

## 洞爺湖におけるヒメマス *Oncorhynchus nerka* の 年齢と成長\*

坂野博之\*<sup>1</sup>・帰山雅秀\*<sup>2</sup>・上田 宏\*<sup>3</sup>・桜井泰憲\*<sup>1</sup>・島崎健二\*<sup>1</sup>

\*<sup>1</sup>〒 041 北海道函館市港町3丁目1-1 北海道大学水産学部資源生態学講座

\*<sup>2</sup>〒 062 札幌市豊平区中の島2-2 水産庁北海道さけ・ますふ化場調査課

\*<sup>3</sup>〒 049-57 北海道虻田郡虻田町字月浦 122 北海道大学水産学部附属洞爺湖臨湖実験所

## Growth pattern and age determination by scales of lacustrine sockeye salmon in Lake Toya

Hiroyuki Sakano\*<sup>1</sup>, Masahide Kaeriyama\*<sup>2</sup>, Hiroshi Ueda\*<sup>3</sup>,  
Yasunori Sakurai\*<sup>1</sup>, and Kenji Shimazaki\*<sup>1</sup>

\*<sup>1</sup>Laboratory of Marine Ecology, Faculty of Fisheries, Hokkaido University,  
3-1-1 Minato, Hakodate 041, Japan

\*<sup>2</sup>Research Division, Hokkaido Salmon Hatchery, Fisheries Agency of Japan,  
2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062, Japan

\*<sup>3</sup>Toya Lake Station for Environmental Biology, Faculty of Fisheries, Hokkaido University,  
Abuta, Hokkaido 049-57, Japan

**Abstract.** — Life history patterns of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) are classified into anadromous, lacustrine (lake resident), and kokanee types. Sockeye salmon inhabiting Lake Toya is considered as a lacustrine type. Although life history studies of anadromous sockeye salmon are numerous, those of lacustrine sockeye salmon are very limited. The present study was conducted to develop the age determination method using scale analyses, and tried to determine factors responsible for growth variation of different blood stocks of lacustrine sockeye salmon in Lake Toya. Checks formed from April to June were defined as annuli. Formation of annuli on the scale was considered to be irregularly because number of circuli between two checks was significantly different among individuals. Age of fish was determined by the following method after counting the number of circuli between two checks. The fish which had a large number of circuli between two checks was added one age as lacking an annulus. When fish had a few number of circuli between two checks, their age was reduced one year as pseudoannulus. Growth patterns were different between the 1990 and the 1991 blood stocks. Growth rates of the 1990 blood stock were much higher until age 1+ and little lower after age 2+ than those of the 1991 blood stock. For lacustrine sockeye salmon in Lake Toya, their growth variation among brood stocks may be influenced by fluctuations of lacustrine environmental factors.

### 緒 言

ベニザケ *Oncorhynchus nerka* は、サケ目サケ科に属し、その生活史パターンから、降海型、湖沼残留型およびコカニー型（陸封型）に分類されている（Ricker, 1940）。

降海型はふ化後1年から3年を淡水で過ごした後に降海する個体群、コカニー型は一生を淡水で過ごす個体群、湖沼残留型は降海型ベニザケを起源とし、大部分の個体は湖沼に残留するが、一部の個体が降海する個体群と定義されている。現在本邦においてヒメマス *O. nerka* と呼ばれている個体群は、湖沼残留型ベニザケ（Lacustrine sockeye salmon）であると考えられている（帰山 1991）。

ベニザケを含むサケ属魚類に関する研究の多くは、海洋生活期における個体群動態に関する研究と、それに関

\*本報告の一部は、1996年3月31日から4月4日に神奈川県藤沢市で開かれた平成8年度日本水産学会春季大会で報告した。  
北海道さけ・ますふ化場研究業績A358号

連したスモルトのサイズと年齢、回帰サイズと年齢といった生活史に関する研究に焦点が絞られてきた。例えば、ベニザケの海洋生活期の成長は密度依存的な要因により影響され (Rogers, 1980; Peterman, 1982)、餌をめぐる競争が個体群内のみではなく、異なる河川起源の個体群間にも働いた結果であろうと考えられている (Peterman, 1984)。また、ギンザケ *O. kisutch* では、海洋生活初期の成長と個体数の間に関係が見られ (Mathews, 1980)、さらに、成熟魚の個体数とその体重に逆相関が観察されている (McGie, 1984)。一方、Ricker (1981) は、カナダのブリティッシュ・コロンビア州のベニザケにおいて、成長率の増加は海洋の低水温によるとしている。

湖沼に生息するヒメマス成長に関しては、鱗による年齢査定の結果から成長パターンを解析することにより、年帯形成と成長との関係についての報告がある (黒萩・佐々木 1964; 黒萩 1965; 徳井 1988)。一方、成熟に関しては、成長と成熟年齢および卵サイズの関係についての報告がある (加藤 1978; 加藤 1980)。支笏湖では、回帰親魚の個体数とそのサイズに負の相関が見られ、個体レベルで密度依存的な成長変動が指摘されている (帰山 1991)。Rieman and Myers (1992) は、コカニーの生息する幾つかの貧栄養湖において、その生産力と年齢別サイズに負の相関を見だし、その生産力が小さい湖沼の方で顕著な密度依存性が観察されるとしている。ヒメマスは、その生態が多く報告されてきたベニザケ (Koo, 1955; Peterman, 1984; Kyle et al., 1988; Burgner, 1991) に比べて、鱗の年齢形質としての吟味や、個体群動態に影響を及ぼすと考えられる成長や成熟の年級群間変異といった基礎的知見が少ない。さらに、洞爺湖では本種が 1893 年に放流されて以来、断片的な調査しかなされておらず、ここ 30 年来の研究結果はないのが現状である (大野・安藤 1932; 高安・近藤 1934; 田中館 1940; 渡辺 1960)。しかし、本種の大部分の個体は湖内で生活史を完結させることから、周年にわたり各発育段階の個体の採集が可能であるため、各年級群の鱗成長、体成長および成熟の追跡が可能であり、加入量の多寡や物理環境および餌生物環境の違いがヒメマスの成長に与える影響を調べるのに好適な材料であると考えられる。

そこで、本研究では、まず初めにヒメマスの標識魚の追跡によって、鱗の年齢形質としての精度を検討した。つぎに各年級群の鱗の成長を比較し、年級群間の体成長パターンの違いを明らかにした。以上の解析から、ヒメマスの個体群動態研究に欠くことのできない年齢査定法を確立し、体成長パターンの変動メカニズムについて論議した。

## 材料と方法

**供試魚** 1991 年 5 月から 1995 年 10 月までの間に、北海道大学水産学部附属洞爺湖臨湖実験所前浜 (Fig. 1) にて刺網および曳き網を使用し、本研究で用いた試料を採集した。また、1995 年 6 月から 1995 年 8 月までの間は、洞爺湖漁業協同組合に集荷された漁獲物も使用した。

洞爺湖臨湖実験所前浜での試料の採集には、1991 年 5 月から 1994 年 9 月の間は、目合 15, 24, 57 および 63 mm の商業用刺網、1994 年 10 月から 1995 年 10 月までは、目合 19 mm から 82 mm (公比 1.44) までの調査用刺網 12 種を用いた。この網の仕様は、理論的に網目選択性をなくしてある (高木 1993)。採集は、原則的に 1 ヶ月に 1 回、1 週間程度行い、刺網は前日投網し翌朝揚網した。1994 年 11 月からは調査用刺網を 2 組使用した。繁殖期の親魚の採集には、洞爺湖臨湖実験所前浜から接岸する親魚が確認される度に曳き網を使用した。1991 年 5 月から 1995 年 10 月の間に採集した試料の数は、総計 3,059 個体であった。なお、洞爺湖漁業協同組合に集荷された漁獲物は、洞爺湖の漁業者が目合 50 mm 以上の刺網を用いて早朝漁獲し、当日の午前中に集荷したものである。これらの漁獲物から測定した試料の数は、196 個体であった。

