

幌内川におけるサケの自然繁殖: 他のサケ科魚類との 産卵床形成の空間的隔離

斎藤寿彦

〒062-0922 札幌市豊平区中の島2-2 水産庁さけ・ます資源管理センター調査課

Natural Reproduction of Chum Salmon in the Horonai Stream: Spatial Segregation of Redd Formation between Chum Salmon and Other Salmonids

Toshihiko Saito

Research Division, National Salmon Resources Center, Fisheries Agency of Japan,
2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062-0922, Japan
(brochet@salmon.affrc.go.jp)

Abstract.— Spawning migration and redd formation of chum salmon (*Oncorhynchus keta*), masu salmon (*O. masou*), white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*), and brown trout (*Salmo trutta*) were investigated in the Horonai Stream along the Pacific coast of Hokkaido during the fall of 1998, in order to evaluate reproductive interactions between straying chum salmon and other fall-spawning salmonids. Fish trapping and redd observation revealed that their spawning timing was similar among four salmonid species. However, the stream reaches where redds were constructed differed between chum salmon and the other species. Of 24 redds of the latter, 23 concentrated on a similar spawning ground, within a 1.1 km stretch downstream of a weir, although those of the former were limited to only three in the same ground. Other chum redds (9 redds) were found further 0.7-1.3 km downstream from the spawning ground, where no other species spawned except for one masu salmon escaping from the latter ground. We found no difference in depth and velocity for all redds among four species, indicating that their spawning microhabitats were not determinants of their spawning ground choice. This study demonstrated that spatial segregation of spawning might exist between chum salmon and other fall-spawning salmonids in the Horonai Stream, even though the reason was unknown.

Key words: chum salmon, fall-spawning salmonid, natural reproduction, spawning redd, reproductive interactions

緒 言

近年、人工ふ化放流されたサケ科魚類の天然魚におよぼす生物学的・生態学的影響が懸念されている (Hilborn and Eggers 2000; Krueger and May 1991). 例えば、ふ化放流魚による天然魚個体群への遺伝的攪乱 (Gharrett and Smoker 1991; Hindar et al. 1991), ふ化放

流魚に由来する疾病の天然魚への伝播 (Rohovec et al. 1988; Hindar et al. 1991), そして餌あるいは生息空間をめぐるふ化放流魚と天然魚の競合 (McMichael et al. 2000) など, その影響は多岐にわたっている. また北米の五大湖では, 移殖放流されたサケ属魚類 (*Oncorhynchus* spp.) が在来種であるカワマス (*Salvelinus fontinalis*) と同時期に類似した場所で産卵するために, 前者が後者の産卵床を物理的に破壊している可能性が指摘されている (Krueger and May 1991). このように, ふ化放流魚には天然魚の資源減少を引き起こす危険性があることから, ふ化放流の見直しに関

する議論が欧米諸国を中心に繰り広げられている。

サケ (*O. keta*) は北日本における重要な水産資源であり、その資源の大部分は人工ふ化放流事業により維持されている。河川に辿り着いたサケは、ふ化放流種苗を確保する目的から、河川に設置された捕獲施設において順次捕獲され、採卵および受精に使用される。したがって、日本において自然繁殖を行なうサケは、皆無ではないにせよ、人工ふ化に供される個体に比べれば極めて少ないものと考えられる。そのため、サケの自然繁殖が他の河川性魚類を含む天然魚に与える影響について、日本ではほとんど明らかにされてこなかった。しかしながら、近年、河川に溯上したサケを漁業資源としてではなく、河川環境の保全を図るためにも有効利用しようとする試みが始まっており、日本系サケにおいても種の多様性と独立性を保全していく目的から、野生資源を維持していく必要性が指摘されている (鈴木 1999)。今後、野生資源の回復を試みる河川が増加した場合、そのような河川では、ふ化放流を前提とした親魚の捕獲が実施されないことから、河川に溯上したサケは自然繁殖することが予想される。その場合、北海道の河川に自然分布している、アメマス (*S. leucomaenis*)、オシロコマ (*S. malma*) およびサクラマス (*O. masou*) などの秋産卵サケ科魚類とサケの間で、産卵場所をめぐる競合が生じる可能性が否定できない。

一般に、同所的に生息するサケ科魚類の種間には、産卵の時期的・空間的隔離が認められ、それが交雑の抑制、産卵環境をめぐる競争の軽減を図り、結果的に近縁種の共存を可能にしていることが知られている (Utter 1981; Heggberget et al. 1988)。サケは元々北日本に自然分布する種であることから、本来他の秋産卵サケ科魚類と共存していたものと考えられる。しかしながら、サケの人工ふ化放流が日本で開始されてから100年以上の歳月が経過し (Kobayashi 1980)、その間、河川間における大規模な卵移植や商品価値の高い時期に回帰する系群の増殖など、過去に人為的な産卵時期の改変が行なわれた歴史的経緯があり、その結果、現在のサケの溯上および産卵時期は、本来系群ごとに決まっていたであろう固有の特性からかけ離れてきている (真山 1986)。また、河川において再生産を行なうサケ科魚類個体群は、河川における親魚の産卵可能な空間や、稚魚の餌および生息場所等の資源状態によって制限を受けるため、本来河川ごとに最適な個体群サイズが決まっており、よって、溯上および産卵する親魚の数も河川ごとにある一定のレベルに維持されている (Krueger and May 1991)。しかしながら、ふ化放流由来のサケに関しては、必ずしもそのような個体群調節が作用していないと考えられるため、河川規模に合わない個体数の

親魚が産卵する可能性がある。このようなふ化放流由来のサケの特性を考慮すると、ふ化放流魚と天然魚の問題がわが国において顕在化する可能性は決して皆無とはいえない。したがって、将来にわたりふ化放流由来のサケ資源と天然魚との共存を図る上で、両者の相互関係に関する知見を集積し、現状の把握に努めることが必要である。

1998年3月、北海道南西部の苫小牧市を流れる幌内川で、それまで存在していた中流域の堰堤が階段状の魚道に改修されたことに伴い、同年秋初めてサケの溯上および産卵が確認された。この機会に、サケの自然繁殖について調査を行なうと共に、当河川に生息する秋産卵サケ科魚類である、アメマス、オシロコマ、サクラマス、およびブラウントラウト (*Salmo trutta*) についても同様の調査を行ない、サケとこれらの秋産卵サケ科魚類間の自然繁殖における競合の可能性について検討したので報告する。

