

飼育されたサクラマス幼魚の銀毛化

委嘱 久保達郎

(北海道大学水産学部七飯養魚実習施設)

Growth-Rate and Smolting-Rate of Anadromous "Masu" Salmon (*Oncorhynchus masou*) Juveniles under Artificial Conditions

Tatsuro KUBO

(Nanae Fish-Culture Experimental Station, Faculty of Fisheries,
Hokkaido University, Nanae, Hokkaido Japan)

Abstract

The clarification of growth-rate and smolting-rate of the juvenile "Masu" salmon are important and basic problems concerning their natural reproduction and their artificial propagation.

Rearings of the juveniles of anadromous "Masu" salmon were conducted at Nanae Fish-Culture Experimental Station during the period from 1952 to 1982. Usually, the separation of the two modes in the frequency distribution of body length begins in late summer of the first year of life, and the feature of the bimodality becomes clear in the following spring. The climax of the smoltification of the juveniles occurs during the season from late April to late May in southern Hokkaido. The fish in upper mode of length frequency are mainly composed of smolts and precocious male parr which were matured previously during preceding autumn. Generally the rate of precocious maturation of O⁺ age fish under artificial conditions may be not so high as that of wild fish.

The critical minimum size for smoltification is approximately 11 cm in total length in mid-smolt stage. The data during these years indicate that the smolting-rate under normal conditions is ranging from 45 to 65 % (mean: 55 %) with rare exceptions.

However, the greater part of the fish which compose the lower mode of length frequency reaches sexual maturity at age 1⁺ in early autumn of the second year of life, the immature small fish become smolts in spring of the third year of life, and this rate is approximately 12 %. Accordingly, the

北海道さけ・ますふ化場研究業績第 281 号

北海道大学水産学部七飯養魚実習施設研究業績第 15 号

本研究の一部は文部省科学研究費補助金 (一般研究 A ならびに試験研究) による

proportion of smolts produced from one year class stock might be summed up at range from 59 to 74 %.

In the artificial small stream, the smolting-rate of fish in the lower part is higher than that in the upper part. Inversely, the proportion of the dark parr in the upper part is higher than that in the lower part. Furthermore, the proportion of male fish in stream smolts tends to be unexpectedly higher (generally about 30 %) than that in pond reared smolts. These facts suggest that the smolting-rate of the juvenile "Masu" salmon in natural stream life may be considerably high, if the environmental factors are favorable to their growth.

結 言

サクラマスはいわゆる太平洋サケ類の1種であるが、その分布は極東地方すなわち北部日本から朝鮮半島東側、沿海州、カムチャッカの南西端、樺太および千島列島の中南部の沿岸域に限られ、しかもその回遊は他の5種（サケ、カラフトマス、ベニサケ、マスノスケ、ギンザケ）と比べて著しく近海性である事を特徴とする。なお、その成魚ならびにそれに準ずる未成魚の沿岸回遊の期間は通常9月中旬から翌年のそ河時期である5、6月（いわゆる秋マスの場合は9、10月）に及ぶ長いものであるため、沿岸漁業特に小漁家の一本釣の対象としてかなり重要な魚種である。現在サケの資源が北太平洋全域を通じて回復しつつあるに反してサクラマスの資源は減少の傾向が目立っており、その保護・増殖対策と呼応するように、近年水産庁を中心とするいわゆる海洋牧場（マリンランニング）構想の対象としてサクラマスが取り上げられている。その場合、特に幼魚の海水適応と深く係る銀毛化変態の実状の究明が問題の基盤になる。一方、その淡水生活型のもの「いわゆる陸封型」系統群であるヤマメは関東地方から裏日本、九州西部にわたって分布し、河川、湖沼における内水面漁業（遊漁も含む）および池中における集約的養殖業の対象としてアマゴと並んで重要な魚種となっている。

しかしながら、幼魚として淡水生活の後降海し、1年後産卵のためにそ河するアナドロマス型の本来のサクラマスと、河川生活型を主とするヤマメの系統群の類縁関係はまだ完全に究明されるに至っておらず、特にその銀毛化の時期と割合の問題は両系共に意外と不詳の段階に止まっている。久保（1974, 1980）は暫定的に両者を別の系統群と仮定し、北海道のサクラマスの幼魚を通称に従ってヤマベと呼び、本州方面の河川生活型のものを幼魚、成魚を併せてヤマメと呼んで区別しており、その銀毛化の様相もかなり異なるものと考えて来た。元来、銀毛化の現象はサクラマスの場合、若年雄魚の成熟の問題と深い係り合いを有し、ヤマメにおいては雄魚に限らず若年雌魚の成熟の模様も銀毛化に深い影響を有している。筆者は前報（久保, 1980）でサクラマスの生活史の概要を広く述べたが、銀毛化の率については極めて簡単に示したに止まった。

すなわち、1952年以来約30年にわたり、池中で飼育した幼魚について調べた年令1⁺スモルトの割合は28~70%と見なした。更に自然の河川におけるスモルトの組成は年令2⁺の魚の出現状況ならびに雄魚の割合を考慮して恐らく一つの年級群から出現するスモルトの割合は60%を下らないものと推測した。

本報告においては、長年月にわたって試験池ならびに実験水路において反復した飼育試験の結果として得られた銀毛化の割合について飼育条件や経過を併せてやや詳細に述べ、更にそれと関連ある体生長およ

飼育されたサクラマス幼魚の銀毛化

び若年雄魚の成熟の模様についても触れた。もともと理想としては自然の河川内の魚群についてその銀毛化の割合の詳細を知る必要がある事は当然であるが、一つの水系の中にも複数のストックが存在する事も予想され、また銀毛化の前駆的段階の時期(9月末~10月)から魚の降下移動が始まるため(久保, 1976)、特定の調査地点を選ぶ事は困難であり、採捕方法の難しさとも絡んでその究明は現段階にあってはほとんど不可能に近い。本研究では飼育条件を可及的に自然の条件に近づけて幼魚の養成を行い、その結果から自然の状態に起ると思われる幼魚の銀毛化の実態を類推した。

このように当面の問題としてアナドロマス型サクラマス幼魚の銀毛化の割合と体生長および雄魚の若年成熟に関する知見はその資源管理と人工増殖の両面において基礎的かつ重要な課題であり、ここにまとめられた結果はそれらに一つの足がかりを提供するものである。この見地から筆者は取りあえず北海道のアナドロマス型サクラマスに重点を置き、一部、本州ヤマメに関する知見も併せて上記の諸問題の究明を試みる次第である。

材料および方法

本研究の基礎となる飼育試験は1953年春から1981年春に至る間、北海道大学水産学部付属七飯養魚実習施設において行われた。当初から1959年春に至る間の飼育は施設の試験池等の設備は不完全であり、また管理も半ば委託した状態のものであったが、1960年春以来、試験池を整備し、筆者が常駐して直接実施したものである。

