



Title	琵琶湖固有種ピワマスの自然再生産に関する生態学的研究
Author(s)	尾田, 昌紀
Citation	北海道大学. 博士(水産科学) 乙第7014号
Issue Date	2017-03-23
DOI	10.14943/doctoral.r7014
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/65352
Type	theses (doctoral)
File Information	Masanori_Oda.pdf



[Instructions for use](#)

琵琶湖固有種ビワマスの自然再生産

に関する生態学的研究

(Ecological study on natural reproduction of
Biwa salmon, endemic species of Lake Biwa)

尾田昌紀

Masanori Oda

平成 29 年 (2017)

琵琶湖固有種ビワマスの自然再生産
に関する生態学的研究

(Ecological study on natural reproduction of Biwa
salmon, endemic species of Lake Biwa)

尾 田 昌 紀

Masanori Oda

平成 29 年 (2017)

目 次

第一章：緒論	
第一節 サクラマス群におけるビワマスの分類学的位置づけ	1
第二節 琵琶湖におけるビワマス漁業と種苗放流事業の変遷	4
第三節 ビワマスに関する研究史と本研究の意義	7
第四節 本論文の構成	12
第二章：ビワマスの産卵期と稚魚の浮上時期・体サイズ	
はじめに	17
調査地と方法	18
結 果	23
考 察	26
第三章：ビワマスの産卵床の分布と産卵環境	
はじめに	48
調査地と方法	49
結 果	53
考 察	58
第四章：遡上親魚の体サイズと卵サイズおよび産卵量調査	
第一節 ビワマス遡上親魚の体サイズと卵サイズ	76
はじめに	76
調査地と方法	78
結 果	80
考 察	82
第二節 知内川における産卵量調査	88
はじめに	88
調査地と方法	89
結 果	90
考 察	90
第五章：総合議論	
第一節 近年の琵琶湖環境が抱える課題	101
第二節 サクラマス群におけるビワマスの特異性	103
第三節 野生魚との共存を目指したビワマス増殖事業に向けた提言	108
要 約	123
謝 辞	131
文 献	133

第一章 緒 論

第一節 サクラマス群におけるビワマスの分類学的位置づけ

サクラマス群 (*Oncorhynchus masou complex*) の分類は長らく混乱してきた。大島 (1957) は、ビワマスとアマゴを同一種とみなし、関東から九州の太平洋側の沿岸と河川および琵琶湖に生息するサケ科魚類とし、河川生活型をアマゴ、降海型や湖沼生活型をビワマスとし、学名を *Oncorhynchus rhodurus* とした。また大島 (1957) は、体側の朱点の有無に着目して、日本海側に朱点のないサクラマス (*O. masou*) が分布し、太平洋側に朱点のあるビワマス (*O. rhodurus*) が分布しており、太平洋側と日本海側で両者の分布が確然と分かれていることを指摘している。この分布の境界線は「大島線」とも呼ばれている。

その後、加藤 (1973, 1975, 1978) は形態学的研究にもとづき、ビワマスとアマゴの間にはかなり違いがあることから両者を区別することを提唱した。また、アマゴとビワマスの間には形態形質の他に生化学的性質についても違いが指摘された (Yoshiyasu, 1973)。Kimura (1990) は、大英博物館やシカゴのフィールド博物館などに保管されていたサクラマス群各種のタイプ標本を詳細に調べ、サクラマス (ヤマメ)、サツキマス (アマゴ)、ビワマスをサクラマスを基亜種とする亜種関係にあるとし、サクラマスを *O. masou masou*, サツキマスを *O. m. ishikawae*, ビワマスを *O. m. subsp.* として記載した。更に、台湾にはサラマオマス *O. m. formosanus* が分布しており、サクラマス群はこれら 4 亜種から構成されるとされてき

た（藤岡，2009）。

近年，分子遺伝学的研究の進展に伴いサクラマス群の分子系統解析が進んできた（Oohara and Okazaki 1996; McKay et al. 1998; 手賀ほか 2012）。Oohara and Okazaki（1998）は，ニジマスを外群として，サクラマス群 3 亜種（サクラマス，サツキマス，ビワマス）のミトコンドリア DNA シーケンスによる分子系統解析を行った。それによると，サクラマスとサツキマスは亜種関係にあり，ビワマスはこの 2 亜種と比較すると別種と位置付けられるほど異なっている。また，ビワマスはサクラマス群の共通の祖先種から最初に分化し，その後かなり時間がたってからサクラマスとサツキマスが分化したとしている。ビワマスが祖先種から分化したのが約 50 万年前と推定され，琵琶湖が現在のように深く広い湖となった年代（約 45 万年前）とほぼ一致している。McKay et al.（1998）は，サクラマスとサツキマス（アマゴ）を対象にミトコンドリアと核の DNA のシーケンスにより両者の遺伝的系統解析を行ったところ，両者の間に明瞭な遺伝的差異は検出できず同一種と考察している。体側の赤点の有無や鱗数などの形態学的な相違から両者は Kimura（1990）が提示した亜種関係にあると考察している。また，ビワマスについては，Oohara and Okazaki（1996）の研究を引用し，サクラマス群 2 亜種とは姉妹種の関係にあるとし，これらの共通の祖先種が現在のビワマスの分布域近くに生息しており，比較的最近になって祖先種からサクラマス群がアジアで分布域を拡げ分化したと推定している（McKay et al. 1998）。手賀ほか（2012）は，ビワマスとサツキマス（アマゴ）は異なる系統樹を形成し明確に両

者を識別できることを報告している。これらの分子系統解析の知見に加えて加藤（1978）および桑原・井口（2007）の生物学的な知見に基づき Nakabo（2009）は，サツキマス（アマゴ）とビワマスを別種として扱い，サツキマス（アマゴ）とサクラマス（ヤマメ）については互いに亜種として扱った。また，サラマオマスについてもサクラマスとは別種として記載している（Nakabo 2009）。各種の学名は，サクラマスが *O. masou masou*，サツキマスが *O. m. ishikawae*，ビワマスが *O. sp.*，サラマオマスが *O. formosanus* として記載された（Nakabo 2009；細谷 2013）。この結果，ビワマスは琵琶湖の固有亜種から固有種として位置づけられるようになった。

第二節 琵琶湖におけるビワマス漁業と種苗放流事業の変遷

現在のビワマス漁は主として長小糸網と呼ばれる刺網によって漁獲されている(藤岡 2009)。刺網漁の漁期は5~9月で、琵琶湖の沖合の水深20m付近に設置する。琵琶湖では夏にかけて水温が上昇してくると水温躍層が形成され、水深20m付近はビワマスが好む10℃前後の水温帯となっており、刺網漁業者はこの層をねらって刺網を設置する(藤岡 2009)。冬になると琵琶湖全域の水温が低下しビワマスはどこでも生活できるようになり、刺網の設置場所を定めることが困難となる(藤岡 2009)。刺網漁が行われない時期はエリ(沿岸定置網)で漁獲される場合もあるがビワマス漁はあくまで刺網が主体である(藤岡 2009)。また、2006年頃からビワマスを引縄釣(トローリング)で狙う遊魚者が増え始めてきた(菅原ほか 2014)。

ビワマスの漁獲量は1955年以前については滋賀県統計書(滋賀県)により1943年まで遡ることができ、1956年以降は滋賀農林水産統計年報(農林水産省 近畿農政局)による(田中 2011)。これに基づく1943以降のビワマス漁獲量の変遷をFig.1-1に示す。ビワマスの漁獲量は1940年代前半は戦争の影響もあって漁獲量は30トン未満であったが戦後から1950年代は漁獲量が豊富な期間で、1958年に最高となる98トンの漁獲量が記録されている。その後、1960年代に入ると漁獲量は減少し、その後は増減を繰り返しながら、近年では20~50トンの漁獲量で推移している。また、近年では漁業者による漁獲に加えてトローリング遊魚者の釣獲が加わり、年間で6.6~8.6トンのビワマスが利用されているが、その半数

以上が再放流されている（菅原ほか 2014）。

ビワマスは琵琶湖の水産重要種であるため明治時代から種苗放流事業が行われてきた（藤岡 2009；田中 2011）。最初にビワマスの種苗放流事業が行われたのが 1883 年（明治 16 年）であり，知内川漁業協同組合により実施された。知内川漁業協同組合ではビワマス増殖を目的に知内村立共同養魚場を設け孵化放流事業を開始し，この事業は，その後，近江水産組合から滋賀県漁業協同組合連合会（以下，滋賀県漁連と略す）に引き継がれて現在まで続いており，ビワマスの種苗放流事業は 100 年以上の歴史を有する（藤岡 2009）。この放流事業では孵化稚魚が卵黄を吸収した浮上稚魚を直接，琵琶湖に放流する手法を長くとってきた（藤岡 2009）。昭和 50 年代頃までの放流は平均体重 1g 程度の種苗を琵琶湖の湖心部付近に放流していた（田中 2011）。

1993 年度（平成 5 年度）から，平均体重 2g（平均体長 50mm）まで育成したビワマス種苗を放流するようになり，1998 年度（平成 10 年度）からはその生活史に合わせて主要な琵琶湖流入河川（現在では 15 河川）に 3 月に放流するようになった（滋賀県 2008；田中 2011）。ビワマス採卵事業は一貫して産卵期に流入河川の築やエリなどで採捕された天然親魚から行っており，経代飼育した親魚からは行っていない（田中 2011）。また，発眼卵放流も 1989 年（平成元年）～1996 年（平成 9 年）まで並行して実施されている（滋賀県 2008）。滋賀県は 1980 年代以降，第 1 次～第 5 次の滋賀県栽培漁業基本計画に記載されているように平均体重 2g の種苗を毎年 70 万尾生産し放流することを目標にしている（田中 2011）。ビワマスの

種 苗 放 流 尾 数 の 変 遷 を Fig.1-2 に 示 し た
(<http://www.pref.shiga.lg.jp/g/suisan/shiganosuisan/files/25zousyokujisseki.pdf>)。種 苗 放 流 尾 数 は 滋 賀 県 漁 連 の 資 料 を 基
に 作 成 し ， 放 流 年 度 で は な く 放 流 年 で 整 理 し た 。

第三節 ビワマスに関する研究史と本研究の意義

ビワマスに関する研究は，第一節で紹介したように大島（1957）による分類学的研究に始まり，ビワマスとアマゴが同一種であるか否かといった点を中心に形態学的特性について比較検討が進められてきた（加藤 1973, 1975, 1978）。その後，Kimura（1990）によりサクラマス，サツキマス，ビワマスはサクラマスを基亜種とする3亜種として整理されたが，その後の分子遺伝学的研究（Oohara and Okazaki 1996；Mckay et al. 1998；手賀ほか 2012）の進展に伴いビワマスはサクラマスやサツキマスとは別種（Nakabo 2009；細谷 2013）であるとされたことは第一節で述べたとおりである。

1980年代には，滋賀県醒井養鱒場の藤岡によりビワマスの降河行動とそれに伴うスモルト変態に関する形態および生理・生態学的研究が行われ（藤岡 1991），ビワマスは形態的に銀毛変態するものの海水適応能は既に失われており，ビワマスの銀毛変態は疑似スモルトであることを明らかにした（Fujioka and Fushiki 1989；藤岡 1991）。また，河川生活期の稚魚の降湖行動は体長40mm以上で発現し5月中旬～6月に体長50～70mmで最も活発となり，降河行動は河川流量の増加が引き金となることを明らかにした（藤岡・伏木 1988；藤岡 1991）。また，近年の研究によるとビワマスはサクラマスやサツキマスと比べて海水適応能は低く，降河期にも海水適応ホルモン（コルチゾール，成長ホルモン）の分泌はみられないが，人為的にこれらのホルモンを注射すれば鰓の塩類排出機能（ $\text{Na}^+, \text{K}^+ \text{-ATPase}$ ：NKA）が活性化し海水適応能力を発達させる機能が残されていることが分かってきた

(Nakajima et al. 2014)。

藤岡は、河川放流個体や飼育個体のごく一部に当歳魚で性成熟する河川残留型早熟雄がビワマスにも存在することを示唆している（藤岡・伏木 1988；藤岡 1991；藤岡 2009）。それまで、ビワマスには他のサケ科魚類にみられるような河川残留型個体は存在せず全て琵琶湖に降湖すると考えられてきたため（古川 1989）、ビワマスにおける河川残留個体の存在は生物学的に着目されるところとなり、桑原・井口（1994）によってもその存在が示された。ビワマスは産卵直前に流入河川に遡上する晩期遡上群が主体であるが、初夏に流入河川に遡上する「早期遡上群」の存在が古くから指摘されており（桑原・井口 2007）、早期遡上群は少数ながら現在でも存在することが証明され、ビワマスにも他のサケ科魚類と同様に生活史の多型が存在する（桑原・井口 2007）。

琵琶湖におけるビワマスの体長組成や年齢組成といった資源学的調査は、滋賀県水産試験場によって古くから精力的に行われてきた（末富・大杉 1952；澤田 1997；田中 2007；田中ほか 2008；田中 2011）。また、ビワマスの種苗放流事業は第二節で述べたとおり 1883 年から行われており、滋賀県醒井養鱒場を中心に種苗生産技術の向上に取り組んできた（田沢・鎌田 1970；田沢・鎌田 1971；江竜 1978；梶山・江竜 1979；永松 1980；岩崎ほか 1981；岩崎 1982）。近年では、選抜育種による高成長系ビワマスの作出に成功している（田中 2006）。

その一方で、琵琶湖流入河川におけるビワマスの自然再生産に関する知見はほとんど得られていなかった。これは、先述したようにビワマス種苗放流事業が古くから行われており

ビワマス資源が比較的安定していたため、流入河川における自然産卵の実態について着目されてこなかったためと考えられる。しかし、断片的な情報であるが澤田(1997)や天野(2014)によると、ビワマス資源に対する自然産卵の寄与率は約8割と報告されており、ビワマスの増殖事業を考えていくうえで自然産卵の実態把握は急務であると言える。また、ビワマスは環境省のレッドリストには「準絶滅危惧種(NT)」として(環境省 2013)、滋賀県のレッドデータブックには要注目種として(滋賀県 2010)記載されており希少種でもあるため、自然個体群の保全が求められる。

近年では、北海道のサクラマスの資源増殖策は種苗放流から野生親魚の保護や河川の生産力を活用した手法へとシフトしつつあり、そのためには過去数十年にわたり改変されてきた河川環境を再生することが大前提で、サクラマスと河川環境の相互関係を明らかにすることが重要であるとしている(永田 2008)。これは、河川生活期間の短いサケ *O. keta* では海洋環境の好転と種苗放流技術の向上によって資源増大がもたらされたものの(帰山 2004, 2008)、河川生活期間が長いサクラマスでは種苗放流事業のみでは十分な増殖効果が期待できないことが明らかとなってきたためである(宮腰 2006, 2008)。また、日本のサケ資源はほとんどが放流魚で維持されていると考えられてきたが、耳石温度標識をもとに調査したところ、北海道で大量にシロザケの種苗放流が行われている8河川でも約3割ほどを野生魚が占めていると推定され、サケ資源の維持に野生魚が十分に貢献しうることが分かってきた(森田ほか 2013a)。また、2011年度の北海道千歳川におけ

る自然産卵によるサケ雌親魚 1 尾あたりの稚魚生産数は約 550 尾，卵から稚魚までの生存率は約 20% と推定され，サケの自然再生産は，生物多様性の保全のみならず，ある程度の増殖効果も期待されると報告している（森田ほか 2013b）。宮腰（2014）は，サケマス資源の増殖保全技術の向上のために，従来のふ化放流事業に加えて自然産卵個体群を保全することの重要性は今後も増すものとしており，そのためには自然産卵の見られる河川や地点の情報を蓄積していくことが重要であると指摘している。2008 年から 2 年間，北海道全域の 1,500 河川のうち，流路延長 8km 以上の 238 河川を対象に調査を行ったところ，放流の行われていない河川でも 2008 年は 64 河川，2009 年は 53 河川で自然産卵が確認された（宮腰 2014）。他の調査の知見と合わせると北海道内の 85 の非放流河川でサケが自然産卵しており，種苗放流を実施している河川と合わせると 206 河川にサケが遡上していることが明らかとなった（宮腰 2014）。

ビワマスにおいても自然産卵個体群にもとづく増殖事業を行うためには，流入河川における産卵生態や稚魚の浮上といった自然再生産に関する知見の集積が求められる。今後，琵琶湖のビワマス資源を持続的に利活用していくためには種苗放流事業と自然産卵の双方をバランスよく取り入れた増殖策が必要であり，場合によっては改変された流入河川の河川環境を再生することも必要になってくるであろう。琵琶湖においてビワマスの自然再生産に関する基礎的な調査を行い，それに基づき野生魚との共存を目指したビワマスの増殖事業に向けた提言を行うことを主目的に本研究を実施した。

また，第一節で述べたようにサクラマス群の分類は長らく混乱した状態にあり，サクラマスとビワマスが別種とされたのも近年のことである。サクラマス群の分類は，形態学的研究に始まり，分子遺伝学的研究の成果を取り入れて進展してきたが，生態学的特性，特に自然再生産に着目した比較は行われていない。そこで，本研究において得られたビワマスの産卵および浮上稚魚の生態に関する知見を，近年までビワマスの基亜種とされてきたサクラマスと比較し，種としてのビワマスの特性を明らかにすることを副次的な目的として本研究を実施した。

第四節 本論文の構成

第一章の緒言に続く第二章から第四章まではビワマスの自然再生産に関する調査と考察を行い，第五章ではこれらを総括してサクラマス群におけるビワマスの特異性について言及するとともに，野生魚との共存を目指したビワマス増殖事業に向けた提言を行った。また，各章を構成する既出論文について本節で整理した。

第二章 ビワマスの産卵期と稚魚の浮上時期・体サイズ

琵琶湖流入河川の姉川および知内川を対象に実施したビワマスの産卵期と稚魚の浮上時期の調査結果について示し，実際の河川水温と対比しながら地球温暖化やダム放流水などによる河川水温上昇の影響について論ずるとともに，近縁種であるサクラマス（ヤマメ）やサツキマス（アマゴ）との比較を行った。また，自然産卵由来の稚魚の浮上と成長を追跡調査するとともに，体サイズの違いから3月に滋賀県漁連によって放流された放流稚魚の流下分散の状況についても検討した。

尾田昌紀（2011a）琵琶湖流入河川姉川におけるビワマスの産卵と稚魚の浮上－温暖化に伴う河川水温上昇の影響解析－．
応用生態工学 **13**：149－154．

尾田昌紀（2011b）2009年の琵琶湖流入河川姉川におけるビワマスの産卵床分布．陸水生物学報 **26**：1－6．

尾田昌紀（2014）琵琶湖流入河川知内川におけるビワマスの産卵生態および稚魚の浮上について．応用生態工学 **16**：65－76．

尾田昌紀・秋葉健司・山本俊昭（2008a）琵琶湖流入河川におけるビワマス *Oncorhynchus masou* subsp. の自然再生産について．陸水生物学報 **23**: 1－6．

尾田昌紀・秋葉健司・山本俊昭（2008b）ビワマス稚魚の浮上期における生態について．陸水生物学報 **23**: 7－14．

第三章 ビワマスの産卵床の分布と産卵環境

ビワマスの産卵床の分布特性と産卵環境の選択性について複数のスケールから検討を行った。まずは流域スケールとして琵琶湖北湖 11 流入河川における産卵床数や親魚の遡上範囲を調査し，その中でビワマスの遡上が多くみられた姉川，知内川，石田川について区域スケールでの産卵床の流程分布を調査し，河川横断工作物と産卵床密度の関係について論じた。最後に河道区間スケールでの産卵場の選択性について水深，流速，河床材といった物理環境を計測し，こういった物理環境を選んでビワマスが産卵床を造成しているのか解析した。

尾田昌紀（2010）琵琶湖流入河川におけるビワマスの産卵床分布．日本水産学会誌 **76**: 213－215．

尾田昌紀（2011a）琵琶湖流入河川姉川におけるビワマスの産卵と稚魚の浮上－温暖化に伴う河川水温上昇の影響解析－．応用生態工学 **13**: 149－154．

尾田昌紀（2011b）2009年の琵琶湖流入河川姉川におけるビワマスの産卵床分布．陸水生物学報 **26**: 1－6．

尾田昌紀（2014）琵琶湖流入河川知内川におけるビワマスの産卵生態および稚魚の浮上について．応用生態工学 **16**: 65

尾田昌紀・秋葉健司・山本俊昭（2008a）琵琶湖流入河川におけるビワマス *Oncorhynchus masou subsp.* の自然再生産について．陸水生物学報 **23**: 1-6.

尾田昌紀・原田泰志（2013）琵琶湖流入河川石田川におけるビワマスの産卵場選択性について．魚類学雑誌 **60**: 149-155.

第四章 遡上親魚の体サイズと卵サイズおよび産卵量調査

第一節では，ビワマスの繁殖特性として，遡上親魚の体サイズ，卵サイズの河川間比較を行った。遡上親魚の体サイズはビワマスの成熟年齢や資源状態に関する情報を提供するだけでなく，雌雄の体サイズ比をサクラマスと比較することでビワマスの繁殖戦略を，その生活史多型を交えて論じた。また，魚類の場合，産出される卵の大きさは，仔稚魚期の生残率に影響し，その後の年級群強度を決定することから，卵サイズの研究は水産資源学上極めて重要なテーマである（森田2003）。ここでは姉川と安曇川の卵サイズを二河川間で比較した。

第二節では，知内川において一つの産卵床にいくつの産室があり何粒の卵が埋没しているか明らかにすることで，ビワマス雌親魚が産卵床を分散して造成するのか，1箇所集中して造成するのかといった繁殖戦略について検討を行った。また，産卵床内の埋没卵数を産卵床流程分布調査の結果と組み合わせることで知内川の産卵量を推定し，種苗放流事業との比較検討を行った。

尾田昌紀（2009）琵琶湖流入二河川におけるビワマス卵サイズの河川間変異．陸水生物学報 **24**：21－25．

尾田昌紀（2014）琵琶湖流入河川知内川におけるビワマスの産卵生態および稚魚の浮上について．応用生態工学 **16**：65－76．

尾田昌紀・岸野 底・原田泰志（2011）琵琶湖流入河川におけるビワマス遡上親魚の体サイズ．魚類学雑誌 **58**：171－175．

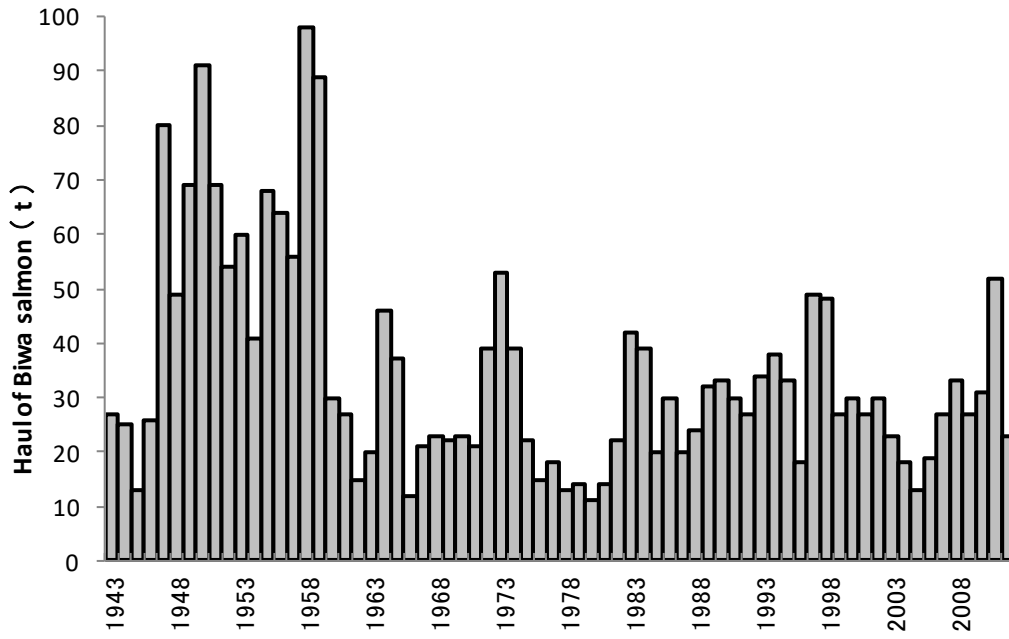


Fig.1-1. Annual haul of Biwa salmon.