材料および方法

調査は、北海道南西部の苫小牧市を流れる幌内川で行なった。幌内川は流路延長約14 km、川幅2~5 mほどの湧水起源の小河川であり、湧水源から下流約7 kmの区間は北海道大学苫小牧演習林内を、それより下流では苫小牧市街地を流れて太平洋に注ぐ。当河川の河川勾配は1%以下であり、河床は多孔質の火山性砂礫より成る (中村・百海 1989)。また、湧水を起源とするために流量および水温の変動は年間を通じて小さく、月平均水温は1月で4℃、8月で10℃ほどである (宮崎ら 1991)。演習林内を流れる流路延長のうち、上流約5 kmの区間は原生林や落葉広葉樹の2次林に覆われた比較的自然的のままの流程となっているが、下流約2 kmの区間は一部公園化が進み、その流程には面積409~4933 m²、水深1.0~2.5 mの人造池が6ヶ所点在している (Fig. 1)。

幌内川には1998年まで2つの堰堤が存在していた。1つは湧水源の下流約4.3 kmの水道水取水堰堤 (以下、堰堤A) であり、もう1つは堰堤Aのさらに下流約3 kmの砂防堰堤 (以下、堰堤B) である。前者の堰堤には魚類等の移動を妨げぬようにという配慮から魚道が設けられていたが、後者には魚道が無かった。そのため、幌内川に生息する魚類は堰堤Bによってその生息域が分断されており、特に堰堤Bより下流に生息する魚類が、その堰堤を越えて上流へ溯上することは不可能だった。ところが、この堰堤Bが1998年3月に階段式の魚道へと改修されたことにより、それ以降、幌内川に魚類の移動を妨げるような物理的障害は無くなった。

幌内川には、ニジマス (*O. mykiss*)、アメマス、オシロコマ、サクラマス、ブラウントラウト、ギン

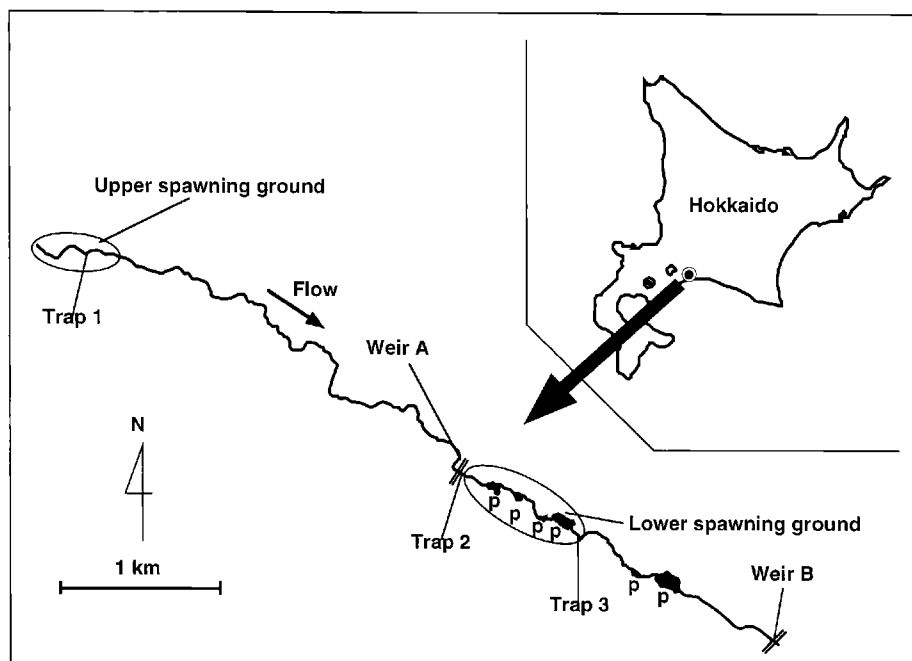


Fig. 1. Map of the Horonai Stream showing positions of two weirs (weir A and B). "P" represents locations of impoundments.

ザケ (*O. kisutch*) およびイトウ (*Hucho perryi*) といったサケ科魚類が生息している。優占種はニジマスであり、これに続くのがアメマス、オショロコマそしてサクラマスである。これらのサケ科魚類のうち、幌内川の在来種はサクラマスのみであり、アメマスおよびオショロコマは過去に苫小牧演習林で実施されていた「トラウトストリーム」計画に基づいて1988～1993年にかけて放流された個体による（石城 1994）。ニジマスは演習林の下流で過去に養殖されていたものが逃げ出し、野生化したものである（北野ら 1993）。その他の魚種については、演習林内の養魚施設から逃げ出したものと思われるが、生息数は少ない。なお前述した魚種のうち、イトウを除くすべての魚種について演習林内での自然繁殖が確認されており（北野ら 1993; 石城 1994; Taniguchi et al. 1996; Saito and Nakano 1999; Taniguchi et al. 2000）、1998年3月まで堰堤 Bによって海からの溯上親魚が妨げられていたことを考慮すると、1997年までに自然繁殖した個体は全て、河川あるいは人造池で成熟した河川型だったと考えられる。

魚種ごとの産卵溯上時期を特定するために、1998年9月8日から12月5日までの間、3つのヤナ（ヤナ1; 幅0.5×高さ0.5×奥行き1.0 m, ヤナ2およびヤナ3; 幅1.0×高さ0.8×奥行き1.5 m）を幌内川に設置した。異なる大きさのヤナを用いたのは、川幅の違いのためである。これまでの研究により、幌内川におけるサケ科魚類の産卵は主に2ヶ所に集中することが明らか

