期が遅くなるにつれて小型化する傾向が見られた。そこでまず各調査日ごとの体長が等しいか否かを検定した(ANOVA)。その結果、全長は調査日によって異なると判定された(df=242, P<0.001)。さらに5月1日を0日として算出した5月1日から各調査日までの経過日数と、各調査日の流下仔魚の平均全長との相関関係を、Spearmanの順位相関係数を用いて調べた。その結果、5月1日から各採集日までの経過日数と、各採集日に採集された流下仔魚の平均全長の間には負の有意な相関があると判定された(n=13, r<sub>s</sub>=-0.7476, P=0.003)。すなわち経過日数とともに採集される流下仔魚の全長は小型化することが分かった。

採集された流下仔魚の卵黄体積指数(±SD)は0.018(±0.04)～0.082(±0.052)μm<sup>3</sup>の間で大きく変動した。そこで各調査日ごとの卵黄体積指数が等しいか否かを検定した(ANOVA)。その結果、全長同様卵黄体積指数は調査日によって異なると判定された(df=242, P<0.001)。しかし図から見る限り、全長で見られたような調査日の経過日数と傾向的な相関を持つ変化傾向はうかがえなかった。全長と同様に5月1日を0日として算出した5月1日から各調査日までの経過日数と、各調査日の流下仔魚の卵黄体積指数との相関関係を、Spearmanの順位相関係数を用いて調べてみた。その結果、5月1日から各採集日までの経過日数と、各採集日に採集された流下仔魚の平均卵黄容積指数の間には、相関があるとはいえない



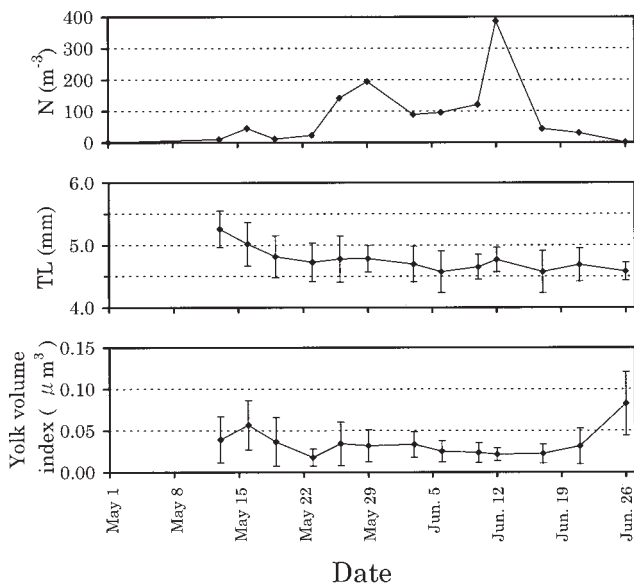


Fig. 28. Number of individuals per cubic meter of filtered water, mean total length ( $\pm$ SD), and the mean yolk volume index ( $\pm$ SD) of larvae caught at the mouth of the Memanbetsu River by NORPAC-net from May 1 to June 26, 1997.

The yolk volume index was calculated as (yolk sack length)  $\times$  (yolk sack height)<sup>2</sup> ( $\mu\text{m}^3$ ).

と判定された ( $n=13$ ,  $r_s=-0.3022$ ,  $P=0.316$ )。ただし Fig. 28で見る限り、卵黄容積指数はふ化期の始まりと終わりの時期に高い傾向が見られた。

### 2. 3. 湖内における初期生活期の分布と成長

1981~1996年の各調査時期・各調査地点別ごとの、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、特徴的分布を示した1982年、1983年、1985年及び1986年の結果をFig. 29~30に示した。

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にはなく、偏りを持って分布していた。中でも湖への流入河川のある湖南西部で採集個体数が多い傾向が見られた。特に調査開始初期の5月中の調査時には、ほとんどの場合、流入河川のある湖南西部の湖上流部で分布量が多かった。また年により湖の東西方向どちらかの側に分布が偏っているとみなされる場合もあった。この東西方向への分布の偏りは、1982年5月30日、1983年6月3日 (Fig. 29)、1985年5月29日、1986年6月11日 (Fig. 30) などに見られた。

曳き網調査時の分布パターンは調査時により異なり、稚魚ネット調査時に見られた初期に湖上流部に分布が多

いというような一定の傾向を見出すことはできなかった。

採集個体数の経時変化を見るために、各調査時ごとの1曳網当たり採捕個体数の平均値をTable 10に示した。ただし曳き網による1曳網当たり採捕個体数平均値の算出に当たっては、沖合調査地点であるSt. 6, 9, 12では曳網中、網の沈子側が着底していないなど、その他の地点と採集効率が異なると考えられたため、これら沖合3地点の結果は平均値の算出からは除いた。さらに、それぞれの調査の1曳網当たり採捕個体数平均値のその年の最大値を、その年の稚魚ネットおよび曳き網調査時の0+年魚の密度指数として、Table 10に併せて示した。ただし曳き網による調査では、第4章で述べる網走湖からの流出河川である網走川におけるふくべ網(トラップ)を用いた降海移動調査から把握した降海ピーク以前の最高値を指数として用いた。ただし、1981年は稚魚ネット及び曳き網調査とも曳網方法がその他の年とは異なっていたので、指数は求めなかった。

密度指数に、それぞれ複数回行った稚魚ネットおよび曳き網による各期調査ごとの1曳網当たり採捕個体数平均値の最高値を用いたのは、以下の理由による。

各採集具ごとの調査いずれでも、平均採集個体数はある時期をピークに次第に減少する傾向が見られた。ピークは調査期間の途中に現れることも、調査開始当初に現れることもあった。

採集個体数のピークが調査期間途中で現れ初期に少なかった場合の理由としては、まず稚魚ネットによる調査では、初期の調査時にはまだ全個体のふ化が完了しておらず、採集対象に加入していない個体が多くいたこと、次に曳き網による調査では、調査初期には曳き網の目合に留まるまで成長していない個体が多くいたこと、などが考えられる。その後採集個体数がそれぞれ増加したのは、個体数あるいは体サイズが増加し、それぞれの調査漁具の調査対象として十分加入したためと考えられる。後期に再び採集個体数が減少したのは、自然死亡による個体数の減少と、特に稚魚ネットの場合には、成長によって採集具に対する逃避能力が上昇し、稚魚ネットへの入網率が低下したためと考えられた<sup>39, 40)</sup>。

つぎに曳き網による調査では、成長に伴う採集具の採集能率の変化に加え、調査期間中に自然死亡や、第4章で述べる湖から海への降海が起り、湖内に分布する個体数が減少したことも影響したと考えられる。

以上のことから、限られた調査回数の中でその年の分布密度を評価する方法として、各調査ごとの最高値を示した時の1曳網当たり採取個体数平均値を用いることとした。

以上で求めた毎年の密度指数の範囲は、稚魚ネット調

査の場合は235個体/網(1996年)~2,331個体/網(1985年), 曳き網の場合は634個体/網(1989年)~60,938個体/網(1983年)と、いずれも年による変動が非常に大きかった(Table 10)。

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0+年魚の体長組成のうち、特徴的な1988年、1993~1995年の結果をFig. 31に示した。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た。また、当てはめた正規分布曲線を実線で示した。

稚魚ネットで採集された個体はいずれの年も体長(全長)5mm以上であり、5月中旬の体長組成はいずれの年も体長範囲5~10mmの単峰型をなしていた。しかし、その後は複数の体長群からなると思われる場合が多かった。稚魚ネットでは体長20mmを超える個体はほとんど採集されなかった。個体ごとの発育段階はすべてを把握してい

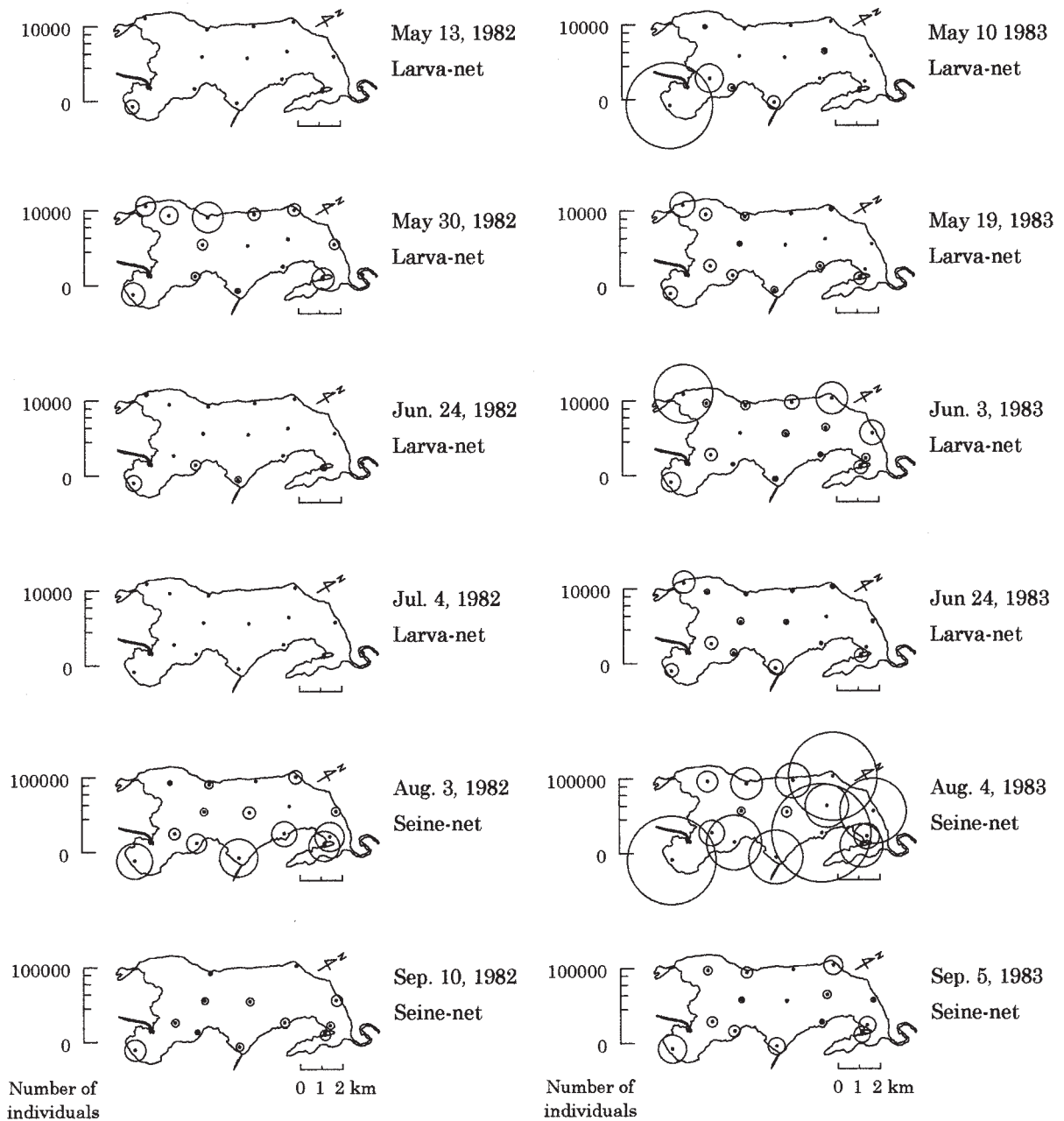


Fig. 29. The number of individuals of 0+ aged wakasagi caught per haul by a larva-net or a seine-net in Lake Abashiri in 1982 and 1983.  
Areas of the circles indicate the numbers of individuals.

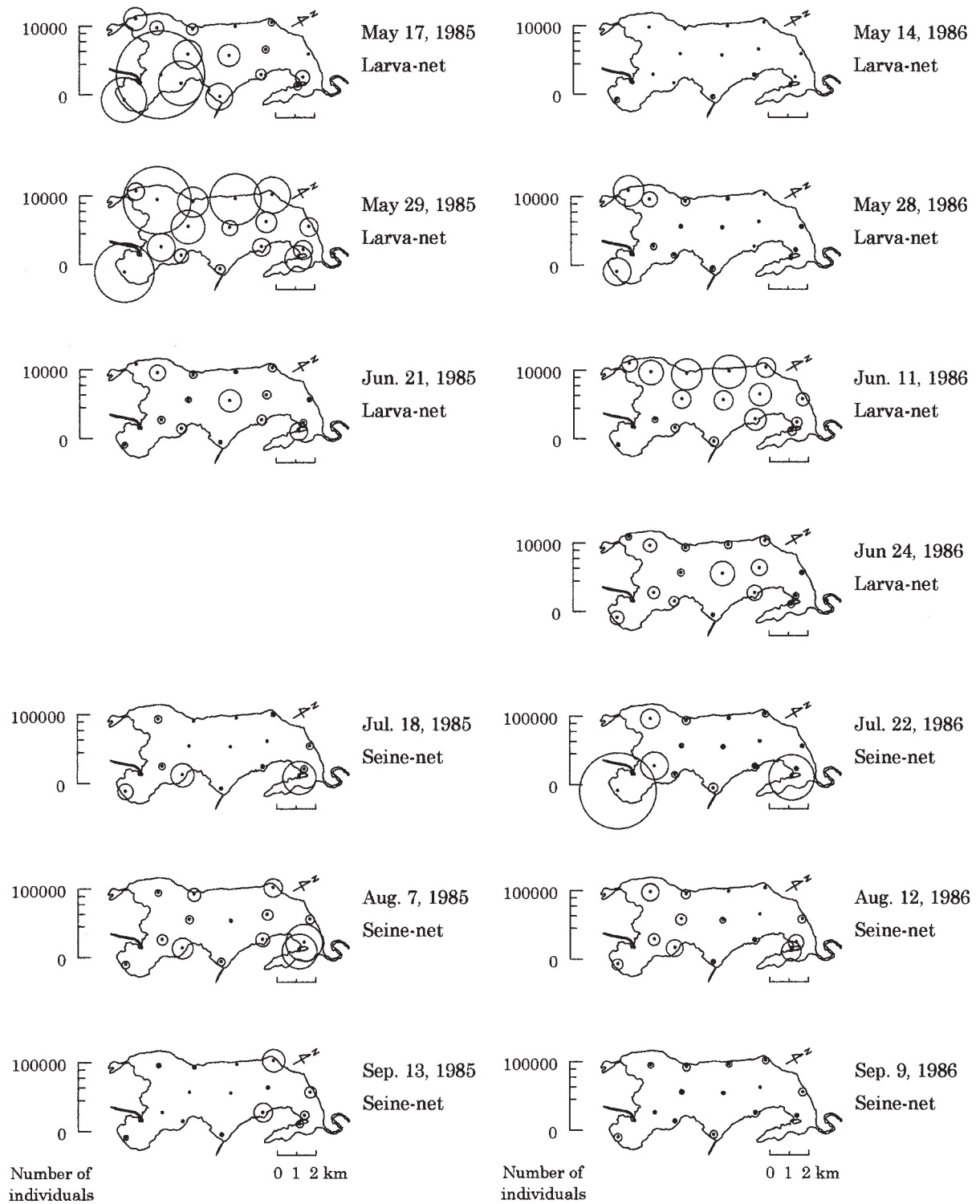


Fig. 30. The number of individuals of 0+ aged wakasagi caught per haul by a larva-net or a seine-net in Lake Abashiri in 1985 and 1986.  
Areas of the circles indicate the numbers of individuals.

ない。一部発育段階を観察したものでは、早い時期（5月中旬～下旬）の5mmに近い個体で卵黄を持っている個体がいたほかは、体長20mm前後まで、ほとんどが卵黄吸収後の後期仔魚の個体であった。

曳き網による調査では、体長16mmを超える個体から入網が見られ、体長組成の最小モードはいずれの年も20mm以上であった。曳き網による採集個体も、稚魚ネットの場合と同様、多くの場合、複数の体長群に分離された。正規分布に当てはめられた各体長群のうち、9月上旬～中旬の調査時に最も多くの個体数を占めた体長群の平均体長は、1988年9月6日の36.7mmから1995年9月4日の64.1mmまで、年による差が非常に大きかった。

曳き網による調査時にも、稚魚ネットによる調査時同様、個体ごとの発育段階はすべてを把握していない。し

かし一部発育段階を観察したものでは、早い時期（7月）の体長20～25mm前後の個体にはまだ後期仔魚期の個体があったが、概ね体長25mm以上の個体は、そのほとんどが稚魚期以降のものであり、45～50mmを超える個体は体型もほぼ成魚に近く、ほとんどが未成魚期に移行していた。また外見の観察上では、変態と呼べるような形態が急変する時期は見受けられなかった。

稚魚ネットによる調査から曳き網による調査まで、年ごとの各調査期間を通して得られた体長組成を見ると、複数の体長群から構成されると考えられる場合が多かった。しかし調査期間を通して複数の体長群が見られ続けた年（例えば1993～1995年）であっても、時期によって各体長群の構成比は変化し、場合によっては各体長群の構成比が時期によって逆転することもあった。また分離

Table 10. The mean values of number of individuals captured by a larva-net and a seine-net by the survey. Upper lows are dates when the surveys were carried out and lower laws are the mean values. The mean values by a seine-net were calculated except the data of offshore stations, St. 6, 9, and 12.

Captures by a larva-net				Captures by a seine-net			Maximum value by a larva-net	Maximum value by a seine-net before the peak of sea-run migration
Jun. 17, 1981	Jul. 20, 1981	Aug. 24, 1981		Jul. 20, 1981	Aug. 24, 1981		Jun. 17, 1981	Jul. 20, 1981
May. 13, 1982	May. 30, 1982	Jun. 24, 1982	Jul. 14, 1982	Aug. 03, 1982	Sep. 10, 1982		May. 30, 1982	Aug. 03, 1982
29	413	53	0	8,700	1,710		413	8,700
May. 10, 1983	May. 19, 1983	Jun. 03, 1983	Jun. 24, 1983	Aug. 04, 1983	Sep. 05, 1983		May. 10, 1983	Aug. 04, 1983
999	173	695	159	60,938	3,593		999	60,938
May. 30, 1984	Jun. 12, 1984	Jun. 29, 1984		Jul. 19, 1984	Aug. 09, 1984	Sep. 05, 1984	Jun. 12, 1984	Jul. 19, 1984
146	245	14		14,317	6,036	5,542	245	14,317
May. 17, 1985	May. 29, 1985	Jun. 21, 1985		Jul. 18, 1985	Aug. 07, 1985	Sep. 13, 1985	May. 29, 1985	Jul. 18, 1985
1,980	2,331	214		3,725	7,330	2,264	2,331	3,725
May. 14, 1986	May. 28, 1986	Jun. 11, 1986	Jun. 24, 1986	Jul. 22, 1986	Aug. 12, 1986	Sep. 09, 1986	Jun. 11, 1986	Jul. 22, 1986
8	282	716	271	16,361	2,835	748	716	16,361
May. 12, 1987	May. 26, 1987	Jun. 09, 1987	Jun. 23, 1987	Jul. 13, 1987	Aug. 04, 1987	Sep. 03, 1987	Jun. 09, 1987	Jul. 13, 1987
137	184	258	113	11,050	6,393	394	258	11,050
May. 18, 1988	May. 31, 1988	Jun. 14, 1988	Jun. 28, 1988	Jul. 12, 1988	Aug. 08, 1988	Sep. 06, 1988	Jun. 14, 1988	Jul. 12, 1988
996	656	1,430	639	15,539	8,685	5,209	1,430	15,539
May. 23, 1989	Jun. 01, 1989	Jun. 13, 1989	Jun. 27, 1989	Jul. 12, 1989	Aug. 08, 1989	Sep. 05, 1989	Jun. 27, 1989	Jul. 12, 1989
130	346	176	469	634	919	1,132	469	634
May. 17, 1990	May. 29, 1990	Jun. 12, 1990	Jun. 25, 1990	Jul. 16, 1990	Aug. 06, 1990	Sep. 03, 1990	Jun. 12, 1990	Jul. 16, 1990
226	115	294	184	17,357	844	1,306	294	17,357
May. 13, 1991	May. 27, 1991	Jun. 10, 1991	Jun. 24, 1991	Jul. 15, 1991	Aug. 05, 1991	Sep. 04, 1991	May. 27, 1991	Jul. 15, 1991
1,203	1,328	164	599	6,302	3,836	1,809	1,328	6,302
May. 28, 1992	Jun. 12, 1992	Jun. 22, 1992		Jul. 13, 1992	Aug. 03, 1992	Sep. 07, 1992	Jun. 12, 1992	Jul. 13, 1992
131	357	355		20,341	7,829	672	357	20,341
May. 24, 1993	Jun. 07, 1993	Jun. 22, 1993	Jul. 14, 1993	Aug. 02, 1993	Aug. 23, 1993	Sep. 22, 1993	Jun. 07, 1993	Aug. 23, 1993
365	512	375	49	1,020	6,225	2,401	512	6,225
May. 30, 1994	Jun. 13, 1994	Jun. 28, 1994		Jul. 18, 1994	Aug. 08, 1994	Sep. 05, 1994	May. 30, 1994	Jul. 18, 1994
621	522	309		3,027	1,816	786	621	3,027
May. 30, 1995	Jun. 12, 1995	Jun. 26, 1995		Jul. 17, 1995	Aug. 07, 1995	Sep. 04, 1995	May. 30, 1995	Jul. 17, 1995
1,193	263	92		11,465	5,048	1,107	1,193	11,465
May. 27, 1996	Jun. 10, 1996	Jun. 24, 1996	Jul. 17, 1996	Jul. 16, 1996	Aug. 05, 1996	Sep. 02, 1996	Jun. 10, 1996	Aug. 05, 1996
53	235	231	44	280	4,367	3,963	235	4,367

された体長群の数が調査時期によって異なる場合もあった。

次に同一調査時の各調査地点ごとの体長組成を比較し

た。長期にわたって調査が実施され、かつ各調査時とも比較検討するのに十分な採集個体数が得られた1988年の各調査時ごと調査地点ごとの体長組成をFig. 32~33に示

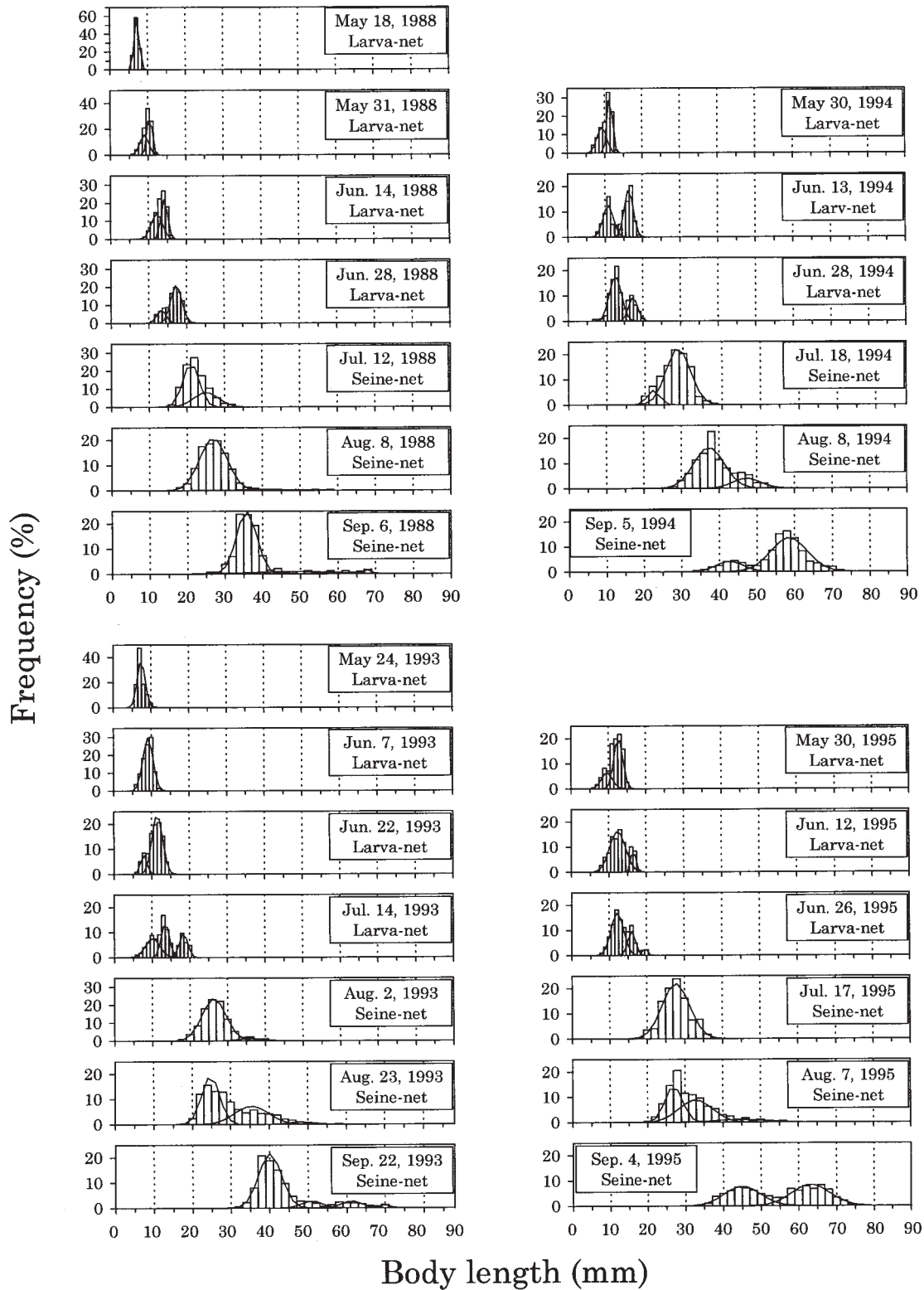


Fig. 31. Frequency distributions of body length of 0+ aged wakasagi caught by a larva-net or a seine-net in Lake Abashiri from May to September in 1988, 1993, 1994, and 1995.

した。この結果からは、1988年6月28日の稚魚ネットによる調査時の体長組成に、調査地点間でかなりのばらつきが見られたほかは、各調査時とも各調査地点ごとの体長組成は比較的似通っていた。同時に湖の上流側で小型、下流側で大型、というような調査地点の位置関係による体サイズ分布の差異は見受けられなかった。

Fig. 34に、1988年、1990年および1991年3年間の各降海開始直前または降海盛期の網走湖内各調査点における曳き網による0+年魚採集個体の体長階級幅5mmごとの肥満度（平均値±SD）を示した。1988年は8月8日、1990年は7月16日、1991年は7月15日の肥満度を示した。降海時期を含む降海全般については後の第4章で詳しく述べる。

まずいずれの年、いずれの調査地点においても、若干の例外を除き、体長が大きくなるに連れて肥満度も増加した。しかし体長40mm前後を超えるとそれより小さな体長範囲に比べ、体長の増加に伴う肥満度の増加傾向が鈍化した。また同じ体長階級でも調査地点によって肥満度に若干の差が見られた。1988年8月8日では、湖下流側のSt. 3～4と上流側湖岸沿いのSt. 11, 13, 15, 16などで体長20～25mm階級の肥満度が他地点の同一階級に比べやや高かった。1990年7月16日では湖西側湖岸沿いのSt. 10で、体長15～30mmの各体長階級の肥満度が他地点の同一体長階級の肥満度に比べ非常に高い値を示した。しかしその他では、各調査点の大小両端の階級を除けば、いずれの調査点も各体長階級ごとの肥満度に目立った差はなかった。各調査点の大小両端の階級で肥満度が他に比べ差が大きい場合が見られるのは、大小両端の階級では該当個体数が1～数個体と少なく誤差が大きいためと考えられる。1991年7月15日では、同様に該当個体数の非常に少ない階級を除けば、各地点各体長階級ともほぼ似通った肥満度を示した。

### 3. 考 察

ふ化施設におけるふ化仔魚の日周採集から、ワカサギ仔魚のふ化時刻は日没直後に一斉に行われると考えられた。Matsumoto<sup>36)</sup>は1995年5月19日20時(日没18時41分)～同20日20時および同年6月4日20時(日没19時9分)～同5日20時に、網走湖産ワカサギの天然産卵場である網走川において、2時間ごとの偶数時刻に流下仔魚の採集調査を行った。それによれば、2回の調査時とも日没後の20:00に流下仔魚数はピークを迎えている。しかし本研究の結果の方がピークの幅が極端に狭く、野外でのMatsumoto<sup>36)</sup>の結果では、特にピーク後の採集個体数の減少が本研究の結果に比べると緩やかである。おそらく河川においては、ふ化ピークが終了した後も、上流でふ

化済みの個体が調査地点に順次流されてきて、時間差を持って継続して採集され続けるため、日没直後のピーク時を過ぎても採集数が急減しなかったと考えられる。本研究でも、ふ化施設には全長数十メートルの流程が有り、流量から判断してもふ化した仔魚がごく短時間にふ化槽から流下し去るとは思えない。にもかかわらず本研究でのふ化仔魚採捕数のピークは非常に短かった。したがって、ワカサギ仔魚は日没直後のごく短時間に集中してふ化すると考えてよいであろう。

このように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*Plecoglossus altivelis*<sup>39)</sup>やキュウリウオ*Osmerus mordax*<sup>(10), (10)</sup>などでも観察されている。

ふ化の引き金となる外部刺激としては水温と光が考えられる。ふ化場での観察では、用水の水温は日中から夜間にかけて徐々に低下し、日の出から日中にかけて再び緩やかに上昇した。採集個体数の最も多かった20時前後における水温の低下度合いは、他の時刻間の水温変化に比べ比較的大きなものであった。

一方、1995年5月19～20日および同年6月4～5日に網走川において流下仔魚の日周採集調査を行ったMatsumoto<sup>36)</sup>の結果では、水温は示されていないが、いずれも日没直後に採集個体数のピークがあった。また本研究で行った1996年、1997年2年間の女満別川での調査では、流下仔魚が採集された期間はいずれの年も6週間前後に及んだ。この間日没前後の河川水温は測られていない。しかしふ化期間中を通じて毎日日没直後に一定の水温値を示すこと、あるいは一定の水温変化が起こることは考えづらい。ワカサギのふ化が日没直後に行われることが普遍の事実だとすると、ふ化の引き金としては光量の変化を考える方が妥当であろう。しかしこれを実証するためには、光量をコントロールした実験などを設計し、確かめる必要があろう。

ワカサギ仔魚が日没直後に一斉に孵化する理由は何なのであろうか。おそらく河川に産卵された卵からふ化したワカサギ仔魚は、直ちに川の流れに乗って流下するため、視認される度合いが低く被食を避けやすい夜間を、被食の危険の高い流下・移動のために、より長く利用できる日没直後にふ化する習性を獲得したのであろうと考えられる。

つぎにふ化時期のずれについて考える。網走湖産ワカサギの産卵場のひとつである女満別川において流下仔魚が採集された期間には、1996年と1997年で1～2週間ほどのずれが見られ、1997年の方が早かった。

日暮<sup>(12)</sup>はワカサギ卵の発生水温 $\theta$ と孵化日数 $T$ との関係を調べ、両者の間に $Te^{-\theta}=C$ なる関係のあることを見出

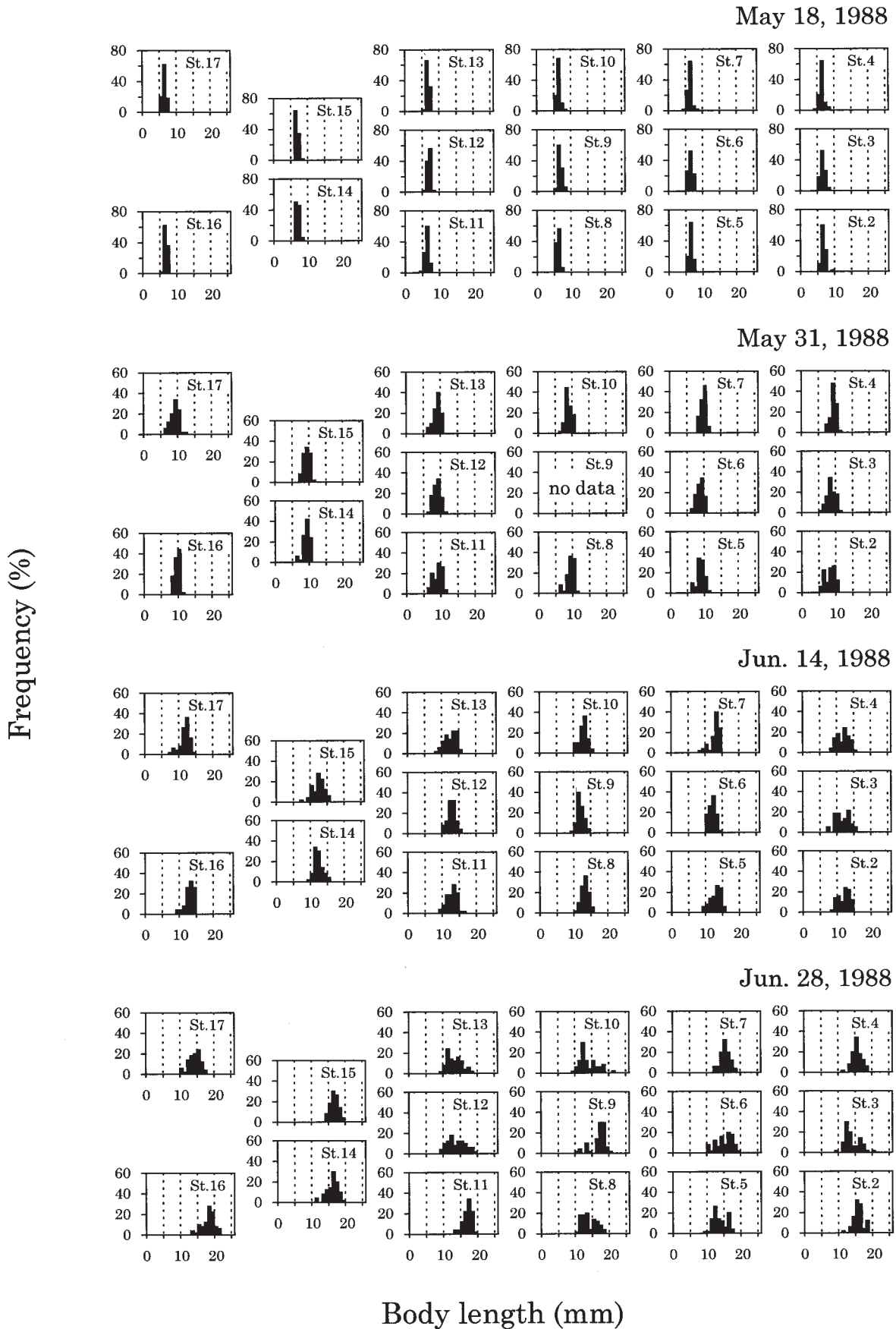


Fig. 32. Frequency distributions of body length of 0+ aged wakasagi caught by a larva-net at each sampling station of Lake Abashiri in 1988.

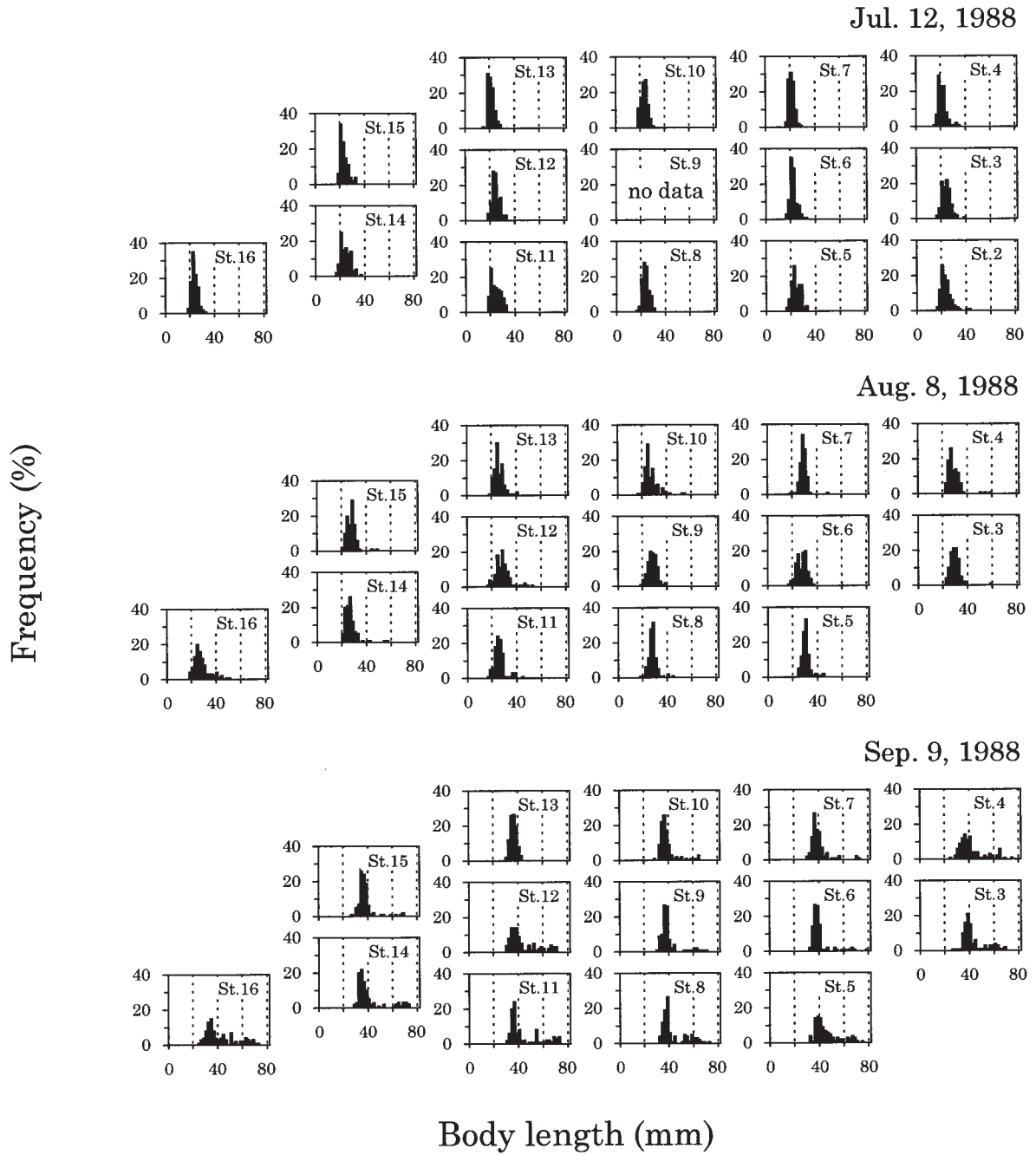


Fig. 33. Frequency distributions of body length of 0+ aged wakasagi caught by a seine-net at each sampling station of Lake Abashiri in 1988.



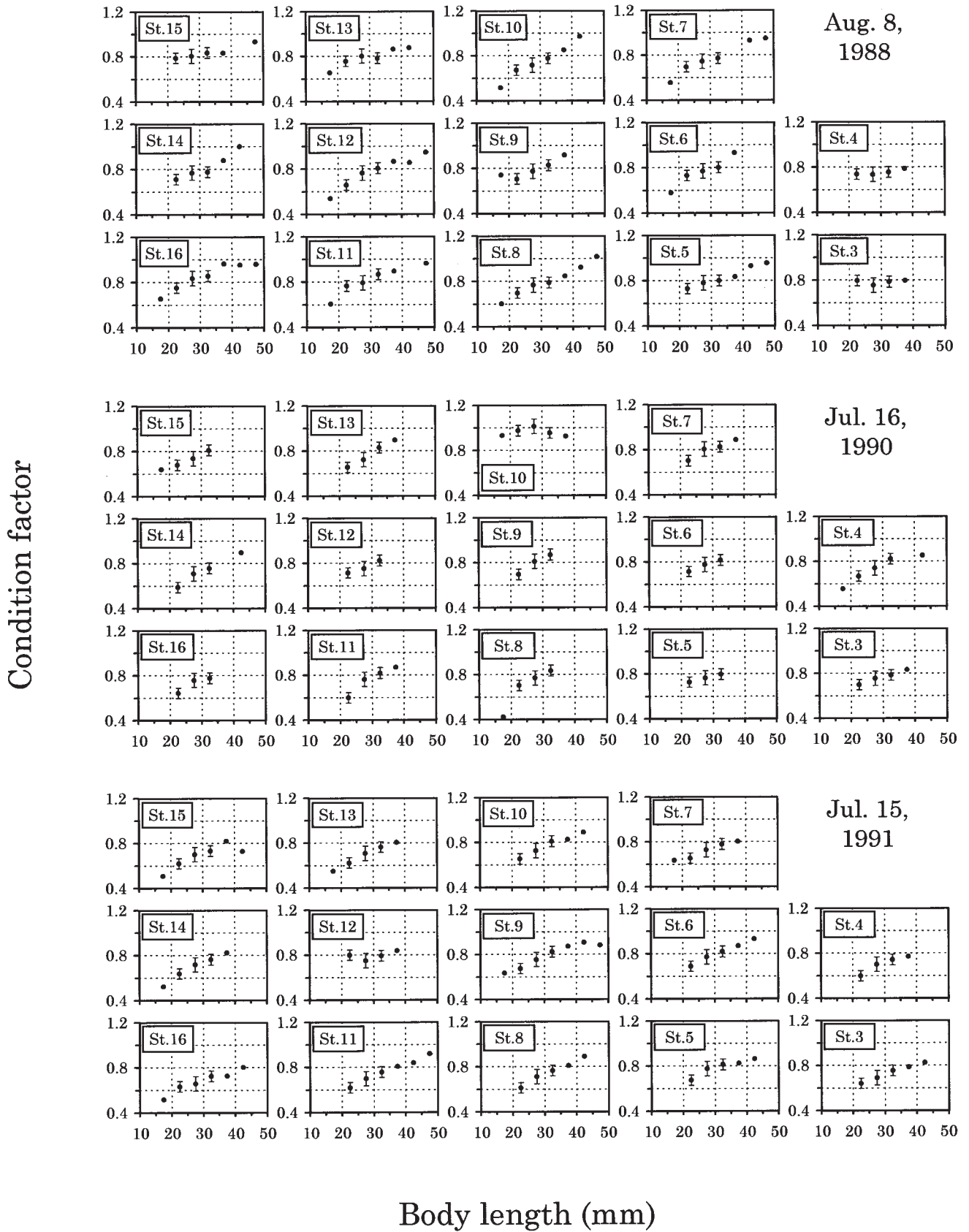


Fig. 34. Condition factors ( $BW (g) / BL (mm)^3 \times 10^5$ ) of 0+ aged wakasagi at each sampling station of Lake Abashiri on August 8, 1988, July 16, 1990 and, July 15, 1991.

Solid circles and error bars indicate mean values and standard deviations, respectively. The condition factors were calculated each body length class with 5 mm range.

した。ここで $a$ と $C$ はワカサギ卵に固有の定数である。さらに日暮・中井<sup>(103)</sup>、中井<sup>(104)</sup>、山本<sup>(105)</sup>は追試したそれぞれの実験値を日暮<sup>(102)</sup>の式に当てはめ、各特性値を算出した(Table 11)。ただしいずれの報告においても、上式を直線回帰に当てはめて求める過程で得られた $\log C$ を $C$ として記しているため、Table 11では上式を満たす $C$ の値に変換して示した。これらから幾つかの水温について、その水温下でのふ化日数を計算してみると、5°Cで26.3~53.0日、10°Cで17.2~25.0日、15°Cで11.2~11.8日、17.5°Cで8.0~9.1日となる。ただし各著者が上式を当てはめた水温範囲はそれぞれ異なるため、ここで行った計算値の中には場合によっては外挿となり、試算するのに適当ではない値も含まれている。なおYamada<sup>(106)</sup>は、ワカサギの卵発生観察で、11~12°Cの水温下で受精から孵化までに315時間(13.1日)という結果を得ている。

ワカサギのふ化適温に関しては、日暮・中井<sup>(103)</sup>が6°Cを下限、中井<sup>(104)</sup>が17.5°Cを上限としており、中井<sup>(104)</sup>や山本<sup>(105)</sup>が述べているように、その幅は相当に広い。

第2章で求めた産卵遡上盛期の水温が5°C前後であること、流下仔魚が最も多く採集された時期の水温が概ね10~15°C前後であったことから、これらの水温を上述の結果にそれぞれ当てはめると、網走湖産ワカサギのふ化に要する日数は約10~50日とかなり幅が広い。一方、流下仔魚が最も多く見られた時期が6月上旬~中旬であった1996年には、第2章で述べたように産卵遡上盛期に行われていると考えられる人工採卵作業が女満別川では4月15日~5月1日に行われており、これから考えるとふ化までに50日前後を要したことになる。同じく5月下旬から6月上旬に流下仔魚が最も多く見られた1997年の女満別川における採卵作業は4月11~20日の間に行われており、この場合にはふ化までに40~50日を要したことになる。ただし網走川で行われている同様の流下仔魚調査(松本好弘氏私信)では、流下のピークは1996年では女満別

川とほぼ同じ6月上旬~中旬であったのに対し、1997年では5月中旬から5月下旬の間にあり、女満別川に比べ1~2旬早い。人工採卵作業は毎年両河川間でほぼ同じ時期に行われており、1997年の網走川での採卵作業期間は4月13~21日であったことから、ふ化に要した期間は30~40日となって女満別川より短いことになる。その原因としては両河川間での水温差が想定される。しかし積算水温が実際に網走川の方が高かったかどうかは不明である。

いずれにせよ、ふ化に要する日数は水温に大きく左右される。網走湖産ワカサギの産卵河川は、卵の産出からふ化までの間、初夏に向けての水温上昇期にあり、水温は天候によって日間はもとより、同じ日の異なる時刻間でも大きく変動すると考えられる。ふ化時期の変動は仔魚の初期餌料との遭遇に影響を与え、結果として仔魚の生残・成長に影響を与えるであろう<sup>(107)</sup>。また卵発生中の水温の上下変動はワカサギ卵のふ化率にも影響を与える<sup>(105, 108)</sup>。このようなことから、今後は産卵場である河川の物理環境、特に水温の継続的な把握が必要となるであろう。

降河仔魚を採集した日(≡ふ化日)が遅くなるほど仔魚の全長は有意に小型化した。仔魚サイズの差は卵サイズの差として論じられることが多い<sup>(91, 109, 110)</sup>。卵サイズが産卵された時期によって変化することは多くの魚種で観察され、その原因についても種々論議されている<sup>(90)</sup>。卵サイズが雌親のサイズと相関を持つのだとすると、第2章で述べたように網走湖産ワカサギでも、産卵遡上親魚は産卵期後期になるに従い小型化することから、このことによってふ化時期の遅れに伴うふ化仔魚の小型化が説明されうる。

しかし網走湖産ワカサギの場合、産卵時期の遅れに伴う産出卵の小型化についても、雌親サイズと卵サイズの正相関についても、それらを証明する材料は今のところない。小川原湖産ワカサギで行われた、産出前の受精可

Table 11.  $Q_{10}$  and the coefficients of the formula,  $Te^{a\theta} = C$ , on the relationship between water temperature and days required until hatching from fertilization. Here  $\theta$  is the water temperature and  $T$  is the days and  $a$  and  $C$  are constants.

Reference	$a \log e$	$a$	$Q_{10}$	$\log C^*$	$C^*$
Higure (1925)	0.062	0.142	4.2	—	—
Higure and Nakai (1926)	0.065	0.15	4.5	2.050	112.2
Nakai (1928)	—	0.085	2.33	1.604	44.2
Yamamoto (1937)	0.060	0.138	3.98	1.950	89.1

\*  $C$  was recalculated from  $\log C$  because the  $\log C$  in this table had been expressed as  $C$  in the each reference.

