

# 網走湖産ワカサギの初期生活に関する生態学的研究\*<sup>1</sup>

浅見大樹\*<sup>2</sup>

Early life ecology of Japanese smelt (*Hypomesus nipponensis*) in Lake Abashiri, a brackish water, eastern Hokkaido, Japan\*<sup>1</sup>

Hiroki ASAMI\*<sup>2</sup>

Early life ecology of Japanese smelt, *Hypomesus nipponensis* McALLISTER was examined in this study. In Lake Abashiri connected with the Okhotsk Sea through the Abashiri River, the mean annual total catches of smelt is over 200 tons, which is the highest in Hokkaido and also a superior rank among the areas of production of smelt in Japan. Smelt in Lake Abashiri hatches out in inflow river of the lake in early spring. After hatching out, the larvae migrate to the lake and pass the larval stage until late spring. When the larvae grow and shift to the juvenile stage in early summer, most of juveniles migrate to the sea (sea migrating type), however, some of them remain in the lake (lake residence type). That has been known as the divergence of life history of smelt in Lake Abashiri. The sea migrating type returns to the lake in late autumn and both types pass under the lake ice in winter. After ice melting, they migrate to the inflow river for spawning and terminated their lives in one year almostly. It is known that the survival from egg to juvenile stages fluctuates largely in each year from the past study in this lake. The catches almost consist of 0<sup>+</sup> population. Although the total catches fluctuate every year, that mechanisms related to the environmental factors are not well understood. The aims of this study are to find the mechanisms of population dynamics and the life history divergence of smelt, especially focusing on the relationships between early life ecology and biological, physical environments. This study was conducted from 1994 to 1998, and main items of the surveys were as follows (No.1-3 in 1995 to 1997, No.4-6 in 1994 to 1997, No.7 in 1998) : 1. Habitat environments during the larval stage. 2. Distributions of larvae in the lake. 3. Growth and feeding ecology of larvae. 4. Habitat environments during the juvenile stage. 5. Growth and feeding ecology of juvenile. 6. Relationships between the divergence of life history and environmental factors. 7. Comparisons of the habitat environments between the lake and coastal waters. The results obtained from this study are as follows :

The physical environments in the lake during the larval stage were uniform horizontally. The abundances of microzooplankton increased in this period rapidly, when the surface water temperature reached to 10-15°C throughout 1995 to 1997. After declining the microzooplankton abundance, the copepod abundance increased clearly except for 1996. The dominant species were brackish water species, *Keratella cruciformis* (rotifer) in microzooplankton community, and also brackish water species, *Sinocalanus tenellus* (copepod) in copepod community. After immediately hatching out, the larvae with yolk were abundant around the inflow river of the lake, however, no clear patterns could be found in the horizontal distributions of abundances and body length frequency of the yolk absorbed larvae in each sampling day. On the other hand, the clear characteristics were found in the vertical distributions, which the larvae distributed in the deep layer during the day and in surface at night. These vertical migrations thought to be related to the feeding, since the numbers of gut contents of larvae were more abundant than those collected in the day.

The incidence of the feeding larvae increased, as declining of the yolk larvae. The larvae fed on the rotifers at the initial feeding period and the peak of rotifers abundance were coincident with the first feeding period of the larvae. The larvae growing to 10mm in total length shifted their main prey organisms to copepods in 1995 and 1997 year

---

報文番号A376 (2004年7月9日受理)

\*<sup>1</sup> 北海道大学審査学位論文を基本とし、その一部を改変。

\*<sup>2</sup> 北海道立中央水産試験場 (Hokkaido Central Fisheries Experimental Station, Yoichi, Hokkaido 046-8555, Japan)

class, while copepods were not observed in the gut contents of the 1996 year class. Further the survival index (the ratio of juvenile abundances to spawned egg) was the lowest in 1996 year class.

The averages of the water temperature, salinity, chlorophyll *a* concentration and abundances of crustacean plankton during the juvenile stage throughout July to September in each year were not different significantly, except for salinity. Juveniles grew logarithmically from July to September in 1994, 1995 and 1997 year class, from August to September in 1996 year class. The growth rates calculated by means of wet weights were 0.043–0.075/day in each year class. The significant positive correlation was found between the growth rate and salinity. Stomach fullness indices of juveniles became to be high in the early morning or late evening. The evacuation rates estimated from field observations was 0.1974/hour at 22°C. The food consumption rate was estimated 3.0–6.1% of the wet weight of juvenile.