になっている（Saito and Nakano 1999; Taniguchi et al. 2000）。1つは、湧水源から下流0.5 kmの区間（以下、上流産卵場）であり、もう1つが堰堤Aの直下から下流1.1 kmの区間（以下、下流産卵場）である。したがって、ヤナ1とヤナ3を上流および下流産卵場に、またヤナ2を堰堤Aの魚道口にそれぞれ設置した（Fig. 1）。ヤナの設置が終了したのち、既に産卵場に移動していた親魚を確認するため、上流および下流産卵場において、エレクトリックショッカー（Smith-Root社製）によるサンプリングを行なった。その結果、上流産卵場ではアメマス親魚6個体（雄5個体、雌1個体）、オショロコマ親魚8個体（雌雄各4個体）そして雄のヤマメ親魚1個体を、下流産卵場では雄のヤマメ親魚6個体をそれぞれ確認した。この結果、ヤナを設置した時点で、親魚の産卵場への移動はまだ開始されたばかりと考えられた。各ヤナの点検は、朝・夕の一日2回実施した。捕獲した親魚については、尾叉長および体重の計測を行なったのちに、リボンタグまたはアンカータグを用いて、色と標識部位の組み合わせによる個体標識を施した。また、二次性徴などの外見的特徴および腹部の触診により、成熟の有無ならびに性別を判定した。触診の結果、精子を排出した個体は雄として、また腹部の膨満や卵の放出が認められた個体は雌としてそれぞれ区別した。すべての計測が終了した個体については、速やかにヤナの上流側へ放流した。一方サケは、必ずしも全ての個体が既知の産卵場まで溯上した訳ではなかった

ため、産卵の集中した区間（約0.6 km、後述参照）を中心に1日1回の見回りを実施し、産卵後に死亡した個体について、性別の特定と、尾叉長ならびに体重の計測を行なった。さらに、幌内川へのサケ溯上時期を近隣河川のそれと比較する目的で、幌内川に最も近いサケ増殖河川である錦多峰川（河口間の直線距離は約12 km）における1998年のサケ河川捕獲尾数（水産庁さけ・ます資源管理センター 2000）を調べた。

魚種間における産卵時期の違いを明らかにする目的で、前述のヤナによる親魚溯上調査と並行して、産卵床調査を実施した。調査区間は、上流および下流産卵場と、サケの産卵が集中した、下流産卵場の下流端から更に0.7~1.3 km下流の計3ヶ所とし、この3区間については1日1回の頻度で観察を行なった。一方、演習林内のその他の河川区間については、5~10日に1回の頻度で観察を実施した。観察は、各産卵場を下流から上流へ川岸を歩くことにより行ない、まず、産卵床掘りなどの産卵行動を示す個体の発見に努めた。産卵行動を行なっている個体を発見した際には、双眼鏡を用いて個体標識を確認することにより魚種を特定した。また、標識の無い個体については体側等の模様から魚種を判断し、魚種が特定できたときに限り、産卵床のデータとして用いた。通常、産卵行動が観察された日の翌日には産卵が終了し、産卵床が形成されていた。そこで、魚種および位置の特定できた産卵床については、Fig. 2に示す地点の水深ならびに流速を測定し、産卵床の物理環境特性とした。流速は、プロベラ流速計（Tanida et al. 1985 参照）を用いて、河床から1~2 cmほど離れた点で3

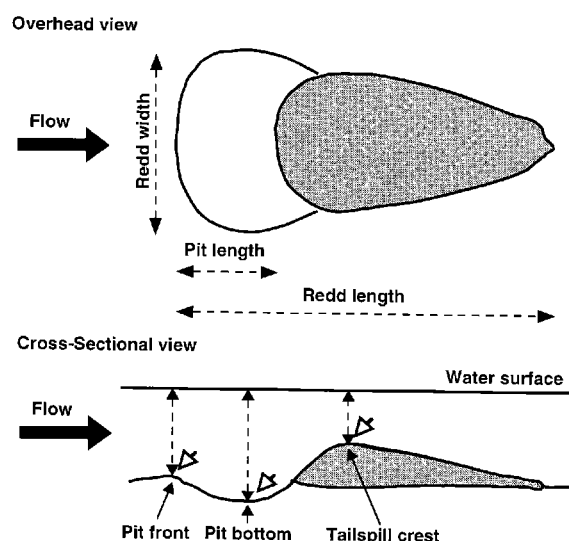


Fig. 2. A typical redd shape with measuring points. Broken lines represent measured length, width, and depth. White arrows demonstrate velocity measurement points.

回測定し、その平均値を使用した。また、産卵床の形態として、産卵床の全長、全幅、窪み長、そして窪みの深度（産卵床窪み水深 - 産卵床上流端水深）を計測した（Fig. 2）。

産卵床の物理環境特性および形態について、魚種による違いをノンパラメトリック法のKruskal-Wallis testにより検討した。このテストを用いた理由は、得られたデータ数が魚種により異なり（アンバランスデータ）、さらにデータの分布が必ずしも正規分布していなかったためである。この検定により危険率5%で有意差が検出された場合、次にアンバランスデータ用のノンパラメトリック多重比較を行なうことにより（Zar 1996）、どの魚種間で有意差があったのかを明らかにした。

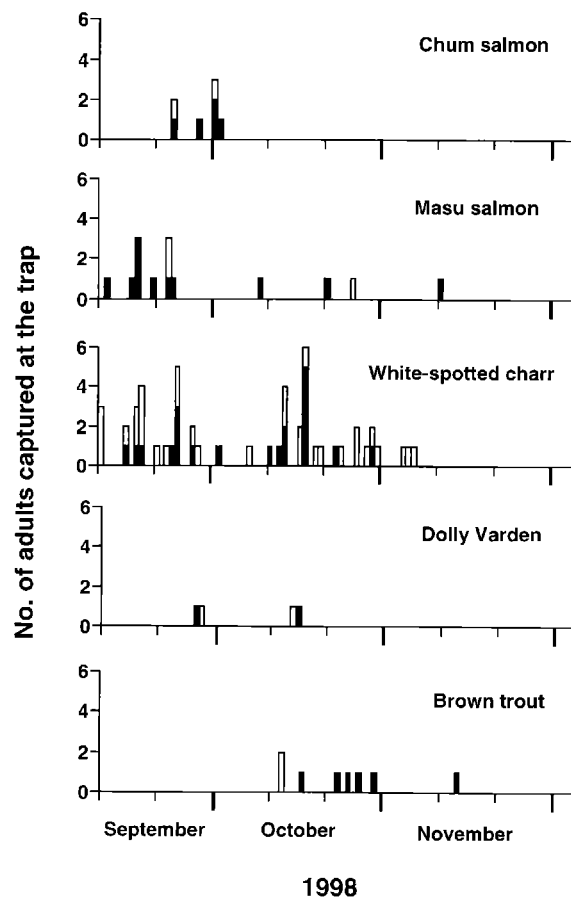


Fig. 3. Number of adults captured at the trap located in the lower spawning ground (Trap 3 in Fig. 1) during 8 September and 5 December 1998. Solid and open bars represent male and female, respectively.