能な成熟卵に対する計測では、親魚の体長は、卵径、卵湿重量、卵乾燥重量、卵組織像のいずれとも相関が認められない<sup>96)</sup>。ただし卵径や卵湿重量は卵黄蓄積時から排卵にかけて大きく変化するため、卵サイズの判定は十分慎重に行わなければならない<sup>97)</sup>。

さらにこれまで考えられてきた卵サイズとふ化仔魚サイズとの相関についても、過大評価であり相関は低いとする報告もある<sup>114)</sup>。また雌親サイズと卵サイズに関して、アユでは大型の個体ほど小型の卵を生むとされる<sup>112)</sup>。網走湖産ワカサギの降河仔魚の経時的小型化現象は、産卵時期の経時変化に伴う産出卵サイズの変化なども含め、新たな観点からの研究が求められる。

つぎに湖内で得た結果について考察する。稚魚ネットによる採集で用いた丸稚Aネットには、異なる2種の網地が用いられ、その大部分を目合の大きなもじ網が占めている。丸稚Aネットを用いての採集物の定量化には、後部の目の細かい部分の目詰まりによってもじ網部から採集対象物が抜けてしまうなど種々問題があることはすでに指摘されている<sup>113, 114)</sup>。さらに本研究ではろ水計を装着していないので、得られた採集個体数を定量化した値として扱うことには問題が残る。しかし本研究での採集時間は5分間と短く、目詰まり等の影響も長時間の曳網に比べれば低いと考えられることから、本調査で得た調査地点別採集個体数の値や、採集されたワカサギ仔稚魚の標本は、分布の動向、成長や発育段階を把握するための標本としては利用できると考えた。

湖内での稚魚ネットによる5月中の調査時には、ほとんどの場合、流入河川のある湖南西部の湖上流部で採集量が多かった。これは採集された仔魚が網走湖への流入河川である網走川や女満別川の産卵場から流下してきたことを示すものと考えられる。

ワカサギの産卵場は河川以外にも、石狩古川<sup>98)</sup>、霞ヶ浦<sup>99)</sup>、河口湖<sup>100)</sup>、宍道湖<sup>101)</sup>、桂沢人工湖<sup>102)</sup>、小川原湖<sup>25, 103-105)</sup>などでは湖岸にも形成される。網走湖でも、近くに流入河川が無い複数の湖岸近くの湖底から、ワカサギの発眼卵複数個が見つかっている(鳥澤 未発表資料)。したがって網走湖産ワカサギも湖内で産卵することはほぼ間違いない。しかし体長からふ化後間もないと思われる仔魚がこのように流入河川付近に偏って分布することは、主要な産卵場が湖内ではなく、流入河川である網走川や女満別川であることを示唆している。

その後曳き網による調査に移行する時期(7月中~下旬前後)になると、流入河川のある湖上流部に偏った分布から、湖全体に分布するようになった。しかし湖全体に平均的に分布することは稀で、多くの場合、いずれかの地点に偏った集中型の分布を示した。このような分布の

偏りには、まず餌の分布との関連を考える必要がある。

ワカサギ仔魚は卵黄を完全に吸収し尽くす前から摂餌を開始し<sup>115)</sup>、初期餌料としてはワムシ類が重要である<sup>94, 115-120)</sup>。ただしワムシ類単独ではなく、植物プランクトンとの混合摂餌が見られ<sup>115)</sup>、実験的にもワムシと植物プランクトンとの混合摂餌が仔魚の生残を高めることが確かめられている<sup>116)</sup>。その後成長するに従い、甲殻類、特にカイアシ類のノープリウスが次の段階の餌料として重要である<sup>115-117, 119, 120)</sup>。網走湖に分布するカイアシ類では、汽水性の*Sinocalanus tenellus*が常に卓越し<sup>121)</sup>、ワカサギ稚幼魚の重要な餌生物となっている<sup>119)</sup>。

石田<sup>122)</sup>は1948年6月~1949年6月までの間に得た体長2.4~12.9cmの網走湖産ワカサギ1,431個体の胃内容物を観察し、そこから甲殻類プランクトンを主体に多種生物を見出した。しかしその組成は、同時にネット採集で得た湖水中のプランクトン組成とは著しく異なる組成であることが多かった。元田<sup>79)</sup>も網走湖産ワカサギの胃内容物と湖水のプランクトンとを調べ、湖水中のプランクトン組成とワカサギ胃中に発見されるプランクトン組成が著しく異なること、個体によっても食餌組成に著しい違いがあることを述べ、その原因として、プランクトンの局部的単純集群の形成を想定した。また浅見<sup>123)</sup>は同様に1995年5~6月の間、ボンゴネットで採集したワカサギ仔魚の胃内容物と、バンドン採水器で採取した動物プランクトンを調べ、いずれもパッチイ分布するものの、両者の間に明瞭な関係は見いだせなかった、とした。さらにワカサギ仔魚は環境水中に優占する種を摂餌しているとした。したがって、想像されるワカサギ仔稚魚の遊泳力からも、おそらく彼らは、特定の餌生物の分布を追って移動しながら自らの分布様式を規定するのではなく、吹送流など物理的環境変動によって受動的に移動するのであろう。また明らかに湖どちらか一方の側に偏って分布していることが何度か観察されたが、これなども一定方向から連続的な風が吹き続けた結果であることが推察される。

稚魚ネットおよび曳き網によって採集されたワカサギ0+年魚の体長組成には、多くの場合複数の体長群が観察された。このようにワカサギの同一年級群内に複数の体長群が存在する例は、霞ヶ浦水系<sup>124, 125)</sup>や石狩川<sup>126)</sup>でも観察され、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る。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た現象であろう。しかし各体長群の構成比は調査時によって変化し、場合によっては各体長群の構成比が逆転することもあった。また分離された体長群の数が調査時期によ

って異なる場合もあった。このような現象が生じる原因としては、採集具の採集効率がワカサギの成長によって変化し、異なる体長群では採集効率に差が生じること、上述のとおりワカサギの分布が地点によって大きく偏っているため、調査では湖内全個体の体長組成を正確に把握できなかったこと、時期により体長群によって死亡率や湖内からの移出率に差があること、などが考えられる。現段階では、それらの原因について十分論議できる材料を持ち合わせていない。したがって、ある調査時期に見出された複数の体長群が、次の調査時期のどの体長群にそれぞれ相当するのかわ、安易に決めつけることは危険である。耳石日周輪を利用した日齢解析<sup>35, 36, 127, 128</sup> が必要であろう。したがって、ここではワカサギ0+年魚の成長曲線を求めることはしなかった。ただしワカサギ0+年魚の成長には明らかに年較差が見られたことは確かである。このことについては後の章で論ずる。

肥満度は体長40mm前後まで体長の増加とともに急増した。このことは、この時期のワカサギが相対成長も大きく変化しながら、体構成の発達過程にあることを示して

## 第4章 0+年魚の降海移動と生活史多型分岐

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、海で生活する時期を有する個体がいる。すでに1930年代にこのことを報告した佐野<sup>132</sup>によれば「産卵期は3月下旬ないし4月中旬で、(中略)卵は5月より6月の間にふ化して群泳網走川を下り海に出で河口付近にて1寸2, 3分に成長の後8月上旬より再び遡上して湖水に入り・・・」とある。またHamada<sup>29</sup>は網走湖に生息するワカサギは「春に降海し、10月中旬または下旬に湖へ遡上する」と報告している。

宇藤・坂崎<sup>33</sup>は、網走湖の流出河川である網走川でふくべ網(トラップ)を用いて、周年にわたってワカサギの降海・遡河行動を観察した。その結果、0年魚の降海移動時期は7~11月(盛期は主に8月上旬)、遡河行動時期は10~12月(盛期は11~12月)と翌年の4月であることを明らかにした。彼らはまた、ワカサギの遡河回遊型と淡水残留型の分岐は、成長と性成熟、あるいは生理的な違いと密接に関係しているとされるサケ・マス類とは異なる機構による可能性を指摘した。しかし彼らはその時点では、網走湖におけるワカサギの遡河回遊型と淡水残留型の分岐機構を十分論議するまでにはいたらなかった。

また片山<sup>35</sup>は、小川原湖産ワカサギにも遡河回遊型と淡水残留型のワカサギがあり、産卵期には前者が大型魚、後者が小型魚として産卵に参加し、それぞれの小川原湖産ワカサギの個体群維持に対する寄与水準はほぼ同レベ

いる。ワカサギは体長20~30mmのころ後期仔魚から稚魚に移行し<sup>36, 129-131</sup>、50mm前後ではほぼ未成魚に達し、後述するように60mm前後を超えると性成熟が始まり成魚となる。体長40mmを超えると肥満度の増加が鈍化するの、このような成長と呼応していると考えられる。また同一体長階級であっても調査地点により肥満度に差が見られたのは、場所によって餌条件に差があることが考えられる。しかし本研究では餌生物の採集は行っていないので、この点について十分論議する材料がない。ただし地点による肥満度の差に傾向的なものが見られなかったことは、仮に肥満度の差が餌条件によるものだとしたら、餌条件は場所によって固定されたものではないと言えるであろう。さらに後に述べる降河行動に向けて、ある肥満度状態のものが一定個所に集まる、といった現象も見られなかったことになる。

初期生活期のより詳しい解明には、今後餌生物に関する研究や日齢解析に加え、湖内における水温など連続的物環境情報の入手・蓄積が必要となろう。

ルであるとした。しかし彼もまた、なぜ生活史多型の分岐が生ずるのかまでは、明らかにできなかった。さらに宍道湖でも淡水残留型のほかに遡河回遊型の存在が示唆されているが<sup>133</sup>、その実態はほとんど不明のままである。

本研究では、まず網走湖産ワカサギ0+年魚の降海行動の日変動、年変動を明らかにし、さらにそれらを降海前および降海後の湖中残留0+年魚と対比することによって、降海型(遡河回遊型)と湖中残留型(淡水残留型)との分岐機構について考察した。

なお以下の降海行動に関する記述においては、湖から海に入るまでの移動行動全体を降海、そのうちの河川内での移動行動全体を降河、さらにそのうちの下流に向かう動きだけを限定して降下として区別して用いた。

### 1. 材料および方法

#### 1. 1. 降海行動の日周観察

網走湖の流出河川である網走川にふくべ網(トラップ)2カ統を設置し、ワカサギの降海行動を観察した。使用したふくべ網(Fig. 35)に用いた網地は、網目の一辺の長さが約2mm(220掛/50cm)のもじ網である。網走湖の流出河川である網走川のSt. 1(Fig. 36)に、このふくべ網1カ統を開口部を上流に、もう1カ統を下流に向けて、それぞれ上流側と下流側にほぼ1列に並べて設置した(Fig. 37)。

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回行った。各回とも、ふくべ網は調査開始約1時間前に設置し、調査開始の定刻時に、設置からその時刻までに入網したものをすべて除去してから調査を開始した。標本の採取は各回とも調査開始から偶数定刻時ごとに行った。それぞれのふくべ網に入網したワカサギはその場で選別し、10%ホルマリンで調査時刻・網の向きごとに固定・保存した。入網が多量であった場合にはその一部を部分標本とし、抽出比を記録した。採集したワカサギは後日体長・体重を測定した。

2時間ごとのふくべ網による採集調査と並行し、ふくべ網設置地点であるSt. 1 (Fig. 36) のやや上流側の定点 (Fig. 37) において、2時間ごとの物理環境を観測した。物理環境の観測では、まずメモリーSTDを用いて表層から水深20cmごとに水温を0.01℃単位で、塩分を0.01psu単位で観測した。また流向流速計を用いて、水面下約10cmおよび川底から約10cm上方における川の流軸方向の流向流速を0.1cm/secで観測した。さらに調査地点における川の水位を把握するため、河岸のコンクリート護岸上縁に設定した1定点から水面までの鉛直距離をメジャーを用いて1cm単位で計測した。

上記の観測値の表示にあたって、便宜的に流速は流向が湖向きである場合を正、海向きである場合を負の値として表示し、川の水位を表す河岸のコンクリート護岸上縁から水面までの鉛直距離は負の値として表示した。

網走湖からの流出河川である網走川全流程の物理環境の日周変化を把握するため、ふくべ網設置地点であるSt. 1での観測以外に、湖から海までの間にSt. A1～A3およびA5～A7の6地点を設け (Fig. 36)、1996年7月24日14時～7月25日14時の間に、約2時間ごとに各地点でメモリーSTDを用いて水温と塩分を深度ごとにそれぞれ0.01℃、0.01psu単位で測定した。なお網走川上に橋が架設されているSt. A2、A3、A5およびA6では各河床の最深部付近で橋上から、橋の架設されていないSt. A1およびA7では河岸から観測を行った。

1. 2. 降河河川内における降河個体の目視観察

降河中のワカサギの主に流向に対する行動を観察するため、前項の2カ統のふくべ網を用いた日周調査を行っている間、St. 1のふくべ網設置地点付近で降河中のワカサギ0+年魚の行動を肉眼で観察した。夜間はふくべ網による捕獲調査に影響を与えない程度に懐中電灯またはガソリンランタンを用いて観察を行った。またサケ・マス捕獲場が設置されているSt. A4付近に滞留していた群の観察を1996年8月15日から同年9月20日までの間、不定期に行った。

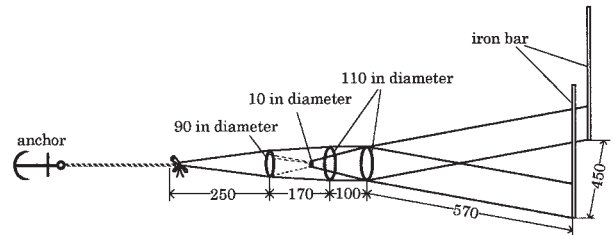


Fig. 35. Trap-net used for sampling of 0+ aged wakasagi at St. 1 in the Abashiri River.

Thick solid lines express ring frames made of stainless steel bar with diameter of 7.5 mm. Arabic numerals indicate sizes of net in cm. The net is spliced net with 2 mm bar measure meshes.

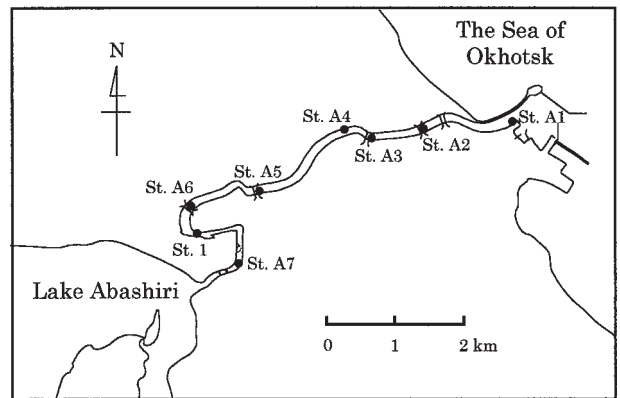


Fig. 36. Map showing stations where water temperature and salinity were periodically observed.

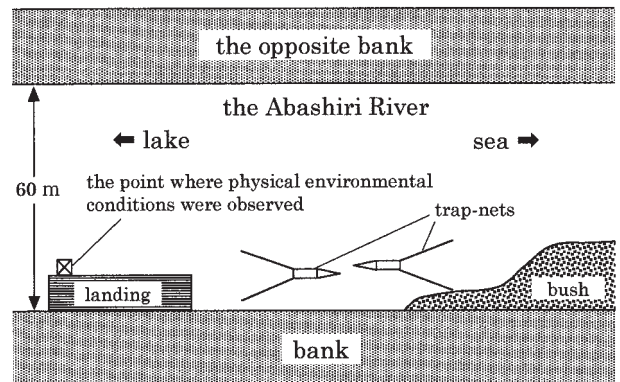


Fig. 37. The arrangement of trap-nets to study the daily movements of sea-run migrating 0+ aged wakasagi at St. 1 in the Abashiri River flowing out from Lake Abashiri.

### 1. 3. 降河河川上流部および下流部における体長比較

網走湖からの流出河川である網走川内における降海群の上流域と下流域での体長組成を比較するため、流出河川上流部と下流部でそれぞれ降海群を採捕した。

上流部の標本としては、後述する毎日の降海群量を把握するためSt. 1に継続して設置されていたふくべ網によって採集された個体を用いた。下流部の標本としては、サケ・マス捕獲場が設置されているSt. A 4 (Fig. 36) 付近に滞留していた個体を用いた。St. A 4における標本採集は直径33cm、目合約1mmのたも網を用いて行った。採集日はいずれも1996年8月15日であった。

採集した個体は、いずれも10%ホルマリンで固定・保存し、後日体長・体重を測定した。

### 1. 4. 降海行動の年別・日別観察

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、網走湖の流出河川である網走川にふくべ網（トラップ）を設置し、ワカサギの降海行動を観察した。

使用したふくべ網は降海行動の日周観察に用いたものと同じものである (Fig. 35)。なお使用したふくべ網の網地は、湖内での調査に用いた曳き網の魚捕部（コード・エンド）に用いられたものと同じである。このふくべ網を網走湖の流出河川である網走川のSt. 1 (Fig. 36) に、開口部を1981～1986年の間は上流に、1987年以降は下流に向けて設置した。

1987年から開口部を下流に向けて設置するようにしたのは、開口部を上流に向けて設置した場合、ゴミなどの混入が多く、毎日の網の保守と採集物の選別作業が大変であったためである。なお後述するとおり、開口部を下流に向けふくべ網を設置しても、開口部を上流に向けた場合に比べ入網量が減少するものの、十分標本を採集でき、降海行動の動態を把握することができると判断された。

ふくべ網の設置期間の詳細は各年ごとに整理しTable 12に示した。標本の採集は1980年代初期を除き、西網走漁業協同組合のワカサギ漁業に携わる漁業者が毎日交代で行ってくれた。

ふくべ網は毎日1回揚網し、入網したワカサギを選別し、その全重量または全個体数を記録した。さらに入網量が少ないときは全量、入網量が多いときはその一部を標本として採取した。残りの入網個体はそのまま現場で放流した。一部を標本とした場合は、抽出比を記録した。

標本として採取したワカサギは10%ホルマリンで固定・保存し、後日各標本ごとに標本全重量・個体数を秤量・計数し、現場で記録された抽出比を用いて実際に入網した

個体数を算出した。さらに全標本または一部の標本について、50～100個体をめどに体長・体重を測定した。

得られた測定データから、必要に応じて階級幅を1mmまたは2mmとした体長組成を求めた。体長組成の作成にあたって、数日間のデータをまとめて組成を算出した場合には、日別の体長組成を各日ごとの採捕個体数で重み付けした後にそれぞれを合計して組成を求めた。

### 1. 5. 湖中残留群(淡水残留型)と降海群(遡河回遊型)の体長・肥満度・体色等の比較

湖中残留群(淡水残留型)と降海群(遡河回遊型)との体型・体色などを比較した。なおここでいう湖中残留群は湖内で採集された個体という意味であり、これらの中には将来降海群となるものを含んでいる。しかし湖内で採集された個体は、各調査時点では降海行動を起こしていない、という意味においてこれらを湖中残留群と表現した。

まず体長組成を比較するため、第3章で述べた湖内での曳き網による調査および流出河川である網走川のSt. 1でのふくべ網による調査で得られた標本それぞれの体長組成を比較した。

次に、同上の調査で得た各時期ごとの体長・体重測定データから、下式により肥満度 ( $CF$ : condition factor) を算出し、比較した。

$$CF = BW/BL^3 \times 10^5$$

ここで、 $BW$ : 体重 (g)、 $BL$ : 被鱗体長 (mm) である。

求めた個体別肥満度から、体長階級幅5mmごとに肥満度の平均値と求めた平均値の95%信頼限界を算出した。算出された個々の肥満度から平均値などを求める計算においては、複数の調査地点または複数の調査日にわたるデータをひとつにまとめて処理する場合であっても、各標本ごとの採集個体数で重み付けすることなく、個々のデータをそのまま用いた。

さらに体型、体色などを比較するため、1997年8月4日には網走湖内から曳き網によって、同年8月6日には網走川のSt. 1からふくべ網によって0+年魚の標本を得、いずれも各標本の体長範囲全体を網羅するように9個体ずつ抽出し、生鮮のまま屋外で写真撮影した。標本の採取および撮影の日時は異なったので、撮影条件を全く同一にすることはできなかった。

### 1. 6. 初期生活期における塩分耐性

ワカサギの初期生活期における塩分耐性を調べるため、飼育実験を行った。実験はふ化後の経過日数別に3回行った。実験に用いた個体は、飼育によって得た孵化直後の個体、同じくふ化後約10日の個体、および網走湖から

Table 12. The term which the trap-net was being set at St. 1 in the Abashiri River to sample sea-ward migrating 0+ aged wakasagi.

The dates in parentheses indicate dates when the sampling was not carried out despite that the trap-net was being set.

Year	Term
1982	Jul. 15-Jul. 17, Aug. 2-Aug. 7, Aug.18-Aug. 20, Aug. 22-Aug. 28, Sep. 6-Sep. 11
1983	Aug. 2-Aug. 12, Aug. 18- Sep. 8
1984	Aug. 1-Aug. 24 (except Aug. 22)
1985	Jul. 31-Aug. 24
1986	Jul. 21-Aug. 13, Aug. 17-Aug. 26
1987	Jul. 23-Sep. 13
1988	Jul. 18-Aug. 13, Aug. 17-Sep. 13
1989	Jul. 18-Aug. 12, Aug. 17-Sep. 16
1990	Jul. 17-Aug. 13, Aug. 17-Sep. 8
1991	Jul. 16-Aug. 13, Aug. 17-Sep. 12
1992	Jul. 15-Aug. 13, Aug. 17-Sep. 5 (except Aug. 30-31, Sep. 2 and Sep. 4)
1993	Jul. 15-Aug. 13, Aug. 17-sep. 30 (except Sep. 9 and Sep. 27-28)
1994	Jul. 15-Aug. 12, Aug. 17-Sep. 10
1995	Jul. 1-Aug. 12, Aug. 17-Sep. 10
1996	Jul. 1-Sep. 30

8月上旬に得た天然個体である。

ふ化直後の個体は、1997年5月16日に女満別川で投網によって採捕した親魚から乾導法により得た人工受精卵を飼育して得た。直径13.5cm深さ5cmのガラスボウルの底に薄く敷いた1～3mm径の脱塩した海砂の上に、人工受精卵を重ならない程度に均等に蒔き、あらかじめ塩素を中和しておいた水道水をボウル容積の半量ほど入れて、庫内温度を15℃に設定したインキュベーター内で飼育した。飼育期間中の換水等は第2章のふ化実験と同様に行った。仔魚は1997年5月26日夜に一斉にふ化し出した。ふ化仔魚はそのまま1晩放置後、翌日実験に供した。

ふ化後約10日の個体は、北海道立水産孵化場と西網走漁業協同組合が共同で行っていた実験用に、網走湖畔呼人漁港近くのワカサギ人工ふ化施設内で飼育していた個体を譲り受けて使用した。これらの個体は人工ふ化施設内のふ化水槽で1997年5月9～11日の間にふ化した仔魚を、湖水を流水として供給したアクリルパン水槽内で継続飼育していたものである。そこから1997年5月21日午後、サイフォンを利用して百数十個体を運搬用容器に採取した。なお運搬容器には容量20ℓの円筒形密閉タンクを用いた。運搬容器に採取した個体はそのまま研究室に持ち帰り、エアレーションしながら室温にて実験に使用するまで一晩静置した。その間に生き残った元気な個体のみを実験に用いた。

野外採集によって得た個体は、1997年8月4日、第3章で述べた湖内での曳き網調査時にSt. 10 (Fig. 23) で得た。

曳き網によって採集された個体を、網の魚捕部開口部を湖面上に開いて網自体は湖水中に維持したまま、柄杓を用いて湖水ごとすくい取り、上記と同様の運搬容器3つに分けて入れて、調査終了後研究室に運んだ。研究室に運び込んだ個体はあらかじめ湖水を張り、投げ込み式恒温器により水温を湖水とほぼ同じ23℃に設定しておいたコンテナに移した。なお魚をコンテナに移すときには、いったん運搬容器のビニール袋ごとコンテナに入れ、1時間ほど放置して水温をなじませてから、コンテナに放した。コンテナの水は水温をそのままに維持し、市販の上面ろ過器でろ過と曝気を行いながら、実験に使用するまでそのまま2日間無給餌で静置した。その間に死んだ個体は随時取り除き、生き残った元気な個体のみを実験に用いた。

実験にはいずれも塩分濃度の異なる4つの実験区を設けた。第1の実験区は淡水区で、採水後1週間以上室温で放置して塩素を中和した水道水を用いた。第2の実験区は湖水区で、実験を行う直前に網走湖から採水した湖水を希釈せずそのまま用いた。第3の実験区は1/2海水区で、研究室前のオホーツク海から採取した海水を、あらかじめ塩素を中和しておいた水道水で塩分15psuに調整したものをを用いた。第4の実験区は海水区で、1/2海水区同様に海水を30psuに調整したものをを用いた。海水と湖水は、ろ紙を通してろ過した後に実験に使用した。ただし実験前の馴致飼育に用いた湖水は、ろ過せずそのまま使用した。

1回目と2回目の仔魚を用いた実験では市販の60cmア

クリル水槽(幅60cm×奥行30cm×高さ36cm)1基と、容量1ℓのピーカー4つを用いた。まず60cm水槽の中にステンレス製の棚を配し、その上に上記の塩分濃度の異なる水をそれぞれ約1ℓずつ入れたピーカー4つを載せた。次にピーカーの肩が水面上に4～5cm程度出るようにして、アクリル水槽に水道水を注入した。アクリル水槽内の水は設定温度を15℃にした投げ込み式恒温器を用いて恒温とした。さらに水槽内の温度差がなくなるようエアストーンにより水槽内の水を循環させた。

3回目の野外採集した個体を用いた実験では、上記と同様の市販の60cm水槽4基を用い、それぞれに上記の塩分濃度の異なる水を入れて実験に用いた。水槽の水は設定温度を23℃にした投げ込み式恒温器を用いて恒温とした。

実験開始時には、仔魚を用いた実験では駒込ピペットを、野外採集した個体を用いた実験では市販の小型観賞魚用たも網を用いて、それぞれの馴致飼育容器から各実験区とも30～40個体ずつを各ピーカーまたは水槽に移した。このとき、個体数の短時間での正確な計数は困難であったので、ハンドリングによる供試魚へのダメージを極力少なくするため、あえて実験区間で個体数を正確にそろえることはしなかった。

供試魚を各ピーカーまたは水槽に入れてから、いずれも1, 2, 4, 6, 24, 48および72時間後に各実験区ごとに死亡個体を取り出し標本瓶に入れ、10%ホルマリンで固定・保存した。定時の観察時には実験区ごとに水温を計測した。塩分は実験開始時と終了時に塩分計を用いて計測した。実験期間中は一切給餌しなかった。

すべての実験終了後、生き残った個体は直ちに10%ホルマリンで実験区ごとに固定・保存した。各実験区ごとの供試個体数は実験終了後に途中で死亡した個体数と、最終的に生き残った個体数を計数することによって、事後的に把握した。これを基に各経過時間ごとの生残数と生残率を算出した。

## 2. 結 果

### 2. 1. 降河河川における物理環境の日周変動

Fig. 38にSt. A 1～A 3, A 5～A 7およびSt. 1各地点の、1996年7月24日14時から7月25日14時の間における、約2時間間隔ごとの深度別塩分および水温の観測結果を示した。この図から、St. A 6から上流側は終日全層が淡水に近い低鹹水域、St. A 2から下流側の下層域は終日海水域であることが分かった。ただし満潮時(1996年7月24日20時10分)前後の18:00～02:00の間には、St. A 2よりも上流側にも下層の塩水楔が進入し、7月24日22時50分には、その先端がSt. A 5を越えたことが観測さ

れた。これに伴い下層が常時塩水域である下流域でも、上記の満潮時前後には、塩水楔の層厚がそれ以外の時に比べ増大していることも分かる。なお塩水楔が最も上流部まで入り込んだのが観察されたのは23時前後の観測時であり、実際の満潮時刻20時10分からはおよそ3時間ほど遅れていた。また調査期間中にその先端がSt. A 6を越えることは観測されなかった。同様に水温の観測結果からも、観測時低鹹水域より低温であった塩水域の水温が指標となって、上記と同様の潮汐周期に連動した塩水楔の挙動が間接的に観察された(Fig. 38)。

St. 1での流向流速および水位の経時変化には、上記の流出河川全体の潮汐周期に連動した水の動きと合致する現象が観察された(Fig. 39)。まず川の流れの流向流速は表層、底層共にそれぞれの日の潮汐周期と連動して変化し、干潮時には海に向けての速い流れ(負の大きな値)を示し、満潮時前後では流速は極端に減衰し、一時的には逆流現象(正の値)も観察された。St. 1での水位も流向流速とほぼ同じ変化を示した。すなわち水位は、干潮時には負の大きな値を示して大きく下がり、満潮時には負の小さな値を示し、水位は上がった。このような現象は、2回目調査時の1996年8月8～9日の間、3回目調査時の1996年9月12～13日の間にも観察された(Fig. 39)。

### 2. 2. 降海行動の日周変化

開口部をそれぞれ上流および下流に向けて設置されたふくべ網による各時間帯ごとにおける0+年魚採捕個体数の変化を、物理環境の変化と共にFig. 39に示した。Fig. 39に棒グラフで示した0+年魚の採捕個体数のうち、正の値は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を示し、上流向きの移動を表わす。一方負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を示し、下流向きの移動を表わす。

1996年7月24日から9月13日までの間に3回繰り返された0+年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た。ただし1996年8月9日6～8時の間に、開口部を上流に向けたふくべ網で採捕された個体数は、日の出後にもかかわらず他の時間帯に比べて多くの採捕個体数を示した。調査地点すぐ上流にはボート競技の船着き場があり(Fig. 37)、8月のこの調査時、調査河川を利用したボート競技の合宿があり、朝と夕方の一時期、この船着き場では頻りにボートが出艇・着岸した。6～8時の間、日の出後にもかかわらず他の時間帯に比べて多くの採捕個体数を示したのは、これらの影響も考えられる。



つぎに同じ夜間であっても、下流向きの移動と上流向きの移動の経時変化は背反的に生じた。すなわち下流向きの移動は川の流れが海に向かう順流の時に生じ、上流向きの移動は川の流れが湖に向かう逆流の時に生じていた。

同一条件下における移動量の昼夜間の差を検定するため、3回の調査時ごとに、海に向かう移動（開口部を上流に向けたふくべ網による採捕個体）と湖に向かう移動（開口部を下流に向けたふくべ網による採捕個体）に分け

たそれぞれの3流速区分（0cm/sec以上、-20cm/sec以上0cm/sec未満、-20cm/sec未満）ごとの、それぞれの昼夜間での採捕個体数に差はないと仮説してカイ二乗検定を行った（Table 13）。ただし、対となる条件の観察値が得られなかった場合と、採捕個体数が少なく期待度数が5個体に満たなかった場合は、検定の対象外とした。その結果、同一条件下での昼夜間の比較が行えた10組すべてで昼夜間の採捕数に有意な差があると判定された。これらのうち、ポート競技合宿によるポートの往来が頻繁で

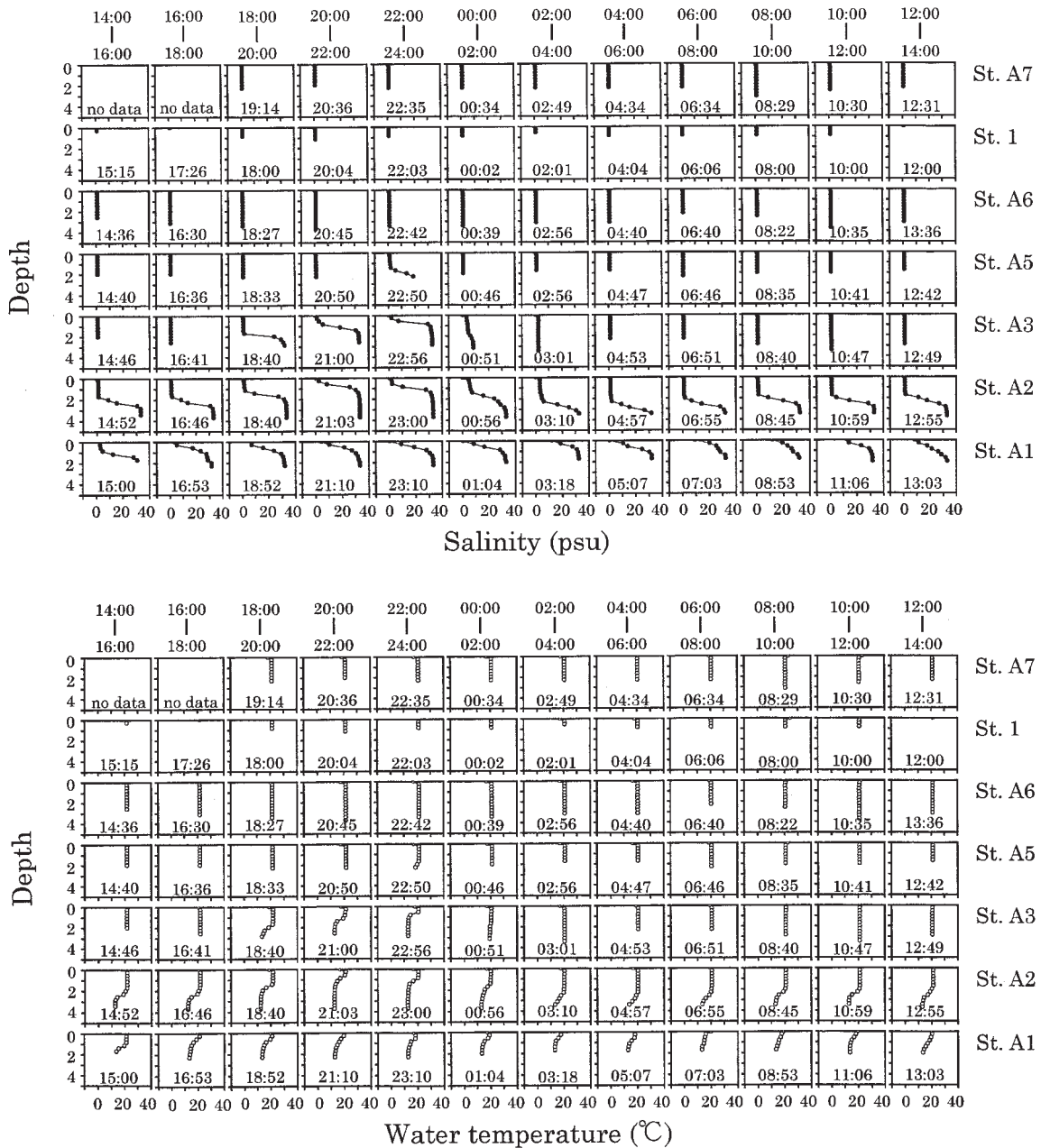


Fig. 38. The temporal change of vertical distribution of salinity and water temperature at each station in the Abashiri River between Lake Abashiri and the Sea of Okhostk on June 24-25, 1996.

あった影響を受けたと考えられる1996年7月24~25日の流速 $-20\text{cm/sec}$ 未満の場合1例を除き、その他すべての場合において夜間に採捕個体数が多かった。以上のことから採捕数には昼夜で差があり、夜間に有意に多いと判断された。

明らかに採捕数が多いと判断された夜間のデータのみを用いて、3回の調査時ごとに、海に向かう移動と湖に向かう移動ごとに3区分した流速( $0\text{cm/sec}$ 以上,  $-20\text{cm/sec}$ 以上 $0\text{cm/sec}$ 未満,  $-20\text{cm/sec}$ 未満)それぞれの採捕個体数について、流速によって移動方向に差はないと仮説して、カイ二乗検定を行った。その結果いずれの場合においても、流速区分ごとの採捕個体数は、海に向かう移動と湖に向かう移動間で異なるという結果が得られた

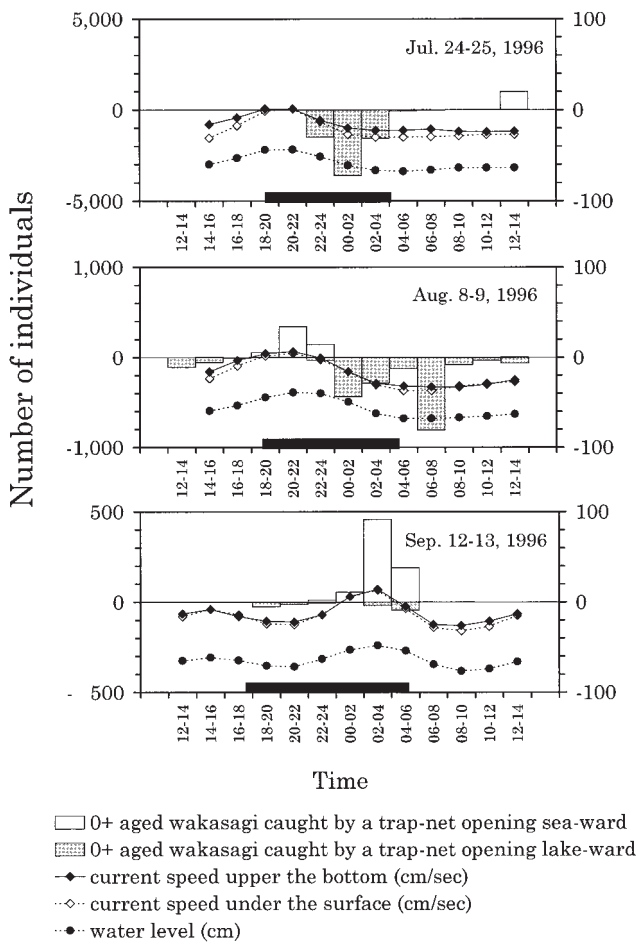


Fig. 39. Temporal changes of the number of 0+ aged wakasagi caught by a trap-net opening lake-ward and a trap-net opening sea-ward, current speeds under the surface and upper the bottom, and water level at St. 1.

Negative values indicate sea-ward movement. Closed bars along horizontal axes indicate nocturnal periods.

(Table 14).

開口部が上流側に向いたふくべ網と下流側に向いたふくべ網による採捕個体数の比率を見ると (Fig. 39), 7月24~25日では上流向きの網で採捕された個体数の方が多く、8月8~9日では下流向きの網で採捕された個体数がやや増え、9月8~9日では下流向きの網で採捕された個体数が上流向きの網で採捕された個体数を上回った。

1+年魚と思われる大型の個体も設置したふくべ網に入網した。ただし1+年魚の入網は3回の調査すべてを合計して68個体のみで、0+年魚に比べると非常に少なかった。これらの入網もほとんどが日没から日の出までの夜間に限られた。

調査時期別の上流向きの網と下流向きの網で採捕された0+年魚それぞれの体長組成を、各時間帯ごとの体長組成を各時間帯ごとの採捕個体数で重み付けして得た (Fig. 40)。各調査時期ごとの上流向きの網と下流向きの網で採捕された0+年魚の体長は相互に非常によく似た組成を示した。

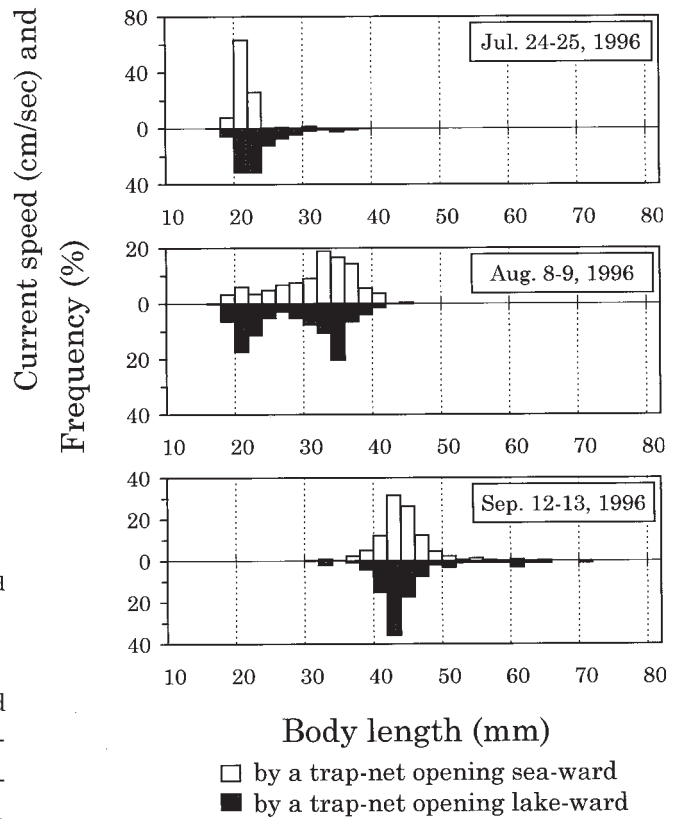


Fig. 40. Comparison of body length between the 0+ aged wakasagi caught by a trap-net opening lake-ward and the wakasagi by a trap-net opening sea-ward.

Table 13. Comparison between the daytime and nighttime catches (the number of individuals every two hours) of sea-ward migrating and lake-ward migrating 0+ aged wakasagi, respectively, at St. 1 in the Abashiri River in 1996.

Date	Current speed (cm/sec)		Sea-ward migration		Lake-ward migration	
			Daytime	Nighttime	Daytime	Nighttime
Jun. 24-25, 1996	≥ 0	Inds./2hr	-	12	-	10
		chi-square	-	-	-	-
		P	-	-	-	-
	-20 ~ 0	Inds./2hr	0	1,505	2	2
		chi-square	1,505.00	-	-	-
		P	<0.01**	-	-	-
	-20 >	Inds./2hr	21	2,587	170	1
		chi-square	2,524.18	-	167.19	-
		P	<0.01**	-	<0.01**	-
Aug. 8-9, 1996	≥ 0	Inds./2hr	-	2	-	343
		chi-square	-	-	-	-
		P	-	-	-	-
	-20 ~ 0	Inds./2hr	8	469	0	54
		chi-square	445.54	-	54.00	-
		P	<0.01**	-	<0.01**	-
	-20 >	-20	195	284	9	74
		chi-square	16.74	-	50.43	-
		P	<0.01**	-	<0.01**	-
Sep. 12-13, 1996	≥ 0	Inds./2hr	-	12	-	257
		chi-square	-	-	-	-
		P	-	-	-	-
	-20 ~ 0	Inds./2hr	1	26	0	201
		chi-square	22.65	-	201.00	-
		P	<0.01**	-	<0.01**	-
	-20 >	Inds./2hr	0	19	1	0
		chi-square	18.02	-	-	-
		P	<0.01**	-	-	-

### 2. 3. 降河個体の遊泳行動

日周調査時および下流のSt. A 4における降河個体の観察では、いずれの地点においても、また昼夜間を問わず、降河中のワカサギ0+年魚が、積極的に下流に向けて遊泳する行動が観察されることはなかった。観察したワカサギはいずれも一時的に体を反転する場合を除き、常に流れに頭を向けて定位するがごとくに相対的に流れに逆らって遊泳していた。したがって川の流れが満潮時逆流した時には、頭を海の方に向けて遊泳していた。しかしこの場合にあっても、海の方に向けて積極的に進んでいくことはなく、その場に定位するがごとくに、流されない程度に流れに逆らって遊泳していた。この点、同時に観察された降海中のイトヨ *Gasterosteus aculeatus aculeatus*

が流れの向きに関わらず、積極的に海に向かって帯状になって遊泳していたのと対照的であった。

St. A 4で見られた群は、満潮時以外の川の流れが海に向かっていている時はSt. A 4付近の両岸に沿い、流れに頭を向けて滞泳していたが、上げ潮時から満潮時にかけて流れが止まると、河岸から姿を消した。しかし流れが逆流となると速くなると、再び河岸に沿って姿を現した。さらに満潮時から引き潮時にかけて流れが止まると再度河岸から姿を消し、干潮時下流に向けての流れが速くなると再び河岸に姿を現した。

このようにSt. A 4に滞泳していたワカサギ降海群は、流れの止まる前後に河岸から姿を消したほかは、常にSt. A 4付近でその姿を見ることができた。しかし1996年9

Table 14. Comparison of the nighttime catches (the number of individuals every two hours) between seaward migrating and lake-ward migrating 0+ aged wakasagi at St. 1 in the Abashiri River in 1996.

Date	Current speed (cm / sec)	Sea-ward migration	Lake-ward migration
Jun. 24-25, 1996	≥ 0	12	10
	-20 ~ 0	1,505	2
	-20 >	2,587	1
	chi square	1,430	
	P	<0.01**	
Aug. 08-09, 1996	≥ 0	2	343
	-20 ~ 0	469	54
	-20 >	284	74
	chi square	659	
	P	<0.01**	
Sep. 12-13, 1996	≥ 0	12	257
	-20 ~ 0	26	201
	-20 >	19	0
	chi square	167	
	P	<0.01**	

月20日以降、まったくその姿を見ることができなくなった。

2. 4. 降河河川上流部および下流部における体長比較

1996年8月15日に網走湖からの流出河川である網走川の上流域St. 1と下流域St. A4で採集された0+年魚の平均体長(±SD)は、St. 1において30.5(±5.9)mm、St. A4においては35.0(±4.3)mmで、下流域のSt. A4の方で大きな値を示した(Fig. 41)。Mann-WhitneyのU検定の結果、両者間には有意な差が認められた。

2. 5. ふくべ網による日別降海行動の把握

1981~1996年にSt. 1でふくべ網により採集されたワカサギ0+年魚の日別入網個体数をTable 15に示した。括弧内の数字は、盆休みなどで調査が中断した期間の値を補正するため、中断日を挟む前後2日の実測値と調査中断期間の日数から求めた直線関係から、各中断日に実測値を比例配分して埋めた値である。なお中断期間が5日を超えて長期にわたった場合、および採集記録からは採集作業を行わなかったのか、あるいは採集作業は行ったが採集個体数が皆無であったのかが明らかでなかった場合には、この補正処理は行わなかった。これらの日別採集個体数から、各年ごとの調査日数当たりの日平均採集個体数を求めた(Table 15)。このようにして算出した日平均採集個体数を、年別の0+年魚の降海移動群量指数とし

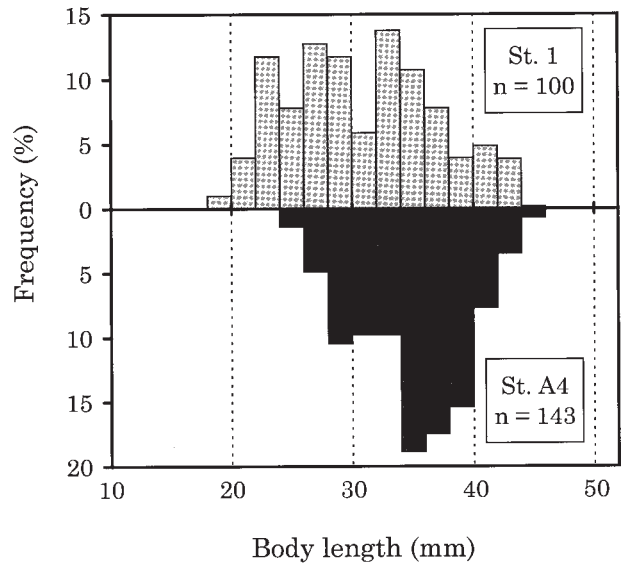


Fig. 41. Comparison of body length of 0+ aged wakasagi between at St. 1 and at St. A4 in the Abashiri River on August 15, 1996.

Mann-Whitney U test :  $n_1 = 143, n_2 = 100, U = 3939.5, z = 5.95, P < 0.001^{**}$ .

た。

ふくべ網の開口部を上流に向けて設置した1982~1986年の間と、下流に向けて設置した1987~1996年の間の降海群量指数を比較すると、それぞれの平均値は前者が10,255、後者が1,634と、開口部を上流側に向けた場合の方がはるかに高い値を示した。日別の採捕個体数を比較しても、前者は後者に比べ明らかに高い値を示す日が多かった(Table 15)。

一方、降海移動群量指数を開口部の設置向きが同じ年同士で比較した場合、1982~1986年が524~27,245の範囲、1987~1996年が90~7,579の範囲であり、いずれの場合においても年による降海移動群量の変動が大きいことが分かった(Table 15)。

Fig. 42にTable 15で得た日別採捕個体数を基に、5点(日)移動平均により日変動を平滑化した日別採集個体数を示した。また満月の日と新月の日をそれぞれ白丸と黒丸で示した。ふくべ網の開口部を上流に向けた1982~1986年においても、開口部を下流に向けた1987年~1996年においても、満月あるいは新月の日前後に山のある、概ね14日前後を周期とした日別採集個体数の変動がみられた。また季節的には日別採捕個体数の山は7月中旬~9月中旬の間に見られた。一例として1992年の日別採捕個体数の時系列データを基に、1992年7月14日から8月2日までの20日間の日別採捕個体数を独立変数、それから1日ずつずらした各20日間ずつの日別採捕個体数を従属

Table 15. Daily change in the number of individuals of seaward migrating 0+ aged wakasagi caught by a trap-net at St. 1 in the Abashiri River.

The numerals in parentheses indicate the data on days when the sampling was not carried out despite that the trap-net was being set. Such numerals were calculated by liner regressions between the values just before and just after the vacant days.

date	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996
1-Jul															
2-Jul														0	0
3-Jul														0	0
4-Jul														0	0
5-Jul														0	0
6-Jul														0	0
7-Jul														6	0
8-Jul														12	0
9-Jul														4,905	0
10-Jul														667	0
11-Jul														702	0
12-Jul														942	0
13-Jul														402	0
14-Jul														153	0
15-Jul														400	0
16-Jul	345										1,862	0	47	44	8
17-Jul	53									1,794	3,261	0	1,043	5,260	0
18-Jul									7,019	5,840	39,636	0	1,572	6,488	0
19-Jul							4,735	2	6,621	1,427	6,920	7	129	30,480	59
20-Jul							4,521	846	5,555	2,852	333	2	888	129	408
21-Jul							753	503	16,097	402	2,349	16	637	15	640
22-Jul					0		2,765	619	21,466	319	10,380	0	2,804	250	2
23-Jul					0		224	48	5,903	143	195	0	1,329	2,280	365
24-Jul					0	30	334	18	46,644	1,019	177	0	578	1,192	387
25-Jul					103	230	1,295	16	32,141	908	21	7	409	7,008	43
26-Jul					182	383	1,200	5	2,946	6,834	227	8	1,044	2,631	1,412
27-Jul					493	4	4,704	3	306	7,086	107	28	348	1,248	619
28-Jul					324	277	4,963	18	715	2,279	2,081	0	34	644	239
29-Jul					4,070	3	57,866	159	1,039	5,620	691	2	161	1,230	668
30-Jul					93	1,322	90,091	227	506	426	610	5	76	629	3,060
31-Jul					8	371	95,746	224	15	8,195	9,309	0	0	284	295
1-Aug				73,494	0	580	24,330	2,174	33	961	2,706	1	139	24	250
2-Aug			64,100	36,183	2	421	14,659	203	319	2,241	503	0	133	0	21
3-Aug	581	1,926	28,017	3,634	2,212	547	28,309	5,739	88	84	638	0	360	14	2
4-Aug	333	948	21,675	6,120	161	323	305	155	138	261	9,316	3	369	19	8
5-Aug	1,189	1,676	25,000	13	384	12	276	124	623	1,243	268	11	79	62	38
6-Aug	364	280	0	655	23	185	46	227	1,105	766	584	0	61	243	66
7-Aug	31,885	2,832	72,400	0	2,408	31	3,261	34	3,270	548	34	0	21	93	4,670
8-Aug		57,893	15,079	0	3,525	88	4,032	72	2,256	46	6	0	58	195	664
9-Aug		39,664	0	9	1,336	211	5,666	6	25	10,735	588	0	44	383	549
10-Aug		148,552	0	45,879	3,344	10	822	1	41	242	2,540	2	31	475	793
11-Aug		130,613	8,210	16,561	63	369	1,149	15	506	628	123	0	15	182	778
12-Aug		79,934	0	17,154	10	199	1,402	12	2	18	151	8	0	398	1,679
13-Aug			4,362	20,987	30	38	175	(44)	1	101	2,627	1	(2)	(341)	1,770
14-Aug			16	99	(24)	196	(866)	(75)	(93)	(79)	(2,102)	(7)	(4)	(283)	2,636
15-Aug			496	10,245	(18)	133	(1,557)	(107)	(185)	(110)	(1,578)	(13)	(6)	(226)	2,136
16-Aug			16	15,454	(13)	0	(2,248)	(138)	(277)	(140)	(1,053)	(20)	(7)	(168)	553
17-Aug			45	7,429	(7)	8	(2,939)	(170)	(369)	(171)	(529)	(26)	(9)	(111)	682
18-Aug			1	182	1	18	3,630	201	461	201	4	32	11	53	64
19-Aug	657	246,100	7	46	0	81	1,306	500	83	54	101	25	10	347	232
20-Aug	589	12,140	1	28	18	233	17,067	40	406	1,064	137	41	5	193	0
21-Aug		4,215	2	27	0	276	1,412	3	40	197	779	0	6	243	0
22-Aug		5,107		0	1	69	991	1	7	164	971	0	4	190	67
23-Aug	419	4,441	1	46	9	142	939	5	2	1,770	887	7	20	172	89
24-Aug	1,395	11,995	30	17	0	551	8,232	12	4	350	1,423	10	15	233	525
25-Aug	1,048	9,247			0	197	2,993	3	2	511	1,439	16	5	84	271
26-Aug	667	36,191			2	446	2,642	24	10	111	4,595	12	6	103	583
27-Aug	647	18,792				440	1,356	41	2	32	506	12	12	160	2,488
28-Aug	71	17,945				493	912	113	1	26	4	224	85	119	151
29-Aug		2,549				51	1,899	576	16	5	516	30	8	58	280
30-Aug		782				325	1,294	108	7	41		3	7	3	429
31-Aug		4,251				34	4,698	56	38	0		197	22	3	29
1-Sep		876				31	16,596	136	1	0	2	0	128	0	4
2-Sep		631				0	1,100	88	75	41		355	60	11	2
3-Sep		119				5	136	45	70	4	3	857	4	37	43
4-Sep		232				3	467	4	35	31		733	80	30	221
5-Sep		915				319	795	2	12	90	1	13	4	28	0
6-Sep		3,618				206	523	5	1	1,121		1	1	32	539
7-Sep	28	63				185	579	12	1	85		2	0	62	131
8-Sep	54	59				82	350	15	3	356		200	0	9	240
9-Sep	63					88	145	16		292			0	35	11
10-Sep	101					39	145	9		0		434	0	18	262
11-Sep	40					135	330	39		42		711			181
12-Sep						5	165	13		0		334			416
13-Sep						4	45	18				462			206
14-Sep								40				612			276
15-Sep								70				557			76
16-Sep								14				82			186
17-Sep												292			12
18-Sep												124			19
19-Sep												0			16
20-Sep												0			124
21-Sep												6			30
22-Sep												3			41
23-Sep												5			83
24-Sep												21			240
25-Sep												4			78
26-Sep												73			53
27-Sep															
28-Sep															
29-Sep												0			
30-Sep												32			
total days	40,529	844,586	239,458	254,262	18,864	10,429	431,986	14,192	157,581	70,105	114,873	6,689	12,930	73,440	34,198
mean	2,026	27,245	10,884	10,594	524	201	7,579	237	2,973	1,209	2,393	90	227	1,034	393

変数とした自己相関係数を30日周期まで求め、Fig. 43に示した。5%有意水準で正の有意な相関が認められたのは、1日、13~17日および26日周期の場合であり、8日および9日周期では負の有意な相関が認められた。この正の周期性を示した日数はほぼ1/2月齢周期の整数倍前後に相当し、図で見た日別採捕個体数のピークがほぼ満月あるいは新月の大潮時と重なるという結果と一致した (Fig. 42)。

さらにFig. 42からは、降海パターンには年によって時期と継続期間に差があることが読みとれる。まず降海行動の盛期が、1994年や1995年のように早い時期である年と、1993年のように遅い時期である年がみられることである。また降海の継続期間も、1993、1994および1995年のように短期間で終了する年と、1987年や1996年のよう

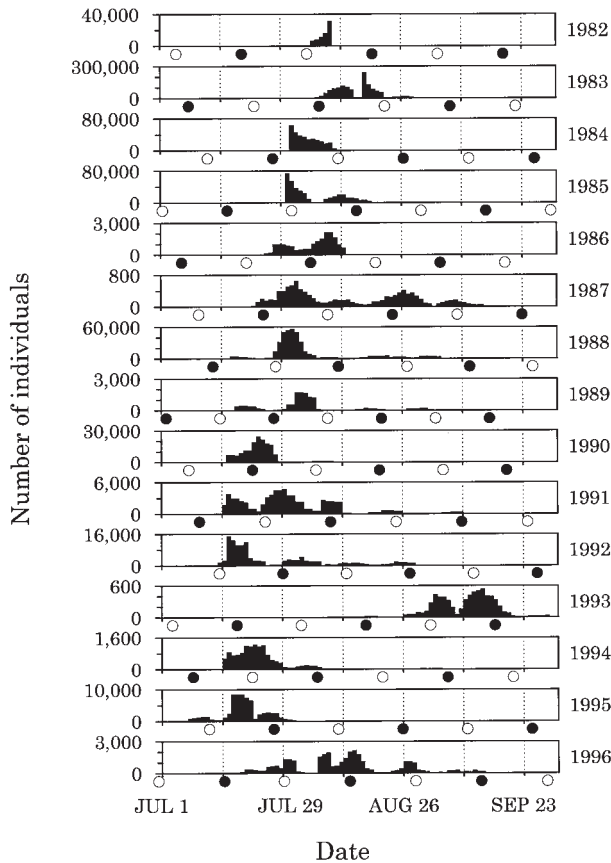


Fig. 42. Five points moving average of daily captures of sea-run migrating 0+ aged wakasagi caught by a trap-net at St. 1 in the Abashiri River.

Open circles and closed circles under horizontal axis are the days of full moon and new moon, respectively.

に長期にわたって続く年がみられることである。

年による降海パターンを標準化するため、調査期間中の総採捕個体数を100%とした日別の累積採捕個体数の変化をFig. 44に示した。Fig. 44では、累積頻度が早くに50%に達した年は、早くに降海のピークを迎え、累積頻度が50%に達するのが遅れた年は、降海のピークを向かえたのが遅かったことを示す。さらに累積頻度曲線の描く勾配が急である年は降海が短期間に集中して行われ、その傾きが緩やかである年は降海が長期にわたってだらだらと継続したことを示している。なおFig. 44には、ふくべ網の設置方法が同一である1987~1996年の結果のみを示した。

これら年ごとの降海群量の多寡、降海ピークの時期、および降海行動の時期的集中度を具体的に評価するため、それらを指数化した (Table 16)。降海群量指数は調査日数当たりの平均採捕個体数である。降海ピークの時期はFig. 44において採捕個体数の累積頻度が50%を超えた日とした。そして降海行動の時期的集中度は同じく採捕個体数の累積頻度が25%を超えた日から75%を超えた日までの日数とした。なおこれらの評価は、降海群を採捕するふくべ網の開口部を下流側に向けて設置して調査を行った

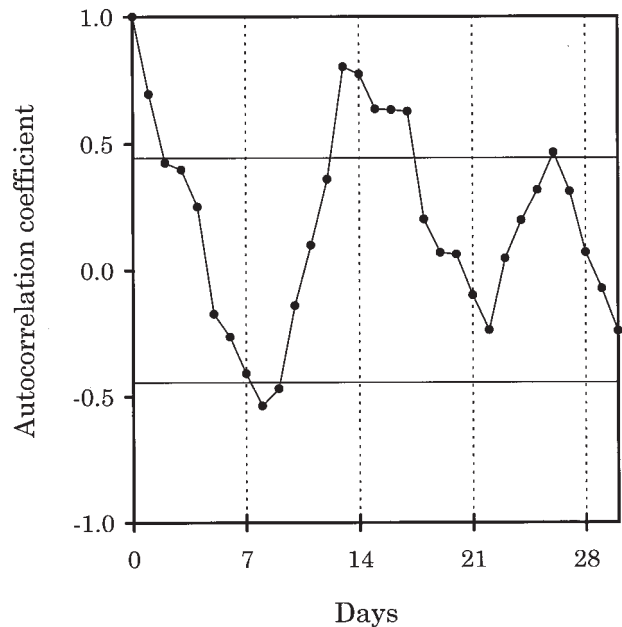


Fig. 43. Correlogram of daily captures of sea-run migrating 0+ aged wakasagi caught by a trap-net at St. 1 in the Abashiri River in 1992.