A large number of juvenile migrate to the sea from July to August in each year, after immediately the abundance of juveniles in the lake reached to maximum. The clear negative correlation ( $Y=1572.6e^{-0.0408X}$ ,  $r=0.996$ ) was found between the available abundance of crustacean plankton per a juvenile ( $X: 10^4$  inds./m<sup>3</sup>/juvenile) and the number of sea migrating juveniles ( $Y: \text{No. of juveniles /day}$ ). Transfer efficiency from primary to juvenile production was estimated 1.2% in the lake.

The coastal waters were occupied by high saline water originated from Soya Warm Current during the ocean life stages of juveniles in July to October. The sea water temperature was almost constant at 15°C, while the lake water temperature changed from 10 to 20°C largely. The body sizes collected in August in the sea were larger than those collected at the same time in the lake. However, the abundance and biomass of copepods which are the main prey animals of the juveniles were higher in the lake than coastal waters from May to November. It was suggested that the salinity and lower constant water temperature in the sea were favorable for the growth of juveniles, if the available prey animals were enough.

It could be concluded that the copepod abundances when the larvae shift their preys from rotifers to copepods might play an important role in the survival and growth of the early life of smelt. An available abundance of crustacean plankton per a juvenile in the lake was one of the important factors determining the life history divergence. Sea migrating type grows larger than lake residence type and returns to the lake, although sea migrating type probably encounter many risks (predations, competitions, transfer etc). On the other hand, lake residence type can inhabit under the less predation than sea migrating type. The divergence of life history would play an important role in the maintenance of smelt population in Lake Abashiri.

キーワード：ワカサギ，汽水域，仔稚魚，初期生活，生残，生活史分岐，カイアシ類，資源変動

## 第1章 緒言

### 1. 目的

ワカサギ (*Hypomesus nipponensis* McAllister) はサケ目キュウリウオ科に属する遡河回遊魚の一種で、淡水域で産卵・孵化し海洋で成長する<sup>1)</sup>。ワカサギは日本、沿海州、サハリン、千島列島などに分布し、国内では石狩川、網走湖、小川原湖、八郎潟、霞ヶ浦などを中心に、日本海側では島根県以北、太平洋側では千葉県以北、北海道全域の湖や河川に生息している<sup>2,3)</sup>。これらワカサギの生息する湖は海洋と連絡する海跡湖であるという点で共通している。ワカサギは産業価値も高く、古くから各地の陸封湖や人造湖に移殖放流が行われ、ワカサギが

増殖した湖では湖沼漁業を代表する魚類の一つとなっている<sup>4)</sup>。このため、ワカサギに関する調査研究は古くから行われている。その中でも、特に代表的かつ先駆的な研究として、Hamada<sup>2)</sup>によるワカサギ属(*Hypomesus*属)の分類学的研究、佐藤<sup>5)</sup>による小川原湖産ワカサギの漁業生物学的研究、白石<sup>3)</sup>による諏訪湖産ワカサギの資源生物学的研究などがある。特に、佐藤<sup>5)</sup>と白石<sup>3)</sup>の研究はワカサギの年齢、繁殖、成長、摂餌といった生態学的な研究とともに、資源管理手法にも言及しており、ワカサギ資源の維持・安定を目的とした研究の出発点となっている。