結 果

親魚の産卵場への溯上時期 上流産卵場に設置したヤナ1および下流産卵場に設置したヤナ3において、それぞれ119個体（アメマス雄51個体、同雌6個体；オシヨロコマ雄22個体、同雌17個体；ヤマメ雄23個体）および92個体（サケ雄5個体、同雌2個体；ヤマメ雄18個体、サクラマス雌3個体；アメマス雄20個体、同雌32個体；オシヨロコマ雌雄各2個体；ブラウントラウト雄6個体、同雌2個体）の親魚を捕獲した。しかしながら、堰堤Aに設置したヤナ2では、わずか2個体の親魚（アメマス雄1個体およびヤマメ雄1個体）しか捕獲できなかった。この結果、上流産卵場と下流産卵場の親魚は、堰堤Aによって分断されていることが示唆された（Saito and Nakano 1999参照）。また、サケの溯上は堰堤Aより下流の区間に限られていた。したがって、本研究の目的であるサケと他の秋産卵サケ科魚類の関係に主眼を置くため、以下では堰堤Aより下流区間で得られたデータについて結果を示す。

ヤナ3における捕獲親魚数の経時変化を Fig. 3 に示した。もっとも長期間にわたって捕獲されたのはアメマスであり、その期間は9月中旬から11月上旬までの2ヶ月におよんだ。その他の魚種については、捕獲のピークが10～20日間程度に限られ、それぞれ、サケでは9月下旬～10月上旬、サクラマスでは9月中～下旬、そしてブラウントラウトでは10月中～下旬だった。オシヨロコマは9月中旬および10月中旬に捕獲されたが、捕獲尾数は4個体と少なかった。オシヨロコマは幌内川の上流域に多数生息し、下流にいくに従って生息数が少なくなるという流れ分布を示すことから（Taniguchi et al. 2000）、ヤナ3においてオシヨロコマの捕獲尾数が少なかったのは、当河川における生息状況を反映したものと考えられた。また、ヤナ3によって捕獲されたサケ7個体のうち、3個体について産卵後の死亡が確認され、それらの個体の捕獲から死亡までの平均日数は14日であった。

下流産卵場において捕獲されたサケは7個体のみだったが、この産卵場の下流、0.7～1.3 kmの区間においてもサケの溯上が確認された。この区間における死亡個体の調査の結果、10月12日から11月9日の間に、雄4個体および雌13個体が確認された。ここで、幌内川におけるサケの溯上時期を明らかにするため、死亡個体の発見日時からそれらの個体の溯上時期の推定を試みた。下流産卵場における、サケの捕獲から死亡までの日数が平均14日であったことから、河川における平均生存日数を14日と仮定して、それを死亡個体の発見日時から差し引くことにより溯上時期を推算した（Fig. 4a）。その結果、幌内川におけるサケの溯上は9月下旬から10月下旬までと推定され、溯

上のピークは雌で10月上旬であると考えられた。雄の溯上は雌のそれに比較して、前半に集中し、かつ短かった。一方、幌内川にもっとも近いサケ増殖河川である錦多峰川では、サケの河川捕獲が8月下旬から12月上旬まで続き、1998年の総捕獲尾数は、雄3,516個体、雌2,882個体だった（Fig. 4b）。そのうち、9月から10月にかけてコンスタントな捕獲が続き、この期間に雄の87.2%、雌の83.3%が捕獲された。また、捕獲のピークは雌雄ともに10月中旬だった。

幌内川における、親魚の平均尾叉長および平均体重をTable 1に示した。オシヨロコマ以外の魚種では、雌がいずれも30 cmを超える個体であった。過去に行なわれた調査によると、幌内川の河川区間においては、繁殖期以外の時期に30 cmを超えるような個体を捕獲することは稀であることから（斎藤・中野 未発表データ）、これらの雌は主に人造池に生息する個体と考えられた。一方、雄に関しては、オシヨロコマおよびヤマメでは30 cm未満の個体しか捕獲されな

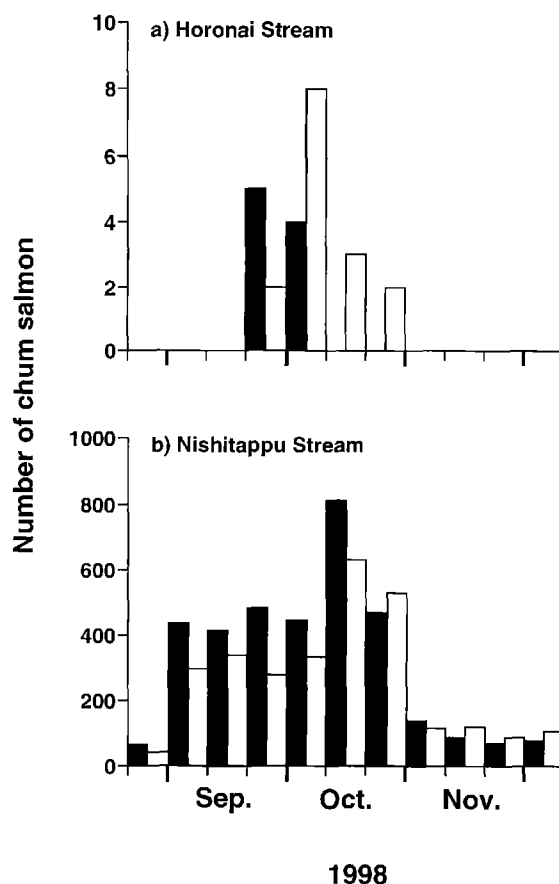


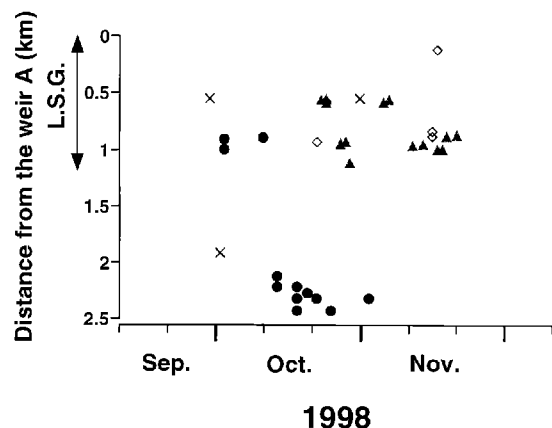
Fig. 4. Spawning migration of chum salmon in the Horonai (a) and Nishitappu (b) streams during fall 1998. For 17 individuals migrating to the Horonai Stream, their migration timings were adjusted by their mean life span on the spawning ground (14 days), because they were discovered as carcasses.

