

II章 サケ属魚類とは

1. 本事業で対象とするサケ属魚類

我が国の湖沼や河川に生息する魚類の中でもサケ科魚類は、低水温で清澄な水や豊かな森林環境を必要としている。このサケ科魚類にはサケ属 (*Oncorhynchus*)、イワナ属 (*Salvelinus*) およびイトウ属 (*Hucho*) があり、それらの生息状況は湖沼や河川の状態を知る上でのバロメータとなっている。中でも、サクラマス、ビワマス、ヤマメ、アマゴ、イワナ、ヒメマスは内水面漁業における重要な資源であり、古くから遊漁の対象種とされ、「在来マス類」と総称されている。

また、これらの魚種の中には生息域が極めて狭い範囲に限定され、特異な形態や生態が観察され、スギノコ、アメ、キザキマス、イワメと呼ばれているものがあり、本事業ではこれらを地方種とした。

在来マス類の分類等については多くの研究が成されていることから、主な増養殖対象種であるサクラマス、ビワマス、アマゴを次のように整理した。

1) サクラマス群魚類の3亜種

本事業で扱う「サクラマス群」魚類とは、外部形態や生態そして遺伝学的に非常によく似たサケ属の1グループである。我が国に分布するサクラマス群魚類には、現在3種類の仲間が棲むと考えられている。それらは、分布の広がり大きい順に、サクラマス、アマゴ (サツキマス)、ビワマスと呼ばれる3種類である。これらは、その外部形態学や生態学そして遺伝学的分析結果から、亜種あるいは種のレベルで分類することが妥当であるとの考え方が出されている^{1,2,3)}。サクラマス群魚類の分類は、その形態や生態が非常に類似しているうえに学名の変更、学名記載の不備などから混乱が続いたが、Kimura (1990)⁴⁾ は大英博物館などに保管された模式標本の再調査を通じて、サクラマス群魚類の学名を修正整理した。本報告では、後述するとおりサクラマス群魚類の3種類は明瞭に分布が分けられており、生殖的隔離が認められたこと、それぞれの種類集団は生物学的に一定のまとまりが認められることから、これらを亜種のレベルとおいた。3亜種の学名は木村清朗の結果⁴⁾ に基づき次のとおり定めた。

和名	学名
サクラマス	<i>Oncorhynchus masou masou</i> (Brevoort)
アマゴ	<i>Oncorhynchus masou ishikawae</i> Jordan and McGregor
ビワマス	<i>Oncorhynchus masou</i> subsp.

この分類によるとビワマスの種小名が確定されておらず、従って今のところビワマスの適当な学名は見当たらない状況になっている。

ここでは、これらサクラマス群3亜種について今後の理解をいっそう深めることを目的に、

その生物学などを概略的にまとめることにしたい。それぞれの亜種の詳しい生態等については、この後の項で述べられる。

(1) 3 亜種の自然分布と地方名

サクラマス、アマゴ、ビワマスは、我が国において明瞭にその自然分布が異なっていたことが知られている⁵⁾(図Ⅱ-1)。それによるとサクラマスは、北海道から東シナ海および日向灘を含む九州にいたる日本海側および箱根付近以北の太平洋側に分布していた。他方アマゴは、箱根付近以南から瀬戸内海および九州の一部までを含む太平洋側にのみ生息していた。これに対してビワマスの分布は、琵琶湖に限られていた。アマゴとビワマスは我が国にのみ分布する固有種である。

サクラマス群魚類が我が国の内陸深部まで遡上したことは古くから知られており、交通が不便な時代の山間地域ではこれらの魚類に対して、地域ごとに愛着を込めた呼び名が使われてきた⁶⁾。サクラマスの地方名として、ママス、ホンマス、ヤマメ、ヤマベ、キリキリ、ヤギコ、トウス、エンドッコ、クロソブ、エノハ、マダラなどが上げられる。他方アマゴのそれは、カワマス、サツキマス、タナビラ、シラメ、アメノウオ、アメ、アメゴ、コサメ、ヒラメ、エノハなどが知られている。ビワマスの古名は、アメノウオが一般的である。これらのことから、同じ地方名が異なる亜種にも用いられてきたことが明らかであり、古記録から3 亜種の分布を推察するときには注意を要する点である。



図Ⅱ-1 サクラマス群3 亜種の自然分布 (大島 (1957) による。)

凡例 □ : サクラマス、▨ : アマゴ、■ : ビワマス

(2) 3 亜種の生活史と生物学的特徴

サクラマス群3 亜種は、川と海あるいは湖沼を生活の場として利用している。それぞれの亜種に関わる生態等の詳細はこの後、各項目でまとめられることから、ここでは3 種で違いが認められた事実についてのみ触れておくこととする。特にこの中で注目されるのは、外部形態では体側の朱点の有無に関わることで、アマゴおよびビワマスが朱点を有するの

対して、サクラマスでは朱点が見られない。計数形質である横列鱗数および幽門垂数においてアマゴとビワマスは異なる⁷⁾。さらに、これら3亜種は稚幼魚の時代に、海あるいは湖沼に移動するために川を下るが、これは降河行動と呼ばれ、降河行動に関わる生態が3亜種で明らかに異なっている。つまり、サクラマス(降海型)は春季に銀毛変態(スモルト化)した幼魚(受精してから満1歳半:1年魚*)が降河行動を起こすが^{8),9)}、アマゴ降海型のサツキマスでは秋季から初冬に銀毛変態した幼魚(満1歳)が降河する¹⁰⁾。一方、ビワマスが川から湖沼に下る行動は、幼魚(満0歳:0年魚*)の時代の初夏に起きることが報告されている²⁾。また3亜種の海洋あるいは湖沼生活に関する生態学的特徴にも違いが認められる。サクラマスの海洋回遊期間は1年であるが、その生活海域はオホーツク海から母川沿岸にわたる。これに対してサツキマスの回遊期間はわずか半年足らずで、その回遊域も母川付近のごく沿岸域に限られる。一方、ビワマスは湖に下った後、3~6年かけて湖沼の沖合域を回遊する。最後に一生を川で過ごす河川残留型の存在について触れておく。サクラマスおよびサツキマスには河川残留型が普通に見られる。それらは、サクラマスではヤマメと呼ばれ、サツキマスではアマゴと称される。他方、ビワマスの河川残留型は、出現しても低い頻度であることが知られている^{2),11)}。

このようにサクラマス、アマゴ、ビワマスは、その生物学の観点から違いが認められる(表II-1)。しかし、これら3亜種は、交配して子孫を残すことから系統学的にその分化の程度は低く、せいぜい亜種レベルの違いに止まると考えられる。

表II-1 サクラマス群3亜種の生物学的特徴の比較

学名	生活型	体側の朱点の有無	幽門垂数	横列鱗数	成熟年齢(年)	産卵場所	成育場所	回遊期間(年)	河川残留型の出現	降河時季	降河魚の年齢(年)
<i>Oncorhynchus masou masou</i>	降海型(サクラマス)	無し	33-58	24-34	3-4	川	海(沖合)	1	有り	春	1.5
	河川残留型(ヤマメ)	無し	40-54	27-32	1-2	川	川	-	全て	-	-
<i>Oncorhynchus masou ishikawae</i>	河川残留型(アマゴ)	有り	37-52	25-32	1-2	川	川	-	全て	-	-
	降海型(サツキマス)	有り	32-58	25-34	2-3	川	海(沿岸)	0.5>	有り	秋-初冬	1
<i>Oncorhynchus masou subs.</i>	降湖型(ビワマス)	有り	46-77	21-27	3-6	川	湖沼(沖合)	3-6	有り(少ない)	初夏	0.7

これら3亜種とは別に、湖沼である諏訪湖(天竜川水系を通じて太平洋と連絡していた)や木崎湖(信濃川水系を通じて日本海と連絡していた)には、時季が来ると湖沼に注ぐ川を遡上する「マス」が地元の人々に知られていた。これらは「諏訪湖のアメ」および「キザキマス」と地元では呼んだ。また、川に棲む亜種のなかには、サケ科魚類の通常の流程分布(上流から下流に向けてイワナ、ヤマメあるいはアマゴ、アユが分布する)とは異なり、イワナ域の上流に「スギノコ」と呼ばれる地方種が生息することが知られていた。さらに、3亜種の河川残留型あるいは幼魚には、パーマークと呼ぶ楕円形の小班が体側に見られるが、これ

* 本書における年齢表記については、本章2) サクラマスの年齢表記(p12~16)を参照

を欠く個体がいくつかの川で報告されており「イワメ」と呼ばれている。これらの地方種は、サクラマス群3亜種の何れかに属すると考えられている。

(3) 3亜種の現状

かつて明瞭にその分布域が別れていたサクラマス、アマゴ、ビワマスではあるが、最近の3亜種の分布には、分布の分断と孤立化そして分布の攪乱が認められる。3亜種に生活の基盤を提供する川環境は、明治から昭和に至る治水と利水目的のために、河川横断工作物(ダム)が多く川の川に設置された¹²⁾。それらの河川横断工作物に魚道整備が積極的に考慮されるようになったのは、河川法に環境保全が加えられた1996年(平成9年)以降のことである。

多くの河川の中上流域にダムが造られた結果、海または湖沼から遡上するサクラマスやサツキマスそしてビワマスの個体群は、産卵場にたどり着くことができず縮小あるいは消滅の運命をたどったのである。このときダム上流域には河川残留型個体群(ヤマメあるいはアマゴ)が残ったが、川流域のダム建設が継続されたことで、残留型個体群は小規模な個体群としてダム流域間に分断されてしまった。小規模個体群では、遺伝的多様性の低下や近親交配の影響が高まることから、分断された残存個体群の適応度の低下が懸念されている。

一方、このように資源が減少あるいは消滅した上流域に、積極的に種苗の導入を図る動きも見られた。特に体側に朱点を配して魅力的なアマゴは、その河川残留型ゆえに、ダム上流域に積極的に放流されることになった。アマゴの放流域は、その自然分布域に止まらず、サクラマスの分布域にも拡大された^{13),14)}。その結果、両亜種の自然分布には攪乱が起きるとともに交雑も生じるようになった。中部本州で日本海に流入する神通川は、本来サクラマスが遡上分布する川であるが、その上流域にアマゴが放流された結果、交雑個体が出現するとともに、交雑個体の魚体サイズが小型化したことが認められている^{15),16)}。

これらは在来生態系の攪乱であり、種多様性の保全から見て深刻な問題となりつつある。

これとは別にダムが建設された結果、ダム湖を海と見なして大型に成長したヤマメあるいはアマゴが見られるようになった^{17),18)}。ダム湖で成長した大型魚は、在来種の遊漁対象として貴重な遊漁資源となりつつある。同じような事象が、自然湖沼に移殖されたサクラマスでも報告されている¹⁹⁾。

(文献)

- 1) 加藤文男. 1985. アマゴの学名と系統に関する一考察. 福井県郷土自然科博研報, 32:47-54.
- 2) 藤岡康広. 1991. ビワマスの形態ならびに生理・生態に関する研究. 醒井養鱒場研報, 3:1-112.
- 3) 養殖研究所遺伝育種部. 2001. DNAからみたサクラマスとアマゴの集団構造. 養殖, 1月号;120-123.
- 4) Kimura, S. 1990. On the type specimens of *Salmo macrostoma*, *Oncorhynchus ishikawae* and *O. rhodurus*. Bull. Inst. Zool. Academia Sinica 29 (3, Supplement):1-16.
- 5) 大島正満. 1957. 桜鱒と琵琶鱒. 楡書房. 札幌. pp79.
- 6) 鈴野藤夫. 2001. 魚名文化圏 ヤマメ・アマゴ編. 東京書籍. 東京. pp.294.

- 7) 加藤文男. 1991. 降湖性アマゴの生活史に関する2・3の知見. 水産増殖, 39:61-69.
- 8) 大野磯吉. 1933. 北海道産サクラマスの生活史. 鮭鱒彙報, 5(3):13-25.
- 9) 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・ますふ化場研究報告. 34:1-95.
- 10) 加藤文男. 1982. 長良川中流域に降下残留するアマゴについて. 淡水魚 増刊ヤマメ アマゴ特集, p104-111.
- 11) 桑原雅之・井口恵一朗. 1994. ビワマスにおける河川残留型成熟雄の存在. 魚類学雑誌, 40:495-497.
- 12) 竹村公太郎. 2007. 日本の近代化における河川行政の変遷 特にダム建設と環境対策. 日本水産学会誌, 73:103-107.
- 13) 加藤文男. 1991 福井県の水域に分布するアマゴの形態と生態. 金沢大学日本海域研究所報告, 23:91-104.
- 14) 鈴野藤夫. 2000. 峠を越えた魚. 平凡社. 東京. pp355.
- 15) 田子泰彦. 2002. 神通川で漁獲されたサクラマスの最近の魚体の小型化. 水産増殖, 50:387-391.
- 16) Yamazaki, Y., Shimada, N. and Tago, Y. 2005. Detection of hybrids between masu salmon *Oncorhynchus masou masou* and amago salmon *O. m. ishikawae* occurred in the Jinzu River using a random amplified polymorphic DNA technique. Fisheries Science, 71:320-326.
- 17) 長内 稔. 1962. 陸封型サクラマスの生態調査 I. 雨竜人工湖の湖況の遷移と湖産サクラマスの食性について. 北海道立水産孵化場研究報告, 17:21-29.
- 18) 加藤文男. 1975. 福井県のダム湖や河川で成育した大形のアマゴについて. 魚類学雑誌, 22:183-185.
- 19) 大野磯吉・安藤壽三郎. 1932. 洞爺湖産のマスに就いて. 鮭鱒彙報, 4(1):5-8.

2) サクラマスの年齢表記

(1) 魚類の年齢の数え方

魚類の年齢は、その寿命が生まれてから1年以内と短いものでは月齢などで数えるが、サケマス類のように数年間生き延びるものでは年を単位として年齢を表す。魚類学の専門書の中では、生後1ヵ年経過したものを満1歳(年)、2ヵ年経過したものを満2歳(年)とし、1ヵ年未満のものを0歳または当歳とし、満1歳以上満2歳未満のものを1歳として、それぞれ0+歳または1+歳と記述すると記載されている¹⁾。そして、ただし書きでわが国では1950年ごろまで魚類でも「数え年」を年齢としていたと追記されている。

(2) 産卵のために回帰したサケマスの年齢の数え方

日本の川に遡上して産卵する主要なサケマス類3種のうち、サケ(シロザケ)とカラフトマスは産卵床から抜け出た稚魚の河川生活期間が長くても1ヶ月前後と短く、通常は淡水生活期の年齢を数えることはしない。また、漁業の対象となる時期が産卵のために母川に戻っ

てくる時にほぼ限られることから、これら2種の年齢はやがて迎える成熟時の満年齢で呼ばれることが多い。このため、採捕された時に産卵時(受精時)から何年目であるかによって、2年魚、3年魚・・・と称されている。過去に使われていたという「数え年」での年齢表記法である。

海で大きく成長して生まれた川に戻ってきたサクラマス親魚についても、産卵から満3年目の秋に成熟するものは、河川遡上し始めたばかりで産卵期までまだ5~6ヶ月あるものでも3年魚と呼ばれる。この年齢の数え方はサケと同じである。

(3) 河川生活期サクラマス幼魚の年齢表記

ところが、サクラマスの場合、産卵床から生まれ出た稚魚は少なくとも1年間淡水域で過ごし、あるものは海に下り、あるものはさらに1年間過ごした後に降海する。雄の中には一生淡水域だけで生活するものもいる。これらの年齢はどのように数えられているのだろうか。わが国で発刊された科学文献333篇を対象にして、文中で使われている年齢表記を拾い出してみた。淡水生活期幼魚(飼育幼魚を含む)の年齢表記が記載されている文献数は146篇だった。

サクラマスの年齢表記の方式は多岐にわたっている。淡水生活幼魚期については表II-2に示すように、数字の後ろに「+ (プラス)」を付したものが最も多く全体の42.4%を占めた。次いで「年魚」(36.4%)、「歳(才)魚」(12.6%)と続いた。これら文献をおおまかに年代区分して、年齢表記の経時変化を見たところ、1970年代までは「年魚」が多く使われていたが、その後は「+」を付したもの(以下、プラス表記と記す)が増える傾向がみられた。

表II-2 各年代に発刊された和文文献中の淡水生活期サクラマスの各種年齢表記法の内訳
表中の数字は件数

年齢の表記法	年代区分 (西暦年)							計
	1929 - '45	'46 - '59	'60 - '69	'70 - '76	'80 - '81	'90 - '91	2000 - '02	
1年生, 2年生, ……	2	0	0	0	0	0	0	2
0年魚, 1年魚, ……	4	1	10	17	7	10	6	55
当歳魚, 1歳魚, ……	0	0	4	5	3	5	2	19
0+, 1+, 2+, ……	0	0	0	8	20	23	13	64
2 ₂ , 3 ₃ , ……	0	0	1	1	0	0	0	2
1年目, 2年目, ……	1	0	1	0	2	0	0	4
満1年を経過, ……	0	1	0	0	0	0	0	1
月 齢	0	0	0	2	0	1	1	4

近年になって多く使われるようになった0+, 1+, 2+の呼び方は、魚体から鱗を採取して見たときに、冬期間に形成されている休止帯の数(越冬回数)を記し、この数字の後ろにプラス(+)を添えることにより越冬後に新たな成長が始まっていることを示すものである。従って、年齢表記の境となる時期は休止帯が形成される時で、便宜的に年の境界(12月と1月の間)で区分する場合が多いようである。なお、プラス表記はそれのみで年齢を示すこともあるが、「年齢1+」、「1+魚」、「1+年魚」、「1+幼魚」、「1+スモルト」、「1+成熟魚」、「1+雄」などと表記されることが多い。

現在でも使われることが多い「0年魚」、「1年魚」、「2年魚」の表記は、一般的には受精時の卵期からの満年齢である。このため、産卵期の秋になると年齢が増える。同じ日本のサクラマスでも地域によって産卵期が8月から11月まで異なるため、年齢表記の境界は一定していない。前述したサケ親魚で一般に使われている「〇年魚」という年齢表記はいわゆる「数え」の年齢であることから、この方式とは異なり混乱を招きやすい。

「当歳魚」、「1歳魚」、「2歳魚」の表記は、基本的に「年魚」と同じで、受精後1年目までの呼び方が「当歳魚」と異なるだけである。

飼育魚の場合は受精時を起点とした「年魚」や「歳魚」、そして月齢での表記も見受けられる。また、飼育のスタート時期が明確なため、文中で特に年齢を表記しないことも多い。各種実験の供試魚の場合にも飼育魚を用いることが多いためか、特に年齢を表記せずに魚体の大きさを明確にするにとどめることも多い。

このように淡水生活期間の年齢はさまざまである。サクラマスは淡水域においても、海洋においても年中採捕（漁獲）対象となるので年齢表記を統一していないと混乱を生じやすい。

（4）海洋生活期を含むサケマス類の年齢表記

北太平洋で採捕されるサケマス類は種類が多く、それらの生活史は多様なため、淡水生活期と海洋生活期の年数が異なる色々な組み合わせが出現する。このため淡水と海洋での生活履歴としての年齢を表記するには複雑にならざるを得ない。

太平洋サケマス類の生活史の解説書である“Pacific Salmon Life Histories”²⁾では、各魚種の年齢表記法を統一するため、表II-3に示す4種の表記法の中からヨーロッパ方式を採用することにしたと前書きに記されている。

表II-3 太平洋サケマス類（Pacific salmon）で広く使用されてきた年齢表記法²⁾

表記方式	年 令 表 記								
	淡水0年			淡水1年			淡水2年		
	海洋 2年	海洋 3年	海洋 4年	海洋 1年	海洋 2年	海洋 3年	海洋 0年	海洋 1年	海洋 2年
歳（Year-olds）	3	4	5	3	4	5	3	4	5
ヨーロッパ方式	0.2	0.3	0.4	1.1	1.2	1.3	2.0	2.1	2.2
Gilbert-Rich 方式	3 ₁	4 ₁	5 ₁	3 ₂	4 ₂	5 ₂	3 ₃	4 ₃	5 ₃
ソ連方式	2 ₀	3 ₀	4 ₀	2 ₁	3 ₁	4 ₁	2 ₂	3 ₂	4 ₂

前述したように、我が国のサケで一般に用いられてきた年齢表記は、産卵された時から何年目にあたるかというもので、表II-3の「歳」の表記法に該当する。

ヨーロッパ方式とは、淡水域で産卵床からの浮上後に過ごした冬季の回数と、海で過ごした冬季の回数をピリオドの前後に示したものである。サクラマスに当てはめてみると、浮上後に一冬過ごしてスモルト化して降海し、1年間の海洋生活を終えて河川遡上し産卵するものは、年齢1.1と表記される。

Gilbert-Rich 方式は沖合のサケマス類の研究者の間で広く使われてきたもので³⁾、前方の大

文字の数字が卵期からの年数（歳表記と同じ）で、うしろの小さな数字は淡水域での年数（卵期を含む）である。

ソ連方式は、年齢を数える起点が産卵床から浮上した時点（産卵時の翌年春）であるため、Gilbert-Rich 法より前後の数字がそれぞれ一つずつ少ない。

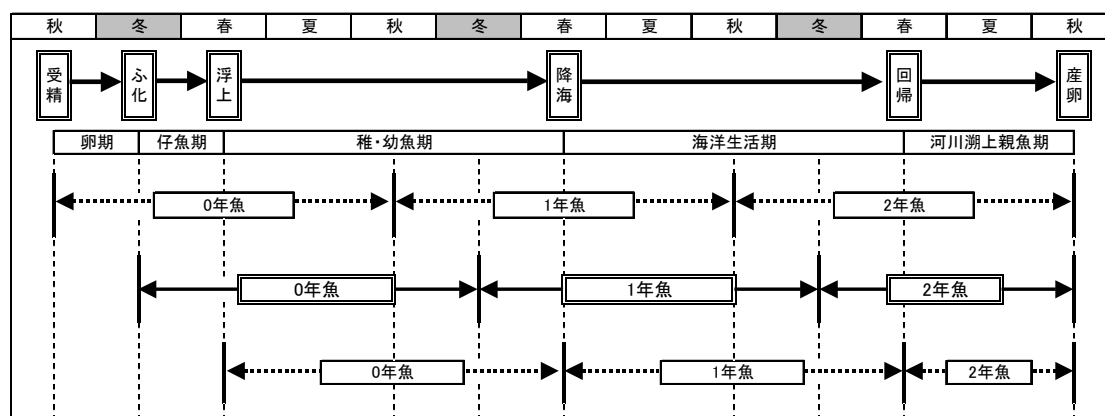
（５）分かりやすいサクラマスの子年表記とは？

サクラマスの生活史がサケやカラフトマスに比べて多様なため、サクラマス関連の文献の中には多様な年齢表記が使われてきた。淡水生活期の幼魚で最近良く使われるのはプラス表記であるが、一般の人たちには分かりにくい表記法かもしれない。人間的な感覚では誕生日を起点として数えるのが理解されやすいかもしれない。図Ⅱ-2に異なる発育期を起点とした3種類の年齢表記法を示した。

受精時期を起点として卵期を含めた満年齢で表記する「〇年魚」や「〇歳魚」という呼び方は、これまで広く使われてきた。しかし、この方式では秋の成熟期に合わせて年齢が変わることになる。個体毎に受精月日は異なるので、グループとして年齢表記するには何時を境界にするかを定義づける必要がある。

産卵床の中に埋められた卵がふ化する時期を誕生日とした満年齢での表記（〇年魚あるいは〇歳魚）も分かりやすい数え方である。産卵期が早い地域では年内にふ化することもあり地域差が大きいが、年が変わる頃を境界とすることにより標準化しやすい。また、起点が科学文献の中で広く使われているプラス表記と一致するので比較的違和感が少ない。

水産高校の教科書では、魚の年齢については満〇年や生後〇年という表記をしているという。中高生の教育素材としての利用を目指す本報告書の中では、原則的に「〇年魚」という表記を用い、その起点としてはふ化時（日本系サクラマスの平均的なふ化期として1月1日）とすることとした（図Ⅱ-2 の中段）。産卵期の親魚の年齢については、受精時を起点とした満年齢や生後〇年目と表記し、必要に応じて降海までの淡水生活期の長さを併記することにした。



図Ⅱ-2 産卵床から抜け出してから1年後の春に降海し、海洋生活1年を経て河川回帰する標準的なサクラマスの生活履歴と年齢表記との関係

年齢表記の起点としては3期（受精時、ふ化時、浮上時）が用いられているが、本書では原則としてふ化時を起点とする方式（中段）で表記した。

(文献)

- 1) 松原喜代松・落合 明・岩井 保. 1979. 新版魚類学 (上) . 恒星社厚生閣, pp. 375.
- 2) Groot, C. and L. Margolis. 1991. Preface. In "Pacific salmon life histories (edited by C. Groot and L. Margolis)". *UBC Press*, pp. 447-520.
- 3) 待鳥清治・加藤史彦. 1985. サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の産卵群と海洋生活. 北太平洋漁業国際委員会研報, (43): 1-118.

2. サケ類は海域生態系と陸域生態系をつなぐコリドー

はじめに

わが国最大の猛禽類であるオジロワシとオオワシは、初冬、北海道南部の遊楽部川（八雲町）に集中的に分布する。遊楽部川はシロザケが自然産卵する北海道の中でも数少ない河川の一つであるが、この野生のシロザケが越冬するワシ類の貴重な餌資源となっている。カムチャツカ半島南端に位置するクリル湖は、北海道の支笏湖と同じ貧栄養カルデラ湖で、性状および規模ともに似ている。クリル湖には毎年 100～300 万個体、多い年で 600 万個体のベニザケが産卵回帰する。クリル湖周辺には、カモメ、ユリカモメなどの海鳥類、アカギツネなどの小型哺乳類やヒグマなどの大型動物が餌資源としてベニザケを利用するために集群する。このような光景は、日本を除いて野生のサケが遡上する北太平洋環国ではごく当たり前に観察される。このように、産卵のために回帰するサケは河川流域生態系の生物多様性を高める役割を担っている。貧栄養湖における栄養塩の制限因子はリンである場合が多いが、クリル湖ではリン 5～15 トンがベニザケの死体によりもたらされる。同様のことは、ベニザケの遡上量が世界で最も多いアラスカのイリアムナ湖でも観察されており、ここでは湖に供給されるリンの約 60% をベニザケが供給している。このように、野生のサケは、産卵回帰し自然繁殖することにより、陸上から海洋へ流出した栄養塩を再び陸圏へもたらす地球生態系の物質循環の担い手ともなっている。生物による水圏から陸圏への物質循環は、海鳥類とサケなどの遡河回遊魚のみであろうと言われている。したがって、野生のサケは、地球生態系における生物多様性と物質循環を担う貴重な生物であるとみなすことができる。一方、閉鎖水域で海からサケの遡上絶たれている支笏湖ではリンがわずか 25kg 以下にすぎない。支笏湖には湖沼性ベニザケのヒメマスが生息しているが、その環境収容力はわずか 3.2 トンで、湖の規模が同じクリル湖に比べるとわずか 1/2000 にすぎない。自然繁殖の機会を絶たれた北海道の孵化場魚シロザケにも、同様のことが言える。孵化場魚は、結果的に地球生態系の物質循環の流れを絶ち、河川生態系はもとより、上流の河畔林生態系の生物多様性を減少させている（帰山, 2002）。

前世紀まで陸水学や河川環境に関する研究では栄養塩が過多となる富栄養化が中心であったが、最近、淡水生態系の生物多様性に関連して栄養塩の欠乏である貧栄養化に関連する研究が注目されている。貧栄養化の要因としては、人間の活動に伴い排出される有機物除去の過多、ダム建設、湿原乾燥化、酸性化、森林伐採および気候変動（温暖化など）があげられている（例えば、総論として室田（2001）；Stockner and Ashley（2003））。

生物学的な有機物の流入は本来水圏を豊かにするはずであるが、局所的に富栄養化することによる赤潮の発生などは、川や湖や海に有機物の多いことが環境汚染の元因とみなされることが多い。しかし、第三世界を中心に、森林が伐採され、砂漠化が進み、秃げ山が増えることにより、陸圏生態系では貧栄養化が進んでいる（室田, 2001）。一方、先進国、とりわけ食糧自給率の低い日本では海外に食糧を依存し、国土に過度の有機物を蓄積する現象が起こっている。これは明らかに、生物資源を通じた循環型社会の形成とは矛盾するし、地球生態

系の物質の流れにとってインバランスである（武内ら, 1998）。

地球生態系の物質循環は、エントロピー法則、重力法則および化学反応の諸原理に基づくと言われている（室田, 2001）。陸圏の物質、特に栄養塩は重力の法則に基づき、高地から低地へ流れ、海へ流失する。水圏から陸圏へ物質の還元は、降雨、地殻変動などの非生物環境要因によりもたらされることはよく知られているが、上述したように海鳥や遡河回遊魚などの生物学的要因によっても行われている。ここでは、地球生態系の生物多様性に果たす役割としてサケを中心に遡河回遊魚による物質循環の機能と役割、持続的生物生産の重要性について述べる。

1) 遡河回遊魚は淡水域を含む河畔林生態系にどれだけ残るのか

魚類の回遊は、海洋回遊 (Oceanodromy)、河川回遊 (Potadromy) および通し回遊 (Diadromy) に分けられる。そのうち、前2者は海または淡水の中だけで回遊を完結するものである。通し回遊魚とは、淡水と海の間を往き来して回遊をする魚類のことをいう。通し回遊魚はさらに、サケのように繁殖の場を淡水に、成長と生活の場を海に求めて回遊する遡河回遊魚 (Anadromous fish)、ウナギのようにその逆の生活をする降河回遊魚 (Catadromous fish)、産卵の場が河川であるアユや海であるスズキのように成長と生活の場が淡水と海洋の両方にまたがる両側回遊魚 (Amphidromous fish) に分かれる。ここでは遡河回遊魚による水圏と陸圏生態系の物質循環について述べる。サケとはサケ科魚類のことをさし、11属66種からなる (Nelson 1994)。サケ科魚類のうち、海から河川への物質輸送の役割をはたす代表種は、降海性のサルモ属のタイセイヨウサケ *Salmo salar* とサケ属のサクラマス *Oncorhynchus masou*、ギンザケ *O. kisutch*、マスノスケ *O. tshawytscha*、ベニザケ *O. nerka*、シロザケ *O. keta*、カラフトマス *O. gorbuscha* およびスチールヘッド・トラウト (ニジマスの降海型, *O. mykiss*) の8種である。サケ以外の遡河回遊魚としては、ニシンの仲間 (ニシン科魚類) の一部 (*Alosa* spp.) が含まれる。

サケは、海洋で生活し成長した後、河川へ遡上して産卵する。タイセイヨウサケとスチールヘッド・トラウトの一部は多回繁殖するが、それ以外のサケ属魚類と多くのタイセイヨウサケは一回繁殖で、産卵後は全ての個体が死亡し、その死体が有機物として河畔林生態系を中心に陸圏に添加される。サケが河川を通して内陸へ到達する距離は、ユーコン川のシロザケとマスノスケでは 2,000~3,000km に達するし、タイセイヨウサケもかつてはエルベ川の源流 (1,200km 上流) にまで遡上したと言われている (MacCrimmon and Gots, 1979)。産卵後の死体の分布密度は、流域や河川により著しく異なる。米国ワシントン州のギンザケでは、デスチューテス流域の 1.2~9.9 N (個体数)/km からスノクアルミ流域の 201.0~968.0 N/km に達する (Bilby et al., 2001)。北海道の遊楽部川のシロザケでは、孵化場のある支流で 2,000 N/km の産卵後死体が計測されている (伊藤・中島, 2003)。北海道では、シロザケの捕獲採卵時期、河口域で川を横断するようにウライという捕獲装置で孵化場用のシロザケを採集する。ウライはダムと同じ役割を果たすため、それより上流へは遡河回遊魚をはじめ魚類の通過が不可能となる場合が多い。したがって、シロザケの産卵後死体の密度は、ウライの無い増幌川では 300 N/km であるのに対して、ウライのある千歳川の1支流では最大で 57 N/km

にすぎない (伊藤・中島, 2003)。また、ウライのある河川でも、河川の水位と分布密度が連動することが知られており (伊藤・中島, 2003)、人工孵化放流事業による親魚の捕獲行為がダムと同じ役割を果たし、産卵親魚の遡上に障害となっている。

一方、ニシン科の 1 種エールワイフも河川を産卵遡上し、多くの死体を河川に残す。ポウサカコ湖では、産卵遡上して死亡したエールワイフ *Alosa pseudoharengus* の分布密度 (湖水 1 トン当たり 39.4g) はベニザケの実に 40 倍に及ぶ (Durbin et al., 1979)。

自然河川では、産卵後のほとんどの死体は産卵場周辺に留まることが知られている。ワシントン州オリンピック半島の 9 河川では、80% のギンザケ親魚の死体が下流 200m 以内に留まり、洪水時でも下流 600m 以内に 80% 以上留まる (Cederholm and Peterson, 1985; Cederholm et al., 1989)。河川内の死体は太く長い倒流木に引っかかるように留まっている場合が多い。同様のことは、北海道の鶴川ではシロザケ死体が河川のヤナギ類にほぼ 100% 留まるに対して、倒流木のほとんどない千歳川 1 支流では 10~40% の死体しか留まらない (伊藤・中島, 2003)。河川に留まったサケの死体が分解されるまでに要する時間は時空間により著しく変動する。死体が骨だけ (体重の 20%) になるまでには、アイダホのニジマスでは夏季で 40 日、冬季で 60~90 日 (Minshall et al., 1991)、南東アラスカのカラフトマスでは約 60 日かかる (Chaloner et al., 2002)。千歳川のシロザケでは、秋季の湧水系支流では 40 日、冬季の本流では 90 日以上かかって分解する (伊藤・中島, 2003)。

2) MDN

遡河性魚類は、海由来の物質 (Marine-derived nutrients; MDN) として栄養塩 (C, P, N 等) を陸域生態系へ運搬する。遡河性魚類が海から河川へ物質輸送を行うことを最初に明らかにしたのは Juday らであると言われている。彼らは、コディアック島のカーラック湖 (標高 106m) に遡上するベニザケが産卵後に湖にもたらす有機物について試算した。ベニザケ個体の体重は 2~3 kg、その有機物構成比は水分 69.5%、脂肪 5.6%、タンパク質 21.6%、灰分 1.3% およびリン酸 0.6% (P0.26%) からなる。この湖へは毎年 100 万個体以上のベニザケが産卵遡上するので、サケは湖に窒素の供給源としてのタンパク質を 400 トン以上、淡水では陸上より欠乏しやすいリンを 5 トン供給することになる (Juday et al., 1932)。その後、同様の研究はロシア (当時はソ連) でも開始されるようになった。カムチャツカ半島パラツンカ川水系のダルニー湖に添加される年間リン酸量は、上流の河川から 800kg、降雨から 75kg のほか、ベニザケの死体から 260kg であり、湖中のリンは富栄養湖であることから上流の河川からの供給が最も多いが、ベニザケからも 23% のリンが添加されている (Krokhin, 1959)。

アラスカのプリストル湾に注ぐクビチャック川上流のイリアムナ湖には世界で最も多くのベニザケ (平均 630 万個体、多いときで 2,400 万個体) が遡上する。ほぼ同数のベニザケが沿岸で漁獲されるので、多いときのバイオマスは約 4800 万個体以上に及ぶ。このバイオマスは北海道へ帰るシロザケ全体のバイオマスに匹敵する。イリアムナ湖は典型的な氷河湖で、河口から上流 80km に位置し、表面積は 2,622km²、最大水深は 301m であるが、平均水深は 44 m とさほど深くない (Burgner, 1991)。イリアムナ湖のリンの年間収支を調べた Donaldson によると、湖中の溶存リンは少ない年 (1964 年) で 248 トン、多い年 (1965 年)

で 386 トンに及ぶ。リンの供給量と流失量は、少ない年で 130 トンと 60 トン、多い年で 299 トンと 81 トンに及ぶ。供給量から排出量を差し引いたリンは湖中のプランクトン、魚類および底生動物などに利用されるが、湖底に沈殿してしまうものもある。供給量の主なものは、降雨によるものが毎年約 8 トン、上流河川からの添加とベニザケ死体起源のリンが少ない年で 105 トンと 7 トン、多い年で 115 トンと 169 トンに及ぶ。また、流失量の内訳は、水生昆虫が 3 トン、降海するベニザケ幼魚のスモルトと下流への流下量が少ないときで 22 トンと 9 トン、多いときで 9 トンと 69 トンであった (Donaldson, 1966)。このように、イリアムナ湖では、ベニザケ起源のリンは多いときに総供給量の実に 60% に及ぶ。

一方、数多くのダムの建設によりサケの遡上が著しく減少したコロンビア川上流のアイダホ州の河川では、サケ起源の栄養塩 (N, C, P) が著しく減少していることが報告されている (Thomas et al., 2003)。

海起源の栄養塩を陸上にもたらす魚類はサケだけではない。バージニア州のワーズ川ではニシンの仲間であるブルーバック・ヘリング *Alosa aestivalis* とエールワイフ *A. pseudoharengus* が産卵のため遡上し、かなりのニシンが産卵後死亡するが、そのバイオマスとアンモニア態窒素との間には高い正の相関 ($r=0.84$) が観察されている (Browder and Garman, 1994)。また、ポーサカッ湖に産卵遡上して死亡するエールワイフの分布密度 ($9.4\text{g}/\text{湖水 } 1\text{m}^3$) は、ベニザケの分布密度の約 40 倍に及ぶ (Durbin et al., 1979)。