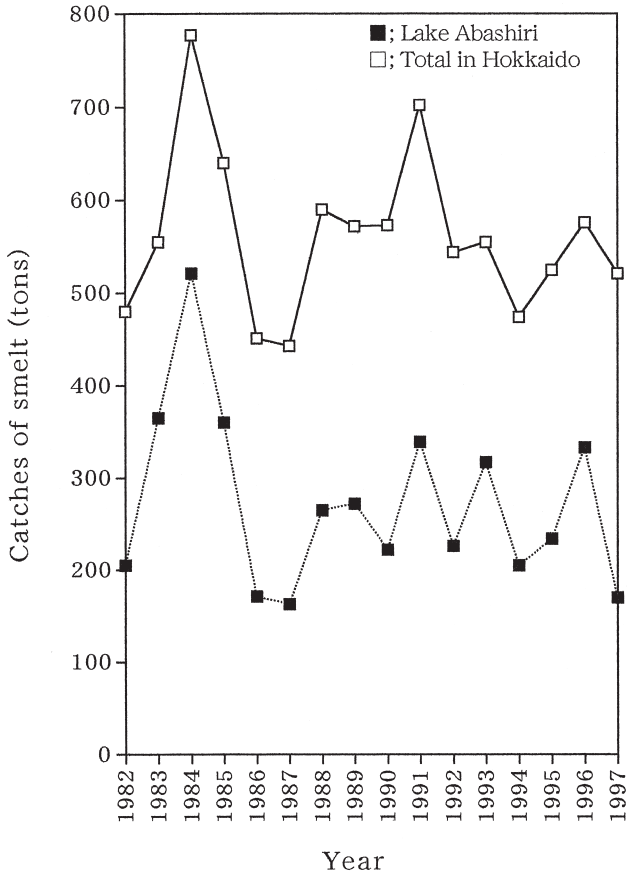


Fig.1 Annual fluctuations of smelt catches in Lake Abashiri and total catches in Hokkaido from 1982 through 1997.

網走湖産ワカサギは、漁獲量の年変動が約150~500トンと大きいことが知られている<sup>6)</sup>。網走湖産ワカサギの漁獲量は北海道全体のワカサギ漁獲量の約半分以上を占め、北海道の湖沼漁業に大きな役割を果たしている (Fig.1)。さらに、網走湖ではワカサギの資源維持・増大のために、人工孵化放流事業が1921年から実施されている<sup>7)</sup>。網走湖で採卵された卵は、西網走漁業協同組合が管理するワカサギ孵化場に収容される他は、北海道内外各地の湖沼や河川に需要に応じて供給される。そのため、網走湖のワカサギ漁業は種卵供給としても全国的に極めて重要な役割を担っている。このことから、網走湖産ワカサギ漁獲量の変動要因を解明し、これを高位安定に保つ資源管理技術の確立が重要な研究課題となっていた。そこで、1980年代初期に宇籾・坂崎<sup>6,8,9)</sup>は、網走湖産ワカサギの生活史の解明が急務の課題であると考え、それまで知られていなかった生活史の調査研究に取り組み、その概要を解明した (Fig.2)。このなかで、網走湖産ワカサギには遡河回遊群と湖中残留群という二つの生活史の群が存在することを明らかにした。春 (4月から5月) に産卵され孵化した0年魚のうち、遡河回遊群はその年の夏から秋 (7月から11月) に降海し、沿岸域で生活した後、秋から冬 (11月から12月) に湖内へ遡上する。一方、湖中残留群はこの間降海することなく湖内での生活を続ける。両群ともに湖内で越冬し、満1年で産卵する。満1年で産卵した多くの個体は死亡する。このなかには再び降海あるいは残留して2年目を過ごす

