

# 石狩川下流域および沿岸域に分布するシラウオの資源生態学的研究\*<sup>1</sup>

山口 幹人\*<sup>2</sup>

Biological studies on the resource of Shirauo, *Salangichthys microdon*, in the Ishikari River system and its adjacent nearshore sea area\*<sup>1</sup>

Motohito YAMAGUCHI\*<sup>2</sup>

The shirauo, *Salangichthys microdon*, is a fish with a one-year lifespan, a slender, semitransparent body (7-8 cm), and is an important marine resource. The fish inhabit brackish waters, lagoons, and estuaries in Japan. Adult shirauo are caught in gill nets in shallow water near or in the estuary of the Ishikari River on the west coast of Hokkaido in the spawning season between May and June, and young shirauo (3-6 cm) are caught in beach seines in an oxbow lake off the main stream between September and November. Because catches in these waters have been low in recent years, planning for stock enhancement is needed. To this end, I studied the biology of the shirauo, including the structure of the resource and their reproduction.

Between May and July of both 1994 and 1995, I collected many eggs attached to grains of sand in shallow water (<1.5 m depth) in the estuary, but only 2 eggs from the oxbow lake. This shows clearly that the main spawning ground is the estuary.

Young fish reached 11 km from the river mouth in the main stream, and the middle basin of the oxbow lake. They stayed in the main stream between June and August and in the oxbow lake between July and November. I collected more in the lake than in the river. Therefore, most shirauo hatch out in the estuary, enter the river, migrate to the oxbow lake, and later return to the sea. On the other hand, I collected many young fish in the estuary and nearshore waters between August and November. This suggests the existence of another group that does not migrate in summer and fall. The evidence suggests that shirauo pass the winter in the sea, because two males were captured by trawler offshore in February.

Hatchlings measure about 5 mm in body length between May and June, but grow rapidly, reaching 40-60 mm by November. Fish grew slightly faster in the oxbow lake than in the estuary. Growth slowed in winter, and females were larger than males after winter.

The Sr:Ca ratios of the otoliths of 98 individuals were measured. A life in fresh water gives a lower Sr:Ca ratio than a life in salt water. Profiles of the Sr:Ca ratios during the life history showed two different patterns. One was characterized by a high (slightly fluctuating) Sr:Ca ratio throughout the life history; the other showed an initial high Sr:Ca ratio followed by a lower value later in life. The former pattern suggested estuary-sea residents, and the latter, upstream migrants. These findings show that estuary-sea residents and upstream migrants occurred together in space and time.

The critical swimming speed (CSS) of shirauo was estimated as the endurance speed of fish swimming in a tunnel apparatus designed to measure stamina. The CSS is likely to determine the extent of migration upstream. Minimum, maximum, and mean CSSs of adults were 11.3, 21.0, and 16.8 cm/s. Because the flow velocity of the main stream of the Ishikari River is usually 0.5-1.0 m/s, this would make it difficult for juvenile shirauo to migrate upstream against the flow. But it is likely that shirauo migrate upstream in the salt wedge in the main stream, where the flow is very slow, because many juveniles were collected there between June and August 1996.

Juvenile shirauo moved into the oxbow lake through the Shibi Canal after reaching the mouth of the canal, 5.5 km from the river mouth, in July. To see how they moved into the oxbow lake through the canal, I recorded water current and daily

---

報文番号 A395 (2006年1月30日受理)

\*1 東北大学審査学位論文を基本とし, その一部を改変した。

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

change in fish distribution in the canal in July of 1995 to 1997. The vertical and horizontal distributions of juveniles were determined mainly by the direction of flow. The distributions suggested two immigration mechanisms. In one, juveniles stay around the canal mouth in the main stream during ebb tide, and are carried into the lake by the fast flood tide in the deeper layer in the center of the canal. In the other, juveniles stay near the bank of the canal to avoid the fast flow during the ebb tide, and concentrate in the center with the fast flow of the flood tide.

Numerical simulation by a box model was conducted to test these two immigration mechanisms. Three swimming behaviors were numerically simulated: (1) coming near the bank during ebb tide, (2) moving away from the bank during flood tide, and (3) staying around the mouth of the canal in the main stream during ebb tide. Passive movements of fish were dependent on water circulation. The simulation appropriately reproduced some characteristics seen in the field survey. The results suggested that staying around the mouth of the canal in the main stream during ebb tide is the most efficient behavior to move into the oxbow lake.

A video recording of the behavior of 50 adult shirauo in a 1-t aquarium was analyzed to reveal their spawning behavior. During mating, a female descended from her usual circular swimming in the upper layer to the bottom layer. Males assessed each other while crowded around the female and competed physically for the female, until a mating pair formed. The paired female led the male upward, and they spawned and ejaculated. Shirauo show a unique spawning behavior in which a pair shake their bodies and the male sticks his gonopore into the female's while using his anal fin scales as a sucker. Spawning and ejaculation had a low success rate, maybe due to the female's mate choice. Females repeatedly spawned a small number of eggs in repeated matings.

A pair of shirauo in a 200-L aquarium spawned about 2000 eggs in 4 batches from 22 May to 8 July in 1996. Batches were spawned at intervals of 8-11 days. Estimated batch sizes were 586 to 761. Each batch ended 29 spawning behaviors over about 7 hours, during which the whitish swelling in the female's abdominal cavity which indicates mature eggs decreased in size and finally disappeared. With feeding, the whitish swelling gradually increased in size again until the following batch was spawned. This confirms that female shirauo can repeatedly produce mature eggs and spawn several times during a spawning season.

The sex ratio in the spawning ground during the spawning season was controlled by two factors: a decrease in the number of males from high to low during the spawning season, and an increase in females during full-moon and new-moon and a decrease at other times. The female gonadal size index (GSI) increased till late May and then decreased, and increased during full-moon and new-moon and decreased at other times. These results suggest that males come to the spawning ground earlier than females, but their numbers decrease through male-male competition; there is peak of spawning in late May; and females come to the spawning ground on the spring tide.

Two migration groups of shirauo inhabit the Ishikari River system and adjacent sea area: an amphidromous type, which the present study has shown for the first time, and an estuary-sea type, which is known from the Yura River in Kyoto prefecture and the Muromi River in Fukuoka prefecture. The amphidromous type may have an advantage: in using calm waters such as the oxbow lake, where food is abundant, they need less energy for swimming against the current, so they grow faster. However, I believe that the shirauo adopted an amphidromous habit not because of these advantages, but as a result of finding calm waters upstream. The formation of a salt wedge when fish hatch supports this scenario.

The oxbow lake is important for stock enhancement, because the catch of shirauo is large in other river systems with calm waters such as Takase River system (Lake Ogawara) in Aomori prefecture, Tone River system (Lake Kasumigaura) in Ibaraki prefecture and Abashiri River system (Lake Abashiri) in Hokkaido prefecture. Thus, it is necessary to save the amphidromous type for stock enhancement in the Ishikari River, as shown by the positive correlation between the catch in the oxbow lake in fall and in the estuary in the next spring (except in the 1993 year class). On the other hand, a Ricker-type relationship was found between the catch in the estuary in spring and the catch in the oxbow lake in the next fall (except in 1993). This suggests that reproduction of shirauo is controlled mainly by its density, and secondarily by depletion during migration or by conditions during the run upstream. Because the present level of the shirauo resource is much lower than the peak on the Ricker curve, the adult resource must be raised to two to three times the present level for effective maintenance of the resource.

So it is important to control the catch of adults as well as young for stock enhancement. Stock might be enhanced in one or more of the following ways: (1) Don't fish early in the spawning season, so the shirauo will spawn again. (2) Don't fish late in the spawning season so as to avoid catching females. (3) Don't fish during a spring tide, when many females come to spawn and their GSI is high. (4) Don't fish when conditions allow amphidromous fish to run upstream. It will be necessary to find the most effective combination of these strategies by trial and error through fishery management.

キーワード：シラウオ，石狩川，分布回遊，資源構造，遡上機構，再生産，資源管理

序 論

石狩川下流域および河口周辺沿岸域にはシラウオ (*Salangichthys microdon*) が分布し、漁獲対象となっている。しかし、近年その漁獲量は低調に推移しており、資源管理型漁業の確立が求められている。本研究は、石狩川水系のシラウオ資源を管理・回復させるための生態的知見を得ることを目的に実施した。

雌の抱卵数は400~2,700個でGSIは30%以上に達するが、雄のGSIは1%前後である<sup>3)</sup>。卵はその直径が0.9~1.0 mmの沈性粘着卵で、卵門から十数本の付着糸がのびている<sup>4)</sup>。また、Saruwatari<sup>3)</sup>は1987年春季に、北浦、宍道湖、霞ヶ浦、十三湖、八郎潟、三方湖、小川原湖、澗沼、揖斐川において、成魚の標準体長と体重を比較し、揖斐川を除いて、体長、体重とも雌の方が有意に大きいことを報告している。

シラウオ科魚類は極東の固有種で4属11種が報告されている<sup>5)</sup>。日本周辺にはアリアケシラウオ (*Salanx ariakensis*)、アリアケヒメシラウオ (*Neosalanx regain*)、シラウオ、イシカワシラウオ (*Salangichthys ishikawae*) の4種が分布している<sup>5,6)</sup>。この内アリアケヒメシラウオとアリアケシラウオの2種は、それぞれ九州の有明海に注ぐ筑後川と緑川下流の感潮域、および有明海のみに生息する希少種で<sup>7)</sup>、環境庁によるレッドデータブックで絶滅危惧種に指定されている。イシカワシラウオは和歌山県以北の太平洋沿岸に生息し<sup>6,8)</sup>、船曳網や刺し網で漁獲されている<sup>9-11)</sup>。

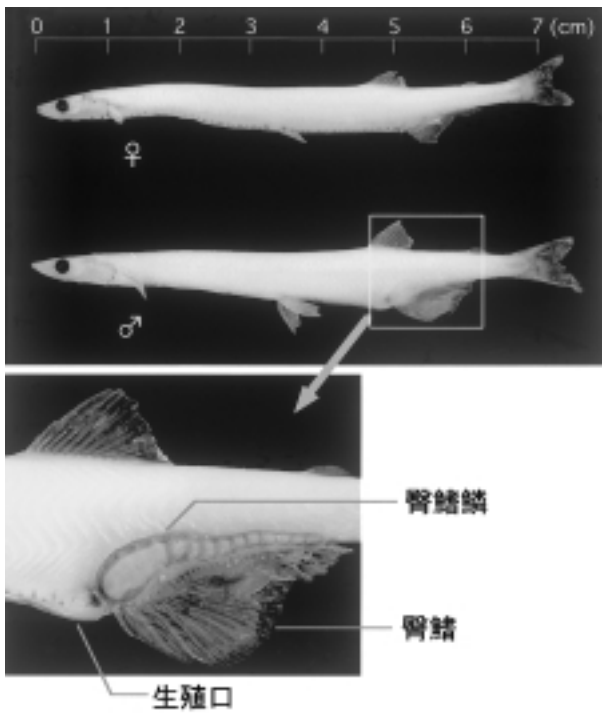


図1 シラウオの体型と臀鰭鱗

シラウオは、体長7~8 cm台の細長い体を持つ(図1)。その体は生体あるいは死亡直後には半透明であるが、その後白くなる<sup>1)</sup>。頭部は高さよりも幅の方が長く、雄の臀鰭基部にある左右各一列、16~18枚の臀鰭鱗を除いて、全ての鱗を欠く。寿命は満1年で、幼形成熟する魚種である。また雄の胸鰭、腹鰭は雌よりも大きく尖り、臀鰭も大きい<sup>2)</sup>。その他、雄の生殖口付近が下方に突出する、生殖口付近の黒い斑紋が雌よりも雄の方が大きいといった二次性徴が認められる。

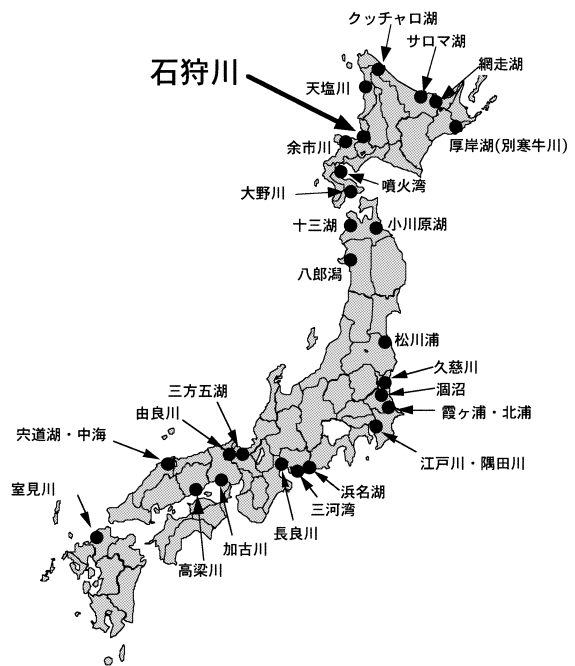


図2 シラウオの分布

シラウオは4種の中で最も分布域が広く、日本列島沿岸域を含む朝鮮半島からサハリン沿岸に分布する<sup>1,6)</sup>。日本ではクッチャロ湖(西内私信), サロマ湖(湧別町漁獲統計), 網走湖<sup>12,13)</sup>, 厚岸湖(北海道漁獲統計), 小川原湖<sup>14)</sup>, 十三湖, 八郎潟<sup>15)</sup>, 三方五湖, 宍道湖・中海<sup>2,16)</sup>, 松川浦<sup>17)</sup>, 湊沼<sup>3,18)</sup>, 霞ヶ浦・北浦<sup>19,20)</sup>, 浜名湖などの海跡湖や, 余市川<sup>21,22)</sup>, 函館大野川<sup>23)</sup>, 由良川<sup>24)</sup>, 室見川<sup>25)</sup>, 久慈川, 江戸川・隅田川<sup>26)</sup>, 長良川<sup>27)</sup>, 加古川<sup>28)</sup>, 高梁川<sup>4,29)</sup>などの河川河口域, 噴火湾, 三河湾<sup>30)</sup>などの内湾沿岸域に分布することが知られている(図2)。これらの水域は基本的に海水と淡水双方の影響をうける汽水域である。

本研究を実施した石狩川は, 北海道中央部の大雪山系に源を発し, 上川盆地を経て, 石狩平野を南下した後に西方に流れを転じて石狩湾最奥部に注いでいる全長268 km, 流域面積14,250 km<sup>2</sup>の北海道随一の河川である(図3)。石狩湾は北海道西岸のほぼ中央, 北緯43°10'~40' 東経140°30'~141°30' に位置し, 西を積丹半島, 北を雄冬岬に

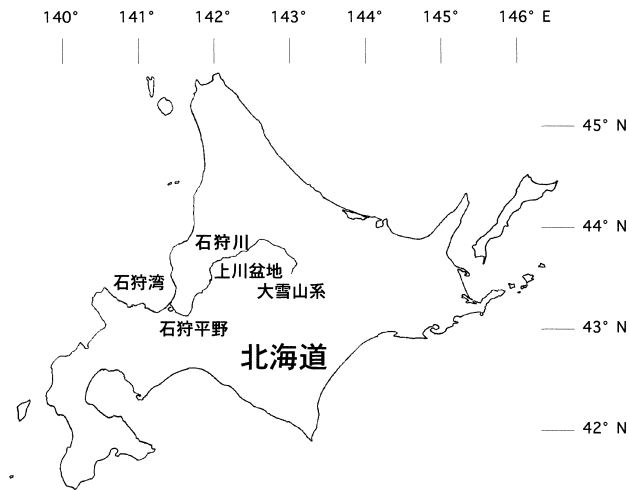


図3 石狩川の流路

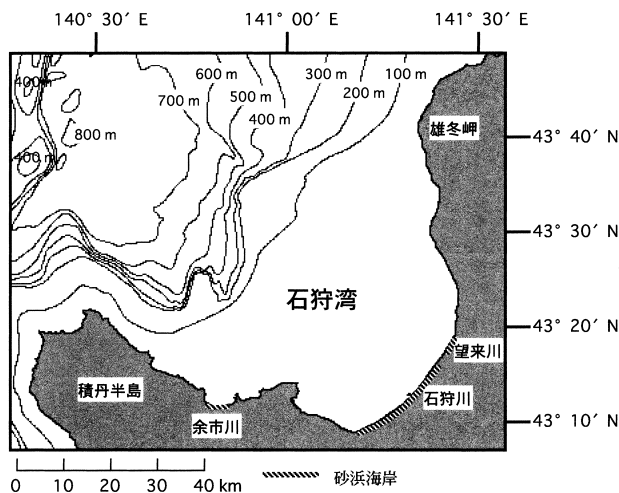


図4 石狩湾の位置と海底地形

囲まれ, 北西方向に広く開放している(図4)。湾奥の石狩平野に接した部分には石狩川河口を含む約20 kmの砂浜海岸が広がっている。その他にも余市川, 望来川などの河口周辺にも砂浜がみられるが, それ以外は岩礁海岸である。湾内の海底地形は, 湾奥から湾口にかけては比較的なだらかであるが, 湾口近くで水深100 mに達した後は, 急速に水深が増加する。基本的には高塩分の対馬

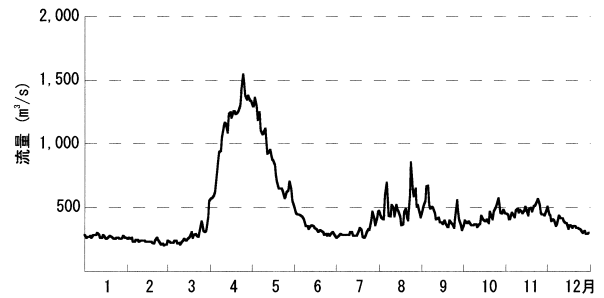


図5 石狩大橋における日別平均流量の1973~2000年の平均値

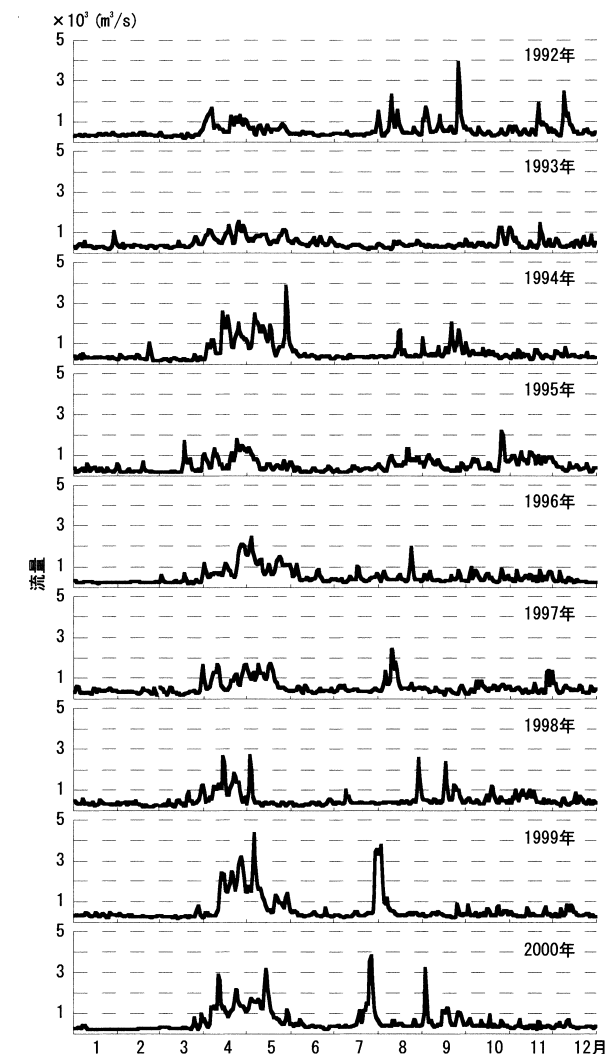


図6 1992~2000年の石狩大橋における日別平均流量

暖流水の影響が強いが、融雪期の5月には出水により河口から沖合15 km, 沿岸に沿っては北方に30 km以上にまで30 PSU未満の低塩分水が表層を覆う<sup>31,32)</sup>。

石狩川本流の流量は平水時で200~500 m<sup>3</sup>/sであるが出水時には1,000 m<sup>3</sup>/sを越える<sup>33)</sup>。その季節変化を河口から約26.5 km上流の石狩大橋における日別平均流量(図5: 北海道開発局石狩川開発建設部による流量調査, 1973~2000年の平均値)からみると, 3月末まで200~300 m<sup>3</sup>/sで安定していた流量が, 融雪水のために急増して4月末には1,500 m<sup>3</sup>/sに達する。5月に入ると流量は減少し, 6月中旬以降7月中旬まで再度約300 m<sup>3</sup>/sで安定する。8月から11月にかけては, 細かな変動を交えつつ400~500 m<sup>3</sup>/sで推移し, 12月には降水が積雪となるため流量は減少する。1992年から2000年までの各年の流量変化をみても(図6), 4~5月の融雪期の流量は, 3,000~4,000 m<sup>3</sup>/sに達する数度のピークを交えながら大きく増減している。また8月以降11月までの間に時々みられる, 台風等による豪雨に起因した流量の短期的な増大でも, そのピークは融雪時に匹敵する約4,000 m<sup>3</sup>/sに達する。

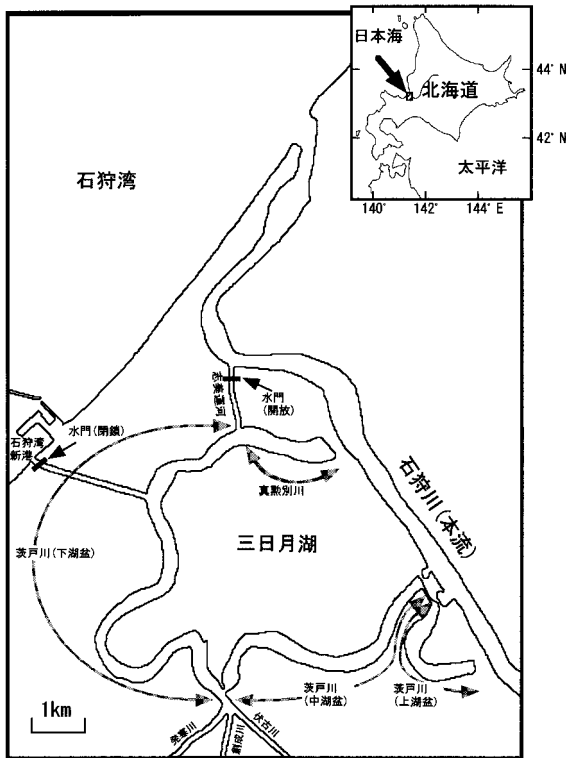


図7 石狩川下流域の地形

石狩川下流域の地形をみると, 河口近くでの川幅は400~500 m, 水深は約10 mである(図7)。本流は河口直前で大きく北に蛇行しており, そのため河口左岸には約5 kmの砂嘴が形成されている。また本流は過去に札幌市の北方で南に大きく蛇行していたが, 1918年~1931年に大

規模な直線化工事が行われ, 蛇行部が全長約20 kmの三日月湖となった。この三日月湖は本流とつながる志美運河との接続点より東側が真勲別川, それ以外は茨戸川と命名され, 水深は現在も7~8 mを維持している。また地形

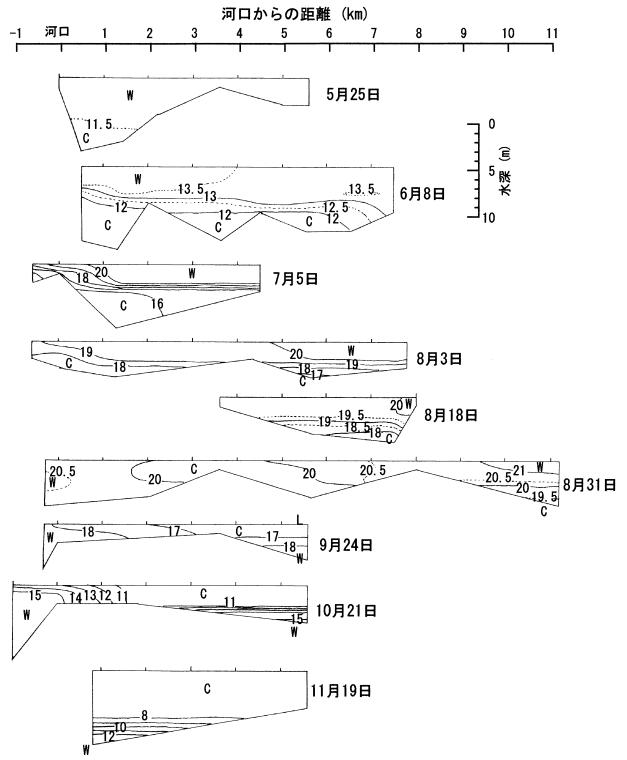


図8 1993年の本流における水温鉛直分布( )

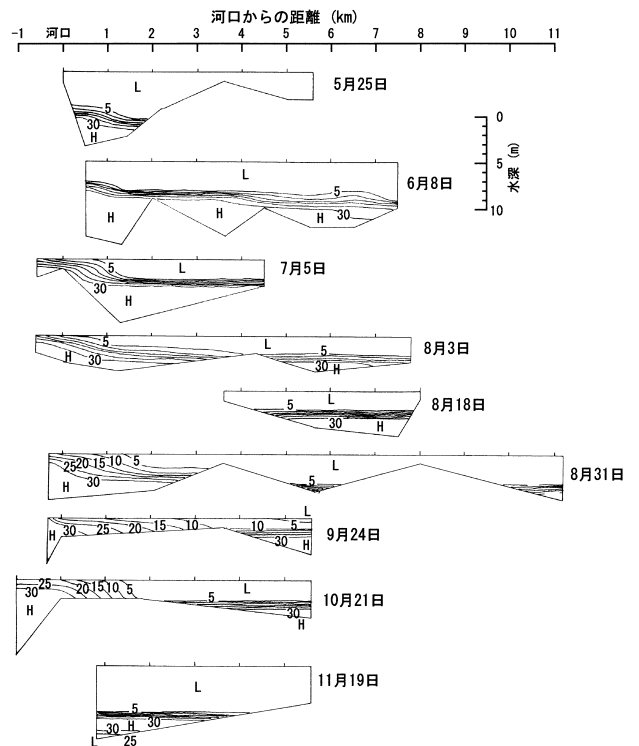


図9 1993年の本流における塩分鉛直分布 (PSU)

的に、三日月湖全体はそれぞれが狭い水路で接続する上・中・下の3つの湖盆にわけられる<sup>34)</sup>。三日月湖への流入河川には伏古川、創成川、発寒川があり、3河川とも下湖盆の最上流部に流入している。一方、流出路は前述した志美運河のみである。志美運河は、本流河口から約5.5 km上流点と三日月湖を繋ぎ、その全長は約1.4 km、幅約40 m、水深2~3 mである。加えて、三日月湖と石狩湾新港との間に放水路が存在し、融雪水や豪雨による増水時には開放されることがあるが、通常は水路の石狩湾新港側出口に設置された水門は閉ざされている。またこ

の水門は沈降式であり、放水は門扉の上をオーバーフローする形で行われるため、放水路から海水が三日月湖へ進入することはない。なお放水路の水門が開放される時には本流からの逆流を防ぐため、志美運河内の本流から約300 mのところの設けられた水門が閉鎖される。

石狩湾南岸に位置する小樽における干潮時と満潮時の潮位差は、新月・満月の大潮時でも30 cm未満と小さく<sup>35)</sup>、石狩川河口~下流域は淡水と海水の混合が小さい弱混合型<sup>36)</sup>となっている。そのため本流の下層には塩水楔が形成され、表層の淡水との間に強固な水温・塩分躍層が認められる(図8,9)。表層の淡水と下層の塩水楔の水温は、8月までの昇温時期には前者の方が高く、9月以降の降温時期には後者の方が高い。なお塩水楔の先端は、湯水期には約26.5 km上流の石狩大橋にまで達する<sup>33,35,37,38)</sup>。本流の河口から約4 km地点と三日月湖の志美運河入り口付近における定点の水温と塩分の季節変化をみると(図10,11)、本流では4~5月の融雪水による増水時に塩水楔が後退し、本流の全層が淡水にみだされる<sup>39)</sup>。逆に6~8月の平水時には塩水楔の勢力が強く、経年的に流量が安定する7月には躍層が水深2~3 mにまで上昇する。しかし、三日月湖につながる志美運河で最も浅い水門部の水深が約2.3 mであるため、塩水楔の三日月湖への進入は通常は認められない。ただ1994年などでは、8月中旬まで流

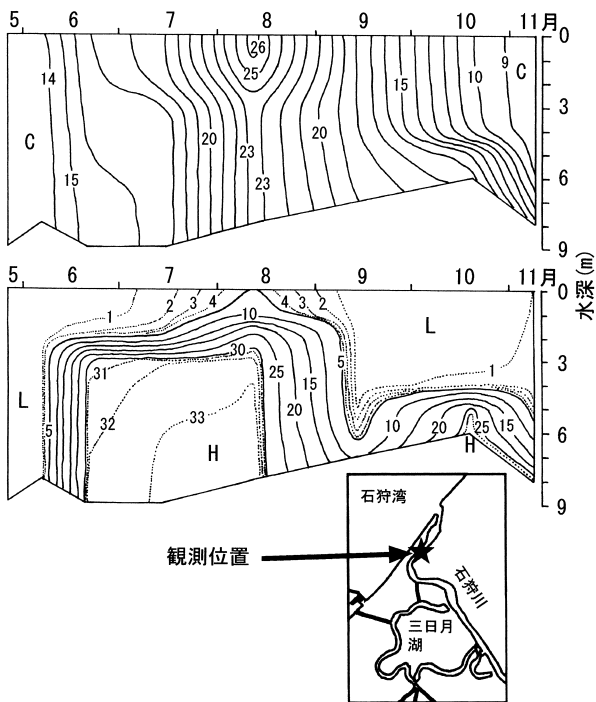


図10 石狩川本流における水温(°C:上図)と塩分(PSU)の季節変化(1994年)

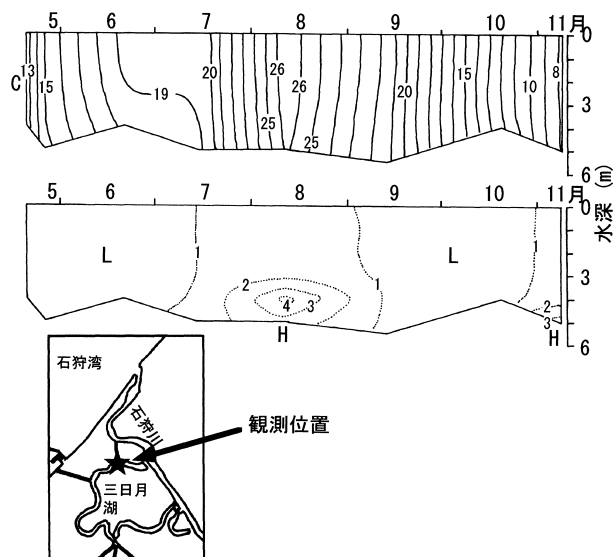


図11 三日月湖における水温(°C:上図)と塩分(PSU)の季節変化(1994年)

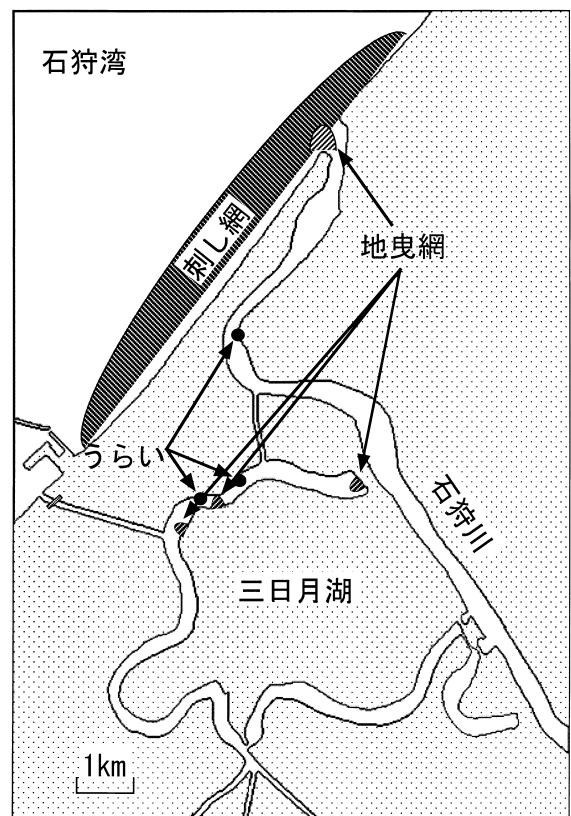


図12 シラウオが漁獲される漁業

量に目だった増大がなく平水が続いたため(図6), 8月上旬に本流の表層で5 PSU以上の塩分が観測された(図10)。それに伴って三日月湖内の下層で約4 PSUの塩分が一時的に観測されている(図11)。なお夏季以降には流量が不安定になり, それにつれて本流の塩分躍層も深浅変動を繰り返している。

シラウオは, 優美な姿と淡泊な味が好まれ, kg単価で数千円の高値で取り引きされる。そのため, 漁業者にとって重要な漁獲対象となっている。石狩漁業協同組合(現: 石狩湾漁業協同組合石狩支所)では, 目合いが約1 cmの刺し網によって5~6月を中心に, 河口周辺の水深2~3 mの沿岸域で, 体長7~8 cmのシラウオの産卵親魚を漁獲している(図12)。また6月を中心に河口付近においてワカサギを主対象とした地曳網漁業が行われ, それにシラウオ産卵親魚が混獲される。さらに9~11月に三日月湖内の浅瀬において, やはりワカサギを主対象とした地曳網漁業が営まれ, こちらでは体長3~6 cmのシラウオ未成魚が混獲される。その他, 年間でも数十kg程度であるが, 本流下流域や三日月湖の数カ所に設置された

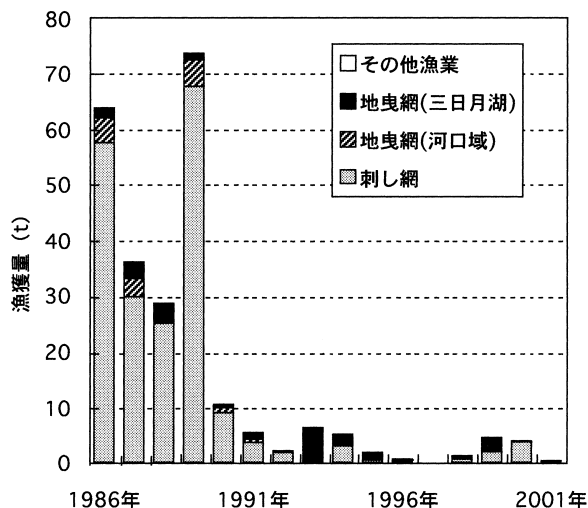


図13 シラウオの漁業種別漁獲量の経年変化

“うらい”と呼ばれる小型の定置網に, 6~7月にシラウオ成魚が入網する。これらの漁業を営む漁業者は基本的に別で, うらいを除いて2種類以上の漁業によってシラウオを漁獲している漁業者はない。

漁獲量の推移をみると, 刺し網漁業を主体として1980年代には1989年の約73 tを筆頭におおよそ30 t以上の漁獲がみられた(図13)。しかし, 1990年以降は約10 t未満の不漁が続いている。

春季の刺し網漁はシラウオを専獲し, 石狩のシラウオ漁業の主力をなしてきた。1989年など豊漁の年には5 t未満の船外機船によって, 1隻で一度に数百キロを漁獲していた。漁業は未明に出漁して刺し網を設置し, 約2時

間後に揚網する形で行われる。設置時間が短いのは, シラウオが罹網後短時間で死亡して鮮度が下がるのを防ぐためである。

前述の様に, 三日月湖内で秋季に行われる地曳網漁はワカサギを主対象としており, シラウオは混獲物である。しかし, 1993年の漁期当たり6.0 tを筆頭に, 1988年3.2 t, 1987年3.0 t, 1999年2.2 tなど, 年によっては数トン単位の漁獲があり, 三日月湖の地曳網漁業者にとっても重要な副収入源となっている。曳網は夜明けから, 目立った漁獲がみられなくなるまで, 何度でも同じ場所で繰り返される。

以上のようにシラウオは高級魚として, 石狩の沿岸および内水面の漁業者にとって重要な漁獲対象である。しかし, その漁獲量は1990年以降10 t未満の不漁が続いており, 資源管理と資源回復策の確立が望まれている。資源管理の目的は漁獲圧の制御により成長乱獲, 加入乱獲を防ぎ, 次世代の加入を確保しながら最大の漁獲をあげるところにある。年魚であり, かつ最大体サイズの小さなシラウオの場合, 資源が複数年級によって構成されていることが緩衝的に作用する多年魚に比べ, 漁獲圧の増大は直ちに次世代の加入に影響を与えようと考えられる。よって, シラウオの資源管理においては, 漁獲圧の抑制による次世代の加入の確保, 増大はより重要であり, またその効果は短期間で現れるものと考えられる。

加入量を確保し, 増大させるためには, 次世代へ子孫を残す資源の単位を明らかにすることが必要である。複数の発生群あるいは生活史型群等によってその資源が構成されている場合には, その構造とそのような構造が形成されるメカニズムを明らかにし, それぞれの構成単位の次世代の加入に対する貢献度とその変動機構の解明も必要である。そして, こういった資源構造の解明が, 加入当たり漁獲量を最大にする, いわゆる加入乱獲に対応する管理を行おうとする際に, 1年という短い寿命の間どの段階で, あるいはどの生活史型群について漁獲の制限を行うと良いか, という問題に答えを与えることとなる。また, 次世代へ残す子孫を確保するための方策を現状の漁業との関係の中で策定する上でも必要不可欠な情報である。

シラウオの資源構造については, 由良川, 室見川といった海跡湖などの静穏域をもたない水系では, 河口周辺沿岸域から河川下流の塩水楔内に分布することが知られており, 複数の発生群や生活史の多型は報告されていない<sup>24, 25)</sup>。一方, 小川原湖や酒沼といったある程度広く, 汽水で静穏な環境では一時的に流出河川にまで分布を広げるものの基本的に湖内で一生を終える1つの生活史であることが報告されている<sup>3, 14)</sup>。しかし, 網走湖では,

湖内の産卵場でふ化し、その一部が降海回遊するという2つの生活史型の同所的存在が報告されている<sup>12, 13)</sup>。

本水域におけるシラウオの資源構造は明らかでないが、5~6月に河口周辺沿岸域で産卵親魚が、9~11月に三日月湖で未成魚が漁獲されていることから、様々な想定が可能である。例えば、河口周辺沿岸域に分布する群が由良川や室見川に類似した生活史を持ち、三日月湖に分布する群は小川原湖や涸沼に準じた生活史を持っている、つまりそれぞれに産卵場を持つ独立した資源である可能性が考えられる。また、河口周辺沿岸域で成魚が、三日月湖では未成魚が漁獲されていることから、生活史型は1つであり、1の群れが成長に伴って両水域間を季節回遊している可能性も考えられる。さらに、両水域に産卵場が存在し、それぞれでふ化したシラウオが交流するといったより複雑な資源構造を想定することも出来る。前述の様に資源管理には、分布移動、成長を含む資源構造の解明は必要不可欠なものであり、そのため本研究では、石狩川水系と河口周辺沿岸域におけるシラウオの分布と成長について把握し(第1章)、さらに耳石Sr:Ca比分析によって資源構造を解明した(第2章)。

小川原湖、涸沼、網走湖などは自然の海跡湖であるのに対して、本水域の三日月湖は石狩川本流の直線化工事に伴って人工的に形成されたものである。そのため、前者では、基本的に(涸沼の流出河川である下涸沼川は河口直前で那珂川と合流する)流出河川が湖沼と海を繋ぐものであるのに対して、本水域では三日月湖の流出河川にあたる志美運河は三日月湖と石狩川本流を繋いでいる。また小川原湖、涸沼、網走湖では周年、少なくとも底層に汽水が存在する環境であるのに対して<sup>3, 14, 40)</sup>、三日月湖は基本的に淡水環境となっている(図11)。これらのことは、三日月湖への海水の流入は基本的にないことを示している。またシラウオの体長が小さく、遊泳能力も高くないと考えられることから、三日月湖と海の間シラウオの移動があるとすれば、流入する海水に運ばれることによって遡上すると言った単純な遡上機構では、三日月湖に達することは出来ないと考えられる。つまり、河川への海水の進入とは別の遡上機構が存在し、それが複数の生活史型の形成メカニズムに関連している可能性が考えられる。そこで、本流および志美運河において、遡上機構の解明を行った(第3章)。

さらに、加入量の確保には産卵親魚の保護が必要であるが、石狩における主漁業である刺し網漁業はこの産卵親魚を主対象としている。そしてシラウオが年魚で生涯に1回の産卵期しか経験しないことが、資源管理と漁業とのトレードオフ関係を先鋭なものにしている。この対立を緩和し、資源回復策を策定するためには、成熟産卵

様式など産卵生態の把握が必要不可欠である。加えて、産卵期のシラウオには性比の偏りがみられることから<sup>30)</sup>、雌の選択的な保護によって、前述の対立を緩和出来る可能性がある。しかし、その前提条件として、シラウオの配偶システムにおいて雌雄が同数でなくとも再生産が十分に行われるかどうかを明らかにすると同時に、性比の偏りの変化の周期・規則性とその要因を解明する必要がある。以上から、飼育観察を中心とした研究から産卵行動や産卵様式などを解明し、漁獲物を中心とした標本から得られた生物データを解析した(第4章)。

最後に第5章では総合考察として、1~3章の結果をもとに石狩川水系のシラウオの回遊全体について論議し、さらに第4章の結果を加えて、資源管理に向けたいくつかの施策について考察・論議した。

## 第1章 分布と成長

シラウオの分布域は、基本的に海跡湖、河川河口域や内湾沿岸部など、海水と淡水双方の影響を受ける水域であり、由良川、室見川では、河川内の塩水楔と河口周辺域に分布が限定され<sup>24, 25)</sup>、また涸沼や小川原湖では基本的に周年湖内に分布することが報告されている<sup>3, 14, 18)</sup>。さらに網走湖では、降海するものと湖内に周年残留するものの混在が示されているなど<sup>13)</sup>、その回遊パターンは水系によって様々である。回遊パターンあるいはそれに密接な関係を有する資源構造を把握する上で、産卵場および孵化後の魚の分布の時空間的变化とそれに伴う成長に関する情報は必要不可欠なものであり、シラウオの場合それは水系ごとに明らかにしていく必要がある。そこで、本章では石狩川下流域および周辺沿岸域における卵の分布(産卵場)および未成魚の分布の時空間的变化および成長について報告する。

### 1. 1 卵の分布(産卵場)

シラウオの産卵基質については、北原<sup>19)</sup>以来、長年にわたって水草と考えられ、いくつもの調査<sup>15, 16, 41)</sup>が行われてきた。しかし、水草への産卵はほとんど発見されず、発見されても数個単位と、シラウオにとって水草が主たる産卵基質であることを示すような結果は得られなかった<sup>42)</sup>。その後、千田<sup>4)</sup>が岡山県高梁川河口の底質が砂の浅瀬で大量の卵を発見し、茨城県の涸沼や北海道網走湖でも湖岸の浅瀬で卵が採集されるなど<sup>12)</sup>、シラウオの産卵場が主として河口域や汽水湖内の底質が砂の浅瀬であることが明らかとなった。

石狩川河口周辺では、産卵期に当たる5~6月に行われ



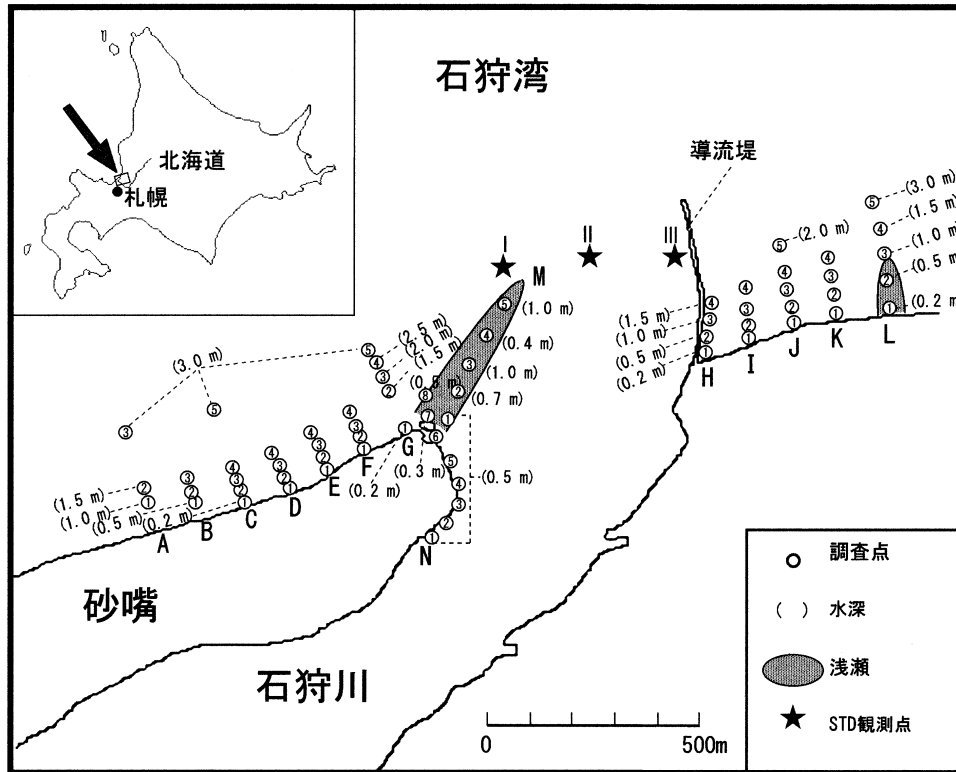


図14 河口周辺の底質採集調査点

表1 1994年6月6日に河口域で採集された卵数

調査点	1	2	3	4	5	6	7	8
A	0	0	0	-	-	-	-	-
B	0	0	0	-	-	-	-	-
C	0	0	0	0	0	-	-	-
D	0	0	0	0	-	-	-	-
E	0	0	0	0	-	-	-	-
F	0	0	0	0	-	-	-	-
G	0	0	0	0	0	-	-	-
H	0	1	0	0	-	-	-	-
I	0	0	0	7	-	-	-	-
J	1	0	1	1	0	-	-	-
K	1	1	4	1	-	-	-	-
L	8	0	0	1	0	-	-	-
M	1	1	0	1	51	-	-	-
N	0	0	0	0	0	0	0	0

※ 調査点は図14を参照。

表2 1995年に河口域で採集された卵数

調査点	5月15日 月齢15日	5月31日 月齢2日	6月16日 月齢18日	7月6日 月齢8日
F-2	-	-	0	-
F-3	-	-	0	-
F-4	-	-	0	-
M-2	0	-	24	0
M-3	5	2	27+16	1
M-4	60	1	0	0
M-5	-	-	0	-
J-2	-	-	0	-
J-3	-	-	0	-
J-4	-	-	0	-
L-2	-	-	0	-
L-4	-	-	0	-
計	65	3	67	1