飼育の材料となったサクラマスの種苗(卵)としては、研究の前段階においては北海道さけ・ますふ化場尻別事業場から発眼卵として供与を受け、後段階においては主として函館市郊外にある銭亀沢漁業協同組合の孵化施設で採卵した直後のものを用いた。尻別事業場の卵は晩春、日本海から尻別川にそ上し、主に9月下旬に支流日名川において捕獲、採卵されたもので、本来のサクラマスの生活型であるいわゆる「春マス」のものであり、また一方、銭亀沢漁業協同組合のものは10月上旬津軽海峡から汐泊川にそ上、下流域で捕獲の後間もなく採卵されたいわゆる「秋マス」の系統群のものであるが、後述のとおり、時として幼稚魚の飼育の経過特に初期の段階において、多少の差異の見られる事もあったが、当才魚の後段階の発育や銀毛化の時期などにおいても両者の間にほとんど差異は見られなかった。

これら種苗はふ化後かなり長期間、室内のふ化槽において給餌養成の後、屋外の試験池および実験水路に放養した。屋外に出した時期は年次によって多少異なるが、4月下旬から6月中旬の間であった。飼料としては試験の前段階においては乾燥イサダアミを主とし、魚粉(もしくは市販配合餌料の小粒のもの)、麦粉、フスマ等を練り合せたものを用い、後の段階においては市販の配合餌料そのままを投与した。これら給餌方法の差異も結果に対してはほとんど影響を与えないようであった。

屋外の試験池として多く用いた素掘りのものは長さ7m幅平均2m、水深平均0.45mであり、水の流量は300l/分内外とした。併せて用いたコンクリート製のものは長さ4.5m、幅1.7mのもので水深は0.8mであり、水の流量は200l/分内外とした。更に人工的に細流の状態を再現した水路は後掲の模式図のように長さは約25m、幅平均0.7m、小さなフチの状態にした場所の水深は約0.5m、水の流量は250l/分内外とした。この細流は久保(1980)に示した人工的小川とは別個のものである。水温は池、水路共に冬季の最低0℃、夏季の最高19℃と言うようなかなり変動の大きいものであった。なお、特別の比較飼育のために水槽や網イケスを用いた事があったが、それらについてはそれぞれ結果の項で付記する。

結 果

体生長の概観

かなり長年月にわたる試験であるため、年次によって条件、方法が必ずしも一定していないにもかかわらず、それらの結果の間の差異はそれ程目立つ程のものではない。その代表的なものとして1966年級の幼魚の生長の季節を追う消長をすでに久保（1974, 1980）はヒストグラムの形状の季節的变化として示した（図-1）。すなわち6月上旬の幼魚期初期の段階の頃から頻度分布の幅が広がり始め、次第に分布の右側の大形の個体の出現率が増加し、11月の後半では不明確ながらも二つのモードの出現が認められるに至り（後掲の図-5）、翌年の春には明確に二つのモードの頻度分布となり、しかも右側の山の割合がやや多い傾向のある事が判った。図-1と後掲の図-6の5月の部分に模式的に示す所では右側の山の主体はスマルトであり、左側の中、小型パーから成る山との間に確然とした谷間が認められる。各年次の観察結果においてほとんど例外なくこのような特徴が現れた。

図-2は汐泊川の比較的新しい数年間の体生長をプールしたデータと同河川由来の1976年級のスマルトの体生長を比較したものである。一見して池飼いのものが、自然の河川のそれよりもすぐれた生長をする事が判る。しかも4月下旬から5月中旬までの約20日間の生長の伸びが約2cmに及ぶ事は驚くべき事で

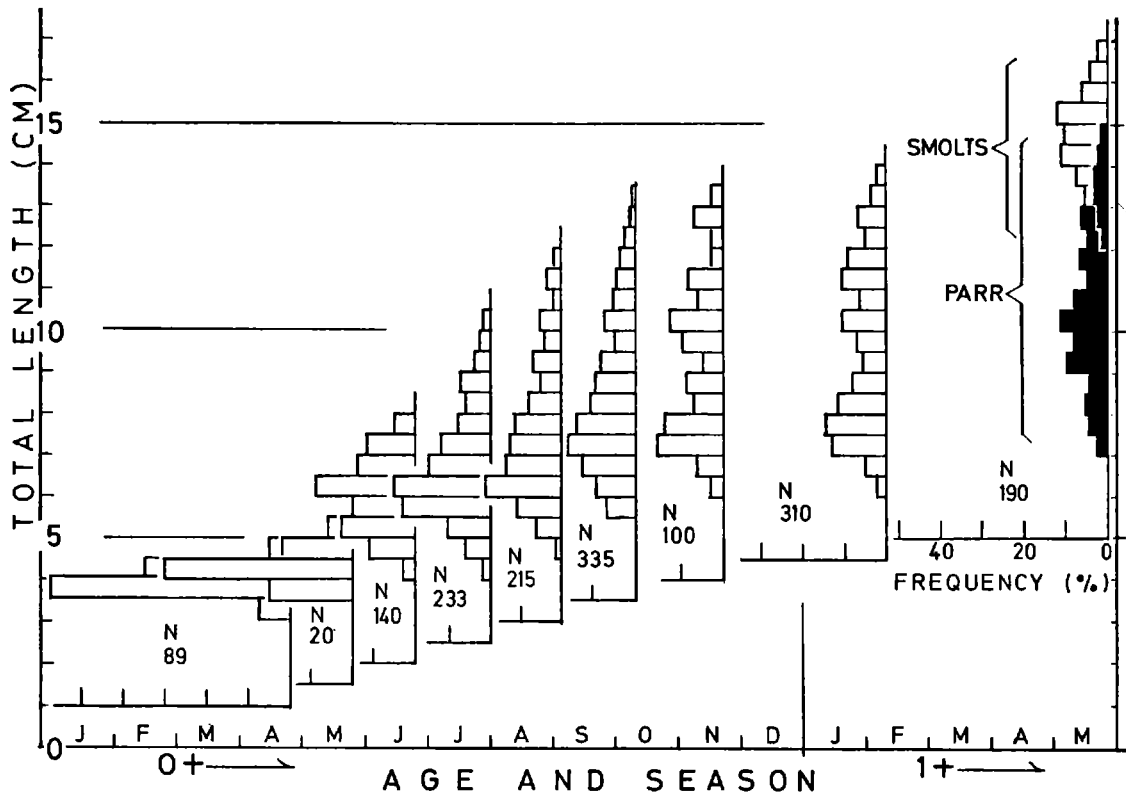


Fig. 1 Growth-rate represented by the length frequency distribution on pond-reared fish, cited from Kubo (1974).

ある。

もう一例を示すと、実際に1979年級の魚の1980年5月15日から5月31日に至る全長の増大を示すとモード15 cm、平均値14.9 cm、範囲11.8~17.1 cmが半月の後にモード16 cm、平均値15.8 cm、範囲15.3~18.1 cmと伸びており、特に小形個体の急生長が目立つ。この事について後掲の図-6においても銀毛化の進行の間の体生長の伸びは極めて著しいものである事を模式的に示した。

2年目春(年令1+)におけるスマルトの出現率

表-1, Aは飼育観察の前半10数年間のスマルトの出現率を示すものである。この場合、一部の例外を除いては大部分が水深80 cmのコンクリート池を用いて1年間近く飼育した結果である。幼魚の放養密度の大小、あるいは電照処理の有無な

Table 1.A Proportion of smolts at age 1+ in each year class stock: 1953-1968 year classes; mainly reared in concrete pond.

