

*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%.

られる。

汽水湖は、多くの遡河性魚類が往来しており^{133,134}、これらの魚類の多くは生活史の初期を汽水域で過ごす。網走湖においても、ワカサギの他にもサケ・マス類、イトヨ類、シラウオなどがその生活史初期を湖で過ごす(浅見未発表資料)。遡河性魚類が生息場所として汽水湖を選択する利点は、高生残と高成長の2点と考えられている¹³⁵。これは、汽水湖には捕食者が少ないことと、豊富な食物供給が生活史初期の高成長を保障しているという考え方である。しかし、汽水湖が遡河性魚類の生活史初期における成長と生残に有利であるという考え方は、未だ仮説の段階にある¹³⁶。また、高い生物生産性を有するが、漁業生物の資源量は年により大きく変動することも汽水湖の特徴の一つであり¹²⁷、網走湖産ワカサギも例外ではない。そして、ワカサギ資源量の変動要因の解明が本研究の大きな目的であり、出発点であった。本研究では、ワカサギの初期生活と環境、特に餌生物環境との関係で資源変動要因の解明を試みた。

魚類の初期生残と餌生物との関係について論じた最も有名なものは、Hjort^{12,13}の“critical period”仮説、Cushing¹⁸の“マッチ・ミスマッチ”仮説などである。これらは、摂餌開始時期と餌生物との遭遇が、初期生残と密接に関わり、卓越発生年級群を決めるという考え方である。本研究でも、この視点から網走湖産ワカサギ仔魚について検討した結果、摂餌開始時期には最初の主な餌生物となる輪虫類などを中心とした微小動物プランクトンが豊富に出現し、むしろ微小動物プランクトンからカイアシ類へと餌生物をシフトする時の、カイアシ類との遭遇が仔魚の初期生残あるいはその後の成長に深く関わることを言及した。加えて、その年の産卵量も初期生残を決める重要な要因となり、仔魚1個体当たり利用可能なカイアシ類の出現量が仔魚の生残にとって極めて重要であろうと考えた。カイアシ類の中でも網走湖で最も卓越して出現する*S. tenellus*は最も重要な餌生物であり、ワカサギ初期生活史の中で本種はまさに生残や成長を決定する鍵種としての役割を担っていることが考えられる。本種の季節消長は水温と密接に関係しており、解氷後から春季にかけての水温は本種の発育に影響を与え、春季から初夏にかけての水温の上昇は本種の世代交代を促し、現存量を高めると考えられた。このため、1996年に見られたように、春季の低水温は本種の発育の遅れと低密度といった影響を与え、このことが、1996年級群のワカサギ個体群の低生残率と低成長速度につながったと考えられる。一方で、このような捕食-被食といった食物関係の強い結び付きは、被食者である*S. tenellus*の変動により、捕食者であるワカサギ仔魚の生残や成長が大きな影響を

受けるという、非常に不安定な関係にもなり得ることが考えられる。網走湖の春季の物理環境は年変動が著しい。この物理環境の変動は、網走湖生態系の鍵種である*S. tenellus*の消長に影響を及ぼす。したがって、網走湖におけるワカサギの初期生残および初期成長は、春季の環境変動とこれによってもたらされる餌資源量の変動、そして、ワカサギ仔魚の個体群密度といった3つの要因が関係して決定され、ワカサギ資源量の変動要因となっていると考えられる。

2. 生活史分岐と生活史戦略

網走湖産ワカサギには、遡河回遊群と湖中残留群の二つの生活史が存在する⁹。ワカサギは、孵化直後から高い塩分耐性を有し²⁷、ワカサギの降海は、サケ・マス類がスマルト化といった生理的变化や明らかな外部変化を伴うのに対して¹³⁷、特別な変化は現在までのところ明らかにされていない³⁰。また、網走湖産ワカサギ漁獲量の大部分は遡河回遊群で占められる¹⁰。これらのことから、網走湖産ワカサギの生活史分岐は、ワカサギの生理・生態的および資源学的な観点から最も関心が向けられた課題でもあった。鳥澤¹⁰は、網走湖産ワカサギについてこれら二つの生活史が生じる原因を湖の餌生物量が決定する環境収容性に求めた。その後、虎尾³⁰は、もし餌不足が生じるならば降海時期のワカサギ稚魚の栄養状態は悪化すると考え、脂質を指標に稚魚の栄養状態を調べた。その結果、稚魚の脂質含量は降海時期に低下したことから、栄養状態の低下が降海の要因の一つになる可能性があると考えた。しかし、これら2つの研究は餌生物環境については全く触れておらず、餌生物環境の変動と生活史分岐との関係を検討した研究はこれまで全く行われていない。

Fig. 48は、鳥澤¹⁰による、1994年から1997年の7月から9月までの稚魚の降海個体数の日別変化を示している。稚魚の日別採集個体数の平均値が、その年の稚魚降海量の多寡を指標する降海指数である。さらに、この図には、第3章第2節でも述べた7月から9月の間に、湖内全域で毎月1回行われた稚魚分布調査で採集された稚魚の平均採集個体数(個体/曳)も示した。また、その年の稚魚平均採集個体数の最大値が稚魚分布指数であり、その年の稚魚個体数の多寡の指標となっている。稚魚の降海指数は、最小で1994年の227個体から最大で1995年の1,034個体まで大きな年変動が観察される。また、稚魚の分布指数も同様に、最小で1994年の3,027個体から最大で1995年の11,465個体と、年によって大きく異なっている。稚魚はどの年も7月から8月の間に降海するが、その降海のタイミングは各年で異なり、1994年と

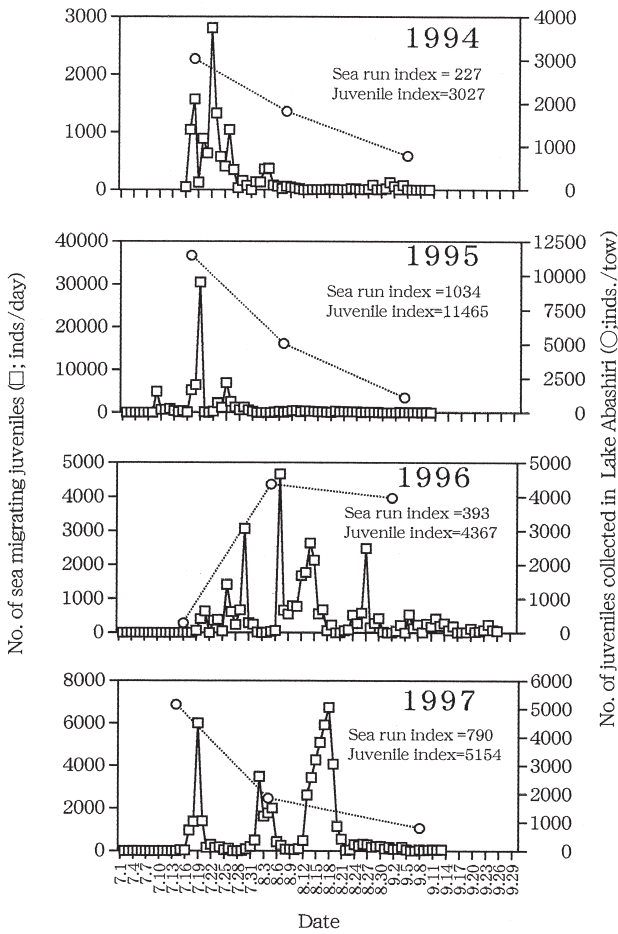


Fig.48 Daily records of the number of sea migrating juveniles at a station of an outflowing river (Abashiri River) and the number of juveniles collected concurrently in Lake Abashiri. Data from Torisawa¹⁰.