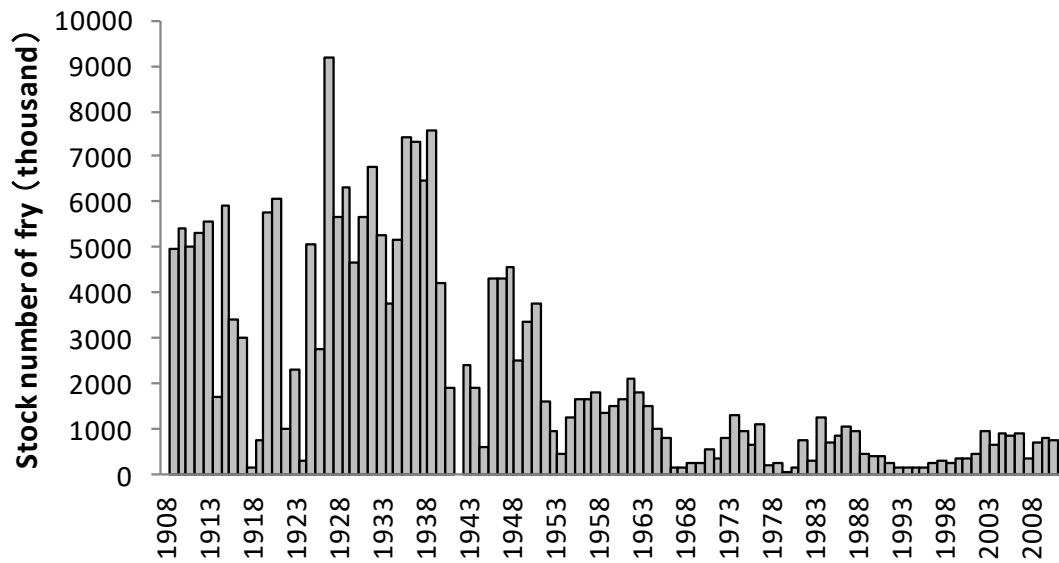


Fig.1-2. Stock number of fry (Biwa salmon).

第二章 ビワマスの産卵期と稚魚の浮上時期・体サイズ

はじめに

ビワマスにおいて自然産卵個体群にもとづく増殖事業を行うにあたり，産卵期や浮上稚魚の生態に関する知見を明らかにすることは最も基本的かつ重要なことである。滋賀県の漁業調整規則では，ビワマスの産卵を保護するため10～11月は禁漁（滋賀県2008；藤岡2009）とされているが，現地調査に基づくビワマスの産卵期に関する報告はこれまで行われていない。また，ビワマス稚魚の河川生活期に関する報告は藤岡・伏木（1988）や加藤（1978，1988）などが挙げられる。藤岡・伏木（1988）の研究は，主として放流したビワマス稚魚を対象としたものであり，自然産卵由来の稚魚に関する情報は部分的なものに限られる。加藤（1978，1988）の研究は，自然産卵由来のビワマス稚魚を対象としているが，形態学的研究に重点が置かれ浮上時期や体サイズの季節変化といった情報については不十分である。

また，これまでビワマスの基亜種とされてきたサクラマス（Kimura 1990）と産卵生態を比較するうえでも産卵期や稚魚の浮上時期に関する情報は必要である。更に，近年は地球温暖化が種の分布や多様性に及ぼす影響について関心が高まっている（Nakano et al., 1996；谷口・中野，2000）。琵琶湖が位置する滋賀県でも気候の温暖化が進み琵琶湖集水域の気温および琵琶湖の水温は上昇している（岡村2008）。そのため，ビワマスをはじめとする狭温性の冷水性淡水魚では温暖化に

よる河川水温の上昇により深刻な影響を被ると考えられる（Nakano et al., 1996；谷口・中野，2000）。

そこで，いくつかの琵琶湖流入河川において詳細なビワマスの産卵期と稚魚の浮上時期の調査を行い，その結果を基にサクラマスの知見との比較検討を行うとともに，近年の温暖化による河川水温の上昇がビワマスの自然再生産におよぼす影響についても検討した。

また，ビワマス稚魚の河川生活期の生態については自然個体群の浮上期を扱った知見は乏しく，特に産卵生態と併せた研究はこれまで報告がない。そこで，前年の自然産卵由来の個体群を対象に，ビワマスの浮上期における生態特性，特に体サイズの季節変化について検討を行った。

調査地と方法

調査地

本研究は，琵琶湖の流入河川のうち姉川と知内川を対象に行った（Fig.2-1）。姉川は琵琶湖の北東部に流入する河川で，河川延長は31.3 km（滋賀県2007）であり上流部には姉川ダムが設置されている。姉川本川には高時川や草野川などの支流が合流する。これら支流は姉川の大きな1次支流でありビワマスの産卵が確認されている一方，高時川では「瀬切れ」という河川流量の不足から，流水が途切れる現象が頻発する。高時川では，姉川との合流点付近から高時川頭首工までの区間で瀬切れが発生する。また，草野川では姉川との合流点近くに親魚の遡上を妨げる堰堤（堤高約3m，魚道なし）が存在する。そのため調査は，姉川本川の美浜橋（河口から1.0 km）

から魚止堰堤（河口から 12.5 km）までの間で行った（Fig.2-1）。

河川水温および河川流量は野寺橋観測所の観測値（国土交通省琵琶湖河川事務所）を用いた。本水系でも滋賀県漁連によって種苗放流が行われており、放流時期は、2006年が3月14日、2009年が3月8日である（滋賀県漁連高嶋事業所小林眞氏、私信）。放流尾数は、姉川本川で2006年が約6万尾、2009年が約5万尾放流された（平均体長50mm）。姉川本川では魚止堰堤よりも上流の井ノ口付近で放流が行われた（Fig.2-1）。

知内川は琵琶湖の北西部に流入する河川であり、河川延長が12km（滋賀県2007）であり、全流程にわたって大型のダムは設置されていない。河口部にはアユ用のヤナが設置されているが、ビワマスの産卵遡上期である10月以降はヤナが撤去されるため、ビワマス親魚の遡上は容易である。また、知内川は他の琵琶湖流入河川と比べて流況が安定しており瀬切れが発生しにくい（藤岡2009）。このような好適な環境が残されているため古くからビワマスが多く遡上する河川として知られている（藤岡1990；藤岡2009）。このように自然生産が良好に行われている一方で、滋賀県漁連高嶋事業所で生産されたビワマス稚魚が魚止め堰堤より上流の八王子川合流点、マキノ北小学校前で放流されている（滋賀県漁連高嶋事業所小林眞氏、私信）。本研究に係る稚魚調査が行われた2011年および2012年は、各年とも3月中下旬に複数回にわけて合計約9万尾の稚魚（平均体長50mm）が放流された（滋賀県漁連高嶋事業所小林眞氏、私信）。

河口から5.1km上流の上開田には高さ約1.5mで水たたき

部がコンクリート護岸されビワマスが遡上不可能な堰堤が設置されており、いわゆる魚止め堰堤となっている。この堰堤から下流側を調査地とし、産卵床と稚魚に関する調査を行った（Fig.2-1）。調査期間中（10月から翌年の6月まで）の河川水温を記録するために、JR湖西線が知内川をまたぐ鉄橋付近（Fig.2-1のst.1）に水温データロガー（Onset社製、Tidbit v2）を設置し1時間間隔で水温を記録した。このデータから日平均水温を算出した。

産卵床調査

姉川での産卵床調査は、2005年は10月上旬から12月上旬にかけて約2週間の間隔で5回実施した。2008年は、10月上旬から12月中旬にかけて約2週間の間隔で6回実施した。2009年の姉川では瀬切れのため11月中旬まで流水がなくビワマス親魚が遡上できない状況にあったが、11月の中旬に降雨があり、河川流量が回復した際に一気にビワマス親魚が遡上したため、その後の11月23～24日に1回のみ産卵床調査を実施した。調査は、偏光グラスを装着して調査範囲を踏査し、産卵床（Fig.2-2）を見つけた場合、ハンディGPS（GARMIN社、FG-530型）を用いてその位置を記録した。高山ほか（1997）が行ったサケの産卵床調査によれば、産卵から約14日以上経過すると産卵床の表面に付着藻類が再付着し始め、産卵床の形態も徐々に崩れ始めるため、2週間間隔で調査を行えば古い産卵床と新しい産卵床とをほぼ識別できると報告している。本調査においても、表面に付着藻類が繁茂している産卵床は、2週間以上前に形成された産卵床と見なし計数しなかった。

また，サケ科魚類の産卵床には産卵されていない，いわゆる試床と呼ばれる疑似産卵床がある。ビワマスの近縁種であるサクラマスの産卵床では，産卵床のマウンドの長径や，その上流側のピットの長径が短いこと（親魚の1体長分，約40-50cm以下），ピットがすり鉢状で上流部への拡がりがないことにより疑似産卵床を見分けることができると報告されている（杉若ほか1999）。産卵床の模式図をFig.2-3に示した。本調査では，これらの手法を用いて疑似産卵床を含まないよう産卵床を計数した。

知内川における産卵床調査は，2010年および2011年の10～12月に姉川と同様に原則2週間間隔で行った。上開田の魚止め堰堤から河口までの全域を踏査し，姉川と同様の手法により産卵床を確認した場合はハンディGPS（GARMIN社，FG-530型）を用いてその位置を記録した。

稚魚調査

姉川における稚魚調査は，2006，2009年ともに1月上旬から3月にかけて約2週間の間隔で6回実施した。流程に沿って3箇所調査地点を設け（Fig.2-1），ビワマス稚魚を採集した。稚魚の採集はサデ網（幅50cm，目合2mm）により行い，採集努力量は1地点あたり1人で30分間とした。浮上直後の稚魚は十分な遊泳能力を持たず水際の植物が繁茂した緩流部に潜んでいるため（藤岡・伏木1988），サデ網により効率的に採集することができた。

採集した個体は，個体数の計数と標準体長（以下，体長と略す）の測定を行った。藤岡（1991）によると浮上直後のビ

ワマス稚魚の体長は，21.5 ～ 28.1 mm と報告されていることから，本研究では便宜的に体長 28 mm 以下の個体を浮上直後とみなした。

知内川における稚魚調査は，上開田の魚止め堰堤より下流側の範囲内に 3 地点の調査定点を設置して行った (Fig. 2-1)。各地点において 2010～2011 年は 12 月～6 月まで，2012 年は 1 月～5 月まで，原則 2 週間間隔でビワマス稚魚を採集した。1 定点あたり一人で 30 分間タモ網 (幅 30 cm，目合 1 mm) を用いて採集した。ビワマス稚魚は，成長に伴い水際の植物帯から淵や瀬に生息場所を移行させるため (藤岡・伏木 1988)，3 月下旬より投網 (目合 12 mm) を補足的に用いて稚魚を採集した。採集した個体は，個体数の計数と体長の測定を行った。知内川でも姉川と同様に体長 28 mm 以下の個体を浮上直後とみなした。

なお，これらの稚魚調査は滋賀県の特別採捕許可を得て実施した。

重心計算による平均産卵日と平均浮上日の算出

重心計算により，各年の平均産卵日を算出した。重心計算は，第 1 回目の調査日を原点として，下記の計算式により求めた。ここで， x は原点からの時間 (日数)， $f(x)$ は時間 x のときの産卵床数である。

$$\text{平均産卵日} = \Sigma x \cdot f(x) / \Sigma f(x)$$

産卵期と同様に重心計算により，各年における稚魚の平均

浮上日を算出した。重心計算は、第1回目の調査日を原点として、下記の計算式により求めた。ここで、 x は原点からの時間（日数）、 $f(x)$ は時間 x のときの浮上稚魚の採集個体数である。

$$\text{平均浮上日} = \Sigma x \cdot f(x) / \Sigma f(x)$$

結 果

産卵床調査

姉川における産卵床は、2005年が10月21日から観察され10月下旬～11月中旬をピークに12月10日の最終調査日まで確認され（Fig.2-4）、確認された産卵床数は、合計で733床であった。2008年は、10月17日から観察され、10月下旬をピークに12月13日の最終調査日まで観察され（Fig.2-5）、確認された産卵床は合計で386床であった。産卵期の水温は、2005年が9.9～15.8℃、2008年が9.6～16.1℃であった。10月の河川水温は2005年のほうが2008年より高く推移したが、11月に入ると両年ともに同様な値を示した。12月以降は2005年度よりも2008年度のほうが高く推移した（Figs.2-4,5）。2005年の平均産卵日は11月12日、2008年の平均産卵日は11月8日であり、2008年のほうが4日早かった。2009年は河川流量の増加が一時的なものであったため、中流部の河川横断工作物（虎姫ヤナ）の下流部に産卵床が集中して形成された（尾田2011b）。

知内川における産卵床は、2010年では10月17日、2011年では10月10日から観察された。その後、11月をピークに、

両年ともに 12 月の最終調査日（2010 年 12 月 12 日，2011 年 12 月 10 日）まで確認された（Figs.2-6,7）。確認された総産卵床数は，2010 年が 213 床，2011 年が 138 床であった（Figs.2-6,7）。産卵期の水温は，2010 年が 10.1～16.1℃，2011 年が 8.9～16.7℃であった（Figs.2-6,7）。平均産卵日は 2010 年では 11 月 17 日，2011 年では 11 月 18 日であった。

稚魚調査

姉川における稚魚は，2006 年は 2 回目調査の 1 月 22 日から採集され 2 月中旬～3 月にかけてピークを迎え，3 月 21 日まで採集された。（Fig.2-4）。2009 年は 1 回目調査の 1 月 8 日から稚魚が採集され，2 月上旬をピークに 3 月 21 日まで採集された（Fig.2-5）。姉川における稚魚の体長組成を Fig.2-8 に示す。2006 年は，調査期間を通じて体長 28mm 以下が最頻値であった。2009 年は 2 月上旬まで 28mm 以下が最頻値であったが，2 月中旬から 3 月上旬は体長 28mm から 36mm が最頻値となり，3 月下旬は体長 44mm から 52mm が最頻値となった。2006 年と 2009 年に採集された稚魚の平均体長を同時期で比較したところ，2 回目調査と 3 回目調査では有意差が認められなかったが（Welch の t 検定：2 回目調査の稚魚の平均体長， $df=64$ ， $t=0.12$ ， $P>0.05$ ；3 回目調査の稚魚の平均体長， $df=148$ ， $t=1.16$ ， $P>0.05$ ），4 回目調査から 6 回目調査で有意差が認められ（Welch の t 検定：4 回目調査の稚魚の平均体長， $df=47$ ， $t=8.05$ ， $P<0.05$ ；5 回目調査の稚魚の平均体長， $df=51$ ， $t=5.51$ ， $P<0.05$ ；6 回目調査の稚魚の平均体長， $df=37$ ， $t=5.55$ ， $P<0.05$ ），いずれも 2009 年の平均体長のほうが 2006

年より大きかった。

2006年の平均浮上日は2月23日，2009年の平均浮上日は2月7日であり，2009年のほうが16日早かった。平均産卵日からの河川水温の積算値（積算水温）は，2008年度のほうが2005年度より高く推移し（Figs.2-4,5），ビワマスの受精から浮上までの積算水温である776℃・日（藤岡1991）に達したのは，2006年は3月17日，2009年は2月10日であった（Figs.2-4,5）。

知内川における稚魚は，2011年では1月23日，2012年には1月21日から採集された（Figs.2-6,7）。その後，3月をピークに2011年は6月12日，2012年は5月12日まで採集された。浮上稚魚に限ると両年ともに5月まで採集された（Figs.2-6,7）。知内川における2011年および2012年における月別のビワマス稚魚の体長組成をFig.2-9に示した。2011年は2～5月まで最頻値は28mm未満の浮上稚魚であったが，6月には稚魚はほとんど採集されず体長50mm以上の個体に限られた。2012年は1～4月まで最頻値は体長28～33mmであったが，5月に入ると最頻値は体長48～53mmとなった。

2011年の平均浮上日は3月11日であり，2012年の平均浮上日は3月2日であった。平均産卵日を用いて受精から浮上までの積算水温776℃・日に到達する浮上日を計算したところ，2011年は3月3日（Fig.2-6），2012年は3月5日であり（Fig.2-7），重心計算による平均浮上日と概ね一致した。

また，10月の最初に産卵床を確認した日から浮上までの積算水温776℃・日に到達する浮上日を計算したところ，2010年は12月18日であり（Fig.2-6），2011年は12月2日であっ

た (Fig.2-7)。更に, 12月の最終調査日から浮上までの積算水温 $776^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$ に到達する浮上日を計算したところ, 2010年は2011年の4月10日であり (Fig.2-6), 2011年は2012年の4月8日であった (Fig.2-7)。

考 察

産卵期と稚魚の浮上期

姉川のビワマスの平均産卵日は, 2005年が11月12日であったのに対し, 2008年は4日早い11月8日であった。稚魚の平均浮上日は, 2006年が2月23日であったのに対し, 2009年は2月7日であり, 2006年と比べて16日早かった。サケ科魚類では, 河川水温の高低が浮上期に強く関係しており, 水温が高いほど発生に要する時間が短くなることが知られている (帰山 1989, 1993)。ビワマスでは受精から浮上までに要する日数は, 水温 10.9°C で平均71.2日 (積算水温 $776^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$) と報告されている (藤岡 1991)。2008年度は2005年度と比べて暖冬のため積雪量が少なく河川水温が高く推移した。このため, 2008年度は卵の発生が早く進み浮上時期が早まったと考えられる。

平均産卵日からの積算水温が $776^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$ に達する日を比較すると, 2009年は2月10日で平均浮上日とよく一致していたが, 2006年は3月17日であり平均浮上日のほうが22日早かった。2006年は, 3月下旬でも多くの稚魚が浮上しており, 4月以降も稚魚の浮上が続いていた可能性が考えられる。4月以降の稚魚採集データがなかったことにより 2006年は重心計算に基づく平均浮上日と積算水温に基づく浮上日の間に

不一致が生じたと推察される。重心計算による平均浮上日を精度よく推定するためには4月以降も稚魚の浮上が終了するまで稚魚調査を継続する必要があると考えられる。

知内川での産卵期間は、10月～12月、重心計算による平均産卵日は2010年、2011年でそれぞれ11月17日、11月18日であった。姉川の産卵期間は、知内川と同じ10～12月であったが、平均産卵日は2005年、2008年でそれぞれ11月12日、11月8日となっており、姉川に比べて知内川のほうが産卵期が若干遅いことが示唆された。

河川の流況が不安定であると、出水の時期によって産卵期が規定される。例えば、2009年の姉川では瀬切れのため11月中旬まで流水がなくビワマス親魚が遡上できない状況にあった（尾田 2011b）。11月の中旬に降雨があり、河川流量が回復した際に一気にビワマス親魚が遡上した。このときは河川流量の増加が一時的なものであったため、中流部の河川横断工作物（虎姫ヤナ）の下流部に産卵床が集中して形成された（尾田 2011b）。産卵床が重複すると産卵床の掘り返しによる卵の流出の影響がある（若林ほか 2002）。出水後に再び河川流量が減少し瀬切れが発生すると、産卵床が干上がったたり、河川水温が上昇したりしてビワマスの自然再生産に悪影響を与えると考えられる。このことから知内川のように流況が安定していることはビワマスの自然再生産にとって重要な要素である。

サケ科魚類の卵は高水温に対して耐性が低く水温が高いと生残率が低くなる（広井，1988）。片岡（<http://www.pref.shiga.lg.jp/g/suisan-s/jigyohoukoku/files/p>

67_4.pdf) は, ビワマスの受精卵の孵化に与える水温の影響は 17℃後半～18℃, 浮上に与える影響は 13℃後半～14℃と報告している。産卵早期の水温は, 姉川で 2005 年が 15.8℃, 2008 年が 16.1℃であり, 知内川で 2010 年が 16.1℃, 2011 年が 16.7℃でいずれの年も受精から孵化に影響を与える水温より低かった。そのためビワマス親魚は, 受精卵の発生に影響のない水温まで河川水温が低下した時期に河川への遡上を始めるものと考えられる。しかし, 地球温暖化に伴って琵琶湖集水域の気温および琵琶湖の水温は上昇しており(岡村 2008), これ以上温暖化が進めば 10 月の産卵群の繁殖に何らかの悪影響が生じると考えられている。

10 月の最初に産卵床が確認された日から積算水温をもとに浮上日を推定したところ, 2010 年, 2011 年ともに 12 月であった。しかし, 実際に稚魚が採集されたのは両年ともに 1 月からであり, この間約 1 カ月の開きがある。これは産卵前期である 10 月の産卵量が少なかったため浮上稚魚が極めて少なく稚魚調査で採集されなかったことや, 一時的な高水温 (Fig.2-10) の影響により埋没卵の生残率が低下 (http://www.pref.shiga.lg.jp/g/suisan-s/jigyohoukou/files/p67_4.pdf) したことが要因と推定される。

12 月の最終産卵調査日から積算水温をもとに浮上日を推定したところ, 2010 年, 2011 年ともに 4 月であったのに対し, 実際の稚魚の浮上は 5 月まで確認されている。孵化飼育実験によると, ビワマスの受精卵の浮上開始から完了までに要する日数は平均 7.8 日と報告されている(藤岡 1991)。浮上日の変動幅を考慮しても推定浮上日と実際の稚魚の浮上時期の