※ 調査点は図14を参照。

る沿岸域での刺し網漁業は、河口から南西に5 km以上離れたところで始まり、漁場は徐々に河口に接近するが、それと同時に雌の成熟が進む。そして、漁場は河口の両側、特に左岸（南西側）に集中して漁期を終える<sup>43)</sup>。この河口左岸の砂嘴の先端から北方に数百 m、みお筋に沿って、底質が砂の浅瀬が延びている<sup>33)</sup>。その対岸である河口右岸（北東側）には導流堤が築かれ、その基部はコンクリートの円柱が並んだ構造となっており、ある程度の河川水が導流堤を通過している。そして導流堤のさらに北東方向に底質が砂の浅瀬が広がっている。一方、三

日月湖内では6月にウライと呼ばれる小型定置網に年計でも数十kg程度であるが成熟したシラウオが乗網する。また湖内の真勲別川最奥部や石狩湾新港につながる放水路入口の対岸には、秋季に地曳網の漁場となる砂泥質の浅瀬が広がっている。以上のように、成熟した成魚が漁獲される河口周辺および三日月湖内に、産卵場としての条件を備えた浅瀬があることから、双方において底質を採集し、卵の有無を調査した。

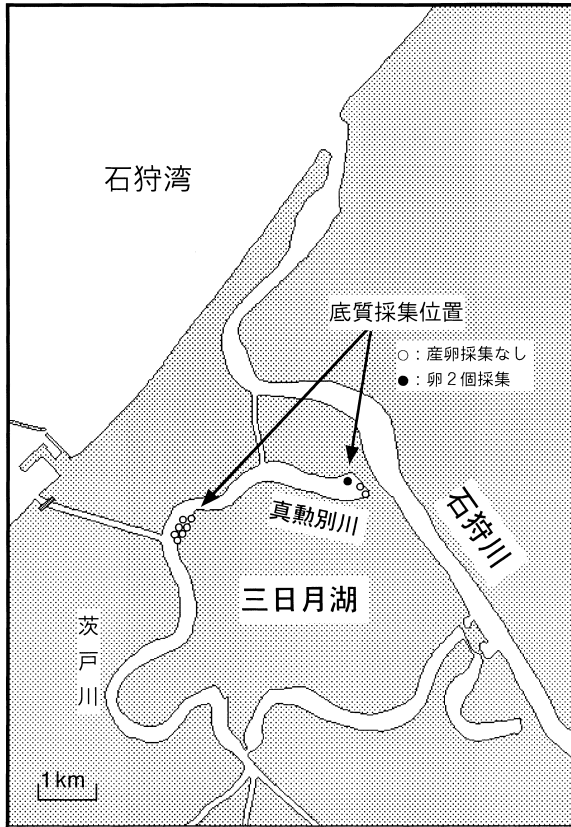


図15 三日月湖内の底質採集調査点(1995年6月16日)

材料と方法

成熟した成魚が多く漁獲される河口周辺に産卵場がある可能性が高いと考えられたため、1994年6月6日に石狩川河口周辺の浅海域、海岸に垂直に設けたライン(図14のA~L)上の水深0.2, 0.5, 1.0, 1.5, 3.0 mの定点、および河口左岸先端からのびる浅瀬(図14のM)と河口左岸に沿った水深0.5 m(図14のN)の計63点において、河床と海底上の砂泥を採集した。採集には水深1.5 m以浅ではサーバーネット(長さ1.5 mの柄の着いた縦20 cm × 横30 cmの方形の枠に布袋を取り付けたもの。枠の下縁には3 cmの爪が3 cm間隔で並ぶ)を、2 m以深においてはスミスマッキンタイヤ採泥器(20 × 20 cm)を用い、1点につき1回の採集で3~5 kgの砂泥を採集した。同時に河口中央部、砂嘴からのびる浅瀬の先端付近の水深2.5 m

の点で、メモリーSTD(アレック電子製)による水温塩分観測を水面から水深1 m毎に行った(図14のStn. )

さらに、1995年には、5月15日、31日、6月16日および7月6日に、1994年の調査で多くの卵が採集された河口左岸の砂嘴先端からのびる浅瀬を中心に、1994年と同様にサーバーネットを用いて底質を採集した。各調査日の採集点は、5月15日と7月6日が図14のM・2, 3, 4の3点、5月31日が同じくM・3, 4の2点とした。6月16日には浅瀬上のM・2, 3, 4, 5に加えて、卵の分布の広がり再度確認するために、河口左岸のF・2, 3, 4, 1994年にある程度の卵が採集された右岸のJ・2, 3, 4, およびL・2, 4においても採集を行った。なお6月16日にはM3において2回採集した。また6月16日には三日月湖内の放水路対岸の浅瀬の7点、真勲別川最奥部の浅瀬の3点でもサーバーネットによる採集を実施した(図15)。1995年6月16日の調査時には河口西側、中央、東側(図14のStn. , , )および真勲別川と茨戸川の採集点でメモリーSTDを用いて水深1 m毎の水温塩分を観測した。

採集した砂泥を布袋に入れて研究室に持ち帰り、コンテナに収容して100%エチルアルコールに浸して数週間固定した。その後、砂泥を直径約60 cm、深さ約25 cmの円形プラスチック容器に入れ、水を加えて手で回転を与えるように攪拌してから静置し、容器中央に沈殿した砂泥の表層約1リットルを目合い0.25 mmのふるいに入れ、流水下で濾過し、ふるいに残った砂を黒いビニールを貼ったバットに入れて、木製のヘラを用いて丁寧に卵をより分けた。

結果

1994年6月6日の採集では、河口左岸の砂嘴先端からのびる浅瀬のM-5(図14)で51個の卵が採集されたのをはじめ、合計81個のシラウオ卵が採集された(表1)。卵は卵門からのびる10数本の付着糸を数個~10数個の砂粒に付着させていた。また採集された卵には数個の発眼卵が含まれていた。卵はH・2, I・4, J・1, 3, 4, K・1~4, L・1, 4, M・1, 2, 4, 5で採集されたが、特に左岸の砂嘴先端からのびる浅瀬(M・5)で多く採集された。また卵が採

表3 1995年6月16日における水温と塩分

水深	河口域						真勲別川		茨戸川	
	★Ⅰ		★Ⅱ		★Ⅲ		水温 (°C)	塩分 (PSU)	水温 (°C)	塩分 (PSU)
	水温 (°C)	塩分 (PSU)	水温 (°C)	塩分 (PSU)	水温 (°C)	塩分 (PSU)				
0m	14.61	17.25	14.55	18.54	14.83	22.41	17.86	0.47	18.09	0.30
1m	12.81	33.71	13.09	31.29	14.18	31.15	17.06	0.46	17.22	0.31
2m			12.68	33.41	13.55	32.12	16.79	0.49	17.06	0.32
3m			12.66	33.74						

※★Ⅰ, Ⅱ, Ⅲ は図14参照

集された点の水深はすべて1.5 m以浅であり、採集器具はサーバーネットに限られていた。河口中央部(図14の Stn. )における水温、塩分値は、表層で13.61、0.76 PSU、1 mで13.75、21.70 PSU、2 mで14.07、26.61 PSUであった。

1995年の河口域の調査では、5月15日には砂嘴からのびる浅瀬上の2点(M-3, 4)で計65個、5月31日には2点(M-3, 4)で3個が、6月16日には2点(M-2, 3)で67個が、7月6日には1点(M-3)で1個のシラウオ卵が採集された(表2)。なお、浅瀬以外での採集を行った6月16日の調査でも、卵は浅瀬の上のみで採集され、他の調査点での採集は皆無であった。それぞれの採集日の月齢および採集卵数は、5月15日が月齢15日で65個、5月31日が月齢2日で3個、6月16日が月齢18日で67個、7月6日が月齢8日で1個であり、満月期に多くの卵が採集されていた。一方、6月16日に三日月湖内の調査で、真勲別川最奥部の浅瀬の1点(図15の )で卵が2個のみ採集されたが、放水路対岸の浅瀬では全く採集されなかった。6月16日の河口域の水温は水深0 mでは西岸、中央、東岸とも14 台で大きな差はなかったが、1 mではそれぞれ12.81、13.09、14.18 と東岸ほど高い値を示した(表3)。一方、塩分は水深0 mではそれぞれ17.25、18.54、22.41 PSUと東岸の方が高塩分であり、1 mではそれぞれ33.71、31.29、31.15 PSUと0 mとは逆に西岸ほど高塩分となっていた。なお真勲別川、茨戸川における水温は16~18 台と河口域よりも高く、一方、塩分は0.5 PSU未満であった。

## 考 察

主として産卵期にあたる5~6月に河口周辺沿岸域で行われる刺し網漁業において、1989年までは、多いときには漁期を通して数十トン単位で成熟したシラウオ成魚が漁獲されていた。これに対して三日月湖内におけるうらい網の漁獲は漁獲の多かった1995年、1999年の6月でも数十kg単位である。漁法が異なるので単純に比較することはできないが、この漁獲量の差は成熟した産卵親魚が主として河口域に集まっていることを示している。また、河口域と三日月湖内で同日に調査を行った1995年6月16日の卵の採集数も、河口域が13点で計67個に対して、三日月湖内は10点で2個に過ぎなかった。このことは、石狩水系におけるシラウオの主産卵場が河口周辺域であることを示している。

河口域における卵の分布は、左岸の砂嘴先端からのびる浅瀬において特に多く、これは福田・渡辺<sup>43)</sup>が示した春季刺し網漁業における成熟したシラウオが漁獲される水域とも一致する。よって河口域においても左岸の砂嘴先端からのびる浅瀬が石狩水系においてシラウオの産卵

が最も盛んな場所と考えられる。

石狩川河口におけるみお筋は、川筋が河口直前で左に湾曲しているため右岸側の導流堤に沿って存在する。融雪水による出水は3月に始まり6月まで続くが、その間みお筋の水深は、5~6 mから7 m以上に変化する<sup>33)</sup>。このことは産卵期である5~6月に河口右岸の導流堤内側の地形が安定せず、産卵基質である砂が流出する可能性が高いことを示している。これに対して、左岸側の砂嘴先端からのびる浅瀬は出水時に逆に大きく伸張することが知られている<sup>33)</sup>。このことは、左岸から伸びる浅瀬の流れが穏やかであり、流れが速く底の地形が不安定な右岸の導流堤内側よりもシラウオの産卵場として適していることを示している。なお、右岸の導流堤外側では、流れが導流堤を通過することで弱められるために浅瀬が形成されており、特に浅瀬が発達していたLを中心にH~L全てのラインで卵が採集されていることから、右岸の導流堤外側もシラウオの産卵に適した環境となっていると考えられるが、採集数からみて砂嘴先端の浅瀬における産卵の方が多いものと推察された。

一方、三日月湖内は流れがゆるやかであり、河口左岸の浅瀬以上に産卵場に適しているとも考えられる。しかし、今回の調査ではごく少数の卵しか採集されなかった。これについては、三日月湖内の底質が泥化していること、融雪による出水のため産卵期には親魚の三日月湖への遡上が困難であることなどの要因が関わっていると考えられる。また卵が採集された場所の塩分環境は、1 PSU未満~33 PSUと非常に広がった。丹下・竹田<sup>44)</sup>は淡水、1/3海水、2/3海水、海水におけるシラウオ卵のふ化率が全て90%以上であることを報告しており、本研究のデータからもシラウオの産卵場形成に塩分環境が決定的な要因でないことが示された。

堀田・田村<sup>30)</sup>はシラウオの産卵期における性比の変動の周期性について月齢との関連を示唆し、性比が1:1に近づく時に産卵が行われると推察している。今回の調査における1995年の砂嘴先端の浅瀬における採集数は、満月期である5月15日(月齢15日)と6月16日(月齢18日)に多く、それ以外の5月31日(月齢2日)と7月6日(月齢8日)に少なかった。ただ、シラウオの卵のふ化に要する積算水温が3,570~5,370 °C・hであり<sup>3)</sup>、河口域の水温を13 と仮定すれば、産出からふ化まで11~17日かかることになる。よって、今回の結果から、ただちに満月期において産卵が盛んであったとは言えない。産卵盛期が月齢の何日にあたるかについては、第4章第3節で述べる様に、本水域の産卵期における性比やGSIなどの生物情報と合わせて考察する必要がある。

以上をまとめると、石狩川水系のシラウオの主産卵場

は、河口左岸にのびる砂嘴先端の水深1.5 m未満の浅瀬の緩流域に存在し、その環境は汽水であることが明らかとなった。また産卵に月周期の存在が示唆された。さらに河口域に比べてごく小規模ながらほとんど淡水である三日月湖においても産卵が行われていることが確認され、シラウオ卵が淡水から海水の広い塩分濃度に耐性を持っていることが改めて確認された。

## 1. 2 未成魚の分布と成長

序論の漁業の項で述べた通り、石狩川水系下流域および河口周辺沿岸域では、5~6月に体長約70 mmの産卵親魚が沿岸域から河口周辺に集約し、9~11月に三日月湖で体長40~60 mmの未成魚が漁獲されている。また前節では、本水域の主産卵場が河口域にあることを示した<sup>45)</sup>。これらは本水域におけるシラウオの移動回遊を解明する上で重要な情報であるが、本流における分布や水系内に遡上しない群の有無、水系内での分布時期など分布・回遊の全容および成長は不明のままである。そこで移動・回遊とそれに伴う成長を明らかにするために、6~12月に、水系内から沿岸域において未成魚の採集調査を行った。

## 材料と方法

1992年~2001年にかけて、三日月湖、本流、河口域および沿岸域における刺し網、地曳網、小型定置網(うらい)の漁獲物より標本を採集した(表4)。

また、1997年を除く1993年~2000年の7月~12月に、三日月湖と本流において稚魚ネット(口径1.3 m、側長4.5 m、コッドエンドの網地GG54)、河口域では小型地曳網(全幅約7 m、コッドエンド約5 mm目合い)、沿岸域ではそりネット(幅1.5 m、高さ0.4 m、コッドエンド約5 mm目合い)を用いて、未成魚を採集した。稚魚ネットは、表層を船外機船によって原則として速度約2ノットで5分間曳網し、そりネットも着底させて約2ノットで5分間曳網した。小型地曳網は、袖網の端に各1名が付き、水深約1 mの場所を岸と平行に人力で5分間曳網した。また採集点ごとにメモリーSTD(アレック電子製)によって、水深1 m毎の水温と塩分を観測した。

北海道立中央水産試験場所属調査船おやしお丸(以後、おやしお丸)の着底トロール網調査によって得られたシラウオも観察に供した。

各調査では、採集されたシラウオを生鮮、冷凍状態あるいは10%ホルマリンに固定して研究室に持ち帰り、標準体長、体重を測定した。また産卵期の成魚については雌雄を判別した。

## 結 果

### 未成魚の分布状況

1997年を除く1993年~2000年の未成魚の分布調査結果を、図16~図22にそれぞれ示した。

7~11月にかけて、シラウオ未成魚は本流および三日月湖内に広く分布しており、本流の最上流点での採集は、三日月湖に通じる志美運河開口部より上流で、河口から約11 kmの点(図16, 1993年8月31日, A地点)であり、三日月湖では中湖盆まで分布が広がっていた(図16, 17)。一方、三日月湖に流入する伏古川最下流部では未成魚の分布は皆無であった(図16, 8月18日, B地点)。なお本流の最も上流での採集点(図16, 1993年8月31日, A地点)の水温と塩分の範囲は18.91(水深5 m)~21.25(0 m), 0.16 PSU(0 m)~32.06 PSU(5 m)であった。一方、採集がみられなかった伏古川最下流点(図16, 1993年8月18日, B地点)とその直近で541個体が採集された下湖盆最上流点(同, C地点)の水温と塩分を比較すると、水温は伏古川21.48(0 m)に対して、下湖盆18.07(7 m)~21.24(0 m)とほとんど差がなかったが、塩分は伏古川0.25 PSU(0 m)に対して、下湖盆0.51 PSU(0 m)~2.77 PSU(6 m)と後者の下層において若干の塩分が認められた。

河口域にも8~11月にかけて未成魚が分布し、その分布は時に沿岸域にまで広がっていた(図18~図22)。なお、三日月湖、本流、河口域および沿岸域において12月以降には未成魚の分布はほとんどみられなかった。しかし、おやしお丸が2001年2月21日に、北緯43°15.5' 東経141°14.6'、水深25.5 m(図23)において、着底トロール網によって、雄2個体を採集した。

本流と三日月湖における稚魚ネットによる採集尾数の季節変化をみると(図24)、7~8月にかけて急激に増加し、8月にピークを迎え、その後11月にかけて減少していた。また本流よりも三日月湖において採集が多く、本流における採集は、9月以降ほとんどみられなかった。一方、河口~沿岸域での採集尾数の季節変化をみると(図25)、本流~三日月湖よりもやや遅く、8~9月に採集のピークを迎え、その後12月にかけて減少していた。なお、三日月湖~本流では1993年や1994年にはピーク時の採集尾数が1,000以上の点も多くあったにも関わらず、10月には10尾以上の点はみられなくなっている。これに対して、河口~沿岸域では1,000尾以上の採集は、1998年9月3日、1999年8月31日の河口域における地曳網の2点のみであったが、10月下旬~11月上旬にも100尾前後の採集がみられる(1995年, 1996年, 2000年)など、秋季における減少速度は三日月湖~本流の水域より遅かった。

表 4-1 標本一覧表(1)

年月日	採集場所	採集手段	漁業/調査	採集個体数	測定個体数		
					♂	♀	未成魚 (不明)
1992.5.14	沿岸域	刺し網	漁業	46	26	20	
1992.5.19	沿岸域	刺し網	漁業	27	15	12	
1992.5.24	河口域	刺し網	漁業	16	9	7	
1992.6.2	沿岸域	刺し網	漁業	13	1	12	
1992.6.4	沿岸域	刺し網	漁業	14	3	11	
1992.6.5	河口域	地曳網	漁業	100	51	49	
1992.6.11	河口域	刺し網	調査	1		1	
1992.6.12	河口域	定置網(うらい)	漁業	7	2	5	
1992.6.19	河口域	地曳網	漁業	28	14	14	
1992.9.17	三日月湖	地曳網	漁業	60			60
1992.9.24	三日月湖	地曳網	漁業	100			100
1992.10.2	三日月湖	地曳網	漁業	100			100
1992.10.16	三日月湖	地曳網	漁業	100			100
1993.5.13	河口域	刺し網	漁業	72	53	19	
1993.6.1	河口域	刺し網	漁業	8	2	4	
1993.6.8	河口域	刺し網	調査	67	9	58	
1993.6.10	河口域	地曳網	漁業	58	54	4	
1993.7.5	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	8			8
1993.8.3	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	8,408			544
1993.8.9	三日月湖	稚魚ネット	調査	15,252			543
1993.8.18	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	3,385			609
1993.8.31	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	1,447			327
1993.9.24	三日月湖	稚魚ネット	調査	163			163
1993.10.21	三日月湖	稚魚ネット	調査	16			16
1993.11.19	三日月湖	稚魚ネット	調査	1			1
1994.5.9	沿岸域	刺し網	漁業	149	107	42	
1994.5.23	沿岸域	刺し網	漁業	74	43	31	
1994.5.26	河口域	稚魚ネット	調査	1	1		
1994.5.26	河口域	刺し網	漁業	54	22	32	
1994.6.6	河口域	刺し網	漁業	59	11	48	
1994.6.14	三日月湖	定置網(うらい)	漁業	12		12	
1994.6.20	三日月湖	地曳網	調査	13		13	
1994.7.14	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	12			12
1994.8.11	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	2,301			312
1994.9.13	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	276			130
1994.10.19	三日月湖	稚魚ネット	調査	14			14
1994.11.8	三日月湖	稚魚ネット	調査	1			1
1995.5.15	河口域	刺し網	漁業	23	10	13	
1995.5.16	沿岸域	刺し網	漁業	7	5	2	
1995.5.18	河口域	定置網(うらい)	漁業	40	27	13	
1995.6.14	三日月湖	定置網(うらい)	漁業	15	1	14	
1995.6.16	三日月湖	定置網(うらい)	漁業	6	2	4	
1995.6.16	河口域	地曳網	漁業	10		10	
1995.6.29	三日月湖	定置網(うらい)	漁業	6		6	
1995.7.6	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	200			173
1995.7.13	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	1,313		1	446
1995.8.10	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	247			175
1995.9.12	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	465			312
1995.10.12	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	58			58
1995.10.30	河口域	地曳網	調査	67			67
1995.11.7	河口域	地曳網	調査	31			31
1996.6.26	本流	稚魚ネット	調査	17			15
1996.7.15	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	558			539
1996.7.26	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	126			120
1996.8.6	沿岸域	地曳網・ソリネット	調査	7			7
1996.8.7	河口域-沿岸域	地曳網・ソリネット	調査	7			7
1996.8.22	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	145			112
1996.9.9	三日月湖一本流	稚魚ネット	調査	19			19
1996.9.17	河口域-沿岸域	地曳網・ソリネット	調査	188			188
1996.9.24	三日月湖	稚魚ネット	調査	52			52
1996.10.23	沿岸域	地曳網・ソリネット	調査	16			16
1996.11.5	河口域-沿岸域	地曳網	調査	177			164
1996.11.27	沿岸域	地曳網	調査	3			3

表 4-2 標本一覧表(2)

年月日	採集場所	採集手段	漁業/調査	採集個体数	測定個体数		
					♂	♀	未成魚 (不明)
1997.4.26	沿岸域	刺し網	漁業	130	83	47	
1997.4.28	沿岸域	刺し網	漁業	182	130	52	
1997.5.29	河口域	刺し網	漁業	68	50	11	
1997.6.1	河口域-沿岸域	刺し網	漁業	254	192	35	
1997.6.9	河口域	刺し網	漁業	148	68	57	
1997.8.11	沿岸域	そりネット	調査	7			7
1997.8.25	沿岸域	そりネット	調査	23			23
1997.10.24	沿岸域	そりネット	調査	81			81
1997.11.4	沿岸域	そりネット	調査	27			27
1998.5.15	河口域	刺し網	漁業	57	46	11	
1998.5.17	河口域	刺し網	漁業	175	159	16	
1998.5.18	河口域	刺し網	漁業	114	99	15	
1998.7.23	三日月湖	稚魚ネット	調査	989			292
1998.8.3	三日月湖	稚魚ネット	調査	349			231
1998.8.3	河口域	地曳網	調査	38			37
1998.8.19	河口域-沿岸域	地曳網・そりネット	調査	402			101
1998.8.21	三日月湖	稚魚ネット	調査	130			121
1998.9.3	三日月湖	稚魚ネット	調査	643			204
1998.9.3	河口域	地曳網	調査	1,016			100
1998.9.29	河口域-沿岸域	地曳網・そりネット	調査	239			141
1998.10.7	三日月湖	地曳網	漁業	102			102
1998.10.13	河口域	地曳網	調査	348			100
1999.5.26	河口域-沿岸域	地曳網	調査	22	7	15	
1999.6.8	河口域-沿岸域	地曳網	調査	4	4		
1999.8.6	三日月湖	稚魚ネット	調査	113			113
1999.8.6	河口域-沿岸域	地曳網・そりネット	調査	56			54
1999.8.19	沿岸域	そりネット	調査	273			137
1999.8.31	三日月湖	稚魚ネット	調査	6			6
1999.8.31	河口域-沿岸域	地曳網・そりネット	調査	4,068			272
1999.9.10	沿岸域	そりネット	調査	3			3
1999.10.5	河口域-沿岸域	地曳網・そりネット	調査	351			330
2000.5.8	河口域	刺し網	漁業	55	33	15	
2000.5.9	沿岸域	刺し網	漁業	97	41	37	
2000.5.11	沿岸域	刺し網	漁業	107	70	14	
2000.5.13	河口域-沿岸域	刺し網	漁業	223	132	59	
2000.5.14	河口域	刺し網	漁業	100	46	42	
2000.5.15	河口域-沿岸域	刺し網	漁業	295	102	141	
2000.5.16	河口域-沿岸域	刺し網	漁業	299	131	107	
2000.5.17	沿岸域	刺し網	漁業	100	38	49	
2000.5.18	河口域	刺し網	漁業	105	49	39	
2000.5.22	河口域	刺し網	漁業	124	30	72	
2000.6.9	沿岸域	地曳網	調査	9	9		
2000.6.18	本流	定置網(うらい)	漁業	53	7	37	
2000.6.20	本流	定置網(うらい)	漁業	154	8	142	
2000.6.20	河口域	地曳網	調査	4		4	
2000.6.22	本流	定置網(うらい)	漁業	121	3	105	
2000.6.30	河口域	地曳網	漁業	10		9	
2000.7.4	河口域	地曳網	調査	73	4	69	
2000.7.5	河口域	地曳網	漁業	22		22	
2000.7.14	河口域	地曳網	調査	1		1	
2000.7.24	沿岸域	そりネット	調査	41			36
2000.7.25	河口域	地曳網	調査	33		33	
2000.8.8	河口域-沿岸域	地曳網・そりネット	調査	27			26
2000.8.8	三日月湖	稚魚ネット	調査	24			23
2000.9.4	三日月湖	稚魚ネット	調査	11			11
2000.9.6	河口域-沿岸域	地曳網・そりネット	調査	248			247
2000.9.18	沿岸域	そりネット	調査	4			4
2000.10.3	河口域-沿岸域	地曳網・そりネット	調査	101			101
2000.10.4	三日月湖	稚魚ネット	調査	62			62
2000.10.24	沿岸域	地曳網	調査	87			87
2001.2.21	石狩湾	トロール	調査	2	2		
2001.7.3	河口域	地曳網	調査	48		48	

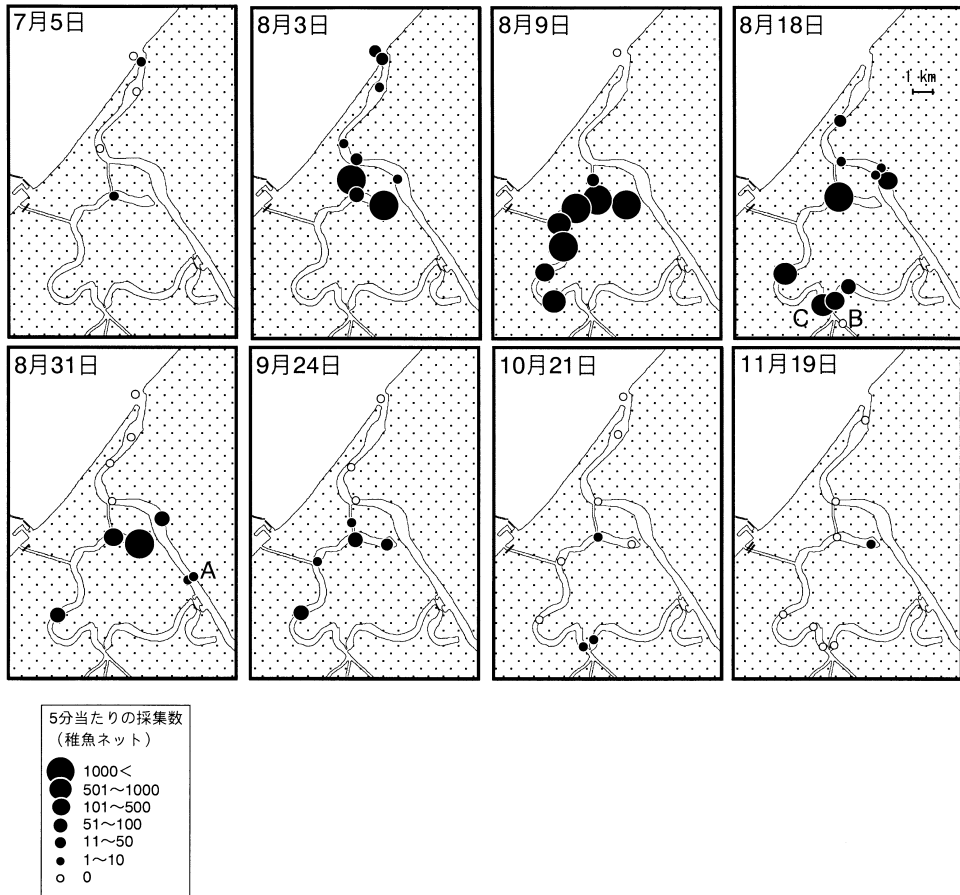


図16 1993年における未成魚の分布

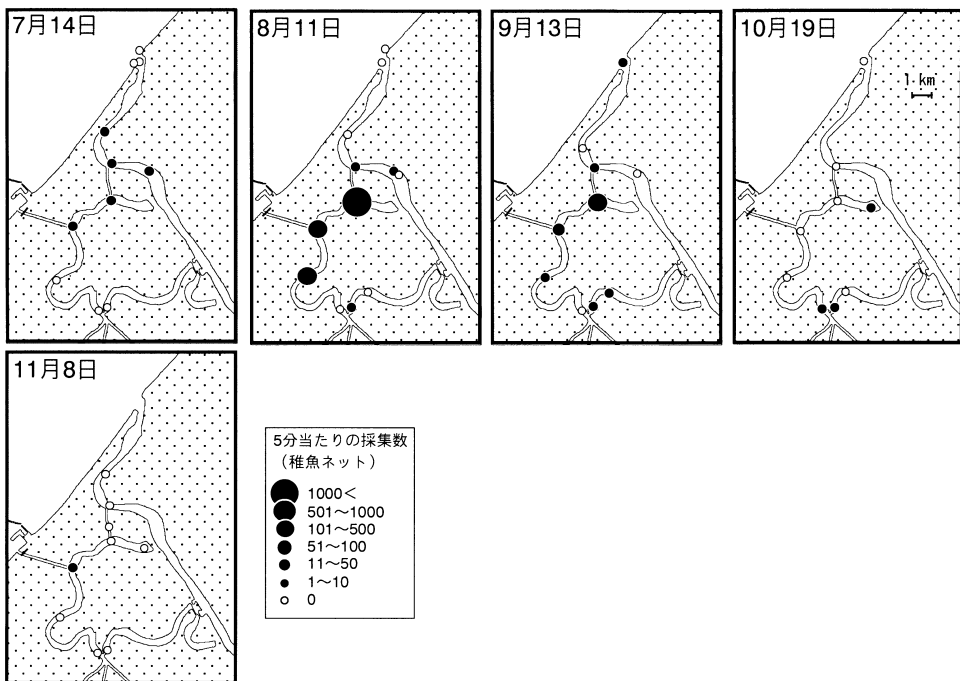


図17 1994年における未成魚の分布

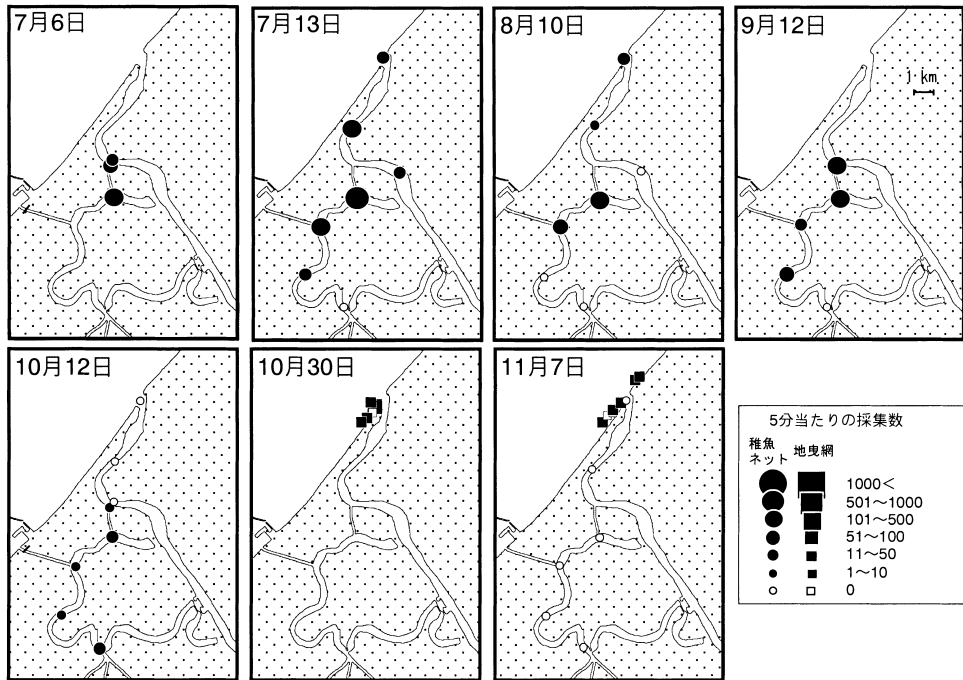


図18 1995年における未成魚の分布

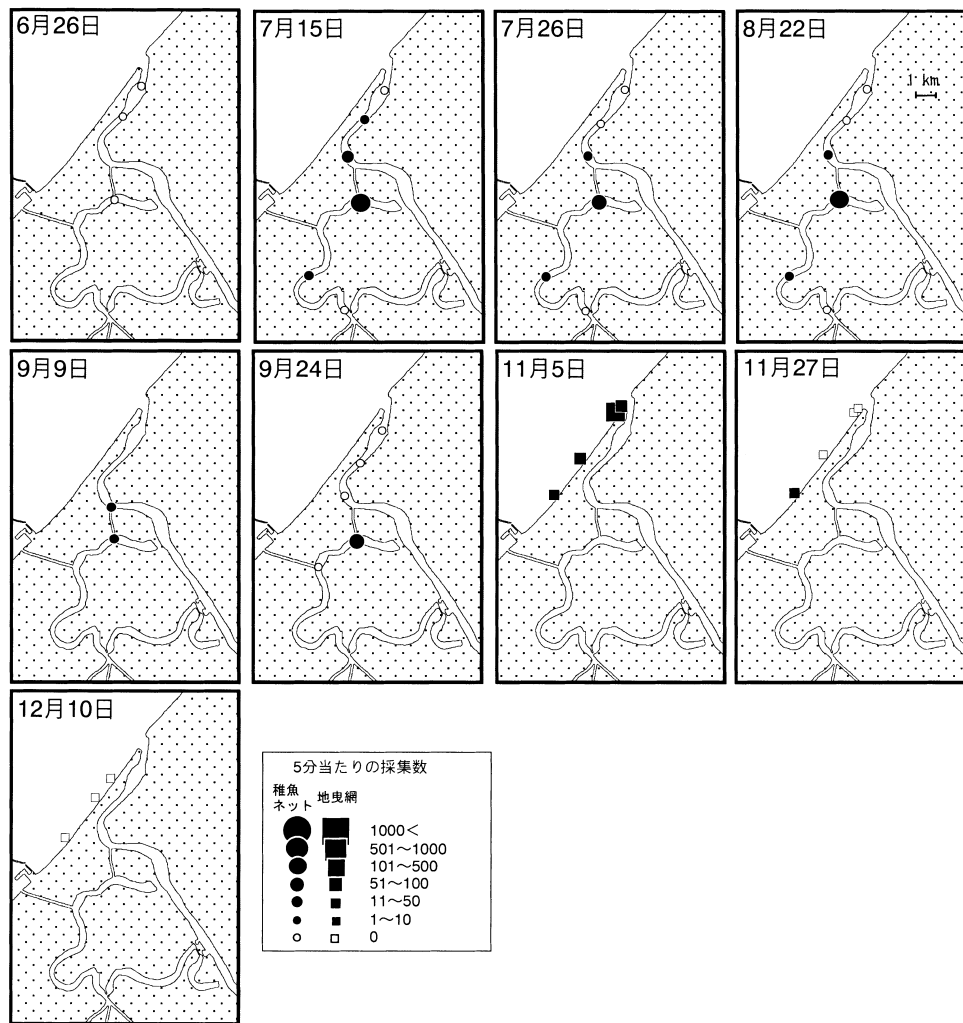


図19 1996年における未成魚の分布



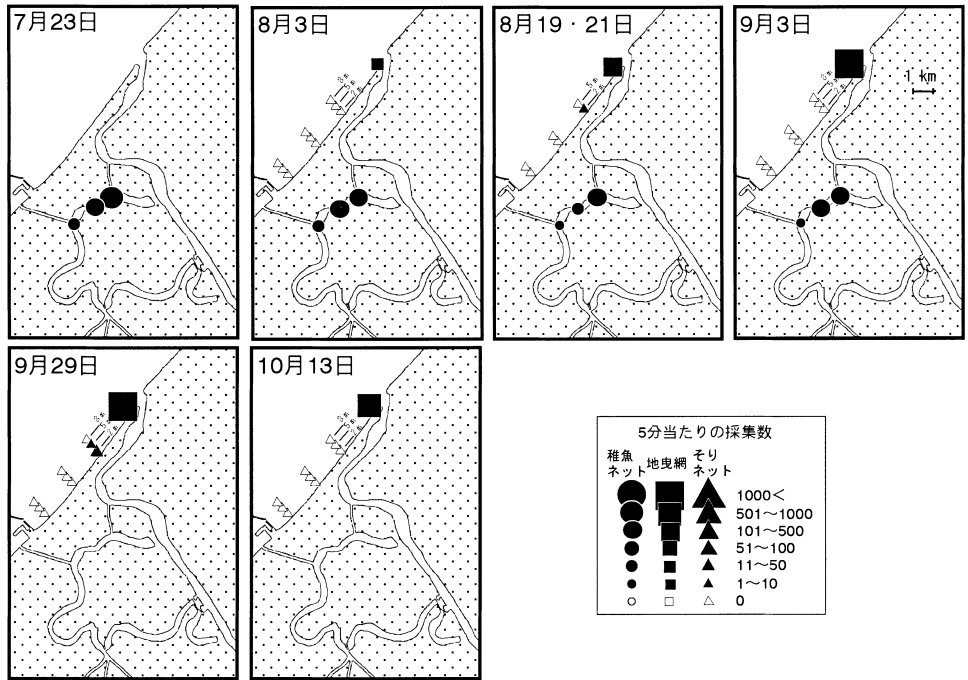


図20 1998年における未成魚の分布

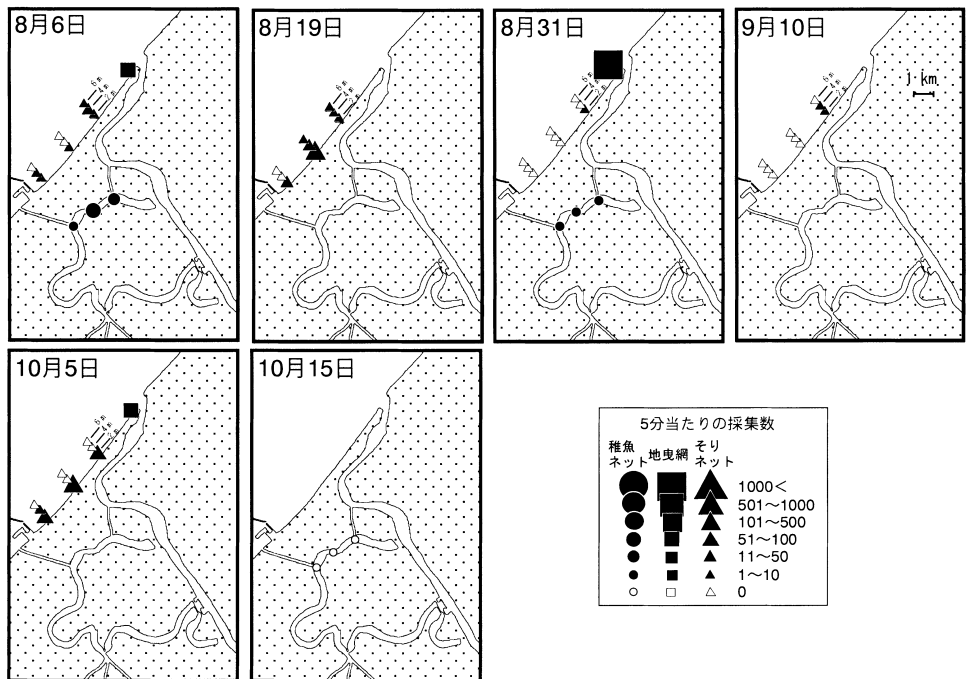


図21 1999年における未成魚の分布

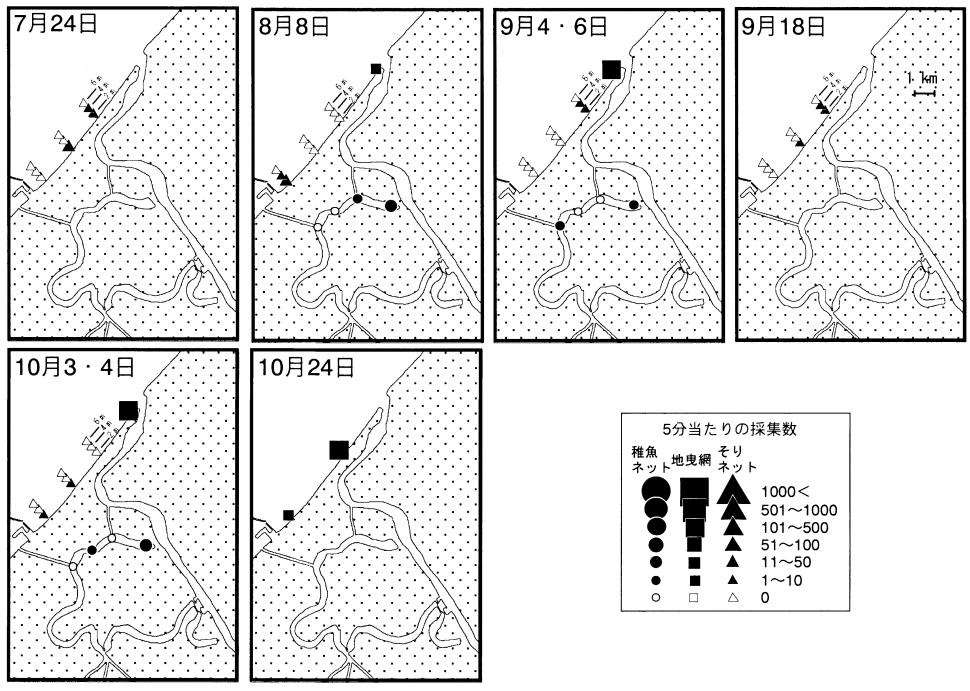


図22 2000年における未成年魚の分布

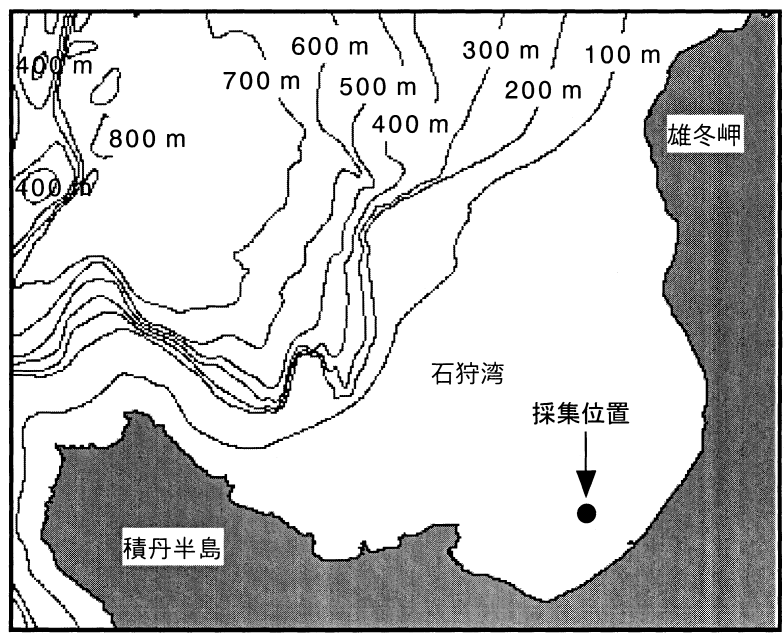


図23 おやしお丸が着底トロールでシラウオを採集した位置

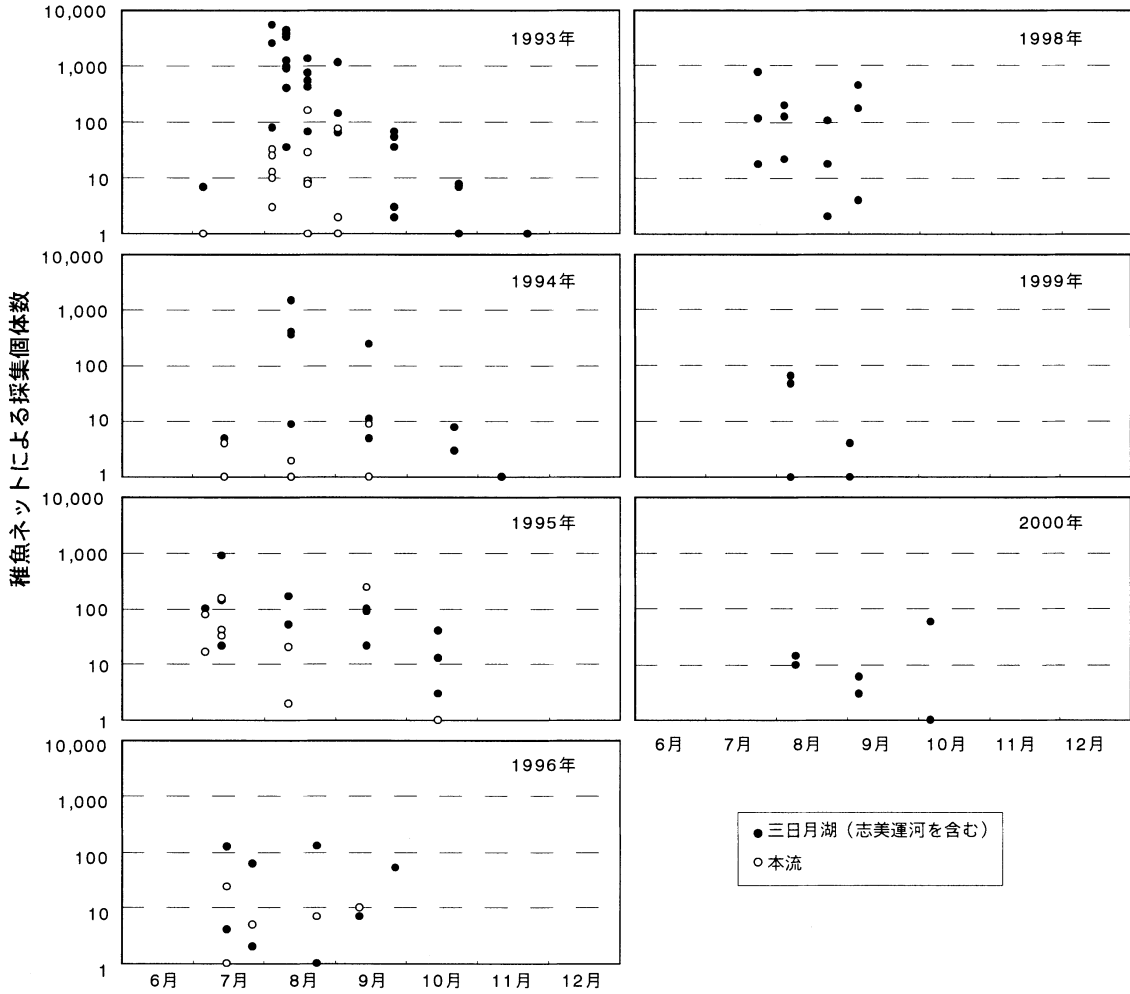


図24 稚魚ネットによる採集個体数の季節変化（採集があった点のみ図示）

成長

1992年から2001年にかけてのシラウオの標準体長の平均値および標準誤差を、成魚については雌雄別に、未成魚については三日月湖～本流および河口～沿岸域に分けて図26に示した。5～6月に約5mmでふ化したシラウオは、三日月湖～本流では6月下旬に体長10mm弱で出現し、その後、7月に10～25mm、8月に20～40mm、9月に35～55mm、10月に45～60mm、11月に50～75mmと急速に成長していた。なお三日月湖における地曳網漁獲物の9～10月の平均標準体長と体重(±SD)は、53.2±6.4mmと0.41±0.18g(n=460)であった。一方、河口～沿岸域の体長は、7月に20mm前後、8月に20～35mm、9月に25～35mm、10月に35～60mm、11月に40～60mmと、三日月湖～本流に比べて、8月以降で若干体長が小さかった。実際、1998年～2000年の秋季(8月～10月)の同時期(2日以内)に採集された標本間では、1998年8月3日を除いて三日月湖～本流においての平均体長は有意に河口～沿岸域よりも大きかった(t検定, p<0.05)。なお12月から翌年2月にかけて採集されたシラウオは、おやしお丸が沖合で採集した雄2個体(標準体