Table 1. Mean fork length and body weight of salmonid spawners captured in the Horonai Stream during September and November 1998. M and F represent male and female, respectively. Range of each values was shown in parentheses.

Fish species	Sex	No. of samples	Fork length (cm)	Body weight (g)
Chum salmon	M	9	65.6 (59.2-75.5)	2734.4 (198.0-4230.0)
	F	15	62.6 (58.5-66.7)	2247.7 (1710.0-2980.0)
Masu salmon	M	18	16.2 (8.5-24.0)	64.4 (7.9-186.9)
	F	3	51.5 (36.8-60.6)	1878.8 (496.5-2840.0)
White-spotted charr	M	20	35.1 (17.3-50.4)	481.6 (50.4-1211.0)
	F	32	45.5 (30.2-61.8)	931.8 (286.2-2708.9)
Dolly Varden	M	2	18.4 (18.2-18.6)	56.2 (52.1-60.3)
	F	2	16.0 (15.6-16.4)	37.6 (34.8-40.4)
Brown trout	M	6	46.2 (44.0-47.7)	1290.5 (965.0-1477.1)
	F	2	43.4 (42.8-44.0)	1080.0 (1060.0-1100.0)

かったが、アメマスでは30 cm未満の個体のほかに、雌同様の比較的大型の個体が捕獲された。よって、アメマス雄には雌同様に人造池に生息する個体が含まれているものと考えられた。また、サケの他に、サクラマスおよびアメマスについても、少数ではあるものの海から溯上してきたと考えられる大型魚が認められた。特に、これまで幌内川においては尾叉長35 cm前後のサクラマスしか確認されなかったが、本調査により初めて尾叉長60 cmほどの雌親魚2個体が確認された。

産卵床の時期的・空間的分布 1998年に幌内川の堰堤Aより下流において発見された産卵床について、その時期的・空間的分布を魚種別に示した (Fig. 5)。1998年9月28日から11月18日の間に、合計36個の産卵床を発見した。その内訳は、サケ12個、サクラマス3個、アメマス16個、およびブラウントラウト5個だった。オシヨロコマに関しては、下流産卵場に僅かながら親魚が存在していたものの (Fig. 3参照)、産卵床を確認することは出来なかった。魚種ごとの産卵床形成時期は、サケが10月1日～10月31日、サクラマスが9月28日～10月29日、アメマスが10月21日～11月18日、そしてブラウントラウトが10月20日～11月14日であり、各魚種とも時期的な重複が認められた。一方、産卵床が造られた河川区間は大きく2つに区別された。ひとつが堰堤A直下から下流1.1 kmの、いわゆる既知の下流産卵場であり、もうひとつが前述の産卵場の下流端より下流約0.7～1.3 kmの区間だった (Fig. 5)。しかしながら、各産卵場で産卵した魚種を比較するとその種構成は大きく異なっていた。下流産卵場においては、サケ産卵床3個、サクラマス産卵床2個、アメマス産卵床16個そしてブラウントラウト産卵床5個が発見されたものの、その下流の区間では、サケの産卵床が9個とサクラマスの産卵床が1個しか

**Fig. 5.** Scatter plots of redds discovered in the Horonai Stream during September and November 1998. Each symbol represents a redd of the following species: chum salmon (●), masu salmon (×), white-spotted charr (▲), and brown trout (◇). "L.S.G." indicates the range of the lower spawning ground (see Fig. 1).

確認されなかった。また、下流で産卵したサケとサクラマスのうち、サクラマスは個体標識魚だったが、サケは全て非標識魚だった。このことより、サクラマスは一旦下流産卵場まで溯上したのちに、増水時などにヤナ3を越えて下流に移動、そして産卵したのと考えられたが、サケは下流産卵場まで溯上することなく産卵したことが示唆された。

本調査により発見された4魚種合計36個の産卵床のうち、サクラマスとアメマス間で産卵床の部分的な重複が1例確認されたが、産卵床の掘り返しが生じるような重複ではなかった。また、ブラウントラウト産卵床のうち、1例はブラウントラウト雌とアメマス雄のペアによるものであり、アメマス雄が産卵を促すために体を痙攣 (quivering) させると、それに応じてブラウントラウト雌が産卵床を掘るのが観察された。

産卵床の物理環境特性 産卵床調査により発見された4魚種36産卵床のうち、河岸のアンダーカット内に形成されたアメマス産卵床1個を除く35産卵床について、産卵床の上流端、窪み、そして塚における、水深および流速を測定した (Table 2)。水深、流速と

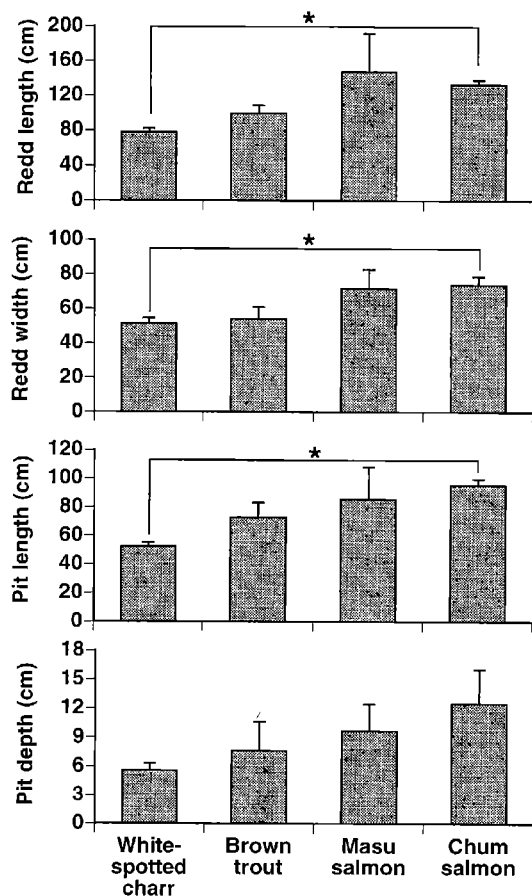


Fig. 6. Comparisons of redd measurements among chum salmon, masu salmon, white-spotted charr, and brown trout. Asterisks demonstrate significant differences ($p < 0.05$).

