

サケ稚魚の初生鱗形成における河川間の違いと採卵時期による影響

下田和孝¹, 渡辺智治², 安藤大成³

¹北海道立総合研究機構函館水産試験場, ²北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場,

³北海道立総合研究機構水産研究本部

Differences in early squamation of chum salmon *Oncorhynchus keta* juveniles among river populations in seasonally spawning stocks

KAZUTAKA SHIMODA^{*1}, TOMOHARU WATANABE² and DAISEI ANDO³

¹ Hakodate Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, *Hakodate, Hokkaido, 040-0051*,

² Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, *Eniwa, Hokkaido, 061-1433*,

³ Fisheries Research Department, Hokkaido Research Organization, *Yoichi, Hokkaido 046-8555, Japan*

Body size and period of early squamation in chum salmon juveniles *Oncorhynchus keta* were examined. The difference in squamation process between early- and late-run stocks (fertilized from late September to early October and from middle November to early December, respectively) were compared with juvenile fish from six rivers (Abashiri R., Shibetsu R., Tokachi R., Chitose R., Shizunai R. and Torisaki R.) in Hokkaido, Japan. The delay of early squamation was observed in the rivers where emerging juveniles were shown to have short fork length. The early squamation of late-run stocks was faster than that of early-run stocks in three rivers based on results comparing the period of fertilization. The fork length of juveniles at the first squamation day were observed to be significantly by the analysis of two-way ANOVA depending on the period of fertilization and populations in the rivers. These results suggest that the period of early squamation in chum salmon juveniles could be determined based on the body size at emergence and at the first squamation day. Body sizes can explain the differences in early squamation period between juveniles from the six rivers and during the fertilization period.

キーワード：回帰河川, サケ稚魚, 採卵時期, 初生鱗

魚類の鱗の多くは真皮から生じ、その構造から楕鱗、コズミン鱗、硬鱗、円鱗および櫛鱗に大別される。これらのうち楕鱗は軟骨魚類に、コズミン鱗は化石魚類に、硬鱗はチョウザメ類に特有で、円鱗と櫛鱗は硬骨魚類にふつうにみられる鱗である（松原ほか、1979）。円鱗と櫛鱗の大きな特徴は鱗の表面に種々の鱗紋（以下、隆起線；*circuli*）が現れることであり、これらは魚類の分類や年齢査定に広く用いられている（松原ほか、1979）。

北海道の主要な漁業資源のひとつであるサケ *Oncorhynchus keta* は円鱗を有し、これまでに、その発生に関する組織学的研究や初期発生の様相、隆起線の形成過程や年齢査定手法に関する研究が行われてきた（例え

ば、久保、1947；久保、1949；小林、1961；Yamada、1971）。これらの研究成果はサケの資源増殖事業において回帰親魚の年齢を査定する際に活用され、数十年間にわたって蓄積された年齢データは資源構造の長期的変化の把握や来遊資源量の予測に不可欠なものとなっている。また近年、鱗を用いたバックカリキュレーション法により成長履歴の推定が行われるようになり、個体レベルでの成長速度の解析手法や、稚魚の初期成長と親魚の成長履歴や回帰年齢との関連性について研究が進められている（福若・帰山、1994；安藤ほか、2016）。

一般にほとんどの魚類では卵黄吸収の終了時点で鱗は形成されておらず、その後の成長に伴って鱗の発生が進

行するが、鱗が最初に発生する時期や発生時の体サイズ、発生部位は魚種によって様々である（松原ほか, 1979）。サケに関しては卵黄吸収が終了した時点で鱗は未形成で、浮上後に最初の鱗（以下、初生鱗）が尾柄部前方の側線の上下部分に発生し、成長に伴って体の前方や上下方向に鱗形成が進行する（久保, 1949；小林, 1961）。初生鱗の発生する体サイズについてはいくつかの報告があり、久保（1949）は被鱗体長で35 mm前後、小林（1961）は被鱗体長で32～38 mm、帰山（1986）は尾又長で37～50 mmと記載している。また、初生鱗の発生する最小体サイズには時期的な違いがあり、採卵時期が遅い種苗ほど初生鱗の発生する体サイズが小さいことが報告されている（小林, 1961）。さらに、初生鱗形成時点の最小体サイズが河川によって異なることや、飼育水温が高いと小型の体サイズで早期に初生鱗が形成される傾向があることも報告されている（帰山, 1986）。

これらの知見から、サケの初生鱗が形成される体サイズや時期は、回帰河川や採卵時期、発生水温によって異なることが考えられるが、これらを包括的に扱った研究はこれまで行われていない。本報告ではこのうち回帰河川と採卵時期による初生鱗形成の違いについて明らかにするために、北海道の6河川を対象に採卵時期の異なる2群を用いて一定の水温条件下で飼育実験を行い、初生鱗の形成時期とその体サイズについて比較検討を行った。

材料および方法

サケの採卵は、前期（10月20日以前）、中期（10月21日から11月10日）および後期（11月11日以降）の3期に分けて行われている（社団法人北海道さけ・ます増殖事業協会, 2007）。このうち本研究では前期群と後期群を飼育実験の対象とし、網走川、標津川、十勝川、千歳川（石狩川支流）、静内川および鳥崎川で資源増殖用に採卵された受精卵から、それぞれ約2,000粒の供与を受け実験に用いた（Fig.1）。これらの卵のうち各群60個をホルマリンで固定し、後日卵の重量を0.001 g単位で測定し、前期群と後期群の間で平均卵重の差の有無をt検定で判定した。

受精卵の飼育は北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場で行った。河川・採卵時期毎に縦600 mm横300 mm深さ350 mmのアクリル製水槽に卵を収容し、全ての群の水温条件を加温装置により一定（平均水温10.2～10.4℃、標準偏差0.2～0.4℃）に保った。浮上後は、600個体を無作為に抽出して前述のアクリル製水槽中で一定の水温条件（平均水温10.2～10.5℃、標準偏差0.1～0.3℃）および光周期条件（飼育室の蛍光灯をタイマー

