



# HOKKAIDO UNIVERSITY

|                     |                                                                                   |
|---------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|
| Title               | サケ <i>Oncorhynchus keta</i> (WALBAUM) の初期生活に関する生態学的研究                             |
| Author(s)           | 帰山, 雅秀                                                                            |
| Degree Grantor      | 北海道大学                                                                             |
| Degree Name         | 博士(水産学)                                                                           |
| Dissertation Number | 乙第2892号                                                                           |
| Issue Date          | 1985-09-30                                                                        |
| Doc URL             | <a href="https://hdl.handle.net/2115/32719">https://hdl.handle.net/2115/32719</a> |
| Type                | doctoral thesis                                                                   |
| File Information    | 2892.pdf                                                                          |



# 学位論文内容の要旨

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |       |    |       |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------|----|-------|
| 学位の種類                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               | 水産学博士 | 氏名 | 帰山 雅秀 |
| 学位論文題名                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                              |       |    |       |
| サケ <i>Oncorhynchus keta</i> (WALBAUM) の初期生活に関する生態学的研究                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                               |       |    |       |
| <p>最近、わが国へ回帰するサケ <i>Oncorhynchus keta</i> (WALBAUM) の資源量は人工ふ化放流事業の給餌飼育技術による回帰率の向上と放流数の増加に伴い著しい増大を示している。しかし、個体群の減耗機構に関連するとみなされるサケの初期生活様式は発育段階の区別が明確化されておらず、系統的な知見の集積に乏しいのが現状であり、特に降海後の沿岸滞留や沖合移動生態に関しては断片的な知見にとどまっておき、未だ不明な点が多く残されている。</p> <p>本研究では、サケのふ化から沖合移動までの初期生活において、発育過程の形態変化、消化管、骨格と鱗の形成などから発育段階を規定し、それに基づいて各発育期の生活内容を生息場の環境、成長、分布、移動および摂餌という具体的な事象として把握し、その生活様式の解明を図ることを目的とした。</p> <p>魚類の発育段階は系統発生と個体発生の</p> |       |    |       |

反復の中での生息域の環境への適応過程への表われであり、発育過程での形態の段階的な変化は各発育期の区分指標となる。オ1段階はふ化から浮上までの期間で形態変化と機能分化の著しい時期である。卵黄をエネルギー源として、各体部分長比の変化や膜鱗の退行が著しく、基本的な消化管の形成がなされる。骨格は軟骨のみからなる。オ2段階は浮上から化骨開始までの期間で外部栄養依存移行期にあたる。尾鱗の流入形完了、膜鱗の痕跡化、鱗条数の定数化など、基本的な遊泳機能を備える。parr markが体表に顕在化する。消化管では幽門垂数の増加と消化管長の伸長が著しい。骨格では軟骨形成が完了する他、その末期には摂餌に関連する顎骨や舌弓、体支持機能としての椎帯や肩帯、遊泳に関する尾骨が化骨を開始し、鱗形成も始まる。オ3段階は化骨開始から尾骨形成完了までの期間で摂餌、遊泳、体支持構造の各機能が著しく強化される発育期である。骨格は担鰭骨と鱗のみが軟骨として残り、他の硬骨はアリザリン・レッドに染色する。特に、尾骨は強固な櫛状構造を示す。parr markが消失し、体表にグアニンの沈着が顕著となる。消化管の形成は完了し、各体部分長比はほぼ一定となり、鰓耙数も定数に達する。オ4段階は担鰭骨と

鰭が化骨するまでの期間で、骨格形成が完了し、鰭分節数の定数化、顕著な smolt 化を示す期間に該当する。この時期までにサケは遊泳制御機能を活性化し、強固な体支持構造を呈するようになる。このような体制の変化は、それぞれ、体長（尾叉長）38, 50, 80 および 120 mm に境を有し、上述の自由生活以後の各発育段階は仔魚期、稚魚期、前期および後期幼魚期として位置づけられる。

仔魚期のサケは恒温（8～10℃）で、伏流水の浸透する砂礫質の産卵床を生息場とする。仔魚と環境との主導的な関係は呼吸と捕食者からの防御であり、食物との相互関係は意義をもたない。仔魚期では卵黄のエネルギー源を効率よく諸器官の造成に転換し、活動代謝を抑制して浮上後の蓄積エネルギー源として残存すること、外部栄養依存期へ移行するその後の稚魚期の生残にとってきめめ重要である。

遊泳力、摂餌機能や体支持構造の未だ不十分な稚魚期においてサケは融雪増水の河川を生息空間とする場合が多い。融雪期前に浮上する個体群密度の著しく低い少数の先住個体は産卵場付近の恒常的な環境下で比較的長期間滞留して前期幼魚期に降海移動する。融雪期に浮上す

る高密度群は浮上後直ちに降海移動する。その場合の移動は個体群の中でも大型で瞬間成長係数の高い個体ほど先行して行なわれる。

稚魚は河川において流下動物の優占種であるユスリカ類を卓越的に摂餌する。稚魚の胃内容物組成と流下動物組成とは高い類似性がみられ、稚魚は特定の餌動物に摂餌選択性を示さず、流下頻度の高い餌動物を摂食することが木元（1976）の重複度指数と Ivlev（1965）の摂餌選択性指数から知られた。

稚魚にとっての降海移動とは本質的には河川で充足されない餌の確保とそれをもたらす環境への適応過程であり、その生理・生態的機構は明らかでないが、現象的には水温の一時的低下、濁りや流速の増加をもたらす融雪増水が引き金あるいは促進要因となっておりとみなされる。サケは降海後沿岸域を生息空間とする。この幼魚期の生息域である春期の三陸沿岸は海況、水温変動および動物プランクトン出現種から親潮系水の影響を受けている時期である。このような条件下のなかで前期幼魚期を低塩分で波浪の影響の少ない河口やその周辺の海域で経過し、後期幼魚期までには沿海域のうち高塩分を外洋の影響を受ける湾口部まで分布域

を拡大する。この間幼魚は沿岸域において、生息空間の拡大に伴って胃内容物を陸水起源から海起源の餌動物へと変える。このような食性の変化に伴い、その摂餌方法も河川生活の稚魚期と異なり、活発な運動性を示したり、パッチ状に分布する比較的大型の餌動物を選択的に探索して摂餌するように変化することが摂餌行動実験や胃内容物と動物プランクトンとの類似性および摂餌選択性指数から知り得た。

早期(2~3月)に降海した個体は長期間(80日)沿岸域に滞泳し、親潮系水の沿岸近接期(4~5月)に若魚期への移行段階(体長120 mm)で沖合移動する。遅い時期(4~5月)に降海した個体は短い沿岸生活(40日)の後、親潮系水の沿岸離脱後(6月以降)に後期幼魚期(体長70~80 mm)で沖合へ移動する。この沖合移動も河川の降海移動と同様に個体群の中でも大型で成長力の優れた個体から先行して行なわれる。前者は親潮指標種の *Parathemisto japonica* やイカナゴ稚仔魚などの大型餌動物を選択的に摂餌し、高い摂餌率を示すのに対し、後者は摂餌率が低く、空胃個体が多く、胃内容物も陸上昆虫や沿岸性小型動物プランクトンに限られている。このように後期幼魚期にみられる

沖合移動は索餌回遊にみられるように食物の探索が主因となる能動的移動と餌不足あるいは高水温などの不適環境からの逃避に基づく受動的移動に分けられる。

初期生活におけるサケの生活様式は、i) 浮上後、河川に比較的長期間滞留して前期幼魚期で降海する河川型、ii) 浮上後直ちに降海し、親潮近接期の沿岸域に長期間滞泳して後期幼魚期から若魚期の移行期に沖合へ移動する索餌回遊型、iii) 浮上後直ちに降海し、親潮系水が後退した後比較的短い沿岸生活で後期幼魚期へ移行直後に沖合へ移動する逃避移動型の3型に分けられる。

サケ *Oncorhynchus keta* (WALBAUM) の初期生活  
に関する生態学的研究

帰山 雅秀

## 目 次

|                    |     |
|--------------------|-----|
| I. 緒言              | 2   |
| II. 発育段階の形態的特長     | 5   |
| 1. 発育に伴う形態の変化      | 7   |
| 2. 骨格の形成           | 18  |
| 3. 鱗の形成            | 28  |
| 4. 各発育期の規定         | 34  |
| III. 仔魚期の生活様式      | 36  |
| 1. 生息場の水温          | 38  |
| 2. 卵黄の消費と成長        | 40  |
| IV. 稚魚期の生活様式       | 43  |
| 1. 生活領域としての河川環境    | 43  |
| 2. 河川における成長と分布     | 50  |
| 3. 摂餌              | 60  |
| V. 幼魚期の生活様式        | 68  |
| 1. 生息場としての沿岸域の環境特性 | 68  |
| 2. 成長と分布・移動        | 75  |
| 3. 摂餌              | 85  |
| VI. 考察             | 102 |
| VII. 要約            | 108 |
| 引用文献               | 111 |

## I. 緒 言

北太平洋に分布するサケ属は、淡水で生れ、海洋を回遊しながら成長し、産卵のために母川へ回帰してその一生を終わるという、溯河魚の中でも特徴的な生活史を有する魚種である。サケ属6種のうち、社会経済的に重視されているサケ *Oncorhynchus keta* (WALBAUM) は、近年わが国への回帰量が著しく増加し、北日本の沿岸漁業における資源培養型魚種として大きな期待が寄せられている。このサケ回帰量の増大は、人工増殖事業において大型な種苗を天然生産魚の降海時期に放流することを目的とした給餌飼育技術の導入による回帰率の向上に起因するところが大きい (Kobayashi, 1980) と判断されている。

一般に、魚類個体群の大きさは初期発育期の二次添加量によってきまり (Hjort, 1926)、初期減耗要因の多くは適切な初期餌料の不足あるいは摂食行動に対する適応の不成功に由来する飢餓であり (Hjort, 1926; 岩井, 1972)、個体発育の進展にともなう新しい機能の急速な進行が餌条件や無機自然環境に適応し得ない場合に生じがちであると考えられている (田中, 1975)。したがって、サケは内部栄養から外部栄養へエネルギー源を転換する浮上期生活域を河川から海水へ、そして沿岸域から沖合域へ移動する時期に著しい減耗を伴う可能性が大きいと予想される。最近のサケ属魚類の人工ふ化事業では大型個体ほど有利な捕食条件を早期に獲得するという考えから、死亡率は魚体の大きさとの関数であるという仮定 (Walters et al., 1978; Thorpe, 1980; Koski, 1981; Healey, 1982) にもとづいて、大型個体の放流が大きな生残りを保証するとみなす傾向が強い。しかし、放流時の大きさがある一定以上であれば回帰率に差が認められないという放流実験結果から、放流時の大きさは回帰率向上に対する1

つの限定条件にすぎず、大型個体の放流は必ずしも高い生残率をもたらすとは限らないとしている例もあり(岩手水試, 1980)、あらためて初期生活期における生態学的知見、特に、生活様式に関する検討の必要性に迫られていると言えよう。

これまで、サケの初期生活に関する生態学的な研究は、発育に伴う形態変化についての卵黄吸収に伴う諸形質の変化と生態との関係(白石・内田, 1957)、浮上期を境とするサケの体長と体部分長との相対成長関係の変化(菅野・浜井, 1969; 帰山, 1980)、サケの発育に伴う形態の変化が遊泳・摂餌行動の増大とよく対応することの指摘(帰山・文谷, 1982)などがあげられる。また、河川におけるサケの降海については比較的古くから数多くの研究が行われており、産卵床より脱出して浮上した直後から群を形成し(Hoar, 1954)、浮上直後から降下行動へ転じて、ある一定の流速域を夜間に活発に移動し(Neave, 1955; 小林, 1964; 真山ら, 1982)、その間の摂餌には顕著な餌料選択性を示さない(小林・石川, 1964; 帰山・佐藤, 1979)ことなどが指摘されている。降海後の沿岸生活期に関しては、河口とその周辺水域に一時滞留し(真山ら, 1983; Levy and Northcote, 1982)、ヨコエビ類やハルバクチヌス類などの表在性底生動物を著しく摂食することが指摘され(Mason, 1974; Sibert, 1979)、河川生活期と若干異なる摂餌行動をとることが断片的に知られているにすぎない。さらに、サケが沿岸域から沖合域へ移動する大きさや時期などを支配する沖合移動要因については餌料の欠乏(Healey, 1980)や沿岸域で得られない大型餌料の必要性(Cooney et al., 1978)および水温などの環境条件(関, 1978; 小山・上田, 1981)など種々の見解が示されているが、統一した生態

的論拠を示すまでに至っていないようである。このように、個体群の減耗機構に強く関連しているとみなされている初期生活の様式については、サケの発育段階区分が同属のベニサケやサクラマスに比べて明確化されていないことで象徴されるように、系統的な知見の集積に乏しいのが現状であり、また降海後の沿岸滞留期間やその後の沖合移動期間および海洋生活期間における生態に関しても断片的な知見があるにすぎず、サケの生活史については未だ不明な点が多く残されている。

サケの初期減耗を明らかにし、効率的な増殖技術を展開するためには、サケのふ化から沖合移動までの発育初期における生活様式を解明し、その中に技術を位置づけることではじめて技術の進展や方向性を正しく検討し得ることになろう。著者は、このような立場から、サケのふ化から沖合移動までの初期生活過程における生活様式を発育段階に応じて研究してきた。研究の成果は効率的な増殖技術の展開という目標を達成するためには必ずしも十分であるとはいえないが、これまで不明な点の多かったサケの発育初期の生活様式の大要を明らかにしうる段階に達したので、ここに得られた知見を総括してみた。

この報告では、まず、発育過程における形態変化、骨格および鱗の形成を指標として発育段階を規定し、ついで、これに基づいて、各発育期における生活内容を生息場の環境、そのなかでの摂餌、成長、分布と移動という諸点から具体的な様式として把握した。最後に、これまでに明らかにした生活様式に関する知見に基づいて、今後のサケふ化放流技術について若干の検討を加えた。

本研究のとりまとめにあたり、終始ご懇切なご指導と綿密なご校閲の労を賜った北海道大学水産学部富士昭教授に深甚の謝意を表するとともに、有益なご助言とご校

閱の労を賜った北海道大学水産学部浜田啓吉教授、三島清吉教授および久新建一郎教授に心から感謝申し上げる。また、増殖研究の立場から終始貴重なご指導を賜った北海道さけ・ますふ化場小林哲夫博士ならびに骨格形成についてご教示を頂いた北海道大学水産学部仲谷一宏助教授に深く感謝の意を表する。

## Ⅱ. 発育段階の形態的特長

サケ科魚類のうち、Salmo 属、Salvelinus 属についての発育過程は比較的よく整理されている（久保・吉原, 1957; Balon, 1980）のに対して、Oncorhynchus 属では淡水生活期間の長いベニザケやサクラマス（久保, 1980）に関して総括的に報告されているにすぎず、淡水生活期間が著しく短く、浮上後間もなく降海するサケとカラフトマスについては発育過程を明確にし、その生活様式を検討するまでに至ってはいない。サケの初期生活期間は、発育に伴い、エネルギー源の獲得手段を内部栄養から外部栄養へ転換し、parr から smolt への形態変化を伴いつつ、生活域を砂礫内の産卵床から河川、汽水域および沿岸域へと拡大する。このように、サケは形態的、生理的および生態的に著しく変化し、質的に異なる発育過程をたどる期間におかれているにもかかわらず、わが国では初期生活期間を一括して「稚魚期」と呼称しているにすぎない。

一般に、魚類は発育に伴って、生活機能の進展を可能にするためのエネルギーの獲得を保証する手段として形態を変え、生活空間の拡大や変遷をはかる。したがって、魚類の発育過程は系統発生と個体発生の反復の中での生息域の環境への適応過程であり（Nikolski, 1964）、発育過程における形態の変化はその種の環境への適応結果のあらわれであろうし、形態の段階的な変化は各発育期

の明白な区分指標とみることができる。本章では形態的变化を基礎に、サケの初期生活期における各発育期の規定とその生物学的意義について検討することにした。

使用した標本は、河川生活期の個体については1975～1977年春期の北海道東部の十勝川と1980～1984年春期の宮城県の小泉川と北上川支流二股川における天然魚と人工放流魚を対象として曳網により、また沿岸生活期の個体は1979～1983年春期の東北三陸沿岸において曳網と定置網により採集した。採集場所の地域的配置をFig. 1に示しておく。

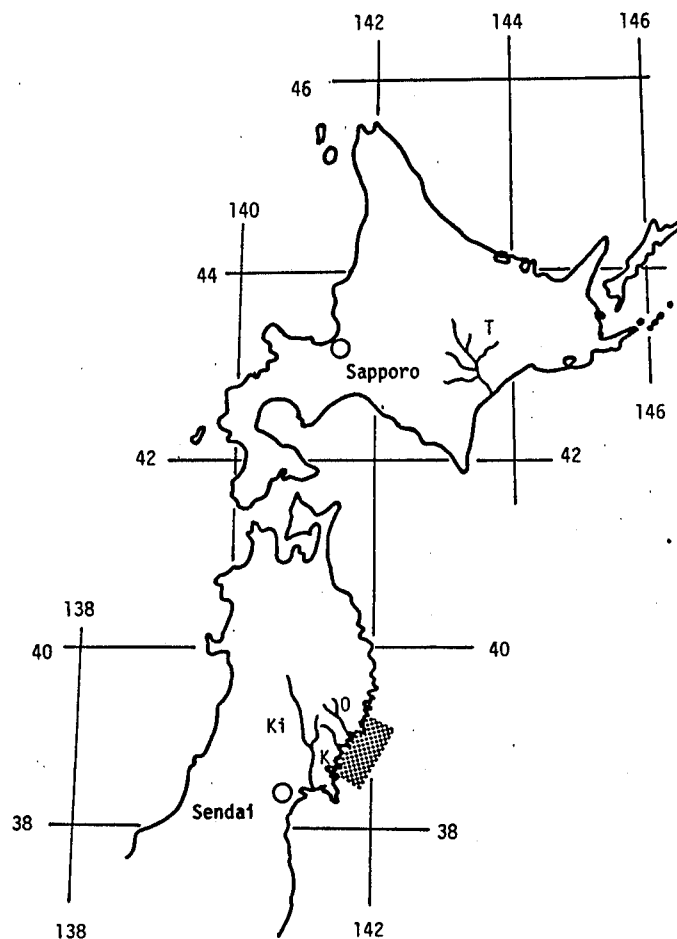


Fig.1. Map showing the study area in the Tokachi River (T), the Ohkawa River (O), the Koizumi River (K), the Kitagami River (Ki) and the Sanriku Coast (shaded)

## 1. 発育に伴う形態の変化

ふ化から沖合移動までの初期生活において、サケが形態をどのように変えてゆくのかを外部形態、鰭分化、鰓耙数、消化管および比成長の経時変化としてとらえ、この変化が生理・生態とどの様に関連するのかについて検討した。

形態変化の観察には海水飼育群、淡水飼育群および野外群の標本を用いた。海水飼育群は1979年12月22日宮城県北部の大川へ溯上した親魚からの受精卵で、1980年2月6日にふ化した後、4月15日まで大川さけ人工ふ化場で淡水飼育し（水温 $10.9 \pm 0.7^{\circ}\text{C}$ ）、その後5月19日まで水産試験場のガラス水槽で海水飼育（水温 $10.1 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$ 、光周期12L:12D）した。淡水飼育群は1982年10月11日大川へ溯上した親魚の受精卵で、11月24日ふ化後、1983年4月18日まで大川さけ人工ふ化場で飼育（水温 $11.5 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$ ）した。また、野外群は1980年1～5月に北上川支流二股川で採集した天然魚と1981年5月に気仙沼湾湾口部の定置網で採集した個体からなっている。

各標本は3ヶ月前後10%ホルマリン溶液に固定保存した後、全長（TL）、尾叉体長（FL）、体高（BD）、体幅（BW）、頭長（HL）、眼径（DE）、上顎長（UJL）、尾柄高（DCP）、体重（W）、卵黄重量（YW）および鰓耙数（GR）を測定した。

### （1）. 外部形態の変化と消化管の形成

魚類の発育に伴う形態の変化はその生態的变化とよく対応することから（渡部,1970; 代田,1978）、ここでは初期生活過程における遊泳、摂餌行動に関連する外部形態と消化管の形成をとり上げた。

尾鰭の形状：遊泳推進力として機能する尾鰭の形状の

発育に伴う変化を湾入度とし、 $(TL-FL) \times 100 / FL$ で表わし、Fig. 2に示した。この値は尾鰭の湾入が乏しいほど小さい値をとるし、湾入形が完了するとはほぼ一定の値をとることになる。Fig. 2は尾鰭の湾入形が体長30mmくらいから観察され、体長がほぼ50mmに達するまでに一定の形状に達することを表わしている。Fig. 3にふ化後から沖合移動時までの発育に伴う外部形態の変化の典型的な例を示した。Fig. 2とFig. 3の結果から、尾鰭はふ化直後（FL：約20mm）丸型であるが、ふ化後20日頃（FL：約30mm）より上葉と下葉の分化が始まり、ふ化後60日頃（FL：約50mm）までに尾鰭の湾入形はほぼ完了することが指摘される。

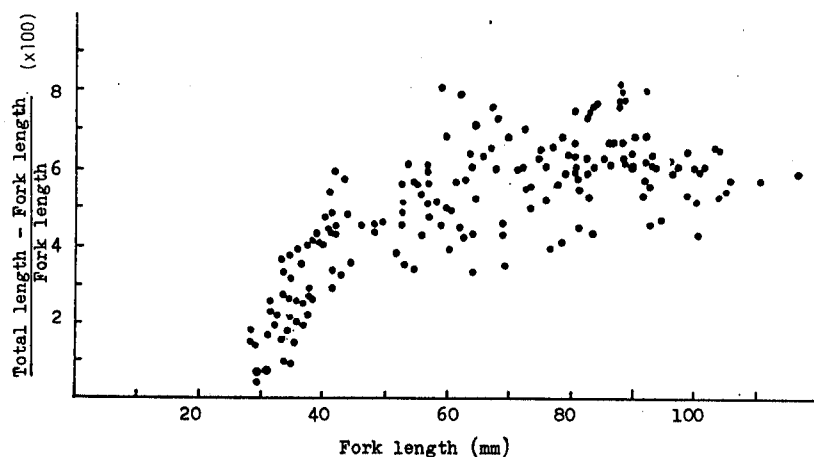


Fig.2. Fork formation of caudal fin

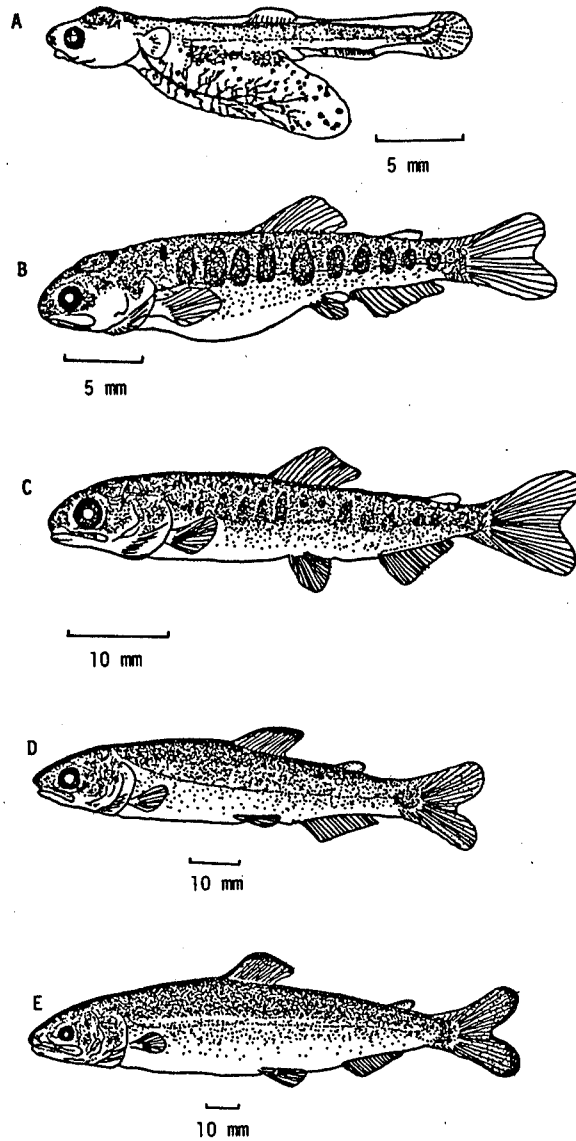


Fig.3. Changes of external morphology. A: at hatching, B: emergence (40 days after hatching), C: 60 days after hatching, D: 109 days after hatching, E: offshore migration

膜鰭の消失：発育に伴う膜鰭の形態変化をFig. 4A-Eに、また膜鰭を含む不對鰭の総面積に占める膜鰭の面積比の変化をFig. 4Fに示した。膜鰭は、ふ化直後には後頭部から尾部背腹面をめぐり、肛門を経て卵黄後端部まで及び、その面積比は約70%に達している。発育に伴い、膜鰭は退行し、ふ化後13日（FL：26mm）には後頭部から背鰭にかけて消失し、各鰭との境界も明らかとなり、そ

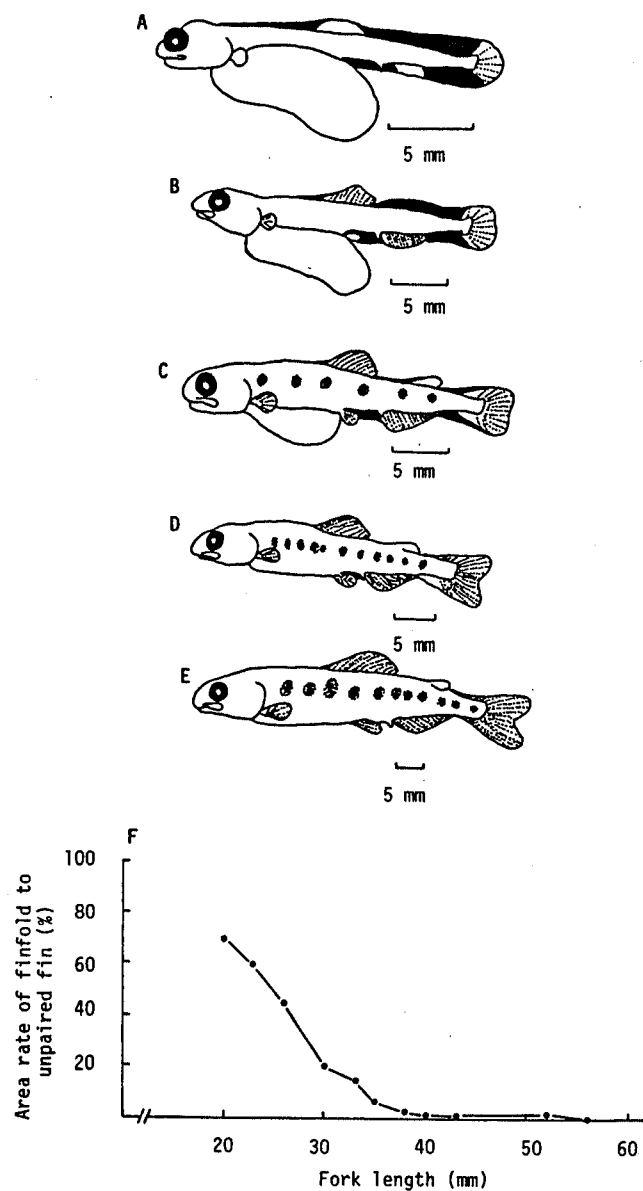


Fig.4. Changes of fin fold. A: hatching, B: 13 days after hatching, C: 20 days after hatching, D: 40 days after hatching (emergence), E: 69 days after hatching, F: change of finfold to unpaired fin with development

の面積比も約45%にまで減少し、ふ化後20日には脂鰭付近や腹鰭と肛門の間に若干残る程度(面積比20%)となる。ふ化後40日(浮上時, FL: 38mm)になると膜鰭は肛門前部に僅かに残るだけ(面積比1%)となるが、その後しばらく痕跡的に残存し、ふ化後69日(浮上後29日, FL: 56mm)に完全に消失する。

鰭条と分節: 鰭の分化は魚類の遊泳力の発達と深く関係するが、鰭条の定数化は鰭としての基本的構造が完成したことを表わし(福原, 1984)、さらに分節した鰭軟条は鰭の柔軟性や弾性を増す役割をはたしている(Gosline, 1971)。発育に伴うサケの各鰭の鰭条数と分節数の変化をFig. 5に示した。なお、尾鰭の条数は準下尾骨と血管棘との境界から尾骨までの間に含まれる鰭条のみを、分節数は各鰭の最大値を計数した。

鰭条はふ化直後ほとんど識別できないが、ふ化後5日頃より出現し、背鰭7条、臀鰭8条、尾鰭17条および胸鰭2条が数えられる。なお、腹鰭にはまだ軟条が観察されていない。鰭条数はその後急速に増加し、各鰭が種固有の定数に達した時期と条数は、背鰭がふ化後42日で15条、臀鰭、胸鰭および腹鰭がふ化後47日で、それぞれ、18条、16条および11条であり、尾鰭は湾入が開始されるふ化後19日には19条の定数に達した。

分節数が定数に達するのは鰭条数が定数に達するまでの期間よりも長く、背鰭と臀鰭がふ化後97日(FL: 72mm)に各々6節となり、尾鰭と胸鰭がふ化後126日(FL: 90mm)にそれぞれ13節と6節に達し、そして腹鰭がふ化後113日(FL: 84mm)に6節に及んだ。

このように、鰭条は尾鰭を除いて体長40mm前後に定数に達するのに対して、分節数が定数に達するのは、それよりかなり遅れて、体長が70~90mmになる時期であるこ

とかわかる。

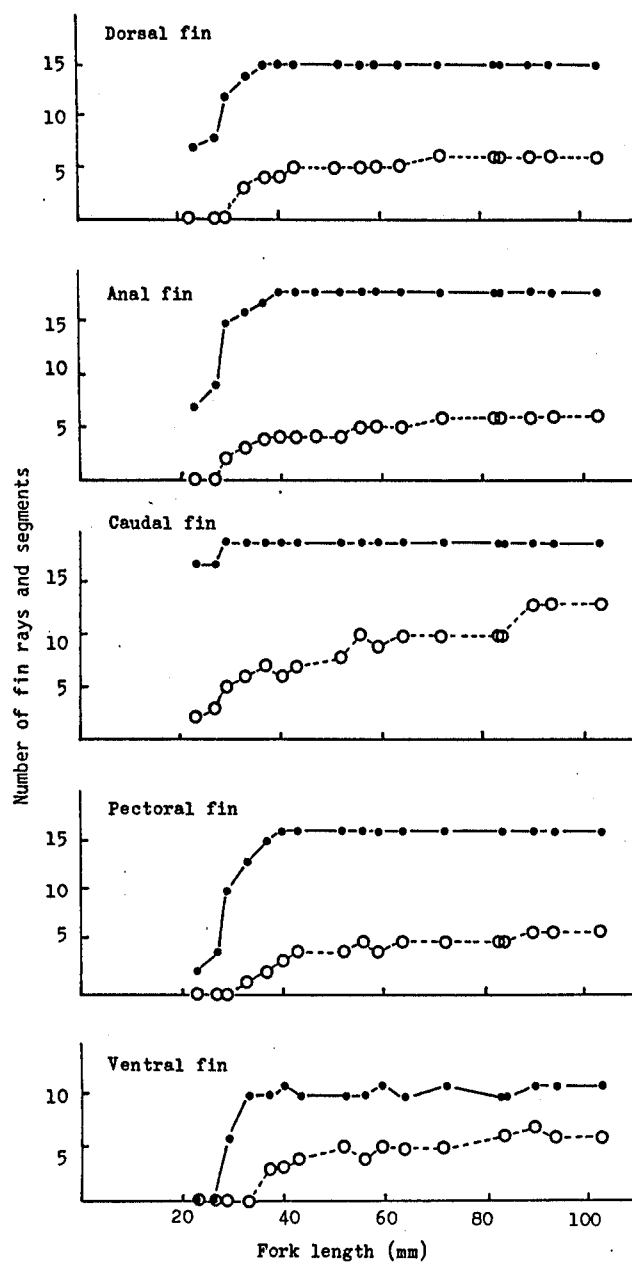


Fig.5. Changes of numbers of fin ray (solid circles) and segment (open circles) with the development.

