北水試研報　83, 27－36（2013）
Sci. Rep. Hokkaido Fish. Res. Inst.

網走湖におけるワカサギ*Hypomesus nipponensis*仔魚の湖内分布と発育過程

虎尾　充

北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場道東支場

Distribution and developmental process of wakasagi, *Hypomesus nipponensis* larvae in Lake Abashiri

MITSURU TORAO

Hokkaido Research Organization, Doto Research Branch, Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, *Nakashibetsu, Hokkaido 086-1164, Japan*

The spatial distribution and development of wakasagi *Hypomesus nipponensis* larvae were examined to elucidate the early life history of this species in Lake Abashiri, Hokkaido. Wakasagi larvae were collected with a larva-net at nine stations in Lake Abashiri from May to July in 1997-1999. All fish collected were in the larval stage (Phases A-F). From May to early June, a higher density of wakasagi larvae was distributed near the waters around the river entries, which mainly consisted of newly-enteredlarva into the lake. These larvae soon dispersed throughout the lake because the yolk-sac larva (phase A) was found in the lower section of the lake. Horizontal distributions after their dispersion were highly aggregated, but there was no significant trend for either spatial distribution or developmental phase composition. Presumably, the spread of the larva may be a passive process with the water currents. The larval density was highest in 1997, but the developmental rate was low. Thus, larval density in Lake Abashiri affects their developmental rate.

キーワード：*Hypomesus nipponensis*，網走湖，仔魚，発育速度，分布密度

ワカサギ, *Hypomesus nipponensis* は琉球諸島と小笠原諸島を除く日本全国の汽水域と淡水域に生息する遡河回遊魚で（白石，1961；濱田，1980；Saruwatari *et al*., 1997），内水面漁業および遊漁にとって重要な魚種の1つとなっている（Hamada，1961；白石，1961；虎尾，2001）。

ワカサギは本来遡河回遊性の生活史を持つが, 生息環境によって多様な回遊型多型の存在が知られており（浜田，1953；Arai *et al*., 2006；Katayama *et al*., 2007），ワカサギの主要な原産地の1つである網走湖には，生活史の一時期に海洋沿岸域を利用する遡河回遊型個体群と湖内・河川で生活史を完結する湖内残留型個体群が同所的に存在する（Hamada, 1961；宇藤・坂崎，1987）。網走湖産ワカサギは主に流入河川で産卵し, 孵化仔魚は5～6月に直ちに湖へと降河し湖内で成長する（宇藤・坂崎，1983；宇藤，1988；鳥澤，1999）。その後，7～9月に同一個体群から降海する個体が出現する（宇藤・坂崎，1987；宇藤，1988；鳥澤，1998）。このような回遊型の分岐要因について，網走湖内におけるワカサギの分布密度（鳥澤，1999）や餌となる動物プランクトンの量（浅見，2004），稚魚の栄養状態（虎尾，2010）が関連すると考えられている。さらに個体の発育段階が稚魚期に達していることが降海個体の条件であることも指摘されている（虎尾，2010）。

網走湖はまた，日本における主要なワカサギ生産地の1つであるが，その年間漁獲量は76～460トンと大きく変動している（1981～2007年，北海道立水産孵化場，2010）。鳥澤（1999）は網走湖におけるワカサギの漁獲量が仔魚期の分布量とは相関せず, 稚魚期以降の分布密度指数と相関があることを見いだした。このことは, ワカサギ仔魚期の生残率の変動が大きいことを示唆する。ワカサギの仔稚魚期には形態形成と生化学的な発育様式の変化, 食性移行がそれぞれ段階的・同期的に進行する（虎尾，2012）。そのため, 発育段階の進行は動物プランクトンの発生状況など湖内環境と適合するか否かによって, ワカサギの成長や生残に関わる可能性がある。さらに, 発育段階の進行に伴

報文番号A490（2012年12月3日受理）
Tel:0153-72-6141. FAX:0153-72-5188. E-mail:torao-mitsuru@hro.or.jp

う湖内分布の移動の有無は，餌となる動物プランクトンの分布と関連して初期生残に関わる要因となり得る。これらのことから，生活史分岐過程や資源量変動要因の解明において，発育段階の視点から網走湖におけるワカサギ仔魚期の生活様式を明らかにすることは不可欠である。しかしながら，これまでに網走湖内におけるワカサギの発育過程についてはほとんど知見がなく，初期生活期の湖内分布と発育段階の進行についてはわかっていない。

本研究では網走湖におけるワカサギ初期生活期の湖内分布様式と発育過程を検討した。

試料及び方法

ワカサギの採集　1997～1999年の5月中旬～7月中旬に網走湖内に設定した9地点（St.1～9）でワカサギの採集を行った（Fig. 1）。1997年の5～6月は月に2回ワカサギの採集を行った。1997年は補足的に5～6月の各採集日の間と，7月に湖内3地点（St.1, 2および7）で採集を行なった。1998年は5月中旬と下旬，6月中旬の計3回，ワカサギを採集した。1999年は5～7月に月2回，合計6回の採集を行った。採集には稚魚ネット（丸稚Aネット，口径130cm，円筒部190cm，円錐部230cm，目合い330μm）を使用し，稚魚ネットのリング上端が水面直下に位置するように船外機船に固定し船側約1ノット，3分間の表層水平曳きを行った。本研究では濾水量を把握していないが，同様の調査によると濾水量は平均して約150m^{3}であった（浅見，私信）。採集した標本は直ちに5%中性ホルマリンで固定した。また，採集時に水温を測定した。

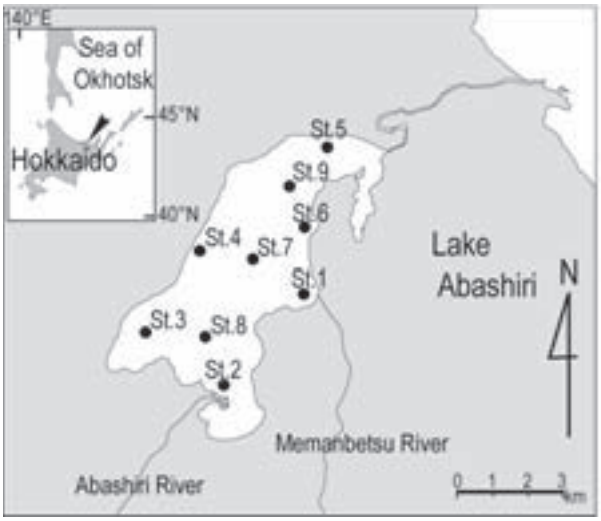

Fig. 1　Map showing sampling stations in Lake Abashiri. Solid circles show sampling points.