もに、いずれの測定地点でも魚種による違いは認められなかった (Kruskal-Wallis test: 産卵床上流端水深, $H = 2.39$, $p = 0.49$; 窪み水深, $H = 1.04$, $p = 0.79$; 塚水深, $H = 1.38$, $p = 0.71$; 産卵床上流端流速, $H = 4.45$, $p = 0.22$; 窪み流速, $H = 6.47$, $p = 0.091$; 塚流速, $H = 3.65$, $p = 0.30$)。一般に、産卵床上流端の物理環境特性は、親魚の産卵場所選択における選好性を良く代表していることが知られている (Bjornn and Reiser 1991)。本研究により観察された、産卵床上流端の水深および流速は、4魚種平均で、それぞれ、42 cm (範囲; 10-89 cm), 14.7 cm/s (範囲; 6.4-32.9 cm/s) だった。

次に、4魚種間における産卵床の形態比較を行なった (Fig. 6)。その結果、産卵床全長 (Kruskal-Wallis test: $H = 19.43$, $p < 0.01$)、産卵床全幅 (Kruskal-Wallis test: $H = 13.29$, $p < 0.01$)、そして窪み長 (Kruskal-Wallis test: $H = 19.18$, $p < 0.01$) において有意な違いが認められた。しかしながら、窪み深度については魚種による差はなかった (Kruskal-Wallis test: $H = 3.25$, $p = 0.35$)。魚種による違いの認められた前述の3変量について多重比較をおこなったところ、いずれの変量においてもサケとアメマス間でのみ有意差が認められ、その他の魚種の組み合わせでは違いがなかった。このことから、相対的に魚体の大きいサケはアメマスのような河川性サケ科魚類に比べて大型の産卵床を造るものと考えられた。

考 察

幌内川に溯上したサケ親魚 本研究により、幌内川において初めてサケの溯上および自然繁殖が確認された。それまで幌内川にサケの天然魚が存在していなかったとする根拠として、(1) ほぼ周年にわたり実施されていた北海道大学苫小牧演習林による調査で、それまでサケは確認されていなかったこと、(2) 仮に下流域でサケが自然繁殖していたとすれば、

Table 2. Water depth and velocity of redds of chum salmon, masu salmon, white-spotted charr, and brown trout, measured in the Horonai Stream during September and November 1998. Measuring points (pit front, pit bottom and tailspill crest) are shown in Fig. 2. Values are given as mean $\pm$ 1SE.

Fish species	N	Depth (cm)			Velocity (cm/s)		
		Pit front	Pit bottom	Tailspill crest	Pit front	Pit bottom	Tailspill crest
Chum salmon	12	38.75 $\pm$ 4.83	51.25 $\pm$ 5.96	34.42 $\pm$ 4.76	17.93 $\pm$ 2.64	13.79 $\pm$ 1.82	26.26 $\pm$ 3.61
Masu salmon	3	46.67 $\pm$ 4.41	56.33 $\pm$ 7.80	41.33 $\pm$ 8.57	13.43 $\pm$ 1.76	10.06 $\pm$ 2.49	22.32 $\pm$ 5.63
White-spotted charr	15*	43.33 $\pm$ 4.84	48.93 $\pm$ 4.68	36.53 $\pm$ 4.34	13.41 $\pm$ 1.41	9.35 $\pm$ 0.60	19.58 $\pm$ 1.98
Brown trout	5	42.80 $\pm$ 6.76	50.40 $\pm$ 7.64	34.20 $\pm$ 6.16	11.34 $\pm$ 3.30	8.65 $\pm$ 0.89	15.04 $\pm$ 2.40

*One redd of white-spotted charr constructed in a bank undercut was excluded for analysis due to difficulty of measurements.

幌内川のような小規模で市街地を流れる河川においては、サケの産卵が目撃される可能性が極めて高いが、そのような情報が全くないこと、が挙げられる。突如としてサケが幌内川で自然繁殖した理由は、当河川の中流域に設置されていた堰堤B (Fig. 1参照) が魚道へと改修されたことにより、サケが産卵可能な河川区間まで溯上することができたためと考えられる。その工事が、サケの溯上を確認するわずか半年前に終了したことを考慮すれば、本研究により得られた結果は、サケが河川環境の修復に対して短期間のうちに反応し、溯上の妨げとなっている物理的障害が取り除かれることにより、比較的容易に上流域まで溯上することを示している。さらに特記すべき点は、サケの迷入が、それまでサケの存在していなかった河川において、新たな個体群を形成し得る可能性を示したことである。本研究が終了した約3ヶ月後の1999年2月末、幌内川においてサケ稚魚の群泳が確認された (斎藤 未発表データ)。また、続く1999年にも、溯上数は不明ながらサケの溯上および産卵が当河川において目撃されている (岸 大弼, 北海道大学苫小牧演習林 私信)。このことから、今後、幌内川を母川とするサケ集団が形成される可能性が示された。

繁殖時期 1998年秋に、幌内川の堰堤Aより下流で自然繁殖が確認された魚種は、サケ、サクラマス、アメマスそしてブラウントラウトの4魚種であり、その繁殖期は9月下旬から11月中旬におよんだ。また、本研究では確認されなかったが、1995年秋に観察されたギンザケの自然繁殖は、11月5～14日にかけて行われたことが報告されている (Taniguchi et al. 1996)。したがって、幌内川に生息する秋産卵サケ科魚類の繁殖期は、時期的に重複しているものと考えられる。しかしながら、アメマスとサクラマスの繁殖期の重複は小さく、サクラマスの産卵に続いてアメマスの産卵が行なわれる傾向が認められた。本研究ではサクラマスの産卵が3例しか確認できなかったことから、当該地域におけるサクラマスの繁殖期を同種の増殖河川である静内川および敷生川における1998年の採卵状況から確認したところ (水産庁さけ・ます資源管理センター 2000)、両河川とも9月下旬までに採卵が終了しており、幌内川近隣河川に生息するサクラマスの繁殖期は9月が盛期と考えられた。このことは、サクラマスとアメマスの繁殖期の重複は小さく、前者に続いて後者の産卵が行われるという推察を支持している。丸山 (1981) は、本州に生息するイワナ (アメマス) とヤマメ (サクラマス) の自然繁殖を研究し、両種の産卵盛期が入れ替わることを報告しており、これは幌内川における結果と類似している。アメマスおよびサクラマスは日本の溪流に広く分布する魚種であることから (Kawanabe 1989)、