体色：発育に伴うメラニン色素胞やparr markの出現状況はFig. 3に、またparr mark数の変化はFig. 6Aに示した。メラニン色素胞はふ化直後から頭頂部、鼻孔周辺や体側背部に出現している（Fig. 3A）。ふ化後27日（FL：33mm）には体側に8～12個のparr markが出現し、浮上時（ふ化後40日）には10～11個の鮮明なparr markが表われ、メラニン色素胞も腹部や尾鰭、背鰭の基部にまで出現するようになる（Fig. 3B）。ふ化後60日（FL：50mm）には、銀白色のグアニン色素が眼の周辺や体側の皮膚表面に表われ始め、parr markは周辺が不鮮明になっ

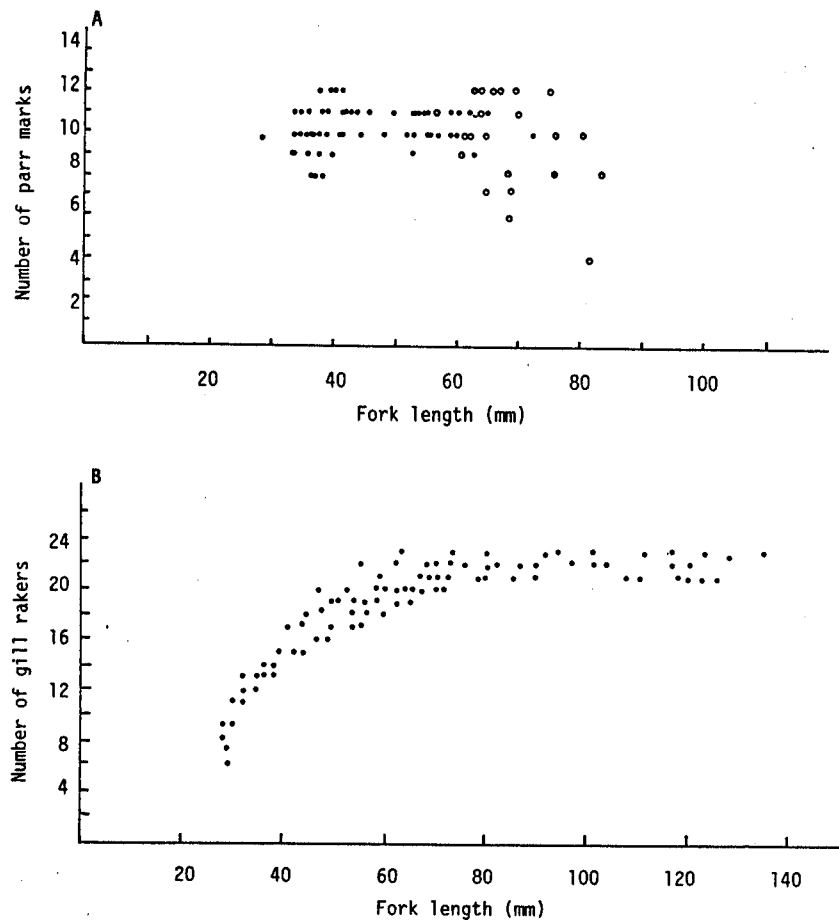


Fig.6. Changes of numbers of parr marks (A) and gill rakers (B) with the development. Numbers of parr marks are indicated in clear (●) and faded (○) phase

たり、消失し始める (Fig. 3C)。さらにふ化後 110 日 (FL: 81mm) には、グアニン層が厚くなり、parr mark も光線の照射具合によってかすかに確認される程度となり、背鰭先端部が黒化し、いわゆる smolt の形態となる (Fig. 3D)。そして沖合移動期 (FL: 100~140mm) になると、グアニン層は厚く、腹部は銀白色を呈し、背部は青緑色を帯び、背鰭先端部の他に尾鰭末端も黒化し、海洋生活期におけるサケ属魚類と同様の体色および外部形態を呈するようになる (Fig. 3E)。

鰓耙数: 鰓耙数は鰓の左側第 1 鰓弓の上枝と下枝の合計値で表わした。発育に伴う鰓耙数の変化を Fig. 6B に示した。ふ化直後 4 本であった鰓耙数は発育に伴い増加して、ふ化後 75 日 (FL: 60mm) に 19~23 本となり、さらにふ化後 110 日の体長約 80mm には 21~23 本を数え、ほぼ種固有の定数に達したものとみなされる。

消化管の形成: 発育に伴う消化管の形態変化を Fig. 7A-G に、また、食道から肛門までの長さである消化管長の体長に対する比率と幽門垂の変化を Fig. 7H に示した。ふ化直後の消化管は食道末端の下屈部が若干ねじれる程度で、未発達な状態であり、消化管長比は約 34% である。肝臓は十分に発達し、体の右側に位置する (Fig. 7A)。ふ化後 20 日になると胃部が回転し、消化管長は体長の約 60% にまで伸長する。幽門垂の原基も形成される (Fig. 7B)。胃はふ化後 40 日 (浮上時) までに直腸部がくびれ、ほぼその形成が完了する。この時期、幽門垂の増加が著しく (40~120 本)、脾臓もあらわれる (Fig. 7C)。さらに、ふ化後 54 日になると、肝臓が完全に体の右側から左側へ移動し (Fig. 7D)、消化管長は体長の 73% にまで伸長し、幽門垂は約 140 本前後にまで達する。消化管の形態はその後大きな変化がみられず、肝臓の増大、幽門垂

の伸長と増加が観察される程度であり (Fig. 7E, F, G)、体長に対する消化管長比はふ化後120日 (FL: 84mm) までは約90%と一定になり、幽門垂もそれまでに160~170本の範囲で一定となる。このように、サケの消化管は体長80mmまでにその基本形の形成を完了するものとみなされる。

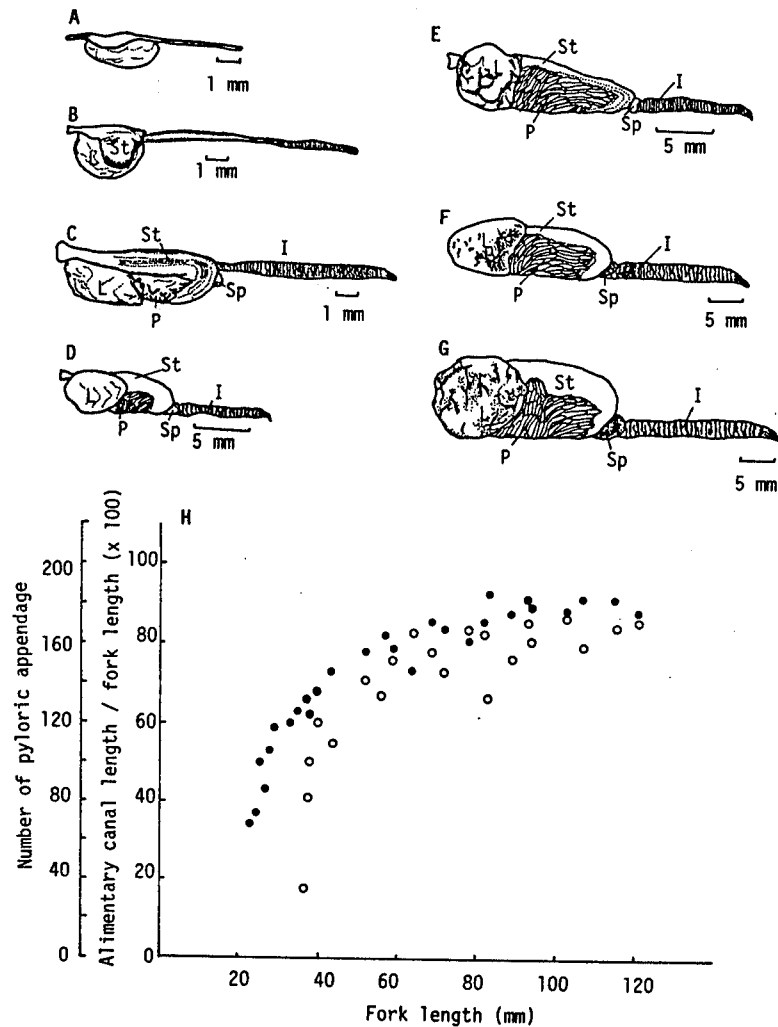


Fig. 7. Formation of alimentary canal. A: at hatching, B: 20 days after hatching, C: emergence (40 days after hatching), D: 54 days after hatching, E: 84 days after hatching, F: 119 days after hatching, G: offshore migration, H: changes of number of pyloric appendage (open circles) and rate of alimentary canal length to fork length (solid circles) with the development, I: intestine, L: liver, P: pyloric appendage, St: stomach, Sp: spleen

## (2). 比成長

本節ではサケの発育に伴う形態変化を比成長から検討した。標本はすべて同一起源からなる淡水飼育群を使用した。

上顎長比：体長に対する上顎長の割合である上顎比はふ化直後から著しく増加し、体長50mm前後で約13%の最大値を示す。上顎比はその後変化し、徐々に低下して体長100~120mmではほぼ一定(9~10%)となる(Fig. 8A)。上顎比が変化する体長50mmの頃から、サケは急激に大型の餌生物を摂食したり(Okada and Taniguchi, 1971)、摂餌行動が活発になること(帰山・文谷, 1982)から、この時期を境にサケの摂食能力が著しく増大するものと予想される。

眼径比：体長に対する眼径の割合はふ化直後10%前後であるが、体長31mm(ふ化後約25日)より減少し、体長43mm(ふ化後54日)には一定(7%)となった(Fig. 8B)。

頭長比：体長に対する頭長の割合はふ化直後21%前後であるが、胚体の伸長に伴い急激に増加し、浮上直前の体長36mm前後で最大(約25%)となる。このことはこの時期まで体幹部より頭部の発育が著しいことをあらわしている。その後、頭長比は漸次減少し、体長56mm(ふ化後68日)以降約23%で一定となる(Fig. 8C)。

体高比：体長に対する体高の割合はふ化直後12%であるが、その後増加し、体長50mm(ふ化後58日)には最大値18%を示し、その後一定となる(Fig. 8D)。体高比の変化する時期は海産魚の仔魚期(larvae)から稚魚期(fry)への移行期とされている(Aleev, 1963)ことから、サケは体長50mmを境に運動能力を著しく強化することが予想される。

尾柄高比：体長に対する尾柄高の割合はふ化直後8%であるが、その後減少して、尾柄部付近の膜鰭が消失し、浮上直前の体長37mmに最小(5%)となり、その後再び増加して、体長60mm(ふ化後75日)にはほぼ8%前後で一定となる(Fig. 8E)。

体幅比：体高に対する体幅の比率は、ふ化直後約100%で、その体形はほとんど円筒形に近いが、その後急激に低下し、体長40mmには約70%となる。体幅比は体長40mmで変化した後も徐々に低下し、体長100~120mmには約50%を示す(Fig. 8F)。

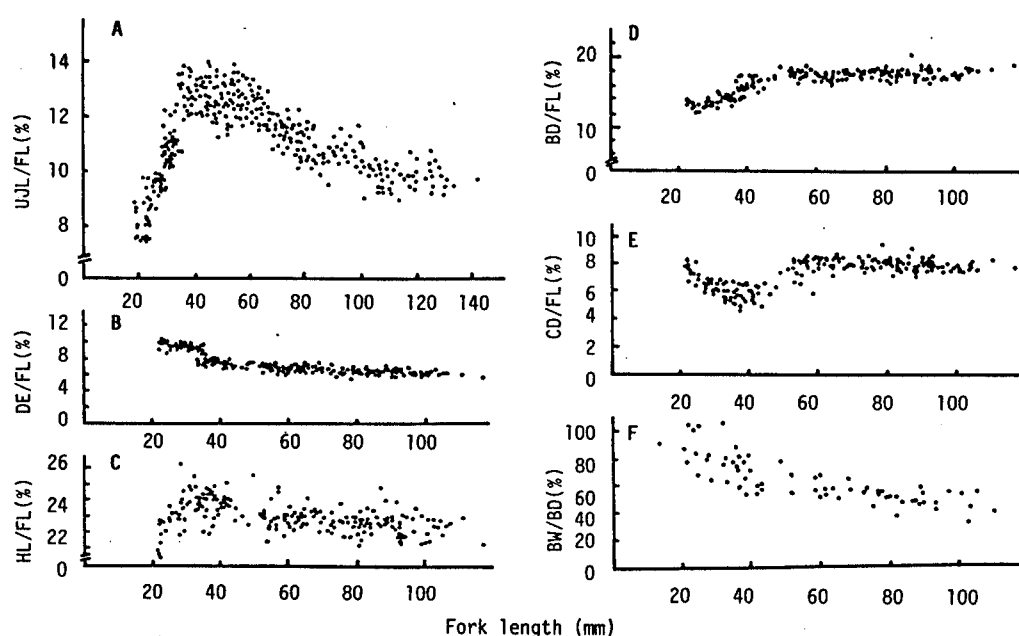


Fig.8. Changes of percentages of body part lengths to fork length (FL) in the developmental process.  
UJL: upper jaw length, DE: diameter of eye, HL: head length, BD: body depth, CD: depth of caudal peduncle, BW: body wide

## 2. 骨格の形成

サケ属魚類の骨格は他の硬骨魚に比べ軟骨が多く、各骨の癒合が不完全で、骨格構成において原始的要素を持ち、軟骨魚と他の硬骨魚の中間的存在として位置づけられている (Hikita, 1962)。サケ科魚類の成魚の骨格形態に関する研究は数多く行なわれているが (Vladykov, 1962; Hikita, 1962 など)、発育に伴う骨格形成に関する研究は少なく、Verraes (1974, 1976, 1977) がニジマスについて、Balon (1980) がカワマスで行なっているにすぎない。ここではサケの発育初期における内部骨格の形成について観察し、骨格形成と機能分化について検討を加えた。

用いた材料は海水への移行時期など自然生育条件に近い環境で飼育された海水飼育群と野外群である。骨格の観察にはアルシアン・ブルーとアリザリン・レッドの二重染色によった。この染色によると、軟骨はアルシアン・ブルーに、また、硬骨はアリザリン・レッドにより選択的に染色されるので両者の区別はきわめて容易である。透明標本の作製にはDingerkus and Uhler (1977) の方法を採用した。骨格に関する術語は原則として松原ら (1979) によったが、頭部の軟骨の一部についてはVerraes (1977)、尾部の骨格についてはMonod (1968) に準拠した。

ふ化直後 (体長  $19 \pm 1$  mm, 体重  $53 \pm 11$  mg) : 一部の骨格系はすでに軟骨として存在しているが、化骨はまだみられない。頭部ではメッセル氏骨、咽舌骨、基鰓骨、4対の角鰓骨と1対の下咽頭骨、さらに副蝶形骨の他、頭骨の一部が軟骨として認められる (Fig. 9B)。

背柱では椎体がまだ間充織であるが、神経弓門の基部が1対の点として観察される。この点状の側突起から第

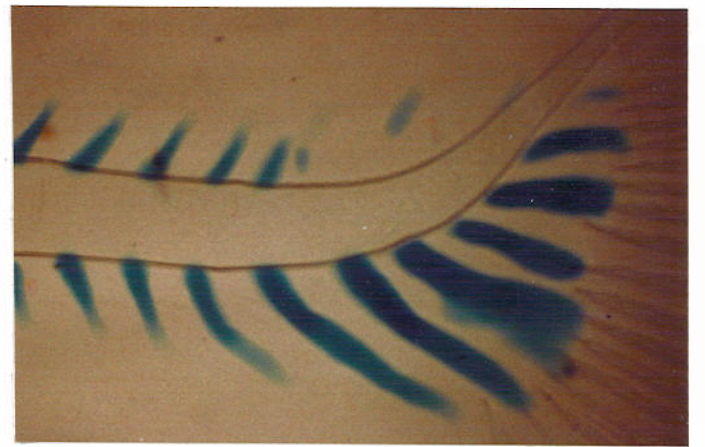
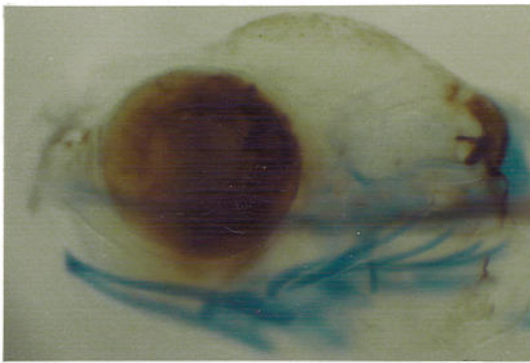
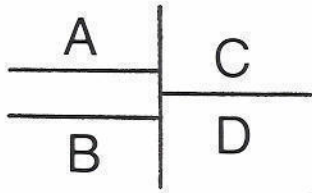
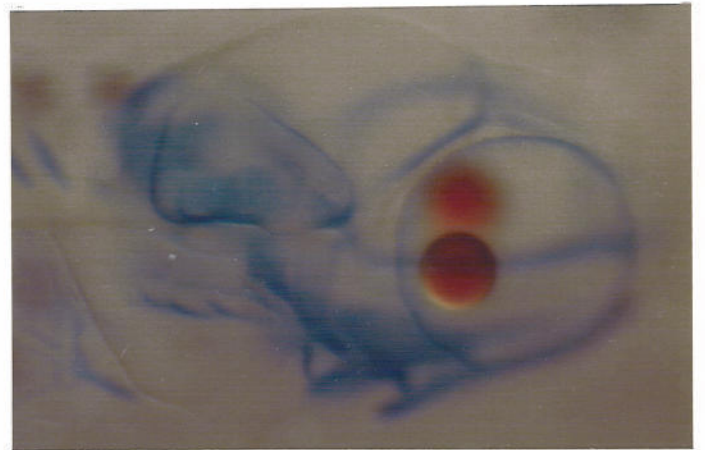
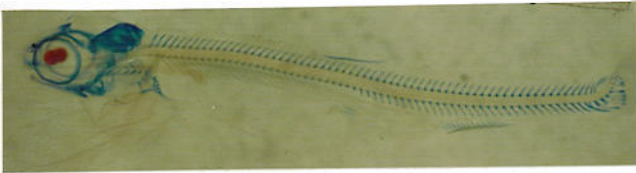


Fig.9. Skeleton formation at hatching (B,D) and 7 days after hatching (A,C).  
 A: chondrification of whole skeleton at 7 days after hatching (FL: 19 mm),  
 B and C: head skeleton, D: caudal skeleton

1～32番目の肋骨が軟骨として出ている。第33～62番の側突起と血道弓門は1対の「ハ」型の軟骨からなり、第63～66番目の血道弓門と血管棘も軟骨として見出される。尾部では準下尾骨1、下尾骨6、上尾骨2および尾皮骨1が軟骨として認められている (Fig. 9D)。肩帯では一部がアルシアン・ブルーに僅かに染色し、構成する骨組織が軟骨化されつつあることが示されるが、腰帯を構成する骨と担鰭骨に該当する部位ではアルシアン・ブルーによる染色はみられず、まだ軟骨として認められるまでには至っていない (Fig. 9B)。

ふ化後7日 (体長  $23 \pm 1$  mm, 体重  $89 \pm 15$  mg) : 頭骨の軟骨化はさらに進み、特に耳殻域で著しい他、将来、舌顎骨と接続骨に分化する舌縫合軟骨、方骨、外翼状骨、口蓋骨に分化する口蓋方軟骨もすでに軟骨化が認められる (Fig. 9C)。軟骨からなる神経弓門と神経棘、血道弓門と血管棘は著しく伸長する (Fig. 9A)。肩帯では射出骨3本、烏口骨と肩甲骨が軟骨となる (Fig. 9C)。担鰭骨は背鰭で8本、臀鰭で10本がそれぞれ軟骨となっており、腰帯もアルシアン・ブルーに僅かに染色される。

浮上時 (ふ化後40日, 体長  $38 \pm 1$  mm, 体重  $280 \pm 20$  mg) : 頭部の軟骨性構造はさらに拡大し、前頭骨、舌縫合軟骨と口蓋方軟骨の伸長も著しい (Fig. 10B)。また、第36番目以降の神経弓門は完全に接合し、接合部から神経棘が突出するが、第1～35番目の神経弓門は全て短かく、弓門を形成するまでに至らない。神経棘と血管棘はそれぞれ67本、肋骨は40本を数える。側突起は第1～31番が点状、第32～40番が「ハ」状を呈する軟骨からなる (Fig. 10A)。尾骨は準下尾骨と6本の下尾骨がさらに太く、アルシアン・ブルーに濃染されたのをはじめ、3対の尾皮骨も明瞭に分化している (Fig. 10D)。担鰭骨では軟骨と

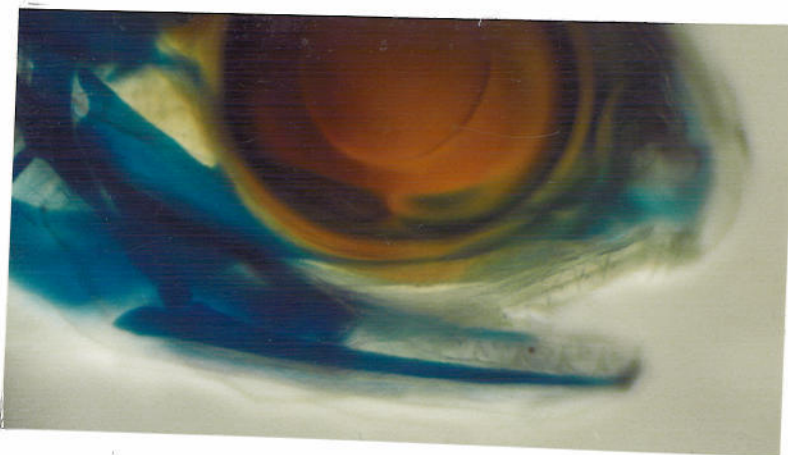
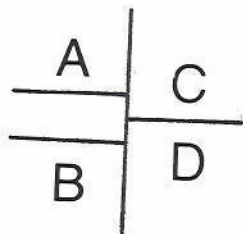
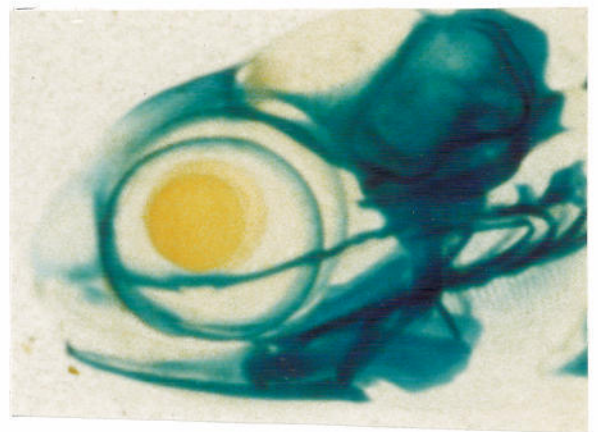
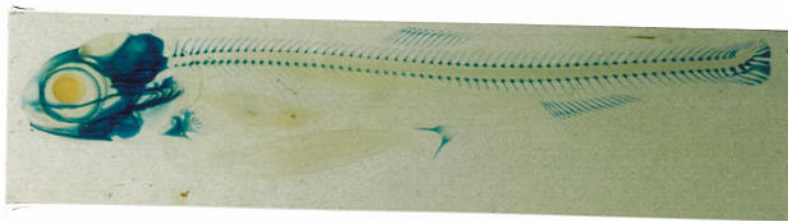


Fig.10. Skeleton formation at emergence (40 days after hatching).  
 A: chondrification of whole skeleton (FL: 35 mm), B and C: head skeleton,  
 D: caudal skeleton

して神経間棘が14本に達したのをはじめ、不完全神経間棘は背鰭前端までが軟骨として認められる。肩帯では烏口骨が拡大し、輻射骨が4本となる (Fig. 10A, C)。鰭条は背鰭13軟条、臀鰭17軟条、胸鰭13軟条および腹鰭11軟条が軟骨となっている。

ふ化後61日 (浮上後21日、体長 $43 \pm 2$  mm、体重 $690 \pm 130$  mg) : 硬骨の形成が開始される。まず、膜骨として体支持構造の中核である椎体が腹椎前部と尾椎骨より化骨したのをはじめ (Fig. 11A)、覆尾骨が上尾骨と接続して尾部を補強し (Fig. 11B)、また、二次性肩帯の後側頭上擬鎖骨と擬鎖骨も硬骨となっている。さらに、摂餌機能と関係する前上顎骨14歯、主上顎骨44歯、歯骨40歯、咽舌骨14歯と口蓋骨26歯がアリザリン・レッドに染色し、前上顎骨、主上顎骨および歯骨も硬骨となっている (Fig. 11C)。これら膜骨に加えて、軟骨性硬骨である咽舌骨、前頭骨の一部、副蝶形骨、口蓋骨、舌顎骨の縁辺部、方骨の下顎との関節部、前鰓蓋骨、主鰓蓋骨、下鰓蓋骨と間鰓蓋がそれぞれ化骨する。なお、歯骨の内側には軟骨のメッケル氏骨が認められた。尾部では血管棘、神経棘、上尾骨と下尾骨の周縁、尾皮骨の一部、また、鰭条では臀鰭をのぞく各鰭基部の一部が化骨を開始している (Fig. 11)。第1~64番の神経棘、背鰭前部の不完全神経間棘23本、椎体の関節突起、腰帯と肩帯の烏口骨、4本の輻射骨、神経間棘13本、血管間棘15本は軟骨からなっている (Fig. 11A)。

ふ化後135日 (浮上後95日、体長 $73 \pm 11$  mm、体重 $3,102 \pm 121$  mg) : 頭部は前頭骨と上後頭骨を除いてほぼ化骨を完了し、眼前骨と眼上骨も硬骨として認められる (Fig. 12B)。椎体は神経関節突起と血管関節突起が出現し、肋骨の末端部に軟骨を僅かに残すのみで、ほとんど化骨を

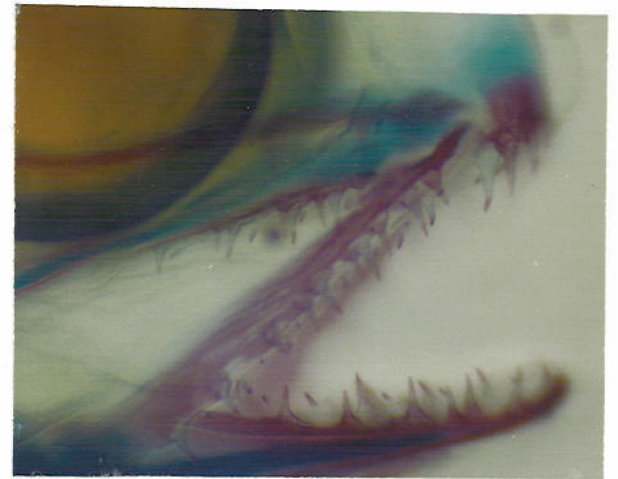
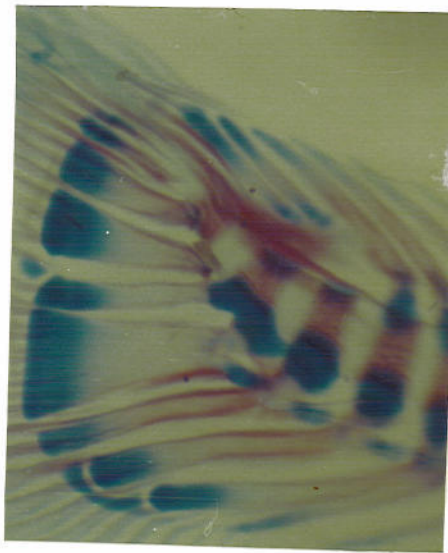
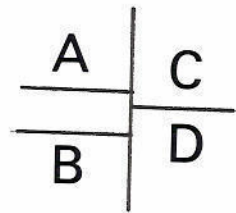
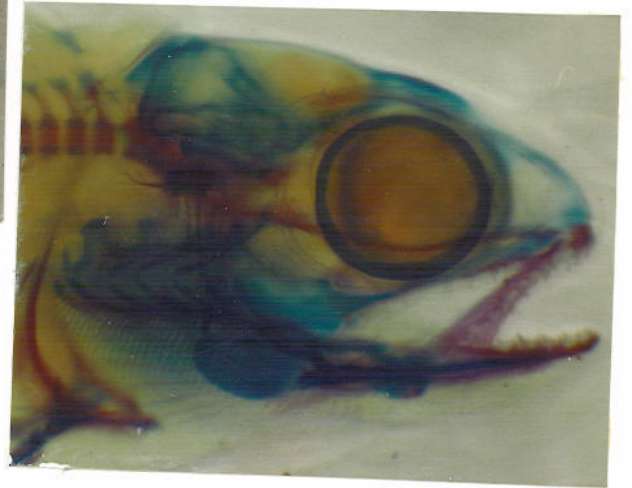


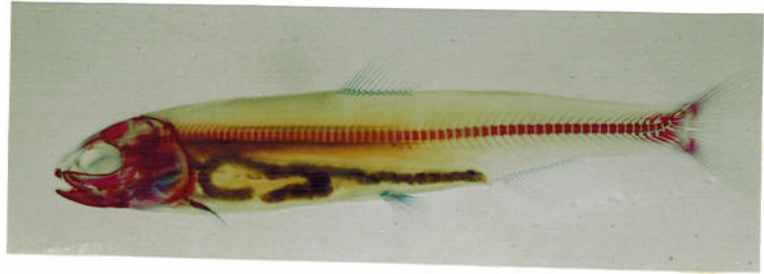
Fig.11. Skeleton formation at the beginning of ossification (61 days after hatching). A: whole skeleton (FL: 43 mm), B and C: head skeleton, D: caudal skeleton

完了しているが、23本の不完全神経間棘は軟骨のままである (Fig. 12A)。遊泳推進力の産出基盤となる尾骨 (Gosline, 1971) の化骨も著しく、神経棘、血管棘、下尾骨、上尾骨の末端あるいは基部に軟骨を残すのみであり、他は濃密にアリザリン・レッドで染色されている。尾端より3本の血管棘と神経棘、準下尾骨は扁平となり、覆尾骨および上尾骨とともに櫂状を呈し、尾鰭条を強く支持している (Fig. 12C)。肩帯と腰帯の化骨もかなり進み、両者とも前端部と基部に軟骨を若干残すのみである。しかし、担鰭骨は軟骨が多く、僅かに基部が化骨したにすぎない。また、各鰭条の化骨もほとんど進展していない (Fig. 12A)。

沖合移動期 (体長  $128 \pm 39$  mm、体重  $16,780 \pm 1,450$  mg) : 標本は、1981年5月11日、気仙沼湾湾口部の定置網からの採集魚を用いた。頭骨は吻部、上後頭骨、篩骨と中篩骨の一部を除いてほぼ硬骨となり、頭部では下舌骨の一部と鰓弓のみが軟骨である。脊柱では上肋骨33本が化骨する。不完全神経間棘は中央部のみ、また、肋骨は先端部を除き化骨を終えている (Fig. 13A, B)。神経棘、血管棘、覆尾骨、上尾骨、準下尾骨および尾皮骨からなる尾部の櫂状構造はさらに強固なものとなっている (Fig. 13C)。神経間棘、血管間棘とそれらの鰭条も末端を除いて硬骨となっており、特に両担鰭骨は前方部が濃厚にアリザリン・レッドに染色され、また、腰帯、肩帯とそれらの先端部を除く鰭条も化骨している。この時期までに遊泳制御機能としての鰭 (Nikolsky, 1964; Gosline, 1971) とそれを支持する担鰭骨が化骨を完了する。

以上、発育に伴うサケの骨格形成をまとめたのが Fig. 14 である。このように、サケの骨格形成は摂食能力、体支持能力、遊泳能力および遊泳制御能力の4つの機能分

A



B



C

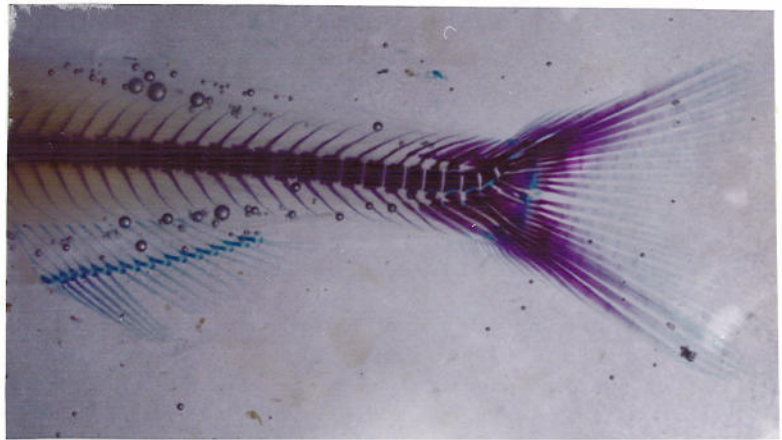
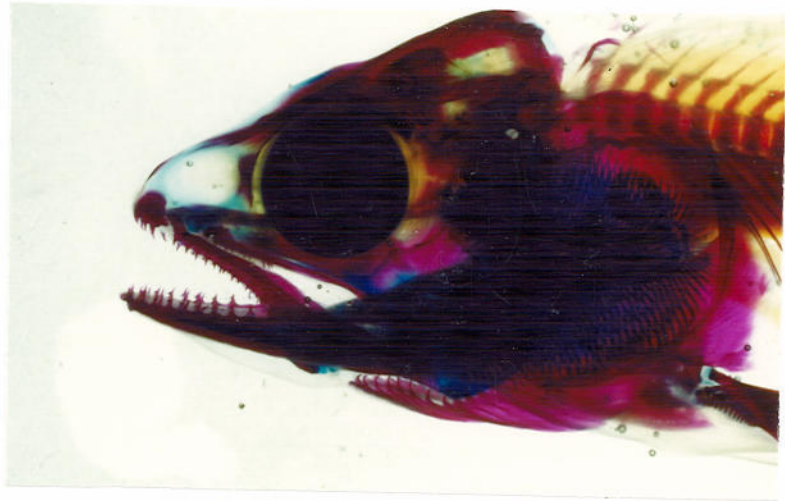


Fig.12. Skeleton formation at 135 days after hatching. A: whole skeleton (FL: 72 mm), B: head skeleton, C: caudal skeleton

A



B



C

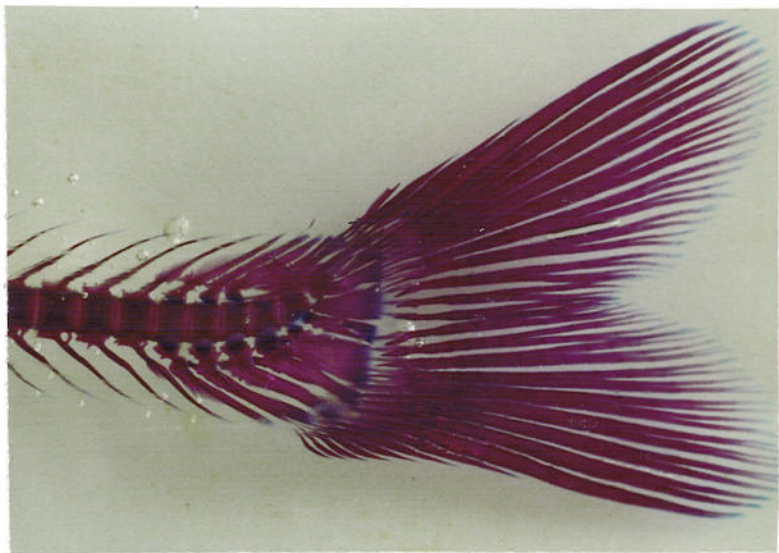


Fig.13. Skeleton formation at offshore migration. A: whole skeleton (FL: 114 mm), B: head skeleton, C: caudal skeleton

化に対応しながら行なわれているとみなされる。

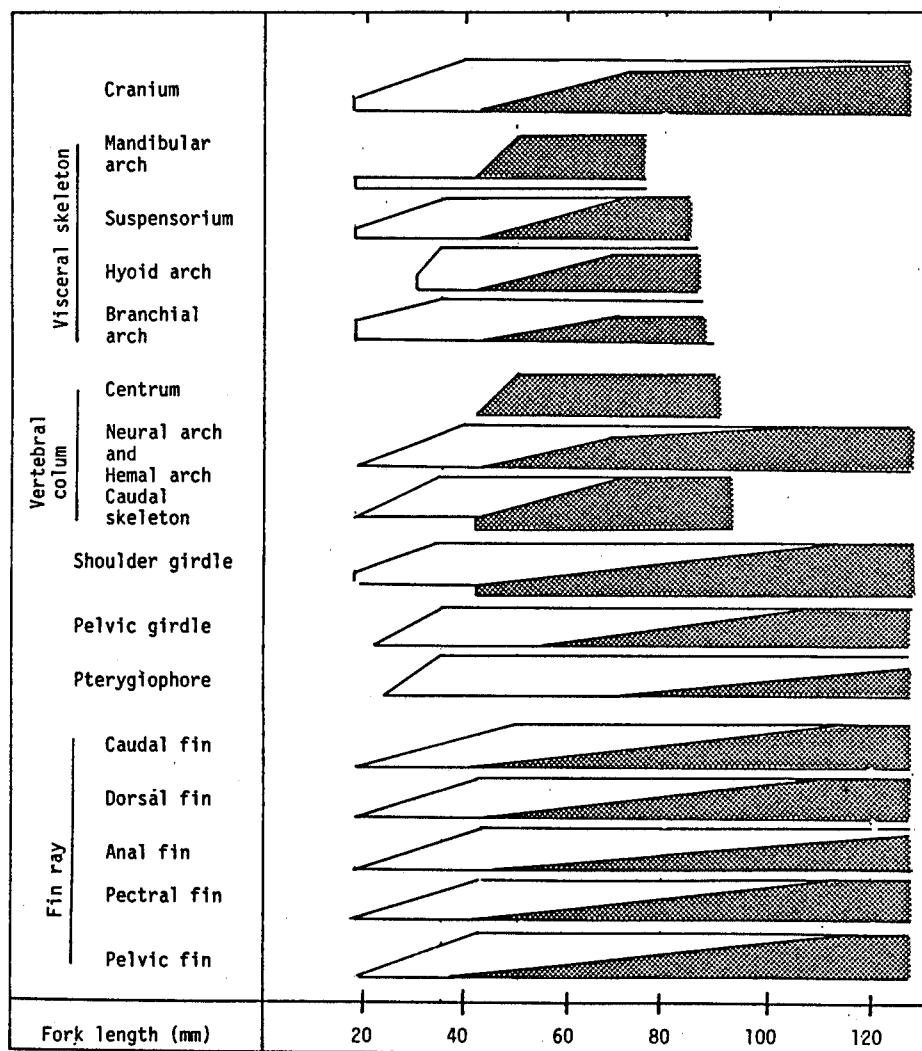


Fig.14. Summary of skeleton formation with the development.  
□: cartilage, ■: bone

### 3. 鱗の形成

Neave (1936) によれば、魚類の鱗の発生は後部側線にそって現われる初生乳頭中に骨芽細胞が集まり、さらに初生乳頭が側線の上下に斜めに枝を出し、これから規則的な間隔で後生乳頭が生じる過程で、鱗はまず初生乳頭中に現われ、ついで後生乳頭が形成されるにつれ、その中に生じるとされている。鱗の隆起線は鱗の中心から遠位の骨芽細胞が近位の骨芽細胞上を覆い、ある細胞下面から放出された骨基質の一部が隣接する近位細胞との間に推積してそこに骨基質の部分的肥厚をもたらしたものであるとされている (Yamada, 1971)。このように隆起線の形成は鱗の成長過程における派生的な生産物とみなされることから、鱗の形成と鱗相は魚類の発育過程における1つの標徴であり、その個体の生活履歴を解明する手掛りとして有効である。

供給材料のうち、浮上期から沖合移動期までの河川域と沿岸域における標本は1980年春期の北上川支流二股川と小泉川の天然産卵魚(天然魚)と人工放流魚(放流魚)、志津川湾湾口部の定置網での採集個体を用いた。なお河川における天然魚と放流魚の区別は、採集時期や形態的特徴などを基礎に行い、放流以前に採集した個体、吻端から頭部後端にかけて鋭い流線形を呈し、肥満し、体高があり、そして敏捷で遊泳力に優れた個体を天然魚とし、頭部が大きく、完全な流線形のしていない個体を放流魚とした。飼育実験は1982年1月大川で採卵媒精したものを使用した。実験個体は、浮上後、水産試験場の恒温光量実験室において異なる水温実験区(I区:  $5.0 \pm 0.2$  °C, II区:  $8.1 \pm 0.4$  °C, III区:  $10.0 \pm 0.1$  °C, IV区:  $11.9 \pm 0.2$  °C, V区:  $14.8 \pm 0.6$  °C, VI区:  $20.1 \pm 0.1$  °C)にそれぞれ70~80個体ずつ収容し、1日2回飽食するまで市販

のサケ用乾燥配合飼料（クランブル）を投与して飼育した。この際、実験室の光周期は12D：12Lとした。周1回、各区より10個体づつとり出し、背鰭後端直下の側線部付近より採鱗し、glycerine-jelly液で封入することで永久標本とした。

1980年春期の小泉川と二股川で採集した天然魚と放流魚の観察結果をFig. 15とTable 1に一括した。両河川とも初生鱗の形成は体長37～50mmの範囲で観察された。初生鱗形成時の最小体長は二股川の天然魚と放流魚が44mmと41mmであり、小泉川のそれらは42mmと37mmを示した。また、初生鱗形成体長の時期別および定点別変化を小泉川採集個体についてみると（Table 1），上流（K3）から下流（K1）に向かうほど、同一地点では時期が推移するほどその体長は小型化の傾向にむかう。

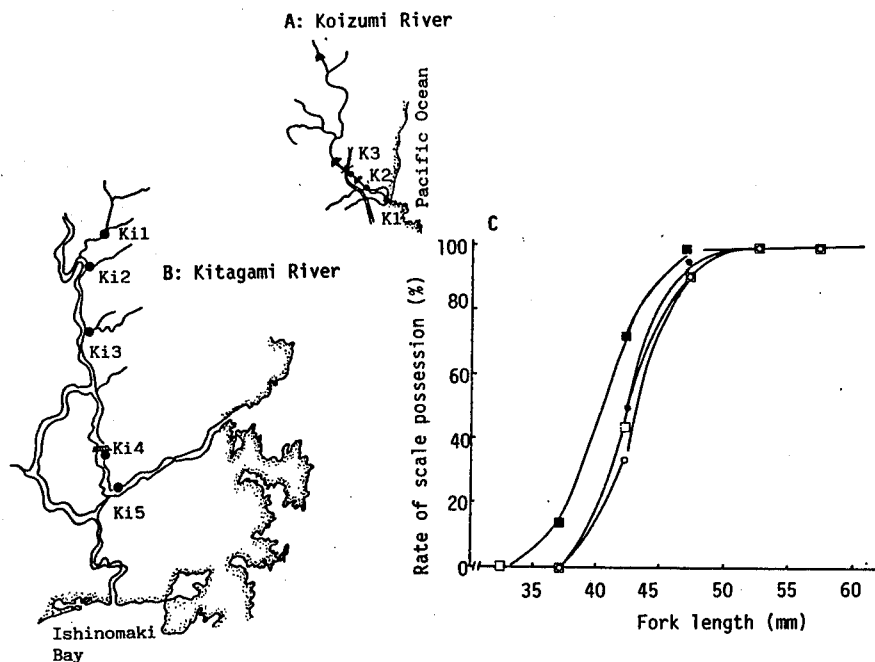


Fig.15. Map showing sampling sites in the Koizumi River (A) and the Kitagami River (B), and changes of rate of scale possessions (C) with the development of naturally spawned (white marks) and artificially liberated (black marks) juvenile collected in the Futamata River (circles) and the Koizumi River (squares). Sigmoid curves were fitted by eyes. K1: estuary, K2: Akedo dam, K3: Tekkyou-shita, Ki1: Iidoi, Ki2: Ohzeki River, Ki3: Hazawa River, Ki4: Kitagami-ohzeki, Ki5: Kahoku