ずれは説明できない。このため、12月の最終調査日以降もビワマス親魚が遡上して産卵が続いていたものと考えられる。実際に2010年の12月の最終調査日にも遡上中のビワマス親魚が確認されている。

知内川では1970年代と1980年代にビワマスの稚魚調査が行われている。加藤（1988）によると、1974年および1975年には知内川でビワマスの浮上稚魚が確認されたのは3月中旬からであった。また、藤岡・伏木（1988）は1984年の知内川で4月に体長2～3.5cmのビワマス稚魚を採集している。2011年および2012年は1月から既にビワマス稚魚の浮上が始まっており、1970～1980年代と比べて浮上時期の早期化が進んだ可能性がある。稚魚の浮上時期の早期化は地球温暖化に伴う河川水温の上昇（岡村2008）によってビワマス受精卵の発生速度が早まり、より早期に浮上するようになったと考えられる。また、同様の調査を行った姉川では稚魚の浮上は1月から始まり、2006年の平均浮上日は2月23日、2009年の平均浮上日は2月7日であり、知内川よりも浮上の盛期が早い傾向にあった。姉川は上流部に姉川ダムが設置されており、放流水温が高いために、ダムのない支流の高時川と比べて冬季～春季にかけてダムから下流域の水温が約2℃高く推移したため

（<http://kinkirikusui.main.jp/20/20-07-Kobayashi.pdf>）、ビワマス受精卵の発生が早く進んだものと考えられる。

このように人為的要因によってビワマス稚魚は本来の浮上時期より早く浮上するようになってきていることが示唆される。ビワマスにおいても、他のサケ科魚類と同様に適切な浮

上時期があったものと考えられる。しかし，地球温暖化やダムからの放流水などの人為的要因によって河川水温が上昇したことにより，本来のビワマス稚魚の浮上期よりも早い時期に浮上が起こっているとすれば，稚魚の成長や生残，降河生態に何らかの影響を与えることが危惧される。例えば，藤岡・伏木（1988）によると1980年代では，ビワマス稚魚は4月上旬に浮上し，5月中旬～6月下旬が琵琶湖へ降湖する盛期であり，梅雨の増水が降河行動の引き金になっていると報告している。ビワマスの降河行動は体長40mm以上で発現し，体長50～70mmで最も活発となる（藤岡・伏木1988）。浮上時期が早くなれば梅雨期より以前に降湖に適した体サイズに成長していることが考えられる。特に，滋賀県の北部は豪雪地帯であるため，春先に琵琶湖北部の流入河川では融雪増水がみられる。そのため，融雪増水がビワマスの降湖行動の引き金となり，従来より早期に琵琶湖に降湖する可能性も考えられる。

稚魚の体サイズの季節変化

姉川における稚魚の平均体長は2月上旬の3回目調査時まで有意差が認められなかったが，2月中旬の4回目調査以降は有意差が認められ2009年のほうが平均体長は大きかった。これは，2006年は2月の中旬以降も浮上稚魚の加入量が多かったため結果的に体長の平均値が2008年度より小さくなったと考えられる。また，いずれの年も種苗放流後に行われた6回目調査時には体長50mmを超える個体が採集された。滋賀県漁連の放流事業では，平均体長50mm程度まで飼育したビワマス稚魚を放流している（滋賀県漁連小林眞氏，私信）。

6 回目調査時に採集された体長 50mm 以上の大きな稚魚は、混入した滋賀県漁連の放流種苗と推察される。姉川における種苗放流は、魚止堰堤よりも上流側で行われており (Fig.2-1)、放流した種苗の一部が下流に分散していることが伺えるが、体長組成として大きなピークを形成するほどではない。そのため、放流種苗の多くは放流地点付近に留まっていると推察されるが、姉川では稚魚の採集にサデ網しか用いておらず、大型個体を効率的に採集できなかった可能性も考えられる。そのため、投網や電気ショッカーなど大型個体の採集に適した漁具を併用することが必要である。

知内川における稚魚の体長の最頻値は、2011 年が 1～5 月まで 28mm 未満、2012 年が 1～4 月まで 28～38mm で、2012 年のほうが稚魚の体サイズが若干大きかった。知内川では 3 月中下旬にかけて滋賀県漁連が平均体長 50mm のビワマス稚魚を放流しているが、両年ともに放流直後の 3～4 月調査において放流種苗由来と考えられる大型の個体は採集されなかった。姉川では小規模ながらも放流個体の下流域への流下分散が認められたが、知内川ではそれが確認されなかった。姉川に比べて知内川は流況が安定しているため (藤岡 2009)、放流種苗が流下分散せず、放流地点付近で留まっていることが推察される。

また、5 月に入ると両年ともに採集個体数が激減した。これはビワマス稚魚が成長に伴い遊泳能力が発達し生息場を水際の植物帯から瀬や淵へと移行させるため (藤岡・伏木 1988)、採集効率が低下したことが要因の一つと考えられる。しかし、それを補うために知内川では投網を併用して稚魚の採集を行

ったが，採集個体数は少なかった。ビワマスの稚魚の降河行動は，梅雨時期の増水によって引き起こされるとされているが（藤岡・伏木 1988），2011年，2012年ともに梅雨時期よりも前に稚魚が採集されなくなった。一つの仮説として，従来よりもビワマス稚魚の浮上時期が早期化しているため，稚魚が琵琶湖に降河する時期も早くなっている可能性が考えられる。このことの詳細な検証のためには，より採集効率のより電気ショッカーを用いるか，潜水目視観察を併用するなどして，ビワマスの稚魚がいつまで河川で過ごしているのか確認する必要がある。

サクラマス群との比較

ビワマスの近縁種であるサクラマス群の2亜種と比較すると，ビワマスの産卵期（10月～12月）はやや遅いと言える。サクラマス（ヤマメ）の産卵期は，分布域の北方ほど早くなる緯度に沿ったクラインがみられ，北海道における産卵期は8月中旬～10月上旬である（真山・木村 1989；長澤 1991）。琵琶湖とほぼ同緯度あるいは少し低緯度に位置する京都府の由良川や南九州においてもヤマメの産卵期は10月中旬～11月上旬であり（真山・木村 1989；丸山 1981），やはりビワマスの産卵期のほうが遅くまで続く傾向にある。また，サツキマス（アマゴ）の産卵期は，10月中旬～11月下旬で，降海型のサツキマスでは10月下旬とされている（中野ほか 1989）。サクラマスの産卵期の水温は，9～16℃（真山・木村 1989；丸山 1981），サツキマスでは10～11℃とされており（加藤 1998），ビワマスの産卵期の水温はサクラマスのものとほぼ同

じである。ビワマスは琵琶湖流入河川の中下流域で産卵するため、河川水温が産卵に適した水温に低下する時期が同緯度地域の河川上流域より遅れることから、サクラマス群 2 亜種よりも産卵期が遅くなると考えられる。

多くのサケ科魚類において、稚魚の浮上時期は親魚の産卵競争あるいは産卵時期により決定された進化の結果に基づくと考えられている（帰山 1993）。サクラマスの浮上時期は、2 月から 5 月上旬で、緯度により異なる（真山・木村，1989；長澤，1991）。例えば、北海道におけるサクラマスの産卵期間は斜里川で 23 日間、尻別川で 26 日間との報告があり（真山 1992）、ビワマスと比べるとその期間は半分以下と短い。北海道のサクラマスの稚魚の浮上期は、雪解けによる増水がおさまりにかけた頃であり、融雪出水によりなかば強制的に下流域に向けて分散させられ、5 月末に増水のおさまったときには河川全域に稚魚が分布している（真山・木村 1989）。このようにサクラマスでは稚魚をより効率的に河川内に分散させるために浮上および産卵を比較的短期間に集中する戦略を採っていると考えられる（真山 1988；真山・木村 1989；真山 1992）。サツキマス（アマゴ）の浮上時期は 3～5 月とされている（中野ほか 1989）。また、山本（2001）は、イワナの稚魚にとって孵化日が早いほど個体間競争に有利であるものの、あまりに早い時期に浮上してしまうと極端な餌不足や低水温のために高い死亡のコストがかかることを示唆している。

これに対してビワマスの稚魚の浮上期間は 1～5 月と長期間におよび、サクラマスやサツキマスより早くから始まる。これは、ビワマスの産卵期がサクラマスやサツキマスと比べ

ると長期間におよぶことに加えて，温暖化に伴う河川水温の上昇により稚魚の浮上時期が早くなっていることが要因と考えられる。日本におけるサクラマスの主たる生息域である北海道では冬季の河川水温は 0℃ 近くまで低下するが (Morita et al. 2011)，琵琶湖流入河川の中下流域では 5℃ を下回ることは少ない (Figs.2-4,5,6,7)。このため，ビワマスは冬季の低水温の影響が小さいものと推察される。

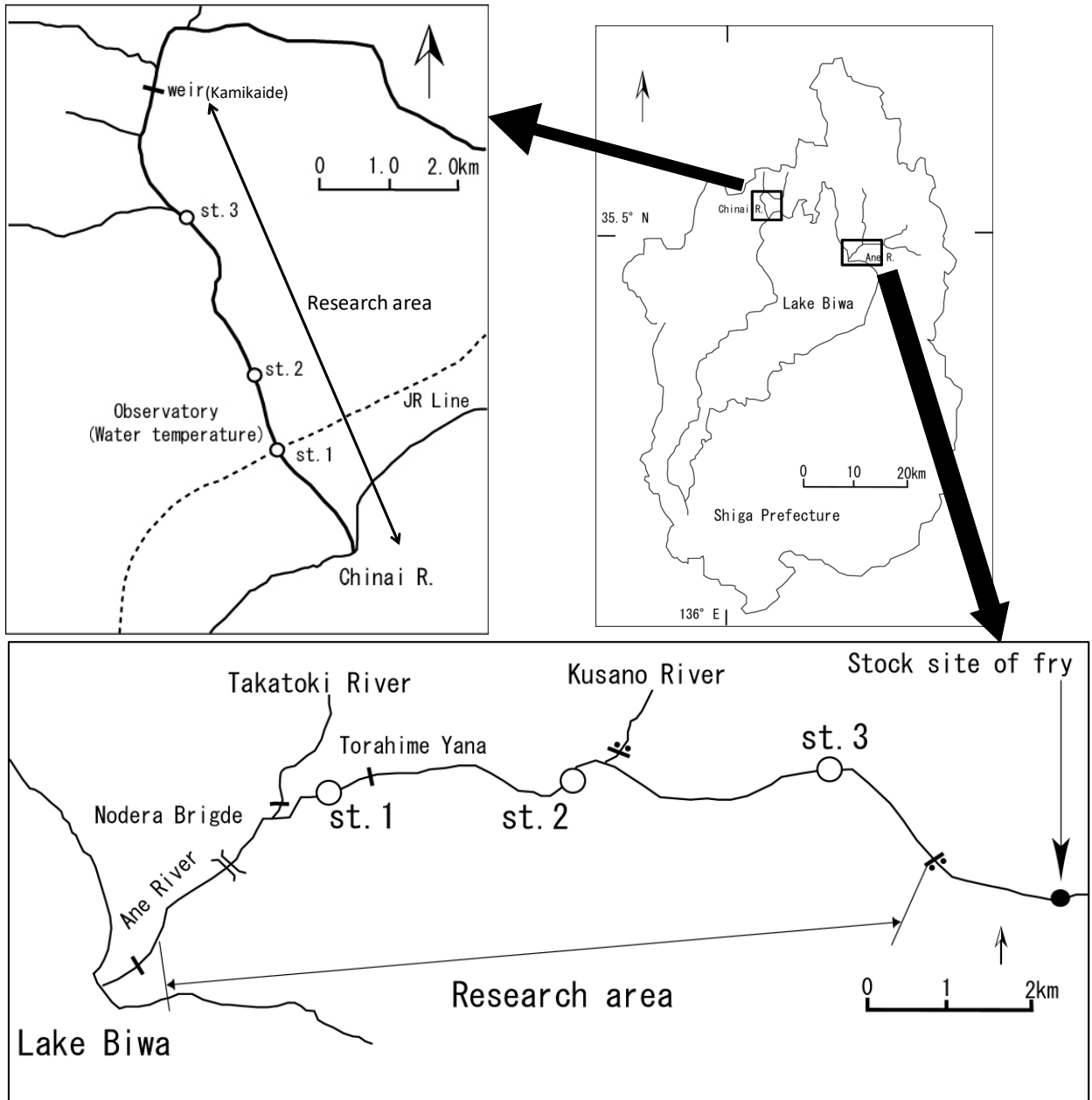


Fig.2-1. Map of the study area in the Ane River and Chinai River. Open circle: sampling site of fry, bar: weir, bar with two dots: low dam.



Fig.2-2. Spawning redd of Biwa salmon.

(Photo by Kenji Akiba : 2005. 11. 3 in the Ane river)

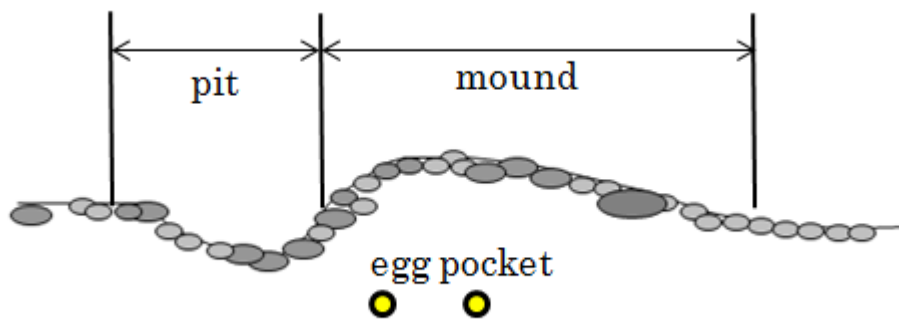


Fig.2-3. Schematic diagram of spawning redd of Biwa Salmon.

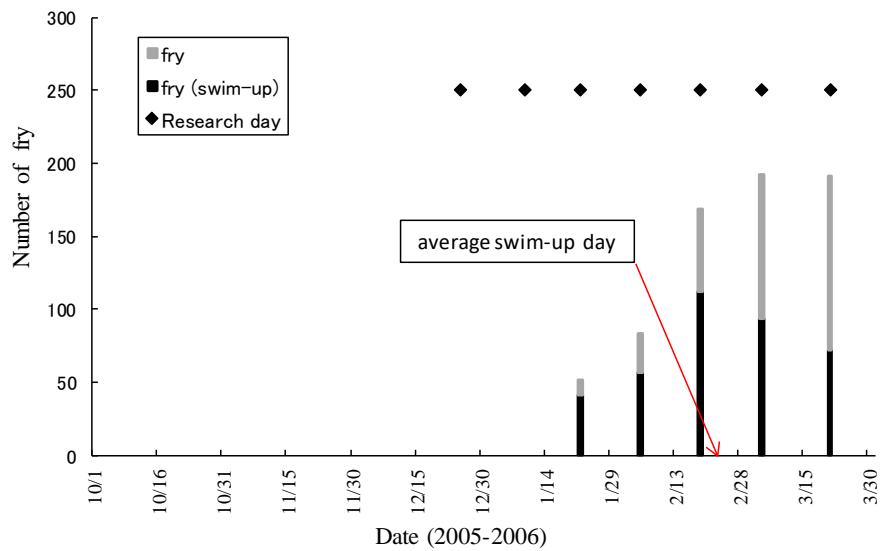
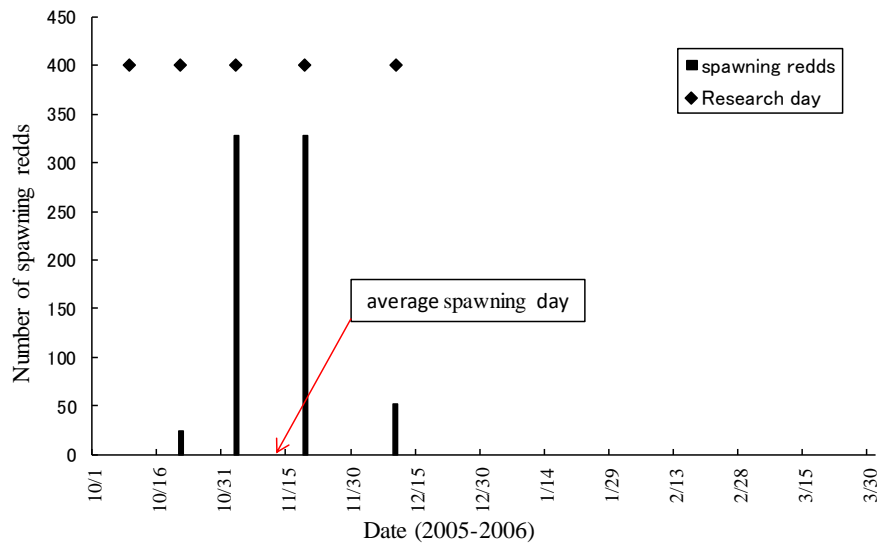
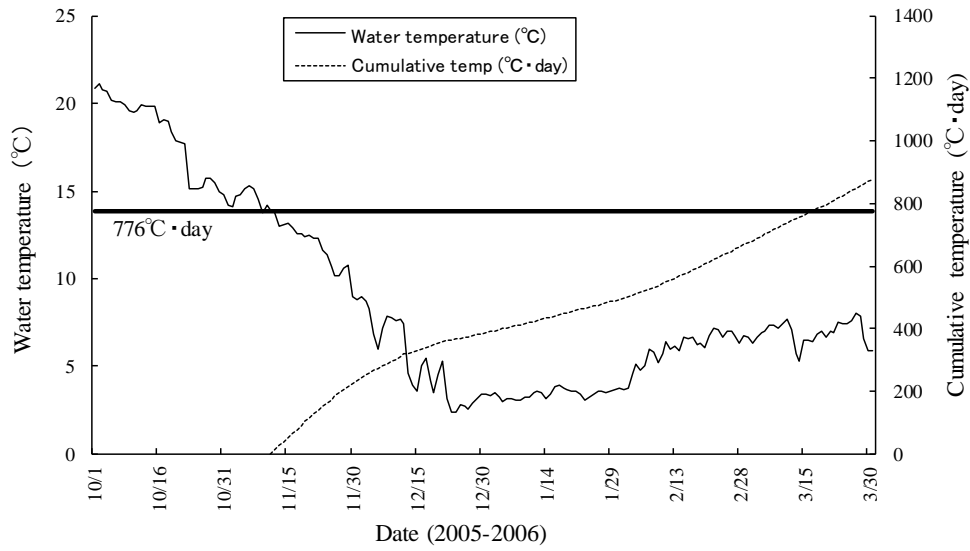


Fig.2-4. Upper panel indicates seasonal changes in the averages of daily water temperature, and cumulative temperature from average spawning day in the fiscal years of 2005 in the Ane River. Middle panel indicates number of spawning redds and average spawning day of 2005 in Ane River. Lower panel indicates number of fry (swim-up) and fry and average swim-up day of 2006 in Ane River.

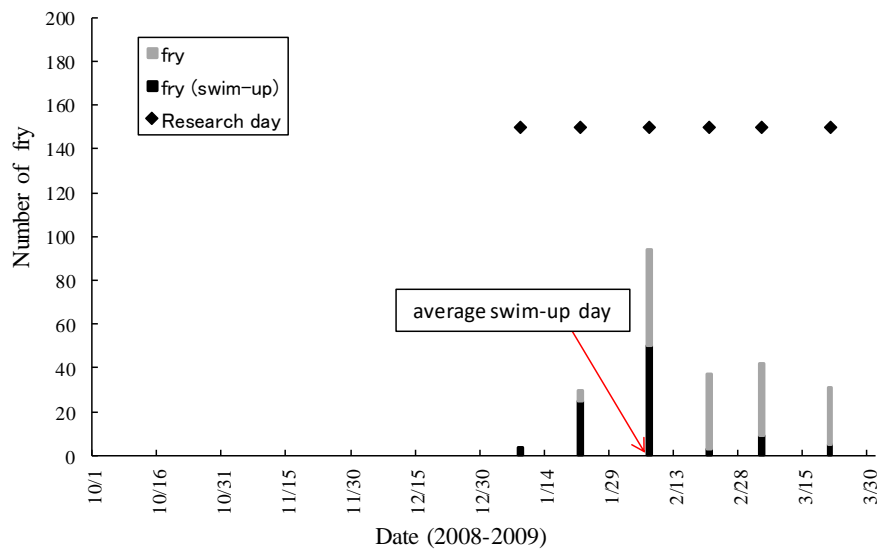
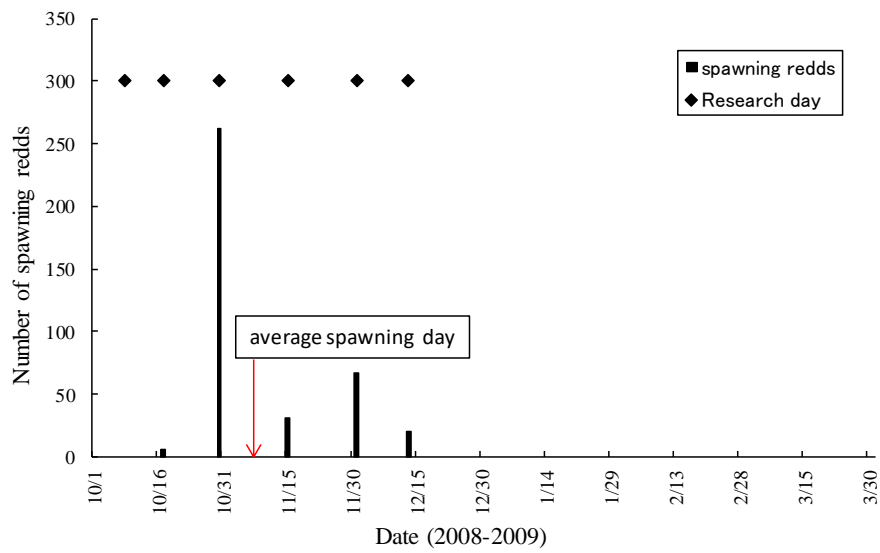
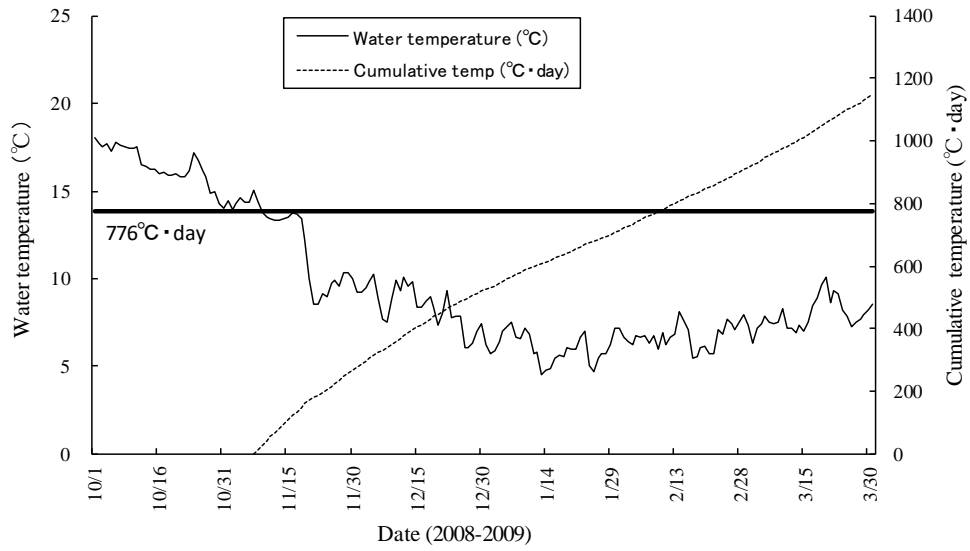


Fig.2-5. Upper panel indicates seasonal changes in the averages of daily water temperature, and cumulative temperature from average spawning day in the fiscal years of 2008 in the Ane River. Middle panel indicates number of spawning redds and average spawning day of 2008 in the Ane River. Lower panel indicates number of fry(swim-up) and fry, average swim-up day of 2009 in the Ane River.