3) 付着微生物と底生動物への影響

産卵後のサケ死体が有機物として分解していく過程で、河川中の枯葉、石礫や倒木の表面の付着微生物 (biofilm) は著しく増加する (Wipfli et al., 1998; Chaloner et al., 2002)。それとともに、水中のクロロフィル a と底生大型無脊椎動物のバイオマスも著しく増加することが報告されている (Shuldt and Hershery, 1995; Wipfli et al., 1999)。しかし、Minakawa and Gara (2003) はワシントン州のサケ産卵場下流ではリンと窒素の増加は観察されたが、クロロフィル a は増加しなかったことを報告している。また、Minshall et al. (1991) はサケ死体のすぐ下流では、栄養塩の増加が見られず、有機物から溶出した栄養分は体表の微生物によりすぐ利用されてしまうと考えた。いずれにせよ、サケやニシンのような遡河回遊魚の死体が分解される過程で、河川中の枯葉、石礫や倒木の表面の付着微生物は著しく増加し、それを食べた底生無脊椎動物の成長およびバイオマスは増加することが報告されている (Durbin et al., 1979; Wipfli et al., 1998; Chaloner et al., 2002; Ito, 2003a, b)。

サケの死体にコロナイズする底生水生昆虫としては、エグリトビケラ科、オナシカワゲラ科、カワゲラ科、カクツツトビケラ科、コカゲロウ属およびユスリカ科などがあげられている。直接サケの死体を摂餌するエグリトビケラ (*Clistoronia magnifica*) やトビモンエグリトビケラ *Hydatophylax festivus* は、そうでない個体に比べ大型で成長速度が高い (Kline et al., 1997)。カビに覆われているサケ死体にはコロナイズする昆虫は少ないが、トビケラやユスリカが見られることもある (Nakajima and Ito, 2003; Kline et al., 1997)。サケ死体の下で、落葉食カワゲラ *Zapada cinctipes* と有機物を集めて食べる収集食エグリトビケラ *Psychoglypha subborealis* は成長速度が高まるが、付着藻類食ヒラタカゲロウ *Cinygmula* sp. や捕食性ナガレトビケラ

Rhyacophila sp.ではそのようなことが観察されないとの報告もある (Chaloner and Wipfli, 2002)。

このように見てくると、サケ死体は無脊椎動物などにより直接摂食される場合もあるが、その栄養分は水中に溶出し、枯葉や石礫表面の付着微生物を増加させ、それを食べる底生無脊椎動物の成長速度とバイオマスを増加させるものと考えられる。

4) 魚類への影響

アラスカのイリアムナ湖やアレクナギック湖では、イトヨがベニザケ腐肉を直接摂餌しているのが観察される (帰山, 2005)。しかし、それ以外に魚類によりサケ死体を直接摂餌した報告はみられない。Bilby et al. (1996) は、ワシントン州ギンザケ 0 歳魚がサケ死体を直接摂餌するわけではないが、その分解終了直後の早春に海由来の炭素と窒素が最大になること、サケ死体の分布密度が低い年 (240N/km) よりも高い年 (475N/km) の方が、ギンザケ幼魚の成長率が高いことを報告している。また、Michael (1995) は、カラフトマス死体の分布密度とギンザケの回帰率との間に強い正の相関があり、カラフトマス死体がギンザケ 0 歳魚の成長と生残に寄与していることを報告している。

5) 陸上の動物への影響

ワシントン州オリンピック半島ではサケの死体を食べた動物は、確認された哺乳動物 20 種と鳥類 23 種のうち、哺乳類 15 種および鳥類 7 種に及ぶことが報告されている (Cederholm et al., 1989)。これまでサケを摂餌することが確認されている主な鳥類は、ミソサザイ、ハクトウワシ、カワガラス、カケス、カラス類の他にカモメ類があげられる。産卵前にカモメに殺されるベニザケは 5% 程度といわれる。また、数日間放置されたサケの死体は酵素 proteolytic enzymes により筋肉が軟化し、カモメ幼鳥にとっても食べやすくなると言われている (室田, 2001)。先に北海道遊楽部川でのオジロワシとオオワシの例を示したが、アメリカ大陸においてもサケの死体はハクトウワシの越冬の餌としてきわめて重要であり、体力維持のエネルギー源として利用されている (Stalmaster and Gessaman, 1984)。

哺乳類では、主にアメリカカクロクマ、ハイイログマ、アライグマ、カワウソ、ネズミ類 (スカベンジャーとして)、シカ類などがサケの死体を餌として利用する (Cederholm et al., 1985, 1989)。プリンス・ウィリアム・サウンドのオルセン川では、産卵前のカラフトマスとシロザケの約 8% がクマに食べられる。また、その場合、大型のシロザケの方が狙われやすいと言われている (Frame, 1974)。Hilderbrand et al. (1996, 1999a) によると、サケを摂餌できる沿岸に生息するハイイログマは、サケを食べない内陸の個体に比べて、体サイズが大きく、産子数が多く、生息密度が高い。

なお、サケの死体を餌として利用するのは鳥類や哺乳類だけでなく、陸上昆虫クロバエ科の一種は直接サケの死体を摂餌する (Johnson and Ringler, 1979)。また、著者は、アラスカのイリアムナ湖とジュノー近郊の河川で、河畔のサケ死体に産卵し、孵化した幼虫がその腐肉を餌として育ち、羽化して森へもどる陸生ハエ類を観察している (帰山, 2005)。

6) 安定同位体分析結果からみた遡河回遊魚による陸圏生態系への物質輸送

同じ元素 (原子番号) をもち、質量数の異なる原子あるいは原子核を互いに同位体といい

(主な安定同位体： ^2H , ^{13}C , ^{15}N , ^{18}O 、放射性同位体： ^3H , ^{14}C , ^{22}Na , ^{32}P)、軽い同位体分子の反応速度定数と重い同位体分子の定数との比を同位体効果という。この同位体効果により、生物はそれぞれ異なった安定同位対比をもつ：

$$\delta^{13}\text{C} - \delta^{15}\text{N} (\text{‰}) = (\text{R}_{\text{sample}}/\text{R}_{\text{std}} - 1) \times 1000$$

ここで、 R_{std} は標準試料をさし、炭素は PDB (Peedee Belemnite; CaCO_3 を主成分とする化石、海水中の HCO_3^- とほぼ同じ値を示す) を、窒素は大気中の N_2 を用いる。

植物の光合成炭酸固定には二つの系がある：①C3 型ーリブローズビスホスフェイトカルボキシラーゼ (RuBPase) により CO_2 固定が進行する系で、同位体分別係数 (1.03) は大きい (陸上植物=-28‰)。②C4 型ーホスホエノールピルベイトカルボキシラーゼ (PEPase) が HCO_3^- を基質として炭酸固定を行う。同位体分別係数 (1.002) は小さい (陸上植物=-14‰)。陸上の植物は C3 型であることが多い。水界では、ほとんどの植物プランクトンは C3 系で炭酸を固定する。しかし能動的に HCO_3^- を取り組むために、同じ C3 系でも陸上植物より高い同位体比を示す (-20‰)。動物の安定同位体比は基本的に動物の組み込まれている食物連鎖の元である植物の同位体組成を繁栄する。そのため、 $\delta^{13}\text{C}$ 固定系 (C3 型か、C4 型か) により特有の安定同位対比を示す。また、窒素は、摂食段階ごとに一定の割合で ^{15}N が捕食者に濃縮される ($\delta^{15}\text{N}=3\sim 5\text{‰}$ (平均 3.5‰))。したがって、動物の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ を求めることにより、それがどの生態系に帰属し、どのような栄養レベルにあるかなどを知ることができる。また、海起源の ^{15}N をどれだけ含むかも知ることができる。

海洋におけるサケの安定同位体は、シロザケとカラフトマスが最も低く、ついでベニザケ、ギンザケ、スチールヘッド・トラウトおよびマスノスケの順に増加する (Kaeriyama et al., 2004)。また海洋生態系におけるサケの栄養段階は第 4 レベルに位置する (Kaeriyama, 2004)。ベニザケの安定同位体は、摂餌期の海洋 ($\delta^{13}\text{C}:-19.90\pm 0.92$, $\delta^{15}\text{N}: 11.38\pm 0.70$) と産卵期の淡水域 ($\delta^{13}\text{C}:-18.81\pm 0.33$, $\delta^{15}\text{N}: 12.30\pm 0.33$) で同じ栄養レベルを保つ (帰山, 未発表)。

南東アラスカのバラノフ島のサッシン川では滝の下までカラフトマスが遡上するが、滝の下に生息する魚類や河畔林の $\delta^{15}\text{N}$ が滝の上のそれらより著しく高いことから、カラフトマスが海起源の窒素を運搬したとみなされている (Kline et al., 1990)。また、Bilby ら (1996) は、安定同位体分析の結果、サケ死体の多い場所で増加した水生昆虫には海起源の物質が多いことを報告している。これらの水生昆虫は、一般的に、直接サケ死体を食べるよりも、土壌やリターや植物を経由してサケの栄養分を取り入れていることが多い (Hocking and Reimchen, 2002)。先に、ギンザケ幼魚はサケ死体の分解終了直後の早春に海由来の炭素と窒素が最大になり、サケ死体の分布密度が低い年よりも高い年の方が成長率が高いと述べたが、ギンザケ幼魚は明らかに親ザケの窒素安定同位体比より低いことから、親ザケを摂食していないことがわかる (Bilby et al., 2001)。ところで、親ザケ死体の分布密度がある一定以上 ($0.15\text{kg}/\text{m}^2$ 以上) に増加しても、ギンザケ幼魚の同位体効果は観察されなかった (Bilby et al., 2001)。このことは別の環境要因、たぶん種内間競争や共存機構に関連する幼魚の環境収容力に起因するとも考えられる。

沿岸や河畔に生息してサケを食べているクマの方が、食べていないクマより栄養レベル

($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) が高い (Hilderbrand et al., 1996, 1999a)。クマに限らず、タイリクオオカミ *Canis lupus ligoni* も、内陸の個体より南東アラスカでサケをたくさん食べ、餌生物の変異が著しい個体の方が海起源の安定同位体 ^{15}N が高い (Szepanski et al., 1999)。また、人類においても、カナダの先住民では海洋タンパク質 (サケ) に依存する人ほど栄養レベル ($\delta^{13}\text{C}$) が高かったと報告されている (Lovell et al., 1986)。

カナダトウヒ葉の $\delta^{15}\text{N}$ はサケ産卵河川から遠ざかるにつれて減少し、河川から 500m 以内のカナダトウヒの全 N の 15.5-17.8% がサケ起源であると推定されている。ヒグマの $\delta^{15}\text{N}$ も同様に河川から離れるにつれて減少していることから、ヒグマはサケ起源の N を河畔林生態系へ運ぶ運搬者 (vector) であると考えられている (Hilderbrand et al., 1999b)。同様のことは Ben-David et al. (1998) も観察しており、彼は同種の植物でもサケ食の動物に利用される植物の $\delta^{15}\text{N}$ の方が高いと述べている。このように、河畔林生態系においては、窒素が植物の制限要因になっている場合、サケ死体が植物の窒素プールに果たす役割は大きいとみなされる。

おわりに

これまで述べたように、遡河回遊魚は海鳥類と同様に、海洋から陸上への物質輸送の貴重な担い手であり、河畔林生態系の生物多様性を高めている。かつてはわが国にもそのような系が存在したが、1970年代までの河川改変工事と人工放流魚の増加により野生の遡河回遊魚が著しく減少し、そのような物質循環の系は切断されて久しい (Kaeriyama and Edparina, 2004)。一方、わが国の食糧自給率は先進国の中では異常ともいえるぐらい低く、輸入により海外に食糧を依存し、家畜飼料の大量輸入をはかっている。そのため、わが国は①年間 67万トンの窒素が国土に蓄え続け、局所的に富栄養化を来し、②輸出する国から有機物を奪い続けることにより、地球生態系の砂漠化や土地荒廃に手をかしている (武内ら, 1998)。

われわれ人類は、人口 60 億人を越え、巨大な生産者、消費者および分解者としてこの地球生態系のドミナントに位置づけられる。われわれは、遡河回遊魚が地球生態系に果たす役割について認識をあらたにするとともに、責任ある地球生態系のドミナントとして果たすべき役割は何か、真剣に考えるべき時期にきている。

(文献)

- Ben-David, M., T. A. Hanley, and D. M. Schell (1998): Fertilization of terrestrial vegetation by spawning Pacific salmon: the role of flooding and predator activity. *OIKOS*, 83: 47-55.
- Bilby, R. E., B. R. Fransen, and P. A. Bisson (1996): Incorporation of nitrogen and carbon from spawning coho salmon into the trophic system of small streams: evidence from stable isotopes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53: 164-173.
- Bilby, R. E., B. R. Fransen, J. K. Walter, C. J. Cederholm, and W. J. Scarlett (2001): Preliminary evaluation of the use of nitrogen stable isotope ratios to establish escapement levels for Pacific salmon. *Fisheries*, 26(1): 6-14.

- Browder, R. G. and G. C. Gorman (1994): Migratory clupeid fishes. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 123: 993-996.
- Burgner, R. L. (1991): Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). In *Pacific salmon life history* (eds. C. Groot and L. Margolis), UBC Press, Vancouver. pp. 1-117.
- Cederholm C. J. and N. P. Peterson (1985): The retention of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) carcasses by organic debris in small streams. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 42: 1222-1225.
- Cederholm C. J., D. B. Houston, D. I. Cole, and W. J. Scarlett (1989): Fate of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) carcasses in spawning streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 1347-1355.
- Chaloner, D. T. and M. S. Wipfli (2002): Influence of decomposing Pacific salmon carcasses on macroinvertebrate growth and standing stock in southeastern Alaska stream. *J. North. Amer. Bentholog. Soc.*, 21: 430-442.
- Chaloner, D. T., M. S. Wipfli, and J. P. Caouette (2002): Mass loss and macroinvertebrate colonization of Pacific salmon carcasses in southeastern Alaskan streams. *Freshwater Biology*, 47: 263-273.
- Donaldson, J. R. (1966): The phosphorus budget of Iliamna Lake, Alaska, as related to the cyclic abundance of sockeye salmon. Ph. D. dissertation, University of Washington.
- Durbin, A. G., S. W. Nixon and C. A. Oviatt (1979): Effects of the spawning migration of the alewife, *Alosa pseudoharengus*, on freshwater ecosystems. *Ecology*, 60: 8-17.
- Frame, G. W. (1974): Black bear predation on salmon at Olsen Creek, Alaska. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 35: 23-38.
- Hilderbrand, G. V., S. D. Farley, C. T. Robbins, T. A. Hanley, K. Titus, and C. Servheen (1996): Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears. *Can. J. Zool.*, 74: 2080-2088.
- Hilderbrand, G. V., C. C. Schwartz, C. T. Robbins, M. E. Jacoby, T. A. Hanley, S. M. Arthur, and C. Servheen (1999a): The importance of meat, particularly salmon, to body size, population productivity, and conservation of North American brown bears. *Can. J. Zool.*, 77: 132-138.
- Hilderbrand, G. V., T. A. Hanley, C. T. Robbins, C. C. Schwartz (1999b): Role of brown bears (*Ursus arctos*) in the flow of marine nitrogen into a terrestrial ecosystem. *Oecologia*, 121: 546-550.
- Hocking, M. D. and T. E. Reimchen (2002): Salmon-derived nitrogen in terrestrial invertebrates from coniferous forests of the Pacific Northwest. *BMC Ecology*, 2: 14.
- Ito, T. (2003a): Indirect effect of salmon carcasses on growth of a freshwater amphipod, *Jesogammarus jesoensis*: an experimental study. *Ecological Research*, 18: 81-89.
- Ito, T. (2003b): Effect of salmon carcasses on growth of a freshwater amphipod, *Eogammarus kygi*: an experimental study. *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery*, (57): 19-27.
- 伊藤富子・中島美由紀 (2003): サケマスのホツチャレが川とその周囲の生態系で果たしている役割—2002年ごろまでの文献レビュー—. *魚と水*, (39): 51-65.
- Johnson, J. H. and N. H. Ringler (1979): The occurrence of blow fly larvae (Diptera: Calliphoridae) on salmon carcasses and their utilization as food by juvenile salmon and trout. *The Great Lakes*

- Entomologists, 12: 137-140.
- Juday, C. W., H. Rich, G. I. Kemmerer, and A. Mann (1932): Limnological studies of Karluk Lake, Alaska, 1926-1930. Bull. Bureau Fish., 12: 407-436.
- 帰山雅秀 (2002): 最新のサケ学. 成山堂, 東京. pp. 126.
- Kaeriyama, M. (2004): Evaluation of carrying capacity of Pacific salmon in the North Pacific Ocean for ecosystem-based sustainable conservation management. NPAFC Technical Report, 5: 1-4.
- 帰山雅秀 (2005): 水辺生態系の物質輸送に果たす遡河回遊魚の役割. 日本生態学会誌, 55: 51-59.
- Kaeriyama, M. and R. R. Edpalina (2004): Evaluation of the biological interaction between wild and hatchery population for sustainable fisheries management of Pacific salmon. In Stock Enhancement and Sea Ranching, Second Edition: Developments, pitfalls and opportunities (eds. Leber, K. M., Kitada, S., Blankenship, H. L., and Svasand, T.), Blackwell Publishing Ltd, Oxford. pp. 247-259.
- Kaeriyama, M., M. Nakamura, R. Edpalina, J. R. Bower, H. Yamaguchi, R. V. Walker, and K. W. Myers (2004): Change in feeding ecology and trophic dynamics of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central Gulf of Alaska in relation to climate events. Fish. Ocean., 13: 197-207.
- Kline Jr, T. C., J. J. Goering, O. A. Mathisen, P. H. Poe, and P. L. Parker (1990): Recycling of elements transported upstream by runs of Pacific salmon: I. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ evidence in Sashin Creek, southeastern Alaska. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 47: 136-144.
- Kline Jr, T. C., J. J. Goering, and R. J. Piorkowski (1997): The effect of salmon carcasses on Alaskan freshwater. In Freshwaters of Alaska, Ecological Syntheses (eds. A. M. Milner and M. W. Oswood), Springer. pp. 179-204.
- Krokhin, E. M. (1959): Sources of enrichment of spawning lakes in biogenic elements, translated from the Russian paper of 1957 by R. E. Foerster. Fish. Res. Bd. Can. Trans. Ser., No. 207.
- Lovell, N. C., B. S. Chisholm, D. E. Nelson, and H. P. Schwarcz (1986): Prehistoric salmon consumption in interior British Columbia. Can. J. Archaeology, 10: 99-106.
- MacCrimmon, H. R. and B. L. Gots (1979): World distribution of Atlantic salmon, *Salmo salar*. J. Fish Res. Bd. Can., 36: 422-457.
- Michael Jr., J. H. (1995): Enhancement effects of spawning pink salmon on stream rearing juvenile coho salmon: managing one resource to benefit another. Northwest Science, 69: 228-233.
- Minakawa, N. and R. I. Gara (2003): Effects of chum salmon redd excavation on benthic communities in a stream in the Pacific Northwest. Trans. Amer. Fish. Soc., 132: 598-604.
- Minshall, G. W., E. Hitchcock, and J. R. Barnes (1991): Decomposition of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) carcasses in a forest stream ecosystem inhabited only by nonanadromous fish populations. Can. Fish. Aquat. Sci., 49: 191-195.
- 室田武. 2001. 物質循環のエコロジー. 晃洋書房, 京都. pp. 273+29.

- Nakajima, M. and T. Ito (2003): Aquatic animal colonization of chum salmon carcasses in Hokkaido, Northern Japan. *Amer. Fish. Soc. Sympo.* 34: 89-97.
- Nelson, J. S. (1994): *Fishes of the world*, Third edition, John Wiley and Sons, New York. Pp. 600.
- Schuldt, J. A. and A. E. Hershey (1995): Effect of salmon carcass decomposition on Lake Superior tributary streams. *Journal of North American Benthological Society*, 14: 259-268.
- Stalmaster, M. V. and J. A. Gessaman (1984): Ecological energetics and foraging behavior of overwintering bald eagles. *Ecological Monographs*, 54: 407-428.
- Stockner, J. G. and K. I. Ashley (2003): Salmon nutrients: closing the circle. *Amer. Fish. Soc. Sympo.*, 34: 3-15.
- Szepanski, M. M., M. Ben-David, and V. V. Ballenberghe (1999): Assessment of anadromous salmon resources in the diet of the Alexander Archipelago wolf using stable isotope analysis. *Oecologia*, 120: 327-335.
- 武内和彦・田中学・大久保悟 (1998): 食糧問題と地球環境. 地球環境学 6. 生物資源の持続的利用 (武内和彦・田中学編), 岩波書店, 東京. pp. 1-22.
- Thomas S. A., T. V. Royer, G. W. Minshall, and E. Snyder (2003): Assessing the historic contribution of marine-derived nutrients to Idaho streams. *Amer. Fish. Soc. Sympo.*, 34: 41-55.
- Wipfli, M. S., J. Hudson, and J. Caouette (1998): Influence of salmon carcasses on stream productivity: response of biofilm and benthic macroinvertebrates in southeastern Alaska, USA. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55: 1503-1511.
- Wipfli, M. S., J. P. Hudson, D. T. Chaloner, and J. P. Caouette (1999): Influence of salmon spawner densities on stream productivity in Southeast Alaska. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56: 1600-1611.

魚道設置によるサクラマス生息域の拡大、北海道「尻別川」の事例から

河村 博

我が国に生息するサクラマス（ヤマメ）やサツキマス（アマゴ）そしてサケさえもが、古来、日本列島の脊梁山脈深く遡上産卵したことが記録に残されている¹⁾。しかし、大正から昭和の初めにかけて電源開発のため河川中流域に発電用ダムが建設され、昭和30年代から40年代には一層の電力エネルギー需要の高まりとともに多くの河川に横断工作物（ダム）が建設された。しかし、これらのダムに魚道が付けられることは少なく、ダム上流域の遡河性魚類資源が絶滅あるいは減少していったのである。

他方、昭和40年代後半からダムに魚道を付ける試みが始まった。魚道整備により、サケマス類がダム上流域にまで遡上し、固有資源の回復することが期待されたのである。しかし、魚道設計者とサケマス類の生態に詳しい研究者との連携が整わなかったことから、魚道の機能が充分発揮されたとはいえなかった。

北海道の日本海岸寿都（すつつ）町で海とつながる尻別川（流呈125.7km）は、古く1915年（大正4年）から、サクラマスの人工孵化増殖が取り組まれた川として知られている。尻別川は大小の支流を多数有する中規模河川で、幻の魚と呼ばれるイトウあるいは冷水を好むオショロコマが生息している²⁾。この尻別川の本流中流域に、最初の発電用ダムが建設されたのは、1921年（大正10年）のことであった（表1）。このころ尻別川には、2,500尾から3,500尾ものサクラマスが遡上していた（図1）。しかしその後、複数のダムが本流に建設された結果、サクラマスの遡上数はわずか100尾から600尾まで減少した（1945年（昭和20年）前後）。そして本流最後のダムが、河口からわずか25km上流の場所に建設されたのは、1951年（昭和26年）のことであった。そのため、サクラマスの遡上は、尻別川のごく限られた下流域に制限されてしまったのである（図2）。

表1 尻別川における本流設置ダムおよび魚道の整備

名称	建設年度	魚道の型式	魚道設置年度
寒別発電所ダム	大正13年	階段式アイスハーバー型	平成12年
比羅夫発電所ダム	昭和15年	階段式アイスハーバー型	平成11年
王子第一発電所ダム	大正10年	階段式アイスハーバー型	平成12年
王子第二発電所ダム	大正15年	階段式アイスハーバー型	平成11年
昆布発電所ダム	昭和13年	階段式アイスハーバー型	平成10年
蘭越発電所ダム	昭和26年	階段式アイスハーバー型	平成5年

注：上流から下流にダムを配列した。

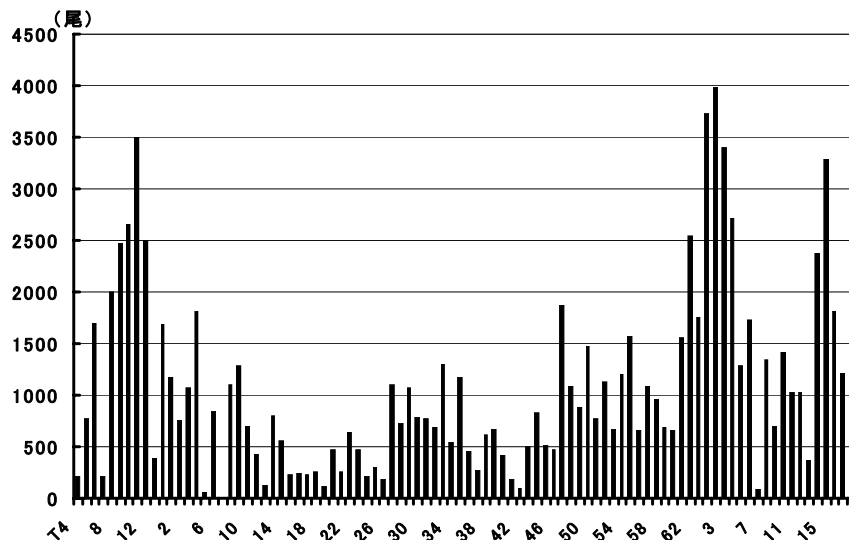


図1 尻別川のサクラマス捕獲数（大正4（1915）年～平成17（2005）年）

*大正4年から昭和23年までは「鱒」で表示される。ただし地域性から見てサクラマスと判断される。

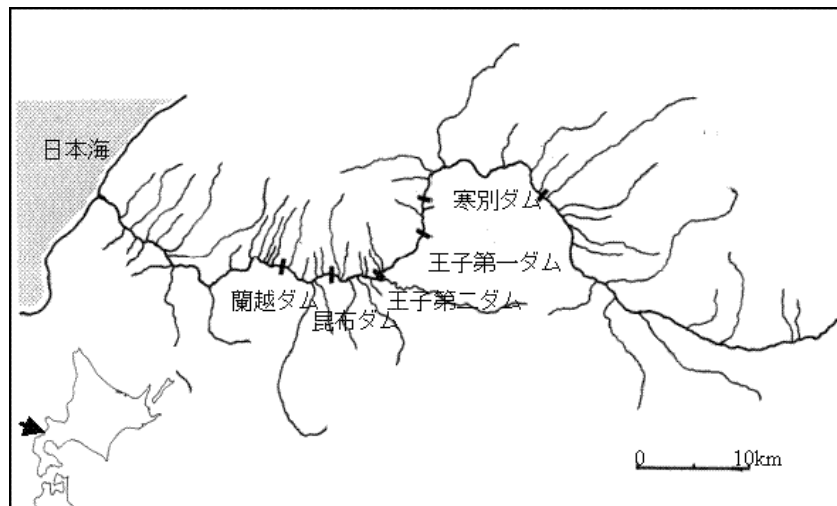


図2 尻別川の水系図と本流ダムの位置図

ここで、尻別川のサクラマス資源減少の基本的原因が河川横断工作物にあったにしても、大正から昭和期にかけて盛んに流出された、澱粉廃液および鉱山排水（脇方鉱山）の悪影響も見逃すことはできない³⁾。さらに、戦後混乱期の密漁の横行も、資源の減少を助長したと思われる。

一方、本流最下流ダムの下流側で合流する支流目名川において、1970年代前半（昭和50年代後半）から、サクラマス資源造成試験が旧水産庁さけ・ますふ化場尻別事業場で取り組まれるようになった。この成果により、目名川に遡上するサクラマス親魚数は増加し、1989年（平成1年）前後には2,500尾から4,000尾ほどに回復している（図1）。このころから尻別川流域住民による、本流ダムの魚道整備要望が高まり、後志（しりべし）支庁、流域の町

村、ダムおよび河川管理者、自然保護者、そして漁業者等の協議が開始され、1993年（平成5年）に本流最下流ダムに最初の魚道が付設されたのである（表1）。その後も魚道整備が、1998年（平成10年）から2000年（平成12年）まで続けられ、5基の本流ダム全てに魚道が付設された。

筆者は2005年（平成17年）から2007年（平成19年）にかけて、魚道整備の効果を調べる機会を得た。2005年の調査結果はすでに報告されているが⁴⁾、これによるとダム上流の支流昆布川では、流域全体を利用したサクラマスの上流産卵そして幼魚の分布が確認された。さらに、本流最上流ダムを越えた複数の支流でも自然産卵由来と考えられるサクラマス幼魚の分布が確認されている。このことから、サクラマスは魚道を通じて、その生息域を尻別川上流域に拡大していることが明らかになった。ただ本流上流域深く遡上するサクラマスの数は、そこに生息する稚幼魚の数が期待したほど多くないことから、それほど多くはないと考えられる。

最後に、魚道整備から明らかになった事象を付記して、このコラムを終える。

すでに述べたとおり下流域の目名川からは、毎年120万尾ほどの稚幼魚が増殖用に放流されている。さらに目名川は、北海道内水面漁業調整規則および北海道内水面漁場管理委員会指示に基づきサクラマスが周年保護されている。魚道整備によるサクラマス資源の上流域拡大は、目名川が種川の役割を果たすことにより短期間で成し遂げられたと考えられる。つまり、目名川に回帰遡上する親魚の一部がダム上流域の支流で産卵し、ダム上流域の空いたニッチ（生物が棲める環境のこと）をうまく利用できた結果と考えられる⁴⁾。このことから、ダムに魚道を整備すれば直ちにサクラマス資源が増える訳ではなく、資源の回復には、適切な魚道機能に加えて⁵⁾、ダム上流に遡上する群の母集団となる初期資源の働きが重要と考えられる。

これからも尻別川の上流域までサクラマスが自由に行き来できる環境を整えるために、種川となる目名川の適切な資源増殖管理と魚道の機能評価、そして必要であればその改善が、モニタリングと並んで大切な課題になると思われる。

（文献）

- 1) 鈴野藤夫. 1993. 山漁 溪流魚と人の自然誌. 農山漁村文化協会. 東京. p.552.
- 2) 北海道. 1978. 第2回自然環境保全基礎調査 動物分布調査報告書（淡水魚類）. p.323.
- 3) 菊池覚助. 1951. 事業場めぐり 尻別事業場. 魚と卵, 3月号:22-28.
- 4) 河村 博. 2008. 魚道整備がもたらしたサクラマス資源の復活とそれを促した種川の効果. 魚と水, 43:36-42.
- 5) 安田陽一. 2007. 魚道整備における工学と生態学の連携. 日本水産学会誌, 3(1):116-119.

3. サクラマス等の生態学的知見

1) 降海するもの

(1) サクラマス

① 分布

本種は北太平洋のアジア側にのみ生息し、日本と韓国東岸が降海性サクラマスの南限で、太平洋側では千葉県、日本海側では島根県以北の河川に恒常的に遡上する。分布の中心は北海道の日本海側の河川で、北陸地方までの日本海側がこれに次ぐ¹⁾。

1960年代にヤマメそしてアマゴ種苗の大量生産技術が確立されたことにより、自然分布域を越えた種苗移植が頻繁に行われるようになり、特にヤマメ(サクラマス)圏へのアマゴ(サツキマス)の侵入が多く、その分布が人為的に拡大している²⁾。自然界で両者が交雑する例も明らかにされている^{3),4)}。

② 生活史

ア. 回帰親魚の河川遡上生態

サクラマスの産卵は主に河川の上流域で行われ、生れた稚魚は下流に向けて広く降下・分散することにより、河川の生産力を効率良く利用することができる。自然界での再生産量を増やすためには産卵場の環境保全のみならず、海から遡上してきた回帰親魚を産卵に適した上流域まで導く通路を確保することも重要である。

本州の河川では回帰したサクラマスを対象とした内水面漁業や遊漁(釣り)が行われているため、回帰親魚の遡上生態についての情報が多い。一方、人工ふ化放流事業のための親魚捕獲を除き河川内での漁獲が禁止されている北海道では、この期間の親魚の行動に関する情報量が少ない。

a. 河川への遡上時期

サクラマスの河川遡上は、主に春の海から川への遡上と、秋の越夏場所から産卵場への遡上の2つの時期に生じる。

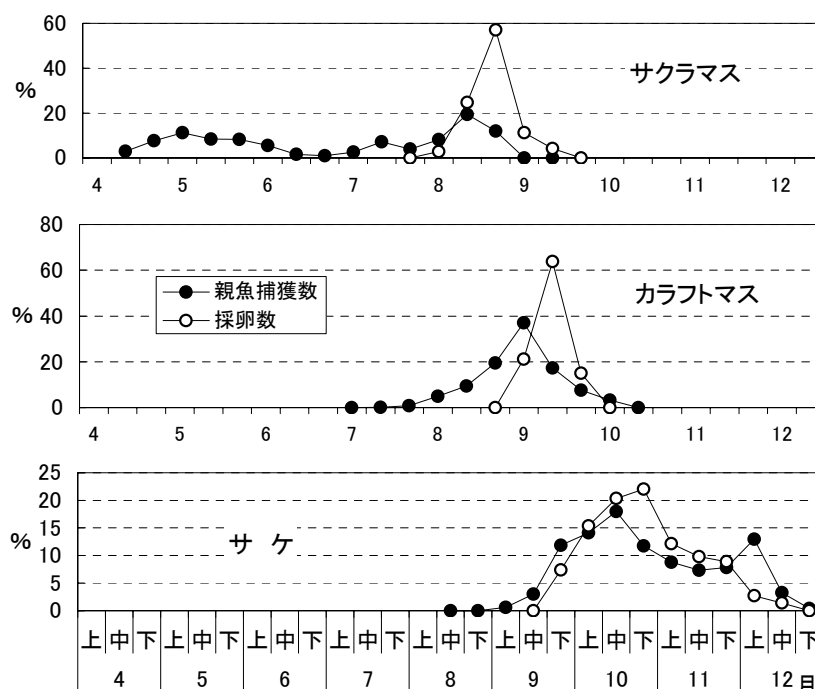
回帰親魚の河川遡上の開始は融雪増水の始まりとほぼ一致し、本州では早いものでは2~3月から^{5),6),7),8)}、北海道では4~5月に川に上り始める^{9),1)}。春の融雪出水は母川周辺の沿岸に回帰したサクラマス親魚の入河を促し、さらに越夏に適した場所まで誘導する。

放流河川周辺の沿岸に戻ってきた標識魚の再捕数の消長から回帰パターンを推定してみると、北海道日本海側の尻別川産親魚の場合、早いものは4月初めに接岸を始め、4月中旬から増加して5月が接岸の盛期となり、5月下旬から6月上旬にかけて減少する。一方、オホーツク海沿岸の斜里川産サクラマスは4月下旬に母川周辺の海域に接岸を始め、5月中下旬にそのピークとなり、6月上旬から中旬にかけて減少する。両河川群を比較すると、接岸ピークは5月中旬が中心で両地区に差はみられないが、斜里川産魚の主な接岸期間が5月上旬から6月上・中旬であるのに対して、尻別川産は4月中旬から5月下旬までと約2旬早い。それぞれの接岸ピーク時の沿岸水温は5~7℃と9~11℃で、斜里川河口の沿岸で低い¹⁰⁾。

産卵のために戻ってきたサケマス類3種の母川遡上開始時期から産卵までの長さの違いを、

河口域で人工ふ化用親魚を採捕している捕獲場で魚種別に比較してみると、サケとカラフトマスは生殖腺がかなり成熟した状態で遡上を始めているため産卵期までの期間が短いのに
対し、サクラマスは春の雪解け増水期に未熟の状態でも河川に入り、秋の産卵期まで長いもの
では4~6ヶ月も要するという点で大きく異なる(図II-3)。

北海道の河川でサクラマス親魚の遡上期を算定柵(サケマス親魚採捕に用いるウライと同じ方式)によって調べた結果では、6~7月にピークを持つ場合が多く、9~10月の産卵期まで遡上が続いている¹¹⁾。これら調査地点は河口からの距離が0.4~27kmと差が大きい
が、河口から5km以内の下流地点でも秋まで遡上が続く。5~6月に沿岸から姿を消した後、調査地点を通過するまでの居所や行動はまったく分かっていない。



図II-3 北海道オホーツク海沿岸の斜里川におけるサケマス類3種の河川遡上時期と産卵時期

1991~1994年の4ヶ年平均の旬別割合で示した。遡上時期は河口から約1km上流の捕獲数から、産卵時期はこれら親魚からの採卵数によって求めた。なお、サクラマスの一部は産卵期に上流域でも採捕されていた。

津軽海峡や三陸沿岸に面した河川では、産卵期の秋になってから遡上するサクラマスの存在が古くから知られている。河口付近で人工ふ化に供する親魚を採捕している北海道の河川での捕獲時期をみても、成熟親魚が秋にも遡上する川はそれほどめずらしくない(図II-4)¹²⁾。

秋遡上魚は河川で水が増えたときに遡上が活発化することから、川水の影響を受ける低塩分の河口付近に潜んでいるものと推察される。成熟期まで上流に向かわずに河口付近にいた理由としては、川の中に安全な潜み場所がないため一旦遡上後に海に戻ったとも考えられる