Table 1. Changes of average fork length with standard deviation (mm) at the first appearance of scale in the Koizumi River and the Futamata River. Symbols of sampling sites are shown in fig.15

| Station | Koizumi River |      |      | Futamata River |      |
|---------|---------------|------|------|----------------|------|
|         | K1            | K2   | K3   | K1             |      |
| Apr.12  | 47±2          | 49±1 | 50±3 | Feb.19         | 44±1 |
| Apr.21  | 46±5          | 47±2 | -    | Mar. 4         | 46   |
| May 6   | -             | 48±2 | -    | Mar.28         | 44±2 |
| May 8   | 45±0          | 46±3 | -    | Apr. 2         | 48±2 |
| May 21  | -             | 44±2 | -    | Apr.21         | 44±2 |
| May 28  | -             | 43±1 | -    | May 6          | 50   |

飼育実験個体における初生鱗の形成は、飼育開始後13日より、水温条件が10℃のⅢ区、12℃のⅣ区と15℃のⅤ区において観察され、それぞれ、30%、60%と100%の鱗保有率であった。この時の最小個体はⅢ区で47mm、Ⅳ区で46mm、そしてⅤ区で43mmであり、水温の高い飼育区の個体ほど小型で鱗を形成する傾向を示している。飼育19日後には8℃のⅡ区で56%の実験個体が鱗を形成し、その最小個体は48mmであった。水温条件5℃としたⅠ区の実験個体群のほぼ50%が鱗を形成したのは飼育後38日であり、その時の最小個体の大きさは50mmであった (Fig. 16)。

同一隆起線をもつ個体の平均体長 ( $L$ , cm) と隆起線数 ( $C$ ) との間には、Fig. 17A に示されるように、高い正の相関で ( $r > 0.9$ ) 直線回帰関係が認められる。これらの関係は水温の高い実験区の個体ほど小さな体長で初生鱗および隆起線を形成する傾向のあることを指摘している。一般的に、サケの初期生活における体成長曲線は  $L_t = L_0 e^{kt}$  がよく適合することが知られている (LeBrasseur and Parker, 1964; Brett et al., 1969; Shelbourn et al., 1973; 小林, 1977; 帰山・文谷, 1982) ので、

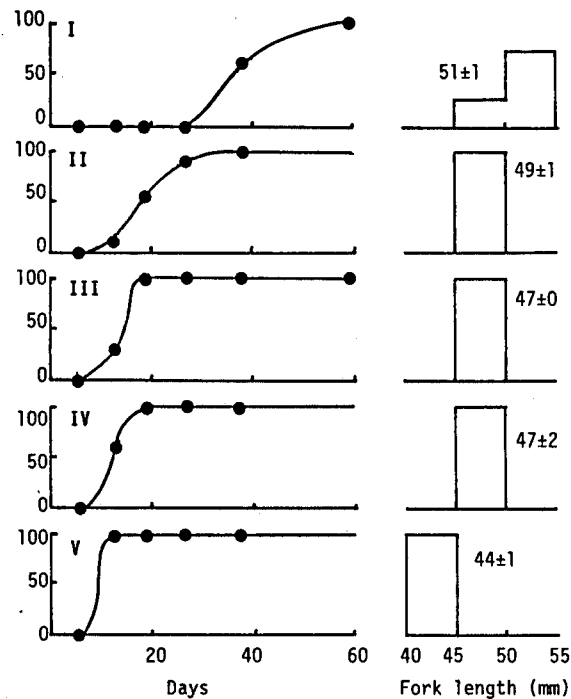


Fig.16. Changes of rate of scale possessions after emergence, and frequency histogram and average fork length with standard deviation at the first appearance of scale in reared juvenile. I: 5°C, II: 8°C, III: 10°C, IV: 12°C, V: 15°C

体長と隆起線との間に成立する一次回帰式の体長 $L$ にこの式を代入することにより、各実験区の飼育期間 $t$ (日)と実験個体の隆起線数 $C$ との関係を次式のように求めることができる。

$$\text{I 区: } C = 15.4e^{0.076t} - 20.18$$

$$\text{II 区: } C = 14.6e^{0.0102t} - 17.95$$

$$\text{III 区: } C = 11.5e^{0.016t} - 13.73$$

$$\text{IV 区: } C = 13.6e^{0.0103t} - 15.37$$

$$\text{V 区: } C = 17.6e^{0.0087t} - 18.90$$

これらの式より、 $C = 0$ のときの $t$ 、すなわち、浮上してから初生鱗を形成するまでの初生鱗形成日数( $D_s$ )は、水温5°C下での飼育個体で35.6日、8°Cで20.3日、10°Cで16.7日、12°Cで12.2日、そして15°Cで8.5日を要することとなる。これらの値を水温に対応させると、水温

T (°C) と初生鱗形成日数  $D_s$  との間には

$$D_s = 107.1 / (T - 2.7)$$

の関係が得られた (Fig. 17B)。

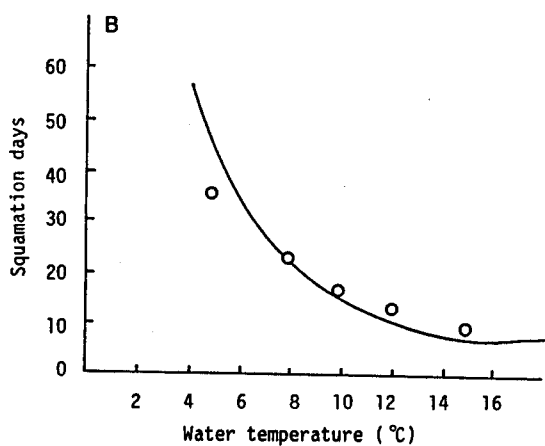
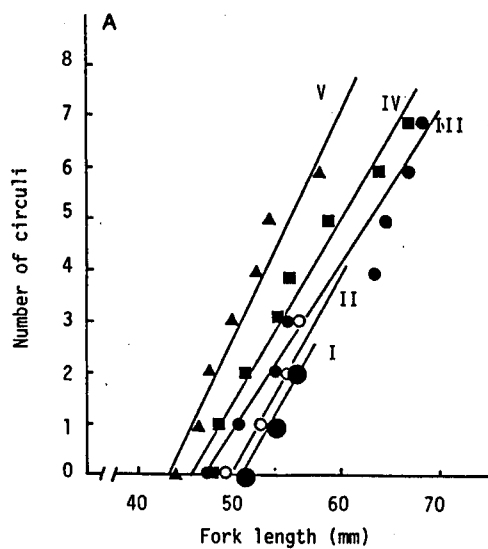


Fig.17. Changes of number of circuli (A) with the development and relationship between the water temperature and the squamation days (B) in reared juvenile. Roman numerals of A are shown in Fig.16. Squamation days indicates the period from emergence to first appearance of scale

また、標本個体の過半数以上が鱗を形成していた場合、その平均隆起線数  $C$  とそれまでの飼育日数  $t$  との間には直線式  $C = bt + a$  がよく適合し ( $r > 0.9$ )、水温が高いほど隆起線の形成速度が早い傾向にあることかうかがわれる (Fig. 18A)。隆起線を1本形成するのに要する隆起線形成日数  $D_c$  を求めると、水温  $5^\circ\text{C}$  下での飼育個体では52.6日、 $8^\circ\text{C}$  では10.0日、 $10^\circ\text{C}$  では9.9日、 $12^\circ\text{C}$  では7.5日そして  $15^\circ\text{C}$  では5.9日となり、水温  $T$  と隆起線形成日数  $D_s$  との間には

$$D_c = 66.1 / (T - 3.1)$$

の関係式が得られる (Fig. 18B)。上2式より、サケの初

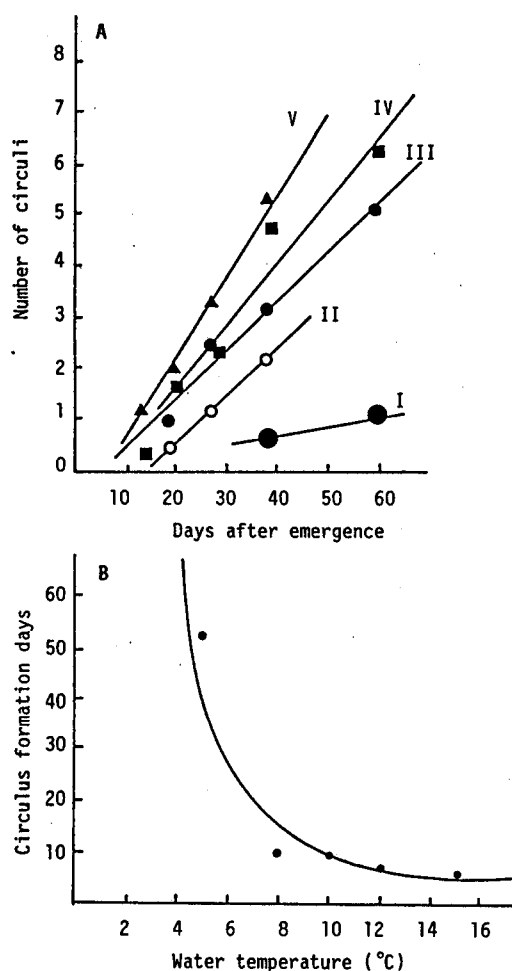


Fig.18. An increase in number of circuli after emergence (A), and relationship between water temperature and circulus formation days (B) in reared juvenile. Roman numerals of A are shown in Fig.16

生鱗形成と隆起線形成の生物学的零度は、それぞれ、 $2.7^{\circ}\text{C}$ と $3.1^{\circ}\text{C}$ であると推定される。

このように、サケは体長40～50 mmで初生鱗を形成するが、餌が充分得られ、鱗発生の臨界温度である $2.7^{\circ}\text{C}$ 以上の水温環境下であれば、初生鱗と隆起線の形成に要する日数は水温の上昇に伴って短縮されるといえる。

#### 4. 各発育期の規定

これまでに、ふ化から沖合移動にいたるサケの初期生活において胚体の発育に伴う外部形態の変化、消化管の形成、比成長、骨格と鱗の形成について観察し、それぞれの形質を発育に伴う変化過程のなかでの変曲点に相当する大きさとその事象について検討してきた。その結果、サケの形態はある時期を境に段階的に変化するいくつかの形質のあることがわかった。ここではこれまで明らかにされていなかったサケの発育過程を形態における特徴的な事象を指標としていくつかの段階にまとめ、区分した内容を示すこととする。

鰭の分化過程を指標としたSnyder (1976) は、魚類の発育段階の区分はその基本的術語が平易で、实际的でかつ正確であること、相対的年令と発育の状態を示す期間で与えられるべきこと、などの諸点をあげ、発育段階の経過は時間で表わされるべきであるとしている。しかし、サケの場合、特に発育初期には発育速度が生息域の環境により著しい影響をうけることは初生鱗形成の項ですでに示したとおりである。ふ化から沖合移動まで様々な環境下で生活するサケの初期発育段階の区分を、恒常的な環境条件を基盤とする時間でのみ表わすことはできない。魚類、特にサケ属の初期発育段階は、受精から浮上までの時期を除いて、個体の大きさを増すための食物関係が

主導的になると考えられている (Nikolsky, 1964)。従って、サケの初期発育段階は比較的変動の少ない体部位の大きさとおある水温における発育経過時間 (日) を併用して区分することとし、区分指標として尾叉長と標準水温下でのふ化後日数をとらあけるのが適当と考えた。なお、標準水温は三陸地方の産卵床内の水温である  $11^{\circ}\text{C}$  を用いることとした。

これまでに観察してきた外部形態、骨格形成および鱗形成にみられる各形質の特性を体長 (FL) とふ化後日数 (日) と対応させて考察すると、サケの発育初期における形態は、異体類やウナギ類の変態ほど著しくなく、比較的直進的であるが、体長  $38\text{mm}$ 、 $50\text{mm}$ 、 $80\text{mm}$  および  $120\text{mm}$  を中心に段階的に変化する。発育初期におけるサケの発育段階はこの大きさにおいてほぼ区分され得るようで、各形質特性を総合すると、卵 (egg)、仔魚 (alevin)、稚魚 (fry)、幼魚 (fingerling)、若魚 (young)、成魚 (adult) の各期とし、稚魚と幼魚を含めて幼稚魚 (juvenile) とすることができる。以下に、自由生活に移行する仔魚から幼魚までの初期発育期の特性を説明する。

#### (1). 仔魚期 Alevin period

ふ化から浮上までの発育期に当る。体長は  $20\sim 38\text{mm}$  で、ふ化直後からふ化後ほぼ  $40$  日までの期間がこの期に入る。卵黄をエネルギー源とし、この間に頭部の発達、膜鰭の発達と退行、消化管の形成、著しい軟骨化などが観察され、形態の変化と各機能の分化が著しい発育期である。

#### (2). 稚魚期 Fry period

浮上から初生鱗形成までの発育期で、体長は  $38\sim 50\text{mm}$  に及ぶ。ふ化後  $40$  日から  $60$  日までの期間がこれに相当し、遊泳・摂餌行動の開始、胃の形成完了と肝臓の移動、鰭条数の定数化、初生鱗の形成、軟骨化の完了と化骨の開

始、parr markの顕在化など、形態的には遊泳機能と摂餌機能の基本型を呈する。この期は内部栄養期から外部栄養期への転換期に相当するとみなされる。

### (3). 幼魚期 Fingerling period

前期：初生鱗形成から尾骨の化骨完了までの発育期をいい、体長は50～80mmに及ぶ。ふ化後60～110日の期間に当り、膜鰭の消化、消化管の完成、各体部分長比の安定など、摂餌機能と遊泳力が著しく強化される発育期に相当する。

後期：前期に引きつづき、ふ化後110～180日の期間で、体長は80～120mmに及ぶ。この期では尾骨の化骨完了から骨格系の完成がみられ、鰭の分節の定数化、外部形態の完成、顕著なスモルト化、背鰭頂部と尾鰭端部の黒化が発育の特性で、後期幼魚期までにサケは遊泳機能を十分に活性化し、強固な体支持構造を呈するようになる。

以上に示した各期の特性を一括して模式的に表わしたのがFig. 19である。

## Ⅲ. 仔魚期の生活様式

サケは恒温で低溶存酸素量を備えた湧水あるいは伏流水の浸透する砂礫質の河床に産卵場を形成する(小林, 1968)。これは、サケは卵膜がうすく、呼吸代謝に関与するカロチノイド系色素が多く、卵黄と鰭の襞の血液循環系が著しく発達しており、ふ出後でも低酸素量下で十分生存しうる(Nikolsky, 1964)ことに起因する。このような状況下の砂礫床下で、卵期を終えた仔魚は外部栄養に依存する稚魚期に至るまでの間に骨格系、消化器系、あるいは運動機能系の体制に著しい発達をとり外部栄養を獲得するための体制の進展をもたらし、これらの体組織の造成やこれをもたらしのための代謝活動は全て内部



栄養である卵黄の持つ物質とエネルギーに依存している。生物にとっての温度は代謝活動を支配する重要な要因の一つであることはよく知られているが、代謝活動のためのエネルギー量を全て内部栄養に依存している仔魚期の生活にとっては、生息水域の水温条件がきわめて大きな支配要因となっていることは想像に難くない。この章では、このような意味から、天然産卵のみられる河川での仔魚期の生息場所である産卵の水温条件と、この条件下での卵黄エネルギーの支出と個体の発育との関連をとり上げた。

### 1. 生息場の水温

サケの天然産卵が観察された北上川水系の二股川において、冬期から春期まで（1～6月）の水温条件をみた結果がFig. 20にまとめてある。サケの天然産卵は二股川の飯土井付近（Fig. 20A, St.3）で行なわれている。二股川は北上川の河口より約40km上流で北上川本流に合流する流路延長約22kmの小河川であり、冬期間の渇水時には河川勾配の変曲点付近（Fig. 20B）で河川水が伏流浸透して、一時的に河床が露出するが、その下流500～600mの飯土井付近で再び伏流水として湧出して天然産卵場を形成している。二股川の最上流域はAa型の河川型（可見, 1944）の切通（St.1）、中流に位置しAa-Bb移行型の河川形を呈する著木（St.2）および伏流水の湧出部でBb型の河川形である飯土井（St.3）において、1980年1～6月、水温と流量を測定した。その結果をフライモグラフにまとめたのがFig. 20Cである。水温は河川勾配の変曲点を境にして上流では1～2月までが1～2℃、3月以降は5℃より徐々に水温の上昇がみられ、4月にはほぼ9℃に達する。これに対して伏流水が湧出し、サケの

産卵場となっている飯土井における水温は1月から4月までが9~12℃の恒温状態を維持している。しかし、飯土井の水温は上流からの融雪増水によって一時的に低下したり (Fig. 20D)、5月以降は陽光と気温の増加に伴って16~20℃に昇温し、通常の河川にみられるのと同じの水温条件となる (Fig. 20C)。このような水温条件のなかで注目すべきことは、仔魚期までの生息空間である産卵床の水温が湧水または伏流水により安定した10℃前後の条件で維持されていることであり、ふ出した仔魚期個体はこの安定した比較的高い水温条件下で体組織の造成や体成長を行い浮上するまでの時間を送っている。

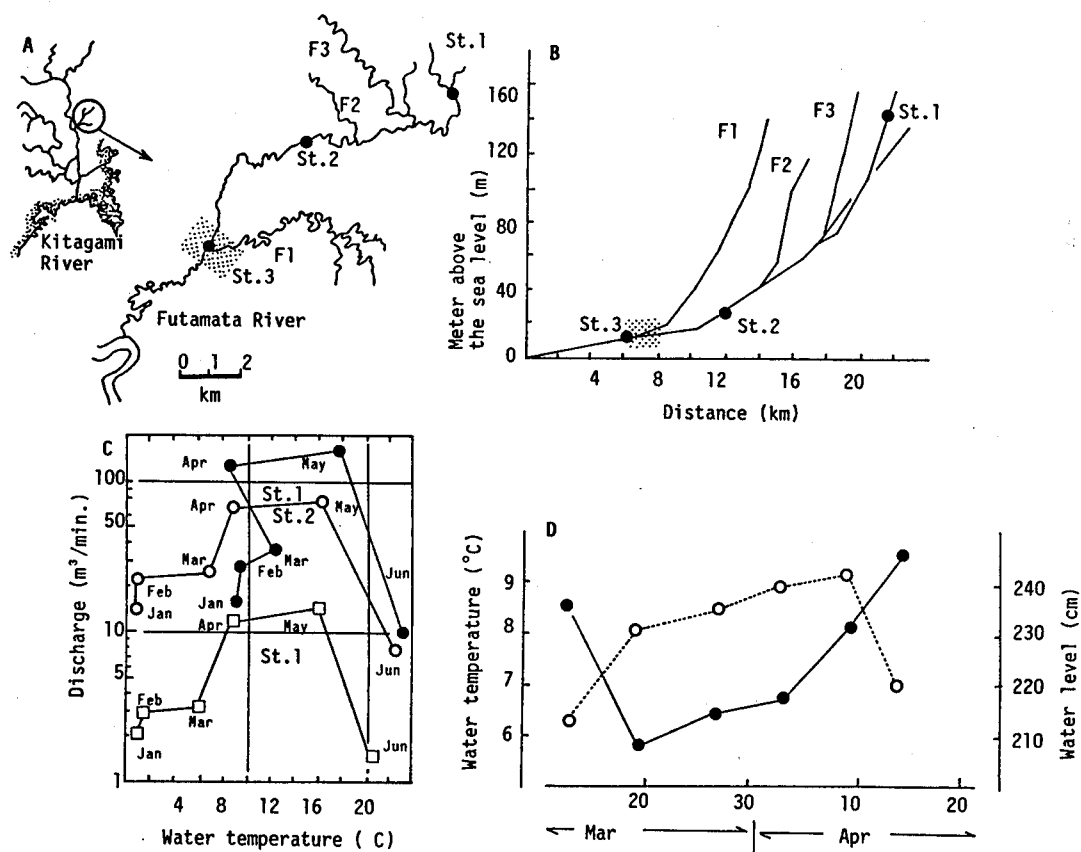


Fig.20. Maps showing examination points (A), geographic section (B) in the Futamata River, relationships between water temperature and discharge during January to June in 1980 (C), and changes of water temperature (solid circles) and water level (open circles) at Idoi (St.3) during March to April in 1984. Shaded region indicates gushing point of the intragravel water

## 2. 卵黄の消費と成長

サケは浮上するまでエネルギー源として卵黄を利用して発育する。卵黄の吸収時間は生息環境により異なり、流れの早い場所や水温の高い生育環境におかれたほど短縮され、浮上時の大きさは小型となる(小林, 1966; Heming, 1982)。従って、浮上までの卵黄によるエネルギー支出はその後の発育と深い関わりをもつもので、浮上後の自由遊泳生活期の生残に強く関連すると考えられる。

1983年11月9日大川に溯上した雌親魚(体長75.4 cm, 体重4.98 kg)の受精卵をふ化直前の12月25日に各実験区に収容し、卵黄吸収、エネルギーの支出および体成長との相互関連を検討した。実験区は自然の産卵床を模倣した15 cm砂利埋没区(15 GR), 5 cm砂利埋没区(5 GR), 水深22 cmのふ化槽区(I)および養魚池の流水区(C)である。水温は二股川の自然産卵床の水温にならって実験期間中 $11.5 \pm 0.1^{\circ}\text{C}$ に保った。なお、実験区内の溶存酸素量は15 GR区が $3.23 \pm 0.02 \text{ ml/l}$  ( $n=5$ ), 5 GR区が $3.46 \pm 0.04 \text{ ml/l}$  ( $n=8$ ), I区が $3.88 \pm 0.03 \text{ ml/l}$  ( $n=5$ ), そしてC区が $4.37 \pm 0.01 \text{ ml/l}$  ( $n=5$ )である。

各区から1回につき20個体をとりに出し、そのうち10個体は生鮮時に体長と総体重(卵黄重量含む)を測定し、その後卵黄を除去して体重を測定した。さらに、それらを $110^{\circ}\text{C}$ 、24時間で乾重量を称量した後、Y-H改良B型燃研式断熱熱量計によりカロリー一価を測定した。

得られた結果を一括したのがFig. 21である。各区ともふ化後38日までに仔魚の浮上が確認された。浮上時における体長と魚体の乾重量は各実験区間に差がみられず、ほぼ39 mmおよび62 mgであった(Fig. 21, A2, A3)。各区とも、ふ化18日以後(体長30 mm以上)は、卵黄の吸収、乾重量や体長の増加はともにふ化後日数にほぼ比例してなされ

るが、浮上後の体の乾重量は外部栄養を摂取しているC区で浮上前の増加率を保っているのに対し、他区では微増するにとどまっている (Fig. 21, A2)。

体の含有熱量はいづれの実験区においても経過日数にともない増加をたどっている (Fig. 22, B1-B4)。ふ化時における卵黄を含めた1個体当りの総熱量と浮上時におけるその総熱量との差はこの期間の代謝活動により消費されたエネルギー量であり、また、浮上時における総熱量と体のみの熱量の差は残存卵黄のエネルギー量に当る。両者は、それぞれ、15GR区で107 cal/個体と226 cal/個体、5GR区で153 cal/個体と116 cal/個体、I区で80 cal/個体と202 cal/個体、そしてC区で136 cal/個体と164 cal/個体を示した (Fig. 21, B1-B4)。このことは、埋没深度の深い仔魚 (15GR区) は埋没深度の浅い仔魚 (5GR区) に比べて代謝活動が抑制された結果として、卵黄の消費エネルギー量が少なく、浮上時の残存エネルギー量が多いことを現わしている。同様のことは流水状態のC区と静水状態のI区との比較においても認められ、自然産卵床で卵が20~30cm埋蔵される条件 (佐野, 1959; 小林, 1968) は卵黄吸収時の運動による消費エネルギーの抑制に寄与していることが示唆される。

以上、サケはふ化後18日頃より発育速度が急速に高まり、浮上時は卵黄の残存エネルギー量が25~30%の時に相当することが明らかとなった。それ以降、外部からエネルギー源が得られない場合は体組織の拡大がほとんどみられないのに対して、浮上時から直ちに摂餌を開始した場合には体組織の拡大がみられる。従って、浮上時において、卵黄の残存として蓄積されているエネルギーは活動代謝のためのエネルギーとして利用され、サケが外部栄養へエネルギー源を転換できない場合には発育速

度は急速に減少するとみなされる。また、サケは、浮上期まで砂利埋没によって運動が制約された環境下で消費エネルギーを最少限にとどめ、高い残余エネルギーをもって浮上することは浮上後の外部栄養の獲得にきわめて有利な条件となることが示唆される。

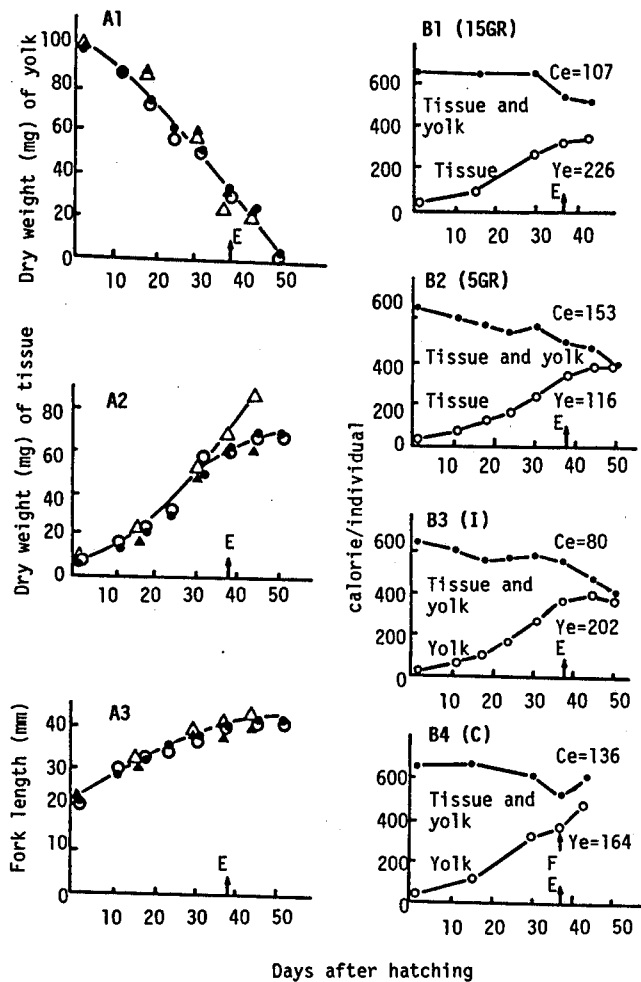


Fig.21. Changes of yolk absorption (A1), tissue (A2), fork length (A3) and calories of tissue and yolk (B1-4) in the developmental process. ▲(15GR): gravel redds in depth of 15 cm, ○(5GR): gravel redds in depth of 5 cm, ●(I): incubator, △(C): current rearing pond, E: emergence, F: feeding, Ce: consumption energy to emergence, Ye: energy of remained yolk at emergence

#### Ⅳ. 稚魚期の生活様式

産卵床から浮上後の淡水期におけるサケの生活期間は、同じサケ属のサクラマス、ギンザケ、ベニザケおよびマスノスケにみられる通常1～2年間、稀に3～5年間に對し著しく短かく、浮上後直ちに降海行動へ転ずる(Hoar, 1951; Neave, 1955; McDonald, 1960; 小林, 1964; 小林・石川, 1964)。この間サケ稚魚の分散移動は、サケが浮遊性海産魚と異なり浮遊生活期がないこと、昼間は流れに定位し夜間に河川を降下すること、その移動もある流速の範囲に限られること(Neave, 1955; 小林, 1964; McDonald, 1960)から河川環境条件下での流れによる受動的な側面ばかりではなく、生活空間や餌の獲得のための環境選択的な能動的側面も大きいことが示唆される。

サケの稚魚期は、形態的には前章で示したように鰭条数が定数に達し、消化器系とほぼ機能化しているものの、各体部分長の成長比はまだ安定せず、内部骨格では軟骨の形成段階であり、分化途次の發育期に相当する。本章は稚魚期におけるサケの生活環境、成長、分布および概餌に関する生態学的諸知見を明らかにすることに焦点をおいた。

##### 1. 生活領域としての河川環境

サケは、産卵床から浮上した後、短い期間ではあるが河川および河口に滞留する特性をもっている(Neave, 1955; 小林・原田, 1966, Levy and Northcote, 1982)。ここでは、稚魚期の生活領域である河川の環境について、稚魚の生活に直接関連する事項を選んで検討した。

水温と融雪増水：生物にとっての温度は代謝活動を支配する重要因子の1つであり、従って、その高低や変動が生物の發育や代謝の速度に影響を及ぼすのは当然であ

る。サケの自然産卵が観察された北上川支流二股川における1980年1～6月の水理条件は、(1)渇水期の冬期間(1～2月)の水温は上流域(St. 1～2)では1℃台と低い反面、伏流水の湧出部にあたる下流域(St. 3)では9～10℃の高水温で恒温状態を保つこと、(2)3月下旬以降の融雪増水期には融雪水により断川部が通水し、それまで恒温であった伏流水の湧出域(St. 3)の水温は低下すること、(3)その後は上流からの流水と気象の影響により変動支配されることはすでに示したところである(Fig. 20)。

このように、サケの産卵場および仔魚期の生息場は、湧水あるいは伏流水の湧出部に相当するために冬期間においては水温が高く比較的安定した環境条件となっているが、増水期になると大量の融雪水の影響を受けて生育環境が著しく変化することがうかがわれる。したがって、産卵床から離脱した稚魚は融雪増水の影響による水温変化の著しい環境条件下で河川生活を送る結果となる。融雪増水の著しい北海道東部の十勝川における稚魚の降海時の河川環境をみると、1975年は1976年に比較して4～5月の融雪増水が著しく大きく、そのため4～5月の河川水温は1976年に比べて0.6～10.2℃低く、下流域の濁度も著しく高い傾向がみられる(Fig. 22)。このように、融雪増水は水温をはじめとする河川の環境条件を変え、直接的あるいは間接的にサケの河川生活に影響を及ぼすとみなされる。

底生動物と流下動物：河川においてサケ稚魚が流水中を流下する動物、特にユスリカ類を餌としてよく利用することは小林ら(1964, 1968)や帰山ら(1978, 1979)によってすでに報告されている。これら流下動物は底生動物や落下昆虫に由来しており、その現存量は構成する種の

羽化などの生態的要因や融雪増水などの自然環境要因、さらには砂利採取や河川工事などによる河床破壊や濁りの増加といった人為的要因によって変化する。流下動物とその供給源の1つである流下に至らない底生動物の春期における量変動と種組成の変化を1977年の十勝川と1980年の北上川支流二股川の瀬における25×25cm方形枠採集および淵頭における口径25×25cmのサバーネット採集にもとづいて検討してみた。材料は10%ホルマリン溶液で固定した後、科ごとに分類し、個体数と湿重量を計測した。

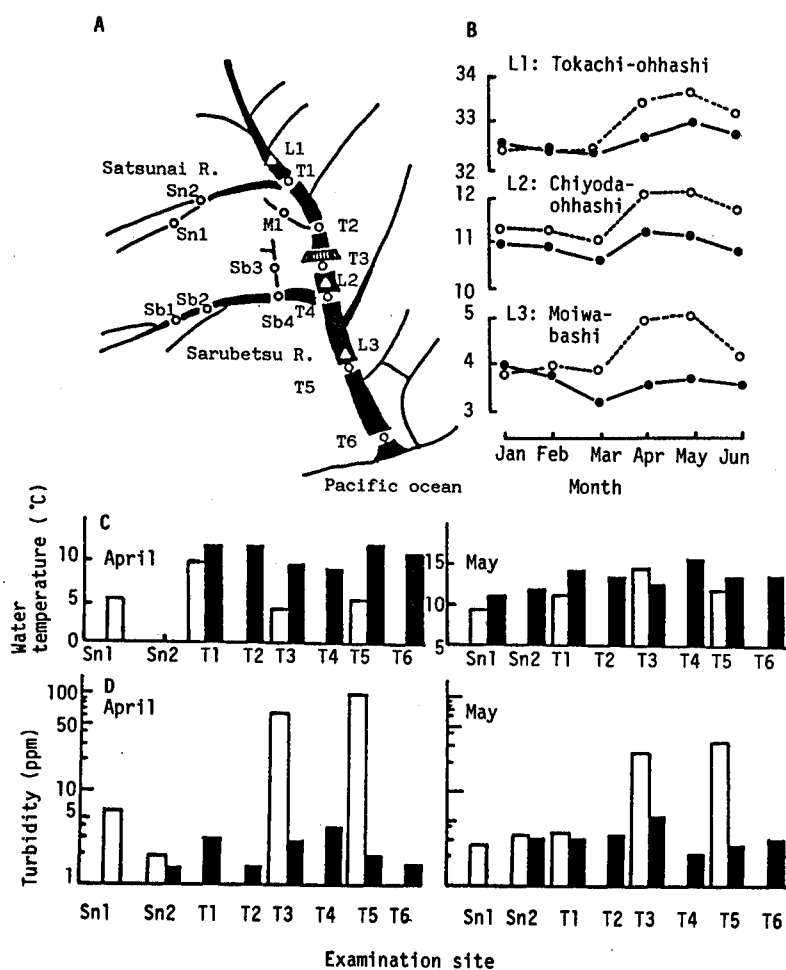


Fig.22. Map showing examination sites (A), water level (B), water temperature (C) and turbidity (D) in the Tokachi River during the spring of 1975 (open) and 1976 (solid)

十勝川における底生動物の現存量 (Fig. 23A) は融雪増水盛期の5月に少なく、増水期直前の3月下旬と増水終息期の6月以降に多い傾向がうかがわれる。各採集定点毎の底生動物の種組成と個体数から資源マトリックスを作成し、Colwell and Futuyma (1971) の相対相互情報量を求めたのが Table 2 である。なお、相対相互情報量を構成する  $M(X)$  は資源の多様性を、また  $M(Y)$  は種の多様性を示しており、資源マトリックスが完全に均一の場合は0、ある種による完全な独占の場合には1となる (Colwell and Futuyma 1971)。表から明らかのように、種多様性に関与する  $M(Y)$  および資源の多様性を示す  $M(X)$  とともに各定点間であまり大きな差は認められない。しかし、 $M(X)$  は十勝川本流 (T1-T4) と他定点とでは質的に異なり、増水の著しい十勝川本流では、ほぼ常時主にユスリカ類とクロカワケラ類からなる単純な種組成に起因して低い  $M(X)$  となっている。一方、増水や濁りが著しくない支流の猿別川上流域 (Sb1) では造網型の生活形を示すヒゲナガカワトビケラ類が優占する場合が多く、現存量および出現数も多く、さらに相対相互情報量が最も低く、常に出現種組成の均一性が高いことがうかがえる。

十勝川の流下動物は比較的単純な種組成を示し、ほとんどの場合、ユスリカ類が優占している。ユスリカ類の他には蜉蝣目のフタオカゲロウやヒラタカゲロウ類、襀翅目のクロカワケラ類、双翅目のカバンボ類、そして陸性の落下昆虫が比較的多く出現している。また、種多様性に関連する  $M(Y)$  は各定点間であまり大きな差が認められないが、資源の多様性を示す  $M(X)$  は十勝川本流 (T1-T4) が他定点に比べて著しく高い傾向にある。このことは融雪増水の著しい十勝川本流では採集回毎に種組

成が変化したり、遊泳型や匍匐型などの生活形を示すカゲロウ類が支配的となることに起因する (Table 3)。流下動物量は増水期直前の3月下旬に最も多く、融雪増水期 (4~5月) に減少して最低となり、その後、落下昆虫や蜉蝣目の羽化成虫が添加される6月以降に再び増加する (Fig. 23B)。

北上川支流二股川における河床に見出される底生動物と流水中に見出される流下動物の種組成についても十勝川と同様な変化がみられた。すなわち、底生動物の現存量は冬期間 (1~2月) に最も多く、3~5月の春期に減少し、6月以降再び増加する。一方、流下動物につい