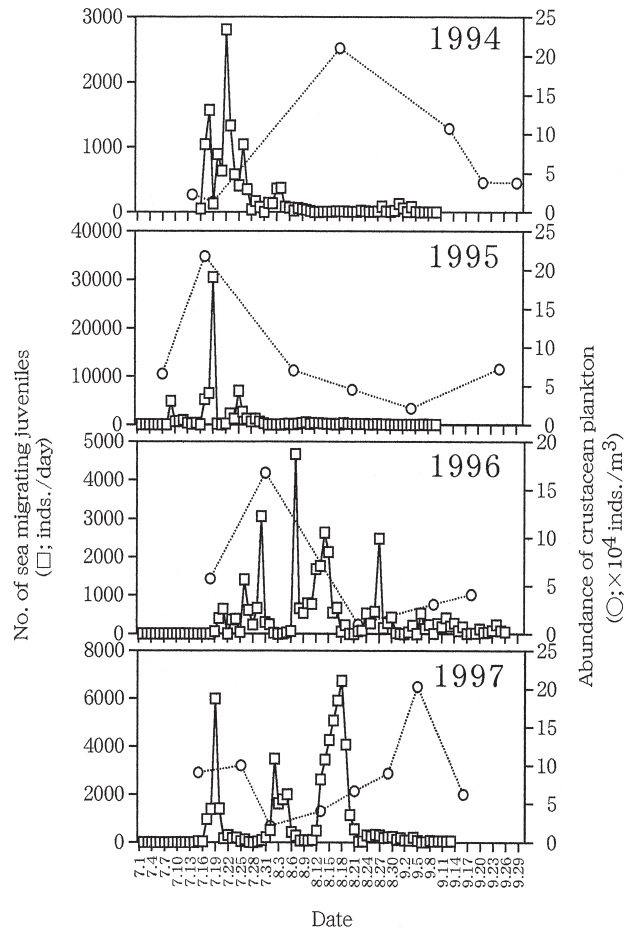


Fig.49 Daily records of the number of sea migrating juveniles at an outflowing river (Abashiri River) and abundance of crustacean plankton in Lake Abashiri.

1995年は7月中旬から下旬に観察されている。一方、1996年と1997年の稚魚の降海は、7月中旬から8月にかけて数回のピークが観察される。しかし、降海のピーク時期は、稚魚分布指数が最大となった後に観察されており、各年で共通した現象である。Fig. 49は、稚魚の降海のタイミングと稚魚の主な餌生物となるノープリウス期以外の甲殻類プランクトンの変動との関係を示したものである。第3章第2節でも述べたように、稚魚の降海個体数は、約10倍の違いが4年間で観察されたが、甲殻類プランクトン個体数密度はいずれの年も 10^4 個体/ m^3 のレベルにあり、降海数に比較して、年による変動は少ない。両者の関係として、1994年と1997年には、甲殻類プランクトン個体数密度が低密度の時に降海のピークが観察された。また、1995年と1996年には、甲殻類プランクトン個体数密度が急激に減少する時に降海のピークが観察された。Fig. 48とFig. 49から、稚魚の降海のタイミングは、その年の稚魚の湖内での分布量と餌生物となる甲殻類プランクトン個体数密度の両者が関与している可能性が示

唆される。ここまでは、稚魚の降海のタイミングについて、稚魚の分布量と甲殻類プランクトン個体数密度との関係で検討してきたが、次に稚魚の降海個体数といった量的な面について両者との関係について考察する。

前述のように、どの年も稚魚の降海は7月から8月にかけて観察されている。ここでは、各年の稚魚分布指数と7月から8月の平均降海個体数との関係を見た (Fig. 50a)。両者の間には正の相関関係が観察され、降海盛期直前に決定された稚魚の分布指数が高ければ高いほど、稚魚の降海数も多くなるという関係が見られる。このことは、鳥澤¹⁰が既に言及しており、1987年から1996年までの資料をもとに、両者の間に有意な相関関係を認めている。しかし、年毎に両者の関係を詳しく見ると、例えば、1996年と1997年では稚魚の分布指数は、それぞれ1996年が4,367個体/曳、1997年が5,154個体/曳と顕著な差がないにもかかわらず、降海数は1996年が503個体/日、1997年が943個体/日と約2倍の違いがある。また、1995年と1997年では、稚魚分布指数が1995年は11,465個

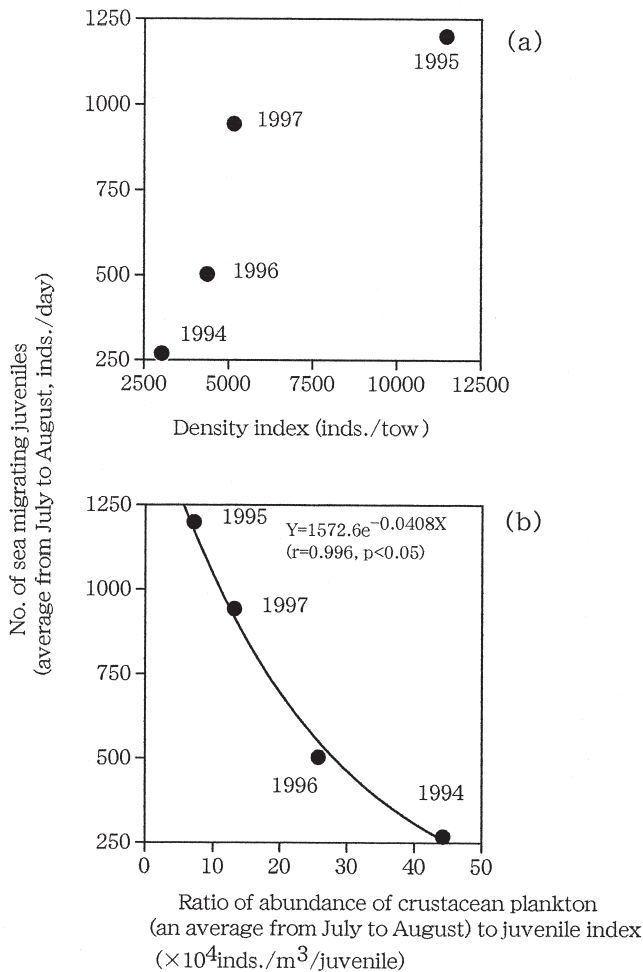


Fig.50 Relationships between the density index of juveniles and average number of sea migrating juveniles from July to August (a), and abundance of crustacean plankton per 1 individual juvenile in 1994, 1995, 1996, and 1997.

体/曳, 1997年は5,154個体/曳と約2倍以上の違いがあるが, 降海数は1995年が1,200個体/日, 1997年が943個体/日とそれほど大きな違いはない。そこで, これに主な餌生物となる甲殻類プランクトン個体数密度の要因を付け加えて, 稚魚の降海個体数を考察したのがFig.50bである。ここでは, 降海が集中する7月から8月の甲殻類プランクトンの平均個体数密度を, その年の稚魚分布指数で除した値を求め, 横軸に稚魚1個体当たりの利用可能な甲殻類プランクトン個体数密度を指数化した。縦軸に, 7月から8月のワカサギ稚魚の平均降海個体数を示してあり, 各年について両者の関係をプロットした。その結果, 7月から8月までの稚魚1個体当たりの利用可能な甲殻類プランクトン個体数密度とその年のワカサギ稚魚の平均降海数との間には, 有意な関係が認められ ($r=0.996, P<0.05$), 稚魚1個体当たりの利用可能な甲殻類プランクトン個体数密度が減少するほど, 降海

個体数は増加するという明瞭な関係が認められた。これらのことから, 稚魚の降海個体数は, 稚魚の個体数密度と餌生物となる甲殻類プランクトン個体数密度, およびこれら二つの要因が決定する稚魚1個体当たりの利用可能な餌生物密度により支配されている可能性が高い。前述したように, 鳥澤¹⁰⁾は, 稚魚の降海は湖内における稚魚の個体群密度が, ある一定量を超えた時に急激に起こることを述べている。そして, 餌生物となる動物プランクトンの変動には言及していないものの, おそらく稚魚にとっての餌資源量の減少が降海を引き起こす要因となっていることを推察している。本研究で得られた結果は, この鳥澤¹⁰⁾の推論を強く支持するものである。同じ様な現象は, 北極イワナ (*Salvelinus alpinus*) でも知られ, 個体群密度に依存して, 得られる餌の量が変わることによって, 降海型と残留型が生じることが知られている¹³⁸⁾。また, ヒメマス稚魚は餌料や生息場などの資源が得られれば残留するが, 十分な資源が得られない場合には降海し, その生活史は残留と移動の2つの戦略からなる条件戦略を示す¹³⁹⁾。ワカサギの降海もまた, この条件戦略として説明され得ると考えられる。