また、1992 年に放流した 1991 年級群 490,000 個体のうち、50,000 個体の脂鱗を切除して標識を施した。

**生物測定** 洞爺湖臨湖実験所前浜で採集した個体は、生鮮のうちに尾叉体長 (または標準体長) を 1 mm 精度まで、体重を 0.01 g 精度まで測定し、標準体長は次式で尾叉体長に変換した。以下では、尾叉体長および標準体長から求められた尾叉体長を併せて体長と呼ぶことにする。

$$\text{尾叉体長} = 1.081 \times \text{標準体長} + 1.079 \quad (r = 0.97, P < 0.01, n = 71)$$

また、洞爺湖漁業協同組合で採集した個体は、尾叉体長を 1 mm 精度まで、体重を 5 g 精度まで測定した。

洞爺湖臨湖実験所前浜および洞爺湖漁業協同組合で採集された大部分の個体から鱗を採集した ( $n = 2,432$ )。採集した部位は背びれ後端部直下の側線より上の部分であり、各個体から数枚の鱗を採取した。これらの鱗は Koo (1955) に従い、表面の模様をプラスチックプレートに刻印する方法を用いて解析に使用した。

**鱗解析および年齢査定** 採集した鱗の観察には、万能投影機を用いて 50~100 倍に拡大し、鱗の各部の計測を行った。本研究で用いた鱗の部位の名称を Fig. 2. に示した。鱗の計測部位はチェック数およびサーキュリ数であ

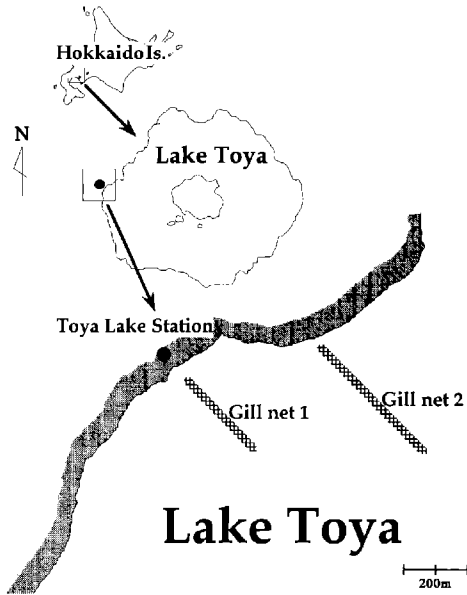


Fig. 1. Map of sampling sites in Lake Toya.



Fig. 2. Photograph of scale of marked lacustrine sockeye salmon (age 3+) in Lake Toya. This fork length and scale radius were 29.9 cm and 1.650 mm, respectively.

る。鱗径については、295 個体のみ計測した。チェック (Check) は、サーキュラスの間隔が著しく狭い部分またはサーキュラスの不連続な部分とした。また、標識魚の大部分において毎年ほぼ同様の時期に形成されるチェックを年帯とし、それ以外のチェックは後述の方法によって擬年帯と定義した。標識魚以外の個体における年帯形成の判別には、標識魚の年帯形成時期における終末成長帯 (LGZ) のサーキュリ数の頻度分布を採集年ごとに観察することから行い、サーキュリ数が多いものについては年帯がまだ形成されていない個体、サーキュリ数が少ない個体に関しては年帯が形成された個体とした。

年齢査定は、鱗に見られる年帯の数、年帯間のサーキュリ数および体長組成を解析することにより行った。また、供試魚の年齢は、産卵日 (採卵日) の翌年の 1 月 1 日を誕生日とし、その年を 0 歳、翌年を 1 歳、以後同様に行った。すなわち、年帯がまだ形成されていない個体に関しては、年帯数に 1 歳を加え、年帯が形成されている個体に関しては年帯数を年齢とした。

**Back-calculation** 各年帯形成時の体長を、体長 ( $L$ ) とサーキュリ数 ( $C$ ) との関係から求めた。一般に、Back-calculation は体長と鱗径の関係から求められているが (例えば、福若・帰山 1994)、体長とサーキュリ数および鱗径とサーキュリ数との間に高い相関が得られたため (後述)、体長とサーキュリ数との関係から求めることを試みた。Ricker (1973) の幾何平均回帰 (GMR: geometric mean regression) を求め、Fraser - Lee 法の Ricker (1992) による変法式から、年帯形成時の体長を求めた。鱗形成時の体長は Koo (1955) に従い、ブリストル湾のベニザケの値である 4 cm を GMR に代入して求めた。

さらに、放流時の体長は 5 cm であると仮定して、放流時から 1 本目の年帯が形成されるまでと各年帯間の成長速度を、瞬間成長率 (SGR) として求めた (LeBrasseur and Parker, 1964)。

**データ解析** 体長とサーキュリ数、サーキュリ数と鱗径の間の相関には、ピアソンの相関係数を求めた。また、サーキュリ数増加の説明には体長と鱗径を用い、2 変数の選択には、ステップワイズ法を用いた重回帰分析を行い、寄与率は ANOVA で検定した (田中・脇本 1983)。雌雄間の体長の比較には、Mann - Whitney U - test を行った。von Bertalffy の成長曲線のパラメータの推定には、非線形最小二乗法を用い、アルゴリズムは simplex 法を用いた。

結果

**洞爺湖の概況** 洞爺湖は水面標高 84 m, 湖水表面積 70.44 km<sup>2</sup>, 最大水深 179 m, 平均水深 116.3 m を有するカルデラ湖で, 典型的な貧栄養湖である (北海道公害防止研究会 1990). 洞爺湖の湖水は, 1939 年から始まった強酸性の硫黄鉱山排水を含む長流川の水の流入により pH が徐々に低下し, 1960 年頃から pH 7.0 を下回り初め, その後 10 年間で急速に低下した. 1970 年頃には pH 5.0 と最も低い値となったが, 1972 年からは中和処理が開始され数年の間に pH は急速に上昇し, 現在の pH はおよそ 7.0 である (今田ら 1988). また, 1977 年 8 月 7 日に起こった湖畔に位置する有珠山の噴火では, 多量の火山灰が湖面に降り, 一次的に透明度は約 1 m 以下に低下したが, 同年 10 月以降には回復している.

洞爺湖には, ヒメマス, ワカサギ *Hypomesus transpacificus nipponensis* およびサクラマス *O. masou* が主に放流・漁獲されているが, この 3 種は元々洞爺湖には生息しておらず, 移殖によって生息するようになった魚である. ヒメマスは 1893 年に阿寒湖から移殖され, その漁獲量の変化は洞爺湖漁業協同組合により 1930 年からまとめられている (Fig. 3-a), その漁獲量に変動は見られるが, 1930 年から 25 トン前後漁獲されており, 1950 年代に入るとその漁獲量は増大し 100 トン前後漁獲された年もあった. しかし, 前述の湖水の酸性化に伴い漁獲量は急激に減少し, その後漁獲量の増大には到っていない. また, ワカサギについては漁獲が行われない年も見られたが, 1966 年までは約 10 から 20 トン漁獲され, ヒメマスの減少が見られた後には, その漁獲量は増大し 1986 年には約 50 トンに達した (Fig. 3-b). さらに, サクラマスは放流さ