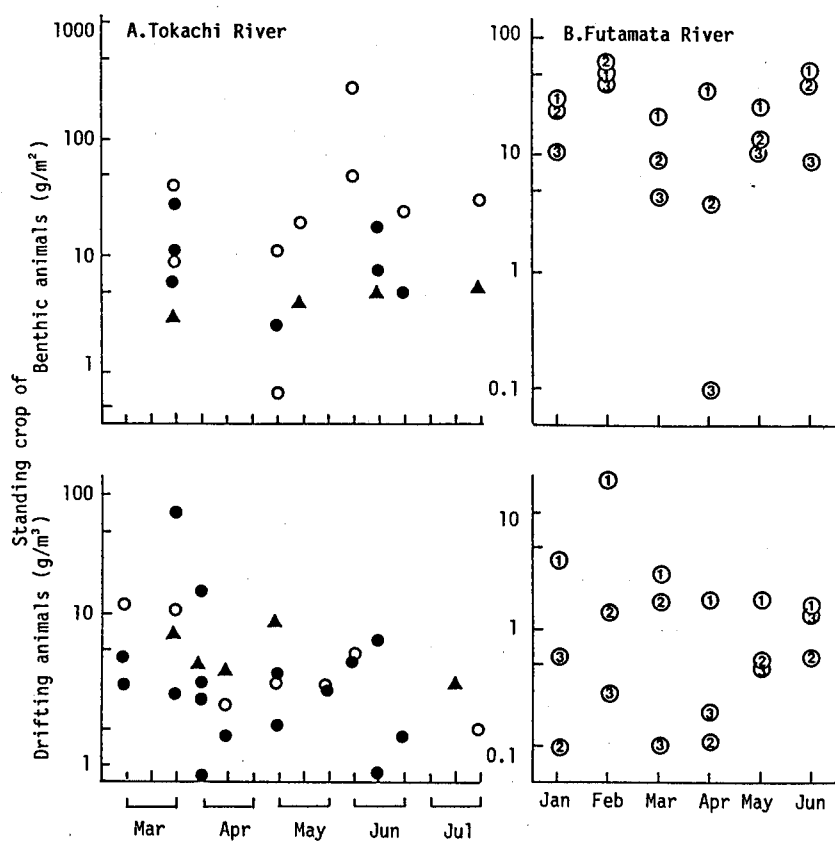


Fig.23. Seasonal changes in standing crops of benthic animal and drifting animal in the Tokachi River (A) and the Futamata River (B). Numbers in circle are shown in Fig.20A. Triangles, open and shaded circles indicate the Nuppuke, Sarubetsu and Tokachi River

Table 2. Benthic animals collected by Suber net with 25x25 cm quadrate in the Tokachi River System during the spring of 1977

| STATION                      | T-1  |       |      | T-2  |       |      | T-3  |      |       | T-4  |      |      | Sn-1 |       |      | Sb-1 |       |      | Sb-2  |      |      | Sb-3  |      |      |       |      |      |
|------------------------------|------|-------|------|------|-------|------|------|------|-------|------|------|------|------|-------|------|------|-------|------|-------|------|------|-------|------|------|-------|------|------|
| DATE                         | 4/5  | 5/23  | 6/6  | 3/22 | 4/5   | 5/9  | 6/20 | 3/9  | 4/5   | 5/10 | 6/20 | 3/9  | 3/23 | 4/6   | 6/21 | 3/22 | 4/19  | 5/9  | 3/25  | 5/11 | 6/22 | 3/23  | 5/21 | 6/21 | 3/33  | 4/20 | 6/26 |
| EPHEMEROPTERA                |      |       |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |      |       |      |      |       |      |       |      |      |       |      |      |       |      |      |
| Ephemeridae                  | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 7.2  | -     | -    | -    |
| Oligoneuriellidae            | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -    | -     | 1.6  | 16.3 | -     | -    | -    |
| Paraleptophlebia             | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | 2.0  | 7.3   | -    | -    | 5.0   | 2.4  | -    | -     | -    | -    |
| Ephemerellidae               | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 0.3  | -    | -     | -    | 21.0 | -    | -    | -     | 17.6 | -    | -     | -    | 18.8  | 15.9 | 6.2  | -     | 16.1 | -    | 0.5   | -    | 27.5 |
| Baetidae                     | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 0.7  | 4.2  | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -    | 18.3  | 9.8  | 5.4  | -     | -    | 4.2  |
| Siphonuridae                 | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | 27.7 | 42.6 | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    |
| Ecdyonuridae                 | -    | 6.6   | -    | -    | -     | -    | 6.4  | -    | -     | -    | 47.4 | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 4.6   | 0.4  | 1.1  | -     | 24.7 | 0.9  | -     | -    | 7.0  |
| PLECOPTERA                   |      |       |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |      |       |      |      |       |      |       |      |      |       |      |      |       |      |      |
| Leuctridae                   | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 3.1   | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    |
| Capniidae                    | 28.6 | -     | 16.3 | 7.4  | 3.7   | -    | -    | 20.8 | 37.4  | -    | -    | 19.1 | 25.2 | 42.9  | -    | 25.1 | -     | -    | -     | -    | -    | 22.5  | 28.2 | 5.4  | -     | -    | -    |
| Perlodidae                   | -    | -     | 9.1  | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 7.0   | 3.8  | 5.3  | 0.8   | -    | -    | -     | -    | -    |
| Chloroperlidae               | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 0.6   | -    | -    | -     | -    | -    | 2.3   | -    | -    |
| TRICHOPTERA                  |      |       |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |      |       |      |      |       |      |       |      |      |       |      |      |       |      |      |
| Rhacophilidae                | -    | -     | -    | 0.3  | 0.5   | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 3.5   | 31.3 | 25.3 | -     | -    | -    | -     | -    | -    |
| Hydropsychidae               | -    | -     | 20.0 | -    | -     | -    | -    | 11.3 | -     | -    | -    | 8.5  | -    | -     | 20.6 | 1.0  | -     | 1.2  | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 1.4  |
| Limnophilidae                | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | 5.3  | -     | -    | 1.1  | -     | -    | -    | 0.4   | -    | -    |
| Stenopsychidae               | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 31.3  | 2.0  | 35.9 | -     | -    | -    | -     | -    | -    |
| Polycentropidae              | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 0.2   | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    |
| Sericostomatidae             | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 0.3   | 0.5  | 0.1  | -     | -    | -    | -     | -    | -    |
| COLEOPTERA                   |      |       |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |      |       |      |      |       |      |       |      |      |       |      |      |       |      |      |
| Sialidae                     | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 0.1   | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    |
| Elmidae                      | -    | 1.3   | -    | -    | 0.3   | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 0.1   | 3.9  | 2.3  | -     | -    | -    | -     | -    | -    |
| Lyttiscidae                  | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | 1.1   | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    |
| DIPTERA                      |      |       |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |      |       |      |      |       |      |       |      |      |       |      |      |       |      |      |
| Chironomidae                 | 65.1 | 26.3  | 46.4 | 91.5 | 92.4  | 43.6 | 5.4  | 63.7 | 57.6  | 100  | 31.6 | 44.7 | 30.5 | 57.1  | 29.4 | 73.9 | 94.0  | 73.7 | 0.6   | 35.4 | 20.8 | 47.6  | 12.2 | 18.0 | 90.2  | 81.5 | 34.6 |
| Tipulidae                    | 5.5  | -     | -    | 0.8  | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | 1.7  | -     | -    | -    | 1.1   | -    | 22.4  | 6.8  | 1.9  | -     | -    | -    | 6.5   | -    | 19.0 |
| Ceratopogonidae              | -    | -     | -    | -    | -     | 5.1  | 2.0  | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    |
| Psychodidae                  | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    |
| Simuliidae                   | 0.8  | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | 0.8  | -     | -    | -    | 5.8   | -    | -    | -     | -    | -    |
| OTHER ANIMALS                |      |       |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |      |       |      |      |       |      |       |      |      |       |      |      |       |      |      |
| Hydrachnellae                | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | 2.0   | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    |
| Tubificidae                  | -    | -     | -    | -    | 0.7   | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | 14.8 | -    |
| Gordioidea                   | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 0.1  | 3.7   | -    | -    |
| Pisces                       | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -    | 5.0   | 46.8 | -    | -     | -    | 6.3  |
| Terrestrial insects          | -    | 65.8  | 8.2  | -    | 2.4   | 51.3 | 85.2 | -    | 3.0   | -    | -    | -    | -    | -     | 32.4 | -    | 3.8   | 13.0 | 0.1   | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    |
| Standing crop (mg)           | 126  | 76    | 110  | 1996 | 988   | 78   | 298  | 168  | 99    | 23   | 19   | 47   | 115  | 21    | 34   | 310  | 186   | 246  | 2452  | 1274 | 3231 | 120   | 255  | 111  | 963   | 27   | 142  |
| Relative mutual information: |      |       |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |      |       |      |      |       |      |       |      |      |       |      |      |       |      |      |
| M(X)                         |      | 0.383 |      |      | 0.285 |      |      |      | 0.230 |      |      |      |      | 0.422 |      |      | 0.162 |      | 0.221 |      |      | 0.401 |      |      | 0.334 |      |      |
| M(Y)                         |      | 0.284 |      |      | 0.424 |      |      |      | 0.217 |      |      |      |      | 0.358 |      |      | 0.227 |      | 0.150 |      |      | 0.202 |      |      | 0.223 |      |      |

Table 3. Drifting animals collected by Surber net with 25x25 cm quadrat for a half hour in the Tokachi River System during the spring of 1977

| STATION                      | T-1  |       |      | T-2  |       |      | T-3  |       |      | T-4   |      |       | Sn-1 |      | Sb-1  |      |      | Sb-2 |       |      |      |      | Sb-3  |      |      | Sb-4 |       |
|------------------------------|------|-------|------|------|-------|------|------|-------|------|-------|------|-------|------|------|-------|------|------|------|-------|------|------|------|-------|------|------|------|-------|
| DATE                         | 3/25 | 6/9   | 6/25 | 3/22 | 5/9   | 6/20 | 2/22 | 6/20  | 3/23 | 5/10  | 3/22 | 6/20  | 3/25 | 4/14 | 5/11  | 6/8  | 3/3  | 3/23 | 4/20  | 5/10 | 5/24 | 6/7  | 3/22  | 4/5  | 4/20 | 3/23 | 4/20  |
| EPHEMEROPTERA                |      |       |      |      |       |      |      |       |      |       |      |       |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |
| Ephemeridae                  | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | 107  | -     | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | 3.4   | 5.9  | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     |
| Paraleptophlebia             | -    | 3.7   | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | 0.3   | -    | -    | 0.5   | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     |
| Ephemerellidae               | -    | 1.1   | 11.5 | -    | -     | 25.8 | -    | 33.3  | -    | 31.3  | -    | 28.8  | -    | -    | -     | -    | 2.7  | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     |
| Baetidae                     | -    | 7.3   | 2.2  | 30.5 | 72.7  | 2.4  | -    | 6.1   | -    | -     | -    | 28.8  | -    | -    | -     | -    | 0.3  | 0.2  | 7.9   | -    | 3.8  | 5.2  | -     | -    | -    | -    | -     |
| Siphonuridae                 | -    | 76.8  | 10.5 | -    | -     | -    | -    | -     | 55.4 | -     | 30.0 | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | 26.9 | -     |
| Ecdyonuridae                 | 0.3  | -     | 51.4 | 0.3  | 18.2  | 7.9  | 1.6  | 31.6  | 3.1  | 3.1   | 3.5  | 3.3   | -    | -    | -     | 3.2  | 0.3  | -    | 2.2   | 5.9  | -    | 47.1 | -     | -    | -    | -    | 88.8  |
| PLECOPTERA                   |      |       |      |      |       |      |      |       |      |       |      |       |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |
| Nemouridae                   | -    | -     | -    | 0.3  | -     | -    | -    | -     | -    | -     | 0.6  | -     | -    | -    | -     | 0.2  | 1.0  | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     |
| Leuctridae                   | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -     | -    | -    | 1.1   | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     |
| Taeniopterygidae             | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -     | -    | -    | 1.5   | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     |
| Chloroperlidae               | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | 1.5   | -    | 28.9  | -    | -     | -    | 5.4  | 0.9   | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     |
| Capniidae                    | -    | -     | -    | 39.1 | -     | -    | 4.0  | -     | 11.5 | 1.8   | 4.5  | -     | -    | -    | -     | -    | 4.9  | 27.8 | -     | 10.4 | 1.2  | 2.3  | 1.0   | -    | -    | 30.0 | -     |
| Perlodidae                   | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | 1.2  | 16.8  | -    | 40.0 | -    | -     | -    | -    | -    | -     |
| TRICHOPTERA                  |      |       |      |      |       |      |      |       |      |       |      |       |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |
| Rhacophiliidae               | -    | 3.7   | -    | 0.3  | -     | 1.8  | 5.6  | 1.1   | -    | -     | -    | -     | 2.1  | -    | -     | -    | 0.4  | -    | 18.0  | -    | -    | -    | -     | -    | -    | 0.6  | -     |
| Hydropsychidae               | 45.1 | 3.7   | 2.5  | 0.4  | -     | 57.1 | 17.5 | 3.0   | 0.5  | 29.4  | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 1.0  | -    | 14.6  | 6.7  | -    | -    | -     | -    | -    | 0.8  | -     |
| Limnophilidae                | 0.8  | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -     | -    | 11.7 | 7.6   | -    | 2.6  | 1.4  | -     | 28.1 | -    | -    | 4.9   | -    | -    | -    | -     |
| Sericostomatidae             | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -     | 0.7  | 0.2  | 1.1   | 0.2  | 0.3  | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     |
| Polycentropidae              | -    | -     | 5.3  | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     |
| COLEOPTERA                   |      |       |      |      |       |      |      |       |      |       |      |       |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |
| Elmidae                      | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | 0.5  | -     | -    | 0.3   | -    | 0.2  | 0.3   | -    | -    | -    | 7.9   | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     |
| DIPTERA                      |      |       |      |      |       |      |      |       |      |       |      |       |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |
| Chironomidae                 | 2.4  | 3.7   | 15.8 | 27.5 | 6.8   | 5.0  | 11.9 | 23.4  | 14.4 | 1.2   | 61.4 | 30.8  | 97.2 | 79.7 | 58.9  | 1.7  | 85.2 | 65.1 | 29.2  | 5.2  | 55.0 | 44.8 | 93.5  | 97.6 | 100  | 37.1 | 12.0  |
| Tipulidae                    | 8.0  | -     | 0.9  | 0.6  | -     | -    | 25.4 | -     | 3.9  | 2.5   | -    | 7.7   | -    | -    | -     | 0.5  | -    | 0.6  | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     |
| Stratiomyidae                | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | 1.8   | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     |
| Psychodidae                  | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -     | -    | 2.3  | 0.3   | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     |
| Simuliidae                   | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -     | -    | -    | 4.1   | 0.1  | -    | 0.3  | -     | 14.8 | -    | 0.6  | -     | 2.4  | -    | -    | -     |
| OTHER ANIMALS                |      |       |      |      |       |      |      |       |      |       |      |       |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |
| Tubificidae                  | -    | -     | -    | 1.0  | 2.3   | -    | 34.1 | -     | -    | -     | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     | -    | -    | -    | -     |
| Terrestrial insects          | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -    | -     | -    | -     | -    | -     | -    | 0.5  | 23.8  | 94.1 | 2.3  | 3.4  | -     | 23.0 | -    | -    | 0.6   | -    | -    | -    | 4.6   |
| Standing crop (mg)           |      |       |      |      |       |      |      |       |      |       |      |       |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |
|                              | 1717 | 82    | 323  | 698  | 44    | 1193 | 126  | 474   | 385  | 163   | 313  | 299   | 284  | 444  | 659   | 1205 | 701  | 1061 | 89    | 135  | 160  | 172  | 306   | 42   | 11   | 350  | 100   |
| Relative mutual information: |      |       |      |      |       |      |      |       |      |       |      |       |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |      |      |      |       |
| M(X)                         |      | 0.719 |      |      | 0.791 |      |      | 0.712 |      | 0.858 |      | 0.372 |      |      | 0.441 |      |      |      | 0.295 |      |      |      | 0.030 |      |      |      | 0.827 |
| M(Y)                         |      | 0.312 |      |      | 0.290 |      |      | 0.197 |      | 0.229 |      | 0.228 |      |      | 0.482 |      |      |      | 0.300 |      |      |      | 0.055 |      |      |      | 0.287 |

でもトビムシ類が大量に流下する1～2月に最大値が示され、春期(3～5月)に減少し、6月に再び増加するという変動が示された(Fig. 24)。

以上の結果から、春期の河床に定着する底生動物と流下動物の現存量が融雪増水期に著しく減少することは、通常、河川では一般的な現象であると結論される。

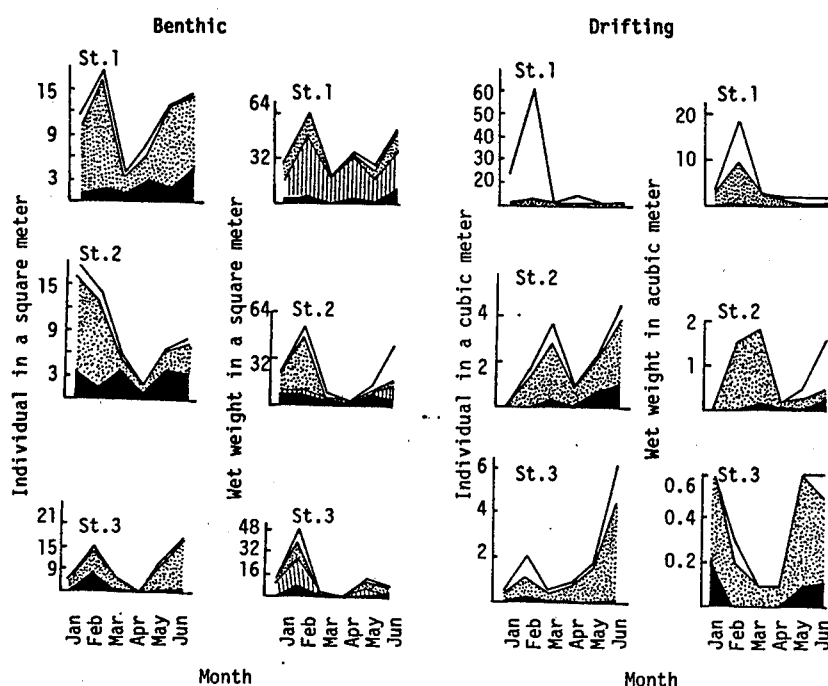


Fig. 24 Standing crops of benthic and drifting animals in the Futamata River during the months of January to June in 1980. ■: Ephemeroptera, ▨: Trichoptera, ▩: Diptera, □: Others

## 2. 河川における成長と分布

河川生活期において、サケ稚魚の多くの個体はほとんど成長することなく、浮上直後に降海行動へ転ずることがこれまで Neave (1955), 小林・原田 (1966), Levy and Northcote (1982) などにより報告されている。しかし、少数ではあるが、河川内で成長し、大型となって遅い時期に降海移動する個体のあることも知られている。

Tyler and Bevan, 1965; ローシル, 1967; Sparrow, 1968; Mason, 1974; 帰山・佐藤, 1979; 真山ら 1983)。ここでは稚魚の河川内における成長と分布との関係を明らかにすることを目的に、天然産卵起源の個体群からなる 1980 年春期の二股川と小泉川の個体(以下、「天然魚」と、人為的に集約的に管理され、大量放流される 1977 年春期の十勝川の人工化放流起源の個体(以下、「放流魚」)および 1983 年と 1984 年の春期に二股川へ放流した鰭切除による標識個体に関して、降海時の大きさ、成長およびそれらと降海移動との関係を明らかにした。

天然魚の成長：伏流水の湧出域で、冬期間の水温の高い二股川の飯土井 (Fig. 20) では、すでに 1980 年 1 月 17 日に卵黄が腹腔内に僅かに残存 (7mg) している個体が採集された。同定点での定期的な採集調査の結果、6 月中旬までに 120 個体の天然魚を採集することができた。この天然魚の採集日毎の体長頻度分布を Fig. 25A に示した。これらの天然魚は浮上時期、採集個体数、体長頻度分布の広がりなどから、早い時期に浮上した少数の同一個体群からなると判断される。体長頻度分布から、冬期間 (1~3 月) では最頻値がほぼ 40mm を示し、この間最頻値の移動はほとんどなく、成長速度が著しく低率であることを示している。しかし、4 月以降になると、成長速度が増加して、体長の頻度分布は 45~50mm と 50~60mm に最頻値をもつ 2 峯を形成するようになり、さらに 5 月中旬以降には 70mm に最頻値をもつ幼魚群のみで、稚魚期に属する個体は全く見出されなくなる。このように、冬期の早い時期に浮上した少数個体からなる個体群は成長速度は低いが、長期間産卵場付近に滞留して成長した後降海するものと判断される。

一方、小泉川では 1980 年 4~6 月に、産卵場付近の鉄

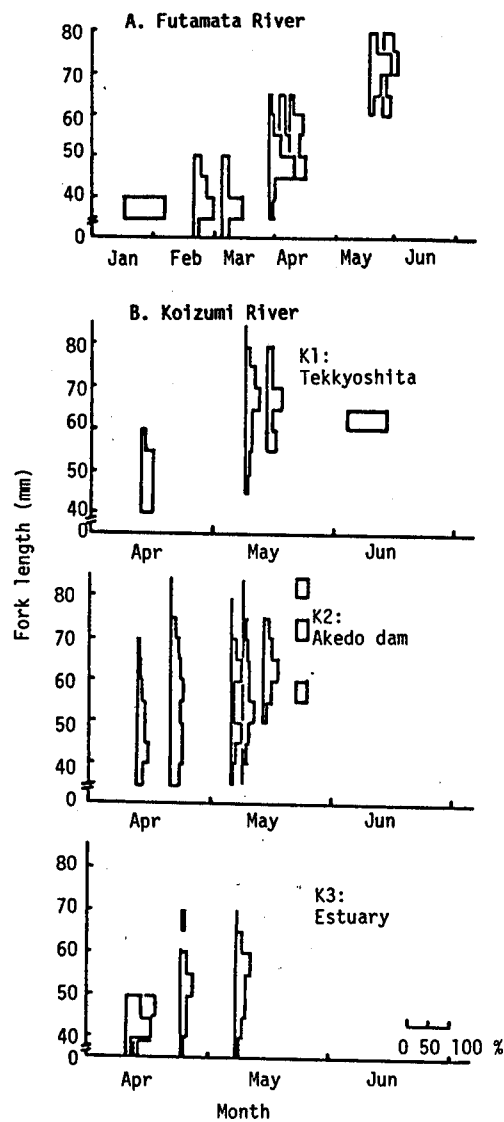


Fig.25. Frequency histograms of fork length in juvenile derived from natural spawning captured in the Futamata River (A) and the Koizumi River (B) during the spring of 1980

橋下で63個体、その1.5km下流の明戸堰堤下で906個体、さらにその2km下流の河口部で102個体の天然魚を採集した (Fig. 25B)。体長頻度分布から、産卵場付近では二股川と同様に長期間滞留していたとみられる体長50mm以上で、65mmに最頻値をもつ幼魚群が大半を占める。それに対して、中流域の明戸堰堤下では体長の変異幅が広く (40~85mm)、5月上旬までは体長50mm前後の個体が76%を占めるが、5月中旬になると体長の最頻度は60mmに移行する。また、河口部では5月上旬まで天然魚が採集されたが、それらは体長50mmまでの稚魚期個体が主体をなしている (約91%)。

以上の事実は、河川内におけるサケの滞留と移動は浮上時期、個体群密度と生息場の環境条件に関係し、早期に浮上した少数個体ほど産卵場付近に長期間滞留するが、ほとんどの個体は浮上後短期間に降海移動することを示唆している。

人工放流魚の成長：1977年春期、十勝川へ放流した人工ふ化に起源をもつ稚魚期個体は約 $55 \times 10^6$ 個体で、各ふ化場からの放流数の時期変動はFig. 26に示した。また、各ふ化場から放流した稚魚の大きさは幕別ふ化場が $38 \pm 2$ mm、札内ふ化場が $40 \pm 3$ mm、そして十勝ふ化場が $39 \pm 3$ mmである。これらの放流稚魚の採集は3~6月の間、本支流10定点において定期的に行い、1,434個体を採集した。

採集魚の定点別体長頻度分布の时期的変異をFig. 27に示した。札内川水系 (Sn1, 2) とその十勝川との合流点 (T1) では十勝ふ化場からの放流魚が主に採集されたが、ふ化場周辺 (Sn1) では、放流時の体長40mm以下の個体がほとんどを占める。ヌップク川と札内川の合流点 (Sn2) や札内川と十勝川の合流点 (T1) では5月中旬までは

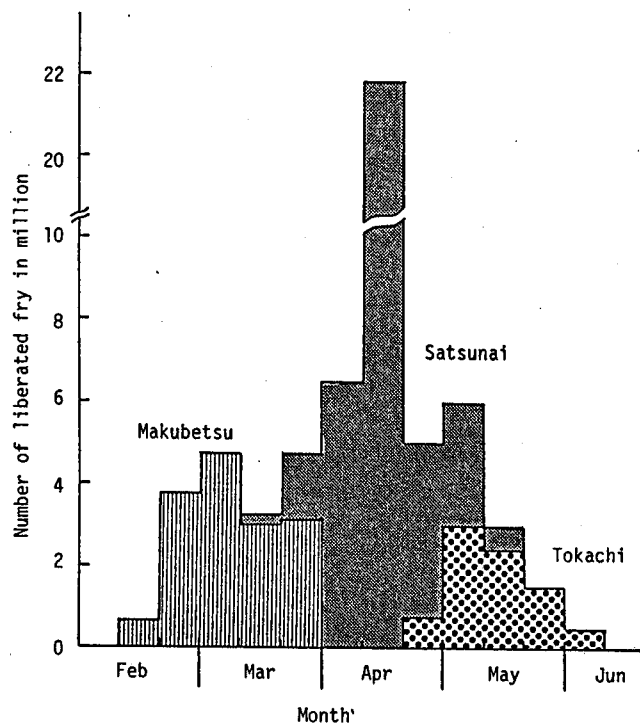


Fig.26. Liberation of fry from the Makubetsu, Satsunai and Tokachi hatcheries in the Tokachi River System during the spring of 1977

ほとんど体長40mm以下の小型個体が占められるが、5月下旬から6月上旬には45~50mmに最頻値をもつ稚魚群のみられるようになる。しかし、6月末には再び放流魚の添加により体長40mmの小型個体が多くなっている。同様の傾向が、採集魚のほとんどが札内ふ化場の放流魚とみなされるメノ川と十勝川の合流点(T2)および千代田堰堤(T3)においても観察される。一方、融雪増水の影響が小さい旧途別川(Sb3)に増水期前(2~3月)に放流した稚魚の一部は体長50mmになるまで滞留し、その下流(Sb4, T4)でも同様の体長頻度分布を示す群の存在がみられる。また、融雪増水の著しい十勝川本流の下流域(T5-T7)では、上流の各ふ化場からの放流時期の違いを反映し、変異幅が広く、多峰分布型の体長頻度分布を示すが、

採集個体の多くは体長50mm以下の小型個体で占められている。

従って、集約的に管理され、大量に放流される人工放流魚の多くの個体はほとんど河川に滞留することなく降海し、河川環境の比較的安定した河川で増水期前に放流された場合、少数の個体のみが河川に若干滞留する傾向にあることがうかがわれる。

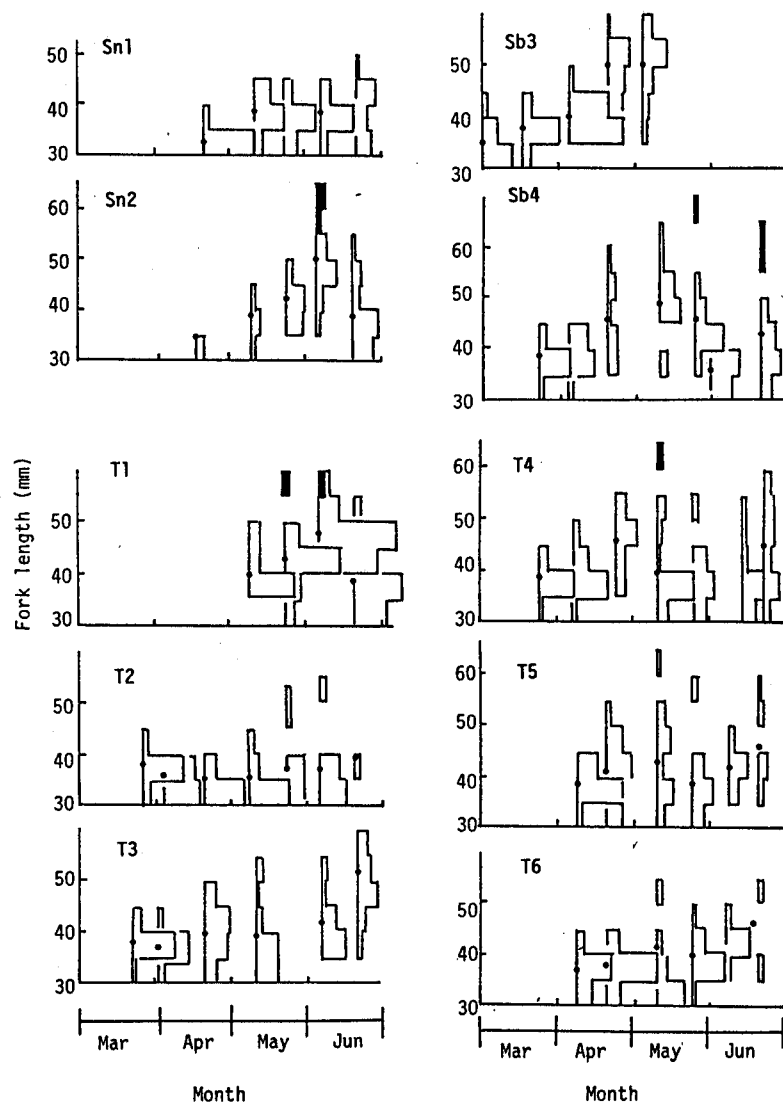


Fig.27. Frequency histograms of fork length in juvenile captured in the Tokachi River during the spring of 1977. Collection sites by the symbols are shown in Fig.22. Black bars and circles indicate juvenile derived from natural spawning and average fork length, respectively

北上川における標識魚の分布と成長：河川においてある個体群の成長過程および分布移動状況を追跡するため、北上川支流二股川から、1983年4月11日に尾鰭上葉切除の体長 $53 \pm 4$  mmの標識魚（以下、Cu群）19万個体を、また、1984年3月8日に脂鰭切除の体長 $51 \pm 4$  mmの標識魚（以下、Ad群）14万個体をそれぞれ放流し、定点で定期的に採集調査を行った。なお、1983年には二股川に無標識の体長 $48 \pm 3$  mmの稚魚約95万個体もほぼ同時期（4月15日）に放流されている。標識魚は1983年には4月12日から5月20日まで、放流点下流1 kmの二股川飯土井（Ki1）、6.5 km下流の北上川と大関川の合流点（Ki2）、13.7 km下流の北上川と羽沢川の合流点（Ki3）、28.0 km下流で感潮域の北上大堰（Ki4）の4定点において、1984年には3月12日から5月1日までの間、上記4定点の外に北上大堰より3 km下流の河北（Ki5）を加えて5定点で、それぞれ、採集された。また、1984年の二股川飯土井（Ki1）においては採集場所を流れの著しく早い瀬（流速1.1 m/sec.）と流れの緩やかな淵（流速0.3 m/sec.）の2ヶ所に分けて標識個体の採集を行った。採集期日ごとの体長頻度分布を示したのがFig. 28である。発育初期のサケの成長は前章で示したように指数曲線によく適合することから、採集期日の平均体長に基づいて、放流の日における標識魚の体長 $L_t$ を求めると、

$$1983\text{年Cu群} : L_t = 53e^{0.0069t}$$

$$1984\text{年Ad群} : L_t = 50e^{0.0042t}$$

が得られる（Fig. 28）。上式より、標識魚の瞬間成長係数は河川水温の低い1984年のAd群が1983年のCu群に比べて低いことがわかる。瞬間成長係数の高い1983年（Cu群）は各定点での再捕状況から河川での滞留期間が短く、特に主群は10日以内に降海したと推測されるのに対し、19

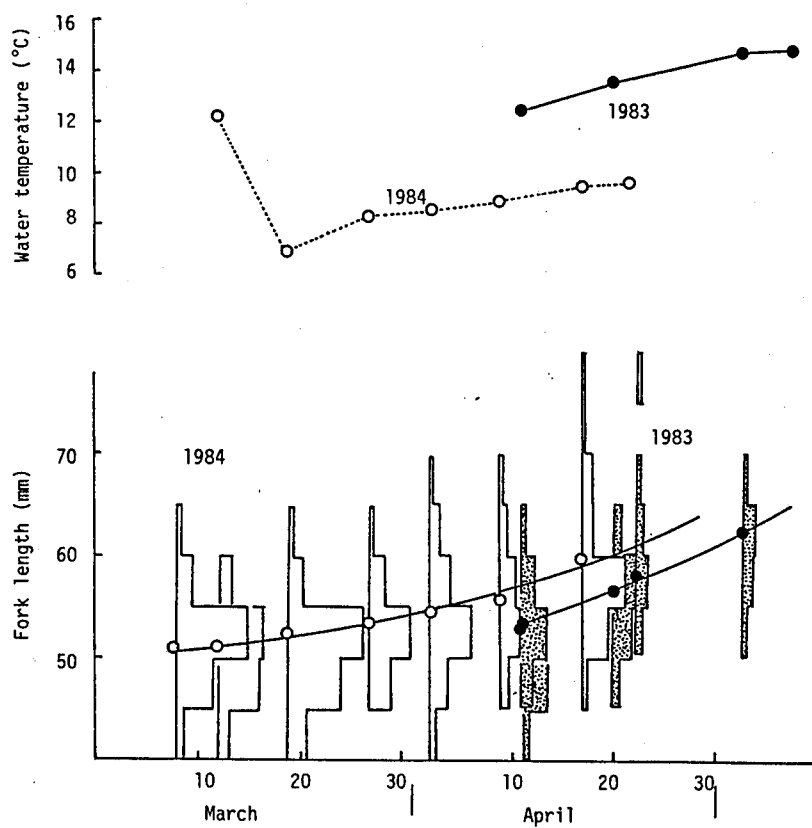


Fig.28. Frequency histograms of fork length in marked juvenile cut upper lobe of caudal fin (Cu; shade) and adipose fin (Ad: open) in the Kitagami River. Water temperature were measured in Iidoi (K11) of the Futamata River

84年 (Ad群) は約1ヶ月余りの比較的長期間河川に滞留している (Table 4)。これらのことと放流時の分布密度が1983年が1984年の7倍であったことから、河川内における稚魚の成長速度は分布密度より水温の影響を受けるのに対し、河川の滞留期間は分布密度によって影響を受けることが示唆される。

河川における稚魚の大きさあるいは成長速度と分布の関係を1984年のAd群について検討すれば、河川の瀬に生息する標識個体の方が淵のものに比べて明らかに大型で (Table 4)、両者に有意な差がみられる ( $p < 0.02$ )。また、標識魚の成長式が指数曲線に適合することから、その瞬間成長係数  $\alpha$  を、

$$\alpha = \{ \log(L_t/L_0) / t \} \times 10^4$$

を求めると、瞬間成長係数  $\alpha$  は Fig. 29 に示されるように放流後の経過日数と放流点からの距離に比例して増加しており、また、淵より瀬に生息する個体の方が高い瞬間成長係数を示している。これらのことは、同一発生個体群であれば、大型で瞬間成長係数の高い個体ほど流れの緩やかな淵から流速の早い瀬へ生息空間を拡大するとともに早期に降海移動へ転じることを明示している。

以上、サケの河川生活期において、天然魚で観察されたように水温や餌動物などの生息環境条件が比較的整った融雪増水期前の早い時期に浮上した少数の個体は産卵場周辺に滞留し、比較的遅い時期に幼魚期に入ってから降海する。それに対して、融雪増水期に集中的に大量放流される人工ふ化放流魚や1983年の二股川における標識魚 (Cu群) で示されたように個体群密度が著しく過剰な場合、ほとんどの個体は浮上後直ちに分散移動するとみなされる。同様の移動行動はサクラマスでも観察されており、水域の種収容力に対して個体群密度が過剰な場合

には分散移動すると考えられている(久保, 1980)