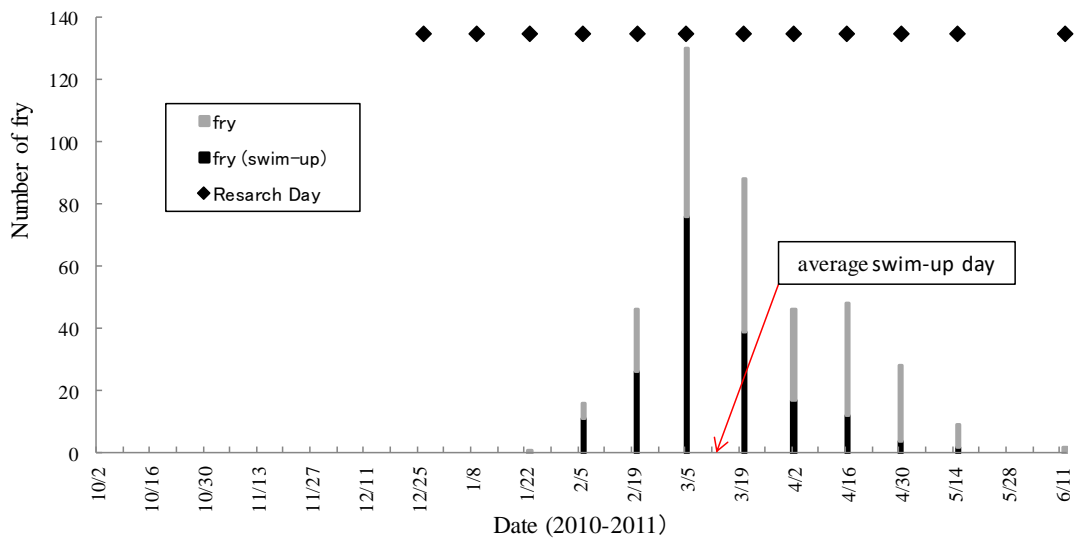
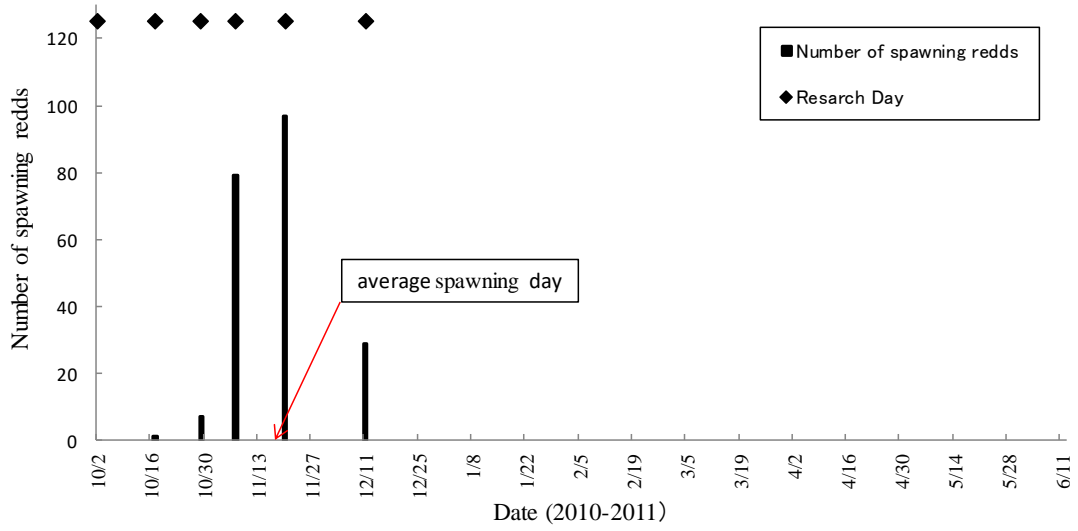
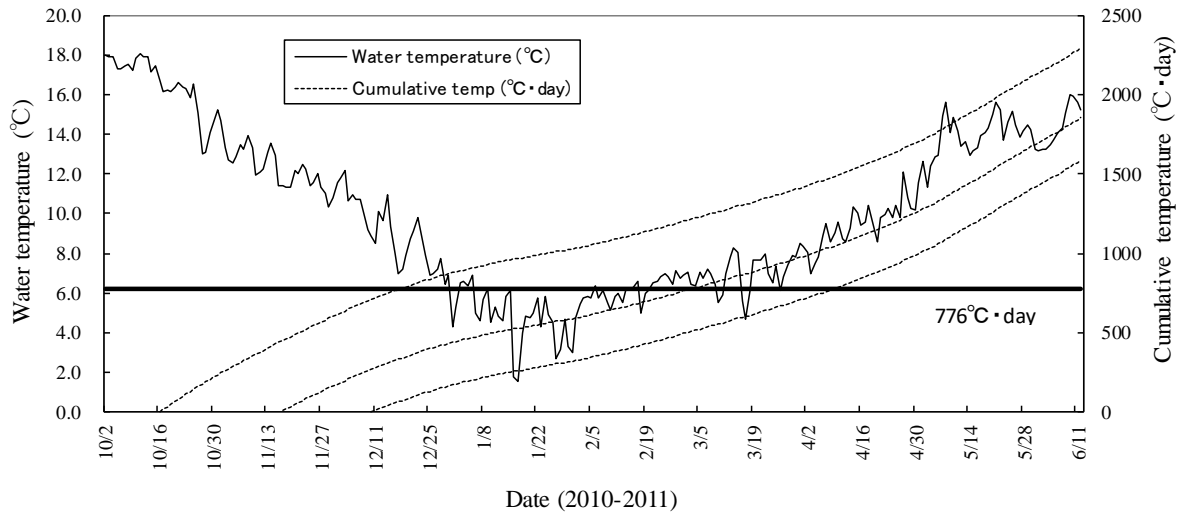


Fig.2-6. Upper panel indicates seasonal changes in the averages of daily water temperature, with cumulative water temperature from 17 October (the first redd was found), 17 November (average spawning day), and 12 December (the last day of the Survey) in the fiscal years of 2010 in the Chinai River. Middle panel indicates number of spawning redds and average spawning day of 2010 in the Chinai River. Lower panel indicates number of fry (swim-up) and fry, average swim-up day of 2011 in the Chinai River.

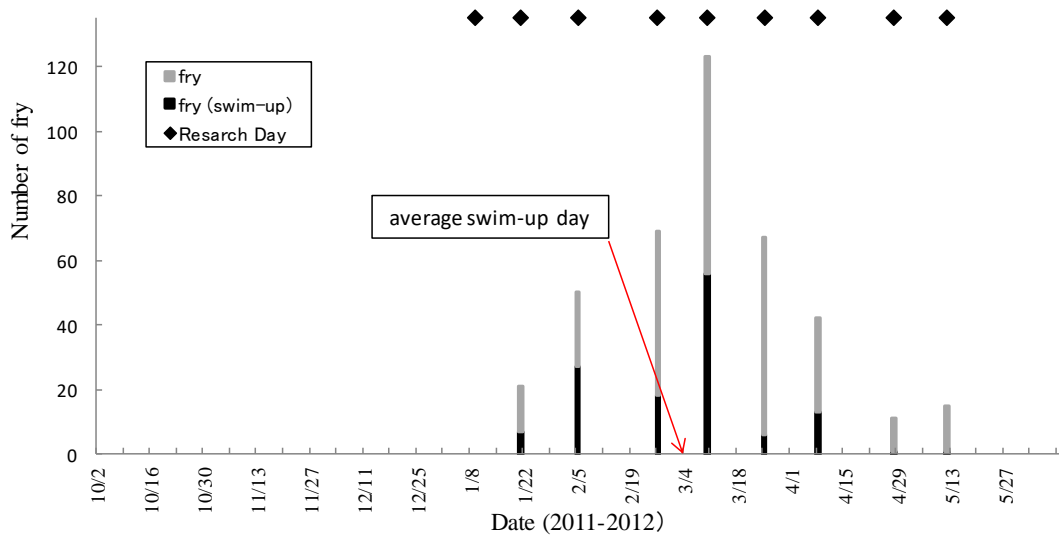
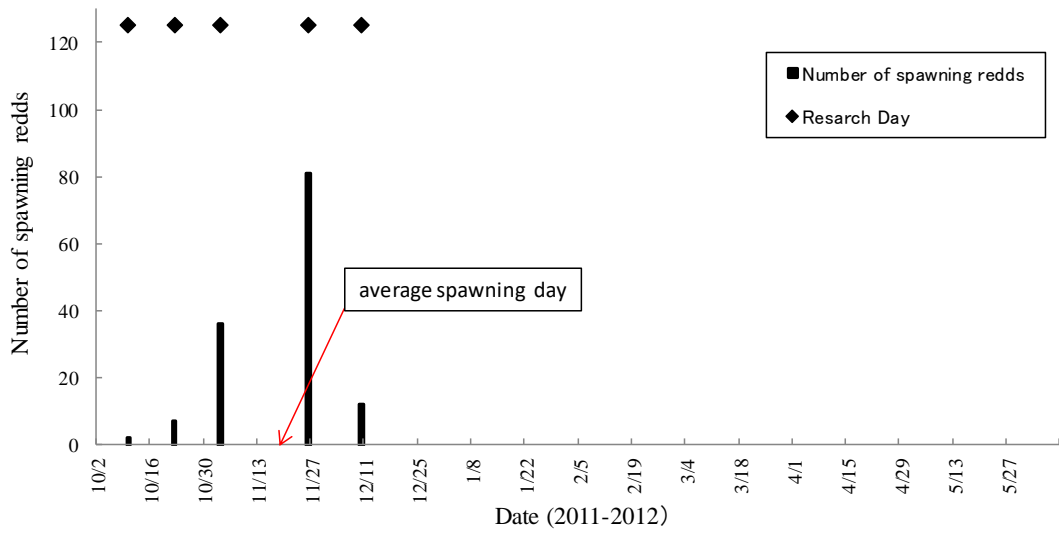
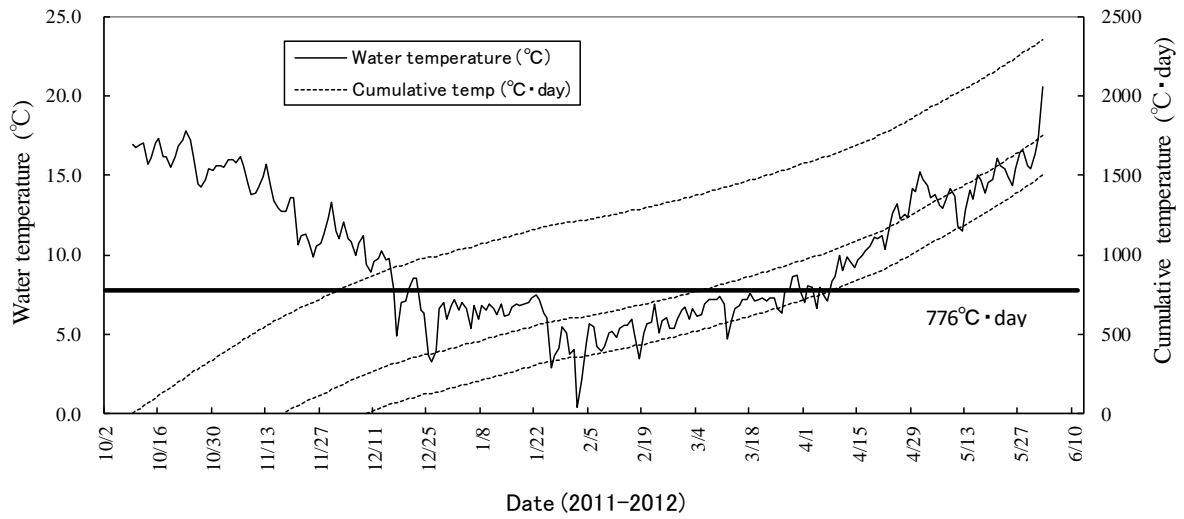


Fig.2-7. Upper panel indicates seasonal changes in the averages of daily water temperature, with cumulative water temperature from 10 October (the first redd was found), 18 November (average spawning day), and 10 December (the last day of the Survey) in the fiscal years of 2011 in the Chinai River. Middle panel indicates number of spawning redds and average spawning day of 2011 in the Chinai River. Lower panel indicates number of fry (swim-up) and fry, average swim-up day of 2012 in the Chinai River.

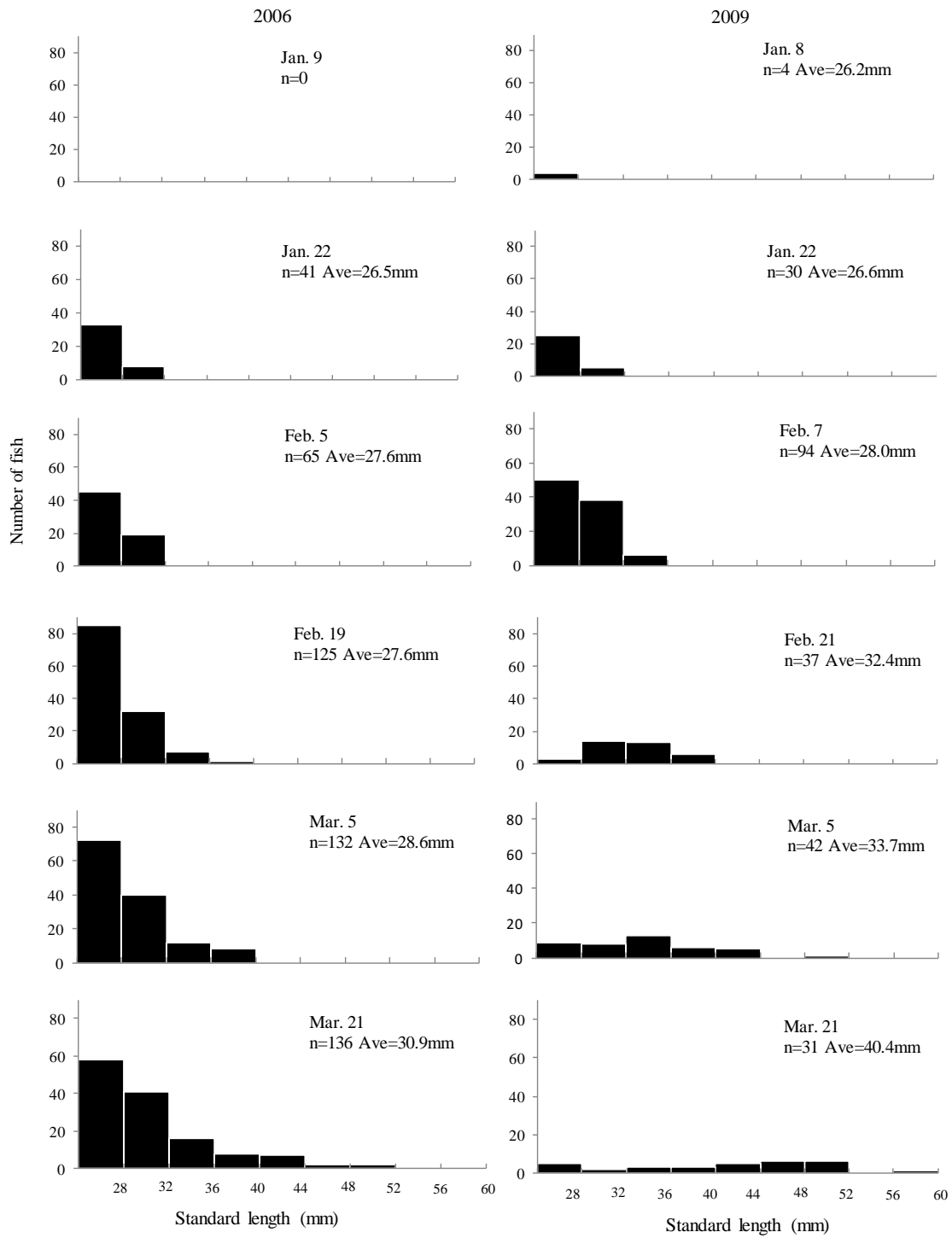


Fig.2-8. Seasonal changes of standard length distribution of fry in the Ane River, 2006 and 2009.

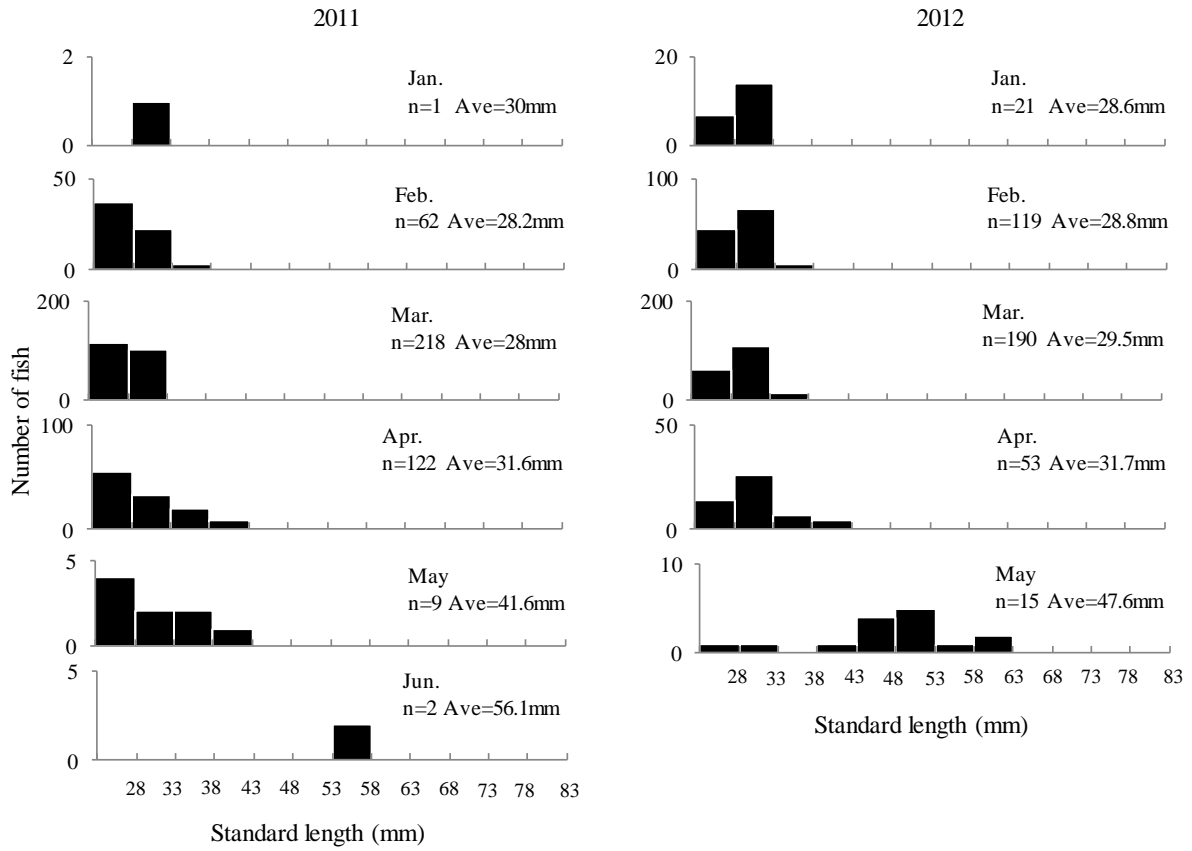


Fig.2-9. Seasonal changes of standard length distribution of fry in the Chinai River, 2011 and 2012.