ところで, ここでもう一つの疑問が残る。それではなぜ, すべての個体が降海しないで湖内に残留する個体も同時に生じるのかという疑問である。一つには, 湖には基礎生産量の約1%というワカサギ稚魚の収容力が存在することであろう。第二には網走湖内の魚類相から判断して¹⁴⁰⁾, 湖内にはワカサギ稚魚の捕食者がいないことである。芦ノ湖では魚食魚によるワカサギへの捕食は, 資源変動要因の一つとも考えられており, 極めて重要とされている¹⁴¹⁾。網走湖では, ワカサギ稚魚の死亡要因として, 捕食減耗が小さいとすれば, 湖に残留した稚魚は翌春には産卵加入できる確率が高いと推定される。第三に, Matsumoto²⁹⁾は, 同時期に湖内と流出河川で稚魚を採集し, 遡河回遊群と湖中残留群の成長速度を耳石日周輪から推定し, 湖中残留群の成長速度が遡河回遊群のそれを上回っていることを指摘している。また, ベニザケでも残留個体群は, 降海群よりも高い成長速度を持つことが知られる¹⁴²⁾。本研究では, 沿岸域に生息した個体と湖に生息した個体の体長組成を比較した結果, そのモードが沿岸域生息個体でより大きいことを示したものの, 低い割合ではあったが, 湖内には沿岸域では見られない, より大型の個体が分布していた(Fig.42)。帰山¹⁴³⁾は, 河川生活期のサケ稚魚が, 早い時期に孵出した少数の個体は, 比較的長期間に亘って, 河川内に残留するという先住効果によって, 餌資源や生息場所などで優地位を占め, 春季に大量に孵出する稚魚をはじき出して降海させるものと解釈している。本研究では, 体サイズの平

均値で個体群としての成長を解析したが、個体レベルでは孵化時期や成長速度の異なった個体が混在していることが考えられ、生活史分岐を個体レベルの観点から解析することも重要であり、今後の重要課題として残される。

ところで、ワカサギ稚魚が降海することによって得られる利点は何だろうか。夏季に湖から降海した遡河回遊群は、晩秋には再び湖内に回帰する⁹⁾。網走湖産ワカサギについて、鳥澤¹⁰⁾は16年間の資料の解析により、二例を除いて回帰した遡河回遊群の体サイズは、一般に残留群よりも大型であるとしている。このことを沿岸環境と湖沼環境の比較から考察する。網走沿岸域では、春季には陸水と宗谷暖流水とが混合した沿岸水で占められるが、夏季から秋季には塩分33.6psu以上の宗谷暖流水が勢力を増し、秋季以降には衰退していくことが知られている¹⁴⁴⁾。大槻・丸山¹⁴⁵⁾は、網走沿岸域の水深1.3mの極く沿岸域で周年に亘り水温と塩分を観測し、宗谷暖流水の影響はこの極く沿岸域まで及ぶことを観測している。本研究では、夏季から秋季にかけて33psu以上の高塩分水が観測されたことから (Fig. 29)、ワカサギ稚魚降海時期の網走沿岸域は宗谷暖流水の影響下にあると考えられる。沿岸域と湖の水温環境で最も大きく異なったのは、沿岸域では夏季から秋季にかけて比較的安定した水温(約15℃)であったのに対して、湖ではこの間約20℃から約10℃まで低下し、大きな変化が認められたことである (Fig. 30)。ワカサギは冷水性魚類である³⁾。白石³⁾は、諏訪湖産ワカサギについて夏季の高水温(20~29℃)がワカサギの成長を抑制することを述べている。また、Kudou and Mizuguchi¹⁴⁶⁾は霞ヶ浦産ワカサギについて夏季の高水温がワカサギの成長を抑制することを述べている。網走湖の夏季の水温は約21~22℃であるのに対し、沿岸域では約15℃であり、より低水温の沿岸水温の方が稚魚の成長にとって好適であるのかもしれない。一方、塩分については、湖中残留群で塩分が高い年ほど高い成長速度が推定されたことから (Fig. 37)、ワカサギの成長にとって塩分環境は重要な要因となることは充分考えられる。本研究では、沿岸域では秋季にカイアシ類を主とした動物プランクトンの増加を観察した。しかし、秋季の動物プランクトン個体数密度、および稚魚の主な餌生物となるカイアシ類現存量の増加は、湖内のそれらと比較してほぼ同程度であり、特別沿岸域で高い値ではなかった (Fig. 32)。以上のことから、沿岸域の一定した好適水温環境と高塩分環境が、直接的にワカサギ稚魚の成長に好影響を与えることが考えられ、今後は飼育実験等によって、物理環境が稚魚の成長に及ぼす影響を生理学的な側面から解析することも必要となる。

湖沼に生息するワカサギの成長は、ワカサギの個体群密度と密接に関係し、個体群密度が大きい時は体サイズは小さく、逆に個体群密度が小さい時は体サイズは大きくなることが知られている³⁾。白石³⁾は、小川原湖、阿寒湖および諏訪湖の3つの湖沼において、成長期にある9月の資源尾数と最大体重が逆相関関係にあることを見出した。網走湖産ワカサギでも、宇籾¹⁴⁷⁾は6年間の資料をもとに、湖中残留群の資源尾数と成長がほぼ停滞する10月時の平均体重が逆相関関係にあることを報告している。また、鳥澤¹⁰⁾も過去14年間の結果をもとに、9月の稚魚の個体数密度と平均体重との間に逆相関関係を報告している。さらに、遡河回遊群においても、秋期遡上群密度と平均体重との間に有意な負の相関を認めている。魚類の個体数と体サイズとの間に負の相関が認められる時に、密度従属的成長と呼ばれ、イサザ¹⁴⁸⁾、イカナゴ^{149, 150)}、サケ・マス¹⁵¹⁻¹⁵³⁾、サンマ¹⁵⁴⁾など多くの魚種で報告されている。しかし、その具体的なメカニズムについて触れたものは少ない。Wada and Kashiwai¹⁵⁵⁾は、北海道東海域およびその周辺海域に来遊したマイワシを対象に、索餌域における成長に有効な餌生物量を要因として、個体の成長と資源量の関係を解析している。本研究では、4年間の資料ではあるが9月上旬時の稚魚の個体数密度と平均体重に明らかな負の相関が認められ、密度従属的な成長が示唆された。しかし、7月と8月には両者の間には明瞭な関係はなく、密度従属的成長の存在は不明であった (Fig. 51)。なぜ、季節によってこのような違いが生じるのであろうか。Fig. 52aには、4年間における稚魚の対数変換した平均体重の推移を示している。第3章第2節で述べたように、稚魚は7月から8月(1996年は8月から9月)にかけて急速に成長した。ワカサギ稚魚の採集個体数は、1996年を除いて7月に最大であり、以降急激に減少する (Fig. 52b)。1996年は8月上旬に最大となり、9月には緩やかに減少した。一方、稚魚の個体数密度に体重を乗じて求めた稚魚の現存量も、1995年を除いて7月から9月にかけて増大する。1995年は、8月から9月にかけて減少するものの、その量は他の年と比べて高いレベルで増減している。稚魚の日間摂餌量は体重の約4.5%と推定されることから、稚魚の餌要求量は現存量の増大とともに増加し、このことが甲殻類プランクトン総個体数密度の8月以降の減少を引き起こすのかもしれない (Fig. 52c)。さらに、見逃すことができないのはシラウオ (*Salangichthys microdon*) の存在である。網走湖では、毎年7月から9月の間、シラウオ稚魚がその個体数密度を著しく増大させる (Fig. 52d、鳥澤¹⁵⁶⁻¹⁵⁹⁾)。シラウオはワカサギと同じく甲殻類プランクトンを摂餌することから¹⁶⁰⁾、ワカサギ

稚魚とは餌生物を巡る競争種と考えられる。もし、シラウオの甲殻類プランクトンに対する捕食圧が強まれば、甲殻類プランクトンの減少によりワカサギ稚魚の成長にも間接的に影響を及ぼすであろう。このように、9月にはワカサギ稚魚の現存量と餌要求量の増大、そして競争種の個体数密度の増加がワカサギ稚魚の密度従属的成長の諸要因となっていると考えられる。それでは、なぜ、7月と8月には密度従属的成長が認められないのだろうか。この理由として、どの年も稚魚が指数関数的に成長する時期に（1994年、1995年および1997年は7月から8月、1996年は8月から9月）集中して起こる稚魚の降海移動が関与していることが考えられる（Fig. 52e）。稚魚は、7月から8月の時点で（1996年は8月）、現存量の増大に伴って一部の個体を降海によって沿岸域に分散移動させ、湖内での個体群密度を調節して、湖中残留群の成長率の低下を抑えているのかもしれない。このように、稚魚の降海は餌資源や生息空間の減少によりもたらされるであろう密度従属的成長を回避させる機能を持っていると推察される。Wada and Kashiwai¹⁵⁵⁾は、親潮域

