

Fig.44 Seasonal changes in abundance of each developmental stage of *S.tenellus* at St.9 in Lake Abashiri from January to November 1995.

(Phase 1)。第2には4月下旬から7月下旬までの時期で、個体数が高く推移する時期 (Phase 2), 第3には7月下旬から11月下旬の個体数が低く推移する時期である (Phase 3)。

3. 体サイズの季節消長

Fig. 45aに、1月から11月までの成体雌雄の頭胸長の季節変化、並びに水温の季節変化を示した。頭胸長は雄は680~920 μ m、雌は730~1,040 μ mの範囲を変動し、雌

の方が大きい傾向があった。頭胸長は雌雄ともに5月に最も大きく、水温の上昇とともに減少し、高水温期の7月から9月には最小となった。しかし、水温が下降した10月以降には、体サイズは再び大型化した。成体の頭胸長 (PL; μ m) と水温 (WT; $^{\circ}$ C) の間には、雌雄ともに水温10~25 $^{\circ}$ Cでは有意な負の相関関係が認められた (Fig. 45b)。すなわち、雌では $PL = -21.87WT + 1257.28$ ($r = 0.71, P < 0.05$), 雄では $PL = -15.53WT + 1079.70$ ($r = 0.65, P < 0.05$) であった。しかし、水温10 $^{\circ}$ C以下

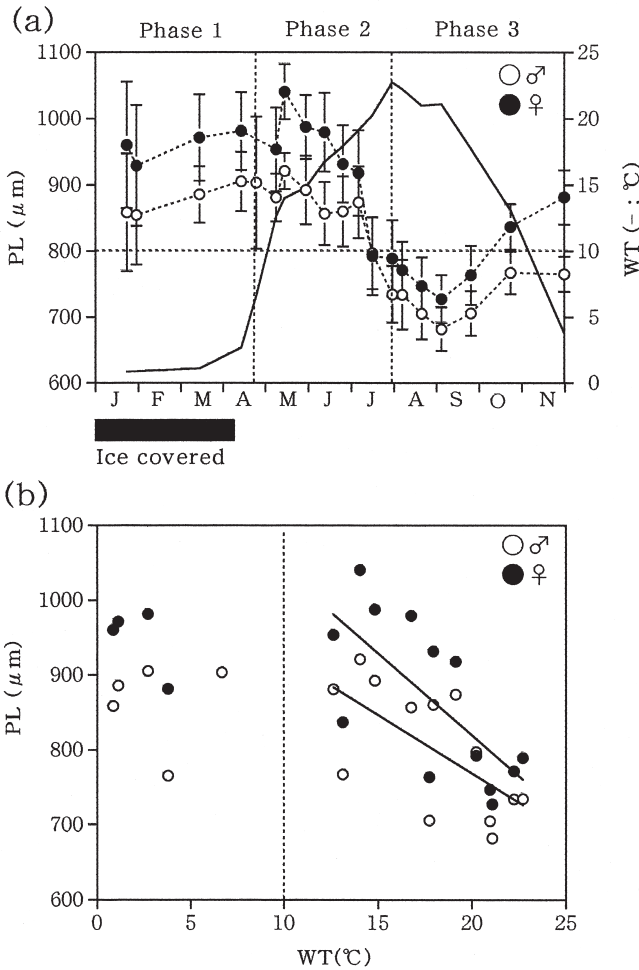


Fig.45 Seasonal changes in the prosome length (PL; mean \pm SD; μm) of adult males and females of *S.tenellus*, and men water temperature (WT; $^{\circ}\text{C}$) of the top 5 m water column at St.9 in Lake Abashiri from January to November in 1995 (a), and the relationship between the prosome length and water temperature (b). For (b), regression equations of PL on WT ($>10^{\circ}\text{C}$) are $\text{PL} = -21.87\text{WT} + 1257.28$ ($r = 0.71$, $p < 0.05$) for adult females, $\text{PL} = -15.53\text{WT} + 1079.70$ ($r = 0.65$, $p < 0.05$) for adult males.