ワカサギ仔魚の選別と計測　計測に用いたワカサギは，採集物から全ての魚類仔稚魚を選別した後，実体顕微鏡下で同定して得た。得られたワカサギは万能投影器を用いて各採集地点につき最大300個体の全長を測定し，虎尾（2010）に基づいて以下の発育段階（phase）に区分した。

Phase A：孵化から卵黄吸収の完了まで。

Phase B：卵黄吸収の完了から背鰭鰭条原基の形成直前まで。

Phase C：背鰭鰭条原基の出現から脊索の屈曲直前まで。

Phase D：脊索の屈曲開始から尾鰭の湾入直前まで。

Phase E：尾鰭の湾入開始から鰭条形成の定数化直前まで。

Phase F：鰭条数が定数に達してから稚魚的体型への移行直前まで。鰓蓋および眼球後方の黒色素の出現を指標とする。

Phase G：稚魚的体形への以降が進行。後頭部および背部，尾柄上部の黒色素の出現が指標となる。

Phase H：稚魚的体形への移行が完了する。側線上あるいは体部腹側黒色素の出現を指標とする

Phase Aは卵黄仔魚期（yolk-sac larva），Phase B～Cは前屈曲期仔魚（pre-flexion larva），Phase Dは脊索屈曲期仔魚（flexion larva），Phase E～Fは後屈曲期仔魚（post-flexion larva），Phase G～Hは稚魚期（juvenile）に含まれる。

分布密度　本研究では網走湖内におけるワカサギの分布密度の指標として，各調査日に湖内9地点で採集した個体数の一曳き網当たり平均値を平均採集尾数として用いた。鳥澤（1999）は平均採集尾数のうち，各調査年において最も高い値を仔魚密度指数（maximum value）として用いており，本研究でもこれに従った。

発育速度　網走湖におけるワカサギでは，4月～6月下旬まで断続的な河川からの孵化仔魚の流入が認められる。そのため，湖内での体長組成は多峰型を示し単純に個体の成長速度を求めることは困難である（鳥澤，1999；浅見，2004）。そこで本研究では，年級群としての発育段階の進行速度を求めた。1997～1999年の各年級群について各採集日に最も発育の進んだPhaseの平均全長から湖内加入時（Phase A）の平均全長5.31mmを引いた値を相対全長（Relative total length）とした。また，各採集年の最初の調査日を基準日として，その後の経過日数を相対日数（Relative days）とした。これらの相対日数と相対全長の回帰直線を求め，関係式の傾きを発育速度と定義した。

分布の均一性検定と発育速度の差の解析　網走湖内におけるワカサギ分布の一様性について検討するため，各調査地点で採集されたワカサギ個体数について，調査ごとに森下のI_δ指数（伊藤，1992）を求め，有意に1より大きい点があるかどうかについて，F検定を行った。発育速度につい