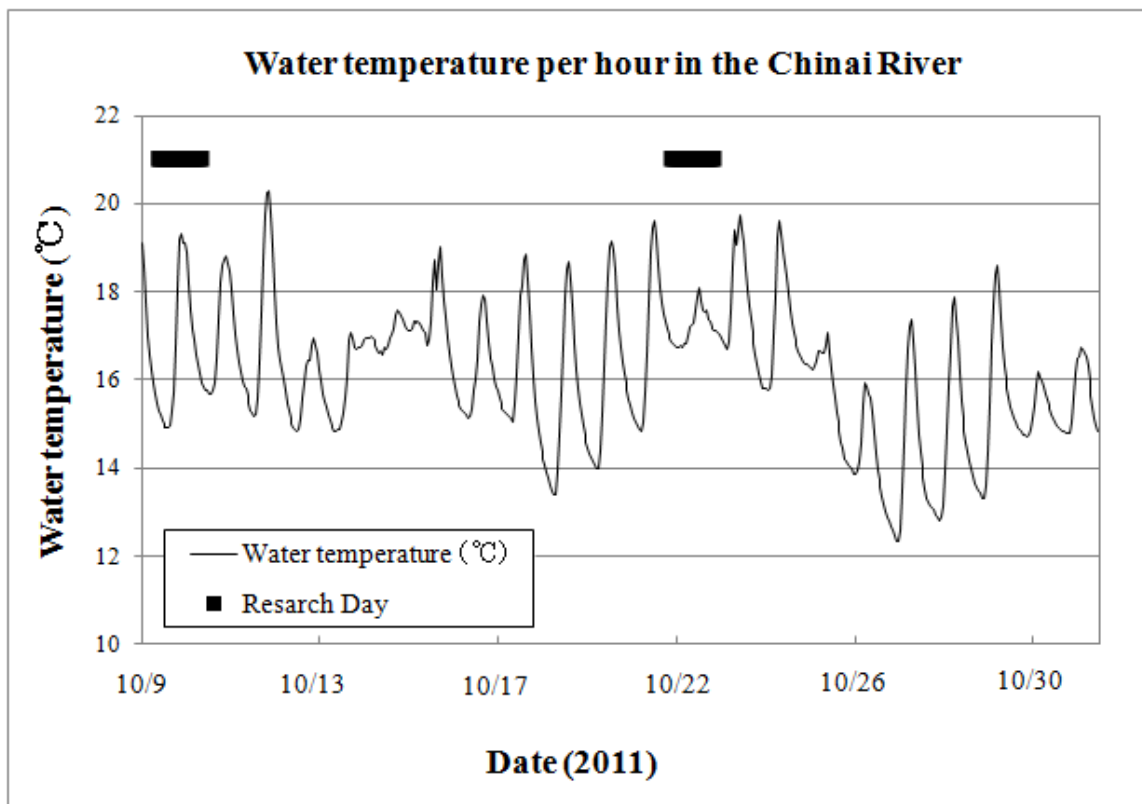
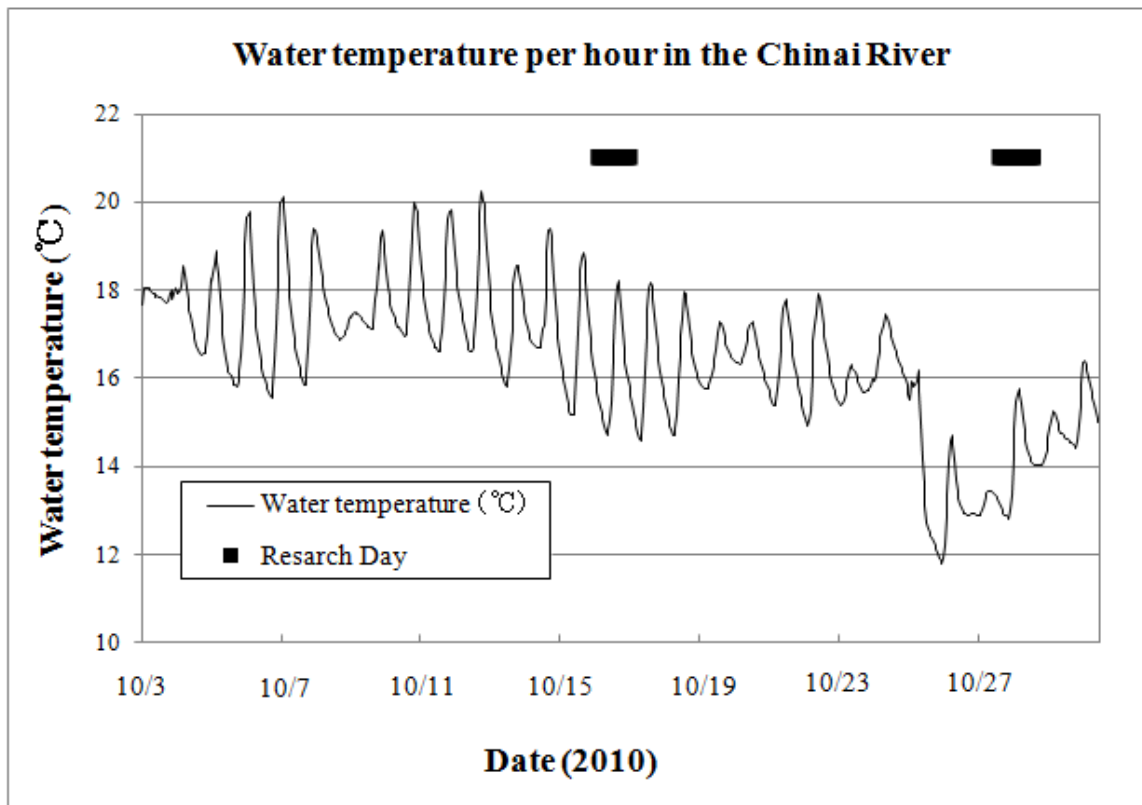


Fig.2-10. Seasonal changes of water temperature per hour in the Chinai River, October 2010 and 2011.

第三章 ビワマスの産卵床の分布と産卵環境

はじめに

ビワマスの産卵環境を保全するためには、まずビワマスがどのような環境を選択して産卵しているのか、産卵環境を定量化する必要がある。定量化することで初めてビワマスの産卵に必要な環境条件を客観的に評価することができる（江戸・東 2002）。そして、産卵環境を適切に定量化するためには、河川の階層構造を理解しなければならない（Frissell et al. 1986）。河川の環境特性は、流域、流域を構成するそれぞれの河川、河道を構成する瀬や淵等のように階層的な構造から成る、いくつかのスケールから捉えることが出来る（Frissell et al. 1986）。

スケールは上位のものから流域スケール、区域（支流）スケール、河道区間スケール、流路単位スケール、微生物場所スケールの順に構成され、これらの各スケールは、より上位のものに下位のものが内包される関係にあり、その意味で上位のスケールの環境特性は下位のスケールの環境特性の制限要因である（江戸・東 2002）。例えば、ある区間の河床材料のサイズは、その上位スケールの河床勾配によって規定されており、河床勾配が大きいほど河川の流速は速く河床材料も大きくなり、河床勾配が小さいほど河川の流速は緩やかになり河床材料も小さくなる（江戸・東 2002）。

本研究では、まず流域スケールとして琵琶湖の 11 流入河川における産卵床の分布状況およびビワマス親魚の遡上範囲を

調査し，次いで区域（支流）スケールとして，いくつかの琵琶湖流入河川（姉川，知内川，石田川）における産卵床の流程分布を調査した。更に，石田川については，河道区間スケールにおける産卵場選択性について検討した。

調査地と方法

調査地（流域スケール）

藤岡（1990，2009）によると，ビワマスの遡上は琵琶湖北湖の流入河川に限られているとされていることから，北湖の流入河川を調査対象とした。2008年は北湖東部から犬上川，芹川，天野川，姉川の4河川を，北湖北部から塩津大川，大浦川の2河川を，北湖西部から知内川，石田川，安曇川，高嶋鴨川の4河川の合計10流入河川を調査河川として選定し，2015年は上記に北湖西部の百瀬川を加えて11流入河川で調査を実施した（Fig.3-1）。

調査地（区域スケール）

琵琶湖北湖に流入する河川のうち，姉川，知内川，石田川の3河川を対象とした。姉川と知内川の概況および調査地点図（Fig.2-1）は第二章に詳述したので，ここでの説明は省略する。石田川は知内川と同様に琵琶湖北湖の西岸に流入する河川で，河川延長は17kmであり（滋賀県2007），上流部には石田川ダムが設置されている。石田川のビワマスの遡上範囲は，河口から8km上流に位置する北生見の堰堤である。そのため，北生見の堰堤から河口までを調査範囲とした（Fig.3-2）。

調査地（河道区間スケール）

区域スケール調査で産卵床分布調査を行った石田川において産卵床が多く分布していた数百メートルの区間（河口から5.2km付近にある梅原橋周辺）を対象に産卵床の物理環境特性（水深，流速，河床材料）を調査した。調査は，梅原橋のやや上流に位置する梅原の取水堰堤を基点に，下流に向かって流路に対して垂直な横断測線を10m間隔で41本設定した。

また，補足調査として産卵床の河床は河川浸透水由来か湧水由来かを判別するため，2015年に知内川（Fig.2-1）において水温データロガーを設置した。

産卵床分布調査（流域スケール）

第二章で述べたとようにビワマスの産卵期は10～12月であり，10月下旬～11月にかけて盛期を迎える。このことから産卵床分布調査を2008年は10月下旬～11月にかけて実施した。2015年は10月下旬～12月上旬にかけて実施した。産卵床調査は第二章の手法と同様に偏光グラスを装着して河川を踏査しながらビワマスの産卵床を計数した。踏査範囲は，流入河川の河口から親魚の遡上が困難となる河川横断工作物や河川環境（瀬切れなど）がみられる地点までとした。魚止めについては，河川横断工作物の落差や魚道の設置状況，親魚がジャンプの助走をするための淵の有無，河川横断工作物より上流側での親魚や産卵床の分布状況等を総合的に勘案して判断した。また，踏査時に目視で確認した親魚の個体数も併せて計数した。計数した親魚数には，産卵後の斃死個体も含まれるが琵琶湖まで流下したものや鳥類などの野生動物によ

って持ち去られたものは含まれない。

産卵床分布調査（区域スケール）

産卵床調査の手法は第二章の手法に準じて行った。偏光グラスを装着し、各河川の魚止め堰堤から河口部まで踏査し、ビワマスの産卵床を確認した場合、ハンディ GPS（GARMIN 社、FG-530 型）を用いてその位置情報を記録した。産卵床の位置情報は地図情報ソフト（カシミール ver8.8.2）を用いて 1/25,000 地形図上にマッピングし、産卵床の流程分布図を作成した。

姉川は、2005 年の 10～12 月にかけて約 2 週間間隔で 5 回実施した。また、2009 年は降水量が少なく瀬切れのため 10 月上旬から 11 月上旬までビワマス親魚が遡上できない状況にあった（Fig.3-3）。11 月の中旬にまとまった量の降雨があり河川流量が増加したため（Fig.3-3）、これを契機にビワマスが一気に遡上した。こうした特異的な状況における産卵状況を把握するため、増水の収まった 11 月 23～24 日に調査を実施した。なお、姉川の日平均水温および日平均流量は、姉川野寺橋観測所における観測値（国土交通省琵琶湖河川事務所）を用いた。いずれの年も、調査は河口から 12.5 km の魚止め堰堤から河口付近（美浜橋）までの全域を踏査した（Fig.2-1）。

知内川は、2010 年および 2011 年の 10～12 月に原則 2 週間間隔で調査を行った（2010 年は 6 回、2011 年は 5 回）。調査は上開田の魚止め堰堤から河口までの全域を踏査した（Fig.2-1）。

石田川は，2010年と2011年にビワマスの産卵盛期である11月中旬に1回調査を実施した。調査の実施日は，2010年が11月13～14日，2011年が11月12日である。いずれの年も北生見の堰堤から河口までの全域を踏査した（Fig.3-2）。

産卵場選択性調査（河道区間スケール）

本調査は，2011年の11月5日に実施した。横断測線として41測線を設定し，各測線上には水面幅を4等分するように3点の調査測点を設定した。各調査測点において水深，流速，河床材料を計測した。水深の測定には測量用スタッフを用いた。調査測点の60%水深の流速をCR-11型回転式小型流速計（コスモ理研）を用いて測定した。河床材料は，優占する礫サイズを目視により，岩盤，砂（粒径<2 mm），小礫（2-16 mm），中礫（17-64 mm），大礫（65-256 mm）および巨礫（>256 mm）をそれぞれ1-6までの段階の順位変数で表示し（Inoue et al.1997），記録した。

また，調査区間に散在する産卵床についても同様に物理環境を計測した。水深として産卵床マウンド（Fig.2-3）の前端部の水深を，流速として産卵床マウンド前端部の60%水深の流速をそれぞれ測定した（ト部ほか 2004）。河床材料として目視により産卵床マウンドを構成する礫のサイズを記録した。

ト部ほか（2004）は，北海道のメップ川において水深，流速，河床材といった物理環境に対するサクラマスの産卵床の選択性について Manly の選択指数（Manly et al.2002）を用いて解析を行っている。本研究においてもト部ほか（2004）の手法に準じてビワマスの産卵床で確認された産卵環境特性が，

個々の環境変量に対する選択性により生じたものかどうかについて、Manly の選択指数 (α) を用いて解析を行った。計算式は以下のとおりである。

$$\alpha_i = (r_i / n_i) / \sum_{i=1}^m (r_i / n_i), \quad i = 1, \dots, m$$

ここで、 r_i は階級 i に属する地点で採集された産卵床数がすべての地点で採集された産卵床に占める割合（相対度数）を、 n_i は調査区間内の階級 i に属する度数が分析に用いたすべての試料の階級度数に占める割合を示している。ランダム選択の値（1/産卵床データが属する階級数 m ）と比較して選択指数 α_i が大きい場合、その階級 i は積極的に選択された環境条件であると判定される。

2015 年に知内川で行った水温データロガーの設置は、11 月 14 日の 15:20 に行った。水温データロガーは、JR 鉄橋から 100m ほど下流部に造成されたピラマス産卵床内部に一つと、その直上の表流水中に一つを設置し 11 月 29 日の 11:50 に回収した。

結 果

産卵床分布調査（流域スケール）

調査河川の河川延長（滋賀県 2007）、親魚の遡上範囲、確認された産卵床数、確認された親魚数、親魚の遡上範囲が河川延長に占める割合、産卵床密度を Table 3-1 に示した。なお、石田川の親魚の遡上範囲は、河口から 5.7km 上流に位置する梅原の取水堰堤と報告したが（尾田 2010）、2010 年の再

調査により河口から 8.0km 上流に位置する北生見の堰堤までビワマス親魚が遡上していることが確認された（尾田・原田 2013）。そのため、2015 年調査では北生見の堰堤を魚止として調査した。

2008 年の親魚の遡上範囲は、1.7～13.2km と河川によって大きく異なっていた。河川延長に対する遡上範囲の割合は、9～51% であり、平均的な遡上範囲は、河川延長に対して 30% 程度であった。産卵床数は、7～262 床と河川によって大きく異なっていた。産卵床数は姉川と安曇川で特に多く、次いで石田川と芹川が多かった。10 流入河川の合計産卵床数は 1066 床であった。産卵床密度は、天野川が最も高く 40.6 床/km であり、次いで高かったのが石田川の 25.8 床/km や芹川の 23.2 床/km、姉川の 21 床/km であった。親魚数は産卵床数と同様に姉川、安曇川が多く、次いで石田川が多かった。

2015 年の調査で 2008 年と比較して親魚の遡上範囲が拡大したのが天野川と安曇川であり、逆に縮小したのが犬上川であった。天野川は堰堤の遡上阻害の解消によって河口から 6.8km（2008 年は 1.7km）まで遡上範囲が拡大した。安曇川は 2008 年に魚止と判断した取水堰堤のゲートが工事のため開放されていたため、河口から 18.8km（2008 年は 13.2km）まで親魚が遡上していた。犬上川は、2008 年より河川流量が乏しかったため、河口から 3.2km（2008 年は 4.6km）までしか遡上できない状況であった。百瀬川は河口から 1.4km の場所で河川水が伏流しておりビワマス親魚が遡上できない状況にあった。河川延長に占めるビワマス親魚の遡上範囲の割合は、犬上川の 11.7% から大浦川の 51.4% であったが、概ね

30%程度であり流入河川の中下流部が産卵場となっていることは2008年と同様であった。

2015年に確認された産卵床数は、高嶋鴨川の0床から安曇川の353床と河川によって大きく異なっていた。産卵床数は安曇川と姉川で多く、次いで、知内川と芹川が多かった。2008年より産卵床数が多く確認されたのは、姉川、知内川、安曇川であった。2008年と同程度であったのが、犬上川、芹川、塩津大川、大浦川であった。2008年より少なかったのが、天野川、石田川、高嶋鴨川であった。百瀬川では21床の産卵床が確認された。百瀬川を除く10流入河川の合計産卵床数は1159床であった。産卵床密度は、最も高かったのが知内川の33.3床/kmであり、次いで高かったのは姉川の24.2床/kmや芹川の18.9床/km、安曇川の18.8床/kmであった。2008年と比べて産卵床密度が大きく低下していたのが天野川(2008年は40.6床/km)の5.9床/kmであった。確認された遡上親魚数が多かったのは、姉川、知内川、安曇川で、次いで石田川が多かった。芹川や天野川では2008年より確認親魚数が少なかったが、11月下旬に調査したため多くの斃死親魚が流され確認できなかったと推定される。

産卵床分布調査(区域スケール)

姉川

2005年におけるピワマス産卵床の流程分布をFig.3-4に示す。本調査で確認された産卵床数は、合計で733床であり、調査範囲における産卵床密度は63.7床/kmであった。産卵前期の10月21-22日と産卵後期の12月10日では、産卵床は高

時川合流点（河口から 3.2km）から草野川合流点（河口から 8.0km）までの区間に多く形成されていたのに対し，産卵盛期である 11 月の調査では調査範囲の全域にわたり産卵床が形成されていた。また，産卵盛期にはヤナや床止工などの河川横断工作物の下流側に産卵床が多く形成される傾向にあり，重複産卵床も多く観察された。

2009 年の姉川におけるビワマス産卵床の流程分布を Fig.3-5 に示す。本調査で確認された産卵床数は 479 床であり，調査範囲（11.5 km）における産卵床密度は 41.7 床 / km であった。産卵床は，美浜橋から魚止堰堤までの範囲で広く分布していたが，河口から 4.8km 上流にある虎姫ヤナの下流部に産卵床が高密度に分布していた。また，河口から 12.5km 上流にある魚止堰堤の下流部も比較的産卵床密度が高かった。

知内川

2010 年と 2011 年の知内川におけるビワマス産卵床の流程分布を Fig.3-6 に示す。確認された総産卵床数は，2010 年が 213 床，2011 年が 138 床であった。調査範囲における産卵床密度は，2010 年が 41.8 床 / km，2011 年が 27.1 床 / km であった。2010 年では，10 月には調査範囲内の中流部と上流部に，11 月には全域に，12 月には中流部と下流部に産卵床が形成されていた。2011 年では 10 月には上流部に，11 月には全域に，12 月には下流部と上流部に形成された。また，いずれの年も河口から 2.0km のところに遡上障害となる多段の堰堤があるため，ここより下流部に産卵床が多く形成されていた。

石田川

2010年と2011年のビワマス産卵床の流程分布を Fig.3-7 に示す。確認された総産卵床数は、2010年が252床、2011年が241床であった。調査範囲における産卵床密度は、2010年が31.5床/km、2011年が30.1床/kmであった。両年ともに同様の分布傾向を示し、河口から2.0kmまでは産卵床は少なく、それより上流域で多く確認され、特に河口から5.2kmの梅原橋周辺では産卵床の密度は高かった。石田川は北生見の魚止堰堤より下流部にも複数の河川横断工作物が存在するが、ビワマス親魚はこれらの河川横断工作物を遡上しており、高い遡上能力をもつことを示している。

産卵場選択性調査（河道区間スケール）

産卵環境調査を行った調査区間内で33床のビワマスの産卵床が確認された。産卵床および測線調査の水深、流速、河床材料を Table 3-2 に示した。

水深（Fig.3-8）、流速（Fig.3-9）、河床材料（Fig.3-10）について産卵床の観測値の分布と、測線調査によりランダムに測定した観測値の分布を Kolmogorov-Smirnov 検定により検定した。Kolmogorov-Smirnov 検定は、有限個の標本に基づいて2つの母集団の確率分布が異なるかどうかを調べるために用いられるノンパラメトリックな検定手法の一種である。その結果、水深（ $D=0.3718$, $X\text{-squared}=14.3845$, $df=2$, $P<0.05$ ）、流速（ $D=0.3067$, $X\text{-squared}=9.7916$, $df=2$, $P<0.05$ ）、河床材料（ $D=0.3089$, $X\text{-squared}=9.9337$, $df=2$, $P<0.05$ ）ともに有意差が認められ、ビワマスは調査区間の環境中から産卵場所を選

択的に利用していることが示された。

産卵床の水深の選択指数（ α ）のうちランダム選択の値より高かった階級は，水深 10～30 cm であり，特に 10～20 cm の選択指数が高かった。産卵床の流速の選択指数（ α ）のうちランダム選択の値より高かった階級は，流速 20～30 cm/s と 40～50 cm/s であり特に 20～30 cm/s の選択指数が高かった。産卵床の河床材料の選択指数（ α ）のうちランダム選択の値より高かった階級は 4（中礫）であり，その他の階級は選択されなかった。

また，2015 年に知内川で行った産卵床内部と表流水の水温の季節変化を Fig.3-11 に示す。観測期間中の産卵床内部と表流水の水温は同調していた。

考 察

産卵床分布調査（流域スケール）

本調査結果では，調査した 11 流入河川全てでビワマスの産卵床が確認された。百瀬川を除く 10 流入河川の産卵床数について 2008 年と 2015 年を比較すると各河川では変動がみられるものの，総産卵床数では大差がなく健全な自然産卵が行われていることが確認された。

ビワマスの遡上範囲は，河川延長に対して 9～51%，平均的には 30% 前後であった。このことから，現在のビワマスの産卵は流入河川の中流から下流にかけて，特に下流域を中心に行われている。琵琶湖の流入河川に河川横断工作物が設置される以前のビワマスの遡上範囲についていくつか知見がある。例えば，安曇川では河口から約 20 km にあたる市場付近

(古川 1989), 愛知川では河口から約 30 km にあたる永源寺付近 (古川 1989), 日野川では河口から約 40 km の日野町付近まで遡上していた (藤岡 2009)。これらの知見に基に, 河川延長に対する遡上範囲を求めると, 安曇川で 35%, 愛知川で 73%, 日野川で 85% であり, 現在と比べてビワマスは流入河川のより上流域まで遡上していたことが伺える。2015 年には一部の河川 (天野川, 安曇川) で遡上阻害の解消により親魚の遡上範囲が拡大していた。天野川は, 地元自治体 (米原市) および地域住民の NPO 団体の活動により, 堰堤に魚道を整備することでビワマスがより上流域に遡上できる環境づくりを目指している (孝橋ほか 2013)。こうした取組が広がることでビワマスの産卵環境を保全する機運が醸成されることが期待される。

今回, 調査された河川のなかで 2008 年の天野川の産卵床密度は 40.6 床 / km と極めて高かったが, 遡上阻害の解消により 2015 年は 5.9 床 / km と大きく低下した。芹川, 姉川, 知内川および石田川などの産卵床密度も 20~33 床 / km 程度であり, 北海道のサクラマスの産卵床密度が 3.1~9.2 床 / km であるのと比較すると (杉若ほか 1999), ビワマスの産卵床密度は極めて高いと言える。これは狭い範囲に多くの親魚が遡上・産卵していることが要因と考えられる。サケ科魚類では産卵床が同じ場所に重複して形成されることが知られており, 産卵床の密度が高くなると重複産卵による卵の掘り返しにより生残率が低下するなどの影響が危惧される (若林ほか 2002)。