長69.8mmと71.3mm)のみであった。11月には体長が50mm前後に達していたことから、冬季の成長速度が遅いことが示唆された。その後、越冬したシラウオは成魚となって、4月下旬～7月上旬に、河口～沿岸域では刺し網と地曳網で、三日月湖ではうらい網で漁獲されるが、標本のほとんどを占める主漁業である刺し網漁業漁獲物の全標本(1992～2000年の4～6月)における標準体長および体重の平均値(±SD)は、雄76.9±4.48mm(n=1,815)、雌83.8±4.38mm(n=1,100)、および雄1.81±0.40g(n=1,815)、雌1.98±0.45g(n=1,100)であり、雌の方が雄よりも有意に大きかった(t検定, p<0.001)。

考察

前節で述べた様に、本水域のシラウオの主産卵場は河口域にある。そして、そこで5～6月にふ化したシラウオが水系内に遡上し、8月を中心にそこに分布していることが示された。シラウオのふ化時の体長は約5mmであり、10mm未満の稚魚が水系内で採集されていることから、ふ化直後から遡上しているものと考えられる。その本流

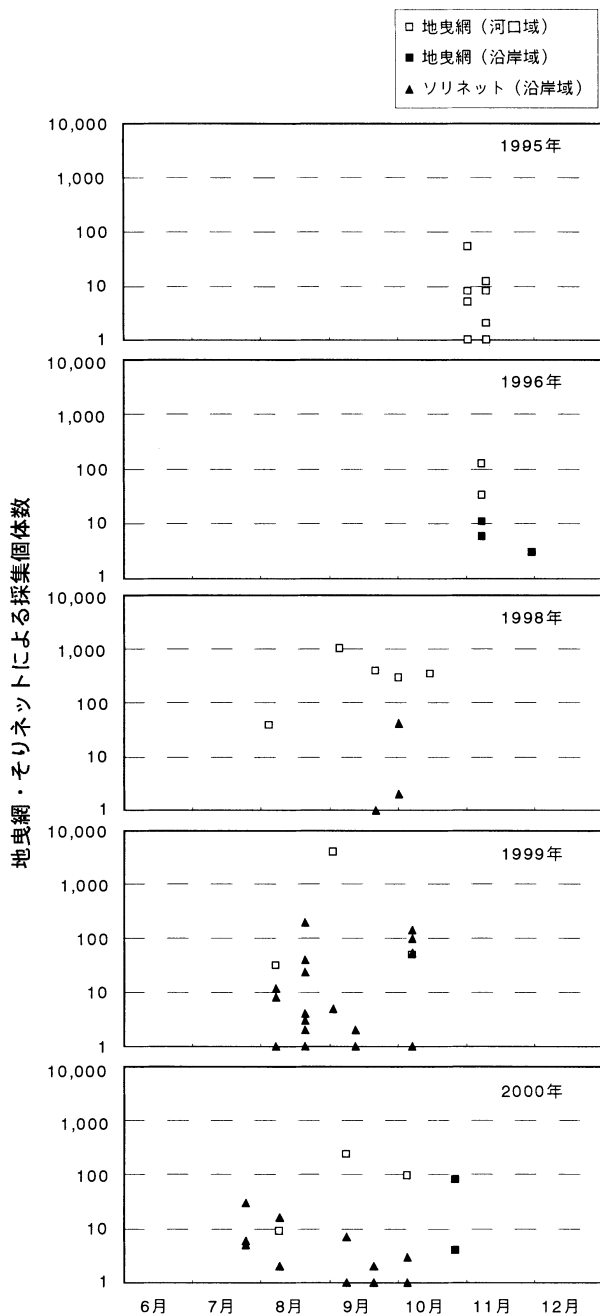


図25 地曳網・ソリネットによる採集個体数の季節変化 (採集があった点のみ図示)

での分布は、三日月湖に繋がる志美運河の入口(河口から約5.5 km)よりも遙か上流の河口から11 kmにまで達していた。京都府由良川では、シラウオが塩水楔の伸長にあわせて河川内に分布を広げており<sup>24)</sup>、本調査でも、石狩川本流においてシラウオが採集された調査点全てで塩水楔が確認された。よって、シラウオ未成魚は塩水楔の中を遡上しているものと推察される(第3章参照)。一方、三日月湖内の分布域は中湖盆にまで達していた。三日月湖内での稚魚ネットによる採集数が本流を大きく上回っていたこと、9月以降に本流における採集がほとんどみ

られなかったことから、遡上した未成魚の多くが三日月湖に入って、秋まで滞在しているものと考えられた。しかし、三日月湖への唯一の通路である志美運河の幅は約40 m、水深は2~3 mであり、本流に比べてはるかに狭隘である。また塩水楔の志美運河内への進入もほとんど観測されていない。よってシラウオ未成魚が本流から三日月湖に遡上するにあたっては、塩水楔の存在とは異なるシステムが存在しているものと考えられる(第3章参照)。なお、9月以降に水系内の採集数が減少していることから、シラウオ未成魚が秋季以降に降海していると推察された。

また、河口域でふ化した後に水系内に遡上するものとは別に、河口域を中心とした沿岸域に留まる群れがいることも示された。その採集のピークは水系内よりやや遅く8月下旬~9月上旬であるが、三日月湖~本流、河口~沿岸域の両水域で同時に未成魚が分布していること、体長20 mm前後から採集されていることから、かなり早い段階で、遡上するものと河口~沿岸に残留するものが分岐していると考えられた。なお、10月以降の採集数の減少傾向が水系内より河口~沿岸域において遅いことから、水系内に遡上したものが秋季に沿岸に降海し、夏季を河口~沿岸域で過ごしたものと混在している可能性が考えられる。さらに水系内、河口~沿岸域ともに12月以降に未成魚の採集がみられないこと、2月に、2個体であるが、沖合で採集されたことは、シラウオが沖合に分散して越冬していることを示唆している。

シラウオの他水域における成長をみると、涸沼では石狩よりも早く、5月に10 mm前後で出現した稚魚がやはり急速に成長して、11月には約60 mmに達し、その後は成長速度は鈍化している<sup>3)</sup>。また小川原湖でも5~6月に10 mm未成で出現した稚魚が11月に約60 mmに達し、その後の成長は緩やかである<sup>14)</sup>。本水域では涸沼、小川原湖に比べて産卵期が遅いため、11月の体長が若干小さいという違いはあるものの、夏~秋季にかけて急速に成長するという点では一致していた。また本水域内の水系内と河口~沿岸域の成長を比較すると、8月上旬の段階では両水域間で平均体長に差がなく、その後有意に水系内で体長が大きかったことから、成長速度は水系内の方が速いことが示された。このことは、三日月湖を中心とした水系内の方が未成魚の生育場として好適環境であることを示唆している。また11月以降の成長は、10月までよりも遅いことが示されたが、これについては、冬季の食物条件が悪いため、あるいは水温が低いためと推察される。加えて秋までは二次性徴の発現が認められなかったことから、シラウオが生涯の後半にあたる冬季には、エネルギーを成長よりも二次性徴の分化や成熟に振り向けている

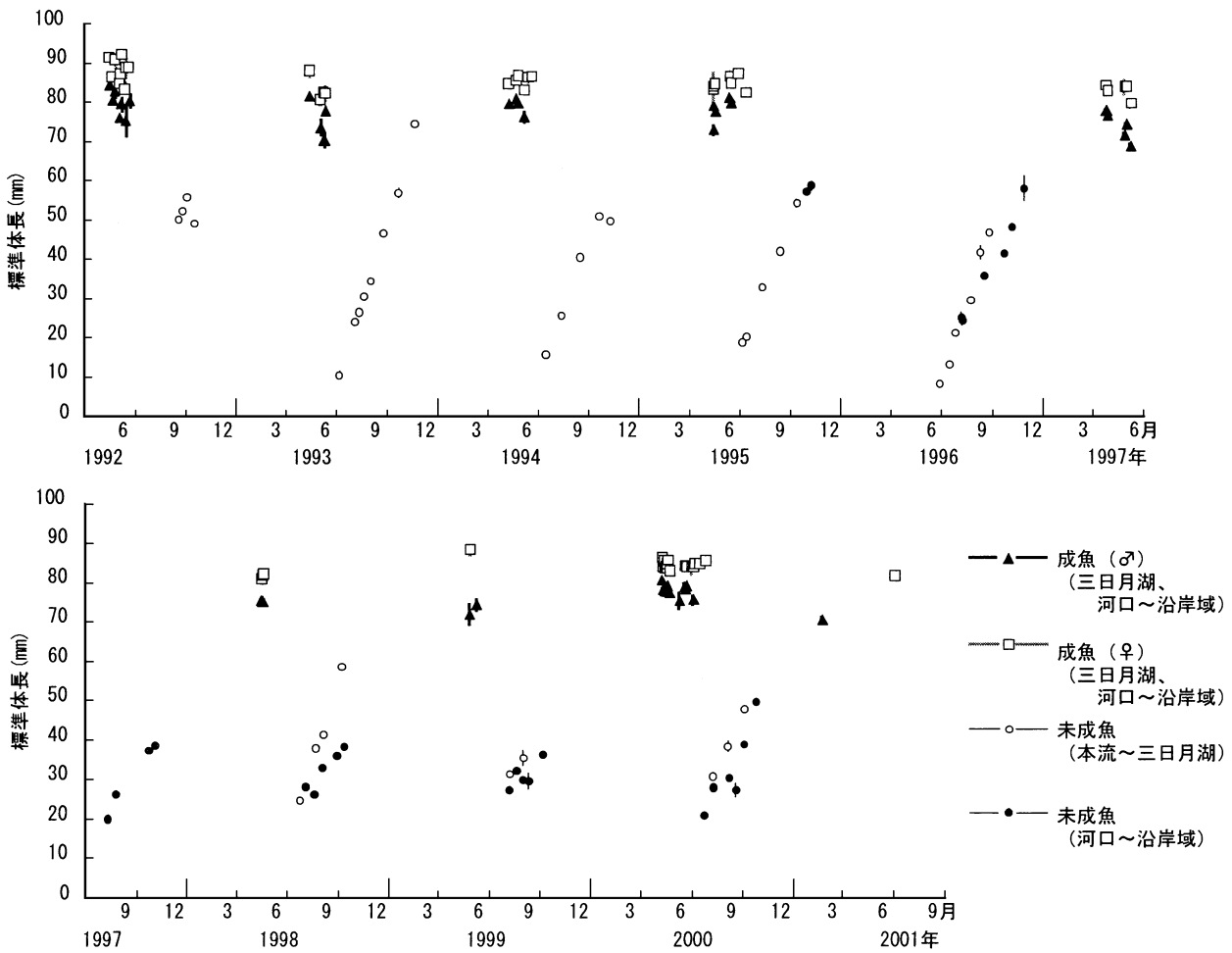


図26 シラウオの標準体長の平均値と標準誤差の季節変化

ことが示唆される。

## 第2章 耳石Sr:Ca比分析からみた資源構造

石狩川下流域および沿岸域に分布するシラウオは、河口でふ化した後、夏季に三日月湖をはじめとする水系内に遡上する群れと、河口～沿岸域に留まる群れがいる(第1章)。資源管理を行うためには、それぞれの比率やその経年変動の把握が必要である。

魚類の耳石内微量元素濃度分析は、環境履歴を推定する上で有効である。特にストロンチウム(Sr)とカルシウム(Ca)の比は、水温、Sr濃度、汚染、pHなどの環境要因で変動するが<sup>46)</sup>、中でも耳石Sr量を最も明瞭に変化させるのは陸水の影響によって大きく変化する塩分濃度である<sup>47)</sup>。それゆえ、海水、汽水、淡水といった塩分の異なる水域間を回遊する多くの通し回遊魚の回遊履歴の解析に用いられており<sup>48-57)</sup>、シラウオの耳石については、Arai et al.<sup>13)</sup>が、海水環境が高いSr:Ca比として、淡水環境が低いSr:Ca比として表れることを報告している。

本章では、耳石内微量元素濃度分析による個体毎の環境履歴の解明を通して、石狩川水系におけるシラウオの遡上降海の回遊パターンにより詳細な把握と、遡上群と河口～沿岸域残留群の比率の年級間の比較を行った。

### 材料と方法

耳石内微量元素濃度分析の供試魚として、1999年8月31日から2001年7月3日にかけて、沿岸、河口周辺および三日月湖内で採集した標本から計98個体を抽出した(図27、表5)。採集には沿岸域～河口域ではそりネット(幅1.5 m)、小型地曳網(全幅約7および20 m)および刺し網(1 cm網目合い)を用い、三日月湖内では稚魚ネット(口径1.3 m)を用いた。標本採集時にメモリーSTD(アレック電子製)を用いて、水面から底までの水温と塩分濃度を1 m毎に観測した。採集した標本は生鮮状態で持ち帰り、標準体長を0.1 mm単位で測定した。その後、原則として左側の扁平石を取り出し、耳石の最大半径(核～魚体の背方向の縁)を計測した。

取り出した耳石98個を、スライドガラス上に凹面を下

にして置き、エポキシ樹脂で包埋した。そして耳石の凸面側（魚体に収まった状態では外側）から、2000番の耐水サンドペーパーおよび0.3~12.0  $\mu\text{m}$ のラッピングフィルムを用いて核が露出するまで研磨した。研磨した耳石はカーボン・コーティングを施した後、波長分散型EPMA (Electron Probe Micro Analyzer; JEOL製, JXA-8900) によってSrとCaの含有量を計測した。X線ビーム焦点1  $\mu\text{m}$ , 加速電圧15 kV, ビーム電流 $10^{-8}$ ~ $10^{-7}$  A, 滞留時間500 msの条件で、研磨面上の核と最も遠い縁を結ぶ直線に沿って1, 1.5, 2, もしくは5  $\mu\text{m}$ 間隔で測定を行った。

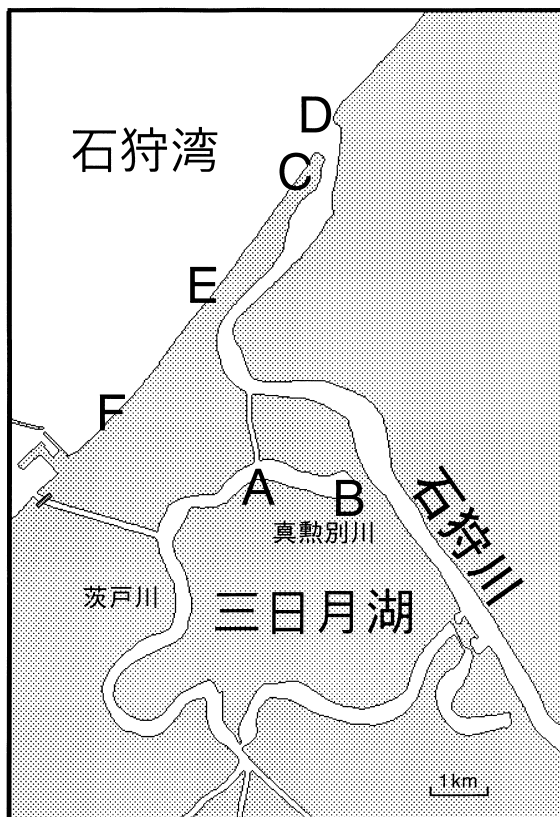


図27 標本採集位置

なおSrTiO<sub>3</sub>とCaSiO<sub>3</sub>をそれぞれSrとCa計測のキャリアレーションに使用した。最終的に各元素の含有量を重量パーセントとして算出した。なお波長分散型分光分析の検出限界が100~1,000 ppmであるため<sup>58)</sup>, Sr:Ca比が0.1を下回った場合には0とした。

過去の環境履歴は計測線に沿ったSr:Ca比プロファイルから推測したが、遡上、降海時の体長推定のために耳石最大半径と体長の関係式が必要である。そこで、耳石内微量元素濃度分析に供した98個体に加えて、分布調査(第1章)の標本から全体長範囲をカバーする様に160個体を抽出し、標準体長と耳石最大半径を計測し、合計258個体についての耳石最大半径と標準体長の関係を、最も適合した5次式を最小自乗法で求めた。

## 結 果

Sr:Ca比の全分析値についての頻度分布を図28に示した。Sr:Ca比には0と14~15( $\times 10^{-3}$ )に明瞭なモードがみられた。環境塩分濃度とシラウオ耳石のSr:Ca比の関係は明らかになっていないが、0にモードがある分布が三日月湖に代表される0.5 PSU未満(表5)の淡水環境履歴を、14~15( $\times 10^{-3}$ )にモードがある分布が汽水~海水環境履歴を示していることは明らかである。また、それぞれにポアソン分布と正規分布を当てはめて判別分析を行い<sup>59)</sup>, 4.72( $\times 10^{-3}$ )という境界値を得た。そして、4.72( $\times 10^{-3}$ )以下のSr:Ca比を示した供試魚は、淡水環境を経験した個体と判別した。

全供試魚の耳石の計測線に沿ったSr:Ca比のプロファイルを図29に示した。供試魚は基本的に「河口~沿岸残留」と「遡上回遊」の2つのパターンに分類された。「河口~沿岸残留」パターンは、耳石核から縁辺部にかけての多少の変動を伴う定常的に高いSr:Ca比によって特徴づけられる。ただ、1999年8月31日に三日月湖で採集さ

表5 EPMA分析の供試魚

年月日	年級	採集点※	水深 (m)	水温範囲 (°C)	塩分範囲	個体数	平均体長±標準偏差 (mm)
1999. 8. 31	1999	A	5	22.5-22.8	0.5	4	35.3 ± 5.5
2000. 5. 8	1999	D	-	-	-	5	85.8 ± 3.9
2000. 5. 15	1999	D	-	-	-	15	83.5 ± 3.7
2000. 5. 22	1999	D	-	-	-	15	82.5 ± 5.1
2000. 7. 4	1999	C	1	18.7-22.1	4.2-23.5	19	84.1 ± 3.7
2000. 9. 6	2000	C-E	3	21.6-22.1	31.8-33.5	6	29.5 ± 2.6
2000. 10. 4	2000	B	4	17.0-17.1	0.1	4	46.5 ± 4.3
2000. 10. 24	2000	E-F	1	14.6-15.0	29.1-30.6	10	46.9 ± 6.2
2001. 7. 3	2000	C	2	19.0-19.6	12.7-32.2	20	81.8 ± 3.7

※採集点は図27参照

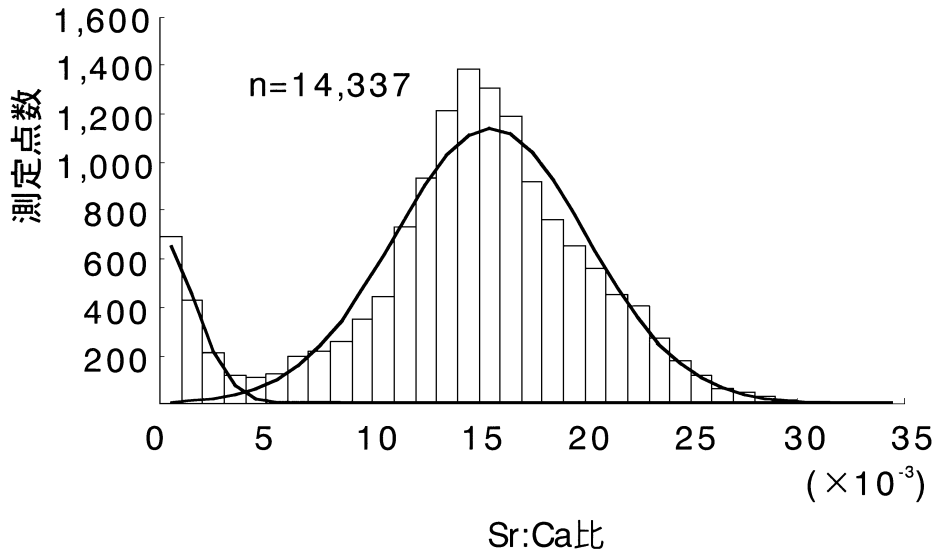


図28 Sr:Ca比全測定値の頻度分布

れた供試魚2個体(図29のA・2, A・4)が、淡水域に遡上していたにもかかわらず、「河口～沿岸残留」パターンを示したことについては、遡上後の経過時間が短かったことにより淡水環境履歴が耳石のSr:Ca比に反映されなかったためと判断して、図29では「M?」と表示した。また河口～沿岸域で採集された越冬前の供試魚については、その後淡水域に遡上した可能性があるため「河口～沿岸残留」パターンとはせず、パターン未確定として図29には「?」と表示した。一方、プロフィール中に $4.72(\times 10^{-3})$ 以下のSr:Ca比を示したものを「遡上回遊」パターンとした。

「河口～沿岸残留」パターンのほとんど全ての個体では、耳石核付近で $10\sim 15(\times 10^{-3})$ のSr:Ca比を示した。そして多くの個体で核から $100\sim 150\mu\text{m}$ にかけて、Sr:Ca比は同じレベルを保つか、若干低下した(図29のC・7, D・5, E・9, I・13など)。その後、耳石縁辺域にかけてSr:Ca比は $20(\times 10^{-3})$ 以上にまで徐々に上昇した。越冬して5～7月に河口～沿岸域で採集された「河口～沿岸残留」パターンの個体では、耳石縁辺直近においてSr:Ca比が少々低下していた(図29のC・2, D・2, E・3, I・2など)。

一方、「遡上回遊」パターンの耳石Sr:Ca比プロフィールでは、基本的な変化は「河口～沿岸残留」パターンと同様であったが、核から縁辺に至る過程において、 $10\sim 15(\times 10^{-3})$ から0付近までの急激な低下がみられた点で大きく異なっていた。また越冬して5～7月に河口～沿岸域で採集された標本と、2000年10月24日にやはり河口～沿岸域で採集された標本の「遡上回遊」個体では、その後Sr:Ca比が再上昇していた(図29のC・9, D・8, E・6, H・4, I・1など)。このSr:Ca比の大幅な低下と上昇は、それぞれ、ふ化した河口～沿岸域から淡水域への遡上と、

淡水域からの降海を示している。なお、2回の低下と上昇が認められた個体もあった(図29のC・14, H・6, H・7, I・14など)。さらに $4.72(\times 10^{-3})$ 以下の低Sr:Ca比帯の幅は、E・6やE・12といった狭いものから、C・12やE・2といった広いものまであり、淡水域での滞在期間に個体差が大きいことが示された。

耳石の最大半径( $x$ )と標準体長( $y$ )の間には以下の関係式が得られた。

$$y = -3.08 \cdot 10^{-10}x^5 + 1.87 \cdot 10^{-7}x^4 - 3.01 \cdot 10^{-5}x^3 + 4.36 \cdot 10^{-4}x^2 + 0.314x + 2.39$$

( $r^2=0.925$ ,  $P<0.001$ ; 図30)

Sr:Ca比が低下あるいは上昇時に、その値が $4.72(\times 10^{-3})$ となった耳石径から逆算した遡上および降海時の標準体長を図31に示した。遡上時の推定体長は $6.4\sim 39.8\text{mm}$ 、降海時のそれは $13.5\sim 79.4\text{mm}$ と、それぞれ変動幅が大きかった。

遡上回遊群、河口～沿岸残留群および未確定群の採集数と平均体長を表6に示した。越冬して産卵期である5～7月に採集された1999年級の成魚標本における「遡上回遊」個体数は15、「河口～沿岸残留」個体数は39であり、2000年級ではそれぞれ10個体と10個体であった。そして両年級における両群の比率には有意な差が認められた( $\chi^2$ 検定,  $P<0.05$ )ことから、両群の比率が年級毎に変化していることが示唆された。両群の産卵期における平均体長を比較すると、有意ではないものの、ほとんどの標本において「遡上回遊」群の方が、「河口～沿岸残留」よりも大きかった。越冬前の未成魚2標本については、2000年9月6日では、「遡上回遊」の1個体と未確定の5個体の間に、平均体長の差は認められなかった( $t$ 検定)が、2000年10月24日では、「遡上回遊」7個体の体長平均値は、

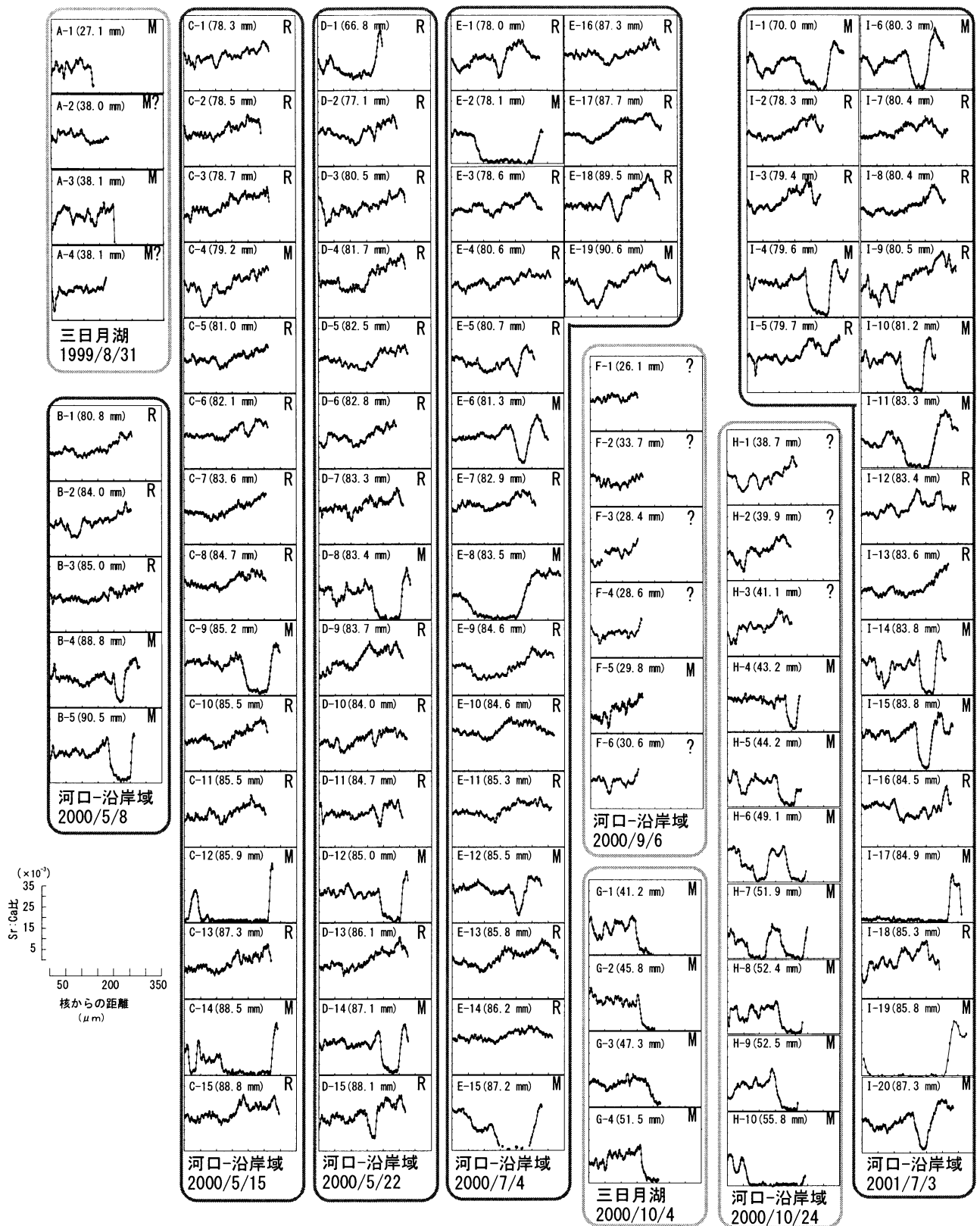


図29 耳石のSr:Ca比プロファイル (R: 河口~沿岸残留 M: 遡上回遊 ( )内は標準体長)



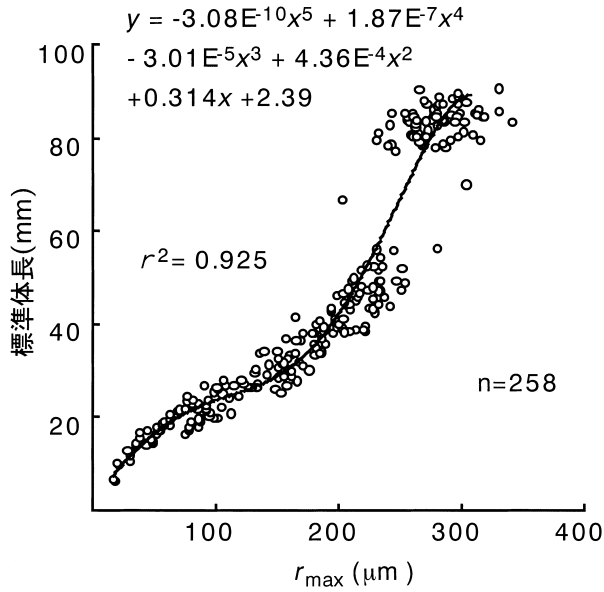


図30 耳石（偏平石）の最大半径  $r_{max}$  と標準体長の相関関係

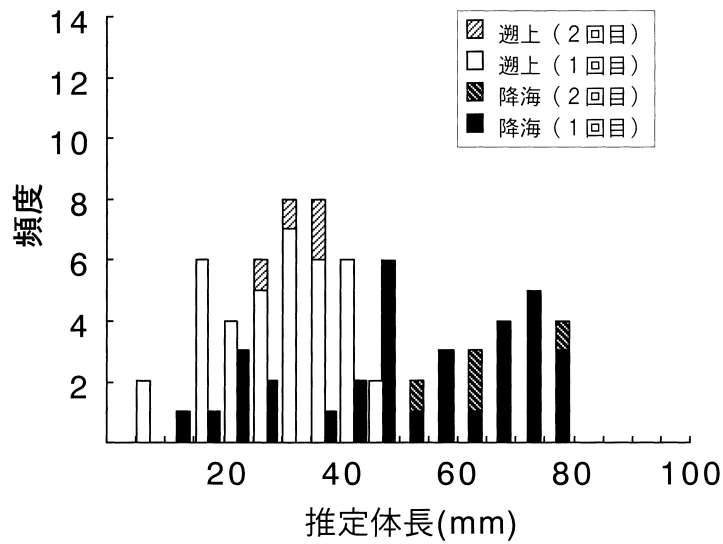


図31 遡上，降海時の推定体長の組成

表6 遡上回遊群，河口～沿岸残留群および未確定群の年級別個体数と平均体長

年月日	年級	遡上回遊群		河口～沿岸残留群		未確定群	
		個体数	平均体長±標準偏差 (mm)	個体数	平均体長±標準偏差 (mm)	個体数	平均体長±標準偏差 (mm)
1999. 8. 31	1999	4	35.3 ± 5.5	0		0	
2000. 5. 8	1999	2	89.7 ± 1.2	3	83.3 ± 2.2	0	
2000. 5. 15	1999	4	84.7 ± 3.9	11	83.1 ± 3.6	0	
2000. 5. 22	1999	3	85.2 ± 1.8	12	81.8 ± 5.5	0	
2000. 7. 4	1999	6	84.4 ± 4.4	13	84.0 ± 3.6	0	
成魚計 (比率)		15	(28%)	39	(72%)		
計		19		39		0	
2000. 9. 6	2000	1	29.8	0		5	29.5 ± 2.8
2000. 10. 4	2000	4	46.5 ± 4.3	0		0	
2000. 10. 24	2000	7	49.9 ± 4.6	0		3	39.9 ± 1.2
2001. 7. 3	2000	10	82.0 ± 4.9	10	81.6 ± 2.4	0	
成魚計 (比率)		10	(50%)	10	(50%)		
計		22		10		8	

未確定の3個体よりも有意に大きかった( $t$ 検定,  $p < 0.01$ )。

## 考 察

### 回遊パターン

三日月湖内で採集されたものを含め、ほとんどの供試魚の耳石核付近の Sr:Ca 比が高かったことから、石狩川水系の主産卵場が河口域であることが再確認された。また夏季に三日月湖をはじめとする淡水域に遡上回遊する群れと、遡上せずに汽水～海水域に留まる群れの2群が存在すること、両者ともに海水域で越冬することも耳石 Sr:Ca 比分析から再度示された。また両群の比率が年級ごとに変化することも示された。この様な異なる回遊パターンを持つ群れが同所的に存在することは、様々な魚種で報告されている<sup>13, 55, 60-63</sup>。

今回示された石狩川水系のシラウオの遡上回遊群と河口～沿岸残留群について、遺伝的な比較を行ったわけではない。しかし、5～7月という同じ産卵期に、河口域という同じ産卵場に両群が混在していたことから(表6)、2つの群は別個に再生産を行っているのではない、つまり遺伝的に独立してはいないと考えられる。

また第1章では、遡上群と河口～沿岸残留群の出現時の体長から、早い時期に両群が分岐するものと推察し、本章における淡水域への遡上時の推定体長の多くが20～40 mmの範囲にあったことから、遅くとも8月までには、遡上群と残留群が分岐するものと考えられた。なお遡上時、降海時の推定体長の個体差が大きいことは、成長や発育段階といった生理的な条件によって、それぞれの回遊が誘発されているのではなく、むしろ融雪水による出水後の塩水楔の進入や、潮汐、降雨による出水といった物理的な要因が回遊に関連していることを示唆している。

### 回遊パターンと成長

生活史の中で淡水と海水を回遊する通し回遊魚の多くの魚種で、異なった回遊パターンを持ち、淡水域と海水域で成長速度が異なることが報告されている。どちらにおいて成長が速いかは、魚種ごとに異なるが<sup>64</sup>、本水域のシラウオについては、第1章で述べたとおり、8～10月において水系内で採集された未成魚は、河口～沿岸域で採集されたものより体長が大きい。そして本分析でも2000年10月24日に沿岸域で採集された遡上回遊群は、それ以外のものより有意に大きく、両群の体長差が降海した後でも、少なくとも越冬するまでは存在することが明らかとなった。また、10月に沿岸域で遡上群と河口沿岸残留群が同所で採集されたことと、水系内と河口～沿岸域での採集数の減少傾向の違い(第1章)から、水系内に遡上したものが秋季に降海し、河口～沿岸域で夏を過

ごした群れに合流しているものと推察された。

## 第3章 遡上機構

第1章と第2章で述べてきたように、5～6月に石狩川河口でふ化したシラウオは、水系内に遡上する群と河口～沿岸域に留まる群に分岐する。そして水系内に遡上したものの多くが本流ではなく、三日月湖に遡上し、滞留している。しかし、石狩川は北海道随一の河川であり、シラウオの体長が成魚でも70～80 mm、遡上の盛期と考えられる7月においてはその体長が20 mm前後と非常に小さいことから、川の流れに逆らって遡上するほど遊泳能力は高くないと思われる。従って、本流および三日月湖へ遡上するための何らかの効率的な機構が存在しているものと考えられる。

シラウオの遡上機構の解明は、シラウオが能動的に上流に分布域を広げているのか否かについて判断する上で重要である。そして、能動的に遡上回遊していることが判明すれば、遡上する群と河口～沿岸域に留まる群との成長速度の差や、両水域の食物環境の差の情報などをもとにした回遊の意義の論議が可能となる。さらに、河口域でふ化したシラウオが遡上回遊する群と河口沿岸域に残留する群に分岐する機構を考察する上でも重要な知見となる。そこで、本章では石狩川におけるシラウオの遡上機構を、遊泳能力の測定、本流の鉛直的分布状況、三日月湖の入口に当たる志美運河内の移動状況の把握を通して明らかにする。

### 3.1 シラウオの遊泳速度

後述する産卵行動観察(第4章)において、シラウオの通常の遊泳速度が10～14 cm/sであること、瞬間的には1 m/s近い速度が出せることが示された。また、遊佐ら<sup>65</sup>は小川原湖産のシラウオ成魚を用いて、遊泳行動をとる最適流速が10～20 cm/s、約5秒間の限界速度が40 cm/sと報告している。

しかし、遡上機構を解明する上で重要なのは、シラウオが一定時間連続して遊泳が可能な耐久速度<sup>66</sup>を把握することである。そこで北海道余市川産のシラウオを用い、スタミナトンネル法<sup>67</sup>によって耐久速度を求めた。

### 材料と方法

1996年5月13日に北海道後志管内余市川河口(表層水温9.75℃, 表層塩分8.80 PSU, 底層水温10.05℃, 底層塩分32.04 PSU)において、シラウオ成魚101個体を採集し、水温10.0℃, 塩分約33 PSUの濾過海水を満たした円形1 t水槽に収容した。翌日、この水槽から任意に取り出した

10個体について1個体ずつ、水温8.7 の濾過海水を満たした回流水槽（図32）に收容し、耐久速度試験を行った。今回使用した回流水槽は、下部に組み込まれたモーターによって、観察部に整流された流れを作り出す機能を持つもので、任意に流速の設定が可能である。また流速を規則的に変化させることで、周期や最大流速を任意に設定した振動流なども再現できる。本試験では流向は一定、初期流速を15 cm/sとし、10分毎に5 cm/sずつ流速を増加させた。なおシラウオに走光性があることから、遊泳方向を限定し、同時に水槽観察部の透明壁への衝突を軽減させる目的で、前方からの投光を行った。供試魚が水槽観察部の後端のネットに張り付いて遊泳不能となった流速（V）とその流速に切り替えてから遊泳不能となるまでの秒数（T）を記録した。そして耐久速度として、10分間の臨界遊泳速度（CSS: Critical Swimming Speed  $= (V-5) + 5 \times (T/600)$  <sup>68)</sup>を求めた。実験終了後、各個体の

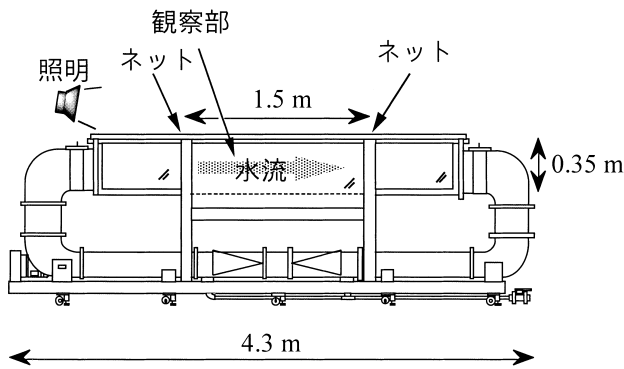


図32 鉛直式回流水槽

性の判別および標準体長と体重の測定を行い、CSSと体長の比（CSS/SL）<sup>69)</sup>を求めた。

結 果

10分間の臨界遊泳速度（CSS）の最大値は21.0 cm/s、最小値は11.3 cm/s、平均値は16.8 cm/sであった（表7）。なお雌雄別のCSSの平均値は、雄16.02 cm/s（n=7）、雌18.6 cm/s（n=3）であり、両者の間に有意差は認められなかった（U検定,  $p > 0.05$ ）。またCSS/BLの最大値は2.76、最小値は1.45、平均値は2.14であった。

考 察

今回得られた臨界遊泳速度の平均値と、第4章の産卵行動観察中に得られた通常遊泳速度の平均値（雄 $14.2 \pm 3.8$  cm/s（n=10）、雌 $10.7 \pm 2.3$  cm/s（n=10））を比較すると、全個体での平均値および雌では有意差が認められるが（U検定,  $p < 0.01$ ）、雄では認められなかった（U検定,  $p > 0.10$ ）。またCSSの平均値は遊佐ら<sup>65)</sup>の最適流速の範囲に収まっており、シラウオは流れに抗して遊泳する際でも、通常の遊泳よりも格段に速度を上げることは不可能と考えられる。なお、このシラウオ成魚の耐久速度は、遡河回遊するベニザケの51.5 cm/s（体長7.7 cm）～143 cm/s（体長53.9 cm）<sup>69)</sup>に比べて格段に遅く、かなり緩やかな流れを遡上する事も困難な速度と思われる。

CSS/BLについてみると、一般に魚類の耐久速度は2～3 BL/s、ニシンやサケ科魚類で3～4 BL/sとされている<sup>66)</sup>。今回得られた平均値2.14はこの下限に近く、シラウオの耐久速度は、体長に対する比率でも遅いと思われる。こ

表7 遊泳速度試験結果

No.	雌雄	標準体長 (cm)	体重 (g)	V (cm/s)	T (s)	CSS (cm/s)	CSS/BL (BL/s)
1	♂	7.5	1.3	15	180	11.5	1.5
2	♀	7.9	1.4	20	330	17.8	2.2
3	♀	8.1	1.5	25	50	20.4	2.5
4	♂	7.6	1.5	25	120	21.0	2.8
5	♂	7.9	1.7	25	120	21.0	2.6
6	♂	7.8	1.3	15	150	11.3	1.5
7	♂	7.7	1.3	15	260	12.2	1.6
8	♂	7.8	1.7	20	300	17.5	2.2
9	♂	7.7	1.5	20	330	17.8	2.3
10	♀	8.4	1.8	20	330	17.8	2.1

V：遊泳不能となった時の流速

T：その流速段階における遊泳不能となるまでの時間

$$CSS = (V-5) + 5 \times (T/600)$$

のことは、シラウオの体型が遊泳速度において理想的な紡錘型からはずれており、また耐久力に優れた赤色筋を持たないこと<sup>69)</sup>からも伺える。

以上、シラウオの耐久速度は、成魚であっても石狩川本流表層の標準的な流速である $0.5 \sim 1 \text{ m/s}$ <sup>70)</sup>に比べて遙かに遅く、7月を中心として体長20 mm前後の稚魚が石狩川本流を遡上することはもちろんのこと、三日月湖に遡上するにも、何らかの遡上機構が必要であることが示された。

### 3. 2 本流における遡上

河口域の表層に淡水、底層に海水という水塊構造においては、基本的に表層では海方向に下層では内陸方向への流れが存在することが知られている<sup>71)</sup>。石狩川本流においても、表層水が $50 \text{ cm/s}$ 以上で流下しているのに対して、下層の塩水楔内では、河口から1.5 kmまでは最大約 $30 \text{ cm/s}$ の逆流が観測され、それより上流でもほとんど流れのない状態となっている<sup>70)</sup>。また伊藤・杉本<sup>72)</sup>は、弱混合型の水塊構造において、塩水楔内の粒子が上流に輸送されることを報告し、桑村<sup>24)</sup>は、京都府由良川においてシラウオが塩水楔の河川への進入に合わせて、河川内に分布を広げていることを報告している。以上の知見に、シラウオが石狩川の表層流速である $50 \text{ cm/s}$ を遡することは困難であること(第3章第1節)を考え合わせれば、石狩川河口域でふ化したシラウオが、本流の塩水楔によって上流に分布を広げているものと考えられる。しかし、

石狩川本流では9月以降も塩水楔が存在する(図9, 10)にも関わらず、少なくとも表層ではシラウオの分布がみられなくなっている(第1章第2節)。9月以降もシラウオが本流の塩水楔内に分布しているのか、あるいは本流を通過して三日月湖へ遡上しているのかを確認することは、資源構造の解明の上で重要である。そのため、本流において鉛直的な分布状況を調査した。

### 材料と方法

1996年6月26日, 7月15日, 7月26日, 8月22日, 9月24日の5回, 石狩川本流の河口から約1.5 km, 3.0 km, 4.5 km上流の3点において, 船外機船によって口径1.3 mの稚魚ネットを船速約2ノットで曳網する調査を表層および底層に対して行った(図33)。底層の曳網では, 20 m以上の曳き網の先端に約10 kgの重りを付け, その重りから5 m離して, フロートを付けてほぼ中性浮力とした稚魚ネットをセットした。そして重りが着底していることを曳き網から伝わる振動で確認しつつ曳網した。さらにみお筋を確認するために曳網中にポータブル測深機(PS-7: 本多電子製)を用いて水深を計測した。その他, 三日月湖入口の表層においての採集を実施した。なお, 採集時にメモリーSTDによって水深1 m毎の水温と塩分を観測し, 採集したシラウオは, 計数の後, 標準体長を測定した。

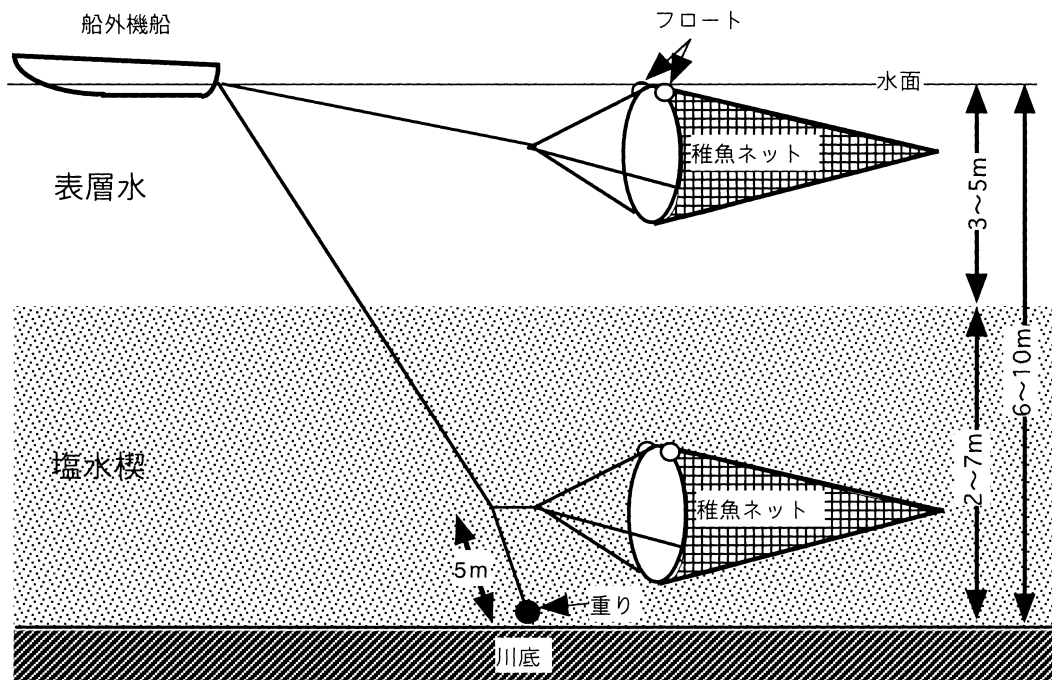


図33 本流の表層および底層での稚魚ネットの曳網

表 8 1996年の本流遡上調査時の水温・塩分

月日		6月26日								
調査点	河口から1.5km	河口から3.0km		三日月湖						
水深	8.3-8.7 m	7.0-7.8 m								
	水温 (°C)	塩分(PSU)	水温 (°C)	塩分(PSU)	水温 (°C)	塩分(PSU)				
水深 0 m	18.15	0.29	18.25	0.34	21.42	0.23				
1 m	18.03	0.31	17.82	0.58	19.41	0.25				
2 m	17.30	0.79	17.84	0.64	17.91	0.27				
3 m	17.11	2.30	17.17	1.56	17.56	0.29				
4 m	13.00	32.60	13.32	31.91	17.43	0.30				
5 m	12.71	33.01	12.97	32.78						
6 m	12.61	33.15	12.70	33.13						
7 m	12.49	33.17								
8 m	12.45	33.22								
9 m										