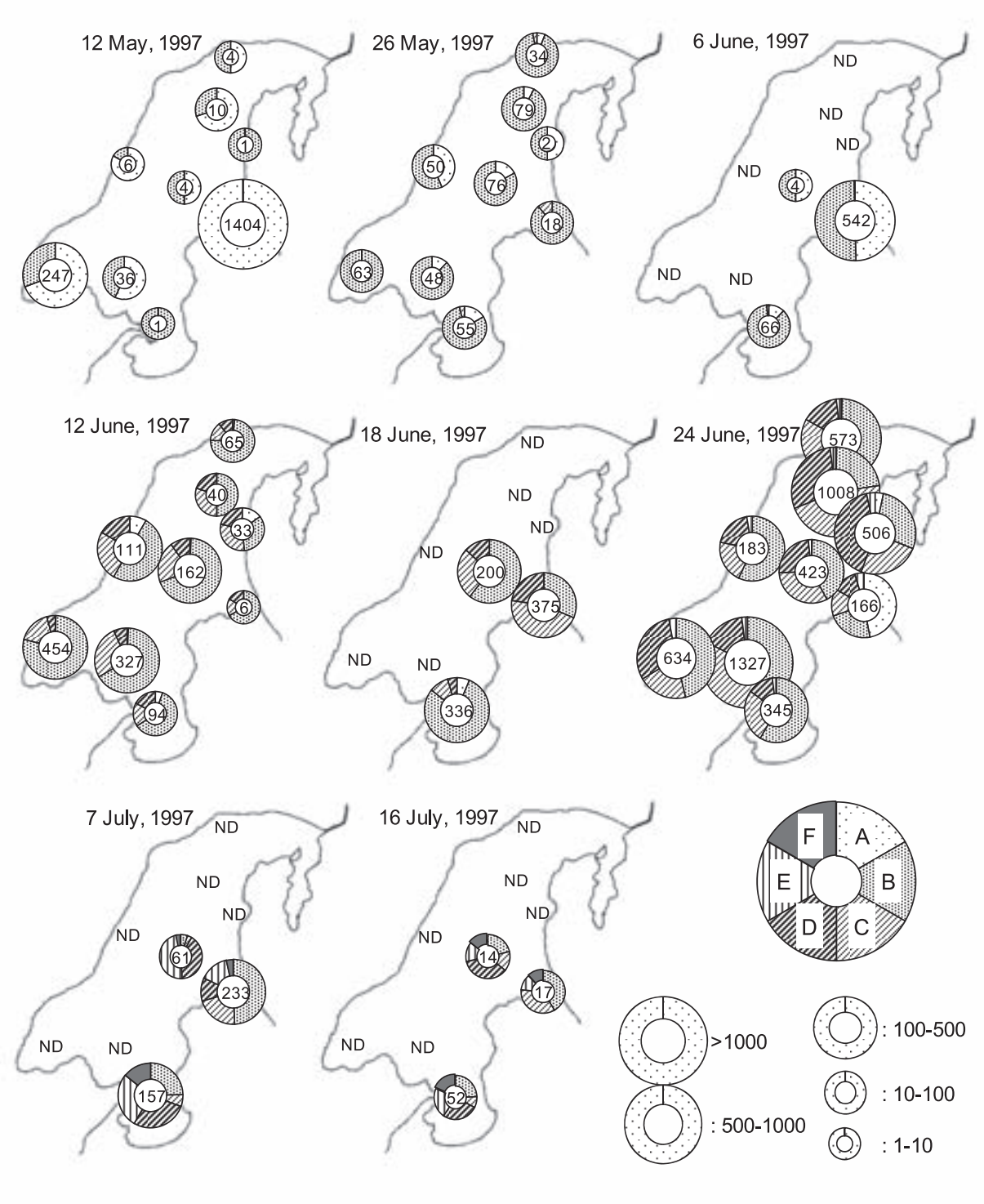

Fig. 2 Seasonal changes in the horizontal distributions as fractions of the developmental phases of *H.nipponensis* larva collected with a larva-net in Lake Abashiri from May to July in 1997. Each figure expresses the number of larvae per haul. ND: no data.

て相対全長と相対日数の比を求め，比較した。1998年は調査回数が少なかったため分析からは除外し，1997年と1999年の2標本間でMann-Whitneyの*U*検定を行った。

結　果

地点別の採集尾数と発育段階組成　Fig. 2に1997年の，Fig. 3に1998～1999年の採集地点別のワカサギ採集尾数と

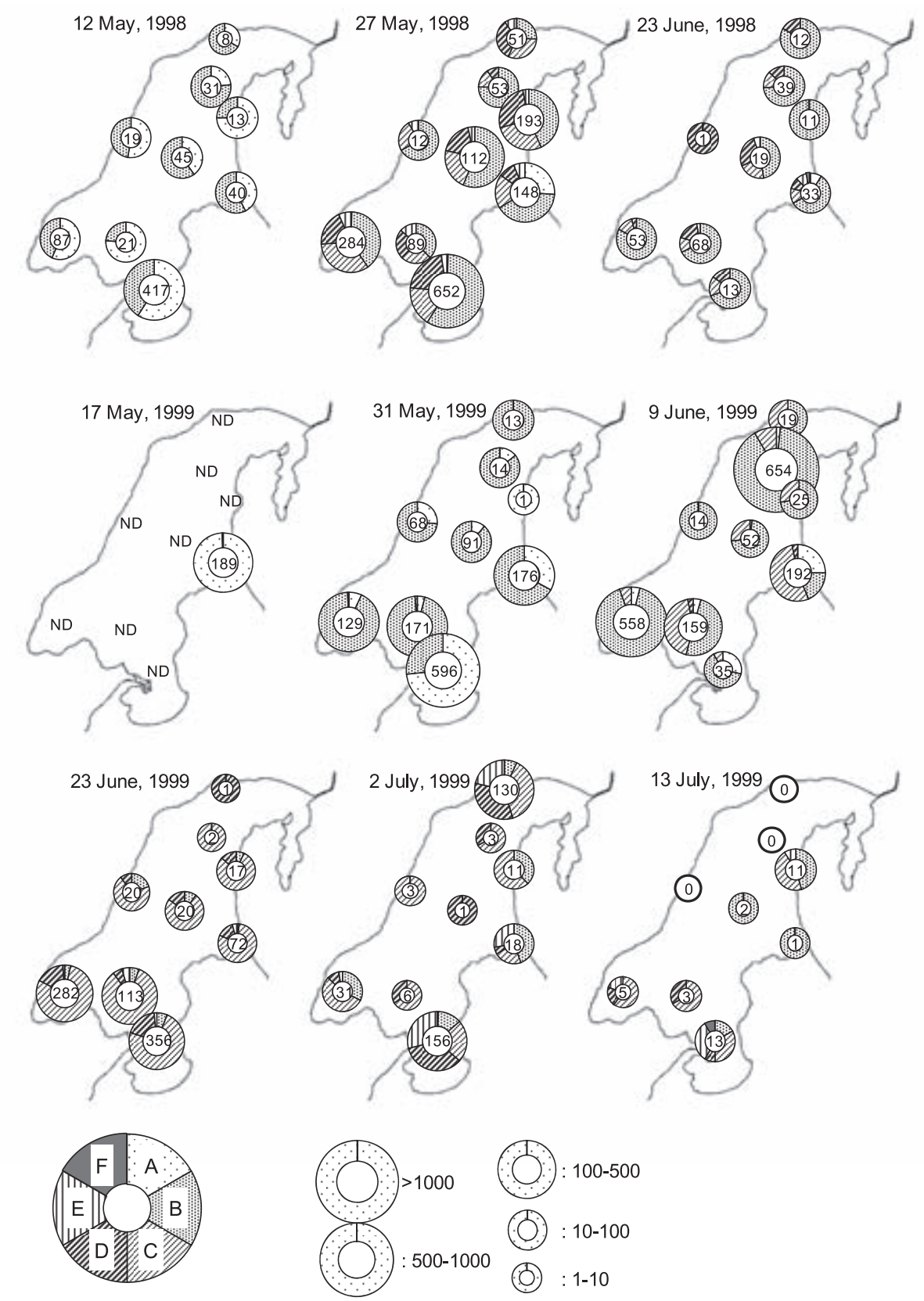

Fig. 3　Seasonal changes in the horizontal distributions as fractions of the developmental phases of wakasagi larva collected with a larva-net in Lake Abashiri from May to July in 1998-1999. Each figure expresses the number of larvae per haul. ND: no data.