Table 4. Changes of average fork length and body weight with standard deviation in marked juvenile, which were recaptured in the Kitagami River

| Date of liberation | Station                        | Date of recapture | No. | Fork length (mm) | Body weight (g) |
|--------------------|--------------------------------|-------------------|-----|------------------|-----------------|
| 1983,<br>Apr. 11   | Kil:<br>Futamata R.            | Apr. 12           | 19  | 51±5             | 1.35±0.43       |
|                    |                                | Apr. 20           | 4   | 56±3             | 1.64±0.30       |
|                    |                                | May, 2            | 7   | 59±4             | 2.18±0.43       |
|                    |                                | May, 20           | 0   | -                | -               |
|                    | Ki2:<br>Ohzeki R.              | Apr. 12           | 19  | 54±5             | 1.65±0.39       |
|                    |                                | Apr. 20           | 10  | 56±4             | 1.66±0.33       |
|                    |                                | May, 2            | 2   | 63±0             | 2.20±0.01       |
|                    |                                | May, 20           | 0   | -                | -               |
|                    | Ki3:<br>Hazawa R.              | Apr. 12           | 1   | 53               | 1.41            |
|                    |                                | Apr. 20           | 3   | 60±8             | 2.05±0.79       |
|                    |                                | May, 2            | 1   | 70               | 3.77            |
|                    | Ki4:<br>Kitagami-<br>ohzeki    | Apr. 12           | 0   | -                | -               |
|                    |                                | Apr. 20           | 7   | 55±5             | 1.67±0.51       |
|                    |                                | May, 2            | 0   | -                | -               |
| 1984,<br>Mar. 8    | Kil:<br>Futamata R.<br>(Rapid) | Mar. 12           | 32  | 52±4             | 0.92±0.19       |
|                    |                                | Mar. 19           | 33  | 53±3             | 1.06±0.27       |
|                    |                                | Mar. 27           | 28  | 55±4             | 1.10±0.27       |
|                    |                                | Apr. 2            | 25  | 55±5             | 1.35±0.37       |
|                    |                                | Apr. 9            | 9   | 55±4             | 1.27±0.30       |
|                    |                                | Apr. 17           | 33  | 58±3             | 1.58±0.29       |
|                    |                                | Apr. 23           | 6   | 60±4             | 1.91±0.50       |
|                    | Kil:<br>Futamata R.<br>(Pool)  | Mar. 12           | 50  | 49±3             | 0.92±0.12       |
|                    |                                | Mar. 19           | 98  | 50±4             | 0.94±0.26       |
|                    |                                | Mar. 27           | 33  | 51±3             | 0.96±0.17       |
|                    |                                | Apr. 2            | 41  | 51±4             | 0.99±0.23       |
|                    |                                | Apr. 9            | 18  | 55±4             | 1.21±0.24       |
|                    |                                | Apr. 17           | 22  | 56±3             | 1.39±0.24       |
|                    |                                | Apr. 23           | 2   | 56±4             | 1.37±0.36       |
|                    | Ki2:<br>Ohzeki R.              | Apr. 2            | 1   | 54               | 1.22            |
|                    |                                | Apr. 9            | 1   | 54               | 1.17            |
|                    |                                | Apr. 17           | 1   | 63               | 1.88            |
|                    | Ki3:<br>Hazawa R.              | Mar. 27           | 3   | 63±2             | 1.94±0.30       |
|                    |                                | Apr. 2            | 6   | 61±5             | 1.95±0.50       |
|                    |                                | Apr. 9            | 2   | 64±4             | 2.23±0.15       |
|                    |                                | Apr. 17           | 11  | 68±5             | 2.71±0.51       |
|                    |                                | Apr. 23           | 2   | 68±11            | 2.81±1.37       |
|                    | Ki4:<br>Kitagami-<br>ohzeki    | Mar. 27           | 2   | 55±1             | 1.16±0.06       |
|                    |                                | Apr. 9            | 1   | 58               | 1.38            |
|                    |                                | Apr. 9            | 1   | 67               | 2.76            |
|                    |                                | Apr. 17           | 1   | 68               | 2.88            |
|                    | Ki5:<br>Kahoku                 | Apr. 2            | 2   | 63±2             | 1.78±0.30       |
|                    |                                | Apr. 9            | 1   | 65               | 2.48            |

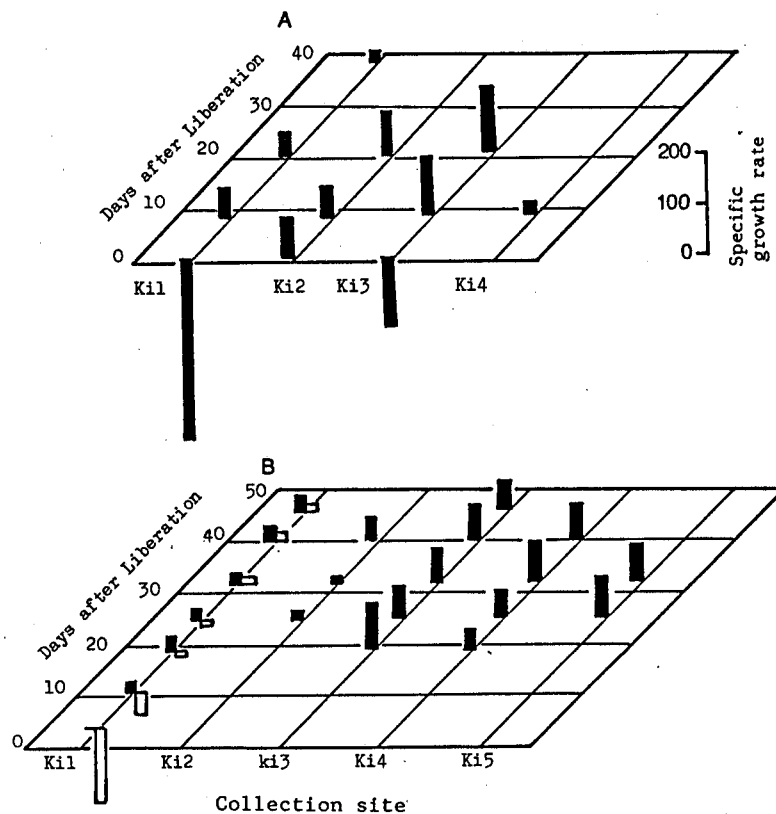


Fig.29. Changes of specific growth rates in marked juvenile, which were recaptured in the Kitagami River during the spring of 1983 (Cu:A) and 1984 (Ad:B). Symbols of collection sites are shown in Fig.14. Specific growth rates in the Futamata River (Ki1) indicate marked juvenile, which were captured in the rapids (shaded) and the pool (open)

### 3. 摂餌

卵黄吸収後の魚類の初期発育段階は、魚が外部の食物摂取へ移ることと関連して、食物関係が主導的となる (Nikolsky, 1964)。また、一般に動物の摂餌行動は物質やエネルギーの収集であり、最適な摂餌方法とは物質およびエネルギーの収入と索餌・摂餌に要する支出との差が正の最大値になるような行動であり (Pianka, 1978)、動物はおかれた空間の規制された生活条件のなかで最適な摂餌行動をとると考えられる。

河川におけるサケ稚魚の食性に関しては、小林ら (1964, 1968)、帰山ら (1978, 1979) の報告があり、稚魚の

胃内容物は流下動物組成と類似し、稚魚に摂餌選択性のみられないことが指摘されている。しかし、稚魚のそのような摂餌方法がどのような生態学的根拠に基づくのか、特に稚魚の摂餌生態と降海移動との関係については必ずしも十分明らかにされていない。本項では、1980年の二股川と小泉川の天然魚と1975～1977年の十勝川の放流魚の食性と胃内容量指数から、河川における稚魚の摂餌生態について検討した。

胃内容量指数 $S_i$  (%) は、サケ属魚類の摂食量が体重の増加に伴って直線的に増加すること (JPF ユーラップ川研究グループ, 1973) から、体重 $W$  (g) と胃内容物重量 $S_w$  (g) より

$$S_i = \{ S_w / (W - S_w) \} \times 100$$

で求めた。また、餌料源である流下動物組成と胃内容物の関係を明らかにするために、両者の類似性に木元 (1976) の重複度指数 ( $C_{\pi}$ ) を、摂餌選択性に Ivlev (1965) の摂餌選択性指数 ( $E$ ) を用いた。

### (1). 食性

二股川におけるサケの胃内容物組成の時期的変化は Fig. 30 に示すように、ユスリカ類が1月を除いて常に優占している。ユスリカ類以外では2月に陸性落下昆虫のトビムシ類、3月初旬に動物プランクトンの Bryocamptus zschokkei などが僅かに胃内に出現した他、4月中旬と6月初旬には遊泳型生活形のヒメフタオカゲロウ、コカゲロウやミズムシ、クロカワケラ類、オナシカワケラ類の幼虫などがその内容である。同様の傾向は1977年春期の十勝川における幼稚魚の胃内容物の時空間変動にもみられ、4月にクロカワケラ類が比較的大量に出現しているが、ユスリカ類が胃内容物の優占種となっているこ

とに変わりない。

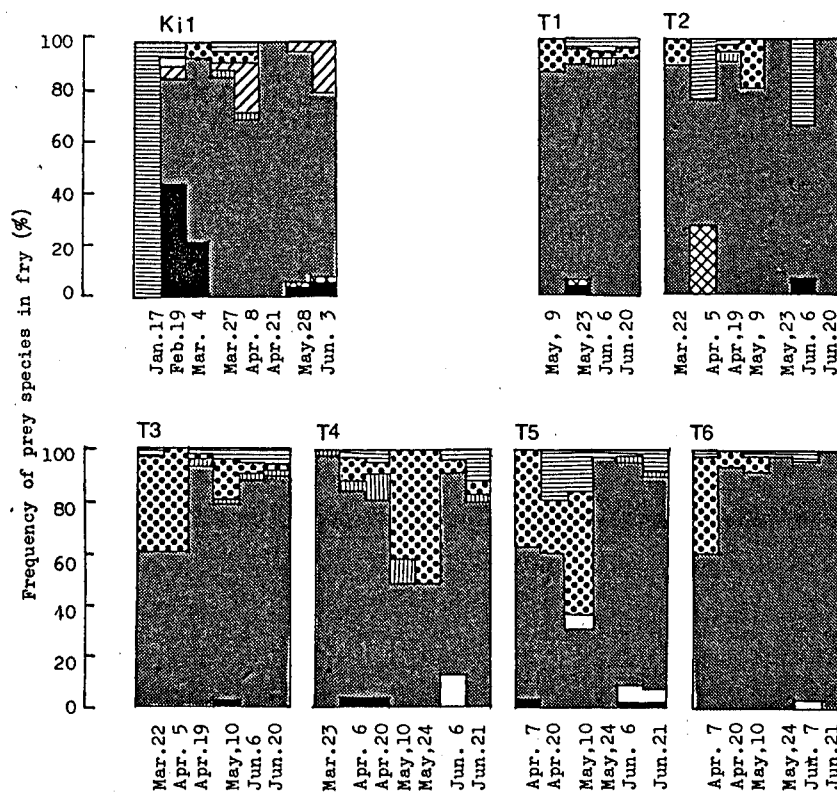


Fig.30. Stomach content of juveniles captured in the Futamata River (Ki1) and the Tokachi River (T1-6).  
 ■: Corixidae, ▨: Diptera, ▤: Terrestrial insects, □: Pisces, ▦: Plecoptera, ▧: Trichoptera, ■: Others. ▩: Ephemeroptera

いま、このような天然魚の胃内容物組成を同時期に採集した流下動物の種類組成と比較することで摂餌様式を検討してみると Table 5 のようになる。両者の比較を木元 (1976) の重複度指数から類似性として検討すると、1 月を除いて流下動物組成と胃内容物組成とは高い重複度 ( $C_{\pi} > 0.8$ ) を示している。このことは小泉川および十勝川においてほぼ同一傾向として観察された (Fig. 31)。幼稚魚の大きさによる主要餌動物の選択性指数 ( $E$ ) との関係を二股川における幼稚魚について示したのが Fig. 32 であり、胃内容物の卓越種であるユスリカ類に対する選択性指数はほとんどの個体が  $-0.036$  から  $0.223$  の範囲で大型個体ほど小さい  $E$  値を示す傾向にあり、特に顕著な嗜好性は示されていないことがわかる。同様のこと

Table 5. Relationships between food organism composition of juvenile (F) and drifting animal composition (D) in the Futamata River during the spring of 1980

| Date                    | Jan.17 |      | Feb.19 |      | Mar.28 |      | Apr.21 |      | May,28 |      |
|-------------------------|--------|------|--------|------|--------|------|--------|------|--------|------|
| Fork length (mm)        | 39     |      | 40±4   |      | 49±5   |      | 55±3   |      | 71±4   |      |
| Number of individual    | 1      |      | 26     |      | 28     |      | 20     |      | 20     |      |
| Index                   | F      | D    | F      | D    | F      | D    | F      | D    | F      | D    |
| Ephemeridae             | -      | -    | 0.4    | -    | 0.4    | -    | -      | -    | 0.1    | -    |
| Baetidae                | -      | 5.9  | -      | 1.6  | 1.2    | -    | -      | -    | -      | 2.0  |
| Siphonuridae            | -      | -    | 2.7    | -    | -      | 4.3  | -      | -    | 0.5    | -    |
| Caenidae                | -      | -    | -      | 1.6  | -      | -    | -      | -    | -      | -    |
| Ecdyonuridae            | 100.0  | 5.9  | 3.6    | 12.9 | 0.8    | 8.7  | -      | 6.7  | 0.1    | -    |
| Potamanthidae           | -      | -    | -      | -    | -      | -    | -      | -    | -      | 2.0  |
| Nemouridae              | -      | -    | -      | 3.2  | 16.4   | -    | -      | -    | -      | -    |
| Capniidae               | -      | -    | 4.0    | 3.4  | -      | -    | -      | -    | 0.1    | -    |
| Polycentropidae         | -      | -    | 0.1    | 1.6  | -      | -    | -      | -    | -      | -    |
| Hydropsychidae          | -      | -    | 0.1    | -    | 0.2    | -    | -      | -    | -      | -    |
| Psephenidae             | -      | -    | -      | 1.6  | -      | -    | -      | -    | -      | -    |
| Tipulidae               | -      | -    | 0.4    | -    | 0.8    | -    | -      | -    | 0.1    | -    |
| Chironomidae            | -      | 41.2 | 45.6   | 38.7 | 74.0   | 56.5 | 100.0  | 76.6 | 92.7   | 82.2 |
| Simuliidae              | -      | 11.8 | -      | 1.6  | -      | 30.5 | -      | -    | 0.1    | 2.0  |
| Rhagionidae             | -      | -    | -      | -    | -      | -    | -      | -    | 0.1    | -    |
| Psychodidae             | -      | -    | -      | -    | -      | -    | -      | -    | 0.4    | -    |
| Terrestrial insects     | -      | 35.2 | 34.0   | 27.4 | -      | -    | -      | 16.7 | 1.0    | 9.8  |
| Copepoda                | -      | -    | 4.6    | 3.2  | 0.2    | -    | -      | -    | 1.1    | 2.0  |
| Gammaridae              | -      | -    | -      | -    | 0.1    | -    | -      | -    | -      | -    |
| Hydrachnellae           | -      | -    | -      | 3.2  | -      | -    | -      | -    | -      | -    |
| Tubificidae             | -      | -    | 0.4    | -    | -      | -    | -      | -    | -      | -    |
| Hirudinea               | -      | -    | 0.4    | -    | -      | -    | -      | -    | -      | -    |
| Bivalvia                | -      | -    | -      | -    | -      | -    | -      | -    | 0.1    | -    |
| Fish                    | -      | -    | 0.1    | -    | -      | -    | -      | -    | -      | -    |
| Corixidae               | -      | -    | 3.7    | -    | 5.7    | -    | -      | -    | 3.6    | -    |
| N/fry, N/m <sup>3</sup> | 1.0    | 0.6  | 26.7   | 2.1  | 23.4   | 0.6  | 0.8    | 0.9  | 56.5   | 1.8  |
| Index of diversity      | 1.0    | 3.3  | 3.1    | 4.2  | 1.7    | 2.4  | 1.0    | 1.6  | 1.2    | 1.5  |
| Degree of overlap       | 0.0898 |      | 0.9594 |      | 0.8375 |      | 0.9434 |      | 0.9862 |      |

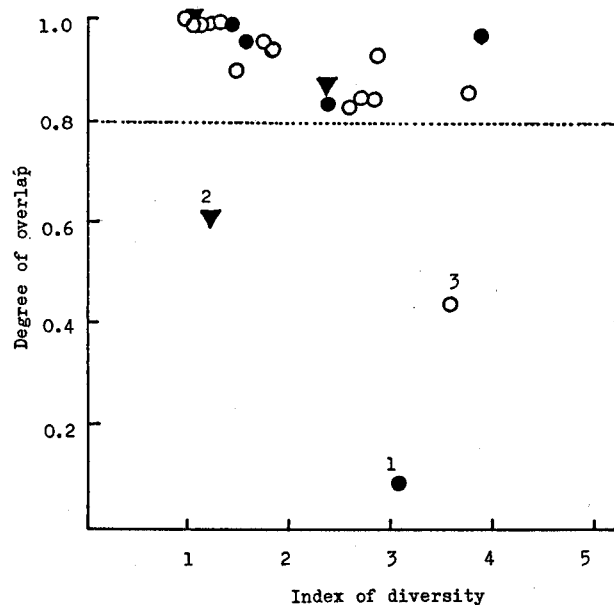


Fig.31. Relationship between index of diversity in drifting animals and degree of overlap in food organisms of juvenile - drifting animals in the Futamata River (●), the Koizumi River (▼) and the Tokachi River (○). 1: Futamata River at Jan.17,1980, 2: Koizumi River at Jun.10,1980, 3: Sakae-bahi in the Tokachi River at May,10,1977

は落下性昆虫やクロカワケウ類に対しても観察される。餌動物のうち正の選択性を示した種は比較的大型で遊泳型生活形のミズムシ ( $E > 0.9$ ) とヒメフタオカゲロウ ( $E > 0.7$ ) の2種であり、幼稚魚が流下動物の中でも運動性のあるものに敏感に反応し、より積極的な摂餌行動をとることを示唆している。しかし、匍匐型の生活形をとるヒラタカゲロウ類に対してはほぼ負の選択性を示し、あまり餌として利用しないことがうかがわれる。

河川におけるサケは流下する餌動物のうち量的にも多く、しかも捕獲し易い種を無作為に摂取するという摂餌方式に依存していることが以上の結果から判断される。摂餌によるエネルギー収入と採餌のために支出するエネルギーの量的な差を極大にするのが最適な摂餌法 (Pianka, 1978) とするならば、流れに定位して流下する餌対象物を摂取するサケの摂餌様式は河川環境にきわめて適合していると考えられよう。

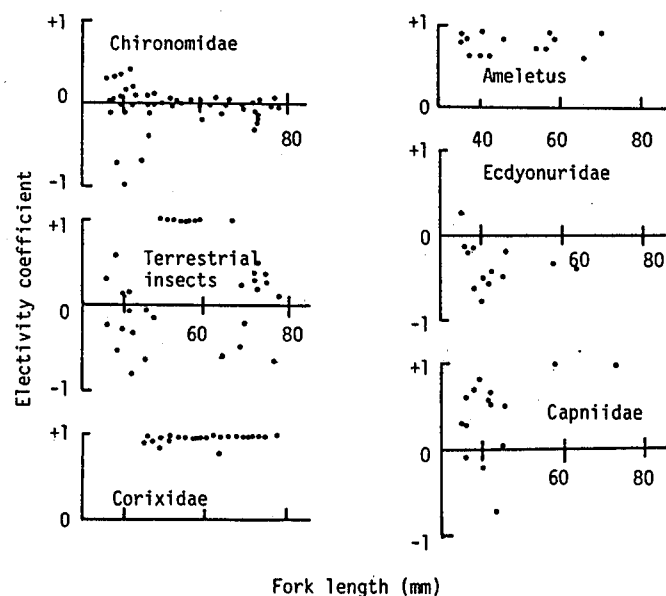


Fig.32. Electivity coefficient of the juvenile for drifting animal in the Futamata River

## (2). 摂餌量

十勝川、二股川および小泉川において、大きさの異なる幼稚魚の胃内容量とその指数を出現時期別に Fig. 33 に示した。二股川と小泉川の天然魚において、相対的に、体長 50mm 以下の個体では少ない胃内容量（平均 21mg）を示すものの、単位体重当りの摂食量である胃内容量指数が高く（平均 3.6%）、その傾向は特に冬期間（1～2月）に顕著である。体長 50mm 前後の個体が胃内容量とその指数とも著しく高く（平均 56mg, 5.2%）、活発な摂餌を

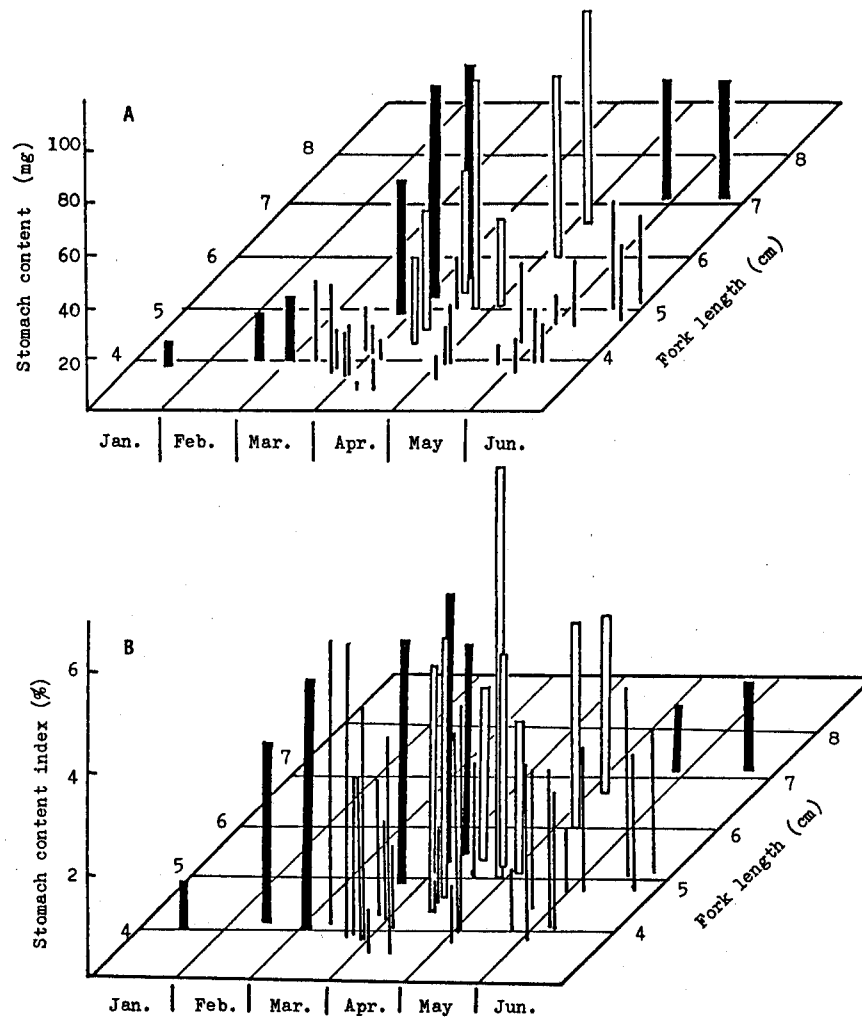


Fig.33. Seasonal changes of stomach content weight (A) and stomach content index (B) in juvenile captured in the Futamata River (shaded bar), the Koizumi River (open bar) and the Tokachi River (black line)

行っていることがうかがわれる。しかし、体長60mm以上の個体になると胃内容量とその指数の増加はみられず、70mm以上の個体では両者ともに減少する（平均44mg、1.5%）傾向を示している。

一方、十勝川における放流魚では、体長の変異幅が小さく（38～52mm）、体長別の胃内容量とその指数にも大きな差はないが、時期別のそれらには明らかに変化が認められる。すなわち、稚魚の生活場所により多少の変異幅があるにせよ、融雪増水期の4月後半から6月初めにおける胃内容量とその指数（平均14mg、2.7%）は、増水期前の3月から4月初旬までの個体（平均18mg、3.5%）と6月後半以降の個体（平均28mg、3.0%）に比べて低い傾向を示している。このことは河川における稚魚の摂餌行動が融雪増水によって制約を受けることを示唆している。

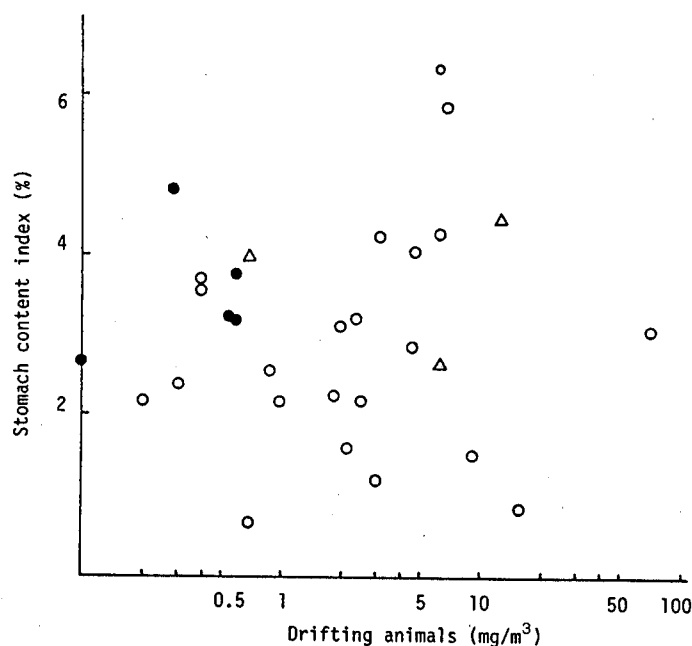


Fig.34. Relationship between standing crop of drifting animals and stomach content index of juvenile in the Tokachi River (O), the Futamata River (●) and the Koizumi River (Δ)

流下動物の現存量が融雪増水期に著しく減少するという傾向を示し (Table 3, Fig. 23, 24)、稚魚の胃内容量指数と相関関係を持たない ( $r = 0.002$ , Fig. 34) という事実は河川で生活する稚魚の胃内容量指数は単に流下動物量の多寡によるだけではなく、融雪増水による流速や濁りの増加という不利な摂餌条件により大きな影響をうけることを推察させる。

#### V. 幼魚期の生活様式

サケの幼魚期は、形態的には内部骨格の硬骨形成期で、parr から smolt への移行期に相当する前期幼魚期と骨格形成の完了期である後期幼魚期の2つに分けられた (Fig. 19) が、サケの初期生活のうち、河川生活の稚魚期が降海移動期であったのに対し、幼魚期は海浜域と沿海域からなる沿岸海域における滞泳期であり、沖合移動への準備期と位置づけられる。幼魚期の生活様式についてはこれまで断片的な知見が得られているにすぎず、何故、沿岸域に滞留するのか、いつ、どのようにして沖合へ移動するのかなど、不明な点がきわめて多い。

本章ではサケの初期生活において最終段階に位置する幼魚期の生活様式もその生活の場である沿岸域の環境特性とそれに密接な関連をもつ幼魚期個体の成長および摂餌生態から把握し、さらに次の生息空間である沖合への移動要因について考察を進めた。ここで用いた資料は1979～1983年春期、宮城県北部沿岸で採集した幼魚標本である。

##### 1. 生息場としての沿岸域の環境特性

サケ幼魚の沿岸滞泳期および沖合移動期に当る春期の三陸沿岸海域は千島列島をいに南下する親潮沿岸分枝(

第1分枝)の勢力下にある(川合,1955)、特に4~5月はその影響も著しくうける(Fig. 35)。



Fig.35. Water temperature in 100m-depth of Tohoku Region in the Pacific Ocean during the month of April to June in 1981

#### (1). 沿岸域における水温と塩分

1981年の三陸沿岸気仙沼湾における表層水温の季節的变化はFig.36Aに示されるように、大川河口域で湾奥部に位置する松岩と湾口部の岩井崎では最高水温(20℃前後)が8月に、そして3月中旬に最低水温(6℃前後)がそれぞれ示される。両定点の水温較差は著しくなく(範囲1~2℃)、また、水温の年間較差は湾奥部の松岩の方が岩井崎に比べて若干大きい傾向を示している。両定点の水温上昇は4月下旬よりみられ、5月下旬の11℃

をばさんで5月上旬より6月下旬までは8℃から14℃を示すに至る。

水温イソプレットから、1981年と1982年春期の気仙沼湾湾奥部と湾口部における水温の鉛直変化をみると(Fig. 36B)、両定点とも3月より5月初めにかけて水温躍層が形成され、5m以浅において水温が10℃に達する時期は2ヶ年ともそれぞれ5月初旬から中旬である。一方、5m以深では7℃以下の低温状態が5月初めまで続いている。それらの水温躍層は1981年より1982年、そして湾口部より湾奥部において各々顕著である。

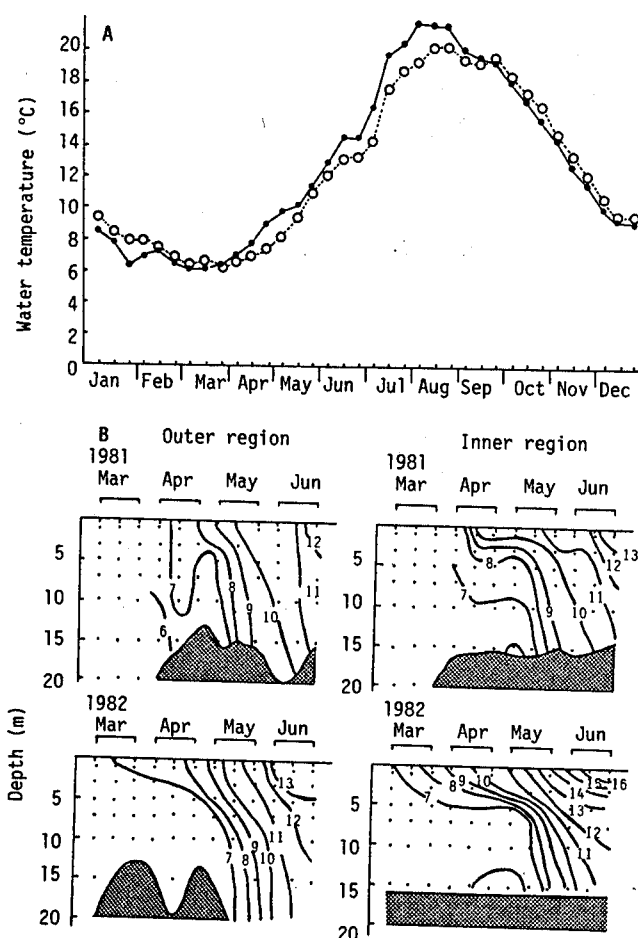


Fig.36. Seasonal changes of water temperature in the Kesennuma Bay.  
A: average water temperature in every ten days of 1981 in outer region (Iwaisaki: open circle) and inner region (Matsuiwa: shaded circle). B: isopleth of water temperature during the spring of 1981 and 1982

気仙沼湾湾口部（岩井崎）における1980～1981年の表層水のT-SダイヤグラムはFig.37のとおりである。一般に、冬期より早春期にかけて低温高塩分、夏期に高温低塩の傾向がみられる。

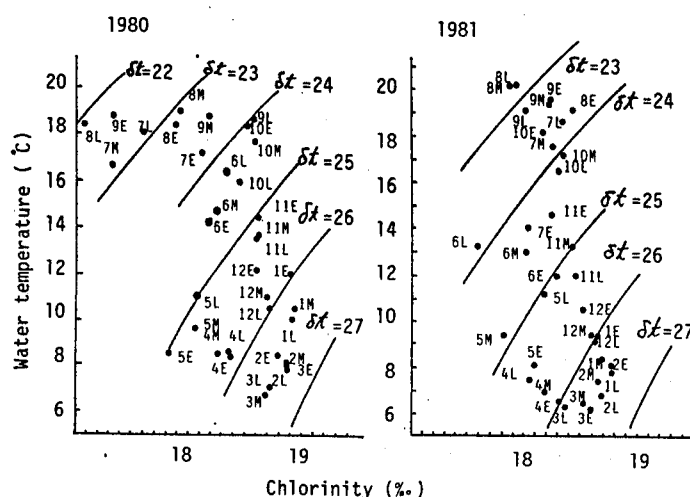


Fig.37. Surface T-S diagrams in the Inner region of the Kesennuma Bay in every ten days. Symbols of E, M and L indicate early, middle and last in the month

気仙沼湾の沿岸域における水温変動は、直接湾内に入入することのない親潮系水の影響を無視できないが、主に気象条件によって変化し、沿岸域の塩分も気象条件の変化と陸水の多寡によって左右されるとみなすことができる。

## (2). 春期における動物プランクトンの出現種

1979年から1982年の春期、気仙沼湾の湾口部（岩井崎）と湾奥部（松岩）において動物プランクトンの現存量と出現種の時期的変動を調べた。動物プランクトンは丸特ネット（目合GG54）の10m垂直曳きにより採集し、現存量はネット口輪に装置したフロー・メータから換算した浮水量と採集量から求めた。

1979年から1982年の春期(3～6月)における動物プランクトンの現存量の季節変化をFig. 38に示した。現存量の変動型は湾口部と湾奥部とで大きな変化がみられない。現存量の極大値は、4月下旬から5月上旬までの1981年を除いて、ほぼ例年5月中旬から下旬にかけてみられる。また、その年によって、3月(1979, 1982年)あるいは6月(1981年)に小さな峯がみられる。

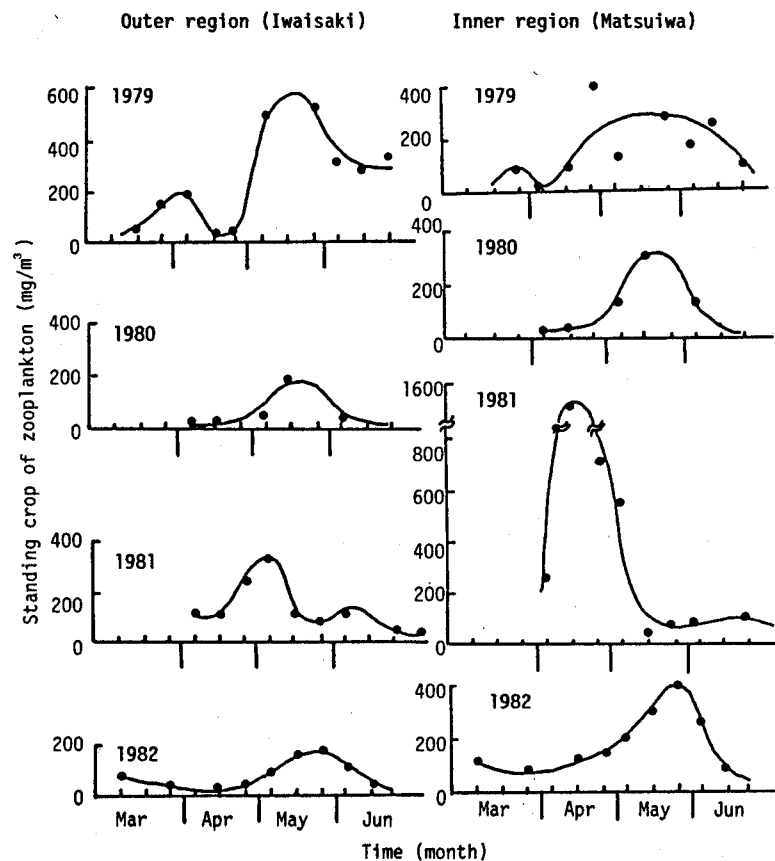


Fig.38. Seasonal changes of standing crop of zooplankton in the Kesennuma Bay

1981年春期の動物プランクトン出現種はTable 6に示すように、湾口部では4月に Pseudocalanus minutus、4~5月に Acartia clausi、そして6月以降に Evadne nordmani が卓越している。また、親潮指標種である Parathemisto japonica と Eucalanus bungii が4月中旬から6月初めまで出現している。湾奥部では4月中旬から5月初めまで冷水性で、汽水性の Eurytemora pacifica が多く、その他の時期には A. clausi が卓越した。親潮指標種の P. japonica と E. bungii は5月初、中旬に湾奥部においても出現している。このような沿岸域における動物プランクトンの親潮指標種の出現は、親潮系水の沿岸域への直接的進入はないにしても、5月を盛期として沿岸域への親潮系水の影響の大きいことを十分にうかがえている。

1979~1982年春期の気仙沼湾における動物プランクトン卓越種の時期変動は、湾口部では5月まで A. clausi が、P. minutus である場合が多く、A. clausi は水温の高い年(1979~1980年)に優占し、P. minutus はその逆の傾向が示された。昇温の著しい6月以降は枝角類の E. nordmanii が優占する場合が多い。湾奥部では A. clausi が卓越する場合が多いが、低水温で推移した1981年は一時期 E. pacifica が優占した(Table 7)。

水温の高い年には A. clausi が、低い年には P. minutus が優占し、4月下旬から5月に増殖ピークをみかえること、3月から4月初旬に一時期 E. pacifica が卓越することがあること、6月に E. nordmanii が増加すること、そして5月に親潮指標種の P. japonica と E. bungii が出現することの諸点が春期の気仙沼湾における動物プランクトン相の特長といえる。

Table 6. Appearance frequency (>1%) of zooplankton captured in the Kesennuma Bay during the spring of 1981

Outer region (Iwaisaki)

|                                | Apr.2 | Apr.13 | Apr.22 | May,2 | May,14 | May,23 | Jun.2 | Jun.23 | Jul.10 |
|--------------------------------|-------|--------|--------|-------|--------|--------|-------|--------|--------|
| <i>Eucalanus bungii</i>        | -     | 3      | 7      | 5     | 12     | 3      | 2     | -      | -      |
| <i>Paracalanus parvus</i>      | 1     | 2      | 1      | -     | -      | -      | -     | -      | -      |
| <i>Pseudocalanus minutus</i>   | 9     | 48     | 43     | 13    | 15     | 13     | 3     | 4      | 9      |
| <i>Eurytemora pacifica</i>     | 16    | -      | -      | -     | -      | -      | -     | -      | -      |
| <i>Centropages abdominalis</i> | -     | 7      | -      | 1     | 2      | 5      | 4     | 38     | 10     |
| <i>Acartia clausi</i>          | 63    | 33     | 27     | 73    | 47     | 71     | 10    | 22     | -      |
| <i>Tortanus discaudatus</i>    | 1     | 1      | 1      | 1     | -      | -      | -     | -      | -      |
| <i>Oithona similis</i>         | 2     | 3      | 6      | 3     | 10     | 1      | -     | 1      | -      |
| Harpacticoida                  | 1     | -      | 1      | -     | 1      | 1      | 1     | 1      | -      |
| Copepoda larva                 | -     | 2      | 11     | 2     | 11     | 2      | -     | -      | -      |
| <i>Parathemisto japonica</i>   | -     | 1      | -      | 1     | 2      | 1      | -     | -      | -      |
| Mysidacea                      | -     | -      | -      | 1     | -      | 2      | -     | 1      | -      |
| Gastropoda                     | -     | -      | 3      | -     | -      | -      | 1     | 4      | -      |
| Appendicularia                 | -     | -      | -      | -     | -      | -      | -     | 4      | 5      |
| <i>Evadne nordmani</i>         | -     | -      | -      | -     | -      | 1      | 77    | 15     | 58     |
| Podon sp.                      | 7     | -      | -      | -     | -      | -      | 2     | 5      | 15     |
| Foraminifera                   | -     | -      | -      | -     | -      | -      | -     | 1      | 1      |