Horizontal lines of 0.444 and -0.444 indicate the 5% levels of significance of correlation coefficient in case of  $n = 25$ .

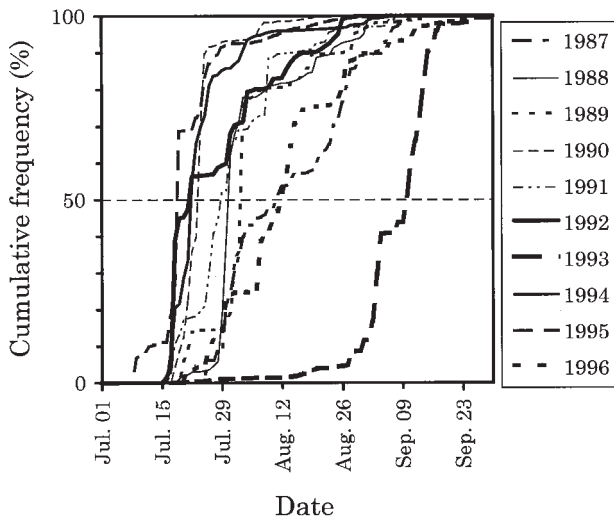


Fig. 44. Cumulative frequencies of sea-run 0+ aged wakasagi captured by a trap-net at St. 1 in the Abashiri River.

Table 16. The index of sea-run migration of 0+ aged wakasagi, date when the cumulative captures exceeded 50 % of total captures, and the number of days from the day when cumulative captures of sea-run migrating 0+ aged wakasagi exceeded 25 % of total captures to the day when that exceeded 75%.

Year	Index of sea-run migration (N/day)	Date of 50 %	Number of days between 25 % and 75% (days)
1987	200	Aug. 11	37
1988	7,600	Jul. 31	26
1989	240	Aug. 3	36
1990	3,000	Jul. 24	6
1991	1,200	Jul. 29	27
1992	2,400	Jul. 22	31
1993	90	Sep. 10	15
1994	230	Jul. 22	16
1995	1,000	Jul. 19	16
1996	450	Aug. 12	32

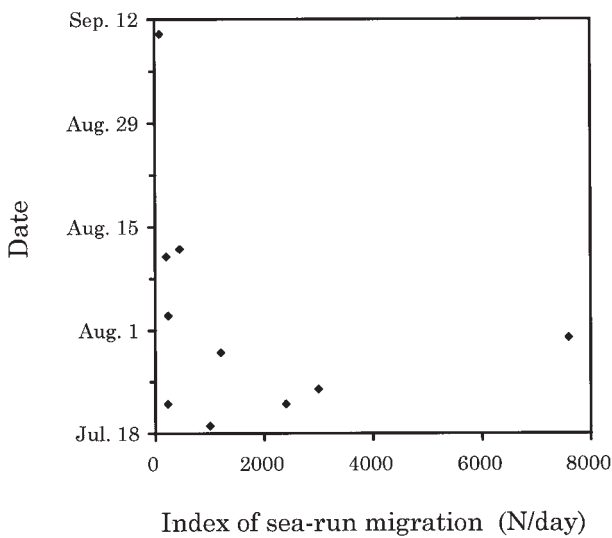


Fig. 45. Relationship between the index of sea-run migration of 0+ aged wakasagi (the number of sea-run migrating fish caught by a trap-net per day) and the date when the cumulative captures of sea-run migrating 0+ aged wakasagi exceeded 50 % of total captures.

Significant correlation was not observed between both the values on the basis of testing using Spearman's correlation coefficient ( $n = 10, r_s = -0.4364, P > 0.05$ ).

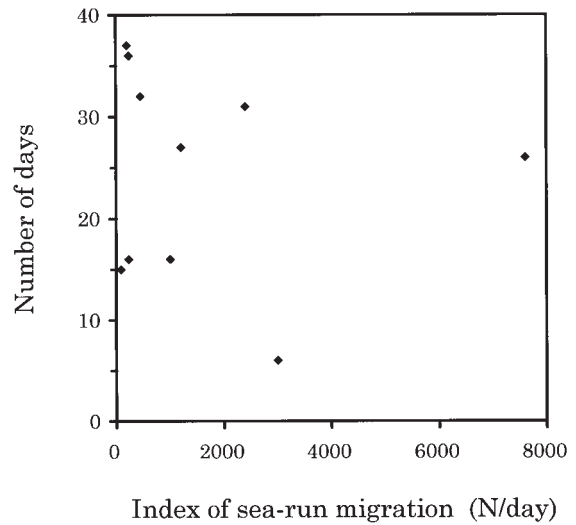


Fig. 46. Relationship between the index of sea-run migration of 0+ aged wakasagi (the number of sea-run migrating fish caught by a trap-net per day) and the number of days from the day when cumulative captures of sea-run migrating 0+ aged wakasagi exceeded 25 % of total captures to the day when that exceeded 75%.

Significant correlation was not observed between both the values on the basis of testing using Spearman's correlation coefficient ( $n = 10, r_s = -0.1818, P > 0.05$ ).

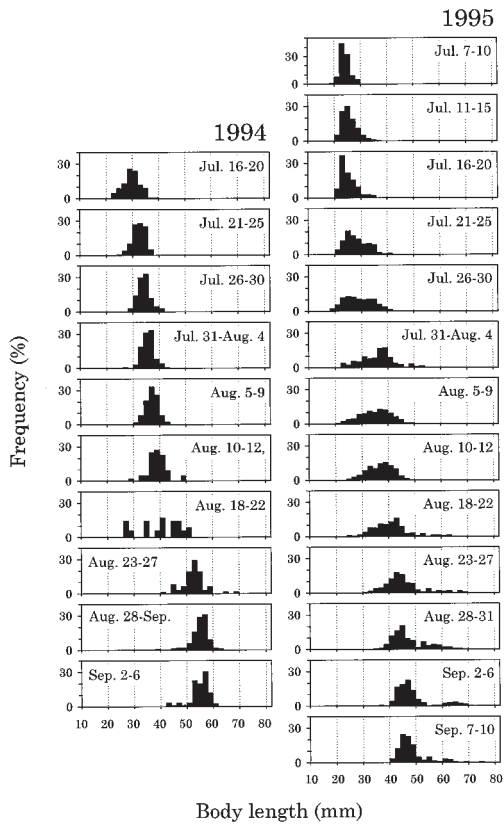


Fig. 47. Body length frequency distributions of sea-run migrating 0+ aged wakasagi caught by a trap at St. 1 in the Abashiri River flowing out from Lake Abashiri in 1994 and 1995.

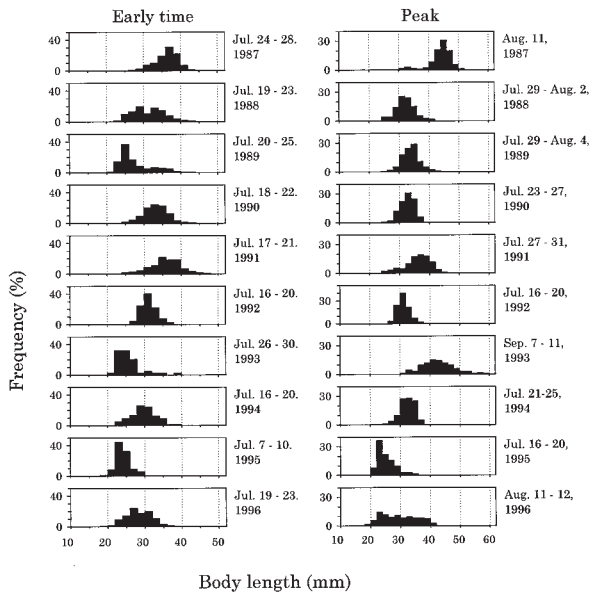


Fig. 48. Body length frequency distributions of sea-run migrating 0+ aged wakasagi caught by a trap at St. 1 in the Abashiri River flowing out from Lake Abashiri in the early time of sea-run migration (left low) and at the peak of sea-run migration (right low) from 1987 to 1996.

The peak of sea-run migration is the time when the cumulative captures of those exceeded 50% of total captures.

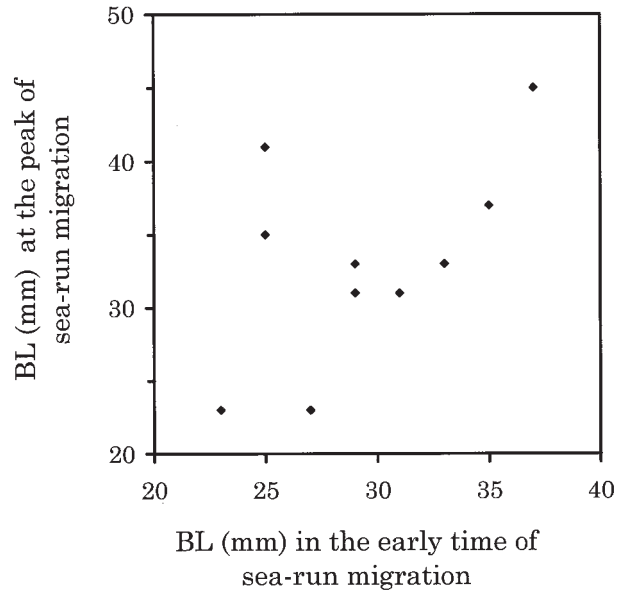


Fig. 49. Relationship between the mean body length of sea-run migrating 0+ aged wakasagi in the early time of sea-run migration and the mean body length at the peak of sea-run migration.

The peak of sea-run migration is the time when the cumulative captures exceed 50 % of total captures. Significant correlation was not observed between both the values on the basis of testing using Spearman's correlation coefficient ( $n = 10, r_s = 0.4308, P > 0.05$ ).

1987~1996年に対してのみ行った。

降海群量指数と採捕個体数の累積頻度が50%を超えた日との関係をFig. 45に示した。これは降海群量と降海ピークを向かえた日との相関を見ようとしたものである。この図から、降海群量が少ないときは降海ピークの時期が遅く、降海群量が多いときは降海時期が早いという傾向がうかがえないこともないが、両者間の相関関係をSpearmanの順位相関係数を用いて検定した結果、統計的に有意（危険率5%）な相関関係は見出せなかった（Fig. 45）。なお検定に際し、日付データは毎年6月30日を0とした6月30日からの経過日数に変換して扱った。また一般に用いられることの多いPearsonの相関係数 $r$ を用いる場合、2変量 $x_n, y_n$ それぞれが正規分布していることを前提条件としており、かつ検定は両者の相関関係が直線関係にあるか否かを判定する。したがって、ここでは相関関係を直線関係に限定せず検出するため、Spearmanの順位相関係数 $r_s$ を用いた。以下においても相関関係の有無の判定には、Spearmanの順位相関係数を用いた。



降海群量指数と、採捕個体数の累積頻度が25%を超えた日から75%を超えた日までの日数との関係をFig. 46に示した。これは降海群量と降海行動の集中度との相関を見ようとしたものである。しかし、両者間に統計的に有意(危険率5%)な相関関係は見出せなかった(Fig. 46)。

網走湖からの流出河川である網走川のSt. 1でふくべ網によって採捕された0+年魚の体長組成を、1994年と1995年の2年間について、時期を追ってFig. 47に示した。各体長組成は、日ごとの測定結果から得られた体長組成を日ごとの採捕個体数で重み付けし、5日間ずつをめでに合成して作成した。

いずれの年も時期を追うに従って体長組成は大きい方に移行した。1994年では、各体長組成のモードは初期の7月16~20日には28~30mmにあったが、調査終了時の9月2~6日には、56~58mmに達していた。一方1995年も、各体長組成のモードは7月7~10日の22~24mmから9月7~10日の44~46mmにまで移行していた。

毎年の降海初期における降海群の体長組成は年によって異なり(Fig. 48)、モードの位置は1995年の22~24mmから1987年の36~38mmまで、10mm以上の開きがあった。1987年はほかの年に比べると調査開始時期が遅かったが、1987年とほぼ同時期の1989年の7月20~25日、1993年の7月26~30日の結果と比べても1987年の体長は明らかに大きい。ただし、いずれの年も降海初期にみられた最小個体に体長18mmより小さな個体はいなかった。

降海群の採捕個体数累積頻度が50%を超えた日前後の体長組成も、年により大きく異なった(Fig. 48)。各年の体長組成におけるモードの位置は、1995、1996年の22~24mmから1987年の44~46mmまでの開きがあり、20mm以上の差があった。

降海初期の降海群の体長組成と採捕個体数の累積頻度が50%を超えた日前後の標本から求めた体長組成(Fig. 48)には、正の相関関係がうかがえた。しかし、それぞれから得たモードの中央値を用いて、両者間の相関関係をSpearmanの順位相関係数を用いて検定した結果、統計的に有意(危険率5%)な相関関係は見いだせなかった(Fig. 49)。

## 2. 6. 湖中残留群と降海群の体長・肥満度・体色等の比較

つぎに同時期における湖中残留群と降海群の体長組成を比較した。両者間で対比できる資料のそろっている年のうち、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、同時期にSt. 1でふくべ網によって採捕された降海群の体長組成をFig. 50に示した。

1990年の両者の体長組成は、7月には降海群の方が残留群より大きい方に偏っており、8月、9月においては両者の差は小さくなるが、いずれも降海群の方が湖内で採集した群よりやや大きい傾向を示した。1991年も7月および8月には1990年とほぼ同じ傾向を示した。しかし9月には両者の体長組成は逆転し、湖内で採集したものの方が降海群より大きい傾向を示した。一方1994年は、1990年および1991年とは異なり、7月には両者ともほぼ同様の体長組成を示した。さらに8月には降海群の方が小型である傾向を示した。9月には降海群の採捕数が少なく十分な比較ができなかったが、降海群と残留群の体長組成はほぼ重複していた。1995年には以上の3年間とは異なり、7月の降海群の体長組成は湖内で採集したものより小さな組成を示した。8月には降海群の方が大きな体長組成を示し、9月には両者はほぼ同様の体長範囲

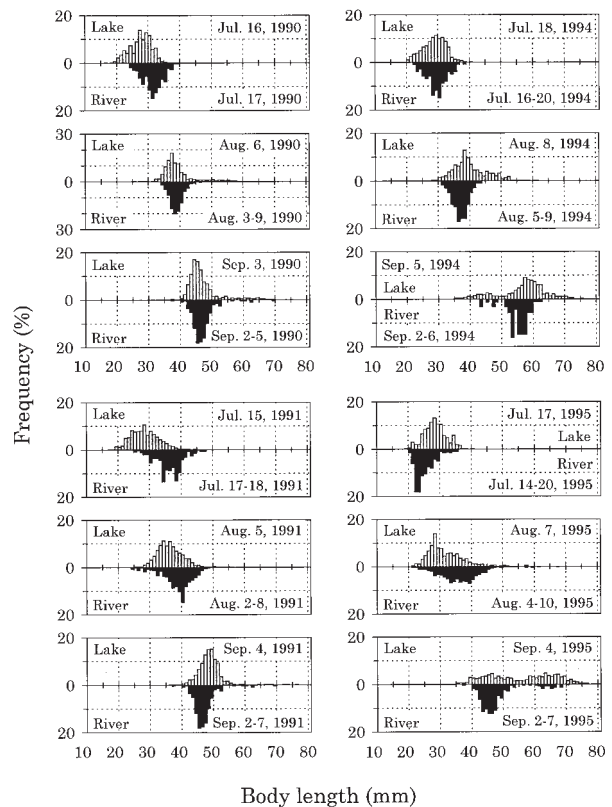


Fig. 50. Frequency distributions of 0+ aged wakasagi caught by a seine-net in Lake Abashiri and by a trap-net at St. 1 in the Abashiri River flowing out from Lake Abashiri in 1990, 1991, 1994, and 1995.

Upward and downward bars indicate individuals caught in the lake and in the river, respectively.

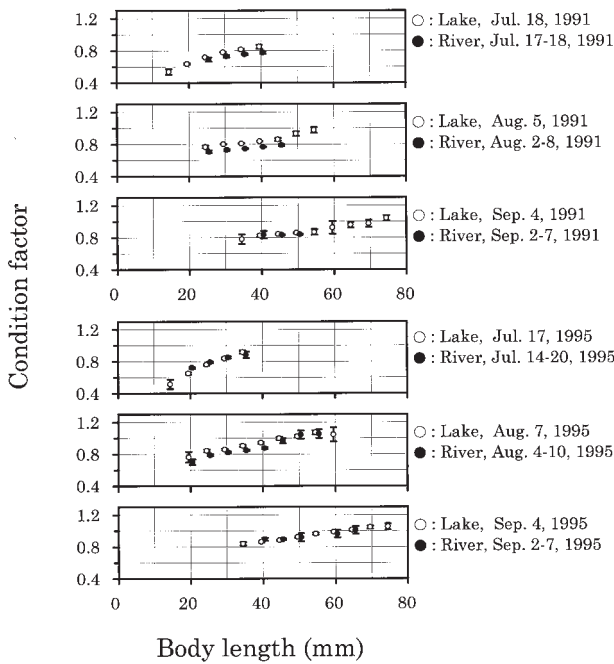


Fig. 51. Comparison of the condition factors (  $BW(g) / BL(mm)^3 \times 10^5$  ) of 0+ aged wakasagi between the fish caught in Lake Abashiri and the fish at St. 1 in the Abashiri River flowing out from Lake Abashiri in 1991 and 1995.

Mean values were calculated every 5 mm class of body length. Error bars show 95 % confidence limits of each mean value.

を示したものの、残留群で大きな体長群の比率が高い傾向が見られた。

1991年と1995年の湖中残留群と降海群の各時期ごとにおける体長5mm階級幅ごとの肥満度(CF)をFig. 51に示した。

いずれの年もいずれの時期においても体長が大きいもののほど肥満度が高い傾向を示した。また体長増加に伴う肥満度の増加傾向は体長40mm前後で一旦鈍化するが、その後は再び肥満度の増加傾向が高まった。さらに少なくとも8月には、いずれの年も標本数の少なかった体長階級の両端を除き、各体長階級ごとに求めた肥満度平均値の95%信頼限界には降海群と残留群で重なりがなく、各階級ごとの平均値は降海群で低い値を示した。しかしその他の時期では、必ずしも降海群で肥満度が低いとはいえなかった。

生鮮の状態を観察した残留群と降海群 (Fig. 52) は、体色においては肉眼上ほとんど差がなく、降海群においても体色上の銀化現象は認められなかった。体型は降海群の特に小型の個体においてやせた体型が目についた。

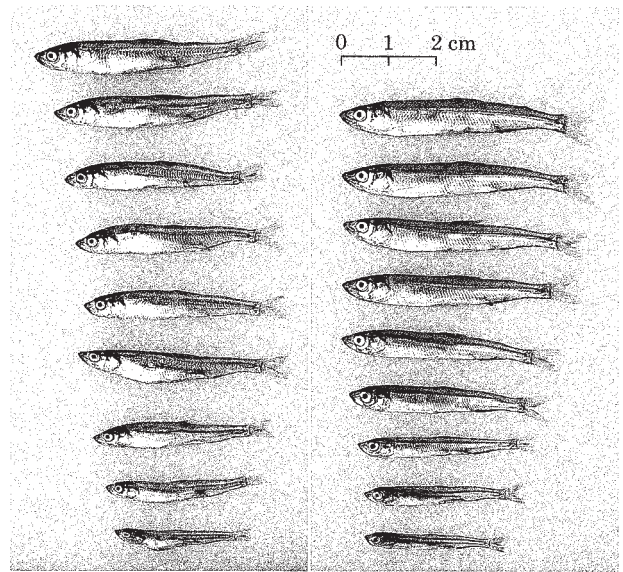


Fig. 52. 0+ aged wakasagi captured in Lake Abashiri and at St.1 of the Abashiri River.  
left: residual fish captured in Lake Abashiri on August 4, 1997.  
right: sea-run migrating fish captured at St.1 of the Abashiri River on August 6, 1997.

### 2. 7. 初期生活期における塩分耐性

塩分耐性に関する実験結果をTable 17に示した。塩分はいずれの実験区においても実験開始前と実験終了後でほとんど変化はなかった。

3回の実験に用いたそれぞれの個体の体長および発育段階は次のとおりであった。まずふ化直後の個体 (a) は平均全長 (±SD) が5.1 (±0.2) ~5.3 (±0.2) mm, 腹部に卵黄を抱えた前期仔魚であった。ふ化後10日前後の個体 (b) は平均全長 (±SD) が6.4 (±0.3) ~6.5 (±0.4) mm, 腹部の卵黄はほぼ吸収し尽くされており、後期仔魚期に移行直後と思われた。8月に網走湖から採集した個体 (c) は、平均被鱗体長 (±SD) が37.2 (±3.5) ~39.6 (±4.2) mm, 平均体重 (±SD) が0.444 (±0.132) ~0.549 (±0.216) g, 各鱗の鱗条もでき、稚魚期移行後の個体であった。

ふ化直後の個体 (a) を用いた実験では、水温は15.0~15.8℃の範囲に保たれていた。湖水区の塩分は4psuであった。72時間後まで、いずれの実験区においても死亡した個体は全くおらず、72時間後の生残率はいずれも100%であった。

ふ化後10日前後の個体 (b) を用いた実験では、水温は14.9~15.3℃の範囲に保たれていた。湖水区の塩分は

4psuであった。淡水区と1/2海水区では72時間後まで死亡した個体は全くいなかった。しかし湖水区では72時間目に3個体死亡しており、72時間後の生残率は93.8%となった。海水区では24時間目に1個体、48時間目に2個体、72時間目に4個体、計7個体が死亡し、72時間目の生残率は73.1%となった。

8月に網走湖から採集した個体(c)を用いた実験では、水温は22.2~24.1℃の範囲に保たれていた。湖水区の塩

分は3psuであった。湖水区では72時間後まで死亡した個体は全くいなかった。淡水区では4時間目に1個体、6時間目に4個体が死亡し、その後は死亡が見られず、72時間後の生残率は87.5%となった。1/2海水区では24時間目に1個体のみ死亡し、72時間後の生残率は96.2%となった。海水区では24時間目に4個体が死亡したほか死亡はなく、72時間後の生残率は86.7%となった。

Table 17. Survival of 0+ aged wakasagi reared in fresh water, lake water, 1/2 sea water and full sea water.

Fish examined *	Range of rearing temperature (°C)	Passed time (hour)	Number of individuals survived (percentage)				
			Fresh water (0 psu)	Lake water (4 psu)	1/2 Sea water (15 psu)	Sea water (30 psu)	
a	15.0-15.8	May. 27, 1997 12:00	0	35 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	37 ( 100.0 )
		May. 27, 1997 17:00	1	35 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	37 ( 100.0 )
		May. 27, 1997 14:00	2	35 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	37 ( 100.0 )
		May. 27, 1997 16:00	4	35 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	37 ( 100.0 )
		May. 27, 1997 18:00	6	35 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	37 ( 100.0 )
		May. 28, 1997 12:00	24	35 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	37 ( 100.0 )
		May. 29, 1997 12:00	48	35 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	37 ( 100.0 )
		May. 30, 1997 12:00	72	35 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	40 ( 100.0 )	37 ( 100.0 )
		Measured N			34	33	40
Measured TL (±SD) mm			5.2 (±0.2)	5.3 (±0.2)	5.2 (±0.2)	5.1 (±0.2)	
b	14.9-15.3	May. 21, 1997 09:30	0	31 ( 100.0 )	48 ( 100.0 )	29 ( 100.0 )	26 ( 100.0 )
		May. 21, 1997 10:30	1	31 ( 100.0 )	48 ( 100.0 )	29 ( 100.0 )	26 ( 100.0 )
		May. 21, 1997 11:30	2	31 ( 100.0 )	48 ( 100.0 )	29 ( 100.0 )	26 ( 100.0 )
		May. 21, 1997 13:30	4	31 ( 100.0 )	48 ( 100.0 )	29 ( 100.0 )	26 ( 100.0 )
		May. 21, 1997 15:30	6	31 ( 100.0 )	48 ( 100.0 )	29 ( 100.0 )	26 ( 100.0 )
		May. 22, 1997 09:30	24	31 ( 100.0 )	48 ( 100.0 )	29 ( 100.0 )	25 ( 96.2 )
		May. 23, 1997 09:30	48	31 ( 100.0 )	48 ( 100.0 )	29 ( 100.0 )	23 ( 88.5 )
		May. 24, 1997 09:30	72	31 ( 100.0 )	45 ( 93.8 )	29 ( 100.0 )	19 ( 73.1 )
		Measured N			31	44	26
Measured TL (±SD) mm			6.4 (±0.4)	6.5 (±0.4)	6.4 (±0.4)	6.4 (±0.3)	
c	22.2-24.1	Aug. 06, 1997 11:00	0	40 ( 100.0 )	25 ( 100.0 )	26 ( 100.0 )	30 ( 100.0 )
		Aug. 06, 1997 12:00	1	40 ( 100.0 )	25 ( 100.0 )	26 ( 100.0 )	30 ( 100.0 )
		Aug. 06, 1997 14:00	2	40 ( 100.0 )	25 ( 100.0 )	26 ( 100.0 )	30 ( 100.0 )
		Aug. 06, 1997 15:00	4	39 ( 97.5 )	25 ( 100.0 )	26 ( 100.0 )	30 ( 100.0 )
		Aug. 06, 1997 17:00	6	35 ( 87.5 )	25 ( 100.0 )	26 ( 100.0 )	30 ( 100.0 )
		Aug. 07, 1997 11:00	24	35 ( 87.5 )	25 ( 100.0 )	25 ( 96.2 )	26 ( 86.7 )
		Aug. 08, 1997 11:00	48	35 ( 87.5 )	25 ( 100.0 )	25 ( 96.2 )	26 ( 86.7 )
		Aug. 09, 1997 11:00	72	35 ( 87.5 )	25 ( 100.0 )	25 ( 96.2 )	26 ( 86.7 )
		Measured N			33	25	24
Measured TL (±SD) mm			38.5 (±3.6)	37.2 (±3.5)	38.9 (±3.7)	39.6 (±4.2)	
Measured BW (±SD) g			0.521 (±0.179)	0.444 (±0.132)	0.533 (±0.189)	0.549 (±0.216)	

a: larvae reared in a glass bowl for one day after hatching on May 26, 1997.

b: larvae reared in a tank for about ten days after hatching in a hatchery on May 9-11, 1997.

c: juveniles reared in a tank for two days after sampling by a seine net in Lake Abashiri on August 4, 1997.

### 3. 考 察

網走湖の湖水面標高は1953年から1967年まで15年間の平均で0.35mであり、年間最低水位となる冬季渇水期に、流出河道を通じて海水が遡上し湖の深水層に流入する<sup>7)</sup>。大潮期の満潮時には網走港の水位が湖水位を上回り流出河道である網走川を通じて塩水が網走湖に侵入する場合があります、その過程が金高・馬場<sup>8)</sup>によって実測されている。

本研究において1996年7月24～25日に網走川で観測された時間経過に伴う塩分・水温・流速・河川水位の挙動は、流出河道である網走川が潮汐周期によって大きな影響を受けていることを如実に物語っている。網走湖から網走川をへてオホーツク海に下るワカサギ0+年魚の降海行動は、この潮汐周期と日周期の異なる二つの周期それぞれに連動して行われている、ということが分かった。

まず網走湖産ワカサギ0+年魚降海群(遡回遊群)の湖を出てからの移動は、主に夜間行われるということが分かった。上流向き移動であれ下流向き移動であれ、ふくべ網による採捕が夜間に有意に多かったことが、そのことを示している。

遡回遊魚の降海行動が日没から日の出にかけての夜間に活発であるという報告は、サケ *Oncorhynchus keta*<sup>131-136)</sup>、ベニザケ(ヒメマス) *O. nerka*<sup>137, 138)</sup>、カラフトマス *O. gorbuscha*<sup>139, 140)</sup>、大西洋サケ *Salmo salar*<sup>141)</sup> など多くの魚種で野外観察の結果として報告されている。さらにサケでは実験的にも暗条件下で降海行動が活発になることが確かめられている<sup>131)</sup>。ただし河川に放流された池中飼育した1+スモルトのサクラマス *O. masou* では、一日のうちの特定の時間帯に降海行動を起こすということなく、むしろ水温の高い日中に比較的多くの魚が降海する傾向が認められた、という例もある<sup>142)</sup>。また大西洋サケの場合、夜間の降海が明らかなのは降河初期のみであるとされる<sup>141)</sup>。

ワカサギの場合、日周観察を行った1996年7月23～24日、8月8～9日、9月12～13日は、それぞれ1996年の降海群降河の初期、中期、後期にそれぞれ該当する。これらいずれの時期においても夜間に入網が多かったことから、ワカサギの降河河川内での降河にかかわる移動は、降河期間を通じ、ほぼ夜間のみに行われていると考えてよいであろう。ただし、それはあくまでも“移動”であって海に向かったの“降下”ではない。夜間満潮時、川の流が逆流したときには、降河中のワカサギは流れに乗って上流へ向かって移動していた。降河魚がほぼ夜間に限って、川の流に従って上流側にも下流側にも移動したのは、日中は川岸や川底に対して相対的に定位していたものが、夜間になると流れに頭を向けながらも流れ

に乗るようになるためであろう。そこには捕食者による被食の恐怖からの解放があるのかも知れない。

目視観察でワカサギは常に流れの上流向きに頭を向けており、イトヨで見られたような海に向けて積極的に遊泳する姿は、調査期間中一度も観察されなかった。ベニザケ<sup>137)</sup> や大西洋サケ<sup>141)</sup> では、一時的であるにせよ積極的な降下行動が見られたのとは明らかに異なっている。

網走湖からの流出河川内上流部St. 1と下流部St. A4で、同日に採集された降河中個体それぞれの体長は、明らかに下流部で大きかった。このことは、降河個体はSt. 1を通過後、St. A4に至るまでに、ある程度の日数を要していることを示している。このことも、湖から感潮域まで25kmの距離を一晩で降河してしまったベニザケ<sup>137)</sup> などとは明らかに異なっている。サケ科魚類スモルトの降河行動が積極的なものであるのか消極的なものであるのかは、種々論議されているが<sup>143)</sup>、少なくともワカサギの場合には、積極的なものではなさそうである。

月齢と降河行動の関係について、ギンザケ *Oncorhynchus kisutch*<sup>143)</sup> およびサクラマス<sup>144)</sup> で、降河行動のピークは新月と密接に関連することが報告されている。潮汐を感ずる環境にすむ生物に潮汐リズムを発達させている種類が多いことはよく知られている<sup>145)</sup>。ワカサギの降河行動でも月齢と関係のある周期性が認められた。しかしそれは1月齢周期に1周期ではなく、大潮時である満月時にも新月時にもピークの現われる、14日前後を1周期とする半月周リズムであった。したがってワカサギの降河行動周期は、月齢によって変化する月の明るさなどによってもたらされるものではなく、潮汐による流下河川の水位あるいは流向・流速の変化に感応して引き起こされるものであろう。

0+年魚降海群に対する降河河川内での日周観察では、満潮時、湖へ向かう逆流現象が生じたとき、しかも逆流の流速が速いときほど、上流へ移動する個体数が増加した。このことから、St. 1における採捕個体数の日変動のうち、網の開口部を下流に向けて設置した1987年以降にみられる半月周リズムは、月齢周期と連動した逆流現象によってもたらされる網のろ水量変動によるものであって、ワカサギ降河量の変動を示したものではない、と考えることもできる。しかし開口部を上流に向けて網を設置していた1986年以前にも、大潮時に入網個体数のピークを示す半月周リズムが観察されている。

実測データを持ってはいないが、網走湖からの流出河川における海向きの流れが潮汐から受ける影響は、湖向きの逆流現象が潮汐から受ける影響に比べると、相対的に小さなものであると考えられる。にもかかわらず、網の開口部が上流に向けて設置されていた1986年以前にも、

開口部が下流に向けて設置されている1987年以降と同様の半月周リズムの入網個体数変動があることは、降河河川内における降海群個体数密度自体が、大潮時前後には高くなっていることを示すものと推測される。

降河河川内における降海群の採捕個体数に見られる半月周変動は、潮汐リズムに連動する物理的な河川流量変動だけではなく、潮汐リズムが直接的、間接的にワカサギの降海行動に関する内的リズムに影響を与えることによって生じたものと考えられる。

降河河川には潮汐周期に応じて逆流現象が起こることに加え、降河中ワカサギの川の流れに相対的に少しずつ流されるという性質が、網の開口部を海向きに設置しても、降海群の降河動態を把握できるという結果につながったと推測される。

以上のことから、網走湖産ワカサギ0+年魚の降海行動は、日周リズムと潮汐リズムの相互作用<sup>146)</sup>によってコントロールされていると考えられる。

つぎに、降海行動の起こる前提について考えてみる。遡河回遊魚であるサケ科魚類の降海行動を引き起こす引き金としては、月齢<sup>143, 144)</sup>、水温<sup>142, 147, 148)</sup>、降雨や出水<sup>143, 149)</sup>などが考えられ、濁り<sup>131, 139)</sup>も影響するとされている。しかし少なくともサケ科魚類の場合、これらの引き金が働く前提として、降河個体がスマルト (smolt) 化していることが挙げられる。

サケ類やウナギ類の幼魚が、降海に先立ち銀色になる体色変化を銀化 (silvering) といい、サケ科魚類では特にスマルト化 (smoltification) ともいい、銀化した個体をスマルト (smolt) とよぶ<sup>150)</sup>。

サケ科魚類のスマルト化は淡水生活型のパー (parr) から、海水生活への移行に先立って起こる。スマルトは外見上スリムで、パーに比べより流線型の体型になり、体色は銀白化し、生理的には塩分耐性が高まる。これらサケ科魚類におけるスマルト化現象とそれに伴う生理的および行動の変化とその進化過程はHoar<sup>151)</sup>の総説に詳しい。

Gross<sup>152)</sup>は通し回遊魚 (diadromous fish) の進化過程を整理し、より生産性の高い水域に生活領域を広げる結果として、海より淡水域の生産性が高い熱帯域では海産魚から降河回遊魚 (catadromous fish) が、淡水域より海の生産性が高い亜寒帯域では淡水魚から遡河回遊魚 (anadromous fish) が進化したと考えた。また、サケ・マス仲間とワカサギはともに遡河回遊魚に分類される<sup>55)</sup>。ただしこれらを含む分類群のうち、実際に遡河回遊魚であるのはサケ科魚類 (Salmonidae) では68種中28種、キュウリウオ科魚類 (Osmeridae) では12種中6種である<sup>153)</sup>。

このように同じ遡河回遊魚に分類されるサケ・マスと

ワカサギではあるが、両者にはいくつかの明らかな相違点が見られる。まずサケ・マスは産卵域と卵がふ化するまでの領域は淡水域(一部汽水域)にあるとされるが<sup>151, 154)</sup>、ワカサギの場合、ワカサギ自身の産卵域は淡水域(一部汽水域)にあるものの、同科Osmelidaeの中にはカラフトシシャモ *Mallotus villosus*<sup>155)</sup> や同属のチカ *Hypomesus japonicus*<sup>22)</sup> のように海域で産卵する仲間を持つ。さらにサケ・マスでは降海に先立ち前述のスマルト化が起こり、スマルトの体型はスリムな流線型になり、体色は銀白化し、淡水生活期のパーとは外見上容易に区別できる。これに対しワカサギでは、遡河型の体形は肥満度が残留型に比べ時期低くなることもあるものの、この差は普遍的なものではなく、また遡河型と残留型の体色差も、サケ・マスでの差に比べるとほとんど無いに等しい。したがって両者の区別を外見で判断することは非常に難しい。

サケ・マスはパーからスマルトに移行する過程で塩分耐性が高まり、スマルト化あるいはそれに伴う塩分耐性の獲得は体サイズに依存する<sup>156)</sup>。ワカサギ卵は塩素量6.7% (塩分換算12psu, 著者追記) 以下で半数以上がふ化し<sup>155)</sup>、本研究でのワカサギ仔稚魚を用いた塩分耐性に関する簡単な実験でも、ワカサギはふ化直後から高い塩分耐性を身につけていることが示唆された。特に3~15psuでは72時間後でも高い生残率を示した。これは、岩井・長間<sup>157)</sup>の実験とも共通する結果であった。ただし本研究における実験の淡水区および30psu区では、実験により生残率にばらつきがあり、供試魚の取り扱いを含めもう少し詳しい追試が必要であろう。

さらにワカサギの場合、降海群の体長は時間の経過とともに大型化し、降海初期の体長も降海ピーク時の体長もそれぞれ年によって大きく異なった。降海群の体長は残留群の体長とは必ずしも一致しなかったが、残留群の成長とはほぼ連動して大きく変化した。これらのことから、ワカサギの降海が体サイズに依存したものではないことは明らかである。ただし降海初期の体長は最小で18mm、その他は概ね20~25mm前後より大きく、このサイズがほぼ後期仔魚期から稚魚期への移行期に相当することは注目すべき点ではある。塩分耐性の高まりと降海行動の発現はもちろん同義には扱えない。しかし遡河性ニシン American shad (*Alosa sapidissima*) の耐塩性獲得が稚魚への変態完了と一致する例<sup>158)</sup>などを考えると、降海行動に関わる内的変化が仔魚から稚魚への移行期と何らかの関係があることがうかがえる。

ところで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だろうか。Fig. 53に第3章で得た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採捕個体数と、その年の降海群量指数の関係を示した。ここで降海群量指数は、網走湖からの流出河川である網走川のSt. 1に7～9月の間設置されたふくべ網によって採捕された、ワカサギ0+年魚降海群の総個体数を調査日数で除した値である。ただしデータには、ふくべ網の開口部を下流に向けて設置した1987～1996年の値のみを用いた。

降海盛期前の湖内の個体数密度と降海群量指数の間に有意な相関関係が認められた (Fig. 53)。すなわち降海群量 (個体数) は降海盛期を迎える前の湖内の個体群密度 (個体数) が高くなればなるほど増加するといえる。

この時期のワカサギ0+年魚は成長が盛んな時期で、しかも後述するように網走湖産ワカサギの個体成長には個体群密度に依存した密度効果がうかがえる。個体群密度をそこでのエネルギー要求量の観点からとらえるならば、個体群密度は個体数で見るとは、biomassで見るとは、Fig. 53の横軸の値に同調査時の1曳網当たり入網重量を用いて降海群量との関係を見たのがFig. 54である。この場合、縦軸にも重量相当の値を用いることが望ましいが、降海群量調査は長期にわたり、前述の

とおり入網する個体は時間経過に伴い随時大型化していくので、全調査期間を通しての重量での評価が難しいため、縦軸の値にはFig. 53と同じ降海群量指数 (個体数/日) を用いた。その結果、降海群量指数が7,600個体/日と他の値から大きく離れた1988年の値を除いて考えると、降海盛期を迎える直前の湖内におけるワカサギ0+年魚の重量密度指数が2kg/網前後までは、降海群量指数に大きな変化はない。しかしこの値が2kg/網前後を超えると、降海群量指数が急激に増加し始めることが分かる。すなわち網走湖には、ワカサギに対する環境収容量があり、湖内のワカサギ生息密度がこれを超えると、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る。

近年の網走湖におけるワカサギ漁業は、すべて湖内か湖内への流入河川でのみ行われている。その年の春に産まれた0+年魚のうち、降海群がほぼ降海を終えた9月または10月から、湖内に残った残留群を漁獲対象として船外機船を用いた秋期曳き網漁が始まる。秋期曳き網漁では湖内残留群の大部分を漁獲してしまうが、11～12月には海に下っていた遡河回遊群が秋期遡上群として湖内に遡上してきて、漁獲量が急伸する。便宜的にこの秋の遡

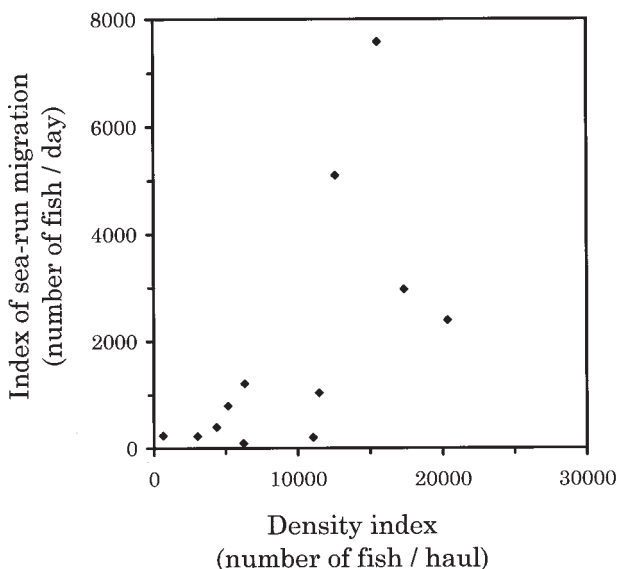


Fig. 53. Relationship between the density index of 0+ aged wakasagi in Lake Abashiri at the survey by a seine-net immediately before beginning of real sea-run migration and the index of sea-run migration.

Spearman's correlation coefficient ( $r_s = 0.685$ ,  $n = 10$ ) between two variables was considered significant ( $P = 0.0399^*$ ).

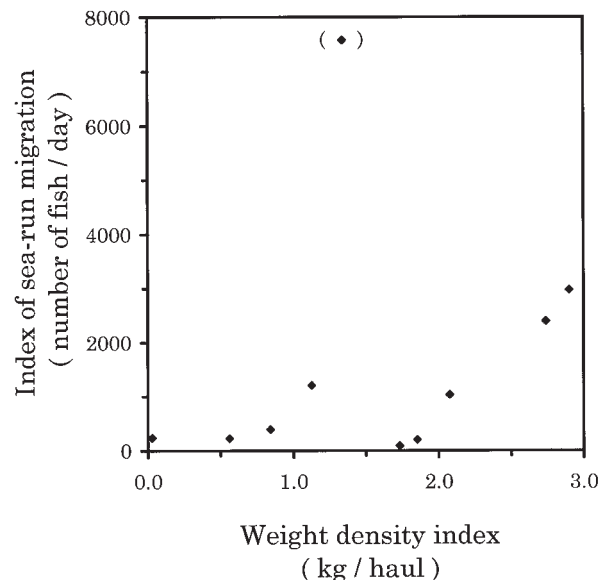


Fig. 54. Relationship between the weight density index of 0+ aged wakasagi in Lake Abashiri at the survey by a seine-net immediately before beginning of real sea-run migration and the index of sea-run migration.

上より前を秋漁前期，以後を秋漁後期とする。12月～翌年1月に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月末まで行われる。4月に入ると第2章で述べた人工採卵用親魚の捕獲が湖への流入河川である網走川と女満別川で行われる。採卵作業は5月上旬頃までには終了する。採卵作業が終わると，産卵後湖内に降湖し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る。したがって同一年級群を軸に考えると，9月から翌年8月までを漁期年度と考えるのが合理的である。

Fig. 55に今述べた漁期に振り分けた，後に第7章で述べる方法により求めた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た。ただし秋漁後期と氷下漁期は漁法は全く異なるが，同じ秋期遡上群を主な漁獲対象とするので，ここでは両漁期の漁獲量をひとつにして示した。なお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歳ずつ加齢し，小型魚を1+年魚，大型魚を2+年魚以上とした。また年度区分は上述のとおり9月から翌年8月までである。

1982年度から1995年度までの間の年度漁獲量は約200ト

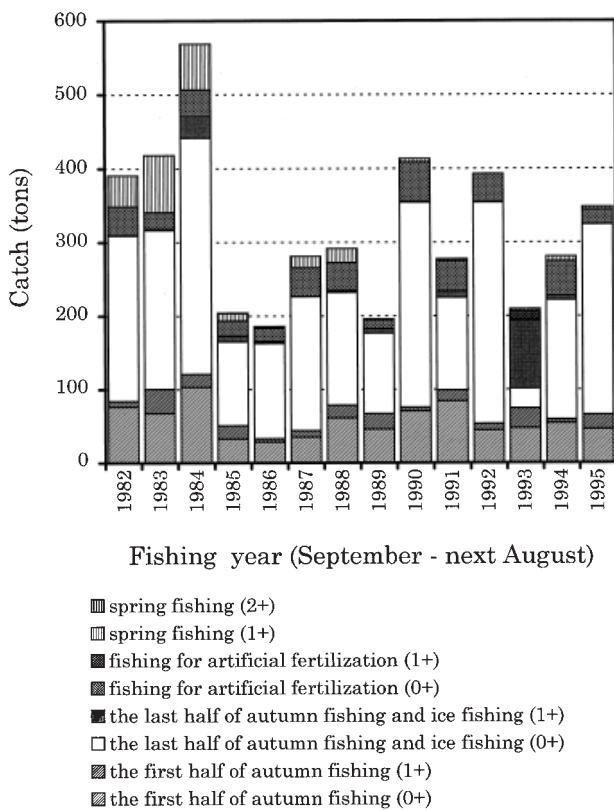


Fig. 55. Catch of wakasagi by the fishing season and age in Lake Abashiri.

ンから約600トンまでの範囲で，年による変動が比較的大きい。しかしよく見ると，全体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+年魚の漁獲量である。次に多いのが秋漁前期の0+年魚であり，採卵事業による0+年魚の漁獲がそれに続く。1982～1996年度の湖中残留群を漁獲対象とする秋漁前期の0+年魚漁獲量は33～103トンの範囲で変動し，平均値(±SD)は57.0(±20.7)トンで変動幅が小さいのに対し，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26.7～320.7トンの範囲で変動し，平均値(±SD)は180.9(±83.8)トンと，前者に比べ平均漁獲量も多い代わりにその変動幅も大きい。ちなみに両者の変動係数は，前者が0.36であるのに対し，後者は0.46となり，やはり後者の変動が大きいことが分かる。

Fig. 56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，第7章で後述する方法により求めた0+年魚の秋期遡上群量の関係を示した。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，両者の間には有意な正の相関関係がある(n=9, Spearman  $r_s=0.700$ ,  $P=0.0477$ )ことから，漁獲量(資源量)の多寡を左右する秋期遡上

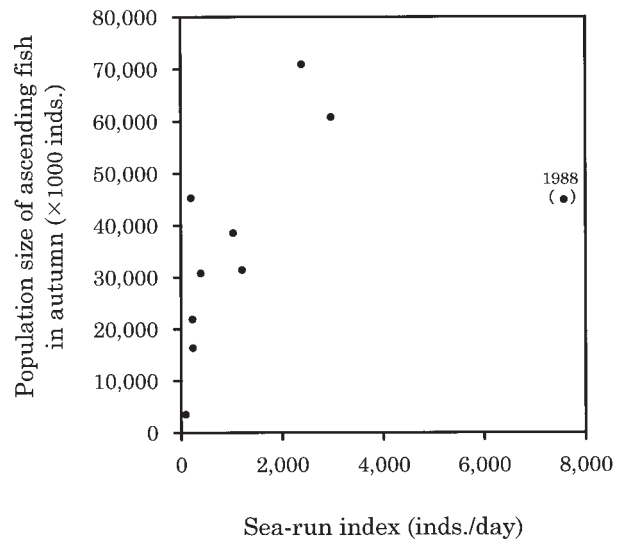


Fig. 56. The relationship between sea-run index and the Population size of ascending fish in autumn.

Spearman's correlation coefficient ( $r_s = 0.700$ ,  $n = 9$ ) between two variables except data in 1988 was considered significant ( $P = 0.0477^*$ ).