Table 1　Number of wakasagi larva collected with a larva-net in Lake Abashiri from 1997 to 1999

Sampling date			Number of larvae collected										
Year	Month	Date	St.1	St.2	St.3	St.4	St.5	St.6	St.7	St.8	St.9	Total	Mean
1997	May	12	1,404	1	247	6	4	1	4	36	10	1,713	190
		26	18	55	63	50	34	2	76	48	79	425	47
	Jun.	2	542	66	-	-	-	-	4	-	-	612	204
		12	6	94	454	111	65	33	162	327	40	1,292	144
		18	375	336	-	-	-	-	200	-	-	911	304
		24	166	345	634	183	573	506	423	1,327	1,008	5,165	574
	Jul.	7	233	157	-	-	-	-	61	-	-	451	150
		16	17	52	-	-	-	-	14	-	-	83	28
1998	May	12	40	417	87	19	8	13	45	21	31	681	76
		27	148	652	284	12	51	193	112	89	53	1,594	177
	Jun.	23	33	13	53	1	12	11	19	68	39	249	28
1999	May	17	189	-	-	-	-	-	-	-	-	189	189
		31	176	596	129	68	13	1	91	171	14	1,259	140
	Jun.	9	192	35	558	14	19	25	52	159	654	1,708	190
		23	72	356	282	20	1	17	20	113	2	883	98
	Jul.	2	18	156	31	3	130	11	1	6	3	359	40
		13	1	13	5	0	0	11	2	3	0	35	4

発育段階組成を示した。本調査で採集されたワカサギの発育段階はすべて仔魚期に含まれるPhase A～Fで，Phase G～Hの稚魚期のワカサギは採集されなかった。網走湖内におけるワカサギ仔魚の採集尾数には時期的な偏りが見られ，5月中旬～下旬には，St.1およびSt.2，St.3など流入河川の河口域に位置する湖の南側において採集尾数が多く，湖央部や湖北側での採集尾数はその1/10～1/100程度と少なかった。6月上～中旬以降は地点間での採集尾数にばらつきがあり，特定の水域で多く採集されるなどの傾向は見られなくなった。各年級とも採集尾数が最も多い時期（1997年6月24日，1998年5月27日，1999年6月9日）には全地点で仔魚が採集されたが，3年間通じて，特定の地点で採集尾数が多いというような傾向はみられなかった。採集尾数は1997年には7月上旬から下旬にかけて，1998年には6月中旬に各地点で急激に減少した（Table 1）。1999年は特に7月上旬にかけて採集尾数が減少し，特に北側区域の各地点では採集されなくなった。全ての調査において森下のI_δ指数は1より有意に大きく（Table 2），網走湖におけるワカサギ仔魚は一様に分布しているのではなく，集中分布していると判断された。

発育段階組成を見ると，調査開始時期の5月中～下旬には湖の南側でPhase Aが多く，北側の中・下流域でPhase Bが多い傾向がみられた。1997年5月12日には女満別川河口のSt.1で採集された個体の発育段階は全て卵黄を持つPhase Aであった。1999年の調査でも，5月31日にはSt.1とSt.2で採集された個体の発育段階にはPhase Aが多く含まれる一方，北側水域ではPhase Aの組成比は比較的小さくPhase Bが中心であった。全体として，Phase Aが発育段階組成の中心になっている期間は短く，時期が進むと各地点とも発育段階の中心は速やかにPhase Bに移行した。1997年5月26日にはPhase CがSt.1，2，5で同時期に採集された。6月12日にはPhase Dが，6月24日にはPhase Eが湖内9地点全域に出現した。6月になると湖全域で比較的均一に仔魚が採集されるようになったが，流入河川に近いSt.1，St.2，

Table 2　Morishita's I_δ -index of wakasagi larva collected with a larva-net in Lake Abashiri. F-test is used to test the null hypothesis that the I_δ -index value is 1. I_δ -index is equal to 1 when the distribution type is random, and is larger than 1 when the distribution type is an aggregated distribution

Sampling date	Number of sampling	Total number of larvae	I_δ	F-value
12 May, 1997	9	1,713	6.24	1121.5 *
26 May, 1997	9	425	1.24	13.8 *
6 June, 1997	3	612	2.39	424.7 *
12 June, 1997	9	1,292	1.98	158.4 *
18 June, 1997	3	911	1.06	27.8 *
24 June, 1997	9	5,165	1.39	252.3 *
7 July, 1997	3	451	1.22	49.4 *
16 July, 1997	3	83	1.37	16.1 *
12 May, 1998	9	681	3.62	223.9 *
27 May, 1998	9	1,594	2.09	217.8 *
23 June, 1998	9	249	1.54	17.8 *
17 May, 1999	1	189	-	-
31 May, 1999	9	1,259	2.52	240.6 *
9 June, 1999	9	1,708	2.48	317.6 *
23 June. 1999	9	883	2.59	176.7 *
2 July, 1999	9	359	2.96	88.9 *
13 July, 1999	9	35	2.22	6.2 *

*: $p < 0.05$

およびSt.3では，他地点に比べて多くのPhase Aが含まれていた。年によってphaseの出現時期の違いはあるが，6月中～下旬になると，湖全域でほぼ同時発生的にPhase CやDが出現し複数の発育段階が混在するようになった。7月後半になると湖全体の仔魚採集尾数は激減し，1999年では特に湖北側水域の各地点では採集されなくなった。1997年7月7日は3地点のみの採集であるが，いずれの地点でもPhase Fが出現した。この時期にはPhase Aは採集されなかったが，St.1では他の地点より明らかに多くのPhase Bの個体が存在し，また比較的発育段階の若い個体が多かった。

ワカサギ仔魚の分布密度の時期変化　Fig. 4に1997～1999年の網走湖内9地点におけるワカサギ仔魚の平均採集尾数の推移を示した。ワカサギの採集尾数とピークには年によって違いが見られた。最も多くのワカサギが採集されたのは1997年で，仔魚密度指数（各調査年の平均採集尾数のうち最も高い値）は574尾/曳網であった。1998年と1999年の仔魚密度指数はほぼ同程度でそれぞれ177尾/曳網，190尾/曳網であった。採集パターンを見ると，3年間の調査のうち1997年のみ5月中旬と6月下旬に2度の採集尾数のピークが見られ，他の2年とは異なっていた。1997年7月には3地点のみで採集を行ったが，採集尾数は減少傾向にあり（Table 1），6月下旬が仔魚密度指数のピークと認められた。1998年の仔魚密度指数のピークは5月下旬，1999年は6月上旬であった。