Inner region (Matsuiwa)

|                                | Apr.2 | Apr.13 | Apr.22 | May,2 | May,14 | May,23 | Jun.2 | Jun.23 | Jul.10 |
|--------------------------------|-------|--------|--------|-------|--------|--------|-------|--------|--------|
| <i>Eucalanus bungii</i>        | -     | -      | -      | 1     | 4      | 2      | -     | -      | -      |
| <i>Pseudocalanus minutus</i>   | 8     | 2      | 4      | 3     | 18     | 6      | 5     | 4      | 10     |
| <i>Eurytemora pacifica</i>     | 26    | 73     | 65     | 26    | 4      | 3      | 4     | 6      | -      |
| <i>Centropages abdominalis</i> | 3     | 2      | 5      | -     | -      | -      | 2     | 4      | 3      |
| <i>Acartia clausi</i>          | 56    | 18     | 25     | 68    | 58     | 64     | 43    | 60     | 81     |
| <i>Oithona similis</i>         | 1     | -      | -      | -     | 2      | 6      | 14    | 3      | 2      |
| Harpacticoida                  | 1     | -      | -      | -     | 1      | -      | 1     | 1      | -      |
| Copepoda larva                 | 1     | -      | 1      | -     | 3      | 3      | 2     | -      | -      |
| <i>Parathemisto japonica</i>   | -     | -      | -      | 1     | -      | 1      | -     | -      | -      |
| Mysidacea                      | -     | -      | -      | -     | -      | 5      | -     | -      | -      |
| Bivalvia                       | -     | -      | -      | -     | -      | -      | 3     | -      | -      |
| Appendicularia                 | -     | -      | -      | -     | -      | 3      | 2     | 1      | -      |
| Hydrozoa                       | -     | -      | -      | 1     | 10     | 2      | 7     | 1      | 2      |
| <i>Evadne nordmani</i>         | -     | -      | -      | -     | -      | 3      | 15    | 14     | 2      |
| Podon sp.                      | 4     | 5      | -      | -     | -      | -      | 2     | 4      | -      |
| Forminifera                    | -     | -      | -      | -     | -      | 2      | -     | 2      | -      |

Table 7. Dominant species of zooplankton in the Kesennuma Bay during the spring. Symbols of E, M and L indicate early, middle and late in the month, respectively

Outer region (Iwaisaki)

|       | 1979                   | 1980              | 1981                         | 1982                    |
|-------|------------------------|-------------------|------------------------------|-------------------------|
| Mar.E | -                      | -                 | -                            | <i>P. minutus</i>       |
| M     | -                      | -                 | -                            | -                       |
| L     | <i>Acartia clausi</i>  | -                 | -                            | <i>P. minutus</i>       |
| Apr.E | <i>A. clausi</i>       | <i>A. clausi</i>  | <i>A. clausi</i>             | -                       |
| M     | <i>A. clausi</i>       | Harpacticoida     | <i>Pseudocalanus minutus</i> | <i>P. minutus</i>       |
| L     | <i>Oithona similis</i> | -                 | <i>P. minutus</i>            | <i>P. minutus</i>       |
| May,E | <i>A. clausi</i>       | <i>A. clausi</i>  | <i>A. clausi</i>             | <i>A. clausi</i>        |
| M     | -                      | <i>O. similis</i> | <i>A. clausi</i>             | <i>Evadne nordmanii</i> |
| L     | Copepoda larva         | -                 | <i>A. clausi</i>             | <i>E. nordmanii</i>     |
| Jun.E | <i>E. nordmanii</i>    | <i>O. similis</i> | <i>E. nordmanii</i>          | <i>E. nordmanii</i>     |
| M     | <i>E. nordmanii</i>    | Copepoda larva    | -                            | <i>A. clausi</i>        |
| L     | Appendicularia         | -                 | <i>E. nordmanii</i>          | -                       |

Inner region (Matsuiwa)

|       | 1979              | 1980             | 1981                       | 1982              |
|-------|-------------------|------------------|----------------------------|-------------------|
| Mar.E | -                 | -                | -                          | <i>A. clausi</i>  |
| M     | -                 | -                | -                          | -                 |
| L     | <i>P. minutus</i> | -                | -                          | <i>A. clausi</i>  |
| Apr.E | <i>P. minutus</i> | <i>A. clausi</i> | <i>A. clausi</i>           | -                 |
| M     | <i>A. clausi</i>  | Harpacticoida    | <i>Eurytemora pacifica</i> | <i>A. clausi</i>  |
| L     | <i>A. clausi</i>  | -                | <i>E. pacifica</i>         | <i>A. clausi</i>  |
| May,E | <i>A. clausi</i>  | <i>A. clausi</i> | <i>A. clausi</i>           | <i>P. minutus</i> |
| M     | -                 | <i>A. clausi</i> | <i>A. clausi</i>           | <i>A. clausi</i>  |
| L     | <i>A. clausi</i>  | -                | <i>A. clausi</i>           | <i>A. clausi</i>  |
| Jun.E | <i>A. clausi</i>  | Podin sp.        | <i>A. clausi</i>           | <i>A. clausi</i>  |
| M     | <i>A. clausi</i>  | Copepoda larva   | -                          | <i>A. clausi</i>  |
| L     | <i>A. clausi</i>  | -                | <i>A. clausi</i>           | -                 |

## 2. 成長と分布・移動

幼魚期に属する個体は内部骨格系においてすでに硬骨の形成が著しく、このことが幼魚の摂餌能力、体支持構造、遊泳推進力と遊泳制御能力などの機能強化につながっている。従って、この期のサケは分散・移動のための能力を著しく強化するものと考えられる。

### (1). 分布域

一般に、沿岸域は海浜域と沿海域に区分されるが、わが国の沿岸域の多くは海浜域には河口とその周辺域や内湾域の低塩分域が含まれ、沿海域としてはそれより沖合で、三陸沿岸では湾口域がそれに相当する。そのため、前者は低塩分で、その変動が著しく、後者は外洋の影響を受け、塩分濃度の変動が少なく、高塩分なのが一般的である。

1980年4～6月に気仙沼湾から志津川湾の水深1.5 m以浅の沿岸水域において曳網を用いてサケを採集した。各採集定点は、面瀬川河口部(S2)と小泉川河口部(S4)を淡水の影響が著しい河口部( $< 21\text{‰}$ -S)に、大川河口域(S1)と水戸辺川河口域(S7)を混鹹性水域( $\geq 21\text{‰}$ -S,  $< 30\text{‰}$ -S)に、また、御伊勢浜(S3)、二十一浜(S5)および泊浜(S6)を波浪などの外洋の影響を受ける海域( $\geq 30\text{‰}$ -S)に区分される。

採集個体数は河口部や混鹹性水域において多いのに対し、泊浜、二十一浜および御伊勢浜ではごく少数か、皆無であった。

採集個体は、ふ化場からの放流直後の稚魚が採集された小泉川河口部と水戸辺川河口域の一部の小型個体( $< 40\text{mm}$ -FL)を除いては体長40～80 mmの範囲で、50 mm付近の個体が最も多いことから前期幼魚期に属する個体で構

成されているとみなされる (Fig. 39A)。

1984年5月11日、志津川湾でサヨリ漁獲用表層2般曳網 (採集水深5 m以浅) により幼魚を採集した。曳網は湾口部 (L3: 水深40 m線)、湾央部 (L2: 水深30 m線) および湾奥部 (L1: 水深10 m線) において約1 km曳行した。その結果、採集個体数は湾奥部が最も多く (99個体)、ついで湾央部 (3個体)、湾口部 (1個体) の順であった。また、採集個体の大きさは、湾奥部では最頻値50 mmで、45~70 mmの範囲であったのに対し、湾央部で69 mm、湾口部で76 mmであり、体長は湾奥から湾口に向かうほど大型化している傾向を示している (Fig. 39B)。

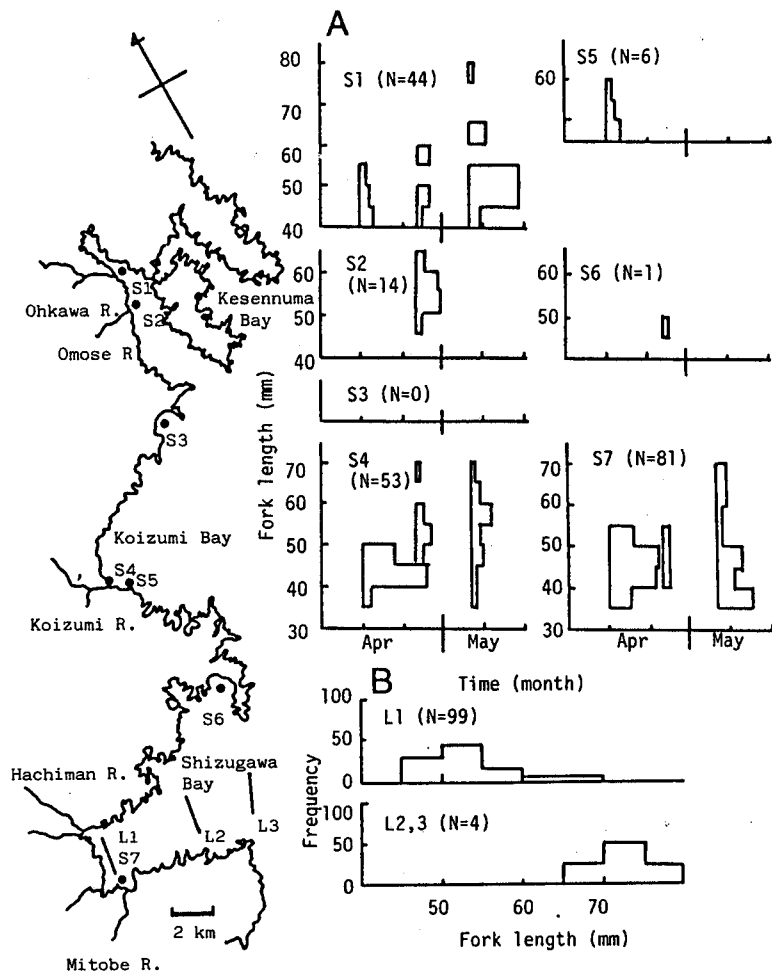


Fig.39. Frequency histograms of fork length in the juvenile captured by seine in shore of the Sanriku Coast during the spring of 1980 (A) and by pair surface trawl in the Shizugawa Bay on May 11, 1984 (B)

これらのことから、河川から降海したサケは前期幼魚期を河口やその周辺の低塩分域、波浪の影響の少ない湾奥部の碎波帯などの海浜域に生息するが、成長に伴って分布域を拡大して後期幼魚期には高塩分で外洋の影響を受ける湾口部までを生活域とするようになることが暗示される。

## (2). 沖合移動

移動の時期と大きさ：1980年春期、宮城県北部沿岸の外洋に面する定置網で採集した幼魚の時期別体長頻度分布を Fig. 40 に示した。志津川湾湾口部（歌津泊浜）では4月末（3 m 層水温  $8.2^{\circ}\text{C}$ ）より始めて幼魚が採集され、5月中旬（ $8\sim 11^{\circ}\text{C}$ ）までは体長  $100\sim 140\text{ mm}$ （体長最頻値  $120\text{ mm}$ ）の幼魚期から若魚期への移行期に該当する個体で占められる。その後、時期の推移とともに小型個体が増加して、5月末から6月下旬（ $11\sim 16^{\circ}\text{C}$ ）には体長最頻度  $70\sim 80\text{ mm}$  の後期幼魚期に属する個体が採集される。このような傾向は地域や水温などの生息場の環境によって多少の相違がみられるものの、例年認められることが1981、1982年の幼魚の時期別体長頻度分布（Fig. 41）から明らかである。これらの幼魚は定置網の位置が外洋に面していること（Fig. 40）、北上移動中のサケ属魚類の成魚（宮城県，1985）が幼魚と一緒に採集されること（Fig. 42）から、沿岸域から沖合へ移動しているものであることを示している。

幼魚の移動期と親潮系水の沿岸近接期、動物プランクトンの親潮指標種の出現期および沿岸域の動物プランクトンの増殖ピーク時期との関係は Fig. 43 に示した。図から明らかなように、幼魚の沖合移動時期は、大型個体では主に小型 Copepoda からなる沿岸性の動物プランクトン

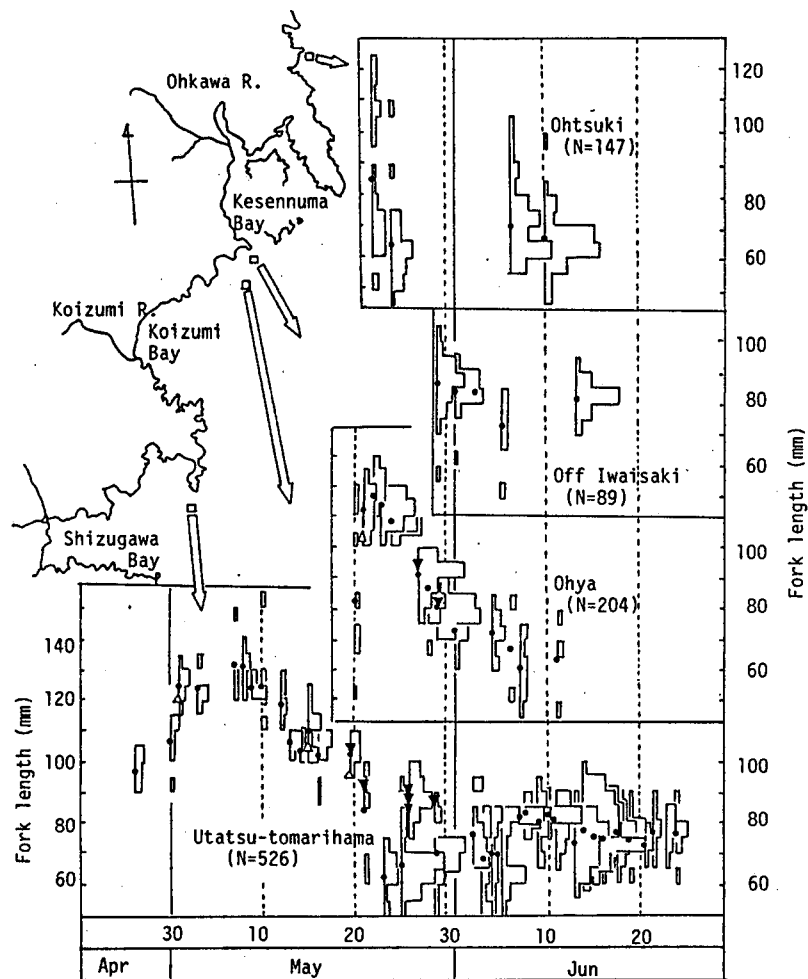


Fig.40. Changes of fork length in the fingerling captured by set net in the northern coast of Miyagi Prefecture during the spring of 1980.  $\Delta$ : marked fingerling cut adipose fin and left ventral fin,  $\nabla$ : marked fingerling cut adipose fin and right ventral fin,  $\bullet$ : average fork length

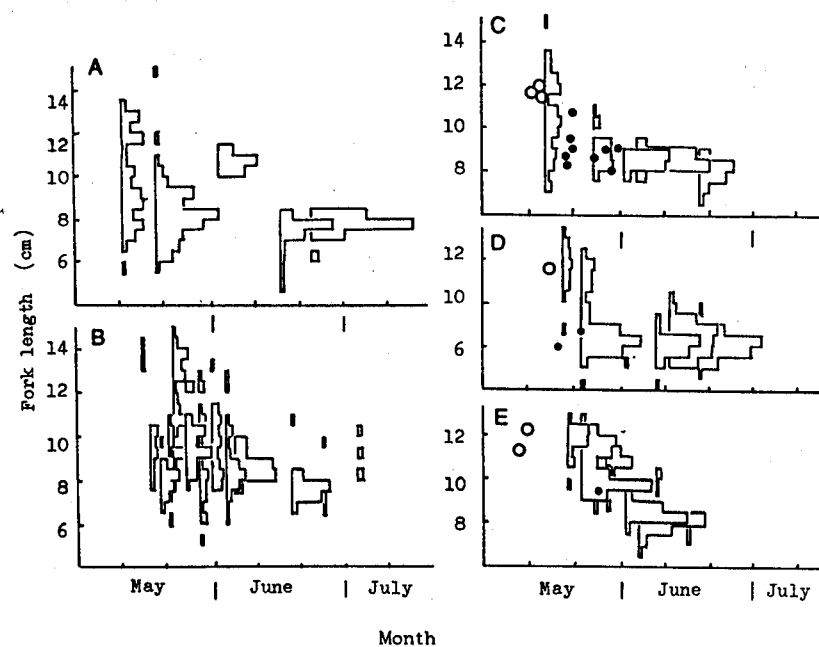


Fig.41. Changes of frequency histogram in fork length (FL) of the fingerling captured by set net in outer region of the Kesennuma (A) and Shizugawa Bay (B) in 1981, eastern (C) and western (D) areas of the Kesennuma Bay, and Ohya (E) in 1982. O: marked fingerling liberated from the Ohkawa River on February 23, 1982 ( $48 \pm 4$  mm-FL), ●: marked fingerling liberated from the Ohkawa River on March 31, 1982 ( $49 \pm 4$  mm-FL)

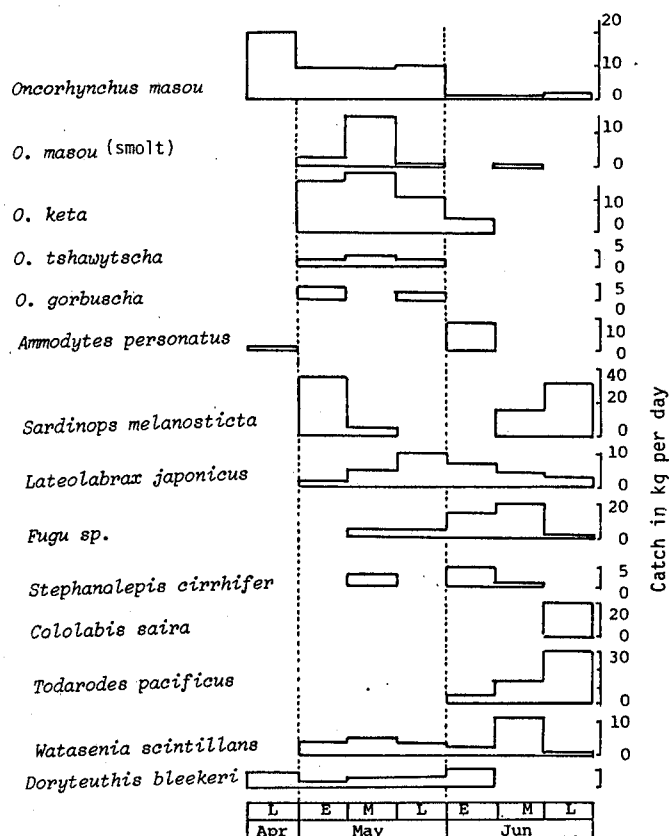


Fig.42. Catch of fish by set net in the Shizugawa Bay during the spring of 1980

の増殖ピーク時で、沿岸域への親潮系水の近接期に対応しており、その指標種である *Parathemisto japonica* などの出現期と一致しているのに対し、小型個体では沿岸性動物プランクトンの増殖ピーク時かその直後で、親潮系水が沿岸より後退した後にあたることかわかる。

これらのことは、幼魚が沿岸水域から離脱して沖合へ移動するのは大型個体によって開始され、小型個体の移動によって終了すること、その時期は大型個体では親潮系水の沿岸近接期に、小型個体では親潮系水の沿岸から後退した後の水温上昇期にあたることを表わしている。

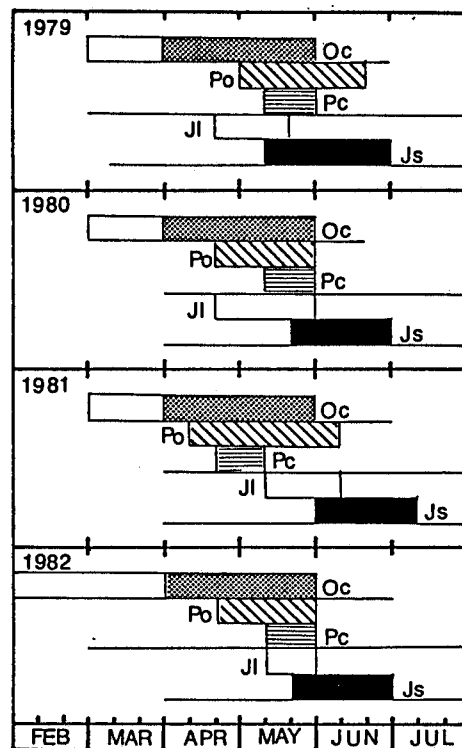


Fig.43. Periods of offshore migration of the fingerling (Jl>80 mm-FL, Js≤80 mm-FL), nearing of Oyashio Current (Oc), appearance of indicator zooplankton (*Parathemisto japonica*, *Eucalvus bunggi* and *Sagitta elegans*) in Oyashio (Po) and most abundant appearance of coastal zooplankton (Pc) in the northern coast of Miyagi Prefecture during the spring of 1970 to 1982.  
□: surface layer, ▨: 100 m layer

標識魚の沖合移動時期と大きさ：牡鹿半島鮫浦湾から海中飼育した同一発生群よりなる鰭切り標識魚を1980年4月18日と5月21日に放流した。前者は58,000個体からなる脂鰭と左腹鰭を切断した平均体長86mmの放流群(Ad-LV群)であり、後者は脂鰭と右腹鰭切断の330,000個体からなる平均体長99mmの放流群(Ad-RV)である。これらの標識魚は放流後大凡30日間宮城県北部沿岸の定置網で再捕され、再捕時の体長測定結果(Fig. 39)は大型個体ほど早期に沖合部で捕獲されていることを示すもので、沖合移動は大型個体が先行することを示唆するものである。同様の傾向は1982年春期に気仙沼大川より放流した標識魚においても観察され、同じ発育段階で放流された標識魚であっても、早期放流群(Ad-RP)が体長120mm前後の若魚期となる段階で沖合へ移動するのに対し、後期放流群(Ad-LP)は体長80~100mmの後期幼魚期の発育期で沖合へ移動していることがFig. 41から知ることができる。

標識魚の瞬間成長係数の時空間変動：1981~1982年春期、気仙沼大川から放流された鰭切除の標識魚における瞬間成長係数の時空間変動はTable 8のとおりである。瞬間成長係数 $\alpha$ と放流後の日数 $t$ 、放流点から採捕点までの最短距離 $L$ (km)との間における重回帰関係の成立は、同一個体群内においても早期に沖合へ移動した個体ほど高い瞬間成長係数をもつことを意味する。したがって、Table 8に示した重回帰式の成立は、大型で瞬間成長係数の高い個体ほど先行して移動し、小型で瞬間成長係数の低い個体ほど長期間放流点付近に滞留する傾向にあることを示していることとなる。同じ傾向はTable 8の最右欄に示した北海道石狩川より放流されたユーロピウハ標識魚においても観察されている。

Table 8. Multiple regression of specific growth rate ( $\alpha$ ) in marked juveniles on days after liberation (t) and distances from liberation river (k; km). Europium marking (Eu) of the juvenile in the Chitose River was cited from Ito et al. (1980). Ad: adipose fin, RP: right pectoral fin, LP: left pectoral fin, Cd: down lobe of caudal fin, PCC: partial correlation coefficient, SRC: standard partial regression coefficient, MCC: multiple correlation coefficient

| Liberation                                  | Marked fin     | Ad-RP          | Ad-LP          | Ad-Cd          | Eu             |
|---------------------------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| Date                                        |                | '82/2/23       | '82/3/31       | '81/4/30       | '79/3/31       |
| Fork length (mm)                            |                | 48+4           | 49+4           | 47+3           | 38             |
| River                                       |                | Ohkawa R.      | Ohkawa R.      | Ohkawa R.      | Chitose R.     |
| Recapture                                   | n t k $\alpha$ | n t k $\alpha$ | n t k $\alpha$ | n t k $\alpha$ | n t k $\alpha$ |
|                                             | 1 74 15.5 106  | 2 49 12.0 110  | 3 23 12.0 161  | 3 54 85 99     |                |
|                                             | 2 80 12.0 104  | 2 50 12.0 126  | 5 42 8.5 123   | 4 68 115 82    |                |
|                                             | 5 14 3.5 -2    | 1 50 24.0 154  | 4 44 8.5 107   | 11 68 125 89   |                |
|                                             | 1 76 15.5 115  | 1 52 10.7 110  | 9 46 8.5 115   | 3 69 150 92    |                |
|                                             | 1 78 12.0 105  | 1 55 12.0 102  | 3 44 12.0 105  | 8 70 230 107   |                |
|                                             |                | 1 56 15.5 118  | 1 54 12.0 112  | 2 84 710 153   |                |
|                                             |                | 1 58 8.5 105   | 1 57 12.0 102  | 1 86 630 151   |                |
|                                             |                | 1 59 10.7 83   | 6 46 9.7 103   |                |                |
|                                             |                |                | 5 68 9.7 85    |                |                |
|                                             |                |                | 1 47 10.7 110  |                |                |
|                                             |                |                | 2 54 10.7 107  |                |                |
|                                             |                |                | 4 49 5.8 120   |                |                |
|                                             |                |                | 1 34 26.5 153  |                |                |
|                                             |                |                | 1 41 26.5 172  |                |                |
|                                             |                |                | 1 45 26.5 144  |                |                |
| Multiple regression: $\alpha = at + bk + c$ | a              | 1.236          | 0              | -1.450         | -1.010         |
|                                             | b              | 3.092          | 3.579          | 1.853          | 0.147          |
|                                             | c              | -30            | 66             | 163            | 140            |
| PCC - t                                     | 0.985          | -0.632         | -0.814         | -0.724         |                |
| k                                           | 0.926          | 0.815          | 0.775          | 0.965          |                |
| SRC - t                                     | 0.710          | 0              | -0.598         | -0.372         |                |
| k                                           | 0.309          | 0.832          | 0.525          | 1.309          |                |
| MCC                                         | 0.999          | 0.832          | 0.913          | 0.988          |                |

### (3). 成 長

瞬間成長係数と水温：幼魚の瞬間成長係数 $\alpha$ と水温の関係を、1978～1981年春期の気仙沼湾大川河口域におけるサケ海中飼育事業の資料と恒温水槽の淡水飼育個体の分析結果にもとづいて Fig. 44にまとめた。海中飼育事業における幼魚の体長の瞬間成長係数は早春（2～3月）の低温期には100以下と低く、水温の上昇に伴い増加し、10～11℃で最大（150～170）となるが、水温11℃以上になると瞬間成長係数の低下がみられる。同じ傾向は5℃、8℃、10℃、12℃と15℃の水温下で飼育した幼魚の瞬間成長係数でもみられ、体長の瞬間成長係数は10℃飼育区（106）が、また体重のそれは12℃飼育区（337）が最大を示し、8～12℃区ではそれぞれ、ほぼ100と300であるのに対し、5℃区と15℃区では低く、特に5℃区の瞬間成長係数は体長で80以下、体重で240以下と著しい減少をみた。

瞬間成長係数が最大を示す水温10～11℃は三陸地方における湧水あるいは伏流水からなるサケの産卵床の水温と略一致する（Fig. 20）。これに関連して、Schelbourn et al.（1973）およびBrett et al.（1969）によれば、ベニサケ幼稚魚が15℃飼育区で最大の瞬間成長係数を示すことから、15℃がベニサケの幼稚魚期における最適温度とされている。この最適温度は摂餌開始直後の稚魚期ほど成長速度に大きな影響を及ぼし（Schelbourn et al., 1973）、一般的に生理学的最適温度とも一致する（Brett et al., 1969）ことが知られている。従って、三陸沿岸で再生産するサケ系統群にとっては10～11℃が最適温度と考えられ、三陸沿岸では例年この水温範囲は大型個体が沖合へ移動する5月初旬から6月上旬に形成される（Fig. 36）。

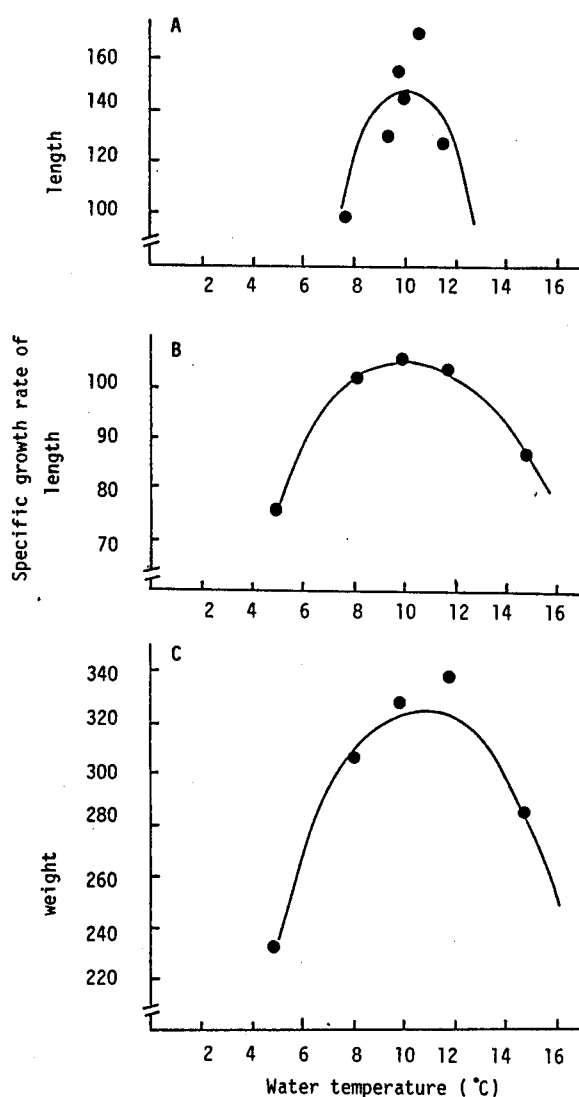


Fig.44. Relationships between water temperature and specific growth rate in the salt water reared (A) and fresh water reared juvenile (B,C)

標識魚の成長：1981～1982年春期、気仙沼大川から放流された鰭切除の標識魚を曳網と定置網で採集した。これらの標識魚が前述の外洋に位置する定置網で採集された時期を沖合移動時期とした。

標識魚は Table 9 と Fig. 45A に示すように、2月末から4月末に体長約50mmで放流した後、沿岸域に50～80日滞留し、体長80～120mmで沖合へ移動している。そして、生息域の水温が低い個体群（Ad-RP群）ほど、長期間沿岸に滞留し（78日）、大型（平均体長117mm）で移動す

るものの、瞬間成長係数は低い(104)のに対して、生息域の水温が高い個体群(Ad-Cd群)は沿岸滞留期間が短く(49日)、小型(平均体長80mm)で移動するものの、瞬間成長係数は高い(116)傾向を示した。

Table 9. Fork length (FL), specific growth rate, days after liberation and water temperature during the staying or migration periods of marked juvenile, which were liberated from the Ohkawa River and recaptured in the Sanriku Coast. Symbols of marked fins are shown in Table 8

| Marked fin | Liberation    |         | Recapture during migration |                      |                       |                        |                       |
|------------|---------------|---------|----------------------------|----------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------|
|            | Date          | FL (mm) | FL (mm)                    | Specific growth rate | Days after liberation | Water temperature (°C) |                       |
|            |               |         |                            |                      |                       | During staying         | At offshore migration |
| Ad-Cd      | Apr. 30, 1981 | 47±3    | 80±9                       | 116±26               | 48.8±10.9             | 10.7±1.9               | 14.0                  |
| Ad-RP      | Feb. 23, 1982 | 51±4    | 117±3                      | 104±2                | 78.2± 2.7             | 7.5±1.0                | 10.0                  |
| Ad-LP      | Mar. 31, 1982 | 51±2    | 89±8                       | 113±18               | 52.6± 4.1             | 9.3±2.0                | 12.5                  |

また、1983年春期に北上川へ放流した標識個体の沿岸域における体長と胃内容物の優占種(Table 10)から、その成長曲線はFig. 45Bで表わされる。すなわち大型で沖合性の餌動物(*Parathemisto japonica*, *Eucalanus bungii*, ツノナシオキアミ, イカナゴ稚仔魚等)を摂食する標識個体は大型で最も高い瞬間成長係数(118)を示し、ついでオタマボヤ幼生、沿岸性Epibenthos、枝角類などを摂食する標識個体(107)の順となり、いつまでも双翅目などの陸起源昆虫類を摂食する標識個体の瞬間成長係数(50)は前2者の1/2以下を示し、河川に滞留した個体のそれに近い値(Fig. 28)であった。このことは、これまでも明らかにしてきたように、同一個体群においても大型で瞬間成長係数の高い個体ほど生息空間を拡大し、沖合性の大型な餌動物を摂餌していることを示唆している。

### 3. 摂 餌

摂餌行動は発育にともなう摂餌要求の増大を充足するための移動であり、現象的には個体群の分布域の変遷としてあらわされる。

ここでは三陸沿岸における幼魚の摂餌生態と生息空間との相互関係について検討した。

Table 10. Fork length (FL) and dominant species in food composition of the marked juvenile, which were liberated from the Futamata River in April 11, 1983 and recaptured in the Sanriku Coast. Parenthesis indicate the days from liberation to recapture. Groups classify offshore migration (P: pelagic), neritic staying (C: coast) and shore staying (I: insect)

| Date (Days) | FL (mm) | Dominance in stomach content   | Group |
|-------------|---------|--------------------------------|-------|
| Apr.21 (10) | 64      | <i>Parathemisto japonica</i>   | P     |
| Apr.23 (12) | 56      | <i>Podon</i> Sp.               | C     |
| Apr.25 (14) | 90      | <i>P. japonica</i>             | P     |
| Apr.27 (16) | 62      | <i>Podon</i> sp.               | C     |
| Apr.28 (17) | 67      | <i>P. japonica</i>             | P     |
| Apr.28 (17) | 60      | Hymenoptera                    | I     |
| Apr.28 (17) | 62      | <i>P. japonica</i>             | P     |
| May, 1 (20) | 58      | Diptera                        | I     |
| May, 3 (22) | 52      | Harpacticoida                  | C     |
| May, 4 (23) | 68      | <i>P. japonica</i>             | P     |
| May, 6 (25) | 70      | <i>Podon</i> sp.               | C     |
| May, 8 (27) | 77      | <i>Euphausia pacifica</i>      | P     |
| May, 8 (27) | 72      | Gammaridae                     | C     |
| May, 9 (28) | 66      | Gammaridae, <i>Podon</i> sp.   | C     |
| May, 9 (28) | 64      | <i>Archaeomysis kokuboi</i>    | C     |
| May,10 (29) | 67      | <i>Ammodytes personatus</i>    | P     |
| May,11 (30) | 85      | <i>Pseudocalanus minutus</i>   | C     |
| May,11 (30) | 79      | Gammaridae                     | C     |
| May,11 (30) | 83      | Gammaridae                     | C     |
| May,11 (30) | 81      | <i>P. minutus</i>              | C     |
| May,11 (30) | 72      | <i>A. kokuboi</i>              | C     |
| May,11 (30) | 71      | <i>P. minutus</i>              | C     |
| May,14 (33) | 76      | Oikopleuridae                  | C     |
| May,14 (33) | 68      | Megalopa larva                 | C     |
| May,14 (33) | 72      | Gammaridae                     | C     |
| May,16 (35) | 85      | <i>P. japonica</i>             | P     |
| May,16 (35) | 89      | <i>Centropages abdominalis</i> | P     |
| May,16 (35) | 91      | <i>P. japonica</i>             | P     |
| May,16 (35) | 68      | <i>P. minutus</i>              | C     |
| May,16 (35) | 70      | <i>Eucalanus bungii</i>        | P     |
| May,16 (35) | 77      | <i>E. bungii</i>               | P     |
| May,16 (35) | 82      | <i>E. bungii</i>               | P     |
| May,16 (35) | 76      | Oikopleuridae                  | C     |
| May,16 (35) | 85      | Gammaridae                     | C     |
| May,16 (35) | 92      | <i>E. pacifica</i>             | P     |
| May,16 (35) | 77      | <i>C. abdominalis</i>          | P     |
| May,19 (38) | 90      | <i>P. japonica</i>             | P     |
| May,19 (38) | 70      | <i>A. kokuboi</i>              | C     |
| May,19 (38) | 91      | <i>E. pacifica</i>             | P     |
| May,19 (38) | 80      | Oikopleuridae                  | C     |
| May,20 (39) | 93      | <i>A. personatus</i>           | P     |
| May,20 (39) | 85      | <i>P. japonica</i>             | P     |
| May,20 (39) | 99      | <i>E. pacifica</i>             | P     |
| May,22 (41) | 83      | <i>P. minutus</i>              | C     |
| May,23 (42) | 88      | Megalopa larva                 | C     |
| May,26 (45) | 66      | Collembola                     | I     |
| May,28 (47) | 87      | Oikopleuridae                  | C     |
| May,29 (48) | 93      | Oikopleuridae                  | C     |
| May,30 (49) | 75      | Harpacticoida                  | C     |