月日		7月15日								
調査点	河口から1.5km	河口から3.0km		河口から4.5km		三日月湖				
水深										
	水温 (°C)	塩分(PSU)	水温 (°C)	塩分(PSU)	水温 (°C)	塩分(PSU)	水温 (°C)	塩分(PSU)		
水深 0 m	22.07	0.64	22.11	0.51	22.11	0.68	21.61	0.39		
1 m	22.07	0.77	22.11	0.57	22.06	0.89	21.60	0.39		
2 m	22.06	0.83	22.01	0.93	22.02	1.03	21.60	0.39		
3 m	20.24	29.14	18.83	30.55	21.35	13.05	21.54	0.39		
4 m	17.64	33.15	17.62	33.14	17.45	32.88	21.46	0.42		
5 m	17.43	33.37	17.44	33.34	16.63	33.13	20.34	0.36		
6 m	17.28	33.40	17.22	33.42	16.25	33.29				
7 m	17.12	33.41	16.97	33.48						
8 m			16.64	33.46						
9 m										

月日		7月26日								
調査点	河口から1.5km	河口から3.0km		河口から4.5km		三日月湖				
水深			6.0-9.0 m							
	水温 (°C)	塩分(PSU)	水温 (°C)	塩分(PSU)	水温 (°C)	塩分(PSU)	水温 (°C)	塩分(PSU)		
水深 0 m	20.06	0.85	20.17	0.56	20.28	0.55	20.97	0.37		
1 m	20.05	1.00	20.02	0.74	20.26	0.57	20.75	0.39		
2 m	20.09	1.08	19.92	1.03	20.21	0.70	20.61	0.40		
3 m	20.10	1.29	19.88	1.28	19.83	2.04	20.44	0.40		
4 m	18.00	30.42	19.11	24.06	19.55	5.57	20.32	0.47		
5 m	16.82	33.30	16.85	33.30	18.26	29.24	20.15	0.48		
6 m	16.81	33.47	16.75	33.58	16.71	33.10				
7 m	16.77	33.52			16.62	33.23				
8 m	16.75	33.57								
9 m	16.75	33.57								

月日		8月22日								
調査点	河口から1.5km	河口から3.0km		河口から4.5km		三日月湖				
水深	7.0-8.0 m	6.6-9.2 m		8-9.5 m						
	水温 (°C)	塩分(PSU)	水温 (°C)	塩分(PSU)	水温 (°C)	塩分(PSU)	水温 (°C)	塩分(PSU)		
水深 0 m	22.35	0.91	22.38	0.53	22.37	0.41	23.43	0.31		
1 m	22.36	0.95	22.37	0.66	22.37	0.42	23.29	0.31		
2 m	22.36	1.06	22.31	1.13	22.37	0.43	22.82	0.32		
3 m	22.13	4.40	22.31	1.30	22.37	0.45	22.47	0.40		
4 m	20.43	32.65	21.59	29.35	22.37	0.73	22.11	0.37		
5 m	20.39	33.37	20.30	33.29	20.27	32.92				
6 m	20.43	33.44	20.39	33.37						
7 m	20.42	33.47	20.42	33.47						
8 m	20.41	33.47	20.38	33.48						
9 m										

月日		9月24日								
調査点	河口から1.5km	河口から3.0km		河口から4.5km		三日月湖				
水深	6.5-9.5 m	6.5-9.5 m		5.8-8.5 m						
	水温 (°C)	塩分(PSU)	水温 (°C)	塩分(PSU)	水温 (°C)	塩分(PSU)	水温 (°C)	塩分(PSU)		
水深 0 m	17.22	0.43	17.21	0.41	17.63	0.34	18.22	0.52		
1 m	17.19	0.44	17.13	0.46	17.65	0.35	18.21	0.50		
2 m	16.99	1.08	16.93	1.09	17.48	0.34	18.10	0.47		
3 m	16.92	6.69	18.01	27.62	17.35	0.77	18.05	0.47		
4 m	19.03	30.93	19.08	31.10	18.89	31.53	17.82	0.49		
5 m	19.15	32.13	19.19	32.18	19.23	32.59	17.84	1.05		
6 m	19.22	32.51	19.25	32.93	19.28	32.83				
7 m										
8 m										
9 m										

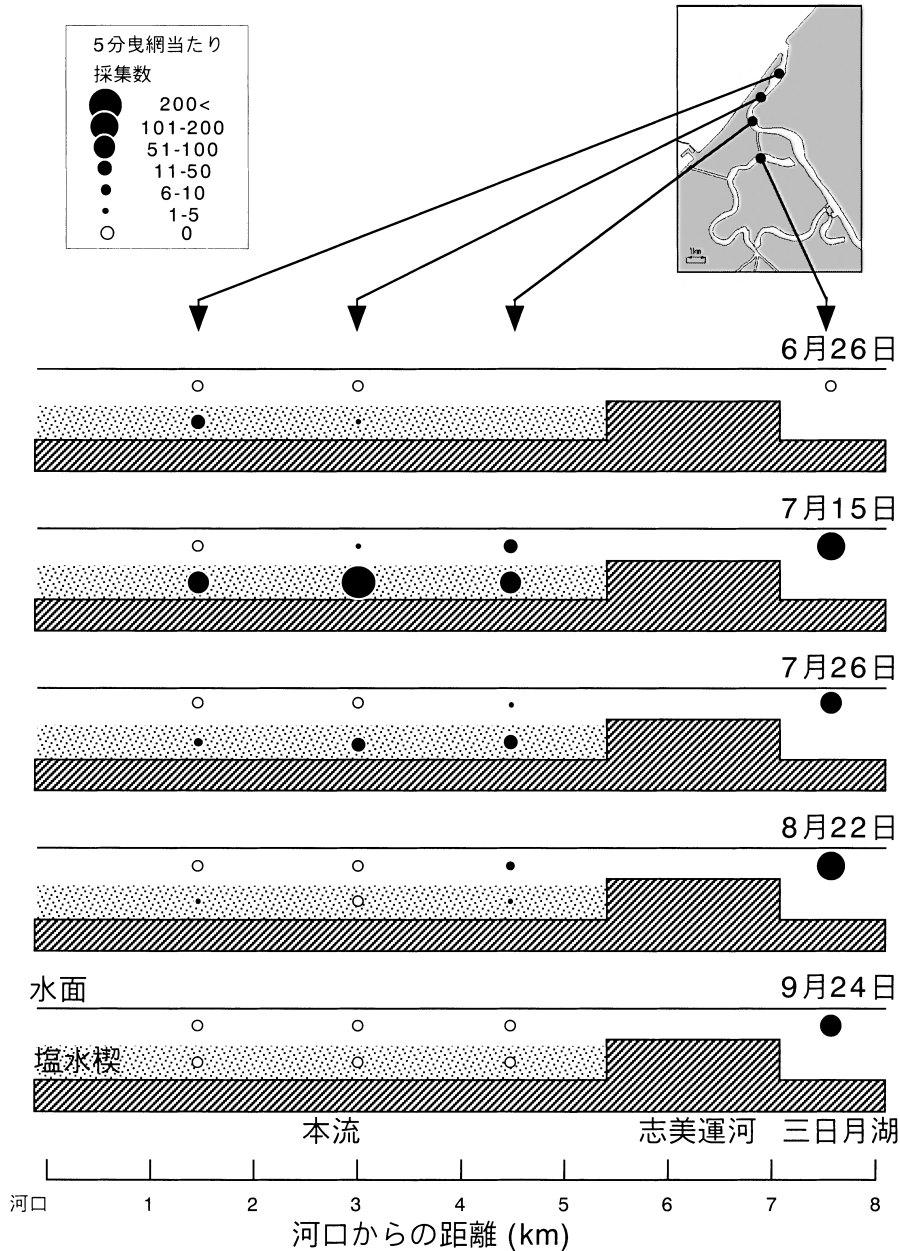


図34 シラウオ稚魚の本流における鉛直分布の季節変化

結 果

本流の採集点すべての水深3~5 m以深には塩分濃度30 PSU以上の塩水楔が存在し(表8), その厚さは水深にもよるが, 2~5 mと稚魚ネットの口径を上回っていた。従って, 底層の採集では, その曳網方法から稚魚ネットが川底直近の塩水楔内のシラウオを採集していることになる。

図34に各採集日・各点のシラウオの採集個体数を示した。塩水楔内の採集数は, 6月26日には河口から1.5 kmで14個体, 3.0 kmで3個体, 7月15日には1.5 kmで78個体, 3.0 kmで239個体, 4.5 kmで90個体, 同じく7月26日には6個体, 19個体, 30個体, 8月22日には3個体, 0個体, 1個体であ

った。9月24日には塩水楔内での採集はなく, 各採集日の最多採集地点が6月26日から7月26日にかけて, 上流方向に移動していた。一方, 表層の淡水内での採集尾数は, 7月15日の河口から3.0 kmで1個体, 4.5 kmで24個体, 7月26日には4.5 kmで5個体, 8月22日にも4.5 km点で7個体と, もっとも上流の4.5 km点でシラウオの採集が多かった。なお9月24日には表層でも採集は皆無であった。また, 同じ採集日, 採集点で表層と底層での採集個体数を比較すると, 8月22日の河口から4.5 km点を除いて, 常に底層が表層を上回っていた。また三日月湖入口における表層の採集数は, 6月26日は0個体, 7月15日には123個体, 7月26日には62個体, 8月22日には133個体, 9月24日には

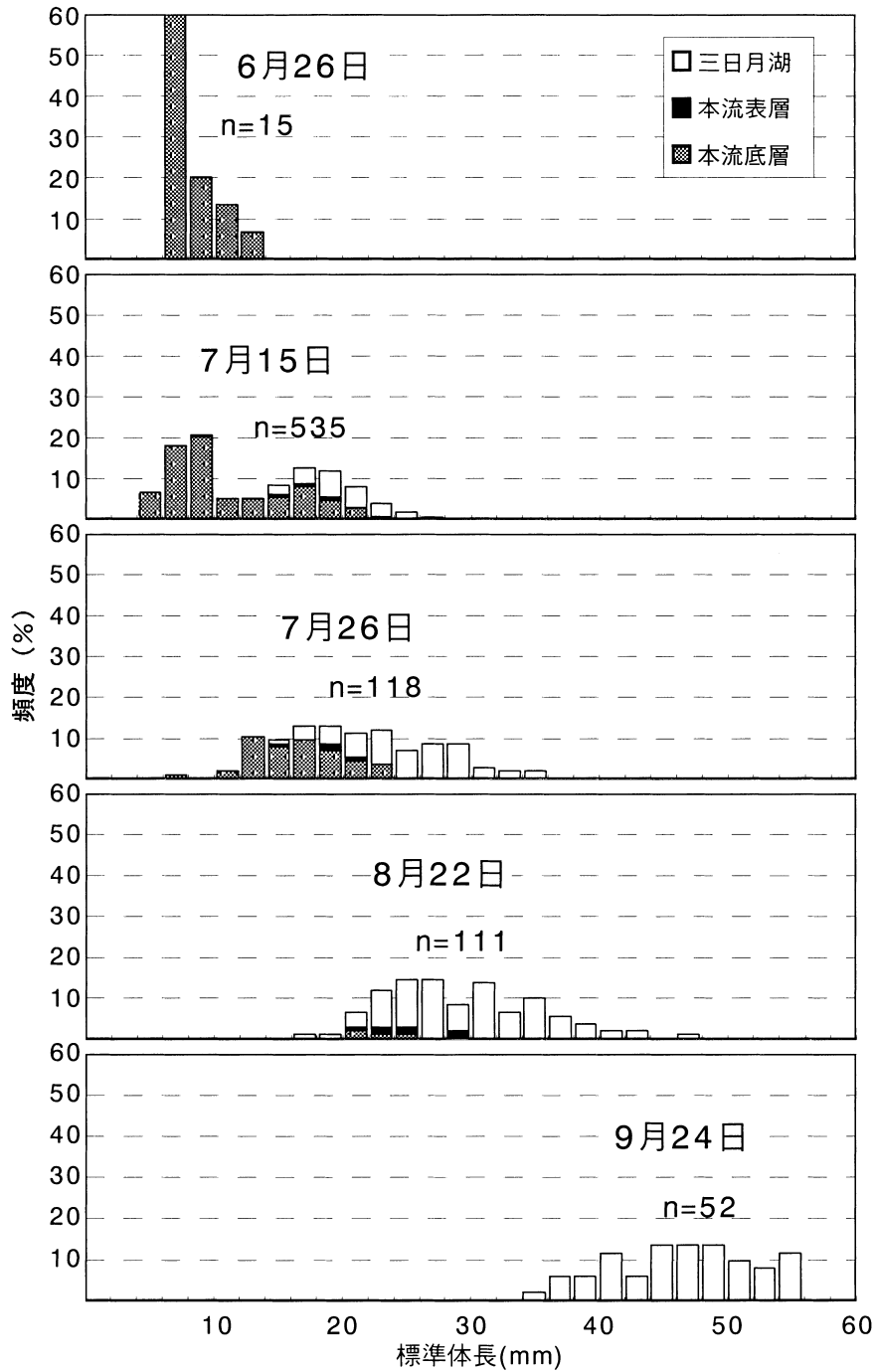


図35 1996年の本流底層，表層および三日月湖入口の体長組成

52個体であった。

塩水楔内，本流表層および三日月湖入口における体長組成を図35に示した。平均標準体長(±SD)は6月26日には $8.2 \pm 1.9$  mm (n=15)であったものが，7月15日には $13.0 \pm 5.6$  mm (n=535)，7月26日には $20.9 \pm 5.8$  mm (n=118)，8月22日には $29.2 \pm 5.8$  mm (n=111)，9月24日には $46.5 \pm 5.5$  mm (n=52)と大きくなった。また7月15日～8月22日において，三日月湖内の平均体長は，本流の表層および底層のそれらより有意に大きかった(t検定,  $p < 0.05$ )。また有

意差が認められたのは7月15日だけ(t検定,  $p < 0.001$ )であったが，底層よりも表層において平均体長が大きかった。

考 察

本流における合計採集個体数は6月26日の17個体(採集は4点)が，7月15日には432個体(6点)に急増し，その後7月26日には60個体(6点)，8月22日には11個体(6点)，そして9月24日には0個体(6点)と減少している。7月15日までの増加については，ふ化数の増加によって

遡上するものが増加したためと推察され、その後の減少については三日月湖内の分布が8月まで増加していることから（第1章第2節）、本流から三日月湖へ移動したためと考えられる。また塩水楔内の最多採集点が、6月26日には河口から1.5 km点、7月15日には同じく3.0 km点、7月26日には同じく4.5 km点と上流方向に移動していること、その間に体長が増加していることから、シラウオ稚魚は、成長しつつ上流に移動していたものと考えられる。

本流において、表層の淡水内よりも底層の塩水楔内において採集個体数が格段に多かったことは、遊泳力が弱いシラウオ稚魚が塩水楔内の内陸方向への流れ<sup>71)</sup>や停滞<sup>70)</sup>を利用して遡上していることを示している。また、表層の淡水と塩水楔の塩水との混合についてJohn *et al.*<sup>71)</sup>は、基本的に下降流より上昇流の方が勝るとしており、この点からシラウオ稚魚が上昇流に逆らって底層にとどまっていること、つまり塩水楔を積極的に利用して遡上していることが示唆される。また、上昇流と下降流の比率は塩水楔の先端に行くほど前者が高くなるために<sup>71)</sup>、表層の淡水での分布が上流ほど多くなっていたと思われる。石狩川の塩水楔の先端は、本調査の範囲より上流にまで達しており、第1章の図16に示した1993年8月18日、8月31日の表層分布結果の様に、本流の、より上流部の表層で多くのシラウオが採集されているのも、この上昇流と下降流の比率の変化によると推察される。しかし、本流の表層の流速よりもシラウオ稚魚の耐久速度はかなり遅く、そのため表層に上昇したシラウオ稚魚はその場所にとどまることができずに流下し、その一部は降下流の比率が増加する下流域で再度塩水楔に戻る可能性もあると思われる。この本流表層の流れが強く、シラウオが滞留できないことが、前述の水系内でのシラウオの三日月湖への偏在の一因となっていると考えられる。なお、シラウオ稚魚が本流の表層に分布する範囲のほぼ最下流域に三日月湖につながる志美運河の入り口が存在することが、シラウオ稚魚が本流から三日月湖へ移動する上で重要なポイントである可能性が考えられる。

第1章第2節に示した様に、シラウオは7月以降急速に成長しており、本調査でもシラウオ稚魚は遡上しながら、同時に成長していることが確認された。また同時期の体長は本流底層<本流表層 三日月湖の順となっていた。これは、体長の大きなものほど、つまり同時期にふ化したものなら成長がよいものほど、成長速度が同じであるなら早くにふ化したものほど遊泳力が強く、遡上する群れの中でもより上流に分布しているためと推察される。

### 3. 3 志美運河における遡上

志美運河は三日月湖と本流を繋ぐ唯一の水路であり、河口の産卵場でふ化したシラウオ稚魚が三日月湖に遡上するためには、ここを必ず通過しなければならない。しかし、志美運河は水深が浅いため、塩水楔本体の進入はほとんど無く（序論）、シラウオ稚魚が三日月湖へ遡上する上で、本流における塩水楔の利用（第3章第2節）とは別の機構があると考えられる。その機構を解明するために、定点ネット採集調査とその結果を基にしたボックスモデル・シミュレーションを実施した。

#### 3. 3. 1 志美運河内の定点ネット採集調査

志美運河は三日月湖からの唯一の流出水路であるが、その流れは下流すなわち本流方向に向かうのみでなく、潮汐の影響を受けて三日月湖に向かうこともある。また、ウナギ類<sup>73, 74)</sup>や異体類<sup>75-78)</sup>、メバル<sup>79)</sup>などでは、仔稚魚が潮汐を利用して成育場に移動したり、分布域を広げることが知られている。以上から、シラウオ稚魚も潮汐を利用して、志美運河内を三日月湖に遡上している可能性があり、その移動機構を解明するため、1995～1997年の7月に運河内における分布状況を調査し、日周および流向流

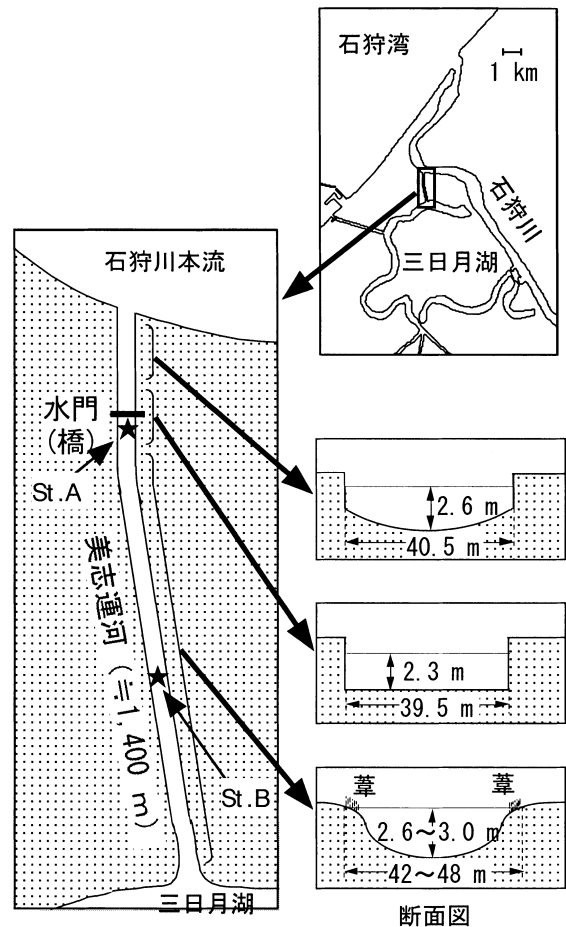


図36 志美運河の構造と調査点



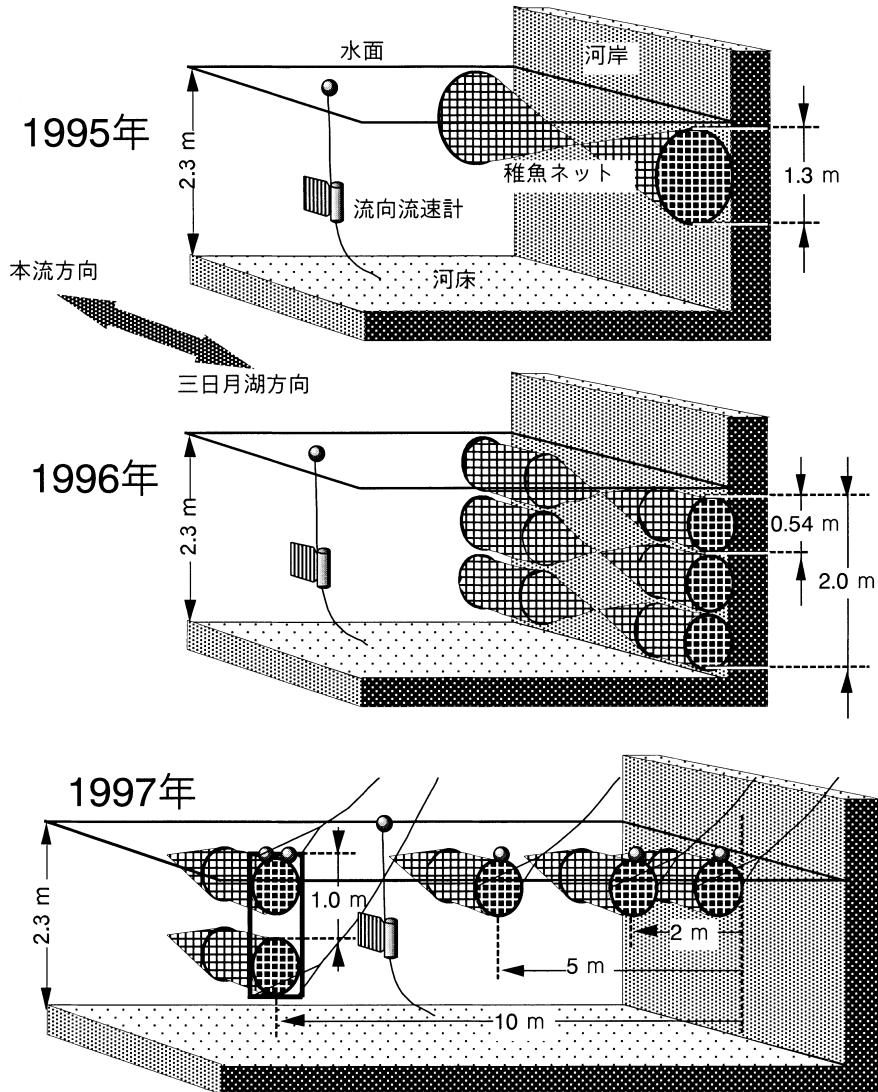


図37 1995～1997年におけるネットの設置状況

速の変化との関係について検討した。

材料と方法

志美運河は、石狩川の河口から約5.5 km上流地点と三日月湖を繋ぎ、その全長は約1,400 m、幅は約40 mである(図36)。運河の石狩川本流から約300 m地点に通常は開放されている水門があり、その前後100 mほどは、水深2.2～2.3 mの長方形断面となっている。その他の部分は中央が2.6～3.0 mと深く、岸に近づく程浅くなる断面構造で、水門部より三日月湖側の河岸には葦が茂っていた。

1995年7月6～7日、1996年7月15～16日および1997年7月14～15日の3回、志美運河の水門付近(図36のSt. A)の右岸側において、干満1周期分のシラウオ稚魚の移動状況を把握するために24時間以上の連続採集調査を実施した。1996年の調査は新月の大潮時(月齢29～0日)に、1995年と1997年のそれは小潮時(月齢8～9日と9～10日)

に行った。

1995年の調査では、流向、流速と採集個体数の関係およびその日周変化を明らかにするため、口径130 cm、側長450 cm、コッドエンドが網地GG54の稚魚ネット2基をそれぞれ本流および三日月湖側に向け、岸に接した上層(リング上端が水面直下)に設置し、1時間毎に計24回揚網してシラウオを採集した(図37上段)。1996年の調査では、流向、流速、日周性に加えて水深と採集個体数の関係を明らかにするため、口径56 cm、側長172 cm、網地NG52の稚魚ネットを1995年と同じ位置および方向に3基ずつ鉛直方向に並べて設置し、2時間毎に計13回揚網してシラウオを採集した(図37中段)。なお上層ネットの上端は水面直下、下層ネットの下端を水面から2 mとし、3つのネットの間隔は等間隔とした。1996年は6月15日23時の採集時に三日月湖方向に開口させた上層ネットのコッドエンドが流失して採集に失敗した。1997年の調

査では、流向、流速、日周性に加えて、岸からの距離と採集個体数の関係を明らかにするため、1996年と同仕様のネット1基を岸に接した上層に、3基を岸から2, 5, 10 mの上層に設置した。加えて、岸から離れた位置での水深と採集個体数の関係を解明するため、岸から10 m点では下層にもネット1基を、その上端が水面下1 mとなるよう設置した(図37下段)。そして全ネットを1.5時間毎に計17回揚網してシラウオを採集した。1997年は前2ヶ年と異なり、開口方向を固定せず水門に併設された橋の上から垂下する形で設置し、流れの変化に伴って各ネットの開口方向が変化するようにした。

採集物を10%ホルマリンで固定して持ち帰り、シラウオ稚魚を選別し、それらの個体数を数えた。シラウオ稚魚の標準体長の平均値(±SD)は、1995年が $18.67 \pm 2.02$  mm (n=2,131), 1996年が $19.78 \pm 3.11$  mm (n=763), 1997年が $17.04 \pm 3.81$  mm (n=1,473)であった。

調査中、河岸から約5 m、水門から三日月湖方向に約50 mの中層に流向流速計(アーンデラー社製RCM7)を設置し、10分毎の流向流速を記録した(図37)。またメモリーSTD(アレック電子社製)を用いて、1995, 1996年に各1回、1997年には2回、運河の三日月湖側と本流側入口付近で水深1 m毎に水温、塩分を計測した。さらに各年とも揚網時に調査点である水門部の水温、塩分を計測した。その他、1997年7月14日14時30分~15時に、志美運河内水門と三日月湖の間(図36のSt. B)で、岸から約1, 2, 5, 15 mの上層流速をPOCKET TACHOMETER MODEL3631によって計測した。各点の水深はそれぞれ、約0.5, 0.7, 1.1および2.6 mであった。

採集数を積算流速値とネット開口面積の積で割った値を計算密度とした。水門部における水深別の流速差については、1996年9月に上層と下層に設置した流向流速計(アーンデラー社製RCM7)によって観測したところ、20 cm/s以下の流速で、流速観測部のローターの抵抗によると思われる差が認められたものの、それ以上の流速では2基の流行流速計の値はほとんど一致していた<sup>22)</sup>。このことから水深別の流速差は、無視できるものとして取り扱った。一方、水門部のような長方形断面の水路でも岸からの距離別の流速差は、中央で深く岸近くで浅い断面構造の部分(図36のSt. B)より小さいものの、最大0.7:1.0程度の流速差があることが知られている<sup>80)</sup>。しかし、水門部の岸からの距離別の流速観測を行っていないので、便宜的に一樣な流れとして取り扱った。またネット地の抵抗も勘案しなかった。1995年と1996年の計算密度の小計は、流れに向かって開口していた採集時間帯のみを通算した。

## 結 果

### 流向流速

運河内の流れは基本的に潮の干満に従い、本流方向に流れる順流と三日月湖方向に流れる逆流を繰り返していた(図38)。その最速値は順流速をプラス、逆流速をマイナスとして、大潮であった1996年には順流で $64.1$  cm/s、逆流で $-67.7$  cm/sに達し、1995年でも $41.2$  cm/sと $-35.1$  cm/s、1997年は $48.2$  cm/sと $-46.1$  cm/sであった。また10分毎に時間差を付けて自己相関係数をみたところ、潮汐周期成分の他に約120分の周期成分が認められたので、13点の移動平均を計算し図38に示した。各年のネット採集中の積算流速値は1995年では $+3,869$  m、1996年は $+518$  m、1997年は $-1,397$  mとなり、必ずしも順流が優勢ではなかった。

1997年に行ったSt. B(図36)における岸からの距離別の流速観測結果は、岸から約1 mで $6.8$  cm/s、2 mで $8.3$  cm/s、5 mで $14.5$  cm/s、15 mで $31.8$  cm/sと、岸から離れるほど流れが速かった。

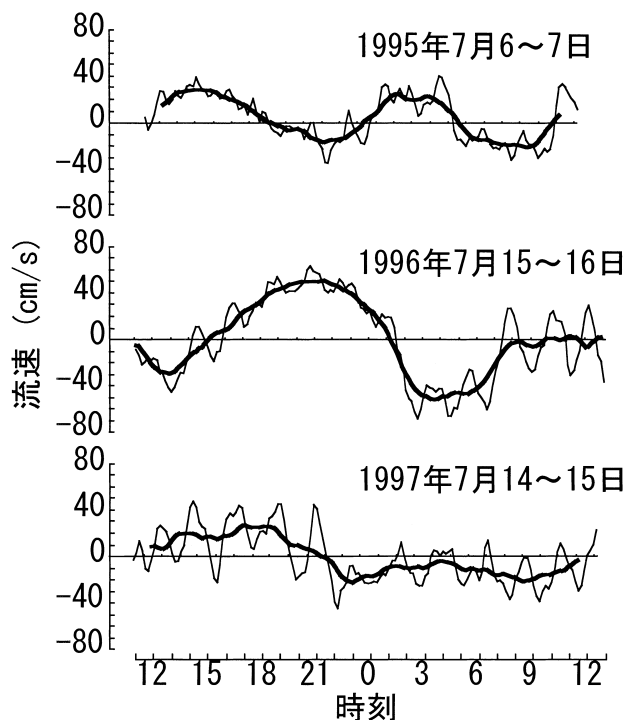


図38 志美運河内の流向流速  
(細線：実測値、太線：13点の移動平均値)

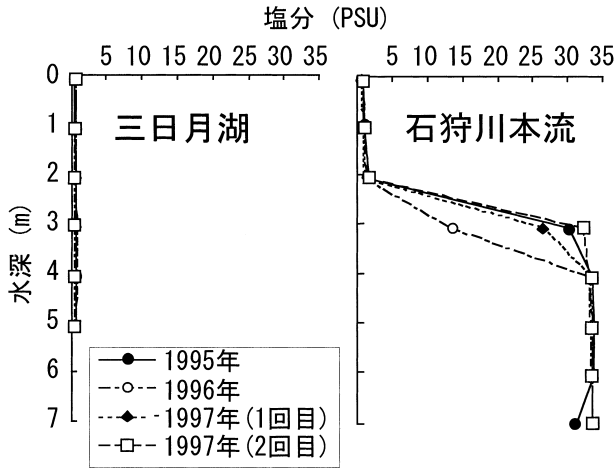


図39 志美運河内の遡上状況調査時の三日月湖と石狩川本流の塩分

表9 遡上状況調査ネット設置点における流向別水温・塩分の範囲

年	流向	水温 (°C)	塩分 (PSU)
1995	順流	19.68 - 20.77	0.50 - 0.71
	逆流	19.58 - 20.38	0.43 - 0.71
1996	順流	20.35 - 22.07	0.38 - 0.62
	逆流	21.27 - 22.17	0.65 - 0.95
1997	順流	21.63 - 23.45	0.39 - 0.90
	逆流	22.37 - 24.03	0.50 - 1.37

水温・塩分

運河両側入口における塩分は、本流側の2 m以浅と三日月湖の全層でほぼ淡水といえる1 PSU前後あるいはそれ以下であったが、本流の3 m以深では塩水楔を示す高塩分が観測された(図39)。一方、淡水と塩水楔それぞれの水温は1995年では18~20 と14~18 , 1996年は20~23 と16~22 , 1997年には21~25 および16~20 と各年とも淡水の方が高温であった。ネット採集中の運河内でのメモリーSTDによる観測において、3ヶ年とも流向にかかわらず塩水楔を示す低温あるいは高塩分は観測されなかった(表9)。

分布状況

1995年, 1996年および1997年のネット別採集状況をそれぞれ図40~42に示した。3年の調査を通してネットを設置した河岸直近の上層において採集されたシラウオ稚魚は, 1995年には三日月湖方向および本流方向に開口したネットでそれぞれ7,035個体と2,279個体, 1996年には516個体と41個体であった。また1997年にもネットが三日月湖方向に開口する順流時に59個体が, 逆流時に20個体が採集された。1回の調査の通算密度(採集個体数の合計/ネット開口面積/積算流速値の絶対値の合計)は, 1995年が0.45個体/m<sup>3</sup>, 1996年は0.11個体/m<sup>3</sup>, 1997年は0.02個体/m<sup>3</sup>と年の間の差が大きかったが, 3年とも最も

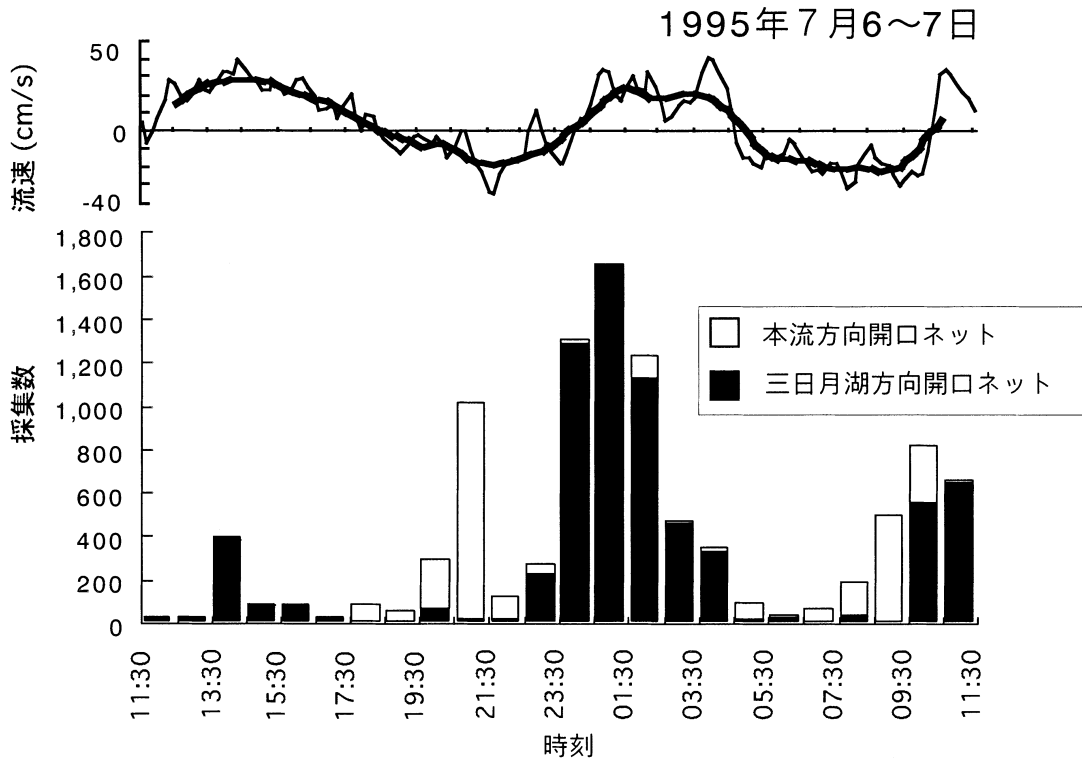


図40 1995年7月6~7日のネット別採集数

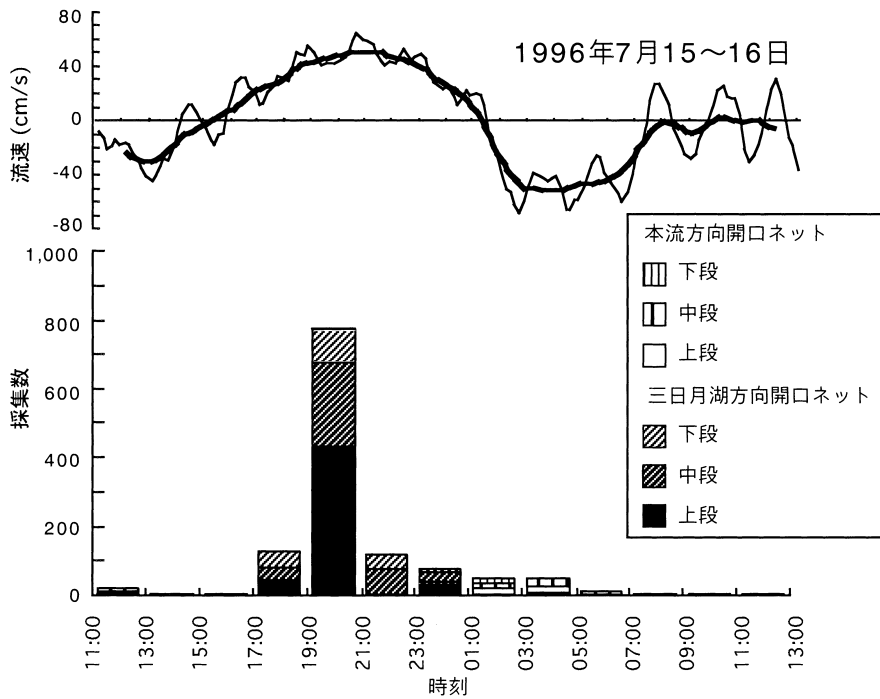


図41 1996年7月15~16日のネット別採集数

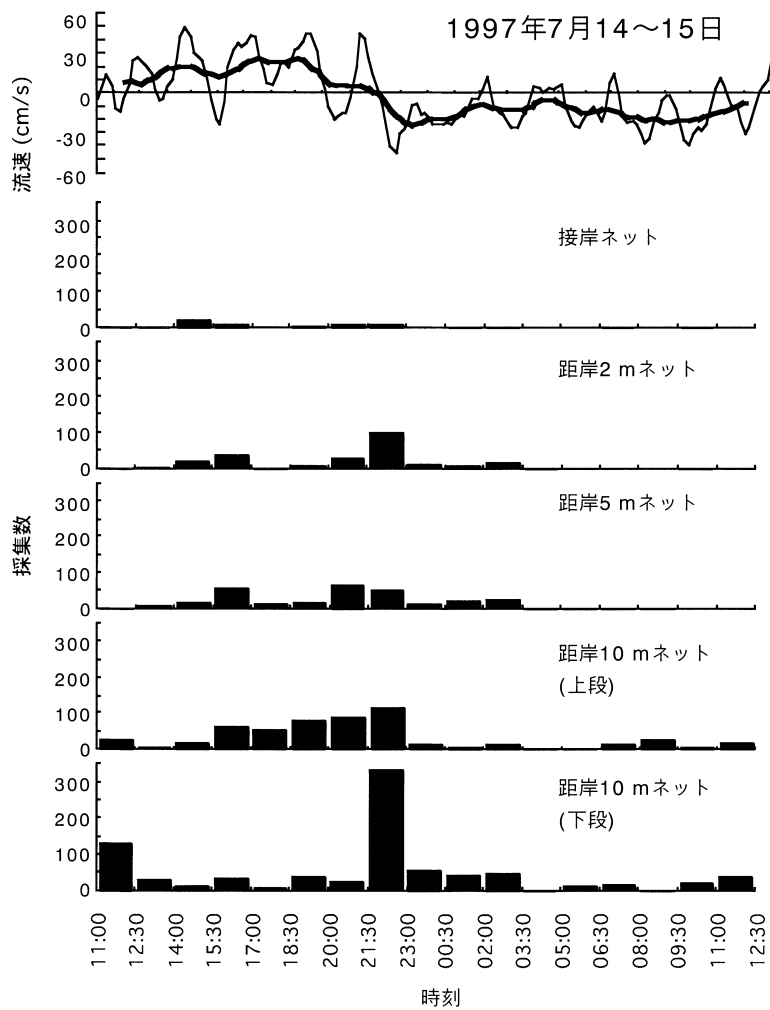


図42 1997年7月14~15日のネット別採集数

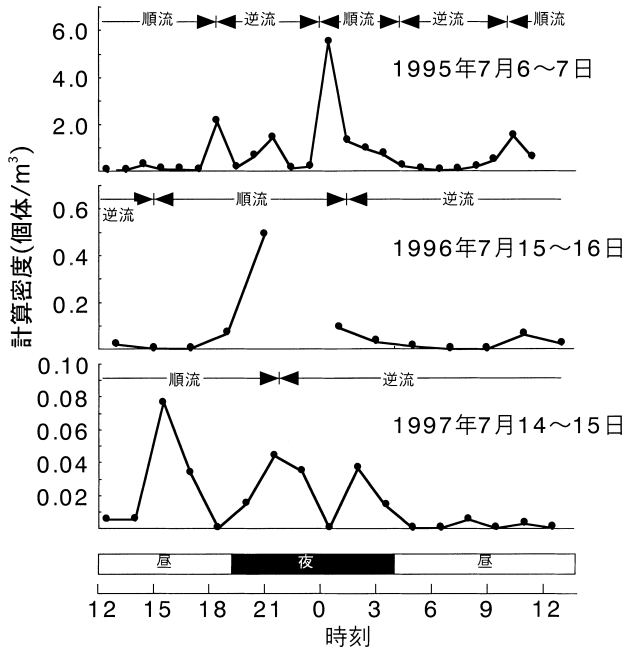


図43 河岸直近上層における計算密度

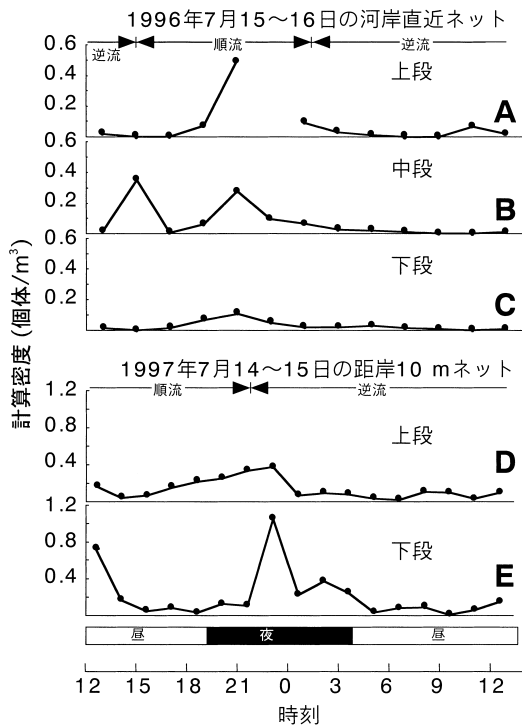


図44 河岸直近と距岸10mにおける計算密度の鉛直分布

高い密度は順流時に認められた(図43)。日周的には、最も密度が高かったのは1995、1996年は夜間であったが、1997年は日中であった。

鉛直分布状況の変化をみると、河岸直近では1996年7月15日21時~16日1時にかけて、層別の採集個体数に有意な差が認められ(χ<sup>2</sup>検定,  $p < 0.001$ )、その間、採集に

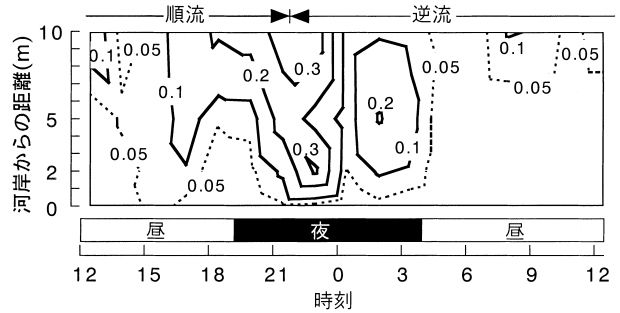


図45 1997年7月14~15日における計算密度の水平分布

失敗した6月15日23時の上層を除いて、密度は上層、中層、下層の順に高かった(図44のA,B,C)。一方、岸から10 mの点では、1997年7月14日15時30分~21時30分に上層の密度が下層を上回り、対照的に23時~15日3時30分には下層の密度が上層を上回った(図44のD,E)。その他、14日12時30分にも下層における密度が高かった。これは日周的には、岸近くでは夜間に上層に分布が偏り、運河中央付近では同じ夜間に下層に分布が偏るという結果である。また流向別には、岸近くと運河中央付近ともに順流時に上層に偏る傾向を、運河中央付近で逆流時に下層に偏る傾向を示している。

水平的な分布状況を見ると、1997年の各ネットの合計採集個体数は、上層の岸に接した位置で79個体、岸から2 mで261個体、5 mで314個体、10 mで608個体と、ネット間に有意な差が認められた(χ<sup>2</sup>検定,  $p < 0.001$ )。また岸から10 mの下層でも872個体が採集され、採集数は岸から10 mの下層、上層、5 m、2 m、岸に接したネットの順に多かった。上層における密度は、時間的には7月14日23時を中心に高く、また多くの時間帯で岸から遠いほど採集個体数が多かった(図45)。これは日周的には夜間に、流向別には順流が逆流に転じた直後に運河中央を中心に分布密度が高くなったことを示している。

### 考察

シラウオ成魚の持続できる遊泳速度は秒速で体長の約2倍であり<sup>81)</sup>、今回採集された稚魚の体長(約2 cm)に当てはめるとほぼ4 cm/sになる。運河内において絶対値4 cm/s以下の流速が観測された回数は、1995年で144回中10回(6.9%)、1996年で156回中2回(1.3%)、1997年は153回中18回(11.8%)であり、ほとんどの時間帯において稚魚は流れに定位することが困難と考えられる。よって分布調査<sup>82)</sup>(第1章第2節)や、耳石のSr:Ca比分析<sup>83)</sup>(第2章)から確認された7月における稚魚の志美運河を通過しての三日月湖への移動は、環境水の三日月湖への流入に伴う受動的輸送として行われていると考えられる。その観点から結果をみると、1997年の岸から10 m点の下