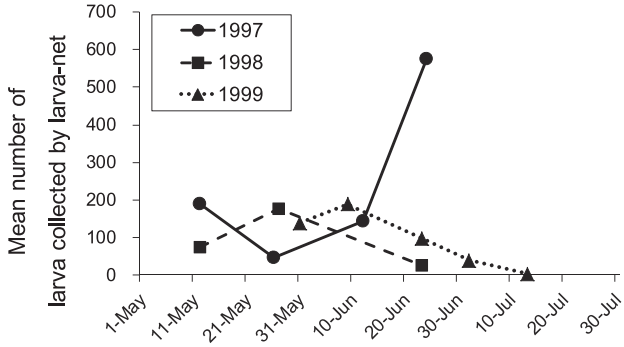

Fig. 4　Changes in the mean value of wakasagi larvae collected with a larva-net at the nine stations in Lake Abashiri.

発育段階組成と全長の時期変化　網走湖内で採集されたワカサギの発育段階組成の時期変化をFig. 5に示した。調査を開始した5月中旬のワカサギ発育段階組成は，1997～1999年のいずれの年も卵黄仔魚であるPhase Aが高い比率を占めていた（53～99%）。5月下旬から6月中旬にかけて主要な発育段階はPhase Bへ移行し，Phase Aは急激に減少し6月には各年とも2～9%が含まれるのみで，7月になると全く採集されなくなった。1997年は，6月上旬に再びPhase

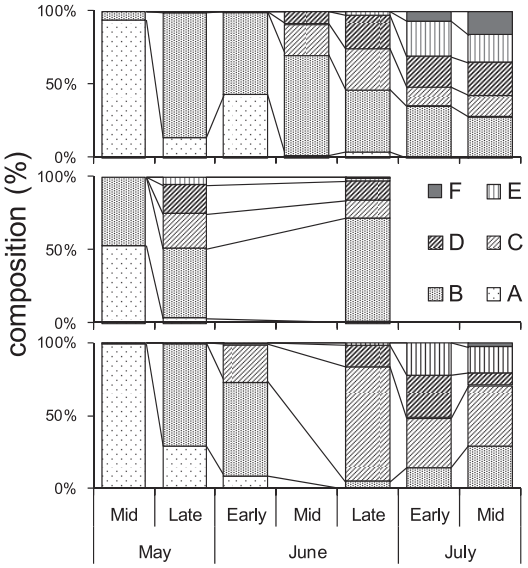

Fig. 5　Developmental phase compositions of wakasagi larvae collected with a larva-net in Lake Abashiri in 1997 (upper), 1998 (middle), and 1999 (low).

Aの組成比が43%と上昇したのち，急激に減少した。1997年と1999年はその後もPhase Bの組成比率が高い状態で推移した。6月下旬以降は新たなphaseが現われるにつれてPhase B～Fの発育段階が混在するようになり，それぞれのPhaseの構成比は均一化した。

年級群で各Phaseの出現時期と体長組成について比較すると（Fig. 6），いずれの年も調査開始時からPhase AとBが混在し，Phase Cの出現は1997年と1998年には5月下旬，1999年は6月上旬に見られた。Phase Cの出現した旬の平均全長はそれぞれ9.3±1.1mm，15.7±5.0mm，10.5±0.8mmであった。1998年は5月下旬にPhase Dも出現しており，平均全長は18.0±6.4mmであった。1997年と1999年は6月上中旬にPhase Dが出現しそれぞれ平均全長は12.6±1.3mm，13.6±0.5mmであった。Phase Eは1997年の6月下旬に14.9±1.3mm，1998年は5月上旬18.0mm，1999年6月上旬に15.3±0.7mmで出現した。Phase Fは1997年では7月上旬に18.4±1.5mmで出現したのに対して，1999年級群では6月下旬に23.8mmで出現した。

発育速度　1997～1999年の各年級群について，相対日数と相対全長の関係をFig. 7に示した。いずれの年級群とも有意な回帰直線が得られた（1997年級群，y=0.257x，r^2=0.992；1998年級群，y=0.338x，r^2=0.863；1999年級群，y=0.301x，r^2=0.957）。調査回数が少なく検定できなかった1998年を除いて，1997年と1999年級群の発育速度（直線の傾き）を比較すると，1999年の方が有意に高かった（Mann-WhitneyのU検定，U=3，p=0.0177）。