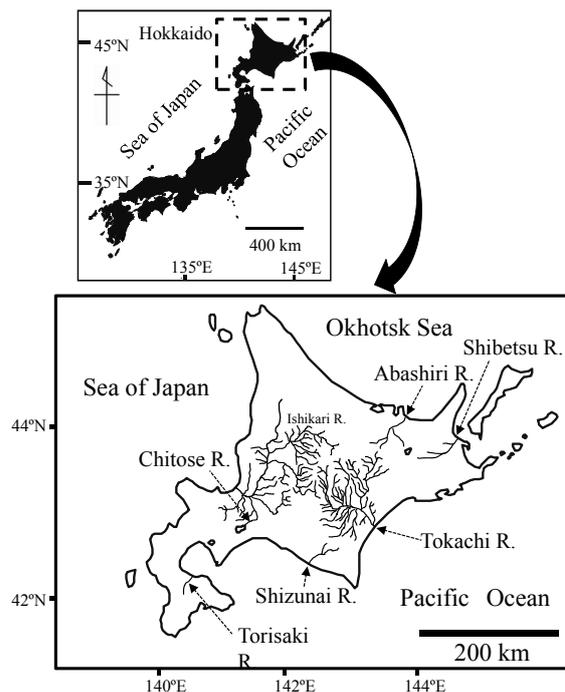


Fig.1 Map of the study area.

により毎日8:00に点灯し17:30に消灯）で飼育した。最も早期に浮上した千歳川の前期群の稚魚では魚体重の5%に相当する量の乾燥飼料（日清丸紅飼料社、ニューアルテックK-2, K-3, K-4）を毎日給餌した。この群と同じ給餌量を全ての群に適用することで、群間での給餌量を一定とした。

浮上当日から毎日10個体を無作為にサンプリングして70%エタノールで固定し、後日、鱗の観察と尾又長の測定を行った。河川毎に各測定日の平均尾又長を前期群と後期群との間でt検定により比較した。サケやカラフトマス*Oncorhynchus gorbuscha*の稚魚を用いた実験によると、エタノールで固定する前の尾又長と比較して固定後に最大で3.2%の収縮や1.8%の伸張が認められるものの、いずれも有意な差ではなかったと報告されていることから（安藤・宮腰, 2004）、本研究ではエタノール固定による尾又長の変化を考慮しなかった。

サケの鱗の形成は尾柄部前方の側線の上下の部位から始まることから（小林, 1961）、各個体の尾柄部前方の表皮を切り取ってアリザリンレッドS溶液（0.1 gのアリザリンレッドSと10 gのKOHを蒸留水1000 gで溶解したもの）を用いて30分間染色し、実体顕微鏡下で鱗の有無を判別した（Fig.2）。鱗を確認できた場合には脂鱗直下の側線上方鱗数を数え、さらに側線の直上または直下の鱗5枚について隆起線の数を計数し、鱗長（長径）および第一隆起線の長径を測定した（Fig.2）。隆起線数、鱗長および第一隆起線の長径については、鱗5枚の測定値

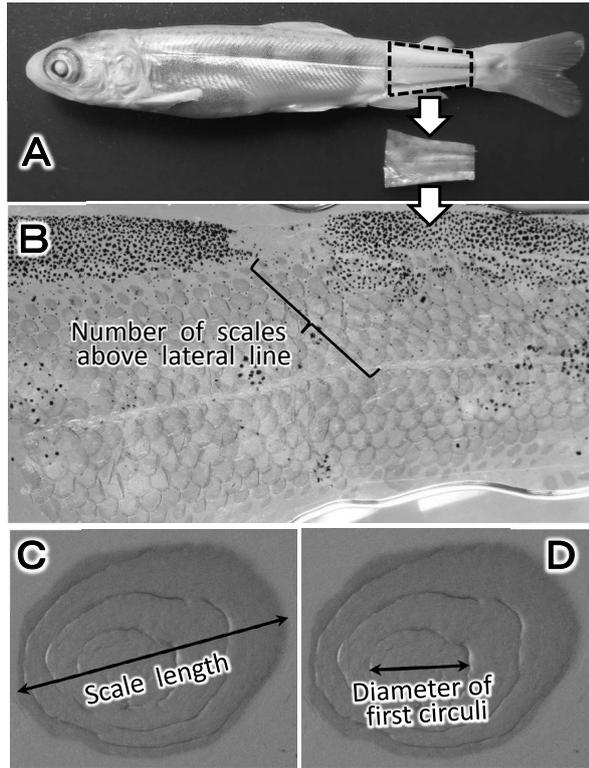


Fig. 2 Scale observation position (A), scale counting position (B), scale length measurement position (C) and diameter of first circuli measurement position (D) of chum salmon juveniles respectively.

の平均値を各個体の値として採用した。これらの測定に併せて各個体の尾叉長を測定し、尾叉長を共変量とした共分散分析により前期群と後期群の間で河川毎に鱗長を比較した。供試魚のサンプリングは浮上日を含め30日間実施したが、鱗の観察と測定は原則として浮上日から19日後までの20日間分をその対象とした。ただし、千歳川では浮上日の19日後においても鱗の形成が確認できない

個体があったことから、さらに4日間分のサンプルを観察・測定の対象とした。

側線上方鱗数と尾叉長との関係について採卵時期による違いを検討するために、同一の側線上方鱗数を持つ個体の平均尾叉長を前期群と後期群の間で河川毎にt検定で比較した。側線上方鱗を1枚のみ持つ個体は初生鱗が形成された直後であると推測されることから、本研究ではこれらの個体の体サイズを初生鱗形成時点の体サイズとみなし、その尾叉長について河川差および採卵時期による差の有無を二元配置分散分析で検討した。

鱗の隆起線数と尾叉長との関係について採卵時期による違いを検討するために、同一の隆起線数を持つ個体の平均尾叉長を前期群と後期群の間で河川毎にt検定により比較した。また、第一隆起線の平均直径について河川差および採卵時期による違いの有無を二元配置分散分析で検討するとともに、河川毎に前期群と後期群との間でt検定により比較した。