群量は、降海群量の多寡に左右されているといえよう。ただし降海群量指数と秋期遡上群量の相関関係は、1988年の値を含めると有意とはならない ( $n=10$ , Spearman  $r_s=0.648$ ,  $P=0.0517$ )。しかし両者の間には、単純な相関関係ではなく、実際にはRicker型再生産曲線のような、極大値を持つ密度従属的な関係があるのかもしれない。

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、そこからあふれたワカサギは流出河道をへて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る。夏季に降海するのは、その時期ワカサギの成長は著しく、湖内の餌量に不足が生じるためと考えられる。

ところで降海する個体は湖内に残留する個体と比べてどこが異なるのであろうか。体長、肥満度、体型に湖内残留群と降海群の間に差が見られる場合があったものの、その関係は一般化できるものではなかった。また、これらはあくまでも湖内に残っていた個体と、湖を去って流出河川に出た後の個体のその時点での比較であり、降海群の体型は河川という新たな環境の中での生活によって変化したものであったのかも知れない。

さらに、後に第7章で述べるように、湖内残留群は秋漁前期だけでその約8割強が漁獲され、引き続き秋漁後期と氷下漁期にも、残る個体のさらに8~9割が漁獲されており、再生産に参加する個体は遡河回遊群に比べると非常に少ないことになる。にもかかわらず毎年、ほぼ一定量の湖内残留群が出現することから、湖内残留群と遡河回遊群の分岐に遺伝変異の関与を考えると難しい。仮に遺伝変異の関与があったとしても、第2章で述べた産卵生態から考えれば、両者間に生殖的隔離が継続的に維持されることはないであろう。実際、湖中残留群と遡河回遊群に対してアイソザイム分析をおこなった小川原湖でも、両者間に遺伝的な差異を見出していない<sup>30)</sup>。

一方、降海型(遡河回遊型)と河川残留型(淡水残留型)の分岐が見られるサクラマス *Oncorhynchus masou* の雄では、ある時期までに一定体サイズに達するか否かがその後の成熟・非成熟を決定し、それが結果として降海型・河川残留型の分岐につながるとされる<sup>158-160)</sup>。しかし、ワカサギの生活史多型の分岐がサクラマスの雄で見られたような絶対的な体サイズに依存するものではないことは、先に述べたとおりである。

Kaeriyama<sup>161)</sup> は支笏湖産ベニザケ *Oncorhynchus nerka* では、湖内の資源量が多いときにスマルトの比率が高まり、降海する個体が多くなることを見出し、そこから「餌、生息域などの資源が充足されれば残留するが、不足すれば降海する」とした。これは一見網走湖産ワカサギの場合によく当てはまるように思える。しかし支笏湖

産ベニザケの場合、残留型とスマルトには体重、肥満度、体長-体重のアロメトリー式のいずれにも差が見られ、後者が前者に劣るという明らかな差がある。ただしKaeriyama<sup>161)</sup>の指摘した差はすべてが体重の差に起因するものであり、これがベニザケのスマルト化する以前にも言える成長差であるのか、彼自身も報告の中で述べているようにスマルト化に伴う痩せた体型への変化によるものなのかは明らかではない。ただし体長-体重のアロメトリー関係を示した図では、明らかにスマルトの方に小型個体が多いので、スマルト化以前の体長にも差があったものと推定される。なお帰山<sup>162)</sup>の示した同じ1987年の資料では、湖内残留型と流下魚には有意な体長差が認められている。ただし、前者は目合46~60mmの刺網で、後者は定置網(目合と仕立ては不明)で採集されており、それぞれの漁具の選択性については記述されていない。

さて、支笏湖産ヒメマスの流下(降海)魚の体サイズは年により異なるので<sup>163)</sup>、降海・残留が絶対的な体サイズによって規定されるものではなく、その年々の相対的な体サイズの差によることが想像される。いずれにせよ、降海群と残留群の差を体長の大小で論ずることのできない網走湖産ワカサギとは明らかに異なっている。

また支笏湖産ベニザケでは、1978~1988年の間、流下魚の出現ピークはほぼ6月下旬~7月上旬の2旬に含まれ、それは支笏湖産ヒメマスの起源のひとつであるエトロフ島ウルモベツ湖のベニザケの降海時期と一致することから、ベニザケの降海時期は遺伝的に固定されている可能性も示唆されている<sup>162)</sup>。この点も年により降海時期が大きく変動することのある網走湖産ワカサギと異なる点である。

網走湖産ワカサギ個体群の遡河回遊にかかわる生活史多型の分岐が、湖内の個体群密度に依存して生じていることは、本研究によってほぼ明らかになった。しかしこれまで論議してきたように、個体レベルでの残留か降海かの分岐機構については明らかにすることはできなかった。

Matsumoto<sup>30)</sup>は1995年の網走湖産ワカサギの湖内および流出河川から得た当歳魚の耳石日周輪から個体ごとに日齢を査定した。その結果、降海型は残留型に比べ大型ではなくむしろ小型であり、日齢から算出した降海型の平均成長率は、調査した湖内のいずれの地点での成長率より低かった、としている。降海群の成長率が相対的に残留群の成長率に劣っていることが普遍的な事実であるとすれば、相対的な体サイズではなく、成長速度の遅速が残留、降海に分岐にかかわっていることになる。今後はこのような観点からの研究も含め、個体レベルでの分岐機構の解明が必要となろう。



## 第5章 0+年魚の海からの遡河行動

Hamada<sup>22)</sup>は、ワカサギは本来遡河回遊性 (anadromous) の魚であると位置づけ、これをさらに産卵のため河川に海から春遡上する遡河回遊a型 (a-type of anadromous form) と秋に淡水域へ遡上し、越冬した後に産卵する遡河回遊b型 (b-type of anadromous form) とに分け、網走湖産ワカサギはこのうちの遡河回遊b型であるとした。さらに浜田<sup>30)</sup>は、この遡河回遊b型はオホーツク海沿岸一帯から日本海にかけて分布するが、春に遡上する遡河回遊a型の分布は日本海に限定され、その原因は日本海とオホーツク海を分断した地史に起因するワカサギの分化にあるとした。しかし網走湖の流出河川である網走川でふくべ網 (トラップ) を用いて、周年にわたってワカサギの降海・遡河行動を観察した宇藤・坂崎<sup>31)</sup>は、降海したワカサギ0年魚の遡河行動時期は10~12月 (盛期は11~12月) と翌年の4月であることを明らかにし、網走湖産ワカサギにも春に遡上するa-typeがいることを明らかにした。もし浜田<sup>30)</sup>の言うように、遡河回遊a型と遡河回遊b型が日本海とオホーツク海を分断した地史に起因するワカサギの分化によって生じたのだとしたら、なぜ網走湖には遡河回遊a型と遡河回遊b型が同所的に生息するのであろうか。また浜田<sup>30)</sup>の説とは異なり、遡河回遊a型と遡河回遊b型が単なる生態的な多型であるのだとしたら、そのような分岐が起こる原因は何なのであろうか。さらに秋の遡上時期には諸説がある<sup>22, 33, 132)</sup>。

本章では、海からの遡上時期と遡上魚の生物学的特性を把握し、上記の問題を考える基礎資料を得る目的で、調査・検討を行った。

### 1. 材料および方法

#### 1. 1. 操業日誌資料の整理および漁獲物の測定

秋期、海から遡上して来るワカサギの、同時期湖内で行われている秋期曳き網漁業への加入状況を把握するため、同漁業を営む漁業者に操業日誌の記帳を依頼し、その結果を整理した。

操業日誌には操業者の氏名、操業年月日、曳網回数および魚種別・魚体サイズ別漁獲量を1kg単位で記入してもらった。記入する魚種はワカサギおよびシラウオで、魚体サイズはそれぞれ大と小とした。操業日誌の記帳は西網走漁業協同組合に所属し、網走湖内でワカサギ漁業に従事する30漁家に依頼した。

得られた操業日誌から日別の魚種別・魚体サイズ別1曳網当たり漁獲量を算出した。なお1983~1985年の間は曳網回数に関する資料が得られなかったため、代わりにそれぞれ1漁家当たり漁獲量を算出した。

ワカサギおよびシラウオの平均体重を算出するため、定期的にワカサギでは1kg当たりの、シラウオでは100g当たりの個体数を漁業者に交代で計数し記録してもらった。また月に1~3回程度、それぞれ湖内3~5箇所からワカサギ漁獲物の一部を標本として入手し、1標本につき100個体をめぐりに体長・体重を、さらにその中の50~60個体について、開腹して性別を記録し、生殖腺重量を測定した。

魚体の測定は生鮮のままか、10%ホルマリンで固定後、流水で洗浄した後に行った。生鮮で測定した場合には、測定は漁獲日当日かその翌日中に行った。ホルマリン固定した場合には漁獲日に固定し、翌日から1~2日中に測定を行った。

以上の計測から時期別の平均体重を算出し、操業日誌資料で得た漁獲量を漁獲尾数に換算した。平均体重の値にはシラウオの場合には漁業者の計数から得た値、ワカサギの場合には生物測定から得た値を用いた。ただしホルマリンによる魚体の固定・保存、さらにそれらの水洗は、体長および体重の計測値に影響を与え、特に体重の増加が大きいことが知られている<sup>31, 163-165)</sup>。そのためワカサギの場合でも、生物測定がホルマリン固定した標本で行われた場合には、なるべく漁業者の行った計数によって得た平均体重を換算に用いるようにした。

また宇藤<sup>31)</sup>および宇藤<sup>40)</sup>が報告したように、秋期曳き網漁解禁当初はシラウオを主要な漁獲対象として操業することが多く、かつシラウオをねらうときには沖合で網を浮かせ気味にしてゆっくりとした速度で曳網するのに対し、ワカサギをねらうときには沿岸寄りで網をやや沈め気味に速度を速めて曳網するなど、操業方法自体にも差がみられる。そこで漁獲努力量の算出にあたっては、操業日誌からその日の操業がワカサギねらいであったかシラウオねらいであったかを判断し、シラウオねらいであった場合には、その努力量をワカサギねらいであった場合の努力量に補正した。この漁獲努力量の補正はつぎのように行った。まず各操業日ごと、各漁家ごとにその日の漁獲量の多かった方の魚種で、シラウオねらい (シラウオ曳き) であったかワカサギねらい (ワカサギ曳き) であったかを振り分けた。シラウオ曳きであった場合の漁獲努力量は下式によってワカサギ曳きの漁獲努力量に換算した。

$$\begin{aligned} Est' &= Est \times (Cst/Est) / (Cwt/Ewt) \\ &= Est \times Cst/Cwt \end{aligned}$$

ここで  $Est'$  は第  $t$  日におけるシラウオ曳き努力量を第  $t$  日のワカサギ曳き努力量に換算した値、 $Est$  は第  $t$  日における

シラウオ曳き努力量,  $Cst_t$ は第 $t$ 日におけるシラウオ曳きによるワカサギ漁獲量,  $Cwt_t$ は第 $t$ 日におけるワカサギ曳きによるワカサギ漁獲量,  $Ewt_t$ は第 $t$ 日におけるワカサギ曳き努力量である。さらに操業日誌の記帳・提出が全漁家から得られなかった場合には、日誌提出漁家数分の値を日誌提出漁家数と全漁家数との比を用いて引き伸ばして、全漁獲量および全漁獲努力量を求めた。

以上で求めた魚体サイズ別漁獲個体数と漁獲努力量の値から、1週間ごとあるいは操業日5日ごとの単位努力量(曳網回数または操業漁家数)当たり漁獲個体数を小型魚と大型魚に分けて、それぞれ求めた。なおここでは漁業者の区分する小型魚と大型魚をそれぞれ0+年魚と1+年魚以上として扱った。

ワカサギの成長の把握や年齢査定には古くから鱗を用いた方法が検討され<sup>168, 169-172)</sup>、実際に多くの研究で利用されてきた<sup>31, 166-172)</sup>。網走湖産ワカサギの年齢について宇藤ら<sup>4)</sup>は鱗を用いて査定し「9月までは0年魚と1年魚の体長組成は不連続で一見して両者は区別される。しかし、10月以降は(中略)中型魚の出現により両年級群の組成は連続するようになる」としている、また浜田<sup>30)</sup>は網走湖産ワカサギには「鱗相から見ると年輪のない魚体で体長の大きさが2年魚に相当する個体が多数見られ」、「これらは海から網走川に遡上し更に湖に入るワカサギ」であるとしている。なお浜田<sup>30)</sup>のいう1年魚、2年魚はそれぞれここでいう0+年魚、1+年魚のことである。一方、Katayama and Kawasaki<sup>173)</sup>は耳石の不透明帯と透明帯を観察することによって、ワカサギにおいて耳石を用いた年齢査定が有効であると報告している。しかし本報告で用いた資料では、過去のものを含め年齢査定された個体は少なく、鱗や耳石などの年齢査定形質も残されていない。さらに著者の未発表資料によれば、これまでに報告のあった鱗と耳石を用いた年齢査定方法には疑問の残る点が多く、いずれの年齢査定法とも、現段階では技術的に確立されたものではないと考える。大浜<sup>174)</sup>はワカサギの耳石に日周輪が記録されることを証明し、ワカサギで耳石による日齢査定が可能であることを示した。しかし彼は耳石日周輪を利用した日齢査定率について「ふ化後54日目まで査定率は100%であったが、その後日数の経過とともに低下し、ふ化後145日目には50.0%になった」としていることから、耳石日周輪を用いた年齢査定も困難と考えられる。

0+年魚と1+年魚の区分を体長から行う際に問題が生じるのは、0+年魚の体長が1+年魚の体長に重なることのある10月以降である。しかし後に述べるように、0+年魚に対する漁獲圧は相当に高く、1+年魚にまで生残する個体は少ない。生き残った1+年魚は9月から始まる秋期

曳き網漁でも漁獲されてさらにその個体数を減じ、0+年魚に比べると非常に少ない割合でしか生息しない。したがって魚体の大きさによって明らかに0+年魚と1+年魚以上の個体を区別できる時期から連続して魚を扱っている漁業者の区分する大小それぞれを1+年魚以上と0+年魚として扱っても大きな問題はないと判断した。

なお、これら操業日誌資料からの各種漁獲統計値の算出方法は第7章で述べる。

## 1. 2. ふくべ網(トラップ)による遡上魚の採集

網走湖からの流出河川である網走川のSt. 1 (Fig. 36)にふくべ網(トラップ)を開口部を下流に向けて設置し、海から遡上してくるワカサギを捕獲した。使用したふくべ網は降海行動の日周観察に用いたものと同じものである(Fig. 35)。

調査は秋期遡上群を対象としては1995年11月15日から同年12月30日までと、1996年11月16日から同年12月30日までの間の2年間にわたって実施した。春期遡上群を対象とした調査は1996年3月19日から5月2日までの間に実施した。

ふくべ網は毎日1回揚網し、入網したワカサギを選別し、その全重量または全個体数を記録した。さらに入網量が少ないときは全量、入網量が多いときはその一部を標本として採取した。残りの入網個体はそのまま現場で放流した。一部を標本とした場合は、抽出比を記録した。また採集時の水温を棒状温度計を用いて計測し記録した。毎日の標本採集は、西網走漁業協同組合のワカサギ漁業に携わる漁業者が毎日交代で行ってくれた。標本として採取したワカサギは、10%ホルマリンで固定・保存し、調査期間終了後、各標本ごとに標本全重量・個体数を秤量・計数し、現場で記録された抽出比を用いて実際に入網した個体数を算出した。さらに全標本または一部の標本について、50~100個体をめどに体長・体重を、さらに一部の標本については開腹して性別を記録し、生殖腺重量を測定した。

得られた測定データから、第2章と同様の方法で生殖線指数( $GSI$ )を求めた。また測定日ごとに性比(全個体数を1としたときの雌雄それぞれの比)を求めた。

## 1. 3. 春期遡上魚雌の飼育実験

春期遡上魚雌の卵成熟に与える水温と環境水中の塩分の影響を調べるため、飼育実験を行った。上記のふくべ網(トラップ)を用いた遡上調査で1996年3月28日に採集された雌個体の中から約100個体を複数の運搬容器内に分け入れ、研究室まで運搬した。運搬用容器には容量20lの円筒形密閉タンクを用いた。研究室に運び込んだ雌は、

あらかじめ1週間以上汲み置きして塩素を中和しておいた水道水を張った幅61cm×奥行き42cm×高さ35cmのプラスチックコンテナ（馴致水槽）に入れ、数日間馴致飼育した。馴致水槽には市販の上ろ過装置を設置し、実験開始まで室温下で飼育水のろ過とエアレーションを行った。4月1日9時に馴致水槽から塩分と水温を調整した3基の実験水槽に各30個体ずつを移し、飼育実験を開始した。実験水槽には60cmアクリル水槽（幅60cm×奥行き30cm×高さ36cm）を用いた。供試魚を実験水槽に移すときには、総排泄腔近くの腹部を指先で軽くつまむようにそっと圧迫し、分離した成熟卵が出てくるか否かによって排卵の有無を確認した。その結果すべての供試魚は排卵前の個体であったと判断された。

3基の実験水槽は、海水を入れ室温下で放置（水温非管理）、淡水を入れ室温下で放置（水温非管理）、淡水を入れ恒温器により低温（1～2℃前後）に維持、とした。ただし淡水+低温区も初めは室温下から始め、2～3日をかけて徐々に低温化して恒温に設定した。飼育に用いた淡水にはあらかじめ1週間以上汲み置きして塩素を中和しておいた水道水を、海水には研究室前のオホーツク海から採取した海水を、あらかじめ塩素を中和しておいた水道水で塩分30psuに調整したものをを用いた。各水槽には市販の上ろ過装置を設置し、飼育期間を通して飼育水のろ過とエアレーションを施した。またほぼ毎日、1日1～3回各水槽の水温を棒状温度計を用いて計測し記録した。飼育中毎日午前と午後それぞれ1回ずつ、各水槽とも少量（約1gずつ）の冷凍保存後解凍したイザザアミを与え、食べ残した餌は適宜サイホンにより取り除いた。飼育期間中に死亡した個体があった場合には、その個体数を計数・記録した後、水槽内から取り除いた。

なお実験区として海水+低水温区も設け、水温と塩分の有無による二元配置の実験を実施したかった。しかし他の実験との関係で恒温器を必要分確保できなかったため、海水+低水温の実験区は設定しなかった。

1996年4月20日9時、飼育条件の異なる3基の水槽で飼育していた各実験魚を取り出し頭部を指で弾き即死させ、直ちに生鮮のまま体長（被鱗体長）、体重、卵巣重量を測定し、生殖腺熟度を記録した。生殖腺熟度には、第2章で述べた分類基準（Table 2）を当てはめた。

2. 結 果  
2. 1. 秋期遡上

秋期曳き網漁業における操業日誌資料から得た日別CPUE（1曳網あるいは1漁家当たり漁獲尾数）の推移を年ごとに、それぞれ0+年魚についてはFig. 57、1+年魚以上についてはFig. 58に示した。

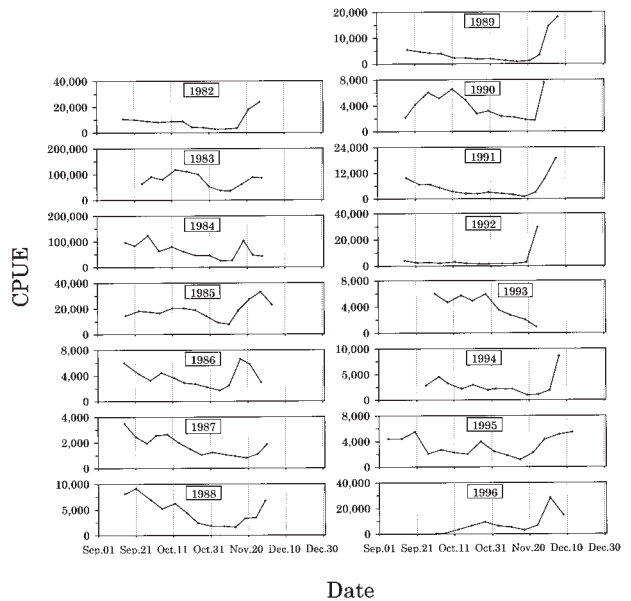


Fig. 57. Changes of catch per unit of effort (CPUE) in 0+ aged wakasagi caught by the autumn seinet fishery in Lake Abashiri.

The number of tows was used as the unit of effort except 1983, 1984, and 1985 when the number of boats was used as the unit.

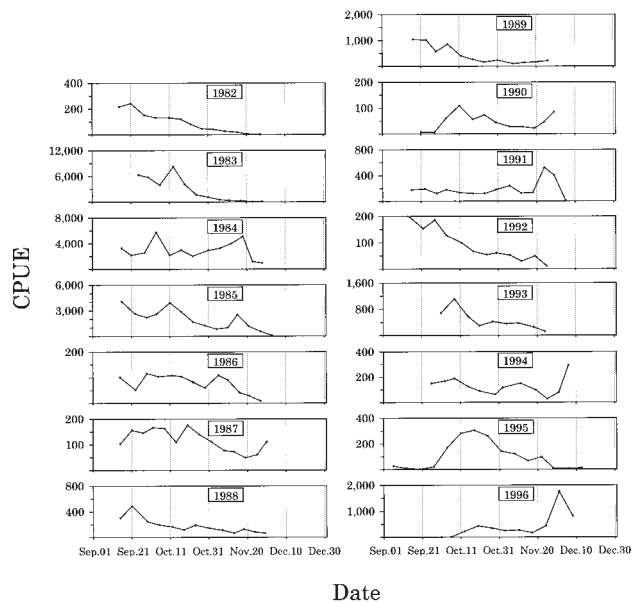


Fig. 58. Changes of catch per unit of effort (CPUE) in 1+ aged wakasagi caught by the autumn seine-net fishery in Lake Abashiri.

The number of tows was used as the unit of effort except 1983, 1984, and 1985 when the number of boats was used as the unit.

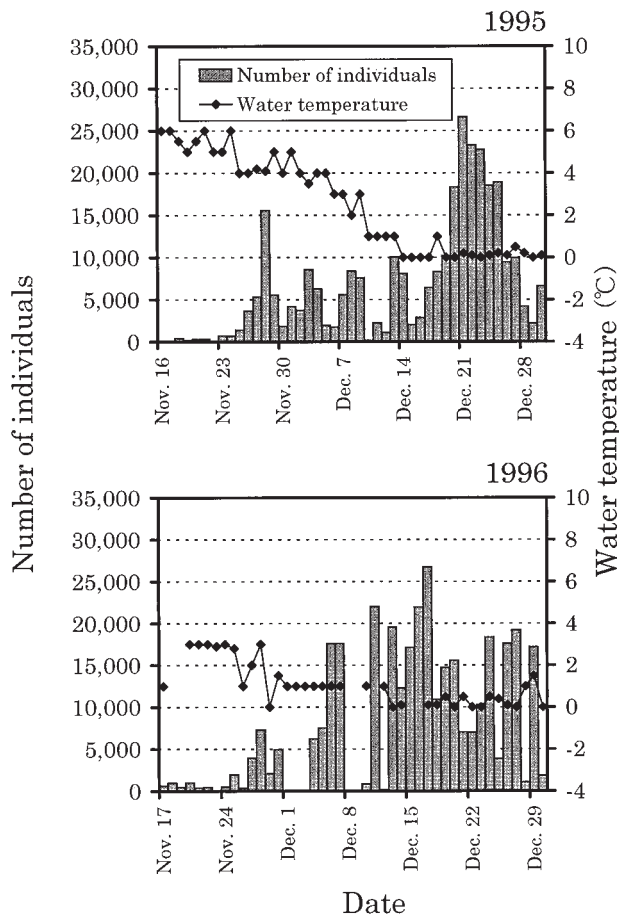


Fig. 59. The number of individuals of 0+ aged wakasagi captured by a trap-net at St. 1 on the way to Lake Abashiri from the sea and water temperatures from November 15 to December 30, 1995 and from November 16 to December 30, 1996.

まず0+年魚についてみる (Fig. 57)。漁期当初は、前述のとおりシラウオをねらった操業が含まれるので、シラウオねらいの操業に対して漁獲能率の補正を行っても、多少CPUEの値にばらつきが見られた。しかしその後は、いずれの年も時間の経過とともにCPUEが減少して行くのが分かる。このCPUEの経時変化は、累積漁獲量の増加に伴う湖内における資源尾数の減少を表わしている。さらにその後、1993年を除き、11月中旬から下旬にかけて今度は急激なCPUEの増加が見られた。また漁期前半では、多くの年で9月下旬から10月中旬ころにかけてもわずかながらCPUEの上昇が見られた。ただしこれには、シラウオねらいの操業が含まれることによる誤差の影響も考えられる。一方漁期後半では、1983~1986年および1996年の場合、11月中旬以降のCPUE上昇はピークを示した後に減少に転じている。1993年を除くその他の年では、漁期終了時においてもCPUEは増加の途中にあった。

次に1+年魚以上の場合を見てみる (Fig. 58)。まず1+年魚以上のCPUEは、いずれの年も漁期を通して同一年0+年魚のCPUEに比べはるかに低い値であることが分かる。1+年魚以上のCPUEは0+年魚のCPUEの数十分の一程度であり、1+年魚以上の個体数は0+年魚に比べ極端に少ないことが分かる。

1+年魚以上の場合においても、漁期当初はシラウオをねらった操業が含まれるので、多少CPUEの値にばらつきが見られた。しかしその後は時間の経過とともにCPUEが減少して行くのが分かる。漁期前半では、0+年魚同様シラウオねらいの操業による誤差が考えられるものの、多くの年で9月下旬から10月中旬ころにかけてわずかながらCPUEの上昇が見られた。しかし漁期後半では、1984年、1991年、1994年、1996年などを除けば、0+年魚の場合のような明瞭なCPUEの上昇が見られない年が多かった。漁期終了時にCPUEがまだ増加の途中にあったのは1987年、1990年、1994年の3年間のみであった。

網走川のSt. 1でのふくべ網による日別採捕個体数と水温の推移をFig. 59に示した。まず水温を見てみると、調査開始時の11月中旬の水温は1995年は5~6°C前後であったのに対し、1996年は3°C前後であり、両年で2~3°Cの差が見られた。その後両年とも水温は変動しながらも下降し続け、1995年では12月14日に0°Cに達し、その後はほぼその水温で推移した。1996年は11月29日に一度0°Cに達したものの、その後は上昇して1°Cの水温が続き、12月13日に急降下した後、以降はほぼ0°Cで安定した。ただし12月28~29日には再び1°C前後に上昇した。

1日5,000個体を超える遡上魚のまとまった採捕は、1995年と1996年、いずれの年も11月下旬以降に見られた。1995年は12月下旬に遡上の大きなピークが見られた。しかしその後、正月休みや湖からの氷の流下で調査が困難となった1月以降にも継続して遡上があったのか否かは確認できなかった。1996年は12月中旬に、採捕個体数では1995年に観察された最大のピークに匹敵する遡上が見られた。1996年も1月以降は調査が実施できず、1月以降にも継続して遡上があったのか否かは1995年同様確認できなかった。1995年、1996年いずれの年も、その年の最も多くの遡上がみられたのは調査地点の水温が0°C近くでほぼ安定した以降であった。

遡上個体数の変動に、降海魚で見られたような潮汐周期に合致する周期性はうかがえず、あるとすれば5~10日程度の細かい周期での増減が見られたただけであった。

なお算出された調査期間中の採捕個体数は0+年魚では1995年が約296,800個体、1996年が約339,600個体であったのに対し、1+年魚以上は1995年が約4,800個体、1996年が約500個体といずれも非常に少なかった。

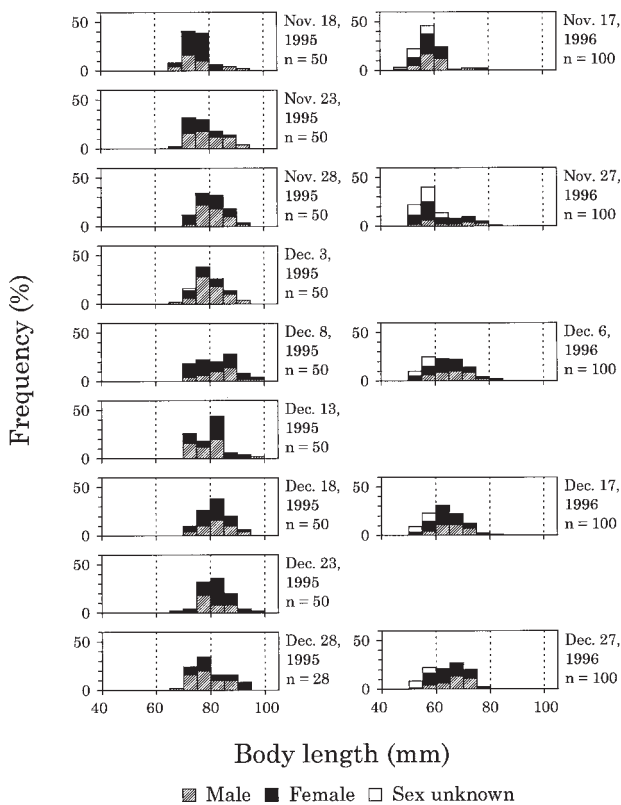


Fig. 60. The frequency distributions of body length of 0+ aged wakasagi captured by a trap-net at St. 1 on the way to Lake Abashiri from the sea in the autumn of 1995 and 1996.

遡上魚 0+年魚の体長組成には両年に明らかな差が見られた (Fig. 60)。1995年は遡上魚の体長は範囲が65~100 mm, モードが70~90 mmの間であったのに対し, 1996年は範囲が45~85 mm, モードは55~70mmの間にあり, 明らかに1996年の方が小型であった。また1995年には, 生殖腺が未発達で肉眼観察では性別を判別できない個体はほとんど見られなかったのに対し, 1996年には体長45~65mmの小型個体にかなりの割合で肉眼観察上性別不明の個体が多く見られた。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が大きい方に移行していく傾向が共通して見られた。

Fig. 61に測定日ごとの性比を示した。前述のとおり, 1995年には未熟で性別不明の個体はほとんど見られなかった。1995年の性比は日によって異なり, 一定の傾向は見受けられなかった。1996年にはいずれの測定日においても, 全体の2~3割は性別不明の未熟個体であった。肉眼で雌雄を判定できた個体だけで性比を求めた場合, 雌は0.54~0.72の割合で, いずれの日においても雄より多かった。

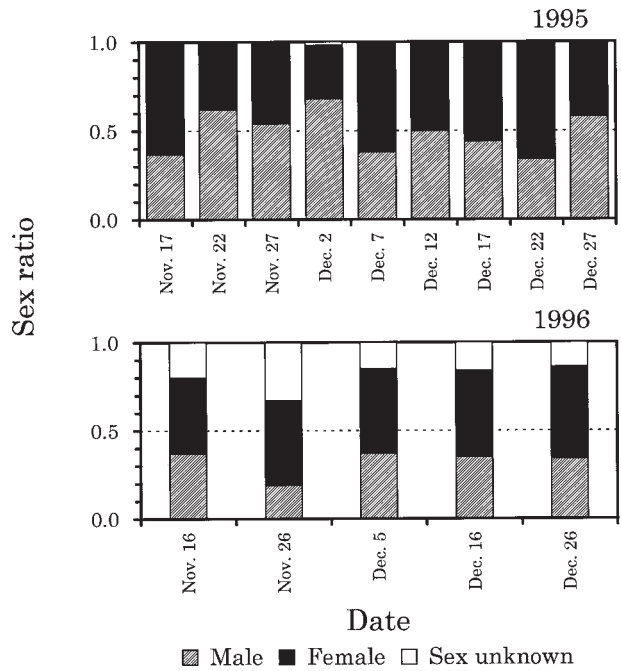


Fig. 61. Sex ratio of 0+ aged wakasagi captured by a trap at St. 1 on the way to Lake Abashiri from the sea in the autumn of 1995 and 1996.

測定日ごとの雌雄の体長とGSIの関係をFig. 62に示した。1995年の場合, いずれの日においても雄では体長によるGSIの差はあまり見られず, ほとんどの個体が2~6の範囲にあった。また時期を追ってGSIが上昇する傾向はみられず, むしろ早い時期において高いGSIを示す傾向が見られた。1995年の雌では, GSIは雄とほぼ同じような値を示したものの, 雄とは異なり多くの日において体長の大きな個体の方が高いGSIを示す傾向がみられた。また時期が遅くなるほど全体的にGSIは高くなっていく傾向を示した。1996年の場合, 雄のGSIは体長60mm前後より小型の個体で0に近い非常に低い値を示す個体が多かった。しかし体長60mm前後を超える個体では多くの個体のGSIは2~6の範囲にあり, 1995年と同様に体長とGSIの間に相関関係はうかがえなかった。また早い時期にむしろGSIが高いという傾向も1995年と同様であった。1996年の雌でも同年の雄と同様に, 体長60mm前後より小型の個体では0に近い非常に低いGSIを示す個体が多かった。しかし体長60mm前後を超えると, より大型の個体ほど高いGSIを示し, かつ同じ体長では遅い時期ほど高いGSIを示した。したがって, 1996年には1995年にみられなかった体長60mm前後より小型の個体が存在し, これらのGSIは雌雄とも0に近い非常に低い値を示したということを除けば, 体長60mmを超える個体においては両年とも以下のようなほぼ共通の傾向を示した。すなわち, 雄

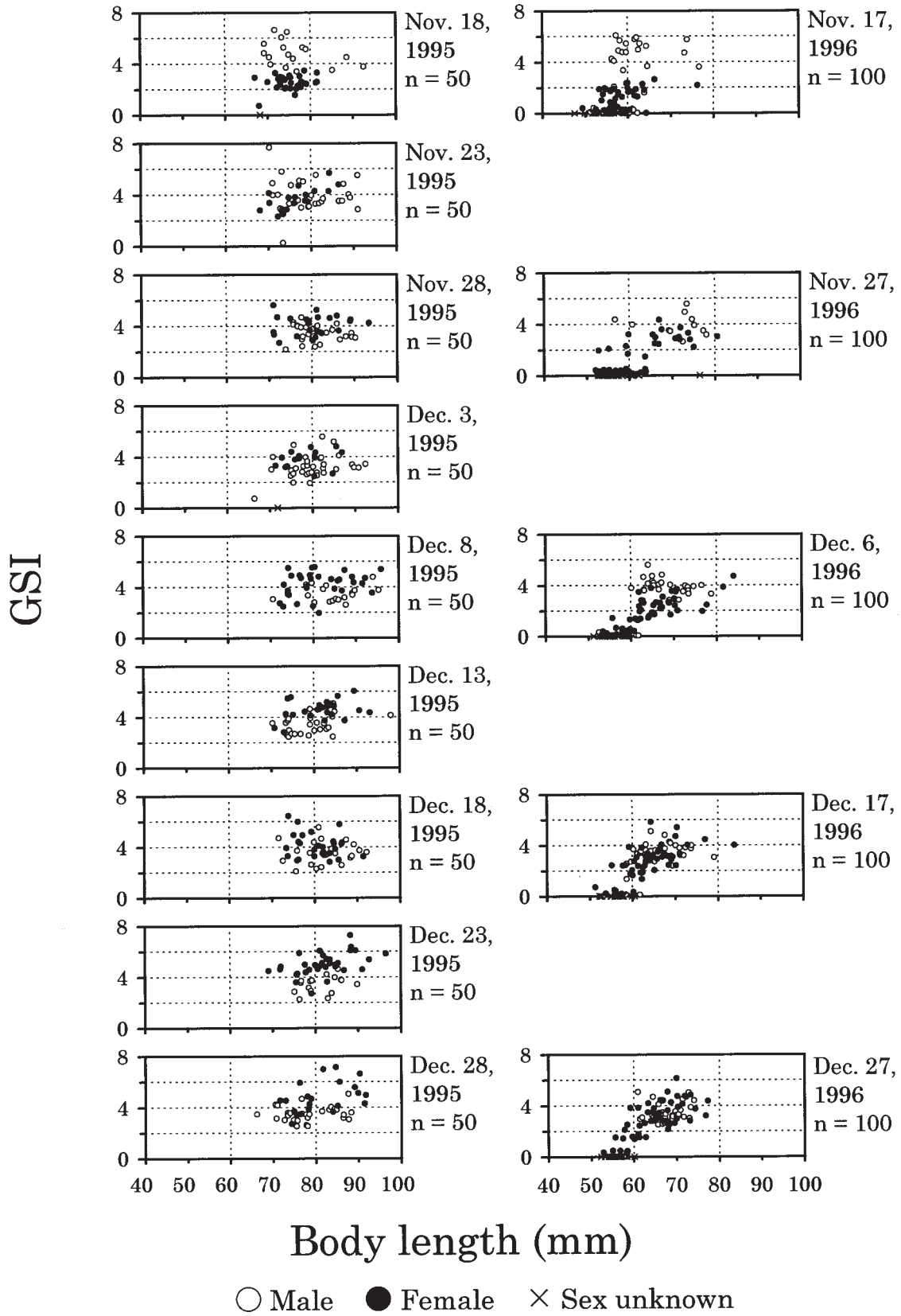


Fig. 62. Temporal change of GSI (gonad weight (g) / body weight (g) × 100) of 0+ aged wakasagi captured at St. 1 on the way to Lake Abashiri from the sea in the autumn of 1995 and 1996.

では体長とGSIに相関関係がうかがえず、むしろ早い時期にGSIが高く、雌では体長が大きいほどGSIが高く、かつ時期を経るにしたがって同体長でもGSIが高くなる傾向を示した。

2. 2. 春期遡上

1996年の春期遡上期に行ったSt. 1でのふくべ網による日別採捕個体数と水温の推移をFig. 63に示した。まず水温は、調査開始時の3月20日前後には0~2℃前後で、その後多少の上下をしながらもほぼ直線的に上昇し、調査終了時の5月2日には7℃台に達した。

ワカサギのふくべ網への入網は、調査期間の始めと終わりのそれぞれ数日間が少なかったほかは、調査期間中5~10日程度の間隔で増減しながら続いた。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個体に比べると非常に少なかった。

調査期間中ほぼ1日おきに行った魚体測定から得た体長組成をFig. 64に示した。遡上魚の体長組成の推移を見ると、モード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ないが、調査開始直後では組成はこれより小さな方に偏っており、逆に3月末から4月に入ると組成はこれより大きな方に偏り全体に大型化した。遅くなるほど遡上魚の体長が大きな方に移行したことは、秋期の遡上で見られた傾向と一致した。ただし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た。また体長70mmに満たない個体の中には生殖腺が未発

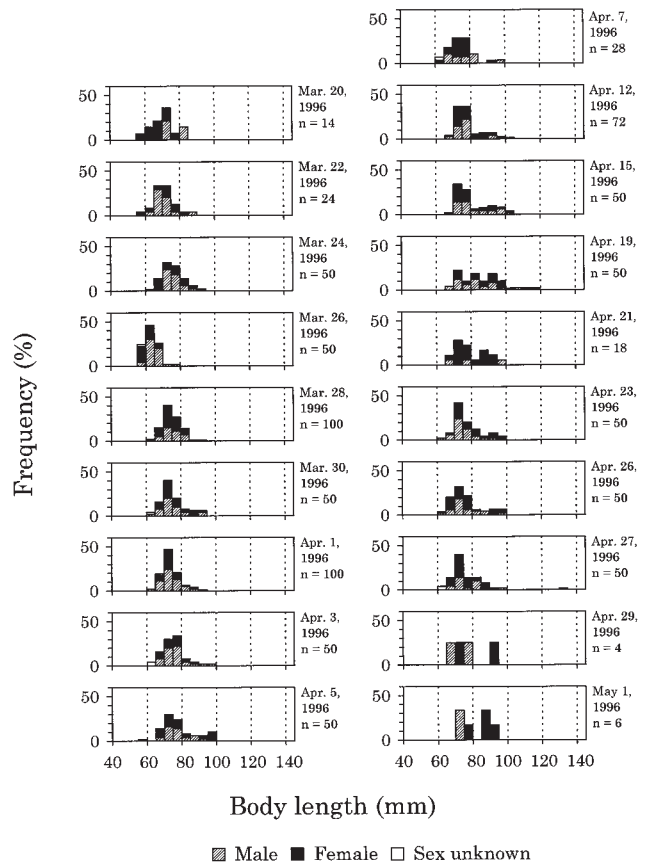


Fig. 64. The frequency distributions of body length of wakasagi captured by a trap-net at St. 1 on the way to Lake Abashiri from the sea in the spring of 1996.

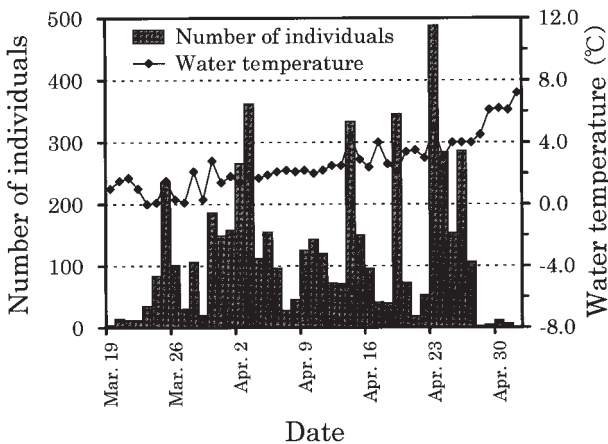


Fig. 63. The number of individuals of wakasagi captured by a trap-net at St. 1 on the way to Lake Abashiri from the sea and water temperatures between March 19 and May 2, 1996.

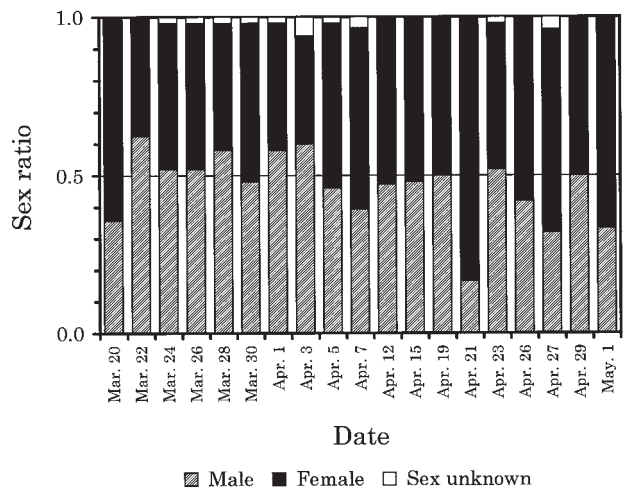


Fig. 65. Sex ratio of wakasagi captured by a trap-net at St. 1 on the way to Lake Abashiri from the sea in the spring of 1996.

達で、肉眼観察上雌雄の判別が困難な個体がわずかではあるがみられた。

Fig. 65に魚体測定日ごとの性比を時間を追って示した。上述のとおり、調査期間を通してわずかではあるが肉眼観察上雌雄の判別が困難な個体のみられた。また調査開始当初は雄の割合が0.5を超えることが多く、しだいに雌の割合が増加し、調査期間後半では、逆に雌の割合の方が高くなった。

測定日ごとの雌雄の体長とGSIの関係をFig. 66に示した。雄では3月28日～4月1日の標本において体長70mm未満の個体が0に近い非常に低いGSIを示したほかは、調査期間中を通してほとんどの個体が体長に関わらず3～5前後のGSIを示した。これに対し雌では、調査開始当初の3月下旬ではほとんどの個体のGSIは10未満であったが、その後急激に10を超えるGSIを示す個体が増え、4月15日以降は、体長70mm前後より小さな個体の一部を除き、ほとんどの個体のGSIは10～20の範囲にあった。雌における4月上旬のGSIの急激な上昇は、このころから体長の大きな個体が遡上し始めたことによるものではなく、調査当初からみられていた体長80mm未満の個体においても同様に観察された現象であった。

### 2. 3. 春期遡上魚雌の飼育実験

飼育水槽の水温は、水温非管理区では飼育期間中、外気温の変動に連動して淡水区で1.6～5.8℃、海水区で1.5～6.2℃の範囲で変動した。水温を管理した淡水+低温区の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0.7～2.3℃の範囲内で維持された (Fig. 67)。実験終了後の各魚体の測定値はTable 18に示した。

各実験区の実験終了後の成熟度組成をみると (Fig. 68)、淡水+水温非管理区では熟度3 (成熟排卵) の個体が60.0%と最も多く、次いで熟度2 (成熟未排卵) の個体が36.0%、放卵後の個体も4.0%みられた。これに対し海水+水温非管理区および淡水+低水温区は比較的似た組成を示し、しかも熟度3の個体はそれぞれ25.0%、23.1%と、淡水+水温非管理区に比べ明らかに少なかった。機材の関係から水温と塩分の有無による2元配置の実験を組めなかったため、異なる2実験区間ごとの成熟度出現頻度の差をカイ二乗検定によって検定した (Table 19)。ただし成熟度1と4は観察度数がそれぞれいずれも5に満たなかったため、成熟度1と2および3と4をそれぞれ足しあわせた値を用いて検定を行った。その結果、海水+水温非管理区と淡水+低水温区の間では有意差はみられなかったが、海水+水温非管理区と淡水+水温非管理区との間、および淡水+水温低水温区と淡水+水温非管

理区との間には成熟度出現頻度に有意差がみられた。

### 3. 考 察

網走湖内における秋期曳き網漁による0+年魚のCPUEが、ほとんどの年で11月中旬から下旬にかけて急増したのは、海からの遡上による資源の新たな加入があったことを示している。1995年と1996年の秋、海と湖の間の網走川に設置したふくべ網でまとまった入網が見られた時期と、湖内における曳き網のCPUEが急増した時期はよく一致し、CPUEの急増が海からの遡上時期を把握するよい指標となることが証明された。

1983～1986年、1993年および1996年の6年間を除く残りの9年間では、秋期曳き網漁が終了した時点における0+年魚のCPUEはまだ上昇の途中にあり、その時点で以降も遡上が継続していたと考えられた。

1996年は秋期曳き網漁最後の11月8日の時点でCPUEが減少に転じた。しかし、ふくべ網の調査から、この年の本当の海からの遡上ピークは、秋期曳き網漁終了後の12月10日以降にあったことが分かった。ふくべ網の調査から、1995年、1996年とも海からの遡上は5～10日程度の間隔で増減しながら行われており、1983～1986年、および1996年の秋期曳き網漁のCPUE急増がピークに達した後に漁期末にかけて減少傾向を示したことは、その時点でその年の遡上がピークを過ぎたことを必ずしも意味せず、その後さらに遡上があった可能性を残している。

いずれにせよ0+年魚の本格的な海からの秋期遡上は、調査を行った年の中では1993年を除き、ほぼ11月中旬～下旬の間に始まったといえる。

多くの年で9月下旬から10月中旬ころにかけてもわずかながらCPUEの上昇がみられたことから、この時期にも遡上があることが考えられた。ただし前述のとおり、この時期はワカサギに対する漁獲能率の異なるシラウオねらいの操業を漁獲努力量の中に入れているので、漁獲努力量の補正における誤差がこのような現象を生じたとする考えは否定できない。しかし仮に、この時期にも実際に遡上があったとしても、CPUEの増加幅からみれば、11月中旬以降の遡上に比べれば規模は非常に小さいと考えられる。

一方1+年魚以上では、湖内における分布個体数が0+年魚に比べはるかに少ない上に、0+年魚でみられたようなほぼ毎年の11月中旬以降の遡上を示すCPUEの増加はみられなかった。ただし1991年、1994年、1996年などには、11月中旬以前のCPUEに比べ相対的にかなり高いCPUEの増加が漁期末に観察された。しかしそれも、それぞれ同一年の0+年魚のCPUEに比べると、非常に小規模なものであった。



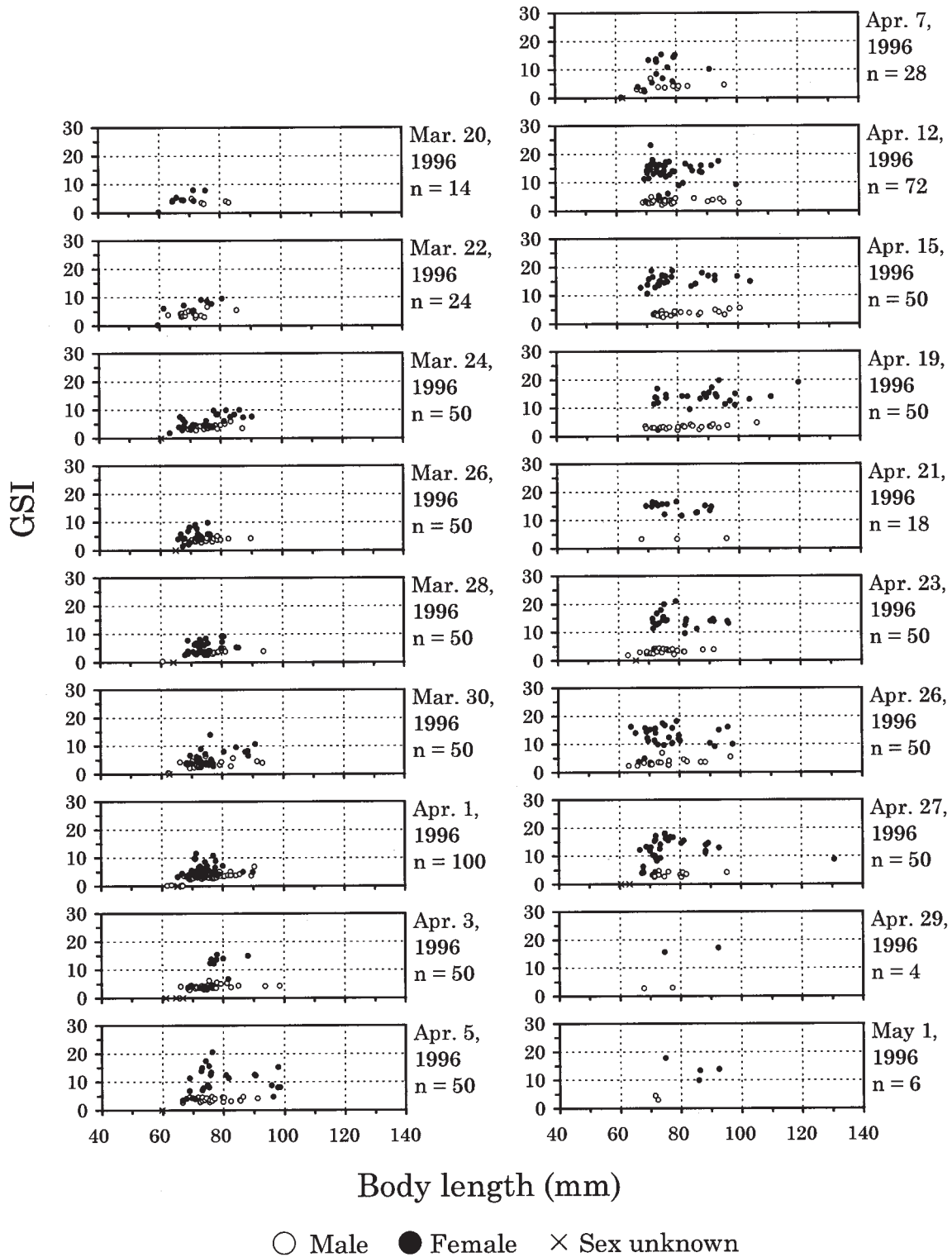


Fig. 66. Temporal change of GSI (gonad weight (g) / body weight (g) × 100) of 0+ aged wakasagi captured at St. 1 of the Abashiri River on the way of ascending to Lake Abashiri from the sea between March 20 and May 1, 1995.

Table 18. Body measurements and maturation characteristics of female wakasagi after rearing under different conditions.

Aquarium <sup>*1</sup>	Body length (mm)	Body weight (g)	Gonad weight (g)	Maturation stage <sup>*2</sup>	GSI
SW + UCT	94.4	8.47	1.92	3	22.7
SW + UCT	85.0	4.87	1.17	3	24.0
SW + UCT	76.0	3.79	0.85	3	22.4
SW + UCT	75.3	2.93	0.50	3	17.1
SW + UCT	75.0	3.76	0.75	3	19.9
SW + UCT	74.9	3.87	0.79	3	20.4
SW + UCT	90.8	6.45	0.88	2	13.6
SW + UCT	86.1	4.58	0.63	2	13.8
SW + UCT	85.8	3.93	0.52	2	13.2
SW + UCT	84.3	4.12	0.64	2	15.5
SW + UCT	83.8	4.15	0.79	2	19.0
SW + UCT	81.2	3.24	0.29	2	9.0
SW + UCT	80.5	3.41	0.31	2	9.1
SW + UCT	80.0	3.51	0.34	2	9.7
SW + UCT	78.7	3.31	0.27	2	8.2
SW + UCT	77.1	3.09	0.39	2	12.6
SW + UCT	77.1	3.13	0.48	2	15.3
SW + UCT	76.3	2.98	0.31	2	10.4
SW + UCT	75.5	3.55	0.58	2	16.3
SW + UCT	74.9	2.83	0.19	2	6.7
SW + UCT	73.3	2.59	0.11	2	4.2
SW + UCT	72.9	2.60	0.44	2	16.9
SW + UCT	72.7	3.17	0.49	2	15.5
SW + UCT	71.4	2.52	0.10	2	4.0
FW + UCT	76.8	3.18	0.00	4	0.1
FW + UCT	101.1	8.89	2.29	3	25.8
FW + UCT	81.7	4.73	0.91	3	19.2
FW + UCT	80.3	3.98	0.85	3	21.4
FW + UCT	80.1	4.31	0.93	3	21.6
FW + UCT	80.0	4.53	0.78	3	17.2
FW + UCT	79.0	4.17	0.71	3	17.0
FW + UCT	78.5	4.60	0.98	3	21.3
FW + UCT	76.7	3.76	0.69	3	18.4
FW + UCT	76.6	3.90	0.80	3	20.5
FW + UCT	75.8	3.29	0.56	3	17.0
FW + UCT	75.8	3.71	0.71	3	19.1
FW + UCT	75.0	3.43	0.65	3	19.0
FW + UCT	72.8	3.19	0.52	3	16.3
FW + UCT	72.5	3.32	0.69	3	20.8
FW + UCT	70.4	2.88	0.54	3	18.8
FW + UCT	93.1	5.30	0.44	2	8.3
FW + UCT	86.5	6.12	1.25	2	20.4
FW + UCT	83.5	4.31	0.54	2	12.5
FW + UCT	82.2	4.25	0.50	2	11.8
FW + UCT	80.0	3.53	0.48	2	13.6
FW + UCT	80.0	3.83	0.45	2	11.7
FW + UCT	77.8	3.57	0.44	2	12.3
FW + UCT	77.0	4.01	0.83	2	20.7
FW + UCT	69.4	2.49	0.30	2	12.0
FW + LT	79.6	3.53	0.62	4	17.6
FW + LT	71.0	2.95	0.47	4	15.9
FW + LT	84.2	5.64	1.14	3	20.2
FW + LT	79.9	3.83	0.59	3	15.4
FW + LT	79.6	3.96	0.71	3	17.9
FW + LT	79.5	3.19	0.38	3	11.9
FW + LT	76.0	3.15	0.58	3	18.4
FW + LT	74.2	3.73	0.84	3	22.5
FW + LT	103.8	9.69	1.44	2	14.9
FW + LT	96.8	8.70	1.33	2	15.3
FW + LT	95.4	7.86	1.20	2	15.3
FW + LT	95.0	7.53	1.34	2	17.8
FW + LT	91.5	6.39	0.93	2	14.6
FW + LT	91.4	6.14	0.98	2	16.0
FW + LT	90.4	5.89	0.74	2	12.6
FW + LT	84.4	5.58	0.94	2	16.8
FW + LT	84.0	5.38	1.04	2	19.3
FW + LT	82.9	4.72	0.82	2	17.4
FW + LT	81.6	4.70	0.79	2	16.8
FW + LT	81.1	4.03	0.19	2	4.7
FW + LT	79.6	4.46	0.58	2	13.0
FW + LT	79.0	4.53	0.69	2	15.2
FW + LT	76.7	3.12	0.41	2	13.1
FW + LT	73.9	2.76	0.14	2	5.1
FW + LT	73.7	3.17	0.45	2	14.2
FW + LT	69.4	2.35	0.26	2	11.1

\*1 SW: sea water; FW: fresh water; UCT: uncontrolled water temperature; LT: low water temperature.

\*2 See Table 2.

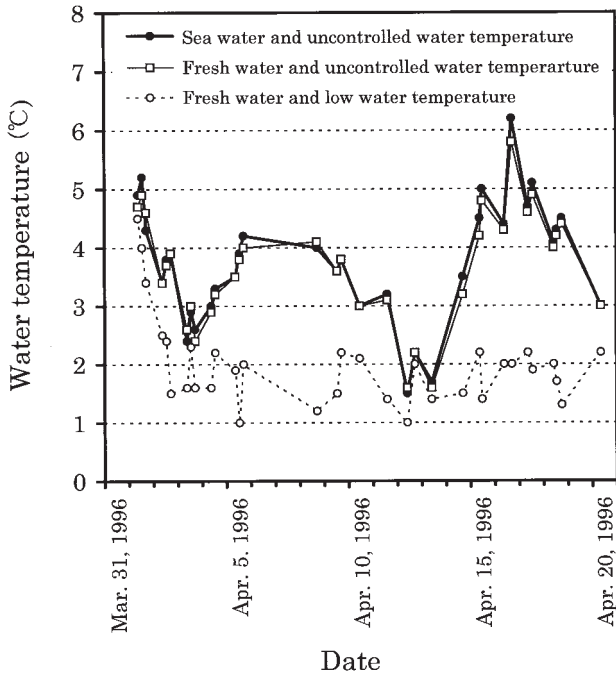


Fig. 67. Changes of water temperatures in the aquariums in which female wakasagi examined were reared.