においてマイワシ資源が増大した1980年代には、マイワシは本来の索餌域をより東方海域に拡大することによって、密度従属的成長によってもたらされる成長率の低下を抑えたであろうことを論述している。この考え方を網走湖産ワカサギ稚魚にも適用すると、網走湖産ワカサギの2つの生活史は結果として密度従属的成長を伴うが、降海と残留の2つの生活史を持つことにより、この密度従属的成長を少しでも緩衝する上で重要なものかもしれない。

遡河回遊群は、海洋という捕食者などのリスクの大きい生息場所ではあるが、体サイズは大型化して湖内に回帰するという利点を持つ。一方、湖中残留群は体サイズは小型であるが、リスクの少ない生息場所を確保する。網走湖産ワカサギ初期生活における生活史分岐は、個体群密度と現存量の増大によってもたらされる餌資源と生息空間の減少を回避し、沿岸域と湖で資源を分割することによって個体群を維持するという点からも、極めて重要な役割を演じていると言えるだろう。

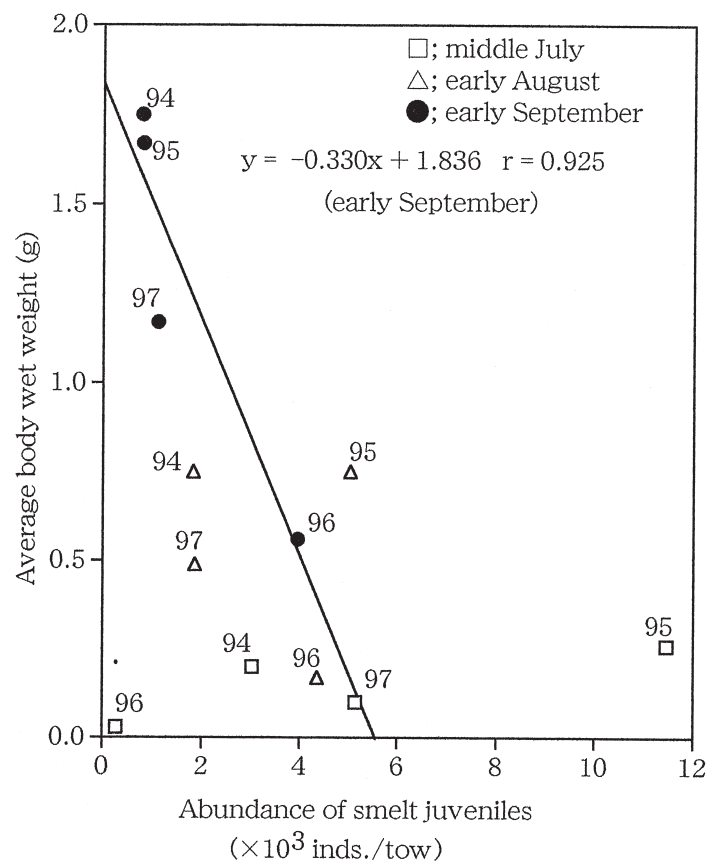


Fig.51 Relationships between abundance of smelt juveniles and their average body wet weight in July, August and September in Lake Abashiri. Body weights are estimated from growth equations (cf. Fig.36). Regression line is shown only for early September data.

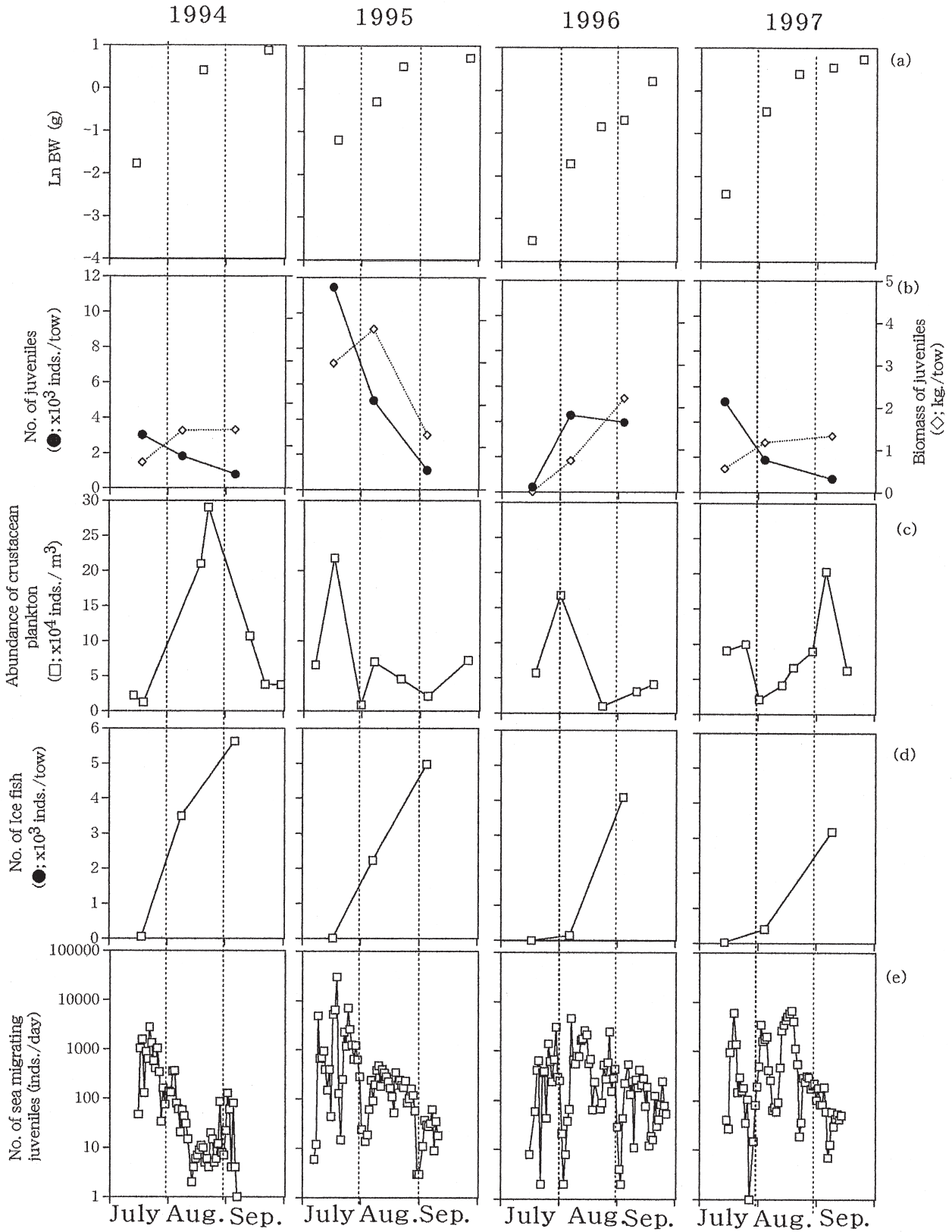


Fig.52 Sequences from July to September of average body weight of smelt juveniles (a), abundance and biomass of smelt juveniles (b), abundance of crustacean plankton at St.9 in Lake Abashiri (c), abundance of ice fish (d), and number of sea migrating smelt juveniles (e) in 1994, 1995, 1996, and 1997.