が、越夏に適した環境が存在しないことが遺伝的に受け継がれているための適応的な行動かもしれない。特定の河川に秋遡上魚が多いことから、後者である可能性が高い。

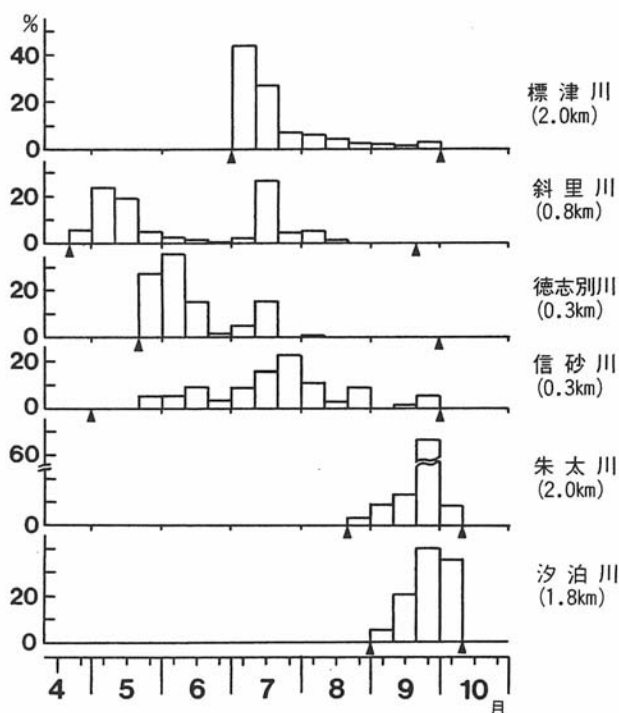


図 II-4 河口域でサクラマス親魚を採捕している北海道の河川での捕獲数の旬別変化（1987年）
河川名下の数字は河口から採捕地点までの距離。黒三角は採捕開始時と終了時を示す¹²⁾。

イ. 産卵期までの越夏生態

春に河川遡上を始めたサクラマス親魚は、自然に蛇行した川では随所にみられる流れのゆるやかな大きな深みで休息しながら徐々に上流に向かう。回帰親魚の採餌活動は河川遡上後にはほとんど停止する。食べ物が消化器官に存在していたものでも、体重に対する餌重量の比率（胃内容量指数）は0.4%前後にすぎないとの観察結果¹³⁾から、積極的にエネルギーを獲得するための採餌行動とは考えにくい。春に採捕したサクラマス親魚を無給餌で産卵期まで長期蓄養出来ること^{14),15),16)}からも、河川遡上後には餌をとる必要性はないと思われる。沿岸域では河川遡上直前まで活発に餌をとるため、遡上直前の筋肉内の粗脂肪量は30%に及ぶものも出現する。しかし、河川では餌をとらないため体脂肪は遡上直後をピークに減少し続け、産卵期には1%台まで低下する¹⁷⁾。

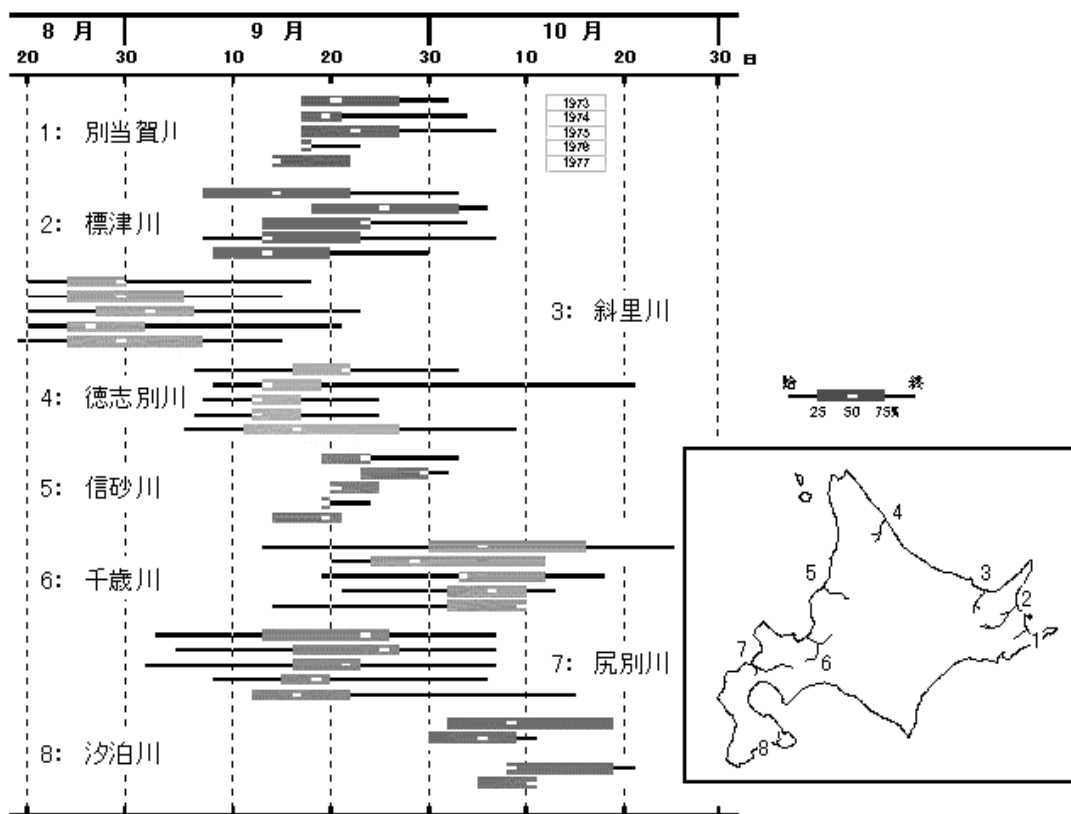
餌をとらずに長期間河川内で過ごす回帰親魚にとって、消費エネルギーを低く抑えることのできる環境が不可欠である。河川改修工事により直線化され、流速断面が均一化された河道に休息に適した場所は少ない。休息適地を求めての大きな移動や、不適な環境下での予期せぬエネルギーの消費は、生理的な障害をもたらす要因となる。サクラマス親魚の越夏環境の調査例はきわめて少ない。富山県の神通川では越夏親魚のほとんどが淵に滞留しているこ

とや¹³⁾、水深が深く、大きなカバーを有していて流速が遅いプールが、越夏場所とされていること¹⁸⁾が明らかにされているにすぎない。

ウ. 産卵期の遡上

秋の9～10月となり成熟が進むと、降雨による出水に乗って親魚は越夏場から産卵場へ向けて一気に移動する。生まれた稚魚がなるべく広く分散し、河川の生産力を有効に利用して高い生残と良好な成長をするには、親魚が出来るだけ上流にさかのぼって産卵することが有利となる。普段は水量が少なく上りにくいところも通過できるよう、サクラマス親魚は出水を利用して遡上する習性を持つ。

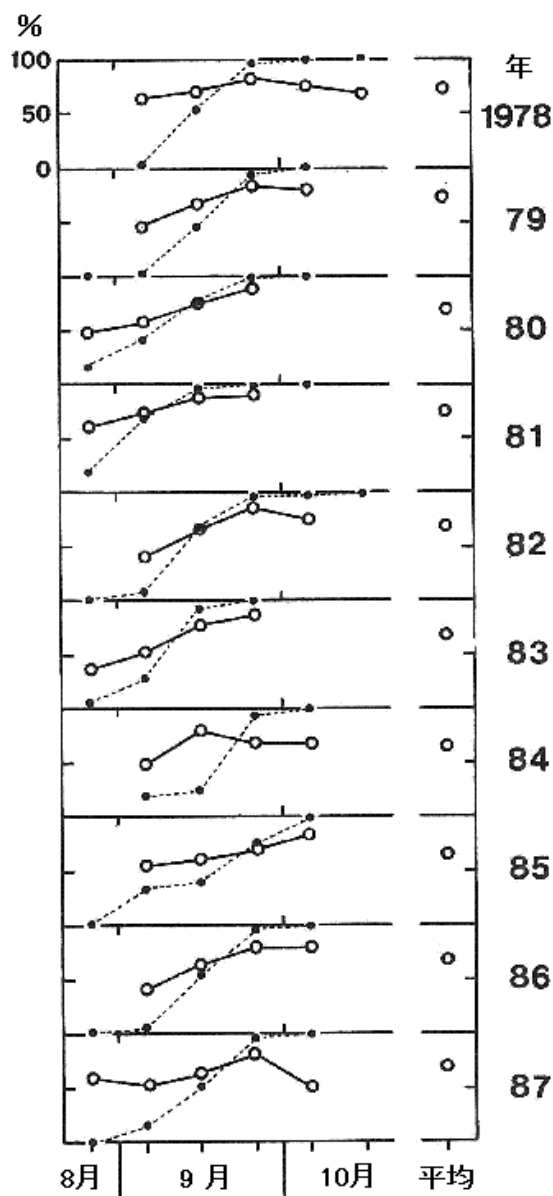
産卵期は北で早く南で遅れる傾向を持ち、8月下旬から10月下旬に至る¹⁾。サクラマスの産卵期は地域により河川により異なり変化に富むが、他のサケマス類に比べると短い期間に集中し、しかもその年変動が少ないという特徴を持つ(図II-5)¹²⁾。このことは多くの支流に遡上して分散した少数の親魚で産卵を成功させるために有利な特性となっている。



図II-5 北海道の主な河川におけるサクラマスの産卵(採卵)時期とその年変化
採卵数とその年の50%に至った日を白抜きで、25～75%が得られた期間を太線で、その範囲を細線で示す¹²⁾。

海洋生活を経て河川遡上してくる雄の数が少ないため、雄は早めに産卵場に到達し雌を待ち受け、長期にわたって何度も産卵活動に参加する。溯河性サケマス類の産卵期には、早期

に雄が比較的多く遡上し、徐々に雌の割合のふえる傾向を持つ。遡上魚全体に占める雄の比率が20~30%と低いサクラマスの場合でも、早期に遡上する群では雄の比率が比較的高く、後期になると雌が大半を占めるに至る（図II-6）。



図II-6 尻別川支流目名川の下流域で採捕された産卵遡上サクラマス親魚の性比の経時変化
白丸はそれぞれの時期の雌の比率で、黒丸は累積採捕個体数比率¹⁰⁾。

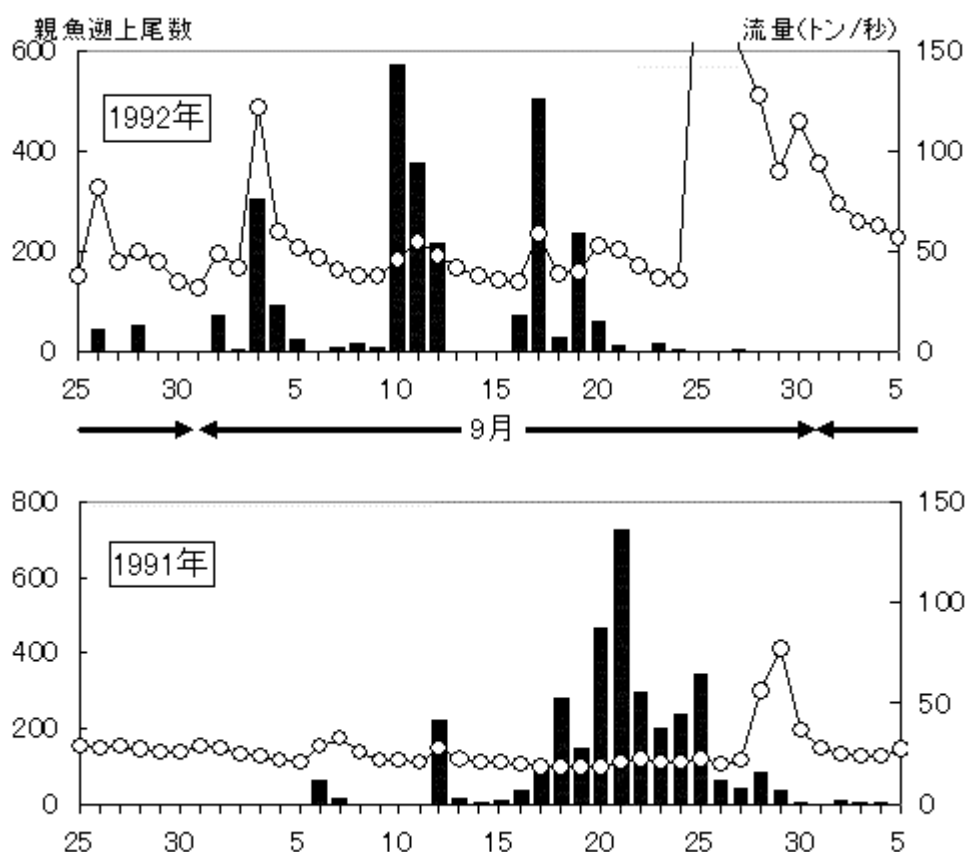
a. 遡上行動に与える環境条件の影響

サケマスの遡上活動に影響を与える要因は、外的な環境要因と魚自体の内的な生理条件に大別される。外圍環境要因としては、照度、流量、水質（濁り、溶存物質）、水温、気象（降雨、雲のかげり、気圧、風など）などが、魚自体の内因的なものとしては、性成熟の進行、

体成分の変化、個体間の相互作用などがあげられる¹⁹⁾。川の中ではこれらが複雑に組み合わせられ、作用しあって遡上活動の日周変化や季節変化が生じている。

サケマス親魚の遡上に影響を与える要因として最も多く報告されているのは河川流量の増加で、サクラマスの場合はその産卵特性（上流域での産卵）から特にこの傾向が強い。

サクラマスの河川遡上は、前述したように主に春の海から川への入河と、越夏場所から産卵場への秋の移動の2つの時期に生じる。前者は一般に春の融雪増水の収まりかけた時期にみられ、越夏に適した場所へ誘導される。産卵期の遡上についても河川流量の変動との関連が知られており、産卵盛期の9月には降雨と遡上数の増加との間に強い相関がみられる（図II-7の上段）。サクラマスは産卵期には主に台風の影響を受ける大雨による出水を利用して産卵場まで一気に遡上することが多い。しかし、秋の増水は必ずしも毎年起きるとは限らず、増水のない年もたまにはある（図II-7の下段）。こういう年には、成熟が進んだ産卵親魚はぎりぎりまで出水を待ち、やがて好ましい流量条件でなくても上流に向けた移動を始める。

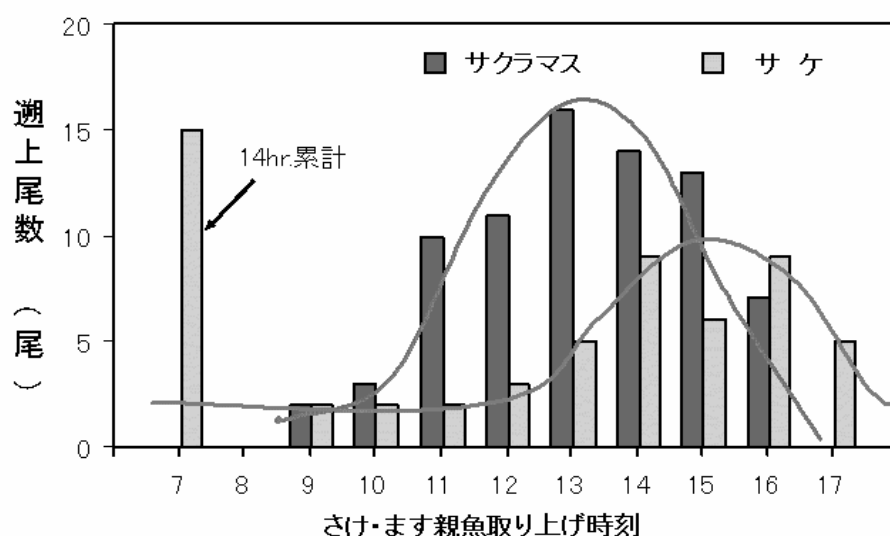


図II-7 産卵期におけるサクラマス親魚の遡上尾数と河川流量との関係（尻別川）
 流量変化の大きい年（上）には増水時に遡上活動が活発化した。産卵盛期に増水が生じなかった年（下）には、成熟の進行を待って遡上を開始された。

遡上の日周変化については、遡上量の多いサケでは詳細な観察例があるものの、サクラマスについてはその遡上量の少なさを反映して断片的な観察結果があるに過ぎない^{20),21),7),22)}。し

かも、これらの多くは産卵期まで2ヶ月以上を要する未成熟時の移動について調べられたものである。

産卵期におけるサクラマス親魚の遡上は、日中に活発化して夜間にはほとんど移動しないことが、北海道の河川での観察によって確かめられている²²⁾。なお、同時に観察されたサケとカラフトマスの場合には、少なからず夜間にも遡上していることから、魚種による違いが示唆された。尻別川支流の目名川における観察では、サケが午後の時間帯に遡上が活発化し夕刻まで持続する傾向を持つのに対し、サクラマスは日中にピークを持ち夕刻には停滞してしまうという、時間帯による遡上活動の違いが観察された(図II-8)。



図II-8 産卵期に尻別川支流目名川下流域を遡上するサケとサクラマス親魚の時間帯別採捕尾数の変化²²⁾

サクラマスの産卵場としては主に本流や支流の上流域が選択される^{23),11)}。一般に河川は上流に向かうに従い流量の減少や勾配の増加などにより遡上障害の多い環境に変化する。このため、サクラマスの遡上行動、特に産卵場に向けての移動は、視覚で障害物を認識しながら効率的に遡上路を見つけることが可能な日中に活発化するものと考えられる²²⁾。

エ. 産卵生態

a. 産卵親魚の体サイズ

サクラマスの海洋生活期間は1年間に限られるが^{1),10)}、北海道の主な河川に遡上した親魚の雌親魚の体サイズを体長(尾叉長)で比較してみると、成熟時の大きさの地域差は大きい(図II-9)²⁴⁾。

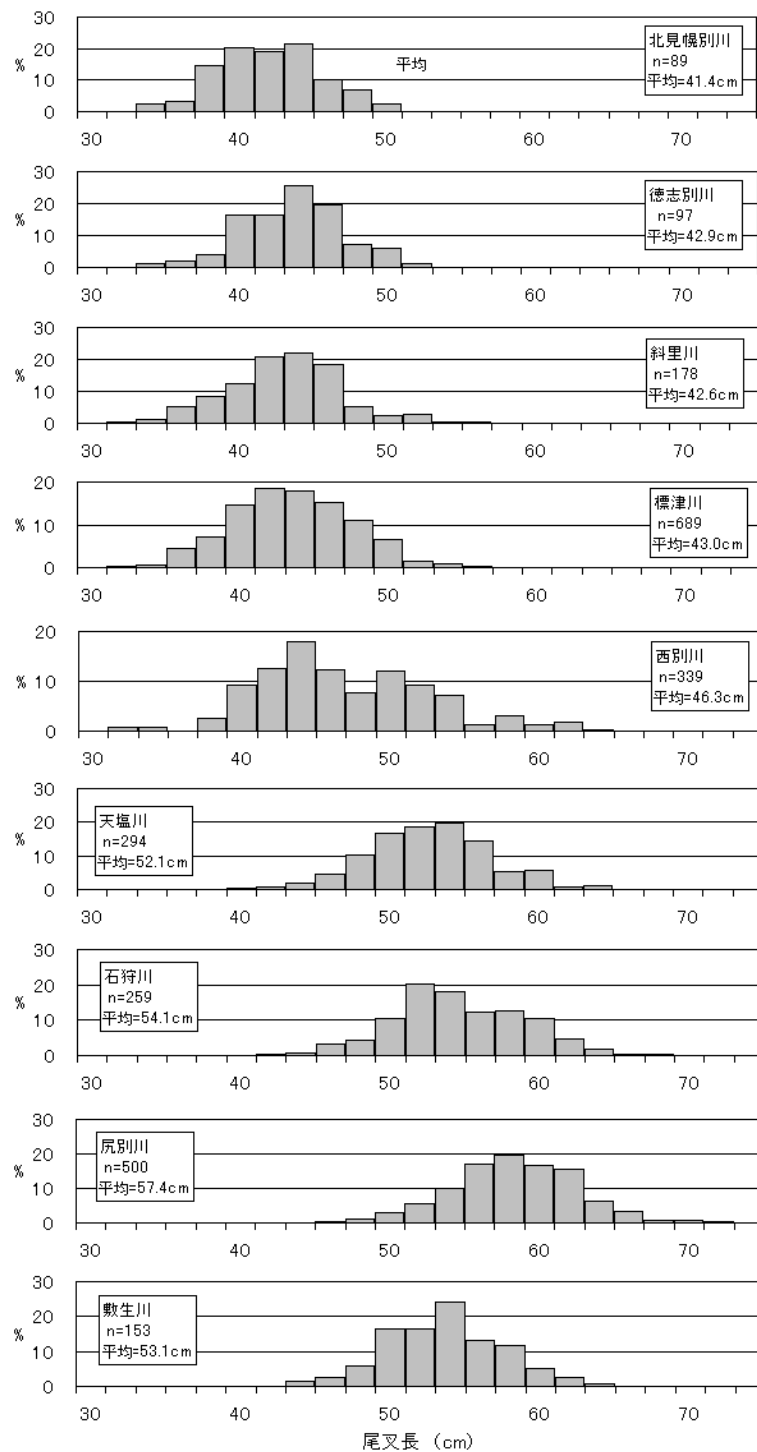


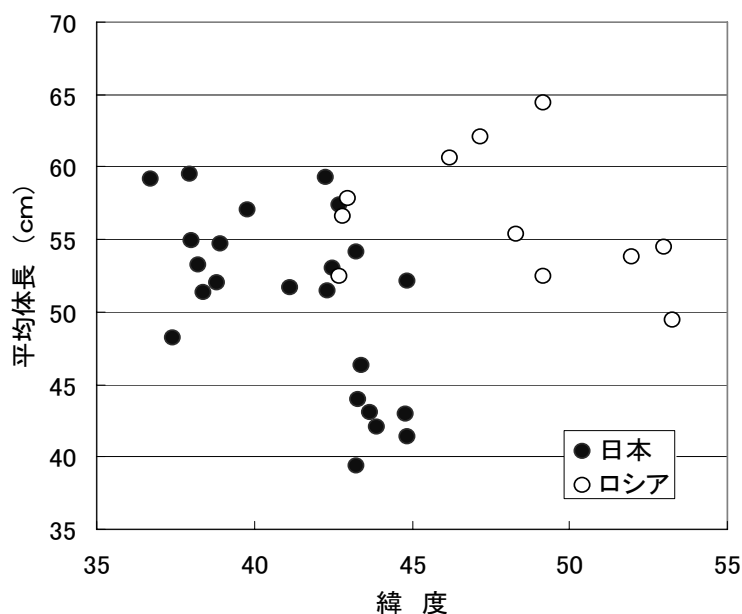
図 II-9 北海道の主な河川に産卵遡上したサクラマス雌親魚の体長組成
1992年の採卵時の測定データによる²⁴⁾。

オホーツク海沿岸の3河川（北見幌別川、徳志別川、斜里川）の平均体長は41-43cmと小型で、最大サイズは50cm前後である。知床半島の南側の根室海峡沿岸の中では、北側の標津川がこれら3河川とほぼ同じ大きさで、個体変異の度合いも良く似ている。しかし、南側

の西別川の親魚は 35～45cm の小型魚が主体であるが、50cm を越える大型魚も混じり、最大（個体 63cm）と最小個体（31cm）との差は 32cm とすべての河川の中で最も大きい。日本海側の河川への遡上魚は平均的に大型で、北側の天塩川と石狩川（支流の千歳川）の平均体長が 52-54cm であるのに対し、南側の尻別川は 57cm とさらに大型化し、最小個体でも 44.3cm である。この調査年に出現した最大の雌個体（70.2cm）はこの川への遡上魚だった。太平洋側胆振海岸の敷生川への遡上魚は日本海北部河川とほぼ同じ大きさだった。

このように、回帰親魚の体サイズを比べてみると北海道の中でも明確な地域差があり、さらにそれぞれの河川の中での変異幅にも特徴を持つ。ところが、前年春に降海した時のスマルトの大きさは川によってそれほどの違いはなく 10～15cm の範囲内である。成熟時の体サイズは降海時（放流時）のサイズに影響を受けないことも明らかにされている^{25),26)}。親魚の体サイズは河川毎の生育環境の違いを反映した遺伝的な形質と考えられる。

本州の河川については情報が少ない¹⁾。各種事業報告書から拾い出し、ロシアの川を含めて極東全体で比較してみると、南北による大きさの変化は見られず、地域ごとに特徴的な大きさのあることが分かる（図Ⅱ-10）。北海道のオホーツク海沿岸と根室海峡沿岸は本種の分布域の中で最も小型のグループに属し、ロシアの沿海州北部の川（トゥムニン川、サマルガ川など）には最も大型の親魚が遡上する。本州日本海側の河川の中にも大型魚が遡上する河川がある。



図Ⅱ-10 極東地方の主な河川に遡上したサクラマス雌親魚の平均体長とそれぞれの河川の河口の位置（緯度）との関係

b. 産卵場所

・**流域の中での選択性** サクラマスの産卵は河川水が浸透する砂礫底で行われることから、卵が産み付けられる産卵床内の水温と河川水温とがほぼ等しい¹¹⁾。河川水が良く浸透する砂

礫底を産卵場所として選択することから、礫径や流速等の条件が許容範囲内ならどこでも産卵可能なので、河川全体で広く産卵する可能性を持つ²⁷⁾。しかし、大中河川ではこのような条件に見合う好適環境が上流域に多いことから、結果的に本流の上流域や支流が主要な産卵場となる^{23),11)}。

一般に上流ほど早い時期に産卵し、下流で遅い傾向を持つ^{11),28)}。上流域から始まる産卵は、盛期が近づくと中流域に移行し、盛期には全域に渡り、終期には下流域に移行する¹¹⁾。同様の傾向はサハリンの河川でも確かめられている^{29),30)}。

上流域への選択性が強い理由としては、好適な産卵環境が多いことのほかに、環境変化の大きな本流の中下流域より流量が安定していて産卵床の破壊が生じにくいことなど²⁷⁾、河川環境との関連のほかに、生まれた稚魚がなるべく広く分散し、河川の生産力を有効に利用して高い生残と良好な成長をするための適応的な意味も考えられる。遡上数の多い年には例年ならほとんど産卵床の見られない中流域でも産卵することが知られている³¹⁾。

・**河川形態** 卵が産み付けられたところの環境特性を要約すると、「水深が比較的浅く、中程度の流速で、中礫が優占する」という複数の要因によって構成され、浸透流が提供される場所である³²⁾。このような環境を持つところとして、上流に淵があって下流部に早い流れの瀬をもつ箇所¹¹⁾、淵尻から瀬への移行部である瀬頭²⁸⁾、砂防ダムの溜まり尻や淵尻³³⁾などが選択される。河川規模が大きくなると早瀬や平瀬に造成されることもある^{33),27)}。

河川横断方向でみると、上流域や支流では流心部に造られる場合もみられるものの中流部では岸寄りに産卵床が造成され、この場合多くは植生によるカバーを伴う²⁷⁾。また、例外的に河道中央部に分布したものは、すべてが直径1m以上の巨岩の下流側に位置しているとの報告もあり³²⁾、川幅が狭まる上流域を除いては川岸を選択する傾向が強いようである。

・**流速** 産卵床が造られる箇所の流速データはそれぞれの研究者によって計測位置が異なり、厳密な比較はできないものの、平均流速は秒当たり40~50cm前後で共通しており^{11),31),33),34),27),32)}、この流速範囲が好適と判断される。しかし、流速範囲が広いこと(秒当たり1.3~112.4cm)から、多様な流れの中で産卵可能なことがうかがわれる。

同じ河川の中で、自然状態のところと改修区間の産卵場所を比較したところ、前者の平均流速が秒当たり41.30±14.85cmで、秒当たり40~50cmにモードを持つのに対し、後者は秒当たり59.86±86cmで、秒当たり50cm以上の所が多く、さらに秒当たり90cmにもモードを持つなど、好適な環境が周辺に少ない場合には条件が悪いところにも選択幅が広がることが指摘されている³⁴⁾。

・**水深** 産卵場所の水深データは産卵を終えた後に計測せざるを得ないため、産卵親魚の選択した時点での水深とは異なってしまふ。また、造巢行動により河床変化が生じるので、水深の測定位置は産卵床のいくつかの部位が選ばれることが多い。この位置も流速と同じように統一されていない。

卵が埋められている産卵床のマウンド(塚)の天端の水深は、3.5~64.0cm(平均12.1~45.4cm)¹¹⁾、2~19cm(10cm)³³⁾、自然河川で平均7.74±4.35cm、改修河川で平均12.38±5.07cm³⁴⁾、1~40cm(平均8.9~12.7cm)²⁷⁾と、10cm前後の浅いところに多い。

この他には、マウンドの前端部の水深データ：9.5～40 cm（平均 23.8±8.1cm）³²⁾、25.9～33.8cm¹¹⁾、堀の水深データ：15～46cm（平均 27cm）³³⁾がある。サハリンの川においても水深 10～25cm（平均 18cm）³⁰⁾や水深 10～20cm の浅瀬が選ばれ、30～45cm のところではほとんど作られないということから²⁹⁾、おしなべて 50cm に満たない浅いところ選ばれているようである。

・河床材料 河床材料組成は水深や流速に比べ、より強く産卵床の分布を規定する要因と考えられている³²⁾。産卵床のマウンドの砂礫の大きさの中心は、礫径 7～25mm¹¹⁾、5～8cm 前後³⁵⁾、8cm 前後³⁴⁾、5～25 mm²⁷⁾、26.5～75mm³²⁾で、5～80mm と河川による変異が大きい。

同じ河川でも流域によって異なり、上流の渓流域では平均礫径が 10cm 前後と全体的に大型化するため、細かい礫の堆積場所が選択的に用いられると考えられているほか³⁵⁾、産卵床が確認された地点の河床材料組成比が環境中のそれと異なるなど³²⁾、狭い範囲の中でも好適な底質のところを選択している様子が見られる。

c. 産卵行動

産卵行動は良く知られているサケの場合と基本的に変わりはない¹¹⁾。雌は体を横向きにして下流側から前進しながら尾鰭を上下にあおって砂利を舞い上げる。砂利は流れによって下流に移動し、何度も繰り返されるこの造巣行動によってしだいに窪みが大きくなる。雌は近寄るほかの雌を追い払うが、体長 50～60cm の大型雄同士の争いも激しく、一般に大きな雄が競争に勝ち「つがい」となる。大型雄のほかに、この周りには体長 20cm に満たない残留型の成熟ヤマメの雄が多いときには 20～30 尾も群れる。

大型雄は近寄る雄ヤマメをも追い払うが、ヤマメ同士も雌に近い位置を競い合う。産卵時にはこれらヤマメも産卵床内に突入しいっせいに放精する^{36),37)}。これら成熟雄ヤマメは、色は黒ずんでいるがパーマークを持つことから幼型成熟魚と呼ばれる。その役割については定かでないが、産み出された卵のそばまで接近して放精できる有利さから、受精の確実性を高めているとも考えられている³⁶⁾。分布の南限に近い地方では遡上する雄の数が極端に少ないため、河川に残留した成熟ヤマメが遡上してきた大型雌とつがうことが多い。

雌親魚 1 尾あたりの卵の数（孕卵数）は、雌親魚の平均尾又長が 40cm 前後と小型の斜里川で 1,500 粒、55～60cm と大型の尻別川で 3,500 粒と親魚の大きさにより大きく異なる。

産卵を終えると雌は再び卵を産み付けた産室（産卵巣、エッグポケット）の上流で砂利を舞い上げ、流下した砂利で卵を覆う。卵の上が 15～25cm ほどになるように砂利が覆われるとドーム状のマウンドが完成する。卵を覆うための砂利が掘られた上流側のへこみはピッチ（堀）と称される。

ひとつの産卵床の中で 1 個所だけに産み付けることもあるが、2～3 個所に産み分けることも多い²⁷⁾。複数の産室はサハリンの川でも観察されている^{38),30),39)}。卵を産み付ける産室の間隔は 30～80 cm。平均 48.9cm でおおよそ親魚の体長に等しい²⁷⁾。実際に産み付けられた卵の数と雌親魚の孕卵数の比較から、産卵室数が 1～2 個の産卵床は、他の場所でも産卵している可能性（複数の産卵床を造成）があると推察されている²⁷⁾。

産卵後の河床には卵が埋められた砂利のマウンドと、埋めるための砂利を上流側で掘り起

こしたくぼみ（ピット）の組み合わせが残る。マウンドの大きさは、長さが 60cm 前後のものから 3m を越える大きなものまでであるが、平均的には 90～150cm で産卵親魚の体長の 2～3 倍である^{11),33),27),32)}。これにピットも加えると、産卵床全体では 100～400cm 前後、平均 200～250cm に達する。マウンドの幅は 40～200cm 前後、平均 80～100cm、産卵床全体の幅もほぼ同様で、全体として楕円形で、産室の数が増えると長さが増して長楕円形となる。

同じ水系の中でも、産卵親魚の密度が高い支流では、大きなマウンドを造る傾向が見られることから、高い密度の時には他の雌による掘り返しを防ぐため、1ヶ所ですべての卵を産み付けるように多くの産室を持つ大きな産卵床を作り、密度が低いときには危険分散させるために複数の場所に産み分ける可能性があると考えられている²⁷⁾。

なお、一見産卵床と思われるものなかには卵が産み付けられていない「空掘り」や「試床」と呼ばれる疑似産卵床がある。マウンドの長径が親魚の体長より短いこと、上流側のピットの長径が同じように短いことや、ピットがすり鉢状で上流側への広がりがないなどの特徴を持つ。しかし、時には通常の大きさのマウンドが造られていても産卵していないものがある。このような産卵床の出現度合いについては調査例が少ないが、産卵床全体の 10%未満のことが多い²⁷⁾。

オ. 産卵床内での発育

砂利の中に産み付けられた卵は外敵から保護されて発育を続ける。産卵前の造巢行動と産卵後の埋め戻しのために、砂利を舞い上げることにより細かい粒子の砂泥や有機物片は下流に洗い流され、卵が埋められた産室付近の砂利には隙間が多くなる。この砂利層に浸透する河川水から酸素が卵に十分供給され、卵から排出される老廃物を流し去る。しかし、産卵後の降雨出水により産卵床が破壊されて卵が流失することもあり、河川形状の変化による産卵床の干出や流れの停滞により、砂利内の卵の発眼率が低下する危険性もある³³⁾。

卵の発生速度は、水温 8℃の恒温水の場合、受精からふ化までの積算温度は 450～500℃でサケより少し低い。しかし、自然界の産卵床では河川水が浸透するため水温の日変化と季節変化が大きい。一般に産卵期は河川水温が高い時期なので一気に発生が進み、12 月中旬頃にはふ化して腹部に卵黄を持った仔魚となる。このあと約 4～5 ヶ月間は卵黄を栄養源として砂利の中で過ごす。冬期間は水温が 0℃近くまで低下するため発生が滞り、卵黄を吸収した体長 30mm 前後の稚魚が産卵床の砂利の間から抜け出てきて遊泳活動を始めるのは、水温が上昇し始めた 3 月下旬から 5 月上旬にかけてである。

カ. 幼稚魚の河川生活

河川生活期の発育段階については、久保⁴⁰⁾が大まかに稚魚期、幼魚期、スモルト期の 3 期に分け、さらにそれぞれを以下に示すように発育段階毎に区分した。なお、各期幼魚の出現時期は久保(1980)による北海道南部におけるもので、各発育期に対応する尻別川産幼稚魚の体長の値¹⁰⁾を付記して整理した。

稚魚期

稚魚前期： 産卵床の中に潜む時期で、卵黄を持つ。体長（尾叉長）は 20-30mm。

稚魚後期： 卵黄が吸収し、浮上して遊泳生活に移行した後、初生鱗が出現するまでで、

体長は 30-45mm。

幼魚期

幼魚初期： 5月から7月にかけて、浅い淵や平瀬の岸近くに群泳する時期で、体長は40-60mm。

幼魚中期： 7月から9月にかけて、体成長が著しく行動も活発な時期で、平均体長は60-80mm。

幼魚後期： 9月後半から10月末にわたる時期で、相分化が明らかとなる。体長の範囲は拡大し、大きいものは100mmを越すが小型のものは60mm前後にすぎない。

越冬期： 11月から翌年3月初めまでの水温が5℃以下となる時期で、行動の上でも体内の生理面でも停滞が生じ、成長もみられない。

スモルト期

スモルト前期： 3月から4月上旬頃までで、背鰭の黒化がやや目立ち始め、鱗がはげやすくなることが特徴的で、パーマークは外観上薄いグアニン層の下にはっきり認められる。

スモルト中期： 4月中・下旬のころで、外観上光の当り方でパーマークはなお認められるが、グアニン層はかなり厚くなり銀白の度合が強まり、背鰭頂部の黒化も著しく、側線部、尾鰭、尻鰭末端の薄桃色もかすかとなる。

スモルト後期： 4月下旬から5月中・下旬にわたり、外観上完全な銀白化を呈し、背鰭頂部は真っ黒となり、側線部や尾鰭・尻鰭の薄桃色は痕跡をとどめなくなる。行動面では、スモルト前期には群れの密度はあまり高くないが、後期にはかなり強い集群性を示すようになり、抗流性は正から負へと変わる。スモルトの体長は100mmから140mmの範囲で、越冬期明けから降海までの間に急激に成長する。