では頭胸長と水温の間には明瞭な関係が認められなかった。

4. 死亡速度の推定

Fig. 46には、各発育段階の個体数/発育時間の値をもとに、各Phaseにおける各発育段階の個体数/発育時間の平均値（積算値をPhaseの日数で除した平均値）を求め、生息水温から推定される累積発育時間に対して、これらの値がどのように変化していくのかを示した。そして、各年齢間の傾きを死亡速度と見なした。ただし、明らかに個体群の生産がなかったと考えられるPhase 1 (Fig. 44参照) は省いた。Phase 2とPhase 3では、卵

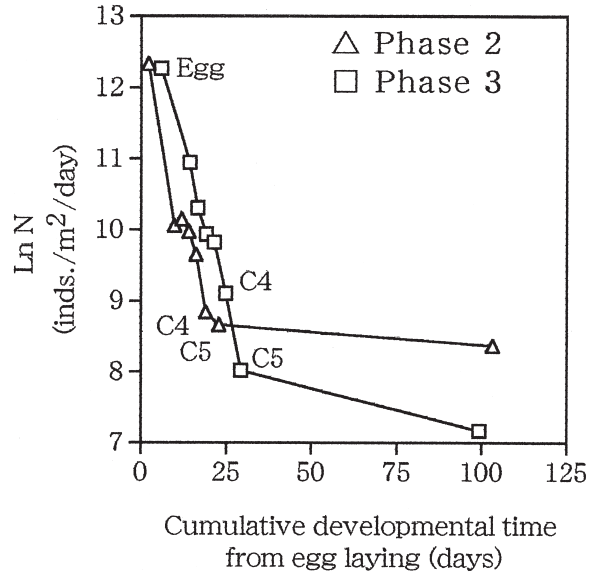


Fig.46 Progressive changes with development of the number of each developmental stage divided by developmental time (N) of *S. tenellus* populations in Phase 2 and Phase 3 (cf. Fig. 44)

からコペポダイト4期までの傾きはそれぞれ、 -0.19 と -0.17 でありほぼ等しかった。しかし、コペポダイト4期以降、5期までの傾きは、Phase 2で -0.046 、Phase 3で -0.242 と明らかにPhase 3で高い値が得られた。また、コペポダイト5期以降、成体までの傾きは、Phase 2で -0.004 、Phase 3で -0.012 と両者ともに傾きは小さくなったものの、Phase 3ではPhase 2よりも3倍高い値だった。これらのことから、Phase 3ではコペポダイト4期以降の後期コペポダイト期で、より高い死亡速度であったことが示唆された。

5. 個体群生産量の推定

*S. tenellus*のノープリウス期からコペポダイト5期までの生産量は、結氷下の3月中旬の $0.002\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ から8月上旬の $104.3\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ まで変動した (Fig. 47 a)。Phase 1での生産量は $0.002 \sim 0.08\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ と極めて低い値であったが、Phase 2では $0.08 \sim 62.0\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ 、Phase 3では10月中旬まで $22.6 \sim 104.3\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ まで増大した。しかし、Phase 3で10月下旬以降は再び大きく減少し、11月下旬には $0.1\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ となった。そして、年間生産量は $8.61\text{gC}/\text{m}^2$ となった。卵の野外での採集間隔がノープリウス期やコペポダイト期のそれと異なるので、卵生産量は別に示した (Fig. 47b)。Phase 1での卵生産量は $1.2 \sim 1.7\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ と他のPhaseに比較して極めて低い値であった。しかし、ノープリウス期およびコペポダイト期の生産量と同様に、Phase 2では6月中旬に $38.6\text{mgC}/\text{m}^2/\text{日}$ 、Phase 3では8月中旬に