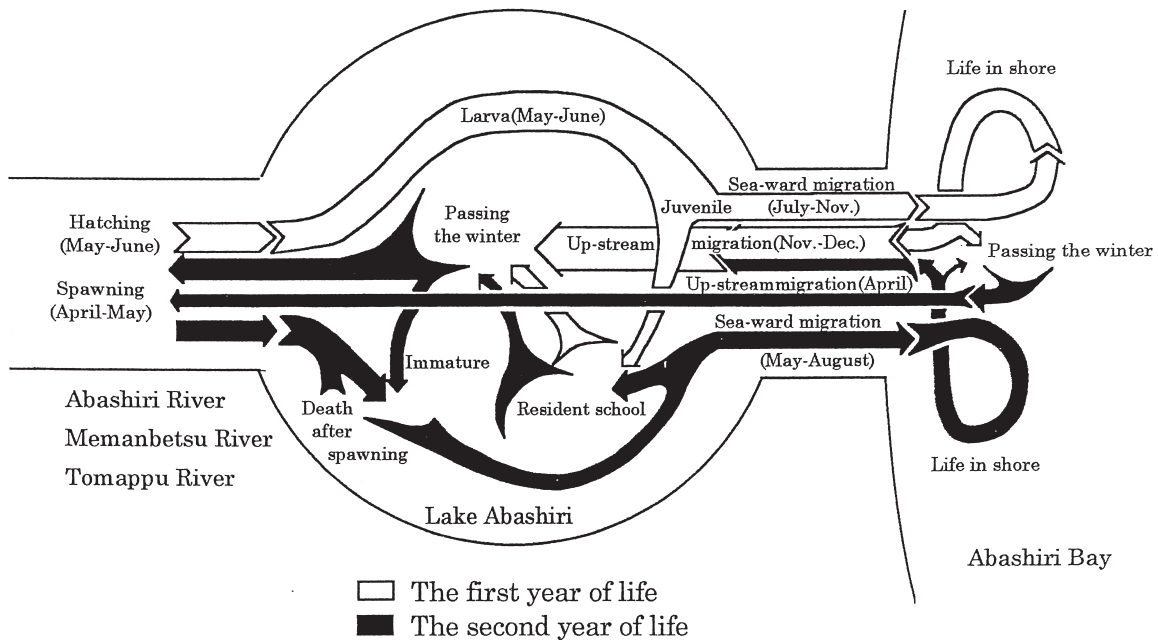


Fig.2 Schematic diagram of life history of smelt (“Wakasagi”) in the Lake Abashiri (after Utoh and Sakazaki<sup>6)</sup> and redrawn by Torisawa<sup>10)</sup>).

個体も存在するが、主群は0年魚である。しかし、春季（5月から6月）の仔魚期の生態、夏季から秋季（7月から11月）の稚魚期および幼魚期の生態、遡河回遊群の降海・遡上生態、および沿岸生活期の生態など、いまだ未解明のままである。

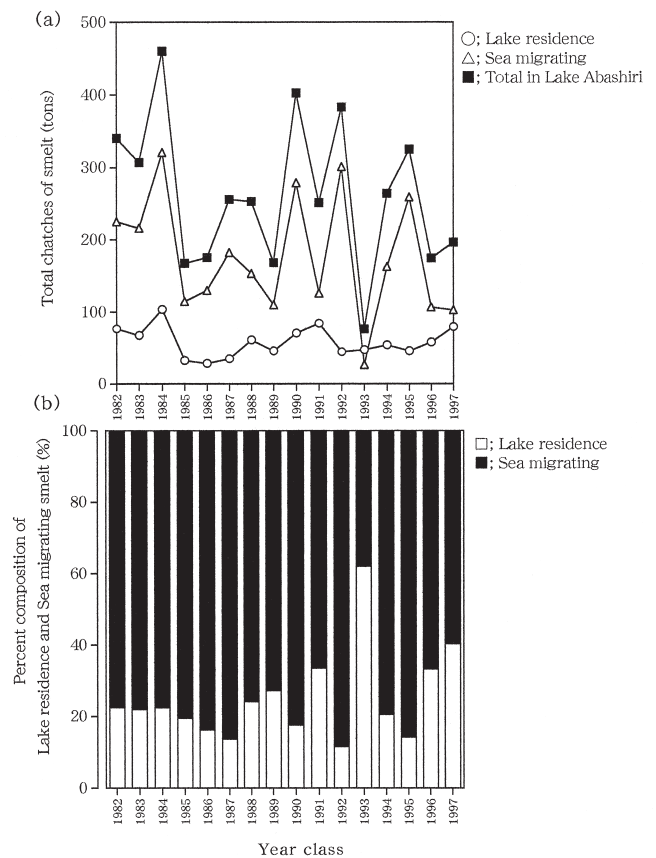
一般に、網走湖で行われるワカサギ漁業は、10月から12月までの主に湖中残留群を対象にした秋漁、1月から3月までの遡河回遊群を対象にした氷下漁、4月の産卵群を対象にした春漁などがある。北海道立水産試験場は、この宇藤・坂崎<sup>6,8,9</sup>の生活史研究を基礎として、ワカサギの資源動態モニタリング調査を継続し、漁況予測の基礎資料としてきた。この調査の内容は5月から6月の仔魚分布量調査、7月から9月の稚魚分布量調査および降海量調査、11月から12月の遡上群量調査、秋漁および氷下漁での漁業者への漁獲日誌の記載要請などである。鳥澤<sup>10</sup>は1981年から1996年の16年間に亘って蓄積されたこれらの資料を解析し、網走湖産ワカサギの資源変動機構について考察した。彼は、ワカサギの減耗は、春の仔魚期から夏の稚魚期に至るまでの過程で生じ、その年変動が大きいことから、資源変動機構を解明する上で初期生活の生態学的な研究が極めて重要であることを指摘している。さらに、網走湖産ワカサギの漁獲量は、遡河回遊群の漁獲量が全体の約7割を占め、ワカサギ漁獲量は遡河回遊群の多寡によってほぼ決定されることを明らかにした (Fig.3)。そして、遡河回遊群は遺伝的要因によって生じるのではなく、ワカサギ稚魚の個体群密度が湖の環境収容力を越える時に生じるといった環境支配を考えた<sup>10</sup>。このことから、現在、ワカサギが孵化してから稚魚に至るまでの初期生活の生態学的研究、遡河回遊群と湖中残留群との生活史分岐を決定する環境要因の研究が、網走湖産ワカサギの資源変動要因を解明する上で極めて重要な課題として残されている。