結果

体サイズの変化 実験に使用した卵の平均重量は、最も小さい千歳川の前期群で0.215 g、最も大きい十勝川の後期群で0.319 gであった (Table 1)。卵の平均重量は、網走川と十勝川では後期群の方が有意に重かったが、その他の河川では群間で違いは認められなかった (Table 1)。

各測定日における平均尾叉長の推移をFig. 3に示した。浮上時の平均尾叉長は前期群、後期群ともに千歳川で最も小さかった (前期群: 36.1 mm, 後期群: 35.9 mm)。浮上時の尾叉長が最も大きいのは鳥崎川の後期群 (39.8 mm) で、次いで静内川の両群 (前期群: 39.4 mm, 後期群: 39.1 mm) と十勝川の両群 (前期群: 38.6 mm,

Table 1 Size of chum salmon egg used in the study from six local stocks in Hokkaido, Japan

River	Stock	Egg weight (g)			t-test	
		Mean	SD	N	t	p
Abashiri R.	Early	0.252	0.026	60	-5.979	<0.001
	Late	0.284	0.032	60		
Shibetsu R.	Early	0.268	0.037	60	0.038	0.969
	Late	0.267	0.034	60		
Tokachi R.	Early	0.284	0.033	60	-5.363	<0.001
	Late	0.319	0.039	60		
Chitose R.	Early	0.215	0.033	60	-1.870	0.064
	Late	0.226	0.034	60		
Shizunai R.	Early	0.255	0.029	60	1.166	0.246
	Late	0.249	0.033	60		
Torisaki R.	Early	0.245	0.032	60	-1.943	0.054
	Late	0.257	0.034	60		

後期群:38.8 mm)で大きく,その他の河川は37.0 mm(網走川前期群)から38.3 mm(鳥崎川前期群)の範囲にあった。平均尾叉長は,網走川では浮上後5日目,8日目,10日目および14日目において後期群の方が大きかった。標津川では浮上後9日目,13日目および16日目において前期群が大きかった。十勝川では浮上後1日目,3日目,

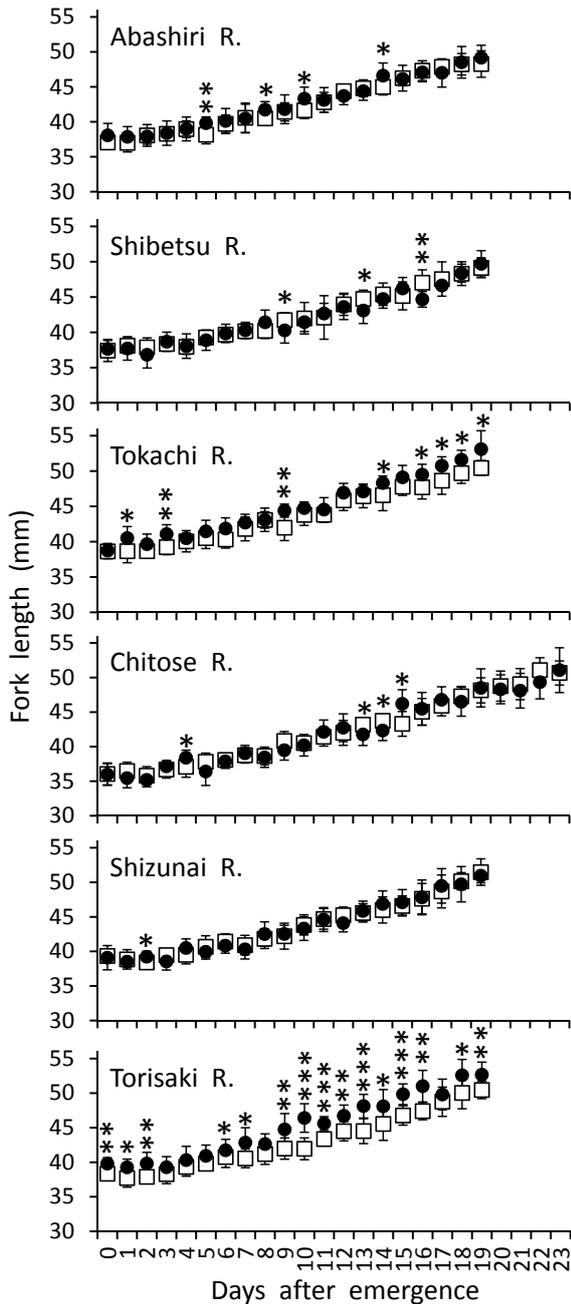


Fig.3 Daily change of mean fork length (with SD) of chum salmon juveniles. Open squares and closed circles indicate early- and late-run stocks, respectively. Asterisks show significant difference between early- and late-run stocks by t-test (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

9日目,14日目および16~19日目で後期群が大きかった。千歳川では浮上後4日目と15日目は後期群が大きかったが,13日目と14日目では前期群が大きかった。静内川では浮上後2日目のみ後期群が大きかった。鳥崎川では浮上後3~5日目,8日目および17日目を除き後期群が大きかった。

初生鱗の形成時期 鱗の発生が確認できる個体の割合(以下,鱗保有率)の変化をFig.4に示した。

網走川では前期群,後期群ともに浮上後6日目から鱗を確認できる個体が現れた。鱗保有率は,浮上後10日目から15日目にかけて後期群で高かった。鱗保有率が50%に達したのは前期群では浮上から12日目,後期群では10日目であった。鱗保有率が100%に達したのは前期群では浮上から16日目,後期群では15日目であった。