琵琶湖の流入河川では, ビワマスの自然産卵が多く確認されたものの, 河川横断工作物や瀬切れ等による遡上障害のた

め親魚の遡上範囲が流入河川の中下流域の狭い範囲に限定され、高い密度での産卵が行われている状況が明らかになった。

産卵床分布調査（区域スケール）

姉川における産卵床の流程分布は、2005年、2009年ともに虎姫ヤナをはじめとする河川横断工作物の下流部に集中する傾向がみられた。特に虎姫ヤナの下流部の産卵床密度は高くなっており、虎姫ヤナがビワマス親魚の遡上阻害となっていると考えられる。2009年の産卵床の分布を、2005年の11月の調査結果と比較すると、2005年は虎姫ヤナより上流側でも多くの産卵床が確認されているが2009年はそのほとんどが虎姫ヤナより下流部に集中している。2005年の姉川では、ビワマスの産卵期である10月中旬から11月中旬にかけて何度か増水があり（尾田ほか2008b）、2009年より河川流量が豊富であったためビワマス親魚が分散して遡上した。そのため、遡上した親魚のうち成熟の進んでいない個体が虎姫ヤナより上流にも多く遡上したと考えられる。これに対し2009年は11月中旬までビワマス親魚が河川に遡上することが困難であり、成熟の進んだ親魚が11月中旬の増水時に一気に遡上したため、その多くが最初の遡上障害となる虎姫ヤナの下流部で産卵したものと考えられる。虎姫ヤナの構造は、堰堤のスロープの傾斜自体は緩やかで、魚が遡上しやすいよう所々に窪みが設けられているため、河川流量さえ十分であればビワマスの遡上は容易であると考えられる。

知内川における産卵床の流程分布は、産卵盛期の11月に調査範囲の全域に形成されるが、産卵前期の10月や、産卵後期

の 12 月には産卵床の形成場所が偏る点で姉川と同様であった。また、河川横断工作物の下流側に産卵床が集中する点も姉川と同様であった。

石田川についても、河川横断工作物の下流側に産卵床が集中する点では姉川、知内川と同様であった。また、調査範囲の下流域で産卵床が形成されないのは河床材料が小さく、産卵に適した環境が少ないためと推察される。

3 河川ともに河川横断工作物の下流側に産卵床が集中する傾向が確認された。これは、河川横断工作物がビワマス親魚の遡上障害となり、河川流量が不足すると親魚が遡上できず、やむなくその下流部で産卵するためと考えられる。特に、2009 年の姉川ではその傾向が顕著であった。また、河川横断工作物の下流側には淵が形成され、産卵に適した淵尻（杉若ほか 1999）が創出されることも産卵床が集中した副次的な要因と考えられる。サケ科魚類では、産卵床密度が同じ場所に重複されて形成されることが知られており（若林ほか 2002）、産卵床の密度が高くなると重複産卵による卵の掘り返しにより生残率の低下が危惧される（若林ほか 2002）。サクラマスの産卵床密度が 3.1～9.2 床/km（杉若ほか、1999）であるのに比べると、琵琶湖流入河川におけるビワマスの産卵床密度は極めて高いと言える。

産卵場選択性調査（河道区間スケール）

かつてビワマスの基亜種であるとされたサクラマス（ヤマメ）の産卵環境についてはいくつかの報告があるが、河川残留型のヤマメはビワマスと体サイズが大きく異なるため、こ

ここでは主に回遊型のサクラマスの事例と比較した。北海道の厚田川におけるサクラマスの産卵環境は、流速が 20.9～101.7 cm/s で（平均 52.6 cm/s）、河床材料が 5～25 mm の礫が 30%程度を占める場所であった（杉若ほか 1999）。北海道のメップ川におけるサクラマスの産卵環境は、水深が 9.5～40 cm で（平均 23.8 cm）、流速が 1.3～56.1 cm/s（平均 32.8 cm/s）、河床材料が 26.5～75 mm の粒径が優占し、粒径 9.5 mm 未満の組成比が低い場所である傾向がみられた（ト部ほか 2004）。栃木県の中禅寺湖に流入する河川のサクラマスとビワマスの交雑種（ホンマス）の産卵環境は、水深が 13～40 cm（平均 28.4 cm）、流速が 12.4～68.3 cm/s（平均 38.6 cm/s）、産卵床マウンドの礫径が 21.2～74.5 mm（平均 43 mm）の場所であった（若林ほか 2002）。

ビワマスの産卵環境のうち、水深についてはサクラマスの既往知見と類似しており、50 cm 以浅（平均 29 cm）の比較的浅い場所を利用していた。流速については測定された流速範囲の幅が広く、このこともサクラマスと同様であった。平均流速は 47.7 cm/s で既往のサクラマスの知見の範囲に含まれた。河床材料については調査方法が異なるため単純な比較は難しいが、粒径 17 mm 以上の河床材料を選ぶ点ではサクラマスと同一の傾向を示した。

選択指数（ α ）からみると、石田川の河川環境中から選択的に産卵場として利用されている環境は、水深が 10～30 cm、流速が 20～30 cm/s および 40～50 cm/s、河床材料が中礫（17-64 mm）であることが示された。産卵床の河床材料の平均値は、ランダム観測点の河床材料の平均値とあまり変わり

ないが、平均値のあたりを産卵床として選択する傾向がある。水深、流速、河床材料の頻度分布から、産卵床での割合が環境中での割合より大きいところは Manly の選択指数からも選択されていることが示された。

水深、流速、河床材料はビワマスが産卵床を造成できるかどうかを制限する要因であると考えられる。これらの変量のうち水深と流速については、その値があまりにも大きすぎたり、小さすぎたりする場所での産卵は不可能であるが、そのような場所でない限り産卵は可能である。本調査河川における選択性の分析結果からも、これらの変量に対する選択性の幅は広がった。これに対し、河床材の選択性の幅は狭く、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になっていると考えられる。サケ科魚類では雌が尾鰭で河床を掘り返しそこに卵を埋没させるため、産卵床を構成する礫サイズがあまりに細かいと産卵床内部の通水性が悪くなり卵の生残率が低くなる（山本 2001；ト部ほか 2004；永田 2008）。そのため礫サイズが 16 mm 以下の場所には産卵床が造成されなかったものと考えられる。また、礫サイズの上限は雌が尾鰭によって礫を動かす機械的能力によって規定されるため（山本 2001）、礫サイズが大きすぎても産卵場として適さないと考えられる。ビワマスより体サイズの小さな河川残留型のヤマメの産卵床が粗砂利（8-16 mm）と細小石（16-32 mm）で構成され、砂礫の中間粒径が 5.5-25 mm で（中村 1999）、ビワマスの産卵床の河床材サイズより細かいことは、ヤマメ親魚の尾鰭の機械的能力が産卵床の礫サイズを規定しているためと考えられる。ビワマスが河床材サイズを中礫（17-64 mm）に

限定して選択したのも，河床材の通水性とビワマス親魚の礫を動かす機械的能力のバランスによって決定されたと考えられる。

また，補足調査の結果からビワマスの産卵床内部の水温と河川水温は同調しており，表流水が河床に浸透していると考えられ，サケのように湧水起源ではないことが示された（小林 1968）。このことから，ビワマスはサクラマスと同様に河川水が浸透しやすい場所（ト部ほか 2004）を産卵場として選択していることが裏付けられた。

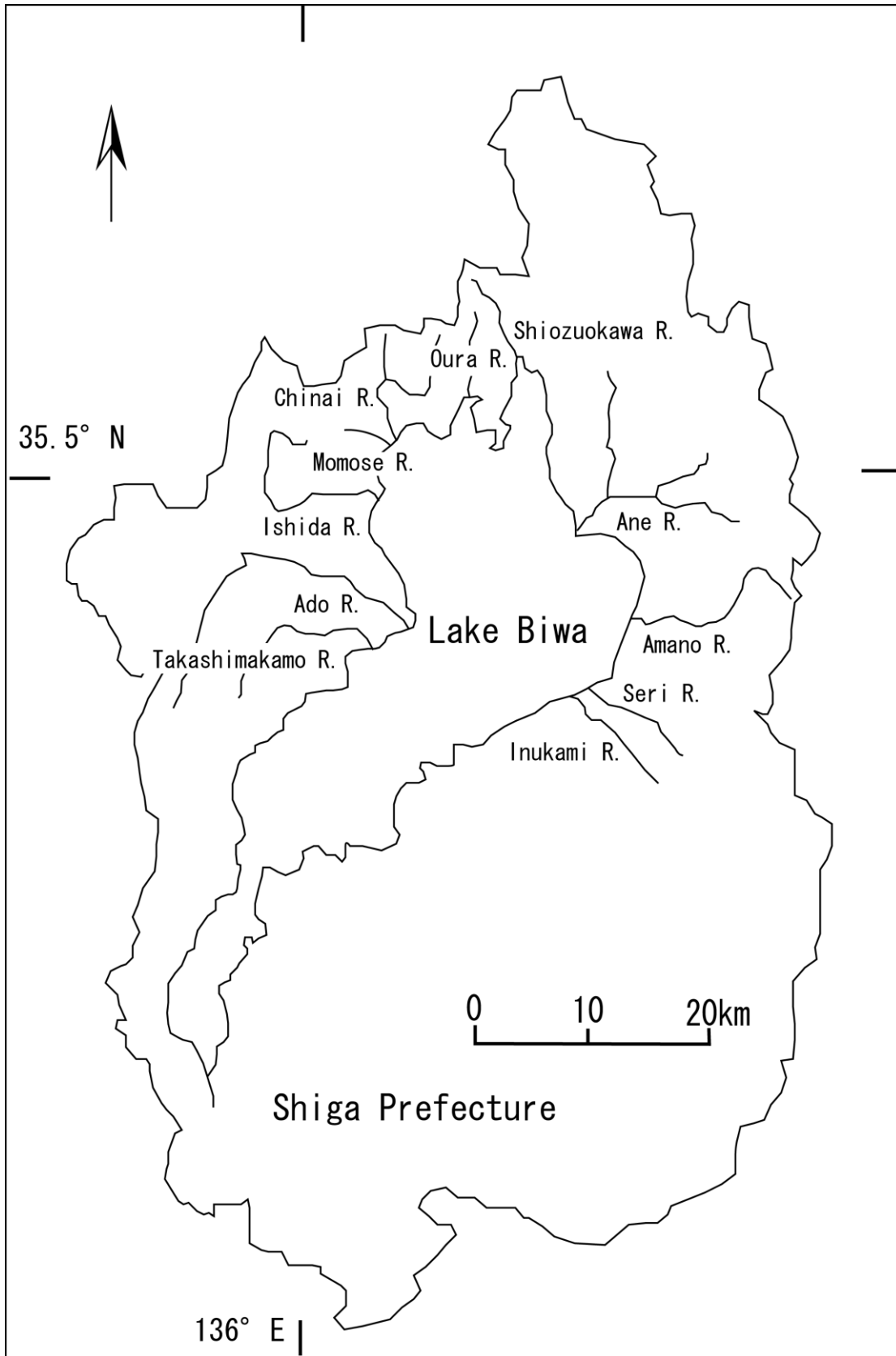


Fig.3-1. Map of study area, eleven inlet streams of Lake Biwa.

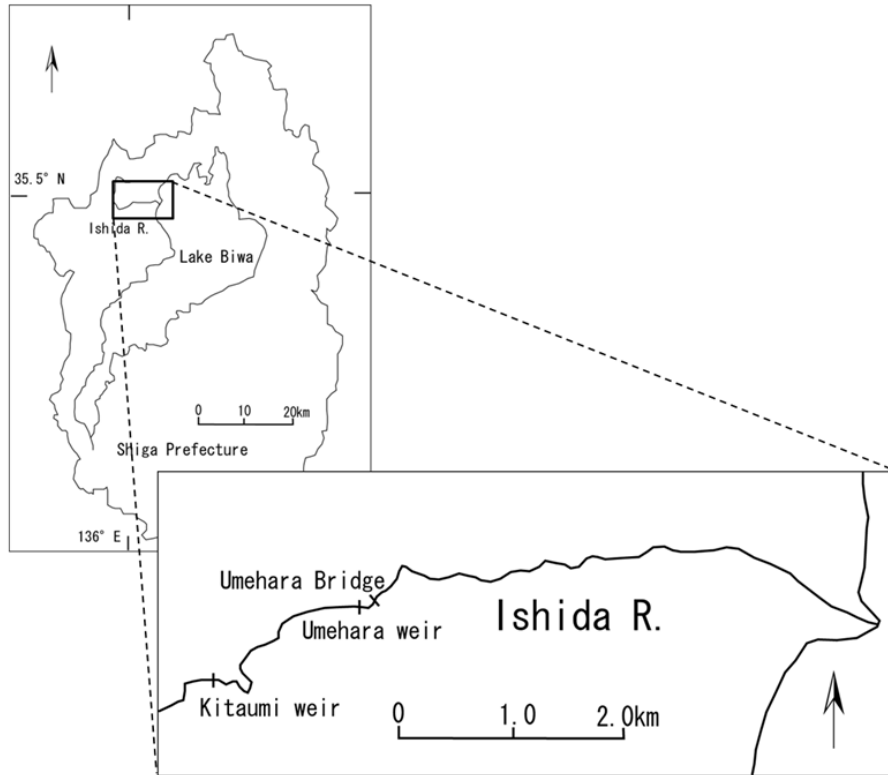


Fig.3-2. Map of the study area in the Ishida River.

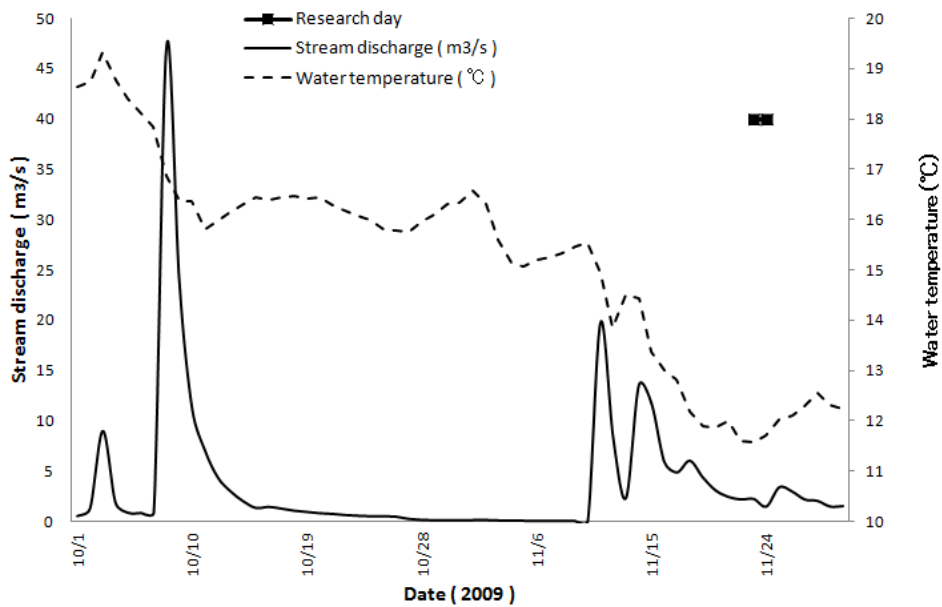


Fig.3-3. Seasonal changes in daily averages of stream discharge and water temperature in the Ane River in 2009.

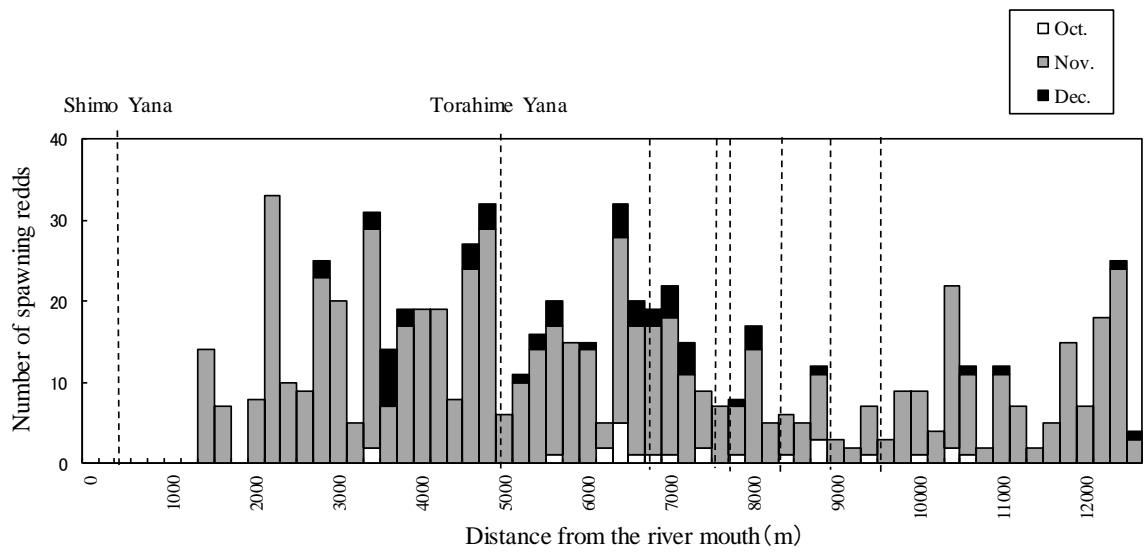


Fig.3-4. Distribution of spawning redds in the Ane River in 2005. Dotted line indicates weir(Yana) or low dam.

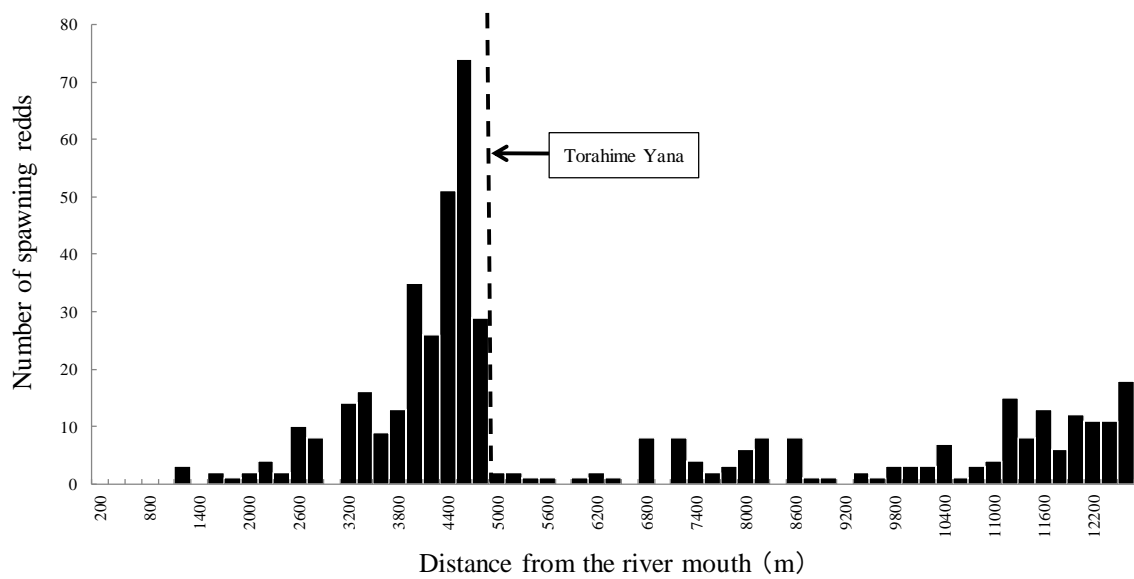


Fig.3-5. Distribution of spawning redds in the Ane River in 2009. Dotted line indicates weir (Torahime Yana).

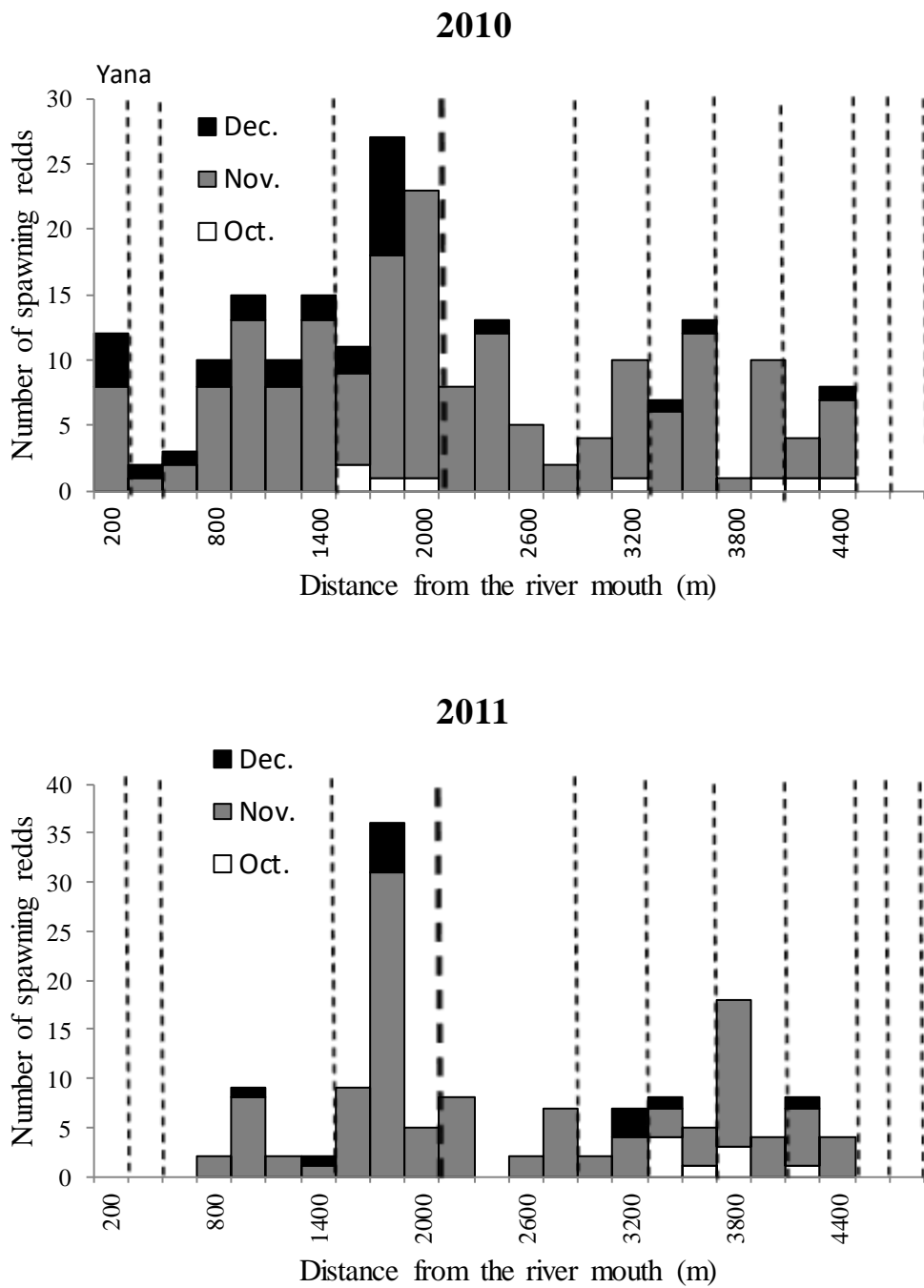


Fig.3-6. Distribution of spawning redds in the Chinai River in 2010 and 2011. Dotted line indicates weir(Yana) or low dam.