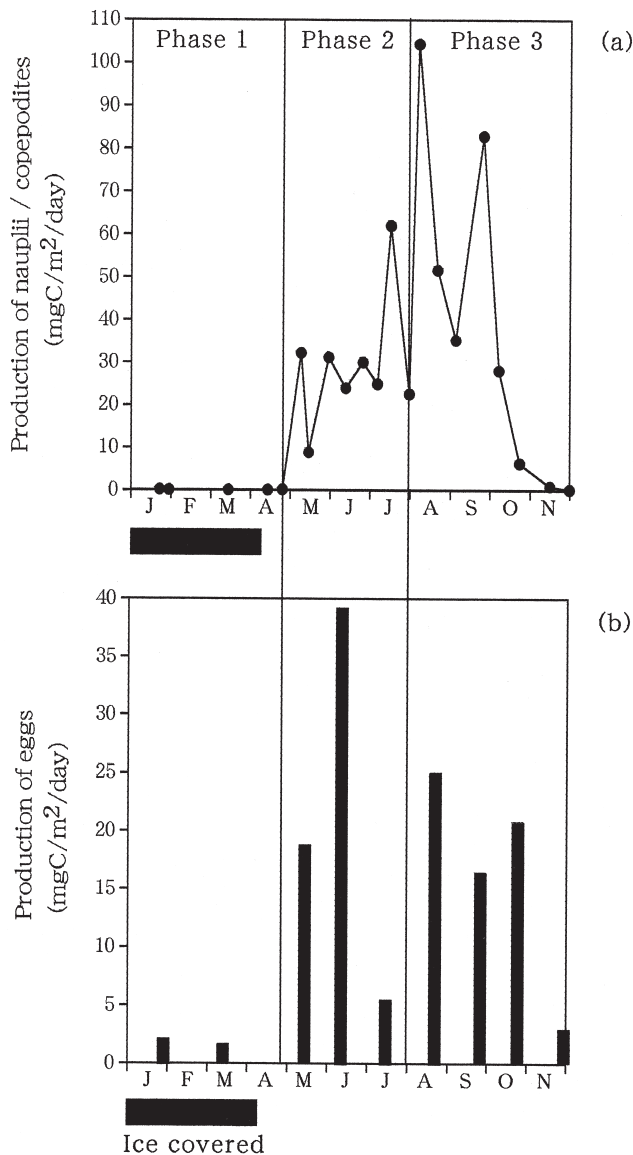


Fig.47 Daily production of nauplii and copepodites stages (a), and eggs (b) of *S. tenellus* at St.9 in Lake Abashiri from January to November 1995.

Table 25 The mean number (No./m²) produced per day during a given phase of each developmental stage, the loss (mortality) between consecutive developmental stages, and the loss-based daily production of *S. tenellus* in Lake Abashiri in 1995.

	Stage								Total (Egg-C5)
	Eggs	Nauplii	C1	C2	C3	C4	C5	C6	
Phase 1 (93days)	419.1	20.8	0.0	0.0	0.5	0.2	3.8	1632.6	
Phase 2 (96days)	226881.1	23368.6	25642.5	21509.0	15523.4	6930.4	5776.9	4309.6	
Phase 3 (122days)	213057.2	56949.8	29952.3	20778.4	18495.6	9006.4	3033.0	1295.9	
Total	440357.4	80339.2	55594.8	42287.4	34019.5	15937.1	8813.6	7238.1	
Loss	360018.1	24744.5	13307.4	8267.9	18082.4	7123.4	1575.6		
% Loss	81.8	30.8	23.9	19.6	53.2	44.7	17.9		
Individual biomass (μ gC/ind.)	0.0357	0.13	0.16	0.31	0.50	0.81	1.36		
Daily production (mgC/m ² /day)	12.85	3.22	2.13	2.56	9.04	5.77	2.14		37.72
Annual production (gC/m ² /year)	4.69	1.17	0.78	0.94	3.30	2.11	0.78		13.77

(a) 24.7mgC/m²/日のそれぞれ最大値に達した。11月下旬には卵生産量は再び2.5mgC/m²/日まで減少した。*S. tenellus*の卵の年間生産量は5.15gC/m²であった。そして、*S. tenellus*個体群の年間生産量は13.76gC/m²と推定された。

本種の個体群生産量をもう一つの方法で推定した結果をTable25に示した。卵の年間生産量は4.69gC/m² (12.85mgC/m²/日×365日)と計算され、上で述べた値 (5.15gC/m²) とほぼ同様の値が得られた。各年齢間の平均死亡個体の割合 (%Loss) は、卵が82%と最も高かった。卵の生産量とノープリウス期からコペポダイト5期までを合わせた本種の個体群年間生産量は、13.77gC/m² (37.72mgC/m²/日×365日)と計算され、先述の試算値とほぼ同じ値が得られた。