層において順流から逆流に変化した直後に密度が高くなっており、稚魚が逆流時に主として運河の中央下層を通過して三日月湖に移動したことが推察される。この岸から10 mの下層における高い密度は、逆流に転じた直後である7月14日23時から15日3時30分まで低下しつつも持続していた。また運河の本流側入口から調査点までの距離が約300 mであるのに対して、逆流に転じてから3時30分までの積算流速値は-3,715 mに達する。つまり高密度に分布した稚魚の大部分が、本流から運河に入って採集されたものと考えられる。なお7月の本流においては稚魚の多くは塩水楔内に分布していることから<sup>22)</sup>、塩水楔内に分布していた稚魚が連続して運河に進入していた可能性がある。そして稚魚が塩水楔内から上昇して運河に入ってすぐに採集されたことが、1997年の逆流時に岸から10 m点下層の密度が上層より高かった結果をもたらしただのかもしれない。以上から順流時に運河の本流側入口付近の塩水楔内に滞留していた稚魚が、逆流時に運河中央部下層を通過して三日月湖に移動するという移動過程が考えられる。

一方、3年間の調査を通して岸近くの上層においては、分布密度が順流時に高く、逆流時に低いという運河中央部下層とは逆の傾向を示している。その理由として、結果で述べた順流時には上層に、逆流時には下層に稚魚の分布が偏る傾向が挙げられる。しかし、1996年には岸近くの中、下層とも上層と同様に、順流時に分布密度が高く、逆流時に低い傾向が認められており、流向による鉛直的な分布の偏りの変化のみが原因とは考えられない。この分布密度が運河中央部下層と岸近くにおいて流向に対して逆の変化傾向を示す説明として、運河内において稚魚が順流時に岸近くに分布し速い流れを避けるという行動を想定した。この行動は三日月湖への移動に中央と岸近くの流速差が利用できる点で、合理的なものと考えられる。しかし、1997年の水平的な分布状況では、稚魚の順流時における岸近くへの明らかな偏り傾向は認められず、運河中央への偏在の度合いの強弱がみられるのみであった。シラウオ稚魚には運河中央に偏って分布する傾向があり、順流時における岸近くへの移動がその傾向を弱めているのかもしれない。

以上のように三日月湖への移動を中心にみると、シラウオ稚魚の分布状況は基本的に流向によって変化していると考えることが可能である。同時に、結果を俯瞰すると多くのケースで日中より夜間において密度が高い傾向が認められ、シラウオ稚魚の移動が夜間を中心に行われていることも示唆された。

本項では、遊泳力が弱いシラウオ稚魚が河口域でふ化した後、約7 km上流に位置する三日月湖まで分布域を広

げる過程で、どのようにして志美運河を通過するかについて検討した。そして、稚魚が順流時に本流の運河入口付近の塩水楔内に滞留し、逆流時に運河に入り、水に運ばれる形で三日月湖に移動するという可能性、さらに順流時に流れが緩やかな岸近くに、逆流時に流速の速い運河中央付近に分布し、流速差を利用して三日月湖へ移動している可能性が示された。しかし、前者については順流時における本流の運河入口付近の塩水楔内での滞留が確認されておらず、後者は現在のところ仮説の域を出ない。そこで次項では、シミュレーションモデルを用いて、これら二つの可能性についてさらに検討する。

### 3. 3. 2 ボックスモデル・シミュレーションによる志美運河内における移動機構説明

前項において、シラウオ稚魚が志美運河を遡上する上で、2つのシステムを提案した<sup>84)</sup>。一つはシラウオ稚魚が順流時に運河の本流の入口付近に滞留して逆流時に運河に侵入するというものであり、もう一つは、順流時に速い流れを避けて岸に近寄り逆流時に流れの中心に分布することで、流速差を利用して三日月湖へ移動するというものである。しかし、前者では、順流時における運河の本流側入り口付近における滞留が確認されておらず、また後者については、順流時でも運河中央に偏在する傾向がみられる時間帯があるなどの問題点も残されている。

そこで、二つのシステムの可能性を確かめ、移動機構についてより詳しく考察する目的で、ボックスモデルを用いたシミュレーションを行った。なお、3ヶ年の資源量や潮汐の状況などが異なることから、三日月湖への総移動数の経年比較などは行わず、実際の調査結果である短期的なネット採集数変動の再現に主眼をおいてシミュレーションを実施した。

#### 材料と方法

##### ボックスモデル

シラウオ稚魚は本流に向かって流れる順流時に浮上し、三日月湖方向に流れる逆流時に深い水深に分布する傾向がみられるが<sup>84)</sup>、運河内における水深別の流速差が小さいことが判明しており<sup>22)</sup>、そのため、シミュレーションにシラウオの深浅移動を組み入れる必要はないと判断した。また、モデルを単純にするために単層モデルとした。志美運河の平面を1,400 m×40 mの長方形と仮定し、同時に運河の構造がほぼ左右対称であること(図36)から、右岸側の半分のみをモデル化した(図46)。運河内を縦200 m、幅2 mの70のボックス $Box_{m,n}$ ( $m=1,2, \dots, 7, n=0,1, \dots, 9$ )に分け、水門部にあたる $Box_{2,9}$ はすべて水深2 mとした。水門部以外では、岸に接したボックスの水深を0.5

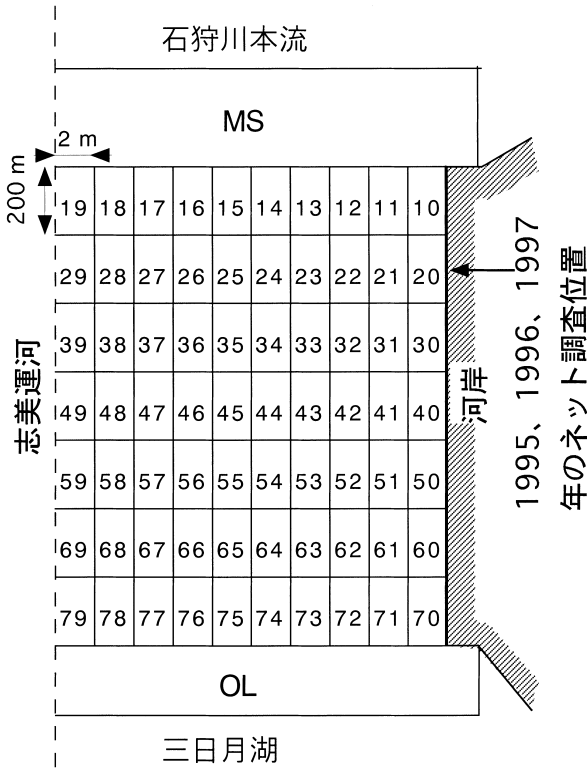


図46 ボックスモデル (MSとOLはそれぞれ石狩川本流と三日月湖側入口に設定したボックス)

表10 ボックス・データ

ボックス	Vr	サイズ			Sc (m <sup>2</sup> )	Sl (m <sup>2</sup> )	C (m <sup>3</sup> )
		長さ (m)	幅 (m)	深さ (m)			
10,30,40,...70	0.25	200	2.0	0.50	1.0	100	200
11,31,41,...71	0.44	200	2.0	0.75	1.5	150	300
12,32,42,...72	0.64	200	2.0	1.00	2.0	200	400
13,33,43,...73	0.83	200	2.0	1.25	2.5	250	500
14,34,44,...74	1.02	200	2.0	1.50	3.0	300	600
15,35,45,...75	1.22	200	2.0	1.75	3.5	350	700
16,36,46,...76	1.41	200	2.0	2.00	4.0	400	800
17,37,47,...77	1.60	200	2.0	2.25	4.5	450	900
18,38,48,...78	1.80	200	2.0	2.50	5.0	500	1,000
19,39,49,...79	1.99	200	2.0	2.75	5.5	550	1,100
20	0.91	200	2.0	2.00	4.0	400	800
21	0.96	200	2.0	2.00	4.0	400	800
22	1.00	200	2.0	2.00	4.0	400	800
23	1.04	200	2.0	2.00	4.0	400	800
24	1.09	200	2.0	2.00	4.0	400	800
25	1.13	200	2.0	2.00	4.0	400	800
26	1.17	200	2.0	2.00	4.0	400	800
27	1.22	200	2.0	2.00	4.0	400	800
28	1.26	200	2.0	2.00	4.0	400	800
29	1.30	200	2.0	2.00	4.0	400	800
MS	-	-	-	-	-	-	132,000
OL	-	-	-	-	-	-	10,000

Vr: Vc に対する流速の比率  
 Sc: 断面積  
 Sl: 縦断面積  
 C: 容積

mとし、離岸するに従って0.25 mずつ深く設定した。各ボックスの横断面積Sc, 縦断面積Sl, 容積Cを表10に示した。

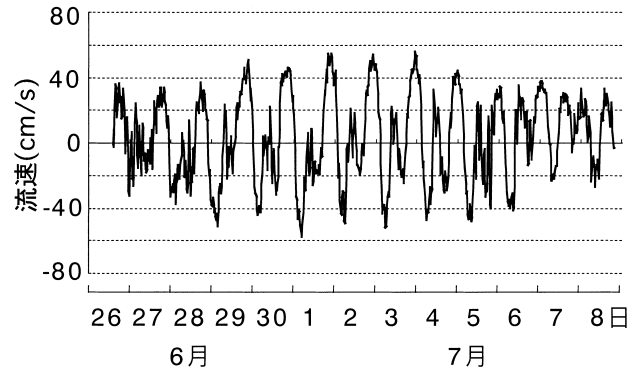


図47 1996年6月26日～7月8日に志美運河で観測された流速

志美運河内の流速は、大潮時に約70 cm/sに達する<sup>84)</sup>。これは外からの補充や流れに逆らう稚魚の行動がなければ、運河内の各ボックスの個体数 $N_{mn}$ が、30分程度でほぼ0になることを示している。しかし、実際の調査では、積算流速値が採集位置である水門部から運河入口までの長さを越えても採集が続いた。そのため、稚魚が滞留する $Box_{MS}$ と $Box_{OL}$ とを、それぞれ本流側と三日月湖側の入口に接続させた。具体的には1997年7月14日21時40分に順流から逆流に変化した後、15日3時30分まで岸から10 mの下層ネットで平均以上の採集が続いた。この間の積算流速値は約3,500 m, 水門部ボックスから本流までの距離200 mを除けば3,300 mとなり、これに水門部の断面積の半分である40 m<sup>2</sup>をかけた132,000 m<sup>3</sup>を $Box_{MS}$ の容積とした。一方1997年7月14日の11時に逆流から順流に変化し、14時には同ネットの採集数は平均を下回った。この間の積算流速値は約1,100 m, 水門部ボックスから三日月湖までの距離1,000 mを除けば100 mとなり、同様に40 m<sup>2</sup>をかければ $Box_{OL}$ の容積は4,000 m<sup>3</sup>となる。後述のように本研究では2分ごとに再計算を行っており、その最大流量は3,058 m<sup>3</sup>に達する。従って後述のパラメータを1.3以上とすると、 $Box_{OL}$ の個体数がマイナスとなる可能性が生じる。このため、余裕をみて $Box_{OL}$ の容積を10,000 m<sup>3</sup>とした。

流 速

シミュレーションに与える流速には、運河内水門部の岸から約5 m地点に設置した流向流速計 (アンダーラ社製RCM-7) によって、1996年6月26日13時40分から7月8日19時40分に観測された20分毎の順流速 $V_{oi}$  (m/s ( $i=1,2,\dots,883$ )) を使用した (図47)<sup>2)</sup>。流速計の観測値は、記録時の流向とそれ以前20分間の平均流速である。よって2分ごとの計算を行うにあたり、6月26日19時22分から19時40分までの10回の計算の流速 $V_c$  ( $t=1,2, \dots, 10$ ) には

19時40分の観測値  $V_{O_t}$  を用い、以下同様に10計算ごとに流速を更新した(1式)。なお(1)式中の  $\text{INT}(x)$  は  $x$  を越えない最大の整数である。

$$V_{C_t} = V_{O_{\text{INT}((t-1)/10)+1}} \quad (t=1,2,\dots,8830) \quad \dots\dots\dots(1)$$

長方形断面の水門部では、岸に接した  $Box_{20}$  と最も離岸した  $Box_{29}$  における流速比を富永・江崎<sup>80)</sup> より0.70 : 1.00とし、水門部以外では岸から1, 2, 5, 15 mの流速実測値から、岸に接した  $Box_{10}$  と最も離岸した  $Box_{19}$  ( $m=1,3,4,7$ )の流速比を0.125 : 1.00とした。それらの中間のボックスの流速は、比例配分によって求めた。また、水門部とそれ以外の部分の流速と断面の積算値、すなわち単位時間当たりの流量は等しくなるように調節した。流速計の設置位置にあたる  $Box_{22}$  の流速  $V_{22_t}$  と  $V_{C_t}$  との比率を1.00とし、それを基準に各ボックス流速  $V_{m_{n_t}}$  の  $V_{C_t}$  への比率  $V_{r_{m_n}}$  を求めた(表10)。よって各ボックスにおける流速は(2)式に示した通りとなる。

$$V_{m_{n_t}} = V_{C_t} \cdot V_{r_{m_n}} \quad \dots\dots\dots(2)$$

ボックス間のシラウオの移動

シミュレーションは、単位時間毎に各ボックス内のシラウオ数を計算する差分法で行った。計算に用いた運河内の最高流速は、実測値  $V_o$  では0.57 m/s、計算上では  $V_{n\theta}$  ( $m=1,3,4,7$ )の1.14 m/sとなる。よって計算間隔が175秒以上となれば、流れに運ばれたシラウオが下流側に接したボックスを越えてさらに下流側のボックスまで移動することになるため、計算単位時間  $t$  を2分とし、8,830回繰り返し計算した( $t=1,2,\dots,8830$ )。なお全ボックス内のシラウオ個体数の初期値は0とした(3式)。

$$\left. \begin{matrix} N_{m_{n_0}}=0 \\ N_{MS_0}=0 \\ N_{OL_0}=0 \end{matrix} \right\} \dots\dots\dots(3)$$

河口付近でふ化したシラウオは本流の塩水楔の中を上流方向に移動し、志美運河の入口に達すると考えられる(第3章第2節)。よって逆流時に限って、一定数  $R$  のシラウオが志美運河の本流側入口にあたる  $Box_{MS}$  に達するとした(4式)。

$$R=10,000/\text{min} \quad (V_{C_t} < 0) \quad \dots\dots\dots(4)$$

シラウオ稚魚の遊泳速度は志美運河内の流速に対して十分に遅い(第3章第1節)と考えられるため、運河に沿った方向の動きにはシラウオの遊泳速度を加えず、流れのみによって移動するものとした。具体的には、順流時( $V_{C_t} > 0$ )に  $Box_{m_n}$  から本流側の  $Box_{m_{n+1}}$  あるいは  $Box_{MS}$

へ、逆流時( $V_{C_t} < 0$ )には三日月湖側の  $Box_{m_{n+1}}$  あるいは  $Box_{OL}$  へ、 $Nl_{m_n}$  個体が移動するとした(5式)。

$$\left. \begin{matrix} N_{m_{n_t}} = N_{m_{n_{t-1}}} / C_{m_n} \\ Nl_{m_n} = N_{m_{n_t}} \cdot Sc_{m_n} \cdot V_{m_{n_t}} \cdot t \end{matrix} \right\} \dots\dots\dots(5)$$

ただし  $N_{m_{n_t}}$  は密度(個体/ $m^3$ )である。なお、順流時の  $Box_{OL}$  から  $Box_{7_n}$  への移動数  $Nl_{OL}^{7_n}$ 、および逆流時の  $Box_{MS}$  から  $Box_{1_n}$  への移動数  $Nl_{MS}^{1_n}$  については、移動先のボックスの流速値と断面積を用いて計算した(6式)。

$$\left. \begin{matrix} Nl_{OL_t}^{7_n} = OL_t \cdot Sc_{7_n} \cdot V_{7_{n_t}} \cdot t \\ Nl_{MS_t}^{1_n} = MS_t \cdot Sc_{1_n} \cdot V_{1_{n_t}} \cdot t \end{matrix} \right\} \dots\dots\dots(6)$$

実際の調査において、多くの時間帯で岸から遠いほど多くのシラウオが採集される傾向がみられたが、順流時にはその差が小さくなるがあった。そこで順流時にシラウオが岸に向かう動きを、逆流時に岸から離れる動きを組み込んだ。具体的には順流時に  $Box_{m_n}$  から岸側の  $Box_{m_{n-1}}$  に  $Ncn_{m_n}$  個体(7式)が、逆流時には  $Box_{m_n}$  から岸とは反対側の  $Box_{m_{n+1}}$  に  $Ncb_{m_n}$  個体(8式)が移動するとした。

$$Ncn_{m_{n_t}} = m_{n_t} \cdot Sl_{m_n} \cdot \dots\dots\dots(7)$$

$$Ncb_{m_{n_t}} = m_{n_t} \cdot Sl_{m_n} \cdot \dots\dots\dots(8)$$

ただし  $\beta$  は岸に向かう速度のパラメータ ( $m/2\text{min}$ )、 $\alpha$  は岸から離れる速度のパラメータ ( $m/2\text{min}$ ) である。最後に順流時には  $Box_{MS}$  から本流へ2分毎に  $Ne_{MS}$  個体のシラウオが移動し(9式)、逆流時に  $Box_{OL}$  から三日月湖に  $Ne_{OL}$  個体が移動する(10式)とした。移動数は密度と流量の積にパラメータ  $\beta$  と  $\alpha$  をかけたものとした。

$$Ne_{MS_t} = MS_t \cdot \sum_{i=0}^9 (V_{1_{n_t}} \cdot Sc_{1_n})^i \cdot (V_{C_t} > 0) \dots\dots(9)$$

$$Ne_{OL_t} = OL_t \cdot \sum_{i=0}^9 (V_{7_{n_t}} \cdot Sc_{7_n})^i \cdot (V_{C_t} < 0) \dots\dots(10)$$

ここで  $\beta$  は本流への移動パラメータ、 $\alpha$  は三日月湖への移動パラメータである。以上から、各ボックス内のシラウオ個体数の2分当たりの変化を、順流時と逆流時に分けてまとめると、(11)式および(12)式になる。



$V_{Ct} = 0$  のとき

$$N_{MS_t} = \prod_{n=1}^9 N_{I_{n_t}} \cdot Ne_{MS_t}, \quad N_{OL_t} = \prod_{n=1}^9 N_{I_{n_t}}^{7n},$$

$$N_{m_{n_t}} \left\{ \begin{array}{l} N_{m+1_{n_t}} - N_{m_{n_t}} + N_{cn_{m+1_t}} - N_{cn_{m_{n_t}}} \quad (n=1,2,\dots,6; m=1,2,\dots,8) \\ N_{m+1_{n_t}} - N_{m_{n_t}} + N_{cn_{m+1_t}} \quad (n=1,2,\dots,6; m=0) \\ N_{m+1_{n_t}} - N_{m_{n_t}} - N_{cn_{m_{n_t}}} \quad (n=1,2,\dots,6; m=9) \\ N_{OL_t}^{mn} - N_{m_{n_t}} + N_{cn_{m+1_t}} - N_{cn_{m_{n_t}}} \quad (n=7; m=1,2,\dots,8) \\ N_{OL_t}^{mn} - N_{m_{n_t}} + N_{cn_{m+1_t}} \quad (n=7; m=0) \\ N_{OL_t}^{mn} - N_{m_{n_t}} - N_{cn_{m_{n_t}}} \quad (n=7; m=9) \end{array} \right\} \quad (11)$$

$V_{Ct} < 0$  のとき

$$N_{MS_t} = 2R \cdot \prod_{n=1}^9 N_{MS_t}^n, \quad N_{OL_t} = \prod_{n=1}^9 N_{I_{n_t}} \cdot Ne_{OL_t},$$

$$N_{m_{n_t}} \left\{ \begin{array}{l} N_{m+1_{n_t}} - N_{m_{n_t}} + N_{cb_{m+1_t}} - N_{cb_{m_{n_t}}} \quad (n=2,3,\dots,7; m=1,2,\dots,8) \\ N_{m+1_{n_t}} - N_{m_{n_t}} + N_{cb_{m+1_t}} \quad (n=2,3,\dots,7; m=9) \\ N_{m+1_{n_t}} - N_{m_{n_t}} - N_{cb_{m_{n_t}}} \quad (n=2,3,\dots,7; m=0) \\ N_{MS_t}^{mn} - N_{m_{n_t}} + N_{cb_{m+1_t}} - N_{cb_{m_{n_t}}} \quad (n=1; m=1,2,\dots,8) \\ N_{MS_t}^{mn} - N_{m_{n_t}} + N_{cb_{m+1_t}} \quad (n=1; m=9) \\ N_{MS_t}^{mn} - N_{m_{n_t}} - N_{cb_{m_{n_t}}} \quad (n=1; m=0) \end{array} \right\} \quad (12)$$

よって各ボックス内の  $t$  回目の計算終了時のシラウオ分布数は(13)式で示したとおりとなる。

$$\left. \begin{array}{l} N_{m_{n_t}} = N_{m_{n_{t-1}}} + N_{m_{n_t}} \\ N_{MS_t} = N_{MS_{t-1}} + N_{MS_t} \\ N_{OL_t} = N_{OL_{t-1}} + N_{OL_t} \end{array} \right\} \dots\dots\dots (13)$$

パラメータの調整

まず  $\alpha = 1$ , すなわちシラウオが運河の両側入口付近に滞留しようとする,あるいは離散しようとする動きがないとして,岸に向かう速度と岸から離れる速度のパラメータ  $\alpha$  と  $\beta$  を変化させて,繰り返し計算を行った。そして i) 順流時の  $N_{L0}$  積算値 / 逆流時の  $N_{L0}$  積算値が,河岸直近でネット方向を固定して採集を行った1995年と1996年の調査結果である7,035個体 / 2,706個体 = 2.60と,1,101個体 / 137個体 = 8.04の間にある, ii)  $20 \cdot V_{20}$  積算値 /  $25 \cdot V_{25}$  積算値が,河岸直近と岸から10 mの距離に方向を固定せずにネットを設置して採集を行った1997年の調査結果である79個体 / 608個体 = 0.13と79個体 / 872個体 = 0.09の間にある,という2つの条件を同時に満たす  $\alpha$  と  $\beta$  の値を求めた。なお,  $\alpha$  は計算1回 = 2分当たりの移動距離であるので,ボックスの幅を基準に2 m/2minを最大値とした。さらに計算の中で  $\alpha$  が0.2を越えると条件 ii) を満たす可能性はなく,  $\alpha$  が1.0を越え

ると条件 i) と ii) が両立しなかったため,ここでは  $0 < \alpha < 0.2, 0 < \beta < 1.0$ の結果を示した。なお,シミュレーションに使用した流向流速観測期間の月齢は10~22日であり,3ヶ年の調査時の月齢(1995年:8~9日,1996年:29~0日,1997年:9~10日)に該当しなかったため,同月齢期の調査結果にシミュレーション結果を合致させるのではなく,8,830回の計算の積算値の比が,調査結果の範囲に収まるように  $\alpha$  と  $\beta$  の範囲を推定した。

次に繰り返し計算の中で条件 i) と ii) を満たし,かつ稚魚の動きが最も小さい  $\alpha = 0.08, \beta = 0.10$ の条件下で,  $Box_{MS}$  および  $Box_{OL}$  からの離脱の強さを示すパラメータ  $\alpha$  と  $\beta$  を変化させて,本流および三日月湖への総移動数  $\sum_{t=1}^{8830} Ne_{MS}$  と  $\sum_{t=1}^{8830} Ne_{OL}$ , および両者の比率を求めた。

なお  $\alpha$  については0.2以下および1.8以上において条件 ii) が成立しなかった。また  $\beta$  についてもモデル内から本流への離脱が皆無 ( $\alpha = 0$ ) とは考えられないため下限を0.2,同時に遊泳などによる離脱が流れによる離脱より大きいとは考えられなかったので上限を2.0とし, $0.2 < \alpha < 2.0, 0.2 < \beta < 2.0$ の結果を示した。

最後に  $\alpha = 0.08, \beta = 0.10, \alpha$  と  $\beta$  は条件 i) ii) に適合する範囲で,三日月湖への総移動数が最大となる  $\alpha = 0.2, \beta = 1.0$ でシミュレーション計算し,1995~1997年の調査結果の特徴が再現されているかを確認した。1995,1996年に水門部の河岸直近で開口方向を三日月湖および本流に固定して設置したネットの採集数として,それぞれ順流時および逆流時の  $N_{L0}$  を  $Box_{20}$  の断面積4 m<sup>2</sup>で除した値を1時間ごとに積算した。また採集数を積算流速値で除して密度を計算した。さらに1997年に水門部で,河岸直近と岸から2,5,10 mに開口方向を固定せずに設置した4ネットの採集数として,それぞれ

$$20 \cdot V_{20} \left( 20 \cdot V_{20} + 21 \cdot V_{21} \right) / 2,$$

$$22 \cdot V_{22} \left( 24 \cdot V_{24} + 25 \cdot V_{25} \right) / 2$$

を1時間毎に積算した。

結果

$\alpha$  と  $\beta$  の推定

$\alpha = 1$ の条件下で, $0 < \alpha < 0.2, 0 < \beta < 1.0$ の範囲で計算した順流時の  $N_{L0}$  積算値 / 逆流時の  $N_{L0}$  積算値および  $20 \cdot V_{20}$  積算値 /  $25 \cdot V_{25}$  積算値を図48に,三日月湖への総移動数  $\sum_{t=1}^{8830} Ne_{OL}$  を図49に示した。順流時の  $N_{L0}$  積算値 / 逆流時の  $N_{L0}$  積算値は,  $\alpha > 0.1$ では,  $\alpha$  とともに増加するほど高くなった(図48の実線)。そして値が2.60~8.04(条件 i の適合範囲:図48の薄い網掛け)となるの

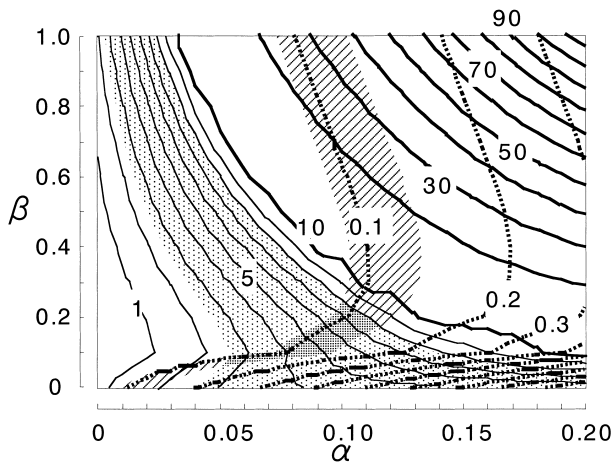


図48  $Box_{20}$ から本流および三日月湖方向への総移動数の比率（実線）と $Box_{20}$ および $Box_{25}$ における密度×流速絶対値の積算値の比率（破線）（薄い網掛けと斜線領域は、それぞれが2.60～8.04, 0.09～0.13に適合した範囲）

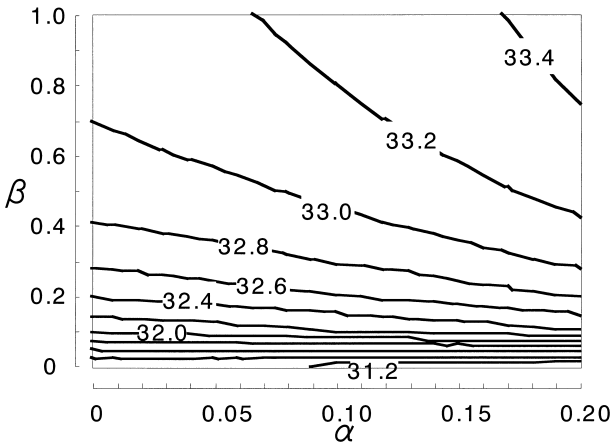


図49  $Box_{OL}$ から三日月湖への総移動数（ $\times 10^6$ ）（ $\beta = 1$ ）

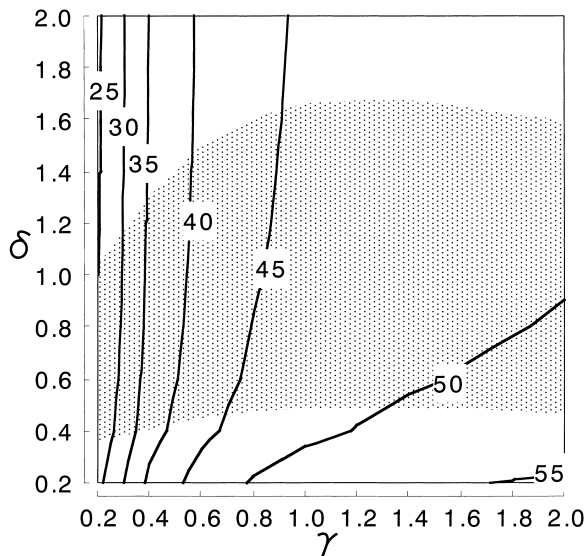


図50  $Box_{MS}$ から石狩川本流への総移動数（ $\times 10^6$ ）（ $\beta = 0.08$ ,  $\alpha = 0.10$ , 網掛け部分は条件 i) ii)への適合範囲）

は  $\beta$  が0.0の時には  $\alpha$  が0.04以上の広い範囲であったが、 $\beta$ が増加するに従って  $\alpha$ の値は範囲を狭めつつ低くなった。一方、 $\frac{20 \cdot V_{20} \text{積算値}}{25 \cdot V_{25} \text{積算値}}$ は、 $\beta$ が増加するほど高くなった（図48の破線）。また  $\beta$ が0の時に最も高く0.30～0.40付近で最も低くなっていた。そして値が0.09～0.13（条件iiの適合範囲：図48の斜線域）を示す  $\alpha$ の範囲は、 $\beta$ が0～0.30では、 $\alpha$ が高くなるほど  $\beta$ も高くなったが、 $\beta$ が0.40以上では、 $\alpha$ が増加するほど  $\beta$ は減少した。条件 i), ii)の双方を満たす  $\alpha$ の組み合わせは、 $\beta = 0.10$ のときに  $\alpha = 0.08 \sim 0.09$ ,  $\beta = 0.20$ のときに  $\alpha = 0.10 \sim 0.11$ であった（図48の濃い網掛け）。2つの条件の範囲から更に細かい刻みで計算すれば、 $\beta$ が0.10未満においても条件を満たす  $\alpha$ の組み合わせは存在すると思われる。しかし、ここでは計算値が得られており、同時に遊泳力が弱いシラオ稚魚に最も負担とならない遊泳速度パラメータ  $\beta = 0.08$ ,  $\alpha = 0.10$ を妥当な推定値とした。

三日月湖への総移動数  $Ne_{OL}$  (図49) は、 $\beta = 0$ の場合を除いて、基本的に  $\alpha$ と  $\beta$ が増加するほど大きくなった。ちなみに  $\beta = 0$ ,  $\alpha = 0$ のとき  $31.21 \times 10^6$ 個体であったものが、妥当な推定値とした  $\beta = 0.08$ ,  $\alpha = 0.10$ ならば約3.0%増加して  $32.16 \times 10^6$ 個体となり、条件 i), ii)を満たす範囲では  $\alpha = 0.102$ ,  $\beta = 0.247$ のときに約4.8%増加して最大の  $32.72 \times 10^6$ 個体となった。

γとδの推定

$\beta = 0.08$ ,  $\alpha = 0.10$ の条件下で、 $0.2 < \gamma < 2.0$ ,  $0.2 < \delta < 2.0$ まで変化させて計算した本流へ総移動数

$Ne_{MS}$ を図50に、三日月湖への総移動数  $Ne_{OL}$ を

図51に、両者の比率を図52に示した。設定上当然であるが、パラメータ  $\gamma$ が増加あるいは  $\delta$ が減少すると本流へ総移動数が増加し（図50）、逆に  $\gamma$ が減少あるいは  $\delta$ が増加すると三日月湖への総移動数が増加した（図51）。そしてその影響は  $\delta$ の方が  $\gamma$ よりも大きかった。なお、条件 i), ii)に適合したのは、基本的に  $\beta$ が0.4～1.6の範囲であり、特に  $\beta$ が0.2のときには  $\alpha$ の範囲は0.4～1.0と狭かった（図50, 51, 52の網掛け部分）。その中で三日月湖への総移動数と本流へのその比率が1.0を上回ったのは  $\beta$ が0.4以下の場合に限られた（図52）。そこで、条件 i), ii)に適合し、三日月湖への移動数が最大となる  $\beta = 0.20$ ,  $\alpha = 1.00$ を妥当な推定値とした。

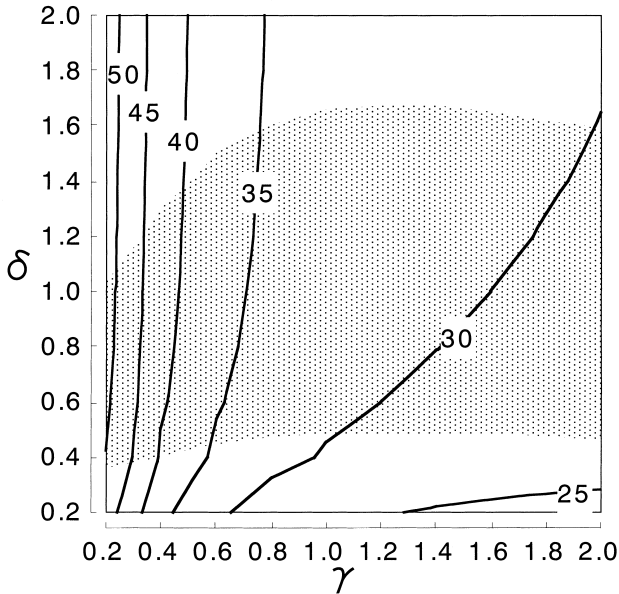


図51  $Box_{OL}$ から三日月湖への総移動数 ( $\times 10^{-6}$ ) ( $\sigma = 0.08$ ,  $\gamma = 0.10$ , 網掛け部分は条件 i) ii) への適合範囲)

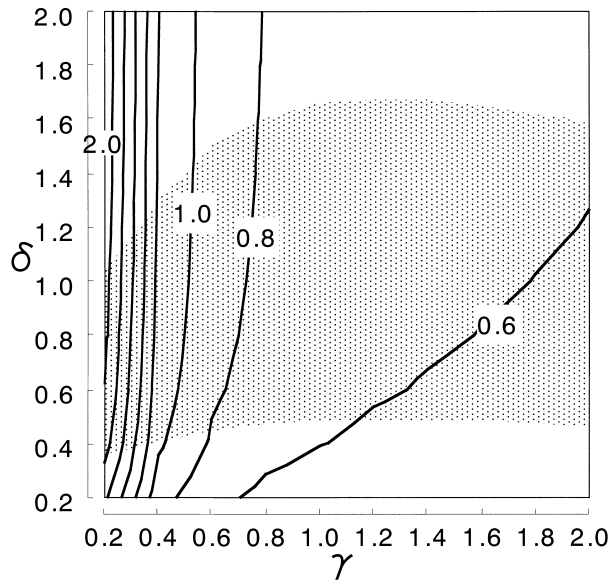


図52  $Box_{OL}$ から三日月湖への総移動数の $Box_{MS}$ から石狩川本流への総移動数に対する比率 ( $\sigma = 0.08$ ,  $\gamma = 0.10$ , 網掛け部分は条件 i) ii) への適合範囲)

調査結果の再現

$\sigma = 0.08$ ,  $\gamma = 0.10$ ,  $\sigma = 0.20$ ,  $\gamma = 1.00$ の条件でシミュレーションを行い、結果のうち7月3~4日を抜粋して、図53に示した。計算から得られた河岸直近での三日月湖および本流方向に開口したネットによる採集数は、2日間の合計でそれぞれ24,667個体と7,260個体となり(図53のB), 三日月湖方向に開口したネットにおける採集が多いという1995, 1996年の調査結果(図40, 41)と合致した。また接岸位置での計算密度(図53のC)において、順流時に高く、逆流時に低いという結果(図43)が再現

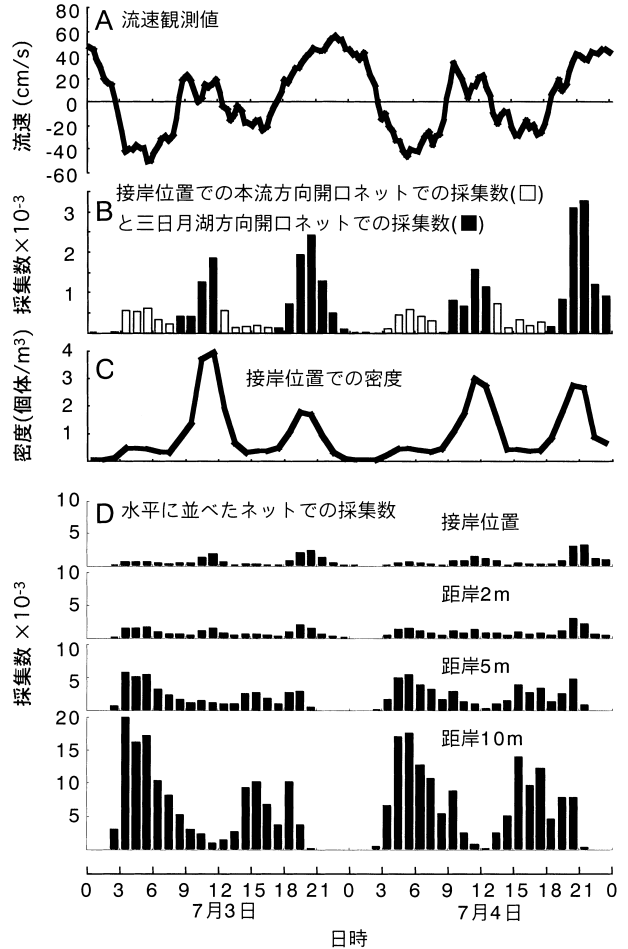


図53 シミュレーション結果(1996年7月3~4日)

された。同じく計算から得られた接岸位置と岸から2, 5, 10 mに方向を固定せずに設置したネットによる採集数は、2日間合計でそれぞれ31,999個体, 38,328個体, 90,772個体, 280,420個体となり(図53のD), 1997年の岸から遠いほど採集数が多いという調査結果(図42)が再現された。同時に7月3日12時のように、その傾向が順流時に短時間ながら解消される点も再現され、さらに順流から逆流に変化した直後である7月3日4時に、岸から10 mでの採集個体数が急増した点も調査結果に合致した。

考察

岸に向かう移動と離れる移動

は順流時の岸に向かう速度,  $\sigma$  は逆流時の岸から離れる速度である。それらがともに0としたケースでは条件 i) と ii) を満たす、すなわち調査結果の特徴を再現することは出来なかった。これは、シラウオ稚魚が順流時に岸近くに分布し、逆流時に離岸するという移動を行っていることを示している。また、妥当とした  $\sigma = 0.08$ ,  $\gamma = 0.10$ は秒速に換算するとそれぞれ0.067 cm/sと0.083 cm/s, 適合した最大値である  $\sigma = 0.102$ ,  $\gamma = 0.247$ で0.085

cm/sと0.206 cm/sとなる。これは体長20 mm程度（第3章第3節第1項）の稚魚にも十分に可能な遊泳速度と考えられる。そして、流向に伴うシラウオ稚魚の岸からの距離の変化が、岸からの距離別の流速差によって、三日月湖への移動に多少なりともプラスに働くことが示された。

#### 運河入口における滞留

と は本流側入口の $Box_{MS}$ および三日月湖側入口の $Box_{OL}$ からモデル外に移動する強さのパラメータであり、それぞれ $Ne_{MS}$ と $Ne_{OL}$ を規定する。モデル内への移動は定数である $R$ のみ、外部への移動は $Ne_{MS}$ と $Ne_{OL}$ の二つだけであるため、モデル内の個体数と密度は と によって調節される。従って と のどちらか一方を小さくすると、モデル内の密度は高くなり、もう一方が規定する外部への移動が増加する。そしてその影響は の方が よりはるかに大きい。つまり、三日月湖への移動を増加させるためには、 を小さくする必要がある。しかし、 $Box_{MS}$ が本流上層の厚さ2~3 m程度の淡水層にあると仮定すれば、その面積は88,000~132,000 m<sup>2</sup>と広大なものとなる。運河入口付近の地形からみて、その大部分は流速0.5~1 m/s程度<sup>70)</sup>の本流に位置することになり、シラウオ稚魚の滞留は困難で、 は大きな値になると考えられる。一方、本流下層の塩水楔内の流速は極めて遅く<sup>70)</sup>、同時に分布調査からシラウオ稚魚が6月下旬から7月下旬にかけて表層より塩水楔内に多く分布していることが判明している（第3章第2節）。以上から、シラウオ稚魚は順流時に本流の運河入口付近の塩水楔内に滞留し、逆流時に運河に侵入しているものと考えられる。その他、河口から4.5 km以上上流の表層にも稚魚の分布が確認されており（第3章第2節）、そして順流時に岸に向かう移動傾向が本流でも認められるとすれば、本流表層の岸直近に滞留していた稚魚が、逆流時に運河内に進入する稚魚の一部となっているものと推察される。また、今回は三日月湖側からモデル内への加入を考慮しなかった。これは三日月湖に入った稚魚が運河入口から分散し、運河内に戻らない機構をモデルに組み込んだことになる。このことも稚魚が三日月湖に移動する上で重要な機構の一つと言えるかも知れない。

#### 運河中央への偏在

1997年にみられた岸から離れるほど採集数が多くなる理由として、先述の逆流時における岸から離れる移動がある。加えてシミュレーション過程の追跡によって、別の理由も推察された。まず岸方向あるいは岸から離れる方向への移動がない条件下における逆流時の $Box_{1n}$ をみると、それぞれの増加数は、 $NI_{MS}^{1n} = MS \cdot SC_{1n} \cdot V_{1n}$ 、減

少数は $NI_{1n} = 1n \cdot SC_{1n} \cdot V_{1n}$ である。よって計算が繰り返される中で、各ボックスの密度 $1n$ はすべて $MS$ に近づいていく。採集数は密度と流速の絶対値の積に比例するので、密度の差がなくなっていけば、採集数の差は基本的に流速差によると理解できる。また $Box_{1n}$ から水門部の $Box_{2n}$ へ移行する際には、岸近くでは流速および断面積が増加し、運河中央ではどちらも減少する。採集数は流速に比例し断面積に反比例するが、岸からの距離別の流速増加率を断面積増加率で除した値は0.79~0.92と大差がないため、水門部における岸から遠いほど採集数が多い傾向が、基本的に運河入口の流速差に起因していると理解される。実際には、断面積と流速の関係から運河中央付近の流れの一部が水門部分で岸方向に広がっていると考えられるが、基本的には上述の理由によって岸から遠いほど採集数が多い結果が得られたと考える。

#### 志美運河における遡上機構

フィールド調査から想定した二つのシステムを組み込んだシミュレーションによって、調査結果の特徴をほぼ再現することができた。これらはモデルの妥当性を支持する結果である。そして、組み込んだ二つのシステムが、どちらもシラウオ稚魚の三日月湖への移動に貢献しており、その貢献度合いでは、順流時に運河の本流入口付近に待機し、逆流時に運河内に侵入することが最も大きいことが示された。

本節で示された志美運河内の遡上機構は、いわゆる「選択的潮汐輸送」<sup>85)</sup>の一種と言える。これまで選択的潮汐輸送については、潮汐にあわせて鉛直的な分布を変化させることによって、任意の方向に移動する例は知られていたが<sup>73-78)</sup>、今回明らかになったような水平的な分布の変化による例は報告されていない。これは水平的に流速が異なる環境における調査例がなかったためと考えられ、シラウオが他の水系でも同様の遡上機構を持っているかどうか、他の遡河行動をする魚類においてはどうか？については、今後の研究が必要である。

#### 遡上機構と分布範囲

John et al.<sup>71)</sup>は「河口域 (The estuarine system)」を、海水の塩分の影響は受けないが潮汐の影響はおよぶ範囲である「感潮域 (A tidal river zone)」と、それより下流で河口までの水塊の混合と物理的・化学的・生物的な強い勾配がみられる範囲である「混合域 (A mixing zone)」、そして混合域より沖合の「沿岸混合域 (A nearshore turbid zone)」に区分している。これを石狩川にあてはめると、本流の塩水楔が到達する範囲が「混合域」にあたる。そして三日月湖は、時に4 PSU程度の塩分が入り口

付近の底層で観測されることがある(図11)ものの基本的に淡水環境であること、下湖盆と中湖盆を繋ぐ幅約5mの狭隘な水路(図7)においても志美運河と同様に順流と逆流が繰り返され、中湖盆まで潮汐の影響が及んでいることは明らかなことから、「感潮域」といえる。

これまでに、石狩水域以外でもシラウオは河川の塩水楔とともに下流域に進入することが知られており<sup>24,25)</sup>、また常に塩分が観測される汽水湖での分布がみられるなど<sup>3,13,14)</sup>、シラウオの水系内の分布範囲が「混合域」に重なることが示されてきた。そのため猿渡<sup>86)</sup>はシラウオが川を遡る魚ではなく、海水の影響が及ぶ範囲に分布域をとどめる「汽水魚」と定義している。

本研究では、石狩川におけるシラウオの分布域は、本流の塩水楔の到達範囲内すなわち「混合域」に加え、「感潮域」である三日月湖にも広がっていることが示された。なお、下湖盆に流入する伏古川最下流部(図16, B)は、その水深が1m前後と浅く、流れの停滞や逆流がないことから「感潮域」の定義からはずれており、そこでシラウオの分布がみられなかったことは、シラウオの分布域が「感潮域」と重なることを強調している。以上、シラウオの水系内の分布はJohn *et al.*<sup>71)</sup>のいう広義の「河口域」に限定されているといえる。

本章で示した、本流での塩水楔内の滞留や内陸方向への流れの利用、志美運河内での選択的潮汐輸送は、どちらも遊泳力が弱いシラウオが水系内に遡上する上で合理的な機構といえる。そしてどちらも、流れの停滞や潮汐・重力循環による逆流が不可欠であり、そのため水系内の分布範囲が「混合域」および「感潮域」に限定されていると考えられる。しかし、石狩川本流での遡上と志美運河内の遡上では、その結果としての上流域での分布状況に大きな差がある。つまり三日月湖よりも本流での滞留個体数は少なく、また三日月湖では11月まで未成魚の分布がみられるのに対して、本流では9月以降ほとんど分布がみられないなど滞留期間も短い(第1章第2節)。この差の原因は、遡上機構の違いではなく、到達できた上流域に静穏な水域があるかどうかによるものと推察される。海水が直接流入する「混合域」である網走湖、小川原湖、潤沼などの汽水湖で、多くのシラウオが分布していることがその証左と考えられる。つまり石狩川本流では、塩水楔内を遡上しても、その先端部では上昇流によって表層に移動する可能性が高く、その表層における流速はシラウオが滞留するには速いため、流下を余儀なくされているものと推察される。そして、その滞留期間内に、三日月湖に遡上できたものは結果として、長く水系内に留まることができると考えられる。シラウオが水系内に滞留するには、「混合域」、「感潮域」の区分に関