1993年には、秋期曳き網漁が行われている間に0+年魚でもCPUEの上昇が見られなかったことから、この間に海からの遡上はなかったと考えられた。ただし秋期曳き網漁終了後に遡上が始まった可能性はある。しかし第4章の降海調査で得た結果によると、1993年の降海群量指数はその他の年に比べ極端に少なく、これに引き続く氷下曳き網漁でも1993年級群0+年魚の漁獲は非常に少なかったことから、秋期遡上そのものが非常に少なかったと

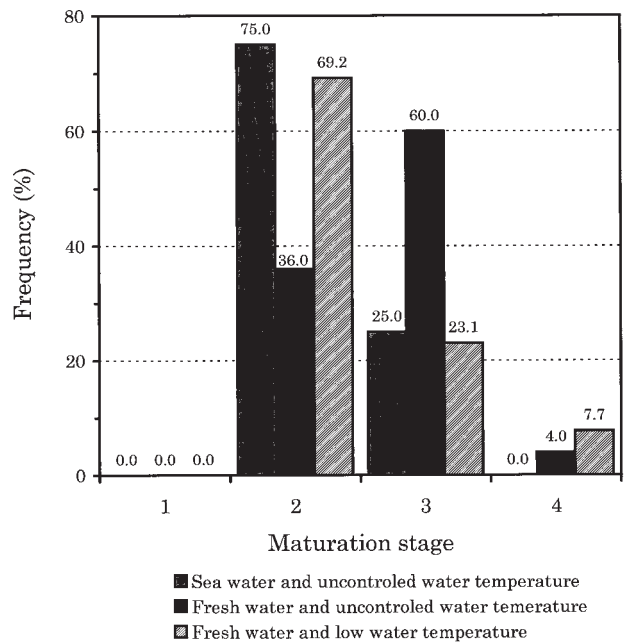


Fig. 68. The maturation stage of female wakasagi after rearing under different conditions.

考えられる。これらのことから、第4章でも述べたように降海群量の多寡が秋期遡上群量の多寡に影響を与えていることが示唆された。

以上のことから、秋期の海からの遡上はほとんどが0+年魚を中心としたものであり、遡上の時期は11月中旬～下旬から本格的に始まる、ということができよう。このことは宇藤・坂崎<sup>33)</sup>の結果とよく一致した。しかし佐野<sup>32)</sup>が「8月上旬より」、Hamada<sup>22)</sup>が「10月中旬または下旬」とした遡上時期とはかなり異なる。ひとつの

Table 19. Chi square tests on the difference between the components of maturation stages in female wakasagi reared under different rearing conditions.

Maturation stage	Result				Expectation				chi square	df	P
	SW+UCT*	FW+UCT*	FW+LT*	Total	SW+UCT*	FW+UCT*	FW+LT*	Total			
1-2	18	9		27	13.2	13.8		27.0	28.841	1	0.000**
3-4	6	16		22	10.8	11.2		22.0			
Total	24	25		49	24.0	25.0		49.0			
1-2	18		18	36	17.3		18.7	36.0	0.206	1	0.650
3-4	6		8	14	6.7		7.3	14.0			
Total	24		26	50	24.0		26.0	50.0			
1-2		9	18	27		13.2	13.8	27.0	5.649	1	0.017*
3-4		16	8	24		11.8	12.2	24.0			
Total		25	26	51		25.0	26.0	51.0			

\* SW: sea water; FW: fresh water; UCT: uncontrolled temperature; LT: low temperature.

可能性としては、網走湖産ワカサギの遡上時期が最近では当時とまったく変わってしまったことが考えられる。このことについては当時の詳しい資料がほとんど無いため、それを論ずることは難しい。唯一、月別漁獲統計資料がそれを推し量る材料となる (Fig. 69)。しかし佐野<sup>132)</sup>とHamada<sup>22)</sup>の報告が発表された当時の資料が残念ながら欠落している。月別漁獲量の得られている年だけでみると、その漁期年度初めの9月から11月にかけての漁獲量変動は、月を追うにしたがって増加する年と、逆に減少していく年があり一定していない。これは9~10月はシラウオねらいの漁獲努力が高いこと、この時期ワカサギの成長が盛んで増重が大きいこと、解禁日がその年のシラウオおよびワカサギの成長に合わせて前後することなど複雑な要因が複数絡むため、この漁獲統計資料からこの時期(9~10月)に海からの遡上があったか否かを判断することは難しい。しかし少なくとも、次章で述べるようにほぼ成長が止まり体重が安定する11月以降において、1925~1926年や1960年代~1970年代においても12月から翌年1月にかけて漁獲量の上昇が見られることから、この年代においても現在と同様に11月後半から翌年1月ころにかけて海からの遡上があったことが推測される。

佐野<sup>132)</sup>とHamada<sup>22)</sup>の報告した遡上時期が現在の遡上時期と異なる原因として、そのほかに次のような理由が考えられる。まず佐野<sup>132)</sup>が「8月上旬より」としたことには、遡上ではなく降海する魚群を遡上魚と誤認した可能性が考えられる。第4章で述べたとおり、降海中のワカサギは常に流れの上流に頭を向けて遊泳しているため、それを遡上中と考えた可能性がある。本研究の結果では降海の盛期は多くの年で8月上旬にあったことから、これは十分に考えられることである。またHamada<sup>22)</sup>が「10月中旬または下旬」としたことについては、本研究でも漁獲能率の補正による誤差の可能性は否定できないものの、多くの年で秋期曳き網漁業のCPUEが0+年魚でも1+年魚以上でも9月下旬から10月中旬ころにかけてわずかながら上昇するのが観察されたことから、この時期に小規模な遡上があることは否定できない。Hamada<sup>22)</sup>はこの小規模な遡上を見て「10月中旬または下旬に湖へ遡上する」としたのかも知れない。いずれにせよ当時の遡上時期を明確に断ずることは困難である。

つぎに網走湖産ワカサギがなぜ晩秋から初冬にかけて湖に遡上するのかについて考えてみる。塚本<sup>17)</sup>は回遊に必要とされる条件として移動能力と方位決定能力のほかに「回遊したい、旅に出たい」とする回遊の衝動が高まる必要があるとした。その回遊が淡水環境から海水環境へ、あるいは海水環境から淡水環境へと浸透圧環

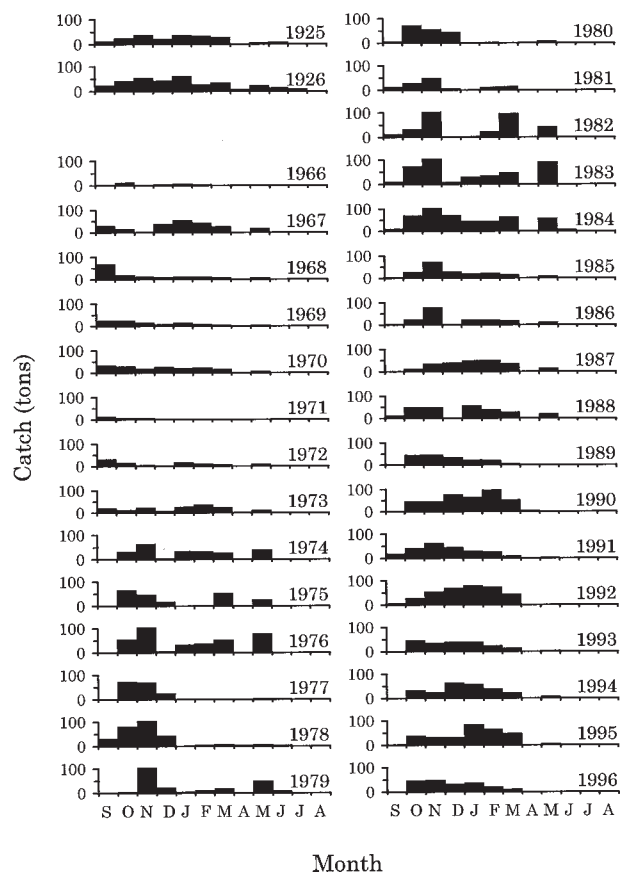


Fig. 69. The monthly catch of wakasagi in Lake Abashiri during September to next August.

境も異なる場合には、淡水環境内あるいは海水環境内での回遊に比べ、回遊魚が受けるストレスははるかに大きなものとなるはずである。にも関わらず異なる浸透圧環境を乗り越えてまで回遊したいという衝動は、秋期に海から遡上するワカサギにとっては何に起因するのであろうか。遡河回遊型と淡水残留型の分岐には、サクラマスの場合成長と性成熟が密接に関連している<sup>138-143, 173)</sup>。これに対し宇藤・坂崎<sup>33)</sup>は、ワカサギの場合には0+年魚の降海時はすべて未熟であること、遡河魚には成熟、未成熟魚のいずれもみられることから、性成熟との関連は弱いと考えた。虎尾<sup>37)</sup>は彼らを引用し、1995年に得た網走湖産ワカサギの湖内残留群、秋期遡上群および秋遡上せず海に残留していた群それぞれに対する解析から、ワカサギの場合には、遡上行動と性成熟には関連性があると考えた。虎尾<sup>37)</sup>はその根拠として、遡上魚と海に残っていた個体との肥満度、GSI、性比の違いを挙げ、早く成熟した個体から遡上し、一定時期までに一定の条件に達しない個体は、沿岸域で越冬し春遡上型になると考えた。しかし本研究の結果では、1995年と1996年の調査で共通して、秋期遡上する個体は遡上日が遅くなるにしたがい体

長は小型から大型へ、雄のGSIは高い値から低い値へ、雌のGSIは低い値から高い値へそれぞれ変化し、しかも遡上する個体の体長、性比、生殖腺の発達度合いは1995年と1996年ではまったく様相を異にした。さらに後の第7章で述べるように、大部分を秋期遡上した個体が占めると考えられる秋期遡上直後の湖内におけるワカサギの体長組成、生殖腺未発達個体の割合、およびGSIは、それぞれ年によってまったく異なっている。にも関わらず、前述のように0+年魚の秋期遡上はほぼ毎年きまって11月中旬～下旬の間に始まっている。これらのことから著者は虎尾<sup>27)</sup>とは異なり、秋期遡上は成長や性成熟と密接に関連して起こるものではないと考える。

次に秋期遡上を水温環境との関係で考えてみる。浜田<sup>170)</sup>は日本産キュウリウオ科魚類の分布を日本列島の地史と関連づけて考察し、ワカサギについては「春の産卵遡上は日本海にのみみられ」、「オホーツク海沿岸で春に遡上し産卵したという記録はいまだにない」とし、日本海に分布する春遡上群 (a-type anadromous form) とオホーツク海に分布する秋遡上群 (b-type anadromous form) は「日本海が大平洋やオホーツク海と未だ連絡していなかったときに隔離された別な群」であることを示唆した。浜田<sup>30)</sup>はこのことについてその著書の中で繰り返し述べている。しかし秋に遡上する群と春に遡上する群それぞれが遺传的支配に基づく種の分化過程にあるのだとすると、脊椎骨数の計数結果から漁獲量が増加したのは網走湖産ワカサギ卵の移殖の結果である<sup>126)</sup>とされる日本海側の石狩川水系において、秋に遡上が見られないことには矛盾が生ずる。これに対して工藤<sup>171)</sup>は「石狩古川の網走系群は、移殖元の網走湖での生活とは異なり(中略)湖内残留群として秋から翌年まで越冬する」としている。いずれにせよ遡上時期の違いが遺传的に固定された生態上の違いであるとしたら、石狩川水系でのこれらの現象を説明することはできない。さらに前述のとおり宇藤・坂崎<sup>33)</sup>は網走湖産ワカサギにも春遡上する群がいることを明らかにしており、浜田<sup>30)</sup>、<sup>170)</sup>の説には疑問が残る。その後、浜田<sup>170)</sup>はこれらの事実自身に行った飼育実験の結果や函館近郊を流れる戸切地川に春ワカサギが産卵のために上るようになったのは網走から大沼湖沼群に移殖されたワカサギに起源があるとする説を加え、ワカサギが春遡上するか秋遡上するかは海水温の差に関わっているとして、彼のそれまでの考えを訂正した。その中で彼は海水飼育実験では-1℃以下ではワカサギは摂餌もせず、泳ぐこともない、としている。著者が1996年度に室温で海水飼育していた0+年魚のワカサギ複数個体は、冬季の急激な冷え込みによって水温が-1.0℃に達した時点ですべて斃死した。

網走湖沖のオホーツク海沿岸は冬季間流氷に覆われ、海水温がマイナス水温となることは珍しいことではなく、むしろ毎年普通にみられる現象であると考えられる。例えば1981年1月26日には網走沿岸で-1.8℃が観測されている<sup>172)</sup>。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℃に近いものの、下層に行くにしたがい水温は高くなり、大槻・多田<sup>173)</sup>や今田ら<sup>3)</sup>の示した図から読みとる限り、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1～2℃前後の水温がある。したがって、オホーツク海における冬季間の低い水温が、網走湖産ワカサギが秋に遡上(越冬回遊)することへのものともらしい説明となることは確かである。しかしこのことだけでは、網走湖産ワカサギには秋には遡上せず海で越冬し、春遡上する群れもいることに対しては十分な説明が得られない。今後は秋から翌春にかけての沿岸域と網走湖両水域での水理環境の継続的な観測が必要となるであろう。

つぎに春期遡上について考えてみる。1996年春にふくべ網を用いて行った春期遡上に関する調査では、1995年秋に行ったそれらと同一年級群の秋期遡上と比較して、調査期間を通しての採捕個体数は60分の1程度と非常に少なかった。春期遡上が秋期遡上に比べ小規模なものであるという結果は宇藤・坂崎<sup>33)</sup>の結果と一致した。網走湖産の遡河回遊型ワカサギの中では、秋期遡上する個体の方が春期遡上する個体に比べ圧倒的に多いといえるであろう。

春期の海からの遡上は産卵期直前あるいは産卵期中に行われ、遡上魚も生殖腺の状態からそのほとんどがその春産卵に参加する個体と考えられることから、春期遡上は産卵活動の一環(産卵回遊)と考えることができよう。しかし体長の経日変化は湖から産卵河川への遡上でみられた大型個体から小型個体への移行傾向とは異なり、遡上はむしろ小型個体から始まり、しだいに大型個体へ移行していく傾向を示した。しかしそのまま一方向で大型化するのではなく、後期には再びやや小型化する傾向を示した。このことはワカサギの産卵遡上は海からの遡上によってのみ行われると考えられる閉伊川<sup>174)</sup>の結果にほぼ一致した。しかし、網走湖同様遡河回遊型と湖中残留型の生息する小川原湖産ワカサギの海からの春期遡上では、大型個体から始まるという結果<sup>35)</sup>とは異なった。

海からの遡上河川で採集された雌のGSIは、同時期に産卵河川で採集された産卵直前の雌に比べ低いGSIを示し、さらに生殖腔内に排卵している個体はまったくみられなかったことから、産卵までにはまだ間があると考えられた。湖に入る前に捕獲した排卵前の春期遡上雌を水温と塩分の有無によって条件を変えて飼育した実験では、

淡水+水温非管理下で飼育したものは約20日後に60%以上が排卵または放卵したのに対し、淡水+低水温下および海水+水温非管理下で飼育したもので排卵または放卵した個体は25~30%程度しかなく、産卵前の排卵に至る最終成熟に水温と塩分濃度が強く影響を与えていることが示唆された。第2章で産卵遡上時期が産卵河川水温の高低によって影響を受けていることが示されたことから、河川水温あるいは湖内の水温がワカサギ雌の排卵に至る最終成熟を制御していると考えられる。また水温のみならず、塩分も雌の最終成熟に大きな影響を与えているという結果が得られたことは大変興味深い。春に海から湖に遡上する途中で捕獲したワカサギの雌に、排卵した状態の個体がまったくみられなかったことから、春に海から遡上するワカサギの雌が最終成熟（排卵）したことをきっかけに遡上するのではないことは明らかである。雌の最終成熟（排卵）は、遡上後淡水環境に置かれることによって促進されると考えられる。

網走湖に近い藻琴湖では、かつて海から湖内に遡上し

てきたワカサギの人工採卵作業が盛んに行われていた。しかし流入河川である藻琴川流域の開発と河川水の水道用水利用のためであったか、河川水量が減少し、代わって海水の流入によって湖水の塩分濃度が上昇した。そのころから湖内に遡上してきたワカサギ雌に排卵している個体がみられなくなり、採卵作業が行えなくなってきた。さらに藻琴川の湖内への流入部には砂防ダムが建設され、産卵遡上してきたワカサギは砂防ダムに付設されている魚道の段差と流速を乗り越えられず、淡水域に遡上できなくなってしまった。その後藻琴湖産ワカサギ資源はしだいに減少していった。このような問題を考える上でも、ワカサギの最終成熟と塩分濃度との関係をより詳しく調べることは意味のあることであろう。したがってどの程度の塩分濃度であれば淡水同様に最終成熟に達するのか、また最終成熟が水温と塩分の相互作用にどのように影響されるのかについては、今後に残された重要な課題である。

水産の資源管理を行う上で漁獲物の解析を行うことは

## 第6章 ワカサギ漁業による漁獲物解析

基本的に重要である。漁獲物からは漁獲の対象となっている生物の体長や体重、性比、生殖腺の成熟度や生殖腺重量、胃内容物などの情報を得ることができる。これらの資料からさらに漁獲個体数、漁獲物の組成、成長、性成熟過程、環境内食物網における対象生物の位置などを知る手がかりが得られる。もちろん漁獲物の解析だけでこれらのことをすべて知ることは難しく、多くの場合別に独自の調査が必要となる。しかし漁業がその対象生物を漁獲の主対象として操業している限り、多くの場合漁獲物はその生活の概要について重要な情報を与えてくれる。

網走湖産ワカサギの漁獲物調査とその解析はこれまで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た<sup>288-293</sup>。しかし多年にわたるこれらの資料を総括した解析は未だ行われていない。そこで本章では、網走湖産ワカサギの成長や成熟に関する基本的な情報を得る目的で、網走湖におけるワカサギ漁業による漁獲物の過去からの測定資料を整理し解析した。なおここから得た情報を基に行った網走湖産ワカサギの資源変動機構に関する解析は次章で取り扱う。

### 1. 材料および方法

#### 1.1. 調査対象漁業

網走湖内でワカサギを主な漁獲対象とする4漁業を調査対象漁業とした。これら4漁業とは、緒言で述べた秋期

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）および春期曳き網漁業である。なお補足資料として、第5章で述べた遡河行動調査で得られた資料も一部解析に用いた。

#### 1.2. 漁獲物の測定

1981年以降1997年まで毎年、網走湖産ワカサギを漁獲対象とした上記各漁業において漁獲された漁獲物を各月1回~数回、操業場所ごとに数カ所から魚体サイズ(銘柄)別に測定用標本を採集し、1標本につき100個体をめどに体長(被鱗体長)・体重を測定した。さらにその中の50~60個体について、開腹して性別を記録し、生殖腺重量を測定し、生殖線指数(GSI)を求めた。またさらに一部の個体については、第2章に述べた生殖腺熟度区分(Table 2)に基づく生殖腺熟度を記録した。得られた体長測定資料からは、階級幅を5mmとした雌雄込みの体長組成を求め、第3章に述べた方法により1つまたは2つ以上の正規分布を当てはめた。

なお第5章で述べたとおり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、年齢形質による年齢査定は行わず、各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、大型魚を1+年魚以上として扱った。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歳ずつ加齢し、小型魚を1+年魚、大型魚を2+年魚以上とした。

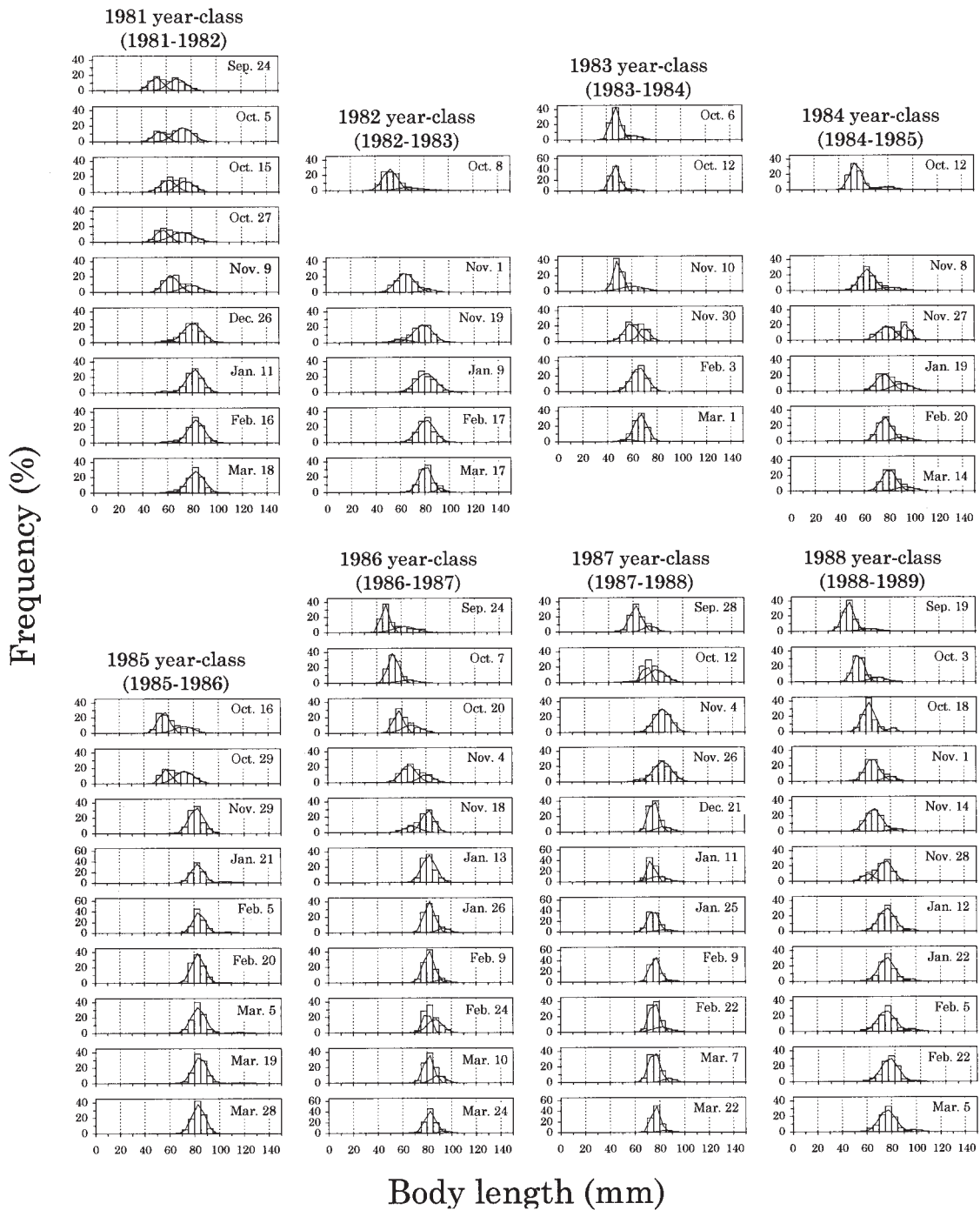


Fig. 70. Frequency distributions of body length of 0+ aged wakasagi from 1981 to 1988 year-classes caught by seine-net fisheries in Lake Abashiri between September to next March.

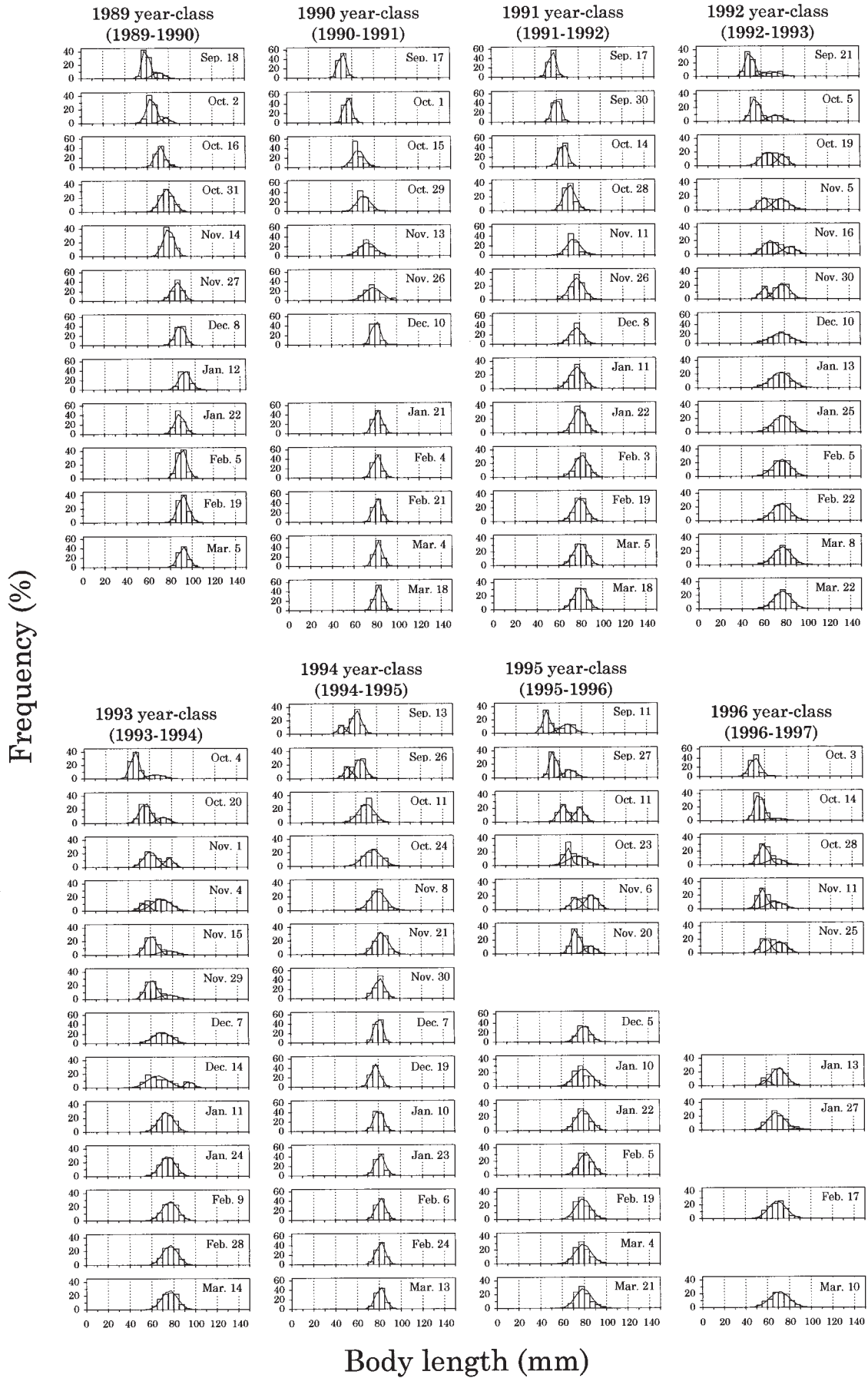


Fig. 71. Frequency distributions of body length of 0+ aged wakasagi from 1989 to 1996 year-classes caught by seine-net fisheries in Lake Abashiri between September to next March.



2. 結 果  
2. 1. 体長組成

1981年～1997年の毎年9月から翌年3月までの間に網走湖内で秋期曳き網漁業および水下曳き網漁業によって漁獲されたワカサギの体長組成のうち、小型魚(0+年魚)

のものをFig. 70～71に、大型魚(1+年魚以上)のものをFig. 72～73に示した。これから0+年魚の体長組成には、同一年同一時期に1～2つの体長群があることが分かる。これらのその年の秋期曳き網漁業開始直後である9～10月における体長組成各モードは、いずれも80mmより小さ

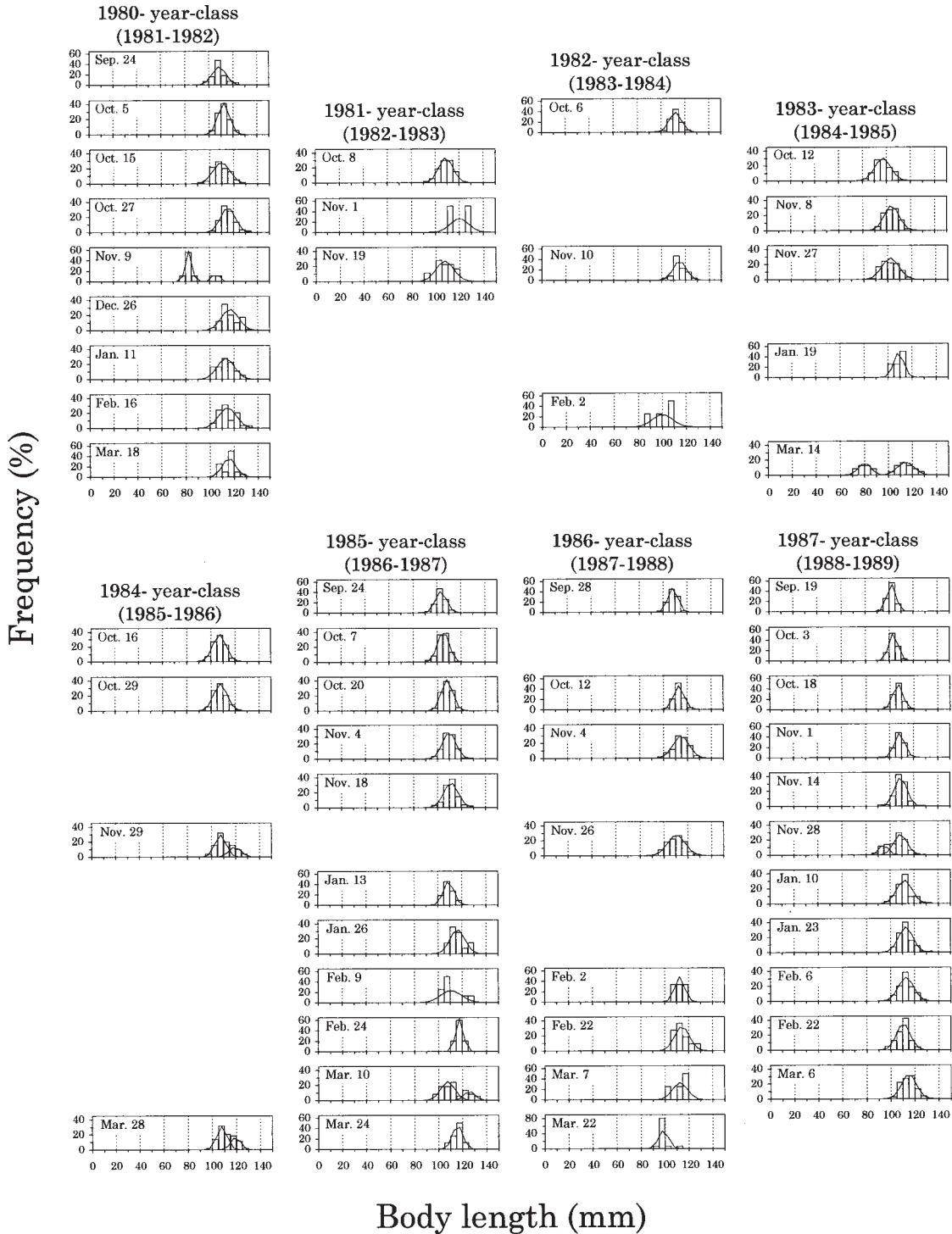


Fig. 72. Frequency distributions of body length of 1+ aged and older than 1+ aged wakasagi from 1980 to 1987 year-classes caught by seine-net fisheries in Lake Abashiri during September to next March.

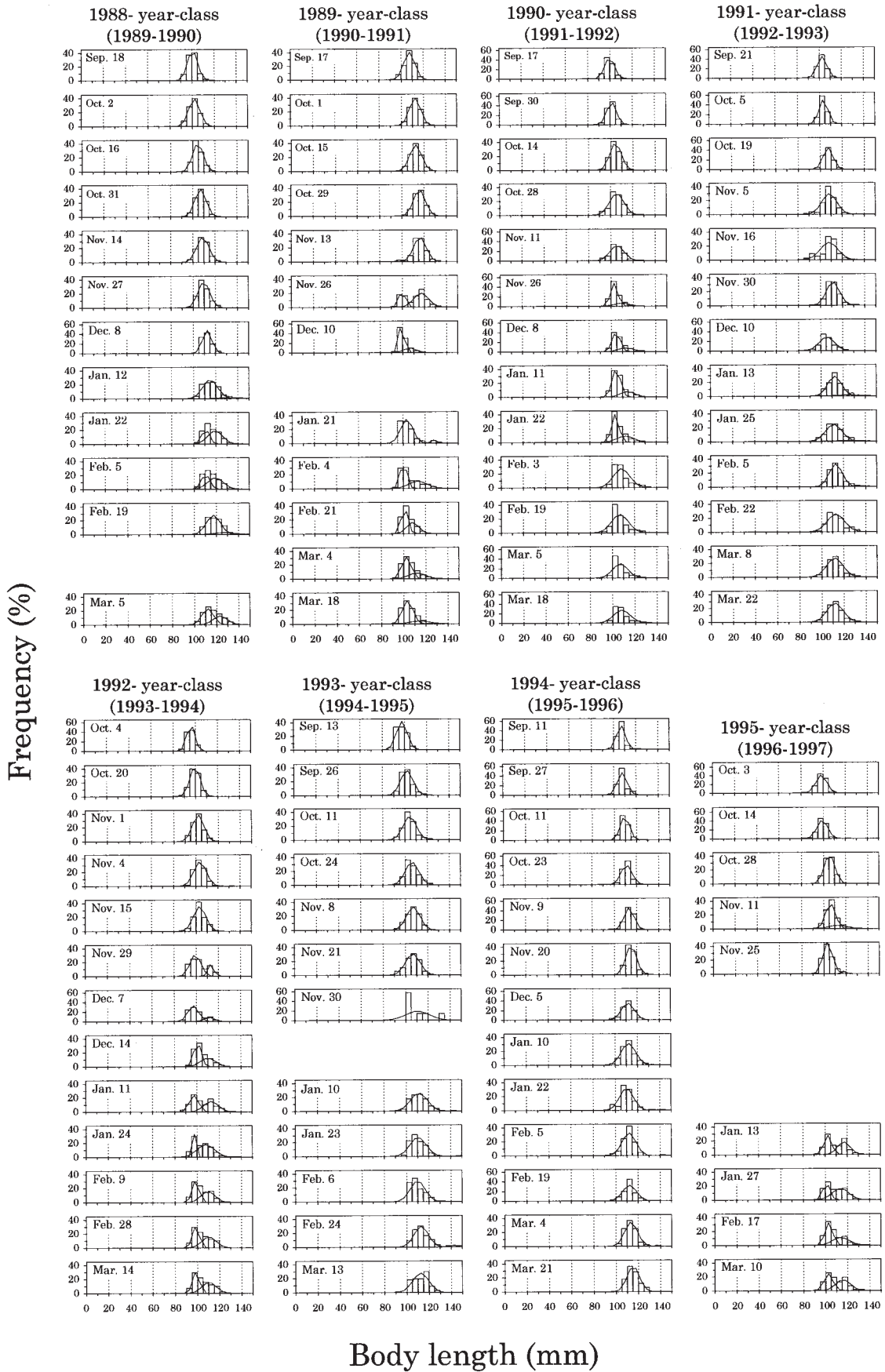


Fig. 73. Frequency distributions of body length of 1+ aged and older than 1+ aged wakasagi from 1988 to 1995 year-classes caught by seine-net fisheries in Lake Abashiri during September to next March.

かった (Fig. 70~71)。1+年魚以上の体長組成にも、同一年同一時期に1~2つの体長群が認められた。しかしその年の秋期曳き網漁業開始直後である9~10月における1+年魚以上の体長組成各モードは、いずれも100mmより大きく (Fig. 72~73)、0+年魚と明らかに区別された。第3章で示した0+年魚の春の仔魚期からその年の9月までの体長組成の推移は、秋期曳き網漁業解禁当初の小型魚(0+年魚)の体長組成に連続した。

湖内残留群の体長組成を示すと考えられる9月から11月上旬ころまでの0+年魚の体長組成は、時期を経るにしたがい大きな方に移行した。ただし11月に入ると体長組成の大型化はそれ以前に比べると鈍化した。その後11月中旬から12月にかけての間に、多くの年で体長組成の急変がみられた。1981年、1983~1986年、1988~1990年の各年にはこの時期に体長組成は急激に大きな方に移行した。しかし1987年や1995年には、0+年魚の体長組成は逆

にこの間に小型の方に移行した。その後翌年1月から3月までの間は体長組成にほとんど変化がなく、若干大きな方に移行するだけであった。

1+年魚以上の体長組成も9月以降10月下旬~11月上旬までの間、0+年魚と同様に時期を経るにしたがって大きな方に移行し、この間成長していることを示した。しかし0+年魚でみられた体長組成の急激な変化はほとんどみられず、1996年11月中旬から1997年1月中旬の間に、体長組成の大きなものの比率が急激に増加したのが観察された (Fig. 73) のと、1990年の11月中旬から12月上旬にかけては逆に体長組成が急激に小さな方に変化した (Fig. 73) のが観察された程度であった。その後、翌年1月から3月までの体長組成には0+年魚同様ほとんど変化がなかった。ただし1月から3月までの間は1+年魚以上に該当する魚体サイズの個体そのものが少なく、標本個体数が十分確保できないことが多かったため、日によ

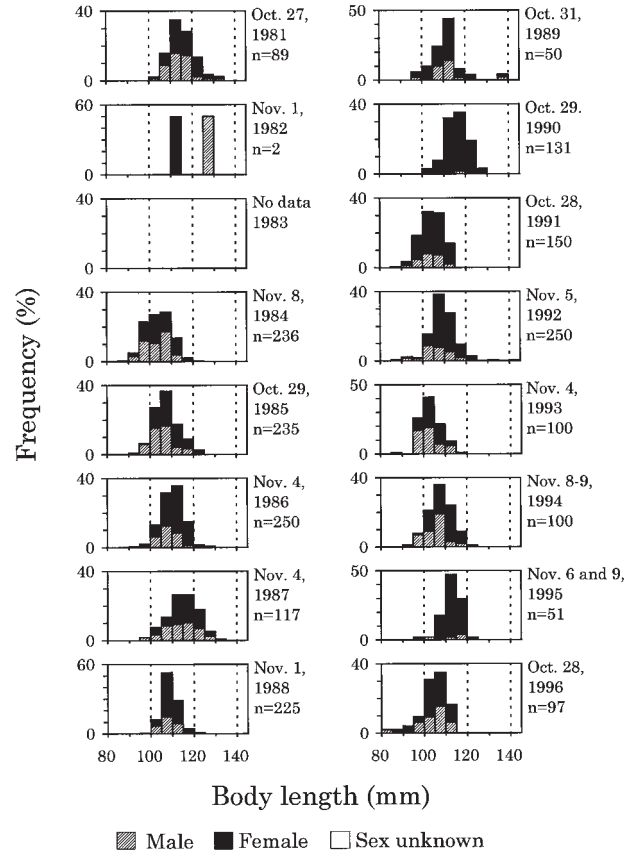
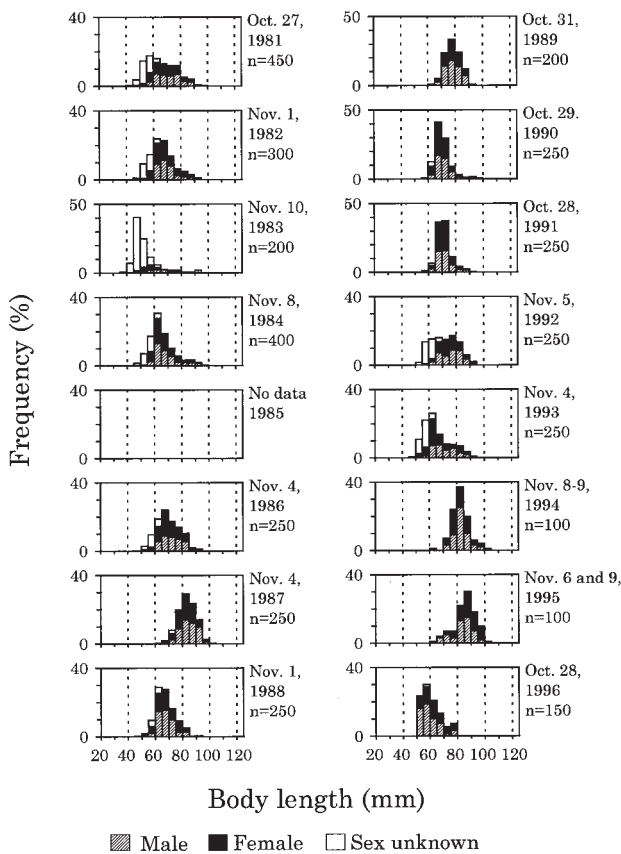


Fig. 74. Frequency distributions of body length of 0+ aged wakasagi caught by the autumn seine-net fishery in Lake Abashiri before autumn ascending from the sea occurred.

Fig. 75. Frequency distributions of body length of 1+ aged and older than 1+ aged wakasagi caught by the autumn seine-net fishery in Lake Abashiri before autumn ascending from the sea occurred.

て体長組成にばらつきがみられた。

同一日の0+年魚と1+年魚以上の体長組成を比較すると、1984年11月27日～1985年3月14日の間の標本で両者間にかなりの重複がみられた (Fig. 70, 72) ほかは、組成の縁辺部でのわずかな重複を除けば、いずれのときにおいても両者はほとんど明瞭に分離された。

成長のほぼ止まった時期の湖内残留群の体長組成を示すと考えられる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た。まず0+年魚 (Fig. 74) では年により体長サイズに大きな差がみられ、モードの位置は1983年の45～50mmから1995年の85～90mmまでの開きがあった。また概ね体長60～70mm未満の小型個体の中には、肉眼観察上雌雄の判別が困難な性別不明の個体が多くみられた。したがって全体の体長組成が大きな年は性別不明の個体は少ない傾向を示した。ただし1996年10月28日の標本はすべての個

体について性別の判定を実体顕微鏡下で行ったため、小型の個体であっても性別不明の個体はほとんど出現していない。同時期の1+年魚以上の個体 (Fig. 75) 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115～200mmまでの開きがあった。1+年魚以上には同時期、肉眼観察上性別不明の個体はまったくみられなかった。

第5章で述べた0+年魚の秋期遡上が起こり、湖内の個体群が湖中残留群から秋期遡上群 (遡河回遊群) にほぼ移行したと考えられる翌年1月 (一部2月) の0+年魚の体長組成をFig. 76に示した。これらの体長も年によって大きな差がみられた。湖中残留群の体長組成を示すと考えられる11月上旬～中旬の体長組成と比べると、前述のとおり大型化している年が多いものの、年によっては逆に小型化している年もみられた。また体長60～70mmより小型の個体には肉眼観察上性別不明個体の出現頻度が高

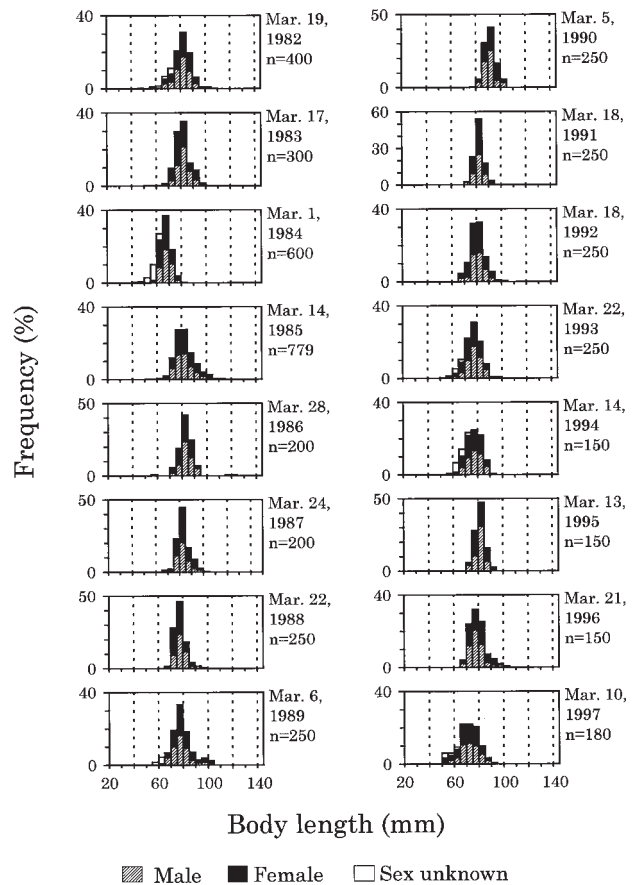
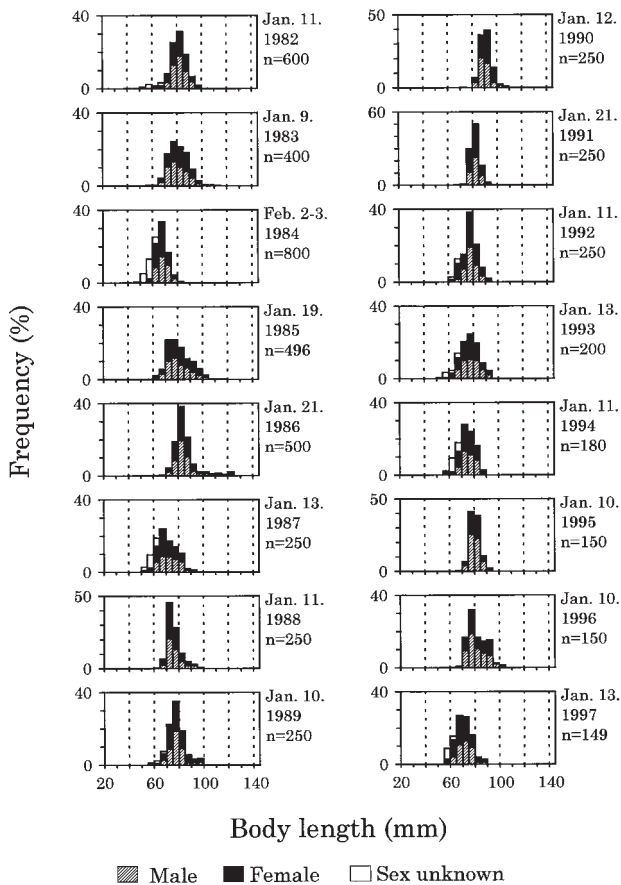


Fig. 76. Frequency distributions of body length of 0+ aged wakasagi caught by the winter seine-net fishery under the ice in Lake Abashiri in the early season, January or February.

Fig. 77. Frequency distributions of body length of 0+ aged wakasagi caught by the winter seine-net fishery under the ice in Lake Abashiri at the end of the fishing season.

かった。

産卵期直前の氷下曳き網漁業漁期末3月における0+年魚の性を区分した体長組成をFig. 77に示した。これも上記と同様に年による差が大きく、体長60~70mmより小型の個体には肉眼観察上性別不明個体の出現頻度が高かった。氷下曳き網漁業漁獲物における1+年魚以上の出現頻度は非常に少ないため、1+年魚以上の氷下曳き網漁期における雌雄別体長組成はここには示さなかった。

春期曳き網漁業漁獲物の雌雄を区別した年齢別体長組成をFig. 78に示した。氷下曳き網漁業漁期末における0+年魚の体長組成 (Fig. 77) を同一年級である同一年の春期曳き網漁期における1+年魚以上の体長組成と比較すると、両者はほぼ似通った組成を示すものの、後者の方が

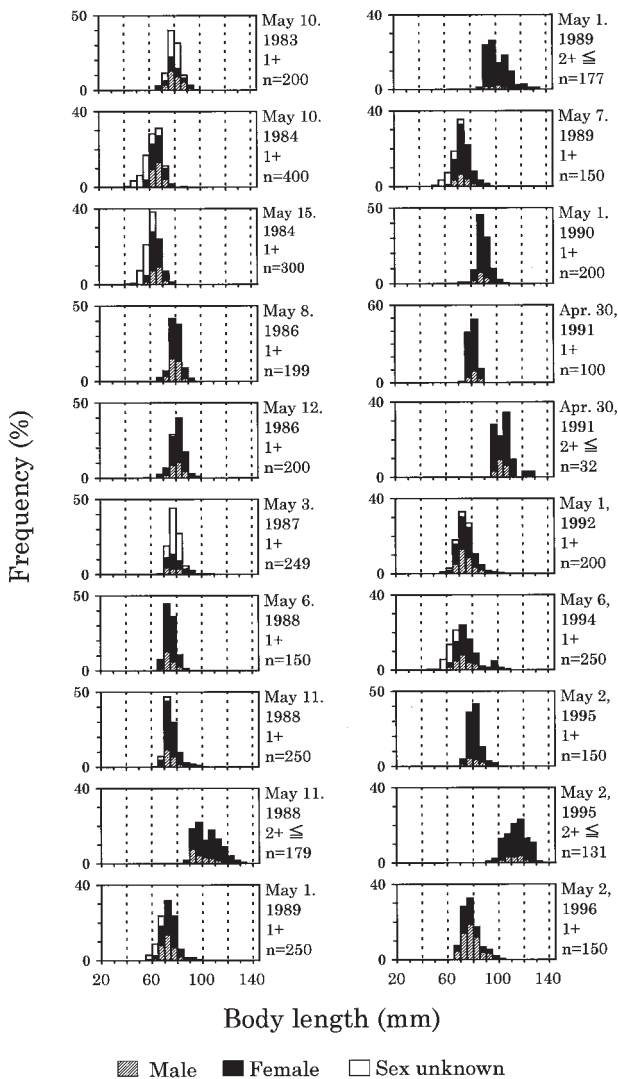


Fig. 78. Frequency distributions of body length of 1+ aged and older than 1+ aged wakasagi caught by the spring seine-net fishery in Lake Abashiri.

やや小型の組成を示す場合が多かった。春期曳き網漁業漁獲物の中にも肉眼観察上性別不明個体が含まれた。ただしこの場合産卵期以前とは異なり体長70mm以上の個体の中にも高い頻度で性別が判定できない個体がみられた。これらの多くは産卵後の個体と思われた。

## 2. 2. 性比

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Fig. 79に示した。これは年内では成長のほぼ止まった時期の湖内残留群0+年魚の性比を示すと考えられる。生殖腺未発達による性別不明個体の占める割合は1983年の0.76を最高に年によって大きく異なった。そこでこれら肉眼観察上性別不明の個体を除いて性

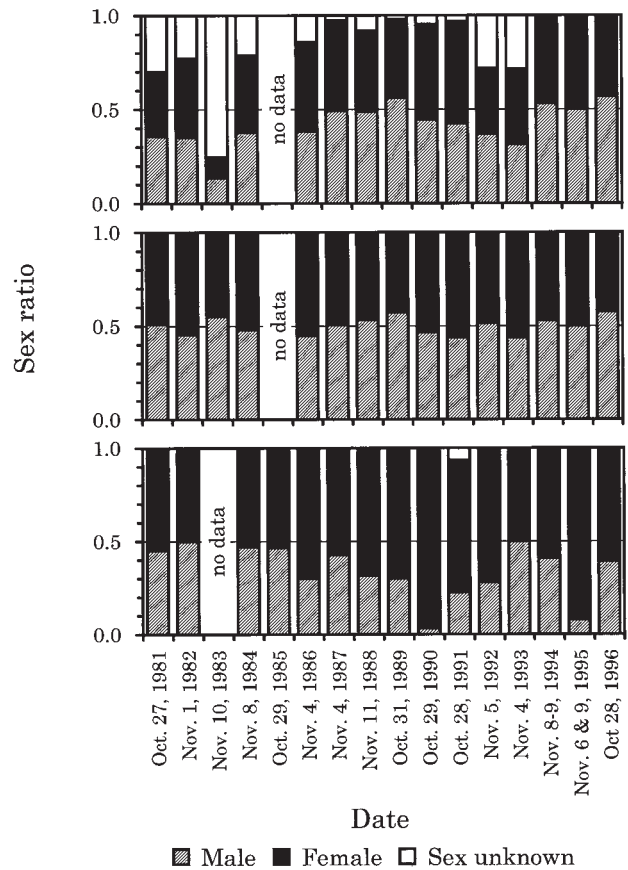


Fig. 79. Sex ratio of wakasagi caught by the autumn seine-net fishery in Lake Abashiri before autumn ascending from the sea began.

Upper figure is of 0+ aged wakasagi including sex unknown individuals, middle figure is of 0+ aged wakasagi calculated except sex unknown individuals, and lower figure is of 1+ aged and older than 1+ aged wakasagi including sex unknown individuals.

比をみると、雌の占める割合は1989年および1996年の0.43から1993年の0.56の間にあり、性比は毎年ほぼ1:1であった。これに対して、同時期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なかった (Fig. 79)。またこの時期の1+年魚以上の個体中に占める雌の割合は1982年の0.50から1990年の0.96までで、年によりその値は異なるものの、ほとんどの年で性比は明らかに雌に偏り、雄が少なかった。

翌年1月(一部2月)の湖内における0+年魚の性比をFig. 80に示した。この時期の魚群は湖中残留群から秋期遡上群(遡河回遊群)に入れ替わっていると考えられ、この性比はほぼ秋期遡上群0+年魚のものを示していると考えられる。Fig. 80からは、年によってはこの時期の0+年魚にも生殖腺が未発達で性別不明の個体が相当数いることが分かる。これら性別不明個体の占める割合は1984年の0.20を最高に年によって異なった。これらについても同様に性別不明個体を除いて性比を見てみた (Fig. 80)。その結果雌の占める割合は1995年の0.41から1991年の

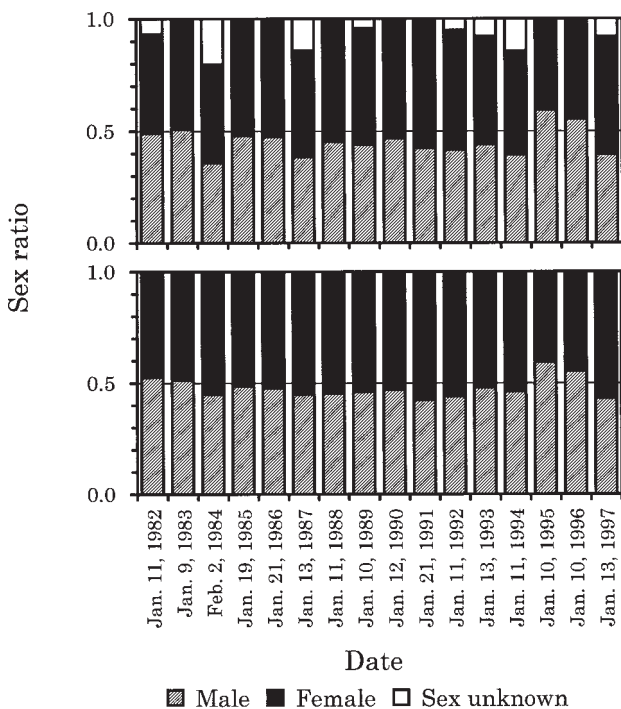


Fig. 80. Sex ratio of 0+ aged wakasagi caught by the winter seine-net fishery in Lake Abashiri in the early season, January or February.