Year class stock	Smolting-rate %	Population size in round numbers	Remarks
1953	44	100	
1956	66	180	
1956	70	200	Lighted (all night)
1957	62	160	
1957	47	35	
1957	43	60	
1957	55	160	Lighted (all night)
1959	28	100	
1962	66	300	
1963	17	100	
1965	65	530	
1966	54	900	
1966	31	100	
1968	41	300	
1968	33	100	
Mean	48		

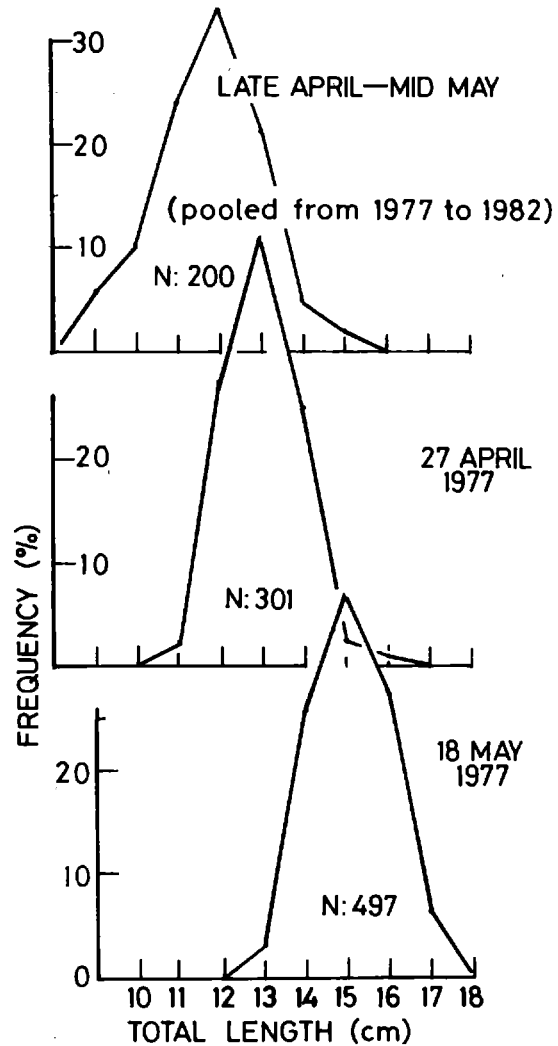


Fig. 2 Comparison of length frequency distribution between the wild smolts in the Shiodomari River and the pond-reared smolts of the Shiodomari River origin.

どの特別な条件下の銀毛化の模様を比較したものである。

通観して飼育密度の少ない場合、スマルトの出現率が低い事は目立った現象である。また電照は終夜連続したものであるが、これによってスマルトの出現率がやや高まる傾向がうかがえる。1963年級および1968年級の例のように水深の小さい事と低密度の条件の重なった場合は率の低下が目立つ。

Table 1, B Proportion of smolts at age 1+ in each year class stock: 1970—1980 year classes; mainly reared in earth pond and artificial stream.

Year class stock	Smolting-rate		Remarks
	No. of smolts	No. of total fish %	
1970	243/ 457	52	EP
"	203/ 343	59	AS
1971	555/1075	52	EP
1972	525/1174	45	EP
1973	1109/2357	48	EP
1974	842/1466	57	EP
1975	685/1239	56	EP
1976	522/ 900	58	EP
"	569/1040	55	AS
1977	1674/3338	51	EP
"	235/ 384	61	AS
1978	925/1740	53	EP
1979	936/2024	46	EP
1980	867/1415	61	EP
Mean		54	

Note: EP—Earth pond, AS -Artificial stream

表一 1, B は後半 10 年間の結果を示すものである。これらは大部分が比較的水位の低い素掘の池および小形の実験水路を用いたものであり、特に実験水路に関するものは水量に対する魚の数がやや過密な状態のデータであったが、魚の発育は順調であった。

これらに示される数値の大部分が 50 % を超す値であり、45 % 以下のものは少い。特に 77 年級の実験水路の場合の高い率 61 % は放養密度の好適であった事を暗示するようである。

上記の内、特に 1976 年級と 1977 年級の両方の結果についてもそれらの上部、中部、下部の各位置における観察の結果をやや詳しく示すと図一 3 のとお

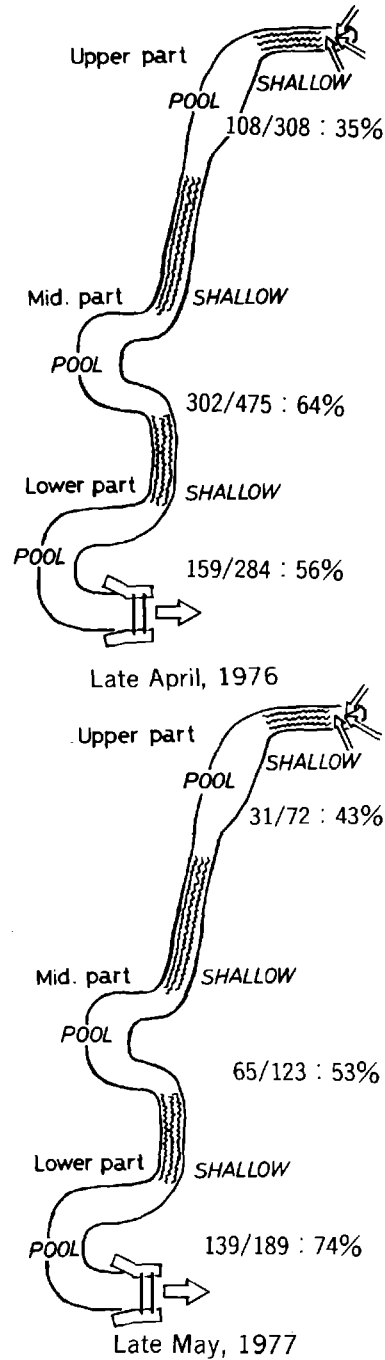


Fig. 3 Semi-diagram showing the differences of smolting-rate among the fish in three parts of artificial stream.

飼育されたサクラマス幼魚の銀毛化

りである。すなわち 1977 年 4 月下旬 (76 年級) の場合、中部で最も割合が高く、下手がこれに次ぎ、上手が最低の値を示す。また 1978 年 5 月下旬のそれら (77 年級) は上、中、下の順に数値が高まっている。浅い実験水路の場合はやや銀毛化が遅れる傾向にある事が暗示され、また銀毛化が進むと共にスマルトは下に向けて移動する事が良く示される。このような水路の上下による銀毛化の割合の差異は他の年級群に関する実験観察にも見られ、例えば 1970 年級の 59% は水路を上下に分けて抽出測定すると、上手で 20%、下手で 39% と明らかな差を示す。

3 年目春 (年令 2+) におけるスマルトの出現率

1973, 1974, 1977, 1978, 1979 および 1980 の各年級群の 3 年目春におけるスマルトの出現率と生長の様を示したものが表-2 と図-4 (1977 年級の例) である。すなわち 3 年目春におけるパーおよびダーク

Table 2 Proportion of smolts at age 2+ in the fish which did not transform to smolt from parr previously during preceding spring.