要 約

1. 網走湖産ワカサギに関するこれまでの研究で、卵から稚魚期に至る初期生活過程での生残は年によって大きく変動することが明らかにされている。漁獲の対象となるのは主として遡河回遊群であり、その漁獲量は年々150~500トンを変動するものの、資源変動要因については充分解明されていない。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、本種の初期生態と環境要因との関係に注目して調査研究を実施した。
2. 網走湖の1995~1997年のワカサギ仔魚期（5~6月）の水温と塩分から見た物理環境は、水平的に極めて一様であった。クロロフィルa量と微小動物プランクトン個体数密度は同様の変動を示し、水温が10~15℃に上昇した時に増加し、15℃以上では急激に減少した。微小動物プランクトンは、どの年も増加時には汽水性輪虫類の*Keratella cruciformis*が卓越した。1995年と1997年には微小動物プランクトンの衰退後は汽水性カイアシ類*Sinocalanus tenellus*が増加したが、1996年にはこれが明瞭ではなかった。春季の水温、塩分、クロロフィルa量、微小動物プランクトン個体数密度は、3ヶ年ともに統計的に有意に異なり、特に1996年は低水温、低塩分であった。
3. 孵化直後、卵黄嚢を持つ仔魚が流入河川近くに多く分布したが、卵黄嚢を吸収した仔魚の湖内における採集個体数や体長組成の水平分布には、一定の傾向は認められなかった。一方、鉛直分布には明らかな特徴が認められ、仔魚は孵化直後から日中は深層、夜間は表層に分布する日周鉛直移動が観察された。日周鉛直移動は光環境に同調した仔魚の能動的な行動であるとともに、仔魚の消化管内容物個体数は明らかに夜間に多くなったことから、摂餌活動とも関連することが示唆された。
4. 仔魚の摂餌個体の出現率は、卵黄嚢保有個体の出現率の低下とともに増加した。摂餌を開始した仔魚は輪虫類を良く摂餌し、輪虫類の出現極大期と仔魚の摂餌開始時期は一致した。1995年と1997年の調査では、摂餌開始後、体長約10mmに成長した仔魚は、より大型の餌生物であるカイアシ類（主に*Sinocalanus tenellus*）へと餌生物をシフトしたが、1996年の調査では、体長約10mm以上に成長しても、仔魚の消化管内にはカイアシ類は観察されず、仔魚は輪虫類を摂餌していた。カイアシ類を摂餌しなかった1996年級群の生残は最も低かった。
5. 20日間の天然湖水を用いた飼育下で、仔魚は孵化後4日目に卵黄嚢を消失した。仔魚の成長速度は0.12 mm/日であった。仔魚の摂餌は輪虫の卵への選択性が強く、抱卵雌を選択的に摂餌していることが観察された。水温10.5~12.0℃で、体長6~8 mmの仔魚の消化管内容物通過時間は2.7~5.0時間と推定された。仔魚の摂餌活動時間を12時間とすると、日間摂餌量は仔魚の体重（乾燥重量）当たり8.97~20.87%と推定された。飼育期間中の日間成長率は6.8%、日間摂餌率は17.7%であり、総成長効率は38.1%と推定された。
6. 1994~1997年の稚魚期（7~9月）の網走湖の生息環境（平均水温、平均塩分、平均クロロフィルa量、甲殻類プランクトン平均個体数密度）は、塩分を除いて年による有意な相違は認められず、網走湖の夏季の環境は年変動が小さいことが示唆された。
7. 稚魚は7~8月（1994年、1995年、1997年）または8~9月（1996年）に指数関数的に成長した。湿重量を単位とした成長速度は、1994~1997年の4年間の各年級群で、0.043~0.075/日であった。成長速度と塩分の間には正の相関関係が認められ、最も低塩分の1996年級群でその成長速度は最小であった。また、稚魚期移行前の甲殻類プランクトン量が最も豊富だった1997年級群の成長速度が最大であった。
8. 稚魚の胃充満度指数の時刻変化には明らかな周期性は認められなかったが、胃充満度指数は朝方に高い場合と夕方に高い場合の2つの傾向が認められた。稚魚の消化速度は水温22℃で、0.1974/時と推定された。また、稚魚の摂餌量（10時間での摂餌量）は稚魚の体重（湿重量）当たり約3.0~6.1%（平均約4.5%）と推定された。
9. 稚魚の降海は、湖内での稚魚個体数が最大となった直後に発生し、毎年7~8月に集中していた。稚魚1個体が利用可能な餌生物（ X ; 10^4 個体/ m^3 /稚魚）と降海個体数（ Y ; 個体/日）との間には、明瞭な負の相関が認められ（ $Y=1572.6e^{-0.0408X}$, $r=0.996$ ）,

稚魚の降海個体数、稚魚の個体群密度、餌生物密度の3者は密接に関係していることが示された。

10. 網走湖の基礎生産量からワカサギ稚魚生産量までの転送効率は1.2%と試算された。湖中残留群の生じる理由は、捕食者が湖内に分布しないことが考えられた。また、個体レベルでの成長率や孵化時期の違いが残留群を生じさせていることも考えられ、今後の重要課題として残された。
11. 湖中残留群の稚魚の体サイズは漁期加入直前の9月上旬の時点で、密度従属的であった。これは、稚魚の成長による現存量と餌要求量の増加、競争種と考えられるシラウオの増加等による餌資源と生息空間の減少によってもたらされると考えられた。密度従属的成長は7月と8月には認められなかった。これは、この時期に集中して起こる稚魚の降海と深く関わり、稚魚は沿岸域に大部分の個体を分散移動させることで、餌資源と生息空間の減少によってもたらされるであろう密度従属的成長を回避している結果と解釈された。
12. 稚魚の沿岸生活期（7～10月）は宗谷暖流系水の影響下にあった。沿岸水温は約15℃と比較的一定であったのに対し、湖水温は最高20℃から最低10℃まで大きく変化した。8月に沿岸域で採集された稚魚の体長と体重は、同時期に湖内で採集された個体よりも大きかった。一方、肥満度は逆に湖で採集された個体の方が高かった。沿岸域では稚魚は、湖と同様にカイアシ類を主に摂餌していた。カイアシ類の個体数密度と現存量は、季節的に常に湖の方が大きかった。本来、冷水性であり遡河回遊魚であるワカサギにとって、両水域での体長と体重の違いは、餌条件が満たされれば、沿岸域の一定した低水温と塩分環境が直接的に稚魚の成長にとって有利であったと推測された。また、肥満度が沿岸域に生息した個体で低いのは、塩分環境に適応した生理的变化に

よってもたらされる形態の変化と考えられた。

13. 網走湖では、ワカサギの初期生活にとって、汽水性カイアシ類*S. tenellus*が最も重要なワカサギの餌生物であった。本研究で*S. tenellus*の年間生産量は13.8 gC/m²と推定され、これまで報告されている淡水産あるいは沿岸性カイアシ類の生産量と比べて極めて高かった。*S. tenellus*は、できるだけ多くの卵を産み、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た。この*S. tenellus*の生活史戦略はワカサギ仔稚魚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た。
14. 網走湖産ワカサギの資源変動要因として、カイアシ類の消長が深く関係し、ワカサギ仔魚が最初の餌生物である輪虫からカイアシ類（主に*S. tenellus*）へと餌生物を替える時期に、カイアシ類が豊富に存在しているかどうか、仔魚の生残やそれ以降の成長に関わっていることが明らかとなった。
15. 遡河回遊群の降海個体数が、湖中残留群のワカサギ個体数密度、網走湖内の餌生物個体数密度と密接に関連していたことから、網走湖産ワカサギの生活史分岐の要因は、稚魚1個体が利用できる餌生物の多寡にあることが示唆された。
16. 網走湖産ワカサギにとって、海洋は捕食などのリスクの大きい生息場所ではあるが、遡河回遊群は湖中残留群よりも、より大きな体サイズとなって湖内に回帰する。一方、湖中残留群は体サイズは小さいが、リスクの少ない生息場所を確保する。このように、網走湖産ワカサギの生活史分岐は、沿岸域と湖で、得られる餌生物や生息空間の資源を分割することによって、個体群の維持、成長や繁殖に重要な機能を持つものと解釈された。

謝 辞

本研究をとりまとめるにあたり、御指導と御助言をいただいた北海道大学水産科学研究科池田勉教授に心から感謝申し上げます。また、同桜井泰憲教授ならびに志賀直信助教授には有益な御助言と御教示をいただきました。深く感謝申し上げます。北海道立栽培漁業総合セン

ター宇籾均場長、北海道立稚内水産試験場吉田英雄資源管理部長および北海道立水産孵化場今田和史内水面資源部長には、本論文のとりまとめに対し、絶え間ない励ましや洞察を与えてくださり、厚く御礼申し上げます。北海道環境科学研究センターの日野修次研究員（現山形大

学理学部助教授), 石川靖研究員, 三上英敏研究員, 五十嵐聖貴研究員の各位には, 基礎生産量やクロロフィル *a* 量の測定について御指導いただきましたことに感謝致します。網走湖産ワカサギについて異なった視点から同時に調査研究を進めていた北海道立釧路水産試験場鳥澤雅博士, 北海道立水産孵化場虎尾充博士, 北海道大学理学研究科松本好弘修士の各位には, たくさんのことを教えていただきました。改めて感謝致します。