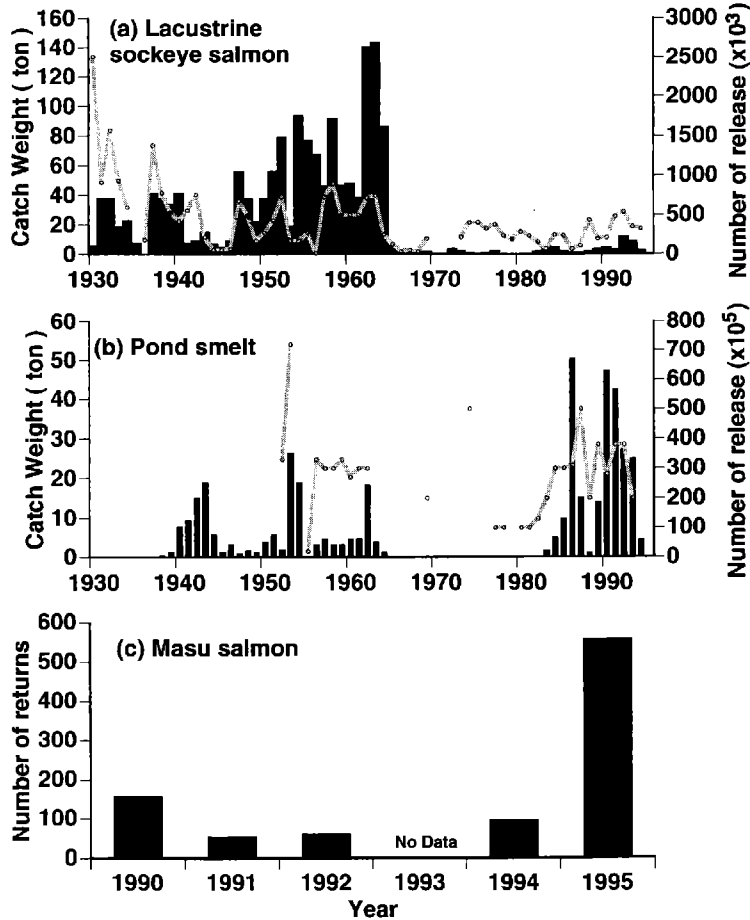


Fig. 3. Annual changes in catch weight (columns) and number of release (lines) of lacustrine sockeye salmon (a) and pond smelt (b), and number of return of masu salmon (c) in Lake Toya.

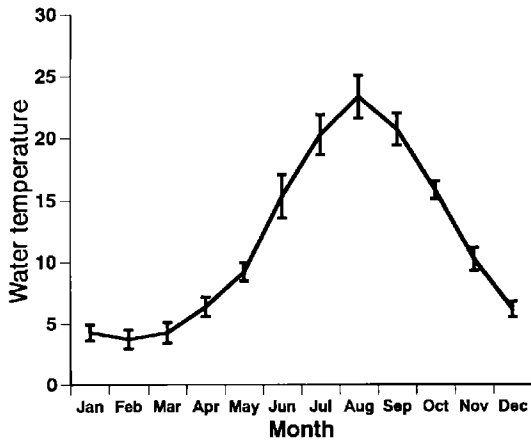


Fig. 4. Seasonal changes in average and standard deviation of surface water temperature in Lake Toya from 1988 to 1994.

れているが、これまでその漁獲量は少なく洞爺湖漁業協同組合で集荷されるまでに到っていない。しかしながら、近年サクラマス<sup>2</sup>の河川への回帰個体数が増大している (Fig. 3-c)。

1988年から1994年までの7年間にわたる洞爺湖の表層における水温 (Fig. 4) について見ると、1-2月に最低、7-9月に最高を示した。また、年間平均水温は1990年と1991年に高く、1993年に低かった (9.1°C)。

**年齢査定法の確立** 観察した2,432個体の中で、1,899個体の鱗にチェックが見られた。残りの509個体はチェックが見られない個体であり、さらに24個体は性成熟により鱗が吸収されてチェックが全く見られないもの、および採集した鱗全てが再生鱗の個体であった。

1992年春放流の標識魚のチェック別の終末成長帯のサーキュリ数の頻度分布から、生息年齢とチェックとの関係について観察した (Fig. 5)。終末成長帯のサーキュリ数のモードは月と共に増加していることが示された。1992年9月に採集された個体において、ほとんどの個体にチェックが形成されていないにも関わらず、チェックが形成されている個体が1個体見られた。また、1993年5月から7月にかけて、ほとんどの個体にチェックが1本形成されているのに対し、5月には1個体、6月には3個体、7月には1個体のチェックが形成されていない個体 (チェック非形成個体) が観察された。

そこで、チェック形成に変異の見られた個体のチェッ

クまでのサーキュリ数がその他の大部分の個体とどのように異なるかを明らかにするため、チェックまでのサーキュリ数の頻度分布を観察した (Fig. 6)。1992年9月に見られたチェックが1本形成されている個体のサーキュリ数は14本であり、他のチェックが形成されていない個体のサーキュリ数とは異なっていなかった。しかし、チェック未形成の多くの個体は、さらにサーキュリ数を増加し、チェック1本目までのサーキュリ数は1993年5月以降のような頻度分布となるため、9月にチェックが形成された個体と翌年の5月頃にチェックが形成される個体のチェックまでのサーキュリ数は異なった。1993年5月、6月および7月に見られたチェック非形成個体には2種類存在し、チェック形成個体のサーキュリ数頻度分布と異なる個体と、大きくその頻度分布から外れ、サーキュリ数が著しく多い個体が見られた。

この様なサーキュリ数の違いがどのように生じるかを解析するため、サーキュリ数と体長、鱗径およびその両方の変数との関係を調べた (Table 1)。サーキュリ数と体長の線形関係では高い相関が得られ ( $r=0.910$ ,  $n=286$ ,  $P<0.001$ )、サーキュリ数と鱗径の間にも高い相関が得られた ( $r=0.907$ ,  $n=286$ ,  $P<0.001$ )。サーキュリ数と体長および鱗径との関係をステップワイズ法を用いた重回帰分析で調べると、体長および鱗径が説明変数として採用された ( $r=0.95$ ,  $n=286$ ,  $P<0.001$ )。寄与率 ( $R^2$ ) はサーキュリ数と体長では0.909、サーキュリ数と鱗径の間では0.823であるのに対し、体長と鱗径を用いると0.910となり、サーキュリ数増加は体長および鱗径の増分によってより良く説明されることが示された。

また、サーキュリ数がいつ増加し、チェックがいつ形成されているかを調べるため、標識魚のサーキュリ数の季節変化を観察した (Fig. 7)。標識魚のチェックの大部分は5月から6月の間に形成されていた。一方、冬期間 (12月~3月) には、サーキュリ数増加は停滞していることが示され、サーキュリ数が増加する時期にチェックが形成される傾向が見られた。大部分の標識魚のチェックは5月頃形成されたため、この時期に形成されるチェックを年帯とした。

標識魚以外の個体の年帯形成時期を推定するため、最後に形成された年帯以降のサーキュリの部分 (終末成長帯) のサーキュリ頻度分布の季節変化を観察した (Table 2)。終末成長帯のサーキュリ数のモードが比較的少ない本数に位置する月を年帯が形成された月とすると、年帯形成時期は採集年およびそれまでに形成されたチェック数によって異なっていた。1991年に採集されたヒメマスは、チェック2本目および3本目が7月頃に年帯を形成