Year class	Smolting-rate		Remarks
	No. of smolts	%	
stock	No. of total fish		
1973	175/895	20	spring of 1975
1974	130/421	31	" 1976
1977	220/618	35	" 1979
1978	71/735	10*	" 1980
1979	240/796	30	" 1981
1980	77/235	32	" 1982
Mean		30	

* Predation by large char

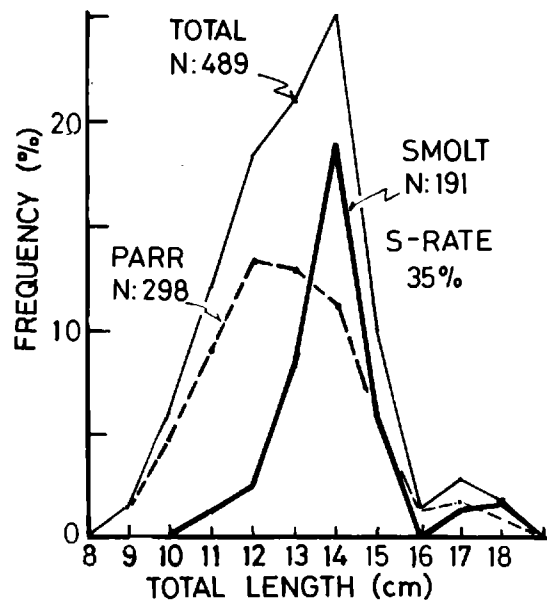


Fig. 4 Smolting-rate and growth-rate in the third year of life, on pond-reared fish; in the spring of 1979.

パーの中の年令 2+ のスマルトの割合は平均して 30% となる。この数値と表-1, B の年令 1+ のスマルトの割合の平均値 54% から一つの年級群全体から 2 ヶ年にわたって出現するスマルトの割合が推測できる。

なお、これまでの飼育結果を通観すると特別の悪条件の関与しない限り 2 年目春 (年令 1+) のパー (ダークパーも含む) が一年後 (3 年目春) まで生残る率は 85% 内外である事が確められている。表-1, B から年令 1+ のスマルトを除くパーの割合は平均 46% と見なし、これと上記の 30% と生残率 85% を基準として一つの試算を行うと下記のようなになる。

$$54 + 46 \times 0.85 \times 0.3 = 66(\%)$$

すなわち、一つの年級群から 65% 内外のスマルトが出現するものと見なしてよい。

もし発生当初の雌雄の割合が同じであり、雌魚の体生長が順調であるならば、スマルト中の雄の占める割合を無視できない事と併せて考えて 2 年目春におけるスマルトの出現率は 50% 以上となるはずである。し

かし、現実にはスマルトの出現率が40%台に止まる事も少なくない事は、人工的飼育条件下では時として雌魚の体生長が銀毛化のための最低のレベルに達しない事によるものである。この最低のレベル、言い換えれば銀毛化してスマルトとなるべき必要最小限の体長下限はどの程度かと言う事が問題となる。

実際に中期スマルトの全長分布表について連年のものを観察すると1cmの区間を単位として見た場合、10.6cmから11.5cmの区間の分布が最低となっており、大部分が11cmを越す個体で占められるが、池中のものと天然河川のものについて見るとまれに全長11cmすれすれのスマルトが発見される。すなわち、スマルトと成るべき体生長の最低の条件は全長11cmと考えて良いであろう。1979年級の年令2+のスマルトの場合でも図-3の全長分布の左端の示すとおり、11cmと言う区間代表が最低の値となっている。

特殊条件下における幼魚の生長と銀毛化

観察の対象は一部前項と重複するが、水槽、実験水路、更に起源・系統の異なる群の網イネス飼育の結果を通常の素掘の池における結果と比較して見た。

取りあえずそれらの一例として1971年級の幼魚について比較すると、春に水槽(本製:120cm×84cm×水深30cm)と実験水路に放されたものの間には7月上旬においてモードおよび平均(全長)に2cm近い

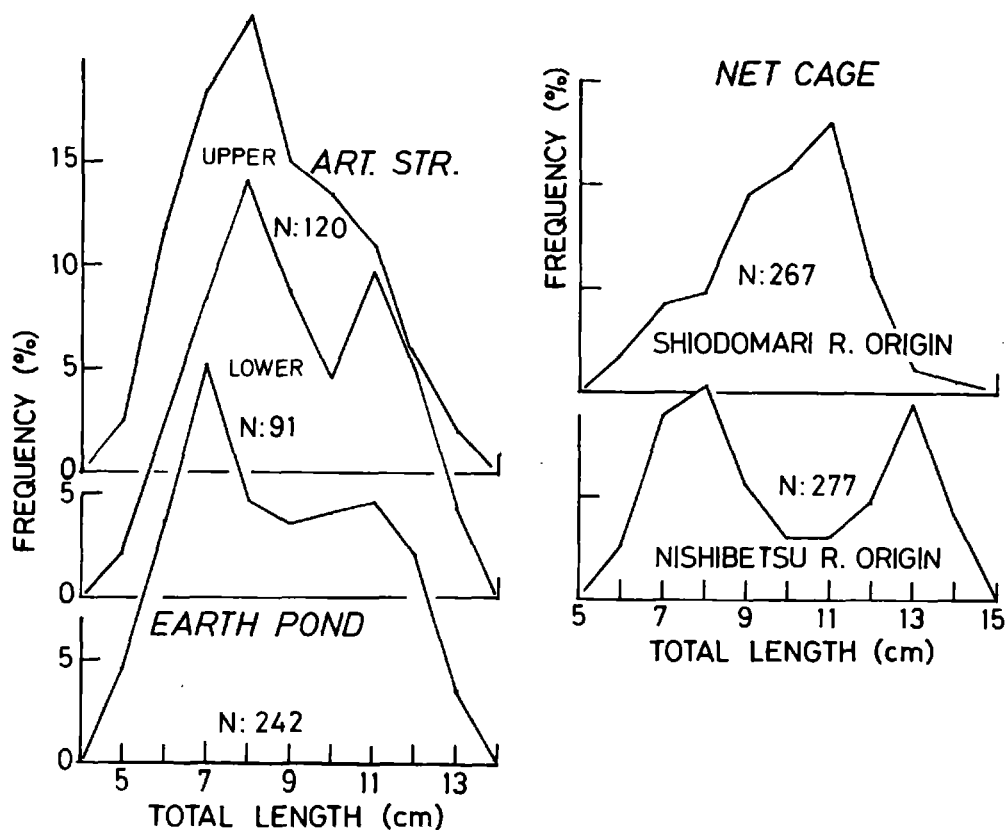


Fig.5 Comparison of length frequency distribution of juveniles reared under various conditions, in early winter.