本研究での野外調査に際しましては, 西網走漁業協同組合嶋田善一前組合長, 菅野勲前参事, 佐々木昇参事, 川尻敏文技師並びに職員の皆様, 並びにワカサギ漁業者

の皆様には多大な御協力を承りましたことに感謝致します。網走漁業協同組合小林耕一総務部長, 岡田圭生職員には, 沿岸域での調査に多大な御協力をいただきましたことに感謝致します。網走市水産科学センター坂崎繁樹水産振興課長, 千田耕平技師, 並びに濱出芳幸主事(当時), 佐藤範幸主事の各位には, 常日頃から北海道のワカサギ漁業や内水面漁業について貴重な御意見をいただくとともに, 調査に対して惜しみない多大な御協力と絶え間ない励ましをいただきましたことに謹んで感謝致します。

文 献

- 1) 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 strateies of anadromous and catadromous fishes. *Amer. Fish. Soc. Symo.*, 1, 1-13 (1987)
- 2) Hamada, K.: Taxonomic and ecological studies of the genus *Hypomesus* of Japan. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 9 (1), 1-56 (1961)
- 3) 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)
- 4) 浜田啓吉: ワカサギ-弱いものは強い. 日本の淡水生物-侵略と攪乱の生態学(川合禎次・川那部浩哉・水野信彦編). 東海大学出版会, 東京, 1980, 49-55.
- 5) 佐藤隆平: ワカサギの漁業生物学. 水産増殖叢書. 5, 1-99 (1954)
- 6) 宇籾均・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)
- 7) 高安三次・飛鳥貫治: 湖沼調査第4編 網走湖(昭和4年)調査. 水産調査報告. 22, 1-53 (1930)
- 8) 宇籾均・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, 447-459 (1984)
- 9) 宇籾均・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)
- 10) 鳥澤雅: 網走湖産ワカサギの生活史多型分岐と資源変動機構. 北水試研報. 56, 1-117 (1999)
- 11) 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, 171p.
- 12) Hjort, J.: Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. *Rapp. P. -v. Reun. Cons int. Explor. Mer.* 20, 1-228 (1914)
- 13) Hjort, J.: Fluctuations in the year classes of important food fishes. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 1, 5-38 (1926)
- 14) Sette, O. E.: Biology of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) of North America. Part I. Early life history, including the growth, drift and mortality of the egg and larval populations. *Fish. Bull. Fish. Wild. Serv.* 38, 149-237 (1943)
- 15) Ahlstrom, E. H.: Distribution and abundance of egg and larval populations of the Pacific sardine. *Fish. Bull. Fish. Wild. Serv.* 56, 83-140 (1954)
- 16) Morris, R. W.: Some considerations regarding the nutrition of marine fish larvae. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 20, 255-265 (1955)
- 17) Marr, J. C.: The "Critical Period" in the early life history of marine fishes. *J. Cons. int. Explor. Mer.* 21, 160-170 (1956)
- 18) Cushing, D. H.: Plankton production and year-class strength in fish populations; an update of the match / mismatch hypothesis. *Adv. mar. Biol.* 26, 249-293 (1990)
- 19) Hunter, J. R.: "Feeding ecology and predation of marine fish larvae". In ed. Lasker, R, Marine fish larvae: morphology, ecology and relation to fisheries. Washington Univ. Press, Seattle, 1981, pp. 34-77

- 20) Anderson, J. T.: A review of size-dependent survival during pre-recruit stage of fishes in relation to recruitment. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 8, 55–66 (1988)
- 21) Pepin, P.: Effect of temperature and size dependent, mortality, and survival of the pelagic early life history stages of marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48, 03–518 (1991)
- 22) Houde, E. D.: Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.* 2, 17–29 (1987)
- 23) Yamada, J.: The normal developmental stages of the pond smelt *Hypomesus olidus* (Pallas). *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 14 (3), 121–135 (1963)
- 24) 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)
- 25) 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)
- 26) 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)
- 27) 岩井寿夫・長間弘宣：ワカサギ人工授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)
- 28) 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。茨城内水試調研報。14, 11–19 (1977)
- 29) Matsumoto, Y.: Life history of the pond smelt *Hypomesus transpacificus nipponensis* in Lake Abashiri. Master thesis of Hokkaido University, 1996, 29p.
- 30) 虎尾充：網走湖産ワカサギ, *Hypomesus nipponensis* の生活史に関する発育段階的研究。東京農業大学博士論文, 2001, 145p.
- 31) 中尾欣四郎：網走湖の湖環境変遷。北海道の自然。24, 30–40 (1984)
- 32) 坂崎繁樹：網走の湖沼の概要。網走市湖沼環境総合調査成果最終報告書。網走市・東京農大。5–32 (2000)
- 33) 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 (1983)
- 34) 三上英敏：網走湖の陸水学的特徴と長期的環境変化。高村典子編。湖沼環境の変遷と保全に向けた展望。国環研報。153, 5–33 (2000)
- 35) Meeks, J. C.: “Chlorophylls”. In ed. W. D. P. Stewart, *Algal Physiology and Biochemistry*. Botanical Monographs. 10. Calif. Univ. Press, 1974, pp. 161–175
- 36) 日本海洋学会：“基礎生産量の計算”。海洋観測指針。気象庁編。1988, pp.252–256
- 37) 芳賀卓・坂崎繁樹・西浜雄二：網走湖の水質環境および植物プランクトンの季節変化。西網走漁協, 1986, 34p.
- 38) Kimoto, K., S. Uye and T. Onbe: Egg production of a brackish-water calanoid copepod *Sinocalanus tenellus* in relation to food abundance and temperature. *Bull. Plankton Soc. Japan.* 33, 133–145 (1986b)
- 39) Kimoto, K., S. Uye and T. Onbe: Growth characteristics of a brackish-water calanoid copepod *Sinocalanus tenellus* in relation to temperature and salinity. *Bull. Plankton Soc. Japan.* 33, 43–57 (1986a)
- 40) 弘田禮一郎：“現存量の推定”。沿岸環境調査マニュアル [底質・生物篇]。日本海洋学会編。恒星社厚生閣, 東京, 1986, pp.184–191
- 41) Ivlev, V. S.: 魚類の栄養生態学—魚の摂餌についての実験生態学 (児玉康雄 吉原友吉供訳)。たたら書房, 鳥取, 1955, 261p.
- 42) Ruttner — Kolisko A.: Suggestions for biomass calculations of planktonic rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergenb. Limnol.* 8, 71–76 (1977)
- 43) Nishiyama, T. and K. Hirano: Estimation of zooplankton weight in the gut of larval walleye pollock (*Theragra chalcogramma*). *Bull. Plankton Soc. Japan.* 30, 159–170 (1983)
- 44) 谷口旭：“微小動物プランクトン”。沿岸環境調査マニュアル [底質・生物篇]。日本海洋学会編。恒星社厚生閣, 東京, 1986, pp.191–198
- 45) Elliot, J. M. and L. Persson: The estimation of daily rates of food consumption. *J. Anim. Ecol.* 47, 977–991 (1978)
- 46) 山下洋：“エネルギー収支”。魚類の初期発育 (田中克編)。恒星社厚生閣, 東京, 1991, pp.71–85
- 47) 吉田英雄・陳二郎・桜井泰憲：水槽飼育によるスケトウダラ成魚およびコマイ未成魚の胃中の食物通過速度について。北水試研報。42, 273–282 (1993)
- 48) 坂野博之：洞爺湖におけるヒメマス成長様式およびその成長に対する種間関係の影響。北海道大学審査学位論文, 1999, 153p.
- 49) Heroux, D. and P. Magnan: In situ determination of food daily rations in fish: review and field evaluation. *Envir. Biol. Fish.* 46, 61–74 (1996)