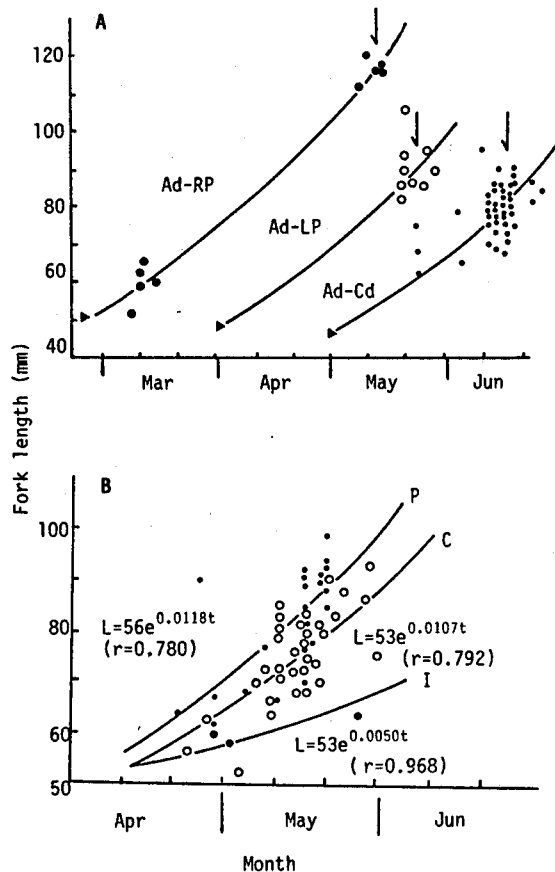


Fig.45. Growth curves of the marked juvenile liberated from the Ohkawa River (A) and from the Futamata River (B). Arrows indicate the beginning of offshore migration. Symbols of P (•), C(o) and I(●) are shown in Table 10

### (1).食 性

前期幼魚期：1980年春期、宮城県北部沿岸の河口域とその周辺の海浜域に生活する前期幼魚期個体の胃内容物組成をTable 11にまとめた。淡水の影響を受ける小泉川河口部と面瀬川河口部（＜21%-S）で採捕された個体の胃内容物は個体組成で20～70%、重量組成では40～60%がユスリカ類で占められており、ついでかかんボ類や落下昆虫の陸水起源の餌動物が見出されている。これに対して、それらよりやや塩分濃度の高い（30%-S～21%-S）大川河口域、二十一浜および水戸辺川河口域などの混雑性水域からの採集個体では表在底生動物のヨコエビ類やハルバフチス類が高い値を示している。

Table 11. Stomach content of the juvenile captured by seine in the shore of Sanriku Coast. Left and right files indicate number and weight (mg) of food organism per juvenile respectively

| Species                     | Estuary of<br>Ohkawa R. |    | Estuary of<br>Omose R. |    | Estuary of<br>Koizumi R. |   |        |   | Nijuichi-<br>hama |   | Estuary of<br>Mitobe R. |   |        |   |        |   |       |   |
|-----------------------------|-------------------------|----|------------------------|----|--------------------------|---|--------|---|-------------------|---|-------------------------|---|--------|---|--------|---|-------|---|
|                             | May,7                   |    | Apr.24                 |    | Apr.10                   |   | Apr.23 |   | May,7             |   | Apr.10                  |   | Apr.10 |   | Apr.23 |   | May,7 |   |
| Chironomidae L              | 0.4                     | 1  | 0.6                    | 1  | 0.9                      | 1 | 0.1    | 1 | 1.3               | 1 | 0.1                     | 1 | 0.4    | 1 | -      | - | 3.5   | 2 |
| P                           | -                       | -  | 1.2                    | 1  | 0.3                      | 1 | 0.2    | 1 | 0.2               | 1 | -                       | - | -      | - | -      | - | 0.3   | 1 |
| I                           | 0.1                     | 1  | 16.2                   | 15 | 8.2                      | 6 | 4.2    | 4 | 2.1               | 2 | 1.0                     | 1 | -      | - | -      | - | 3.2   | 3 |
| Simuliidae L                | -                       | -  | 0.1                    | 1  | -                        | - | -      | - | -                 | - | -                       | - | -      | - | -      | - | -     | - |
| Psychodidae P               | -                       | -  | -                      | -  | -                        | - | -      | - | 4.8               | 2 | -                       | - | -      | - | -      | - | -     | - |
| Tipulidae L                 | -                       | -  | -                      | -  | -                        | - | -      | - | 0.1               | 1 | -                       | - | -      | - | 0.5    | 5 | -     | - |
| Collembola                  | -                       | -  | -                      | -  | 3.5                      | 1 | -      | - | 0.4               | 1 | -                       | - | -      | - | -      | - | -     | - |
| Terrestrial insects         | -                       | -  | 0.3                    | 2  | 0.1                      | 1 | 0.6    | 1 | -                 | - | -                       | - | -      | - | 0.2    | 1 | -     | - |
| Harpacticoida               | -                       | -  | -                      | -  | -                        | - | -      | - | 7.7               | 1 | 1.4                     | 1 | 12.1   | 1 | 12.8   | 1 | -     | - |
| Tanaidacea                  | -                       | -  | 0.1                    | 1  | -                        | - | -      | - | 0.2               | 1 | 0.1                     | 1 | -      | - | -      | - | -     | - |
| Cumacea                     | 18.3                    | 11 | -                      | -  | -                        | - | -      | - | -                 | - | 0.3                     | 1 | -      | - | -      | - | -     | - |
| Brachyura zoea              | -                       | -  | -                      | -  | -                        | - | -      | - | -                 | - | 0.2                     | 1 | 0.4    | 2 | -      | - | -     | - |
| <i>Pontogeneia rostrata</i> | 73.9                    | 39 | 1.3                    | 1  | 0.1                      | 1 | -      | - | -                 | - | 0.7                     | 1 | -      | - | -      | - | 3.0   | 8 |
| Amphipoda A                 | 6.7                     | 4  | 6.2                    | 12 | 0.2                      | 1 | -      | - | -                 | - | 0.1                     | 1 | 2.0    | 3 | 0.4    | 1 | 3.8   | 2 |
| B                           | -                       | -  | -                      | -  | -                        | - | -      | - | -                 | - | -                       | - | -      | - | 0.6    | 1 | -     | - |
| Copepoda                    | -                       | -  | -                      | -  | -                        | - | -      | - | -                 | - | -                       | - | -      | - | 38.4   | 2 | 35.4  | 2 |
| Caprella                    | -                       | -  | 0.4                    | 2  | -                        | - | -      | - | -                 | - | -                       | - | 0.2    | 1 | 0.4    | 1 | 1.0   | 5 |
| Pisces fry                  | -                       | -  | -                      | -  | -                        | - | 2.6    | 4 | -                 | - | 0.4                     | 3 | -      | - | -      | - | -     | - |
| Unidentifiable              | 8                       |    | 5                      |    | 2                        |   | 6      |   | -                 |   | -                       |   | -      |   | -      |   | 12    |   |

いま、餌動物のうち、ユスリカ類などの水生昆虫と落下昆虫を陸起源、Pontogeneia rostrata などのヨコエビ類、ハルパナス類などの橈脚類、甲殻類幼生などを海起源とすると、Table 11 の結果は幼魚が生活場所を淡水影響下の生活域から海水域へと移動するに伴って、餌動物に対する依存度を陸起源から海起源へと徐々に転換してゆく様相をよくあらわしている。

前期幼魚期個体の摂餌様式の一端を明らかにする目的から、1981年4月27～28日、6月9～10日、24時間以上絶食状態にいたった幼魚を気仙沼湾湾口の約1マイル沖に仮泊した調査船「耕洋」（4.9トン）に係留した生簀（ $60 \times 60 \times 45 \text{ cm}^3$ 、網目5 mm、マキロン製）に收容し、4時間、海水表層に漂流放置した後回収し、その胃内容物を調べた。この操作を24時間中6回実施し、同時に丸特ネットを用いて表層25 m 水平曳きにより動物プランクトンを採集した。観察時の水温、幼魚の体長および体重は、それぞれ、4月が $8.1 \pm 0.8^\circ\text{C}$ 、 $61 \pm 5 \text{ mm}$ および $1.55 \pm 0.37 \text{ g}$ であり、6月が $12.5 \pm 0.4^\circ\text{C}$ 、 $57 \pm 4 \text{ mm}$ および $1.31 \pm 0.28 \text{ g}$ である。

その結果、幼魚は日中に活発な摂餌行動を行い、夜間には全く摂餌しないことが胃内容量指数の日変化（Fig. 46.A）から知ることができる。また、幼魚は動物プランクトン組成の大半を占める Pseudocalanus minutus × Acartia clausi などの沿岸性小型橈脚類（Fig. 46.B）をほとんど摂餌せず、4、6月ともに比較的大型な Parathemisto japonica、ヨコエビ類、落下陸上昆虫などを多く摂餌している（Table 12）。幼魚の胃内容物と動物プランクトン種組成との類似性を木元（1976）の重複度指数  $C_{\pi}$  により、幼魚の摂餌選択性を Ivlev（1965）の選択性指数  $E$  により検討すると（Table 12）、両者にはほとんど類似性がみられず、幼魚

は *P. japonica*、*Harpacticoida*、ヨコエビ類、*Evadne nordmani*、  
陸上昆虫およびイソコツブムシに高い正の選択性 ( $E > 0.8$ )  
を示した。このことは、幼魚が、日中、比較的大型の餌  
動物を選択的に摂食する摂餌方法をとることを示唆して  
いる。

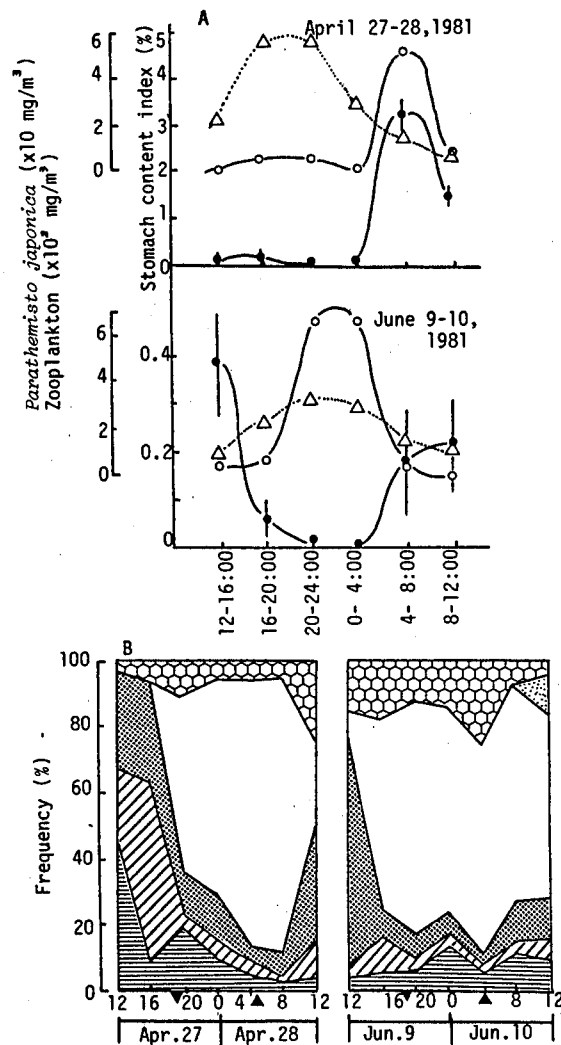


Fig.46. Field experiment in feeding behavior of the juvenile.  
A: diurnal change in stomach content index (●), standing  
crop of zooplankton (Δ) and *Parathemisto japonica* (○).  
Bars indicate 95% confidence limits. B: diurnal change  
of zooplankton composition (>10%) in the surface of  
Kesennuma Bay. ▼: sunset, ▲: sunrise, ▨: *Pseudocalanus*  
*minutus*, ▩: *Acartia clausi*, ▪: *Oithona similis*, □:  
Copepoda nauplius, ▧: *Evadne nordmani*, ▦: Others

Table 12. Stomach content and electivity coefficient of the fingerling in field experiment of feeding behavior. Stomach content indicate number and weight of food organism per individual in the left and right files respectively

| Species                | Date(Time)                         | Apr. 27 |        | Apr. 28    |           | Jun. 9  |        | Jun. 10 |         |
|------------------------|------------------------------------|---------|--------|------------|-----------|---------|--------|---------|---------|
|                        |                                    | 12-16   | 16-20  | 4-8        | 8-12      | 12-16   | 16-20  | 4-8     | 8-12    |
| Stomach content        | <i>Parathemist japonica</i>        | -       | -      | 101(625.5) | 27(372.4) | 2(17.6) | -      | 2(7.6)  | -       |
|                        | Harpacticoida                      | 1(0.1)  | 2(0.1) | 2(0.1)     | 2(0.1)    | 2(0.1)  | -      | -       | 2(0.1)  |
|                        | Copepoda                           | -       | 3(0.1) | 2(0.1)     | 4(0.2)    | 11(0.1) | -      | -       | -       |
|                        | Gammaridae                         | -       | 1(4.3) | -          | -         | 2(0.6)  | -      | 2(17.1) | 6(22.9) |
|                        | <i>Evadne nordmanni</i>            | -       | -      | -          | -         | 26(0.5) | -      | -       | -       |
|                        | Bivalvia                           | -       | -      | -          | -         | 2(0.1)  | -      | -       | -       |
|                        | Terrestrial insects                | 1(1.2)  | -      | -          | -         | 1(3.5)  | 1(0.5) | -       | -       |
|                        | Pieces of broken algae             | -       | 1(2.0) | 11(19.6)   | -         | -       | -      | -       | -       |
|                        | Pieces of broken paint             | -       | 2(3.0) | -          | 3(5.0)    | -       | -      | -       | -       |
|                        | Scale of fish                      | -       | 2(0.1) | 1(0.1)     | 2(0.1)    | -       | -      | -       | -       |
|                        | <i>Gnорimosphaeroma orgonensis</i> | 2(0.1)  | -      | -          | -         | -       | -      | -       | -       |
|                        | Number of fish                     | 20      | 20     | 20         | 20        | 20      | 19     | 20      | 20      |
| Electivity coefficient | Index of diversity                 |         |        |            |           |         |        |         |         |
|                        | Zooplankton                        | 2.7     | 5.2    | 1.3        | 1.9       | 2.6     | 1.0    | 2.0     | 1.6     |
|                        | Stomach content                    | 1.3     | 2.9    | 1.1        | 1.0       | 1.6     | 1.0    | 1.7     | 1.0     |
|                        | Degree of overlap                  | 0.228   | 0.235  | 0.020      | 0.199     | 0.458   | 0      | 0.001   | 0.199   |
|                        | <i>Parathemisto japonica</i>       | -       | -      | +1.00      | +0.94     | +0.99   | -      | +1.00   | -       |
|                        | Harpacticoida                      | +0.93   | +0.35  | +0.89      | +0.67     | +0.95   | -      | -       | +1.00   |
| Electivity coefficient | Copepoda                           | -       | -0.54  | -0.96      | -0.77     | -0.56   | -      | -       | -       |
|                        | Gammaridae                         | -       | +1.00  | -          | -         | +1.00   | -      | +1.00   | +1.00   |
|                        | <i>Evadne nordmanni</i>            | -       | -      | -          | -         | +0.85   | -      | -       | -       |
|                        | Bivalvia                           | -       | -      | -          | -         | +0.12   | -      | -       | -       |
|                        | Terrestrial insects                | +1.00   | -      | -          | -         | +1.00   | -      | -       | -       |
|                        | Scale of fish                      | -       | +1.00  | -0.14      | +0.61     | -       | -      | -       | -       |
|                        | <i>Gnорimosphaeroma orgonensis</i> | -       | -      | -          | -         | -       | -      | -       | -       |

後期幼魚期：1980年と1981年の春期に志津川湾歌津泊浜と気仙沼湾大島沖合域の定置網で採集した幼魚の胃内容物組成は採集時期によりかなり大きな差異を示している（Fig. 47）。1980年志津川湾採集の幼魚では4月下旬から5月下旬まで親潮指標種の *Parathemisto japonica*、6月以降が陸性昆虫、1981年同湾の幼魚では5月にイカナゴ稚仔魚、6月に表在底生動物のヨコエビ類、*Evadne* sp. オタマボヤ幼生などの小型動物プランクトンを優占的に

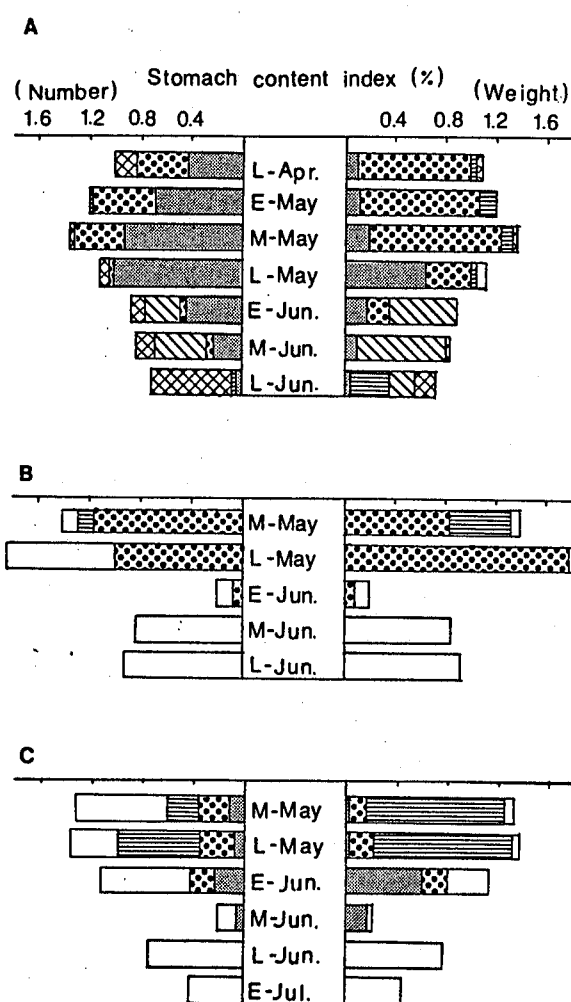


Fig. 47. Seasonal changes in stomach content of the fingerling captured by set net in the Sanriku Coast. A: mouth of Shizugawa Bay (Utatsu-tomarihama) in 1980, B: mouth of Kesennuma Bay (Matsunoshita) in 1981, C: mouth of Shizugawa Bay (Utatsu-tomarihama) in 1981. [checkered]: *Parathemisto japonica*, [horizontal lines]: Sand lance (fry), [white]: Coastal small zooplankton, [diagonal lines]: Terrestrial insects, [cross-hatched]: Others, [vertical lines]: Epibenthic amphipoda

摂餌している。また、1981年の気仙沼湾における幼魚は5月に P. japonica、6月に小型動物プランクトンを卓越的に摂餌しており、この傾向はほぼ例年観察されている (Table 13)。

1981年4～6月、気仙沼湾湾口部の定置網で早朝に採集した幼魚の胃内容物と同時に丸特ネットの10 m垂直曳により採集した動物プランクトンの種組成とを比較したのがTable 14である。表より幼魚の胃内容物と動物プランクトン組成の類似性は6月16日 ( $C\pi = 0.23$ )を除いてきわめて低い ( $C\pi < 0.01$ )ことが知られ、Ivlevの摂餌選択性指数から幼魚は5月から6月初旬までが P. japonica ( $+0.996 \pm 0.005$ )とイカナゴ稚仔魚 ( $+1.000$ )に、6月が Oikopleuridae ( $+0.916 \pm 0.070$ )と陸上昆虫 ( $+1.000$ )に正の摂餌選択性を示すのに対し、動物プランクトン組成の中でも最も大量に出現する Acartia clausi や Pseudocalanus minutus などの橈脚類には負の摂餌選択性を示し、ほとんど摂餌していないことがわかる。このように、沿岸滞泳から沖合移動までの後期幼魚期の個体はある特定種に対する摂餌選択性を強める傾向にあるといえる。

5月に沖合へ移動する大型個体の主な餌動物として利用された Parathemisto japonica は冷水性で表層に分布する端脚類の中で最も優占する Parathemisto 属の1種であり (Bowman, 1960)、親潮系水の指標種として表層付近にパッチ状に分布することが知られている (小達, 1980; 寺崎, 1981)。1981年春期、気仙沼湾湾口部における P. japonica の出現量と沖合移動中の幼魚の P. japonica 摂食量との関係はFig. 48Aのとおり、沿岸域における P. japonica の消長と幼魚のその摂食量の変動傾向はよく類似している。大型個体が沿岸性動物プランクトンの増殖ピーク時にも拘らず沖合移動することや、P. japonica を卓越的に

Table 13. Dominant species in food of the fingerling captured by set net in the northern coast of Miyagi Prefecture. \* This data was cited from Seki (1980)

A. Large-sized individuals (>80 mm-FL)

| Year  | Dominant species             |                                   | Sampling area              |
|-------|------------------------------|-----------------------------------|----------------------------|
|       | First                        | Second                            |                            |
| 1976* | <i>Parathemisto japonica</i> | <i>Ammodytes personatus</i> (fry) | Off the Bay of Kesenuma    |
| 1977  | <i>P. japonica</i>           | <i>A. personatus</i> (fry)        | North coast in Miyagi Pre. |
| 1978  | <i>P. japonica</i>           | -                                 | North coast in Miyagi Pre. |
| 1979  | <i>P. japonica</i>           | <i>A. personatus</i> (fry)        | North coast in Miyagi Pre. |
| 1980  | <i>P. japonica</i>           | Epibenthic amphipoda              | North coast in Miyagi Pre. |
| 1981  | <i>P. japonica</i>           | <i>A. personatus</i> (fry)        | Off the Bay of Kesenuma    |
| 1981  | <i>A. personatus</i> (fry)   | <i>P. japonica</i>                | Off the Bay of Shizugawa   |

B. Small-sized individuals ( $\leq$ 80 mm-FL)

|       |                            |                            |                            |
|-------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|
| 1976* | <i>Eurytemora pacifica</i> | Epibenthic amphipoda       | Estuary in Ohkawa River    |
| 1977  | <i>P. japonica</i>         | <i>A. personatus</i> (fry) | North coast in Miyagi Pre. |
| 1978  | -                          | -                          | -                          |
| 1979  | Copepoda                   | -                          | North coast in Miyagi Pre. |
| 1980  | Terrestrial insects        | Epibenthic amphipoda       | Off the Bay of Shizugawa   |
| 1981  | Coastal plankton           | -                          | North coast in Miyagi Pre. |

Table 14. Stomach content and electivity coefficient of the fingerling captured by set net in the mouth of Kesennuma Bay during the spring of 1981. P: zooplankton composition, S: stomach content of fingerling

|                        |                              | May,11 |      | May,19 |      | May,26 |      | Jun.2  |      | Jun.16 |      | Jun.23 |      |
|------------------------|------------------------------|--------|------|--------|------|--------|------|--------|------|--------|------|--------|------|
|                        |                              | P      | S    | P      | S    | P      | S    | P      | S    | P      | S    | P      | S    |
| Stomach content        | Copepod                      | 88.7   | -    | 91.4   | -    | 88.9   | -    | 27.5   | -    | 45.3   | 2.3  | 20.6   | 0.3  |
|                        | Harpacticoida                | 0.6    | 1.4  | 0.4    | -    | -      | -    | 0.2    | -    | 0.7    | 0.6  | -      | -    |
|                        | <i>Sagitta elegans</i>       | -      | -    | 0.1    | -    | -      | -    | -      | -    | -      | -    | -      | -    |
|                        | Epibenthic gammarid          | 0.3    | -    | -      | -    | 0.4    | -    | -      | -    | -      | 4.6  | 0.2    | -    |
|                        | <i>Parathemisto japonica</i> | 0.3    | 57.4 | 0.3    | 98.1 | -      | 50.0 | -      | 1.5  | -      | -    | -      | -    |
|                        | <i>Euphausia pacifica</i>    | 0.6    | 29.4 | -      | -    | 0.4    | -    | -      | -    | -      | -    | -      | -    |
|                        | Terrestrial insects          | 0.3    | -    | -      | -    | -      | -    | -      | -    | -      | 1.7  | -      | -    |
|                        | Cladocera                    | 5.3    | -    | 4.1    | -    | 7.0    | -    | 57.7   | 2.2  | 43.5   | 11.4 | 60.7   | 0.3  |
|                        | <i>Ammodytes personatus</i>  | -      | 11.8 | -      | 1.9  | -      | -    | -      | -    | -      | -    | -      | -    |
|                        | Oikopleuridae                | 1.9    | -    | 0.9    | -    | 1.6    | 33.3 | 1.1    | 96.3 | 5.9    | 66.3 | 3.3    | 98.9 |
|                        | Scale of fish                | 1.9    | -    | 0.1    | -    | 0.1    | 16.7 | 0.6    | -    | 0.2    | -    | 8.2    | -    |
|                        | Crustacean zoea              | -      | -    | -      | -    | -      | -    | -      | -    | -      | 13.1 | -      | 0.5  |
|                        | Other animals                | 2.0    | -    | 2.7    | -    | 1.6    | -    | 12.9   | -    | 4.4    | -    | 7.0    | -    |
| Index of diversity     |                              | 1.26   | 2.33 | 1.19   | 1.04 | 1.26   | 2.57 | 2.45   | 1.08 | 2.50   | 2.12 | 2.36   | 1.02 |
| Degree overlap         |                              | 0.0059 |      | 0.0033 |      | 0.0093 |      | 0.0349 |      | 0.2275 |      | 0.0500 |      |
| Electivity coefficient | <i>Parathemisto japonica</i> | +0.990 |      | +0.993 |      | +1.000 |      | +1.000 |      | -      |      | -      |      |
|                        | <i>Ammodytes personatus</i>  | +1.000 |      | +1.000 |      | -      |      | -      |      | -      |      | -      |      |
|                        | <i>Euphausia pacifica</i>    | +0.960 |      | -      |      | -1.000 |      | -      |      | -      |      | -      |      |
|                        | Harpacticoida                | +0.400 |      | -1.000 |      | -      |      | -1.000 |      | -0.077 |      | -      |      |
|                        | Oikopleuridae                | -1.000 |      | -1.000 |      | +0.911 |      | +0.978 |      | +0.839 |      | +0.935 |      |
|                        | Cladocera                    | -1.000 |      | -1.000 |      | -1.000 |      | -0.927 |      | -0.585 |      | -0.995 |      |
|                        | Terrestrial insects          | -1.000 |      | -      |      | -      |      | -      |      | +1.000 |      | -      |      |
|                        | Crustacean zoea              | -      |      | -      |      | -1.000 |      | -1.000 |      | +1.000 |      | +1.000 |      |
|                        | Epibenthic gammarid          | -1.000 |      | -      |      | -1.000 |      | -      |      | +1.000 |      | -1.000 |      |

摂餌することを考え合わせると、幼魚は明らかに、P. japonica を選択的に探索しながら摂餌しているといえる。また、イカナゴも P. japonica について沖合移動中のサケ幼魚によく摂餌されるが、幼魚がイカナゴを摂餌する時期はほぼ5月のみであり、6月以降はイカナゴの現存量が多いにも関わらず、幼魚はそれをほとんど摂餌しない (Fig. 48B)。このことは、6月以降、イカナゴが体長 50mm 以上に成長すること (児玉, 1980)、沿岸には小型 (体長 70~80mm) のサケ幼魚しか残留しておらず、大きさの相互関係からイカナゴがサケ幼魚の餌対象種からはずれ、それらに替わって沿岸性動物プランクトンの中でも比較的大型のヨコエビ類や陸地から飛来する昆虫類 (ハエ類、トビムシ類)、パッチを形成し活発に運動する *Dikopleuridae* が選択的に摂餌されるようになるものと判断される。

以上のことから、沿岸生活期の幼魚期においてもサケは、河川生活期と同様に日中に摂餌行動をとるが、その餌対象物は動物プランクトンの中でも比較的大型で活発な運動性を有してパッチ状に分布するものを選択的に摂餌するといえる。幼魚の胃内容物は発育段階と生息場所あるいは時期により異なり、海浜域に生息する前期幼魚期個体は河川および陸起源の昆虫類の他に、表在底生動物のヨコエビ類、ハルパフチヌス類などを摂食する。一方、湾口部付近まで生息分布域を拡大し、やがて沖合水域へ移動する後期幼魚期個体の胃内容物は分布あるいは移動時期により異なり、親潮系水の沿岸近接期 (4~5月) に移動する大型個体 (最頻度 120mm) は P. japonica やイカナゴ稚仔魚などの大型餌動物を選択的に摂餌するのに対し、親潮系水が沿岸を離れ、大型餌動物が消失する6月以降に沿海域へ出現する後期幼魚期移行直後の小型個体 (最頻度 70~80mm) の胃内容物は基本的に海浜域で

のそれと類似し、陸起源の昆虫類、ヨコエビ類や沿岸性の小型動物プランクトンで占められている。

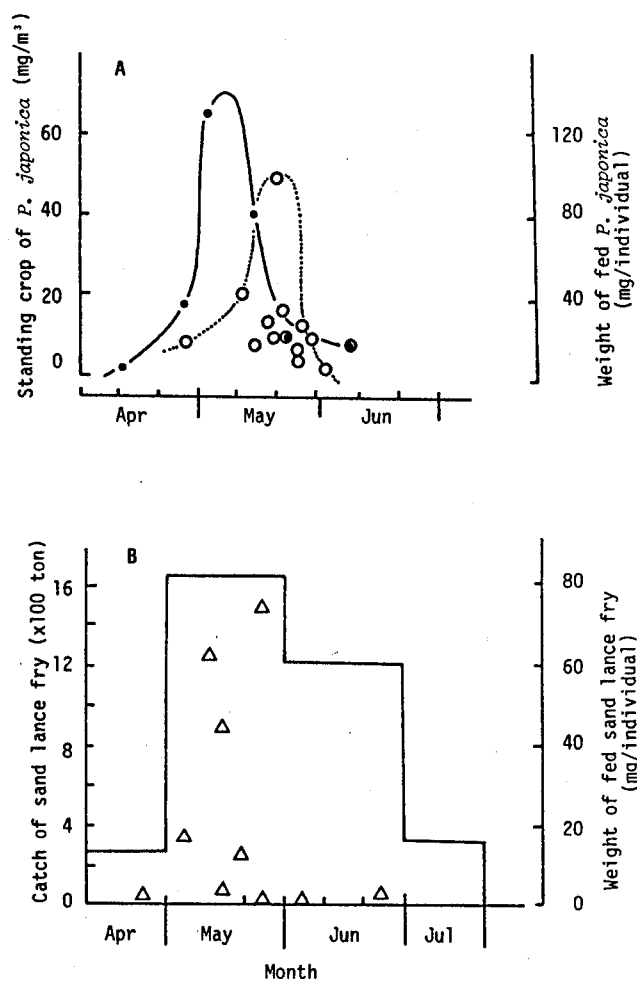


Fig.48. Seasonal changes of standing crop of *Parathemisto japonica* and sand lance fry and of weight of the both animals fed by chum salmon juvenile. ●: standing crop of *P. japonica*, ○: weight of *P. japonica* in stomach of chum salmon juvenile, △: weight of sand lance fry in stomach of chum salmon juvenile, Histogram in B: average catch per month of sand lance fry from 1960 to 1977 in Onagawa

## (2). 生息域と摂餌量

前期幼魚期：1980年春期、宮城県北部沿岸の河口域とその周辺海浜域における幼稚魚の胃内容量とその指数を体長ごとに表わしたのがFig. 49である。両者とも同一体長における変異は著しいけれども、胃内容量指数は体長50mm前後の稚魚期から幼魚期への移行期の個体において

高い傾向を示している。また、生息場所別では低塩分で波浪の影響の少ない河口域や内湾域で生活する個体の胃内容量とその指数値は高い値をとるのに対し、外洋から波浪の影響を直接受ける海浜域（例えば、二丁一浜、泊浜）に分布する個体では胃内容量およびその指数値はとくに著しく低いか、あるいは、空胃の個体が多い傾向を示している。

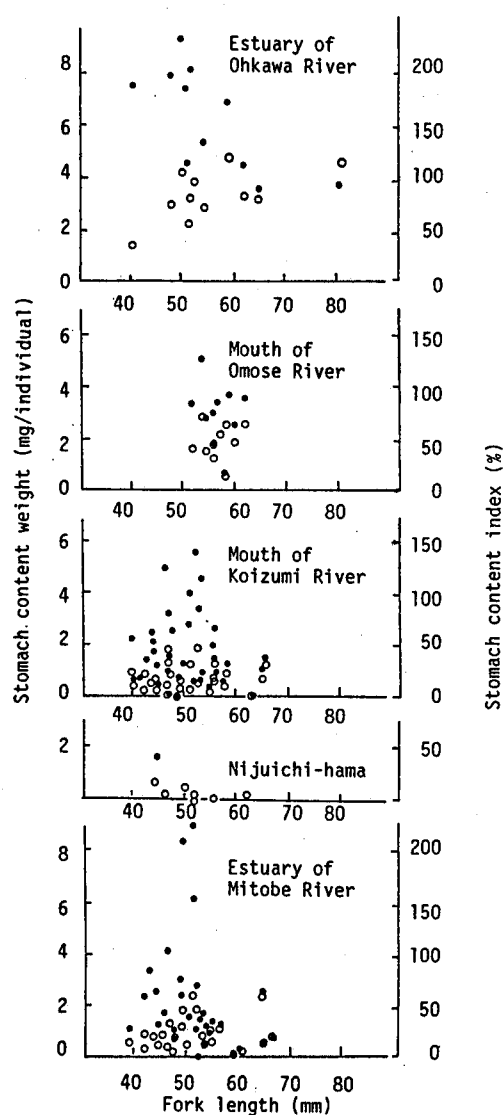


Fig.49. Stomach content weight (open circle) and stomach content index (solid circle) of the juvenile captured by seine in the shore of Sanriku Coast during the spring of 1980

後期幼魚期：幼魚が日中に摂餌行動をとり、餌対象物との遭遇度合によって幼魚の摂餌量が変化することは前項ですでに述べた (Fig. 46)。1981年5月22日の4時、10時と16時に志津川湾湾口部 (歌津泊浜) および6月23日の6時と18時に気仙沼湾湾口部 (大島地先) の定置網において採集した幼魚のうち、体長70~100mmの個体を対象としてその胃内容量指数の日変化を観察した (Fig. 50)。胃内容量指数は日出時に低いのに対して、日中時は日没直前まで日出時の約4倍の値を維持している。このことと夜間には全く摂餌行動をとらないという前項の結果 (Fig. 46) から、幼魚は、日中、一定の割合で胃内容物を消化する一方で、飽食量に達するまで継続的に摂食するという仮定が成立することを示すもので Elliot and Persson (1978) の次式により幼魚の日間摂餌量を推定することを教えている。

$$C_h = \frac{\alpha h}{1 - e^{-\alpha h}} (v_h - v_0 e^{-\alpha h})$$

ここで最初の胃内容量指数を  $v_0$  (%)。h 時間後のそれを  $v_h$  (%)、胃内容物の瞬間減少率を  $\alpha$ 、 $C_h$  (%) は h 時間の体重に対する摂餌量の割合 (摂餌率) である。また、絶食後 h 時間における胃内容量指数を  $v_{gh}$  (%)、絶食開始時の胃内容量指数を  $v_{g0}$ 、胃内容物の瞬間減少率を  $\alpha$  とすると、胃内容物排出速度が消化酵素の触媒作用に基づく単分子自己触媒作用に近似する (石渡 1978) ので、

$$v_{gh} = v_{g0} e^{-\alpha h}$$

とあらわされる。

1980年6月20~21日、24時間以上絶食状態の幼魚 (体長  $69 \pm 5$  mm、体重  $2.78 \pm 0.79$  g) に、主にヨコエビ類、ゴカイ類およびコフホアミからなる餌を飽食するまで与えた後に、暗黒下の恒温水槽 (水温  $14^\circ\text{C}$ ) に絶食状態で収容し、その後3時間毎に10個体を採集し、その胃内容量

指数を調べた。Fig. 50B がその結果で、0.121の胃内容物の瞬間減少率(%)が得られた。この $\lambda$ を(1)式に代入し、Fig. 50A で得られた日出から日没までの幼魚の胃内容量指数の変化から日間の摂餌率 $C_g$ を求めると、日出(4時)から日没(18時)までの摂餌率は5月が13%、6月が8%と推定され、親潮系水の沿岸近接期に沿海域へ分布し、さらに沖合へ移動する幼魚の方が親潮系水の沿岸離脱後に沿海域へ出現する個体に対して高い摂餌率を示すことがうかがわれる。

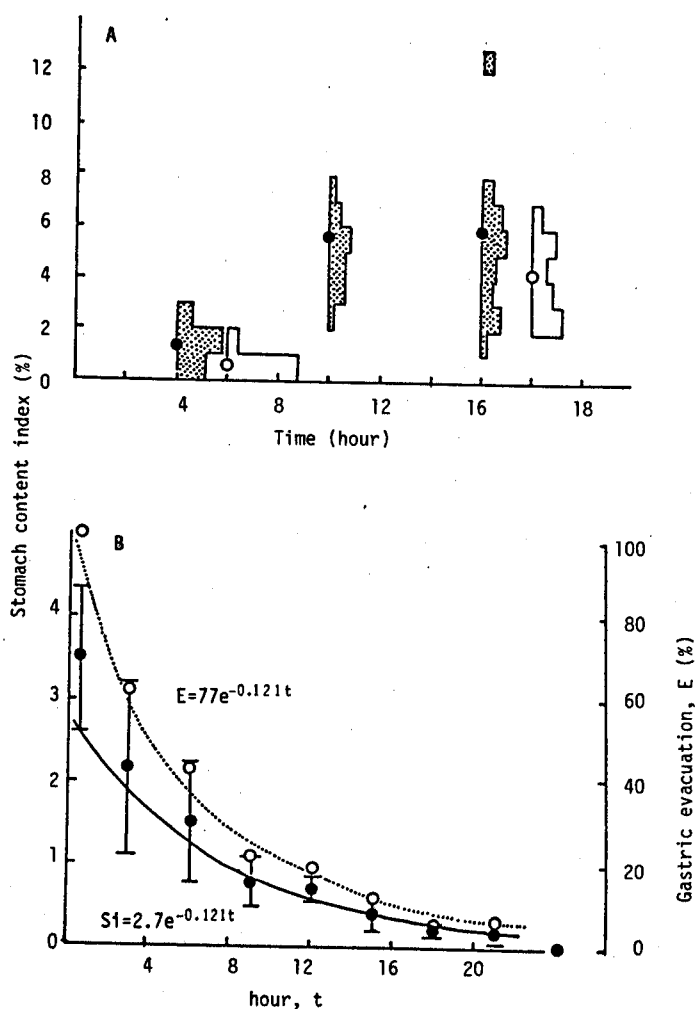


Fig.50. Diurnal changes in stomach content index (A) of the fingerling captured in the Outer Shizugawa Bay (shaded) on May 22, 1981 and in the Outer Kesennuma Bay (open) on June 23, 1981 and gastric evacuation (B) of the fingerling. Circles in A indicate average values. Bars, shaded and open circles in B indicate 95% confidence limits, average stomach content index and gastric evacuation, respectively