6. 考察

6.1. 季節消長と個体群動態

S. tenellus (Kikuchi) は、カラヌス目セントロパジェス科に属するカイアシ類の1種である。本種は汽水域を生息場所とし、日本各地、中国、韓国、千島列島およびサハリンに分布している¹⁰⁷⁻¹⁰⁹。これまで、*S. tenellus*に関する生態学的な研究は、広島県福山市の汽水池 (面積0.8km², 水深1m以下)での生活史、飼育実験による成長特性などについて詳細に行われている^{38,39,110}。それによると、本種は汽水環境に適応して高い繁殖能力を持ち、極めて豊富な現存量を維持していることなどが明らかにされている。この汽水池では、*S. tenellus*は夏季の高水温期 (>30℃)には水柱から消失し、秋から冬にかけて増加する¹¹⁰。これは水温が下降して循環期となる秋季には底泥に分布していた卵の孵化により、個体群が再び回復したことによる。汽水池には*S. tenellus*の

捕食者は分布せず、*S. tenellus*の季節消長には水温と卵が深く関与している¹¹⁰⁾。

網走湖における*S. tenellus*個体群の季節消長は、成体個体数に大きな変化があることが特長的であった。本研究では、*S. tenellus*の個体群動態を明らかにするために、成体の個体数の変化の特徴から、三つの時期 (Phase 1 ~ 3) に分けて*S. tenellus*個体群の死亡速度を解析した。ただし、Phase 1はコペポダイト期個体の出現量が、他の二つのPhaseと比較して著しく低く (Fig. 44)、個体群生産もほとんどないことが示唆されたので (Fig. 47)、解析から除外した。Kimoto *et al.*³⁹⁾の水温-発育時間関係式を用いて、網走湖の水深5m以浅の平均水温から推定した各年齢間の発育時間は、水温が10℃以上ではほぼ1週間以内であった (Table 26)。この発育時間は本研究での採集間隔に比べて短い。一般に、対象とする個体群

が単輪廻性のものであれば、採集間隔を充分細かくすれば年齢間の死亡速度が推定できる¹¹¹⁾。しかし、採集間隔が一つの年齢の発育時間より長い場合には、ある特定の同時出生集団の時間的な変化を追跡できにくい¹¹²⁾。このため、*S. tenellus*個体群の死亡速度を解析するためには、各年齢の個体数とその発育時間を考慮して、個体数/発育時間を求めることが必要である^{113, 114)}。これらのことから、本研究では個体数/発育時間を計算して、これが累積発育時間に対してどのように変化するかを見た。その結果、Phase 3では、後期コペポダイト期の死亡速度がPhase 2と比較して高いことが示唆された。この要因を考察するために、両Phase間で、水温、塩分、クロロフィルa量の水深5m以浅の平均値を比較した (Table 27)。その結果、これら3つの環境要因には両Phase間で大きな違いは認められなかった。死亡要因と

Table 26 Developmental times (days) of each developmental stage of *S. tenellus* derived from Kimoto *et al.*'s³⁹⁾ equation, and used as a basis for production calculation in this study.

Sampling date in 1995	Duration between samplings (days)	Water temp.(°C)	Stages						
			Egg	Nauplii	C1	C2	C3	C4	C5
Jan. 23		0.9	76.5	152.3	44.4	44.4	44.4	58.9	81.9
Jan. 30	7	0.8	78.1	155.4	45.3	45.3	45.3	60.1	83.5
Mar. 16	45	1.1	64.9	129.1	37.6	37.6	37.6	50.0	69.4
Apr. 15	30	2.7	29.9	59.4	17.3	17.3	17.3	23.0	31.9
Apr. 26	11	6.7	9.4	18.6	5.4	5.4	5.4	7.2	10.0
May 10	14	12.6	3.5	6.9	2.0	2.0	2.0	2.7	3.7
May 16	6	14.0	2.9	5.8	1.7	1.7	1.7	2.3	3.1
May 31	15	14.8	2.7	5.3	1.6	1.6	1.6	2.1	2.9
June 13	13	16.8	2.2	4.3	1.3	1.3	1.3	1.7	2.3
June 26	13	17.9	1.9	3.9	1.1	1.1	1.1	1.5	2.1
July 7	11	19.1	1.7	3.5	1.0	1.0	1.0	1.3	1.9
July 17	10	20.2	1.6	3.1	0.9	0.9	0.9	1.2	1.7
July 31	14	22.7	1.3	2.6	0.7	0.7	0.7	1.0	1.4
Aug. 7	7	22.3	1.3	2.7	0.8	0.8	0.8	1.0	1.4
Aug. 21	14	21.0	1.5	2.9	0.9	0.9	0.9	1.1	1.6
Sep. 4	14	21.1	1.5	2.9	0.9	0.9	0.9	1.1	1.6
Sep. 25	21	17.7	2.0	3.9	1.1	1.1	1.1	1.5	2.1
Oct. 7	12	14.8	2.7	5.3	1.6	1.6	1.6	2.1	2.9
Oct. 23	16	13.1	3.3	6.5	1.9	1.9	1.9	2.5	3.5
Nov. 15	23	7.1	8.6	17.1	5.0	5.0	5.0	6.6	9.2
Nov. 30	15	3.8	20.1	40.0	11.7	11.7	11.7	15.5	21.5