- 50) Persson, L.: Patterns of food evacuation in fishes: a critical review. *Env. Biol. Fish.* 16, 51–58 (1986)
- 51) Elliot, J. M.: Rates of gastric evacuation in brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshwat. Biol.* 2, 1–18 (1972)
- 52) From, J. and G. Ramussen: A growth model, gastric evacuation and body composition in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, 1836. *Dana.* 3, 61–139 (1980)
- 53) Clutter, R. I. and M. Anraku: "Avoidance of samplers". In ed. D. J. Tranter, *Zooplankton sampling. Unesco monogr. Oceanogr. Methodol.* 2, 1968, pp. 57–76
- 54) 山下洋: ネット採集によるカタクチイワシ仔魚の消化管内容物の排出. *東北水研報.* 52, 29–32 (1990)
- 55) Blaxter, J. H. S.: "Development: Eggs and larvae". In eds. W. S. Hoar and D. J. Randall, *Fish Physiology.* Academic Press, 3, 1969, pp. 177–252
- 56) 田中克: 海産仔魚の摂餌と生残—V魚卵・仔魚の垂直分布と垂直移動. *海洋と生物.* 3, 379–386 (1981)
- 57) Blaxter, J. H. S.: Monitoring the vertical movements and light responses of herring and plaice larvae. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 635–647 (1973)
- 58) Ida, H.: Some ecological aspects of larval fishes in waters off central Japan. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 38, 981–994 (1972)
- 59) Hunter, J. R. and C. Sanchez: Diel changes in swimbladder inflation of the larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. U. S.* 74, 847–855 (1976)
- 60) Yamashita, Y., D. Kitagawa and T. Aoyama: Diel vertical migration and feeding rhythm of the larvae of the Japanese sand-eel *Ammodytes personatus*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 51, 1–5 (1985)
- 61) Quillet, 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. Fish. Aquat. Sci.* 42, 332–341 (1985)
- 62) Lasker, R.: Field criteria for survival of anchovy larvae: The relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish. Bull.* 73, 453–462 (1975)
- 63) Brewer, G. D., G. S. Kleppel and M. Dempsey: Apparent predation on ichthyoplankton by zooplankton and fishes in nearshore waters of southern California. *Mar. Biol.* 80, 17–28 (1984)
- 64) Brodeur, R. D. and W. C. Rugen: Diel vertical distribution of ichthyoplankton in the northern Gulf of Alaska. *Fish. Bull.* 92, 223–235 (1984)
- 65) 浅見大樹・川尻敏文: 網走湖におけるイサザアミ (*Neomysis intermedia*) の幼体の個体数密度, 雌雄比, 抱卵雌のサイズと抱卵数の季節変化. *北磐研報.* 51, 23–29 (1997)
- 66) 戸田任重・高橋正征・市村俊英: 霞ヶ浦におけるイサザアミ (*Neomysis intermedia*) の鉛直・水平分布と生物量の季節変化. *国立公害研調査報.* 22, 148–156 (1982)
- 67) 春日清一: イサザアミ (*Neomysis intermedia*) の食性とその霞ヶ浦における生態的地位. *国立公害研調査報.* 22, 139–147 (1982)
- 68) 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)
- 69) 小沼洋司: 霞ヶ浦・北浦の湖沖帯に現れる稚仔とその摂餌について. *茨城内水試調研報.* 22, 1–30 (1985)
- 70) 高橋一孝・桐生透・岡崎巧・大浜秀規: ワカサギの資源生態学的研究—I. 平成6年度山梨水技センター事報. 54–92 (1994)
- 71) 浅見大樹・坂本博幸: 阿寒湖産ワカサギ稚仔魚の餌環境. *魚と水.* 37, 45–53 (2001)
- 72) Turner, J. T.: The feeding ecology of some zooplankters that are important preys of larval fish. *NOAA Technical Report NMFS.* 7, 1–28 (1984)
- 73) Gliwicz, Z. M.: Food and predation in limiting clutch size of cladocerans. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 21, 1562–1566 (1981)
- 74) Rosenthal, H and G. Hempel: "Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus*)". In ed. J. H. Steele, *Marine food chains.* Calif. Univ. Press, 1970, pp. 344–364
- 75) Paul, A. J.: Light, temperature, nauplii concentrations, and prey capture by first feeding pollock larvae *Theragra chalcogramma*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 13, 175–179 (1983)
- 76) Werner, R. G. and J. H. S. Blaxter: Growth and survival of larval herring (*Clupea harengus*) in relation to prey density. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37, 1063–1069 (1980)
- 77) 山下洋: 9-イカナゴの初期生活史と減耗. *海洋と生物.* 37, 94–99 (1985)
- 78) 北島力・福所邦彦・岩本浩・山本博敬: マダイ仔魚のワムシ摂餌量. *長崎水試研報.* 2, 105–112 (1976)

- 79) 北島力：マダイの採卵と稚魚の量産に関する研究。長崎水試論文集. 5, 1-92 (1978)
- 80) 安永義鴨：ヒラメ稚仔の摂餌生態と成長。東海水研報. 68, 31-42 (1971)
- 81) 伊藤隆・今井正直：アユ種苗の人工生産に関する研究-LXXXV, 人工採苗過程における仔アユによる生物餌料の日間摂餌量について。アユの人工養殖研究. 2, 85-103 (1979)
- 82) Blaxter, J. H. S. and J. R. Hunter: The biology of the clupeoid fishes. *Adv. Mar. Biol.* 20, 1-223 (1982)
- 83) 日本気象協会北海道本部：北海道の気象。札幌管区気象台編, 第39巻, 第1号-第12号 (1995)
- 84) 日本気象協会北海道本部：北海道の気象。札幌管区気象台編, 第40巻, 第1号-第12号 (1996)
- 85) 日本気象協会北海道本部：北海道の気象。札幌管区気象台編, 第41巻, 第1号-第12号 (1997)
- 86) 北海道開発局網走開発建設部：平成9年5月4日青潮の発生について。平成9年度第2回網走湖水産研究会資料. 1-17 (1997)
- 87) Wetzel, R. G.: *Limnology*. Second edition. W. B. Saunders, Philadelphia, 1983, 753p.
- 88) Pace, M. L. and J. D. J. Orcutt: The relative importance of protozoans, rotifers, and crustaceans in a freshwater zooplankton community. *Limnol. Oceanogr.* 26, 822-830 (1981)
- 89) 市川忠志：イカナゴ仔魚の消化管内容物について。漁場生産力モデル開発基礎調査(伊勢・三河湾)平成8年度報告書. 18-20 (1998)
- 90) 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。茨城内水試調研報告. 11, 23-33 (1973)
- 91) 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)
- 92) 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)
- 93) 婦山雅秀：サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum) の初期生活期に関する生態学的研究。さけ・ますふ研報. 40, 31-92 (1986)
- 94) Hile, R.: Age and growth of the cisco *Leucichthys artedi* (Le Sue ur), in the lakes of north-eastern highlands, Wisconsin. *Bull. U. S. Fish.* 48, 211-317 (1936)
- 95) Martin, W. R.: The mechanics of environmental control of body form in fishes. *Univ. Toronto Stud. Biol. Ser.* 58 (*Publ. Ont. Fish. Res. Lab.* 70), 1-91 (1949)
- 96) Allen, K. R.: Some observations on the biology of the trout (*Salmo trutta*) in Windermere. *J. Anim. Ecol.* 7, 333-349 (1938)
- 97) 大浜秀規：耳石輪紋によるワカサギの日齢査定。日水誌. 56, 1053-1057 (1990)
- 98) 石田昭夫：網走湖にお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)
- 99) 山中薫・桑原連：北海道北東部鱒浦沿岸域で採捕されたワカサギの胃内容物調査。水産増殖. 48(1), 33-38 (2000)
- 100) 長内稔：雨竜人工湖におけるワカサギの食性について(II)。孵化場研究報告. 16, 45-49 (1961)
- 101) 富田光政・羽田良：石狩沼のワカサギの食性とプランクトンとの関係。孵化場研究報告. 21, 81-90 (1966)
- 102) 伴修平：北海道渡島大沼における浮遊性橈脚類 *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) の生態学的研究。北海道大学学位審査論文, 1996, 124p.
- 103) 竹内勝巳・沖野外輝夫：諏訪湖におけるワカサギ (*Hypomesus transpacificus* f. *nipponensis*) の成長と食性。環境科学の諸断面-三井教授還暦記念論文集-。土木工学社. 17-22 (1982)
- 104) 上真一：汽水域における動物プランクトンの特徴。沿岸海洋研究. 35 (1), 49-55 (1997)
- 105) Brett, J. R. and D. A. Higgs: Effect of temperature on the rate of gastric digestion in fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *J. Fish. Res. Bd. Canada.* 27, 1767-1779 (1970)
- 106) 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-。茨城内水試調研報告. 18, 6-25 (1981)
- 107) Kikuchi, K: Freshwater Calanoida of middle and south-western Japan. *Mem. Coll. Sci. Kyoto imp. Univ. Ser. B* 4, 65-79 (1928)
- 108) 益子帰来也：半鹹水橈脚類に関する一考察。日生態会誌. 4, 13-16 (1954)
- 109) 水野寿彦・沈嘉瑞：中国/日本・淡水産橈脚類。たたら書房。鳥取, 1984, 650p.
- 110) Hada, A., S. Uye and T. Onbe: The seasonal life cycle of *Sinocalanus tenellus* (Copepoda: Calanoida) in brackish-water pond. *Bull. Plankton Soc. Japan.* 33 (1), 29-41 (1986)
- 111) Comita, G. W.: A study of a calanoid copepod population in an Arctic lake. *Ecology.* 37, 576-591 (1956)