標津川では前期群は浮上後7日目から,後期群は浮上後6日目から鱗を確認できる個体が現れた。鱗保有率は,

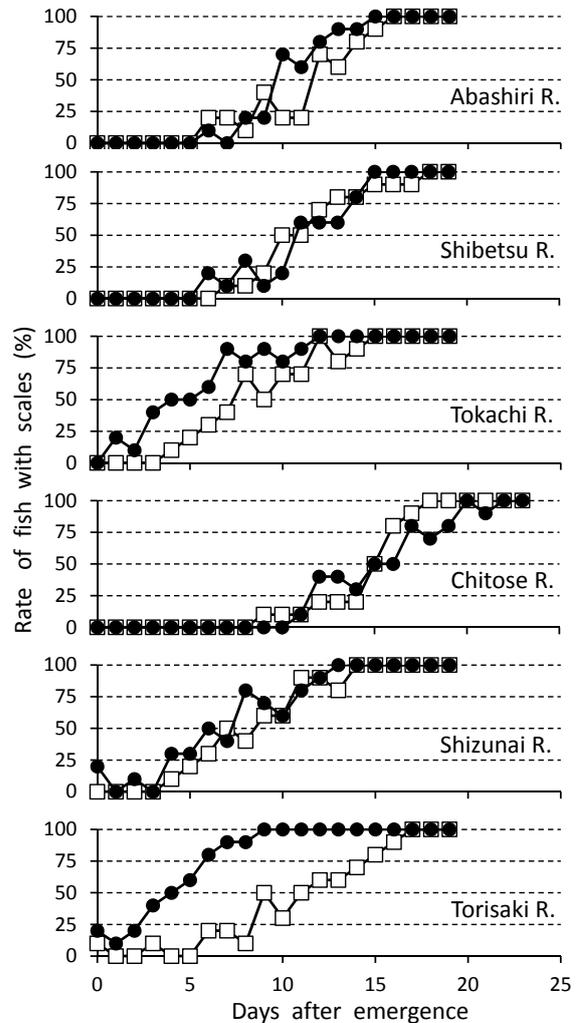


Fig.4 Daily change of the rate of fish with scales. Open squares and closed circles indicate early- and late-run stocks, respectively.

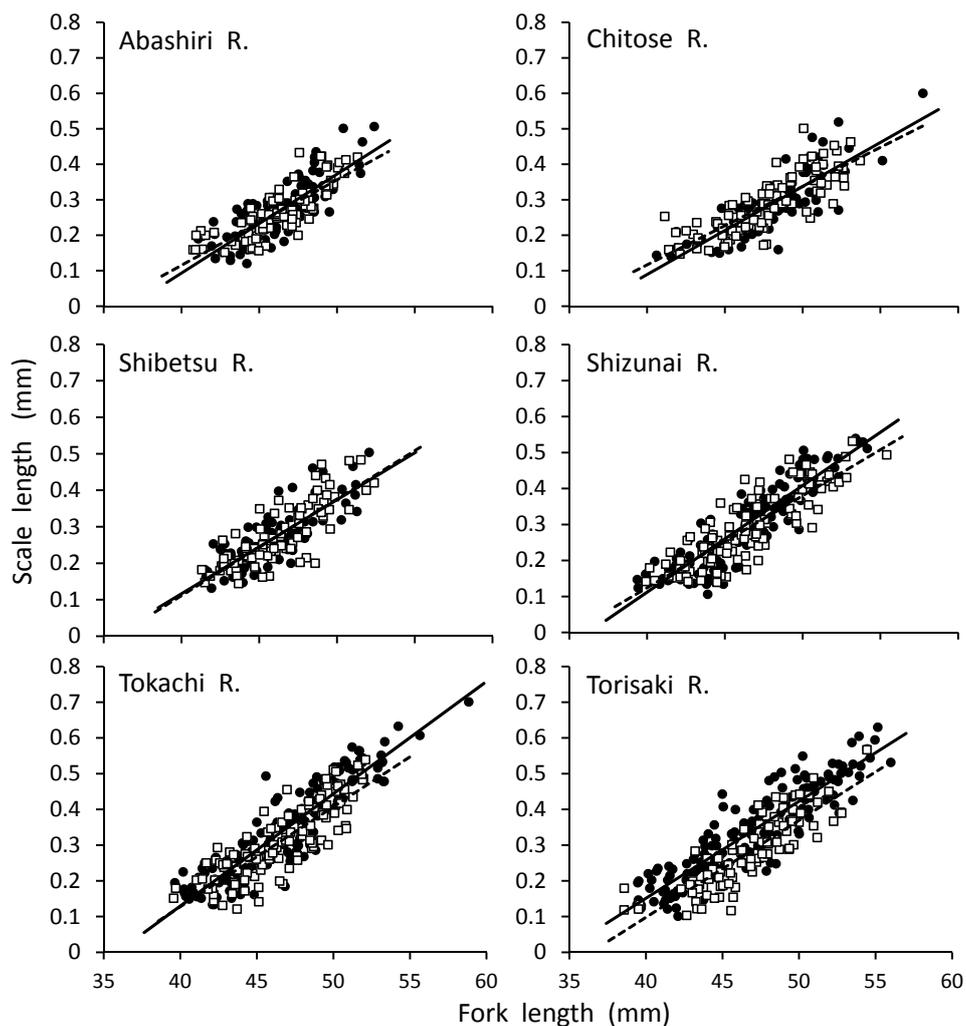


Fig.5 Relationship between fork length and scale length of chum salmon juveniles. Open squares and closed circles indicate early- and late-run stocks, respectively. Dotted lines and solid lines indicate regression line of the early- and late-run stocks, respectively.

Table 2 Results of correlation analysis (between fork length and scale length) and results of ANCOVA (covariate: fork length) between scale length of early- and late run stocks

River	Stock	Correlation analysis			ANCOVA			
		Fork length—Scale length			Test of homogeneity of slopes		Difference between stock	
		<i>r</i>	<i>p</i>	<i>n</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Abashiri R.	Early	0.810	0.001<	83	1.88	0.172	0.04	0.837
	Late	0.825	0.001<	94				
Shibetsu R.	Early	0.851	0.001<	84	0.06	0.809	0.01	0.941
	Late	0.905	0.001<	85				
Tokachi R.	Early	0.804	0.001<	113	2.75	0.098	12.51	0.001<
	Late	0.803	0.001<	146				
Chitose R.	Early	0.806	0.001<	91	1.21	0.274	0.64	0.424
	Late	0.836	0.001<	84				
Shizunai R.	Early	0.837	0.001<	113	4.39	0.037	3.59	0.059
	Late	0.913	0.001<	126				
Torisaki R.	Early	0.909	0.001<	86	0.00	0.993	54.97	0.001<
	Late	0.850	0.001<	156				