網走湖産ワカサギと同様に、小川原湖産ワカサギでも、生活史初期において遡河回遊群と湖中残留群の二つの生活型に分離し、遡河回遊群は再生産の約50%を担う能力を有していることも知られている<sup>11</sup>。しかし、これら二つの生活型に分離する機構は不明であり、この分離は遺伝的な差異によるものではなく、稚魚の湖内での分布状態と環境変動、とりわけ初夏の潮汐による物理的な海水の流入との相互関係の中で生じる偶然性によるものとされている<sup>11</sup>。

魚類の初期生活史に関する研究は、Hjort<sup>12,13</sup>の“critical period” 仮説の提唱以来、漁業生物資源の変動の解明の観点から、卵黄吸収期仔魚の死亡率と年級群との卓越性との関係で論議されてきた<sup>14,15</sup>。しかし、“critical period” は、単に卵黄吸収期に存在するという一面的な

見方ではなく、生物の生理生態学的特性と環境要因との相互関係の中で見直すべきであると考えられている<sup>16,17</sup>。現在では、魚類の卓越発生の要因について、餌生物との遭遇<sup>18</sup>、被食<sup>19-21</sup>、水温<sup>22</sup>など、生物的・非生物的環境要因との関係で多様な研究が行われている。近年、Houde<sup>22</sup>は、魚類の初期発育段階を卵期、前期仔魚期、後期仔魚期、稚魚期の4つに分けて、それぞれの時期に働く減耗要因を整理し、年級群豊度は初期生活の特定の時期に決まるのではなく、初期生活の様々な過程の累積により決まるという考え方を示している。

これまでのワカサギ初期生活に関する研究は、卵の発生過程<sup>23</sup>、受精から孵化に要する日数と水温との関係<sup>24-26</sup>、孵化仔魚の人工飼育に関するものなど<sup>27,28</sup>、資源増殖を目的とした研究は比較的多い。しかし、ワカサギの資源変動要因に着目した初期生活の研究は極めて少ない。網走湖産ワカサギの初期生活に関しては、前述の宇藤・坂崎<sup>6,8,9</sup>および鳥澤<sup>10</sup>の他に、Matsumoto<sup>29</sup>による耳石日周輪を用いた成長率と生活史分岐との関係、虎尾<sup>30</sup>による詳細な発育・成長段階の形態学的研究などがある。これらの研究は、いずれもワカサギ個体群を追



**Fig. 3** Total chatches of 0<sup>+</sup> smelt in Lake Abashiri (a), percent composition of Lake residence and Sea migrating smelt (b) in Lake Abashiri from 1982 through 1997. Data for calculations were referred from Torisawa<sup>10</sup>.

跡, 精査したものである。

本研究は, 網走湖産ワカサギの資源変動要因および生活史分岐の要因を明らかにすることを目的とし, 仔魚期から稚魚期に至るワカサギの初期生態と環境要因との関係に注目して, 以下の各項目について調査研究を実施した。(1) 仔魚期の湖沼の生息環境, (2) 仔魚の湖沼での水平・鉛直分布特性, (3) 天然湖沼および飼育下における仔魚の成長と摂餌特性, (4) 稚魚期の湖沼の生息環境, (5) 稚魚の成長と摂餌特性, (6) 生活史分岐と環境要因との関係, (7) 沿岸域と湖沼における稚魚の成長比較, そして, 最後に, 網走湖産ワカサギの資源変動要因および生活史分岐の要因について考察した。