飼育されたサクラマス幼魚の銀毛化

差異が現れる。この原因の一つは水生昆虫摂食の有無などが考えられる。同年級群の魚の11月中旬における素掘池におけるものと実験水路下手のもの全長分布(図-5, 左)は右側のモードが11 cmとなっており、これらは翌春のスマルトの候補である銀毛パーもしくは黄化パーからなるものである。

一方、実験水路の上手の魚では右側のモードが現れておらず、この事はスマルト候補の魚の降下移動と中小形残留型の魚の割合の多い事を暗示する。

網イケス(175 cm×100 cm×45 cm)飼育による二つの系統群比較の場合、西別川系統群のスマルト候補はその割合はあまり多くない。それに対して汐泊川系統群の方は見かけ上で右の一つのモードのみでしかもその割合が高い事から、凍結のおそれのため冬季間の継続飼育は止めたが、恐らく春季のスマルトの出現率も汐泊川系統群の方がスマルトの出現率がより高かったものと推測される(図-5, 右)。

また、1978年春稚魚の時期から5月下旬まで室内の小形水槽(180 cm×40 cm×40 cm)に約1年間飼育した場合168尾中67尾のスマルトが出現し、これは40%の割合となる。狭小な水槽であるにもかかわらず意外と高い値を示している。

色光処理の銀毛化に対する影響

この問題は前項の特殊条件の中には含まれるものであるが、光環境の影響と言うかなり重要な意義を有するものとしてここに項を改めた。

過去10数年にわたる予備的試験の結果として光周期調節が銀毛化の時期を修正する事を推測して来た(久保, 未)。また、青色光が淡水中に残置されたスマルトの「戻り現象」を抑制する事に極めて有効である事を確認した(久保, 1980)。

更にイワナ類の各種の幼魚の銀毛化に対してかなり効果的である事も再三にわたる実験によりその有意性を認めている。

また、注目すべき現象として年令1⁺で一度銀毛化して完全なスマルトとなったものをそのまま池に残置して飼育を続ける場合、1年後の春に再度銀毛化するもののがかなり現れる。この場合にも青色透明板で池を被う場合、その銀毛化率は通常の対照群に比べてかなり高い値となる。

実際に1977年級の魚は1978年に池で51%、水路で61%の割合でスマルトとなったが、これらの一部を青透明板で被って飼育をした所1年後162尾中135尾(83%)が再度鮮かなスマルトとなった。

一方、通常の方法(同年の池)で飼育した対照群の場合は130尾中82尾(63%)が銀毛化した。しかも青色処理群の方がやや生長がすぐれ、全長のモードが17 cmから18 cmにかかるに対して対象群のそれは17 cmであった。

もち論この現象は先に述べた青色光処理が銀白相の戻りに対して極めて顕著に働くと言う事の現れでもある。

1979年夏から1983年春にわたり連年特殊な建物内の循環濾過水槽を数個配列し、人工光として異なる色光(波長に差異のある)を照射し、約半年後の体生長の良否、銀毛化の速度と出現するスマルトの割合ならびに成熟雄魚の出現の様態を観察した。

飼育に用いた水槽は循環濾過槽と温度調節装置および特殊光源を具えたやや大形のもの、すなわちFRPの1トン槽(内容水は0.8トン)でその両側に円形の窓(アクリル板)を設けた。循環流通する水槽は毎分約50 lとした。照明として上部よりつり下げた陽光ランプ(キセノンランプ250 W)2ヶ、水銀ランプ

(450 W) 1ケ, ナトリウムランプ (450 W) 1ケを用いた。これらは全部を点灯する場合, 約1万ルクスを超す照度となる。なお青色 (短波長光) 条件を補うために薄青色アクリル板をフィルターとして用いた。

1979年級幼魚に関する実験:

1979年級の幼魚について当才の7月中旬から青色光処理と橙色光処理の二つの対照飼育を行った。11月の魚体測定の際には青色光群がより良好な生長を示していたが、その後橙色群中に前期スモルトの段階のものが相当数出現するに至り、3月中旬においてはその形勢が逆転して橙色処理群の方が良好な体生長を示すようになった。しかも銀毛化の速度がやや早く、体色も青色処理群より鮮かな傾向が見られた。この時の各相の区分は下記に示すとおりで、スモルトに準ずるもの (P-S, S+R) の数は青色処理群で多く現

	S + R	P-S	DP	P	計
青色 区	2 (1.3)	100 (65)	8 (5.2)	45 (29)	155 (100)
橙色 区	13 (10.3)	63 (50)	19 (15.2)	31 (25)	126 (100)

注: S: スモルト P-S: 前期スモルト
P: パー DP: ダークパー
R: 戻りスモルトおよび疑似スモルト
(カッコ内は%を示す)

れているが、その率はほとんど同じで、しかも完全に銀白色の状態の末期のスモルトになった個体は意外にも前に引き続いて橙色処理群で多く現れている。なお生残率は青色処理群で77%, 橙色処理群で63%となっている。一方、ダークパーの割合を比較すると、約5%と約15%の差が見られる。この差は χ^2 -検定によるとその信頼度は99%を超える有意性を示しており、長波長光の成熟促進作用を傍証するものである。

それは生残117尾中のスモルト64尾(55%)となっている。この数値は前者において3月下旬から4月にかけてスモルトを主とする死亡数の多かった事に原因するものである。ちなみに、冬季間はもち論、春季にかけても橙色光が幼魚の体調に与えた良好な影響については今後検討の余地を残すものである。

この実験の経過を4月下旬に調べると青色処理群の生残146尾中スモルトは76尾(52%), 橙色処理群の

1980年級幼魚に関する実験:

この年級群の幼魚については前回の青色、橙色の対比の他に4灯全部を点灯処理する群を置いた。1980年6月中旬に飼育を始め、前回同様3月中旬に魚体測定と銀毛化の模様を調べた。その結果を見ると、スモルトの割合は全色光群が75%, 青色光群が67%, 橙色光群が68%となり、スモルトの全長を見ると、全色光群のそれがやや他よりも大である。更に5月下旬の調べではスモルトの割合は全色光群で65%, 青色光群57%, 橙色光群50%となり、予想のとおりである。

1981年級幼魚に関する実験:

この年次の実験は他の関連水槽に多くの魚を収容し循環装置の汚濁が原因して途中の死亡魚の数が多く(生残率は当初の3分の1)、5月下旬の調べにおける信頼性は高くないが、全色光群のスモルトは62%, 青色光群のスモルトは70%, 橙色光群のスモルトは58%となっている。

なお、目下1982年級群の幼魚についてほぼ同様の実験を行っているが、水質の保全に注意している結果、生残率が高く3月中旬の段階で見かけの上で全色光群の魚は順調に生長、銀毛化もかなり進んでおり、青色光群のものがそれに次ぐと言う有様である。

飼育されたサクラマス幼魚の銀毛化

なお、行動型（群泳）の状況を見ると全色光群は中、後期のスマルトに特有の反向流性の兆を見せ始めている。1980年級群以降の3回の実験の結果および経過から判断すると、全色光群の場合、陽光ランプと水銀ランプの下に青フィルターを設置しており、これに基因する短波長光とナトリウムランプの冬季間の長波長光（熱線）としての複合的効果が生長促進と銀毛化促進に有効に働いたのではないかと推測される。反面ナトリウムランプのみの場合は1979年級の魚の例のように、雄魚の成熟促進に役立っているかも知れない。

スマルトの中の雄魚の割合と変態の遅速によるその変異

原則的には雌魚の全部がスマルトの根成員と見なされているが、実際には雄魚の割合も少くない。

試験飼育された魚は特別の場合を除いては単一の系統群に由来するものであり、銀毛化の進行の経過には自然の河川の魚の場合ほど遅速の幅は出ないが、飼育条件の如何で多少の差異が見られる事は別記のとおりである。