水温変動　1997～1999年の網走湖における表層水温の推

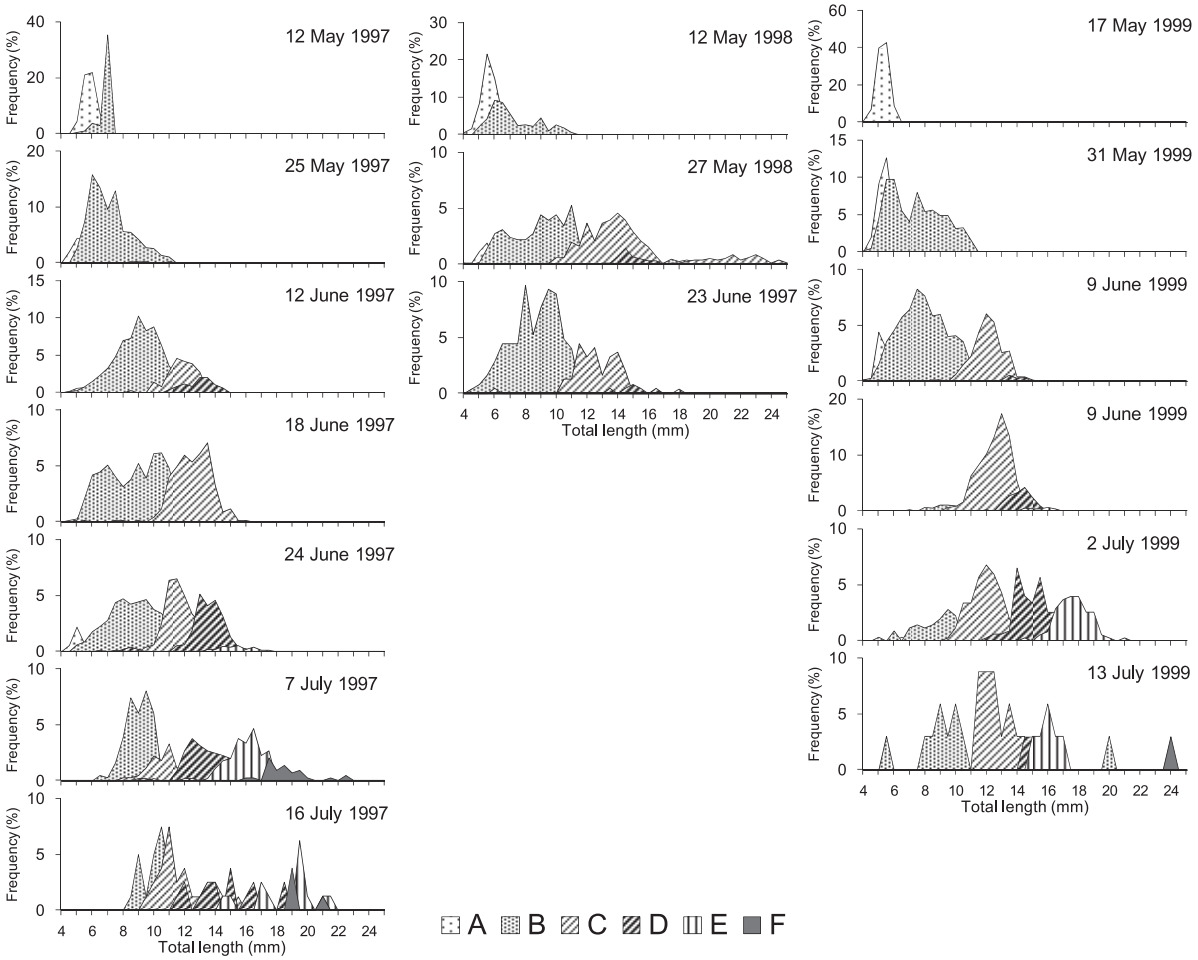

Fig. 6 Total length distributions as fractions of the developmental phases of wakasagi larvae collected with a larva-net in Lake Abashiri. Left column shows 1997, middle is 1998 and right is 1999.

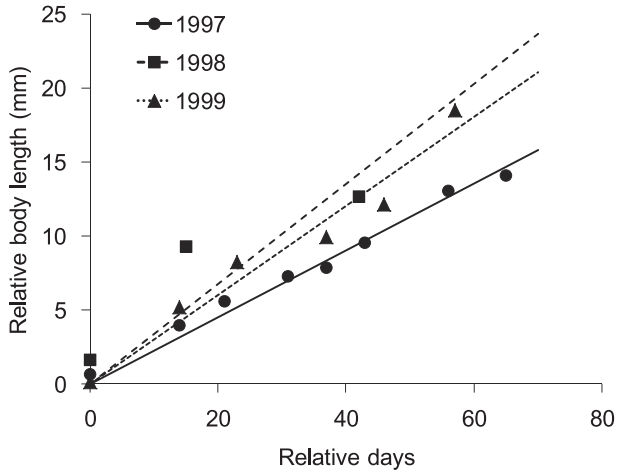

Fig. 7 Relationship between relative days and relative body length for wakasagi larva from Lake Abashiri from 1997-1999. Relative day is considered to be the number of days since day zero for the first survey of each year. The relative body length deducted the initial total length of phase A from the mean total length of the most advanced phase at each survey.

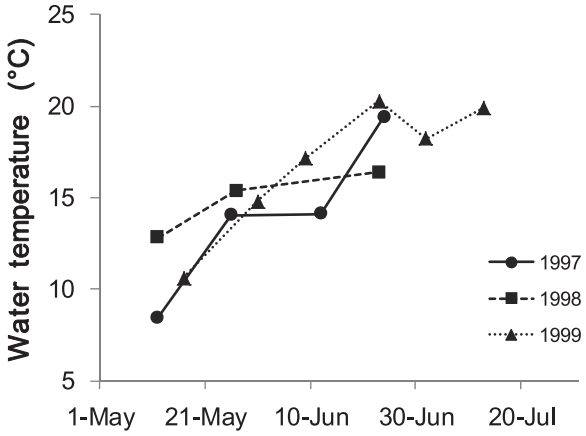

Fig. 8 Seasonal variations of water temperature in Lake Abashiri, from 1997 to 1999. Water temperatures are expressed as average from St.1 to 9 at a depth of 0.2m .

移をFig.8に示した。1997年の水温変動の特徴として，5月下旬～6月上旬に水温が14℃前後で停滞していた。1998年は調査開始時から水温が高めに推移し，採集を開始した5月中旬に12.8℃，5月下旬に15℃を超えていたが，6月下旬の調査時には16.4℃と他の2年より低めの水温であった。1999年は，調査を開始した5月中旬の10.6℃から5月下旬に15℃近くに水温が上昇し，その後6月上旬には17℃に達し高めに推移した。