- 112) Omori, M. and T. Ikeda: Methods in Marine Zooplankton Ecology. John Wiley & Sons. New York, 1984, 332p.
- 113) Mullin, M. M. and E. R. Brooks: The ecology of the plankton off LaJolla, California in the period April through September, 1967. Part VII. Production of the planktonic copepod, *Calanus helgolandicus*. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* 17, 89–103 (1970a)
- 114) George, D. G.: Life cycle and population of *Cyclops vicinus* in a shallow eutrophic reservoir. *Oikos*. 27, 101–110 (1976)
- 115) Landry, M.: Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 63, 77–119 (1978)
- 116) Hada A.: Effect of cannibalism on the laboratory cultured population of brackish-water copepod *Sinocalanus tenellus*. *Bull. Plankton Soc. Japan.* 38, 43–52 (1991)
- 117) Liang, D., S. Uye and T. Onbe: Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet Sea of Japan. I. *Centropages abdominalis*. *Mar. Biol.* 124, 527–536 (1996)
- 118) Liang, D. and S. Uye: Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet Sea of Japan. II. *Acartia omorii*. *Mar. Biol.* 125, 109–117 (1996a)
- 119) Liang, D. and S. Uye: Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet Sea of Japan. III. *Paracalanus* sp. *Mar. Biol.* 127, 219–227 (1996b)
- 120) Liang, D. and S. Uye: Population dynamics and production of the planktonic copepods in a eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. IV. *Pseudodiaptomus marinus*, the egg-carrying calanoid. *Mar. Biol.* 128, 415–421 (1997)
- 121) Uye, S.: Resting egg production as a life history strategy of marine planktonic copepods. *Bull. Mar. Sci.* 37, 440–449 (1985)
- 122) 伴修平: 橈脚類の休眠. 海の研究. 7, 21–34 (1998)
- 123) Uye, S., M. Yoshiya, K. Ueda and S. Kasahara: The effect of organic sea-bottom pollution on survivability of resting eggs of neritic calanoids. *Crustaceana (Suppl.)*. 7, 390–403 (1984)
- 124) Corkett, C. J. and I. A. McLaren: The biology of *Pseudocalanus*. *Adv. mar. Biol.* 15, 1–231 (1978)
- 125) Escribano, R. and I. A. McLaren: Influence of food and temperature on length and weights of two marine copepods. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 159, 77–88 (1992)
- 126) Deevey, G.B.: Relative effects of temperature and food on seasonal variations in length of marine copepods in some eastern American and western European waters. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.* 17, 54–85 (1960)
- 127) 國井秀伸・高安克己・橋谷博・中村幹雄・中尾繁: 汽水湖生態系の特徴と日本における研究の現状. 日生態会誌. 43, 195–209 (1993)
- 128) 中村幹雄: 宍道湖におけるヤマトシジミ *Corbicula japonica* Prime と環境との相互関係に関する生理生態学的研究. 島水試研報. 9, 1–192 (1998)
- 129) Nixon, S. W.: Physical energy inputs and the comparative ecology of lake and marine ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* 33, 1005–1025 (1988)
- 130) Uye, S., H. Kuwata and T. Endo: Standing stocks and production rates of phytoplankton and planktonic copepods in the Inland Sea of Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan.* 42, 421–434 (1987)
- 131) 高安克己: 海跡湖(汽水湖)の存在価値＝特に湖内漁業と水質環境浄化＝. (社)北海道内水面漁業連合会. 1–11 (1998)
- 132) 村上眞由美: 2. 汽水生態系. 海洋生態系研究のレビュー. 水産業関係試験研究推進会議. 中央水研. 51–56 (1997)
- 133) Livingston, R. J.: Trophic organization of fishes in a coastal seagrass system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7, 1–12 (1982)
- 134) Henderson, P.A., D. James and R. H. A. Holms: Trophic structure within the Bristol Channel: Seasonality and stability in Bridge water Bay. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 72, 675–690 (1992)
- 135) 大森迪夫・鶴田義成: “河口域の魚”. 河口・沿岸域の生態学とエコテクノロジー(栗原康編著). 東京, 東海大学出版会, 1988, 108–118
- 136) 本多仁・片山知史・伊藤絹子・千田良雄・大森迪夫・大方昭弘: 河口汽水域における魚類集団の生産構造と機能. 沿岸海洋研究, 35, 57–68 (1997)
- 137) 婦山雅秀: “サケマス生活発育段階と形態”. 日本のサケマス—その生物学と増殖事業(久保達郎編). 拓銀総合研究所, 札幌市, 1988, 67–73
- 138) Nordeng, H.: Solution to the “char problem” based on arctic char (*Salvelinus alpinus*) in Norway. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* 40, 1372–1387 (1983)

- 139) 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)
- 140) 鈴木淳志: 網走4湖沼の魚類相. 網走市湖沼環境総合調査成果採集報告書. 網走市・東京農大. 224–234 (2000)
- 141) 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, 1–9 (1995)
- 142) Ricker, W. E.: “Residual” and kokanee salmon in Cultis Lake. *J. Fish. Res. Bd Can.* 4, 192–217 (1938)
- 143) 梶山雅秀: サケ属魚類の生活史戦略と回遊. 月刊海洋. 28 (5), 277–281 (1996)
- 144) 北海道立水産試験場: 北海道近海の海況. 北水試月報. 36, 281–286 (1979)
- 145) 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)
- 146) Kudo, T. and K. Mizuguchi: Growth of large and small forms of pond smelt *Hypomesus nipponensis* in Lake Kasumigaura, Japan. *Fish. Sci.* 66, 432–441 (2000)
- 147) 宇藤均: 網走湖の湖環境変動と漁業生物. 陸水学雑誌. 48 (4), 293–301 (1988)
- 148) Nagoashi, M.: Ecological studies on the population of Isaza, *Chaenogobius isaza* (TANAKA), in lake Biwa, with special reference to the effects of population density upon its growth. *Res. Popul. Ecol.* 8, 20–36 (1966)
- 149) Nagoshi, M. and M. Sano: Population studies of sand eel, *Ammodytes personatus*, in Ise Bay I. Growth and its population density. *Jap. J. Ecol.* 29, 1–10 (1979)
- 150) 坂東正夫・船越茂雄: イカナゴ当歳魚資源量と漁場の広がりおよび成長速度の関係について. 昭和62・63年度沿岸重要資源調査成果報告書. 中央水研. 5–12 (1990)
- 151) Rogers, D. E.: “Density-dependent growth of Bristol Bay sockeye salmon”. In eds. W. J. McNeil and D. C. Himsworth, *Salmonid Ecosystems of the North Pacific*. Oregon State Univ. Press, Corvallis, 1980, pp. 267–283
- 152) Peterman, R.M.: Density-dependent growth in early ocean life of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41, 1825–1829 (1984)
- 153) Ishida, Y., S. Ito, M. Kaeriyama, S. McKinnell and K. Nagasawa: Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes. *Can. J. Aquat. Sci.* 50, 290–295 (1993)
- 154) 渡邊良朗: サンマの仔稚魚期における密度依存的個体数変動の可能性. 漁業資源研究会報. 27, 79–89 (1991)
- 155) Wada, T. and M. Kashiwai: “Changes in growth and feeding ground of Japanese sardine with fluctuation in stock abundance”. In eds. T. Kawasaki, S. Tanaka, Y. Toba and A. Taniguchi, *Long-Term Variability of Pelagic Fish Populations and Their Environment*. Pergamon Press, Oxford, 1991, pp. 181–190
- 156) 鳥澤雅: ワカサギ. 平成6年度事報. 網走水試. 42–53 (1996)
- 157) 鳥澤雅: ワカサギ. 平成7年度事報. 網走水試. 20–31 (1997)
- 158) 鳥澤雅: ワカサギ. 平成8年度事報. 網走水試. 25–38 (1998)
- 159) 鳥澤雅: ワカサギ. 平成9年度事報. 網走水試. 32–40 (1998)
- 160) 猿渡敏郎: “シラウオー汽水域のしたたかな放浪者”. 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). 東海大学出版会, 東京, 1994, 74–85.