<sup>1</sup>北海道立水産ふ化場。1981。有珠山噴火の噴出物による洞爺湖環境への影響調査資料 (1977-1978年度)。

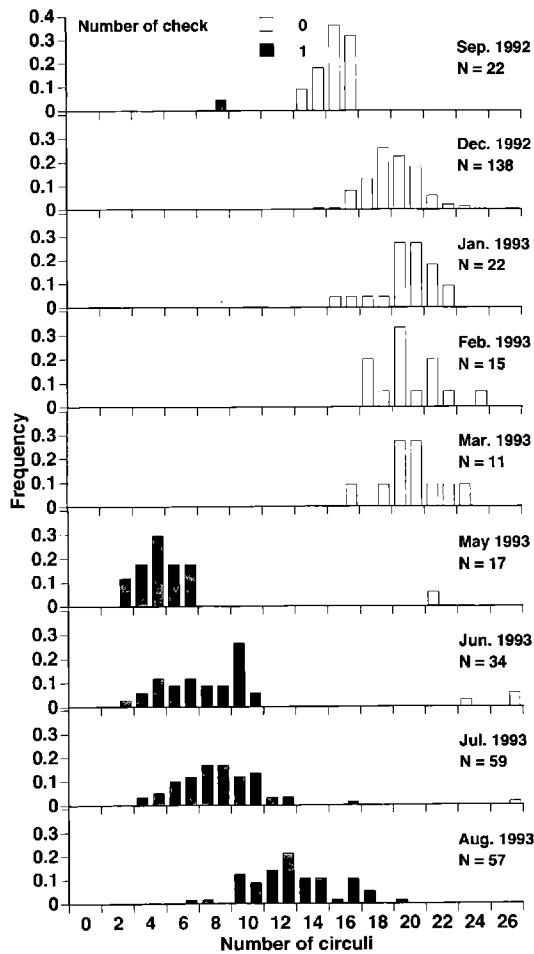


Fig. 5. Frequency distribution of number of circuli in last growth zone for 1991 brood stock of marked lacustrine sockeye salmon in Lake Toya. Open and shaded columns indicate no and one check on scale, respectively.

していると考えられるのに対し、1992年に採集されたヒメマスでは、各チェック数とも5月には年帯が形成されていると考えられる。1993年、1994年および1995年に採集されたヒメマスの終末成長帯のサーキュリ数の頻度分布には二峰型や、変異が見られることがあり、年帯形成時期に変異が見られた。とくに、1993年6月のチェック数2本の頻度分布では二峰型が顕著にみられ、年帯形成の変異が示された。また、4月から6月にかけて年帯が形成されたと考えられる個体も多く観察された。

以上のことから、洞爺湖のヒメマスでは、以下の手順を用いて年齢査定を行った。すなわち、標識魚のチェック間のサーキュリ数頻度分布 (mean ± SD; 21.0 ± 2.8,

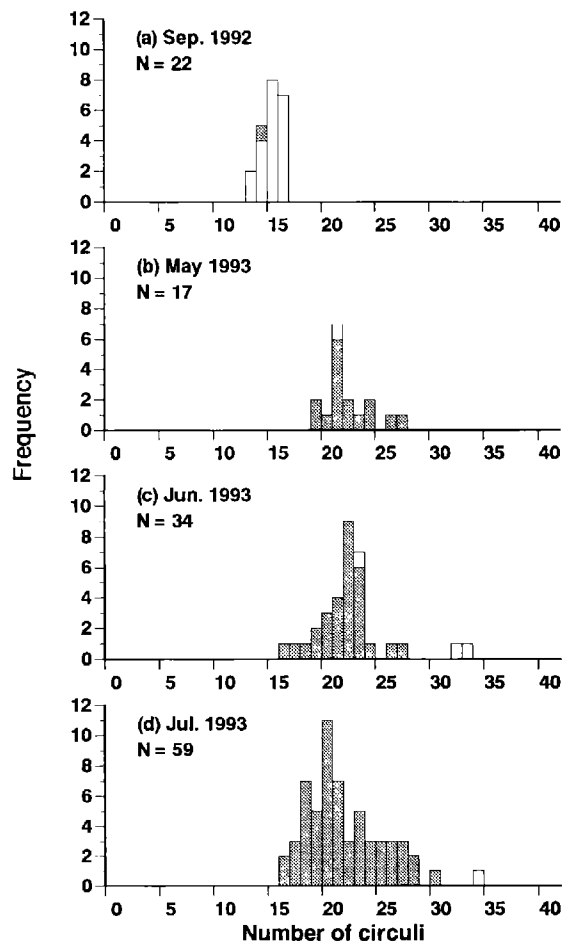


Fig. 6. Frequency distribution of number of circuli to first check for 1991 brood stock of marked lacustrine sockeye salmon in Lake Toya. Open and shaded columns indicate no and one check on scale, respectively.

max = 30, min = 14, n = 198) から、チェック間のサーキュリ数が明らかに多い個体 (サーキュリ数31本以上) は年帯を形成しなかった個体 (年帯非形成個体) とし、少ない個体 (サーキュリ数15本未満) は擬年帯が形成された個体 (擬年帯形成個体) とした。そこで、5月頃に形成される年帯から求めた年齢に、年帯非形成個体に関しては1歳を加え、擬年帯形成個体に関しては1歳を引くことによって年齢を求めた。さらに、以上で得られた年齢による年齢別体長頻度分布から大きくはずれた個体に関しては、解析から除外した。

**鱗の成長パターン** 各年級群の鱗に見られるサーキュリ数の増加量を比較するため、鱗のサーキュリ数の季節

**Table 1.** Results of stepwise multiple regression among number of circuli, scale radius, and fork length of lacustrine sockeye salmon.

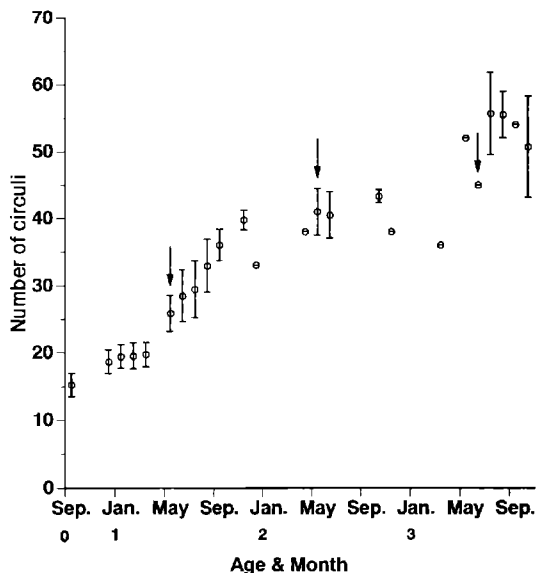
Variables	R <sup>2</sup>
Scale radius	0.823*
Fork length	0.909*
Fork length and scale radius	0.910*

R<sup>2</sup>, coefficient of determination; \*P < 0.01.

的变化を 1990 年級群と 1991 年級群について観察した (Fig. 8). 両年級群共に、冬期間はサーキュリ数の増加は観察されず夏期にのみサーキュリ数の増加が認められた。しかし、そのパターンは一定ではなく、1990 年級群は 1 齢でのサーキュリ数増加量が大きく、さらに 3 齢になるとサーキュリ数増加は停滞しているのに対し、1991 年級群は 1 齢での増加量は少ないものの 3 齢では大きな増加を示していた。

次いで、各年級群の過去の鱗の成長量を比較するため、年帯間のサーキュリ数の増加量を観察した (Fig. 9). 1990 年級群と 1991 年級群の増加量は、1990 年級群が 0 齢および 1 齢で高く 2 齢で著しく低くなるのに対し、1991 年級群は 0 齢、1 齢および 2 齢の増加量はそれほど変わらなかった。

以上のことから、鱗の成長は冬期に停滞することが示

**Fig. 7.** Seasonal changes in average and standard deviation of number of circuli for 1991 brood stock of marked lacustrine sockeye salmon in Lake Toya. Arrows indicate periods of annulus formation.