考　察

網走湖におけるワカサギ仔魚の表層水平分布は，分布初期に河川流入域付近で比較的分布密度の高い水域が形成されていた。5月上～中旬の湖内生活期初期には湖の南側（St. 1 ～3）で仔魚採集尾数が多く（Fig. 2および3），比較的分布密度の高い水域が形成されていた。これは鳥澤（1998）や浅見（2004）が指摘しているように，網走湖産ワカサギの主要な産卵場が流入河川であり仔魚の加入の多くが流入河川に由来するためと考えられる。これらの採集地点では卵黄を持つPhase Aの構成比が高く（Fig. 2および3；1997年5月12日，1998年5月12日，1999年5月31日など），発育段階組成からみても，流入河川から孵化後間もない仔魚の加入によって河川流入域に近い水域に高密度の分布水域が形成されていることが裏付けられた。これらの地点においても採集尾数には時期的な変動があることから，流入河川からの仔魚の加入は一時期に集中しているのではなく，5月初旬から6月下旬まで断続的に続いていると考えられる。この傾向はSt.1において特に顕著であった。これは，女満別川からの加入が断続的でかつその期間が長いことを示唆する。一方，網走川流入域に近いSt.2では比較的明瞭なピークが見られ，流入河川によって加入パターンが異なる可能性がある。特に，1997年の平均採集尾数の推移を見ると，調査を開始した5月中旬と6月下旬の2度のピークがあり（Fig. 4），他の2年とは加入パターンが異なっていた可能性がある。また，6月上旬の発育段階組成をみると（Fig. 5），5月下旬に低下したPhase Aの組成比が上昇していた。地点別の採集尾数と発育段階組成でも（Fig. 2），6月上旬にSt.1でPhase Aの個体が多く採集されていることから，この時期に女満別川からの新たな仔魚の加入があったと考えられる。このように網走湖におけるワカサギ仔魚の水平分布には，仔魚の加入状況が大きく影響していた。

流入河川から湖に加入したワカサギ仔魚は速やかに湖内全域に分散すると推察され，その後の時間的・空間的な分布様式には一定の傾向は見られなかった。本研究では，湖口に近いSt.5やSt.9においてもPhase Aの個体が採集された（Fig. 2および3）。飼育実験によると仔魚が卵黄を保持している期間は長くても孵化後5日以内であることから（虎尾, 2012），湖内加入後の仔魚の分散は非常に速やかで，湖口付近まで到ると考えられる。湖口に近い調査地点で採集された仔魚が，湖内でふ化した仔魚であることも完全には否定できないが，湖内での産卵は量的には多くないとみられることから（鳥澤，1999），河川から降下した仔魚が湖口に近い水域まで分散してきた可能性が高い。諏訪湖におけるワカサギ仔魚の分布調査では，流入した河川水が滞留する湖央部で仔魚が多く採集されたことが報告されている（山岸，1974）。これは，ワカサギ仔魚の分布が湖内の流れによって大きく制限されることを示唆しており，網走湖においてもワカサギ仔魚の分散には湖流の影響が大きいと考えられる。また，Phase C以降の各phaseの発生は湖内全域で同所的に確認された。これは，網走湖産ワカサギ仔魚期には発育に伴う生息水域の能動的な移動を伴わないことを示唆する。近縁種のアユやシラウオでは発育に伴う生息域の移動が知られており，池田湖産アユは卵黄を持つ間に湖岸の産卵場から湖内全域に分散し，稚魚期になると沖合の浮遊生活から湖岸での生活に移行する（立原・木村，1991）。また，涸沼産のシラウオや両側回遊性アユでは特定の時期に下流方向への移動が見られる（Saruwatari and Okiyama, 1992 ; Saruwatari, 1995）。本研究では，湖内分散後に湖内各地点での発育段階組成には差があるものの，一定の方向性は認められなかった。少なくとも仔魚期においては，発育段階の進行に伴う生息域の移行は無いものと考えられる。諏訪湖におけるワカサギ仔稚魚の分布調査では，詳細な発育段階は不明だが，稚魚期に沿岸帯に接近するとの報告がある（山岸，1974）。しかし，本研究では稚魚期にあたるPhase G～Hは採集されておらず，稚魚期の分布・移動に関しては検証できなかった。ワカサギ仔魚期の分布を規定する要因について，浅見（2004）は表層の仔魚の分布と水温・塩分・クロロフィルa量および微小動物プランクトン密度などの環境要因との関係を検討したが，特に密接な関係は見られなかったとし，仔魚の遊泳力と湖内の水平方向の流れスケールを考慮するとワカサギ仔魚の水平分布は受動的輸送によると結論している。発育段階の点から水平分布を検討した本研究の結果も，網走湖におけるワカサギ仔魚の水平分布が受動的輸送によるという説を支持する。

網走湖内における仔魚分布密度とそのピークの出現には年変動が見られた。1997年級群では6月24日のピーク時に湖内全域で5,165個体が採集され（仔魚密度指数は574尾/曳網），分布密度が3年間では最も高かった。1998年と1999年はそれぞれ1,585と1,700個体でほぼ同程度であった（同177尾/曳網，190尾/曳網）。仔魚採集尾数のピークは，

1997年級群では1998年級群より約1ヶ月，1999年級群より約2週間遅かった。前述のように，1997年級群では6月上旬に新たな仔魚の加入があったとみられ，これが全体の密度を押し上げたと考えられる。分布密度と水温の間にははっきりとした傾向は見られず，水温が仔魚の加入や生残へ及ぼす直接的な影響は本研究では認められなかった。これまでに網走湖におけるワカサギの仔稚魚期には複数の正規分布からなる体長組成群の存在が指摘されている（鳥澤，1999）。仔魚の加入直後に比較的単純であった体長組成が，異なる複数の発育段階が混在するようになる過程が確認された（Fig. 6）。網走湖産ワカサギでは河川からの仔魚の加入期間が1ヶ月以上にわたっており（鳥澤，1999；虎尾，2012），体長組成・発育段階の異なる集団は加入時期と発育速度の違いによって形成されると推測される。

本研究では相対日数と相対全長の関係から発育速度を検討し，いずれの年級群とも両者に直線で示される有意な正の相関が認められた。1997年と1999年級群の発育速度を比較すると1999年の方が有意に高かった。仔魚分布指数と発育速度の関係を総合すると，1997年級群は仔魚分布密度が高かったが発育速度は低く，1998年と1999年級群は1997年に比べて分布密度は低いが発育速度は高かったといえる。これまでにも湖沼におけるワカサギの成長は密度依存的であることが指摘されている（佐藤，1954；川島，1989；松本，1994；鳥澤，1999）が，分布密度が発育速度にも影響する可能性も今後十分に検証する必要がある。