係なく、静穏な水域が必要であり、それが石狩水系においては「感潮域」にあたる三日月湖であると考えられる。

#### 遡上回遊の意義

本水系において、シラウオ稚魚が7月に志美運河を「選択的潮汐輸送」<sup>85)</sup>によって通過していること、つまりシラウオは能動的に三日月湖に遡上していることが示された。能動的に遡上していることから、遡上には何らかのメリットがあると考えられ、そのメリットとして、まず餌環境が沿岸域より良好であることが挙げられる<sup>87)</sup>。また半ば閉鎖され、流れのほとんどない静穏な物理環境も、遊泳によるエネルギー消費を少なく出来るという点でやはり有利な条件と考えられる。さらに後述する様にシラウオの摂餌行動がいわゆる「ついでみ食」であり(第4章第1節)静穏な環境が効率的な摂餌に役立っている可能性もある。つまり、シラウオは、三日月湖内の好適な環境を利用するために遡上回遊を行っており、その結果として、沿岸域に比べて大きい体長を得ているものと考えられる。

Saruwatari<sup>3)</sup>は、シラウオが汽水域の高い生産性を利用していると推察しており、今回示された遡上機構も、汽水域=河口域を生活域とするためのものと考えられることができる。すなわちシラウオという魚種自体が、塩水楔の利用や選択的潮汐輸送という遡上機構を備えており、系群それぞれで環境に合わせて遡上機構を利用しているものと推察される。そういった意味では、石狩川水系ではシラウオの遡上可能範囲内に長期に滞在できる静穏域である三日月湖が存在したことが、遡上回遊する群を存在させたといった見方も可能である。

## 第4章 再生産

資源管理を行う上で、次世代の加入を保証するための親魚数、すなわち産卵数を確保することが重要である。特にシラウオのような小型の年魚においては、資源が多年齢によって構成されている魚種より漁業による再生産への影響が大きいため、親魚の保護を行うことが資源を維持、回復させる上でより重要である。そして、そのためには、対象資源の産卵に関する生態学的知見が不可欠である。

産卵期に性比が偏って漁獲されるという特性<sup>30)</sup>のあるシラウオの再生産を保障する管理施策を考えるとき、性比の偏りを利用して一方の性(基本的には雌)を優先的に保護することは、再生産と漁業の両立につながる可能性がある。しかし、その有効性を判断するには、産卵行動や配偶システムを明らかにし、性比が雌に偏っても十

分な再生産が行われるかどうかを解明することが必要である。さらに産卵回数や産卵間隔などの産卵様式に関する知見も再生産の保護の上で不可欠である。これらの知見に加えて、本水域の産卵期の漁獲物における性比と雌のGSIの変化を把握し、総合的に再生産の保護を行うことが重要である。以上から、本章では飼育観察によって産卵行動と産卵様式について解明し、同時に石狩水域における産卵期の漁獲物の生態的特徴について報告する。

#### 4. 1 産卵行動

シラウオ雄の臀鰭基底部に一列に並ぶ片側16~18枚の臀鰭鱗(図1)は、それぞれが皿状の形状をもち、強力な吸着力を持つ吸盤として機能することが確かめられている(図54)<sup>86)</sup>。そして、その吸着力が繁殖行動に役立っていることが示唆されてきたものの<sup>2,86)</sup>、確認はされていない。その他、雄の明らかな二次性徴として、生殖口を含む臀鰭前の基部の下方への突出、大きく尖った胸鰭、腹鰭、臀鰭などがある<sup>2)</sup>が(図1)、これら二次性徴の形態学的意義も不明なままである。さらにGSIが雌では30%を越えるのに対して雄では最大でも1%に達せず、また石狩川を含む多くの系群で雌の方が雄よりも大きな体長となっているといった雌雄差もみられている<sup>3)</sup>。以上の

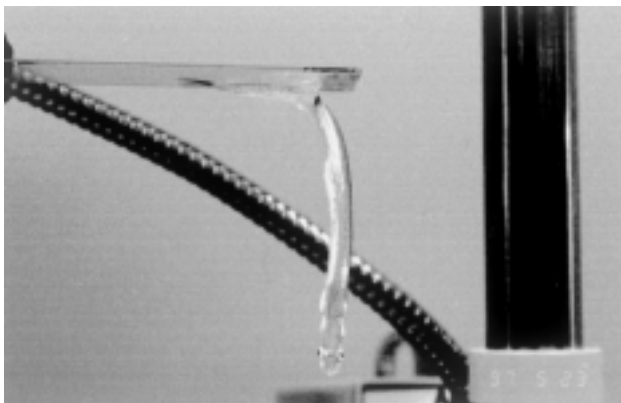


図54 シラウオ雄の臀鰭鱗の吸着力



形態的、生態的な特徴は、本種のユニークな繁殖行動を示唆しているが<sup>86)</sup>、シラウオの産卵行動の研究はこれまでなされて来なかった。そこで本節では、飼育環境下でのシラウオの繁殖行動を報告し、あわせて性比の偏りを利用した再生産の保護における基礎知見となる分割放卵および配偶システムについて論議した。同時に、二次性徴や雌雄差の再生産における意義について考察した。

#### 材料と方法

1995年5月8日に北海道西岸の石狩湾南部に流入する余市川河口において、集魚灯と手網を用いてシラウオ成魚102個体を採集し、ランダムに選別した50個体を直径1.3 m、深さ70 cm、容量1 m<sup>3</sup>の円形透明水槽に收容した。收容した雌の腹腔内には成熟卵が白い塊として視認され、その塊のサイズは個体毎に異なっていた。102個体の残り52個体を雌雄判別したところ、雄34尾(65%)、雌18尾(35%)の構成であり、それぞれの標準体長の平均値(±SD)は、雄70.2±2.7 mm(n=29)、雌69.8±3.4 mm(n=13)と両者に有意差は認められなかった(*t*検定, *p*>0.05)。

魚の壁面への衝突を避けるため水槽の外側を黒いシートで覆い<sup>89)</sup>、水槽底には中砂を敷いた。水槽には約20 PSUの汽水を満たし、飼育期間を通して給気を行い、1日に1回アルテミア幼生を給餌した(図55)。なお、飼育中の水温は14.2~16.9 °Cであり、採集から観察開始までの飼育中に3尾の雄が死亡した。

シラウオの行動を1995年5月15日の16時から24時間にわたってVTRに記録した。水底から約20 cmの位置で黒いシートをおよそ10 cm角に切り取り、その観察窓にVTRカメラ(SONY CCD-TR3)をセットした。その視野の上下は水槽底~約50 cm上方(視野の約25%は水槽底)、横幅は約1 mであった。また水槽上方に照明を設置して24時間点灯させたが、飼育室の窓からの日光のために水槽内の明るさは日周変化した。また遊泳速度は体長を7 cmと仮定し、その距離を移動するのに要するVTRのコマ数から推定した。さらに類別した主な行動パターンの持続時間もコマ数から換算した。

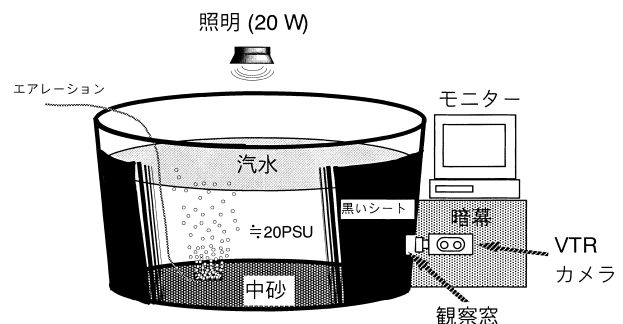


図55 シラウオの飼育観察水槽

結 果

通常の遊泳

シラウオは通常やや上方に頭を向けてゆっくりと水槽内を周回していた。水槽収容後の数日間は全個体が明瞭で密な群れを形成していたが、徐々に群れは解消され、VTR記録開始時点には遊泳方向の統一性はほぼ失われていた。その段階で雄は周回域の外側を、雌は内側を遊泳しており、それぞれの平均速度は、雄の $14.2 \pm 3.8$  cm/s ( $n=10$ ) に対して雌は $10.7 \pm 2.3$  cm/s ( $n=10$ ) と雄の方が速く(図56), 雌雄間に有意差が認められた ( $t$ 検定,  $p < 0.05$ )。

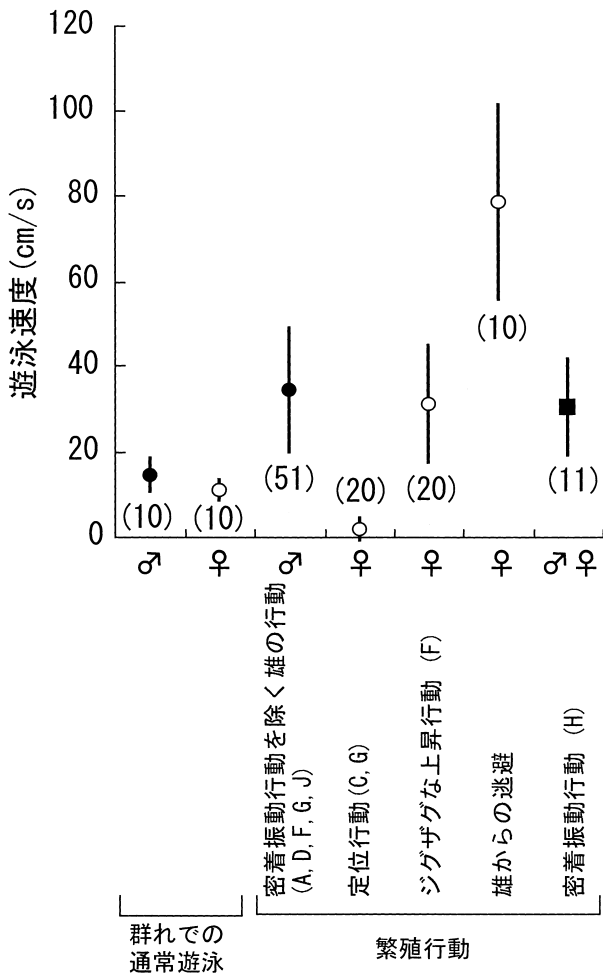


図56 行動パターン別、雌雄別のシラウオ遊泳速度の平均値と標準偏差 ( )内のアルファベットは図57に対応させた。

繁殖行動

雌雄あるいは複数の雄によって行われ、周回遊泳とは異なっており、繁殖に関わると推定された行動の出現頻度は24時間の観察中に変化した。その出現頻度が低い時間帯から高い時間帯へ移行した0時から2時までの2時間についての行動を詳細に分析した。特に行動が活発な時間帯における行動の推移を図57に示した。

繁殖に関わると推定された行動の頻度が高まる前に、雄が徐々に底層近くを遊泳するようになり、行動が活発な時間帯には雄の通常の周回遊泳は中断され、底層(水槽底から10 cm以内)において、雄同士の体をぶつけ合う牽制行動が断続的に観察された(図57のA:以下アルファベットは図57に対応)。その底層に、底から約30 cm上方を周回遊泳していた雌1個体が降下した(B)。なお雌には、降下の直前あるいは途中で上方に向かってゆっくり泳ぎ、数秒間( $1.9 \pm 0.7$  s,  $n=10$ )ほとんど停止する行動が時々みられた(C)。底層で牽制しあっていた雄は多い時には10個体前後も降下した雌の周囲に群がり、雌を得ようと更に激しく体をぶつけ合った(D)。この争う集団から雌雄一对のペアが上昇し(E)、それに続いて、雌が雄を誘引する形でのジグザグな上昇(F)や、上昇を停止した雌の周りを雄が1~2回周回する行動(G)、そして雌雄が臀鰭付近で密着したまま体をごく短時間( $0.5 \pm 0.2$  s,  $n=6$ )振動させる行動(H)などが観察された。ペア形成以後の3種類の行動の頻度は、ジグザグな上昇は15回であり、雄の周回の3回、震動行動の5回よりも多かった。なおジグザグな上昇の途中で雌が停止して雄がその周囲を回ったり、上昇の途中で雌雄が密着して体を震わせたり、震動行動の後に体を離れた雄が雌の周囲を回ったりといった行動の変化もそれぞれ1回ずつ観察された。これらの行動の後、底から20~30 cm上方でペアが解消され(I)、雄はしばしば底層に戻り、残っていた雄を攻撃した(J)。一方、別れた雌はほとんどの場合、ペアが解消された層あるいはやや上方を泳いで視野から去った。

以上のように、まず雌の降下が観察され、それに引き続いてその後の様々な行動が観察された。この雌の降下は2時間の観察中に数秒~数分の間隔で21回観察されたが(図58)、その内の8回は降下した雌が観察視野の外に去ったため、その後の行動を解析することはできなかった。また21回の内の3回は、雌がペア解消直後に行った再降下であったが、すべての降下がペアを解消した雌によるものか否かは確認できなかった。さらに、ペアは全て、降下した雌を巡る雄同士の闘争の後に形成されたのではなく、いくつかの例では雄同士が闘争することなく、1尾の雄が雌に素早く接近し、他の雄が集まる前にペアが形成された。なおサケ科魚類の様な雄によるスニーキング<sup>90-93)</sup>は観察されなかった。

牽制、闘争、攻撃あるいは雌に対する追尾や周回といった行動中の雄の平均遊泳速度は $33.5 \pm 13.7$  cm/s ( $n=51$ )と通常時の平均遊泳速度( $14.2 \pm 3.8$  cm/s,  $n=10$ )より速く(図56),両者の間に有意差が認められた( $t$ 検定,  $p < 0.001$ )。一方、雌については、降下途中などでの定位置泳中の速度は $1.6 \pm 2.6$  cm/s ( $n=20$ )と非常に遅く、逆にジグザク

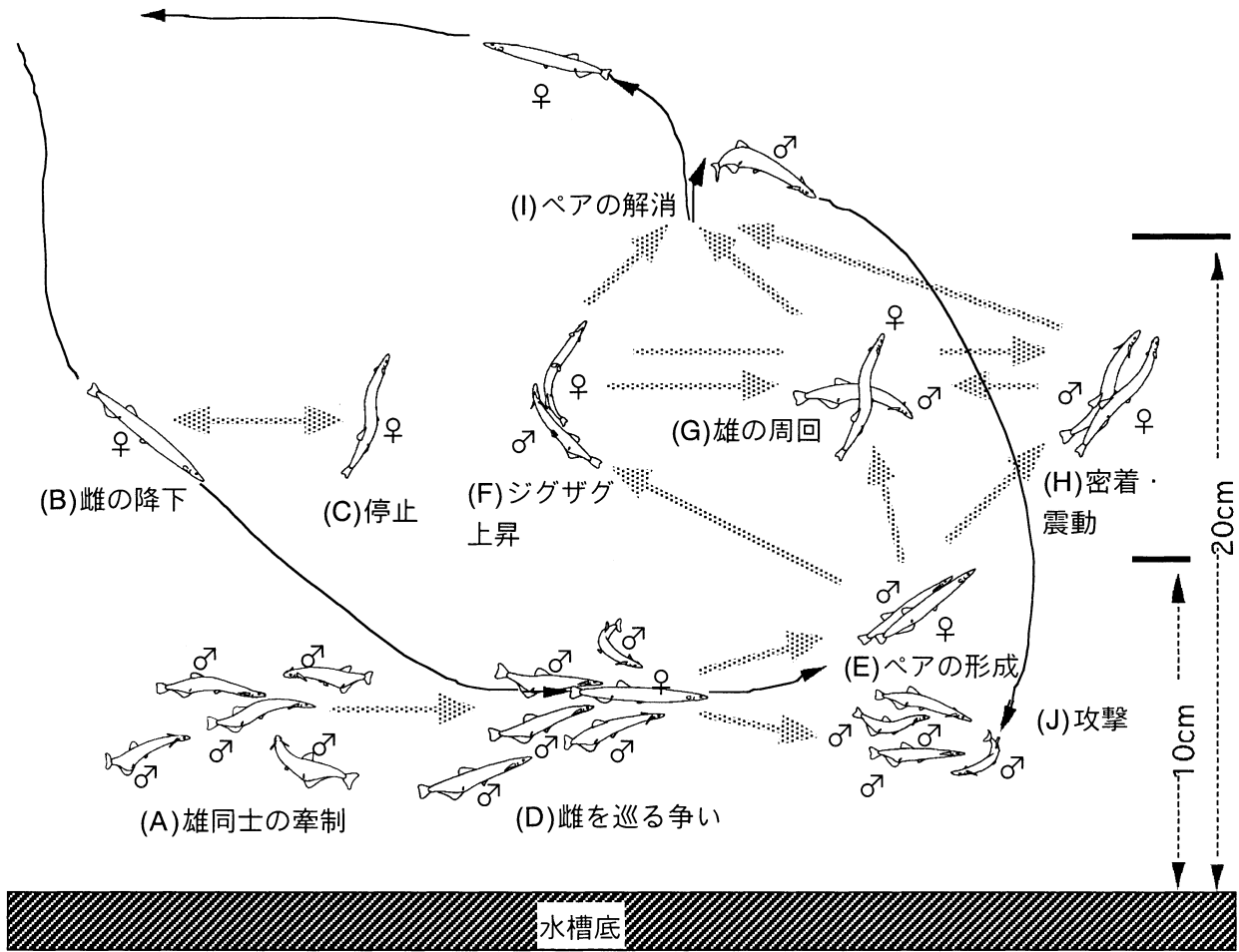


図57 高頻度な時間帯における繁殖行動

(薄色および黒の矢印はそれぞれ行動パターンの推移と行動パターン間の主要な個体行動を示す。)

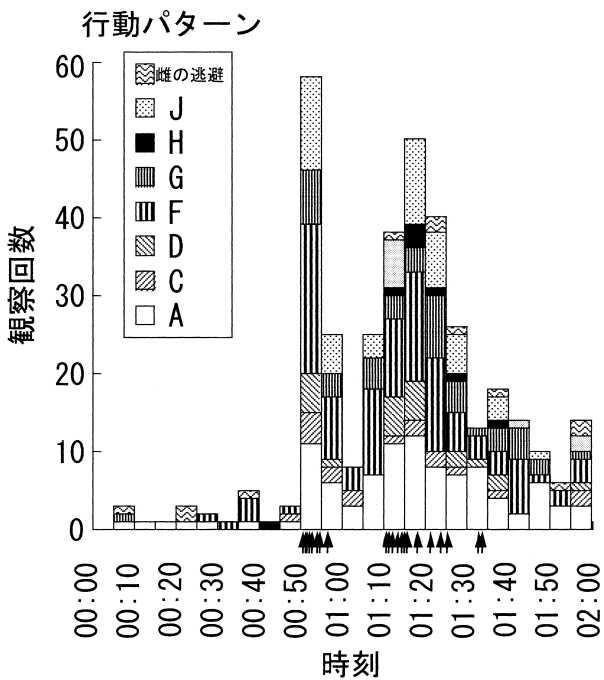


図58 0～2時における各行動パターンの頻度変化  
(矢印は雌の底層への降下。行動パターンのアルファベットは図57参照。)

な上昇の時は $30.3 \pm 12.8 \text{ cm/s}$  ( $n=20$ )と速かった。さらに、上述した雌の降下行動に引き続いて観察された行動の他に、中層を周回遊泳している雌に雄が後ろから近づいたとき、雌が前方に突進して雄を振り切るという行動もみられ、その時の遊泳速度は平均で $77.2 \pm 21.4 \text{ cm/s}$  ( $n=10$ )に達した。このように雌の各行動における平均遊泳速度は通常遊泳 ( $10.7 \pm 2.3 \text{ cm/s}$ ,  $n=10$ )と有意に異なっていた ( $t$ 検定,  $p < 0.001$ )。なお、雌雄が互いに密着した状態における平均遊泳速度は $29.6 \pm 10.7 \text{ cm/s}$  ( $n=11$ )であった。

行動が活発な時間帯は0時53分に1個体の雌が底層に最初に降下したときから始まった(図58)。5分ごとの雌の降下の頻度( $x$ )は、雄同士の牽制、雌の定位、雌を巡る雄の闘争、ペアのジグザグ上昇、周回、震動、ペアを解消した雄の攻撃、および中層における雌の雄からの逃避といった行動の合計頻度( $y$ )とよく一致しており(図58: 図中の行動タイプを示すアルファベットは図57に準じた)、両者の間に、 $y = 10.03x + 6.44$  ( $r^2 = 0.82$ )という有意な回帰式が得られた ( $F$ 検定,  $p < 0.01$ )。



## 成熟卵と産出卵

今回のVTR観察では、放卵放精そのものは直接には確認できず、また観察されたペアによる各行動の前後で、雌の腹腔内に視認された成熟卵塊の収縮は確認できなかった。しかし、観察終了後に、発眼卵を含む受精卵が水槽底の砂粒に付着糸で絡みついているのが確認された。

## 摂餌行動

給餌されたアルテミア幼生に対する摂餌行動も観察された。シラウオは水面から降下してくるアルテミア幼生に対して、体をS字状に曲げながらやや上向きになり、体を伸ばしながら飛び上がるように捕食していた。

## 考 察

### 繁殖行動の分類と意義

今回観察された繁殖行動を便宜的に5つに分類してその意義を検討した。第1は雌の降下行動である。これは、降下以降に他の行動が連続して観察されており、また他の行動の頻度を高めているようにみえることから、一連の行動のトリガーと見なせる。

第2は雄の闘争行動である。この行動は基本的に雌獲得をめぐる競争と解釈でき、雌がいなくての牽制は、その後起こるであろう闘いにおける優位性の確保の意味があると考えられる。ペア解消後の攻撃も、優位性の維持による配偶者獲得の可能性を高める意味があると考えられる。

第3は雌に対する雄の接近および追尾であり、これは雄の求愛行動と解釈できる。この行動はペアを形成した後に雄を先導する形でジグザグな上昇をする雌、あるいは中層を周回遊泳する雌に対して行われた。雌の雄を従えてのジグザグな上昇は、雌がペアとなるための争いに勝った雄を他の雄の妨害が無い場所へ誘引している、あるいは勝者の俊敏性や産卵への意欲を確認しているという意味を持つと考えられる。一方、雌が周回遊泳中に接近した雄から離脱する速度は、雄を伴ってのジグザグ上昇時より遙かに速いことから、産卵意欲のない雌による雄の拒絶を意味していると考えられる。

第4は雌の非常にゆっくりした遊泳による定位である。降下の直前あるいは途中で観察された定位は、底層で牽制あっている雄をさらに興奮させるディスプレイと思われる。一方、ペア形成後の雌の定位、およびそれを周回する雄の行動は、求愛行動の一部と考えられる。

第5はペアによる体の震動である。雌雄の体は激しい震動にもかかわらず生殖口付近で互いにしっかりと固定されていたことから、おそらく雄の臀鰭鱗が吸盤として機能していたと考えられる。また、この行動時に放卵放

精が行われたと考えるのが妥当である。この行動および臀鰭鱗の吸着機能は、GSIが低く、限られた数の精子しか持たない雄が効率的な受精を行うための優れた適応と解釈できる。加えて、二次性徴である雄の生殖口を含む臀鰭鱗の基部の下方への突出は、生殖口同士をより接近させる上で役立っているものと思われる。さらに産卵時の震動は、沈性卵を底質に広くまき散らす効果があると考えられ、それが卵の捕食や窒息といった危険を減少させている可能性がある。

## 分割放卵

今回は、残念ながら同じ雌が繰り返し降下行動を行っているか否かの確認は不十分であったが、後述するように(第4章第2節)、雌雄一対の飼育観察で約2時間の間、産卵が繰り返された<sup>94)</sup>。このことは、繁殖行動が高頻度な時間帯に、数秒から数分間隔で1個体もしくは数個体の雌が産卵を目的として降下行動を繰り返していたことを示唆している。また、雌雄が密着しての振動行動、すなわち放卵放精の持続時間がごく短時間であったことと、その前後で雌の腹腔内の成熟卵塊が目立った収縮が認められなかったことから、1回の産卵数が少なかったことが伺われる。シラウオの雄の精巢は小さくて限られた精子しか持っていないため、前述の独特な産卵行動によって高い受精率を得たとしても1回に多くの卵を受精させることは困難と考えられる。そのために雌は、毎回雄の受精能力にあわせて少数ずつ卵を産出しているのかも知れない。逆に、雌の少数ずつの分割放卵に適應して、雄が準備する精子数を減らし、繁殖コストを低減させているということも考えられる。

このような分割放卵はアユ<sup>95)</sup>と同様に、より広範囲への卵の分散に寄与し、また雌にとっては複数の雄と配偶することによって、形質の劣った雄にすべての卵が受精させられる危険を回避する意味があるものと推察される。

## 雌の配偶者選択

今回観察された雌による21回の降下のうち、雌雄が密着しての振動行動、つまり放卵放精に至ったのは5回に過ぎず、この産卵成功率の低さから雌による配偶者選択が示唆される。雄が配偶に成功するためには、他の雄が蟄集する以前に、降下した雌に素早く接近してペアを形成するか、雄同士の闘争に勝つ必要があると考えられる。さらに放卵放精に至るには雌のジグザグな上昇に追随し、雌の生殖口に自分のそれを正確に密着させなければならないと思われる。以上から、雌は俊敏性と強さを基準として雄を選択しているものと考えられる。雄の大きく尖った胸鰭、腹鰭、臀鰭は、この俊敏性を得るために獲得

した形質であることが示唆される。

#### 配偶システム

シラウオは卵群同期発達型<sup>96)</sup>の成熟様式を持ち、雌は約10日間隔で卵群の成熟と産卵を繰り返す<sup>94)</sup>。また雌の成熟卵塊の容積が個体間で異なっていることが今回観察されたが、このことは観察した雌の産卵周期が個体間で同調していないことを示している。これらのことは産卵に加わる雌が日々更新されていることを示唆している。一方、雄は雌を巡って激しく争い、そのためペア形成に成功する雄が常に同一の個体であるとは限らないことが示唆された。以上から、本種の配偶システムは非縄張り型乱婚<sup>97)</sup>と推察される。

今回、VTRによる行動観察から、本種の雄の臀鰭鱗を吸盤として利用して雌雄が密着しつつ体を震動させるという独特な産卵行動が推察され、同時に分割放卵、雌の配偶者選択および配偶システムについて考察することができた。しかし、多くの分布域でみられる雌の方が雄より体長が大きいという生態的特徴の適応的な意義や、産卵期における性比の偏り<sup>30)</sup>と産卵行動との関連については不明なままであり、今後の解明が必要である。

#### 4. 2 産卵様式

シラウオは年魚であるものの、右側卵巢のみが退縮した個体の存在、産卵場での性比の変化、卵径約0.2 mmの未成熟卵群から成熟卵群の分離を示す卵径組成（図67：第4章第3節）などから、複数回産卵が示唆されてきた<sup>1, 3, 14, 27, 30, 98)</sup>ものの、確認はされていない。また、産卵間隔や産卵の回数も不明なままである。なお、ここでの複数回産卵とは、成熟させた卵群をすべて産出し、その後新たな卵群を成熟させる過程を繰り返すことを指す。前節の分割放卵とは1回の産卵において、放卵を分割して行うことを指すものとする。

シラウオが複数回産卵を行うかどうかは、資源管理を行う上で重要な情報である。もし、シラウオの雌が1回産卵した後すぐに生涯を終えるなら、雌の漁獲はそのまま再生産の減少につながる。しかし、シラウオが複数回産卵を行うのであれば、ある程度の産卵を保障した後に漁獲するといった管理施策が可能となる。特に石狩川水系では、主たる漁獲対象が産卵期の親魚であることから、再生産の保護と漁業の両立を図れるか否かという点で、シラウオの産卵様式を解明することは重要である。シラウオの雌が複数回産卵を行うかの確認には、雌の個体別の成熟と産卵の過程を把握する必要があるが、複数の飼育においては個体識別が困難なことから、雌雄一対の飼育観察を行った。

#### 材料と方法

1996年5月13日に余市川河口において、シラウオ親魚101個体を採集し、塩分濃度約33 PSUの濾過海水を満たした円形1 t水槽に収容した。その後、5月15~20日に瀑気した水道水を徐々に注入し、塩分濃度を約15.4 PSUまで低下させた。

5月22日に1 t水槽から、雄1個体と腹腔内に成熟卵を示す白い塊が認められない雌1個体（各々の死亡時体長は75.7 mmと76.8 mm）を、円形透明の観察用水槽（直径0.6~0.7 m、水深0.6 m、容積200 ℓ）に移した（図59）。水槽には塩分濃度約16 PSUの汽水を満たし、底に卵採集用のネットを設置し、給気を行った。水槽の上に蛍光灯を設置して終日点灯し、外部からの観察とシラウオの壁面への衝突回避の両立のために、水槽の観察面を太さ0.5 mm、間隔5 mmの横縞模様を描いた透明シート<sup>89)</sup>で覆った。また、背面は衝突回避と同時にシラウオを際立たせる目的で黒色シートによって覆った。1 t水槽、観察用水槽とも水温調整は行わなかったため、5月22日~7月8日の観察中に、水温は15 台から20 台まで徐々に上昇した（図60）。

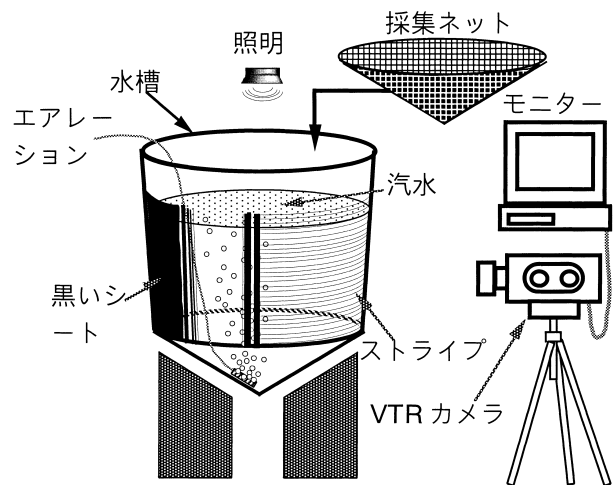


図59 雌雄一対の飼育観察に用いた水槽

毎日、約0.2 gのアルテミア卵をふ化させ、午前8~9時に観察用水槽のシラウオに給餌した。同時に、ネット上の卵の有無を水槽外部からの肉眼観察、またはネットを取り出すことによって確認した。ネットでは産出直後の卵に加え、産出後水槽壁面に付着してその後落下した卵も採集されたため、採集された卵については10%ホルマリン溶液で固定後計数し、発生段階をSaruwatari<sup>3)</sup>に従い1日当たり最大50個まで、受精~卵黄腺形成期、胚形成~孵化腺形成期、色素沈着~発眼期、および未受精卵と死卵に区分した。加えて、壁面に付着したままふ化した卵もあり、ネットで採集された仔魚についても10%

ホルマリンで固定後、計数した。さらに肉眼観察により、親魚の活性と摂餌の有無や強度を示す消化管の呈色状況、および体外から白く認められる成熟卵が雌の腹腔に占める割合を記録した。また、産卵が行われた6月19日午前8時～20日午前8時に、VTRカメラ（SONY CCD-TR3）によりシラウオの行動を記録した（図59）。

6月下旬に雄の衰弱が顕著となったため、7月1日に1t水槽から雄1個体を追加した。7月8日に、観察開始時から観察用水槽で飼育してきた雄雌が同時に死亡し、観察を終了した。

結 果

卵・仔魚の日別採集数と卵の発生段階

5月31日に342個、6月11日に677個、6月20日に339個、そして6月28日に145個と、多数の卵が4回採集された（図60）。これら4回の他に、少数の卵が採集された日も多く、観察終了時（7月8日）には水槽の洗浄流下水中から31個の卵が得られた。以上の合計卵数は1,664個であった。

100個以上の卵が採集された5月31日、6月11日、6月20日の卵の発生段階は、6月11日の4個（50個の判定中）の死卵以外すべて卵黄腺形成期までに留まっていた（図60）。

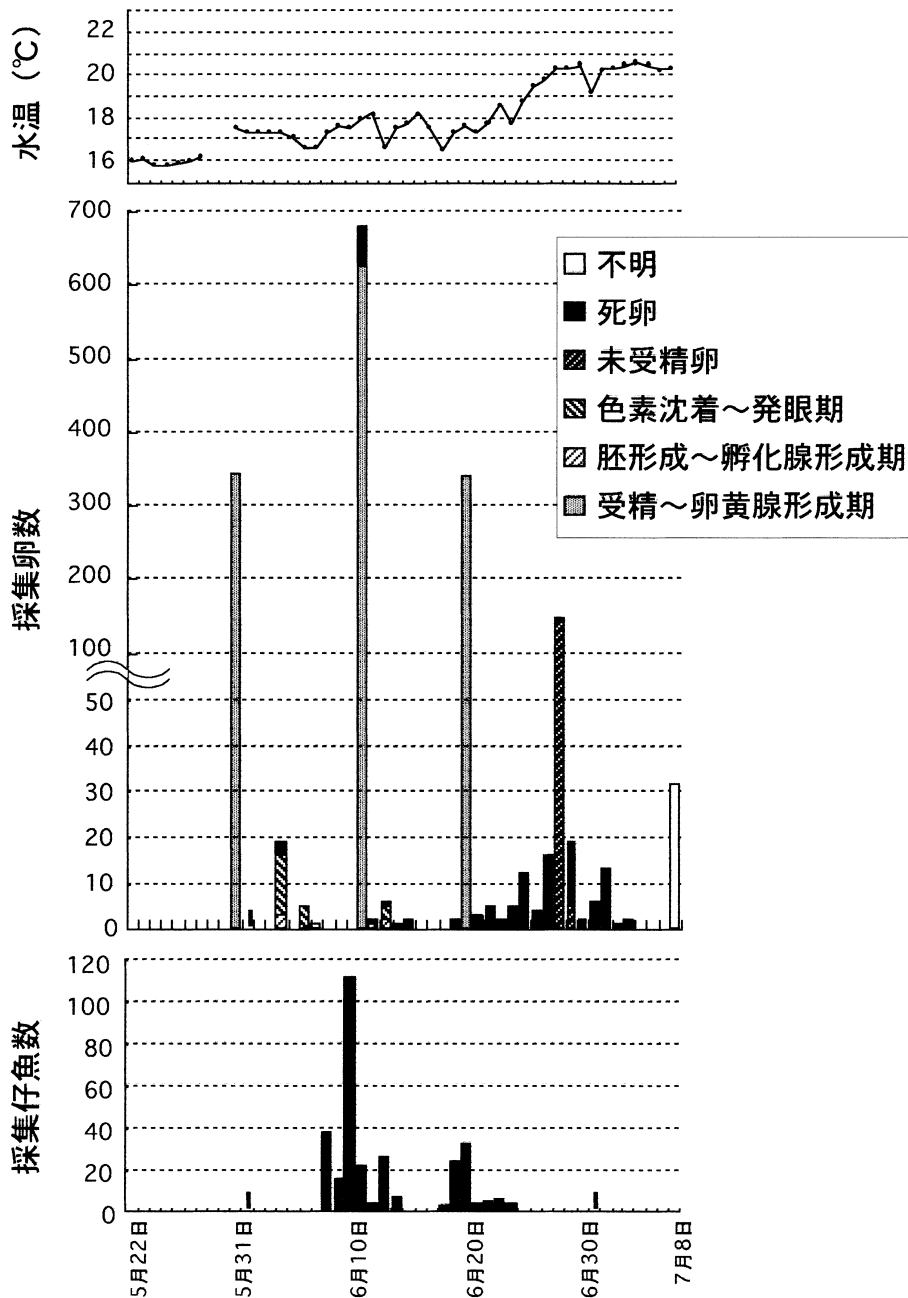


図60 水槽内水温とネットで採集された卵・仔魚数の変化（卵数が50を超えた日は発生段階別に引き延ばして図示した）

また、6月28日に採集した卵のほとんどは卵割が認められない未受精卵であった。以上の4回以外には少数ずつしか卵が採集されず、それらの多くが死卵であった。しかし、6月4～6日と6月12～13日の発生段階をみると、6月4日は胚形成～孵化腺形成期が3個、色素沈着～発眼期が13個、6月6日はそれぞれ0個と5個、6月12日は1個と0個、6月13日は2個と3個と発生が進んでいた。なお6月29日には未受精卵が5個採集された。

一方、仔魚の日別採集数には2つのモードが認められた(図60)。それぞれの採集数は、6月8～14日には10日の111個体を最高として計219個体、6月18～24日には20日の32個体を最高として計73個体であり、合計採集数は292個体であった。従って、卵と仔魚を合わせて確認された産卵数は1,956個であった。

雌親魚腹腔内の肉眼観察

雌の腹腔内に白い塊として認められる成熟卵の、その腹腔に占める割合は、卵が多数採集された6月11日と次の6月20日の間に徐々に増加していた(表11)。その後、卵が多数採集されると同時に腹腔内に成熟卵は認められなくなった。また、6月下旬に入って雄が衰弱し、6月末頃には雌の活性も低下した。その6月末の多数採集(6月28日)以後、雌の腹腔に対して1/3程度の成熟卵が残存し、死亡までその状況は変わらなかった。

一方、アルテミア幼生を摂餌していることを示す消化管における橙色の呈色は、6月20日前後にはほとんど認められなかったが、その3～4日後には消化管全体に認められるようになった(表11)。

VTR観察

VTR観察では、前節で述べた雌雄が密着して体を震わせる行動や雄が雌を追尾する行動等が合計29回観察された(図61)。これらの行動は6月19日19時00分～21時30分と20日0時30分～2時30分の2つの時間帯に集中して観察された。同時に成熟卵が腹腔に対して占める割合は、19時には約2/3であったものが、21時30分には約1/3に減少し、2時30分には成熟卵は確認出来なくなった。

考 察

今回、水槽底に敷設したネットによって卵が採集された日は25日あったが、その中で5月31日、6月11日、6月20日および6月28日の採集数は、その他の日より格段に多かった。また、5月31日、6月11日、6月20日の発生段階がすべて受精～卵黄腺形成期と受精直後(産卵と受精が同時に行われるシラウオの産卵行動の特性から産卵直後)であったのに対して、他の少数しか採集されなかつ

表11 腹腔に占める卵塊の割合と消化管に占めるオレンジ色の部分の割合 (それぞれは成熟卵の容積と摂食状況の指標となる)

月日	卵採集数	腹腔に占める卵塊の割合※	消化管に占めるオレンジ色の部分の割合※
6月10日	0	2/3	-
6月11日	677	0	-
6月12日	2	-	4/5
6月13日	6	-	-
6月14日	1	1/3	-
6月15日	2	-	-
6月16日	0	2/3	-
6月17日	0	2/3	-
6月18日	0	2/3	-
6月19日	2	2/3	0
6月20日	339	0	0
6月21日	5	0	1/3
6月22日	5	0	1/2
6月23日	2	0	4/5
6月24日	5	1/4	4/5
6月25日	12	1/3	1/3
6月26日	4	1/2	0
6月27日	16	1/2	0
6月28日	145	1/3	0
6月29日	19	1/3	0
6月30日	2	1/3	0
7月1日	6	1/3	0
7月2日	13	1/3	0
7月3日	1	1/3	0
7月4日	2	1/3	0
7月5日	0	1/3	0
7月6日	0	1/3	0
7月7日	0	1/3	-
7月8日	31	1/3	-

※ 肉眼観察  
- : 未観察

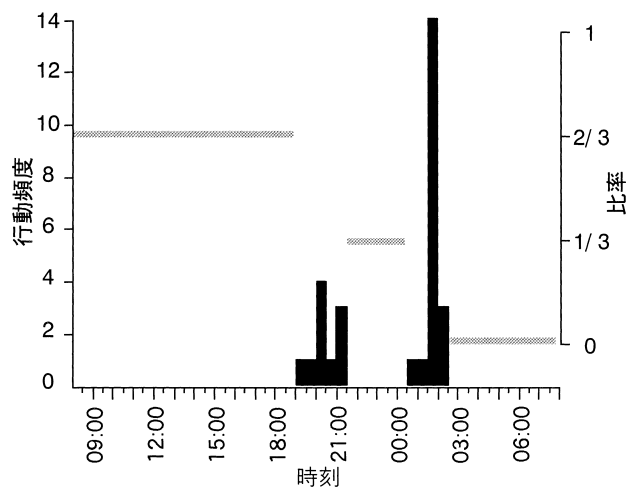


図61 6月19日8時～20日8時における繁殖行動の頻度(ヒストグラム)と腹腔に占める成熟卵塊の比率(薄い線)

た日には、受精～卵黄腺形成期の卵が認められず、未受精卵や死卵の他に胚形成～孵化腺形成期と色素沈着～発眼期の発生段階が進んだ卵が採集されたことから、少数ずつ採集された卵は、その前の多数の卵が採集された日に産出され、壁面に付着していたものが、剥離・落下し

てネットに乗ったものと考えられる。

仔魚についても産出後、壁面に付着してふ化に至ったものと考えられる。シラウオのふ化に要する積算水温は $3,570 \sim 5,370 \cdot h$ であり<sup>3)</sup>、1回目の多数採集があった5月31日の0時を起点に、水槽水温から積算水温が $3,570 \cdot h$ に達する日時を計算すると6月8日15時、 $5,370 \cdot h$ に達するのは6月12日の20時となる。ふ化後に採集されるまでに最大1日のタイムラグがあることを考えると6月8日～14日に採集された219個体は5月31日に産出されたものと考えられる。同様に6月11日の午前0時を起点に積算水温を計算すると $3,570 \cdot h$ に達するのは6月20日の12時、 $5,370 \cdot h$ に達するのは6月24日17時となる。ふ化が計算よりも2日ほど早い個体が混じっているものの、仔魚の出現に明確なモードがあることから6月18～24日に採集された仔魚73個体は、6月11日に産出されたものと推察される。

以上に加え、VTR観察で雌の腹腔内の成熟卵を示す白い塊が、一晩で縮小して確認できなくなったことから、シラウオは毎日連続して産卵するのではなく、約10日に1回、その時点で腹腔内に持っている成熟卵をすべて産出していると考えられる。なお、産出においては、前節で推察したとおり「雌雄が臀鰭付近で密着し、体を震わせる」行動を通して、少数ずつ産卵することが再度確認された。

3回目の産卵のあった6月20日から、4回目の産卵があった6月28日の間のアルテミア幼生に対する摂餌と卵の成熟状況を、消化管の橙色の呈色割合と腹腔に対する成熟卵を示す白い塊の割合からみてみると(表11)、消化管の橙色の呈色割合は、20日には皆無であったが、21日は $1/3$ 、22日には $1/2$ 、23・24日には $4/5$ と徐々に増加していた。しかし、25日には $1/3$ となり、26日から28日までは消化管に橙色は認められなかった。これに対して、成熟卵を示す白い塊は、摂餌が盛んになった24日に腹腔の $1/4$ を占め、25日には $1/3$ を占める様になった。しかし、摂餌が認められなくなった26日以降は、成熟卵塊は腹腔の $1/2$ を占めたままで増加しなかった。以上から、シラウオが産卵と産卵の間に摂餌しながら、卵を成熟させて次の産卵に備えていることが示された。なお、6月28日に産出された卵は、それ以前の3回の産卵と異なってすべて未受精卵であったことと、6月26日以降に摂餌と成熟が停止したこと、さらに産卵後に雌の腹腔内に成熟卵の残留が認められたことは、雌の飼育環境での衰弱などの要因によって、4回目の成熟が完全でなかったことを示唆している。

これまでに、産卵期におけるシラウオの卵径組成は、約 $0.2 \text{ mm}$ モードの未成熟卵を基本に、そこから一群が分

離成熟する2峰型を示すことが知られている<sup>14,21,39)</sup>。そして、第4章第3節に後述するように石狩水系においても同様の卵径組成がみられている(図67)。今回、シラウオが約10日間の間隔で、摂餌しつつ成熟卵で腹腔を満たしてそれを1晩で産出するという過程を4回繰り返したのが観察された。これによって、はじめてシラウオが複数回産卵を行うことが明確に示された。同時に、シラウオの卵発達の様式は卵群同期発達型<sup>96)</sup>であり、産卵様式は単峰回数産卵型<sup>99)</sup>であることが確認された。

今回観察された1回目から4回目までの産卵数は、産卵日における採集卵数に、産卵時に壁面に付着しその後剥離・落下して後日採取されたもの、壁面でふ化に至ったものを合わせて、それぞれ586、763、388および188個であった。これに実験終了後に洗浄水中から採取された31個を合わせ、確認された総産卵数は1,956個となる。さらに今回、1回目の産卵が観察された5月31日の9日前である5月22日に、腹腔内に成熟卵が認められない雌を観察用水槽に収容しており、約10日という産卵間隔からみて、収容時点で雌が産卵直後であった可能性がある。従って、シラウオの産卵回数および総産卵数のポテンシャルは、今回の結果を上回るものと考えられる。Saruwatari<sup>3)</sup>は分離が容易で卵径が大きな卵の数を抱卵数とし、その範囲を洵沼では661～1,346個と報告しており、今回示された各回の産卵数はその範囲内に収まっている。つまりシラウオは、成熟・抱卵と産出を繰り返すことで、抱卵数を越える産卵を可能にしていると考えられる。さらに間隔をあけて産卵することによって、好適時期にふ化する仔魚を確保しているのであろう。この様にして、シラウオは年魚であるにもかかわらず、確実に子孫を残していると思われる。

以上の、シラウオの複数回の産卵様式は、産卵親魚の保護を考える上で極めて重要な知見である。1回の産卵後に死亡するといった産卵様式の場合、産卵前に漁獲することはその個体の産卵数を0とすることになり、漁業と再生産の保護とのトレードオフ関係は尖鋭にならざるを得ない。しかし、シラウオは複数回産卵であるため、漁獲の開始を遅らせることで、雌個体それぞれに1回以上の産卵を保障して再生産を確保しつつ、漁業を実施することが可能となる。この漁期の開始時期などの設定については、産卵期におけるGSIや性比などの変化を勘案しつつ、設定することが必要と考えられる。

#### 4. 3 産卵期の性比と雌のGSIの変化

一般に、再生産を維持するためには、雌の保護が有効である。シラウオの配偶システムが「非なわばり型乱婚」<sup>97)</sup>であることは、性比が雌に偏っても再生産に大きな影

響を与えないことを示唆しており、もし雌の優先的な保護、逆に言えば雄の優先的な漁獲が可能であれば、それは資源管理上有効な施策と考えられる。そして、シラウオは産卵期の漁獲物において性比に偏りがみられることから<sup>30)</sup>、性比の変化の周期性・法則性が明らかとなれば、漁獲時期の調整によって雌の優先的な保護が可能になる。この周期性について堀田・田村<sup>30)</sup>は、月齢に従って性比が変化していると推察しており、本研究においても産卵場の卵の採集個数が満月期に多いという結果が得られている（第1章第1節）。そこで、本水域の主漁場である石狩川河口周辺における産卵親魚漁獲物の性比の変化と月齢の関係について解析した。同時に産卵期における性比の変化に周期性があるとすれば、それは産卵周期と深く関係しているものと考えられることから、雌のGSIの変化についても把握・解析した。さらに雌のGSIと成熟段階の関係を明らかにするため、代表的なGSIの個体について卵径組成を調査した。

材料と方法

1996年と1999年を除く1992～2001年の産卵期である4～7月に、河口～沿岸域の刺し網と地曳網の漁獲物からの標本、および同時期に河口周辺で実施した各種調査で採集された成魚（表4）について、性別を判定し、標準体長と体重を測定した。そして、1994, 1995, 1997, 1998, 2000, 2001年の標本については卵巣重量を測定しGSI（卵巣重量 / 体重 × 100）を求めた。さらに1995年の標本の一部については、卵巣内の卵を200個を上限に無作為に抽出し、卵径を測定した。