両種の繁殖期には時期的な隔離が存在しており、それが両種の共存を可能にしている一因であると考えられる。サケの自然繁殖は10月に限ってのみ観察された。しかしながら、近隣の錦多峰川においては親魚の河川への溯上が8月下旬から12月上旬まで続くことから、サケの繁殖期が他の秋産卵サケ科魚類のそれと重複することは十分に考えられる。繁殖時期が重複した場合、もしサケが他の秋産卵サケ科魚類と同様な場所に産卵床を造れば、相対的に大型の産卵床を造る傾向にあったサケが、在来種の産卵床を掘り返す可能性が高くなる。したがって、サケの産卵場所に対する選択性が、どの程度他の秋産卵サケ科魚類のそれと類似しているかが、産卵床の重複を左右する重要な要因になるものと思われる。一方、外来種であるブラウントラウトの繁殖期は、アメマスのそれと大幅に重複していることが明らかとなった。さらに、本研究においてブラウントラウト雌とアメマス雄とのペアが観察されていることから、在来種と移殖種の間には、アメマスとサクラマスに見られたような産卵隔離が上手く働かないことが示唆された。北米においては、在来種であるカワマスと移殖種であるブラウントラウトが、同じような時期に、類似した産卵場所で産卵することにより、両種間で産卵床の掘り返しや交雑が生じ、それが結果として在来種の減少を引き起こしているという報告がある (Sorensen et al. 1995)。これは、本研究の結果に共通する部分もあることから、今後日本においても、ブラウントラウトのような移殖種が在来種の減少を引き起こす可能性が懸念される。

産卵場所の選択性 本研究により、幌内川で自然繁殖するサケと他の秋産卵サケ科魚類の間では産卵場所が異なることが明らかとなった。すなわち、サクラマス、アメマスおよびブラウントラウトは既知の下流産卵場まで溯上して産卵する傾向があったのに対し、サケは他のサケ科魚類が産卵場としてほとんど利用しない、下流産卵場の下流0.7～1.3 km区間で産卵する傾向が認められた。しかしながら、幌内川に溯上したサケのうち、比較的早い時期に溯上したとみられる7個体は下流産卵場まで溯上し、そこで3個の産卵床を造っていることから、サケの場合、溯上時期によって産卵場所が異なる可能性が考えられる。岡村 (2000) は石狩川水系豊平川において、産卵期の後半ほどサケの産卵床形成が下流域へ遷移することを報告しており、この現象を、産卵床の掘り返しを避けるために、繁殖期前期に溯上した親魚が後期親魚の溯上しない上流域で産卵するためと推察している。本研究による結果は、豊平川におけるサケの自然繁殖と類似した点が認められたものの、幌内川におけるサケの溯上および産卵は約1ヶ月と比較的短期間であり、かつ親魚数も24個体と少なかった

ことから、岡村（2000）の指摘するような産卵空間をめぐる種内競争が、幌内川におけるサケの産卵床分布に影響しているか否かについては明らかでない。

一方、産卵床の物理環境特性（水深および流速）を4魚種間で比較したところ、魚種による違いは認められなかった。したがって、サケと他の3魚種間における産卵場所の違いを、産卵床の物理環境特性に対する選択性の違いによって説明することはできなかった。しかしながら、本研究で環境特性を測定した産卵床は4魚種合計で35個に過ぎないことから、サンプル数の少なさが、魚種間の違いを検出できなかった原因とも考えられる。また、本研究では産卵床の物理環境特性として水深と流速を使用した。その他の特性が魚種間で異なっていた可能性も否定できない。例えば、サケ科魚類の産卵場所選択に関して、湧水の重要性を指摘する報告があり（例えばBjornn and Reiser 1991）、特にサケは、湧水のある場所に産卵床を造る傾向が強い（佐野・長沢 1958; 小林 1968; 鈴木 1999; 岡本 2000）。このことから、各魚種の産卵場所選択を、産卵床の物理環境特性に対する選好性の違いから検討する場合には、多くの産卵床について、様々な変量を計測する必要があるだろう。

さらに、幌内川で産卵を行ったサケは当河川を母川とする集団ではなかったために、適切な産卵場で繁殖をしなかった可能性も考えられる。野生魚と養殖魚の産卵生態に関する研究が幾つか報告されている大西洋サケ（*S. salar*）の場合、両者の産卵が異なる河川区間で行われたとする研究がある一方（Webb et al. 1991）、河川における生活経験が皆無である海中養殖由来の親魚が野生魚と同じ場所で産卵したという観察結果から、産卵場所選択などの繁殖行動には遺伝的効果が強く影響しているとする研究もある（Lura and Sægvog 1991）。今後、幌内川にサケが定着していくに伴い、当河川を母川とする個体と迷入個体の間でどのような産卵場所選択が行われるかという問題は、サケ科魚類の母川に対する適応を明らかにする上でも大変興味深い。

本研究により、サケの自然繁殖は幌内川に棲息する秋産卵サケ科魚類のそれと時期的には重複するものの、空間的には異なる場所で行なわれることが示唆された。しかしながら、サケがなぜ他のサケ科魚類が利用しない河川区間において産卵を行なったのか、その理由を明らかにすることは出来なかった。仮に、その理由がサケの産卵場所選択に対する選好性の違いに起因しているとするれば、サケが他のサケ科魚類と産卵場で競合することは少ないものと予想される。一方、サケの産卵場所選択が産卵空間をめぐる同種の種内競走により制限されているとするれば、サケの産卵場所は親魚の溯上数や産卵場における密度に応じて変化する可能性があるだろう。また、野

生魚と迷入魚の間で異なった産卵場所選択が行われるとすれば、野生魚の定着に伴ってサケの産卵場所は次第に変化するものと予想される。それらの場合、サケと他魚種との間で産卵場における競合の生じる可能性は十分考えられる。

謝 辞

本報告をまとめるにあたり、御校閲の労と多くの御助言を賜った、水産庁さけ・ます資源管理センター調査課の広井 修博士、真山 紘博士ならびに浦和茂彦博士に心から感謝申し上げます。また、北海道大学苫小牧演習林の石井 正氏には、本調査で使ったヤナを作成して頂いたことに対して厚くお礼申し上げます。