され、そのサーキュリ数増加量は年級群によって異なっていることが示された。

**雌雄の体成長差** 各年級群の成長パターンを解析する時には、性別による成長差を考慮する必要がある。そこで、0 齢、1 齢および 2 齢の最も採捕個体数の多い月の雌雄の体長を比較した (Table 3). 1992 年から 1995 年に採集されたヒメマスにおいて、雌雄の体長差は 0 齢、1 齢および 2 齢においてほとんど認められなかったが、1993 年 8 月に採集された 0 齢においては有意な差が見られた ( $P < 0.05$ ). しかし、0 齢、1 齢および 2 齢にわたって体長の雌雄差は少ないため、以後の解析には、雌雄分けずに解析を行った。

**年級群間成長変異** 各年級群の成長パターンを比較するため、比較的各年齢にわたって採集されている 1990 年級群および 1991 年級群について、von Bertalanffy の成長曲線を当てはめた (Fig. 10). 1990 年級群は 0 齢時に急激な体長の増加を示しているのに対し、1991 年級群は緩やかな成長を示した。各年級群で成長パターンが異なったように、各年級群のパラメータも異なり (1990 年級群;  $L_{max} = 30.3, K = 0.143, r^2 = 0.99, n = 357, AIC = 2,699$ , 1991 年級群;  $L_{max} = 44.0, K = 0.023, r^2 = 0.98, n = 1,465, AIC = 13,334$ ), 1990 年級群の成長係数 ( $K$ ) は、1991 年級群に比べ著しく大きく、理論的最大体長 ( $L_{max}$ ) は小さかった。

**成長速度の年変化** 1990 年級群および 1991 年級群の成長パターンの違いがいつ生じたかを調べるため、各年級群の von Bertalanffy の成長曲線から成長速度を求め、その季節変化を Fig. 11 に示した。1990 年級群は 1 齢までの間に、かなり高い成長速度を示したが、1 齢の後半になるとその減少は著しく、2 齢の間まで急激に減少し、3 齢以降になると成長速度はほとんどゼロに近くなった。一方、1991 年級群は 1990 年級群に比べて、初めからその成長速度は低く緩やかに減少していくが、最終的にその成長速度は 1990 年級群より高い値を示した。以上のことから、1990 年級群と 1991 年級群の成長パターンの違いは、0 齢から 1 齢の間の成長速度に大きな差が存在したためであると考えられた。

さらに、前述した年級群間の成長変異が、どの時期に生ずるか調べるため、各年級群の逆算体長を求め、年帯間の瞬間成長率を求めた。体長とサーキュリ数の関係から求めた Ricker (1973) の GMR 式は、

$$C = -3.89 + 1.97 L$$

と計算された。

前式より Ricker (1992) の Fraser - Lee 法の変法における基準点の座標 ( $L_p, C_p$ ) は、(4, 4.001) が得られ、逆算体長を Ricker (1992) の Fraser - Lee 法の変法式から求

**Table 2.** Frequency distribution of number of circuli in last growth zone of lacustrine sockeye salmon in Lake Toya during 1991-1995.

1991		Number of circuli																											
Months	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	+	
Check number = 1																													
May																		1	1								1		
Jun.																					1								
Jul.																													
Check number = 2																													
May	1			3		3	1	3	6	6	9	6	1	1															
Jun.		1		3			1	1	1		1	2										1							
Jul.	3	6	4	8	2	3	1	1	1	1																			
Check number = 3																													
May	3																												
Jun.	3	2	1	1																									
Jul.	11	2	3		1																								
1992																													
Number of circuli																													
Months	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	+	
Check number = 1																													
May		1																	1			1		4		1			
Jun.		1	1	2																									1
Jul.		1	1	10	22	15	5			1								1											+
Check number = 2																													
May			1	1	5	10	8	10	17	6	4																		
Jun.						1	1	7			1																		
Jul.							6	9	9	3	12	4	1	1	1														
Check number = 3																													
May			2	2	7	5	9	6	3	1																			
Jun.							1	5		1	1																		
Jul.							1	5	6	2	9	4	4	3															
1993																													
Number of circuli																													
Months	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	+	
Check number = 1																													
Apr.									1																				
May			2	3	5	3	3																						
Jun.	1		3	9	6	10	8	5	5	12	3									1	2	1	1	2	1				
Jul.			2	10	14	12	21	19	18	10	13	2	4		1		1												
Check number = 2																													
Apr.	1	2		1	1																								
May		2	1	8	14	13	6																						
Jun.			1	1	3	1																							
Jul.				3	7		4	1	1	1	1	4	1																
Check number = 3																													
Apr	19	1			1	1	1																						
May	1	3	2	3	3	1		1			1																		
Jun							1																						



Table 2 (continued).

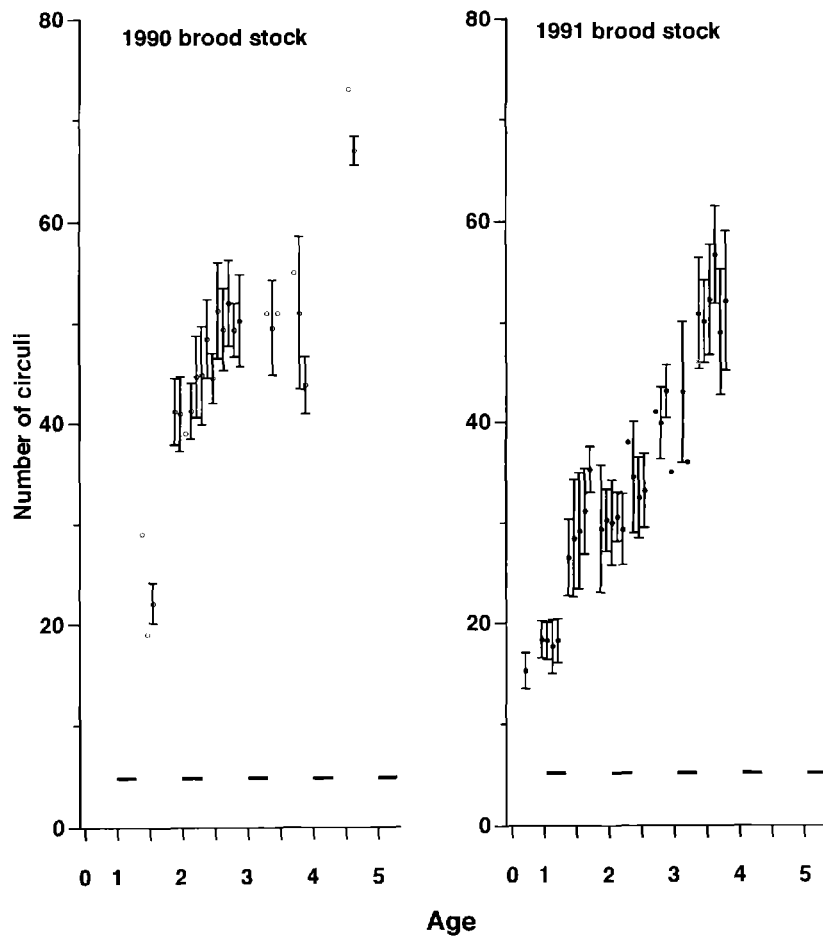
		Number of circuli																											
Months	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	+	
1994																													
Check number = 1																													
Apr																			1										
May																1	4	2	6	2									
Jun		1											1		1	2	6	3			1								
Jul			1																				1	1					
Check number = 2																													
Apr.													1																
May	2										1	1	3	2	3	1													
Jun.	1	1		1																									
Jul.		4																											
Check number = 3																													
May			1				1																						
Jun.		1																											
1995																													
Check number = 1																													
Apr.									1		3				1		2	1				1							
May								1				1																	
Jun.											1																	1	
Jul.			2						1					2	2	1	1				1			1					
Check number = 2																													
May		1								1				1	2	4	4	1			1	1		1	1				
Jun.		1		3											1		1						1						
Jul.			3	6	1	1	2	7	4	1	1			1	2	1		1											
Check number = 3																													
Jun.			3	4	3																								
Jul.			6	10	14	9	8	9	3	4																			