Upper figure is of 0+ aged wakasagi including sex unknown individuals and lower figure is of 0+ aged wakasagi calculated except sex unknown individuals.

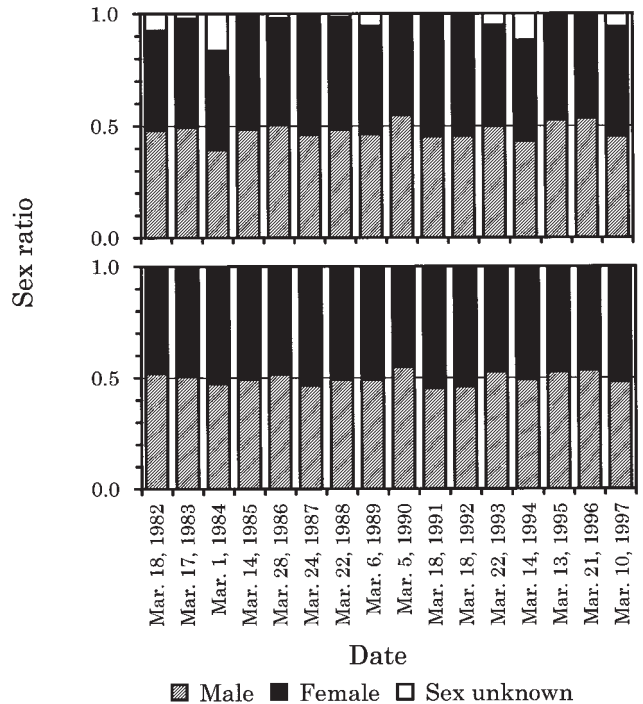


Fig. 81. Sex ratio of 0+ aged wakasagi caught by the winter seine-net fishery in Lake Abashiri in the late season, March.

Upper figure is of 0+ aged wakasagi including sex unknown individuals and lower figure is of 0+ aged wakasagi calculated except sex unknown individuals.

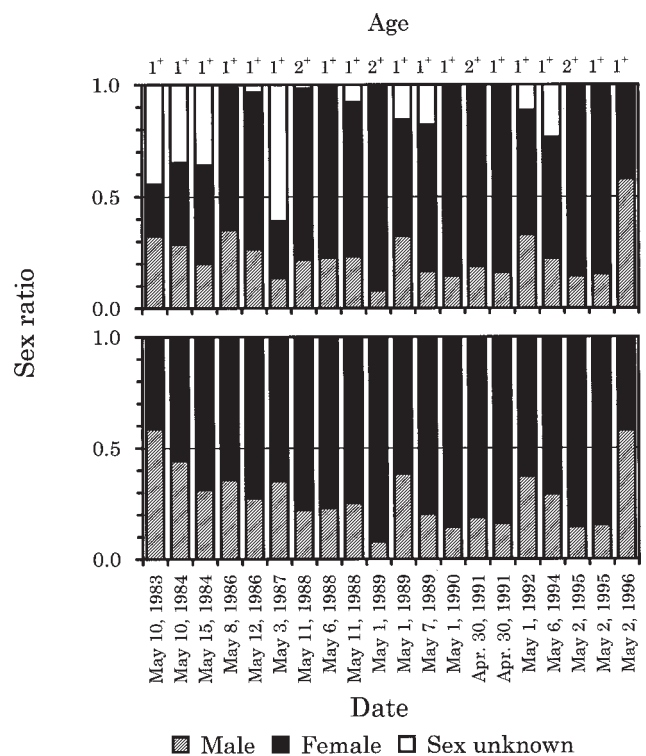


Fig. 82. Sex ratio of wakasagi caught by the spring seine-net fishery in Lake Abashiri.

Upper figure is of wakasagi including sex unknown individuals and lower figure is of wakasagi calculated except sex unknown individuals.

0.58までの間にあり、性比はほぼ1:1であった。

産卵期直前の氷下曳き網漁業漁期末3月における0+年魚の性比は、上記の1月(一部2月)の性比と毎年ほぼ似た組成を示した(Fig. 81)。ただし3月の組成では生殖腺が未発達であることによって性別不明の個体の比率が1月(一部2月)に比べ減少していた。ここでも性別不明個体の占める割合は1984年の0.17を最高に年によって異なった。そこでこれらについても性別不明個体を除いて性比をみてみると(Fig. 81)、雌の割合は1990年の0.45から1991年の0.55までの間で年によって若干変動があるものの、性比は毎年ほぼ1:1であった。

春期曳き網漁業における性比はその年と年齢によって変化が大きかった(Fig. 82)。特に性別不明個体の占める割合は、まったく混入しない場合から最大0.61まで、その差が大きい。これら性別不明個体の中には、その年は成熟せず産卵に参加しなかった個体と、産卵後時間を経過し性別の判定が困難になった個体とが混在している。そこでこれら性別不明個体を除いた性比を見てみると、ほとんどの場合、圧倒的に雌の占める割合が高く、その割合の最大は1+年魚では1990年5月1日に0.86、2+年魚以上では1989年5月1日に0.92を示した(Fig. 82)。

### 2. 3. GSIおよび成熟度

1年間の雌雄それぞれのGSI変化を1996年5月から1997年4月にかけて採集した個体を例に検討した(Fig. 83)。なお異なる銘柄別(年齢群別)に測定して得た結果であっても、同一採集日のものはいずれもひとつの図の中にプロットしているため、図上の各年齢群の個体数は、母集団内でのそれぞれの相対的比率を表わしてはいない。

まず1996年3月21日の標本は氷下曳き網漁業の漁獲物であり、産卵前の1995年級0+年魚の個体別GSIを示している。このとき雄のGSIは2~4前後の範囲にあり、平均値は3.3で体長による差はほとんどみられなかった。雌のGSIは平均11.2であり、体長70mm台の小さな個体の中に低い値を示す個体がみられた。

4月15~18日、4月20~22日、5月3日の標本は、いずれも産卵河川である網走川に産卵のため遡上したところを人工採卵事業のふくべ網で捕獲された個体である。4月15~18日のGSIは3月21日に比べ、雄では平均値3.9と若干高い値を示した程度であったのに対し、雌では平均値19.5と倍近い値に急増していた。4月20~22日のGSIは雄では平均値3.9で4月15~18日とほぼ同じであったが、雌では平均値22.1と4月15~18日に比べさらに高い値となった。なお採卵事業での捕獲量からみて、1996年はこの時期が産卵遡上のピークであったと考えられた。5月3日には雄のGSIは各個体ともそれ以前に比べ低い

値を示し、平均値も2.1に下がった。雌のGSIも低い値を示す個体が増え、平均値も15.7に下がった。この時期は採卵作業終了間際で、すでに産卵遡上のピークは過ぎていたと考えられた。

5月2日の標本は湖内における春期曳き網漁業による漁獲物である。雄のGSIは平均値2.2で、産卵期前の値に比べると低いものの完全に放精後の個体に比べると高い値を示し、ほとんどがまだ産卵に参加する個体と考えられた。雌のGSIは20前後の高い値を示す個体、10前後の中間的な値を示す個体、および0に近い非常に低い値を示す個体に3分され、前者は産卵直前の個体、つぎは産卵までまだ間がある個体、最後が産卵後の個体と考えられた。

7月16日から9月9日までの標本は、網走湖内における曳き網による調査時に、その年生まれの0+年魚とともに入網してきた1+年魚以上の個体である。0+年魚ではこの時期、肉眼による性別判定は困難であり、生殖腺の秤量も難しいのでGSIは求めていない。1+年魚以上のGSIはこの間いずれも非常に低い値のままであった。これらの多くはその体長から判断して、1996年の産卵期に成熟せず産卵に参加しなかった個体ではなく、産卵に参加後生き残った個体であると考えられた。

10月3日から11月11日までと11月25日の標本は、湖内における秋期曳き網漁業による漁獲物であり、体長から2群に分かれる中の大型の群は1+年魚以上の個体、小型の群は1996年春に生まれた0+年魚である。GSIの上昇はまず1+年魚以上の大型個体のしかも雄から始まった。これに続いて0+年魚の雄、1+年魚以上の雌、0+年魚の雌の順で順次GSIが上昇していった。また雌雄いずれの年齢群においても大型個体ほどGSIの立ち上がりは早く、小型個体に先行していた。また体長60mm前後より小さな個体では、時期を経てもGSIはほとんど上昇しなかった。11月11日の標本では、1+年魚以上の体長100mm前後を超える個体では、雌のGSIは雄のGSIにほぼ匹敵するまでになり、11月25日の標本ではこれらの雌のGSIは雄のGSIを上回るようになった。一方雄のGSIは10月28日の段階で、体長60mm前後より小型の個体を除き、各体長とも4~6前後の値に達した。

11月17~19日および11月27日~12月30日の間の標本は網走湖からの流出河川である網走川のSt. 1においてふくべ網によって採集された秋期遡上魚である。これら秋期遡上魚には1+年魚以上の個体は非常に少ないため、1+年魚以上のGSIの状態を十分把握することはできない。ただし数個体得られた標本でみると、秋期遡上魚の1+年魚以上雌のGSIは11月25日に網走湖内で得た標本のものと大きな違いは見受けられなかった。秋期遡上魚0+年魚の

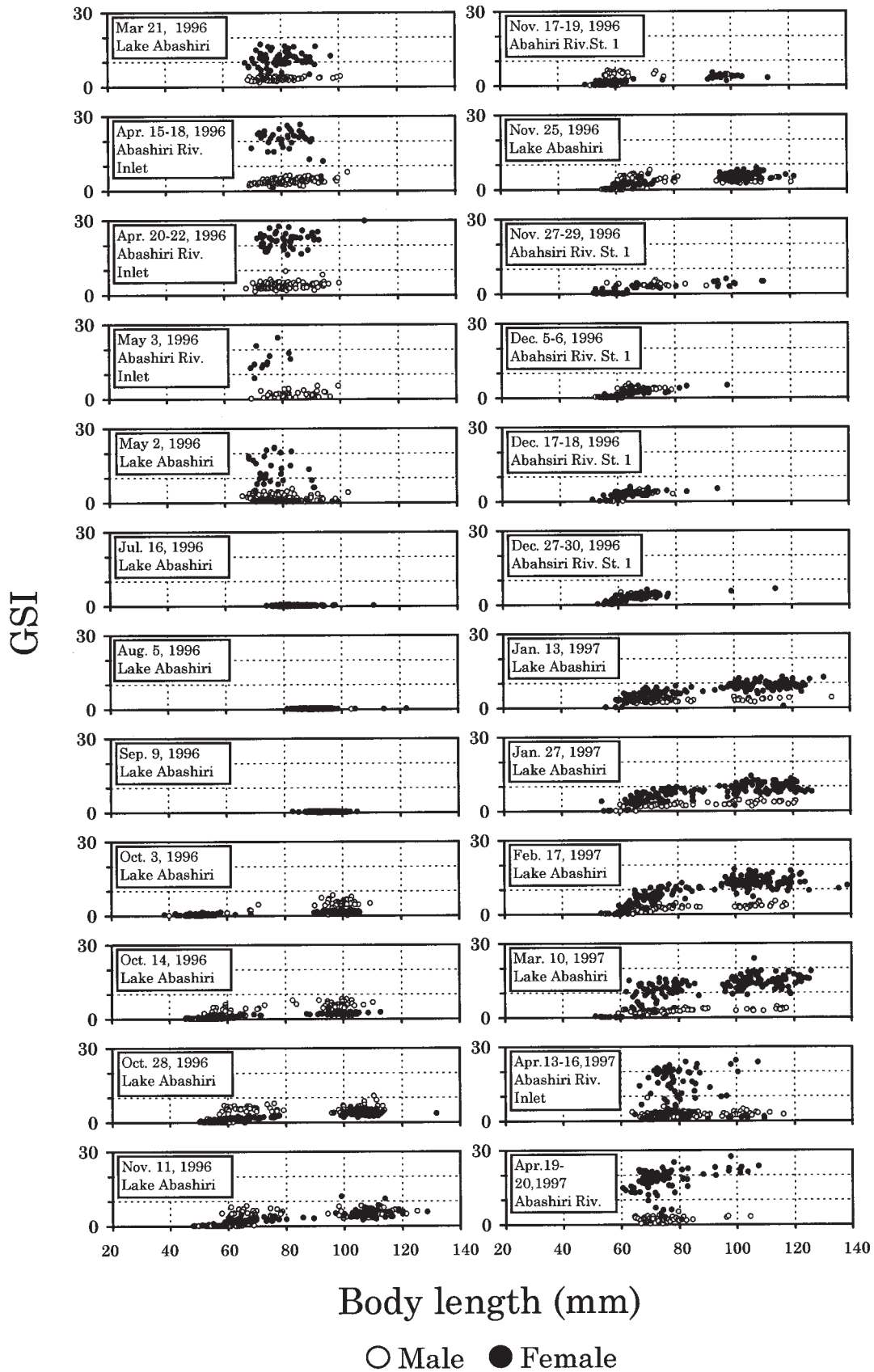


Fig. 83. Temporal change of GSI ((gonad weight (g) / body weight (g)) × 100) of wakasagi in Lake Abashiri, in the inlet river, and in the outlet river.



GSIは第5章で述べたとおり、雌雄とも体長60mmより小さな個体では低い値のままであることを除けば、雄では体長とGSIに相関関係がうかがえず、むしろ早い時期にGSIが高く、雌では体長が大きいくほどGSIが高くなる傾向がみられ、かつ時期を経るにしたがって同体長でもGSIが高くなるという傾向を示した。

1997年1月13日から3月10日までの標本は湖内における氷下曳き網漁業による漁獲物である。体長約90mmを境に明瞭に2群に分かれる中の大型群は1995年以前に生まれた1+年魚以上の個体、小型の群は1996年春に生まれた0

+年魚である。このうち0+年魚のほとんどは秋期遡上群と考えられる。図に示した1+年魚以上の資料は全漁獲物の中から拾い集めた個体から得たものであり、実際の漁獲物中に占める1+年魚以上の個体数は0+年魚に比べ非常に少なかった。これら氷下曳き網漁業漁獲物のGSIも、12月以前の個体と同様に、体長60mmより小さな個体では雌雄とも時期を経てもGSIは上昇しなかった。また雄では1月から3月までの間の各体長ともほぼ同じようなGSIを示し、GSI平均値は2.4~3.0の範囲でほとんど変化がなかった。一方この間の雌のGSIは時期の経過とともに

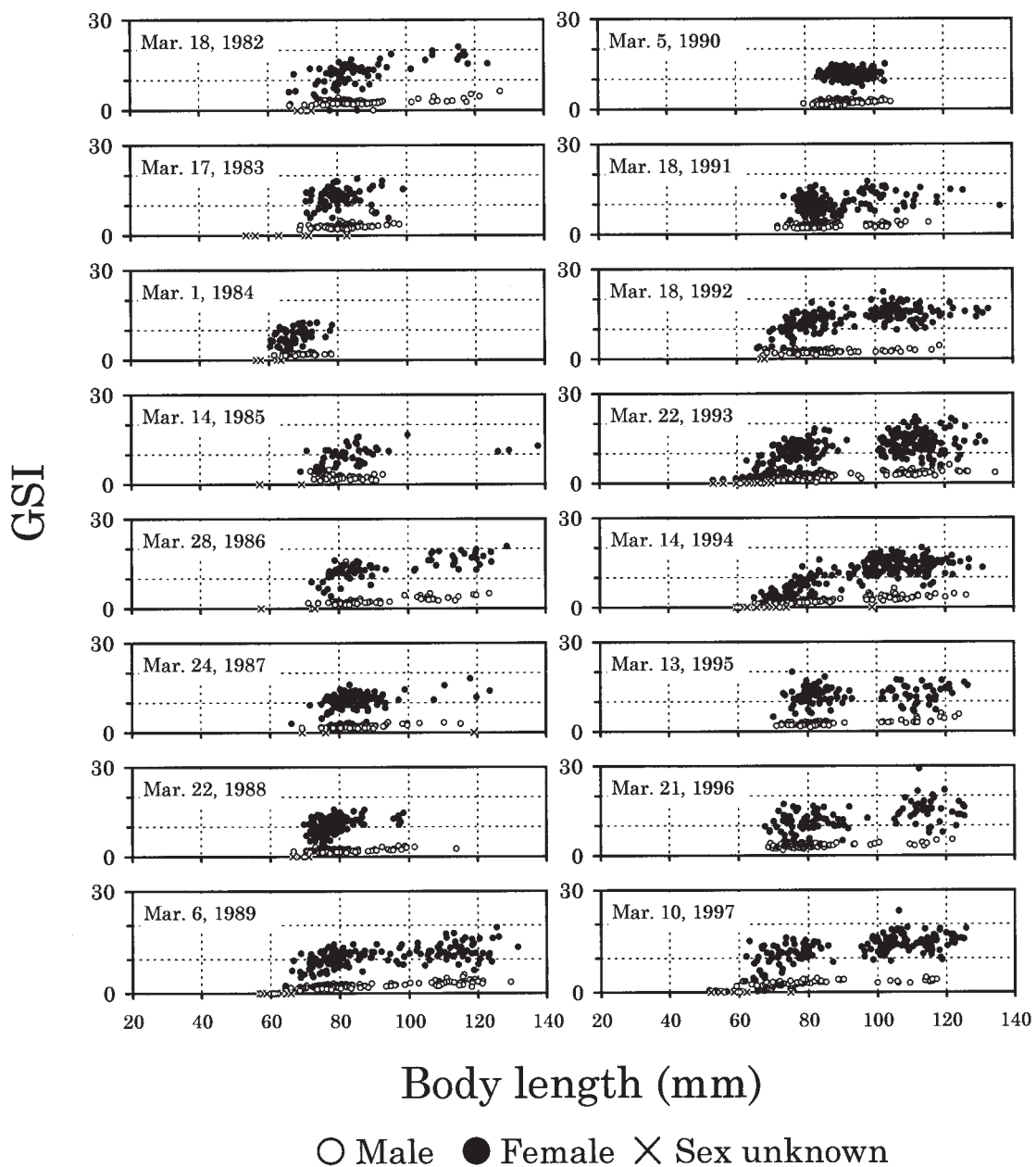


Fig. 84. Yearly GSI ((gonad weight (g) / body weight (g) × 100) of wakasagi in Lake Abashiri at the end of winter seine-net fishing season under the ice.

に大きく変化した。すなわち1月13日には体長90mm以上の個体で10前後、体長90mm未満の個体で5前後であったGSIはその後急激に上昇し、3月10日には体長90mm以上の個体では10~20の範囲に、体長90mm未満の個体でも10前後の値となった。

1997年4月13~16日と4月19~20日の標本は、いずれも産卵河川である網走川に産卵のため遡上したところを人工採卵事業のふくべ網で捕獲された個体である。4月13~16日では、雄のGSIは3月10日より若干低い値を示すものの、雌の体長90mm未満の個体では3月10日より高い値を示す個体が多かった。一方雌では体長60mmを超える個体でありながら0に近い非常に低いGSIを示す個体が出現していた。なおここには3月以前に湖内では見られた体長60mmより小さな個体は出現していない。4月19~20日には4月13~16日に比べ大型の個体が減少し、逆に

4月13~16日にはみられなかったより小型の個体が出現している。4月13~16日に比べ、雄のGSIはさらに減少したが、雌のGSIには大きな変化はみられなかった。

Fig. 84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を示した。1997年の場合、前述のとおり体長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、これらの個体はこの年の産卵期には産卵に参加できないと考えられた。体長60mm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た。その他の年においても、ほとんどの個体はその直後の産卵に参加できると考えられる高いGSIを示した。しかし各年の体長の最も小さな個体群で、性別不明や性別が判別できて非常に低いGSIを示す個体がみられる場合があり、これらはその年の産卵には参加できないと考えられた。これら成熟、未成熟の境界となる体長は概ね60~70 mmの間にあるものの、年によって必ずしも一定しておらず、0+年魚全体の体長組成が大きい年には大きく、小さい年には小さい傾向がうかがえた。

Fig. 85に1996年3月21日~1997年3月10日までの間に網走湖内で漁業および曳き網調査によって採集されたワカサギの体長と肉眼観察上の生殖腺熟度との関係を、各採集日ごとに示した。生殖腺が未熟で性別を判定できなかった個体はここには示していない。1996年3月21日には雌雄ともいずれも熟度2であり、その後の産卵に参加する個体と考えられた。その後産卵期をはきんで7月16日に湖内での曳き網調査で採集された個体は、雄では1個体が放精後と分かる熟度4であったほかはいずれも未熟な熟度1であった。このときの雌は産卵後と思われる熟度4と産卵後とは断定できない未熟の熟度1の個体に分かれた。ここで産卵後と判断したのは卵巣内に産卵後の残留卵と思われる卵粒が認められた場合で (Fig. 86の1~2)、この残留卵が認められない個体は熟度1とした (Fig. 86の3)。したがって熟度1とした個体の中には実際には産卵後の個体が含まれている可能性がある。体長から判断すると、これら熟度1とした個体は雌雄ともいずれも産卵期直前から産卵期にかけてすべての個体が成熟していた体長群に属することから、実際には産卵・放精後の個体であったと考えられる。8月5日および9月9日には雄はすでに放精後であることは確認できず、すべて未熟の熟度1の状態であったのに対し、雌では残留卵の存在によってまだ産卵後であることが確認できる個体が多かった。10月14日には雌雄とも1+年魚以上の個体ではすべて生殖腺が発達し始めたことが肉眼でも分かる熟度2の状態になっていた。0+年魚の生殖腺はこのころから肉眼でも識別できるようになり、体長50~60mmを境

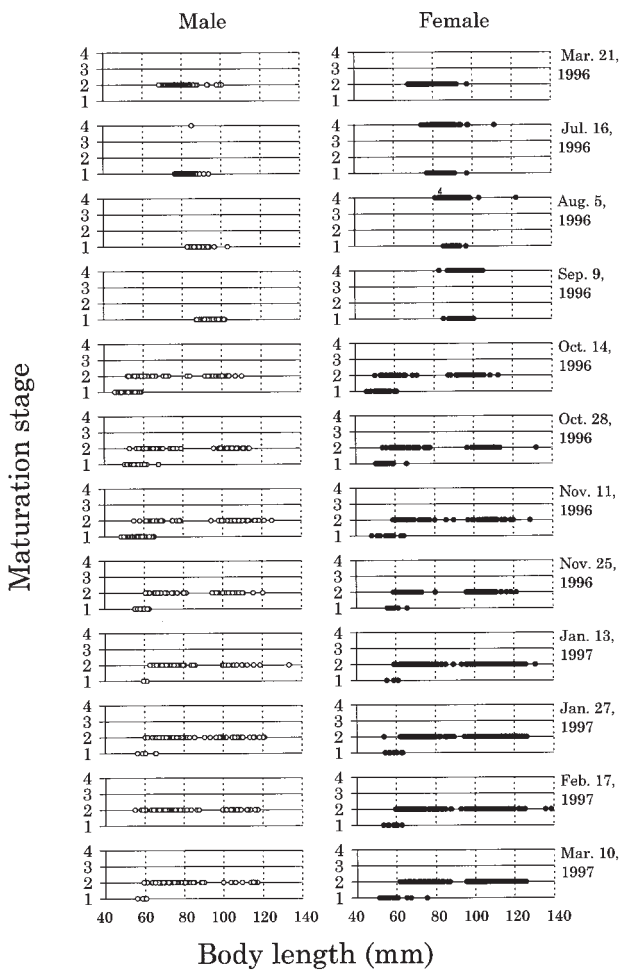


Fig. 85. Temporal changes of the maturation stages (see Table 2) of male and female wakasagi in Lake Abashiri.

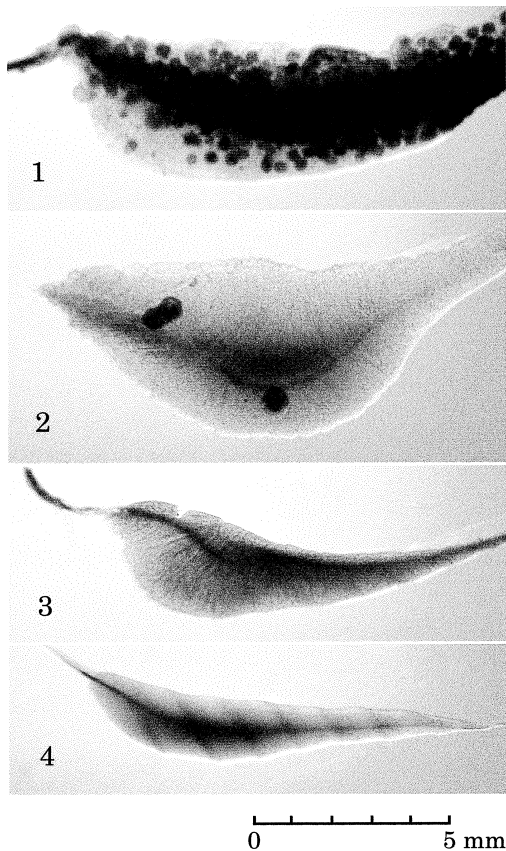


Fig. 86. The gonads of 1+ aged wakasagi captured in Lake Abashiri on July 16, 1996.

- 1: Female, maturation stage 4, body length 83.8 mm.
- 2: Female, maturation stage 4, body length 82.5 mm.
- 3: Female, maturation stage 1, body length 79.3 mm.
- 4: Male, maturation stage 1, body length 87.8 mm.

にこれより大型の個体では、1+年魚と同様に生殖腺の発達を確認できる熟度2となったのに対し、これより小さな個体ではまったく未熟な状態の熟度1のみであった。その後1997年3月10日まで、熟度2を超える個体は雌雄ともに現れず、ほとんどの個体が熟度1の状態に推移した。また熟度1と熟度2との境界となる体長は10月より若干大きい方にずれたものの、ほとんど60mmで一定していた。

### 3. 考 察

魚類の年齢査定形質のひとつとして鱗が用いられる<sup>90)</sup>。魚類の鱗に輪紋が形成される原因には、産卵に伴う栄養

条件から生じる鱗の吸収<sup>180)</sup>、捕食する餌の変化<sup>181)</sup>などが考えられる。また福若<sup>182)</sup>は「日長や水温など無機環境要因によって起こるという説もあるが、体成長によって大きな影響を受けていると考えられている」としている。ワカサギの鱗紋は、小林<sup>169)</sup>、雨宮・檜山<sup>168)</sup>らは産卵記号として年に1記号できるとしたのに対し、松崎<sup>166)</sup>は成熟にかかわる栄養条件と成長とが相互に関連して、年に夏季輪と冬季輪の2記号ができると考えた。浜田<sup>170)</sup>はワカサギの生息する水域によって鱗の輪紋のでき方は異なり、陸封型である大沼のワカサギには年に松崎<sup>166)</sup>のいう2記号ができるが、網走湖産ワカサギの輪紋は小林<sup>136)</sup>のいう産卵記号であるとしている。浜田<sup>34)</sup>はこれに基づき網走湖産ワカサギの鱗を観察し、同じ体長群の中に異なる年齢群が含まれるとした。さらにその原因は、一度降海して秋遡上してくる0+年魚(原文では1年魚)の体長が、湖内に残留していた1+年魚(原文では2年魚)の体長に匹敵するためであるとした。しかし浜田<sup>34)</sup>の示したデータのうち、2年にまたがる記録を読み取れる1949年と1950年の体長組成を図示すると(Fig. 87)、1950年9月23日に網走湖内で採集された1+年魚(1記号を有す)は、

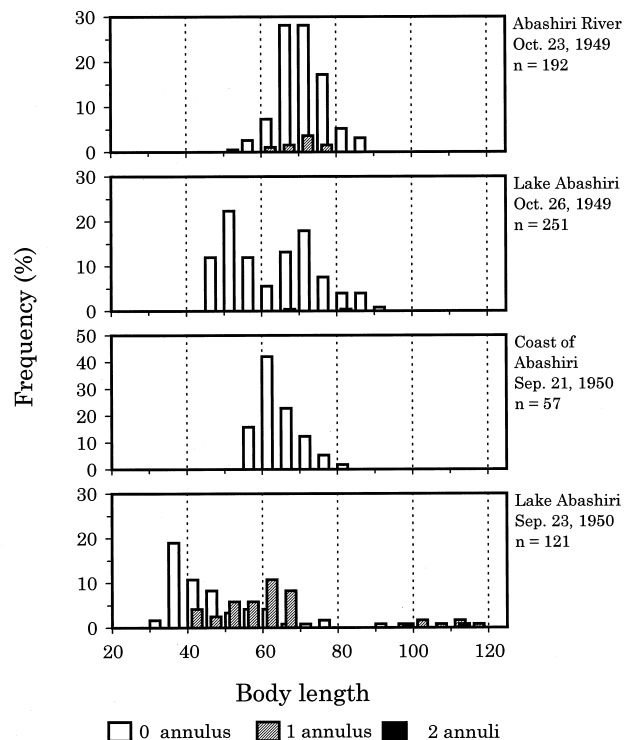


Fig. 87. Frequency distributions of body length of wakasagi in Lake Abashiri and surrounding waters in 1949 and 1950.

The data were quoted from Hamada<sup>34)</sup>.

その前年の1949年10月23日に網走川で採集された0+年魚(記号なし)、同じく1949年10月26日に網走湖内で採集された0+年魚のいずれよりも小さい。後者にみられる2体長群の小型のものとのだけ比較しても、体長の増加はわずかである。したがって浜田<sup>30)</sup>が9月から1月の間に湖内で採集した体長40~84mmの個体で年輪として読んだ輪紋の中には、宇藤・坂崎<sup>30)</sup>もその可能性を指摘したように、松崎<sup>160)</sup>のいう夏季輪が多く含まれていた可能性があるのではなかろうか。

一方、本研究で得た秋期曳き網漁業および氷下曳き網漁業漁獲物の小型魚と大型魚の体長組成は、1984年度のものを除き、その間ほとんど重なることはなかった。また第3章で述べたその年生まれの仔魚から追跡した9月の体長組成は、秋期曳き網漁業解禁当初の小型魚の体長組成に連続した。また前年度の小型魚の産卵期における体長組成は、その年の夏以降における大型魚の体長組成にほぼ連続する。これらのことから、少なくとも秋期曳き網漁業漁獲物の小型魚は0+年魚、大型魚は1+年魚以上として扱ってもほぼ問題ないであろう。ただし遡河回遊群のうち秋期遡上してきた0+年魚は、1984年のように連続的に追跡した体長組成からも1+年魚(大型魚)に匹敵する成長を示す場合がある<sup>40)</sup>ことから、秋期遡上が起きた以降の湖内における年齢組成を体長だけから判断することは危険である。しかし次章で述べるように、また第5章でも述べたように、1+年魚にまで生き残る個体自体が非常に少なく、秋期曳き網漁業前期におけるこれらと0+年魚の湖内残留群に対する漁獲圧が非常に高い現状では、秋期遡上後の湖内にいる1+年魚以上の個体は非常に少ないと考えられ、資源尾数の算出を魚体サイズに基づく年齢区分で行っても、大きな問題とはならないと考えられる。ただし、複数年齢にわたって成長式を求める場合などにおいては、やはり年齢形質に基づく年齢査定が必要になることは論議を待たない。ただし第5章でも述べたとおり、ワカサギの年齢査定手法がまだ確立されているとはいえない現状では、まず年齢査定法を検討することが必要となろう。

0+年魚および1+年魚以上の時期別体長組成が、第3章で示した6~9月に引き続き11月頃まで順次大きい方に移行していくことは、その間ワカサギが盛んに成長していることをうかがわせる。しかしその後多くの年で0+年魚の体長組成が急変したのは、第5章で示した秋期曳き網漁業のCPUEが急増する時期ともほぼ一致することから、海からの遡河回遊群の遡上があったためと考えられる。そのとき体長組成は多くの年でそれ以前より急に大きくなったことから、浜田<sup>30)</sup>や宇藤<sup>13)</sup>がいうように遡河回遊群の海での成長は湖内での湖中残留群の成長に優

る場合が多いと考えられた。しかし1987年や1995年にはその時期、逆に体長組成は小型化しており、海での成長が必ずしも湖内での成長よりよいとは限らないことを示している。また兩年とも遡上群の体長が例年に比べて小さいというよりは、むしろ秋期遡上以前の湖中残留群の湖内における成長が他の年より優っている傾向がみられたので、この成長の逆転現象は海より、湖内にその原因があったように思える。なお湖内に分布する群の方が降海して沿岸に分布する群より大型である例は、大東・伊藤<sup>183)</sup>によっても報告されている。

一方1+年魚以上では、その時期急激な体長変化がみられた年はほとんどなかった。第5章でも述べたとおり、1+年魚以上においてはこの時期海からの遡上は0+年魚に比べ非常に少ないと考えられたものの、年によっては遡上が認められた。これら秋期遡上の1+年魚は、いつ降海したのか明らかでなく、これらの降海時期と1+年魚の海と湖での成長差については、今後に残された課題のひとつである。

その後12月~翌年3月の間、0+年魚においても1+年魚以上においても体長組成にほとんど変化がないことから、網走湖においてはこの間少なくとも体長に関しては、0+年魚においても1+年魚以上においてもほとんど成長しないと考えられる。

成長のほぼ止まった時期の湖内残留群0+年魚の体長組成を示すと考えられる10月下旬~11月上旬の体長組成からは、年により成長に大きな差のあることがうかがえた。同様のことは同時期の1+年魚以上においても観察された。このようにワカサギの成長が年によって大きく変化することは小川原湖<sup>184)</sup>、霞ヶ浦<sup>185)</sup>、諏訪湖<sup>31)</sup>、宍道湖<sup>186)</sup>など多くの水系で報告されている。それらの水系でも指摘されているように、おそらくこうした現象は網走湖においても個体群密度と関係があるのであろう。湖内における0+年魚の秋期遡上後間もないときの体長組成や産卵期直前の体長組成にも年によってかなりの差がみられたことから、湖中残留群のみならず遡河回遊群でも成長は個体群密度と関連していると考えられる。ただし同一年の秋期遡上後間もないときの体長組成と産卵期直前の体長組成には大きな差はなく、この間成長はほとんど認められないことから、遡河回遊群の年による成長差は秋期遡上以前に生じていると考えられる。なお個体群密度と成長については第7章で論ずる。

未成熟魚の出現頻度やGSIの変化は、網走湖産ワカサギの性成熟が体サイズに大きく影響を受けていることを示した。GSIからみた性成熟の開始は雌雄とも大型個体で早く始まった。ただし雌雄いずれも体長の小さな個体では3月に入ってもGSIは上昇せず、その年の産卵期に

は産卵に参加できないと考えられた。3月における成熟・非成熟の臨界体長は概ね60～70mmの間にあったが、その体長は年によって若干移動し、0+年魚全体の体長が大きいときには臨界体長も大きく、全体の体長が小さいときには臨界体長も小さい傾向がみられた。

雄のGSIは1+年魚以上では9月から10月の間に急激に上昇し、10月末から11月にかけて最も高い値に達した。0+年魚でもGSIは1+年魚にやや遅れて10月から11月にかけて急激に上昇し、11月に最も高い値に達した。雄のGSIはその後やや低下し、産卵期直前までほぼ一定の値で推移した。雌のGSIも9月から10月までの間に上昇し始めるが雄に比べると上昇は緩やかで3月まで継続して増加し続けた。これらのGSIの変化傾向は同じ網走湖産ワカサギを用い、生殖腺の組織観察によって成熟段階を観察したShinozaki *et al.*<sup>187)</sup>の結果とよく符合した。ただしShinozaki *et al.*<sup>187)</sup>は雌雄とも体長90mmを境に2群に分けた観察結果であり、本研究の結果では、それぞれの体長群の中でも、特に雌の場合にはより体長の大きな個体で成熟が早く進行することが示された。

白石<sup>30)</sup>は北海道から九州まで19湖沼で様々な時期に採集されたワカサギで性比を調べ、北方の湖沼で雄の方が多く、中国地方以南で雌の方が多しとした。さらに諏訪湖産ワカサギについて、湖沼内での育成期のワカサギはほぼ雌雄同数とみられるのに産卵期産卵場では雄が多い

のは、非産卵期の2年魚(1+年魚)では雌が多いことから、産卵に参加せず2年魚(1+年魚)として湖内に残るものに雌が多いためであるとした。しかし本研究の結果によれば、網走湖産ワカサギ0+年魚では、湖中残留群においても遡河回遊群においても産卵期以外の時期、産卵期直前においても未成熟個体を除けば毎年ほぼ雌雄1:1であり、性比の大きな偏りはみられなかった。一方産卵期にはほとんどの場合常に雄が多かったが、その理由が産卵行動の雌雄差に起因するものであることは、すでに第2章で明らかにした。したがって産卵に参加する0+年魚(産卵期満1年魚)の個体数も雌雄でほぼ等しいと考えられる。これに対し1+年魚以上では、産卵期以外の時期においても多くの場合雌の方が多かった。これら1+年魚以上の雌は、卵巣内の残留卵の有無からその多くが産卵後の個体であると考えられた。したがって産卵期以外の時期1+年魚以上の性比が雌に偏っているのは、白石<sup>30)</sup>が述べたような理由によるものではなく、第2章で述べたワカサギの産卵行動の雌雄差によって、長期間産卵行動に参加し続け、産卵期雌よりはるかにエネルギーを費やす雄で、雌より産卵期間中の漁獲率が高いことと、産卵後の減耗が多いためではないかと考えられる。なお白石<sup>30)</sup>が示した性比の地域差については、今回資料がなく考察することはできなかった。

## 第7章 網走湖産ワカサギの資源変動機構

現在も継続して行われている網走湖産ワカサギに対する調査研究の端緒は、北海道立網走水産試験場が網走湖においてワカサギ漁業を営む西網走漁業協同組合から、漁獲量の年変動が大きい網走湖産ワカサギに対して、高位安定した漁獲量を維持するための調査研究を依頼されたことにあった<sup>2)</sup>。わが国におけるワカサギ *Hypomesus nipponensis*に関する多くの研究は、本種が内水面漁業にとって重要な資源でありながら、その資源変動が大きなことに着目して行われている<sup>2, 31, 184, 188, 189)</sup>。水産資源としてのワカサギに対する研究において、この資源変動に関する問題は、移殖や人工ふ化放流といった人工増殖の問題と双璧をなすといつてよい。そこで本研究では、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機構について考察した。

### 1. 材料および方法

#### 1. 1. 漁獲統計資料の整理

網走湖産ワカサギの漁獲量を以下の資料から集計した。1925～1927年(大正14年～昭和2年): 高安・飛島<sup>1)</sup>、1936

～1963年(昭和11～38年): 黒田<sup>190)</sup>、1966～1996年: 網走市水産統計(網走市1968～1998)。年計のみしか集計できなかった黒田<sup>190)</sup>の資料を除き、その他の資料からは、ワカサギの年級群単位での漁獲量を最もよく反映すると考えられる、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月までを単年度とした漁期年度漁獲量も集計した。

#### 1. 2. 操業日誌資料の整理および漁獲物の測定

湖内で行われている秋期曳き網漁業、氷下曳き網漁業および春期曳き網漁業の各漁獲努力量および漁獲個体数を把握するため、西網走漁業協同組合に所属し、網走湖内でワカサギ漁業を営む30漁家に操業日誌の記帳と、ワカサギとシラウオの単位重量当たり個体数計数を依頼し、その結果を整理した。ただしシラウオが入網するのは秋期曳き網漁業にほぼ限られるため、シラウオの漁獲量の記入は秋期曳き網漁業でのみ行った。なお第5章で述べたように、秋期曳き網漁業は多くの年において、その漁期中途に秋期遡上による資源の加入があり、それより前

は湖中残留群(淡水残留型), それより後は秋期遡上群(遡河回遊型)が漁獲の主な対象となるため, 便宜的に前者を秋期曳き網漁前期, 後者を秋期曳き網漁後期とした。なお秋期曳き網漁解禁から11月末までは30漁家それぞれの単独操業であるが, 12月1日から結氷までは漁業権行使者全員による15カ統以内の共同操業となる。また氷下曳き網漁業では主に秋期遡上群が漁獲の対象となり, 操業は3漁家共同10カ統の操業となる。

上記に加え, 月に1~3回程度, それぞれ湖内3~5カ所からワカサギ漁獲物の一部を標本として入手し, 1標本につき100個体をめどに体長・体重を, さらにその中の一部の個体について, 開腹して性別を記録し, 生殖腺重量を測定した。得られた結果から, 秋期曳き網漁業と氷下曳き網漁業では1994年度以前は操業日5日ごと, 1995年度以降は操業の有無に関わらず1週間ごと, 春期曳き網漁業では操業日1日ごとを単位期間として, 各単位期間ごとの単位努力量(曳網回数)当たり漁獲個体数をそれぞれ0+年魚と1+年魚以上に分けて求めた。これらの算出は第5章に述べた方法に準じた。また秋期曳き網漁業における1983~1985年度の間および氷下曳き網漁業における1981年度と1983~1984年度の間は曳網回数に関する資料が得られなかったため, 代わりにそれぞれ1日1カ統(操業漁家数)当たり漁獲量を算出した。

なお第5章および第6章で述べたとおり, 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, 年齢形質による年齢査定は行わず, 各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, 大型魚を1+年魚以上として扱った。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歳ずつ加齢し, 小型魚を1+年魚, 大型魚を2+年魚以上とした。

### 1. 3. DeLury法による資源量の算出

上記1. 2. で求めた各漁期の各期間ごとの単位努力量当たり漁獲尾数(CPUE)とそこまでの累積漁獲量の関係から, DeLury<sup>(19)</sup>の方法により各漁期ごとの各年齢群別初期資源尾数を算出した。DeLury法は内水面漁業への利用に適し, ワカサギについても多くの適用例がある<sup>(3), (18), (19)</sup>。用いた式はDeLury<sup>(19)</sup>の示した2式のうち, 通称第1モデルといわれている下式である。

$$C(t) = kN - kK(t)$$

ここで変数や常数の表記は原著に準じ,  $C(t)$  は第 $t$ 期におけるCPUE,  $K(t)$  は第 $t-1$ 期までの累積漁獲量(尾数),  $k$ は漁獲能率,  $N$ は初期資源量(尾数)である。この手法が適用できる条件として以下の点が挙げられる。

1. 資源は漁獲だけによって減少し, 逸散・自然死亡や新たな加入がない。

2. 漁獲強度すなわち単位漁獲努力によってとられる資源の割合は一定である。

3. 漁具は非競争的に働き, 漁具数が増えるとそれに応じて多く漁獲される。

この手法を網走湖産ワカサギ漁業に当てはめる場合, 1の逸散・加入のうち, 網走湖におけるワカサギの逸散は第3章で述べた夏期の降海, 第2章で述べた春の産卵河川への遡上, 加入は第5章で述べた秋期と春期の海からの遡上が挙げられる。これら以外の時期には内水面という条件から, 大きな加入・逸散はほとんど考えなくてもよい。1. の自然死亡は推定期間が長期にわたる場合には無視できないが, 短期間の漁期についての推定である場合には, 漁獲死亡に比べ小さなものであると考えられる。2. については秋期曳き網漁業前期におけるワカサギ曳きとシラウオ曳きでは明らかにワカサギのとり方は異なるものの, ワカサギを漁獲対象とした場合には, 同一漁期においては漁法や使用漁具の大きさはほぼ一定しているため, 単位漁獲努力によってとられる資源の割合はほぼ一定であるとみてよいであろう。3. についても同一漁期の湖内におけるワカサギ漁業は単一の漁法でのみ行われるため, 漁獲量は漁獲努力の多寡に比例して変化すると考えられる。したがって加入・逸散のある時期を除けば, 網走湖産ワカサギにこの手法を適用する条件はほぼ満たされるものと考えられる。

そこで, 加入・逸散のある時期について検討してみた。秋期曳き網漁業においては, 解禁時には, 第4章で述べたとおり0+年魚の降海はほぼ終了しており逸散はほとんどないと考えられる。また11月以降の秋期遡上までの間, 加入もほとんどないと考えられる。ただし秋期曳き網漁業における初期資源量の推定に当たっては, 前述のように秋期曳き網漁業解禁当初には操業がまだ安定しないことや, 資料中に補正を加えたシラウオ曳きのものが含まれることから, 累積漁獲量の増加に伴うCPUEの減少が直線上に乗らない場合がみられた。

前述のDeLury第1モデルは, 第 $t$ 期の $C(t)$ はその時点での残存資源量( $N-K(t)$ )に漁獲能率 $k$ を乗じたものに等しいことに基づき,  $K(t)$ に対する $C(t)$ の回帰直線(傾き $k$ )を求め,  $C(t)$ が0となった時点, すなわち( $N-K(t)$ )=0となる $K(t)$ が初期資源量に等しいことを利用して初期資源量を求める。したがって,  $C(t)$ が安定的に $k$ と( $N-K(t)$ )によって示されるデータセットを用いれば, すべてのデータセットを用いなくとも, 初期資源量を推定できる。そこで, 特に解禁当初の漁業の安定していない時期, CPUEの減少が直線上に乗らない場合には, これら直線上に乗らない値を除いて回帰式を求めた。一方, 秋期曳き網漁業後半においては, 第5章で述べた海からの遡河

回遊群の遡上があるため、それぞれ累積漁獲量が増加しているのにCPUEが増加し、それ以前までの直線上に乗らない場合がみられた。このような場合においても、CPUEが増加した以降の値は加入があったと判断し、その時点以降の値を除いて計算を行った。したがって、このようにして求めた秋期曳き網漁業の初期資源量は、湖中残留群の秋期曳き網漁業前期に対する初期資源量となる。

氷下曳き網漁業においては、解禁時には秋期遡上はほぼ終了しており、その後産卵期直前の海からの遡上まで加入はないと考えられる。またこの間、逸散もほとんどないと考えられる。ただし解禁当初は操業がまだ安定していないこと、漁期後半に春期遡上によると思われるCPUEの上昇がみられる場合があったことなどから、このような場合においては、秋期曳き網漁業同様これらの値を計算から除いた。春期曳き網漁業においても場合により同様の操作を行った。

#### 1. 4. 日平均気温の集計

初期減耗の起こる間の毎年の温度条件を把握するため、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（気象庁月報全国気象表 1958～1997）、年ごとに5月1日から6月30日までの積算気温を算出した。

#### 1. 5. 資源変動にかかわる諸特性値の算出

上記1.3. で求めた各漁期ごとの資源尾数や前章までの各調査で得られた結果から、網走湖産ワカサギの諸特性値を各時期各年齢ごとに下記に基づき算出した。

- 1) 仔魚期分布指数：5～7月の間に湖内で行った稚魚ネット表層5分曳きによる各調査地点ごとのワカサギ0+年魚採集個体数平均値のうち、最も高い値を示した調査日の値（個体数/網）。稚魚ネットを用いた調査内容の詳細は第3章を参照のこと。
- 2) 稚魚期分布指数（個体数）：7～9月の間に湖内で行った調査用曳き網による各調査地点ごとのワカサギ0+年魚採集個体数平均値のうち、降海が盛期を迎える前に最も高い値を示した調査日の値（個体数/網）。ただし平均値の算出には第3章で述べたとおり湖沖合の調査点（St. 6, 9, 12）は除いた。調査用曳き網を用いた調査内容の詳細は第3章を参照のこと。
- 3) 稚魚期平均体重：上記調査日における0+年魚の平均体重（g）。
- 4) 稚魚期分布指数（重量）：上記の稚魚期分布指数（個体数）にその日の0+年魚の平均体重（g）を乗じ、0.001倍した値（kg/網）。
- 5) 降海移動群量指数：網走湖からの流出河川である網

走川のSt. 1に7～9月の間設置したふくべ網によって採捕されたワカサギ0+年魚の総採捕個体数を調査日数で除した値（個体数/日）。降海移動に関する調査内容の詳細は第4章を参照のこと。

- 6) 9月上旬湖内密度（個体数）：9月上旬に湖内で行った調査用曳き網による各調査地点ごとのワカサギ0+年魚および1+年魚以上の各採集個体数平均値。ただし平均値の算出には湖沖合の調査点（St. 6, 9, 12）は除いた。調査用曳き網を用いた調査内容の詳細は第3章を参照のこと。
- 7) 9月上旬湖内平均体重：上記調査日の0+年魚および1+年魚以上それぞれの平均体重（g）。
- 8) 9月上旬湖内密度（重量）：上記調査日の0+年魚および1+年魚以上それぞれの湖内密度（個体数）にその日それぞれの平均体重（g）を乗じ、0.001倍した値（kg/網）。
- 9) 秋期曳き網漁業前期初期資源量（個体数）：秋期遡上が起こる以前の湖内に残留していた0+年魚および1+年魚以上の各初期資源量（個体数；DeLury法により算出）。
- 10) 秋期曳き網漁業前期当初平均体重：秋期曳き網漁業解禁当初の各年齢群の平均体重（g）。
- 11) 秋期曳き網漁業前期初期資源量（重量）：上記の初期資源量（個体数）に秋期曳き網漁業解禁当初の各年齢群の平均体重を乗じ、重量換算した値（トン）。
- 12) 秋期曳き網漁業前期漁獲量（個体数）：秋期遡上が起こる以前の湖内に残留していた0+年魚および1+年魚以上の各漁獲量（個体数）。
- 13) 秋期曳き網漁業前期漁獲量（重量）：秋期遡上が起こる以前の湖内に残留していた0+年魚および1+年魚以上の各漁獲量（トン）。
- 14) 秋期曳き網漁業前期平均体重：秋期遡上が起こる以前の湖内に残留していた0+年魚および1+年魚以上の各漁獲重量を同じくそれぞれの漁獲個体数で除して求めたそれぞれ1個体当たりの平均体重（g）。
- 15) 秋期曳き網漁業前期開発率（漁獲率）：0+年魚および1+年魚以上それぞれに秋期曳き網漁業前期漁獲量（個体数）を秋期曳き網漁業前期初期資源量（個体数）で除した値。
- 16) 秋期遡上群量（個体数）：氷下曳き網漁業初期資源量（個体数）－（秋期曳き網漁業前期初期資源量（個体数）－秋期曳き網漁業前期漁獲量（個体数））＋秋期曳き網漁業後期漁獲量（個体数）により求めた値（個体数）。なお秋期曳き網漁業後期漁獲量（個体数）および氷下曳き網漁業初期資源量（個体数）については19) および20) 参照。

- 17) 11月下旬平均体重:11月下旬の湖内漁獲物0+年魚の平均体重 (g)。
- 18) 秋期曳き網漁業後期漁獲量 (個体数): 秋期遡上後の秋期曳き網漁業による湖内での0+年魚および1+年魚以上の各漁獲量 (個体数)。
- 19) 秋期曳き網漁業後期漁獲量 (重量): 秋期遡上後の秋期曳き網漁業による湖内での0+年魚および1+年魚以上の各漁獲量 (トン)。
- 20) 氷下曳き網漁業初期資源量 (個体数): 氷下曳き網漁業における0+年魚および1+年魚以上の各初期資源量 (個体数: DeLury法により算出)。
- 21) 氷下曳き網漁業漁獲量 (個体数): 氷下曳き網漁業による0+年魚および1+年魚以上の各漁獲量 (個体数)。
- 22) 氷下曳き網漁業漁獲量 (重量): 氷下曳き網漁業による0+年魚および1+年魚以上の各漁獲量 (トン)。
- 23) 氷下曳き網漁業後残存資源量 (個体数): 氷下曳き網漁業初期資源量 (個体数) から氷下曳き網漁業漁獲量 (個体数) を減じた値 (個体数)。
- 24) 氷下曳き網漁業漁期末CPUE: 氷下曳き網漁業最終単位漁期における1曳網当たり漁獲量 (kg/網)。
- 25) 秋期曳き網漁業後期~氷下曳き網漁業総漁獲量 (個体数): 秋期曳き網漁業後期漁獲量 (個体数) + 氷下曳き網漁業漁獲量 (個体数) より求めた0+年魚および1+年魚以上の各漁獲量 (個体数)。
- 26) 秋期曳き網漁業後期~氷下曳き網漁業総漁獲量 (重量): 秋期曳き網漁業後期漁獲量 (重量) + 氷下曳き網漁業漁獲量 (重量) より求めた0+年魚および1+年魚以上の各漁獲量 (トン)。
- 27) 秋期曳き網漁業後期~氷下曳き網漁業平均体重 (重量): 0+年魚および1+年魚以上それぞれの秋期曳き網漁業後期~氷下曳き網漁業総漁獲量 (重量) をそれぞれの秋期曳き網漁業後期~氷下曳き網漁業総漁獲量 (個体数) で除して求めた1個体平均体重 (g)。
- 28) 秋期曳き網漁業後期~氷下曳き網漁業開発率 (漁獲率): 0+年魚および1+年魚以上それぞれに(秋期曳き網漁業後期~氷下曳き網漁業漁獲量 (個体数)) を(秋期曳き網漁業前期初期資源量 (個体数) - 秋期曳き網漁業前期漁獲量 (個体数) + 秋期遡上群量 (個体数)) で除した値。
- 29) 人工採卵事業漁獲量 (個体数): 人工採卵事業による0+年魚および1+年魚以上の各漁獲量 (個体数)。
- 30) 人工採卵事業漁獲量 (重量): 人工採卵事業による0+年魚および1+年魚以上の各漁獲量 (トン)。
- 31) 春期曳き網漁業初期資源量 (個体数): 春期曳き網漁業における1+年魚および2+年魚以上の各初期資源

量 (個体数: DeLury法により算出)。

- 32) 春期曳き網漁業漁獲量 (個体数): 春期曳き網漁業における1+年魚および2+年魚以上の各漁獲量 (個体数)。
- 33) 春期曳き網漁業漁獲量 (重量): 春期曳き網漁業における1+年魚および2+年魚以上の各漁獲量 (トン)。
- 34) 各生活年末までの総漁獲量 (個体数): 同一年級の各生活年末までの各漁業による累積漁獲量 (個体数)。
- 35) 各生活年末までの総漁獲量 (重量): 同一年級の各生活年末までの各漁業による累積漁獲量 (トン)。
- 36) 各年級総漁獲量 (個体数): 同一年級の最終生活年末までの各漁業による累積漁獲量 (個体数)。
- 37) 各年級総漁獲量 (重量): 同一年級の最終生活年末までの各漁業による累積漁獲量 (トン)。
- 38) 有効産卵数: 各年ごとの産卵期における網走湖産ワカサギにとっての有効産卵数を下式により算出した。ただし、産卵魚に占める1+年魚以上の割合は非常に少ないことから、産卵数の産出は、0+年魚(産卵期満1歳)に対してのみ行った。

有効産卵数=網走湖ふ化場収容卵数+自然産卵数  
なお自然産卵数は下式により算出した。

$$\begin{aligned} &(((\text{各年級総漁獲量 (個体数)}) - (\text{0+年魚秋期曳き網漁業前期} \sim \text{氷下曳き網漁業総漁獲量 (個体数)}) \\ &\times \text{氷下曳き網漁業漁期末成魚雌比率} - (\text{0+年魚人工採卵事業漁獲量 (個体数)}) \times \text{人工採卵事業漁獲成魚雌比率} \\ &- (\text{1+年魚春期曳き網漁業漁獲量 (個体数)}) \times (\text{1+年魚春期曳き網漁業産卵前成魚雌比率})) \times \text{0+年成魚雌平均孕卵数} \end{aligned}$$

0+年魚成魚雌平均孕卵数は、氷下曳き網漁業漁期末における0+年成魚雌の体長5mm幅階級ごとの体長組成を求め、それぞれに第2章で求めた各体長階級ごとの平均孕卵数 (Table 5) を乗じた値を全体長階級分合計して求めた。また、網走湖ふ化場収容卵数には卵重量より算出記録された値 (西網走漁業協同組合業務報告書1982~1997) を用いた。

## 2. 結 果

### 2. 1. 資源変動にかかわる諸特性値

秋期曳き網漁業、氷下曳き網漁業、春期曳き網漁業それぞれにおけるDeLury法による初期資源量の算出結果をTable 20~22に、資源変動に関わる各年級・各年齢ごとの諸特性値の算出結果をTable 23に示した。

DeLury法による初期資源量の算出結果 (Table 20~22) では、資料が不備な春期曳き網漁業を除き、算出された漁獲能率 $k$ の値は漁法と漁獲努力単位および漁獲物の年齢が等しい場合には、毎年ほぼ同様の値を示した。



Table 20. The results of assumption for the size of population by DeLury's 1st formula at the beginning of autumn seine-net fishing season in Lake Abashiri.