Table 27 Comparisons of some environmental factors in the top 5 m water column of Lake Abashiri in 1995 between designated Phase 2 and Phase 3.

Phase	Phase 2	Phase 3
Duration	Apr. 26-July 31	July 31-Nov. 30
Average water temperature (°C)	16.1	15.9
Average water salinity (psu)	1.62	1.45
Average chl. a concentration (μg/l)	23.1	25.0

して他には、流出、共食い、捕食等が挙げられる¹¹⁵⁾。しかし、網走湖は流程7kmの網走川を介して海と隔たっているため、表層好気層での潮汐の影響はほとんど無視でき、湖外への流出は考えにくい。さらに、*S. tenellus*は雑食性であり、室内飼育では成体がノープリウス期個体を共食いすることも知られているが¹¹⁶⁾、後期コペポダイト期への共食いは知られていない。Landry¹¹⁵⁾は、シアトルのラグーンに生息する*Acartia clausi*成体がトゲウオ類の*Gasterosteus aculeatus*により高い捕食圧を受ける結果、成体の生態的寿命が生理的寿命と比較して極端に短いことを指摘した。網走湖では、ワカサギが*S. tenellus*の重要な捕食者であることは既に述べた(第3章第2節)。また、稚魚の摂餌量は7月から8月にかけて急速に増大した。おそらく、ワカサギ稚魚は8月以降に、*S. tenellus*後期コペポダイト期個体に高い捕食圧をかけていたことが推察され、このことがPhase 3でのより高い死亡速度に繋がったのかもしれない。

本研究で明らかとなった*S. tenellus*個体群の全生活史を通しての死亡は、産卵から孵化の過程で82%と最も高かった。*S. tenellus*は水中に直接放卵するが、同様な産卵様式を持つ*Centropages abdominalis*, *Acartia omorii*, *Paracalanus* sp. などでも、卵からノープリウス期までに死亡率は90%に達すると報告されている¹¹⁷⁻¹¹⁹⁾。しかし、放卵ではなく卵嚢(egg sac)中に産卵する*Pseudodiaptomus marinus*では、卵からノープリウス期までの死亡率は10%以下である¹²⁰⁾。Kimoto *et al.*³⁸⁾によれば、*S. tenellus*は浮游性カイアシ類の中でも生涯産卵数が極めて多い種で(20.6°C, 70日間で2,531卵)、本種は出来るだけ産卵数を多くすることによって卵の高死亡を補っているものと考えられる。

一般に、カイアシ類の卵には急発卵(Subitaneous egg)と休眠卵(Diapause egg)が知られている^{121,122)}。急発卵は低水温や貧酸素などの悪条件によって孵化が抑制され、環境条件が好転すれば再び孵化する。一方、休眠卵は一度休眠に入ると一定期間を経た後でないと、条件が好転しても孵化が起らないという生理的变化を伴う。Hada *et al.*¹¹⁰⁾は、汽水池の底泥中から周年に亘り*S. tenellus*の卵を採集し、実験室内で孵化実験を行ったところ、卵はいずれの季節でも2週間以内に80%以上の孵化率を示したことから、本種の卵を急発卵としている。網走湖では、ノープリウス期個体は結氷期には水中から消失した。しかし、解氷後にはノープリウス期個体が出現し、これは結氷期に底泥中に分布した急発卵から発生したものと考えられる。この急発卵は結氷下の低水温によって孵化が抑えられていたものと推察される。Uye *et al.*¹²³⁾は、福山港で底泥が硫化水素濃度の高い還元状態