結 果

標本毎の性比を、雄の個体数 / 雌雄の合計個体数として、産卵期における変化を図62に示した。基本的に産卵期のはじめに雄の比率が高く、後に雌の比率が高くなっており、有意な回帰が認められた（ $F$ 検定： $p < 0.001$ ）。しかし、5月下旬から6月中旬にかけては、性比の変異の幅が大きくなっており、一方、月齢と性比の関係をみると（図63）、大潮にあたる月齢0日を中心にした新月期と月齢15日を中心とした満月期に雌の比率が高く、それ以外の小潮時期には雄の比率が高いという傾向が伺えた。この傾向を確認するために、年別および全体の雌雄の採集個体数と性比（雄の個体数 / 雌雄の合計個体数）を、大潮期（月齢25～3日の新月期と月齢11～17日の満月期）と小潮期（月齢4～10日, 18～24日の半月期）に分けて表12に示した。全体では大潮期の性比は0.49と雌雄の採集数に大きな差は無かったが、小潮期では性比0.59と雄の方が多く採集され、大潮期と小潮期の間で雌雄の採集比率に有意な差が認められた（Fisher検定： $p < 0.001$ ）。年別には、1993年における大潮期の性比が0.13に対して小潮期の性比が0.80, 1995年ではそれぞれ0.27と0.73と、両年とも大潮期に雌の比率が高く、小潮期には雄の比率が高くなっていった（Fisher検定： $p < 0.001$ ）。また、1992年は大潮期の性比が0.45, 小潮期の性比が0.51と雌雄の採集傾向は1993, 1995年と同様であったものの、有意差は認められなかった（Fisher検定： $p > 0.1$ ）。そして、2000年は大潮期の性比が0.45に対して小潮期は0.42と、全体の傾向とは逆に大潮期の方が小潮時より雄の比率が若干高くなっていった（Fisher検定： $p > 0.1$ ）。さらに1994

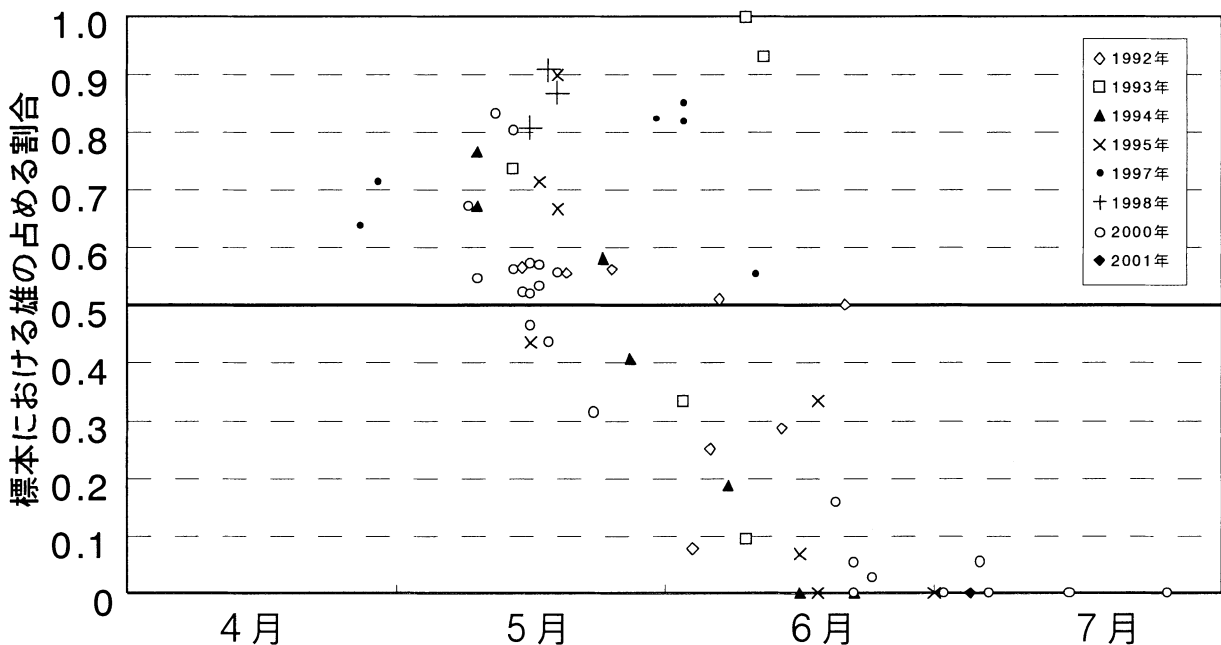


図62 産卵期における性比（雄の個体数 / 雌雄の合計個体数）の変化

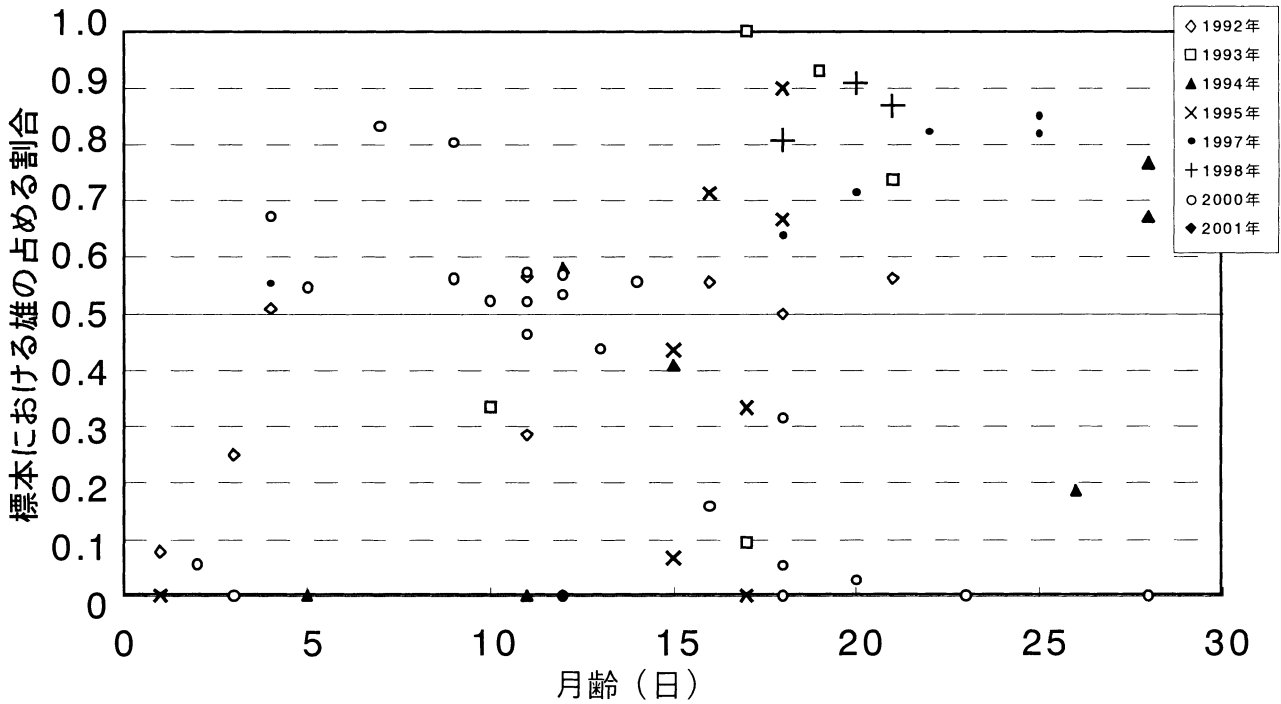


図63 産卵期における月齢と性比（雄の個体数 / 雌雄の合計個体数）の関係

表12 大潮期と小潮期における雌雄の採集個体数と性比

年	大潮			小潮			計	P (Fisher検定)
	♂	♀	性比*	♂	♀	性比*		
1992年	47	58	0.45	74	70	0.51	249	0.308
1993年	9	58	0.13	109	27	0.80	203	$2.2 \times 10^{-16}$
1994年	183	166	0.52	0	12	0.00	361	$1.701 \times 10^{-4}$
1995年	18	49	0.27	29	11	0.73	107	$6.389 \times 10^{-6}$
1997年	213	41	0.84	351	177	0.66	782	$2.655 \times 10^{-7}$
1998年	-	-	-	304	42	0.88	346	
2000年	378	470	0.45	388	546	0.42	1782	0.2129
2001年	0	48	0.00	-	-	-	48	
合計	848	890	0.49	1255	885	0.59	3878	$1.078 \times 10^{-9}$

\*雄の個体数/雌雄合計個体数

年と1997年には大潮期における性比がそれぞれ0.52と0.84、小潮期の性比が0と0.66であり、全体とは逆の傾向に有意差が検出された（Fisher検定： $p < 0.001$ ）。なお、1998年には大潮期の、2001年には小潮期の採集がなく、両期の比較はできなかったが、1998年の小潮期には雄の採集が多く、2001年の大潮期には雌のみが採集されており、性比の傾向は全体のそれに合致していた。

産卵期における雌のGSI（卵巣重量 / 体重 × 100）の変化をみると（図64）、GSIは4月下旬から5月下旬にかけて増加し、その後7月にかけて減少していた。また同年、

同時期であってもGSIには個体間でかなりの変異がみられた。月齢と雌のGSIの関係をみてみると（図65）、個体差は大きいものの、満月期と新月期に向かってGSIが上昇し、それを過ぎた時点で急減する傾向が伺えた。図65に示した様に雌のGSIにおいても1つの月周期間に2回の周期変動が伺えたため、それを確認する目的で、大潮期と小潮期のGSI組成を年別と全体で図66に示した。まず全ての年のデータの合計をみると、大潮期のGSIは15～20階級にモードがあるのに対して、小潮期には20～25と5未満の階級にモードがあり、両期の組成には有意な差

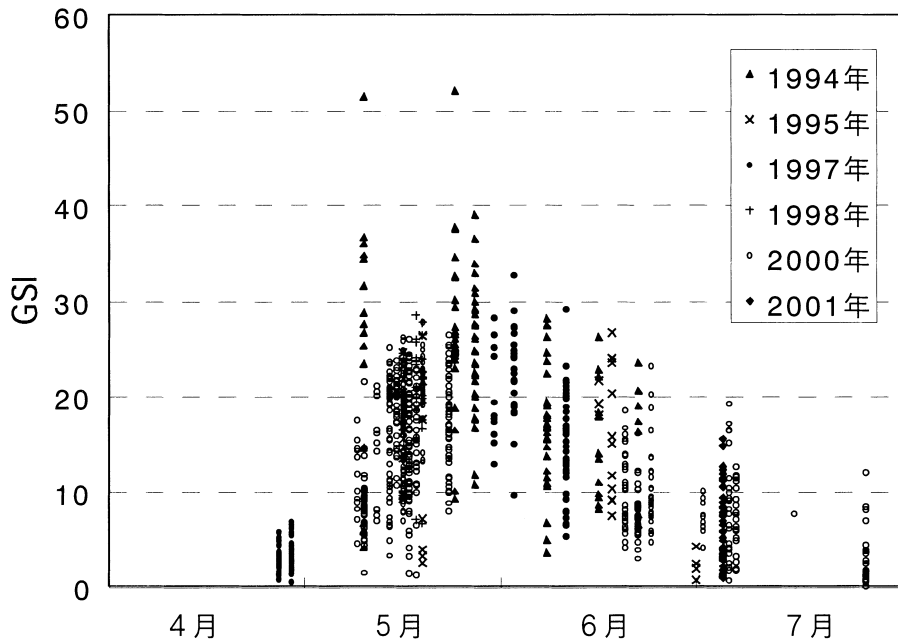


図64 雌のGSI (生殖腺重量 / 体重 × 100) の変化

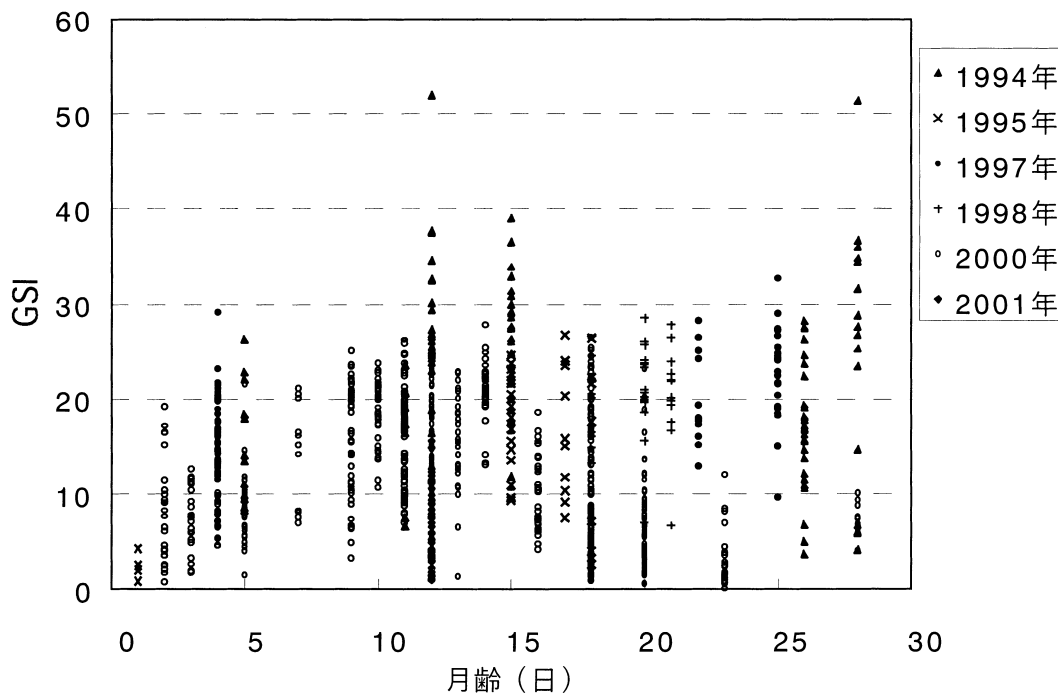


図65 産卵期における月齢と雌のGSI (生殖腺重量 / 体重 × 100) の関係

が認められた (メディアン検定:  $p < 0.001$ )。年別には、1994年は大潮期のGSIは25~30にモードがあるのに対して、小潮期にはそのモードは5~10に留まっており、やはりメディアン検定で有意差が認められた ( $p < 0.01$ )。1995年は両期ともに20~25階級に大きい方のモードがあり、それに加えて大潮期には5~10階級に、小潮期には5未満の階級にモードがあり、頻度のスケールに差があるものの双方の組成は類似していた (メディアン検定:  $p > 0.1$ )。1997年は、大潮期に20~25階級で、小潮期に5未満

の階級にモードがみられ、メディアン検定でも有意差が検出された ( $p < 0.001$ )。1998年においては小潮期の採集しかなく、20~25階級にモードがある組成であった。2000年には、大潮期では15~20階級に、小潮期には5~10階級にモードが認められ、有意差も認められた (メディアン検定:  $p < 0.05$ )。

1995年のGSIが異なる個体の代表的卵径組成を図67に示した。GSIが高くなるほど、約0.2 mmモードの未成熟卵群から分離し成熟過程にある卵群の径は大きくなっていった。



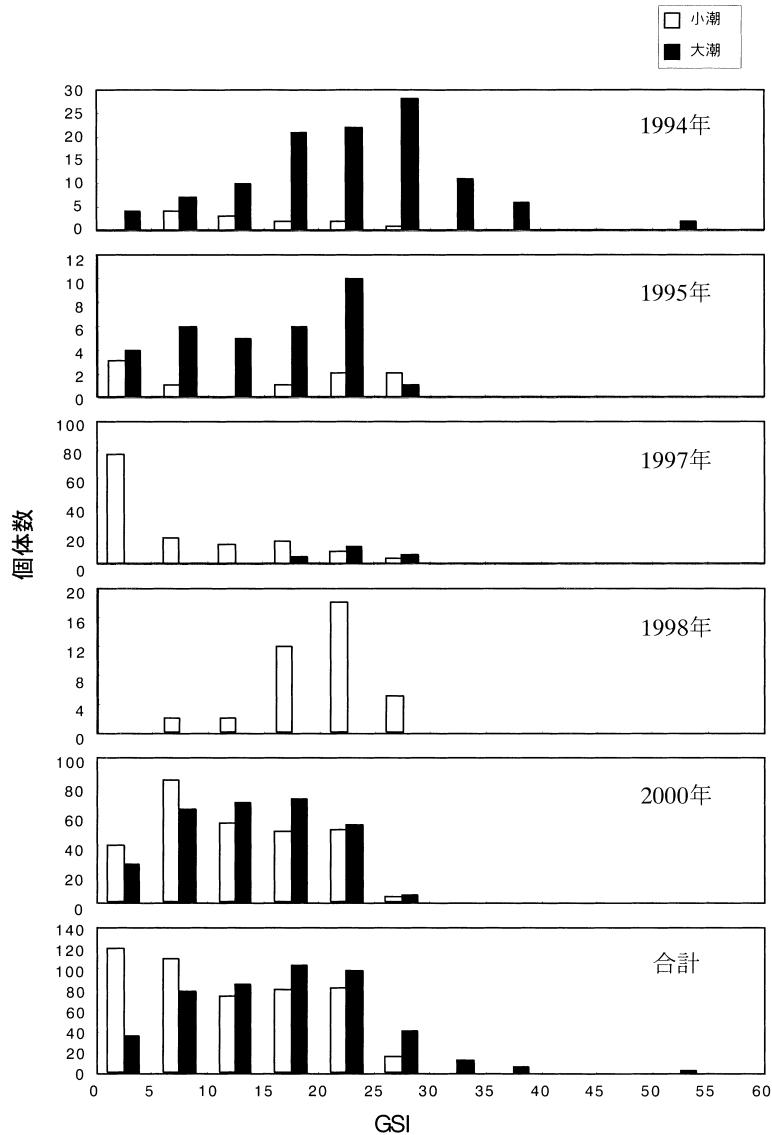


図66 大潮時と小潮時の雌のGSI (生殖腺重量 / 体重 × 100) 組成

考 察

石狩川水系では産卵場のある河口周辺沿岸域に主漁場が形成され、産卵のために来遊する親魚を主対象として漁業が行われている。今回解析に用いた標本は、産卵期に漁業あるいは河口周辺での調査によって得ていることから、その性比、成熟状況は系群全体におけるものでなく、産卵のために河口周辺に来遊した個体群の状況を示したものである。

今回、河口域における性比が、産卵期を通して雄から雌へ変化する傾向が認められた(図62)。これについては、雄の方が先に産卵場に現れて雌の産卵場への到着を待ち、その間に雄同士間の牽制行動などの争い(第4章第1節)を通して、弱い雄が徐々に産卵場から排除され、そのため時間経過とともに雄の比率が低くなっていったものと推察される。

また、月齢と性比の関係(図63)において、河口周辺沿岸域では新月と満月期に雌の比率が高くなっていることが伺えた。加えて全体の新月・満月期を合わせた大潮期とその他の小潮期の間で、大潮期には雌雄の採集傾向に差がなく、小潮期には雄の方が多く採取される傾向が示されたことは、基本的に雌が大潮に合わせて、産卵場であり同時に主漁場であるところの河口周辺沿岸域に来遊する傾向があることを示している。Guido *et al.*<sup>79)</sup>は、メバルが満月期と新月期に多く産出されていること、遊泳能力の低い全長18~26 mmの浮遊稚魚が沿岸の育成場である藻場に来遊するために大潮期の沿岸方向への潮流流を利用していることを報告しており、シラウオの雌も、大潮期の沿岸方向への流れを利用して産卵場に来遊し、産卵しているものと推察される。なお、シラウオは複数回産卵であり、産卵と産卵の間には摂餌しつつ卵を成熟

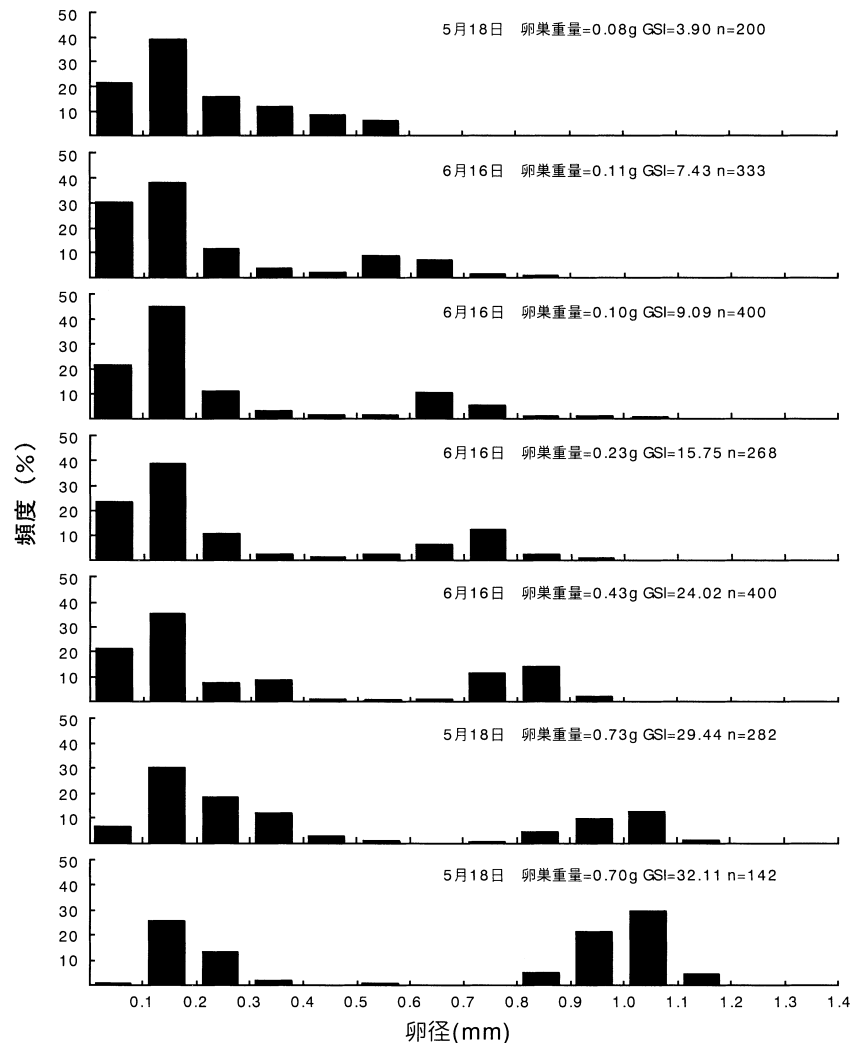


図67 石狩川河口および沿岸域におけるシラウオの卵径組成（1995年）

させていることから（第4章第2節）、シラウオの雌が産卵後に一旦産卵場を離れて摂餌しつつ卵を成熟させ、再度産卵場に来遊することを繰り返しているものと考えられる。一方、雄は産卵場に留まり、雌の来遊を待ち受けており、それが産卵場における性比の周期変化をもたらしているものと考えられる。

この産卵場における性比の周期変化の基本傾向に反して、1994年に大潮期に雄の方が雌よりも多く採集され、小潮期に雌のみが採集された点については、先述の河口周辺における性比の偏りが産卵期を通して雄から雌へ変化している点を考慮する必要がある。つまり、1994年の産卵初期である5月9日（月齢28日：大潮期）の2標本で雄の採集が多く、産卵期の終わりに近い6月14日（月齢11日：小潮期）の1標本で雌のみが採集されたことが、月周期に従った性比の変化傾向からの逸脱をもたらしたと考えられる。また2000年の小潮期に雌の採集が多かった点についても、同様に6月20日（月齢18日：小潮期）の2標本と6月22日（月齢20日：小潮期）の1標本、7月25日

（月齢23日：小潮期）の1標本の計4標本の採集時期が産卵期の終わりに近かったためと推察される。一方、1997年における大潮期に雄の採集が多かったのは、半月期と新月期のほぼ中間である6月1日（月齢25日：大潮期）に得られた2標本のデータの反映であり、月齢による周期が現れにくかったためと推察される。以上のように、河口周辺沿岸域におけるシラウオの性比は、産卵期を通しての雄から雌への変化傾向と、大潮期に雌が小潮時に雄が多いという傾向の2つによってコントロールされていると考えられる。そして、産卵期の初期と終期では前者の傾向が、その間では後者の傾向が強く現れているものと推察される。また、図62の5月下旬から6月中旬にかけては、性比の変異の幅が大きいことは、この考え方を支持している。

代表的な雌のGSIの値とその卵径組成（図67）から、石狩川水系のシラウオの成熟様式は、約0.2 mmモードの未熟卵群の一部が分離成熟する卵群同期発達型<sup>96)</sup>であることが確認された。同時にGSIの値がその分離成熟過程

を反映していること、シラウオの産卵様式が約10日かけて卵を成熟させ、それを1晩で産出するという単峰数回産卵型<sup>99)</sup>であることから、GSIが高いほど産卵が近いことを示していると考えられる。そして、GSIが5未満の個体は未熟状態もしくは産卵直後であること、25以上の個体が卵径1.0 mm近い成熟卵を持ち、産卵間近であることが示唆された。

これらの知見をもとに産卵場のある河口周辺沿岸域におけるGSIの季節変化(図64)をみると、シラウオの産卵のピークが5月下旬であり、またGSIが25を越える個体が出現する5月上旬から6月下旬が主たる産卵期と判断される。産卵のピークである5月下旬が、遡上に重要な存在である塩水楔が形成される時期(図9)もしくは直前(図10)にあたることから、シラウオが仔魚の水系内への遡上に有利な様に産卵をコントロールしている可能性が考えられる。また、主たる産卵期が、前述の性比の変動幅が広い時期とほぼ重複していることから、産卵が盛んに行われる時期には、半月周期に従って雌が河口周辺の産卵場に来遊し、産卵が行われていることが示唆される。このことは、図65に示した様に満月期と新月期にGSIが高い雌個体が多く採集されていること、および大潮期にGSIが高い個体が多い(図66)、すなわち産卵間近の個体が多く採集されていることから明らかである。なお、1998年には小潮期にGSIのモードが20~25階級にあった点については(図66)、採集日が5月15日、17日、18日(月齢18, 20, 21日:小潮期)とすべて産卵のピークである5月下旬に近く時期に集中しており、群れ全体で成熟が進んでいたためと推察される。同様に1995年についても、小潮期の標本採集日が5月18日(月齢18日:小潮期)と、産卵のピークに近かったことが20~25階級にモードをもたらしたものと推察される。以上から、シラウオの雌は基本的に大潮期に産卵を行う傾向があるが、産卵のピークである5月下旬に近い時期では小潮期にも産卵が行われているものと考えられる。

今回、主漁場であり、産卵場でもある河口周辺沿岸域における性比の偏りが産卵期を通して雄から雌に変化する傾向、加えて5~6月には大潮期に雌の比率が高まる傾向が認められた。これらから、漁期を産卵期の前半に限定すること、もしくは大潮期を禁漁にすることが、有効な再生産の保護に繋がる可能性が示唆される。しかし、漁期を産卵期の前半に限定することは、前節で述べた繰り返し産卵に基づいた、漁獲の開始を遅らせることで、再生産を確保しつつ、漁業を実施するという管理方針と相反するものである。どちらがより有効な資源管理となるかについては、実際の漁業における試行錯誤による確認が必要と考えられる。

## 第5章 総合考察

ここまで、石狩川下流域および沿岸域に分布するシラウオの分布と成長、資源構造、遡上機構および再生産について述べてきた。本章ではこれまで明らかとなった生態について、回遊パターンを中心に整理し、それに再生産に関する知見を加え、資源管理に向けたいくつかの施策について考察・論議した。

### 5.1 回遊

#### 石狩川水系の回遊パターン

本研究において明らかとなった石狩川下流域および河口周辺沿岸域におけるシラウオの回遊パターンは、次のように要約される。4月~5月にかけて、体長約80 mmの成魚が河口周辺の浅瀬に集約し、5月~6月にかけて産卵する。河口でふ化したシラウオは6月~8月、体長20~30 mmで石狩川本流を遡上するが、8月以降には河口より1.5 km以上上流の本流での滞留はほとんどなく、遡上したものの多くは志美運河を通過して三日月湖に入る。三日月湖に遡上したシラウオは、9月~11月に降海する。降海時点の体長は30~60 mmに達する。この遡上群とは別に、ふ化後遡上せずに河口を中心とした沿岸域に留まる群れもあり、その体長は同時期に水系内に分布するものよりも若干小さい。両群とも11月以降沖合に分散し、翌年4月~5月に成魚となって河口に戻ってくる(図68)。

つまり、石狩川水系においてシラウオは、「両側回遊型」と「河口~沿岸残留型」の2つの回遊パターンを同所的に持っていることになる。第3章で示した様に、水系内でのシラウオの分布域の上限は「感潮域」、広義の「河口域」<sup>71)</sup>に限られており、厳密な意味での「両側回遊」ではないとも言えるが、分布調査で9月以降に本流での分布が確認されず、三日月湖内に分布する群と河口~沿岸域に分布する群が地理的に分断されており、また両群の間に体長差があること、さらに三日月湖に遡上した群のみが秋季の漁獲対象となっていることなどから、生態的・資源的に別群として扱うことが妥当と考え、本研究では「両側回遊型」と「河口~沿岸残留型」として、以下の論議をすすめることとした。

他水系の回遊パターンをみると、茨城県の涸沼<sup>3,18)</sup>や青森県の小川原湖<sup>14)</sup>では、シラウオの分布が汽水湖内と流出河川内に限定され、「湖内残留型」というべき回遊パターンである。そして京都府の由良川では、シラウオが塩水楔~河口周辺~沿岸水域で一生涯を過ごし<sup>24)</sup>、福岡県の室見川では河口域のみに分布しており<sup>25)</sup>、両水系の回遊パターンは石狩における「河口~沿岸残留型」に類似したものと考えられる。一方、北海道の網走湖では、

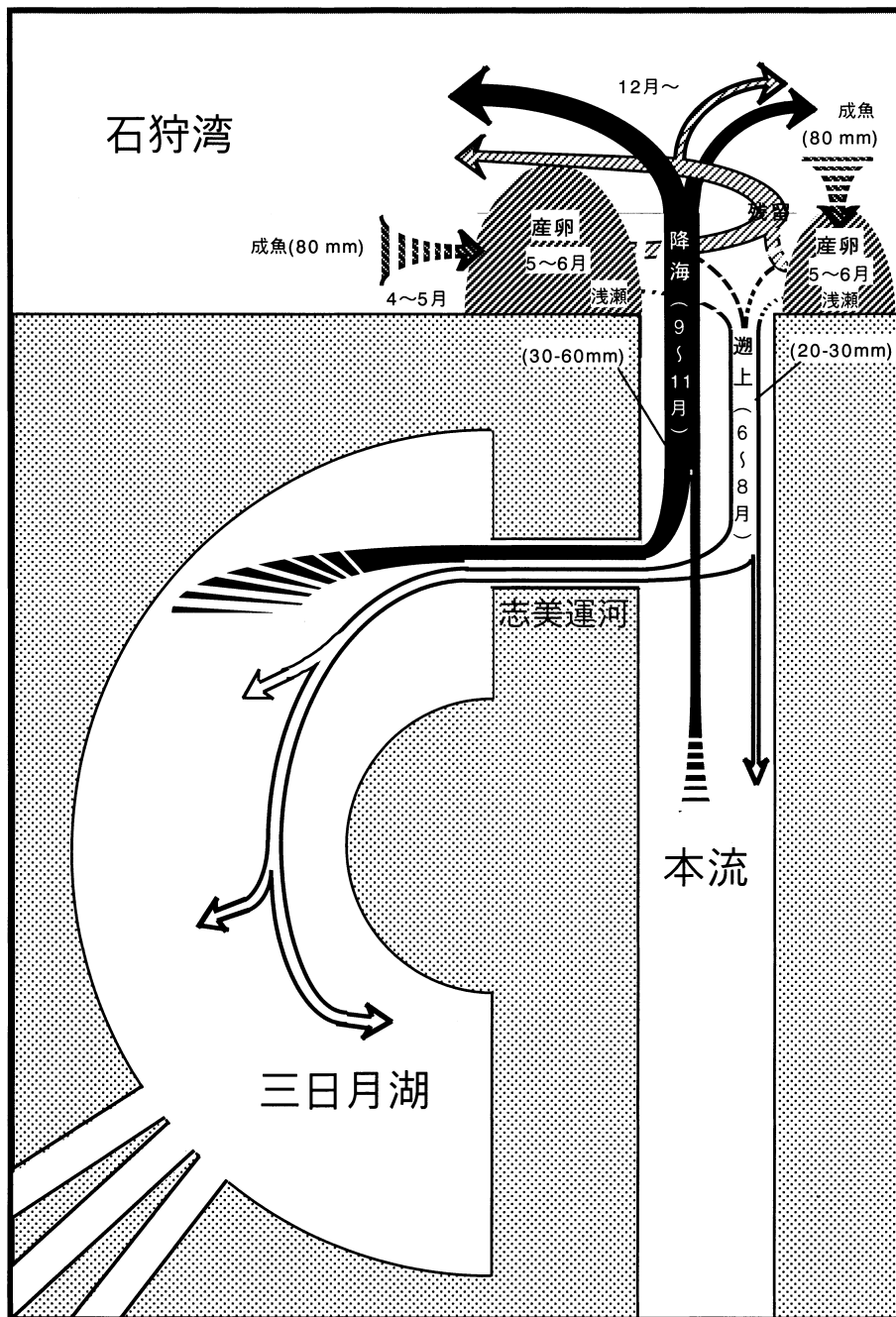


図68 石狩川下流域および沿岸域におけるシラウオの回遊模式図

Sr:Ca比分析によって、産卵場が湖内にあり、冬季に降海する「遡河回遊型」と「湖内残留型」の2つの回遊パターンの同所的存在が示されている<sup>13)</sup>。

本研究で示された「両側回遊型」は、シラウオの回遊パターンに新たなヴァリエーションを加えるものである。この本水域における「両側回遊型」には、三日月湖の存在が欠かせないと考えられる。つまり、産卵場が河口域に存在する他の水系のシラウオでも、塩水楔内の逆流や流れの停滞、潮汐に起因した逆流、および河岸付近とその沖合との流速差などを利用した遡上機構<sup>84,100)</sup>を持ち、そ

れによって遡上できる範囲に長期間滞留できる静穏域があれば、「両側回遊型」の回遊パターンが成立すると考えられる。逆に言えば、もし石狩川水系に三日月湖がなければ、遊泳力の弱いシラウオは、その分布が本流の塩水楔の到達範囲に限られ、由良川や室見川と同様に「河口～沿岸残留型」のみの資源構造になっていたと考えられる。

### 遡上回遊と降海回遊

本水系において、シラウオは三日月湖に遡上することで、湖内の好適な環境の利用が可能となり、それが沿岸域に比べて大きい体長をもたらしていると考えられる。この三日月湖に分布するシラウオが、沿岸域よりも体長が大きい点については、基本的には好適環境による速い成長の反映と考えられるが、加えて、遅くふ化したために体長が小さいものが、6月はじめの塩水楔の河川内への進入に間に合わず、またその後の石狩川の流量の減少に伴い塩水楔内の逆流も弱くなったことによって、遡上できずに沿岸～河口域に残留したと考えることも可能である。

冬季においても三日月湖の環境がシラウオにとって沿岸域よりも好適であるなら、秋季の出水による強制的な降海はあっても、三日月湖内で越冬する群れが存在しても不思議ではない。しかし、石狩のシラウオは、本州の小川原湖や澗沼と異なって秋季に降海する。しかも Sr:Ca 比のプロファイル(図29)から、網走湖のように一部が湖内に残留するといったことも認められていない。さらに1995年9月11～12日に志美運河内で、同年7月14～15日と同様の調査(第3章第3節第1項, 図37上段)を行ったところ、河岸直近の採集数は順流時に少なく、逆流時に多かった<sup>21)</sup>。これは、遡上期である7月14～15日における、順流時に河岸に接近し逆流時に岸から離れるという三日月湖方向への選択的潮汐輸送を反映した、河岸直近での採集数は順流時に多く、逆流時に少ないという結果と全く逆の結果である。このことは、シラウオが9月においては、順流時に流れの速い運河中央に位置し、逆流時に流れの弱い河岸近くに分布するという選択的潮汐輸送で本流方向に移動している、つまり能動的に降海していることを示唆している。この秋季における降海回遊のメリットについては、冬季の沿岸での詳細な分布状況や環境条件が不明であり、今後の調査研究が必要である。しかし、網走湖でも多くのシラウオが冬季に降海している<sup>13)</sup>ことから、北海道の湖沼域はシラウオが越冬するには、沿岸域よりも不適な環境となっていると推察される。

以上のように、石狩川水系の「両側回遊型」の回遊パターンには、シラウオが夏から秋にかけて、三日月湖内の良好な環境を利用できるというメリットがあるものと推察される。ただし、回遊パターン自体は、このような良好な環境を利用するために発達したと言うより、シラウオが生産性の高い汽水域に留まるために獲得した遡上機構による到達範囲に三日月湖という良好な環境があったために成立したと考えられる。

### 「両側回遊型」と「河口～沿岸残留型」の分岐機構

次に、「両側回遊型」と「河口～沿岸残留型」の分岐機構について考察する。ここまで論議してきた様に、石狩川水系のシラウオの場合、夏季において三日月湖内の方が沿岸域よりも環境条件が良く、実際に沿岸よりも大きな体長となっていることから、基本的に「両側回遊型」のほうがシラウオにとってメリットが大きいと考えられる。さらにヒラメをはじめとする魚食性魚が分布する河口～沿岸域における生残率は三日月湖におけるそれよりも低いと推察される。そしてシラウオが能動的に水系のより上流へ遡上する機構を持っていることから、石狩川水系においてシラウオは、ふ化後に基本的に三日月湖への遡上を目指し、遡上条件の不適など何らかの原因によって遡上できなかったものが、「河口～沿岸残留型」となったと思われる。

石狩川河口域では、5～6月の約2ヶ月に渡って産卵が行われ、仔魚が出現する。その中でも産卵のピークは5月下旬であり、産卵からふ化まで約10日かかることを考えれば、ふ化のピークは6月上旬と推察される。この6月上旬は融雪水による増水が治まり、塩水楔が形成される時期に当たる。シラウオの遡上に重要な塩水楔内の逆流は、当然のことながら塩水楔の存在が前提となるが、それに加えて河川の流量の強さに比例する<sup>71)</sup>。従って、塩水楔が形成され、しかもある程度の河川流量があることがシラウオの遡上にもっともよい条件と考えられる。つまり、ふ化の盛期と塩水楔の形成、そして塩水楔の形成後の流量などの条件がうまく合致した年には「両側回遊型」が多くなり、合致しなかった年には「河口～沿岸残留型」が多くなっていると推測される。その遡上に好適な塩水楔の形成時期や流量の範囲などは不明であり、今後の解明が必要である。

### 5. 2 資源管理に向けて

資源管理に向けて、まず三日月湖に遡上する「両側回遊型」と「河口～沿岸残留型」のどちらが石狩川水系の資源全体に占める割合が大きいかを明らかにする必要がある。平成12年における全国の水系別のシラウオの漁獲量をみると(図69)、湖沼では小川原湖の562 tを筆頭に、霞ヶ浦83 t、宍道湖55 t、網走湖37 t、北浦13 t、八郎潟12 tなど合計で767 tが漁獲されている。一方、河川では利根川の3 tをはじめ、高瀬川2 t、北上川、木曾川、長良川、由良川が各1 tと合計でも16 tの漁獲に留まっている。さらに利根川水系には霞ヶ浦と北浦が存在し、高瀬川が小川原湖からの流出河川であることを考慮すれば、シラウオが大きな資源を形成する上での湖沼(汽水湖)の重要性は明らかである。これを石狩川水系に置き換え

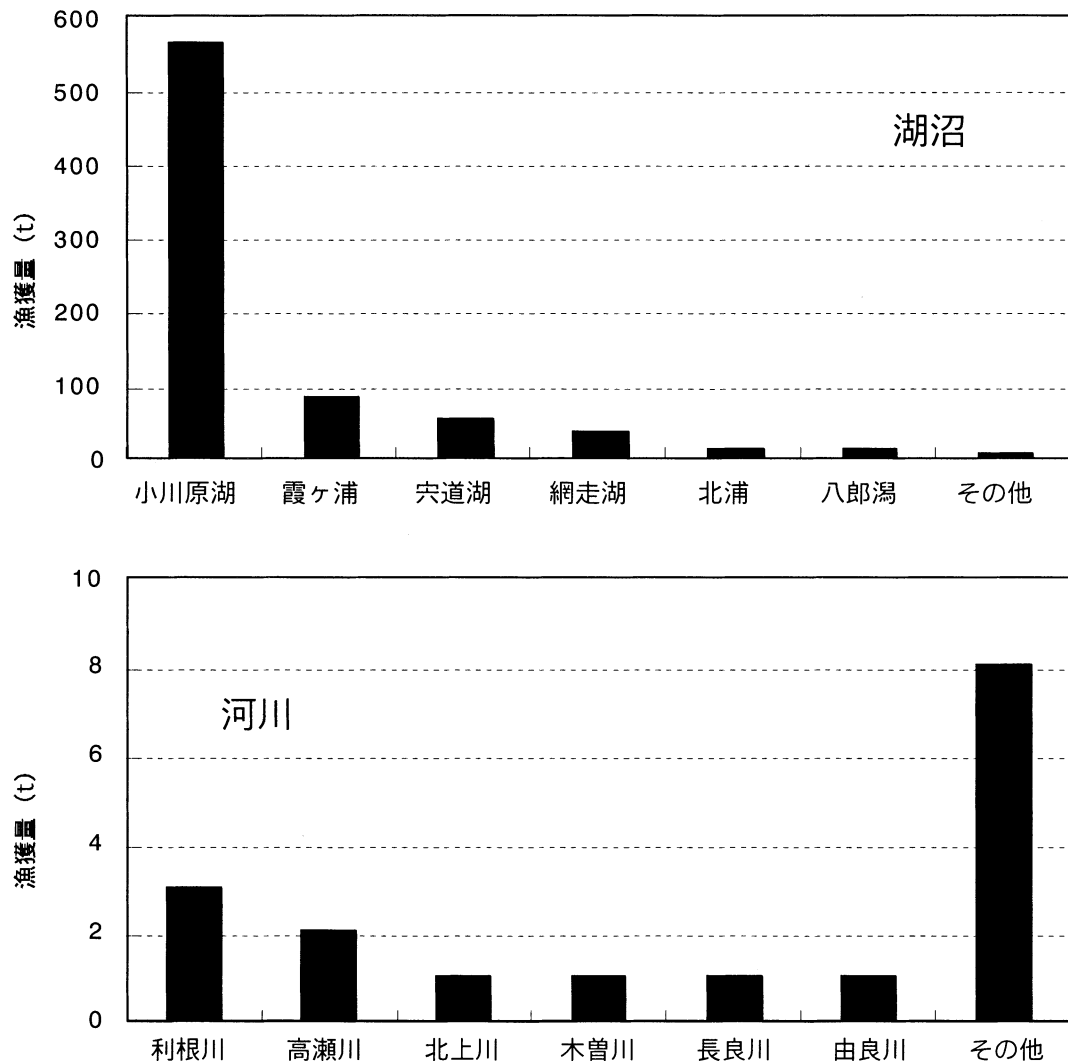


図69 全国の主要な湖沼（上）および河川（下）のシラウオ漁獲量  
（平成12年漁業・養殖業生産統計年報）

て考えれば、三日月湖が石狩のシラウオ資源にとって重要な存在であるとみなせ、その三日月湖に遡上する「両側回遊型」の保護が資源を回復させる上で必要であると考えられる。

次に、石狩川水系における、秋季の三日月湖内の地曳網漁業におけるシラウオ漁獲量 ( $x$ ) と、翌年春季の産卵期の河口周辺での親魚の漁獲量の関係 ( $y$ ) を図70に示した。両者の間には1993年級を除けば正の相関が認められる ( $F$ 検定:  $p < 0.01$ )。この1993年級は、秋季の三日月湖での漁獲量が過去最高の6.0 tに達していたにもかかわらず、翌年春季の漁獲量はわずかに3.4 tであった。1993年級が前述の正の相関から大きく逸脱している原因として、他の年と異なって1993年では、8月以降1,000  $m^3/s$  を越える出水が全くなかったことが挙げられる (図6)。出水が大規模になれば、三日月湖と石狩湾新港を繋ぐ放水路の水門が解放され三日月湖の水が一気に放水される。その放水規模は時に三日月湖の容量の1/3に達する(北海

道開発局石狩川開発建設部、私信) ことから、大規模な出水がシラウオの強制的な流下 (降海) をもたらしていると考えられる。さらに夏季においては三日月湖の方が沿岸域よりもシラウオにとって餌環境が好適であるが<sup>87)</sup>、秋季以降には出水によって三日月湖の換水が促され、静水条件下で達成される食物の高い生産性が損なわれる可能性が考えられる。このことは9月以降にシラウオが能動的に降海していることから伺える。つまり1993年は秋季に出水による換水が少なく、シラウオにとっての好適な餌環境が長く保たれたため、シラウオの降海が遅れたと考えることが出来る。そして、降海が遅れたために秋季の漁獲量が年級豊度以上に多くなり ( $x$ が増加)、同時にその漁獲が降海して翌年に親魚となるべき資源を減少させた ( $y$ が減少) ものと考えられる。