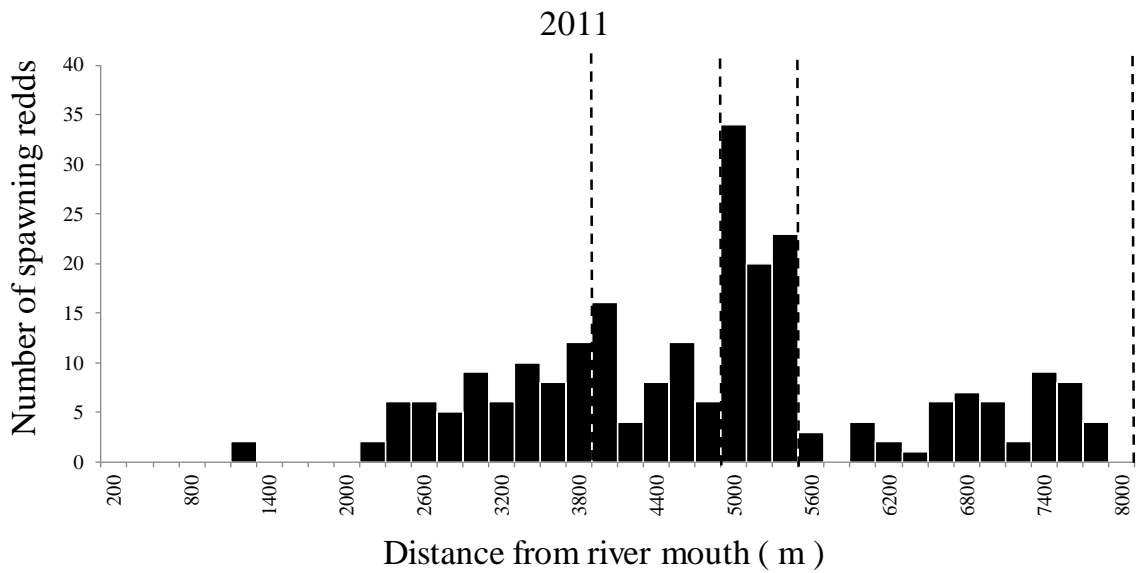
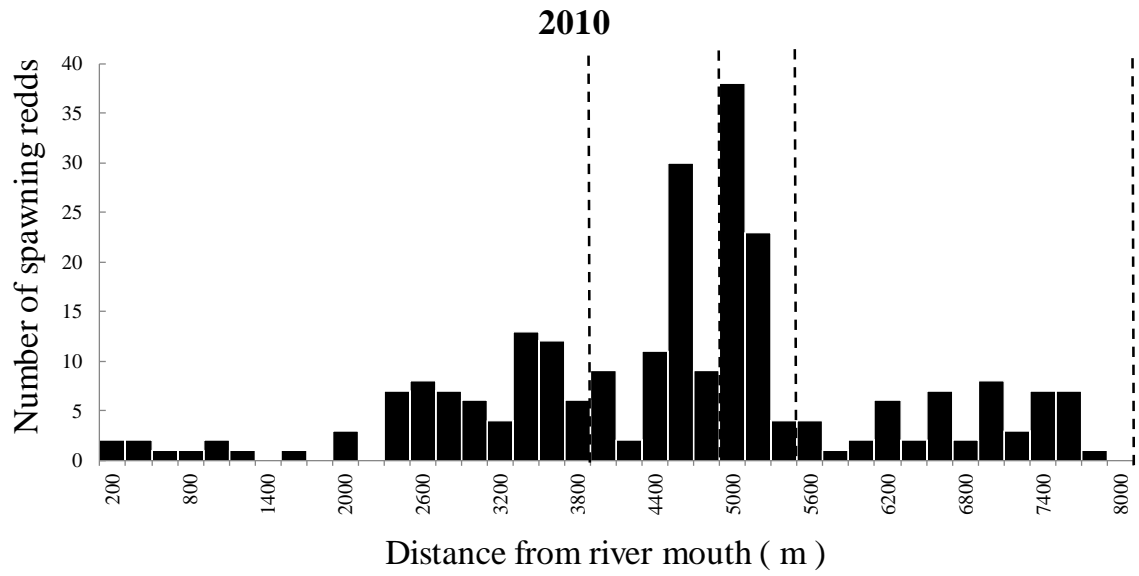


Fig.3-7. Distribution of spawning redds in the Ishida River in 2010 and 2011. Dotted line indicates low dam.

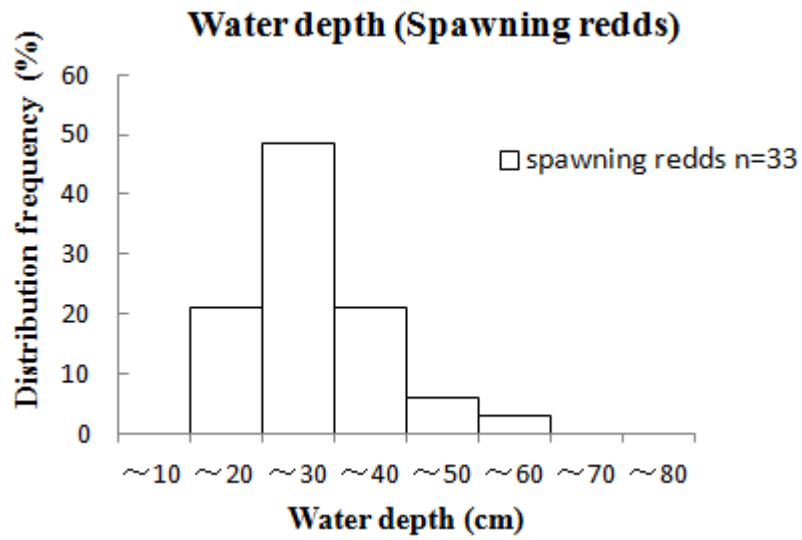
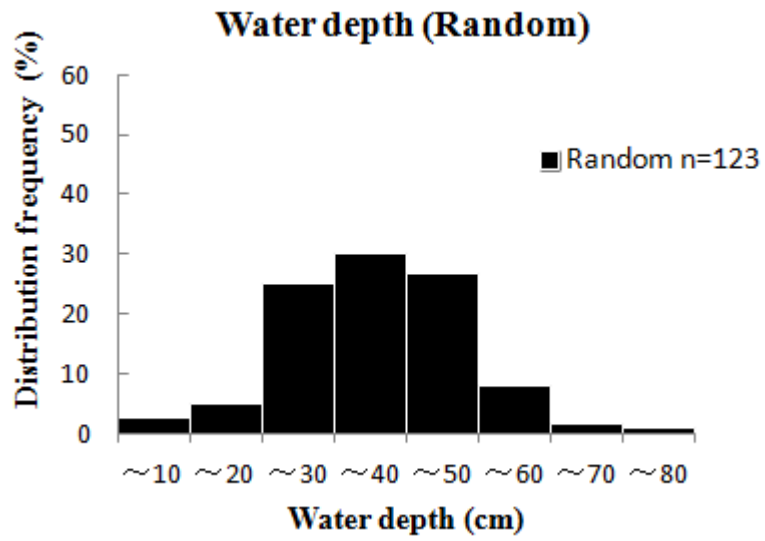


Fig.3-8. Frequency distribution of water depth. Solid bars indicate random sampling points, open bars spawning redds.

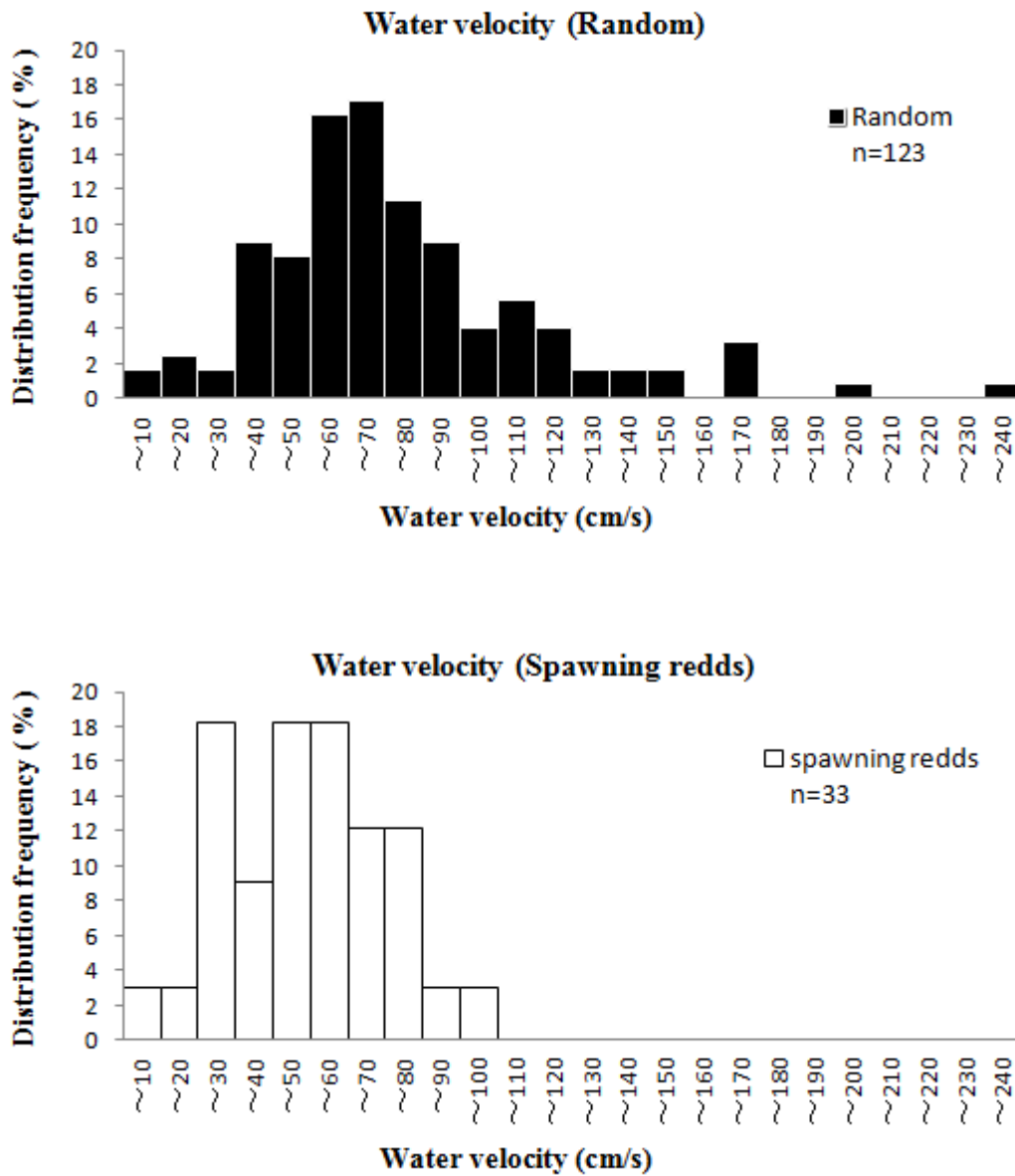


Fig.3-9. Frequency distribution of velocity. Solid bars indicate random sampling points, open bars spawning redds.

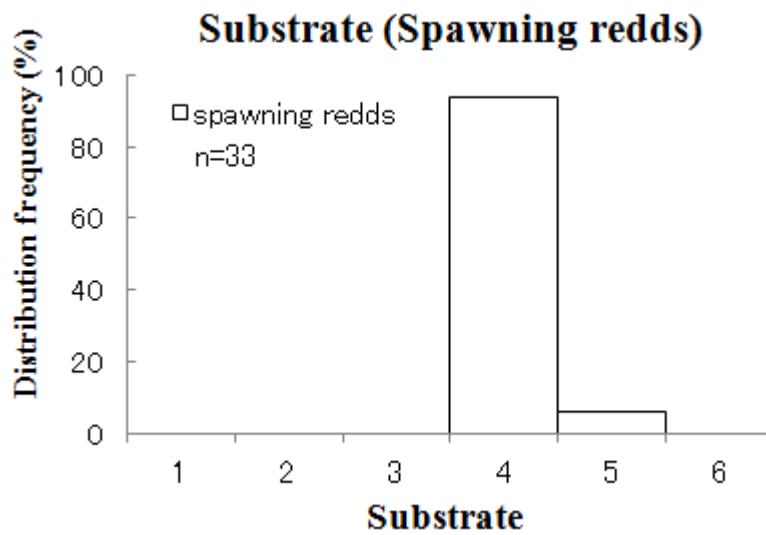
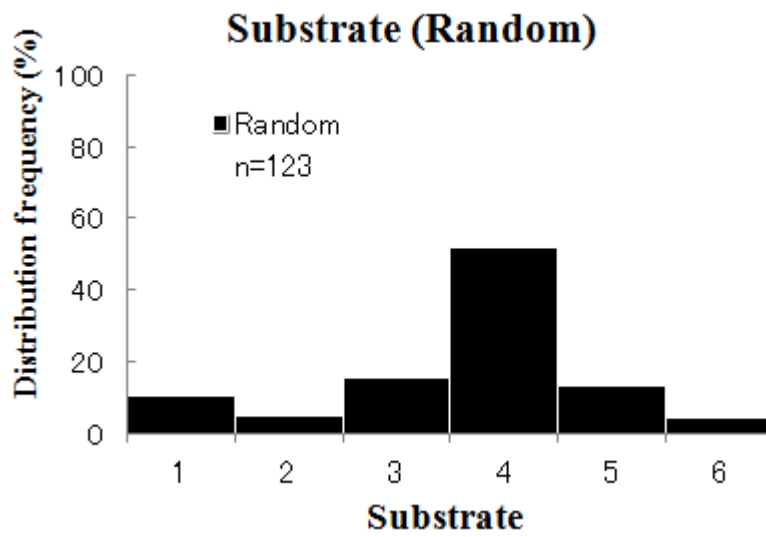


Fig.3-10. Frequency distribution of substrate. Solid bars indicate random sampling points, open bars spawning redds.

Substrate, 1: Bed rock 2: gravel size (<2mm) 3: gravel size (2-16mm) 4: gravel size (17-64mm) 5: gravel size (65-256mm) 6: gravel size (>256mm).

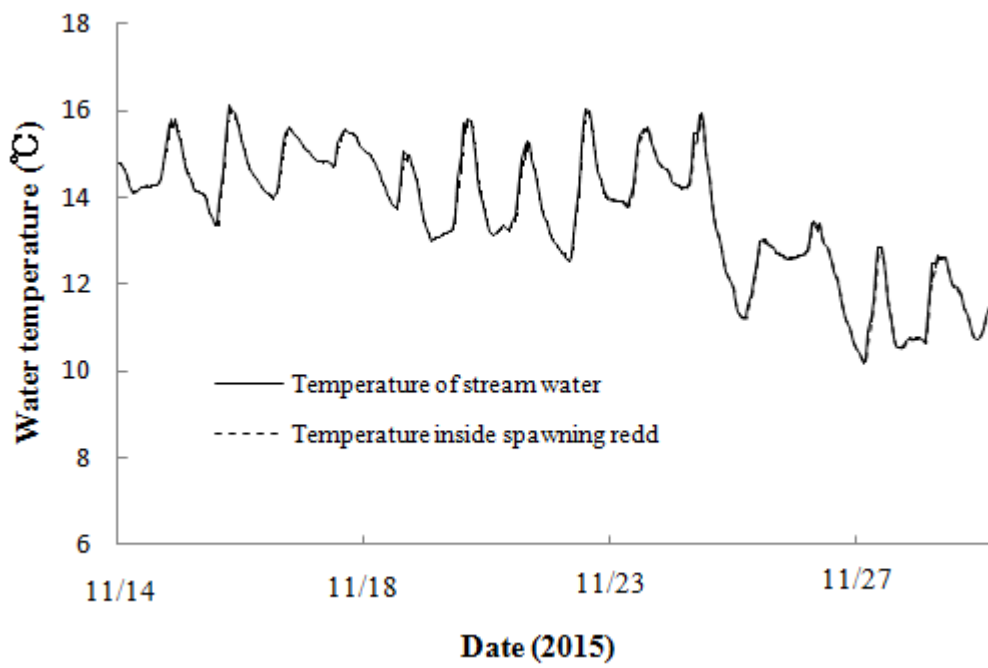


Fig. 3-11. Seasonal water temperature change of stream water and inside spawning redd in the Chinai River in 2015.

Table 3-1 Spawning redds distribution and upstream migration range of Biwa salmon in eleven inlet streams in 2008 and 2015.

Inlet stream	year	Day	A	B	C	D	B/A	C/B
			Stream length (km)	Upstream migration range (km)	Number of spawning redds	Number of mature fishes	Ratio of B to A (%)	Density of spawning redds (/km)
Inukami	2008	Nov. 1	27.3	4.6	44	21	16.8	9.6
	2015	Nov. 9		3.2	34	17	11.7	10.6
Seri	2008	Nov. 11	16.9	6.5	151	44	38.5	23.2
	2015	Nov. 29		6.5	123	15		18.9
Amano	2008	Oct. 31	18.7	1.7	69	50	9.1	40.6
	2015	Nov. 23		6.8	40	14	36.4	5.9
Ane	2008	Oct. 30	31.3	12.5	262	147	39.9	21.0
	2015	Nov. 22			303	152		24.2
Shiozuokawa	2008	Nov. 8	7.5	2.6	7	13	34.7	2.7
	2015	Oct. 31			10	11		3.8
Oura	2008	Nov. 16	7.0	3.6	44	33	51.4	12.2
	2015	Nov. 1			36	42		10.0
Chinai	2008	Nov. 3	19.0	5.1	65	66	26.8	12.7
	2015	Nov. 14			170	142		33.3
Momose	2015	Nov. 15	5.2	1.4	21	18	26.9	15.0
Ishida	2008	Nov. 4	17.0	5.7	147	84	33.5	25.8
	2015	Nov. 21		8.0	90	64	47.0	11.3
Ado	2008	Nov. 6	57.9	13.2	253	137	22.8	19.2
	2015	Nov. 26 Dec. 4		18.8	353	187	32.5	18.8
Takashimakamo	2008	Nov. 7	13.5	4.0	24	1	29.6	6.0
	2015	Nov. 8			0	1		0.0

Table 3-2 Water depth, focal point velocity and substrate associated with Biwa salmon spawning redds in the Ishida River in 2011. Asterisks indicate statistically significant differences between spawning redds and random sampling points as determined by the Kolmogorov-Smirnov test for continuous variables ($P < 0.05$).

Variable	Mean \pm SD (Range, <i>N</i>)	
	Spawning redd	Random sampling point
Water depth (cm)	29 \pm 9.2 (12-52, 33)	37 \pm 12.2 * (7-71, 123)
Focal point velocity (cm/s)	47.7 \pm 21 (8.5-99.5, 33)	74.3 \pm 38 * (4-233, 123)
Substrate (units)	4.1 \pm 0.2 (4-5, 33)	3.6 \pm 1.2 * (1-6, 123)

第四章 遡上親魚の体サイズと卵サイズおよび産卵量調査

第一節 ビワマス遡上親魚の体サイズと卵サイズ

はじめに

これまでビワマスの基亜種とされてきたサクラマスでは、個体群や雌雄の間で親魚の体サイズに差がみられるが（待鳥・加藤 1985；真山・木村 1989；真山 1992；木曾 1995；Tamate and Maekawa 2000, 2006）、ビワマス親魚の体サイズが雌雄の間で比較された報告は限られ（びわ湖生物資源調査団 1966；藤岡 1991；田中ほか 2008）、複数の河川間での比較は行われていない。田中ほか（2008）のデータは、すべての遡上河川、沿岸定置網での採集個体をすべてプールして示しており、複数の遡上河川ごとの親魚の体サイズは示されておらず、近縁種であるサクラマスとの比較検討も行われていない。

繁殖成功がサイズに依存する度合いのことをサイズ有利性という（Ghiselin 1969）。サイズ有利性が性間で異なること的生活史進化上の意義は、理論・実証両面から盛んに研究されてきた。例えば、雌が多く雄の中から大きい雄を配偶相手に選んだり、雌をめぐる雄間の激しい闘争があったりして、大きい雄が他の雄より多数の雌の配偶相手になりうる種を考える。この場合、サイズ有利性は雌より雄で強くなる。逆に雌が大きい雄を特に選り好みせず、また雄間の闘争も厳しくない時には、雄が獲得できる配偶相手の数が体サイズに依存しない場合もある。この場合にはサイズ有利性は雄より雌で

強くなる（原田 1994）。体サイズを大型にする選択圧はサイズ有利性の強い性に強く働くであろうから，雌雄の体サイズの差は，繁殖戦略の特性を反映したものになる。

本研究では，複数の琵琶湖流入河川における遡上親魚の体サイズを測定した結果を河川間で比較・検討するとともに，近縁種であるサクラマスとビワマスの生活史を比較することで，体サイズの雌雄差からビワマスの繁殖戦略の特性について考察することを目的とした。

また，魚類の場合，産出される卵の大きさは，仔稚魚期の生残率に影響し，その後の年級群強度を決定することから，卵サイズの研究は水産資源学上極めて重要なテーマである（森田 2003）。卵サイズの変異は，産卵時期，親魚の体サイズ，水温，産卵床の礫サイズおよび孵化後の成長率などの要因によって説明され，これらの要因に対する応答は遺伝的であったり，表現型の可塑性であったりする（後藤・井口 2001；森田 2003）。

例えば，ビワマスの近縁種であるサクラマスでは卵サイズの河川間変異が報告されている（Tamate and Maekawa 2000；Morita et al. 2009）。Tamate and Maekawa（2000）は，湖沼生活型個体群と遡河回遊型個体群の間で卵サイズに差がみられるとし，この差はそれぞれの水域における成長率の違いによってもたらされると報告している。また，Morita et al.（2009）は，サクラマスの卵サイズは緯度に沿った地理的傾斜がみられるとし，南方の個体群ほど卵サイズが大きくなると報告している。しかしながら，ビワマスの卵サイズに関する報告は，藤岡（1991）などごく僅かなものに限られる。ビワマスは琵琶

琵琶湖の水産資源として重要であるため、ビワマスの増殖や資源管理を行ううえで卵重量や卵径といった卵サイズに関する基礎的な知見の蓄積は欠かせないと言える。本研究では遡上親魚調査を実施した流入河川のうち、産卵後のビワマス斃死個体から十分な残卵データが得られた姉川および安曇川において、卵サイズを調査し既往の知見と比較するとともに河川間での卵サイズを比較検討した。

材 料 と 方 法

2008年は10月16日から12月1日にかけて琵琶湖北湖に流入する姉川（河川延長31km）および安曇川（58km）の2河川で、2009年は11月2日から23日にかけて、姉川、大浦川（7km）、知内川（19km）および安曇川の4河川で調査を行った（Fig.4-1）。なお、記載した河川延長は、滋賀県（2007）に基づく。