しかし現実の問題として、見かけの上でスマルトに初期、中期および後期へと段階の移行があり、それに応ずる雌雄の組成の変化が考慮される。

原則的に見て北海道ではサクラマス幼魚の雌に成熟の起る事はまれであり、従って、生長が順調であれば雌の大部分は年令1⁺として（2年目の春）銀毛化する事になる。実際に銀毛化の前半年（5月上旬以前）のスマルトの大部分は雌である。その例として1981年5月下旬に通常のものよりもやや遅れて銀毛化した年令1⁺のスマルトは深水位の試験池では7月上旬まで銀白相を保っており、この群の雌雄の割合を海水適応実験の際に調べると22尾中に雄が8尾が含まれており、この割合は36%と言う意外に高い値となっている。またこの時、1979年級の年令1⁺のスマルトの青色光処理、長期飼育に由来する年令2⁺の魚の中の成熟雄魚の数を調べ、これをもって当初からスマルト中に含まれた雄魚と見なした。すなわち124尾中の20尾を占め、これは約15%と言う値になる。

更に1977年級年令1⁺のスマルトを長期間青色処理実験のため残置飼育を続けた結果として2⁺の秋にかなりの数の成熟雄魚が現れた。これは正に当初スマルトの中に含まれていた雄であり、この割合206尾中46尾で、従って雄魚の割合は22%と言う事になる。

また他の年級の魚について上記のような観察方法で調べた結果では年令1⁺のスマルトで概算すると20%内外の割合で雄魚を含み、しかも重要な知見として銀毛化が早く進んだ群よりも、遅れて銀毛化した群の方が雄魚を多く含む傾向が見られた。この模様を確認するため1982年5月10日に銀毛化の明確でない魚130尾余の中の全長11.5 cm以下のもの50余尾の脂ビレを切除して標識をし、通常条件で飼育をし、7月1日に観察すると129尾中に20尾のスマルトを含み、その全長は13.4~16.6 cmの範囲にあり、これらは先に標識をした魚で、しかもその大多数が雄魚であった事は注目に値する。

若年成熟雄魚（ダークパー）の出現の割合

この問題は本論文の主題を少し外れるが、原則として性成熟が銀毛化変態を直接抑え、あるいは成熟を促すような外的環境は銀毛化を妨げるように働くと言う考え方および断片的な研究はすでにかなり普及している（例えば長浜（1983）のアマゴの成熟について研究）。

この見地から少くもサクラマス幼魚の銀毛化変態と雄魚の若年成熟の問題は全く裏腹をなす密接な関係

を有するはずである。従って河川内の幼魚にどの程度の若年成熟魚が出現するかを推定する事は重要な課題である。

しかし実際に久保（1980）がすでに触れたとおり実際に天然の河川内のものについてその割合を正確に知る事はスマルトの場合と同様に極めて難しい。しかしスマルトの候補である魚群とは異ってその季節的移動は著しく大きくないものと推測される。しかも興味ある事としてサハリンから日本列島の南西部に至って分布するサクラマス、ヤマメを仮に同一種と考えた場合、見かけの上で緯度の低下に伴って出現割合が増大する。恐らくサハリンでは極端に少く（クリフチン、1962）、所によって皆無に近いものと推測される。逆に九州においては幼魚は雄のみか、雌もその大部分が成熟する。従ってヤマメの幼魚が銀毛化して降海する事は木村・塚原（1969）の指摘するような例外はあるが、一般には著しく少いものと見なされている。

年級群	ダークパー の数 全数	%	年級群	ダークパー の数 全数	%
1958	57/300	19	1966	3/182	2
1962	17/290	6	1970	26/177	15
1963	10/ 69	15	1973	8/768	1
1964	10/109	9	1975	19/333	6
1965	20/512	5	1976	33/583	6

さて、北海道の河川上流においては9月中旬から10月下旬にかけて相当数のダークパーが見られるが、北海道南部の河川のダークパーについて筆者自身がウロコによって年令を調べると（久保、未発表）予想に反して年令0+のダークパーよりも年令1+のダークパーがむしろ多い傾向がある。これらの実態について池中飼育によって調べたもの数例を示すと上表のとおりとなる。すべて年令0+の秋すなわち9月下旬から11月上旬にわたって観察されたものである。（百分率の数値は四捨五入した）。

別記の表の中の1970年級のダークパーは通常の池に飼育されたものであるが、他方実験水路のものの中の抽出標本140尾について見ると、ダークパーは約6%出現し、この中上手は21%、下手は7%となっている。この対比は丁度スマルトの出現と逆の関係を示している。

このような人工的条件で飼育された当才幼魚の場合、一般的にダークパーの出現率は低く、飼育条件による変異がかなり大きい。更に一般的には、飼育密度の高い程その率の低下する傾向がうかがわれる。

なお、先に掲げた表一2の示すように2年目春に年令1+として銀毛化する魚を除いたパーのほとんど全部はその年の秋に成熟する雄である事はこれまでの飼育の例では明白である。従って一つの年級群に由来するダークパーの割合は少くも人工的飼育の条件下では年令2+のものが圧倒的に高い割合を占める事になる。しかもまた重要な事実として年令0+で成熟したダークパーはほとんど例外なく年令1+として再度成熟する。初回成熟の雄魚と再度成熟した雄魚の外観や成熟速度の差異は今後の研究を要する課題である。

本州ヤマメの銀毛化の問題

本州のヤマメ特に関東地方のものはその生活性がアナドロマスでない点で、前項の場合と同じく本研究の対象外の問題であると言えよう。しかし現実に関東地方各方面でその銀毛化の事実が取り上げられ、内

飼育されたサクラマス幼魚の銀毛化

水面増殖の問題や、地理的分布におけるアナドロマスのサクラマスとの関係について解明を要する課題が提出されている。そのような見地からこれまでに知られる実態を示してアナドロマスのサクラマスのそれと比較する事は無意味ではない。

問題をいわゆる関東ヤマメだけに限るならば、現在大よそ三つの系統群がある。すなわち利根川上流の吾妻川系、荒川系および多摩川系のヤマメである。その全部が公的機関および民間養殖業者の手にかかって長年月の間飼育されているものである。比較的新しいものでも埼玉県水産試験場で育成している荒川系のものは約15年前に河川上流から入れられ、恐らく7代以上の世代を累ねている。その間に一種の人為淘汰、もしくは育種選抜が行われた形となり、従って本来の河川内の生活型、特に生長度、成熟年令に変異を生じている事は否定できない。

しかも実際にこれらが他地方に移植配布され、交流も起っているので本来の系統群の姿を完全に究明する事は困難であろう。

今、それらの銀毛化の有無や割合を比較検討すると、多摩川系のヤマメでは秋、春共に銀毛化するものは極めて少ない。荒川系のヤマメは通常の条件でも相当数のものが銀毛化し、特に青色処理されたものは秋から初冬にかけて90%近くのもの銀毛化する。また吾妻川系のヤマメには色々のタイプのものが現われ、群馬県水産試験場箱島養鱒場で育成のものにはほとんど銀毛化するものが見られないが、同地区の民