同様の傾向は1980、1981、1983年春期の志津川湾湾口部の定置網で日出直後の一定時刻(5時30分~6時)に採集した幼魚の胃内容量指数の時期変化においても観察される(Fig. 51)。胃内容量指数は、一般的に、親潮系水の沿岸近接期である4月下旬から5月にかけて高く、小型個体(体長70~80mm)で占められる親潮系水後退期の6月以降に低下している。このことは標本中に占める空胃個体の割合の時期変化においても示され、1983年春期の気仙沼湾近効沖(大谷)と志津川湾湾口部の定置網で採集した幼魚の空胃率は小型個体が著しく増加する5月下旬以降急激に高まる傾向にあることがうかがわれる(Fig. 52)。

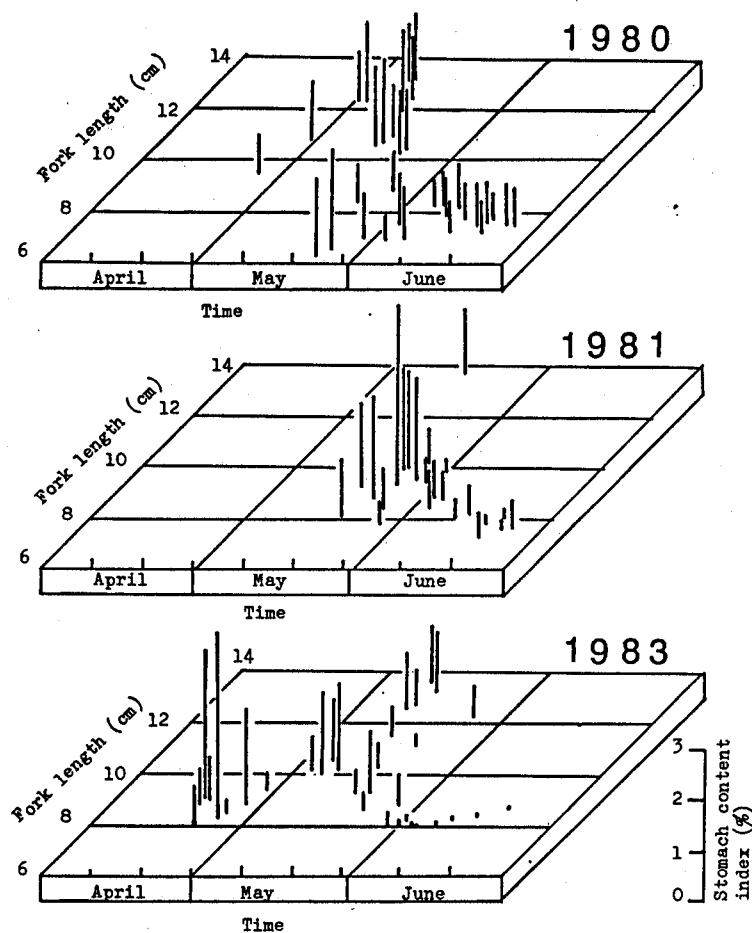


Fig. 51. Seasonal changes in stomach content index of the fingerling captured by set net in the Outer Shizugawa Bay (Utatsu-tomarihama)

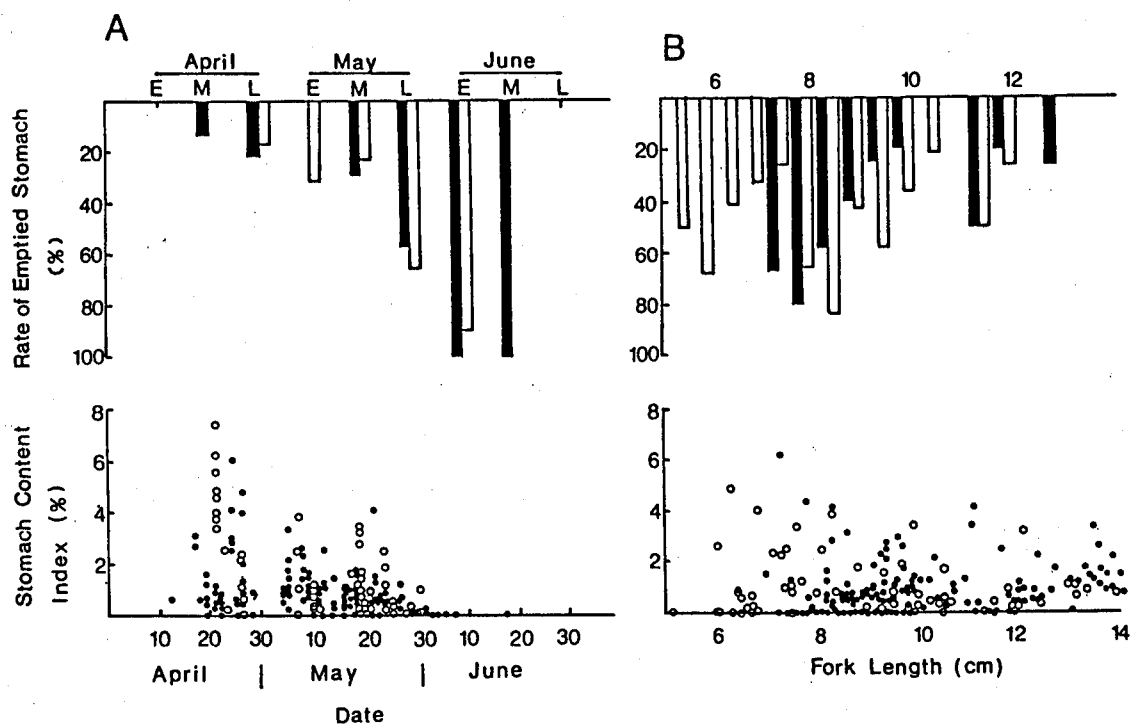


Fig.52. Changes of stomach content index and rate of empty stomach in the fingerling captured in the Outer Shizugawa Bay (Utatsu-tomarihama, solid) and Ohya (open) during the spring of 1983

## VI. 考 察

前章までに、河川で生れて海洋で成育するサケの初期生活の様式を解明するため、環境への適応結果としての生活様式と密接に関係する発育に伴う形態の変化、内部骨格の形成や鱗形成などの形態的特長から発育段階を区分し、各発育期における成長、分布、移動および摂餌生態を重点に、河川と沿岸におけるサケの生活実態とその生育環境との相互関係について明らかにしてきた。

仔魚期はエネルギー源を卵黄に依存する内部栄養期で、膜鱗の発達もみられ、まだ遊泳移動能力が著しく低い時期であり、産卵床である伏流水の侵透する砂礫質の河床を生息空間とする。この発育段階における環境との主導的な関係は呼吸と捕食者からの防御であり、食物との相互関係は意義をもたず、仔魚期では卵黄のエネルギー

源を効率よく諸器官の造成に転換し、活動代謝を抑制して浮上後の蓄積エネルギー源として残存することが、外部栄養依存期へ移行するその後の稚魚期の生残にきわめて重要な要因となっている。

サケの稚魚期は、发育段階では内部栄養依存期から外部栄養依存期へ移行する時期に相当し、形態的には軟骨と消化管の形成完了期で、遊泳形態の基本型も完了するが、遊泳力、摂餌機能および体支持構造がまだ不十分な時期にあたり、生活場所である河川も流速や濁りの増加する春期の融雪増水期に一致する場合が多く、生残のために必ずしも十分な条件下にあるとはいえない。

このような条件下にあって、河川生活期における稚魚は流れに定位して流下する餌対象物を無選択的に摂食するという摂餌様式をとることを明らかにした。また、融雪増水期前に浮上した個体群密度の著しく低い少数個体は、産卵場付近の恒常的な環境下で比較的長期間滞留して前期幼魚期に降海移動するが、融雪増水期に浮上するきわめて多くの個体は高密度で浮上後直ちに降海移動し、その移動は個体群の中でも瞬間成長係数の高い大型個体が先行する傾向を示した。

サケ属魚類の降海移動要因については、これまで i) 網膜運動反応の暗順応ができなくなり、「明」から「暗」への急激な変化が走流性を消失させる結果降下する (Hoar, 1951; Neave, 1955), ii) 水温や水位の急激な上昇が降下移動を増大させる (Hoar, 1951), iii) 甲状腺ホルモンの活性化が降下移動の活性と銀白化を促進し、プロラクチンの減少、成長ホルモンと ACTH の増加が浸透圧調節能と塩分抵抗を高める (Hasler and Scholz, 1983), iv) 餌不足と不適環境からの逃避 (小林, 1981) が考えられている。そのうち、i) から iii) までの要因はギンサケやベニサ

ケのように河川生活期間の長い魚種を対象として論じられているが、そのような生理的变化がどのような生態的事象と対応して発現されるのかは明らかにされていない。しかし、浮上後、間もなく降海するサケとカラフトマスは、降海時においても甲状腺の活性化はみられない(Hoar and Bell, 1950)にもかかわらず、浮上時にすでに浸透圧調節能が備わっている(Hasler and Scholz, 1983)とされていることを考えるなら、サケの降海移動が要因のiii)によるものではないことを暗示している。しかも、河川生活期間の長いとされるギンサケやベニサケにおいても浮上直後から降海する個体が相当数いること(Chapman, 1962; Mason, 1975; McDonald, 1960)、サクラマスでは浮上後産卵場付近に定着するのはごく少数の先住個体であり、多くは下流へ降河すること(久保, 1980)などの諸知見は、要因としてのii)およびiii)を再検討する必要があることを示唆している。一般に、魚類の各発育段階はそれぞれ環境との関連の体系であり、自由遊泳以後の初期発育期は外部からの食物摂取が生活様式の主導的な位置を占めるといわれている(Nikolsky, 1964)。この考え方にもとづくなれば、内部栄養から完全に外部栄養依存へと転換する時期に該当する発育段階である稚魚期にみられるサケの降海移動は体質的には河川において充足されない餌の確保とそれをもたらす環境への適応過程であると考えられる。稚魚の降海移動は、現象的には水温の一時的低下、濁りや流速の増加などをもたらす融雪増水が引き金あるいは促進要因となると推定されるが、このような現象的な要因にともなう降海移動の生理・生態的機構そのものについては今のところ明らかにされておらず、今後の大きな課題として残されている。

魚類のCritical periodは個体内部の機能が急速に進行す

る発育段階の移行期に生活域の環境が適合しない場合に生じる（田中，1975）と考えられており、事実、Healey（1982）は標識魚の鱗の観察から Nanaimo 川におけるサケの死亡率が海洋生活期の体長 45～55mm において著しく高いことを明らかにしている。すでに成長や分布の項で明らかにしたように、サケは河口およびその周辺の海浜域で稚魚期から幼魚期へ移行するが、低塩分で波浪など外洋の影響が少ない内湾性の河口域とその周辺の海浜域に生息する個体は、外洋に面する海浜域などに生息する個体に比べて著しく多数を占め、ここで比較的長期間滞留して活発な摂餌活動を行う。これらの諸事実は、稚魚期から幼魚期への移行期にある個体の生存に対して主導的に関係する要因が食物の存在であり、これを保障する生息空間である低塩分で波浪の影響の少ない生息域の確保がサケの critical period を潜在化させ、その後の生残りに深く関連していくと考えられる。

魚類の回遊移動は、一般に、能動的移動と受動的移動に分けられる。前者は発育に伴う食物や生息場所の変化、過密、繁殖などに起因し、特に、初期生活期には発育段階に応じた生息空間と食物の探索が移動の主因であり、索餌回遊はその表われとみなすことができる。また、後者は環境が主導的で、流れによる輸送分布作用（Harden Jones, 1964）、不適環境からの逃避（辻田，1983）などのように環境ストレスを回避するような生息空間の選択に起因するとみなされる。このような観点から、幼魚の北太平洋への沖合移動を検討すると、親潮系水の沿岸近接期から沿岸後退期に先行回遊する大型個体は Parathemisto japonica のような沿岸域で得られない大型餌料を探索し、摂餌する能動的移動であり、それに対して親潮系水が沿岸から後退した後の遅い時期に回遊する小型個体は高水

温や適切な食物の不足などに起因する不適環境からの逃避である受動的移動とみなすことが可能であろう。

これらのことから初期生活におけるサケの生活様式とは、本質的には発育段階に応じた生活空間の確保であり、生存のための環境への適応であり、その表われとしての生活型は Fig. 53 に示されるように次の3型に分類することができる。すなわち、i) 河川型：浮上後、河川に比較的長期間滞在して、前期幼魚期の発育段階で降海するごく少数の個体、ii) 索餌回遊型：浮上後直ちに降海し、沿岸海域に長期間滞泳した後、沿岸域では得られない大型餌料を探索しながら、後期幼魚期から若魚期の移行期に能動的に沖合へ移動する個体、iii) 逃避移動型：浮上後直ちに降海し、前期幼魚期まで海浜域に滞留するが、すでに親潮系水が沿岸域から後退しており、餌動物の不足と高水温という不適環境からの逃避により、後期幼魚期への移行直後に沖合移動する個体である。そのうち、河川型は降海後の沿岸滞泳と沖合移動生態について十分明らかではないが、その産卵回帰までの生残率は浮上直後に降海する個体と差のないことが指摘されている（ロースルイ，1967）。

以上の結論から、サケの初期減耗の critical な時期とは各発育段階の移行期における新しい生活空間への移動時期であり、具体的には浮上直後の稚魚期における適切な初期餌料の確保、稚魚期から幼魚期への移行期における低塩分で、波浪など外洋の影響を受けない生活空間の確保および幼魚期から若魚期への移行期における索餌回遊を誘因する餌環境とそれを含む沖合水との遭遇であると推論される。したがって、今後のふ化放流技術はサケの初期生活様式に応じて展開することが基本的に重要な課題であり、優良な種苗を適正な時空間に放流することに

より高い再生産効率を維持向上させることが目標となる。課題に対する技術展開の方向はこれまで得られた成果からサケの初期生活における各発育段階への移行期に対する人為的保護育成であり、i) 内部栄養依存期から外部栄養依存期へ移行する浮上直後の稚魚期の初期餌料の確保、ii) 生活空間を河川から沿岸域へ移動する稚魚期から幼魚期への移行期とそれに続く前期幼魚期における内湾的な汽水域の確保あるいはその発育段階までの飼育養成、iii) 幼魚期に沖合移動を誘因するような海況との遭遇を把握した上での調整放流技術の展開である。そのうち、i) については給餌飼育技術の導入による回帰率の向上により実証されている (Kobayashi, 1980)。今後は、ii) と iii) のふ化放流技術をどのように展開して人工再生産効率の向上を図るかがきわめて重要な課題となるであろう。

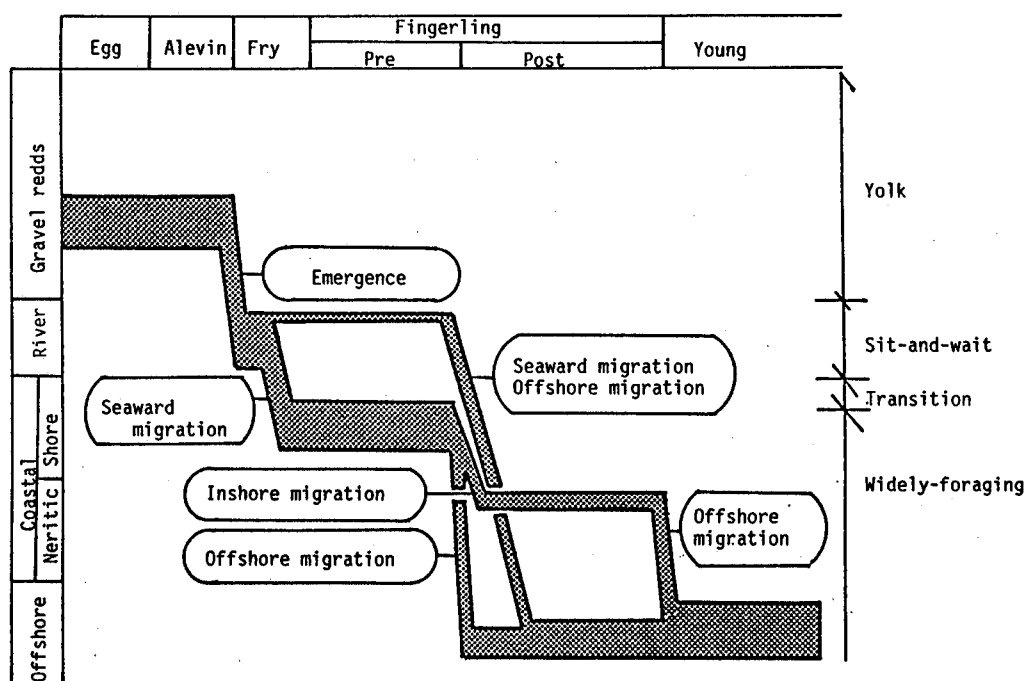


Fig.53. Early life of chum salmon (*Oncorhynchus keta*)

## VII. 要 約

北海道と東北三陸沿岸におけるサケ Oncorhynchus kete (WALBAUM) の初期生活様式を形態、発育、成長、分布、移動、摂餌生態および生育環境に基づいて明らかにした。

1). 発育に伴う外部形態の変化のうち、尾鰭は体長 50 mm (ふ化後 58 日) までに湾入形が完了し、ほぼ同時期までに膜鰭もほぼ消失した。鰭条は体長 40 mm 前後において、また鰭の分節数は体長 70~90 mm において定数に達した。ふ化後 27 日 (体長 33 mm) に 12~13 個の parr mark が体側に出現するが、体長 50 mm をこえるとグアニン色素も出現し、グアニン色素の沈着量の増加に伴って parr mark が不鮮明となり、体長 80 mm までにはほぼ消失する。そして体長 100~140 mm には腹部が銀白色、背部が青緑色となり、背鰭頂部と尾鰭末端が黒化して完全な smolt となる。鰓耙数は体長 80 mm までに 21~23 本の定数に達する。消化管は浮上時までに機能化し、体長 80 mm までに形成を完了する。

2). 各体部分長の比成長曲線は浮上時から体長 50 mm においてほぼ変曲する。

3). サケの骨格形成は摂食能力、体支持構造、遊泳推進力および遊泳制御能力の機能分化と対応する。硬骨の形成は体長 48 mm 頃より口器関連骨から開始され、体長 50 mm までには椎体、肩帯、覆尾骨が化骨し、その時期は初生鱗形成時期と一致した。体長 70 mm までに遊泳推進力の基軸となる尾骨の形成が完了し、さらに遊泳制御能力に関与する鰭と担鰭骨と体長 120 mm までに化骨し、この時期までに骨格形成はほぼ完了した。

4). 初生鱗と隆起線の形成日数は生育水温の上昇に伴って短縮し、それらは約 3℃ 以下では形成されなかった。

5). 初期生活の発育段階はエネルギー源を卵黄に依存する内部栄養期で形態の変化と各機能の分化が著しい仔

魚期（体長20～38mm）、浮上から初生鱗形成までの自由遊泳生活移行期で軟骨の形成完了と硬骨形成の開始期である稚魚期（体長38～50mm）、内部骨格の硬骨形成期である前期幼魚期（体長50～80mm）および海洋生活への適応期である後期幼魚期（体長80～120mm）に区分される。

6). 仔魚期においてサケは砂利埋没により運動が制約された恒温状態の環境下で生活し、運動などの消費エネルギーを最少限にとどめて体組織の造成や体成長を行い、高い残余エネルギーを卵黄に残したまま浮上してくる。

7). 多くの場合、サケは融雪増水期に短い河川生活を送った後、稚魚期から幼魚期への移行期までに降海するが、その場合、大型で瞬間成長係数の高い個体ほど早期に生息空間の拡大および積極的な降海移動を行う。しかし、分布密度が低く、融雪増水期前に浮上する少数の個体は産卵場付近に長期間滞留し、比較的遅い時期に幼魚期の発育段階で降海する。

8). 稚魚は河川において流下動物の優占種であるユスリカ類を卓越的に、またそれ以外にはマダラカケロウ類、コカケロウ類、ミズムシ類、クロカワケウ類、トビムシ類などを摂餌する。また、稚魚の胃内容物組成と流下動物組成とは高い類似性がみられ、稚魚は特定の餌動物に摂餌選択性を示さず、流下頻度の高い餌動物を摂餌することが木元（1976）の重複度指数と Ivlev（1965）の摂餌選択性指数から知られた。稚魚の摂餌量は流下動物量の多寡よりも融雪増水に起因する流速や濁りの増加といった不利な摂餌条件により影響を受ける。

9). 三陸沿岸では、春期、特に4～5月に親潮系水の影響を受けることが海況、水温変動および動物プランクトン出現種から知られる。

10). サケは前期幼魚期を河口やその周辺の低塩分域、

波浪の影響の少ない湾奥部などの海浜域に生息するが、成長に伴って分布域を拡大し、後期幼魚期までには沿海域のうち高塩分まで外洋の影響を受ける湾口部まで分布する。

ii). 早期(2~3月)の低水温時に降海するサケは長期間(約80日)沿岸域に滞留して、親潮系水の沿岸近接期である4月下旬から5月下旬まで(水温8~11℃)に幼魚期から若魚期の移行期(体長120mm)の発育段階で沖合へ移動する。一方、遅い時期(4~5月)に降海するサケは高い瞬間成長係数を示し、短い沿岸滞留期間(約40日)の後、親潮系水の沿岸離脱後の6月から7月初旬(水温11~16℃)に後期幼魚期の発育段階(体長70~80mm)で移動する。サケの沖合移動も河川の降海移動と同様に大型で成長力の優れた個体から先行して行なわれることが、沖合移動魚の体長の時期変化や鰭切除の標識魚の再捕結果から知られた。

12). サケは、河口やその周辺の海浜域に分布する前期幼魚期には生息場所を淡水域から鹹水域へ拡大するにつれ、胃内容物を陸上昆虫から表在底生動物のヨコエビ類や沿岸性の小型動物プランクトンへ変える。また、早期に沖合へ移動する大型個体は親潮指標種の Parathemisto japonica やイカナゴ稚仔魚などの大型餌動物を優占的に摂餌しているのに対し、6月以降の遅い時期に移動する小型個体は陸上起源の昆虫類や沿岸性小型動物プランクトンを摂餌している。幼魚の摂餌行動に関する実験観察、幼魚の胃内容物と動物プランクトンとの類似性および摂餌選択性指数から検討した結果、幼魚は日中、活発な運動性を有し、パッチ状に分布する比較的大型の餌動物(P. japonica、イカナゴ稚仔魚、ヨコエビ類など)を選択的に摂餌することが知られた。

13). 幼魚の胃内容量指数と空胃個体の出現率に関する時期変動および5月と6月における幼魚の摂餌率の相違から、早期に沖合移動する大型個体の方が親潮系水の沿岸離脱後に移動する小型個体に比べて高い摂餌率を示すことがうかがわれた。

14). サケの初期生活における生活様式は成長量に見合った餌料源を求めての索餌回遊であり、生活空間の確保であり、さらに生存のための環境への適応であり、その生活型は河川型、索餌回遊型および逃避移動型に分類することができる。

#### 引用文献

- Aleev, Y.G. 1963. Function and gross morphology in fish. iv+268. Israel Sci. Trans., Jerusalem.
- Balon, E.K. 1980. Early ontogeny of lake charr. in "Charrs" (ed. Balon, E.K.), pp.485-562. Dr. W. Junk bv Publishers, Hague.
- Bowman, T.E. 1960. The pelagic amphipod genus *Parathemisto* (Hyperidea: Hyperiididae) in north pacific and adjacent Arctic Ocean. Proceedings U. S. Nat. Mus., 112, 343-392.
- Brett, J.R., Shelbourn, J.E., and Shoop, C.T. 1969. Growth rate and body composition of fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to temperature and ration size. J. Fish. Bd. Can., 26, 2364-2394.
- Chapman, D.W. 1962. Aggressive behavior in juvenile coho salmon as cause of emigration. J. Fish. Res. Bd. Can., 19, 1046-1080.
- Colwell, R.K. and Futuyma, D.J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology, 52, 567-576.
- Cooney, R.T., Urquhart, D., Neave, R., Hilsinger, J., Clasby, R., and Barnard, D. 1978. Some aspects of the carrying capacity of Prince Wilhaim Sound, Alaska for hatchery released pink and chum salmon fry. Alaska Univ. Sea Grant Prog. Rep., 78-4, 106p.
- Dingerkus, G. and Uhler, L.D. 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. Stain Tech., 52, 229-232.

Elliot, J.M. and Persson, L. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. J. Animal Ecology, 47, 977-991.

福原修 1984. マタイ仔稚魚期の器官形成と生態の関係.  
海洋と生物, (32), 184-190.

Gosline, W.A. 1971. Functional morphology and classification of teleostean fishes. ix+208. Univ. Press Hawaii, Honolulu.

Harden-Jones, F.R. 1964. Fish migration and water current. INCNAF Spec. PUBL., 6, 257-265.

Hasler, A.D. and Scholz, A.T. 1983. Olfactory imprinting and homing in salmon. xx+134. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York Tokyo.

Healey, M.C. 1980. The ecology of juvenile salmon in Georgia Strait, British Columbia. in "Salmonid Ecosystems of the North Pacific" ed. McNeiland, W.J. and Himsworth, D.C.), 209-229. Ore. St. Univ. Press, Corvallis.

Healey, M.C. 1982. Timing and relative intensity of size-selective mortality juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) during early sea life. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39, 952-957.

Heming, T.A. 1982. Effects of temperature on utilization of yolk by chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) eggs and alevins. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39, 184-190.

Hikita, T. 1962. Ecological and morphological studies of the genus *Oncorhynchus* (Salmonidae) with particular consideration on phylogeny. Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatch., (17), 1-97.

Hjort, J. 1926. Fluctuations in the year classes of important food fishes. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer., 1, 5-38.

Hoar, W.S. 1951. The behaviour of chum, pink and coho salmon in relation to their seaward migration. J. Fish. Res. Bd. Can., 8, 241-263.

——— 1954. The behavior of juvenile pacific salmon, with particular reference to the sockeye (*Oncorhynchus nerka*). J. Fish. Res. Bd. Can., 11, 69-97.

——— and Bell, G.H. 1950. The thyroid gland in relation to the seaward migration of pacific salmon. J. Fish. Res. Bd. Can., 28, 126-136.

石渡直典 1978. 魚の胃における餌料の消化. 水産増殖, 26, 66-70.

伊藤準, 加藤守, 伊藤外夫 1980. 海洋生活初期におけ

るシロサケの生長。さけ別梓沖合生態昭和54年レポート, 45-56.

岩井保 1972. 仔魚の摂食について. うみ, 10, 29-40.  
岩手水試 1980. サケの回帰率向上に関する種苗育成放流技術開発試験報告書, i+26.

Ivlev, B.C. 1965. 魚類の栄養生態学. xii+262. たたら書房, 米子.

JPF ユーラップ川研究グループ 1973. ユーラップ川の生物群集の生産力に関する研究. iv+51.

帰山雅秀 1980. サケの初期成長に関する研究 I. 宮城県気仙沼水試研報, (5), 19-35.

———・佐藤愁一 1978. 十勝川におけるサケ稚魚の成長と食性に関する調査Ⅲ. 北海道さけ・ますふ化場研報, (33), 47-73.

———・文谷俊雄 1982. サケの稚魚期から幼魚期への発育段階における形態的, 生態的特徴. 日水誌, 48, 1537-1544.

———, 佐藤愁一, 小林明弘 1978. 十勝川におけるサケ稚魚の成長と食性に関する調査 I. 北海道さけ・ますふ化場研報, (32), 27-41.

可児藤吉 1944. 溪流昆虫の生態. 日本生物誌, 昆虫上巻(古川晴男編), 171-317. 研究社, 東京.

菅野泰次・浜井生三 1969. シロサケ稚魚 *Oncorhynchus keta* WALBAUM の比成長について. 北大水産彙報, 20, 75-81.

川合英夫 1955. 東北海区における極前線帯とその変動について(第1報). 東北水研報, (4), 1-46.

木元新作 1976. 動物群集研究法 I. iv+193. 共立出版, 東京.

小林哲夫 1964. サケ稚魚の生態調査 VII. 北海道さけ・

- ますふ化場研報, (18), 1-6.
- 小林哲夫 1966. サケ稚魚の生態調査概要. 第3回さけ  
ます増殖研究協議会議事録, 56-61.
- 1968. サケとカラフトマスの産卵環境. 北海  
道さけ・ますふ化場研報, (22), 7-13.
- 1977. 沿岸滞泳期におけるサケ・マス幼魚期  
の生態. 水産海洋研究会報, (31), 39-44.
- Kobayashi, T. 1980. Salmon propagation in Japan. "Salmon Ranching" (ed.  
by Thorpe, J.E.), 91-107. Academic Press, New York.
- 小林哲夫 1981. サケマス稚魚の降海移動. 海洋と生物,  
(17), 440-444.
- ・ 原田滋 1966. 西別川におけるサケ・マスの  
生態調査Ⅱ. 北海道さけ・ますふ化場研報, (20),  
1-10.
- ・ —— 1968. 西別川におけるサケ・マスの  
生態調査Ⅲ. 北海道さけ・ますふ化場研報, (22),  
15-35.
- ・ 石川嘉郎 1964. サケ稚魚の生態調査Ⅷ. 北  
海道さけ・ますふ化場研報, (18), 7-15.
- ・ 黒萩尚 1968. 網走湖・網走川におけるサケ  
稚魚の生態とその保護について. 北海道さけ・ます  
ふ化場研報, (22), 37-71.
- 児玉純一 1980. 宮城沿岸に生息するイカナゴの系群構  
造と資源生態. 宮城県水試研報, (10), 1-41.
- Koski, K.V. 1981. The survival and quality of two stocks of chum salmon  
(*Oncorhynchus keta*) from egg deposition to emergence. Rapp. P. -V.  
Réun. Cons. Int. Explor. Mer., 178, 330-333.
- 久保伊津男・吉原友吉 1969. 水産資源学, xi+485. 共  
立出版, 東京.
- 久保達郎 1980. 北海道のサクラマスの生活史に関する

- 研究. 北海道さけ・ますふ化場研報, (34), 1-95.
- LeBrasseur, R.J. and Parker, R.R. 1964. Growth rate of Central British Columbia pink salmon. J. Fish. Res. Bd. Can., 21, 1101-1128.
- Levy, D.A. and Northcote, T.G. 1982. Juvenile salmon residency in a marsh area of the Fraser River Estuary. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39, 270-276.
- Mason, J.C. 1974. Behavioral ecology of chum salmon fry in a small estuary. J. Fish. Res. Bd. Can., 31, 83-92.
- 1975. Seaward movement of juvenile fishes, including lunar periodicity in the movement of coho salmon fry. J. Fish. Res. Bd. Can., 32, 2542-2547.
- 松原喜代松, 落合明, 岩井保 1979. 新版魚類学(上). vii+375. 恒星社厚生閣, 東京.
- 真山紘, 加藤守, 関二郎, 清水幾太郎 1982. 石狩川産サケの生態調査Ⅰ. 北海道さけ・ますふ化場研報, (36), 1-17.
- , 関二郎, 清水幾太郎 1983. 石狩川産サケの生態調査Ⅱ. 北海道さけ・ますふ化場研報, (37), 1-22.
- McDonald, J. 1960. The behaviour of pacific salmon fry during their downstream migration to freshwater and saltwater nursery areas. J. Fish. Res. Bd. Can., 17, 655-676.
- 宮城県 1985. 昭和59年度さけ・ます増殖事業振興事業報告書. P. 62.
- Monod, T. 1969. Le complexe urophore des poissons téléostéens. vi+705. Mémoires de l'Institut Fondamental d'Afrique, Noire.
- Neave, F. 1936. The development of scales. Trans. Roy. Soc. Can., 30, 55-72.
- 1955. Notes on the seaward migration of pink and chum salmon fry. J. Fish. Res. Bd. Can., 12, 369-374.
- Nikolsky, G.V. 1964. 魚類生態学(亀井健三訳), vi+317. たたら書房, 米子.
- 西田秀夫, 小林哲夫 1971. サケの肝臓形成と卵黄吸収.

- 北海道さけ・ますふ化場研報, (25), 35-43.
- 小達和子 1980. 東北海区の混合水域. 海洋科学, 12, 634-645.
- Okada, S. and Taniguchi, A. 1971. Size relationship between salmon juvenile in shore waters and their prey animals. Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ., XXII, 30-36.
- 小山純正・上田一夫 1981. シロサケ稚魚の行動に及ぼす温度の影響 - 離岸要因について. 別枠研究さけ海中飼育放流昭和55年度報告, 79-83.
- Pianka, E.R. 1978. 進化生態学. 第2版 (伊藤嘉昭監修, 久場洋之, 中筋房夫, 平野耕治共訳), 421 pp. 蒼樹書房, 東京.
- ロースル, U.N. 1967. アムール系ケマにおける生態的集団の構造について. 太平洋漁業海洋学研究所報告, 61. (鈴木敬一訳, ソ連北洋漁業関係文献集, 87, 9-20.).
- 佐野誠三 1959. 北日本産鮭属生態と蕃殖について. 北海道さけ・ますふ化場研報, (14), 21-90.
- 関二郎 1978a. 気仙沼付近におけるサケの生態Ⅰ. 宮城県気仙沼水試研報, (4), 1-9.
- 1978b. 気仙沼付近におけるサケの生態Ⅱ. 宮城県気仙沼水試研報, (4), 10-18.
- Shelbourn, J.E., Brett, J.R., and Shirahata, S. 1973. Effect of temperature and feeding regime on the specific growth rate of sockeye salmon fry (*Oncorhynchus nerka*), with a consideration of size effect. J. Fish. Res. Bd. Can., 30, 1191-1194.
- 白石芳一・内田至 1957. 鮭 *Oncorhynchus keta* (W.) 仔魚期の卵黄吸収に伴う諸形質の変化について. 魚雑, 5, 85-92.
- 代田昭彦 1978. 魚類稚仔期の口径に関する研究Ⅲ. 日水誌, 44, 1179-1182.

- Sibert, J.R. 1979. Detritus and juvenile salmon production in the Nanaimo Estuary II. J. Fish. Res. Bd. Can., 36, 497-503.
- Snyder, D.E. 1976. Terminologies for intervals of larval fish development. in "Great Lakes Fish Egg and Larvae Identification" (ed. Boreman, J.), 44-58. U.S. Fish Wild. Service Nat. Power Plant Team., Ann Arbor, Michigan.
- Sparrow, R.H. 1968. A first report of chum salmon fry feeding in fresh water of British Columbia. J. Fish. Res. Board Can., 25, 599-602.
- 田中克 1975. 消化器官. 稚魚の摂餌と発育 (水産学会編), 7-23. 恒星社厚生閣, 東京.
- 寺崎誠 1981. 大槌湾の動物プランクトン. 東大海洋研, 大槌臨海研究センター報告, (6), 1-5.
- Thorpe, J.E. 1980. Salmon ranching: current situation and prospects. in "Salmon Ranching" (ed. Thorpe, J.E.), 395-405. Academic Press, New York.
- 辻田時美 1983. 海洋水産資源の環境. 海洋科学, 15, 248-253.
- Tyler, R.W. and Bevan, D. 1964. Migration of juvenile salmon in Bellingham Bay, Washington. In Res. in Fish, 1963. Univ. Wash. Coll. Fish. Contrib. No.166, 44-45.
- Verraes, W. 1974. Discussion on some relations between the forme, position and function of the Hyosymplecticum in developmental stages of *Salmo gairdneri* Richardson, 1836 (Teleostei: Salmonidae). Forma et Functio., 7, 39-46.
- 1976. Postembryonic development of the nasal organs, sacs and surrounding skeletal elements in *Salmo gairdneri* (Telostei: Salmonidae), with some functional interpretations. Copeia, 1976, 1, 71-75.
- 1977. Postembryonic ontogeny and functional anatomy of the ligamentum mandibulo-hyoiadeum and the ligamentum interoperculo-mandibulare, with notes on the opercular bones and some other cranial elements in *Salmo gairdneri* Richardson, 1836 (Teleostei: Salmonidae). J. Morphology, 151, 111-120.
- Vladykov, V.D. 1962. Osteological studies on pacific salmon of the genus *Oncorhynchus*. v+172. Fish. Res. Bd. Can., Ottawa.

Walters,C.J., Hilborn,R., Peterman,R.M., and Staley,M.J. 1978. Model for examining early ocean limitation of pacific salmon production. J. Fish. Res. Bd. Can., 35, 1305-1315.

渡部泰輔 1970. マサバの発育初期における形態・生態ならびに資源変動に関する研究. 東海区水研報, 62, 1-283.

Yamada,J. 1971. A fine structural aspect of the development of scales in the chum salmon. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 37, 18-29.