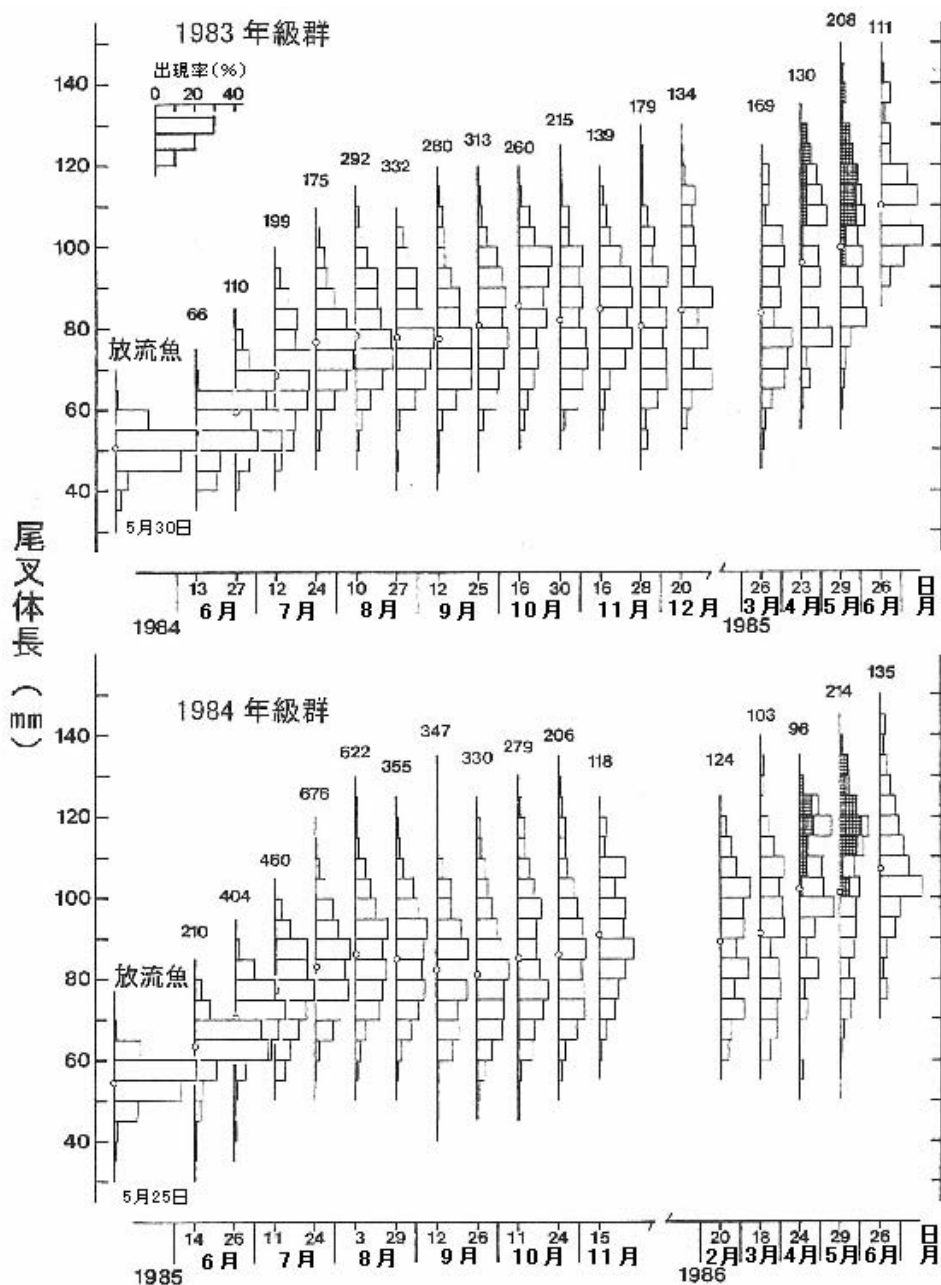
a. 発育に伴う生息環境の変化

・成長の季節変化 河川生活期サクラマス幼稚魚の成長は、成育場の魚の分布密度や餌生物量のような生物的要因と、水温を初めとする非生物的な成育環境の影響を受けて季節的に変化する(図II-11)¹⁰⁾。

尻別川支流目名川でのサクラマス幼稚魚の成長を季節別にみると、5月から7月までの2~3ヶ月間は急激に成長するが、その後は平均値でみる限り成長が停滞して個体差が拡大するにとどまる。北海道南部の河川では当歳魚の雄の中で、7月下旬までに体長7cm以上に成育したものはこの年の秋に成熟する可能性を持つようになる⁴¹⁾。いったん成熟の引き金がひかれたものはスモルト化することなく、一生河川に残留することになる。

水温5℃以下となる晩秋から翌春までは越冬期に入りすべての活動が停滞する。越冬期にも少なからず餌をとるもののエネルギー転換率が低く、体の脂質含量は著しく低下し⁴²⁾、肥満度が最低となり⁴³⁾、成長はまったく認められない。

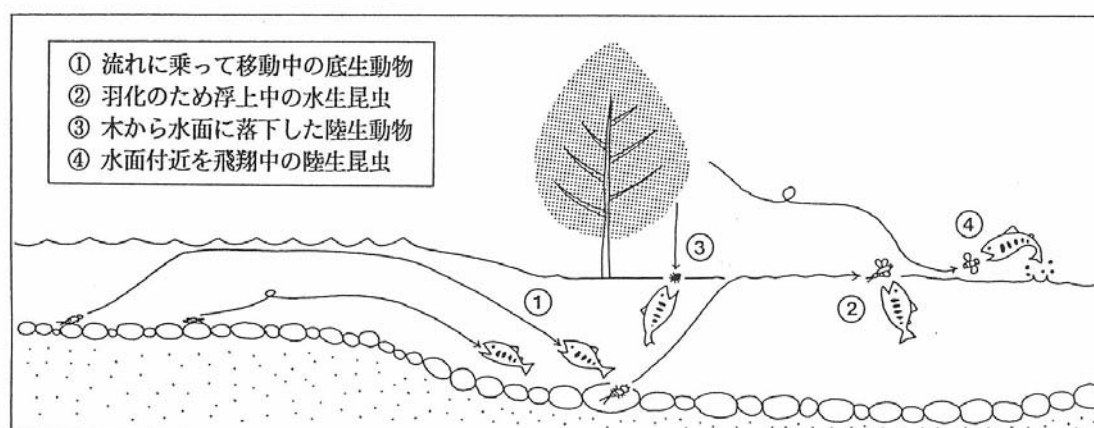
春の雪解けが始まる3月以降になると、再び採餌活動が活発化して急激に成長する。この時期には大型群の中に体色の銀白化、「つまぐろ」と称する背鰭・尾鰭先端の黒化、肥満度の低下など、スマルト化（銀毛化変態）の様相を帯びたものが出現してくる。これと並行して海水適応能も高まる^{40),44)}。降海時期までにスマルト化できる最小サイズ10cmに達することができなかった小型魚はさらに1年間川に残留することになる。



図II-11 尻別川支流目名川中流域に生息する同じ年に生まれたサクラマス幼魚の体長組成の季節変化

各調査日の平均値を白丸で示した。4月から5月の間の黒っぽい部分は降海型幼魚（スマルト）を示す。上の数字は採集尾数¹⁰⁾。

・食性の季節変化 河川に生息する魚類の多くは、河床に生息する底生動物（主に水生昆虫類）を主要な餌として利用する。サクラマス幼魚は基本的にこれら小動物が流れ下りるところを待ち受けて採餌する。季節によっては陸生落下昆虫や岸のよどみの中の小動物をも利用する（図Ⅱ-12）。



図Ⅱ-12 河川生活期サクラマス幼魚の餌のとり方

河川生活期のサクラマス幼魚は流下動物を無選択に餌として利用することが知られている⁴⁵⁾。この習性はサケ属魚類にとって一般的な傾向であり^{46,47)}、越冬期にみられる食性の変化を除けば、流下動物がサクラマス幼魚にとって主要な餌料源となっている。尻別川支流の目名川における稚魚の浮上期から翌春の降海期までの流下動物量の季節変化をみると、春から夏にかけて急激に増加するが、9月から11月にかけて顕著に減少し、初冬から春にかけては厳冬期の2月を除けば比較的流下量が多い（図Ⅱ-13の上）。春から夏にかけての流下量の増加は各年とも比較的類似した変化を示すのに対し、冬から春の間は年変化と月変化が大きく、冬期間の流下は気象条件や水理条件などに影響を受けやすい¹⁰⁾。

流下動物の春から夏にかけての増加時には、個体数ではユスリカ類が大部分を占める。5～6月には幼虫が多いが、7～8月には蛹と羽化中の個体が急激に増える。しかし、これらは主に小型個体からなるため、重量組成でみるとこの時にはカゲロウ類や陸生動物の占める比率も高く、この季節には多様な流下動物相が形成される。

一方、冬から春の降海期にかけての流下量の増加時にも、個体数、湿重量ともにユスリカ類が大部分を占める。この時期にはカゲロウ類の流下量も増加する。ユスリカ類の流下移動が減少する9月から11月にかけては、ほかの水生昆虫類の流下も少ないため餌料環境が悪化する。この時、相対的な比率が高まるのは陸生動物であるが、11月にはこれも減少して年間を通して個体数では最低の水準となる。

流下動物調査と同じ場所で採集されたサクラマス幼稚魚の採餌活動の季節変化をみると、5月から7月にかけて活発化し、特に7月に胃内容量指数のピークが生じる（図Ⅱ-13の下）。しかし、8月には急激に低下し、11月には最低となる。冬期間も採餌活動は低調で

あるが少なからず餌を摂っていて、時には体重の2%前後の餌が胃の中にみられることもある。そして、スモルト化を前にした3月以降に再び活発化して降海期を迎える。

夏から秋にかけての胃内容量指数の急激な低下は、すべての調査年に共通してみられた¹⁰⁾。8月の流下動物量が高い水準にあるにもかかわらず、この時期に低下が生じた要因としては、6月から7月にかけて急激に成長したサクラマス幼魚の現存量（総体重量）の増加による相対的な餌料環境の悪化と、夏季の高水温による生理的な影響を受けた採餌活動の低下が組み合わされた結果と思われる。同様の現象は本州東北地方の河川⁴⁸⁾やサハリンの川⁴⁹⁾でも観察されている。9月以降は、さらに流下動物量も減少してしまうため、餌料環境が一層悪化する。

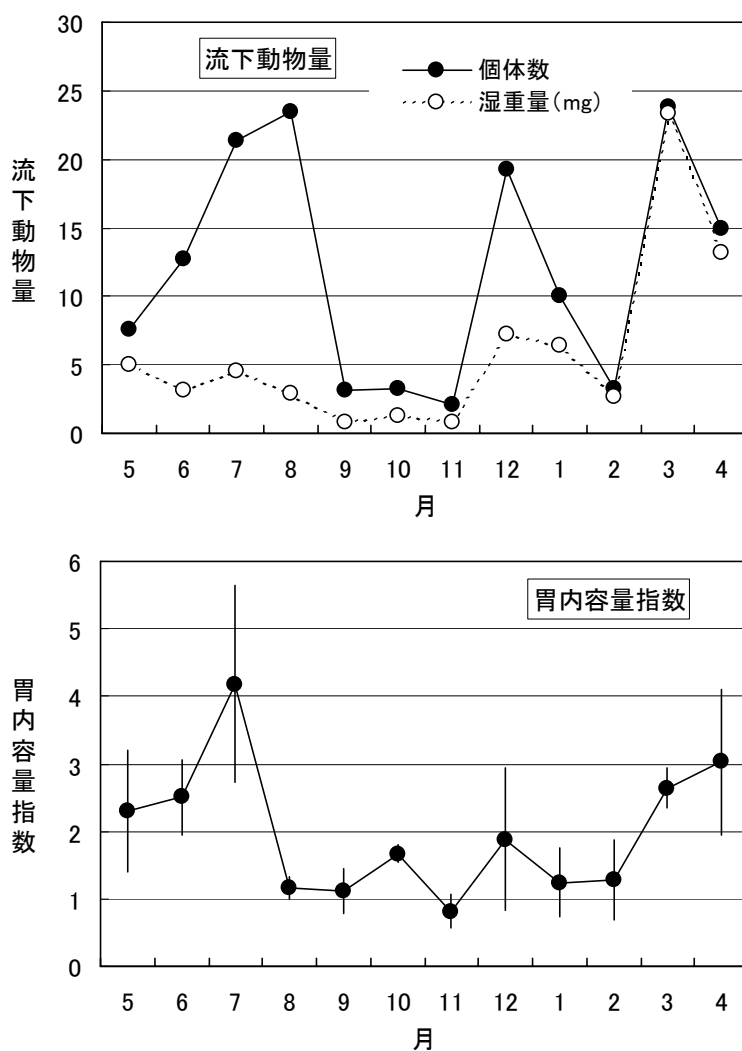
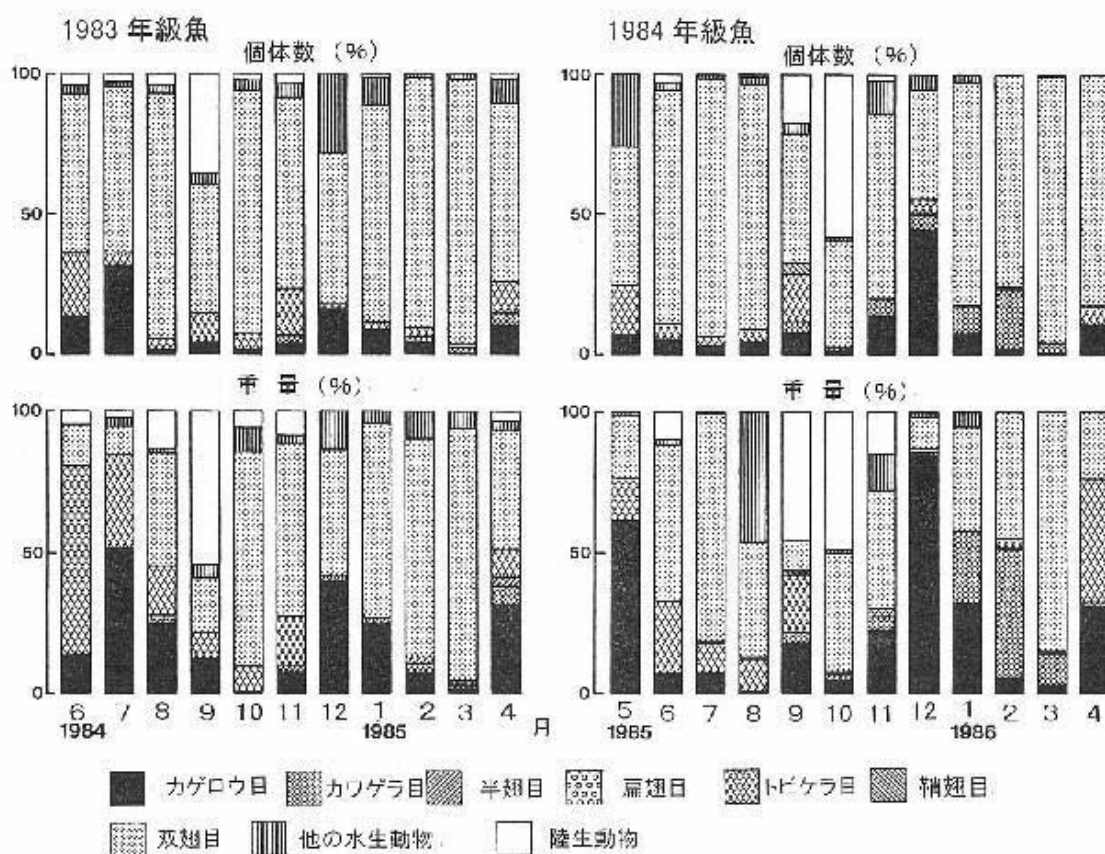


図 II-13 尻別川支流目名川における単位流水量 (1m³) 当たりの流下動物量とサクラマス幼魚の胃内容量指数 (平均値と標準偏差範囲) の季節変化

$$\text{胃内容量指数} = (\text{胃内容量物重量} / \text{魚体重}) \times 100^{10)}$$

サクラマス幼魚が採餌した生物の季節変化を調べたところ（図Ⅱ-14）、最も活発に採餌する5～7月には、マダラカゲロウ主体のカゲロウ類、大型のトビケラであるヒゲナガカワトビケラ、シマトビケラそしてその羽化中の蛹、さらに小型のユスリカやガガンボの幼虫・蛹・羽化中の個体からなるハエ目昆虫が加わり、出現種類からみても餌生物のサイズからみても多様な水生昆虫類が利用されている。8月には、カゲロウ類、トビケラ類が減少してハエ目昆虫の比率が高まる。この他にはヒル、巻貝、他魚種の稚魚なども摂られている。



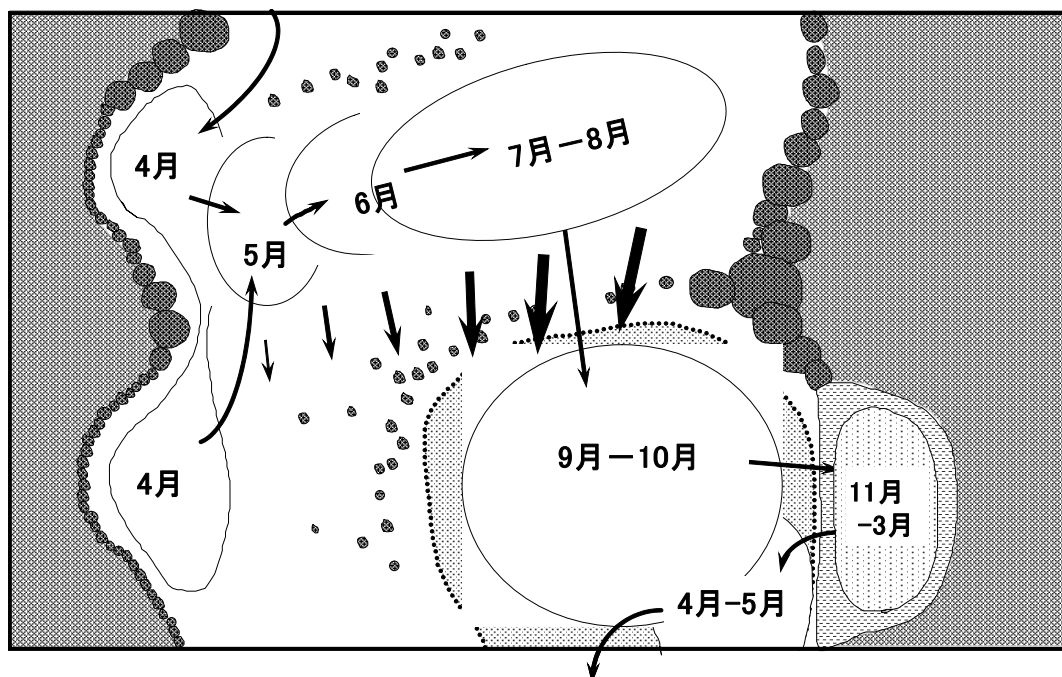
図Ⅱ-14 サクラマス幼魚の胃内容物組成の季節変化（尻別川支流目名川中流域）¹⁰⁾

9月には、カゲロウ類は小型のコカゲロウとヒラタカゲロウが利用されるだけとなる。流下動物量が急激に減少し全体に採餌量が低下するこの時期には、陸生動物の占める割合が高まり、アリ、小型のハチ、アブラムシ、アワフキ、小型の甲虫類などが利用され、昆虫以外では小型のクモ類も出現する。

10月以降、翌春までは再び水生昆虫類が主体となる。冬期間にはユスリカ類が個体数で多くを占め、重量的にはマダラカゲロウ主体のカゲロウ類が多くなる。1～3月にはクロカワゲラ幼虫とその羽化中の個体も多食される。そして4月には再び胃内容物が多様化し、カゲロウ類、カワゲラ類、トビケラ類がその種類数を増す。

・幼稚魚の生息域の移動 サクラマス幼稚魚は、成長により、そして季節による環境変化

によっても生息場所を変える。北海道日本海側の河川の幼稚魚は、春から夏にかけて大型化するにしたがって、緩やかな流れの岸寄りから流心近くに採餌場所をシフトさせる。秋から初冬までは緩やかな流れの深みを選択し、そして越冬期には岸の窪みの中などに潜む（図Ⅱ-15）⁵⁰⁾。



図Ⅱ-15 河川生活期サクラマス幼魚の浮上から翌春の降海までの主要な住み場の季節変化
図中の下向きの線は太さで流速を示す。夏季の生息場は日中のもので、夜間は水際や淵の中（破線で囲まれたところ）に移動する⁵⁰⁾。

以下に尻別川支流目名川で観察した結果¹⁰⁾をもとに各発育段階の生息環境をみてみる。

後期稚魚期： 卵黄を吸収した体長 30mm 前後の稚魚が産卵床の砂利の間から抜け出てきて川の中で泳ぎ始めるのは、3月下旬から5月初めにかけてである。融雪増水の早い流れによって産卵場付近から下流に向け押し流され、平水位に戻る頃には河川全域に広く分布している。その生息環境は岸寄りの流れのゆるやかな浅い所で、稚魚は小さな群をなして泳いでいる。天然産卵床からの浮上直後のサクラマス稚魚の分散移動については、直接観察することが難しいため不明の点が多いが、卵を埋没した人工産卵床からの稚魚は積極的に下流に向けて移動することが観察されている⁵¹⁾。

人為的に放流したサクラマスの初期の分散移動は数多く観察されており、① 放流後きわめて短期間のうちに主に下流に向けての基本的な移動を終えること^{52),53)}、② 水理条件など放流河川がある環境をもつ時に放流点から上流に向かう魚の多くみられること^{54),55),56),57)}、③ いったん降下した魚の中にも支流を含めた上流へ向かう個体が多くみられること^{52),58)}、④ 放流点近くに定着した魚や上流に向かう魚は降下魚に比べ大型であること^{59),60)}、⑤ 先に

放流した魚の定着率が高く、先住優位の傾向がみられること^{52),61),59),57)}、などがこれまでに明らかにされている。

浮上後の稚魚の基本的な分散と定着はきわめて短い間（数日間）の夜間を中心とした移動で終結する。この時の分散範囲は広く、時には10kmを越すこともあるが、河川勾配が緩やかとなるに従い徐々にとどまるようである。

浮上直後の大きな分散移動の後には、分布密度を調節するための小規模の移動が昼夜を問わず起きるがこれも数週間で終結し、浮上から1カ月後の5月下旬ごろまでには強い定着性を持つに至る。基本的には稚魚期から幼魚期に移行した個体から順次定着生活に移行する。

サクラマスの場合、1年目の春には海水適応能が備わっていないため⁶²⁾、サケやカラフトマスの稚魚のように降海するものはいない。浮上時前後の外部栄養への移行時に採餌機能はすでに高い能力を備えていると考えられるが、縄張り形成にみられる個体間の社会的関係や流れの中での生活が可能な遊泳能力は、初生鱗の形成される体長45mmから55mmとなる頃に強まり、発育段階は稚魚期から幼魚期へ移行する¹⁰⁾。

幼魚前期・中期： 幼魚期に移行すると定着性が強まり、成長とともに流れの早い流心付近に生活の場を移して行く。ある河川断面でみた場合には、河川の流速と流下動物量の間にはほぼ正の相関があることが確かめられていることから、流れの中で待ち受けて餌をとるサクラマス幼魚にとっては、早い流速の所に移動するほど有利になる。しかし、高流速のところは餌を発見しにくく、見つけた餌を捕捉しにくい。このため、採餌するところが流れの速い所でも、待ち受けるところは河床に近い比較的低流速の所である。

幼魚後期： 9月から11月中旬にかけて、水温が15℃前後から7~8℃に低下する時期には、それまでの瀬あるいは比較の流れの早い淵の流心の生活から、緩やかな流れの深みでの生活に移行する。この移動は、秋季の流下動物量の減少に対応して、エネルギー消費を少なくするという低コストの採餌法に転換するための住み場の変更として生じる。水温の低下とともに表層の流下動物の利用度合は低下し、底層で採餌する形態に変化する。

それまで定着していた場所の周囲に十分な大きさの深みがある場合はほとんど移動することなく、大きな淵の中で定位する場所を変えるだけのこともある。しかし、越冬期を前にしたこの季節には採餌要求量がきわめて高いことから、魚の分布密度が高い時には意外に大きな移動（秋の移動）を行うこともある。

越冬期： 水温が5℃以下となる11月下旬から翌春の3月中旬までの約4カ月間の越冬期の生活場所は、代謝を抑えて生活することが可能な、流れがきわめて緩やかで光の差し込まない暗い場所（河岸のえぐられたくぼみの中や草のしげみの中など）である^{43),63),64)}。

尻別川における数多い越冬期幼魚の採集調査の時に、高い密度で分布していたのは、水温が0℃近くまで低下する通常の冬季の水温条件の所で、越冬に適した環境が保持されている所であった。基本的には低水温の場所で代謝量を低下させて越冬していると考えられる。

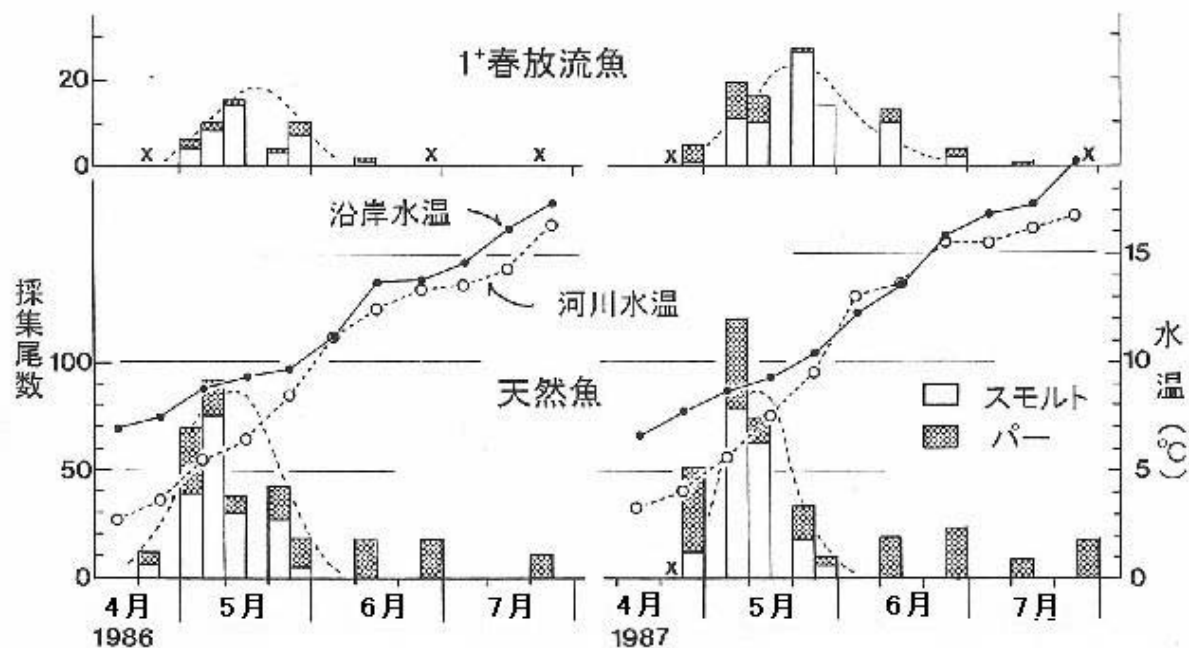
サクラマスでは越冬期を前にした移動を直接追跡した調査はなく、移動距離は明確にされていない。しかし、調査点の中に適切な越冬環境を持つ場合は、12月以降翌春まで高い分布密度が保たれた例もあることから⁶⁵⁾、適正な密度で成育環境が良ければ、魚は大きな移動に

よるリスクを避けると考えられる。サクラマスは越冬場所に向けての移動は、基本的には上流から下流の穏やかな勾配の地点に向けての移動が中心となる。

スマルト期： 3月下旬の雪解けが始まる頃、サクラマスは再び流れに出て餌をとり始める。北海道南部では、3月末より4月中旬に至る間、河川の上流や中流においてスマルトの採捕される場所は、主として瀬が岸の近くで流速が弱まった部分や、淵の上手のやや脇の部分である。そして、早春の前期スマルトはかなり強い抗流性を有するが、スマルト化の進行とともに群の密度が高まり、旋回遊泳型を経て降下移動型へと変化する⁶⁾。

スマルトの降海実態は、融雪増水期と重なることや、河口域は川幅が広く採集が困難であるためほとんど明らかにされていない。降下魚の採捕が比較的容易な尻別川支流の目名川下流域で調べた2カ年の結果を図Ⅱ-16に示す。

天然魚（無標識）のスマルトは4月下旬に目名川下流域に出現し始め、5月になって急増する。5月上旬の後半から中旬にかけて再捕魚に占めるスマルトの比率が高まることから、この時期が降海のピークと判断される。5月下旬には採集数が減少し、パーの比率も高まったことから、天然魚のスマルト降海の終期は5月末とみなされる。この河川に遡上した親魚由来のスマルト放流魚は、1987年春のように天然魚に比べ降下時期が少し遅れる傾向を持つことがある。天然スマルトの降下時期の河川水温は4~10℃に上昇する時である。この時期は沿岸水温が10℃に達するところでもある。



図Ⅱ-16 尻別川支流目名川下流域における降海型サクラマス幼魚（スマルト）の出現時期（ヒストグラム）と河川及び沿岸域の水温変化¹⁰⁾

キ. 降海後の生活

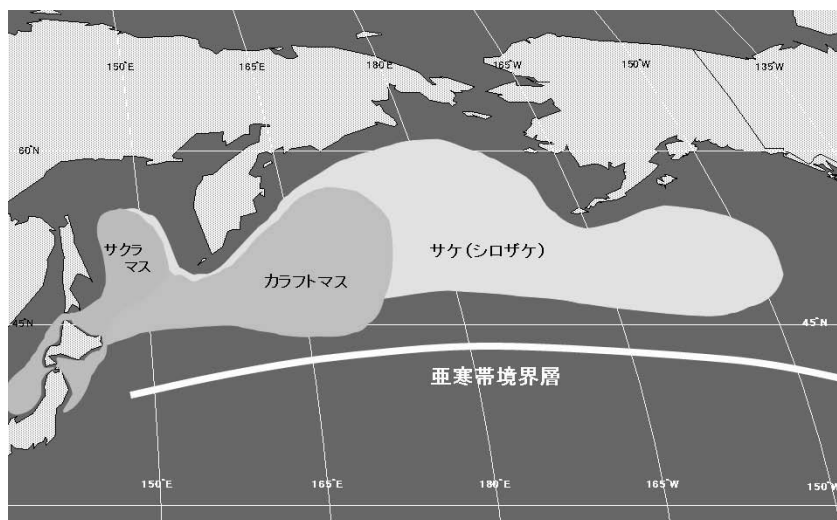
サクラマス幼魚の降海時期は南方地方で早く、北方地方で遅いことが知られている¹⁾。降海の盛期は本州では4月、北海道日本海側で5月、オホーツク海および太平洋側で6月である。沿岸で採捕されるころの表面水温は、主に8～12℃で、14～15℃に上昇するころには沿岸域から姿を消す。

北海道の河川から降海した幼魚期の回遊については、津軽海峡に注ぐ汐泊川と渡島半島東岸の鳥崎川からの幼魚は太平洋側を西に向かうこと⁶⁷⁾、日本海区北部地区の風連別川に放流された池産サクラマスの幼魚が、北上回遊後に宗谷沿岸と枝幸沿岸に回遊することから⁶⁸⁾、北海道西岸に降海した幼魚は日本海沿いに北上し、津軽海峡沿岸を含む太平洋側の川からのものは太平洋を東に向かうと考えられている。本州の川から降海して北上回遊してきた幼魚もこれらに合流し、越夏海域のオホーツク海に向けて北海道周辺海域を北上回遊する⁶⁹⁾。

海洋での成熟度の経時変化や、海洋生活期の未成魚を対象にした標識放流魚の再捕までの期間から、日本海で漁獲対象となるサクラマスの海洋生活年齢は、ほとんど1年であると推定されていた¹⁾。スマルト放流魚の標識放流が始められ、日本系のサクラマスは海洋生活1年で母川回帰することが確かめられた¹⁰⁾。

海洋分布と回遊については、日本海の沖合での調査船による標識放流試験結果にもとづいて想定図が作成された¹⁾。しかし、サクラマスの再生産河川を持つ広範囲の地域からの魚群が混在しているため、それらを明確に分離する情報は当時きわめて少なく、日本系サクラマスが降海後に1年間を過ごすところについても、1960年代初めまでほとんど分からなかった。

放流河川を識別できる標識を付した幼魚が放流されるようになり、回遊途中での再捕結果から河川ごとの回遊ルートや成長様式などが明らかにされてきた^{67),70),68),71),69)}。遠くアラスカ湾まで回遊する日本産サケや、日付変更線付近まで回遊するカラフトマスに比べ、サクラマスの海洋での生活域は狭く、オホーツク海の中と北日本の沿岸域に限られている(図II-17)。



図II-17 日本系サケマス3種の沖合海洋分布想定図

オホーツク海で夏を過ごしたサクラマスは、水温が低下する 10～11 月には越冬場所である南方に向けて移動し始める。この時の大きさは 500g～1kg とまだ小型であるが、すでに河川毎の回帰サイズに対応した大きさの差が生じている⁶⁹⁾。南下回遊時には北海道沿岸で終漁期を迎える時期のサケ定置網で混獲されるようになる。これ以降翌春に母川回帰するまで半年近くは沿岸漁獲の対象となり続ける。

日本産サクラマスの主要な越冬場所は、津軽海峡周辺であることが知られてきたが、同一河川産のものの中には、同じ時期に本州から北海道にかけて広範囲な海域で越冬していることも確かめられており、多種多様な回遊をしていることが分かりつつある。

河川内では水生昆虫主体の無脊椎小動物が主要な餌だったが、降海後は魚食性が強まり、イカナゴ、マイワシ、カタクチイワシ、ホッケなどその場所に分布する魚類を無選択に利用するようになる。この他に大型の端脚類やオキアミ類も重要な餌生物となることがある(72),73),74),75),76),77)。

(文献)

- 1) 待鳥清治・加藤史彦. 1985. サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の産卵群と海洋生活. 北太平洋漁業国際委員会研報, (43): 1-118.
- 2) 松原弘至. 1982. ヤマメ・アマゴの分布の人為的攪乱. 淡水魚 増刊 (ヤマメ・アマゴ特集) : 87-91.
- 3) 田子泰彦. 2002. サクラマス生息域である神通川へのサツキマスの出現. 水産増殖, 50(2): 137-142.
- 4) Yamazaki, Y., N. Shimada, and Y. Tago. 2005. Detection of hybrids between masu salmon *Oncorhynchus masou masou* and amago salmon *O. m. ishikawae* occurred in the Jinzu River using a random amplified polymorphic DNA technique. *Fisheries Science*, 71: 320-326.
- 5) 加藤文男. 1970. 日野川にそ上するサクラマスについて. 福井県博物同好会会報, 17: 5-8.
- 6) 木曾克裕・笠原恵介. 1990. 北上川水系およびその付近の河川に溯上するサクラマスの生物学的特徴. 東北海区水研研報,(52): 1-7.
- 7) 小池利通. 2000. 加治川におけるサクラマスの遡上速度と時間帯. 新潟内水面水試研報, (24): 10-18.
- 8) 小池利通・佐藤貴弘. 2002. 三面川におけるサクラマス親魚の捕獲及び遡上について. 新潟県内水面水産試験場研報, 26: 5-14.
- 9) 佐野誠三. 1969. 北海道河川溯上マス調査記録. さけ・ますふ化場研報, (23): 29-44.
- 10) 真山 紘. 1992. サクラマス *Oncorhynchus masou* (Brevoort) の淡水域の生活および資源培養に関する研究. さけ・ますふ化場研報,(46): 1-156.
- 11) 長内 稔・大塚三津男. 1967. サクラマスの生態に関する研究 I. 遡河サクラマスの形態と産卵生態について. 道立水産孵化場研報, (22): 17-32.
- 12) 真山 紘. 1990. サクラマス生態ノート. 魚と卵, (159): 7-21.
- 13) 田子泰彦. 2000. 神通川と庄川におけるサクラマス親魚の遡上生態. 日本水産学会誌,

- 66(1): 44-49.
- 14) 広井 修 1988. 天然溯上サクラマス親魚の性成熟と長期蓄養試験. 昭和 62, 63 年度マリーオンランチング計画プログレス・レポート サクラマス(8): 1-8, 北海道さけ・ますふ化場.
 - 15) 小池利通・岩橋正雄. 1989. サクラマス親魚の長期蓄養について. 新潟県内水試研報, 15: 25-30.
 - 16) 小池利通. 1999. サケ稚魚池を利用した春季サクラマス親魚の蓄養. 新潟内水試研報, 23: 23-29.
 - 17) 野村哲一. 1984. サクラマスの生理学的研究-I 筋肉内粗脂肪量について. さけ・ますふ化場研報, (38): 33-41.
 - 18) Edo, K., and K. Suzuki. 2003. Preferable summering habitat of returning adult masu salmon in the natal stream. *Ecological Research*, 18: 783-791.
 - 19) Banks, J. W. 1969. A review of the literature on the upstream migration of adult salmonids. *J. Fish Biol.*, 1: 85-136.
 - 20) 加藤精一. 1935. 阿賀野川鹿瀬魚梯に就て. 陸水学雑誌, 5(2): 37-45.
 - 21) 米山洋一・渡辺勝栄・内田建哉・富田政勝・関 泰夫・星野正邦・傳田正利・東 信行. 1999. 電波を利用したサクラマスの追跡調査. 新潟内水試研報, 23: 1-9.
 - 22) 真山 紘. 2002. サクラマス親魚の産卵期における遡上の日周変動. さけ・ます資源管理センター研報, 5: 21-26.
 - 23) 佐野誠三. 1964. サクラマスの生態と繁殖保護. 魚と卵, (104): 1-7.
 - 24) 真山 紘. 2005. サクラマス生態ノート パート 2 さけ・ます資源管理センター技術情報 (魚と卵), 171: 15-19.
 - 25) 大熊一正・真山 紘. 1985. サクラマスの成長と鱗相に関する研究. 2. 1982 年に回帰したスマルト放流魚の鱗相と成長. さけ・ますふ化場研報, (39): 17-25.
 - 26) 下田和孝・内藤一明・中島美由紀・佐々木義隆・三坂尚行・今田和史. 2003. サクラマスのスマルトサイズと関連した海洋生活期の生残および成長. 日本水産学会誌, 69(6): 926-932.
 - 27) 杉若圭一・竹内勝巳・鈴木研一・永田光博・宮本真人・川村洋司. 1999. 厚田川におけるサクラマス産卵床の分布と構造. 道立水産孵化場研報, (53): 11-28.
 - 28) 杉若圭一・川村洋司・竹内勝巳・鈴木研一・永田光博・宮本真人. 1994. 厚田川におけるサクラマス天然産卵量と生残率. 魚と水, (31): 75-82.
 - 29) Smirnof, A. I. (スミルノフ, A. I.) . 1962. シーマ *Oncorhynchus masu* (Brevoort) の繁殖の生態. (日本語訳; ソ連北洋文献集, 64: 54-60)
 - 30) Gritsenko, O.F. (グリツェンコ, O.F.) . 1973. 北サハリンのサクラマスとギンザケの生物学. (日本語訳; さけ・ます関係海外文献集(2): 242-277, 農林水産技術会議)
 - 31) 河村 博. 1983. サケ・マス保護水面の調査 一日高地方のサクラマス. 魚と水, (21): 1-8.