この1993年を除いた1986年から2002年について、その期間中の三日月湖および河口周辺沿岸域での漁業の状態に大きな変化はないとみなせば、基本的に三日月湖内の

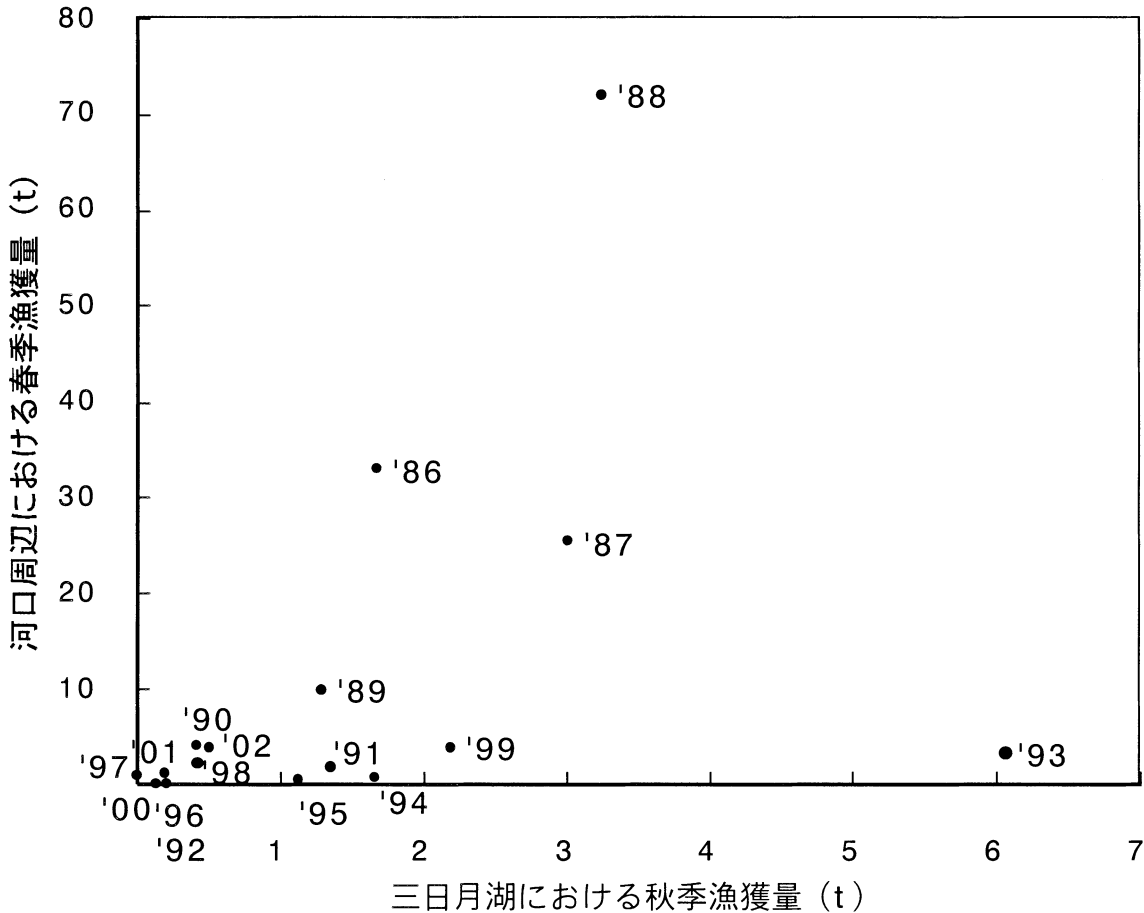


図70 年級別の秋季漁獲量（三日月湖）と翌年春季漁獲量（河口周辺）の相関関係  
（図中の数字は年級を示す）

子の資源水準が高い年級は、同一世代の親の資源量水準も高いこと、言い換えれば「両側回遊型」の群量が多いほど、水系の資源全体の年級豊度が高いことが読みとれる。ただし、三日月湖内の子の漁獲量には、上限があることも伺え、その数値は図70のxとyの数値を入れ替えて Beverton and Holt<sup>101)</sup>の曲線を当てはめて得られた式、 $x=3.007 \cdot y/(6.586+y)$ から3.007 tとなる。つまり、三日月湖への遡上回遊できる上限は、通常の漁獲条件であった場合に約3 tの漁獲が見込まれる資源量であると考えられる。以上からある程度の資源水準までは「両側回遊型」がその主体を担っていること、そして、それ以上に資源が達するには、「河口～沿岸残留型」の存在が重要であることが示唆される。しかし、近年の資源水準からみて、まず「両側回遊型」すなわち、三日月湖に遡上する群を保護、増大させることが重要と考えられる。

続いて、春季の産卵期の河口周辺での漁獲量（x）と、同年秋季の三日月湖内の漁獲量（y）の関係を図71に示した。これらはそれぞれ、ある年の春の親魚資源量と三日月湖内におけるその子の資源量の指数とみなすことが出来る。前述の1993年を除いて、両者の関係を見ると Ricker型<sup>102)</sup>の再生産関係が伺われ、 $y=0.362 \cdot x \cdot e^{(-0.044x)}$

の式が得られた。これより、ある程度までは産卵親魚の資源水準が高くなると、それに由来する三日月湖に遡上する子の資源水準も高くなることが示された。ただし、極大値（ $x=22.806$  tのとき、 $y=3.038$  t）を過ぎると、子の資源水準は逆に減少することも示された。この三日月湖に遡上する子の極大値である約3 tは、図70から導いた三日月湖の子の漁獲量の上限とほぼ一致し、三日月湖の収容力を示す数値と考えられる。すべての子が三日月湖に遡上するわけではないことはこれまでも述べてきたが、産卵親魚量と三日月湖へ遡上する子の間にRicker型の再生産関係がみられたことから、石狩川水系のシラウオ資源が密度依存的に変化しているものと考えられる。そして、この曲線からの偏差が、三日月湖に遡上するまでの減耗、もしくは先に述べた遡上条件の年変化によってもたらされているものと考えられる。

以上のように、同世代内の三日月湖に遡上した子の資源量水準と資源全体の産卵親魚量の水準の間に明確な一定の関係が認められた（図70）こと、および資源全体の親魚の資源量水準とその子の世代の一部である三日月湖内の資源量水準の間に明瞭なRicker型の再生産関係が認められた（図71）ことから、三日月湖に遡上した子の資

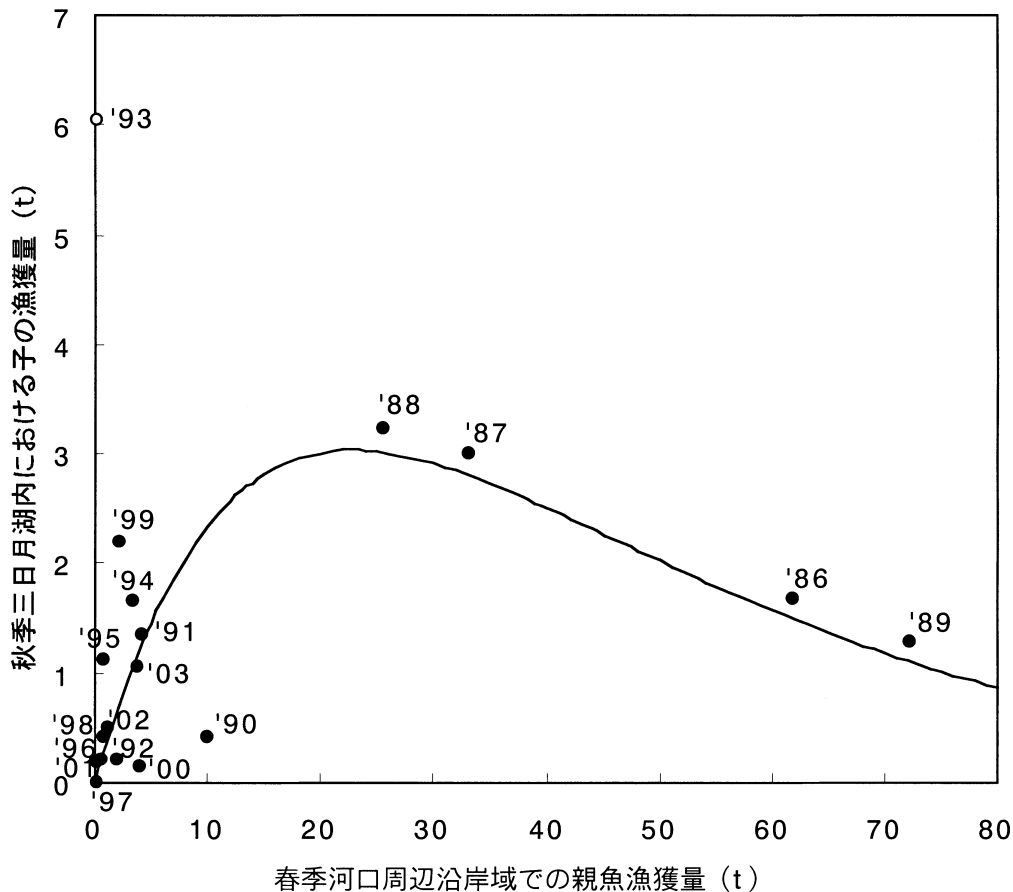


図77 春季河口周辺沿岸域での親魚漁獲量と秋季三日月湖内での子の漁獲量の関係（Ricker型再生産曲線）

源量水準を水系全体の資源量水準の指標として用い、産卵親魚量の予測などが可能と考えられる。つまり、今後の資源管理および管理目標の設定を調査が容易な三日月湖内の資源量水準を用いて行い得ると考えられる。

なお、再生産係数を示す曲線上での現在の位置は、Ricker型曲線の最大加入を示す位置よりかなり低い水準にある。このことは資源管理の目標として、親魚量を現在の数倍にすることが必要であることを示している。しかし、管理目標を達成するための、具体的な漁獲努力量を設定するためには、親子関係を利用したSPR型管理のための解析を進めることが必要であり、それには降海・越冬時の減耗率およびその変動の把握、産卵期における営漁形態のSPRへの影響の解析など、更なる調査・研究が必要である。現状での当面の施策としては、管理対象となる漁業である秋季の三日月湖内の地曳網漁業、および春季の河口周辺沿岸域の刺網漁業と地曳網漁業について、その制御を定性的根拠に基づいてではあるが、試行していくことが必要である。

まず、秋季の三日月湖内の地曳網漁業に関しては、三日月湖に遡上する「両側回遊型」の割合が不漁であった1999年級、2000年級でもそれぞれ28%、50%あること

(第2章)、前述の様に全国的に湖沼の存在がシラウオの資源を大きくする上で重要であること、石狩川水系でも1986～1989年の大漁のときにはその三日月湖への遡上がその収容力の上限近くまで認められていたことから、地曳網漁業によるシラウオの混獲を規制することは、資源を回復させる上で重要と考えられる。またこの規制は、未成魚の漁獲物の体重が平均約0.4gであるのに対して成魚では2.0g弱であり、成長による漁獲重量の増大が期待できること、さらにkg単価が安い未成魚として漁獲するよりも単価が高い成魚として漁獲する方が漁業経営上有効であることから、有効な資源管理施策と考えられる。ただし、春季と秋季の経営体が別個であることから、漁業協同組合内での調整が必要であろう。

次に産卵親魚を対象とした春季の河口周辺沿岸域の刺網漁業と地曳網漁業、特に漁獲量がそのほとんどを占める刺網漁業に対する規制について考える。産卵親魚に対する漁獲圧をコントロールすることは、産卵親魚の保護＝産卵数の確保という考え方に立って、資源を回復・維持させるに十分な産卵量を確保することを目的とするものである。シラウオの場合、複数回産卵であり<sup>94)</sup>、産卵期の間産卵を行うたびに繁殖価（Reproductive



Value: ある雌個体が残された生涯に残すと期待される産卵数<sup>103)</sup>は減少する。繁殖価が大きなものを残し、小さなものを漁獲することが産卵数の増大に繋がることから、なるべく漁期を遅くすることが重要と考えられる。

また、シラウオの配偶システムは「非縄張り型乱婚」<sup>104)</sup>であることから、繁殖において雌雄が同比率である必要はないと考えられ、同じ漁獲をするのであれば、雄を優先的に漁獲する方が産卵数を増大させることになる。石狩川水系では産卵初期においては雄に、後期には雌に性比が偏ることから(第4章第3節)、その意味では、漁期を早めに設定することが好ましい。また新月、満月の大潮期に雌の比率が高くなる傾向があることから、月周期に従った短期的な禁漁の繰り返しという方策も考えられる。その他、遡上する「両側回遊型」の個体数を増やすという観点に立って、遡上条件が好適な時期を保護するという考えもできるが、その好適条件の解明が不十分なことから、塩水楔の進入の時期等の予測の困難さから、有効な漁期の設定は難しい。以上の様に漁期の設定による漁獲量の抑制については、相反する要因もあり、どういった方策がより有効かを実際の漁業現場での試行錯誤を通して明らかにしていくことが必要と考える。

産卵数の確保には、漁獲量の抑制の他に、人工採卵・ふ化によって再生産の補填を行う方法も考えられる。これまでにシラウオの種苗生産に向けた知見が蓄積され<sup>26,28,44,105,106)</sup>、1988年5月には北海道南東岸の厚岸で、別寒辺牛川の河口でシラウオ親魚を採集、雌雄の腹を押して卵と精液を搾出、湿導法による受精後に、シュロ皮を張ったふ化盆に付着させて河口付近の水中に垂下させるというふ化試験も行なわれている<sup>107)</sup>。この時の雌の完熟個体の比率は58~80%で、垂下した卵のうち9割以上がふ化したものと推定しているが、ふ化率の推定はふ化盆の垂下15日後にシュロ皮に残った卵以外は全てふ化したものとして扱っており、剥離・流失した可能性を考えれば、ふ化率はより低かったと考えられる。実際、同水域でそれ以前の1983年と1984年におこなった予備試験では、乾導法で受精させた後、水槽内での観察を行って、受精率を1.6~19.0%と報告している(釧路東部地区水産技術普及指導所資料)。この受精率の低さは、シラウオが精子の少なさを、独特な産卵行動で補っていることを、採卵・ふ化技術がカバー出来ていないことを示している。いずれにしても、これらの試みは、卵と精子を得るためにシラウオを死亡させ、複数回産卵を中断させていることになる。さらに、シラウオの雌の個体間には成熟周期の同調がみられないことから、採卵用に採集した雌すべてから成熟卵が得られる訳ではなく、効率は低いと考えられる。以上から、シラウオの資源回復のためには、現時点では

人工ふ化放流・種苗生産よりも漁獲量の抑制による再生産の保護、すなわち資源管理のほうが有効と考える。

本研究で得られた知見に基づき、石狩漁業協同組合(現 石狩湾漁業協同組合石狩支所)では1996年から、産卵期に最も産卵が盛んである河口左岸の砂嘴先端からのびる浅瀬を禁漁区とした。これは、効果的な漁獲抑制時期の推定に至らない状況では、時的な漁獲抑制よりも、区域を限った漁獲抑制の方が、資源の回復が期待できるのではないかと判断に基づくものであった。さらに「両側回遊型」の保護によって、産卵親魚量を確保することを企図して、秋季の三日月湖最下流部である真勲別川での地曳網漁業を禁止、三日月湖内の地曳網の袋網の網目合いを拡大させた。しかし、これらの施策にもかかわらず、その後もシラウオ漁獲量は低迷しており、今後、産卵場での時的な漁獲抑制を含めて、管理施策を見直す必要があると考える。

## 要約

石狩川下流域および河口周辺沿岸域にはシラウオが分布し、漁獲対象となっている。しかし、1980年代に30~70 tあった漁獲は1990年代以降急減し、数トンの漁獲となっている。本研究は、シラウオ資源を管理・回復させるための生態的知見を得ることを目的に実施した。

## 第1章 分布と成長

### 1.1 卵の分布(産卵場)

1994年と1995年の5~7月に河口周辺の1.5 m以浅の底質が砂の浅瀬において卵が採集され、同時に左岸の砂嘴先端からのびる浅瀬が産卵場の中心であることが示された。なお、三日月湖内でも真勲別川最奥部で2個の卵が採集されたが、卵の採集数と産卵親魚の漁獲が河口域の方が三日月湖よりも格段に多いことから、主産卵場が河口域に存在することが明らかとなった。また河口域では満月期に多くの卵が採集される傾向がみられた。

### 1.2 未成魚の分布と成長

水系内での未成魚の分布は、本流では河口から約11 km上流まで、三日月湖では中湖盆にまで達していた。本流では6~8月、三日月湖では7~11月にかけて分布がみられ、その採集数は本流よりも三日月湖内で格段に多かった。よって河口でふ化したシラウオは、水系内に入った後、多くは三日月湖に入って、秋まで滞留した後に降海するものと推察された。一方、8月~11月にかけて河口域を中心とした沿岸域で未成魚が採集され、水系内に遡上するものとは別に河口~沿岸域に留まる群れがいることが示された。なお、冬季には水系内~河口~沿岸域でシラ

ウオの分布は確認されず、2月に沖合のトロール調査で2個体のみであるが採集がみられたことから、シラウオは沖合に分散して越冬していると考えられた。

5~6月に体長約5mmでふ化したシラウオは、水系内では急速に成長して11月には40~60mmに達した。一方、河口~沿岸域では、水系内に比べて若干成長速度は遅かった。冬季以降の成長速度はそれまでと比べて遅く、また産卵期の成魚では他の多くの系群同様、雌の方が雄よりも体長は大きかった。

## 第2章 耳石Sr:Ca比からみた資源構造

シラウオの耳石には、淡水環境履歴は $4.72 \times 10^{-3}$ 以下の低いSr:Ca比として、汽水~海水環境履歴はそれよりも高いSr:Ca比として記録されていた。淡水環境を経験した個体を遡上群、経験しない個体を河口~沿岸残留群とすると、1999年級の産卵成魚では遡上群15個体に対して、河口~沿岸残留群は39個体、2000年級ではそれぞれ10個体であった。これにより、両群の比率が年級毎に変化していることが示された。またSr:Ca比プロファイルにおいて、ほとんどの個体で耳石核付近のSr:Ca比が高いことから、主産卵場が河口域であることが再確認され、また越冬個体の全ての耳石縁辺域で高Sr:Ca比を示したことから、冬季に沖合に分布している可能性が示された。なお、遡上群の多くが1回のみでの遡上・降海を行っていたが、2回の遡上降海履歴を持つものも数個体出現した。また、耳石半径と体長との関係式を用いて、遡上時および降海時の体長範囲を逆算したところ、それぞれ6.4mm~39.8mmと13.5mm~79.4mmであった。

## 第3章 遡上機構

### 3.1 シラウオの遊泳速度

遡上回遊を考える上で重要である一定時間持続できる耐久速度として、臨海遊泳速度(CSS)を、回流水槽を使用したスタミナトンネル法によって求めた。シラウオ成魚のCSSの最小値は11.3cm/s、最大値は21.0cm/s、平均値は16.8cm/sであり、本流の一般的な流速である0.5m/s~1.0m/sの流れに逆らって遡上することは困難であることが示された。

### 3.2 本流における遡上

1996年6~8月に、本流表層よりも遙かに多いシラウオが下層の塩水楔内において採集され、その塩水楔内の分布の中心は上流方向に移動していた。このことから遊泳力の弱いシラウオが、塩水楔内では流れがほとんど停滞する、あるいは河口近くでは逆流するといった状況を利用して、本流を遡上していることが示された。また本

流表層での分布は、上流ほど採集が多く、本流の上流に遡上したシラウオが塩水楔の先端付近で上昇流によって表層に出現しているものと考えられた。この表層に出現したシラウオは表層流速(0.5~1.0m/s)と遊泳の耐久速度との関係から考えて、流下するものと推察された。

### 3.3 志美運河における遡上

1995~1997年の遡上期に当たる7月に、三日月湖と本流の河口から約5.5km上流を繋ぐ志美運河内において固定ネットによる24時間以上の連続採集調査を実施した。運河内の水は、干満に従って本流に向かう順流と三日月湖に向かう逆流を繰り返していた。1995年と1996年は、河岸直近で順流時に多くのシラウオが採集され、本流方向への移動が三日月湖方向への移動を上回っていることが示唆された。しかし、1997年の調査では、岸から離れるほど多くのシラウオが採集され、1995年と1996年に行った河岸直近の調査結果からは、全体的な移動方向を推察できないことが示された。また順流から逆流に変化した直後に流速の速い運河中央での採集が多いという結果が得られ、シラウオが順流時に運河の本流側入口付近に滞留し、逆流によって運河に進入する、あるいは、順流時に流速の遅い河岸近くに分布し、逆流時には流速の速い運河中央に分布する、という遡上機構仮説が得られた。

この検証のため仮説を組み込んだボックスモデル・シミュレーションを実施したところ、遡上期でも河岸直近では本流方向への移動が多い。岸から離れるほどシラウオの分布密度が高い。順流から逆流に転じた直後に運河中央付近に多数のシラウオが分布する。といった調査結果の特徴が再現され、仮説の妥当性が証明された。よってシラウオは「選択的潮汐輸送」によって、効率的に三日月湖に移動していることが示された。

## 第4章 再生産

### 4.1 産卵行動

水槽内で観察された行動は、産卵に先立って雄同士が底層で体をぶつけ合って牽制し合う。そこに雌が1尾降下する。降下した雌の周囲に雄が群がって争い、その中でペアが形成される。形成されたペアは雌が先導する上昇、定位した雌の廻りを雄が廻る行動、雌雄が総排泄口付近で密着し激しく震動する行動などを行い、その後解消される。ペア解消後、雄は底層に残った他の雄を攻撃し、雌は視界外に去るか再度降下する。というものであった。

また、観察終了後に水槽の底から受精卵が採集され、シラウオが放卵放精していたことが確認された。ペアの形成と解消が繰り返されることから、シラウオの配偶シ

ステムは「非なわばり型の乱婚」であると考えられた。またシラウオの産卵行動は、雌雄が雄の吸盤状の鱗の吸着力によって総排泄口同士を密着させ、体を震わせながら放卵放精を行うというユニークなものであることが示された。シラウオはこの行動によって高い受精率を得ていると考えられた。また、放卵放精の前後で雌の腹腔内の成熟卵塊に目立った収縮が認められず、ペアを解消した雌が再度降下する例もみられたことから、シラウオが少数ずつ卵を産む、分割放卵を行っていることが示された。

#### 4. 2 産卵様式

1ペアのみの飼育観察において、シラウオの雌が約10日かけて腹腔を成熟卵で満たし、それを数時間に十数回の産卵行動を通して1晩で全て産出するという過程を4回繰り返した。これにより、抱卵数（腹腔内の成熟卵数 = 700 ~ 900個）を越える1,956個の卵の産出が確認された。この繰り返し産卵は、小さな体での多産を可能にする上で、優れた適応と考えられる。

#### 4. 3 産卵期の性比と雌のGSIの変化

産卵期の標本から得られた生物データの解析から、産卵場の性比が、産卵期のはじめには雄に偏り、産卵期を通して変化し、産卵期の終わりには雌に偏るという傾向と、満月・新月の大潮期には雌の比率が高く、半月の小潮期には雄の比率が高いという傾向の2つによって決定されていることが示された。このことから、シラウオの雌が大潮期に産卵場に来遊し、産卵しているものと推察された。また雌のGSIは、産卵期のはじめから増加し、5月下旬にピークを迎えた後に減少するという変化と、大潮期に高く、小潮期に低いという変化の2つの傾向によって決定されていた。またシラウオの卵径組成から、約0.2 mmモードの未熟卵群の一部が分離成熟していくことが示され、その成熟過程がGSIに反映していることが示された。

### 第5章 総合考察

#### 5. 1 回遊

石狩川水系のシラウオには、5~6月に河口域でふ化した後、水系内に遡上し、夏~秋季にかけて三日月湖内を中心に滞留した後、降海して越冬する「両側回遊型」と、水系内に遡上せず夏~秋季を、河口を中心とした沿岸域で過ごす「河口~沿岸残留型」の2つの回遊パターンが同所的に存在することが明らかとなった。「河口~沿岸残留型」は京都府の由良川や福岡県の室見川の系群においてみられる回遊パターンであるが、「両側回遊型」は

本研究で初めて明らかとなった回遊パターンである。この「両側回遊型」は餌料環境が良好で、静穏であるため遊泳によるエネルギー消費も少ない三日月湖を利用できる点でメリットがある。そのメリットの反映として「河口~沿岸残留型」よりも成長が速いものと考えられる。しかし、石狩水系のシラウオが、そのメリットを獲得するために「両側回遊型」という回遊パターンを獲得したのではなく、水系内に遡上する性質と遡上可能な範囲内に滞留できる静穏域（三日月湖）が存在した結果、「両側回遊型」という回遊パターンが形成されたものと考えられる。なお両回遊パターンの分岐については、ふ化時期と、塩水楔の形成、および河川流量などの遡上に関連する条件が、うまく合致した状況下で遡上し、そうでない時には遡上しなかったものと考えられる。またその状況の年変化が両群の比率の年変化になっていると推察される。

#### 5. 2 資源管理に向けて

全国的に、シラウオの漁獲が多いのは小川原湖、霞ヶ浦、網走湖などの湖沼（静穏域）であることから、石狩川水系における三日月湖の存在は重要と考えられる。従って、三日月湖に遡上する「両側回遊型」の保護は資源を回復させる上で必要と考えられる。年級別に秋季の三日月湖内の漁獲量と、翌年春季の河口周辺沿岸域の漁獲量の関係をもて、1993年級を除いて正の相関関係が認められ、「両側回遊型」の群量が多いほど資源全体の年級豊度が高いことを示している。このことも、三日月湖に遡上したシラウオの保護が必要なことを示している。

春季の河口周辺沿岸域と同年秋季の三日月湖内の漁獲量の関係は、1993年を除いてRicker型の再生産関係となっていた。このことはシラウオの資源が基本的に密度依存型の再生産を行っていることを示しており、三日月湖へ遡上するまでの減耗や、遡上条件の年変化が、再生産曲線の偏差となっていると推察された。そして、現時点の資源水準はRicker型の再生産曲線の極大値よりもかなり低い水準にあることから、資源を有効に利用するためには親魚資源量を現在の数倍にする必要があると考えられた。

資源回復には、三日月湖内の漁獲のコントロールに加え、産卵親魚を対象とした春季の漁獲の抑制も必要と考えられる。その方策としては1) 雌の繰り返し産卵をある程度保障するため、漁期前半の漁獲を抑制する。2) 漁期後半に多い雌を優先的に保護するため、漁期後半の漁獲を抑制する。3) 雌の成熟が進み、産卵場に多く来遊する大潮期の漁獲を抑制する。4) 今後、良好な条件についての研究が必要であるが、遡上する個体を増やすため

に、遡上条件がよい時期を保護する。などが考えられるが、漁業との兼ね合いの中で、もっとも有効な方策を試行錯誤の中から見つけだす必要がある。

#### 謝 辞

本論文を作成するにあたり、ご校閲と研究全般にわたりご指導を賜った東北大学大学院農学研究科水圏生物生産科学講座水圏資源生態学研究室前教授の大森迪夫博士に深謝いたします。またご校閲と多くのご教示を賜った東北大学大学院農学研究科応用生命科学専攻環境生命科学講座水圏生態学研究室教授の谷口旭博士、東北大学大学院農学研究科水圏生物生産科学講座水圏植物生態学研究室教授の谷口和也博士に感謝の意を表します。さらに研究全般に対する有益なご助言を賜った東北大学大学院農学研究科水圏生物生産科学講座水圏資源生態学研究室助教授の佐々木浩一博士および伊藤絹子博士に感謝申し上げます。また耳石微量元素分析に関する懇切なご指導を賜った独立行政法人水産総合研究センター中央水産研究所浅海増殖部の片山知史博士に感謝申し上げます。また飼育方法をはじめシラウオの生態全般について多くのご助言を賜った東京大学海洋研究所の猿渡敏郎博士に感謝申し上げます。またシミュレーションモデルに関してご指導下された北海道大学大学院水産科学研究科助教授の磯田豊博士および水産工学研究所の桑原久実博士に感謝申し上げます。また研究・調査にご協力頂いた福井県立大学生物資源学部海洋生物資源学科水産資源生物学研究室助教授の富永修博士に感謝申し上げます。

調査の遂行に多大な貢献を頂いた石狩漁業協同組合(現 石狩湾漁業協同組合)の藤井重行氏、岩城義夫氏、静間勝彦氏、前田薫徳氏、鈴木隆夫氏、堀内智睦氏、仙石昭彦氏、新明正英氏、石狩市役所の加藤比斗志氏、高松幸二氏、叶野国男氏、石井悟氏、三上雅光氏、北海道水産技術普及指導所の渡辺雄二氏、荒川克彦氏、今井久益氏、菊地肇氏、山本聡氏、青山龍太氏、富安俊氏をはじめとする職員諸氏に感謝申し上げます。さらに石狩地区で漁業者に対するコンサルティングを目的として設立された「前浜資源を考える会」の故永井雄幸氏に感謝申し上げます。最後に調査・研究を進めるにあたって、多大なご協力を賜った藤岡崇科長をはじめ同僚諸氏に心より感謝申し上げます。

#### 文 献

- 1) 落合明, 田中克: “37. 2 シラウオ”. 新版魚類学(下). 東京, 恒星社厚生閣, 1986, 475-477.
- 2) 太田繁: 中海, 宍道湖産白魚の第二次性徴並びに魚群系統. 水産研究誌. 41, 17-15 (1951)
- 3) Saruwatari, T.: Studies on the reproductive biology of Japanese Salangid fishes. Unpubl. Ph. D. Thesis, Tokyo Univ, 1988, 221pp.
- 4) 千田哲資: 岡山県高梁川におけるシラウオの産卵場. 魚雑. 20(1), 25-28 (1973)
- 5) Roberts, T.R.: Skeletal anatomy and classification of the neotenic Asian Salmoniform superfamily Salangoidea (icefishes or noodle fishes). *Proc. Cal. Acad. Sci.* 43, 179-220 (1984)
- 6) Wakiya, Y. and Takahashi, N.: Study on fishes of the family Salangidae. *J. Coll. Agr. Tokyo Imp. Univ.* 14 (4), 265-304 (1937)
- 7) 田北徹: アリアケヒメシラウオの生態, 生活史 (Studies on the Life History of *Neosalanx regainus* WAKIYA and TAKAHASHI). 長崎大学水産学部研究報告. 21, 159-170 (1966)
- 8) Senta, T., Kinoshita, I. and Kitamura, T.: Larval Ishikawa Icefish, *Salangichthys Ishikawai* from Surf Zones of Central Honshu, Japan. *Bulletin of Faculty of Fisheries, Nagasaki University* 59, 29-34 (1986)
- 9) 堀義彦: イシカワシラウオ *Salangichthys ishikawai* WAKIYA et TAKAHASHI の生活史について 成長・二次性徴・卵巣・抱卵数について. 昭和43年度茨城水試試報. 41-46 (1969)
- 10) 堀義彦: イシカワシラウオ *Salangichthys ishikawai* WAKIYA et TAKAHASHI の生活史について 漁獲量・漁場について. 昭和45年度茨城水試試報. 26-31 (1971).
- 11) 川端淳, 久保田清吾, 石戸芳男, 藤田敏彦, 北川大二, 飯塚景記: 青森県太平洋沿岸におけるイシカワシラウオ *Salangichthys ishikawae* の生物特性と資源量. 東北水研研報. 56, 105-114 (1994)
- 12) 隼野寛史: 網走湖産シラウオの生活史研究の現状. 魚と水. 38, 75-83 (2002)
- 13) Arai, T., Hayano, H., Asami, H. and Miyazaki, N.: Coexistence of anadromous and lacustrine life histories of shirauo, *salangichthys microdon*. *Fish. Oceanogr.* 12(2), 134-139 (2003)
- 14) 三浦雅大: 小川原湖におけるシラウオの資源生態学的研究. 東北大学修士論文, 1992, 38pp.

- 15) 三浦五郎, 山口正男, 松本秀三, 片岡太刀三, 中村嘉和: 八郎瀧のワカサギとシラウオの産卵と稚魚分布調査. 昭和28年度 秋田県水産試験場事業報告. 71-82 (1954)
- 16) 河合盾丸: 松江の白魚. 水産研究誌. 9(1), 5-12 (1914)
- 17) 平川英人: 松川浦におけるシラウオについて. 福島水試研報. 7, 147-151 (1991)
- 18) Saruwatari, T. and Okiyama, M.: Life History of Shirauo *Salangichthys microdon*; Salangidae in Brackish Lake, Lake Hinuma. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 58(2), 235-248 (1992)
- 19) 北原多作: 霞ヶ浦の動物に就いて (承前). 動物学雑誌. 7, 12-24 (1895)
- 20) 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. 茨城県水試報. 11, 23-33 (1973)
- 21) 山口幹人: シラウオ資源調査. 平成7年度北海道立中央水産試験場事業報告書. 290-302 (1997)
- 22) 山口幹人, 藤岡崇, 渡辺安廣: シラウオ資源調査. 平成8年度北海道立中央水産試験場事業報告書. 315-324 (1998)
- 23) 遊佐多津雄: 函館湾産シラウオの発生. 日本水産学会東北支部会報. 15, 38-48 (1963)
- 24) 桑村勝士: 由良川河口に出現するシラウオ (*Salangichthys microdon*) の生活史. 京都大学農学部修士論文, 1993, 19pp.
- 25) 小谷正幸: シラウオの生態学的研究 - 室見川河口域におけるシラウオ *Salangichthys microdon* の出現と成長. 九州大学農学部修士論文, 1988, 20pp.
- 26) 榎本義正: シラウオの人工ふ化飼育予備実験. 水産増殖. 1(4), 211-217 (1963)
- 27) 岡田弥一郎, 森浩一郎: 産卵期におけるシラウオ (*Salangichthys microdon* BLEEKER) の生態学的研究. 魚類学雑誌. 5, 99-106 (1957)
- 28) 丹下勝義, 竹田文弥: シラウオのふ化飼育実験 - 長期飼育の経過について. 兵庫県立水産試験場報告. 10, 47-49 (1971)
- 29) 千田哲資: 岡山県高梁川における産卵期のシラウオ. 魚雑. 2(1), 29-35 (1973)
- 30) 堀田秀之, 田村正: シラウオ (*Salangichthys microdon* BLEEKER) の生態について. 北大水産研究彙報. 3(1), 41-46 (1954)
- 31) 苫米地洋文, 茄子川郁夫, 渡辺智視, 土門和子: “石狩沿岸海域の環境条件 1. 春季における沿岸水の動向について”. 1978年度 農林水産技術会議別枠研究 遡河性さけ・ますの大量培養技術の開発に関する総合研究「河川型研究グループ」レポート, 1979, 81-92.
- 32) 苫米地洋文, 茄子川郁夫, 渡辺智視, 土門和子, 鹿又一良: “石狩沿岸海域の環境条件 春季における沿岸水の動向について (2)”. 1979年度 農林水産技術会議別枠研究 遡河性さけ・ますの大量培養技術の開発に関する総合研究「河川型研究グループ」レポート, 1980, 71-85.
- 33) 八鍬功: “4. 石狩川の河口変動と塩水楔”. 日本全国沿岸海洋誌 (日本海洋学会沿岸海洋研究部会編), 東京, 東海大学出版会, 1985, 68-77.
- 34) 黒荻尚, 長内稔: 石狩川古川の陸水学的研究. 孵化場研究報告. 18, 123-146 (1963)
- 35) 八鍬功: 石狩川河口における塩分の拡散. 沿岸海洋研究ノート. 1(1), 35-40 (1972)
- 36) 杉本隆成: “18章 日本全国の河川について 河川からの流出”. 続日本全国沿岸海洋誌 (日本海洋学会沿岸海洋研究部会編), 東京, 東海大学出版会, 1990, 379-384.
- 37) 北海道立水産孵化場調査研究部水質科, 増殖部鮭鱒科: “石狩川下流域の水質について”. 1977年度 農林水産技術会議別枠研究 遡河性さけ・ますの大量培養技術の開発に関する総合研究「河川型研究グループ」レポート, 1978, 69-80.
- 38) 北海道立水産孵化場調査研究部水質科, 増殖部鮭鱒科: “石狩川下流域の水質について”. 1978年度 農林水産技術会議別枠研究 遡河性さけ・ますの大量培養技術の開発に関する総合研究「河川型研究グループ」レポート, 1979, 93-98.
- 39) 山口幹人, 渡辺安廣, 藤岡崇: シラウオ資源調査. 平成6年度北海道立中央水産試験場事業報告書. 283-302 (1995)
- 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. 北海道大学博士論文, 1998, 330pp.
- 41) 茨城県水産試験場: 白魚 (*Salangichthys microdon* Bleeker). 茨城県霞ヶ浦北浦漁業基本調査. 1, 73-101 (1912)
- 42) 千田哲資: 北原多作と赤須賀の老漁夫 シラウオの産卵研究の歴史. 海洋と生物80. 14(3): 205-207 (1992)
- 43) 福田敏光, 渡辺安廣: 平成元年~3年度シラウオ資源調査報告書 (試験研究プラザ関連事業: 総括編), 北海道立中央水産試験場, 1991, 26pp.
- 44) 丹下勝義, 竹田文弥: シラウオのふ化飼育試験 - 塩分とふ化との関係. 昭和43年度兵庫県水試報告. 128-129 (1968)

- 45) 山口幹人：石狩川水系のシラウオ産卵場を発見．北水試だより．27, 40-42 (1994)
- 46) Radtke, R.L. and Shafer, D.J.: Environmental sensitivity of fish otolith microchemistry. *Aust. J. Freshwater Res.* 43, 935-951 (1992)
- 47) Secor, D.H. and Rooker, J.R.: Is otolith strontium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes? *Fish. Res.* 46, 359-371 (2000)
- 48) Casselman, J.M.: Chemical analysis of the optically different zones in eel otoliths. Proceedings of the 1980 North American Eel Conference. *Ontario Fish. Techn. Rep.* 4, 74-82 (1982)
- 49) Radtke, R.L., Kinzie, R.A. III and Folsom, S.D.: Age at recruitment of Hawaiian freshwater gobies. *Environ. Biol. Fish.* 23, 205-213 (1988)
- 50) Radtke, R.L., Svenning, M., Malone, D., Klements, A., Ruzicka, J. and Fey, D.: Migrations in an extreme northern population of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*: insights from otolith microchemistry. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 136, 13-23 (1996)
- 51) Kalish, J.M.: Use of otolith microchemistry to distinguish the progeny of sympatric anadromous and non-anadromous salmonids. *Fish. Bull. (Seattle)* 88, 657-666 (1990)
- 52) Secor, D.H.: Application of otolith microchemistry analysis to investigate anadromy in Chesapeake Bay striped bass *Morone saxatilis*. *Fish. Bull. (Seattle)* 90, 798-806 (1992)
- 53) Rieman, B.E., Myers, D.L. and Nielsen, R.L.: Use of otolith microchemistry to discriminate *Oncorhynchus nerka* of resident and anadromous origin. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51, 68-77 (1994)
- 54) Katayama, S., Omori, M. and Radtke, R.L.: Analyses of growth processes of pond smelt, *Hypomesus nipponensis*, population in Lake Ogawara, Japan, through the use of daily otolith increments. *Environ. Biol. Fish.* 52, 313-319 (1998)
- 55) Katayama, S., Radtke, R.L., Omori, M. and Shafer, D.: Coexistence of anadromous and resident alternative life history styles of pond smelt, *Hypomesus nipponensis*, in Lake Ogawara, as determined by analyses of otolith structure and strontium: calcium ratios. *Environ. Biol. Fish.* 58, 195-201 (2000)
- 56) Katayama, S.: Spawning grounds and reproductive traits of anadromous and resident pond smelt, *Hypomesus nipponensis*, in Lake Ogawara, Japan. *Fish. Sci.* 67, 401-407 (2001)
- 57) Katayama, S., Kijima, A., Omori, M. and Okata, A.: Genetic differentiation among and within local regions in the pond smelt, *Hypomesus nipponensis*. *Tohoku J. Agr. Res.* 52, 61-77 (2001)
- 58) Pontual, H. and Geffen, A. J.: "Otolith microchemistry". In: Panfili J, Pontual H, Troadec H, Wright PJ (eds). *Manual of Fish Sclerochronology*. Brest, France. Ifremer-IRD co-edition, 2002, 245-307.
- 59) 相澤康, 滝口直之: MS-Excelを用いたサイズ度数分布から年齢組成を推定する方法の検討. 水産海洋研究. 6(4), 205-214 (1999)
- 60) Hagen, D.W.: Isolating mechanisms in threespine sticklebacks (*Gasterosteus*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* 24, 1637-1692 (1967)
- 61) 久保達郎: サクラマス幼魚の相分化と変態の様相. 北海道さけ・ますふ化場研究報告. 28, 9-26 (1974)
- 62) Dalley, E.L., Andrews, C.W. and Green, J.M.: Precocious male Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) in Insular Newfoundland. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40, 647-652 (1983)
- 63) Strand, R. and Heggberget, T.G.: Growth and sex distribution in an anadromous population of Arctic char in Northern Norway. *Trans. Am. Fish. Soc.* 123, 377-384 (1994)
- 64) Hutchings, J.A. and Morris, D.W.: The influence of phylogeny, size and behavior on patterns of covariation in salmonid life histories. *Oikos* 45, 118-124 (1985)
- 65) 遊佐多津雄, 頼茂, 長峰良典: 青森県高瀬川におけるシラウオ *Salangichthys microdon* BLEEKER の生態に関する調査報告. 社団法人日本水産資源保護協会, 1980, 14pp.
- 66) 塚本勝巳, 梶原武: 魚類の遊泳速度と遊泳能力. 水産土木. 1(1), 31-36 (1973)
- 67) 中村幸雄, 渡辺幸彦, 土田修二: 新しい遊泳能力測定装置による海産魚類の遊泳能力の評価. 海洋生物環境研究所研究報告, 1991, No. 91203, 33pp.
- 68) Brett, J.R.: The Respiratory Metabolism and Swimming Performance of Young Sockeye Salmon. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 2(5), 1183-1226 (1964)
- 69) 井上実: "4. 遊泳行動". 魚の行動と漁法. 東京, 恒星社厚生閣, 1978, 148-174.

- 70) 吉田静男：“石狩川の河口流出流”.日本全国沿岸海洋誌(日本海洋学会沿岸海洋研究部会編).東京,東海大学出版会,1985,72-74.
- 71) John, W.D. Jr., Charles AS, W Michael K, Alejandro YA.: Estuarine ecology. A Wiley-Interscience Publication, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore, 1989
- 72) 伊藤喜代志, 杉本隆成: 河口域における懸濁粒子の分布・輸送過程. 沿岸海洋研究ノート. 22(2), 128-135 (1985)
- 73) Creutzberg, F.: Use of Tidal Streams by Migrating Eelers (*Anguilla vulgaris* Turt.). *Nature*. 181, 857-858 (1958)
- 74) Creutzberg, F.: Discrimination Between Ebb and Flood Tide in Migration Eelers (*Anguilla vulgaris* Turt.) by Mean of Olfactory Perception. *Nature*. 184, 1961-1962 (1959)
- 75) 清野精次, 坂野安正, 浜中雄一: 若狭湾西部海域におけるヒラメ資源の研究 - 浮遊期ヒラメ仔魚の輸送機構. 昭和50年度京都府水産試験場報告. 16-26 (1977)
- 76) Weinstein, M.P., Weiss, S.L., Hodson, R.G. and Gerry, L.R.: Retention of three taxa of postlarval fishes in an intensively flushed tidal estuary, Cape Fear River, North Carolina. *Fish. Bull.* 78, 419-436 (1980)
- 77) 高橋清孝, 星合愿一, 阿部洋士: 石巻湾および万石浦におけるマコガレイ浮遊期仔魚の分布と移動. 水産増殖. 34, 1-8 (1986)
- 78) Yamashita, Y., Tsuruta, Y. and Yamada, H.: Transport and settlement mechanisms of larval stone flounder, *Kareius bicoloratus*, into nursery grounds. *Fish. Oceanogr.* 5, 194-204 (1996)
- 79) Guido, P.P., Katayama, S. and Omori, M.: Timing of parturition, planktonic duration, and settlement patterns of the black rockfish, *Sebastes inermis*. *Environmental Biology of Fishes* 68, 229-239 (2003)
- 80) 富永章宏, 江崎一博: 長方形断面開水路流の三次元乱流構造に関する実験的研究. 土木学会論文集. 357, 81-88 (1985)
- 81) 山口幹人, 高谷義幸: シラウオの遊泳速度(短報). 北海道立水産試験場研究報告. 57, 31-32 (2000)
- 82) 山口幹人, 渡辺安廣: シラウオ資源調査. 平成5年度北海道立中央水産試験場事業報告書. 252-263 (1994)
- 83) Yamaguchi, M., Katayama, S. and Omori, M.: Migration pattern of shirauo, *Salangichthys microdon* Bleeker, in the Ishikari River system and adjacent nearshore sea area, Japan, as estimated by otolith microchemistry analysis. *Fisheries Science*. 70(4), 546-552 (2004)
- 84) 山口幹人, 藤岡崇: 石狩川本流と三日月湖を繋ぐ水路内におけるシラウオ稚魚の移動. 水産海洋研究. 68(2), 87-92 (2004)
- 85) 田中克, 曾朝曙: “9. 幼生の接岸と着底の機構”. 砂浜海岸における仔稚魚の生物学(千田, 木下編). 東京, 恒星社厚生閣, 1998, 100-112.
- 86) 猿渡敏郎: “シラウオ - 汽水域のしたたかな放浪者”. 海と川を回遊する淡水魚(後藤晃, 塚本勝巳, 前川光司編). 東京, 東海大学出版会, 1994, 74-85.
- 87) 岡田のぞみ, 浅見大樹, 山口幹人: 石狩川水系および河口周辺におけるシラウオ仔稚魚の分布と摂餌. 2003年度日本水産学会大会講演要旨集. 78 (2003)
- 88) 山口幹人: シラウオ雄の鱗について. 北水試だより. 46, 7-10 (1999)
- 89) 山口幹人: シラウオの飼い方. 北水試だより. 35, 7-14 (1996)
- 90) Gross, M.R.: Sneakers, satellites and parentals: polymorphic mating strategies in North American sunfishes. *Z Tierpsychologie*. 60, 1-26 (1982)
- 91) Gross, M.R.: “Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes”. In: Wootton RJ, Potts G (eds) *Fish Reproduction*, London, Academic Press, 1984, 35-75.
- 92) Maekawa, K.: Sneaking behaviour of mature male parrs of Miyabe charr, *Salvelinus malma miyabei*, during spawning. *Japan J. Ichthyol.* 30, 227-234 (1983)
- 93) Maekawa, K. and Hino, T.: Spawning behaviour of dolly varden in southeastern Alaska, with special reference to the mature male parr. *Japan J. Ichthyol.* 32, 454-458 (1986)
- 94) 山口幹人, 藤岡崇: 水槽内で観察されたシラウオの複数回産卵. 北海道立水産試験場研究報告. 54, 9-13 (1999)
- 95) 井口恵一朗: “アユの生活史戦略と繁殖”. 魚類の繁殖戦略1(桑村哲生, 中嶋康裕編), 東京, 海游舎, 1996, 42-77.
- 96) 高野和則: “魚類の成熟, 発生, 成長とその制御 1. 卵巣の構造と配偶子形成”. 水族繁殖学(隆島史夫, 羽生功編), 東京, 緑書房, 1989, 3-34.
- 97) 桑村哲生: “魚類の繁殖戦略入門”. 魚類の繁殖戦略

- 1 (桑村哲生, 中嶋康裕編), 東京, 海遊舎, 1996, 1-14.
- 98) 松原喜代松 落合明: “第24節シラウオ *Salangichthys microdon* (BLEEKER)”. 魚類学(下), 東京, 恒星社厚生閣, 1965, 516-518.
- 99) 川崎健: 浮魚資源. 東京, 恒星社厚生閣, 1982, 327pp.
- 100) 山口幹人, 藤岡崇: シラウオ稚魚の石狩川本流から三日月湖への移動機構解明のためのボックスモデル・シミュレーション. 水産海洋研究. 68(1), 1-8 (2004)
- 101) Beverton, R.J.H. and Holt, S.J.: *Fish. Invest. Ser. 2*, 19, 1-533 (1957)
- 102) Ricker, W.E.: *J. Fish. Res. Bd. Can.* 11, 559-623 (1954)
- 103) 星野昇: 繁殖価による評価を併用した資源管理モデル. 月刊海洋号外. 17, 114-118 (1999)
- 104) 山口幹人, 藤岡崇, 猿渡敏郎, 大森迪夫: 水槽内で観察されたシラウオの産卵行動. 日本水産学会誌. 70(5), 699-705 (2004)
- 105) 丹下勝義, 伊丹宏三: シラウオのふ化飼育実験. 水産増殖. 14(1), 23-30 (1966)
- 106) 丹下勝義: シラウオのふ化飼育実験 - 水温とふ化との関係について. 水産増殖. 10(2) 81-86 (1968)
- 107) 厚岸漁業協同組合白魚張待網漁業班, 厚岸漁業協同組合漁業振興課, 釧路東部地区水産技術普及指導所: シラウオ採卵孵化試験結果報告書. 1988, 7pp.