めた。逆算体長を用いて、年帯間および放流時から1本目の年帯が形成されるまでの瞬間成長率を、各年級群間で比較した (Fig. 12)。1990年級群と1991年級群の瞬間成長率の差は、前述した傾向と同様に、0歳から1歳かけては1990年級群の成長率が高いが、2歳になると1991年級群の方が成長率は高くなった。放流時から1本目の年帯が形成されるまで、すなわち、0歳間の瞬間成長率は各年級群で異なり、1989年級群が最も高く、1990年級群、1991年級群、1992年級群の順に高く、1993年級群が最も低かった。しかしながら、1歳間の成長率は0歳のような傾向とは異なり、1989年級群が最も低く、1990年級群、1991年級群、1992年級群の順に高かった。各年級群共に、0歳時に最も成長率が高く、年齢と共にその成長率は減少しており、各年級群の瞬間

成長率は異なり、特に、初期生活期 (0歳および1歳) において著しく異なることが示唆された。

### 考 察

標識魚の鱗に見られる終末成長帯のサーキュリ数の解析から、洞爺湖におけるヒメマス標識魚の大部分では、4月から6月の間のサーキュリ数の増加し始める時期にチェックを形成することが判明したため、この時期に年帯となるチェックが形成されると定義した。しかし、出現割合は少ないものの、標識魚の中には擬年帯を形成する個体や年帯を形成せずにその年の成長期に入る個体も出現した。擬年帯形成個体では、チェックまでのサーキュリ数が年帯形成個体の年帯までのサーキュリ数より少なかった。一方、年帯を形成しない個体のサーキュリ数



**Fig. 8.** Seasonal changes in average and standard deviation of number of circuli for 1990 and 1991 brood stocks of lacustrine sockeye salmon in Lake Toya. Horizontal bars indicate winter periods.

**Table 3.** Comparison of mean fork length between male and female lacustrine sockeye salmon in Lake Toya from 1992 to 1995. Numbers in parentheses represent sample size.

Age	Sampling Year	Month	Male	Female	Mann-Whitney U-test
0'	1992	Sep.	10.9 (7)	10.4 (6)	P = 0.57
	1993	Aug.	11.2 (20)	10.6 (21)	P = 0.03
	1994	Sep.	9.2 (8)	10.2 (9)	P = 0.12
	1995	Oct.	10.3 (12)	10.4 (12)	P = 0.64
1'	1992	Jul.	11.8 (21)	11.3 (14)	P = 0.21
	1993	Aug.	18.4 (83)	17.8 (65)	P = 0.14
	1994	Oct.	16.9 (6)	18.0 (3)	P = 0.57
	1995	Sep.	15.3 (12)	14.2 (6)	P = 0.32
2'	1992	May	24.5 (32)	23.9 (37)	P = 0.11
	1993	Aug.	27.9 (36)	27.5 (34)	P = 0.48
	1994	Oct.	24.1 (61)	24.0 (20)	P = 0.73
	1995	Oct.	18.7 (17)	17.5 (12)	P = 0.21

坂野ら一洞爺湖におけるヒメマスの子魚の年齢と成長

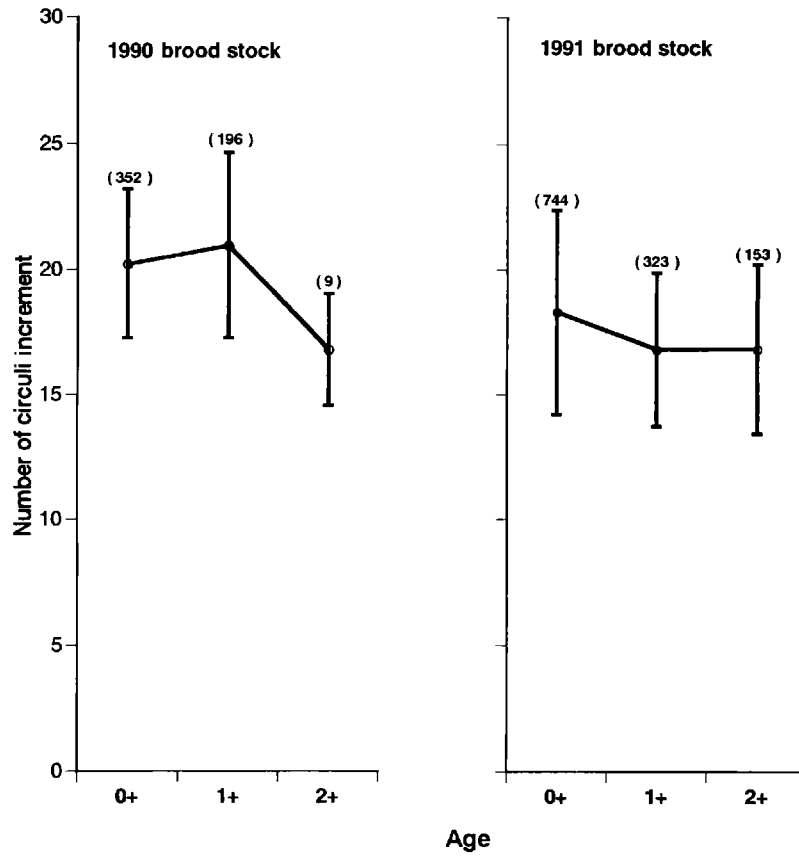


Fig. 9. Annual changes in average and standard deviation of circuli increments for 1990 and 1991 brood stocks of lacustrine sockeye salmon in Lake Toya. Numbers in parentheses represent sample size.

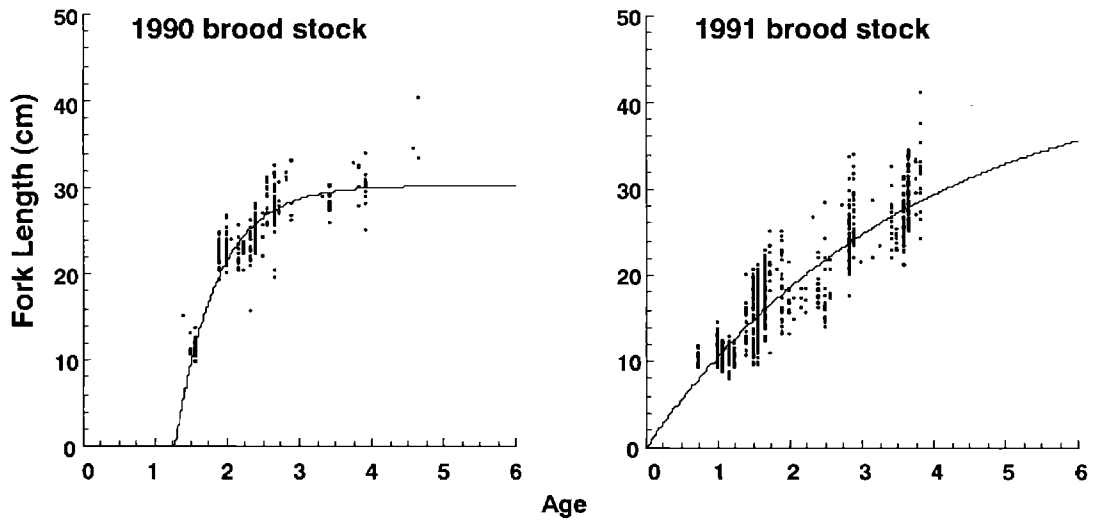


Fig. 10. Growth curves of 1990 and 1991 brood stocks of lacustrine sockeye salmon in Lake Toya. Growth curves were fitted into the von Bertalanffy growth function.