では、カイアシ類の卵は死滅することを観察している。網走湖の湖岸帯には水深が浅い嫌気層の影響を受けない水域があるが(Fig.5)、塩分躍層の深度が浅くなると、湖岸帯の貧酸素な底泥の面積は拡大し、卵の生残は低下することが考えられ、*S. tenellus*個体群にとって塩分躍層の挙動は極めて重要であると考えられる。

6.2. 体サイズ

*S. tenellus*成体の体サイズ(頭胸長)は水温10°C以上では、水温と負の相関関係にあった。一般に、カイアシ類の体サイズは水温と餌条件により影響を受けることが飼育実験で明らかにされている^{124,125)}。もし、餌条件が充分であれば、体サイズは水温と負の相関関係にあることが知られている¹²⁶⁾。網走湖では、解氷後塩分躍層が浅いクロロフィルa量は増加し、夏季に若干低下するが、結氷期を除いて常に10 $\mu\text{g}/\ell$ 以上存在し、*S. tenellus*にとって餌環境は良好であると判断される。しかし、10°C以下では体サイズはほとんど変化しなかった。1995年の結氷下でのクロロフィルa量は欠測であるが、1991年2月の結氷期のクロロフィルa量(1.27 $\mu\text{g}/\ell$; 浅見未発表資料)は他の季節と比較して極めて低いものであった。このことは、低濃度のクロロフィルa量が、*S. tenellus*の体サイズの制限要因の一つとなっていることを示唆するのかもしれない。Hada *et al.*¹¹⁰⁾は、汽水池に生息する*S. tenellus*の成体の体サイズと水温(4.2~30°C)の間には明瞭な関係がないことを報告している。この汽水池では水温15~26°Cでは、水温の上昇につれて体サイズも増加し、26~30°Cで水温の上昇につれて体サイズが減少する。このことは、本研究で観察された水温と体サイズとの関係とは異なるものである。しかし、汽水池でも10°C以下では、成体の体サイズはほとんど変化しない(Hada *et al.*¹¹⁰⁾, Fig.6)ことは本研究と一致するものであった。*S. tenellus*の体サイズと環境要因との関係については、他の水域での知見も蓄積し、更なる検討が必要である。

6.3. 個体群生産量

本研究では、網走湖における*S. tenellus*の個体群生産量をKimoto *et al.*³⁹⁾による水温-成長速度の関係から成長速度を推定しこれに現存量を乗じた方法と、各年齢について個体数/発育時間を求め、各年齢間での死亡個体数を推定し、これを現存量に換算して個体群生産量を求める¹¹⁴⁾といった二つの方法で推定した。その結果、どちらも年間生産量は13.8gC/m²となった。沿岸性カイアシ類の年間生産量について、瀬戸内海の*Centropages abdominalis*, *Acartia omorii*, *Paracalanus* sp., *Pseudodiaptomus*

*marinus*でそれぞれ, 2.66gC/m²¹¹⁷⁾, 5.62gC/m²¹¹⁸⁾, 5.5gC/m²¹¹⁹⁾, および0.38gC/m²¹²³⁾と報告されている。また, 北海道渡島大沼に分布するカイアシ類*Eurytemora affinis*の年間生産量は6.2gC/m²と報告されている¹⁰²⁾。これらの沿岸性カイアシ類の生産量に比較して, 網走湖に分布する*S. tenellus*の生産量が極めて高いことがわかる。*S. tenellus*は, 出来るだけ多くの卵を産み個体群を

維持し, 短い発育時間で素早く成体へと成長することによって高い個体群生産量を実現していると考えられる。この生活史戦略は, 一方でプランクトン食性魚類に極めて有利な餌環境を提供し, 本種の高い生産量が網走湖で卓越して出現するワカサギの生産を支えていることが示唆される。