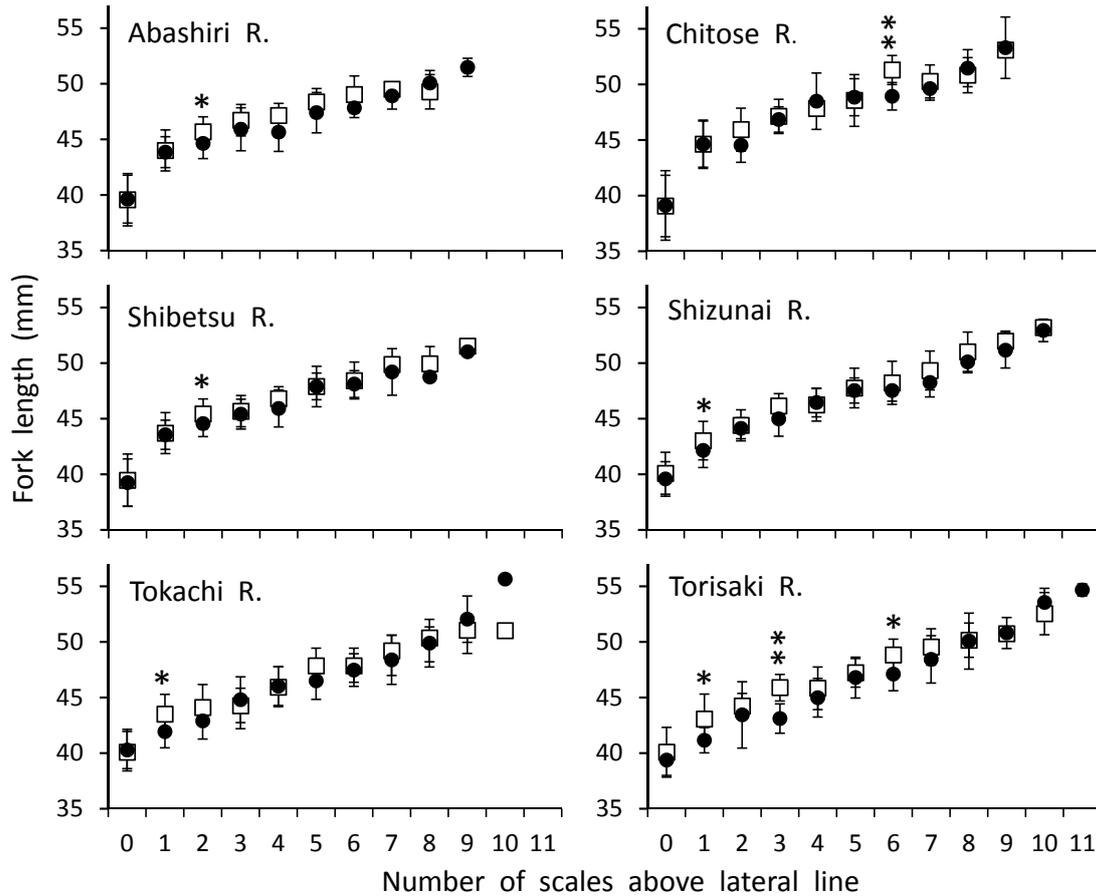


Fig.6 Relationship between the number of scales above the lateral line and mean fork length (with SD) of chum salmon juveniles. Open squares and closed circles indicate early- and late-run stocks, respectively. Asterisks show significant difference between early- and late-run stocks by t-test (* $p<0.05$, ** $p<0.01$).

浮上後9日目から15日目にかけて群間で明確な違いはみられず、鱗保有率が50%に達したのは前期群では浮上から10日目、後期群では11日目であった。前期群は浮上後18日目に、後期群は15日目に鱗保有率100%となった。

十勝川では前期群は浮上後4日目から、後期群は浮上の翌日から鱗を確認できる個体が現れた。鱗保有率は、浮上後14日目まで後期群で高く推移し、鱗保有率が50%に達したのは前期群では浮上から8日目、後期群では4日目であった。両群ともに浮上から12日目に鱗保有率が100%に達した。ただし、前期群の鱗保有率は13日目と14日目にそれぞれ80%と90%に低下した後、15日目に再び100%となった。

千歳川では前期群は浮上後9日目から、後期群は浮上後11日目から鱗を確認できる個体が現れた。鱗保有率は、浮上後11日目から17日目にかけて群間で明確な違いはみられず、鱗保有率が50%に達したのは両群ともに浮上から15日目であった。前期群は浮上後18日目に、後期群は20日目に鱗保有率が100%となった。

静内川では前期群は浮上後4日目から、後期群は浮上

当日に鱗を確認できる個体が現れた。鱗保有率は、浮上後6日目までは後期群でやや高く推移したものの、7日目から12日目にかけて群間で明確な違いはみられず、鱗保有率が50%に達したのは前期群では浮上から7日目、後期群では6日目であった。前期群は浮上後14日目に、後期群は13日目に鱗保有率が100%となった。

鳥崎川では両群ともに浮上当日に鱗を持つ個体が確認された。鱗保有率は、浮上後15日目まで後期群で高く、鱗保有率が50%に達したのは前期群では浮上から9日目、後期群では4日目であった。前期群は浮上後17日目に、後期群は9日目に鱗保有率が100%となった。

このように、標津川、千歳川および静内川では前期群と後期群の間で鱗保有率の推移に大きな違いは認められなかったが、網走川、十勝川および鳥崎川では鱗保有率が後期群で高く推移する傾向が見られた。また、千歳川は他の河川と比べて鱗形成の開始時期が遅いという特徴があった。