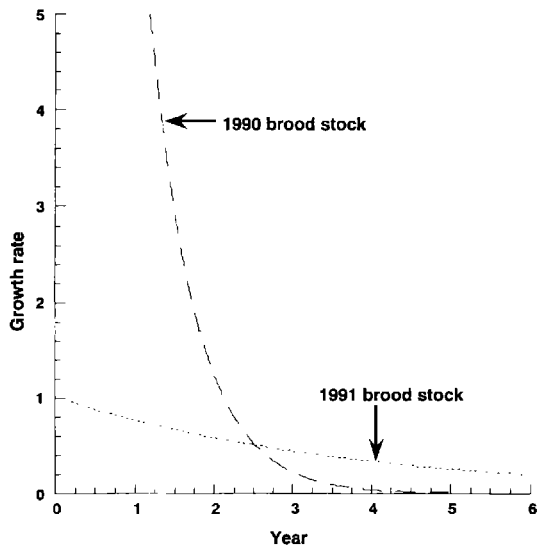


Fig. 11. Seasonal changes in growth rate of 1990 and 1991 brood stocks of lacustrine sockeye salmon. The growth rate was calculated from the von Bertalanffy growth function (see Fig. 10).

は、年帯形成個体の年帯までのサーキュリ数よりも著しく多いことが示唆された。なお、終末成長帯のサーキュリ数の季節変化の観察から、標識魚以外の各年級群の年帯形成時期も同様に、4月から6月にかけてであるが、採集年によっては年帯形成時期が著しく異なる可能性が推察された。また、サーキュリ数の増加は夏期に生じ、その増加量は年級群によって異なっている可能性が考えられた。さらに、そのサーキュリ数の増加は、鱗径と体長の増加で示された。

ヒメマスを含むサケ属魚類の年齢に関する研究は、これまでに数多く行われてきている。そして、その論点は年帯がどの様に形成されるのか、その形成時期がいつなのかということが重要な焦点となってきた。例えば、黒萩・佐々木 (1964) は、支笏湖ヒメマスの年帯形成時期が体成長の変動と深く関係し、第3年帯が1月から5月に形成されると報告している。一方、徳井 (1985, 1988) は、新しい成長の開始される前に年帯が形成されるとし、具体的には支笏湖で5月から8月、倶多楽湖では5月に形成されると報告している。

以上のように、ヒメマスの年帯形成時期については、生息湖沼および採集年によっても異なっていることが示されている。本研究で示した標識魚の年帯形成時期は4月から6月であり、体長と高い相関の見られたサーキュリ数の増加開始時期に年帯が形成されること、つまり体

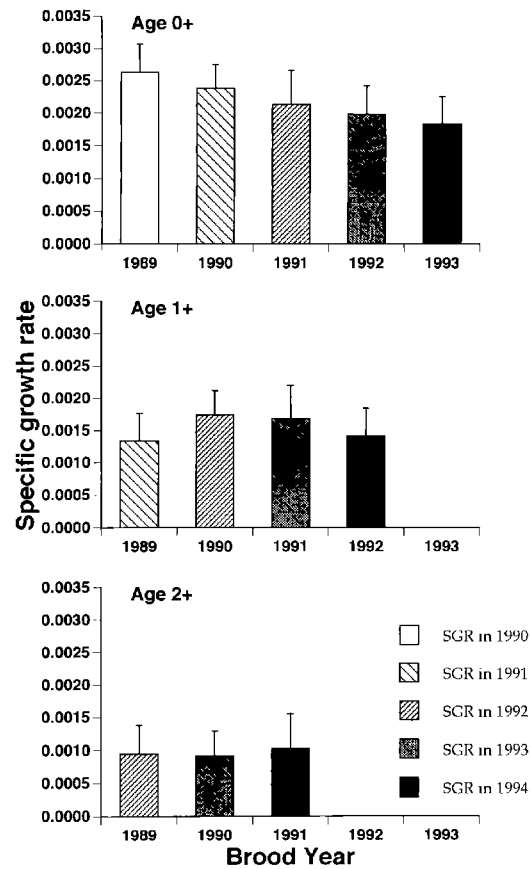


Fig. 12. Comparison of mean specific growth rate (SGR) among 1989-1993 brood stocks of lacustrine sockeye salmon in Lake Toya. Bars represent standard deviations.

成長の増加時期に年帯が形成されることを明らかにした。また、標識魚以外の年級群においても年帯形成時期は4月から6月であるが、採集年によっては変異が見られる可能性が指摘され、従来の研究と同様の結果を得た。この様な変異は、標識魚に見られた擬年帯の形成や、年帯を形成せずに成長期に入るといった現象とも関連するが、チェックの形成要因、すなわちそのサーキュリの広狭に影響を及ぼす要因は、本研究では調べていない。従来の研究において、Bilton and Robins (1971) は、ベニザケ幼魚では、幾つかある要因のうち、例えば給餌量のような1つの要因の増加により、チェックが形成されると推論している。このことを踏まえ、鈴木・堀山 (1990) は、水温を一定にした飼育実験を行い、ベニザケ幼魚のサーキュリ間隔は餌の量に影響され、チェックは体成長速度の増加によって形成される可能性を示唆している。以上

ことから、擬年帯は4月から6月以外の時期の体成長の増加（例えば、放流直後）によって形成される可能性が考えられ、年帯が未形成のまま成長期に入る個体は、4月から6月に体成長速度の増加が見られなかった個体であろうと推察される。したがって本報では、これらの擬年帯形成個体と年帯が形成されないまま成長期に入る個体の判別には、チェック間のサーキュリ数を用いた。

福若（1995）は、ベニザケ幼魚におけるサーキュリ形成数は鱗径の増分と体成長の関数であると報告している。本研究においても同様に、サーキュリ数の増加は、鱗径と体長の増加によって示された。これらのことから、チェック間のサーキュリ数が著しく多い個体は、その間の体長増加量も大きいと考えられる。標識魚では明らかに年帯未形成個体はそのサーキュリ数が多く、擬年帯形成個体はそのサーキュリ数が少なかった。標識魚と同じ年級群の他の個体のうち、チェック間のサーキュリ数が著しく異なる個体は年帯が形成されていないものと考えられる。したがって、年帯の判別にはチェック間のサーキュリ数を用いるのが妥当であると推察される。

一般に、耳石や鱗の輪数による年齢査定では、輪数が体長と平行に増加すること、輪形成の時間的間隔が一定でかつ既知であることが必要とされている（田中1985）。洞爺湖のヒメマスは上記のように、年帯形成の規則性が必ずしも得られないことから、それらの年齢査定では、擬年帯形成個体や年帯未形成個体の判別が基本的に重要である。これらの個体の年齢の妥当性に関しては、体長頻度分布から判別すべきであり、年齢別体長頻度分布において、これらの個体が明らかに他の個体と異なっていたのは2個体しか見られなかったため、本研究で行った年齢査定における誤りは少ないものと推察される。

本研究で得られた年齢査定の結果を用いてヒメマスの鱗と体成長を年級群間で比較すると、鱗成長は年級群ごとに異なる可能性が示唆された。また、体成長に関しては1990年級群と1991年級群について、von Bertalanffyの成長曲線を当てはめると、両年級群の成長パターンは大きく異なり、そのパターンの違いは0歳から1歳間の成長率の違いによって生じる可能性が考えられた。成長曲線が得られていない年級群においても、年帯間の成長速度の差異が観察された。鱗成長に関しては支笏湖のヒメマスにおいて、年齢ごとのサーキュリ数に年変化が示されることが報告されている（黒萩・佐々木1964）。また、カムチャツカ水系のアザバチエ湖のベニザケではサーキュリ数増加量に年変動が観察され、このことは餌密度、水温および個体群密度と深く関連していると考えられている（Bugaev et al., 1994）。支笏湖ヒメマスでは年