第4章 総合考察

1. 生息環境と資源変動要因

網走湖は周年を通して, 強固な密度躍層を有し, 顕著な2層構造を呈する汽水湖である。一般に, 汽水湖は高い生物生産性を持つ生態系として知られる¹²⁷⁾。汽水湖は河川と海の間位置した止水環境にあり, 陸域から河川を通して運ばれた栄養塩類が海に出る前に汽水湖に滞留し, これが生物生産に使われる。このため, 植物プランクトンの現存量が極めて高く, 網走湖においてもクロロフィルa量は結氷期を除き約10μg/l以上の高濃度で推移する。そして, この豊富な植物プランクトン現存量に支えられて, 輪虫類の*Keratella cruciformis*, 枝角類の*Diaphanosoma brachyurum*, カイアシ類の*Sinocalanus tenellus*などの汽水性動物プランクトンが大量に出現する。これらの動物プランクトンは同じ汽水湖である小川原湖⁵⁾, 宍道湖¹²⁸⁾などでも大量に出現することが知られている。一般に, 汽水性種は高い潜在的生産速度を持つことが特徴の一つとされている¹⁰⁴⁾。本研究では, 網走湖で最も優占する*S. tenellus*が, 極めて高い日間生産ポテンシャルを有することを示した。つまり, 豊富な植物プランクトン現存量に加えて, 汽水環境に適応した高い潜在的生産速度を有する動物プランクトン種の存在もまた, 汽水湖の生物生産性を高めていることを明らかにした。Nixon¹²⁹⁾は, 汽水域での単位面積当たりの漁獲量が他の水域に比較して常に高いことを指摘し, その理由として基礎生産によって生産された有機物が, より高次の生物へ移行する転送効率が高いことを挙げている。そこ

で, 網走湖においても基礎生産量を観測した1995年について, 夏季の基礎生産量からワカサギ稚魚生産量までの転送効率を試算した (Table28)。

鳥澤¹⁰⁾によると, 1995年のワカサギ初期資源量は26トンであり, これをこの年の湖中残留群の現存量とみなすことができる。さらに, 本研究から稚魚個体群の成長速度 (g) は0.05/日と推定され (Table21), 稚魚の炭素含量を50%と仮定し, 水分含量を80% (Fig. 35)とすると, 稚魚の日間生産量は成長速度と現存量の積として, 4.0mgC/m²/日となる。基礎生産量は8月の値を用いて330.2mgC/m²/日なので, 基礎生産量からワカサギ生産量までの転送効率は1.2%と推定される。Uye *et al.*¹³⁰⁾は, 瀬戸内海において基礎生産量からプランクトン食性魚類の生産量までの転送効率を0.8%としている。この転送効率は複数の魚種を含んだ値であるが, 本研究での転送効率の試算値は, ワカサギ稚魚単一種を対象としており, 極めて高い効率として評価できる。さらに, 汽水湖の生態系を論ずるに当たり, 汽水湖に固有の種ヤマトシジミ (*Corbicula japonica*) の存在は無視できない。多くの汽水湖はヤマトシジミの重要な漁場となっており¹³¹⁾, 網走湖でも例外ではなく, ヤマトシジミの年間漁獲量は近年では約800トンにも達している³²⁾。ヤマトシジミは濾過捕食者として植物プランクトンを含む有機物を直接利用している¹³²⁾。このように, 網走湖では基礎生産の大部分が高次の漁業生物に移行し, 基礎生産の高い転送効率が実現される生態系が機能していると考え

Table 28 An estimation of daily production of smelt juveniles and transfer efficiency from primary production during summer season in 1995.

Parameters (units)	Values
Primary production determined in Aug. 21 (mgC/m ² /day)	330.2
Initial stock of juveniles in the first half of autumn fishing season (wet tons)*	26.2
Growth rate of juvenile (/day)	0.05
Area of the lake (m ²)	32.9×10 ⁶
Estimated daily production of smelt juvenile (mgC/m ² /day)**	26.2×0.5×(1-0.8)×10 ⁹ ×0.050/32.9×10 ⁶ =4.0
Transfer efficiency from primary production to smelt juvenile production (%)	4.0/330.2×100=1.2

*from Torisawa¹⁰⁾

** Carbon content of juveniles was assumed as 50% and water content was 80%.