尾叉長と鱗長との関係 各河川における尾叉長と鱗長との関係をFig.5に示した。共分散分析によると、静内川

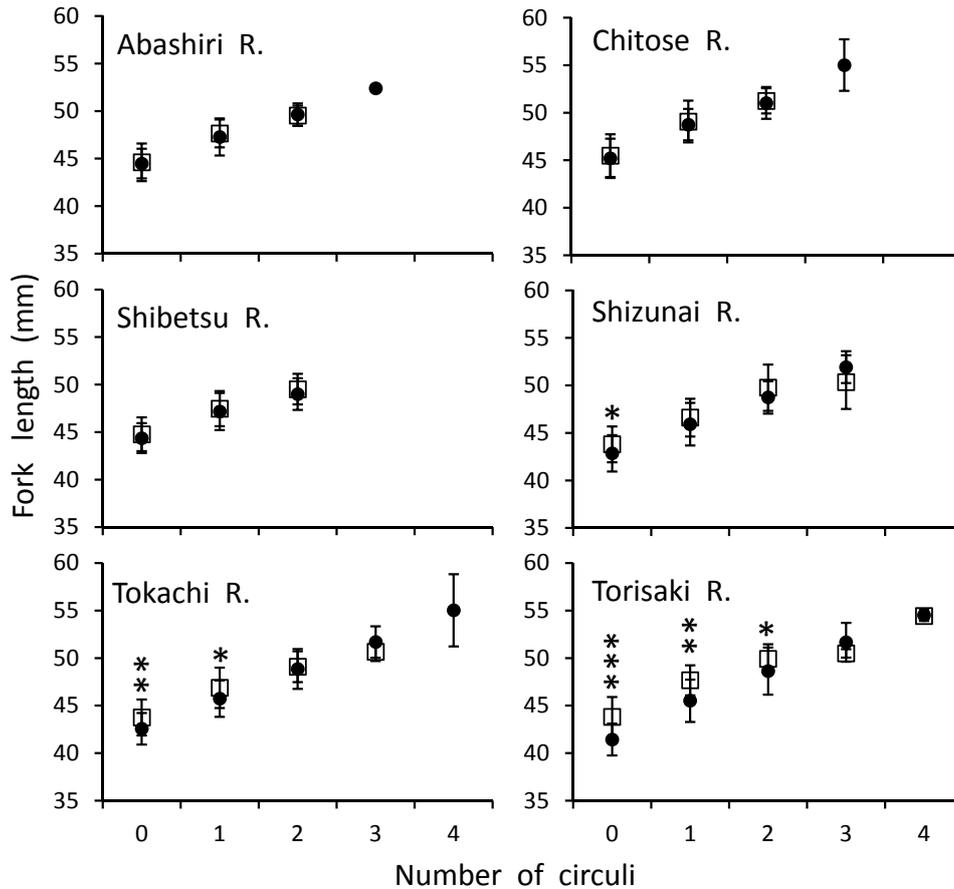


Fig.7 Relationship between the number of scale circuli and mean fork length (with SD) of chum salmon juvenile. Open squares and closed circles indicate early- and late-run stocks, respectively. Asterisks show significant difference between early- and late-run stocks by t-test (* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$).

では平行性の検定が有意であり、後期群の方が回帰直線の傾きが急であると判定された (Table 2)。十勝川と鳥崎川では群間での差の検定が有意であり、尾叉長が同じ場合には後期群の方が大きな鱗を持つものと判定された (Table 2)。

側線上方鱗数と尾叉長との関係 各河川における側線上方鱗数と尾叉長との関係をFig. 6に示した。側線上方鱗数は最も多い個体で11枚であった。側線上方鱗数毎の平均尾叉長はいずれの河川においても前期群の方がわずかに大きい傾向が見られ、網走川の鱗数2枚、標津川の鱗数2枚、十勝川の鱗数1枚、千歳川の鱗数6枚、静内川の鱗数1枚、鳥崎川の鱗数1枚、3枚および6枚において有意差が認められた。

側線上方鱗を1枚のみ持つ個体の平均尾叉長は、河川差と採卵時期による差は有意であったが交互作用は認められなかった (二元配置分散分析, 河川差: $F=12.00$, $p < 0.001$, 回帰時期差: $F=12.28$, $p < 0.001$, 交互作用: $F=2.11$, $p=0.064$)。側線上方鱗を1枚のみ持つ個体の平均尾叉長は、前期群では千歳川が最も大きく (44.6 mm),

続いて網走川 (44.0 mm), 標津川 (43.7 mm), 十勝川 (43.5 mm), 鳥崎川 (43.1 mm), 静内川 (43.0 mm) の順に大きかった。後期群も同様に千歳川が最も大きく (44.6 mm), 続いて網走川 (43.8 mm), 標津川 (43.6 mm), 静内川 (42.2 mm), 十勝川 (41.9 mm), 鳥崎川 (41.2 mm) の順に大きかった。

隆起線の数と尾叉長との関係 鱗の隆起線数と尾叉長との関係をFig. 7に示した。隆起線数は最も多い個体で4本であった。隆起線数毎に平均尾叉長を比較すると後期群の方が小さい傾向が見られ、十勝川では隆起線数0本および1本において、静内川では隆起線数0本において、鳥崎川では隆起線数0本, 1本および2本において有意差が認められた。

第一隆起線の直径 二元配置分散分析によると第一隆起線の平均直径 (Fig. 8) は、採卵時期による差と河川差の双方が有意であった (回帰時期差: $F=55.89$, $p < 0.001$, 河川差: $F=32.56$, $p < 0.001$)。交互作用も有意であったが、そのF値は河川差や採卵時期による差と比べて低かった ($F=2.45$, $p=0.033$)。採卵時期間の比較では、標津川,

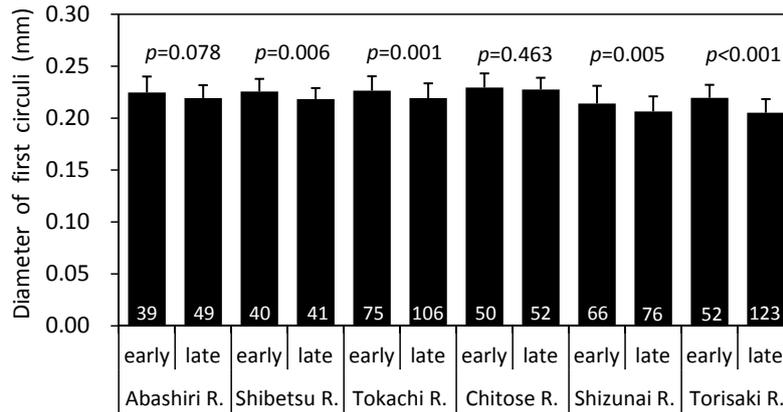


Fig.8 Mean diameter of first circulus (with SD) of chum salmon juvenile scales. Values above the bars show p-values of t-test between early- and late-run stocks. Values in bars are sample size.