## 2. 調査水域

調査水域である網走湖は北緯43度57分, 東経144度10分に位置し, 北海道道東のオホーツク海沿岸域に点在する海跡湖の一つである (Fig. 4)。網走湖は周囲長43km, 面積32km<sup>2</sup>, 平均水深6.8m, 最大水深16.5mであり, 主な流入河川として網走川, 女満別川, トマップ川などがある。この中でも, 網走川は流程が91.1km, 流域面積は1377km<sup>2</sup>と最大である。湖の北東には, 全長7kmの

流出河川である網走川があり, オホーツク海と繋がっている。網走湖は大正末期までは淡水湖であったが, 地形の変化により海水が網走川を通じて湖内に逆流することにより, 湖の底層には徐々に海水が滞留してきたことが報告されている<sup>31)</sup>。このため, 表層水と底層水の混合が起これなくなり, 底層には嫌気性の水塊が昭和初期から形成されはじめ, 次第にその厚さを増しながら現在では高塩分貧酸素 (塩分18~22psu, 溶存酸素量<1 ppm) の水塊が表面下5~6mまで上昇している<sup>32)</sup>。このため, 網走湖には極めて強固な密度躍層が周年発達し, 網走湖はこの密度躍層以浅のみが循環する部分循環湖であるとされている<sup>33)</sup>。密度躍層には, 長周期の振動を持つ内部セイシュ (internal seiches) が観測されている<sup>34)</sup>。内部セイシュの主な要因は風であり, 強風が長時間続いた時に傾斜した密度躍層が, 風が弱まった時の復元力により, もとの状態に戻る時に生じるとされている。網走湖の嫌気層には大量のCl, PO<sub>4</sub>-P, NH<sub>4</sub>-N, H<sub>2</sub>Sなどが含まれており, それらが内部セイシュにより好気層に運ばれやすくなると考えられている。しかし, 極端な強風時には嫌気層は表層まで湧昇し, 青潮と呼ばれる現象が起こることも知られている<sup>34)</sup>。

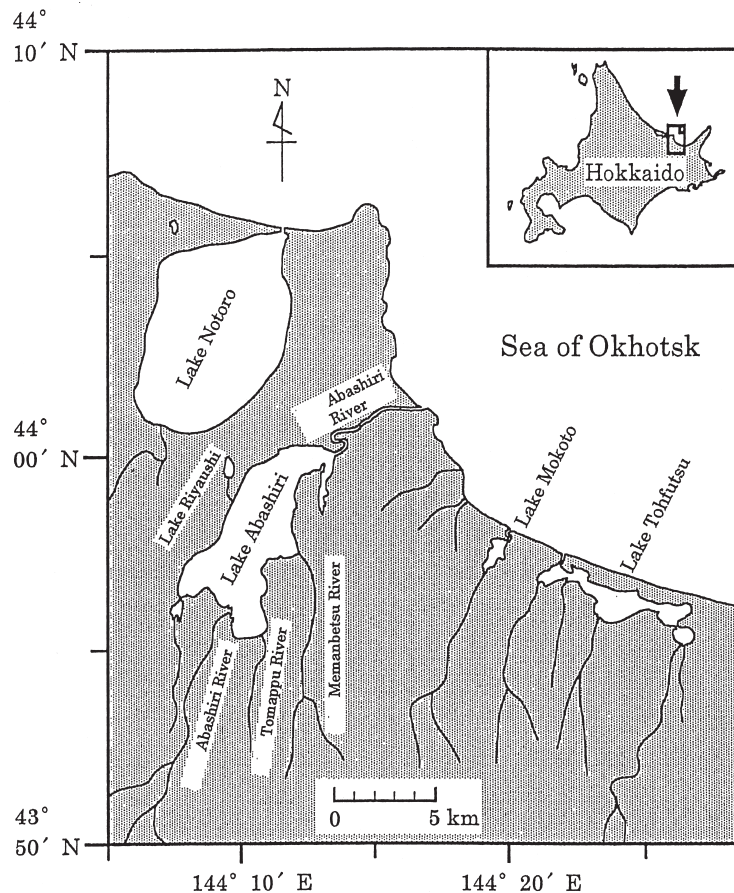


Fig. 4 Map showing Lake Abashiri and its surroundings. Figure is cited from Torisawa<sup>10)</sup>.