最後に、2000年3月に不慮の事故により他界された、京大学生態学研究センターの故中野 繁助教授には、魚類の生態学研究の手ほどきをして頂いたことに始まり、本研究の計画から遂行にいたるまで終始懇切なる御指導を賜りました。ここに故人の御冥福を祈ると共に、これまでの御指導に対して衷心より感謝申し上げます。

引用文献

- Bjornn, T. C., and D. W. Reiser. 1991. Habitat requirements of salmonids in streams. In *Influences of forest and rangeland management on salmonid fishes and their habitats* (edited by W. R. Meehan). Am. Fish. Soc. Spec. Publ. 19, Maryland. pp. 83-138.
- Gharrett, A. J., and W. W. Smoker. 1991. Two generations of hybrids between even- and odd-year pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*): a test for outbreeding depression? Can. J. Fish. Aquat. Sci., 48: 1744-1749.
- Heggberget, T. G., T. Haukebo, J. Mork, and G. Ståhl. 1988. Temporal and spatial segregation of spawning in sympatric populations of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L. J. Fish Biol., 33: 347-356.
- Hilborn, R., and D. Eggers. 2000. A review of the hatchery programs for pink salmon in Prince William Sound and Kodiak Island, Alaska. Trans. Am. Fish. Soc., 129: 333-350.
- Hindar, K., N. Ryman, and F. Utter. 1991. Genetic effects of cultured fish on natural fish populations. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 48: 945-957.
- 石城謙吉. 1994. 森はよみがえる. 講談社, 東京. 241 p.
- Kawanabe, H. 1989. Japanese char(r(r))s and masu-salmon problems: a review. In *Biology of charrs and masu salmon* (edited by H. Kawanabe, F. Yamazaki, and D. L. G. Noakes). Physiol. Ecol. Japan, Spec. Vol. 1: 13-24.

- 北野 聡・中野 繁・井上幹生・下田和孝・山本祥一朗. 1993. 北海道幌内川において自然繁殖したニジマスの採餌および繁殖生態. 日水誌, 59: 1837-1843.
- 小林哲夫. 1968. サケとカラフトマスの産卵環境. さけ・ますふ研報, 22: 7-13.
- Kobayashi, T. 1980. Salmon propagation in Japan. In Salmon ranching (edited by J. E. Thorpe). Academic Press, London. pp. 91-107.
- Krueger, C. C., and B. May. 1991. Ecological and genetic effects of salmonid introductions in North America. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 48 (Suppl. 1): 66-77.
- Lura, H., and H. Sægvog. 1991. Documentation of successful spawning of escaped farmed female Atlantic salmon, *Salmo salar*, in Norwegian rivers. Aquaculture, 98: 151-159.
- 丸山 隆. 1981. ヤマメ *Salmo (Oncorhynchus) masou masou* (Brevoort) とイワナ *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) の比較生態学的研究 I. 由良川上谷における産卵床の形状と立地条件. 日生誌, 31: 269-284.
- 真山 紘. 1986. そ上・産卵時期から見たサケ属魚類の種特性. 大槌臨海海洋センター報告, 12: 119-121.
- McMichael, G. A., T. N. Pearsons, and S. A. Leider. 2000. Minimizing ecological impacts of hatchery-reared juvenile steelhead trout on wild salmonids in a Yakima basin watershed. In Sustainable fisheries management: Pacific salmon (edited by E. E. Knudsen, C. R. Steward, D. D. MacDonald, J. E. Williams, and D. W. Reiser). Lewis Publishers, New York. pp. 365-380.
- 宮崎知与・田中夕美子・新谷 融. 1991. 幌内川の流量安定性と火山性土層への地下水貯留. 日林北支論, 39: 181-184.
- 中村太士・百海琢司. 1989. 河畔林の河川水温への影響に関する熱収支的考察. 日林誌, 71: 387-394.
- 岡村康寿. 2000. 豊平川におけるシロザケ産卵床の分布 (1998, 1999年度) 魚道の設置による分布状況の変化. 札幌市豊平川さけ科学館館報, 12: 20-31.
- Rohovec, J. S., J. R. Winton, and J. L. Fryer. 1988. Potential hazard for spread of infectious disease by transplantation of fish. In Salmon production, management, and allocation (edited by W. J. McNeil). Oregon State University Press, Corvallis, Oregon. pp. 171-175.
- Saito, T., and S. Nakano. 1999. Differences in the impact of a weir on the reproductive activities in white-spotted charr and Dolly Varden in a Japanese pond-associated stream system. Fish. Sci., 65: 898-903.
- 佐野誠三・長沢有晃. 1958. 十勝川支流メム川に於ける鮭の天然蕃殖. さけ・ますふ研報, 12: 1-19.
- Sorensen, P. W., J. R. Cardwell, T. Essington, and D. E. Weigel. 1995. Reproductive interactions between sympatric brook and brown trout in a small Minnesota stream. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 52: 1958-1965.
- 水産庁さけ・ます資源管理センター. 2000. 資源生物モニタリング 1998. Salmon Database 8 (1), 111 p.
- 鈴木俊哉. 1999. 遊楽部川におけるサケの自然産卵環境調査. さけ・ます資源管理センターニュース, 4: 1-4.
- Tanida, K., K. Yamashita, and A. Rossiter. 1985. A portable current meter for field use. Japan. J. Limnol., 46: 219-221.
- Taniguchi, Y., Y. Miyake, T. Saito, H. Urabe, and S. Nakano. 2000. Redd superimposition by introduced rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, on native charrs in a Japanese stream. Ichthyol. Res., 47: 149-156.
- Taniguchi, Y., H. Urabe, and S. Nakano. 1996. Natural reproduction of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* population introduced in a pond-associated stream in Hokkaido, Japan. Fish. Sci., 62: 992-993.
- Utter, F. M. 1981. Biological criteria for definition of species and distinct intraspecific populations of anadromous salmonids under the U. S. Endangered Species Act of 1973. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38: 1626-1635.
- Webb, J. H., D. W. Hay, P. D. Cunningham, and A. F. Youngson. 1991. The spawning behaviour of escaped farmed and wild adult Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in a northern Scottish river. Aquaculture, 98: 97-110.
- Zar, J. H. 1996. Nonparametric multiple comparisons. In Biostatistical analysis third edition (edited by J. H. Zar). Prentice Hall, New Jersey. pp. 226-229.