十勝川, 静内川および鳥崎川で後期群が前期群よりも有意に小さかった (Fig.8)。河川間の比較では, 前期群では千歳川が0.229 mmで最も大きく, 続いて十勝川 (0.227 mm), 標津川 (0.226 mm), 網走川 (0.225 mm), 鳥崎川 (0.220 mm), 静内川 (0.214 mm) の順に大きかった。後期群も同様に千歳川が0.228 mmで最も大きく, 続いて網走川と十勝川 (ともに0.219 mm), 標津川 (0.218 mm), 静内川 (0.206 mm), 鳥崎川 (0.205 mm) の順に大きかった。

考 察

本研究の結果によると浮上から初生鱗形成までの経過日数には河川による違いが認められ, 初生鱗を確認できる個体が現れたのは, 千歳川では浮上から9~11日目であったのに対し, 網走川と標津川では浮上から6~7日目, 十勝川, 静内川および鳥崎川では浮上から4日目よりも前であった (Fig.4)。浮上時の尾叉長は, 初生鱗の形成が最も遅い千歳川で最も小さく, 次いで網走川と標津川で小さく, 十勝川, 静内川および鳥崎川はいずれも大型であった (Fig.3)。これらのことは, 浮上時の体サイズが小さいほど初生鱗形成までの所要日数が長くなることを示し, 浮上時の体サイズの違いが初生鱗形成時期の河川差を生み出す一因であると考えられる。

本研究では初生鱗形成時点の体サイズを直接測定することはできなかったが, 側線上方鱗を1枚のみ持つ個体は初生鱗が形成された直後であると推測されることから, これらの個体の体サイズを初生鱗形成時点の体サイズ (以下, 初生鱗形成体サイズ) とみなした。側線上方鱗を1枚のみ持つ個体の平均尾叉長に河川差が認められたことから (Fig.6), 初生鱗形成体サイズが異なることも

また初生鱗形成時期の河川差を生み出す一因であると考えられる。

すなわち, 初生鱗の形成時期は浮上時の体サイズと初生鱗形成体サイズとの差の大きさによって決まり, この差が大きいくほど浮上から初生鱗形成までの間の所要日数が長くなると考えられる。例えば, 初生鱗の形成時期が最も遅い千歳川は浮上時の体サイズが最も小さいが, 同時に初生鱗形成体サイズは他の河川よりも大きいため, 浮上時の体サイズと初生鱗形成体サイズとの差が大きい。このように千歳川では浮上時の体サイズが小さいことに加えて初生鱗形成体サイズが大きいことで, 初生鱗の形成時期がよりいっそう遅くなっていると考えられる。

初生鱗の形成時期は同一河川の前期群と後期群との間でも違いが認められる場合があった。十勝川と鳥崎川では浮上から15日目にかけての鱗保有率が後期群で高い傾向が認められた (Fig.4)。両河川では初生鱗形成体サイズが後期群で小さい傾向が認められるとともに (Fig.6, 十勝川前期群: 43.5 mm, 十勝川後期群: 41.9 mm, 鳥崎川前期群: 43.1 mm, 鳥崎川後期群: 41.2 mm), 鳥崎川では浮上時の尾叉長が後期群で大きい傾向が認められた (Fig.3, 前期群: 38.3 mm, 後期群: 39.8 mm)。これらの河川では, 浮上時の体サイズと初生鱗形成体サイズとの差が後期群において小さいことで, 後期群の初生鱗の形成時期が前期群よりも早くなっていると考えられる。

側線上方鱗を1枚のみ持つ個体の体サイズが後期群で小さい傾向は静内川においても認められた。静内川, 十勝川および鳥崎川では第一隆起線の直径が後期群で小さく (Fig.8), 鱗の隆起線数と尾叉長との関係においては, 隆起線数0本または1本の個体の平均尾叉長が後期群で小さい傾向が認められた (Fig.7)。鱗の隆起線は鱗の形成過程で生じる骨基質の部分的な肥厚であり (Yamada,

1971), その形成は体成長と関係していることから (Fukuwaka and Kaeriyama, 1997), これら3河川の後期群では前期群よりも小さな体サイズで隆起線の形成が始まると推察される。また, 十勝川と鳥崎川では尾又長が同じ場合には後期群は前期群よりも大きな鱗を持つ傾向が認められ, 静内川では鱗長と尾又長との回帰直線の傾きが後期群で急であった (Fig.5)。これら3河川においては鱗の微細構造の発達や鱗全体の発達が後期群で早く進行すると考えられる。

本研究と同一の実験群を用いてサケ稚魚の成長に伴う体色の変化を調べた報告では, 静内川を除く5河川においては成長に伴う体色の銀白化の進行が後期群で早いことが示されている (下田ほか, 2018)。一方, 今回の結果は, 十勝川と鳥崎川の鱗の発達が後期群で早い点では下田ほか (2018) と同様であったが, 静内川に関しては前期群の方が体色の銀白化が早いことをこの報告では示しており本研究の結果とは矛盾する。ただし, 双方の結果を詳しく対比すると, 静内川においても浮上時点の体色は後期群の方が白色度を示すL値が高く, その1週間後には両者の違いは認められなくなり, さらに1週間後には前期群のL値が高くなっている (下田ほか, 2018)。また, 今回の結果では浮上後1週間までの鱗保有率は後期群の方がやや高く推移し, その後両者の違いは認められなくなった (Fig.4)。つまり, 浮上から1週間以内に関しては静内川においても鱗形成と体色変化に同調性が見られ, いずれも後期群で早く進行するものと推察される。