Fiscal year	Fishing season Beginning      End		Age												
			1+ ≤					0+							
			m	k	r	P	N	m	k	r	P	N			
1981															
1982	Sep. 15, 1982	Nov. 30, 1982	10	0.000441	-0.968	< 0.0001	***	519,404	10	0.000264	-0.949	< 0.0001	***	42,135,338	
1983	Sep. 25, 1983	Nov. 30, 1983	9	0.005257	-0.991	< 0.0001	***	2,062,154	5	0.002273	-0.949	0.0139	*	64,748,416	
1984	Sep. 16, 1984	Dec. 1, 1984						3,010,000	10	0.001639	-0.891	0.0005	**	60,131,448	
1985	Sep. 16, 1985	Dec. 5, 1985	6	0.003241	-0.958	0.0026	**	1,506,856	6	0.001700	-0.981	0.0006	**	15,076,339	
1986	Sep. 15, 1986	Nov. 30, 1986	6	0.000206	-0.961	0.0023	**	603,886	6	0.000269	-0.946	0.0044	**	17,060,496	
1987	Sep. 15, 1987	Nov. 30, 1987	6	0.000237	-0.965	0.0018	**	735,389	4	0.000104	-0.997	0.0032	**	14,491,465	
1988	Sep. 15, 1988	Nov. 30, 1988	10	0.000257	-0.821	0.0100	*	2,006,386	10	0.000213	-0.965	< 0.0001	***	41,199,314	
1989	Sep. 17, 1989	Dec. 10, 1989	9	0.000524	-0.934	0.0002	**	1,759,381	10	0.000298	-0.930	< 0.0001	***	14,894,689	
1990	Sep. 16, 1990	Dec. 13, 1990	7	0.000263	-0.939	0.0017	**	433,171	10	0.000193	-0.958	< 0.0001	***	32,932,618	
1991	Sep. 16, 1991	Dec. 9, 1991	6	0.000128	-0.927	0.0077	**	1,473,260	11	0.000227	-0.958	< 0.0001	***	37,549,428	
1992	Sep. 15, 1992	Dec. 11, 1992	10	0.000235	-0.967	< 0.0001	***	811,366	10	0.000116	-0.809	0.0046	**	26,900,075	
1993	Oct. 1, 1993	Nov. 30, 1993	9	0.000256	-0.836	0.0050	**	3,127,574	5	0.000370	-0.988	0.0016	**	31,004,265	
1994	Sep. 12, 1994	Dec. 11, 1994	5	0.000333	-0.960	0.0096	**	578,720	8	0.000164	-0.848	0.0078	**	23,976,812	
1995	Sep. 6, 1995	Dec. 15, 1995	8	0.000282	-0.960	0.0002	**	1,411,033	4	0.000299	-0.999	0.0015	**	19,722,434	
1996	Oct. 1, 1996	Dec. 8, 1996	5	0.000234	-0.966	0.0074	**	2,465,503	4	0.000340	-0.989	0.0107	*	40,375,993	

m: the number of intervals used for calculation; k: the catchability; N: the size of population at the beginning of fishing season; r: the correlation efficient.

Table 21. The results of assumption for the size of population by DeLury's 1st formula at the beginning of winter seine-net fishing season under the ice in Lake Abashiri.

Fiscal year	Fishing season Beginning      End		Age												
			1+ ≤					0+							
			m	k	r	P	N	m	k	r	P	N			
1981	Dec. 26, 1981	Mar. 24, 1982													
1982	Jan. 8, 1983	Mar. 31, 1983							10	0.003033	-0.990	< 0.0001	***	8,174,794	
1983	Jan. 8, 1984	Mar. 31, 1984							13	0.000271	-0.942	< 0.0001	***	34,985,595	
1984	Dec. 21, 1984	Mar. 31, 1985							8	0.001604	-0.990	< 0.0001	***	70,177,003	
1985	Jan. 13, 1986	Mar. 31, 1986							13	0.001966	-0.968	< 0.0001	***	53,164,356	
1986	Jan. 13, 1987	Mar. 31, 1987							11	0.000435	-0.907	0.0001	**	13,955,232	
1987	Dec. 19, 1987	Mar. 31, 1988							10	0.000443	-0.975	< 0.0001	***	14,486,951	
1988	Jan. 9, 1989	Mar. 21, 1989							15	0.000330	-0.951	< 0.0001	***	51,583,228	
1989	Jan. 10, 1990	Mar. 20, 1990							11	0.000296	-0.931	< 0.0001	***	41,463,082	
1990	Jan. 14, 1991	Mar. 28, 1991							10	0.000512	-0.974	< 0.0001	***	8,447,246	
1991	Jan. 11, 1992	Mar. 23, 1992							11	0.000298	-0.944	< 0.0001	***	47,061,300	
1992	Jan. 10, 1993	Mar. 25, 1993							10	0.000522	-0.969	< 0.0001	***	19,465,452	
1993	Jan. 10, 1994	Mar. 28, 1994	9	0.000553	-0.993	< 0.0001	***	5,905,116	10	0.000578	-0.934	< 0.0001	***	4,984,782	
1994	Dec. 18, 1994	Mar. 23, 1995							8	0.000515	-0.972	0.0001	**	4,984,782	
1995	Jan. 9, 1996	Mar. 30, 1996							10	0.000564	-0.954	< 0.0001	***	24,316,546	
1996	Jan. 10, 1997	Mar. 20, 1997							7	0.000556	-0.981	0.0001	**	35,335,465	
									8	0.000635	-0.964	0.0001	**	20,577,632	

m: the number of intervals used for calculation; k: the catchability; N: the size of population at the beginning of fishing season; r: the correlation efficient.

Table 22. The results of assumption for the size of population by DeLury's 1st formula at the beginning of spring seine-net fishing season in Lake Abashiri.

Fiscal year	Fishing season Beginning      End		Age											
			2+ ≤					1+						
			m	k	r	P	N	m	k	r	P	N		
1981														
1982														
1983														
1984														
1985	May. 6, 1985	May. 11, 1985							5	0.010416	-0.999	< 0.0001	***	17,114,482
1986	May. 5, 1986	May. 12, 1986	5	0.000703	-0.916	0.0291	*	143,553	7	0.000986	-0.950	0.0010	**	3,008,558
1987	May. 1, 1987	May. 4, 1987												
1988	May. 5, 1988	May. 11, 1988							7	0.000639	-0.948	0.0011	**	7,465,640
1989	May. 1, 1989	May. 3, 1989												
1990	May. 1, 1990	May. 5, 1990												
1991	Apr. 26, 1991	Apr. 29, 1991												
1992														
1993														
1994	May. 5, 1994	May. 10, 1994							4	0.008612	-0.985	0.0153	*	1,115,372
1995														
1996	May. 2, 1996	May. 9, 1996							4	0.005664	-0.993	0.0072	**	1,297,560

m: the number of intervals used for calculation; k: the catchability; N: the size of population at the beginning of fishing season; r: the correlation efficient.

Table 23. Various parameters of wakasagi in Lake Abashiri.

Age	Item	Unit				
			1981	1982	1983	1984
0+	Density index of larvae	inds./tow		413	999	245
	Density index of juveniles	inds./tow		8,700	60,938	14,317
	Density index of juveniles	kg/tow		2.344	16.240	1.785
	Mean body weight of juveniles	g	0.141	0.269	0.086	0.125
	Sea-run index *	inds./day		2,026	27,245	10,884
	Density index in early September	inds./tow		1,710	3,593	5,542
	Density index in early September	kg/tow		2.300	2.447	4.705
	Mean body weight in early September	g	0.95	1.35	0.68	0.85
	Initial population size in the first half of autumn fishing season	1000 inds.		42,135	64,748	60,131
	Mean body weight at the beginning of autumn fishing season	g	2.50	1.40	1.13	1.03
	Initial stock abundance in the first half of autumn fishing season	tons		58.8	73.2	61.9
	Catch in the first half of autumn fishing season	1000 inds.		35,370	51,240	50,290
	Catch in the first half of autumn fishing season	tons		76.5	67.6	103.3
	Mean body weight in the first half of autumn fishing season	g		2.16	1.32	2.05
	Exploitation rate in the first half of autumn fishing season			0.842	0.791	0.836
	Population size of ascending fish in autumn	1000 inds.		45,141	88,849	69,553
	Mean body weight in late November	g		5.10	2.24	4.64
	Catch in the last half of autumn fishing season	1000 inds.		16,920	32,180	26,230
	Catch in the last half of autumn fishing season	tons		86	74	112
	Initial population size in the winter fishing season	1000 inds.	8,175	34,986	70,177	53,164
	Catch in the winter fishing season	1000 inds.	6,510	22,750	43,850	38,880
	Catch in the winter fishing season	tons	34.2	138.8	142.6	209.0
	Final population size in the winter fishing season	1000 inds.	1,665	12,236	26,327	14,284
	CPUE at the end of winter fishing season	kg/tow				
	Mean body weight at the end of winter fishing season	g	5.2	6.2	3.3	5.4
	Ratio of mature female at the end of winter fishing season		0.45	0.48	0.44	0.50
	Total catch in the last half of autumn fishing and winter fishing season	1000 inds.		39,670	76,030	65,110
	Total catch in the last half of autumn fishing season and winter fishing season	tons	34.2	225.1	216.1	320.7
	Mean body weight in the last half of autumn fishing season and winter fishing season	g		5.67	2.84	4.93
	Exploitation rate in the last half of autumn fishing season and winter fishing season			0.762	0.703	0.820
	Catch for artificial fertilization	1000 inds.	630	6,320	6,580	6,370
	Catch for artificial fertilization	tons	3.8	39.0	22.7	36.0
Total catch in the first year	1000 inds.	7,140	81,360	133,850	121,770	
Total catch in the first year	tons	38	340.6	306.4	460.0	
Fecundity	per indiv.	5,355	5,164	2,439	5,763	
Effective number of spawned eggs	108		283.2	259.7	428.0	
1+	Initial population size in the spring fishing season	1000 inds.				17,114
	Catch in the spring fishing season	1000 inds.	660	8,680	30,710	15,680
	Catch in the spring fishing season	tons	2.7	42.1	77.3	62.0
	Density index in early September	inds./tow				82
	Density index in early September	kg/tow				0.882
	Mean body weight in early September	g	13.3	14.2	7.7	10.7
	Initial population size in the first half of autumn fishing season	1000 inds.	519	2,062	3,010	1,507
	Mean body weight at the beginning of autumn fishing season	g	13.39	16.34	9.53	10.83
	Initial stock abundance in the first half of autumn fishing season	tons	7.0	33.7	28.7	16.4
	Catch in the first half of autumn fishing season	1000 inds.	510	2,020	1,850	1,420
	Catch in the first half of autumn fishing season	tons	7.7	33.0	17.6	18.0
	Mean body weight in the first half of autumn fishing season	g	15.10	16.34	9.51	12.68
	Exploitation rate in the first half of autumn fishing season		0.981	0.981	0.615	0.940
	Population size of ascending fish in autumn	1000 inds.	11	48	1,370	503
	Catch in the last half of autumn fishing season	1000 inds.	20	90	2,530	590
	Catch in the last half of autumn fishing season	tons	0.3	1.5	29.0	8.0
	Initial population size in the winter fishing season	1000 inds.				
	Catch in the winter fishing season	1000 inds.				
	Catch in the winter fishing season	tons				
	Final population size in the winter fishing season	1000 inds.				
	Total catch in the last half of autumn fishing season and winter fishing season	1000 inds.	20	90	2,530	590
	Total catch in the last half of autumn fishing season and winter fishing season	tons	0.3	1.5	29.0	8.0
	Mean body weight in the last half of autumn fishing season and winter fishing season	g	15.00	16.67	11.46	13.56
	Exploitation rate in the last half of autumn fishing season and winter fishing season		1.000	1.000	1.000	1.000
	Population size of ascending fish in spring	1000 inds.				
	Catch for artificial fertilization	1000 inds.				
	Catch for artificial fertilization	tons				
	Total catch in the second year	1000 inds.	1,190	10,790	35,090	17,690
	Total catch in the second year	tons	10.7	76.6	123.9	88.0
	Total catch in the first and second years	1000 inds.	8,330	92,150	168,940	139,460
	Total catch in the first and second years	tons	48.7	417.2	430.3	548.0
	2+	Initial population size in the spring fishing season	1000 inds.			
Catch in the spring fishing season		1000 inds.				93
Catch in the spring fishing season		tons				1.0
"Total catch in the first, second and third years"		1000 inds.	8,330	92,150	168,940	139,604
Total catch in the first, second and third years		tons	48.7	417.2	430.3	549.0

\* The direction of entrance of net is upward before 1986 and downward after 1987.

Year class											
1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996
2,331	716	258	1,430	469	294	1,328	357	512	621	1,193	235
3,725	16,361	11,050	15,540	634	17,357	6,302	20,341	6,225	3,027	11,465	4,367
0.415	0.669	1.852	1.340	0.028	2.902	1.125	2.740	1.732	0.562	2.077	0.842
0.111	0.083	0.168	0.086	0.044	0.167	0.178	0.135	0.278	0.186	0.181	0.193
10,594	524	201	7,579	237	2,973	1,209	2,393	90	227	1,034	393
2,264	748	394	5,209	1,132	1,306	1,808	672	2,401	786	1,107	3,963
2,250	0.761	0.509	3.073	1.731	1.174	1.822	0.581	2.617	1.515	2.238	1.703
0.99	1.02	1.29	0.59	1.53	0.9	1.01	0.86	1.09	1.93	2.02	0.43
15,076	17,060	14,491	41,199	14,895	32,933	37,549	26,900	31,004	23,977	19,722	40,376
1.72	1.20	1.50	0.86	2.04	1.11	1.48	1.10	1.00	1.77	1.33	1.16
25.9	20.5	21.7	35.4	30.4	36.6	55.6	29.6	31.0	42.4	26.2	47.0
11,470	12,600	7,360	35,271	13,625	27,311	35,117	17,954	27,671	16,878	15,692	32,750
32.7	28.5	34.9	61.2	45.8	70.6	84.2	44.4	47.3	54.2	46	58.1
2.85	2.26	4.74	1.73	3.53	2.58	2.40	2.47	1.70	3.21	2.93	1.77
0.761	0.739	0.508	0.856	0.872	0.829	0.935	0.667	0.896	0.704	0.796	0.811
20,849	24,537	45,282	44,882	16,990	60,810	31,430	70,898	3,493	21,894	38,524	30,775
5.16	5.15	5.25	3.84	5.79	3.82	3.99	4.05	3.20	6.00	4.97	2.17
10,500	14,510	830	9,347	9,812	19,370	14,397	25,713	1,842	4,676	7,219	17,823
53	66	4	35	56	84	59	114	6	26	40	34
13,955	14,487	51,583	41,463	8,447	47,061	19,465	54,132	4,985	24,317	35,335	20,578
10,960	12,260	40,280	26,445	6,851	33,085	15,459	50,797	3,941	20,694	39,656	17,939
61.0	63.5	178.3	119.2	54.2	194.8	66.8	186.9	21.1	136.3	219.1	72.3
2,995	2,227	11,303	15,018	1,597	13,977	4,006	3,335	1,044	3,623	-4,320	2,639
7.1	17.2	18.2	24.4	9.1	24.2	10.3	24.5	6.1	18.6	20.2	11.9
5.5	5.3	4.2	4.5	7.1	4.3	5.1	3.8	4.4	6.3	5.0	4.1
0.48	0.53	0.50	0.48	0.45	0.55	0.54	0.45	0.45	0.47	0.47	0.49
21,460	26,770	41,110	35,792	16,663	52,455	29,856	76,509	6,991	25,370	46,875	35,762
114.3	129.8	182.6	153.7	109.8	278.9	126.1	300.9	26.8	162.7	259.1	106.5
5.33	4.85	4.44	4.29	6.59	5.32	4.22	3.93	3.82	6.12	5.53	2.98
0.877	0.923	0.784	0.704	0.913	0.790	0.882	0.958	0.87	0.875	1.102	0.931
3,330	2,870	8,870	8,223	2,682	10,808	7,535	8,507	313	7,358	3,878	
20.5	17.6	38.5	37.6	12.3	53.2	41.1	38.0	1.9	47.3	20.0	
36,260	42,240	57,340	79,286	32,970	90,574	72,508	102,970	33,766	49,606	66,445	68,512
167.5	175.9	256.0	252.5	167.9	402.7	251.4	383.3	76.0	264.2	325.0	164.6
5,709	5,614	4,248	5,134	8,242	5,346	4,988	4,141	4,242	5,197	4,836	3,151
122.6	70.3	192.0	253.4	51.1	231.0	99.6	265.5	10.4	127.7	118.6	
3,009		7,466						1,115		1,298	
2,450	550	5,200	5,741	237	1,395	733	0	822	1,510	907	
10.0	2.6	15.8	19.2	1.1	4.8	2.8	0.0	2.9	6.4	3.8	
30	20	71	143	14	26	37		10	113	39	26
0.322	0.235	0.734	1.297	0.174	0.217	0.378		0.104	1.442	0.380	0.309
10.8	11.5	10.3	9.1	12.1	8.4	10.3		10.0	12.8	9.73	11.81
604	735	2,006	1,759	433	1,473	811	3,128	579	1,411	2,466	
11.33	12.75	10.71	9.95	12.94	8.83	9.8	9.8	8.49	13.11	11.88	
6.9	9.4	22.0	17.5	5.6	14.4	8.0	30.7	4.9	18.5	29.3	
350	590	1,546	1,766	383	708	741	2,573	466	1,260	1,832	
4.4	8.9	17.2	21.1	4.8	7.0	8.9	27.1	4.9	19.4	23.0	
12.57	15.08	11.10	11.96	12.66	9.95	12.05	10.53	10.51	15.39	12.56	
0.574	0.797	0.751	1.004	0.883	0.434	0.913	0.823	0.805	0.893	0.743	
-24	-95	-201	530	20	678	-20	8,400	337	-146	483	
230	50	259	523	70	1,443	51	3,049	450	5	"1,117"	
3.1	0.6	2.8	5.8	1.1	16.4	0.7	33.6	5.5	0.1	11.0	
							5,905				
							5,099				
							58.9				
							806				
230	50	259	523	70	1,443	51	8,148	450	5	1,117	
3.1	0.6	2.8	5.8	1.1	16.4	0.7	92.5	5.5	0.1	11.0	
13.48	12.00	10.99	11.05	15.53	11.36	14.10	11.35	12.24	16.87	9.84	
1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	0.910	1.000	1.000	1.000	
							171				
							977				
							10.7				
3,030	1,190	7,005	8,030	690	3,546	1,525	11,699	1,737	2,775	3,856	
17.5	12.1	35.8	46.1	7.0	28.2	12.4	130.3	13.3	25.9	37.8	
39,290	43,430	64,345	87,316	33,660	94,120	74,033	114,669	35,503	52,380	70,301	
185.0	188.0	291.8	298.6	174.9	430.9	263.8	513.5	89.2	290.0	362.8	
		3					64				
		0.0					0.6				
39,290	43,430	64,345	87,316	33,660	94,120	74,033	114,669	35,503	52,380	70,301	
185.0	188.0	291.8	298.6	174.9	430.9	263.8	514.2	89.2	290.0	362.8	

## 2. 2. 漁獲量変動

宇藤・坂崎<sup>2)</sup>は網走湖におけるワカサギ漁業の変遷を整理し、操業にほとんど制限がなく、漁法にもほとんど変化のなかった昭和38年(1963年)までの漁獲量変動は、資源量の変動をかなり反映しているが、漁法や漁獲制限などに大きな変化のみられる昭和48年以降56年まで(1973~1981年)の漁獲量の増・減は、漁業の変化と対応しており必ずしも資源量の変化を示しているとはいえない、としている。しかし後述するとおり、漁獲制限をかなり厳格に行っている現在においても、網走湖産ワカサギ資源に対する開発率(漁獲率)は8割を超えており非常に高い。ほとんど制限がなかった昭和38年(1963年)以前も開発率はこれ以上に高かったと考えられる。したがって過去から現在まで、漁獲量は資源量をほぼ反映して変動しているものと考えられる。そこで資源量の推定が行われていない過去の資源状態を、漁獲量を指標として見てみた。

1~12月を単年度とした1925~1996年の網走湖におけるワカサギ漁獲量の年漁獲量は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る(Fig. 1)。しかし前述のとおりワカサギの年級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月までを単年度

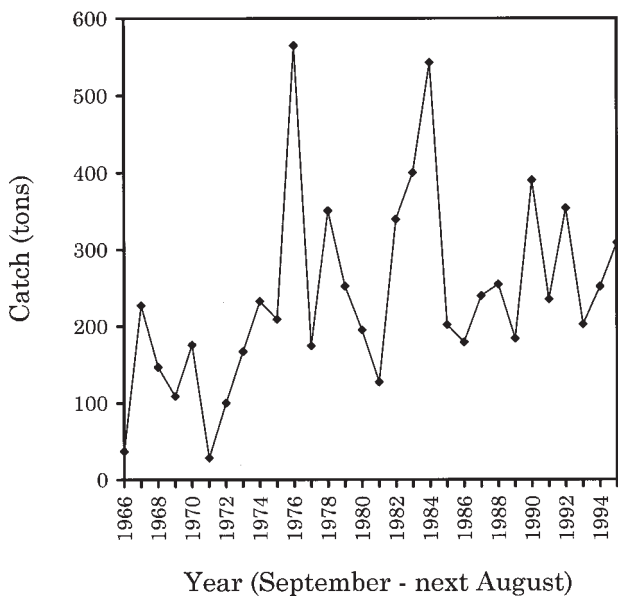


Fig. 88. The change of annual catch of wakasagi in Lake Abashiri from 1966 to 1995. One year was treated as a term from September to next August.

とした漁獲量で見た方がよい。そこで月別統計資料のある1966~1996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た(Fig. 88)。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トンまで大きな変動がある。

そこでまず、網走湖産ワカサギ漁獲量変動における周期性の有無を調べた。1966年度から1995年度までの漁獲量変動には、1970年代前半以前のやや低い漁獲量が影響してか、増加傾向を示すトレンドが認められた ( $n=30$ , Spearman's  $r_s=0.5448$ ,  $P=0.0033^{**}$ )。周期性の有無を調べる前に、このトレンドの除去を行った。トレンドの除去は、漁獲量を

$n+1$ 年の漁獲量 -  $n$ 年の漁獲量  
 によって変換して行った(Fig. 89)。その結果、年変化に伴うトレンドは除去されたと判断された ( $n=29$ , Spearman's  $r_s=0.1032$ ,  $P=0.5850^{**}$ )。そこで、1966~1980年度まで15年間の値 ( $n+1$ 年の漁獲量 -  $n$ 年の漁獲量) に対する1~10年差各15年間ずつの値との自己相関関係を調べた(Fig. 90)。その結果、1年差においてのみ負の有意な相関関係 ( $n=15$ ,  $r=-0.6405$ ,  $P=0.0101^{**}$ )、すなわち、1年ごとに漁獲量が増減する周期性が認められた。

網走湖産ワカサギはほとんどの個体が満1年で再生産に加わり、満2年以降で再生産に加わる個体は非常に少な

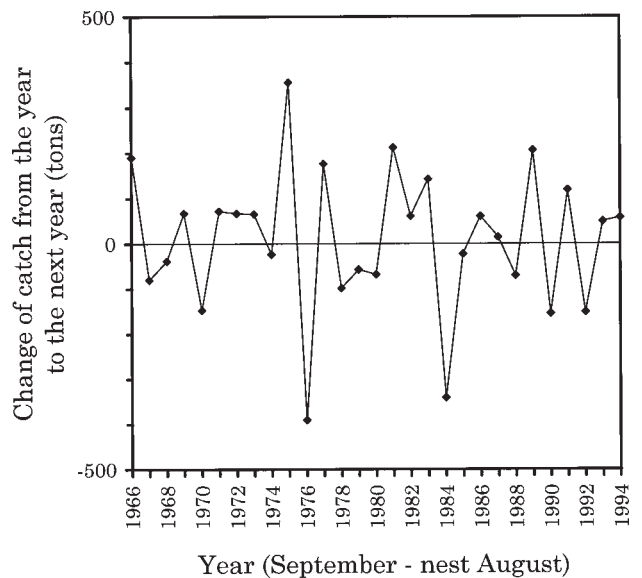


Fig. 89. The change of distances of annual catches of wakasagi from the year to the next year in Lake Abashiri.

An annual catch was calculated from monthly catch from September to next August between 1966 and 1996.

い。したがってある年の資源量は前年生まれの産卵親魚量に大きく影響を受けると考えられる。そこで、ある年の漁獲量とその翌年の漁獲量との関係を見てみた (Fig. 91)。Spearmanの順位相関係数 $r_s$ を用いて両者の相関関係を調べた。その結果、両者間に有意な相関関係は見られなかった ( $n = 29$ , Spearman's  $r_s = 0.2739$ ,  $P = 0.1505$ )。

次に $n$ 年の漁獲量とその年の漁獲量から翌年の漁獲量への変化量 ( $n+1$ 年の漁獲量 $-n$ 年の漁獲量)との関係を見てみた (Fig. 92)。その結果、両者には負の相関関係が見られ、 $n$ 年の漁獲量が多いと $n+1$ 年の漁獲量は大きく減少し、逆に $n$ 年の漁獲量が少ないと $n+1$ 年の漁獲量は増加することを示した。両者の関係に当てはめた回帰直線は、年漁獲量250トン前後であれば、その翌年への漁獲量変化量が正負ほぼ均衡することを示した (Fig. 92)。

2. 3. 各発育段階間の量的相関関係

生物の生残曲線の形状を類別した場合、魚のように初期死亡率が非常に大きい場合は初期型 (positively skew rectangular) といわれ<sup>90)</sup>、初期の死亡率の変動がその後の資源量を大きく左右する。そこで網走湖産ワカサギの各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た。用いた資料は1982~1995年の有効産卵数、仔魚期分布指数、稚魚期分布指数 (個体数) および各年級の総漁獲量 (個体数) である。これらすべての組み合わせについて、Spearmanの順位相関係数を用いてそれぞれの間における相関関係の有無を検討した (Fig. 93)。その結果、有意な相関関係が認められたのは、稚魚期分布指数 (個体数) と各年級の総漁獲量 (個体数) との間においてのみで、その他の間に有意な相関関係は認められなかった。すなわち網走湖産ワカサギの減耗率は、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、稚魚期にいたって初めて安定するということができる。ただし、ここで用いた仔魚期分布指数の値は、第3章で述べた採集方法上の問題を含んでいる。

2. 4. 分布密度と体サイズ

稚魚期の湖内における密度 (Table 23) には、その分布指数から年により634個体/網 (1989年) から60,938個体/網 (1983年) まで非常に大きな差がみられた。その後湖中残留群となった個体の分布量を9月上旬の密度指数で見ると、これも394個体/網 (1987年) から5,542個体/網 (1984年) まで、また遡河回遊群として降海し、秋期遡上群として遡上してきた個体数も $3,493 \times 10^6$ 個体 (1993年) から $88,849 \times 10^6$ 個体 (1983年) まで、いずれも年による大きな差がみられた (Table 23)。そこでこれら密度の高低と魚体サイズの関係を見てみた。すると、湖中残

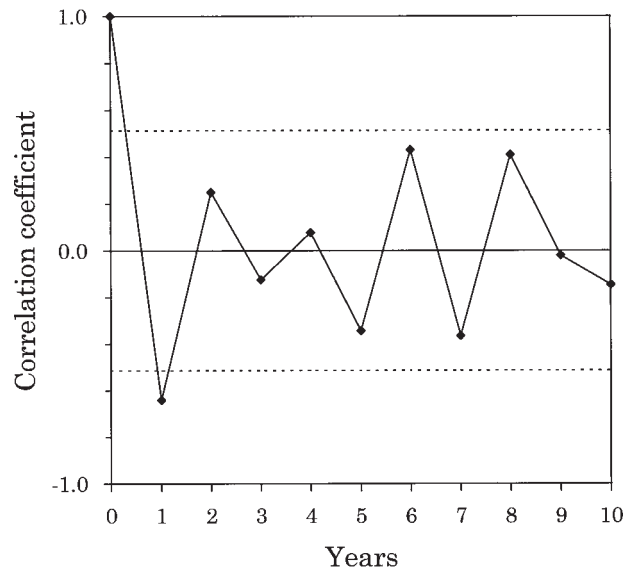


Fig. 90. Correlogram for the change of the distances of annual catches of wakasagi from the year to the next year in Lake Abashiri.

An annual catch was calculated from monthly catch from September to next August between 1966 and 1996. Correlation efficient were calculated for the changes of catches for 15 years from 1966 to 1980. Horizontal broken lines indicate the 5 % level of significance ( $n = 15$ ,  $r = \pm 0.5140$ ).

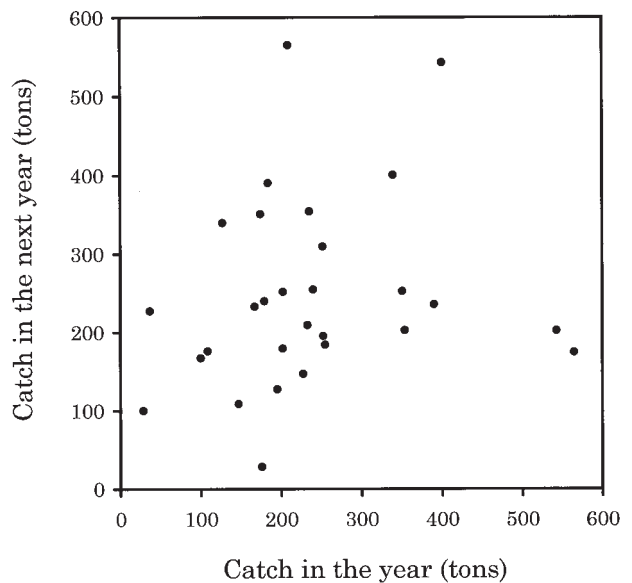


Fig. 91. The relationship between the catch in the year and the catch in the next year.

An annual catch was calculated from monthly catch from September to next August. Spearman's correlation coefficient ( $r_s = 0.2739$ ,  $n = 29$ ) between two variables was not significant ( $P = 0.1505$ ).

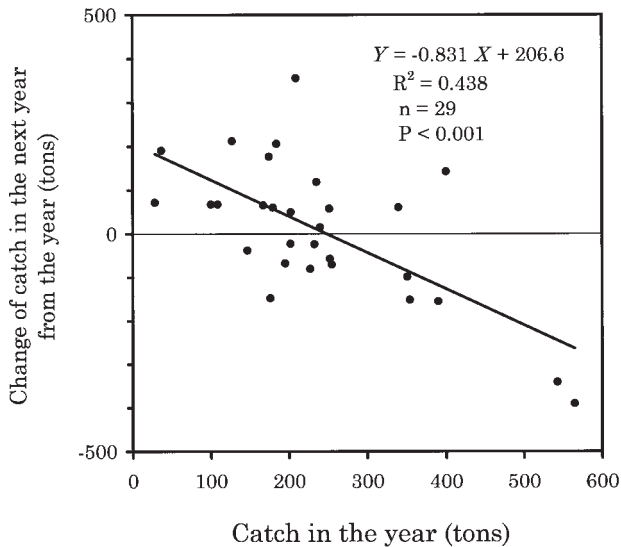


Fig. 92. The relationship between the catch of the year and the change of catch in the next year from the year.

Spearman's correlation coefficient ( $r_s = -0.5732$ ,  $n = 29$ ) between two variables was considered very significant ( $P = 0.0012^{**}$ ).

留群の9月上旬における密度指数（個体数/網）とその時の平均体重 (Fig. 94), および遡河回遊群の秋期遡上群量（個体数）とそれらの産卵期前の3月における平均体重 (Fig. 95) との間には、いずれも有意な負の相関関係が認められた。しかし個体密度に対する平均体重の逆相関関係も個体数の多寡を完全に補完するわけではなく、総漁獲量でみた場合、総漁獲個体数の多い年の方が漁獲重量も多くなっている (Fig. 96)。

## 2. 5. 網走湖産ワカサギ資源の漁業による開発率

網走湖産ワカサギの湖中残留群0+年魚に対する秋期曳き網漁業前期における開発率は非常に高く (Table 23), 平均すると0.79に達した。秋期曳き網漁業前期において漁獲を免れた個体も、その後の秋期曳き網漁業後期から氷下曳き網漁業においてはさらに漁獲にさらされることになる。秋期曳き網漁業後期から氷下曳き網漁業にかけての0+年魚に対する開発率も秋期曳き網漁業前期同様に高く (Table 23), 平均で0.86に達した。秋期曳き網漁業前期～氷下曳き網漁業を通じての開発率を、秋期曳き網漁業前期と秋期曳き網漁業後期～氷下曳き網漁業の各平均値を用いて計算すると0.97という非常に高い値になった。

## 2. 6. 親魚体サイズ及び有効産卵数と産出卵の歩留まり

そこで産卵期直前である3月におけるこれら秋期遡上群0+年魚の平均体重と、それらが産んだ有効産卵数に対するその卵から育った稚魚の密度指数との比との関係を見てみると、両者間には有意な正の相関関係が認められた (Fig. 97)。一方、有効産卵数と有効産卵数に対するその卵から育った稚魚の密度指数との比の間には、有意な負の相関関係が認められた (Fig. 98)。しかし、親の平均体重と有効産卵数との間には有意な相関関係は認められなかった (Fig. 99)。

## 2. 7. 網走湖産ワカサギの再生産関係

ワカサギの生残と物理環境との関係について、白石<sup>31)</sup>が諏訪湖産ワカサギについて2～3月の水温、結氷日数とその後の資源尾数に相関を認め、この時期の水温が低いと、または結氷日数が長いとワカサギの資源尾数が多くなるとした。また小沼<sup>11)</sup>は霞ヶ浦・北浦産ワカサギについて、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となるとした。したがって、ワカサギの生残は物理環境によって影響を受けると考えられる。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。しかし網走湖には連続する長期の湖水環境データがない。そこで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、年ごとに5月1日から6月30日までの積算気温を算出した (Fig. 100)。さらにこの積算気温の分布は正規分布すると仮定し、高温の方からと低温の方からそれぞれ全体の20%に相当する部分の境界温度を

$$\text{平均値} \pm 0.842 \times \text{標準偏差}$$

から求め、この範囲より高温の年を高気温の年、低温の年を低気温の年、残りを平年値の年とした。これに基づき毎年の有効産卵数と稚魚期分布指数（個体数）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、Ricker<sup>15)</sup>型再生産曲線の当てはめが妥当と考えられた。そこで加藤<sup>16)</sup>のプログラムを用いて非線形最小二乗法により、これらの点にRicker型再生産曲線を当てはめると、有効産卵数が約100億粒で稚魚密度が極大値となる曲線が得られた (Fig. 101)。

## 3. 考 察

網走湖産ワカサギの湖中残留群0+年魚に対する開発率は、秋期曳き網漁業前期～氷下曳き網漁業を通じて0.97という非常に高い値になることから、氷下曳き網漁業漁期末まで生存する0+年魚の湖中残留群はほとんどいないことになる。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く、秋期遡上群に対する高い開発率を考慮しても、産卵群の主体は秋期

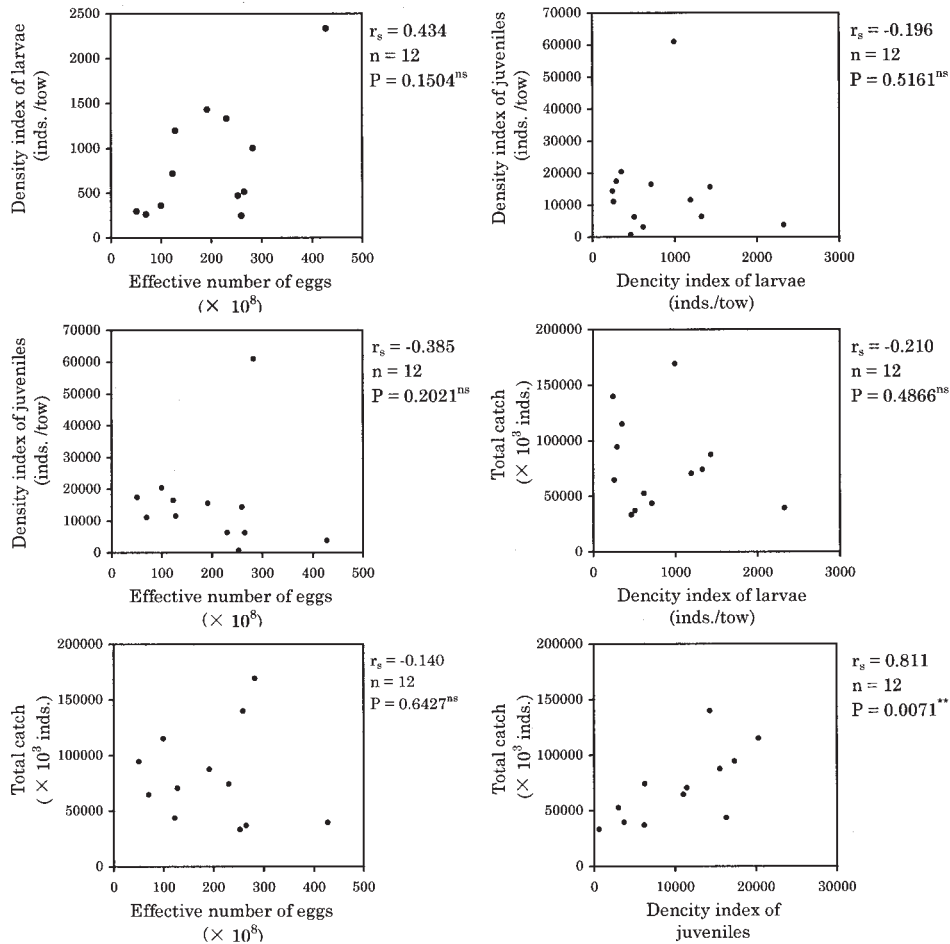


Fig. 93. Relationships between stock size indexes in various developmental stages of wakasagi in Lake Abashiri from 1982 to 1995.

The data of 1994 was omitted because the effective number of spawned eggs was negative value. The values on the right side of each figure shows the results of Spearman rank correlation testing.

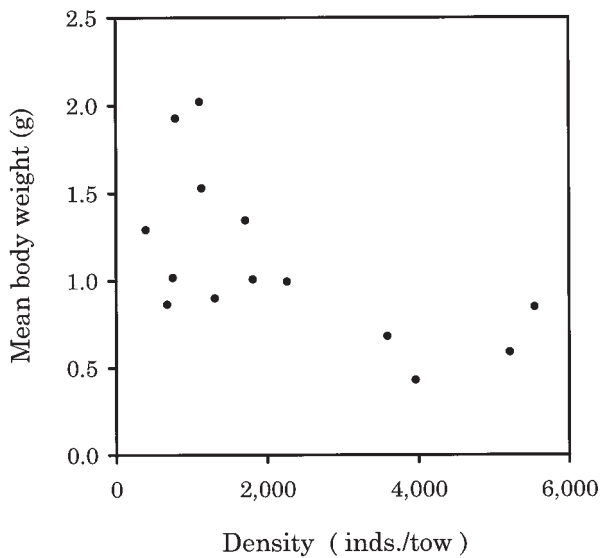


Fig. 94. The relationship between density of 0+ aged wakasagi at the survey by a seine-net in early September (the number of individuals / tow) and the mean body weight of 0+ aged wakasagi.

Spearman's correlation coefficient ( $r_s = -0.6484$ ,  $n = 14$ ) between two variables was considered significant ( $P = 0.0121^*$ ).

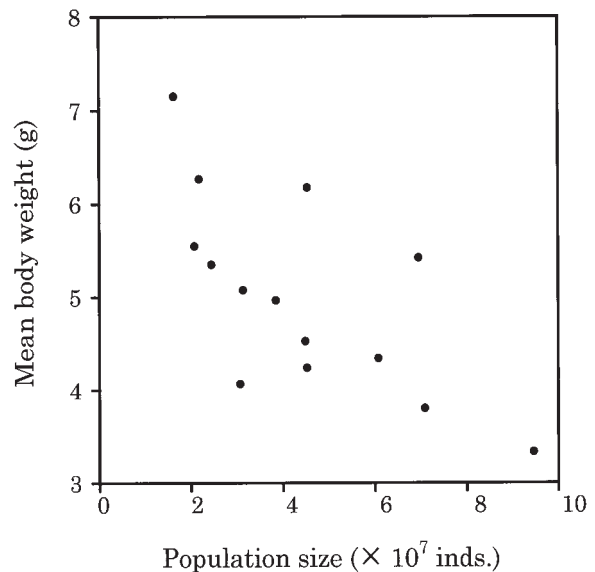


Fig. 95. The relationship between the population size of 0+ aged wakasagi ascended in autumn and the mean body weight of 0+ aged wakasagi at the end of winter seine-net fishing season under the ice.

Spearman's correlation coefficient ( $r_s = -0.6396$ ,  $n = 14$ ) between two variables was significant ( $P = 0.0138^*$ ).

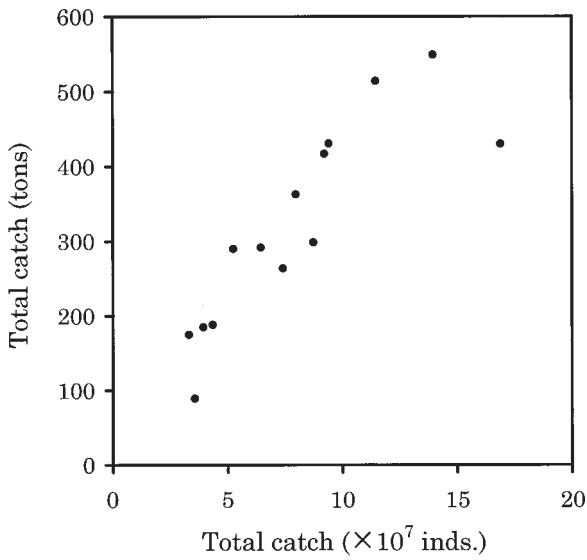


Fig. 96. Relationship between total catch in the number of individuals and total catch in tons of wakasagi in Lake Abashiri.

The catches through the all life of an year class were amounted as the total catch of the year class. Spearman's correlation coefficient ( $r_s = 0.9516$ ,  $n = 14$ ) between two variables was considered extremely significant ( $P < 0.01^{**}$ ).

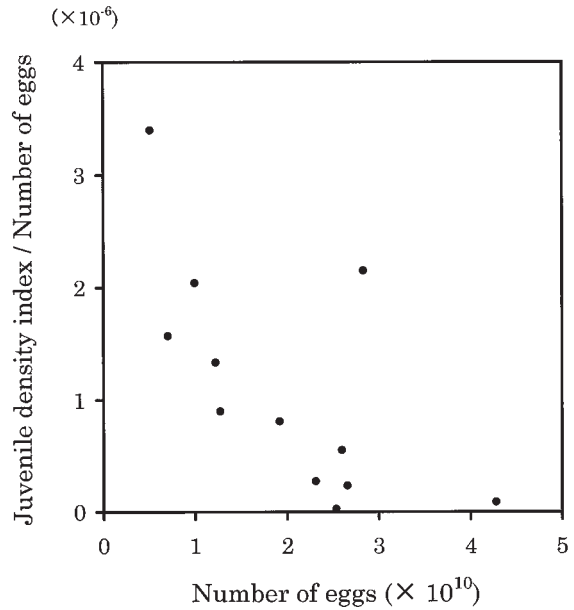


Fig. 98. The relationship between the effective number of spawned eggs and early survival rate (juvenile density index / the effective number of spawned eggs) from 1983 to 1995.

The data of 1994 was omitted because 0+ aged parents were extremely few in 1994. Spearman's correlation coefficient ( $r_s = -0.615$ ,  $n = 12$ ) between two variables was considered significant ( $P = 0.0413^*$ ).

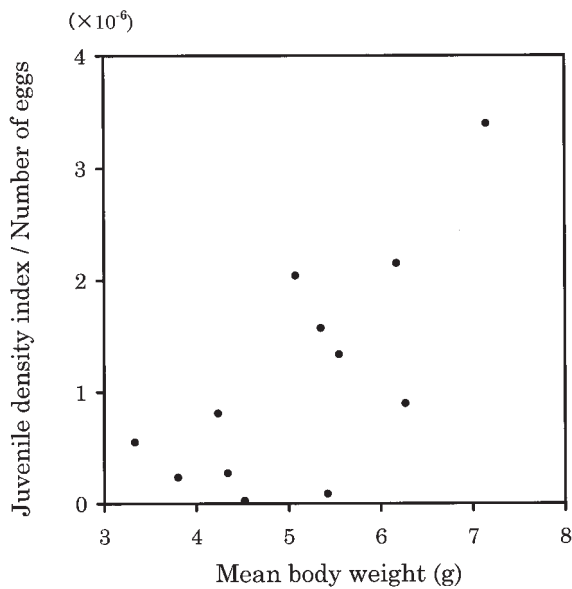


Fig. 97. The relationship between mean body weight of parents and early survival rate (juvenile density index / the effective number of spawned eggs) from 1983 to 1995.

The data of 1994 was omitted because 0+ aged parents were extremely few in 1994. Spearman's correlation coefficient ( $r_s = 0.594$ ,  $n = 12$ ) between two variables was considered significant ( $P = 0.0487^*$ ).

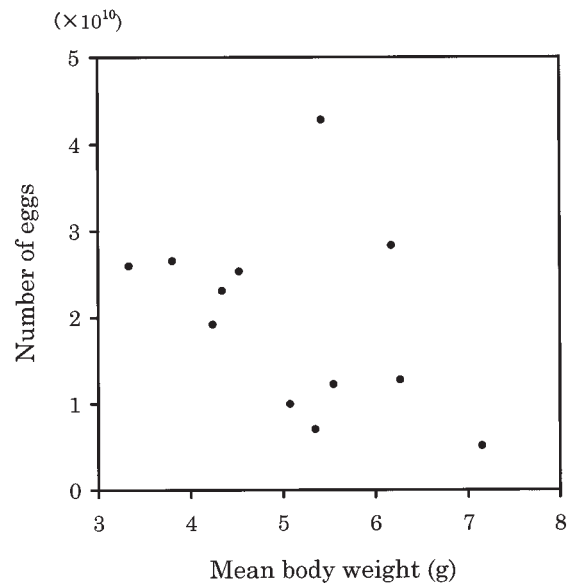


Fig. 99. The relationship between the mean body weight of parents and the effective number of spawned eggs from 1983 to 1985.

The data of 1994 was omitted because 0+ aged parents were extremely few in 1994. Spearman's correlation coefficient ( $r_s = -0.357$ ,  $n = 12$ ) between two variables was not considered significant ( $P = 0.2369^{ns}$ ).



遡上群となると考えられる。一方第5章で述べたとおり、秋期遡上する1+年魚以上は少なく、湖内に残留していた1+年魚以上も初期資源量自体が少ない上に、0+年魚と同様高い開発率の漁獲にさらされるため、1+年魚以上の個体にも氷下曳き網漁業漁期末まで生存するものはほとんどないことになる。したがって産卵期、再生産に関与する個体はそのほとんどが遡河回遊群のうちの秋期遡上群0+年魚（産卵期に満1歳）であると考えられる。

また一方、上記のように高い開発率から、網走湖産ワカサギの漁獲量変動は資源量変動を表すと考えられた。ある年の漁獲量とその年の漁獲量から翌年の漁獲量への変化量との関係には、負の相関関係が見られ、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た。両者の関係に当てはめた回帰直線は、年漁獲量約250トンでその翌年の漁獲量への変化量が正負ほぼ均衡することを示した。これらのことは、漁獲量が年変動しながらも定常状態を保つよう変化していることを示唆し、定常状態の漁獲量が250トン前後であることを示している。換言すれば、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定常状態として小刻みに資源変動していると考えられる。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あろうか。

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が、卵から稚魚にいたる間における減耗率は年により大きく異なり、それが資源の多寡を決定する大きな要因となっていると考えられた。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の個体数と負の相関関係を持って変動することも分かった。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が示された。一方、有効産卵数が少ないと卵から稚魚にいたる間の減耗率は低く、有効産卵数が多いとその間の減耗率が高くなることも示された。小川原湖<sup>181)</sup>、霞ヶ浦<sup>182)</sup>、宍道湖<sup>186, 189)</sup>でも、ワカサギの産卵量と卵から成魚に至るまでの歩留まりとの間には負の相関関係が認められている。

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た。さらに、親の魚体サイズと有効産卵数の間には相関関係が見られなかったことから、卵から稚魚に至る間の生残率に対し、親の魚体サイズと有効産卵数はそれぞれ独立に影響を与えていると考えられる。

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、次のようになる。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

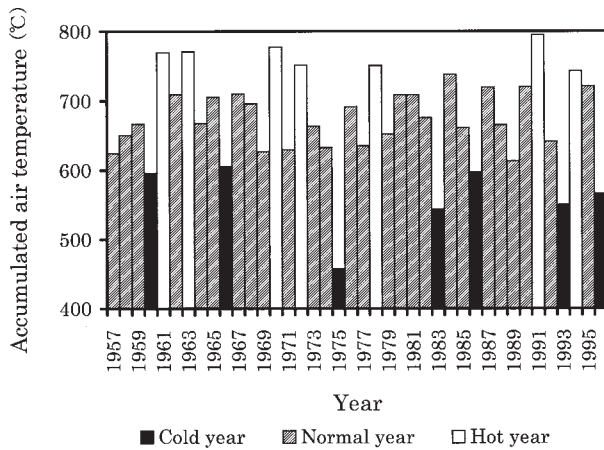


Fig. 100. Accumulated air temperature in Abashiri during May and June.