- 32) 卜部浩一・村上泰啓・中津川 誠. 2004. サクラマス産卵環境特性の評価. 北海道開発土木研究所月報, 613: 32-44.
- 33) 青山智哉・畑山 誠 .1994. 見市川におけるサクラマス天然産卵床について. 魚と水, 31: 71-73.
- 34) 柳井清治・永田光博・積丹川共同調査グループ. 1996. 河川改修がサクラマス *Oncorhynchus masou* (BREVOORT)の産卵環境に及ぼす影響. 砂防学会誌, 49(4): 15-21.
- 35) 柳井清治・福地 稔・長坂 有・佐藤弘和. 1994. 山地溪流におけるサクラマス産卵床の分布と河床礫組成. 日林北支論, 42: 184-186.
- 36) 宇藤 均. 1978. サクラマスの産卵とヤマベの役割. 淡水魚, (4): 136-139.
- 37) Koseki, Y., and K. Maekawa. 2000. Sexual selection on mature male parr of masu salmon (*Oncorhynchus masou*): does sneaking behavior favor small body size and less-developed sexual characters? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 48: 211-217.
- 38) Kanidief, A. N. (カニディエフ, A. N.). 1964. シーマ (*Oncorhynchus masu* (Brevoort)) の産卵および卵の発生の条件. (日本語訳 ; ソ連北洋文献集, 61 : 36-42)
- 39) Smirnov, A.I. (スミルノフ, A.I.) . 1975. サクラマスの生物学 (主として生殖と生長). (日本語訳 ; さけとます, (35): 40-48)
- 40) 久保達郎. 1980. 北海道のサクラマス生活史に関する研究. さけ・ますふ化場研報, (34) : 1-95.
- 41) 宇藤 均. 1976. サクラマス *Oncorhynchus masou* Brevoort の降海型と河川残留型の分化機構に関する研究 1. 早熟な河川残留型の体生長と性成熟. 北大水産彙報, 26(4): 321-326.
- 42) 野村哲一・真山 紘・大熊一正. 1988. サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の生理学的研究-II 淡水生活期における脂質含量の変化. さけ・ますふ化場研報, (42) : 49-58.
- 43) 真山 紘. 1995. 越冬時サクラマス幼魚の生活と河川環境. 魚と卵, (164): 33-40.
- 44) 伴 真俊・笠原 昇・山内皓平. 1987. 池産サクラマス1年魚の銀化に伴う生理的变化. 道立水産孵化場研報, (42): 27-35.
- 45) JIBP-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. p. 1-49.
- 46) 小林哲夫. 1967. サケマス稚魚の摂餌について. 魚と卵, (123): 21-23.
- 47) 埴山雅秀. 1986. サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum) の初期生活に関する生態学的研究. さけ・ますふ化場研報, (40): 31-92.
- 48) 木曾克裕・熊谷五典. 1989. 三陸地方南部大川水系における河川生活期サクラマスの食物の季節変化. 東北水研研報, (51): 117-133.
- 49) Krihtin, M. L. (クリフチン, エム・エリ) . 1962. シーマの河川生活期に関する資料. TINRO 研報, (48), (日本語訳 ; ソ連北洋文献集, 77: 1-68)
- 50) 真山 紘. 1993. サクラマスのスマルト放流に関する生態学的検討 -河川の自然環境とサクラマス資源-. 魚と卵, (162): 9-18.

- 51) 永田光博・坂本博幸. 1989. サクラマス卵放流について. 魚と水, (26):12-21.
- 52) 田中哲彦・石田昭夫・松川 洋・石川嘉郎・薫田道雄. 1971. 人工ふ化サクラマス稚魚の放流に関する研究-1 報 目名川とその支川における分散と定着についての観察. さけ・ますふ化場研報, (25): 1-17.
- 53) 永田光博・宮本真人・外崎 久. 1984. 河川に放流した池産サクラマス幼魚 *Oncorhynchus masou* (Brevoort) の個体群動態. 道立水産孵化場研報, (39): 1-17.
- 54) 石田昭夫. 1967. 小川のヤマベ (*Oncorhynchus masou*) の分布移動および生息数についての一観察. 北水研研報, 33(1): 1-8.
- 55) 小坂 淳・石田昭夫. 1969. 小川におけるサクラマス *Oncorhynchus masou* 幼魚の生態に関する一知見. 北大水産彙報, 20(2): 65-74.
- 56) 石田昭夫・小坂 淳・前川光司. 1971. 小川におけるサクラマス幼魚 *Oncorhynchus masou* の生態に関する一知見. 補遺. さけ・ますふ化場研報, (25): 29-34.
- 57) 大熊一正・佐々木正吾・佐藤行孝. 1980. 人工ふ化サクラマス稚魚の河川放流に関する研究-8 報 放流条件を異にした場合の分散、定着に関する二、三の観察. さけ・ますふ化場研報, (34): 97-103.
- 58) 松川 洋・石田昭夫・田中哲彦. 1971. 人工ふ化サクラマス稚魚の放流に関する研究-2 報, 目名川支流三之助沢川における分散と定着についての観察. さけ・ますふ化場研報, (25): 19-27.
- 59) 石田昭夫・佐々木正吾・佐藤行孝. 1979. 人工ふ化サクラマス稚魚の河川放流に関する研究-7 報, 放流時刻および先住者が定着に及ぼす影響. さけ・ますふ化場研報, (33): 1-6.
- 60) 本多信行・片岡哲夫・星野正邦・網田健次郎. 1981. 河川勾配が急な水域でのヤマメの分散と定着についての観察. 新潟内水試研報, (9): 1-9.
- 61) 石田昭夫・田中哲彦・幸内憲六・薫田道雄. 1973. 人工ふ化サクラマス稚魚の河川放流に関する研究-4 報 目名川とその支流における分散と定着についての観察 -1971~1972年の結果-. さけ・ますふ化場研報, (27): 1-10.
- 62) 大池一臣. 1983. サクラマス稚魚の塩分抵抗と Chloride Cell の果す役割. 養殖研研報, 4: 31-39.
- 63) 河村 博・村上 豊・鷹見達也・小林美樹・工藤博則・長江真樹・山内皓平 (1994): 秋放流したサクラマス幼魚の河川生活様式. 魚と水, (31): 205-211.
- 64) 鈴木研一・永田光博・中島美由紀・大森 始 (2000): 北海道北部河川におけるサクラマス幼魚の越冬時の微生物場所とその物理環境. 道立水産孵化場研報, (54): 7-14.
- 65) 真山 紘・大熊一正・野村哲一. 1982. 河川滞留期サクラマス幼魚の生態調査 (1984年度の結果). 昭和56年度マリーンランニング計画プログレス・レポート サクラマス(2): 60-69, 北海道さけ・ますふ化場.
- 66) 久保達郎. 1976. サクラマス幼魚の河川生活期における移動習性. 生理生態, 17(1,2): 411-417.
- 67) 久保達郎. 1979. サクラマス幼魚 (スモルト) の標識放流試験の結果の概要について. さ

けとます, 20(35): 52-54.

- 68) 宮本真人・平野和夫・大久保進一・浅見大樹. 1994. 信砂川および風連別川に放流したサクラマスの回遊と回帰. 魚と水, (13): 227-231.
- 69) 真山 紘・小野郁夫・平澤勝秋. 2005. 北海道の河川に放流された標識サクラマスの海洋における回遊生態. さけ・ます資源管理センターニュース, No.14: 1-9.
- 70) 黒川忠英・小島 博・中島幹二. 1987. 池中継代飼育サクラマスの回遊と成長. 道立水産孵化場研報, (42): 45-52.
- 71) Naito, K., and Y. Ueno. 1995. The first recovery of tagged masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in waters offshore of the sea of Okhotsk. (オホーツク海沖合で初記録された標識サクラマス). 道立水産孵化場研報, (49): 59-62.
- 72) 加藤史彦. 1983. 新潟県および富山県沿岸におけるサクラマス幼魚の生態. 昭和 57 年度マリンランディング計画プログレス・レポート サクラマス(3): 106-115, 北海道さけ・ますふ化場.
- 73) 木曾克裕. 1994. 牡鹿半島周辺海域におけるサクラマス成魚の食性. 水産増殖, 42(4): 521-528.
- 74) 木曾克裕・竹内 勇. 1994. 牡鹿半島周辺海域におけるサクラマス幼魚の食性. 水産増殖, 42 : 351-361.
- 75) Asami, H., and H. Hayano. 1995. Feeding ecology of juvenile masu salmon *Oncorhynchus masou* in the coasts of Hokkaido with special reference to stomach contents. *Fisheries Science*, 61: 590-593.
- 76) 春日井 潔. 1999. 北海道日本海南部に回遊するサクラマス成魚の胃内容物. (短報). 道立水産孵化場研報, (53): 73-75.
- 77) 三坂尚行・真野修一. 2000. 北海道東部沿岸におけるサクラマス幼魚の胃内容物. 道立水産孵化場研報, (54): 15-22.

(2) アマゴ (サツキマス)

木曾、長良、揖斐の木曾三川に4月から6月にかけて伊勢湾から、この地方で「かわます」あるいは単に「ます」と呼ばれている降海型アマゴ(図II-18)が遡上する。

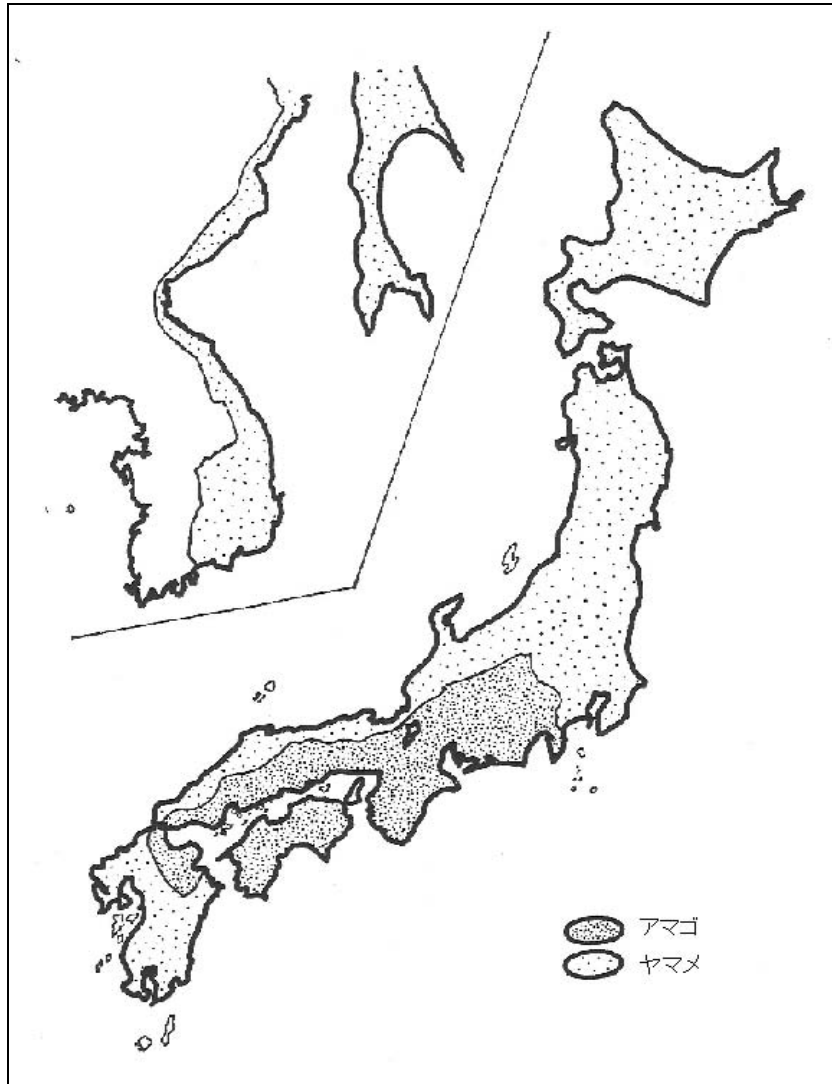
体長27~40cm、体重300~1,500gで、サクラマスより小ぶりである。北米から我が国に移殖されたイワナ属の*Salvelinus fontinalis*の標準和名がカワマスと付けられていて、紛らわしいことから、吉安(1968)¹⁶⁾はヤマトマス、加藤(1973)⁴⁾はアマゴマス、本荘(1978)²⁾はサツキマスの名称をそれぞれ提唱したが、本書では降海型アマゴまたはサツキマスと称することにする。加藤もその後サツキマスの名称を用いている¹¹⁾。サツキの花が咲く頃に海から遡上し、体側にサツキの花のような美しい朱赤点を備えるなどこの魚のイメージにふさわしいし、桜の咲くころに遡上するサクラマスに並ぶ良い名称ではなかろうか。



図Ⅱ-18 長良川に遡上した降海型アマゴ (サツキマス)

大島 (1957)¹⁵⁾ はビワマスの降海型としているが、ビワマスは琵琶湖の固有種であり、降海型アマゴにビワマスの名称を当てることは適当でない。サツキマスは諏訪湖¹⁴⁾、琵琶湖¹⁰⁾などの湖水やダム湖¹⁾でもその生息が知られており、必ずしも海まで降下しないで淡水域に留まるものもある。琵琶湖では、岐阜県産のアマゴを琵琶湖に注ぐ河川に放流するようになった1975年頃から、湖沼型アマゴが漁獲されるようになったが、体形の相違から漁業者もビワマスと区別していると言う。加藤は^{4),6),7),8),9),10)}、長良川、三重県宮川、伊勢湾、天竜川河口、児島湾、岩国沖、徳島県那賀川の各地で漁獲された降海型アマゴ、諏訪湖および琵琶湖産の湖沼型アマゴ、長良川および琵琶湖水系上流産河川型アマゴ、並びに琵琶湖産ビワマスの形態学的特長を詳細に比較検討し、降海型アマゴの形質は地域による差がなく、また、河川型および湖沼型アマゴのそれと一致するが、琵琶湖産ビワマスのそれとはかなり異なることを明らかにしている。それによると、アマゴはビワマスに比べて体高、体幅が大きく、吻端が尖り、眼径が小さい。計数形質では、幽門垂数が降海型アマゴ 32~58(平均 47.49)、河川型アマゴ 37~52(平均 43.07) に対してビワマスのそれは 46~77(平均 58.91) で、オーバーラップはあるもののアマゴのそれはビワマスのそれより少ない。鱗相にも相違が見られ、ビワマスでは隆起線が頂部まで全周するが、アマゴでは体長 20cm を越えると頂部周縁で隆起線が一部消失する。また、アマゴに特徴的な体側の朱赤点は、ビワマスでは幼魚期に見られるもののその色が薄く、成長するに従い消失してしまう。

サツキマスの本来の分布は、アマゴの分布¹⁵⁾ (図Ⅱ-19) と連動し、伊豆半島から四国までの太平洋沿岸と瀬戸内海の海域およびその流入河川に限られ、本邦特産である。ところが近年、本来の生息域でない日本海側の河川にアマゴの稚魚が放流されるケースがあって、これが降海して、日本海側でもサツキマスが漁獲されることがあり^{8),12),19)}、本来の地理的分布を乱す移殖放流は学術的に見て好ましくないと警告されている。



図II-19 アマゴとヤマメの自然分布¹⁵⁾

アマゴは、水温が14℃以下に低下する10月から11月にかけて河川の上流部で産卵し、孵化から幼魚期を河川で生活するが、生後満1年の晩秋に一部降海型が出現する。降海に先立って鱗にグアニンが沈着して銀白色に変化し、パールマークが見えなくなり、背鰭の先端部が漆黒色を帯びる（棲黒といわれる）特徴的な変態をする。これはサケ類の降海時に共通する現象で、そうした変態をしたものを銀毛あるいはスマルト（図II-20）という。スマルト化の進行には甲状腺ホルモンが関与し、特に縦方向の成長が促進され、体高が低く細長くなる。また、スマルト化に伴って海水に適応できるようになり、後期スマルト¹³⁾に進むと鱗は剥がれやすくなる。



図II-20 パー（上段）、スモルト¹⁷⁾（下段）

木曾三川の中一下流部では、水温が20℃以上になる夏季にはアマゴは見られないが、水温の低下する10月以降に上流から移動してくるものがあり、11月下旬以降にはスモルトアマゴの群れが見られるようになる⁵⁾。岐阜地方では「はくしま」あるいは「しらめ」とよばれている。スモルト化するには一定の条件があり、成長の悪いものや性成熟の始まったものはスモルト化しない。成育の良い河川では雄魚の多くが満1年で成熟するけれども、雌魚は満1年で成熟することは稀で、スモルトの多くは成長の良い雌である。満2年の成熟しない個体がスモルト化することもある。スモルトの出現率は産地あるいは系統によっても異なる。スモルト化しやすい系統では30gより小さい体重でもスモルトが出現するから、性成熟に必要なサイズに達しない小型の雄魚のなかからもスモルト化するものが現れる。スモルト化しにくい系統ではスモルトに分化する臨界サイズがより大きく、雄魚の多くはそのサイズでは成熟するからスモルト化する雄は少なく、また、雌スモルトの出現率も低くなる。山間の小溪流等成長の悪い河川では、スモルトの出現が少なく、広く深い環境でスモルト化が促進されるようである。河川を降下するにつれスモルト化が一層進み、海域に入る頃には後期スモルトになっている。海域に入る時期は早いものは11月、遅いものは2月になるが、ピークは12月頃である。中には降海を全うしないものもある。ダム湖や堰堤があればなおさらである。河川に留まったスモルトは、春には銀白色が薄れ、パー型に戻る。

海域における分布範囲は比較的狭く、多くは降下した河川の影響域の沿岸帯浅部に分布する。伊勢湾では沿岸帯に設置される定置網、コウナゴ地曳き網、船曳き網などでよく混獲されるが、沖合や外海で操業する網漁で漁獲されることはないという²⁰⁾。海域では、主にえび、かに等の甲殻類や小型の魚類を捕食し、成長するにしたがって捕食生物も大型化する。3～5月には、イワシ類やコウナゴ漁でよく混獲される。海域では、適水温と豊富な栄養により、

急速に成長し、肥大したサツキマスは海水温が 18℃を越える晩春に河口に集まり遡上を始め、20℃を越える頃には海域からいなくなる。海域で生活する期間は初冬から晩春までの数ヶ月間で、遡上時の年齢は普通生後 1 年半である。サクラマスは、多くが生後 1 年半の春から 1 年間の海洋生活を経て生後 2 年半の年齢で遡上を始める。大きさが異なるのはこのためである。12月の降海時に 30～100 g のものが 5 月に長良川を遡上する時には 200～1,100g 平均 600g (図 II-21)、およそ 10 倍になる。遡上魚の体重 (Wg) と被鱗体長 (Lcm) の関係は $\log W=3.09 \log L-1.8805$ で表され、肥満度は 13.7～22.9 平均 18.0 であった¹⁸⁾。大きなものとしては、京都大学白浜実験場に、和歌山県周三星見町沖の定置網で漁獲された全長 50cm 体重 2.3kg の標本が保存されているという。長良川では、早いものは 4 月上旬に遡上を始め、110km 上流地点に現れるのは早くて 5 月中旬であり、2.2km/日の遡上速度と計算される³⁾。長良川遡上魚の性比は雄 1 に対して雌 2～4 の割合で雌が多い。

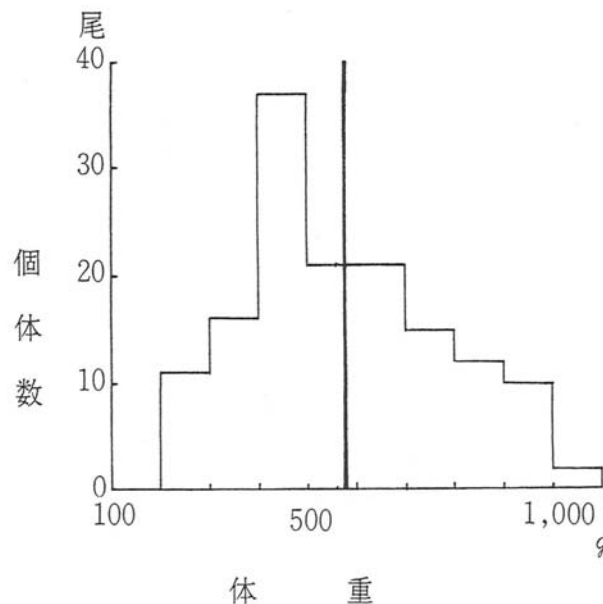


図 II-21 長良川で漁獲されたサツキマスの体重組成 (5 月上旬)¹⁸⁾
測定数 145 尾、平均体重 575g

遡上中に漁獲されたサツキマスは大半の個体が空胃であり、サクラマスと同様遡上中はほとんど採餌をしないと思われ、上流に向かうにしたがい身体が痩せ、鱗の銀白色が消失する。長良川の河口から 110km 上流の支流亀尾島川で 6 月 25 日に採捕された 5 個体の平均体重は 565g、平均肥満度 14.3、8 月 9 日に採捕された 11 個体の平均体重は 372g 平均肥満度 13.9 であった¹⁸⁾。

夏季以降上流部の淵で生活するが、その間成長は見られず、産卵期には銀白色は完全に消失し、婚姻色を呈する。産卵にはサツキマスの雌雄がペアリングする場合でも、河川型の雄がそれに参加することが多い。産卵後殆どの個体が斃死する。

(文献)

- 1) 伊藤猛夫・伊佐常信・桑田一男・山内晃(1973) 面河ダム湖の陸水学的研究、とくに湖沼型のアマゴについて、愛媛大能登臨海実験所年報、13,53~64.
- 2) 本荘鉄夫(1977) サツキマスの話、つり人、33(2),83~85.
- 3) 加藤文男(1968) 長良川のカワマス、木曾三川河口資源調査報告、5、895~903.
- 4) 加藤文男(1973) 伊勢湾で獲れたアマゴの降海型について、魚類学雑誌 20(2),107~112.
- 5) 加藤文男(1973) 伊勢湾へ降海するアマゴの生態について、魚類学雑誌 20(4),225~234.
- 6) 加藤文男(1975) 降海型アマゴの分布について、魚類学雑誌 21(4),191~197.
- 7) 加藤文男(1978) 降海アマゴの鱗相について、魚類学雑誌 25(1),51~57.
- 8) 加藤文男(1978) 越前海岸で獲れた降海アマゴ魚類学雑誌 25(1),71~73.
- 9) 加藤文男(1978) 琵琶湖水系に生息するアマゴとビワマスについて、魚類学雑誌 25(3)、197~204.
- 10) 加藤文男(1981) 琵琶湖で獲れたアマゴ、魚類学雑誌 28(2),184~186.
- 11) 加藤文男(1985)アマゴの学名と系統に関する一考察、福井市立郷土自然科学博物館研報、32号 47~54.
- 12) 加藤史彦・樋田陽治・野田栄吉・角祐二(1982) 日本海の北陸・東北沿岸で漁獲された降海アマゴ、日水研報 33、55~65.
- 13) 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・ます孵化場研報、28、9-26.
- 14) 野村稔(1958) 諏訪湖産アメについて、水産増殖 6 (1)、14~20.
- 15) 大島正満(1957) 桜鱒と琵琶鱒、楡書房 79pp.
- 16) 吉安克彦(1968) アマゴ・ビワマスと関連魚類の一考察、釣の友 No213.
- 17) 水資源開発公団長良川河口堰建設所、パンフレット、サツキマス、pp17.
- 18) 岡崎稔・本荘鉄夫・立川瓦(1973) 長良川の遡河マスの漁獲量とその体形について、岐水試研報 18、85~89.
- 19) 田子康彦(2002) サクラマス生息域である神通川へのサツキマスの出現、水産増殖、50(2)、137~142.
- 20) 俵佑方人(1972) 降海あまご(びわます)についてーかわますー、第29回養鱒部会提出資料、pp7.

北海道太平洋岸で捕獲された富山県放流のサクラマスの標識魚

加藤禎一

魚などに標識をつけて海や川に放すことを標識放流という。

再捕した場所や時期から移動範囲、成長速度などが分かるほか、放流した時の標識魚の割合から放流効果を推定するのにも役立つ。

標識は、捕獲された時に標識魚であることが分からないと意味がないので目立つことが必須の条件である。一方、標識が大きすぎると遊泳速度や行動に影響するほか、目立つことで外敵によって捕食される機会も多くなるので正しいデータが得難くなる。自然の生態を知るためには、標識はより小さくて目立たないことが必要なのである。

しかし、このような全く正反対の条件を同時に完全に満たすものは存在しない。このために実際の標識は双方の条件が折り合う妥協点を考えて作ることになる。したがって、調査の目的によって標識の形や大きさも変わってくる。

標識には、鰭など魚体の一部を切除する方法と魚体に標識を付ける方法の二通りあるが、稚魚のような小さな魚には鰭を切る方法が用いられることが多い。ただ、背鰭や胸鰭は再生して分からなくなることがあるので、サクラマスの場合は再生しない脂鰭（あぶらびれ）を切除することが多い。2年続けて放流するときは、例えば1年目は脂鰭と右腹鰭、2年目は脂鰭と左腹鰭というように二重標識にして見分けられるようにする。

魚体に付ける標識にはいろいろなものがあるが、放流年月日や個体番号まで記録できる超小型のすぐれものもある。

図1の魚は昭和61年5月13日に北海道釧路町昆布森の小野清さんの定置網で再捕されたサクラマスで、背鰭の基部に付いているのが標識である。「研究の役に立つなら」と雪解けでぬかる道をトラックで1時間近くかけて水産庁北海道区水産研究所まで運んで下さった。体長47.5 cm、体重1,600 g、卵巣50 gの雌で、平均卵径が3 mmであるところから秋に産卵するために河川に上る直前の魚と推定された。

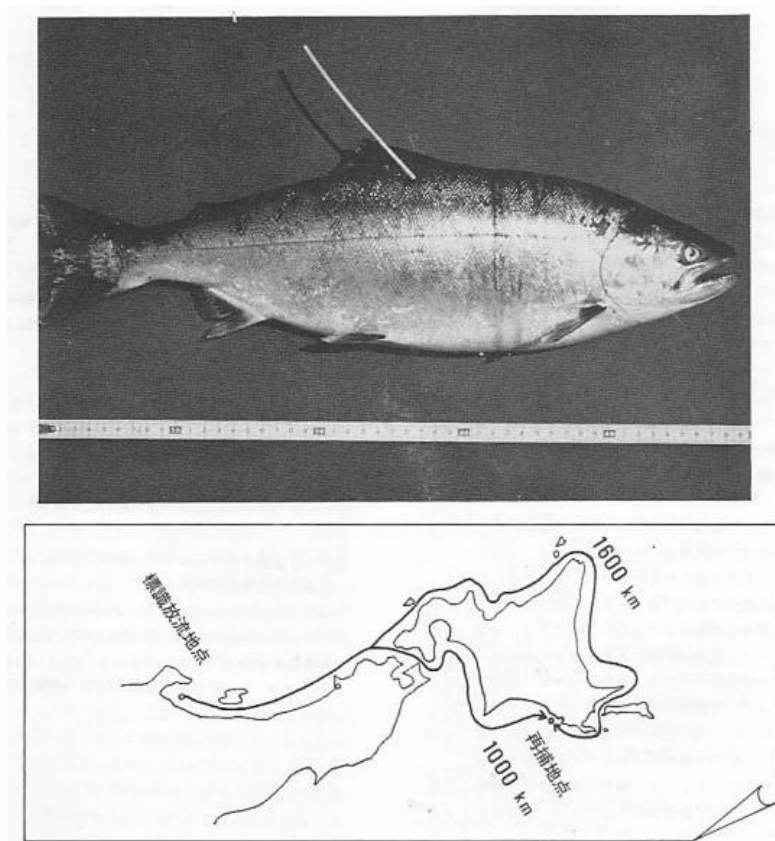
鱗の調査によって、この魚は体長11.8 cm（体重25 g 前後）で海に下った魚で、秋の産卵期で生後3年になることも明らかになった。

標識にある番号（ty-2066）から、昭和61年3月19日に富山県水産試験場が富山湾で放流した86尾のサクラマスの1尾で、放流後55日目に再捕されたことが分かった。個体番号からこのサクラマスの放流時の体長が43.0 cmだったことも判明した。魚体には刺し網にかかった跡が見られるが、昆布森では定置網で漁獲されているので、富山県で捕獲した時のものと思われる。

富山湾から昆布森までのおよその距離は、図1のように津軽海峡を通過してきた場合は1,000km、宗谷岬を回ってきたとすれば1,600kmになり、大型のサクラマスの再捕記録としては最長記録の可能性はある。

この貴重な記録も、漁獲後そのまま市場に出荷されていたら日の目を見ることはなかった。

このような調査は標識魚が回収されて初めて記録を手にする事ができる。つまり、標識放流の成果の殆どが、一般の方々の深い理解と多大の協力によって支えられているのである。



エラー!

図1 サクラマス^①の標識魚

2) 湖沼・河川に残留するもの

(1) ヤマメ

① 分布

ヤマメ陸封型集団の分布は遡河回遊型サクラマス¹⁾の分布とほぼ一致するが、わが国では九州南部地方までやや拡がり、韓国、台湾の一部の河川にも生息する¹⁾。分布の北限はあいまいであるが、青森県の大畑川にはスギノコと呼ばれる陸封型ヤマメの存在が知られている²⁾。今のところ北海道には南西部の良瑠石川の記録³⁾のほかに自然分布の報告はない。なお、台湾の大甲溪に生息するサラムアマスは、サクラマスの1亜種 *O.masou formosanum* とされており、ヤマメ同様陸封型の生活史を送る⁴⁾。サラムアマスはサケ科魚類全体の分布南限にあたる。

② 生息場所

河川内の流程分布は主に水温と河川形態によって規定される。東北地方では河川の中上流域からほぼ河口近くまで生息するが、本州中部以南では水温が真夏でも 20℃を超えない中上流域に限定される。Inoue et al⁵⁾による北海道北部の研究によると、サクラマス幼魚の生息密度は水温に制限され、高水温の河川ほど低く、また深い水深と流倒木などにより形成されるカバーの量が多い河川ほど生息密度が高くなることが報告されている。阪田⁶⁾は九州の球磨川を調べ、ヤマメの生息密度が早瀬と淵が連続する区間で高くなることを報告している。久保田ら⁷⁾は栃木県鬼怒川の支流を調査し、ヤマメは孵化後しばらく平瀬を利用するが、7月以降では80%以上の個体が淵へと生息場所をシフトさせることを観察している。いずれの研究も、ヤマメの生息に淵—瀬連続構造の重要性を示唆するものである。

ヤマメの生息環境は、同所的に生息する競争種の存在によっても変化することが知られている。特に、イワナとの競合がある河川では同所的な生息域を挟んでイワナは上流域にヤマメは下流域に棲み分けすることが知られている⁸⁾。同所的な生息地では、両者の競争関係は主に体サイズ差によって決定され、通常大型魚が競争関係において優位となる⁹⁾。ただし、体重差が20%程度であれば、たとえ小型でもヤマメの方が優位となる場合が多い⁹⁾。

③ 摂餌行動

イワナと比べると、ヤマメは淵内の順位に関わりなく摂餌頻度は高く、陸生昆虫を採餌する傾向が強い。神通川上流域で行われた研究によると、同所的に生息するイワナは川底近くに定位し、水生昆虫を採餌する頻度が高いのに対し、ヤマメは表層近くを定位し胃内容物の52~65%が陸生昆虫で占められていたという⁸⁾。東北地方に生息するヤマメは河口近くまで生息する場合が多く、イワナだけでなくアユやウグイ、ハゼ類などさまざまな魚種と餌や空間を巡る競争関係にあると考えられる。

サクラマスでは、継代飼育魚の行動特性が自然河川の野生魚と異なることが指摘されている。野外実験の結果によると¹⁰⁾、継代飼育魚は野生魚と比べて競争関係において優位であり、常に成長速度が優れるという。また、捕食者からの回避能力についても両者で差があることが報告されている¹¹⁾。ヤマメの継代飼育魚についてもサクラマスとほぼ同様の行動パターンを示すと予想されるが、移殖放流が各地で頻繁に行われているにも関わらず、ヤマメの継代

飼育魚と野生魚との関係は多くが不明のままである。

④ 移動

河川内の移動は限定的であり、定着性は比較的高いと考えられる。Sakata et al.¹²⁾は、九州の球磨川に生息するヤマメの移動を標識一再捕調査により調べ、1ヶ月の期間内に再捕獲された893個体のうち78%が同じ淵で捕獲されたことを報告している。100m以上移動する個体(最長1,308m)にあっても、その後、元の淵に戻り再捕獲される個体もいるという。ただし、規模の小さい河川(たとえば小支流)に生息するヤマメの当歳魚(0年魚*)は、発育に伴いより広い空間(たとえば本流)を求めて移動することが知られている^{7),13)}。このような比較的高い定着性は、河川型イワナ¹⁴⁾、アマゴ¹⁵⁾においても報告されている。一方、繁殖期のオス成熟個体は、小型個体やメス個体に比べてより頻繁に移動する傾向がみられる¹²⁾。

⑤ 発育・成長

卵の発育にかかる積算水温は、受精から発眼までが183~199°C、発眼から孵化までが240~250°C、受精から孵化までが386~440°Cとなる¹⁶⁾。栃木県鬼怒川では、当歳魚は2月頃に孵出し平均体長は約25mm、その年の10月までに約100mmに達する⁷⁾。満3歳まで生存すると考えられるが、福井県の河川では満6歳個体(体長290mm)の採捕記録がある¹⁷⁾。河川では全長300mmを超える個体の出現は稀のようであるが、湛水域をもつ人工湖では湖を生息場所として利用する降湖型の存在が知られており、利根川水系の八汐湖では体長328mmの大型ヤマメが確認されている¹⁸⁾。また、北海道では石狩川上流の朱鞠内湖¹⁹⁾、洞爺湖²⁰⁾でサクラマス陸封集団が知られている。

⑥ 繁殖形質

性成熟年齢は、成長の速いオスの一部が0歳(0年魚*)、大部分は1歳(1年魚*)で成熟する。メスの初成熟年齢は1歳である。一回繁殖型の降海型サクラマスとは異なり、ヤマメでは雌雄とも一部の個体は産卵後も生き残り翌年の産卵に参加する。サケ科魚類の卵サイズや抱卵数はメスの体サイズと相関し、体サイズの大きなメスほど大きい卵を多く産む^{21,22)}。ヤマメも同様であり、体重100gのメスは約400粒、体重416gのメスでは1,360粒の卵をもち¹⁶⁾、降海型サクラマスではおよそ1,800~3,800粒となる¹⁾。卵サイズは径5~6mm、淡黄色不透明である²³⁾。

⑦ 産卵床の環境

メスが作る産卵床の形状は、九州の球磨川に生息する集団では長径35~130cm、短径25~100cmの楕円形であり、産卵床が形成される場所は水深5~20cm、平均流速は4.9~37.0cm/sとされている²⁴⁾。前出の栃木県鬼怒川の支流では、水深10~42cm、流速が7.1~57.9cm/sである²⁵⁾。産卵床が作られる場所の底質は、主に粗砂利(粒径8~16mm)と細小石(同16~32mm)から構成される²⁵⁾。ヤマメは淵尻や早瀬といった流速の速い順流部で産卵することが多いのに対し、同所的に生息するイワナではそのような場所だけでなく、カバーなどの物陰や淵脇の流れの緩やかな場所でも産卵する傾向がみられる²⁵⁾。卵期および孵化直後の卵・仔魚の生残には、十分な酸素と排出される老廃物を流し出すための十分な通水が不可欠となる。野外における操作実験から、卵が受精してから発眼するまでの生残には産卵床内の通水

が、発眼から孵化までの期間には通水に加えて底質を構成する粒径サイズが、それぞれの生存に重要であると考えられている^{24),26)}。

(文献)

- 1) Kato, F. 1991. Life histories of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*). Pacific Salmon Life Histories (Groot, C. and L. Margolis, eds.). UBC Press. p. 447 - 520.
- 2) 中村守純・河合美彦. 1958. 大畑川上流のスギノコについて. 資源科学研究所彙報, 46/47: 103-107.
- 3) 佐野誠三. 1968. 良留石 (ラルイシ) 川の河川型サクラマス of 記録. 魚と卵, 128: 28-29.
- 4) Healey, M., P. Kline, and C. Tsai. 2001. Saving the endangered Formosa landlocked salmon. Fisheries, 26: 6-14.
- 5) Inoue, M., S. Nakano, and F. Nakamura. 1997. Juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) abundance and stream habitat relationships in northern Japan. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 54: 1331-1341.
- 6) 阪田和弘. 1993. 球磨川渓流域におけるヤマメ生息密度と河床形態との関係. 水産増殖, 41: 27-33.
- 7) 久保田仁志・中村智幸・丸山 隆・渡邊精一. 2001. 小支流におけるイワナ、ヤマメ当歳魚の生息数、移動分散および成長. 日本水産学会誌, 67: 703-709.
- 8) Miyasaka, H., S. Nakano, and T. Furukawa-Tanaka. 2003. Food habit divergence between white-spotted charr and masu salmon in Japanese mountain streams: circumstance for competition. Limnology, 4: 1-10.
- 9) Nakano, S. 1995. Competitive interactions for foraging microhabitats in a size-structured interspecific dominance hierarchy of two sympatric stream salmonids in a natural habitat. Can. J. Zool., 73: 1845-1854.
- 10) Reinhardt, U., T. Yamamoto, and S. Nakano. 2001. Effects of body size and predators on intracohort competition in wild and domesticated juvenile salmon in a stream. Ecol. Res., 16: 327-334.
- 11) Yamamoto, T. and U. Reinhardt. 2003. Dominance and predator avoidance in domesticated and wild masu salmon. Fish. Sci., 69: 88-94.
- 12) Sakata, K., T. Kondou, N. Takeshita, A. Nakazono, and S. Kimura. 2005. Movement of the fluvial form of masu salmon, *Oncorhynchus masou masou*, in a mountain stream in Kyushu, Japan. Fish. Sci., 71: 333-341.
- 13) 中村智幸. 2006. 溪流に生きる知恵—イワナとヤマメの共存機構—. 魚類環境生態学入門 (猿渡敏郎編著). 東海大学出版会. p. 2 - 22.
- 14) Nakamura, T., T. Maruyama, and S. Watanabe. 2002. Residency and movement of

stream-dwelling Japanese charr, *Salvelinus leucomaenis*, in a central Japanese mountain stream. Ecol. Freshw. Fish, 11: 150-157.