網走湖のワカサギ初期減耗については，ワカサギの発育過程と餌となる動物プランクトンの発生状況との対応が注目される（虎尾，2012）。網走湖における摂餌開始期のワカサギ仔魚にとって輪虫類が重要な餌生物であるが，その現存量は比較的豊富である（浅見，2004）。その後，ワカサギは体長10mm前後でカイアシ類*Sinocalanus tenellus*等へ食性シフトする（浅見・川尻，1997）。この体長はPhase CからDへの移行時期と一致しており，ワカサギの形態的・生化学的発育様式が変化する時期と重なる（虎尾，2012）。浅見（2004）は，ワカサギ仔魚1尾が利用可能な*S. tenellus*の量とワカサギ仔魚が平均体長10mmに達した時期の生残率との間に有意な相関を見いだしており，ワカサギ仔魚の発育と餌資源量のマッチングがその後のワカサギ資源量に影響することを指摘している。本調査におけるPhase CとDの出現時期は5月下旬から6月中旬と幅があり（Fig. 5），出現旬の平均体長にも違いが見られた（Fig. 6）。5月下旬から6月上旬にかけては餌生物の個体数密度が激減し，この時期の仔魚は餌不足に陥る可能性が指摘されている（浅見，2004）。この時期の動物プランクトン密度とワカサギの発育過程の進行との対応に注目して今後研究を進める必要がある。また，鳥澤（1999）は，稚魚期の分布指数と各年級群の総漁獲量にのみ相関が認められたことから，卵から稚魚期に至るまでの減耗率は年変動が大きく，それが資源を決定する大きな要因となっていること，網走湖産ワカサギの資源量は稚魚期にほぼ決定することを指摘している。今後，仔魚期から稚魚期へ移行期の生残過程の検証も合わせて重要な課題となる。

謝　辞

本研究を行うにあたり，終始御指導いただいた東京農業大学名誉教授桑原 連博士，元東京農業大学教授（故）鈴木淳志博士に感謝申し上げる。北海道立総合研究機構中央水産試験場浅見大樹博士には水温データを提供していただいた。厚くお礼申し上げる。社団法人北海道栽培漁業振興公社の今田和史氏には原稿に対し貴重なご意見をいただいた。お礼申し上げる。

引用文献

網走水産試験場．1.6 ワカサギ．平成12年度事業成績書．網走水産試験場，網走．2001；33－42.

Arai T, Yang J, Miyazaki N. Migration flexibility between freshwater and marine habitats of the pond smelt *Hypomesus nipponensis*. *J. Fish Biol.* 2006; 68: 1388－1398.

浅見大樹．網走湖産ワカサギの初期生活に関する生態学的研究．北水試研報 2004；67：1－79.

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．北海道立水産孵化場研報 1997；51：45−52.

浜田啓吉．ワカサギの生態学的研究Ⅲ．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その原因．北大水産彙報 1953；4：46－53.

Hamada K. Taxonomic and ecological studies of the genus *Hypomesus* of Japan. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 1961; 9: 1－55.

濱田啓吉．ワカサギ－弱いものは強い.「日本の淡水生物侵略と撹乱の生態学（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.

北海道立水産孵化場．網走湖ワカサギ，シラウオ資源動態調査．平成20年度事業成績書．北海道立水産孵化場，恵庭．2010；95－ 99.

伊藤嘉昭．個体の空間的分布.「動物生態学（伊藤嘉昭，山村則男，嶋田正和著）」蒼樹書房，東京．1992；37－57.

Katayama S, Saruwatari T, Kimura K, Yamaguchi M, Sasaki T, Torao M, Fujioka T, Okada N. Variation in migration

patterns of pond smelt, *Hypomesus nipponensis*, in Japan determined by otolith microchemical analysis. *Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr.* 2007; 71: 175－182.

川島隆寿．宍道湖におけるワカサギ及びシラウオの資源変動．島根水試研報 1989；6；69－80.

松本洋典．宍道湖におけるワカサギ資源の変動．島根水試研報 1994；8：171－183.

佐藤隆平．ワカサギの漁業生物学．水産増殖叢書 1954；5：1－99.

Saruwatari T, Okiyama M. Life history of shirauo, *Salangichthys microdon*, Salangidae, in a brackish lake, Lake Hinuma, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1992; 58: 235－248.

Saruwatari T. Temporal utilization of a brackish water lake, Lake Hinuma, as a nursery ground by amphidromous ayu, *Plecoglossus altivelis* (Plecoglossidae) larvae. *Env. Biol. Fish.* 1995; 43: 371－380.

Saruwatari T, Lopez JA, Pietsch TW. A revision of the osmerid genus *Hypomesus* Gill (Teleostei: Salmoniformes), with the description of a new species from the southern Kuril Islands. *Species Diversity* 1997; 2: 59－82.

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．淡水区水産研報 1961；10：1－263.

立原一憲，木村清朗．池田湖における陸封アユ仔・稚魚の成長に伴う分布と食性の変化．日水誌 1991；57：797－804.

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．博士論文, 東京農業大学，東京．2001.

虎尾　充．網走湖産ワカサギ降海移動期の発育段階と栄養状態．北海道立水産孵化場研報 2010；64：23－27.

虎尾　充．網走湖におけるワカサギの形態的・生化学的初期発育過程．北水試研報 2012；81：131－140.

虎尾　充．ワカサギ孵化仔魚の絶食耐性および網走湖流入河川からの流下生態．北水試研報 2012；82：33－40.

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 1999；56：1－117.

宇藤　均．網走湖の湖環境変動と漁業生物．陸水雑 1988；49：293－301.

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 1983；40：147－156.

宇藤　均・坂崎繁樹．網走湖産ワカサギの生活史．第3報．降海および遡河移動について．北水試研報 1987；29：1－16.

山岸　宏．諏訪湖におけるワカサギ稚魚の生態について付.諏訪湖の付栄養価の進行とワカサギ漁獲量の関係．日生態誌 1974；24：10－20.