Data were based on "Monthly Report of the Japan Meteorological Agency (1957-1996)".

Cold year (20% of 40 years) <  
 mean-0.842 · SD  
 Hot year (20% of 40 years) >  
 mean+0.842 · SD

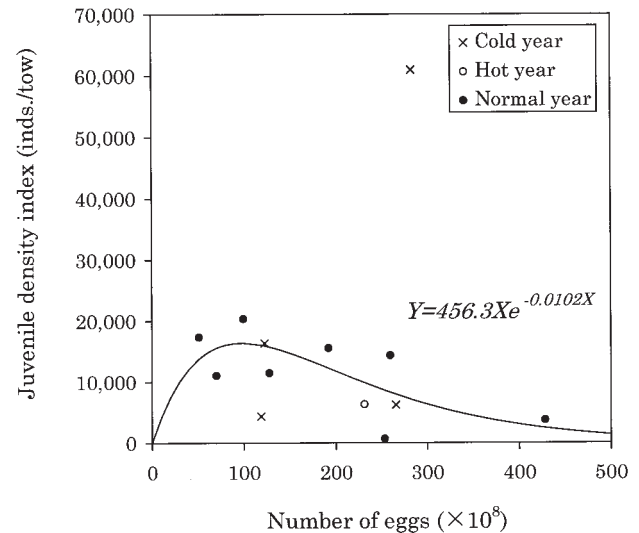


Fig. 101. Relationship between the effective number of spawned eggs and the density of 0+ aged wakasagi immediately before the beginning of sea-run migration in Lake Abashiri.

Ricker's reproduction curve was fitted to the data in normal air temperature years.

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る。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あろう。

前述のように、親の魚体サイズと産卵量はそれぞれ独立に次世代の資源量に影響を与えると考えられた。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。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る。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プラスの要因でもありマイナスの要因ともなる。有効産卵数約100億粒の時に極大値を持つ網走湖産ワカサギの再生産関係は、これら要因のバランスによってもたらされているのであろう。

次に、初期減耗が年により変動する原因について考えてみる。親魚の平均体重と卵から稚魚に至る生残に相関関係が認められた原因のひとつとして、卵サイズと卵質が考えられる。しかし小川原湖産ワカサギで調べた結果では、雌の体長と卵径の間に相関関係は認められていない<sup>30)</sup>。いずれにせよワカサギの魚体サイズと卵径を含む卵質との関係については、今後の課題として残されており、このことについて論ずることは将来の研究に期待したい。

## 第8章 総合考察

ワカサギ *Hypomesus nipponensis* は本来汽水域を生息の場とするが、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た<sup>30)</sup>。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る。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ない。このことは網走湖産ワカサギにおいても同様である。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が存在し、それらの分岐機構にも関心が持たれてきた<sup>30)</sup>。

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、網走湖は卵の供給基地として非常に重要である<sup>2)</sup>、<sup>30)</sup>、<sup>32)</sup>。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

初期減耗には卵質のほかにも飢餓<sup>31)</sup>、被食<sup>32)</sup>、輸送<sup>33)</sup>など、卵が産出された時点では未知の要因が関与する。ワカサギの資源変動に関しても、これまで初期餌料の種類と量<sup>157)</sup>、他生物との競合<sup>133)</sup>、<sup>138)</sup>、<sup>157)</sup>、水温<sup>31)</sup>、<sup>117)</sup>、被食<sup>138)</sup>、<sup>139)</sup>などが考えられており、単純なものではない。特に初期餌料生物の種類や大きさや量などは、これまで報告されてきたワカサギと餌料生物との関係<sup>31)</sup>、<sup>134)</sup>、<sup>230)</sup>–<sup>231)</sup>からも分かるように、資源変動にかかわる重要な要因のひとつと考えられる。網走湖においてもワカサギと餌生物との関係については、石田<sup>122)</sup>、Asami *et al.*<sup>119)</sup>、浅見<sup>121)</sup>、<sup>123)</sup>、浅見・川尻<sup>235)</sup>などの報告があるが、餌生物と資源変動との関係についてはまだ十分明らかになっておらず、今後の研究が期待される。

物理環境が初期減耗に与える影響に関しては、網走湖産ワカサギには極大値を持つRicker型再生産関係があるものの、その関係は温度環境によって影響を受けていることが考えられる。しかし高温年、低温年のデータは、求めた再生産曲線の上下それぞれいずれか一方に偏ってはいない。したがって温度環境の高低と再生産関係の良否は単純な相関関係で説明できる訳ではなさそうである。この場合においても当然温度以外のその他の要因が関与しているはずであり、これらの影響も考慮しなければならないであろう。これらについてもその因果関係の解明には今後の研究が期待される。

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開始され、次第に排卵雌個体の比率が高まることと雌個体自体の比率が増加することによってピークを迎え、再び雌個体比率が減る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の判断をすることは難しい。本研究の結果から、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示唆された。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、産卵河川を遡上・降下する雌とともに遡上・降下を繰り返すか、あるいは産卵場に滞在したまま長期に亘り産卵行動に参加することが明らかになった。そのため産卵場における雌のGSIが産卵前の高い値を示す個体と産卵後の低い値を示す個体とにほぼ二分されるのに対し、雄では産卵期の経過に伴ってGSIが全体的に次第に減少していく。したが

って雄のGSI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。さらに性比、CPUE、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あろう。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であろう。

網走湖産ワカサギ資源は親魚の体サイズと有効産卵数の多寡それぞれに相関を持って変動していることが分かった。ただし親魚の平均体サイズと、それら親魚から産出された有効産卵数との間には有意な相関関係は認められなかったことから、親魚体サイズと有効産卵数の多寡それぞれが個々独立に初期生残に関与していると考えられた。

親魚体サイズはそこから産出される卵の卵質に影響を与えていると考えられる。サケ科魚類では大型個体ほど卵径または卵重が大きいという報告<sup>206-210)</sup>がある一方で、個体の大きさと卵径または卵重には相関が認められないとする報告<sup>210-212)</sup>もある。また同一年齢では個体の大きさと卵重には相関が認められない場合でも、高年齢魚の卵重は若年齢魚の卵重より大きいとする報告もある<sup>212, 213)</sup>。ワカサギの場合、同一年齢の親魚と卵サイズの間には、小川原湖産ワカサギ<sup>35)</sup>においては相関関係が認められていないことから、今後異なる年の異なる年級間での卵サイズの差を調べてみる必要がある。ただし一般的には、卵サイズの大きい方がそこから生まれた仔魚の生残もよいと考えられるが、卵サイズと仔稚魚の生残に相関はないとする報告もある<sup>11)</sup>ことから、必ずしも卵サイズの差が仔魚の生残に影響を与えているとはいえない。もしワカサギの場合、年によっても卵サイズに差がないのだとすると、卵サイズではなく、仔魚の生残に影響を与えるものとして卵質そのものの差を考えなければならないであろう。

卵質以外の問題として、網走湖産ワカサギの場合、資源量の多寡が1個体当たりの成長に影響を与えることから、成熟体長に達することのできる個体の割合が変わって群成熟率が変化し、結果として資源量の多いときは群成熟率が低下して再生産が抑えられ、資源量の少ないときは群成熟率が上昇し再生産が高められることになる。前年の資源状態が翌年の資源状態に直接影響して、1年ごとに資源量の増減が繰り返される網走湖産ワカサギのこのような資源変動機構は、網走湖産ワカサギの産卵親魚がほとんど満1年魚で占められていることによるところが大きい。資源は1年ごとにそのほとんどが更新されるため、資源変動はそれ以前の生き残り資源からはほとんど

影響を受けないためである。網走湖産ワカサギはこのようにして小刻みな資源変動を繰り返しながら、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あろう。ただしこの250トンには、網走湖の閉鎖水域内のみならず、海の餌資源をも利用した降海群も含まれている。海にも環境収容量があるのか、あるいは湖内が高密度の時には降海するにしても、降海を開始する以前に湖内での最大個体数が規定されてしまうのかについては、現段階では降海後の海洋生活期の調査がほとんど行われていないため、今後に残された課題である。

この資源量の安定にとって、遡河回遊に関わる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る。本研究によって網走湖産ワカサギの遡河回遊に関わる生活史多型の発現は、遺伝的支配によるものではなく、多型分岐発現直前の湖内における資源密度が関与していることが示唆された。ただし現在までに得られた資料から遺伝の関与をまったく否定することはできない。しかし0+年魚の産卵期に至るまでの漁業による開発率が、遡河回遊群の秋期遡上群では平均0.86であるのに対し、湖中残留群では平均0.97に達し、この間の自然死亡を無視した場合の生残率は前者が0.14であるのに対し後者は0.03で前者の約0.2倍しかない。仮に前者と後者の漁獲加入前同時期の個体数が同じで、その後の自然死亡や1個体当たり孕卵数、卵から資源加入までの生残率などが両者間で毎年すべて同じだと仮定すると、生活史多型が遺伝的に支配されているのなら、10年後には湖中残留群は遡河回遊群の約10分の1にまで減少してしまうことになる。にもかかわらず、湖中残留群の初期資源量が毎年ほぼ一定量あるのは、両者の分岐が遺伝的に支配されたものではないことを暗示している。さらに湖中残留群の初期資源量が毎年ほぼ一定であるのに対し、遡河回遊群となる個体は、降海行動がピークを迎える前の湖内における資源密度が高いほど増すことが明らかになった。この事実は遡河回遊型の発現が湖内資源密度の高まりによって生ずることを示唆している。網走湖産ワカサギ同様、遡河回遊に関わる生活史多型の存在が知られている小川原湖産ワカサギにおいても、アイソザイム分析の結果から湖中残留群と遡河回遊群との間に遺伝的な差は認められていない<sup>35)</sup>。ただしワカサギのアイソザイムに關与する遺伝的変異は非常に小さく<sup>35, 214, 215)</sup>、ワカサギの場合、集団内の遺伝的変異を検討するのにアイソザイムによる解析では不十分かも知れない。今後はDNAの多型分析なども必要となろう。

ワカサギは年により成長が大きく変化することはこれまででも多くの報告で述べられている。網走湖産ワカサギ

においても個体数と平均体重の間には負の相関がみられた。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。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る。第4章で述べたように網走湖産ワカサギとはいくつかの点で相違がみられたものの、Kaeriyama<sup>16)</sup>が支笏湖産ヒメマスの残留・降海の分岐について“餌、生息域などの資源が充足されれば残留するが、不足すれば降海する”とした説が網走湖産ワカサギの遡河回遊に関わる分岐機構にも当てはまる。したがってワカサギにとっての湖内資源密度はおそらく湖内の生息可能水容積のみに対するものではなく、餌の量も含む環境に対するものであると考えられる。湖内におけるワカサギの餌の量は年により、また同じ年でも時期により変動していると想像されることから、生活史多型分岐の起こる湖内資源密度やその時期も年により変動すると考えられる。さらに卵から稚魚期に至る間の生残が有効産卵数と負の相関を持って変動することも、おそらくこの間における1個体当たりの餌の量と密接な関係があると考えられる。しかし本研究では餌に関する調査はほとんど行われていないため、このことについてこれ以上論ずることはできない。また本研究では、遡河回遊に関わる生活史多型の分岐が個体レベルでどのように選択されるのかまで明らかにすることはできなかった。今後、これらについての詳しい研究が期待される。

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あろうか。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る。彼ら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おり<sup>216, 217)</sup>、新たな漁獲管理の導入も受け入れやすい状況にある。これまでの資源変動傾向をみる限りにおいては、網走湖産ワカサギに資源減少の兆しはみられない。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・確保が必要である。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。ただしこれらの中、人工ふ化施設に収容される卵数は、現在の人工ふ化施設の収容量から約10億粒前後であることを考えれば、確保する有効産卵数を100億粒としても、天然産卵場に産卵される卵の方が圧倒的に多いことになる。ALC標識を用いた網走湖産ワカサギの人工ふ化放流効果の推定でも、ふ化場周辺の湖内における人工ふ化仔魚の混入率は、2.73~0.63%<sup>218)</sup>あるいは0.00~20.70%<sup>219)</sup>程度でしかない。

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る。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る。仮に必要な有効産卵数を確保しても、産卵場としての流入河川の環境が悪化すれば、卵から起算した生残率は低下することになる。第7章で述べた有効産卵数と仔魚期分布指数との間に有意な相関関係が見られなかった一因に、このような産卵場の環境変動も関与しているのかもしれない。

一方、第4章および第5章で述べたとおり、網走湖産ワカサギ遡河回遊群の降海・遡上行動は、潮汐リズムと密接に関連して行われている。さらに第5章では、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 *Corbicula japonica*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<sup>220)</sup>。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る。網走湖における青潮発生後の環境変化について報告した三上ら<sup>221)</sup>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」と述べ、「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」としている。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。

## 要 約

1. 本研究は網走湖におけるワカサギ漁業の恒久的高位安定化を目的として行われた。そのために、網走湖産ワカサギの生活史全体の概要を明らかにした上で、

遡河回遊型・淡水（湖中）残留型の分岐機構、資源変動機構について考察した。

2. 網走湖産ワカサギの産卵盛期は4~5月で、遡上時

- 期はその年の水温に左右されることが示唆された。
3. 産卵並びに産卵に伴う産卵河川への遡上・降下は夜間に行われ、雄は雌に先行して産卵河川に遡上し、産卵期間中、長期に亘って産卵に参加するのに対し、雌は遡上後短期間で産卵を終えて降下してしまうと考えられた。
  4. 雌雄大小の組合せにより行った産卵実験では、どの組合せにおいても産卵が行われ、しかも産出された卵はそのほとんどが正常にふ化した。
  5. 以上のことから、生活史多型間で産卵遡上時期や体サイズに差が生じたとしても、産卵場における厳密な生殖的隔離は起こり得ないと考えられた。
  6. ふ化時期の仔魚調査から、仔魚のふ化は日没直後短時間に集中して行われること、産卵河川におけるふ化時期は年によってずれがみられ、同一年でも流下仔魚の採集個体数変動には2～3つの山がみられること、などが分かった。
  7. 湖内での初期生活期のワカサギは偏りを持って分布し、特に調査開始初期の5月中には、流入河川のある湖上流部で分布量が多かった。しかし、その後の分布パターンには一定の傾向を見出すことはできなかった。また、初期生活期における分布量と体サイズは年により大きく異なった。
  8. 降海群の湖を出てからの移動は、潮汐の干満によって流向・流速を変える川の流れに乗るようにして夜間に行われ、自ら海に向かう積極的な降海行動は観察されなかった。毎年の降海移動は主に7～9月の間に、潮汐周期と密接に連動して行われていた。
  9. 降海群量、降海ピーク時期、降海ピーク時期の体長はいずれも年により大きく異なり、同一年における降海個体の体長組成も時期を追うに従い大型化し、一定していなかった。
  10. 降海群量は、降海開始直前の湖内密度がある一定密度を超えると急激に増加した。
  11. 湖中残留群と降海群との間に体長組成、肥満度、体色のいずれにも、普遍的な差異を見いだせなかった。
  12. 孵化からの経過日数の異なる個体を用いて行った塩分耐性に関する飼育実験では、網走湖産ワカサギはふ化直後から高い塩分耐性を示した。
  13. 以上のことから、網走湖産ワカサギの遡河回遊に関わる生活史多型分岐は、遺伝的支配によるものではなく、多型分岐発現直前の湖内における個体群密度に依存するものであり、湖内の個体群密度が湖内の環境収容量を超えると、遡河回遊群が生ずると考えられた。
  14. 0+年魚の海からの秋期遡上は、ほとんどの年で11月中旬から下旬にかけて始まった。また遡上魚の生物測定資料から、秋期遡上は成長や性成熟に関連して起こるものではないと考えられた。
  15. 0+年魚の春期遡上群量は秋期遡上群量に比べ非常に少ないと考えられた。
  16. 春期、海から湖へ遡上中の雌は最終成熟には達していなかった。この春期遡上雌を用いて行った飼育実験から、雌の最終成熟には水温のみならず塩分も大きな影響を与えていると考えられた。
  17. 漁業漁獲物の0+年魚と1+年魚以上とは、一部を除きほぼ体長で区分できると考えられた。また0+年魚は春から10月下旬～11月上旬頃まで成長し続けると考えられた。年により11月中旬から12月にかけて、湖中残留群と、この時期海から遡上してきた遡河回遊群で成長が異なることに起因すると考えられる体長組成の急変が見られた。1～3月の間、体長はほとんど変化しなかった。
  18. 性成熟は雄が雌に先行し、雌雄ともいずれの年齢群においても大型個体ほど早く進行した。また雌雄とも未熟か成熟かが分岐する体長は概ね60～70mmの間にあった。したがって体長組成が小型の年は群成熟率が低下した。
  19. 0+年魚の性比は毎年ほぼ雌雄1：1と考えられたが、1+年魚以上では明らかに雄が少なかった。これは産卵行動の雌雄差に起因して、雄の方が雌に比べ産卵期間中の漁獲並びに産卵期後の減耗が多いためと考えられた。
  20. 網走湖産ワカサギの漁獲量（資源量）は前年度の漁獲量（資源量）と負の相関関係を持って増減し、年漁獲量が250トン前後の資源量水準であれば、その翌年の漁獲量（資源量）の増減は、ほぼ正負均衡した。
  21. 網走湖産ワカサギの減耗は、卵から稚魚期に至るまでの過程では年による変動が大きく、稚魚期に至って初めて安定した。
  22. 魚体の平均体重は湖中残留群においても遡河回遊群においてもその個体数と負の相関関係を持って変動し、親の平均体重と卵から稚魚に至る歩留まりとの間には正の、有効産卵数と卵から稚魚に至る歩留まりとの間には負の相関関係が認められた。ただし親の平均体重と有効産卵数との間には有意な相関関係は認められず、卵から稚魚に至る歩留まりには、親の魚体サイズと有効産卵数がそれぞれ独立に影響を与えていると考えられた。
  23. 以上のことから網走湖産ワカサギの資源変動には、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 → 資源量増加 → … 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た。

24. したがって、湖内資源密度によって左右される遡河

回遊に関わる生活史多型分岐は、このような資源変動機構と密接に連動して発現していると考えられた。  
25. 資源を安定して利用し続けるためには、約100億粒の有効産卵数を確保すると同時に、産卵河川や湖を含

## 謝 辞

む周辺環境を守ることが重要である。

本論文を作成するにあたり、研究全般にわたりご指導を賜った北海道大学名誉教授の山崎文雄博士、多くのご指摘とご教示を賜った北海道大学水産学部教授の菅野泰次博士、北海道大学水産学部助教授の後藤 晃博士に対し謹んで感謝の意を表す。また北海道立中央水産試験場企画情報室長の宇藤 均博士並びに北海道立釧路水産試験場主任研究員山岸吉弘氏には、本論文を作成するにあたり、有益なご助言をいただき、かつそれぞれが蓄積されてきた網走湖産ワカサギの調査資料を使用することを快諾してくださったことに対し、深く感謝する。本研究を進めるに際して様々な便宜を図り、本論文のまとめにあたっては、適切なるご教示をいただいた北海道立中央水産試験場副場長水島敏博氏並びに北海道立釧路水産試験場資源管理部長鈴木孝行氏に心より感謝する。

また西網走漁業協同組合の組合長嶋田善一氏をはじめ、ワカサギ振興会漁業者の皆様には、様々な調査に長期にわたり主体的にご協力いただき、それらの資料を本研究に使用することを快諾いただいた。深い敬意と感謝の意を表す。さらに西網走漁業協同組合参事の佐々木 昇氏並びに前参事の菅野 勲氏は、調査を行うにあたり様々な便宜を図っていただき、西網走漁業協同組合技師の

川尻敏文氏には、ほとんどの調査にご協力いただいた。心より感謝する。西網走漁業協同組合嘱託の西多昭子女史には、標本処理から資料の一次処理まで、ほとんどの作業を手伝っていただいた。厚くお礼申し上げる。

本研究を進めるにあたり、網走湖産ワカサギの研究に携わる多くの方々から多大なるご協力と有益なご助言をいただいた。網走市水産科学センター水産振興係長の坂崎繁樹氏は、本研究の端緒となった調査を1980年より前出宇藤 均博士と共に始められた。当時の確かな調査設計がなければ、本研究はまとめられなかった。北海道立水産孵化場研究職員の浅見大樹氏には調査へのご協力と、氏の餌環境に関する研究成果について多くのご教示をいただいた。北海道大学理学部大学院生松本好弘氏並びに東京農業大学生物産業学部大学院生虎夫 充氏には0+年魚の降海行動観察調査をはじめ、多くの調査にご協力いただき、それぞれの研究成果を基に多くの論議の場を持ってくださった。そのほか全国の多くのワカサギ研究に携わるの方々から有益なご教示をいただいた。最後に北海道大学名誉教授浜田啓吉博士には、所蔵の多くの貴重な文献を閲覧することを許され、本研究を進めるにあたって、貴重なご助言と適切なるご教示を賜った。以上ここに記し、謹んで著者の謝意を表す。

## 文 献

- 1) 高安三次・飛島貴治：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)
- 2) 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)
- 3) 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.
- 4) 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(1954)
- 5) 今田和史・坂崎繁樹・川尻敏文・小林耕一：網走市4湖沼（網走湖, 能取湖, 涛沸湖, 藻琴湖）の湖盆形態と塩分環境。北鮮研報。49, 37-48 (1995)
- 6) 吉村信吉：湖沼学。増補版。東京, 生産技術センター, 1976, 439 p.
- 7) 中尾欣四郎：湖環境の変動機構。陸水誌。49, 293-296 (1988)
- 8) 金高州吾・馬場仁志：網走湖流出口付近における塩水挙動の実測。開発土木研月報。527, 2-10 (1997)
- 9) 國井秀伸・高安克己・橋谷 博・中村幹雄・中尾繁：汽水湖生態系の特性と日本における研究の現状。日生態会誌。43, 195-209 (1993)
- 10) 中尾欣四郎：網走湖の湖環境変遷。北海道の自然。24, 30-40 (1984)

- 11) 湊 正雄: アバシリ湖周辺の最近の地史. 地質要報. 14, 1-5 (1950)
- 12) 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)
- 13) 宇藤 均: ワカサギの生態と漁業. 陸水誌49(4), 296-299 (1988)
- 14) 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)
- 15) 網走開発建設部: リフレッシュ網走湖をみんなの手で. オホーツク. 55, 3-6 (1994)
- 16) 網走開発建設部: 網走湖水環境回復をめざして. 網走市, 網走開発建設部, 1996, 48 p.
- 17) Pallas, P. S.: Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem, domicilia, mores et descriptiones, anatomen atque icones plurimorum. In Officina Caes. Academie Scietiarum Impress, St. Petersburg. 3, 391 (1811)
- 18) Jordan, D. S. and C. L. Hubbs: Record of fishes obtained by David Starr Jordan in Japan, 1922. *Mem. Carneg. Mus.* 10(2), 151-152 (1925)
- 19) 能島正一: ワカサギ *Mesopus olidus* (Pallas) とチカ *Mesopus japonicus* (brevoort) との差異に就いて. 鮭鱒彙報. 10(36), 1-5 (1938)
- 20) Hamada, K.: Revision of *Hypomesus olidus* (Pallas) and *Hypomesus japonicus* (Brevoort) of Hokkaido, *Japan. Bull. Fac. Fish Hokkaido Univ.* 4 (4), 256-261 (1954)
- 21) Hamada, K.: A new osmerid fish, *Hypomesus sakhalinus* new species, obtained from Lake Taraika, Sakhalin. *Jap. J. Ichthy.* 5(316), 136-142 (1957)
- 22) Hamada, K.: Taxonomic and ecological studies of the genus *Hypomesus* of Japan. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 9(1), 1-56 (1961)
- 23) McAllister, D. E.: Revision of the smelt family, Osmeridae. *Nat. Mus. Can. Bull.* 191, Biol. Ser., 71, iv+53p. (1963)
- 24) 田中寿雄: 北海道におけるイシカリワカサギ *Hypomesus olidus* の生息地とその環境条件. 北解研報. 25, 113-117 (1970)
- 25) Kljukanov, V. A.: Morphological basis of the classification of smelts of the genus *Hypomesus*. *Zoologicheskij Zhurnal.* 49, 1534-1542 (1970)
- 26) 上野輝彌: “ワカサギ”. 日本産魚類大図鑑. 2版 (益田 一・尼岡邦夫・荒賀忠一・上野輝彌・吉田哲夫 編). 東京, 東海大学出版会, 1988, 33.
- 27) Saruwatarai, T., J. A. Lo'pez 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)
- 28) 道上永吉: 国後島産姫鮭に就いて. 鮭鱒彙報. 63(10), 10-12 (1938)
- 29) Robins, C. R., R. M. Bailey, C. E. Bond, J. R. Brooker, E. A. Lanchner, R. N. Lea and W. B. Scott: Common and scientific name of fishes form the United States and Canada. Fifth edition. Maryland, American Fisheries Society, 1991, 183p.
- 30) 浜田啓吉: ワカサギー弱いものは強い. 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.
- 31) 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)
- 32) 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.
- 33) 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)
- 34) 浜田啓吉: ワカサギの生態学的研究 第3報 網走湖産ワカサギに於ける鱗相による年齢査定の不確実性と其の原因. 北大水産彙報. 4(1), 46-53 (1953)
- 35) 片山知史: 小川原湖のワカサギ個体群に関する資源生態学的研究. 東北大学博士論文, 1996, 171 p.
- 36) Matsumoto, Y.: Life history of the pond smelt *Hypomesus transpacificus nipponesis* in Lake Abashiri. Master thesis of Hokkaido University, 1996, 29p.
- 37) 虎尾 充: 網走湖におけるワカサギの生活史多型に伴う形態変異に関する研究. 東京農業大学修士論文, 1997, 90 p.
- 38) 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)
- 39) 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)
- 40) 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)
- 41) 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)
- 42) 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)
- 43) 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)
- 44) 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. 44-65 (1988)
- 45) 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)
- 46) 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)
- 47) 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)
- 48) 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)
- 49) 鳥澤 雅: ワカサギ. 平成4年度事報 網走水試. 42-64 (1994)
- 50) 鳥澤 雅: ワカサギ. 平成5年度事報 網走水試. 44-56 (1995)
- 51) 鳥澤 雅: ワカサギ. 平成6年度事報 網走水試. 42-53 (1996)
- 52) 鳥澤 雅: ワカサギ. 平成7年度事報 網走水試. 20-31 (1997)
- 53) 鳥澤 雅: ワカサギ. 平成8年度事報 網走水試. 25-38 (1998)
- 54) 三原健夫: 阿寒湖に於けるワカサギ *Hypomesus olidus* (Pallas) の養殖数量に就いて. 孵化場試験報告. 1 (1), 45-50 (1946)
- 55) 白石芳一・徳永英松: 相模湖におけるワカサギの産卵環境について. 淡水研報. 8 (1), 33-43 (1958)
- 56) 古田能久: 相模湖 (人工湖) の一流入河川に於けるワカサギの産卵量推定について. 淡水研報. 10 (1), 23-37 (1960)
- 57) 白石芳一: 諏訪湖産ワカサギ (*Hypomesus olidus*) の標識による産卵移動調査並に溯河の生態について. 淡水研報. 1 (1), 26-41 (1952)
- 58) 岡田 雋・伊藤小四郎: 石狩古川産ワカサギ魚群の生態研究 1. 忠海漁場附近における産卵期の生態. 北鯿研報. 15, 29-40 (1960)
- 59) 矢口正直: 霞ヶ浦におけるワカサギの漁業生物学的研究Ⅱ ワカサギの産卵場について. 茨霞北水振調研報告. 1, 29-32 (1956)
- 60) 桐生 透・芳賀 稔・高橋一孝: 河口湖におけるワカサギの産卵に関する調査-I. 昭和51年度山梨魚苗セ事報. 49-59 (1978)
- 61) 川島隆寿・山根恭道・鈴木博也・山本孝二: ワカサギ資源生態調査. 島内水試事報. 昭和59年度. 187-195 (1986)
- 62) 寺尾俊郎・今井 輝: 桂沢人工湖のワカサギ生態調査 (第2報). 北鯿研報. 15, 63-70 (1960)
- 63) 佐藤隆平・加藤 浩・甲地武夫: 青森県小河原沼の水産開発調査 第一報ワカサギの産卵習性とその保護. 青森県水産資源調査報告書. 1, 224-233 (1948)
- 64) Sato, R.: Biological observation on the pond smelt, *Hypomesus olidus* (Pallas), in Lake Kogawara, Aomori prefecture, Japan. I. Habits and age composition of the spawning fishes. *Tohoku J. Agricul. Res.* 1 (1), 87-95 (1950)
- 65) Katayama, S. and A. Okata: Pond smelt spawning in the flowing river into Lake Ogawara. *Tohoku J. Agricul. Res.* 45 (3-4), 87-102 (1995)
- 66) 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)
- 67) 社団法人北海道栽培漁業振興公社: 平成8年度網走川ワカサギ産卵床調査業務報告書-概要版-. 札幌. 社団法人北海道栽培漁業振興公社, 1996, 52p.
- 68) 白石芳一・北森良之介・北森真栄: 諏訪湖産ワカサギの成長並びにその鱗に関する研究. 淡水研報. 4 (1), 17-32 (1955)
- 69) 岡田鳳二・工藤 智・林 和明: シンシャモ, *Spirinchus lanceolotus* (Hikita) の産卵における臀鰭の働きについて (短報). 北鯿研報. 31, 155-161 (1976)
- 70) 岡田鳳二・工藤 智・杉若圭一: シンシャモの性成熟に伴う鰭の形態変化とその生殖行動における役割. 北鯿研報. 36, 1-10 (1981)
- 71) 岡田鳳二・坂井勝信・杉若圭一: ワカサギの生殖行動刺激物質. 北鯿研報. 33, 89-99 (1978)
- 72) 高橋和則: “Ⅱ. 採卵用親魚 3. 生殖腺の成熟課程”. 魚類の成熟と産卵-その基礎と応用 (日本水産学会編). 東京, 恒星社厚生閣, 1974, 18-30.
- 73) 元田 茂: 北海道湖沼誌. 孵化場試験報告. 5 (1), 1-96 (1950)
- 74) 片山知史・大森迪夫・大方昭弘: 小川原湖におけるワカサギ産卵群の産卵場選択. 月刊海洋. 28 (5), 308-314 (1996)
- 75) 佐々木 剛: 水産生物の生活史とその教材化に関する研究-閉伊川産ワカサギの産卵生態を中心に-. 平成7・8年度上越教育大学大学院研修報告書, 1997, 100p.
- 76) 白石芳一・鈴木則夫: アユの産卵生態に関する研究.



- 淡水研報. 12(1), 83-107 (1962)
- 77) Iguchi, K. and K. Maekawa: Female mate preference and male mating success of ayu fish, *Plecoglossus altivelis* (Osmeridae) under a promiscuous mating system. *Ethology*. 95, 193-201 (1993)
- 78) 井口恵一: “アユの生活史戦略と繁殖”. 魚類の繁殖戦略1 (桑村哲生・中嶋康裕 編). 東京, 海游社, 1996, 42-77.
- 79) 佐野誠三・長沢有晃: 十勝川支流ムム川に於ける鮭の天然蕃殖. さけ・ますふ研報. 12, 1-19 (1958)
- 80) 吉田英雄: “キュウリウオ *Osmerus mordax dentex Steindachner*”. 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, 24-25.
- 81) 岡田鳳二: シシャモの生態と増殖. 育てる漁業. 167, 2-5 (1987)
- 82) 吉田英雄: “シシャモ *Spirinchus lanceolatus* (Hikita)”. 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, 26-29.
- 83) 岡田鳳二・工藤 智・林 和明: シシャモ *Spirinchus lanceolatus* (Hikita) の産卵生態-I 水槽内での産卵行動について. 北鯿研報. 30, 31-38 (1975)
- 84) 酒井治己: “ウグイ類-交雑の集団遺伝学”. 日本の淡水魚類-その分布 変異 種分化をめぐって (水野信彦・後藤 晃 編), 東京, 東海大学出版会, 1987, 18-30.
- 85) 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). 東京, 東海大学出版会, 1994, 2-17.
- 86) 前田辰昭・高橋豊美・伊地知 誠・平川英人・上野元一: 噴火湾海域におけるスケトウダラの漁場学的研究-II 産卵期. 日水誌. 42(11), 1213-1222 (1976)
- 87) 北方正章: ホッケの集合特性の研究II 神恵内産卵群の集合特性について. 北水研報. 34, 30-39 (1968)
- 88) 山本孝治: ワカサギの抱卵数に就いて. 日水誌. 13, 150-152 (1948)
- 89) 伊藤小四郎・岡田 雋: 石狩古川産ワカサギ魚群の生態研究3. 生殖巣並に孕卵数について. 北鯿研報. 15, 51-55 (1960)
- 90) 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.
- 91) 木村 量: “飢餓”. 魚類の初期減耗 (田中 克・渡邊良朗 編), 東京, 恒星社厚生閣, 1994, 47-59.
- 92) 山下 洋: “被食”. 魚類の初期減耗 (田中 克・渡邊良朗 編). 東京, 恒星社厚生閣, 1994, 60-71.
- 93) 中田永昭: “輸送”. 魚類の初期減耗 (田中 克・渡邊良朗 編). 東京, 恒星社厚生閣, 1994, 72-82.
- 94) 森本晴之: “卵質”. 魚類の初期減耗研究 (田中 克・渡邊良朗 編). 東京, 恒星社厚生閣, 1994, 83-96.
- 95) Nakai, Z.: Apparatus for collecting macroplankton in the spawning surveys of iwashi (sardine, anchovy and round herring) and others. *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 9, 221-237 (1962)
- 96) 猿渡敏郎・沖山宗雄: “キュウリウオ科 Osmeridae”. 日本産稚魚図鑑 (沖山宗雄 編). 東京, 東海大学出版会, 1988, 65-68.
- 97) 猿渡敏郎・沖山宗雄: “シラウオ科 Salangidae”. 日本産稚魚図鑑 (沖山宗雄 編). 東京, 東海大学出版会, 1988b, 69-73.
- 98) 赤峰達郎: Polymodalな度数分布を正規分布へ分解するBASICプログラムの検討. 日水研報. 35, 129-159 (1985)
- 99) 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)
- 100) 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)
- 101) 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)
- 102) 日暮 忠: 公魚卵孵化適温試験. 水講試報告. 21 (1), 8-16 (1925)
- 103) 日暮 忠・中井信隆: 公魚卵孵化適温試験. 水講試報告. 22(3), 204-209 (1925)
- 104) 中井信隆: わかさぎ (*Hypomesus olidus* Pallas) 卵の孵化適温試験-III. 水講試報告. 23(5), 175-177 (1928)
- 105) 山本孝治: 孵化用水の温度の変化のワカサギ卵孵化に及ぼす影響に就いて. 日水誌. 5(5), 326-332 (1937)
- 106) Yamada, J.: The normal developmental stages of the pond smelt *Hypomesus olidus* (Pallas). *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 14(3), 121-135 (1963)
- 107) 岩井寿夫・柘植隆行: ワカサギ孵化仔魚の生残・成長に及ぼす給餌開始時期の影響. 水産増殖. 34(2),

- 103-106 (1986)
- 108) 柏木正章・鄧 亜光・岩井寿夫:ワカサギ, *Hypomesus transpacificus* 卵の発生に伴う高温耐性の変化. 水産増殖. 39(3), 321-325 (1991)
- 109) 川崎 健:“生活史 I-再生産”. 浮魚資源. 東京, 恒星社厚生閣, 1982, 99-160.
- 110) Balon, E. K. ・後藤 晃:“繁殖スタイルと初期個体発生”. 魚類の繁殖行動 その様式と戦略をめぐる (後藤 晃・前川光司 編). 東京, 東海大学出版会, 1989, 1-47.
- 111) Miller, T. J., T. Herra and W. C. Leggett: An individual-based analysis of the variability of eggs and their newly hatched larvae of Atlantic cod (*Gadus morhua*) on the Scotian Shelf. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52, 1083-1093 (1995)
- 112) Iguchi, K. and M. Yamaguchi: Adaptive significance of inter- and intrapopulational egg size variation in ayu *Plecoglossus altivelis* (Osmeridae). *Copeia*, 1994(1), 184-190 (1994)
- 113) 森 慶一郎:魚類プランクトンの定量的採集方法(レビュー). 漁業資源研究会報. 22, 29-52 (1981)
- 114) 渡邊良朗:“減耗率推定法”. 魚類の初期減耗 (田中 克・渡邊良朗 編). 東京, 恒星社厚生閣, 1994, 34-46.
- 115) Sato, R.: On feeding habits of the larva of pond smelt, *Hypomesus olidus* (Pallas). *Tohoku J. Agricul. Res.* 1(2), 215-222 (1950)
- 116) 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)
- 117) 小沼洋司:霞ヶ浦・北浦の湖沖帯に現われる稚仔とその接餌について. 茨内水試調研報告. 22, 1-30 (1985)
- 118) 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)
- 119) 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)
- 120) 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)
- 121) 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. 北孵研報. 51, 31-43 (1997)
- 122) 石田昭夫:網走湖に於けるワカサギの食性に関する研究. 孵化場試験報告. 4(2), 47-56 (1949)
- 123) 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)
- 124) 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)
- 125) 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)
- 126) 田中寿雄:ワカサギの生態学的研究 I. 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)
- 127) 大浜秀基:耳石輪紋によるワカサギの日齢査定. 日水誌. 56(7), 1053-1057 (1990)
- 128) 相澤 康:相模湖のワカサギ資源調査-II, 神奈川淡水試報. 30, 68-70 (1994)
- 129) Sato, R.: Larval development of the pond smelt, *Hypomesus olidus* (Pallas). *Tohoku J. Agricul. Res.* 2(2), 41-48 (1952)
- 130) 山岸 宏:諏訪湖におけるワカサギ稚魚の生態について 付. 諏訪湖の富栄養化の進行とワカサギ漁獲量の関係. 日生態会誌. 24(1), 10-21 (1974)
- 131) 竹内勝巳:本州の湖沼に生活するワカサギ, 諏訪湖. 魚と水. 34, 68-72 (1997)
- 132) 佐野誠三:網走湖の主なる棲息魚類に就て. 鮭鱒彙報. 9(34), 7-10 (1937)
- 133) 川島隆寿:宍道湖産ワカサギの系群について. 島内水試事報. 昭和61年度, 196-206 (1988)
- 134) 小林哲夫:サケ稚魚の生態調査(5) 降海期に於けるサケ稚魚の行動について. 北海道さけ・ますふ化場研報. 12, 21-30 (1958)
- 135) 小林哲夫:サケ稚魚の生態調査-VII サケ稚魚の行動についての一知見. さけ・ますふ研報. 18, 1-6 (1964)
- 136) 小林哲夫・原田 滋・阿部進一:西別川におけるサケ・マスの生態調査 I. サケ稚魚の降海移動並びに成長について. さけ・ますふ研報. 19, 1-10 (1965)
- 137) Wood, C. C., N. B. Hargreaves, D. T. Rutherford and B. T. Emmett: Downstream and early marine migratory behaviour of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) smolts entering Barkley Sound, Vancouver Island. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50, 1329-1337 (1993)

- 138) 徳井利信: ヒメマスの研究 (VI) 1962年に支笏湖から降下移動したヒメマスについて. さけ・ますふ研報. 24, 1-8 (1970)
- 139) 小林哲夫・原田 滋: 西別川におけるサケ・マスの生態調査 II. カラフトマス稚魚の降海移動, 成長, 食性. さけ・ますふ研報. 20, 1-10 (1966)
- 140) 佐々木義隆・山下幸悦・中島幹二: 仁雁別川におけるカラフトマス稚魚の降海行動. 北孵研報. 47, 15-20 (1993)
- 141) Moore, A., E. C. E. Potter, N. J. Milner, and S. Bamber: The migratory behaviour of wild Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in the estuary of the River Conwy, North Wales. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52, 1923-1935 (1995)
- 142) 太田博巳・神力義仁・西村 明・本間正男・松原敏幸・佐藤長歳: 突符川に放流された池産1+スモルトサクラマスの降海行動. 北孵研報. 41, 47-54 (1986)
- 143) Mason, J. C.: Seaward movement of juvenile fishes, including lunar periodicity in the movement of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) fry. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 32(12), 2542-2547 (1975)
- 144) 泉 孝行・小島 博・笠原 昇・伴 真俊・山内皓平: 池産サクラマス1+スモルトの降海行動と海水適応. 北孵研報. 39, 39-46 (1984)
- 145) 三枝誠行: 海洋環境における生物の周期性とその機構 生物リズムの潮汐サイクルへの適応. *Imago.* 5 (11), 72-82 (1990)
- 146) 三枝誠行: 潮の干満と同期した生物のリズム その2 日周成分の含まれた朝夕リズム. 海洋と生物. 48, 22-27 (1987)
- 147) 西村 明・民谷壽治・北村隆也・坂本博幸・太田博巳・今田和史・松原敏幸: 突符川に放流された池産1+サクラマスの降海行動-II. 1988, 1989年放流結果. 北孵研報. 45, 15-22 (1991)
- 148) Jonsson, B.: Water temperature as the primary influence on timing of seaward migrations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42, 593-595 (1985)
- 149) Hartman, G. F., B. C. Andersen and J.C. Scrivener: Seaward movement of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) fry in Carnation Creek, an unstable coastal stream in British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39, 588-597 (1982)
- 150) 八杉龍一・小関治男・古谷雅樹・日高敏隆 (編): 岩波生物学事典. 第4版. 東京, 岩波書店, 1996, 332p.
- 151) Hoar, W. S.: Smolt transformation: evolution, behavior, and physiology. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 33, 1233-1252 (1976)
- 152) Gross, M. R.: "Evolution of diadromy in fishes". In eds. Dadswell, M. J., R. J. Klauda, C. M. Moffitt, R. L. Saunders and R. A. Rulifson: Common strategies of anadromous and catadromous fishes. *Amer. Fish. Soc. Symp.* 1, 14-25 (1987)
- 153) MacDowall, R. M.: "Evolution and importance of diadromy. The Occurrence and distribution of diadromy among fishes". In eds. Dadswell, M. J., R. J. Klauda, C. M. Moffitt, R. L. Saunders and R. A. Rulifson, Common strategies of anadromous and catadromous fishes. *Amer. Fish. Soc. Symp.*, 1, 1-13 (1987)
- 154) 生田和正・会田勝美: "産卵回遊". 回遊魚の生物学 (森沢正昭・会田勝美・平野哲也 編). 東京, 学会出版センター, 1987, 12-25.
- 155) Kashiwagi, M., T. Iwai and N. G. Lopes: Effects of temperature and salinity on egg hatch of the pond smelt *Hypomesus olidus*. *Bull. Fac. Biores. Mie Univ.* 1, 7-13 (1988)
- 156) 岩井寿夫・長間弘宣: ワカサギ人工受精卵の孵化ならびに孵化仔魚の生残に対する飼育水の塩分濃度の影響. 水産増殖. 34(2), 95-102 (1986)
- 157) Zydlewski, J. and S. D. McCormick: The ontogeny of salinity tolerance in the American shad, *Alosa sapidissima*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 182-189 (1997)
- 158) 宇藤 均: サクラマス *Oncorhynchus masou* Brevoort の降海型と河川残留型の分岐機構に関する研究 I. 早熟な河川残留型の体生長と性成熟. 北大水産彙報. 26(4), 321-326 (1976)
- 159) 宇藤 均: サクラマス *Oncorhynchus masou* Brevoort の降海型と河川残留型の分岐機構に関する研究 II. 早熟な河川残留型の体生長と性成熟 (その2). 北大水産彙報. 28(2), 66-73 (1976)
- 160) 宇藤 均: サクラマス *Oncorhynchus masou* Brevoort の生活史と生態分岐 特に河川生活期について. 北海道大学博士論文, 1981, 288p.
- 161) Kaeriyama, M: Effects of population density and habitat environment on life history strategy and migration of juvenile sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and chum salmon (*O. keta*). *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatch.* 50, 101-111 (1996)

- 162) 帰山雅秀: 支笏湖に生息する湖沼型ベニザケの個体群動態. さけ・ますふ研報. 45, 1-24 (1991)
- 163) 小島 博: ホルマリン保存したサクラマス幼魚標本に対する水洗の影響. 北鯿研報. 36, 75-81 (1981)
- 164) Anderson, R. O. and A. J. Gutreuter: "Length weight and Associated Structural indices". In eds. Nielsen, L., A. Johnson, D. L. and Lampton, S. S., Fisheries techniques. Verginia Southern Printing Co., 1983, 283-300.
- 165) Shields, P. A. and S. R. Carlson: Effects of formalin and alcohol preservation on lengths and weights of juvenile sockeye salmon. *Alaska Fish. Res. Bull.* 3(2), 81-93 (1996)
- 166) 松崎冬次: 公魚の年齢と生長度. 水産研究誌. 9 (1), 12-14 (1916)
- 167) 柳本斗夫: 公魚の年齢に就て. 水産研究誌. 9 (3), 82-83 (1916)
- 168) 雨宮育作・檜山義夫: 公魚の産卵及び年齢に就きて. 水産学会報. 8 (1), 45-62 (1940)
- 169) 小林久雄: 鱗相によって判明するワカサギの生態(予報). 科学. 6 (3), 100-102 (1936)
- 170) 浜田啓吉: ワカサギの生態学的研究-I ワカサギの鱗相の地方差異に就いて. 日水誌. 19(2), 75-78 (1953)
- 171) 伊藤小四郎・岡田 雋: 石狩古川産ワカサギ魚群の生態研究2. 成長並びに系統について. 北鯿研報. 15, 41-50 (1960)
- 172) 田中寿雄: ワカサギの生態学的研究2. 石狩川河口付近に出現する成長の異なる2魚群について. 北鯿研報. 27, 35-41 (1972)
- 173) Katayama, S and T. Kawasaki: Age determination of pond smelt using otolith phase. *Tohoku J. Agricul. Res.* 44(1-4), 91-106 (1994)
- 174) 塚本勝巳: "アユの回遊メカニズムと行動特性". 現代の魚類学(上野輝彌・沖山宗雄 編). 東京, 朝倉書店, 1988, 110-133.
- 175) 久保達郎: 北海道のサクラマスの生活史に関する研究. さけ・ますふ研報. 34, 1-95 (1980)
- 176) 浜田啓吉: 日本産ワカサギ科(Osmeridae)の由来. 淡水魚. 2, 88-91 (1976)
- 177) 工藤 智: 海と川を利用する生活, 石狩川 石狩古川のワカサギ(*Hypomesus transpacificus*)の鱗相に見られる「夏季鱗」と降海について. 水と卵. 34, 52-59 (1997)
- 178) 浜田啓吉: ワカサギ-その分類と生態-. 網走市水産科学センター叢書第2号別刷. 8 (1998)
- 179) 大槻知寛・丸山秀佳: 網走市鱒浦沿岸における水温, 塩分の季節変動. 北水試月報. 39, 261-271 (1982)
- 180) 大池一臣・山田寿郎・小坂 淳: サクラマス雄魚の早熟残留型にみられる鱗吸収と関連細胞について. 日水誌. 38(5), 423-430 (1972)
- 181) 安田秀明: 当年アユの鱗に顕はれた2つの輪紋に就ての考察. 日水誌. 9(5), 203-207 (1941)
- 182) 福若雅章: ふ化技術のワンポイント・アドバイス 魚鱗の構造, 形成と鱗相分析. 魚と卵. 166, 45-52 (1997)
- 183) 大東信一・伊藤小四郎: 網走湖(網走川及びその沿岸), 藻琴湖並びに濤沸湖のワカサギの形態学的比較. 北鯿研報. 14, 37-45 (1959)
- 184) 佐藤隆平: ワカサギの漁業生物学. 水産増殖叢書. 5, 1-99 (1954)
- 185) 加瀬林成夫・中野 勇: 霞ヶ浦におけるワカサギの漁業生物学的研究VI. 茨霞北水事務所調研報告. 6, 1-64 (1960)
- 186) 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. 島水試研報. 6, 69-80 (1989)
- 187) Shinozaki, S., K. Yamanaka and R. Kuwabara: Physiological studies on maturation pattern of a Japanese smelt (*Hypomesus transpacificus nipponensis*) in Lake Abashiri, Hokkaido. *The Tenth International Symposium on Okhotsk Sea, Sea Ice and Peoples Abstracts.* 17-24 (1995)
- 188) 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)
- 189) 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)
- 190) 黒田久仁男: 昭和42年 網走湖の現況について. 網走市, 北海道立網走水産試験場, 1967, 160p.
- 191) DeLury, D. B.: On the planning of experiments of the estimation of fish populations. *J. Fish Res. Bd. Can.* 8(4), 281-307 (1951)
- 192) 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. 茨内水試調研報告. 11, 23-33 (1973)
- 193) 鈴木健二: 霞ヶ浦の最近におけるワカサギ(*Hypomesus olidus*)資源の動向について-I 資源解析. 茨内水試調研報告. 18, 1-5 (1981)
- 194) 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(短報). 茨内水試調研報告. 31, 92-97 (1995)
- 195) Ricker, W. E.: Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 11(15), 559-623 (1954)
- 196) 加藤史彦: "ガウス・ニュートン法によるRicker型

- 再生産曲線の当てはめ”。パソコンによる資源解析プログラム集。東京、東海区水産研究所数理統計部、1988、81-89。
- 197) 佐々木道也:霞ヶ浦の最近におけるワカサギ(*Hypomesus olidus*)資源の動向について-II 資源変動要因。茨内水試調研報告。18、6-25 (1981)
- 198) 戸田久仁雄:芦ノ湖におけるワカサギ資源生態調査-II 魚食性魚類による食害と刺網不漁、体型小型化に関する考察。神奈川淡水試報。30、61-67 (1994)
- 199) 須藤和彦・中田英昭:芦ノ湖におけるワカサギ資源の変動要因。水産増殖。43(1)、1-9 (1995)
- 200) Sato, R.: Biological observation on the pond smelt, *Hypomesus olidus* (Pallas), in Lake Kogawara, Aomori Prefecture, Japan. II. Early life history of the fish. *Tohoku J. Agricul. Res.* 3 (1), 175-184 (1952)
- 201) Sato, R.: Biological observation on the pond smelt, *Hypomesus olidus* (Pallas), in Lake Kogawara, Aomori Prefecture, Japan. III. Annual cycle of ecological elements in relation to production of food organisms of the fish. *Tohoku J. Agricul. Res.* 4 (1), 55-74 (1953)
- 202) 橋谷尚志:霞ヶ浦におけるワカサギの漁業生物学的研究IV 食性について。茨内水試調研報告。3、17-24 (1958)
- 203) 鈴木健二・位田俊臣:霞ヶ浦における漁業資源の生産構造に関する研究-I 食物連鎖におけるワカサギの地位。茨内水試調研報告。14、1-10 (1977)
- 204) 堀直・位田俊臣:ワカサギの人工種苗生産技術の開発に関する研究-I 仔魚が摂餌可能な餌の大きさなどについて。茨内水試調研報告。14、11-19 (1977)
- 205) 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。北鯿研報。51、45-52 (1997)
- 206) 渡部宗重:北海道産鮭の卵に関する二・三の観察 特に卵の大きさより見たる鮭の系統について。孵化場試験報告。10(1・2)、7-20 (1955)
- 207) 野村稔:ニジマスの人工採卵に関する基礎研究-V. 生殖巣の発達と初産魚の大きさ。日水誌。29(11)、976-984 (1963)
- 208) 立川互:ニジマス親魚改良試験I 親魚餌料の適正蛋白量を求める試験並びに母体と卵質に関する検討。岐水試研報。昭和40年度、64-81 (1967)
- 209) 本庄鉄夫:アマゴの増養殖に関する基礎的研究。岐水試研報。22、64-81 (1977)
- 210) Kaeriyama, M., S. Urawa and M. Fukuwaka: Variation in body size, fecundity, and egg size of sockeye and kokanee salmon, *Oncorhynchus nerka*, released from hatchery. *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatch.* 49, 1-9 (1995)
- 211) Islam, M. A., Y. Nose and F. Yasuda: Egg characteristics and spawning season of rainbow trout. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 39(7), 741-751 (1973)
- 212) 加藤禎一:ニジマスの成長と再生産諸形質の関係。淡水研報。25(2)、83-115 (1975)
- 213) 加藤禎一:ヒメマスの生長と成熟年齢および卵形質の関係。淡水研報。28(1)、61-75 (1978)
- 214) 大久保進一・工藤智:電気泳動法によるワカサギとイシカリワカサギの雑種の判別と両種の遺伝的分化。北鯿研報。41、101-109。(1986)
- 215) 大久保進一・工藤智:ワカサギとイシカリワカサギの交雑種の遺伝的特徴と形態的特徴。北鯿研報。45、49-54 (1991)
- 216) 北海道漁業連合会:大正時代からの絶ゆまぬ増殖事業と資源管理で安定した生産を実現 西網走漁協のワカサギ漁業。ぎよれん。40、2-11 (1992)
- 217) 菊池哲夫:資源管理型漁業と漁業経営の安定-西網走漁協の事業方式を対象に-。オホーツク産業経営論集。8(1)、30-41 (1997)
- 218) 北海道立水産孵化場:ワカサギの人工孵化放流効果解析試験。平成4年度事業成績書。100-103 (1994)
- 219) 北海道立水産孵化場:ワカサギの人工孵化放流効果解析試験。平成5年度事業成績書。140-142 (1995)
- 220) 馬場勝寿:網走湖の環境とヤマトシジミの生態について。育てる漁業。295、2-7 (1997)
- 221) 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。北環科研七研報。20、55-59 (1993)