- 15) Nakano, S., T. Kachi, and M. Nagoshi. 1990. Restricted movement of the fluvial form of red-spotted masu salmon, *Oncorhynchus masou rhodurus*, in a mountain stream, central Japan. Japan. J. Ichthyolo., 37: 158-163.
- 16) 本莊鉄夫・原 武史. 1973. 養魚講座 第8巻 ヤマメ・アマゴ. 緑書房.
- 17) 加藤文男. 1991. 大型アマゴ・ヤマメの形態及び生態に関する知見. 水産増殖, 39: 279-288.
- 18) 山口一彦・中村智幸・丸山 隆. 2000. 人工湖における降湖型サクラマス, *Oncorhynchus masou masou* の天然魚と放流魚の年齢組成、性比、成長、食性. 水産増殖, 48: 615-622.
- 19) Tamate, T. and K. Maekawa. 2000. Life cycle of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in Shumarinai Lake, northern Hokkaido, Japan. Eurasian J. For. Res., 1: 39-42.
- 20) Yamamoto, T., K. Edo, and H. Ueda. 2000. Lacustrine forms of mature male masu salmon, *Oncorhynchus masou* Brevoort, in Lake Toya, Hokkaido, Japan. Ichthyol. Res., 47: 407-410.
- 21) Morita, K., S. Yamamoto, Y. Takashima, T. Matsuishi, Y. Kanno, and K. Nishimura. 1999. Effect of maternal growth history on egg number and size in wild white-spotted char (*Salvelinus leucomaenis*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 56: 1585-1589.
- 22) Tamate, T. and K. Maekawa. 2000. Interpopulation variation in reproductive traits of female masu salmon, *Oncorhynchus masou*. Oikos, 90: 209-218.
- 23) 川那部浩哉・水野信彦. 1989. 日本の淡水魚類. 山と溪谷社.
- 24) 近藤卓哉・竹下直彦. 2006. ヤマメの繁殖生態—溪流のどこで産卵する？—. 魚類環境生態学入門 (猿渡敏郎編著). 東海大学出版会. p. 23 – 50.
- 25) 中村智幸. 1999. 鬼怒川上流におけるイワナ、ヤマメの産卵床の立地条件の比較. 日本水産学会誌, 65: 427-433.
- 26) Kondou, T., N. Takeshita, A. Nakazono, and S. Kimura. 2001. Egg survival in a fluvial population of masu salmon in relation to intragravel conditions in spawning redds. Trans. Amer. Fish. Soc., 130: 969-974.

(2) ビワマス

① 分布

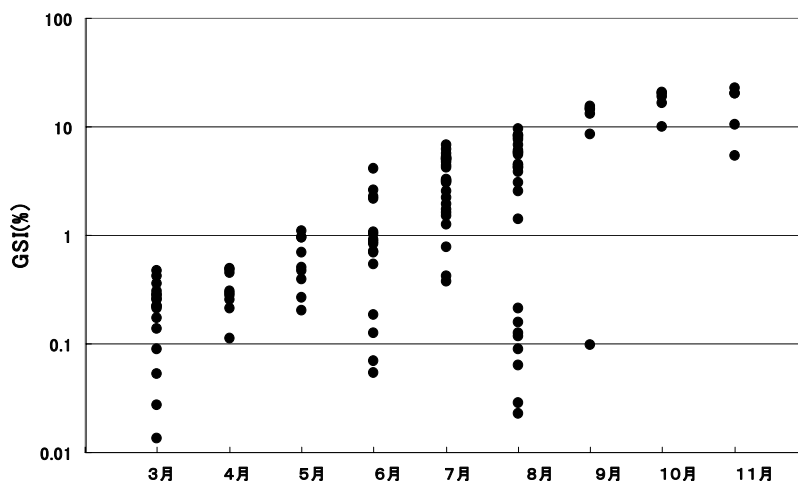
ビワマスの自然分布は琵琶湖およびその流入河川に限定されており、琵琶湖に固有な魚類である¹⁾。後述のように、これまで滋賀県内では余呉湖やダム湖、国内では北海道や東北などの湖、さらには海外にも発眼卵による移殖放流が実施されたと言われているが²⁾、ビワマスがこれらの水域で定着することに成功しているとの報告はないことから、ビワマスの分布域は現在も琵琶湖に限られていると考えられる。ただし、栃木県の中禅寺湖のホンマスと

呼ばれるサケ科魚類については、移殖されたビワマスとサクラマスの交雑魚ではないかとされており、ビワマスの遺伝子の一部を受け継いだ魚が分布している可能性が残されている。

② 生活史

ア. 成熟および産卵

天然ビワマス成魚の生殖腺の体重に占める割合（GSI%）の変化をみると（図Ⅱ-22）、雌では3月まではGSIが0.03から0.5までの連続した分布を示すが、4月以降になるとGSIが0.2以上の個体ではその値が急に上昇を始め、6月から7月にはその年の秋季に成熟する個体と未熟な個体の2群に分けられるようになる。雄では雌より若干早く5月から6月にはGSIで0.1以上の個体でその値が急に上昇し始め、雌と同様にその年の秋季に成熟する個体と未熟な個体の2群に分かれる。生殖腺の発達を開始した個体は10月から11月にGSIが雌では約20に、雄では約5まで達して産卵期を迎える。



図Ⅱ-22 ビワマス雌のGSIの変化

琵琶湖で体長（標準体長、以後体長と呼ぶ）約25～60cmに成長し成熟を開始した親魚は、9月下旬から11月にかけて琵琶湖に流入する河川に遡上をはじめ。遡上する河川は親魚が稚魚期に育った河川である傾向が強く、サケと同様に母川回帰性を比較的強くもっているものと考えられる。産卵は10月下旬から12月にかけて行われ、そのとき産卵場は通常は河川の中流から上流域に形成されるが、河川工作物などで遡上ができない場合は、下流域でも産卵する光景がしばしば観察される。産卵行動は、他のサケ属魚類と同様に雌が産卵床と呼ばれる川底にすり鉢状の窪みをつくり、雌と雄1尾ずつのペアで産卵する。雄が精子を出す時、川に残留していたほかの小型の雄が横から割り込んで精子を出すことも観察されている。通常、産卵を終えた親は死亡するが、早熟雄と呼ばれるふ化後1年で成熟した雄は生き残り、翌年も産卵に参加する³⁾。

受精した卵の大きさは直径5～7mmと比較的大きく、体長約40cmまでは雌親の体サイズに比例して卵サイズが大きくなる傾向がある（図Ⅱ-23）。雌1個体の産卵数は体の大きさに

比例して多くなり、体長 30cm の小型の個体では 700 粒程度であるが、50cm では 2,000 粒を超える (図 II-24)。

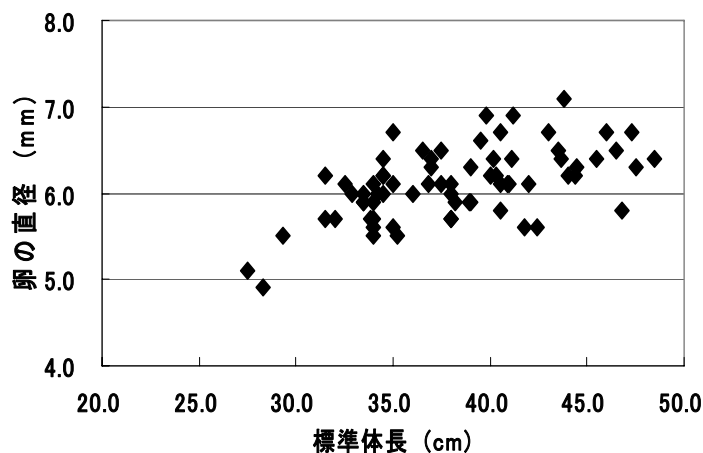


図 II-23 ビワマスの体長と卵サイズの関係

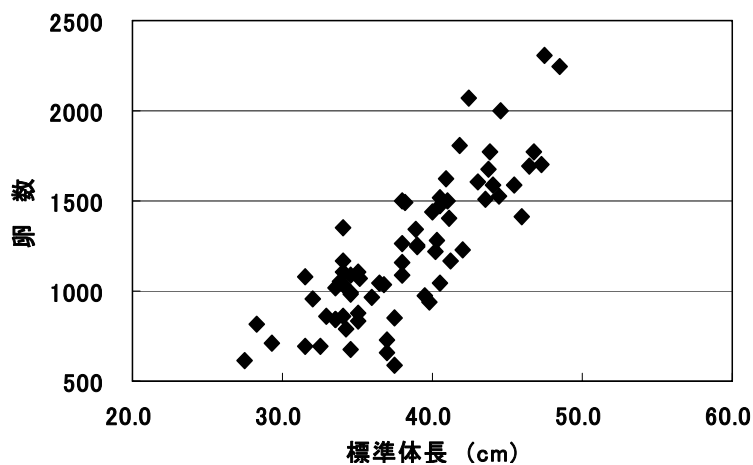


図 II-24 ビワマスの体長と成熟卵数の関係

受精卵は 11℃ の用水で培養すると約 40 日でふ化するが、その後卵黄を吸収して浮上するまでにさらに 80 日が必要である (表 II-4、表 II-5) ⁴⁾。

表 II-4 ビワマス卵のふ化に要する日数 (10.9℃で培養)

雌親魚のNo.	受精後の日数とふ化尾数													合計
	32日	33日	34日	35日	36日	37日	38日	39日	40日	41日	42日	43日	44日	
1						1		21	9	15	2			48
2		1	2	1	8	23	5	10						50
3			1	1	2	2	8	21	1	6	3			45
4		1	1	1			5	33	5	2				48
5		1	2	1	3	1	2	28	3	1	2	2		50
6								5	3	34	7			49
7				4			5	11	7					27

表 II-5 仔魚の浮上に要する日数 (受精から浮上までの日数)

雌親魚のNo.	最初の浮上日	最後の浮上日	期間
1	69	77	8
2	70	77	7
3	69	77	8
4	74	79	5
5	74	79	5
平均	71.2	77.8	6.6

河川の水温は1月から2月には約4℃まで低下することから、稚魚が川に泳ぎ出るのは通常2月から3月頃である。浮上した稚魚の体長は21~28mmで、卵サイズと同様に稚魚サイズも雌親のサイズと弱い正の相関が認められる(図II-25)。

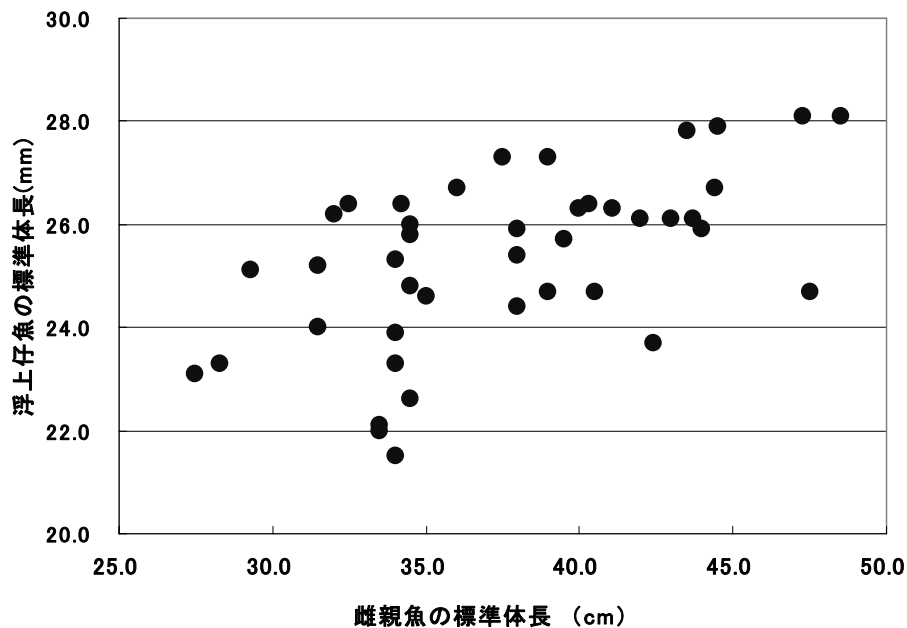


図 II-25 雌親魚のサイズと浮上仔魚サイズの関係

イ. 稚魚期の成長と生活

卵黄を吸収し終えて泳ぎ出した稚魚は、植物の生えた流れの緩やかな川岸に分布して水面を流下するユスリカの成虫やマルトビムシなどの小型の昆虫を食べている^{3,5)}。5月に体長5cmを超えるようになると川の流れの強い瀬に分布して、流下してくるユスリカ幼虫などに加えカゲロウやトビケラと呼ばれる水生昆虫の幼虫などを食べて急速に成長する(図II-26)。

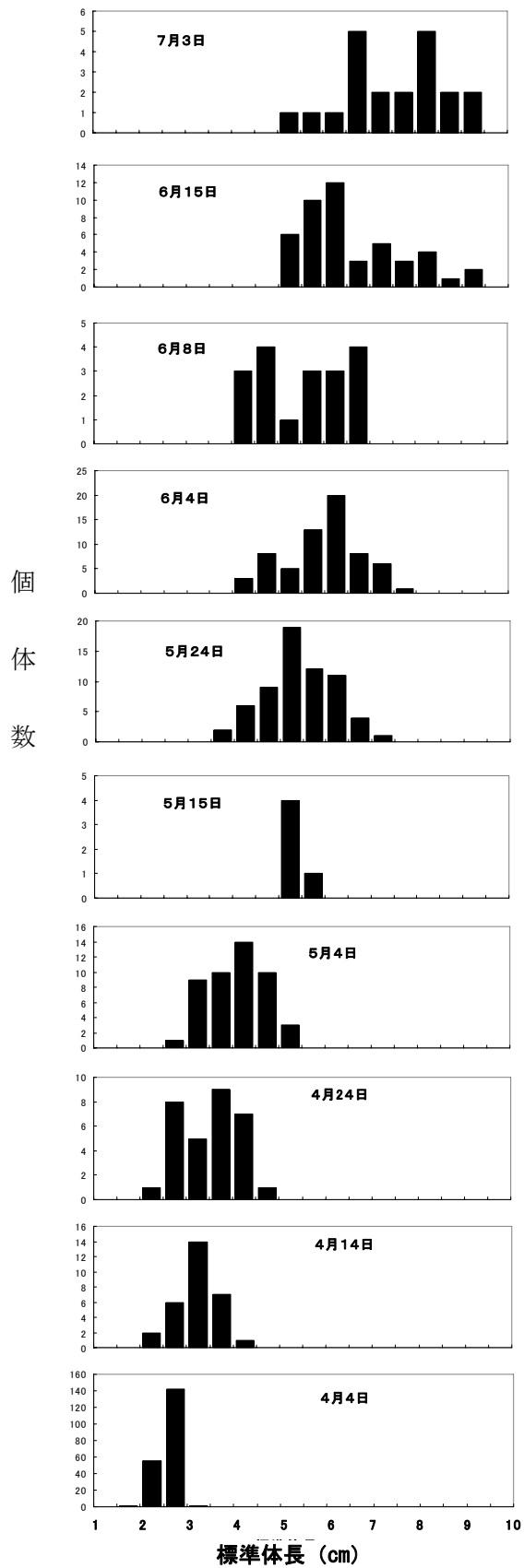


図 II-26 塩津大川におけるビワマス稚魚の成長

体長 7cm 前後に成長する 5 月下旬から 6 月になると体色が銀色を帯びるようになり、降雨により河川が増水すると流れに乗って琵琶湖へ降下する^{3,5,6)}。このとき、河川から降下するビワマスは河川流量の増加割合に比例して多くなることが判明している⁷⁾。また、一部の個体は夏季以降も河川に残り、秋になると成熟して産卵にも参加する(図 II-27)。このような雄は早熟雄と呼ばれており、その出現割合は 5% 前後と考えられている⁴⁾。



図 II-27 河川残留ビワマス

河川生活期のビワマス幼魚の摂餌量をみると、体長約 6cm を越えた個体では急激に低下する傾向があり、体長 6cm 以上になるとあまり餌を採らなくなる現象が示されている(図 II-28)⁸⁾。実験的にアマゴを対照としてビワマスの成長に伴う飽食率を調べると、水温 12°C で飼育したアマゴでは飽食率は体重の 2~2.5% と大きな変化は見られなかったが、ビワマスでは体長 7cm (体重 6g) 以上になると半分程度まで低下した(図 II-29)。サクラマスやサツキマスでは、河川から海へ降海した個体では活発な摂餌活動が認められ、急速に成長することが報告されているが、ビワマスのこのような降湖直前から降湖後に認められるいわゆる食欲の低下原因は、ビワマスが琵琶湖へ降湖する時期の餌料環境に適応したものではないかと推測されている⁵⁾。後述するように、ビワマスは琵琶湖へ降下するとしばらくの間はヨコエビ類の琵琶湖固有種のアナンデールヨコエビのみを食べているが、この時期には生殖周期の関係からこのヨコエビの生息量が大幅に低下する。すなわち、ビワマスの降湖直後にはしばらくの間餌が不足した状態となっているものと考えられる。

ビワマスを池で飼育して観察すると、体長約 7cm を境にして体色が銀白色に変化するが(図 II-30, 図 II-31)、これは一般的にサケ科魚類が河川から海に降海する時期に見られるパースモルト変態と呼ばれる現象とよく似ている⁹⁾。パースモルト変態は、外見では体色の銀白化ばかりではなく体型のスリム化や背びれの上端が黒くなるなどの変化が起こるほか、行動面では河川で個体ごとに縄張をもち離れて生活していたものが、群れて行動するようになる。また、海水適応能と呼ばれる塩分の濃い海水中でも生活できるよう体内の生理機能が整えられる¹⁰⁾。

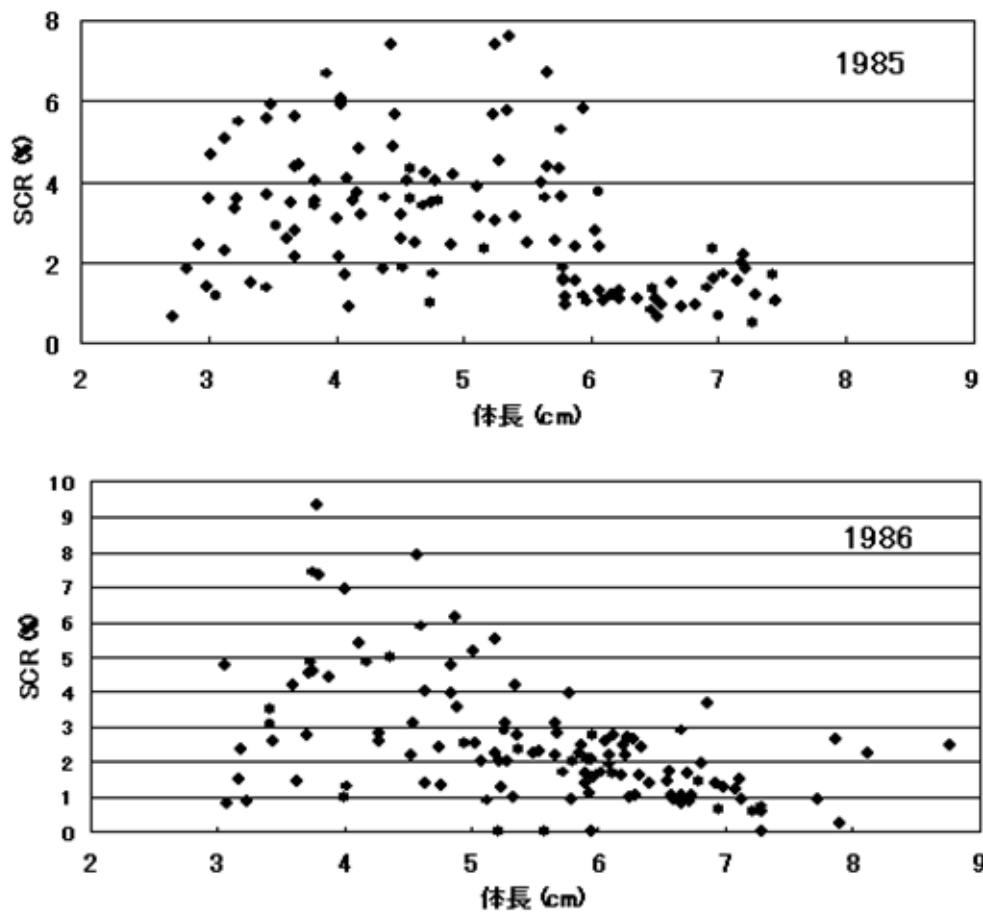


図 II-28 ビワマス稚魚の胃内容重量の体重に対する割合 (SCR%) の成長に伴う変化
 $SCR = \text{胃内容物重量} \times 100 / \text{体重}$

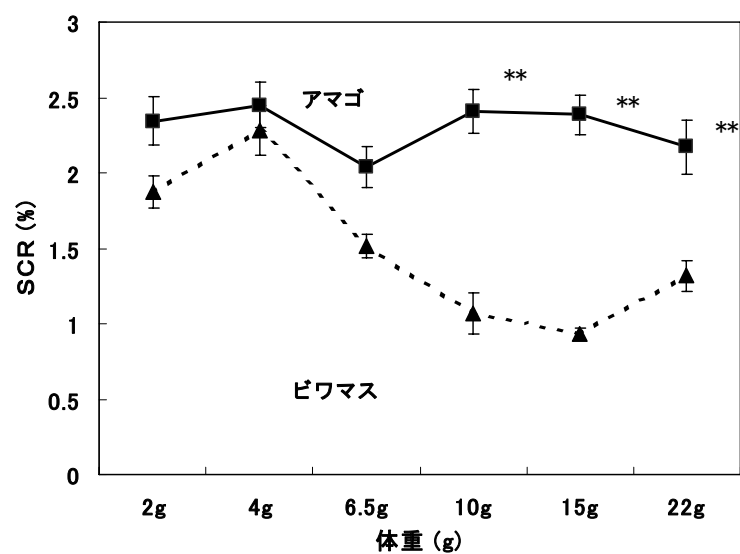
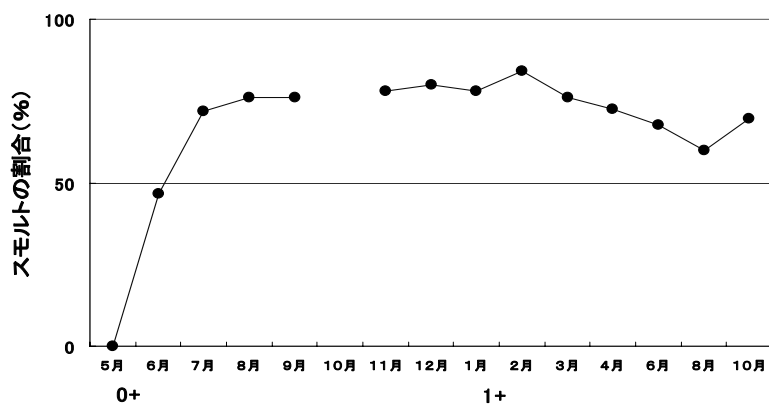


図 II-29 ビワマスとアマガゴの成長に伴う摂餌量の変化の比較
 $SCR = \text{胃の内容物重量} \times 100 / \text{体重}$

パースモルト変態はこのような形態や行動・生理に及ぶ大きな変化であるが、ビワマスでは形態や行動にパースモルト変態と同様な変化が見られるが、背びれの上端がほとんど黒くならず（図Ⅱ-32）、海水適応能の発達はほとんど認められない¹¹⁾。これはビワマスが海ではなく琵琶湖という淡水環境で生活しているための適応的变化と考えられる^{4,11)}。



図Ⅱ-30 ビワマスの銀毛



図Ⅱ-31 ビワマスのスモルト出現率の季節的变化



図Ⅱ-32 ビワマス銀毛の背鰭

ウ. 湖中における成魚期の生活と成長

琵琶湖へ降下したビワマス幼魚は、体型が少し細長く変化して体側は銀白色に被われている。速やかに沖合の深層域（水深 30～90m）に移動し、アナンデールヨコエビを食べて生活している⁵⁾。10月頃には体長が 11cm を超え、アナンデールヨコエビばかりではなく、アユなどの魚類を食べるようになり、以降、アユやイサザなどの魚類を主な餌とするようになる。

湖中での周年にわたる生息域は、初夏から秋では水深 20m 以下の水温が 15℃を下回る中層から深層域であるが、水温が低下する冬季から春季には表層や沿岸域にも来遊してくる。1⁺で約 20cm、2⁺30-35cm、3⁺で 35-40cm、4⁺で 40-50cm 程度に成長し、体長約 25～60cm に成長した個体では3月頃から生殖腺と呼ばれる卵巣や精巣が発達を開始する^{4,12)}。7月には肉眼的にも生殖腺が少し大きくなり、その年に産卵しない個体の生殖腺とはっきり区別ができるようになる。8月中旬を過ぎるとそれまで銀白色であった体色が赤みを帯びて婚姻色と呼ばれる体色に変化していき、さらに雄では顎が突き出るように変形して鼻曲がりと呼ばれる姿に変化してくる（図Ⅱ-33）。



図Ⅱ-33 成熟ビワマス雄

(文献)

- 1) 古川哲夫: ビワマス, 日本の淡水魚, 川那部浩哉・水野信彦編・監修, 1989, 山と溪谷社, 180-185.
- 2) 伊東正夫: 琵琶湖の冷水魚, 1985, 遺伝, 39, 3号 43-50.
- 3) 藤岡康弘, 伏木省三: ビワマス幼魚の降河と銀毛変態, 日本水産学会誌, 1988, 54, 1889-1897.
- 4) 藤岡康弘: ビワマスの形態ならびに生理・生態に関する研究, 滋賀県醒井養鱒場研究報告, 1991, 3, 1-112.
- 5) 藤岡康弘・上西実: ビワマスの成長に伴う生息場所と食物の変化, 滋賀県水産試験場研究報告, 2006, 51, 51-63.

- 6) 藤岡康弘: ビワマスのパー・スモルト変態, 日本水産学会誌, 1987, 53(2), 253-260.
- 7) Fujioka, Y., Fushiki, S., Tagawa, M., Ogasawara, T., Hirano, T.: Downstream migratory behavior and plasma thyroxine levels of biwa salmon *Oncorhynchus rhodurus*, 1990, Suisan Gakkaishi, 56, 1773-1779.
- 8) 藤岡康弘: ビワマスとアマゴ幼魚の成長と摂餌の関係について, 滋賀県水産試験場研究報告, 2006, 51, 43-49.
- 9) Fujioka, Y., Fushiki, S.: Physiological studies on parr-smolt transformation in biwa salmon, Physiol. Ecol., Japan, 1989 Spec. Vol. 1, 489-496.
- 10) Wedemeyer, G.A., Saunders, R.L., Clarke, W.C.: Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids, 1980, Mar. Fish. Rev. 73B, 1-14.
- 11) Fujioka, Y., Fushiki, S.: Seasonal changes in hypoosmoregulatory ability of biwa salmon *Oncorhynchus rhodurus* and amago salmon *O. rhodurus*, Nippon Suisan Gakkaishi, 1989, 55, 1885-1892.
- 12) 藤岡康弘: ビワマス一湖に生きるサケ, 魚と卵 159 号(北海道サケ・マス孵化場編), 1990, 25-38, 北海道サケ・マス孵化場.

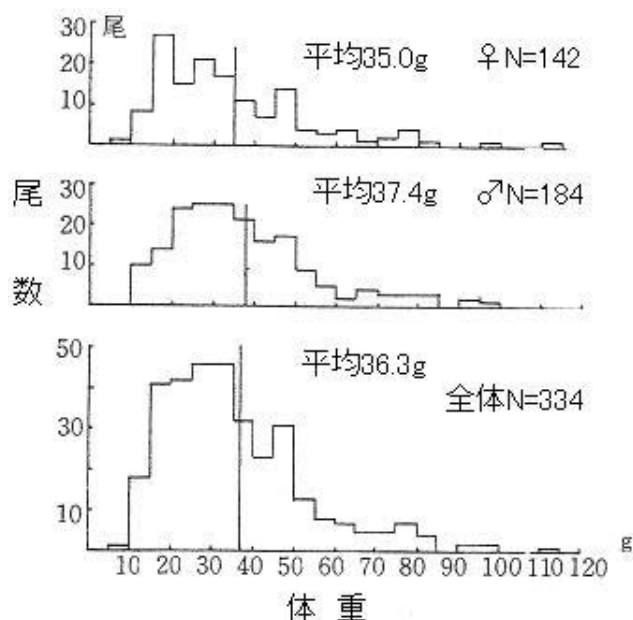
(3) アマゴ

アマゴには河川に残留するものとスモルト化して降海する 2 型があり、ここでは河川残留型について述べる。アマゴの本来の生息分布域については第 II 章 3 節-1)-(2)の図 II-19 で示したとおりであるが、北限とされる酒匂川では、東側支流にはヤマメ、西側支流にはアマゴが生息するという¹⁾。また、荘川水系は、日本海へ流れるヤマメの分布域であるが、その一支流尾上郷川に注ぐあまご谷と言う名称の谷があり、その最上流部にアマゴが生息し、下流にイワナはいるがヤマメはいない。しかし、尾上郷川にはヤマメが生息する。あまご谷と尾上郷川との間に移動を妨げる何ら障害がないにもかかわらず両種が棲み分けている。アマゴの由来についてははっきりしないが、分水嶺の南にはアマゴの生息する長良川の源流があり、昔平家の落人が移殖したという伝説がある²⁾。ヤマメ域河川の源流部がアマゴ域河川の源流部と分水嶺を接するような条件で、ヤマメ域の河川にアマゴが生息する例はほかにもある。しかしアマゴ域の河川にヤマメが生息する例は少ない。朱赤点が好まれて人為的にアマゴの移殖が行われたのかもしれない。特に、近年アマゴ種苗が量産されるようになってから、ヤマメ域の河川にアマゴの稚魚が放流される例が多く、自然の分布が乱され⁵⁾、また、両種の交雑による種の攪乱がみられている。

産卵年齢は普通満 2 年で、小さいものでは体長 10cm くらいの大きさで抱卵する個体もある。成長の良い河川では、雄の多くが満 1 年で成熟する。

長野水指³⁾は奈良井川支流小曾部川におけるアマゴの産卵状況を観察している。それによると、産卵期は 10 月 10 日頃始まり、10 月 25 日頃に終わる。産卵行動は早朝から始まった。

最初は雌魚が尾鰭で産卵床を掘り、雄魚は時々現れて雌魚の斜め後方に寄り添う。ペアが連れ添って産卵床の上を数回去来するうちに雄魚は時々雌魚の腹を突く。次第に突く回数が多くなると、雌魚は腹を床に擦り付けるようにして放卵し、同時に雄魚が放精する。産卵後尾鰭で砂利を動かして卵を覆う。その後産卵床から離れたり戻ったりして、産卵行動は数回繰り返される。産卵が終了すると雌魚は産卵床を離れてしまうが、雄魚は時々現れ、他の魚が侵入してくると追い払う。ある期間が過ぎると同じ場所でまた別のペアが産卵を始めることもある。15箇所の産卵床を調べた結果によると、産卵床の場所は、水深が13~53cm、流速が16~57cm/secであり、産卵床の大きさは、幅25~70cm、長さ40~90cmであったという。これらの記載は、白石ら¹¹⁾の馬野川におけるアマゴの産卵行動の記載と大差はない。多くは産卵後斃死するが、中には生き残って翌年また産卵する個体もある。卵数は体重100gで約300粒、300gで約800粒である。卵の大きさは5mm前後である。積算水温約400°Cで孵化するが、卵黄をほぼ吸収するまでさらに約400°Cかかり、その間採餌をせず砂礫の中に潜んで過ごす。泳ぎだすのは冬期から早春になる。稚魚は岸辺の岩陰などの淀みで生活し、ケンミジンコや水棲昆虫の幼虫などを摂取する。産出卵や稚魚の食害による減耗は大きい。春から秋にかけてはカワゲラ、トビケラ、カゲロウなどの水棲昆虫のほか、空中から落下するハネアリ、コガネムシ、クモ、アブなどを摂食する。図II-34は馬瀬川支流黒石谷で5月に釣によって採集された個体の体重組成であり、体重Wgと被鱗体長Lcmの関係は $\log W = 2.963 \log L - 1.7933$ で表された⁴⁾。



図II-34 黒石谷のアマゴの体長組成⁴⁾
(1971年5月)

アマゴとヤマメの交雑について

アマゴとヤマメが河川で混在すれば、自然界でその交雑が行われる危険性がある。著者らはその雑種の形質と生殖能力を明らかにするために両種の交雑実験を行った^{6),7),8)}。

F₁の形質については、雌雄どちらの組み合わせでも孵化成績、成長、生残、生殖能力などいずれも親の2種に比べて遜色がなかった。F₁の朱赤点は認められるものと認められないものがあり、認められるものでもその多くはアマゴのそれと較べると鮮明でなく、中には側線に沿って集中するもの、辛うじて認められるものなどもあって、全体的に見て両種の間隔的な発現を示した。鮮明度の如何、数の多少に拘わらず朱赤点の有無について分類すると表II-6に示すとおりで、朱赤点のはっきり認められる個体の占める割合は32.5~70.6%であった。

表II-6 アマゴとヤマメの交雑種における朱赤点の発現状態⁶⁾

	掛け合わせ ♀ ♂	朱赤点		
		(+)	不明瞭	(-)
F ₁	アマゴ×ヤマメ	67.7%	21.4%	10.9%
	ヤマメ×アマゴ	46.2	24.2	29.7
F ₂	F ₁ (+) × F ₁ (+)	39.2	15.4	45.5
	F ₁ (+) × F ₁ (-)	40.6	14.8	44.6
	F ₁ (-) × F ₁ (+)	28.2	18.9	52.9
	F ₁ (-) × F ₁ (-)	20.2	20.4	59.6
退交雑	アマゴ×F ₁ (+)	85.0	8.2	6.8
	アマゴ×F ₁ (-)	74.0	12.7	13.3
	ヤマメ×F ₁ (+)	0.2	1.5	98.3
	ヤマメ×F ₁ (-)	0.0	3.4	96.6

注；F₂および退交雑にはアマゴ♀×ヤマメ♂のF₁を用いた。

F₂ならびに退交雑種は、いずれの組み合わせでも孵化成績、成長、生残、生殖能力などいずれも対照の2種に比べて遜色がなかった。F₂の朱赤点は認められるものと認められないものがあり、認められるものでも典型的なアマゴ型のものも少なかったが、朱赤点のないF₁同士の掛け合わせからでも朱赤点のはっきり認められる個体が20.2%出現した。アマゴ♀との退交雑種では、はっきり認められるものが多く、またその大部分は典型的なアマゴ型であったが、ヤマメ♀との退交雑種では、殆どの個体に朱赤点が認められなかった。

以上の結果から、両種の雑種およびその子孫は生存ならびに生殖能力が劣ることはないが、両種の共存する水域では、様々な朱赤点の変異の出現することが予想された。

アマゴの朱赤点の数と大きさは個体差が有り、その性質は親から子に伝わる傾向がある⁹⁾。

また、その色調と濃度は摂取するカロチノイド色素の種類と量に影響される¹⁰⁾。

なお、自然界で、突然変異と思われるパールマークのない無斑アマゴやアマゴとイワナの交雑魚が見られることがある。

(文献)

- 1) 大島正満(1957)桜鱒と琵琶鱒、楡書房, pp 79.
- 2) 立川互 (1971) 荘川村のアマゴ谷について, 岐水試研報 16 附昭和 44 年度業報、11～12.
- 3) 長野水指(1973) 河川放流試験報告書、昭和 47 年度指定調査研究, 在来マス類増殖研究報告書, pp24.
- 4) 岡崎稔・本荘鉄夫・立川互(1971) 在来マス類の放流に関する研究－Ⅲ, 黒石谷におけるアマゴの放流試験(1), 岐水試研報 17, 35～50.
- 5) 松原弘至(1982) ヤマメ・アマゴの分布の人為的攪乱, 淡水魚増刊ヤマメ・アマゴ特集、淡水魚保護協会, 87～91.
- 6) 立川互 (1982) アマゴとヤマメの交雑種 F_1, F_2 ならびに退交雑種の形質について, 淡水魚増刊ヤマメ・アマゴ特集, 淡水魚保護協会, 82～84.
- 7) 茂木博・本荘鉄夫・立川互(1975) アマゴとヤマメの交雑について－Ⅰ, 交雑種 F_1 の形質、岐水試研報 20, 55～60.
- 8) 熊崎博・本荘鉄夫・立川互(1979) アマゴとヤマメの交雑について－Ⅱ, F_2 および退交雑種の形質, 岐水試研報 24, 25～32.
- 9) 立川互・熊崎隆夫 (1981) アマゴの増殖に関する研究 (第 21 報), 体表の朱赤点の数とその大きさの遺伝性, 岐水試研報 26, 1～5.
- 10) 立川互・熊崎隆夫・上松和夫・原田賢之(1974) アマゴ体表の朱赤点について－Ⅰ, 飼料への色素添加による着色効果, 水産増殖 21 (4) 157～161.
- 11) 白石芳一・鈴木喜三郎・玉田五郎(1957) 三重県馬野川のアマゴに関する水産生物学的研究, 第 2 報, 産卵習性に関する研究, 淡水研資料 14, pp17.