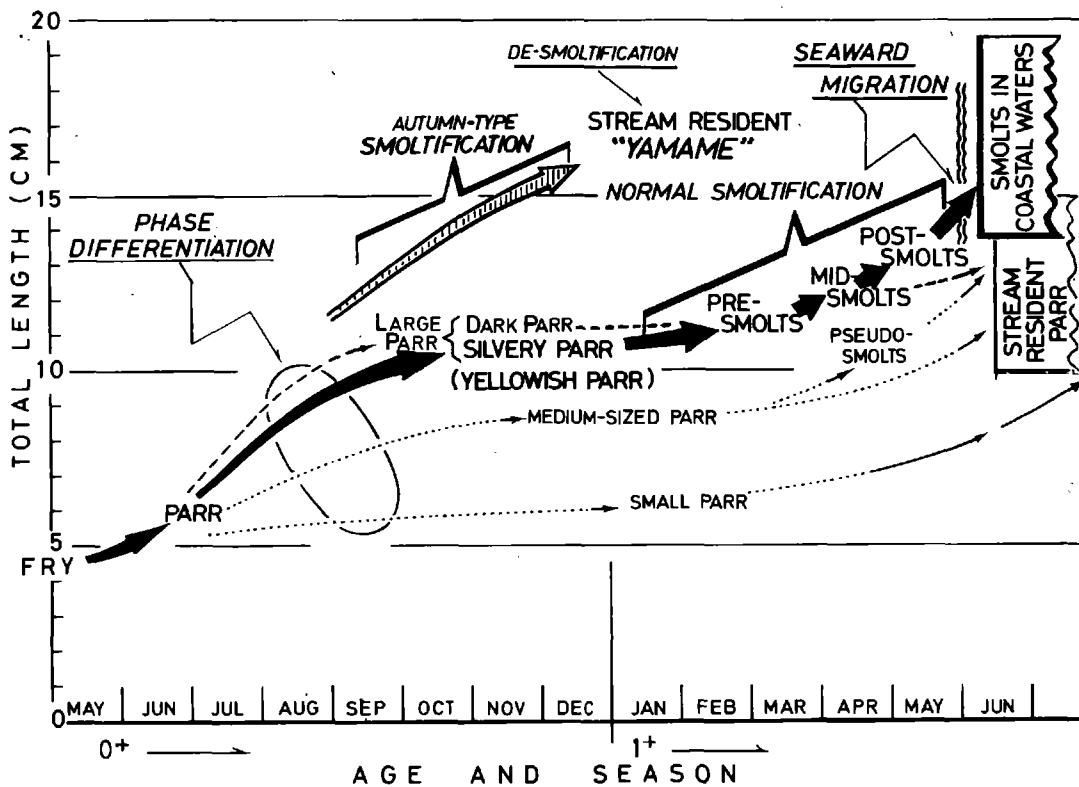


Fig. 6 Semi-diagrammatic representation of body growth, phase differentiation and smolt metamorphosis; modified from Kubo (1974). Features of smoltification in the "Yamame" strain are revealed.

間業者の養殖するものでは銀毛化率がかなり高く、これらの一部が新潟県内水面水産試験場小出支場に移され、現在飼育試験が続けられている。

関・小島(1977)によると1974年の観察では2月上旬から3月上旬にかけて銀毛化しその率は56%に達するが、このような銀毛化は魚野川本来のサクラマスサクラマスのそれよりも1ヶ月早い。またその後の飼育実験(関, 未発表)においては、当才魚の11月をピークとして相当の割合のものが銀毛化して完全なスマルトとなり、これらは間もなく銀白相がさめるが、他の一部のものが3月に銀毛化してスマルトとなる。

上述したいわゆるヤマメ型サクラマスの銀毛化変態とその後起きる戻りの様相を表現するために、先に久保(1974)が示した模式図を少し改変したものが図-6である。

更に面白い事はこのようなヤマメの系統群の幼魚が人工湖(例えば奥多摩湖, 銀山湖)に放された場合、本来のアナドロマスのサクラマスよりもむしろ大きくなり、しかも鮮麗な銀白色の海洋生活型の外観を呈するようになる。

すなわち、本州のヤマメの各系統群のどれもが少なくとも潜在的にアナドロマスの素質を具えているものと言えよう。

なおこの事実の例証の実験として筆者は埼玉県水産試験場熊谷支場の田崎氏等との共同研究で、12月下旬のスマルトの一部を海水に投入して血清の浸透圧と塩分の測定を行ったが、淡水から海水への急転換にもかかわらず、浸透圧濃度は当初の280 mOsm/l内外は7時間目に380 mOsm/l辺に上昇したが、31時間目において400 mOsm/l辺に止まり、血清の塩分の変動もほとんど同様の消長を示し、このような模様は丁度、北海道のサクラマスの初期～中期のスマルトのそのような反応であった。すなわちスマルトの段階をやや過ぎた感があったにもかかわらず、かなり強い海水適応能を有するものと判断された。

なお、これらの荒川系のヤマメのスマルトは銀白化が顕著の状態になっても、背ビレ尾ビレの末部の黒化がそれ程強くない事が注目される。

考 察

本研究の材料は、毎年、自然のそ河成魚に由来する種苗であり、飼育環境は自然の河川とはかなり異なるものの、一般の養殖業のそれよりはるかに飼育の密度を薄くしている結果として、幼魚の生長の経過および銀毛化の模様は見かけ上はほとんど自然の河川のそれらと大きな差異が見られなかった。

本文中で観察の対象である池中養成されたスマルトの中の雄魚の割合が平均して20%内外であるのに対して実際に河川内のスマルトのそれは如何かと言うと、汐泊川の場合、1967年以降1982年に至る観察の結果では銀毛化の初期から4月下旬にかけては雄の割合が小さく10%に満たないが、4月下旬から5月上旬にかけて目立って増大し、中下旬には40%に近くなる事もある。1982年5月11日の例では42尾中12尾が雄であってこれは37%の割合となる。しかし連年のスマルトの数をプールして平均値を求めると、スマルト143尾中雄魚は46尾すなわち32%の割合となる。

この数値は大野(1933)の論文に示される河川、沿岸のスマルトの雌雄比から換算した雄の割合と良く合致している。

また、汐泊川と同様に函館近郊を流れる茂辺地川において1959年(当時サクラマスの幼魚の資源はかなり多かった)4月下旬の数日間に中流域で採捕したスマルトの100尾近いものの大部分は中期から後期の段階のものであり、その雄の割合は日によって差はあったが10~20%の間にあった。しかし5月2日、3

飼育されたサクラマス幼魚の銀毛化

日に上流域で採捕したスマルトは前期から中期の比較的小形（全長 12 cm 前後）のものであり、しかも注目せられるべき事はその全部が雄魚であった。更に 5 月 9 日に下流域で採捕した 28 尾の中の雄の割合は 32 % を占めていた。この事実は先に述べた池中や水路で養成したスマルトの場合と良く類似する。しかし一つの考え方としては同一河川内に早期に降海するものと、遅く降海するものとの複数の資源が存在すると推測する事もできよう。

すでに杉若・小島（1979, 1980）が春季厚田川において行ったサクラマス幼魚の生長や銀毛化および移動、特にスマルトの中の雌雄の割合について極めて綿密な調査考察を行っているが、その結果と上記の筆者の観察の結果と符合する所が多い。

一方、秋季の若年成熟の雄魚（ダークパー）の割合はスマルトと逆に上流域で多く、中下流域で少い事は先にユーラップ川上流域の例について久保（1980）が示した所である。