その他の3河川 (千歳川, 標津川および網走川) については, 各河川につき一部の測定項目に関して後期群の方が前期群よりも鱗の形成や微細構造の発達が早いことを示す結果が得られた。例えば, 鱗保有率の変化に関しては網走川において浮上後10日目から15日目にかけて後期群で高く推移していた (Fig.4)。側線上方鱗数と尾又長との関係においては, 網走川と標津川では鱗数2枚において, 千歳川では鱗数6枚において後期群の方が尾又長が小さく (Fig.6), また, 第一隆起線の直径は標津川において後期群で小さい傾向が認められた (Fig.8)。体色の銀白化に関してはこれら3河川においても後期群で早く進行すると報告されている (下田ほか, 2018)。

以上の結果および考察は, 6河川ともに鱗の形成と体色の銀白化との間には概ね同調性があり, 両者はいずれも後期群で早く進行する傾向があることを示唆している。北海道におけるサケの孵化放流事業では, 沿岸水温が5℃から13℃となる時期が高い初期生残を期待できるとされるが, その期間は1か月~2か月間程度であり親魚が河川回帰する期間が3か月以上 (9月上旬~11月以降) に

及ぶのと比べて短い (社団法人北海道さけ・ます増殖事業協会, 2007)。このため, 後期群は前期群と比べて飼育に充てられる期間が短く, 放流時の体サイズが小さくなりやすいと考えられる。また, 野生魚に関しては, 産卵河川の冬期間の水温が地下水や湧水を使用する孵化場の飼育水温よりも通常低いため, 後期群の浮上時期はさらに遅くなり, 降海時の体サイズは後期群の放流魚よりも小さいことが推察される。後期群の小型の稚魚が外敵の多い海洋で生活するうえで, 発達した鱗による防御や銀白の保護色が生残率を高めるのに役立つものと推測され, そうした特性を備えた個体が自然選択を受けた結果, 後期群の鱗形成や体色の銀白化が前期群よりも早く進行するようになったのかもしれない。

本研究の結果および考察は, サケの初生鱗の形成時期が浮上時の体サイズと初生鱗形成体サイズによって決まり, 両者が河川や採卵時期により異なることが初生鱗形成時期の河川差や採卵時期による違いを生み出すと要約できる。このうち浮上時の体サイズについては, 卵サイズや卵発生時の水温や流速などによって変化する可塑的な形質であると推測される。一方, 初生鱗形成体サイズに関しては, 本研究では一定の飼育条件で実験を行ったにも関わらず, 側線上方鱗を1枚のみ持つ個体, すなわち初生鱗形成直後に相当する個体の体サイズが河川や採卵時期によって異なっていた。このことは初生鱗形成体サイズが遺伝性を有する可能性を示唆している。ただし, 帰山 (1986) は飼育水温が高いと小型の体サイズで早期に初生鱗が形成される傾向があることを報告しており, 初生鱗形成体サイズが水温条件によって変化するという可塑性を有する可能性も考えられる。これらの可能性を実験的に検証することで, 初生鱗形成の時期や初生鱗形成体サイズの多様性が生じるメカニズムを明らかにできると期待される。

謝 辞

本研究の実施にあたり, 一般社団法人十勝釧路管内さけ・ます増殖事業協会, 一般社団法人日本海さけ・ます増殖事業協会, 一般社団法人根室管内さけ・ます増殖事業協会, 一般社団法人日高管内さけ・ます増殖事業協会, 一般社団法人北見管内さけ・ます増殖事業協会および一般社団法人渡島管内さけ・ます増殖事業協会の職員の皆様に多大なご協力を頂きました。卵や仔稚魚の飼育管理にあたっては, さけます・内水面水産試験場の櫻井陽介氏にご尽力頂きました。ここに記して厚くお礼申し上げます。

引用文献

- 安藤大成, 宮腰靖之. 固定方法の違いによるサケ・マス稚幼魚の体サイズ変化. 北海道立水産孵化場研究報告 2004 ; 58 : 17-32.
- 安藤大成, 下田和孝, 隼野寛史, 宮腰靖之. サケ雄親の回帰年齢が稚魚の初期成長に影響する可能性. 日本水産学会誌2016 ; 82 : 298-305.
- 福若雅章, 帰山雅秀. 鱗解析によるサケ幼魚の成長速度の計算法. 北海道さけ・ますふ化場研究報告1994 ; 48 : 1-9.
- Fukuwaka M, Kaeriyama M. Scale analysis to estimate somatic growth in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1997 ; 54 : 631-636.
- 小林哲夫. サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum) の年齢, 成長並びに系統に関する研究. 北海道さけ・ますふ化場研究報告1961 ; 16 : 1-102.
- 久保達郎. 鱗相より見た鮭の生態 (I). 北海道さけ・ますふ化場研究報告1947 ; 2 : 16-25.
- 久保達郎. 鱗相より見た鮭の生態 (II) 網走川, 常呂川の鮭の成長. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1949 ; 4 : 79-94.
- 帰山雅秀. サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum) の初期生活に関する生態学的研究. 北海道さけ・ますふ化場研究報告1986 ; 40 : 31-92.
- 松原喜代松, 落合 明, 岩井 保. 「魚類学 (上)」 恒星社厚生閣, 東京. 1979.
- 下田和孝, 渡辺智治, 安藤大成. サケ親魚の回帰時期による稚魚の体色の銀白化の違い. 北海道水産試験場研究報告2018 ; 94 : 41-46.
- 社団法人北海道さけ・ます増殖事業協会. 「さけ・ますふ化放流事業実施マニュアル」 社団法人北海道さけ・ます増殖事業協会, 札幌. 2007.
- Yamada J. A fine structural aspect of development of scales in the chum salmon fly. *Bull. Jap. Soc. Fish.* 1971 ; 37 : 18-29.