ビワマスとアマゴの関係について

藤岡康弘

サクラマス群と呼ばれるサクラマス（ヤマメ）、サツキマス（アマゴ）およびビワマスの分類についてはこれまで論議が長く続いてきたが、最近ではこれら3種が *Oncorhynchus masou* という種内の3亜種として落ち着きつつあるように見える¹⁾。ところで、サクラマスとサツキマスは外見がよく似ている。サツキマスの体側に朱点と呼ばれる小さい斑点がなければサクラマスとサツキマスを見分ける外見上の特徴は見当たらない¹⁾。サツキマスとビワマスではどうか。稚魚期には両種とも朱点があるが、ビワマスでは朱点数が少ないことや目が大きいこと²⁾、パーマークが一行に並ぶことなど見分ける特徴がない訳ではない。しかし、長く両種を飼育して目が慣れてる者でも稚魚を確実に分けることは難しいと思われる（図1）。

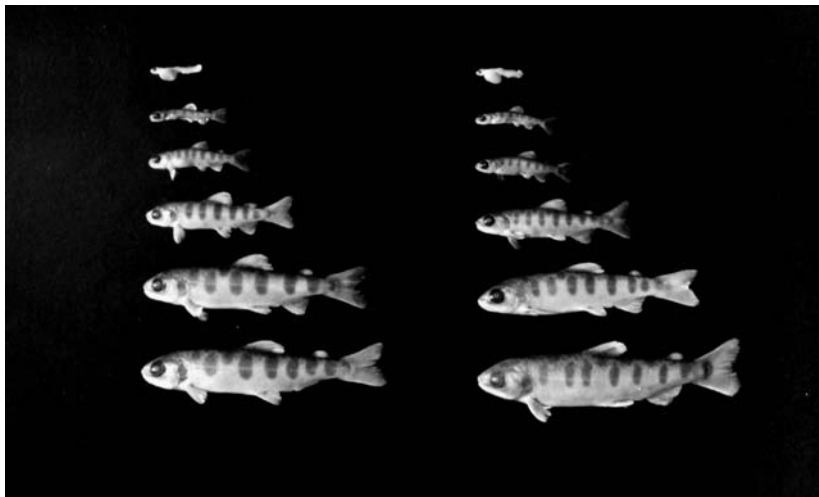


図1 ビワマス（左）とアマゴ（右）の各成長段階の比較

ところで、サクラマスとサツキマスの分布が画然と分かれていることは大島正満による大島線の発見で知られているが、ビワマスの生息する琵琶湖流域にはアマゴが分布していることになっている^{2),4)}。現在では琵琶湖にサツキマスが生息しているが、これは増殖目的で琵琶湖流入河川に岐阜県由来のアマゴを1970（昭和45）年から放流してきたことが原因となっていることは明らかで⁵⁾、それまでは琵琶湖でサツキマスは漁獲されていなかったからである。では琵琶湖流域河川に生息していたとされるアマゴはなぜ琵琶湖へ降下していなかったのかが疑問となる。河川で生まれた育ったビワマス稚魚の多くは、ふ化後5ヶ月ほどで琵琶湖へ降下するが、一部の個体は河川に残り秋には小型ながら成熟した雄となる^{2),6)}。このようなビワマス稚魚をアマゴと区別することは難しいと考えられることから、これらをアマゴと見間違えていたとしても不思議ではない。ましてアマゴはビワマスと同種でありビワマ

スの河川残留型とされていた時代のことであるから、このような間違いも当然のことと思われる。もし、琵琶湖流域のアマゴとされていた魚がビワマスの残留型であったとしたら、アマゴとビワマスの関係にこれまでとは少し違った考え方もできる。琵琶湖水系にアマゴはいなかったとしたらどうだろうか。いや、アマゴは琵琶湖水系にいてもいいが、琵琶湖に降下していなかったとしたほうが理にかなっているという人もいるだろう。なぜなら、琵琶湖水が流下する淀川水系にはアマゴが分布し、淀川ではサツキマスがかなり漁獲されていたからである⁷⁾。サツキマスが遡上して琵琶湖に入り、そこで繁殖していなかったという理由は今のところ見出せない。

(文献)

- 1) 中坊徹次: サクラマス, サツキマス, ビワマス, 日本産魚類検索, 2000, 中坊徹次編, 東海大学出版会, 304.
- 2) 藤岡康弘: ビワマスの形態ならびに生理・生態に関する研究, 滋賀県醒井養鱒場研究報告, 1991, 3, 1-112.
- 3) 大島正満: ヤマメ及びアマゴの分布境界線に就いて, 1931, 地理学評論, 6 卷, 7 号, 古今書院
- 4) 山本素石: 西日本の山釣(改訂版), 琵琶湖水系, 1981, 釣の友社, 426-431.
- 5) 田沢茂: 在来マス類河川放流効果試験, 1972, 昭和 45 年度滋賀県醒井養鱒試験場事業報告, 19-28.
- 6) 藤岡康弘, 伏木省三: ビワマス幼魚の降河と銀毛変態, 日本水産学会誌, 1988, 54, 1889-1897.
- 7) 本荘鉄夫: 銀毛型アマゴ→溯河マスの実験, 1976, 淡水魚, 第 2 号, 27-35.

3) その他

(1) スギノコ (大畑川)

① 名称の由来

大畑川上流域にはサクラマスが陸封されたと考えられるスギノコが棲息しており、イワナよりも上流部で生活する生態特性が注目されている。

大畑川は河口から約 22 km の地点に赤滝という高さ 11m の滝があり、魚類の遡上は遮断されスギノコのみがその上流域に棲息している。

この地帯は藩政時代から樹木といえばヒバやブナが主体であったが、いつの頃からかスギの幼木が見られるようになった。里山のスギの種子が飛翔して、ひと知れず山奥に根付いたスギの幼木と、滝上に棲みついたサクラマスがオーバーラップして、いつしか地元ではスギノコと呼ばれるようになったとも伝えられている¹⁾。

② スギノコの棲息地

スギノコが棲息する大畑川上流域は昭和 30 年代末までは営林局の森林軌道しか交通手段がなく、周囲の国有林で働く人達に利用されるだけであった。

スギノコが世に知られるようになったのは中村守純ほかの報告以降であり²⁾、国有林の大量伐採のために整備された道路網が釣人のアプローチを容易にし、東北地方には殆どみられないサクラマスの陸封型に興味を持った釣師たちが入渓するようになった³⁾。

ア. 大畑川流域の自然環境

大畑川は荒沢山と朝比奈岳を結ぶ稜線にその源を発し、多くの支流を合わせながら急峻な V 字谷を形成する山間地を北流した後、流路を東に変え大畑町市街地を貫流し、津軽海峡に注ぐ流路延長 31.6 km、流域面積 169.0 km² の二級河川である⁴⁾ (図 II-35)。

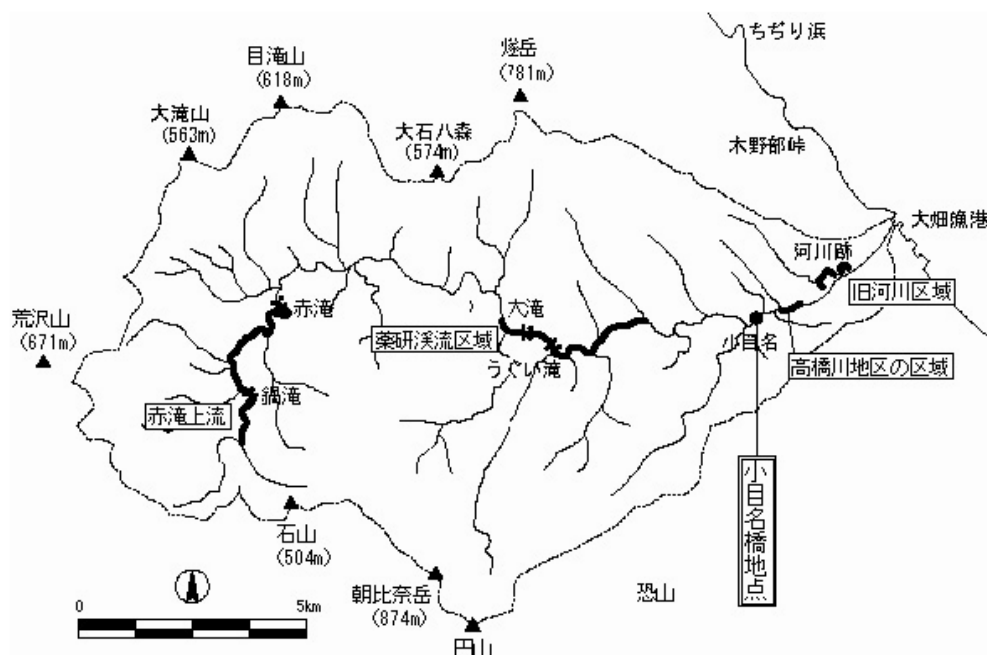


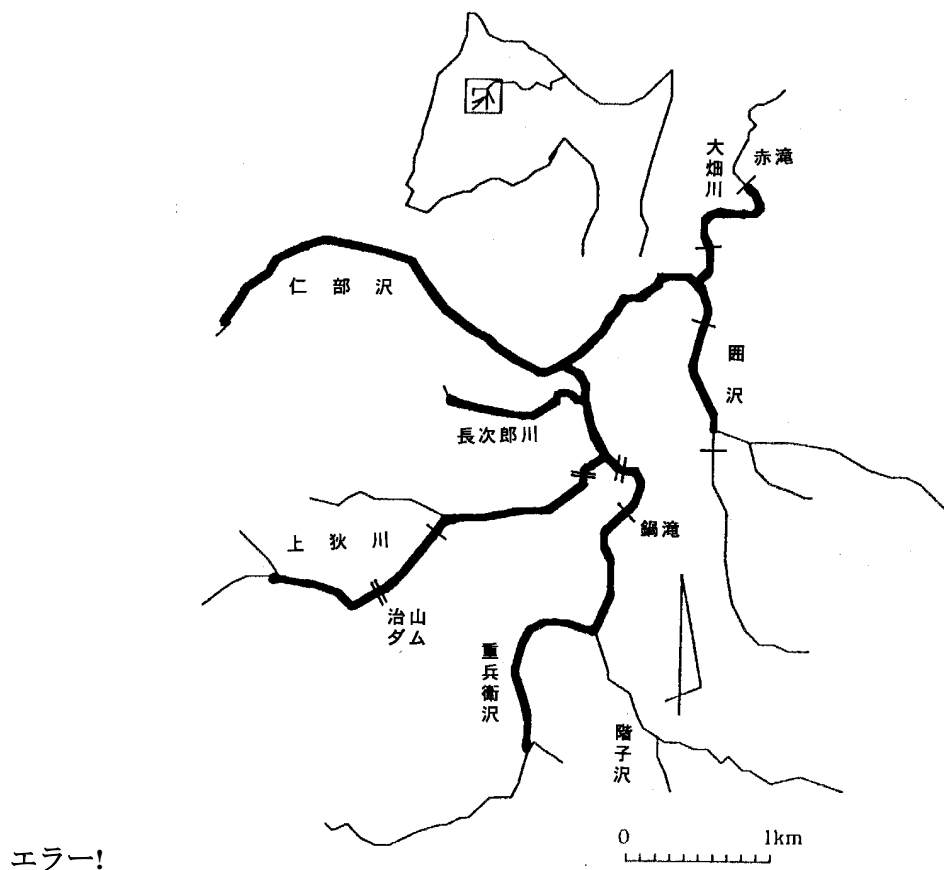
図 II-35 大畑川流域図

上流域はヒバ・ブナを中心とする国有林であり、特に、ヒバは日本三大美林に数えられている。中流域は大滝・屏風岩などの景勝が見られる薬研溪流とミズナラなどの多様な樹種からなる豊かな溪畔林が一体となり優れた自然環境を有し、下北半島国定公園に指定されている。小目名地区周辺から河岸段丘が形成されており、下流部には沖積低地が形成され水田や市街地が広がっている。

イ. 大畑川の魚類相

大畑川は流量の多い河川であり、小目名地区の上流では殆ど人家や工場等がないため水は清涼である。水質は河川的环境基準及び水産の用水基準を満たしており、棲息する魚類はこれまでに43種が報告されている⁵⁾。

赤滝から上流域には仁部沢、上狄川、重兵衛沢、階子沢、囲沢等が広がり、豊富な水をコンスタントに供給し、多様な水生動物の出現を見ているが、魚類はスギノコしか棲息していなかった(図II-36)。



図II-36 スギノコ棲息域の詳細図

〈凡例〉 — : 保護水面区域 + : 滝 ≡ : 治山ダム

③ スギノコの特徴

ア. 形態

スギノコの外部形態等は分類でよく用いられる鱗の数、鰭の条数、鰓の棘の数、血清、幽門垂の数等が調べられているが、サクラマスと比較して明瞭な差異は認められていない。

その中で最も差があると言われている幽門垂の数は、ほかの河川のサクラマスより少ない傾向ではあるが統計的には有意差はない。

イ. 生態

スギノコ棲息域での雌雄は概ね同じ割合であるが、年齢別の雄個体の割合は1⁺才魚（1年魚*）で減少している傾向にある。年齢別性別体重では1⁺才魚までは雄個体が大きく、2⁺才魚（2年魚*）は雌個体が大型となり、一般の河川のサクラマス幼魚と同じ成長傾向を示す。通常の河川内ではサクラマス幼魚の性比は0⁺才魚（0年魚*）はほぼ1:1であるが1⁺才魚になると雌が少なくなり、1:9位の比率になることが知られている。

ところが、スギノコでは1⁺才魚になると雌雄の出現割合が逆転し雌個体が多くなっていることは、雄個体が何らかの理由で減少していることを示唆している。

大畑川上流部に棲息するスギノコでは、0⁺才魚の秋及び1⁺才魚の春にスモルトの形態を示す雌雄いずれの個体も確認されているが⁶⁾、一般に知られている春の降海期が過ぎても多くの雌、雄とも河川に残留していることから、スギノコではスモルト化した後、いわゆる戻り現象により河川に残留する特異な形質を持っていると考えられている³⁾。なお、1⁺才魚の雄の割合の減少からスギノコ雄の一部の降海が推測されている。

スギノコの産卵は9月上旬から10月上旬にかけて赤滝上流の全域で行われ、瀬の落込み付近に産卵床が多く見られている。成熟個体は他河川のサクラマス同様に、一部の0⁺才魚の雄でも見られているが、大半は、1⁺才魚以上の個体である。

（文献）

- 1) 鈴野藤夫.2001.魚名文化圏 ヤマメ・アマゴ編.東京書籍.東京.pp.52.
- 2) 中村守純他.1958.大畑川上流の淡水魚スギノコについて.資源研彙報.(46,47).p103-107.
- 3) 久保達郎.1977.杉の子およびサケマス類の陸封について.淡水魚.3.p100-107.
- 4) 青森県.2004.大畑川流域保全計画.pp.1.
- 5) 頼 茂.1982.大畑川のスギノコ.淡水魚増刊・ヤマメ アマゴ特集.pp.98.
- 6) 原子保他.1994.平成5年度保護水面管理事業調査報告書(サクラマス *Oncorhynchus masou*).青森県内水面水産試験場.p.22-43.

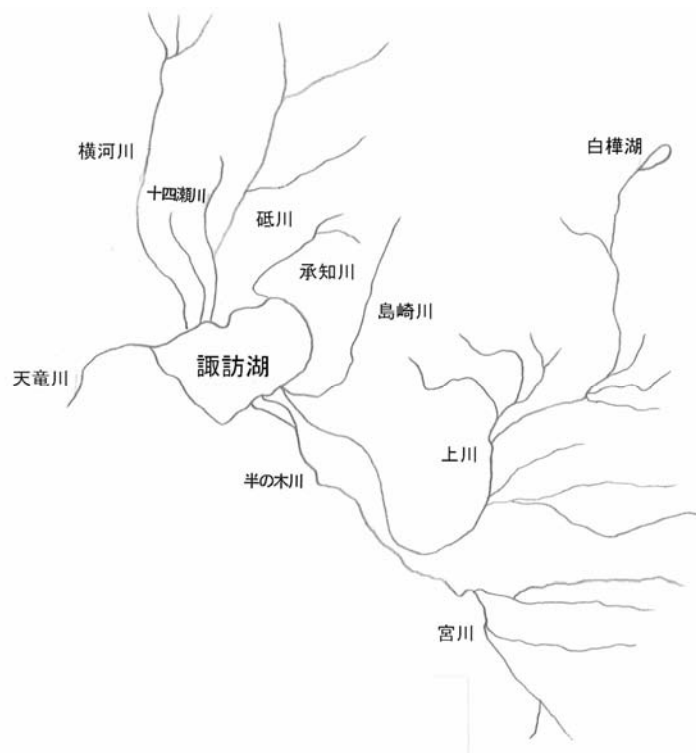
（2）アメ（諏訪湖）

諏訪湖には、地元でアメあるいはアメノウオと呼ばれるサケ科魚類が生息している。一般に諏訪湖のように水深が浅く、夏期の水温がサケ科魚類の生息可能水温域を超える湖には生息できないと考えられている。実際、最近10年間の諏訪湖の平均水温は、沿岸部で6月か

ら9月の間は20℃を超えている¹⁾。ところが諏訪湖の標高は759mと高く、流入河川はイワナ、アマゴなどのサケ科魚類の生息に適しているものも多いことから、高水温期には河川に遡上、避難することによって生息してきたものと考えられている。図Ⅱ-37には諏訪湖の主な流入河川を示したが、上川、砥川は流量が多く、アメの遡上がみられる河川である。

現在、アメは諏訪湖の漁獲物として多くはないが、大型のサケ科魚類として根強い人気がある。諏訪湖漁業協同組合のデータから、昭和25年～平成18年の漁獲量の変化を図Ⅱ-38に示す。昭和30年頃には800kgほどの漁獲量があったが、最近は数10kgになっている。

アメに関する調査記録は少なく、田中(1918)²⁾、野村・植松(1958)³⁾のほかには報告資料^{4),5)}、地元誌⁶⁾漁師の回想記等^{7),8)}に記載されているにすぎない。田中²⁾はアメについて、「常に湖の深層に生息し、7、8月頃主として戸川(砥川)および上川に遡上する。恐らく湖の水温の上昇に耐えられず遡上するのであろう。産卵期は10月頃で遡上する時期に河口に張網をして漁獲する。大きいものでは体長が1尺(約30cm)、体重が800匁(3kg)に達す。食用として貴重せらるるも産額僅少なり。」と記述している。



図Ⅱ-37 諏訪湖の主な流入河川

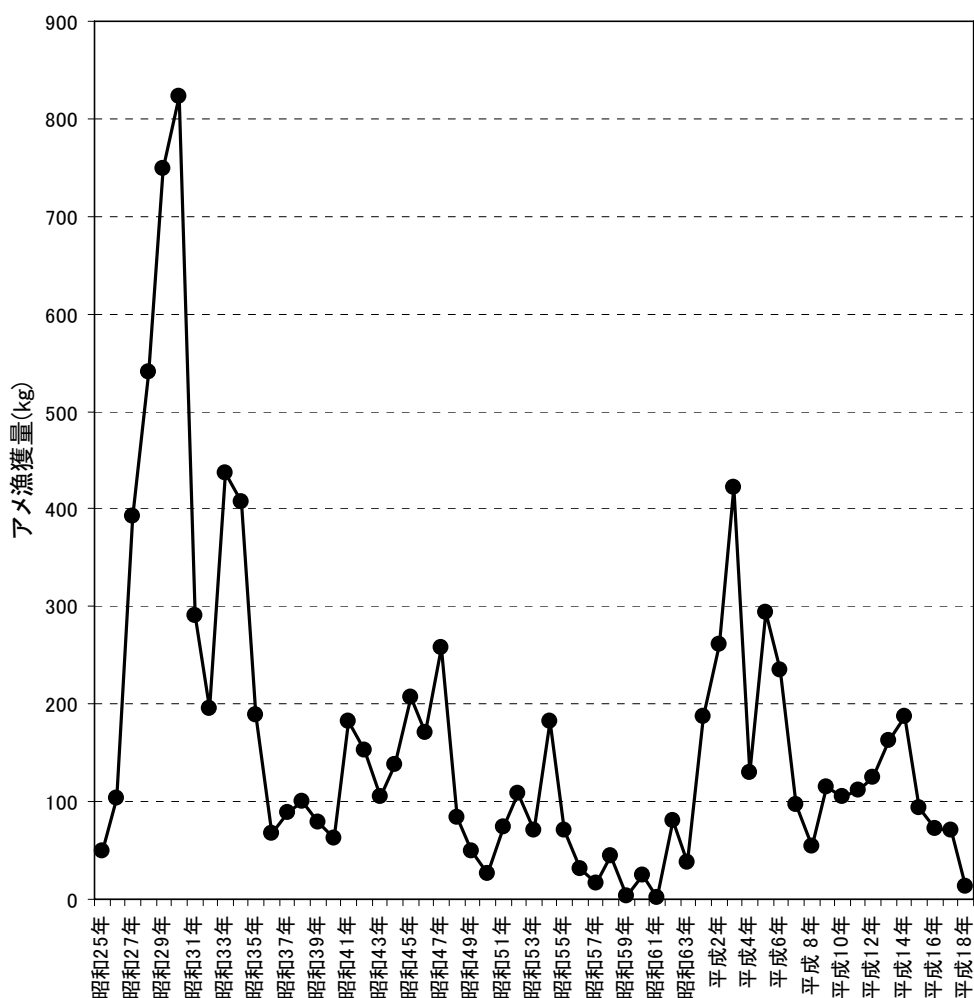
天竜川は流出河川

これは、約90年前の1910年代にも今と同じように、産卵期の遡上より前に、水温の上昇を避けるために河川に遡上していたことを裏付けている。また、アメが食用として貴重であったことは間違いのないと思われるが、体長30cmで体重3kgあるというのは考えられないので記録のミスと思われる。

一方、10月に「すり魚」といって60cm位の雄と45cm位の雌が上がってくるので大勢が

夜半に洩へ出て、投網で盛んに取ったという記録もあるので⁵⁾、大きいアメがいたことは確かであろう。現在、諏訪湖で漁獲されるアメの大きさは、5月時点で約30cm程度(図II-39)である。

野村・植松³⁾はアメについて、ダム湖への放流用有用種の検討の一環として、ビワマスと形態、成長、成熟年齢などについて比較した結果、形態学的にアメは、鰓耙数、鱗数、幽門垂の数などからアマゴ、ビワマスと同種としている。また、池中飼育したビワマスと外部形態を比較し、体色ではビワマスの銀白色に対しアメは黄色味が強いこと、パーマークおよび側線下の黒斑数はアメの方が多いいことを指摘している。さらに、アメ、ビワマス両者の成長に差はみられなかったが、成熟年齢では差があり、雌ではアメが満2年で成熟年齢に達したのに対し、ビワマスは1尾も成熟する個体はなく、雄は両者とも満2年で成熟した。これらの結果と既往のビワマス、アマゴとの成熟に伴う形態変化等を比較検討し、アメの諸性質が遺伝的に固定されたものであるかどうかは論議の余地があると述べている。



図II-38 諏訪湖産アメの年度別漁獲量



図Ⅱ-39 湖内で漁獲されたアメ

地元の諏訪湖漁協では、アメが諏訪湖の固有種というよりは、湖沼型アマゴとして捉えるのが妥当と考えている。その理由として、諏訪湖へ流入する河川の多くにアマゴが生息しており、湖と河川間の行き来が可能であること、主要な流入河川である上川では、ここを管轄する諏訪東部漁協により、アマゴの成魚放流が長期にわたり行われているなどをあげている。また、下諏訪町の砥川では下諏訪北小学校の生徒による、アマゴのふ化放流の体験学習が1988年から継続して行われている。これに使用する発眼卵は同県内の下伊那郡泰阜村、上村のアマゴ養殖業者から導入し、1~2gに育てた稚魚を砥川の上流域に放流している。さらに、横河川でも民間団体によるアマゴの放流が実施されている経緯もある。これらの事例は、地元の人たちにアマゴを大きく知らしめている一方で、アメの存在を漁業関係者の中に封じ込めさせることにもなりかねない状況になっている。そのほか、下諏訪町にある長野県水産試験場諏訪支場の横を流れる承知川の上流域にはアマゴが生息しており、春季の増水期には稚魚が、夏から秋にかけては0+ (0年魚*)、1+ (1年魚*)のアマゴが湖に流下していることが水産試験場諏訪支場によって確認されている。

アメの河川への遡上時期について、田中²⁾は7・8月頃(1910年代)、野村・植松³⁾は地元漁師や長野県水産試験場職員の話として、水温が20℃を超える5月には遡上を始める(1950年代)と記載している。最近、諏訪湖漁協組合員等からの聞き取りによると、4・5月に上川のワカサギ親魚採捕用の簾にかかることが知られており、この頃から河川に遡上していることが確認されている。このことは、アメ本来の性質として1910年当時も4・5月から遡上していたが、気づかなかったものか、この100年の間に諏訪湖や流入河川の水温が徐々に上昇し、アメが水温の上昇を予見して遡上を始めるようになったものか、詳しい調査が望まれる点の一つである。

(文献)

- 1) 長野県水産試験場、諏訪湖沿岸部(高浜沖)表層水温記録、平成16年度長野県水産試験

場事業報告,2006.

- 2) 田中阿歌麿.湖沼学上より見たる諏訪湖の研究,下巻,岩波書店.1918.
- 3) 野村稔・植松善次郎.諏訪湖産アメについて.水産増殖,6.1958.
- 4) 田中茂穂.魚類の研究資料(4),魚類学雑誌,42 卷.No505,1930.
- 5) 田中茂穂.魚類の研究資料(6),魚類学雑誌,43 卷.No507,1931.
- 6) 武居薫.諏訪湖の魚たち 3,あめ(あまご),オール諏訪,(社)諏訪文化研究会.2002.
- 7) 小松茂勝.諏訪湖の恵み,一漁業者の回想記 草原社.1987.
- 8) 小林茂樹.諏訪湖の漁労.1980.

(3) キザキマス(木崎湖)

長野県北西部の北アルプス山麓には、糸魚川・静岡構造線上にできた断層湖が三つあり、仁科三湖と呼ばれている(図Ⅱ-40)。

木崎湖は三つの湖の中では最も南に位置し、標高 764m、面積 1.4km²、最大水深 29.5m の中富栄養湖である。

木崎湖には、古くからキザキマスと呼ばれるサケ科魚類が生息している。キザキマスは体長が 40cm を超え、体重が 1.2kg にも達する淡水域に生息するサケ科魚類としては大型の魚である(図Ⅱ-41)。このキザキマスについては多くの調査や増殖技術開発研究が行われているが、最近の話題の中心になっているのはキザキマスの起源に関するものである。

川尻ら¹⁾は明治時代末期から昭和初期にかけて、木崎湖で行われた放流等の調査記録をまとめ、鱒の湖中養殖試験として報告している。これによると、1932 年まではサクラマスが日本海から信濃川、千曲川、犀川、高瀬川を経て木崎湖まで溯上していた事実があること、明治 41 年から大正 9 年にかけて琵琶湖からビワマス卵を導入したことが述べられている。さらに、大正から昭和初期には、十和田湖産ヒメマス(姫鱒)、択捉島ウルモベツ産ベニマス(紅鱒)、クニマス(国鱒)、シロマス(白鱒)、カワマス(河鱒)、ニジマス(虹鱒)など多種のサケ科魚類が移殖・導入されたが、ヒメマスを除くと放流数量は少なく、ヒメマスでも豊漁がなく終わったという。その後、信濃川には宮中ダム(1938 年)、西大滝ダム(1940 年)が建設され、1944 年に木崎湖の湖尻に水門が作られたことにより、サクラマスの溯上は途絶えたと考えられている。高山・川端²⁾はこれらの事実と、その後、ビワマス、ヤマメの放流が行われたことから、現在生息しているキザキマスは従来生息していたキザキマスと同じものかどうか疑問であるとし、本来のキザキマスは自然分布から湖沼型サクラマスまたは交雑種の可能性があり、ビワマス放流後はビワマスあるいはサクラマスとの交雑種の可能性があるとしている。

キザキマスは産卵期には主たる流入河川である中部農具川(中綱湖からの流入河川)と稲尾沢川に溯上する。溯上は 9 月下旬から 11 月上旬に及ぶが、10 月中旬が盛期である³⁾。成熟年齢について渡辺ら⁴⁾は、鱗相から雄は 0+ (0 年魚*) から 2+ (2 年魚*)、雌は 2+ 以上と推定したが、山本・薄井⁵⁾は産卵期の溯上魚について調査し、雄は 0+ 以上で、雌は

1+ (1年魚*) 以上で成熟することを明らかにした。そして 0+で成熟する雄は少ないことから、1+以上の年級群が再生産の主群になると考えた。一方、琵琶湖産のビワマス（ニギハヤヒマス）の成熟年齢は、雄が 1+以上、雌が 2+以上とされており⁶⁾、キザキマスはビワマスよりも早熟の傾向がみられた。また、キザキマスの溯上親魚の雌雄比は 2:1 で雌の多い傾向がみられるが³⁾、これと同様の現象が十和田湖、中禅寺湖、支笏湖のヒメマスでも観察されていることは興味深い¹⁰⁾。



図 II -40 仁科三湖と流入、流出河川



図 II-41 キザキマス成魚

キザキマスの発眼、孵化、浮上までの積算水温は、それぞれ 250°C、420°C、750°C前後³⁾で、ビワマス⁷⁾、サクラマス⁸⁾とほぼ一致していた。また、餌付け後の成長についてもビワマス⁹⁾、サクラマス⁸⁾と差はみられなかった。

これら種々の生態学的特徴は、キザキマスの起源を考える上で非常に参考になる事項であり、さらに研究の進むことが期待されている。

(文献)

- 1) 川尻稔・畑久三・島立孫亥.鱒の湖中養殖試験(木崎湖に於ける鱒の養成).水産試験調査資料.7.1940.
- 2) 高山肇・川端政一.仁科三湖におけるキザキマスの生態 —その現状と問題点—.昭和 59 年度文部省特定研究「垂直分布に伴う生物の生理, 生態学的研究」.1985.
- 3) 薄井孝彦・山本聡.サクラマス群魚類キザキマス (*Oncorhynchus masou* subsp) の増殖に関する研究— I .木崎湖産野生群からの採卵と稚魚生産, 長野水試研報,3,1994.
- 4) 渡辺竜生・高山肇・川端政一.木崎湖に生息するサクラマス群の鱗形態と生態について.文部省「環境科学」,特別研究報告書「閉鎖水域の浄化容量」.1985.
- 5) 山本聡・薄井孝彦.サクラマス群魚類キザキマス (*Oncorhynchus masou* subsp) の増殖に関する研究— II .木崎湖における稚魚放流効果,長野水試研報,3,1994.
- 6) 加藤文男.琵琶湖水系に生息するアマゴとビワマスについて,魚類学雑誌,25 (3) ,1978.
- 7) 永松正昭.ビワマスの種苗生産に関する研究.滋賀県水産試験場報告,33,1980.
- 8) 長野県水産試験場.サクラマス増殖事業,昭和 60 年度長野県水産試験場事業報告,1987.
- 9) 岩崎治臣・江滝勝一・梶山義雄・西川久雄.ビワマスの種苗生産に関する研究.昭和 54 年度滋賀県醒井養鱒場業務報告,1980.
- 10) 湖沼環境の基盤情報整備事業報告書,一豊かな自然環境を次世代に引き継ぐために—,十和田湖.社団法人 日本水産資源保護協会,2006.

(4) イワメ (大野川水系)

ヤマメ *Oncorhynchus masou masou* とアマゴ *Oncorhynchus masou ishikawae* はサクラマス種群の魚である。これら2亜種にはパーマークと黒点、もしくは朱点の無いタイプのいわゆる無斑型個体が稀に出現する。これら無斑型は最初に大分県大野川水系で発見され、当初は新種のサケ科魚類、イワメ *Oncorhynchus iwame* として記載された(図II-42)。その後、全国各地でこれら無斑型が相次いで発見された。山内(1982)はイワメとアマゴの交雑実験から、(1)交雑魚に稔性があること、(2)斑紋の発現は1対の対立遺伝子に支配されること、(3)有斑型(アマゴ型)は無斑型(イワメ型)に対して優性であることを示唆し、イワメはアマゴの突然変異であると論じている。すなわち、*O. iwame* (イワメ)は*O. masou ishikawae* (アマゴ)の新参同物異名と考えられている(細谷,2000)。一方、近藤・竹下(2004)は大分県大野川水系に同所的に生息するイワメとアマゴ両タイプの繁殖を詳細に観察し、(1)両タイプで繁殖期がずれること、(2)同類交配を行う傾向があること、(3)稀に異タイプ間繁殖が認められるものの、これらの産卵床は、遅れて始まる無斑型同士の繁殖行動により掘り返され、内部における受精卵の生残率が著しく低いと推測されること。以上のことから両タイプ間に分化が起こりつつあることを指摘している。つまり、イワメの分類学的位置は未だ解決されていないと考えた方がよいであろう。以下、大分県大野川水系に生息する無斑型(以降イワメとする)を含むアマゴ個体群について生態に関する情報を記す。



図II-42 イワメ

① 生息場所・移動・成長

大野川水系におけるイワメの主な生息域は源流の1.5km程の区間である。この付近は、年間総降水量が3,000mmを超える多雨地帯で、夏季の最高水温も20℃を越えることのない冷水域である。河川形態はAa型(可児,1944)で、流域は典型的な山岳溪流の様相を呈する。なお、この生息域以外の本水系支流にこれまでイワメは確認されていない(近藤、未発表データ)。この水域では現在、源流部にイワメの単独生息域があり、ごく短いイワメとアマゴ

の混棲域を挟み、その下流にはアマゴの単独域がある。イワメ生息域の河川勾配は15%とアマゴの単独域(9%)に比べて急である。中野・谷口(1996)を参照すると、このような分布様式は、接触異所性であると言える。ただし、40年以上前には、当該水域のイワメとアマゴは1対2~3程度の割合で、偏ることなく分布していたという(木村, 1976)。すなわち、現在ではイワメ単独域となっている場所にも、当時はアマゴが認められたというのである(木村, 私信)。従って、わずか50年の間に両タイプの分布様式に大きな変化が起きたことが窺える。なお、筆者らは1999年8月より当該水域で標識-再捕調査を行っており、この調査から推定した当該水域におけるイワメおよびアマゴの移動は、繁殖期に活発に移動する個体が認められるものの、あまり大きく移動することなく、ほとんどの個体は定住性が高いということが分かりはじめている。このことはSakata et al. (2005)が九州に生息するヤマメの移動について、Nakano et al. (1990)が三重県に生息するアマゴの移動についての報告している点と同じである。当該水域におけるイワメおよびアマゴの成長については、個体毎にきわめて変異に富んでおり、一概に1歳魚(1年魚*)は何センチ、2歳魚(2年魚*)は何センチなどと記すことができない。ただし、季節的に多くの個体は春季に大きく成長する、という共通性が両タイプともに認められる。このことはNakano et al. (1991)も三重県のアマゴについて認めており、彼らは一つの淵あるいは瀬など一つのローカルポピュレーション中における個体間の社会関係が、成長に関する個体変異に帰結すると指摘している。なお、イワメの寿命は2~4歳で、最大で300mmを超える。当該水域で確認されたイワメの最大サイズは尾叉長326mmである。この生息域よりも下流域でイワメが見つかることはきわめて稀で、これまでに銀毛個体(スモルト)も見つかっていない。

② 繁殖(場所・時期)

イワメの雌雄比はほぼ1対1で、雄は尾叉長97mm以上、雌は110mm以上で成熟する。産卵行動は白石(1957)がアマゴで、木村(1972)がヤマメで報告したものと同一である。なお、雌の体内卵数や一回当たりの放卵数はイワメが希少魚であり、保全の対象であるという理由から調べてはいない。産卵は淵尻のかけ上がり部あるいは瀬脇の淀みにある砂礫底で行われる。完成した産卵床は、いずれも通水の良さそうな場所に形成されていた。当該水域のイワメの繁殖期はアマゴのそれよりも2週間ほど遅れる(近藤・竹下, 2004)。イワメとアマゴが混棲する場所では、稀に異タイプ間の繁殖行動も認められるが、これらの受精卵は、上述のように後から産卵するイワメ同士のペアにより攪乱されるため、生残率は低い(Taniguchi, 2000)と考えられる。すなわち、両タイプ間に時間的な生殖的隔離機構が形成されており、従って、イワメとアマゴとの間には集団遺伝学的な分化が起こっている可能性が考えられる。このことに関する詳細については、共同研究者らとともに現在分析中である。Kano et al. (2006)は、三重県の無斑型(イワメ)の混在するアマゴ個体群の繁殖を観察し、イワメとアマゴが任意に交配していることから、これらは同種であると述べている。しかし、各地のイワメ生息場所は各々離れており、遺伝的交流は無いと類推される。従って、今後は各地の無斑型を含む集団の遺伝構造の解析が必要であろう。

(文献)

- 可児藤吉(1944): 溪流性昆虫の生態.古川晴男編, 日本生物誌 昆虫(上), pp.171-317, 研究社.
- Kano Y., Shimizu Y. and K. Kondou (2006) Sympatric, simultaneous, and random mating between markless trout (iwame; *Oncorhynchus iwame*) and red-spotted masu salmon (amago; *Oncorhynchus masou ishikawae*), *Zool. SCI.*, 23(1):71-77.
- Kimura, S. and Nakamura, M.(1961):A new salmonid fish, *Oncorhynchus iwame*, sp. nov. obtained from Kyushu, Japan. 日本生物地理学会報, 22(5):69-74.
- 木村清朗(1957): 祖母・傾山群のエノハ.加藤数好・立石敏雄編,祖母大崩山群,pp109-119, しんつくし山岳会,福岡市.
- 木村清朗(1972): ヤマメの産卵習性について. 魚類学雑誌, 19(2):111-119.
- 木村清朗(1989): “イワメ”について.川那部浩哉・水野信彦・細谷和海編, 山溪カラー名鑑日本の淡水魚改訂版,p.168, 山と溪谷社.
- 木村清朗(1992): 日本原産河川性サケ・マス類の産卵習性と初期生活史に関する研究. 九州大学農学部博士論文.
- 近藤卓哉, 竹下直彦(2005): イワメの生態—移動, 成長および産卵. 片野修, 森誠一 (編), 希少魚類の現在と未来—積極的保全のシナリオ. 信山社, 東京, 232-239.
- 中野・谷口(1996): 淡水性サケ科魚類における種間競争と異種共存機構. 魚類学雑誌,43(2):59-78.
- 白石芳一・鈴木喜三郎・玉田五郎(1957): 三重県馬野川のアマゴに関する水産生物学的研究 第二報 産卵習性に関する研究. 淡水区水産研究所研究資料, (14):1-7.
- Sakata K., Kondou T., Takeshita N., Nakazono A. and Kimura S. (2005) : Movement of the Fluvial Form of Masu Salmon, *Oncorhynchus masou masou*, in a Mountain Stream in Kyushu, Japan. *Fisher. Sci.*, 71, 333-341.
- Taniguchi, Y., Miyake, Y., Saito, T., Urabe, H. and Nakano, S. (2000) : Redd superimposition by introduced rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, on native charrs in a Japanese stream. *Ichthyol. Res.*, 47(2):149-156.
- 山内晃(1982): イワメの人工ふ化とイワメ×アマゴの交配実験を終わって. 淡水魚増刊 ヤマメ・アマゴ特集号,pp.119-124,淡水魚保護協会.