再三反復して実験水路で行った実験の結果の詳細は省略するが、その全部に共通して水路の上手にダークパーが下手よりも多く現れる傾向が認められた。すなわち、成熟の進行が銀毛化および降下移動と裏腹をなす現象である事を良く示している。

現在、関東地方のヤマメの一部のものが極めて体生長が良好で、特に秋型のスマルトの大きさが全長 17, 18 cm に達するものがある事は、恐らく累代飼育に起因する淘汰、特に 10 数年前から水産庁が指導した「在来マス増殖」に伴う系統群の移殖や交換が何等かの形で育種的な影響を及ぼしているかも知れない。しかもこれら秋型スマルトは春になると完全にパーの姿に戻り、年令 1⁺の秋に成熟するのが原則的である事はヤマメの近縁種であるアマゴと良く似ている。

アマゴは元々年令 1⁺の秋に成熟するものが生活型の原則で、0⁺年の秋、冬に銀毛化してスマルトとなり、降海したのも夏に急速に生長を河して成熟するのが自然の姿であるが、あるいは少くとも関東方面のヤマメでは自然状態においても生長の良い系統群にはアマゴのそれに類似した生長型と生活型を示すものがあつたかも知れない。

元来、利根川は 1954 年以前は荒川、多摩川と同じく東京湾に流入していたもので、その上流部のヤマメはかなり長い年月の以前に外海のサクラマスとは縁が切れていた可能性が強い。

特に吾妻川の場合は白根山の再三の噴火の影響として多くの支流が著しく酸性化して、現在同地方のヤマメは一局部に閉ぢ込められて年月を経過しているようでありかなり様々なタイプのものに変異しているようである。極端なものは年令 0⁺の雌に成熟が起るものがあると言う。

一方、九州各地のものについては木村清朗氏の未発表の資料が多くあるが、やはり西側のものには春季早く降海するスマルトがあるようであり（木村・塚原, 1969）、宮崎、大分両県のアマゴとの分布境界域のヤマメの生活型はかなり複雑らしい。

いずれにしても北海道、東北および裏日本のサクラマスおよびヤマメの大部分はアナドロマス型であつて春季銀毛化型であるに対して少くも関東地方のヤマメはいわゆる陸封型を原則としており体生長が割合にすぐれ、しかも秋季銀毛化型である事が対照的な特徴である。すなわち人工湖のマスとしては本来のサクラマスよりも生長、成熟の早い点で有利と言う事になる。

しかしながら、これらヤマメの系統群をアナドロマスのサクラマス資源の補充のために利用しようとするならば必ずしも適当でないかも知れない。すなわち系統群によっては銀毛化率が低く、更に著しく銀毛化の時期が早い点では河口域や沿岸域の環境に適応できないおそれがある。現実に北海道立水産孵化場森

支場のサクラマス幼魚は現在その生活型が異状に変化して「ヤマメ」化し、沿岸への放流種苗としては不適当なものとなっている事は阿刀田（1974）の報告およびその後の多くの試験結果（該支場資料）によっても推測される所である。同様の事は吾妻川系統のヤマメの場合にも該当するであろう。

要 結

サクラマスは沿岸漁業の立場ではサケに次いで重要な魚種である。

その幼魚の降海に先立つ銀毛化の割合を知る事は彼等の増殖保護の基礎として重要であるが、自然の河川においてその実態を把握する事は容易ではない。

1953年から1981年にわたる間、北海道大学水産学部七飯養魚実習施設で飼育されたアナドロマスのサクラマス幼魚の体生長の概要と銀毛化率を調べた。生活第2年目（年令1+）の春の体長分布は明確に二つ以上のモードからなり、大きい方のモードの主体はスマルトからなる。

連年のスマルトの割合は環境条件により多少の変化はあるが、55%内外の値を示す。極端に飼育密度の小さい場合はこの率が低下する傾向がある。

生長の悪い魚の一部は3年目春（年令2+）にスマルトとなり、その割合は一つの年級群の中の12%内外を占める。すなわち一つの資源の中のスマルトの割合は全体の約65%となる。

池中飼育されたスマルトでは一般に初期に雌魚が多く、後期には雄魚が多くなる。全体としてスマルト中の雄魚は20%内外である。自然の河川の場合も同じ傾向を示すが、更に雄魚の割合は高いもの（恐らく30%近い）と推測される。

当才魚（生活の第1年目）における雄魚の成熟は多い場合は20%近く、少ない場合は1、2%に止まる。この率は銀毛化の場合と逆に飼育密度の低い程高くなる傾向がある。

人工的青色光（短波長光）処理により銀毛化の速度の促進ならびにスマルトの割合は高まり、逆に長波長光処理により若年成熟雄魚の割合が高まる傾向が見られる。

関東地方のいわゆるヤマメにおいては本来スマルトの出現は多くなかったようであるが、近年の人工的飼育による生長度の増大により、スマルトに準ずる魚の出現率が増大する傾向が認められる。この場合にも青色光の影響がそれを促進するようである。

謝 辞

本研究の材料となったサクラマスの種卵は北海道さけ・ますふ化場ならびに銭亀沢漁業協同組合より分与されたものである。卵、幼稚魚の飼育管理については故山本晋太郎氏、北海道大学水産学部元職員吉田弘氏、元技官小坂淳氏（現東北区水産研究所研究員）、技官木村志津男氏の手を煩わす所が大きかった。なお本文の取まとめについては北海道さけ・ますふ化場調査課長小林哲夫博士のご好意とご教示を頂いた。

また、新潟県内水面水産試験場関泰夫氏、埼玉県水産試験場田崎志郎氏および群馬県水産試験場木村紀彦氏の諸氏から未発表資料の引用のご好意を頂いた。

ここに記して上記の機関と諸氏に深甚の謝意を表するものである。

引用文献

阿刀田光紹 1974. 池中養殖サクラマスの生態に関する知見：I. 種苗の初期生残率，性比，0年魚の分

飼育されたサクラマス幼魚の銀毛化

- 化及び親魚の孕卵数について。水産孵化場研究報告，(29)：97-113
- 木村清朗・塚原 博 1969. 有明海で獲られたギンケヤマメについて。魚類学雑誌，16：131-134.
- 久保達郎 1974. サクラマス幼魚の相分化と変態の様相。北海道さけ・ますふ化場研究報告，(28)：9-26.
- 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・ますふ化場研究報告，(34)：1-95.
- Krykhtin(クリフチン)M.L. 1962. シーマの河川生活期に関する資料。太平洋漁業海洋研報告，(48)，ソ連北洋文献集，(77)(大屋善延訳)。
- 杉若圭一・小島 博 1979. 厚田川における降海型サクラマス幼魚に関する研究。1978年降海群の年令と生態。水産孵化場研究報告，(34)：25-39.
- ・————— 1980. 厚田川における降海型サクラマス幼魚に関する研究。II。1979年降海群の年令と生態。
- 長浜嘉孝 1983. アマゴ雄の早熟化の内分泌調節機構と海水適応。文部省科研成果報告書（代表，久保達郎：謄写印刷）。
- 大野磯吉 1933. 北海道産サクラマスの生活史。鮭鱒彙報，5(2)，15-26.
- 関 泰夫・小島将男 1977. 吾妻川起源のヤマメの銀毛化変態と成熟に関する研究。水産増殖，25(2)，50-55.