によって体長および体重の成長状況に年変動が観察されている（黒萩1965）。また、徳井（1988）は支笏湖のヒメマスでは1歳に達したときの体長には年変動が見られないが、2歳に達したときの体長には年変動が見られることを報告している。以上のことから、洞爺湖ヒメマスの1990年級群と1991年級群の成長パターンの違いは、湖の生物環境変動による可能性が大きいと考えられる。

このように鱗の成長パターンと体成長パターンは密接に関係していると推察されるが、鱗形成に影響する可能性が示唆された成長パターンの変動要因については、本研究では明らかに出来なかった。成長変動に関しては、海洋においては密度依存的要因（Mathews, 1980; Peterman, 1982, 1984; Rogers, 1980）や物理環境要因（Ricker, 1981）によって生じていることが示され、湖沼においてはそれらの要因の他に生産力や餌生物量による影響（Rieman and Myers, 1992; Teuscher and Luecke, 1996）や種間競争による影響が報告されている（Presson and Greenberg, 1990）。したがって、今後はヒメマスの成長、物理環境および餌生物環境を長期的にモニターしていくと同時に、餌の競合関係にあるワカサギの影響についても長期野外調査や競合実験を行うことによって複合的に影響するヒメマスの成長変動要因を明らかにしていく必要があるだろう。

## 謝 辞

本報告をまとめる過程で有益な助言と御指導を頂いた北海道大学水産学部 小城春雄教授に感謝の意を表します。

## 引用文献

- Bilton, H. T., and G. L. Robins (1971): Effects of starvation, feeding, and light period on circulus formation on scales of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **28**, 1749-1755.
- Bugaev, V. F., L. A. Bazarkina, and V. A. Dubynin (1994): Annual variation in scale growth in groups of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in relation to feeding and temperature conditions. *J. Ichthyol.*, **34**, 117-131.
- Burgner, R. L. (1991): Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). In Pacific Salmon Life Histories (edited by C. Groot and L. Margolis), UBC Press, Vancouver. pp. 3-117.
- 福若雅章 (1995): ベニザケにおける鱗隆起線間隔と成長の関係. サケマス増殖談話会会報, (3), 13.
- 福若雅章・婦山雅秀 (1994): 鱗解析によるサケ幼魚の成

- 長速度の計算法. さけ・ますふ研報, (48), 1-9.
- 北海道公害防止研究会 (1990): 北海道の湖沼. 北海道公害防止研究会, 札幌, 207 p.
- 今田和史・伊藤富子・伊沢敏穂 (1988): 洞爺湖の酸性化と中性化過程の環境変化. 北海道水産孵化場研報, (43), 65-75.
- 加藤禎一 (1978): ヒメマスの生長と成熟年齢および卵形質の関係. 淡水研報, (28), 61-75.
- 加藤禎一 (1980): 十和田湖ヒメマスの成熟年齢と成長の関係. 養殖研報, (1), 7-19.
- 帰山雅秀 (1991): 支笏湖に生息する湖沼型ベニザケの個体群動態. さけ・ますふ研報, (45), 1-24.
- Koo, T. S. Y (1955): Biology of the red salmon, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) of Bristol Bay, Alaska, as revealed by a study of their scale. Ph. D. Thesis. Univ. Washington, Seattle. 164 p.
- 黒萩 尚 (1965): 支笏湖ヒメマスの生態調査-III 1949-'51年の成魚の鱗相と年齢. さけ・ますふ研報, (19), 61-74.
- 黒萩 尚・佐々木正三 (1964): 支笏湖ヒメマスの生態調査-II 成魚の鱗相についての二, 三の観察結果. さけ・ますふ研報, (18), 91-111.
- Kyle, G. B., J. B. Koenings, and B. M. Barrett (1988): Density-dependent, trophic level responses to an introduced run of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at frazer lake, Kodiak Island, Alaska. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**, 856-867.
- LeBrasseur, R. J., and R. R. Parker (1964): Growth rate of central British Columbia pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **21**, 1101-1128.
- Mathews, S. B. (1980): Trends in Puget Sound and Columbia River coho salmon. In *Salmonid Ecosystems of the North Pacific* (edited by W. J. McNeil, and D. C. Himsworth). Oregon State University Press, Corvallis. pp. 133-145.
- McGie, A. M. (1984): Commentary: evidence for density dependence among coho salmon stocks in the Oregon Production Index Area. In *The Influence of Ocean Conditions on the Production of Salmonids in the North Pacific* (edited by W. G. Percy). Oregon State University Sea Grant Program, Corvallis. pp. 37-49.
- 大野磯吉・安藤壽三郎 (1932): 洞爺湖の鱒に就いて, 鮭鱒彙報 (4), 5-9.
- Peterman, R. M. (1982): Nonlinear relation between smolts and adults in Babine Lake sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) and implications for other salmon populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **39**, 904-913.
- Peterman, R. N. (1984): Density-dependent growth in early ocean life of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **41**, 1825-1829.
- Persson, L., and L. A. Greenberg (1990): Juvenile competitive bottlenecks: the perch (*Perca fluviatilis*) -roach (*Rutilus rutilus*). *Ecology*, **71**, 44-56.
- Ricker, W. E. (1940): On the origin of kokanee a fresh-water type of sockeye salmon. *Trans. R. Soc. Can.*, **34**, Section V, 559-623.
- Ricker, W. E. (1973): Linear regressions in fishery research. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **30**, 409-434.
- Ricker, W. E. (1981): Changes in the average size and average age of Pacific salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**, 1636-1656.
- Ricker, W. E. (1992): Back-calculation of fish lengths based on proportionality between scale and length. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**, 1018-1026.
- Rieman, B. E., and D. L. Myers (1992): Influence of fish density and relative productivity on growth of kokanee in ten oligotrophic lakes and reservoirs in Idaho. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **121**, 178-191.
- Rogers, D. E. (1980): Density-dependent growth of Bristol Bay sockeye salmon. In *Salmonid Ecosystems of the North Pacific* (edited by W. J. McNeil and D. C. Himsworth). Oregon State University Press, Corvallis. pp. 267-283.
- 鈴木俊哉・帰山雅秀 (1990): 異なる摂餌条件下で飼育されたベニザケ幼魚の鱗形成. さけ・ますふ研報, (44), 23-28.
- 高安三次・近藤賢蔵 (1934): 湖沼調査 第2編 洞爺湖. 水産調査報告, (35), 19-46.
- 高木健二 (1993): 調査用サケ・マス流網の網目選択性に関する研究. 北海道大学水産学部博士論文. 155 p.
- 田中昌一 (1985): 水産資源学総論. 初版. 恒星社厚生閣, 東京, pp. 156-158.
- 田中銘秀三 (1940): 洞爺湖. 鮭鱒彙報, (40), 1-4.
- Teuscher, D., and C. Luecke (1996): Competition between kokanees and utah chub in Flaming Gorge Reservoir, Utah-Wyoming. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **125**, 505-511.
- 徳井利信 (1985): 倶多楽湖のヒメマスについて二, 三の知見. 水産増殖, **33**, 100-102.
- 徳井利信 (1988): 支笏湖におけるヒメマスの年齢と成長. 水産増殖, **36**, 137-143.
- 渡辺宗重 (1960): 洞爺湖産鮭鱒の幼魚に関する二, 三の観察. さけ・ますふ研報, (14), 5-14.