4. サケ属魚類の系統発生と進化

1) 分類体系と種の検索

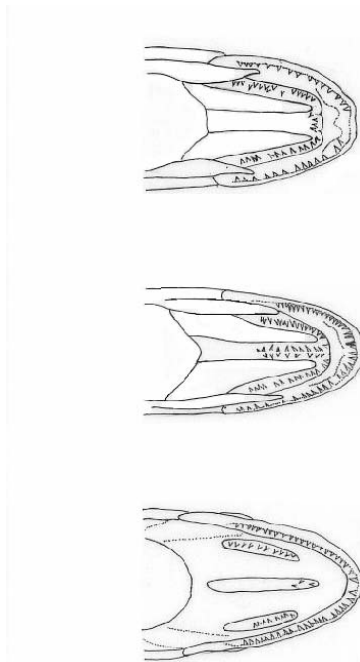
サケ目のサケ科魚類は、Nelson (1994) によると世界で 11 属“約” 66 種に分類されている。そのうち、わが国に現存する主なものはイトウ属 (*Hucho*)、イワナ属 (*Salvelinus*)、サルモ属 (*Salmo*) およびサケ属 (*Oncorhynchus*) の 4 属に含まれる。

サケ属魚類は、世界で現在 8~14 種と考えられている。サケ属魚類の分類も混乱の歴史であり、種数を特定できないほどにむずかしい。ここでは、サクラマス群と言われるサクラマス *O. masou masou*、アマゴ *O. masou ishikawae*、サツキマスおよびビワマス *O. masou* subsp. はサクラマス *O. masou* とする。アマゴ-サツキマスは体側に朱点を有すること、スモルトの降海時期が冬季でサクラマスの春より遅いことから、亜種扱いされている場合が多いが、黒潮の影響で夏季までの海水温が高く、春にスモルト化して降海する遺伝形質が淘汰され、水温の低い冬季のみ海洋を利用する形質が残ったためと考えられることから、これらはサクラマスの亜種というより、生活史の多型として地域個体群とみなしてよいであろう。ビワマスもほとんど北海道のサクラマス降湖型と同じ生活史をとることから、同様にサクラマスの地域個体群とみなされる。

また、アメリカ水産学会が多くの種に分類したニジマス群のニジマスとスチールヘッドトラウトを除く、ゴールドトラウト、アパッチトラウトおよびギラトラウトも地域個体群と考えられること、スチールヘッドトラウトはニジマスの降海型であることから、これらはニジマス *O. mykiss* とする。そうすると、サケ属魚類はサクラマス、ギンザケ *O. kisutch*、マスノスケ *O. tshawytscha*、ベニザケ *O. nerka*、シロザケ(サケ; *O. keta*)、カラフトマス *O. gorbuscha*、ニジマスおよびカットスルートラウト *O. clarki* の 8 種類ということになる。日本にはサクラマス、ベニザケ(ヒメマス)、シロザケ、カラフトマスおよびニジマスの 5 種が分布するが、そのうちニジマスは 1877 年にアメリカ大陸から移入された外来種である。

日本に分布するサケ属以外の主なサケ科魚類は、イトウ属ではイトウ、イワナ属ではオシヨロコマ、アメマス、イワナ、カワマス*、サルモ属ではタイセイヨウサケ*、ブラウントラウト*などがあげられる。なお、“*”は外来種である。

1989 年にアメリカ水産学会がニジマスをサケ属に移すまでには、サケ科魚類を外形から属単位で区別するのが比較的容易であった。すなわち、サケ科魚類はまず頭部背面が平坦か、丸みを帯びているかでイトウ属と他属で分けられ、その他のサケ科魚類は前鋤骨^{ぜんじょこつ}と口蓋骨^{こうがいこつ}の歯帯で T 字型がサルモ属、M 字型がイワナ属、そして小字型がサケ属と分類することができた(図 II-43)。現在、サケ科魚類の種の検索は、とりあえずニジマスのみはサルモ属に席をおくことにより、これまでと同じ分類基準が使われている。



図II-43 サケ科魚類の前鋤骨と口蓋骨歯帯
上から、イワナ属 (M字型)、サルモ属(T型)、サケ属 (小字型)

サケ属魚類の成魚の検索は次のようになる。

- 1 a. 尾鰭軟条は 11-12 条である。背鰭および脂鰭に多数の黒点がある.....ニジマス。
- 1 b. 尾鰭軟条は 13-19 条である。脂鰭に黒点はない..... 2。
- 2 a. 背および尾鰭に明瞭な黒い斑点はないが、小さな黒い点が散在する..... 3。
- 2 b. 背および尾鰭に明瞭な黒い斑点がある..... 4。
- 3 a. 第 1 鰓弓の鰓耙は細長く、高密間隔で、その数は 30-40 本と多い。幽門垂数は 60-115 本を数える.....ベニザケ (ヒメマス)。
- 3 b. 第 1 鰓弓上の鰓弓は太く短く、粗密間隔で、その数は 16-26 本を数える。幽門垂数は 160-210 本と多い.....シロザケ (サケ)。
- 4 a. 背および尾鰭に大型の斑点 (最大のものは眼球と同じ大きさ) をもち、鱗は小さく、側線鱗数は 169-229 枚で、鰓耙数は 26-34 本を数える.....カラフトマス。
- 4 b. 背および尾鰭に斑点はあるが、最大でも瞳孔の大きさである。鱗の大きさは中庸で、側線鱗数は 154 枚以下で、鰓耙数は 19-28 本を数える..... 5。
- 5 a. 尾鰭の上下葉に小さな黒い斑点があり、生鮮時、下顎歯基部は黒色をしている。幽門垂数は 90-240 本、鰓耙数は 20-28 本を数える.....マスノスケ。
- 5 b. 尾鰭に小黒点がある場合は上葉のみで、生鮮時の下顎歯基部は青白色である。幽門垂数は 36-114 本、鰓耙数は 14-25 本を数える..... 6。
- 6 a. 頭部背面に小黒点が散在する.....ギンザケ。
- 6 b. 頭部背面に小黒点はないか、あってもごくわずか.....サクラマス。

また、サケ属魚類の幼稚魚は次のように検索できる。

- 1 a. パー・マークがない.....カラフトマス。
- 1 b. パー・マークがある..... 2。
- 2 a. 脂鱗に小黑点がある.....ニジマス。
- 2 b. 脂鱗に小黑点がない..... 3。
- 3 a. パー・マークは側線の下をわずかに超える。体高が体長の 20%以上ある..... 4。
- 3 b. パー・マークは側線の下をかなり超える。体高が体長の 20%以下である..... 5。
- 4 a. 鰓耙数は 25 本以下である.....シロザケ（サケ）。
- 4 b. 鰓耙数は 26 本以上である..... ベニザケ（ヒメマス）。
- 5 a. 側線上のパー・マークの幅はパー・マーク間の距離より明らかに広い。臀鱗の最初の数鱗条は他の鱗条より必ずしも長くはない。尾鱗縁辺部は白く縁どらない.....マスノスケ。
- 5 b. 側線上のパー・マークの幅はパー・マーク間の距離とほぼ同じである。臀鱗の最初の数鱗条は他の鱗条より明らかに長い。尾鱗縁辺部は白く縁どられる..... 6。
- 6 a. 頭部背面に小黑点が点在する.....ギンザケ。
- 6 b. 頭部背面に小黑点がないか、あってもごくわずか.....サクラマス。

2) サケの起源

ニジマスがサルモ属に含まれていた頃、サケ属とサルモ属は分布域と産卵回数の違いで区別されていた。サルモ属の自然分布は太平洋から大西洋の広い範囲に及んでいるが、ニジマスは日本には自然分布しない。また、ニジマスは多回産卵をするのに対して、サケ属魚類ではサクラマスの一部（成長の良い雄個体）を除いては基本的に生涯に 1 回しか産卵しない。また、形態的にはサルモ属ではサケ属に比べて化骨が遅れており、原始的な形質を多く残している。サケ属の中ではサクラマスが最も原始的な形質を備えており、ニジマスに近いと考えられている。

サケ目魚類が海起源か、淡水起源かという論争はずいぶん昔から行われてきた。最近、サケ目魚類のミトコンドリア全ゲノムを明らかにした石黒・西田（2004）は、サケ目魚類の姉妹群としてカワカマス目魚類をあげている。カワカマス目は北半球では 10 種が知られているが、アラスカでは実はサケ科魚類の捕食種である。いずれにせよ、カワカマス目魚類は淡水魚であることから、サケ目魚類の祖先はやはり淡水性であったと考えるのが妥当であろう。

カナダの研究者 Neave（1958）は、サケ属魚類の形態、生態および分布域の特徴から、氷河期にニジマスの祖先系からサケ属が分化したと考えた。彼は、特に日本海にのみニジマスが自然分布しないことを重視し、大西洋に分布していたサルモ属の一部が気候の温暖な時期に北極海から太平洋に進入し、日本海のような内海に隔離され、間氷期と氷期が繰り返される内にサケ属に分化し、日本海から北太平洋に分布域を拡大するが、洪積世に形成されたベーリング陸橋により北極海までは分布できなかったと考えた。彼の仮説に基づくと、サケ属が分化したのは洪積世の早期（約 200 万年前）ということになる。この時代は、日本海が入り江を形作った古日本海湖の時代に相当し、イトヨなどの他の魚が太平洋グループの祖先集団から日本海グループに分化した時代とも一致して興味深い。

しかし、サケ属魚類の化石がすでに白亜紀 (65-144 百万年前) に出現していること、また、サケ科魚類の最古の化石 *Eosalmo driftwoodensis* が始新世時代の北アメリカの淡水湖から発見されていることと、ベニザケの祖先種と考えられている絶滅種 *Oncorhynchus salax* の化石がアイダホ州南西部の中新世層から発見され、サケ属魚類は更新世よりかなり古い時代に分化したとも考えられている。ただし、この化石は顎骨が明らかに太すぎるなど、現在のサケ属魚類に比べて著しく異なるとも言われている。

3) サケ属魚類の系統樹

ヘッケルは生物の進化過程を、個体発生に対して生物のたどってきた歴史として系統発生と呼んだ。系統関係を樹状に表したものを系統樹という。すなわち、系統樹は生物の進化の過程を表す。Smith and Stearley (1989) を元に、サケ科魚類の系統図を図 II-44 と図 II-45 に示した。

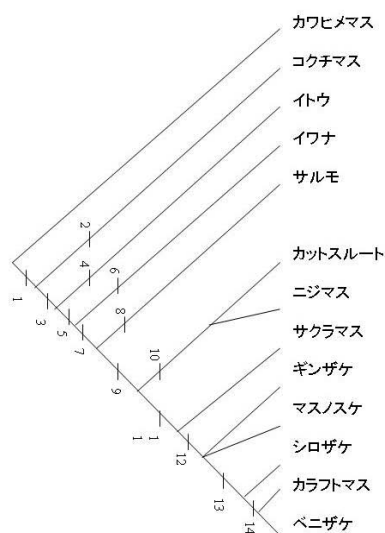


図 II-44 Smith and Stearley (1989) の形態形質に基づくサケ科魚類の系統図 (1)

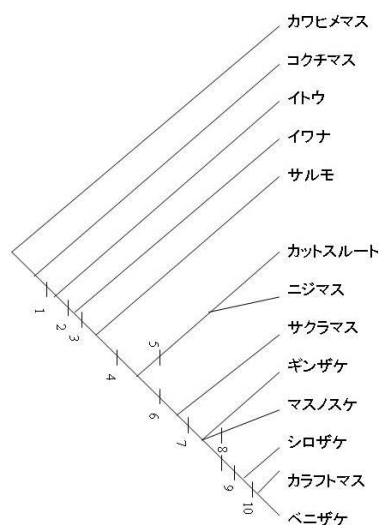


図 II-45 Smith and Stearley (1989) の生活史形質に基づくサケ科魚類の系統図 (2)

彼らが使用した形態の形質は、次のとおりである。

1. 頭頂骨の分離、上前鰓蓋骨あり、主上顎骨前部は大きく、腹面で湾曲する。覆尾骨は扇状を示す。
2. 長い上篩骨。
3. 頭部前部は平たい。長い上顎骨、鰓耙は頑丈である。成熟時の雄の鼻曲がりも顕著である。
4. 鰓耙数 11～16 本。副蝶形骨の後部は平たい。
5. 前鰓蓋骨の下縁は著しく退化。外篩骨の後部はひろがる。
6. 鎖骨の冠部には歯がある。皮翼耳骨の後部は広がる。眼下骨数 5、第 2 眼下骨は幅広い。眼下と蝶耳骨との間の隔壁は骨化しない。
7. 主上顎骨は卵形、鎖骨後端は側篩骨まで伸長する。蝶耳骨の側面は丸い。鎖骨の軸部には歯がある。
8. 下鰓蓋骨は細い。
9. 口蓋骨に短い冠状突起がある。上篩骨の後部は広く欠刻する。間在骨が前耳骨に接する。副蝶形骨は交差部で U 字形をなす。
10. 前部の歯は頑丈である。背中央に切り傷状の斑紋がある。脂鱗の縁辺に黒点がある。
11. 眼下骨が長い。角舌骨が短い。鎖骨歯と口蓋骨歯の間に段差がある。成魚では篩軟骨が不對である。
12. 尾鰭軟条数は 13 本かそれ以上。成魚では側頭部に間隙がない。
13. 主上顎骨は直線上。上篩骨は前部でくびれる。咽舌骨は細く先細り。上主上顎骨に薄い冠状突起がある。
14. 鰓耙数は 27 本以上。主上顎骨と歯骨の後部に小歯がある。第二次性徴での雄の背っぱりは著しい。

また、彼らが示した生活史の形質は次のとおりである。

1. 卵径は 4.6mm 以上。卵色は赤色。成熟時に雄は吻部が伸長し、鼻曲がりを呈する。
2. 産卵期は秋季。
3. 海洋で長期回遊が可能である。
4. 産卵後の回遊時にしばしば不可逆的なホルモンの変化を起こす。
5. 産卵期は春季である。
6. 遡河型は、産卵後、すべての個体が死亡する。
7. 河川残留型は再生産しない。
8. 年齢 0+歳のスマルトのほとんどはしばしば稚魚として降海する。
9. 幼稚魚は顕著な群れを形成し、パー・マークは細い切り傷状である。
10. 淡水生活期間が短い。回遊の準備のために砂礫から浮上する。

ベニザケはほとんどの個体群が1年以上の淡水生活を過ごすことや、サクラマスやギンザケでは淡水残留型雄はスキークすることにより再生産に関与することなどから、Smith and Stearley (1989) の生活史形質は必ずしも妥当とはいえない。また、彼らの系統樹は後述するサケ属魚類の海洋での分布状況とバイオマスから考えても、シロザケ、カラフトマスおよびベニザケの位置がおかしいように思える。

昨今の分子生物学の進歩には目をみはるものがある。ヒト・ゲノム計画により人類の遺伝子の塩基配列はすでに明らかにされている。サケ・ゲノムもしかりである。生物によってゲノムの構造あるいは DNA の量に大きな差があり、高等動物の場合はこの差を生み出す要因の一つに反復配列があげられる。東京工業大学の岡田典弘のグループ (Murata et al. 1993) は、反復配列の中でも塩基の長さを単位としてゲノム中に分散している SINE について研究を行っている。SINE の塩基配列は生物群により異なるが、これらは転写され、同じ塩基配列をもつ RNA のコピーを大量に生産できる。その RNA が偶然に逆転写され、cDNA となってゲノムの新たな遺伝視座へ再び挿入されることで SINE はゲノム中に分散していく。この一連の SINE はゲノムから欠失することなく、生物種の進化の過程で獲得した形質として次世代へ受け継がれ、現存種のゲノム中に存在する。岡田のグループはサケ科魚類に SmaI、FokI および HpaI の3種類の SINE を単離し、サケ属魚類の系統関係を明らかにした (図 II -46)。

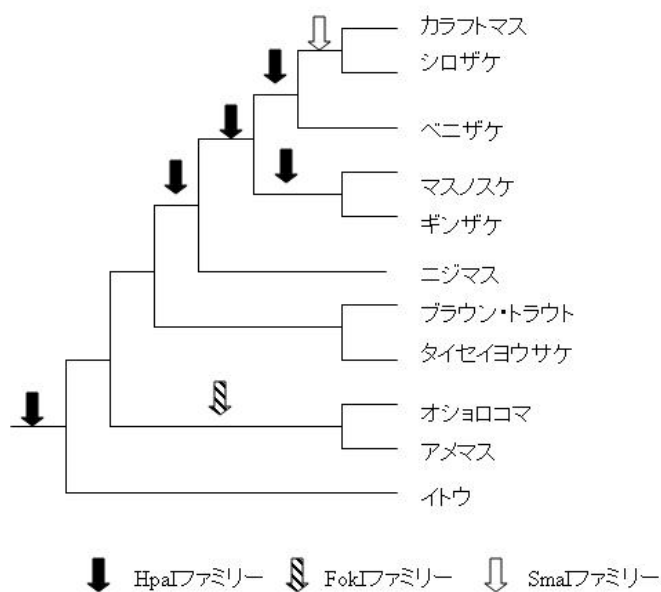


図 II -46 レトロポジション SINE によるサケ科魚類の系統関係 (Murata et al. 1996)

その結果、マスノスケとギンザケが、またカラフトマスとシロザケも姉妹種であることが分かった。SmaI ファミリーはシロザケとカラフトマスのゲノム中にのみ存在し、FokI ファミリーはイワナ属にのみ存在した。HpaI ファミリーはすべてのサケ科魚類に出現した。同一遺伝子座に SINE を持つ種は共通祖先種から分岐したことを 100%に近い確率で示している。岡田のグループが示したサケ科魚類の系統樹は、彼らの形態形質や行動、生態から考えてきわめてリーズナブルな分類のように見える。

4) サケ属魚類の分布と移動

海洋分布、バイオマスおよび浮上直後の移動パターンから、サケ属魚類は海洋に広く分布する種ほどバイオマスが多く、早い発育段階で降海することを表している。

高緯度地方の河川・湖沼は山紫水明と言われるように水温が低く、貧栄養で生物生産力が低い。一方、高緯度の海洋では、表層と底層の温度差が小さく鉛直混合が起こりやすいため、底層に堆積している栄養塩が表層へ湧昇することが多い。そのため、高緯度の海洋における生物生産力（植物プランクトンー動物プランクトン）は低緯度の海域より高いことは一般的によく知られている。このことは、もともと淡水を起源とする遡河回遊魚のサケ属魚類は、氷河期ー間氷期に海洋の高い生産力を利用して降海性を、淡水域で産卵し子孫を保護し生残率を高めるために、母川回帰性を獲得して進化してきたことを示唆している。このサケ属魚類の適応過程は、より高い生産性を持つ新しい環境にある時期にたまたま移動したものが、生産性の低い従来の環境に残ったものより多くの子孫を残し進化したという Gross の仮説によく当てはまる。ただし、生産力の違いのみで通し回遊の進化を考えることに対しては、浅海に起源するカジカ類がむしろ生産性の低い河川上流域や深海へ分散していった例などから、批判的な意見もあることを忘れてはならない。

5) サケ属魚類の移動と残留からみた進化仮説

このように、サケ属魚類の回遊の進化は有効餌量仮説で説明される場合が多い (Gross et al. 1988、前川 2004)。すなわち、北半球の亜寒帯域以北では河川より海の方が生物生産力が高い。サケ属魚類はもともと淡水起源であったと考えられているが、彼らにとって有効な餌は河川より海の方が多いので、降海した個体の成長量が川に残留した個体よりも大きければ、降海した個体の方が大型となり、結果としてたくさんの子を残せるので、川から海へ降海する回遊が進化したという考えである。ベニザケは、サケ属魚類の中でも遡上や産卵の時期、成熟までの年齢構成、生活史のタイプとパターンにおいて多様な生活史を示し、サケ属魚類の回遊進化を語る上で非常に役に立つ。このようなベニザケの多様な生活史を支笏湖ヒメマス移動パターンからみてみよう (帰山 1994)。

支笏湖のヒメマスの一部には地元で「流下魚」と呼ばれ、支笏湖から流出する千歳川を降河する個体が出現する。流下魚はベニザケのスモルトと同じ形態で、尾鰭と背鰭がつま黒化し、体表はグアニンの沈着が著しく、パー・マークが完全に消失している。この流下魚は、残留魚に比べて成長が劣り、小型で肥満度が低くスマートである。流下魚を捕まえて、太平洋へ流入する河川に放流すると、1-3年後には立派なベニザケ親魚として産卵回帰する。一方、流下魚を支笏湖湖畔の孵化場に数日置いた後に再び支笏湖へ放流すると、彼らは翌秋には成熟してヒメマス親魚として孵化場に回帰する。このことは、支笏湖のヒメマスには同一個体群でも環境に応じてスモルトとして降河する個体と、残留してヒメマスとして一生を終える個体があり、流下魚はスモルトであり、スモルト期に降海を逸すると湖に残留することを表している。

1978-1988年の支笏湖ヒメマスにおける個体群サイズに占める流下魚（スモルト）の割合をスモルト率として、個体群サイズとの関係を図II-47に示した。

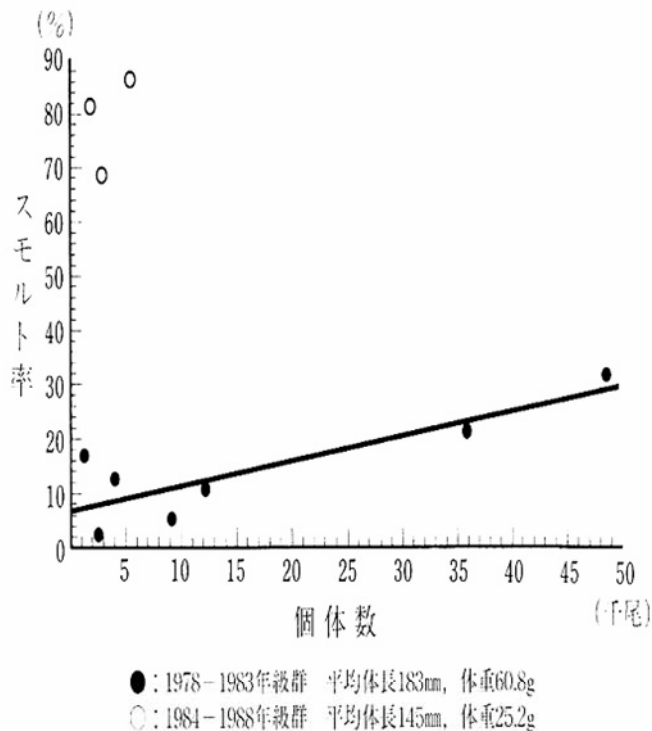


図 II-47 支笏湖ヒメマスの子体数（子体サイズ）とスモルト率との関係

きわめて高いスモルト率を示す 1984-1986 年のスモルトの体サイズ（平均 145mm）は、支笏湖における餌などの資源環境が悪く、他年のスモルト（平均 183mm）に比べて成長が劣り、有意に小形である。また、一般に、個体群サイズの増大に伴ってスモルト率も上昇し、両者には顕著な正の相関が観察されている。これらのことは、支笏湖ヒメマスでは①同一個体群から降河型（スモルト）と残留型の二つの生活史パターンが出現し、成長の良い個体ほど残留型として湖に残ること、②餌を中心とした資源環境が悪く成長が劣っている場合ほど、また、良好な資源環境下でも個体群の密度効果により、個体群サイズが大きいほどスモルトの出現率が高いことを表している。すなわち、スモルトは、残留個体に対して明らかに劣位に位置するが、代謝活性の高揚に伴って湖で得られない餌資源を求めて降海し、数年の海洋生活の後に大型のベニザケ親魚として回帰するとみなされる。

同様のことは他のサケ属魚類でも観察されている。例えば、シロザケの場合、最初に浮上した個体は若干大型であることと先住効果により産卵場付近に残留する傾向が強いが、後から浮上した多数の個体は先住個体により産卵場から追い出され、降河する場合が多い。シロザケはベニザケと同様に湧水のわき出ている場所で産卵する。産卵場は、恒温ではあるが、餌生物が少ない。一方、追い出された個体が息する河川中下流域では、水温は冬季には低い、春季以降は湧水域より高くなる。また、流域面積の広さから餌生物も豊富である。その結果、先住個体と降河個体との間に、成長の逆転現象が生じる。この降河個体とその後の高い成長速度と代謝活性により、先行移動して個体群の回遊を引っ張っていくことになることは先にも示した。

行動生態学では、生活史パターンや行動に関する形質を遺伝的にプログラムされた戦略と呼ぶ。個体が選択可能な生活史や行動のパターンは戦略の表現型として戦術と呼ばれている。1個体が二つ以上の戦略を使い分けることはないが、個体は条件に応じて二つ以上の戦術をとりうる。このような戦略を条件戦略という。さて、ベニザケやシロザケの生活史戦略は、餌や生息空間などの資源が得られれば残留し、得られない場合は移動（降海）するという、まさしく残留と移動の二つの戦術に基づく条件戦略である。すなわち、もともと淡水起源であったサケ属魚類は、このような生活史戦略をとりながら、如何に早い発育段階で海洋生活へ適応するかという方向で進化してきたとみなすことができるのである。

(文献)

- American Fisheries Society. 1991. Common and scientific names of fishes from the United States and Canada. Vi+183. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Brannon, E. L. 1987. Mechanisms stabilizing salmonid fry emergence timing, p. 120-124. In H. D. Smith, L. Margolis, and C. C. Wood (eds.). Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) population biology and future management. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 96.
- Foote, C. J., C. C. Wood and R. E. Withler. 1989. Biochemical genetic comparison of sockeye salmon and kokanee, the anadromous and nonanadromous forms of *Oncorhynchus nerka*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 46: 149-158.
- Foote, C. J., C. C. Wood, W. C. Clarke, and J. Blackburn. 1992. Circannual cycle of seawater adaptability in *Oncorhynchus nerka*: genetic differences between sympatric sockeye salmon and kokanee. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49: 99-109.
- Gross, M. R. 1984. Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. In eds. Potts, G. and R. Wootton, "Fish reproduction: strategies and tactics", 55-75, Academic Press.
- Gross, M. R. 1987. Evolution of diadromy in fishes. In eds. Dadswell, M. J., R. J. Klauda, C. M. Moffitt, R. L. Saunders, and R. A. Rulifson. "Common strategies of anadromous and catadromous fishes", American Fisheries Society Symposium 1, 14-25.
- Gross, M. R., R. M. Coleman and R. M. McDowall. 1988. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. Science 239: 1291-1293.
- グロス, M. R.・前川光司. 1989. 魚類の繁殖戦略の進化. 魚類の繁殖行動—その様式と戦略をめぐって (後藤晃・前川光司編), 161-201. 東海大学出版会.
- 樋口正仁・後藤晃. 1994. イトヨの集団構造と分化のプロセス. 川と海を回遊する淡水魚—生活史と進化 (後藤晃・塚本勝巳・前川光司編), p. 114-126. 東海大学出版会, 東京.
- 石黒直哉・西田睦. 2004. サケ・マス類の系統と進化. 前川光司編. サケ・マスの生態と進化. p. 15-41.
- 帰山雅秀. 1986. サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum)の初期生活に関する生態学的研究. さけ・ますふ研報, 40: 31-92.

- 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.
- 帰山雅秀. 1994. ベニザケの生活史戦略:生活史パタンの多様性と固有性. 後藤晃・塚本勝巳・前川光司編. 川と海を回遊する淡水魚:生活史と進化. p. 101-113, 東海大学出版会.
- Kaeriyama, M., S. Urawa, and M. Fukuwaka. Variation in body size, fecundity, and egg size of sockeye and kokanee salmon, *Oncorhynchus nerka*, released from hatchery. Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery, 49: 1-9.
- Kaeriyama, M. and H. Ueda. 1998. Life history strategy and migration pattern of juvenile sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and chum salmon (*O. keta*) in Japan: a review. N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. (1): 163-171.
- LeBrasseur, R. J. and P. R. Parker. 1964. Growth rate of Central British Columbia pink salmon. J. Fish. Res. Bd. Can., 21: 1101-1128.
- 前川光司. 2004. はじめに. 前川光司編. サケ・マスの生態と進化. p. 3-11. 文一総合出版,東京.
- McDowall, R. M. 1987. The occurrence and distribution of diadromy among fishes. In eds. Dadswell, M. J., R. J. Klauda, C. M. Moffitt, R. L. Saunders, and R. A. Rulifson. "Common strategies of anadromous and catadromous fishes", American Fisheries Society Symposium 1, 1-13.
- Murata, S., N. Takasaki, M. Saitoh, and N. Okada. 1993. Determination of the phylogenetic relationships among Pacific salmonids by using short interspersed elements (SINEs) as temporal landmarks of evolution. Proc. Natl. Acad. Sci., 90: 6995-6999.
- Neave, F. 1958. The origin and speciation of *Oncorhynchus*. Trans. Roy. Soc. Can., 551: 25-39.
- Nelson, J. S. 1994. Fishes of the world, 3rd edition. xx+600. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- ニコルスキー, G. V. 1964. 魚類生態学 (亀井健三訳). Vi+317. たたら書房.
- 西村三郎.1980. 日本海の成立 (改訂版). iii+228. 築地書館,東京.
- Ricker, W. E. 1940. On the origin of kokanee, a fresh-water type of sockeye salmon. Trans. R. Soc. Can., 34, section V: 121-135.
- Smith, G. R. 1992. Introgression in fishes: significance for paleontology cladistics and evolutionary rates. Syst. Biol., 41: 41-57.
- Smith, G. R., and R. F. Stearley. 1989. The classification and scientific names of rainbow and cutthroat trouts. Fisheries, 14: 4-10.
- Stearley, R. F., and G. R. Smith. 1993. Phylogeny of the Pacific trout and salmons, *Oncorhynchus*, and genera of the family Salmonidae. Trans. Am. Fish. Soc. 122: 1-33.
- 塚本勝巳. 1994. 通し回遊魚の起源と回遊メカニズム. 後藤晃・塚本勝巳・前川光司編. 川と海を回遊する淡水魚: 生活史と進化. p 2-17, 東海大学出版会.
- 上野輝彌・坂本一男. 1999. 魚の分類の図鑑. xxxvi+157. 東海大学出版会,東京.

サクラマス群魚類の戸籍

河村 博

サクラマスは、北太平洋に分布するオンコリンカス属 (*Oncorhynchus* 属) のなかで、系統進化のうえで最も古いタイプに属するサケの仲間とされている。オンコリンカス属には、サクラマスのほかにシロザケやカラフトマス、ベニザケ、ギンザケ、マスノスケそしてニジマスなど、私たちの食卓に馴染みの深いサケの仲間が含まれている。その中でサクラマスは、他の仲間と異なりアジア側にのみ棲息し、日本海が分布の中心であることから、かつて汽水環境を形成していたと考えられる古い日本海（古日本海湖）で、その祖先型が進化したとする説が提唱されている^{1,2)}。

ところでわが国の川や湖沼（琵琶湖）には、サクラマスに形態や生態がよく似たグループ、つまりアマゴ（サツキマス）あるいはビワマスと呼ばれる、サクラマスの仲間たちが棲息している。サクラマスを含むこれら3つのグループは、他のオンコリンカス属の仲間と比べて、系統進化的に分化の程度が低く、近縁なグループと見なされて「サクラマス群」魚類と呼ばれている。

サクラマス群魚類の分類は、混乱の歴史と言ってよい。つまり、サクラマス、アマゴ、ビワマスをそれぞれ「種」、あるいは「亜種」、あるいは「型」に区別するなど、サクラマス群魚類の分類は、分類学者や生物学者によってさまざまな分け方がなされてきた。魚類を分類する形質は、もともと変化しにくい形質、つまり骨格などの硬組織に基づいており、その形態や質および数などの類似性や違いに着目して、魚類の分類がなされてきた。一方、最近の分子生物学の発達により、遺伝子配列や特定の遺伝子に着目して、その系統進化関係を研究する手法が用いられるようになってきた。

ここで「種」の定義を簡単にまとめると次のようになる。「種」とは、形態的、生殖的、分布的、生態的に互いに独立したグループと見なされる。特に、生殖的に独立していること、つまり異なる「種」間で交配しても、子供が残せないことが重要と考えられている。あるいは、異なる「種」間で交配が起きない仕組みのあることが、重要と考えられている。これらは「生殖隔離」と呼び、「種」を分けるときの大切なファクターの1つとされている。

さて、サクラマス群魚類の「種」はどのように考えたらよいのであろうか。サクラマスとアマゴそしてビワマスは、人為的に交配させると子供を残すことが知られている³⁾。この点からすると、サクラマス群魚類の3つのグループは、「種」に分類することは難しいかもしれない。一方、かつて自由にサクラマス群魚類を移殖放流した結果、現在の分布はかなり攪乱したものに変わり果てたが、少なくとも、明治大正時代には、サクラマスとアマゴそしてビワマスの分布は、画然と別れていたことが知られている⁴⁾。このように分布が重なり合わない状況は、「生殖隔離」が起きていた証拠と言えそうである。サクラマスとアマゴそしてビワマスの分類関係は、交配により子供を残すことができることから、「種」よりは一段低いレベルの、これから「種」に分化する「亜種」のレベル、あるいはそれ以下のレベルにお

かれるのかもしれない。

体側に朱点を有するアマゴとビワマスは、サクラマスとは異なり、我が国のみ分布するサクラマス群魚類のグループである。これらは、古来から我が国の大切な食材であるとともに、魅力的な釣りの対象魚でもある。さらに、アマゴとビワマスは、その系統関係をより深く理解することをおして、サクラマス群魚類の進化の歴史を解き明かす灯火とも言える。私たちは、アジア特産のサケの仲間であるサクラマス群魚類を、これからも末永く守り未来に伝えていきたいものである。

(文献)

- 1) Neave, F. 1958. The origin and speciation of *Oncorhynchus*. *Trans. Roy. Soc. Can.*, 551:25-39.
- 2) 西村三郎. 1980. 日本海の成立. 築地書館, 東京. pp230.
- 3) 鈴木 亮. 1982. ヤマメ、アマゴの雑種. 淡水魚 ヤマメ・アマゴ特集, p74-78.
- 4) 大島正満. 1957. 桜鱒と琵琶鱒. 楡書房. 札幌. pp79.