2008年は姉川および安曇川で河川内を踏査して確認した産卵後の斃死個体について、2009年は姉川、大浦川および知内川では河川内を踏査して確認した産卵後の斃死個体について、安曇川では北船木漁協が採卵用に河口部のヤナで捕獲した個体について、外部形態および生殖腺により性別を判断し、標準体長（以下、体長）を計測した。2008年は、雌個体から腹腔内に残留する卵を10粒採取して5%ホルマリン水溶液で固定した。また、調査範囲内に散在する産卵床の大まかな礫サイズを把握するために、若林ほか（2002）の手法に従い産卵床のマウンド頂部を構成する礫からサイズ上位10個を

選び、その最大径を測定した。また、産卵期の河川水温を把握するために滋賀県環境白書から姉川および安曇川の11月に測定された河川水温（1989年から2007年）を引用した。卵径（ED）、卵重量（EW）の測定はともにメス1個体あたり10粒とし、卵径はデジタルノギス（株式会社エー・アンド・デイ、AD-5765-100型）を用いて0.1mm単位で、卵重量は電子天秤（株式会社エー・アンド・デイ、HL-100型）を用いて10mg単位で測定した。なお、本調査は滋賀県の特別採捕許可を得て実施した。

年齢査定が行われていない標本について、体長等の度数分布を複数の正規分布に分解し、年齢別のサイズや個体数を推定する場合がある。相澤・滝口（1999）はMS-ExcelとそのアドインソフトであるSolverを用いて最尤法に基づく正規分布分解（Hasselblad 1966）を行う手法を考案しており、本研究ではこの手法を用いてビワマス親魚の体長組成の正規分布分解を行った。

サケ科魚類の卵サイズは体サイズと正の相関があることが知られているため（山本2001；森田2003）、個体群間の卵サイズを比較するためには標準化された卵サイズで比較するのが一般的とされる（Quinn et al. 1995；Tamate and Maekawa 2000；Kikko et al. 2008）。本研究においても、ビワマスの卵サイズと体長の間に関係が認められたので、下記の式（Ihssen et al. 1981）を用いて卵サイズの標準化を行った。

$$C_t = C_o \times (L/L_o)^b$$

ここで、 C_t は標準化された卵サイズであり、 C_o は測定された卵サイズである。 L は全個体の平均体長であり、 L_o は測定された体長である。 b は各個体群の対数変換した卵サイズ ($\log 10 C_o$) と体長 ($\log 10 L_o$) について共分散分析を行った時に求められる共通の傾きである。

結 果

2009 年の各河川および全河川の個体をまとめた雌雄別の体長について、平均値±標準偏差（範囲，個体数）を Table 4-1 に示した。平均体長はいずれの河川も 40cm 前半と近い値を示した。雌雄別に体サイズを 4 河川の間で比較したところ、雌雄ともに河川の間で有意な差は認められなかった（Kruskal-Wallis の検定，雄： $df=3$ ， $H=4.9$ ， $P>0.05$ ；雌： $df=3$ ， $H=2.7$ ， $P>0.05$ ）。全河川の親魚の体サイズを雌雄間で比較したところ，有意な差は認められなかった（Mann-Whitney の U 検定， $z=0.05$ ， $P>0.05$ ）。全河川の個体をまとめた雌雄別の体長頻度組成を Fig.4-2 に示した。雌雄別の体長組成について相澤・滝口（1999）の手法に従い正規分布分解を行ったところ，雄は四峰性が，雌は二峰性が認められた（Fig.4-2）。雄の各峰の平均体長と全体に占める個体数の比率は，小さいほうから順に，37.7cm・69%，47.2cm・24%，54.0cm・4%，65.3cm・4%であった。同様に雌では，37.6cm・66%と46.5cm・34%であった。

2008 年の姉川と安曇川のそれぞれの雌親魚の平均体長は姉川が 43.1cm，安曇川が 44.1cm であり，また，産卵床の平

均礫サイズは姉川が 72.4mm, 安曇川が 68.8mm であり, 姉川の平均河川水温は 14.8℃, 安曇川の平均河川水温は 14.1℃であった (Table 4-2)。メス親魚の体長, 産卵床の礫サイズ, 河川水温ともに姉川と安曇川の間で有意差は認められなかった (Welch の t 検定: 雌親魚の体長, $df=31$, $t=0.48$, $P > 0.05$; 産卵床の礫サイズ, $df=41$, $t=0.97$, $P > 0.05$; 河川水温, $df=36$, $t=1.18$, $P > 0.05$)。

卵サイズは, 2008 年における姉川と安曇川の 2 河川を対象に比較を行った。卵径は, 姉川が 4.9~7.3mm で平均 5.9mm, 安曇川が 5.0~7.3mm で平均 6.0mm であった。卵重量は, 姉川が 69~199mg で平均 120.3mg, 安曇川が 76~215mg で平均 127.0mg であった (Table 4-2)。体長と卵径, 卵重量の間には有意な正の相関関係が認められた。卵径と体長の関係は, 姉川で $ED=0.052SL+3.67$ ($r=0.66$), 安曇川で $ED=0.059SL+3.42$ ($r=0.66$) であった (Fig.4-3)。体長と卵重量の関係は, 姉川で $EW=2.87SL-3.35$ ($r=0.65$), 安曇川で $EW=3.66SL-34.67$ ($r=0.68$) であった (Fig.4-3)。

卵サイズの標準化にあたり L は 434.9mm であった。また, 卵径の b は 0.404, 卵重量の b は 1.132 であった。対数変換した体長と卵サイズの関係, 標準化された卵サイズを Table 4-4 に示した。対数変換した体長と卵径, 卵重量の間には有意な正の相関関係が認められた。標準化された平均卵径は, 姉川では 6.0mm, 安曇川では 6.0mm であった。標準化された平均卵重量は, 姉川では 121.4mg, 安曇川では 124.2mg であった。標準化された卵径および卵重量は, 姉川と安曇川の間では有意差は認められなかった (Welch の t 検定: 卵径, $df=28$, $t=0.28$,

$P > 0.05$; 卵重量 , $df=27$, $t=0.36$, $P > 0.05$)。

考 察

田中(2007)は標識放流個体をもとに2006年の回帰親魚の体サイズ調査と年齢査定を行った。それによると、各年齢の平均体長は1+で28.6cm、2+で37.9cm、3+で42.6cm、4+で47.4cm、5+で51.4cmであり、回帰親魚の主群は2+と3+で占められていた。正規分布分解により得られた各年級群の平均体長を田中(2007)の知見と比較すると、雄の第1年級群は2+に、第2年級群は4+に、第3年級群は5+に、第4年級群は6+以上に該当する。また、雌の第1年級群は2+に、第2年級群は4+に該当する。このように3+に該当する年級群は検出されなかった。このことの要因として、3+の平均体長が2+および4+と近接しているため正規分布分解によって3+年級群が分離できなかったことが考えられる。今後は、鱗や耳石による年齢査定を組み合わせるなど年齢組成の推定精度を向上させることが課題である。

今回、調査したビワマスの体サイズには河川間で有意差は認められなかった。このことは、ビワマスの母川回帰性がいまいで母川以外への迷い込みや、種苗放流事業によって各河川の個体群間で頻繁に遺伝子流動が生じていることが要因として考えられる。近年、実施された耳石の微量元素分析による回帰率の検証結果から、ビワマスの母川への回帰率は19~26%と低く他河川からの迷入個体が多いことが示された(天野2014)。

今回調査したビワマスの雌雄間には体サイズの有意差は認められなかった。1980年代のビワマスを調べた田中ほか(2008)も、雌雄間で体サイズに差はないと報告している。しかし、近縁種のサクラマスでは同一個体群内で雌雄の体サイズに差がみられることが知られている(待鳥・加藤 1985; 真山・木村 1989; 真山 1992; Tamate and Maekawa 2006)。

Tamate and Maekawa (2006) は、回遊型サクラマスの雌雄の体サイズ比は北緯 45 度付近で等しくなり、それより北方のロシア沿海州では雄のほうが大きく、南方に位置する北海道や本州では雌のほうが大きくなる地理的傾斜(以下、クラインとする)の存在について指摘し、その要因を回遊型親魚の性比に求めている。すなわち、分布域の南方では河川残留型の雄が多くなるため、回遊型個体の性比は雌に偏る(真山・木村, 1989; 木曾, 1995; 玉手・山本, 2004)。サケ科魚類では産卵場における雌の獲得を巡って雄間で闘争が行われ、大型個体ほど闘争に有利である(小関・Fleming, 2004)。また、雌では生殖腺重量が大きいほど卵数や卵サイズが大きくなり繁殖戦略上有利である(原田, 1994)。サケ科魚類では一般的に体サイズが大きいほど卵数や卵サイズが大きくなることが知られており(森田, 2003)、ビワマスでも体サイズと卵数(藤岡, 1991)、体サイズと卵サイズ(Fig.4-3)の間に正の相関関係があることが知られている。サクラマスの分布域の北方であるロシア沿海州では、雄でも河川残留型になる個体は少なく、回遊型親魚に占める雄の割合が高まり、産卵場における回遊型雄同士の雌をめぐる競争が激しくなり、回遊型雄の体サイズに働く性選択圧が強くなる。そして、北方の個体群

では雄の親魚サイズに働く性選択圧の方が雌にかかる自然選択圧より強いいため、雄の方が体サイズが大きくなると考えられている (Tamate and Maekawa 2006)。北緯 45 度付近の個体群では、雄親魚の体サイズに働く性選択圧と雌親魚の体サイズに働く自然選択圧に差がないため体サイズの性的二型は生じないと考えられている (Tamate and Maekawa 2006)。一方、北緯 45 度より南方では回遊型の雄が少ないために、産卵場における雄同士の競争率は低下する。このため、サクラマスの分布域の南方である日本の回遊型サクラマスでは雄のサイズに働く性選択圧が弱くなるため雌の方が体サイズが大きくなる (Tamate and Maekawa 2006)。ビワマスが生息する琵琶湖は、サクラマス群の分布域の中では比較的南方に位置するため、サクラマスにみられる雌雄の体サイズ比の緯度に沿ったクラインに従うとしたら、ビワマスは雌のほうが雄よりも大型になるはずである。しかし、実際には雌雄の間で体長の差は検出されなかった。その理由として、ビワマス産卵群の雄はごく一部の河川残留型の早熟雄 (藤岡・伏木 1988; 藤岡 1991, 2009; 桑原・井口 1994) を除き、ほとんどが回遊型で占められている (藤岡 1991, 2009)。飼育実験によると、ビワマスの河川残留型早熟雄は当歳魚の夏至までに体長 70mm 以上に成長している個体の中から出現し、その出現頻度は 5% 程度であるとされている (藤岡 1991, 2009)。このため、産卵場で雌をめぐる雄同士の競争が激しくなり、雄の体サイズに対する性選択圧が強まった結果、雌の体サイズに対する自然選択圧と差がなくなりサクラマスの雌雄の体サイズ比のクラインからはずれてビワマスの雌雄の体サイズ比が等しくなった

と推察される。このことの証明のためには、ビワマスの産卵行動の詳細な解析が必要である。

藤岡（1991）によれば、琵琶湖北西部に流入する人通川で採集されたビワマスの卵重量は75.6～202.8mgと報告されており、本調査の結果と概ね一致していた。また、親魚の体長と平均卵径の関係式は $ED=0.048SL+4.27$ で示され、体長と平均卵重量の関係式は $EW=3.04SL+30.26$ で示される（藤岡1991）。体長と卵サイズの関係も本調査の結果と概ね一致していた。

姉川と安曇川で卵サイズを比較したところ、卵径および卵重量において有意差は認められなかった。このことについて幾つかの要因が考えられる。一つは、これら2河川間では、産卵床の礫サイズ、河川水温、流域面積や河川延長などといった河川の規模も類似しているため、卵サイズにはたらく自然選択の圧力や方向性に差がないため、卵サイズに差がなかったことが考えられる。

もう一つは、これら2河川の間で、種苗放流や母川への迷い込みによって遺伝子流動が頻繁に起きているため、卵サイズに差がなかったことが考えられる。近縁種のサクラマスでは、強い母川回帰性のため河川集団間で遺伝的独立性が高いことが報告されている（鈴木ほか2000；永田・山本2004；Kitanishi et al. 2009）。先述したようにビワマスにも母川回帰性が確認されたものの（田中2011）、その回帰率は低く他河川からの迷入個体が多いことが示された（天野2014）。また、ビワマスの種苗放流事業は明治のはじめ頃から行われており（藤岡2009；田中2011）、その手法は様々に変遷してき

た。かつては各流入河川で採卵し生産された稚魚を琵琶湖の沖合に放流していたが、1998年度以降は各流入河川に分散放流するようになった。姉川や安曇川にも種苗放流は行われている（滋賀県漁連高嶋事業所小林真氏，私信）。サクラマスの種苗放流が精力的に行われている北海道において，放流魚がサクラマス資源に占める割合は14～26%程度と推定されている（宮腰 2008）。滋賀県水産試験場が行ったビワマス標識放流の結果によると，1996年のビワマス満1歳魚の資源量は約39万尾であり，そのうち約16%が放流種苗由来であったと推定されている（澤田 1997）。これらのことからビワマス個体群においても，母川への迷入や種苗放流によって河川間で頻繁に遺伝子流動が起きていると考えられる。

琵琶湖の集水域は3,848km²と広く，流入河川は一級河川だけで121におよび，小規模河川や水路を含めるとさらに多くの河川が流入する（国土庁ほか 1999）。流入河川は，その流域ごとの地形や地質，気候，土地利用などを反映して様々な環境特性を持つため（国土庁ほか 1999），そこに生息する生物はそれぞれの環境に適応していると考えられる。例えば，アユ *Plecoglossus altivelis* やイワナでは流入河川ごとに卵サイズが異なることが報告されている（Iguchi and Kuwahara 1999；井口 2001；Kikko et al. 2008）。アユの卵サイズは産卵河川の河川水温に適応していると考えられている（井口 2001）。イワナの卵サイズは当歳魚の成長率に応じて異なり，これは成長率を規定する各河川の水温や餌環境の違いに対する適応と考えられている（Kikko et al. 2008）。ビワマスにおいてもこれらの種と同様に流入河川単位でそれぞれの

環境に適応した卵サイズなどの繁殖形質の変異がみられる可能性が考えられるが、母川回帰性が高くないこと(天野 2014)や種苗放流事業のため河川独自の繁殖特性が失われている可能性が高い。

第二節 知内川における産卵量調査

はじめに

サケ科魚類では，産卵床の大きさや産室数は，造成環境や産卵床密度等の影響を受けており，特に親魚密度が産卵行動様式に与える影響が大きいことが示唆されている（杉若ほか 1999）。サハリンにおけるサクラマス（Krykhtin 1962）や九州におけるヤマメ（木村 1972）では産卵床内の産室は複数造成されることが多く，産室が 3～4 個の産卵床では，雌親魚が一つの産卵床において数回に分けて全卵を放出するケースが多いと考えられている。これに対し，北海道厚田川のサクラマスでは，雌親魚が複数の産卵床を造成し，産卵床を分散させることで環境変化による産卵床破壊のリスクを分散させることを優先させる戦略をとったと考えられている（杉若ほか 1999）。このように産卵床の産室数や産卵量を調査することで，ピワマスの繁殖戦略，すなわち，多卵数の大きな産卵床を一つ造成するか，少卵数の小さな産卵床を複数造成するか，を検討することが出来る。

また，イトウの雌は，産卵床を 2～4 床，平均 3 床造成し，それぞれを 36～633m，平均 218m 分散させていることが分かっている（江戸・東 2002）。また，一つの産卵床にいくつの産室が含まれているかは産卵床の形状から推定することができる（江戸・東 2002）。また，その産卵床のサイズから，その産卵床に含まれる卵数や雌の体サイズを推定することも出来る（江戸・東 2002）。従って，産卵床の産卵量・数・サイ

ズを用いた個体群構成要素の推定法は，比較的簡単且つ低コストであることに加えて，直接親魚にダメージを与えることなく実践出来るため，希少種には非常に有効な方法であると言える（江戸・東 2002）。第二章や第三章で行ってきたピワマスの産卵床分布調査に，産卵床内の産卵量の情報を付加することで，実際の産卵量や親魚の遡上量，体サイズといった個体群構成要素の推定が可能となる。

調査地と方法

本調査は，琵琶湖北西に流入する知内川で行った（Fig.2-1）。知内川の概況および調査範囲は，第二章に詳述したので，ここでは省略する。産卵床分布調査の踏査中にピワマス親魚の斃死個体を確認したときは，標準体長（以下，体長）を測定し，外部形態（二次性徴）および生殖腺により性を判別した。

2010年11月21～22日にかけて，知内川の河口から1.5～2.0km付近において産卵床の産卵量調査を実施した。産卵床を21個掘り起こし，埋没卵の有無，産室の数および産室ごとの卵数を計数した。産卵床の掘り起こしにあたっては，一名が産卵床の下流側でサデ網（目合2mm）を構え，もう一名がシュノーケリングしながら産卵床のマウンドの礫を掘り起こして埋没卵を採集した。採集した卵は5%ホルマリン水溶液で固定し，持ち帰って卵数を計数した。

また，補足調査として2015年の10月31日～11月22日にかけて犬上川，姉川，塩津大川，大浦川，知内川，百瀬川，石田川の7河川（Fig.2-1）において産卵後の雌斃死個体の一

部を開腹し腹腔内の残留卵数について調査を行った。調査にあたり腐敗が激しい個体や，サギ類などの捕食者による食害痕のあるものは除いて扱った。

結 果

2010年11月に21床（うち1床は干出）の産卵床を掘り起こしたところ，16床で埋没卵が確認され，残り5床は空堀りであった。この結果から真の産卵床の率は76.2%であったと推定された。干出した産卵床は全卵を採取出来なかったため，これを除く15床の産卵床について調査したところ，うち9床は産室が一つであり，残り6床は産室が二つであった（Table 4-4）。産室が一つの産卵床は平均で391.7個の卵が埋没していた。産室が二つの産卵床では，上流側の産室に平均98.7個（Table 4-4におけるFirst pocket），下流側の産室（Second pocket）に平均124.2個の卵が埋没していた。産卵床一つあたりの平均埋没卵数は323.7個であった（Table 4-4）。

また，2010年においてはビワマス親魚の平均体長は雄で42.1cm，雌で42.8cmであった（Table 4-5）。

2015年に行った産卵後の雌親魚の腹腔内残留卵数についてはFig. 4-4に示す。残留卵数が0の個体は70%であり，残留卵が10粒以内の個体も含めるとその割合は73%であり，雌親魚は概ね卵を産みきっていた。

考 察

知内川でビワマス産卵床の産卵量調査を行ったところ、真の産卵床の率は76.2%であった。サクラマスでも産卵床の掘り起こし調査により真の産卵床の率を求めている事例がある。北海道厚田川では真の産卵床の率は78~100%の範囲で年変動した(杉若ら1999)。また、北海道メップ川では真の産卵床の率は約80%であった(ト部ほか2004)。このことから知内川における2010年の真の産卵床の率は、おおよそサクラマスの既往の知見の範囲内に含まれる。2010年に知内川で確認されたビワマスの産卵床数は213床であり、これに真の産卵床の率を乗じると約162床となる。ビワマスの産卵床を掘り起こしたところ、15床の産卵床のうち9床は産室が一つであり、残り6床は産室が二つであった(Table 4-4)。北海道の厚田川のサクラマスの産卵床では1床の産卵床について一つ~六つまでの産室が確認されており、産卵床1床あたりの卵数の範囲は15~2,214粒で平均640粒であった(杉若ほか1999)。知内川のビワマスの産卵床1個あたりの卵数の範囲は48~1,475粒で平均323.7粒であった(Table 4-4)。これに2010年の知内川における真の産卵床数を乗ずると約52,400粒の卵が産出されたと推定される。ビワマスの自然産卵による埋没卵の孵化率に関する知見は得られていないため、ここではサクラマスの知見を示す。杉若ほか(1994)によると、北海道厚田川におけるサクラマスの埋没卵の平均発眼率は43.8~60.2%であるが個々の産卵床による変異が激しいと報告している。また、発眼から孵化までの生残率は85~90%と比較的良好で、発眼期までに埋没卵は大きく減耗するとしている(杉若ほか,1994)。さらに、埋没卵から当歳魚の夏季までの生残

率は3年間の調査の平均で17.4%と推定している(杉若ほか, 1994)。この生残率を2010年の知内川の埋没卵数にあてはめると, 当歳魚の稚魚として加入するのは9,118尾と推定される。また, 北海道千歳川のサケの自然産卵による卵から稚魚までの生残率は約20%との報告があり(森田ほか2013b), サクラマス¹の知見と近い値であった。一方, 知内川における2010年度の種苗放流尾数は約9万尾である。北海道立水産孵化場によりサクラマス種苗の放流手法の研究が精力的になされており, ビワマス²の種苗放流手法に類似した春稚魚放流の生残率の知見を示す。北海道見市川に5~6月に放流したサクラマス種苗のうちビワマス放流種苗とサイズの近い5月放流大型群の10月における生残率は13.4%と推定されている(坂本ほか, 1994)。これに5月放流小型群と6月放流群を合わせた放流数全体に対する10月までの生残率は9.7%と低い値にとどまった(坂本, 1994)。ビワマスとサクラマスとでは放流する河川環境や河川生活期間が異なるため直接的な推定は行わないが, 上記の知見から知内川に放流された約9万尾のビワマス種苗も琵琶湖に降湖するまでの間にかなり減耗することが推定される。

藤岡(1991)によるとビワマス雌親魚の体長と総卵数は E_n (総卵数) = $66.87 * S$ (体長) - 1315.76 で示される。2010年の知内川におけるビワマス雌親魚の平均体長は42.8cmであった(Table 4-5)。これを基にビワマス雌親魚の総卵数を求めると1,546個となる。遡上したビワマス雌親魚は概ね全卵を産みつくしていたことから(Fig.4-4), 1個体の雌親魚は複数の産卵床を造成すると考えられる。杉若ほか(1999)は,

サクラマス雌親魚は親魚密度が高い時は他の雌による産卵床の破壊（掘り返し）を防ぐため複数の産室を有する多卵数の大きな産卵床を造成し、産卵床を防衛すると考察している。一方、雌親魚の密度が低いときは、他の親魚による産卵床破壊の危険性よりも、流量変化による産卵床の破壊や環境不適合による産卵床内の卵の全滅の危険性を分散させることが優先されるために、複数の場所に少卵数の小さい産卵床が造成されると考察している（杉若ほか 1999）。2010年の知内川におけるピワマス雌親魚は後者の戦術をとり、少卵数の小さな産卵床を複数分散させて造成したと考えられる。

しかし、ピワマスの産卵床内の産卵量に関する情報は知内川の単年度のものに限られるので、他河川や複数年の情報が必要である。

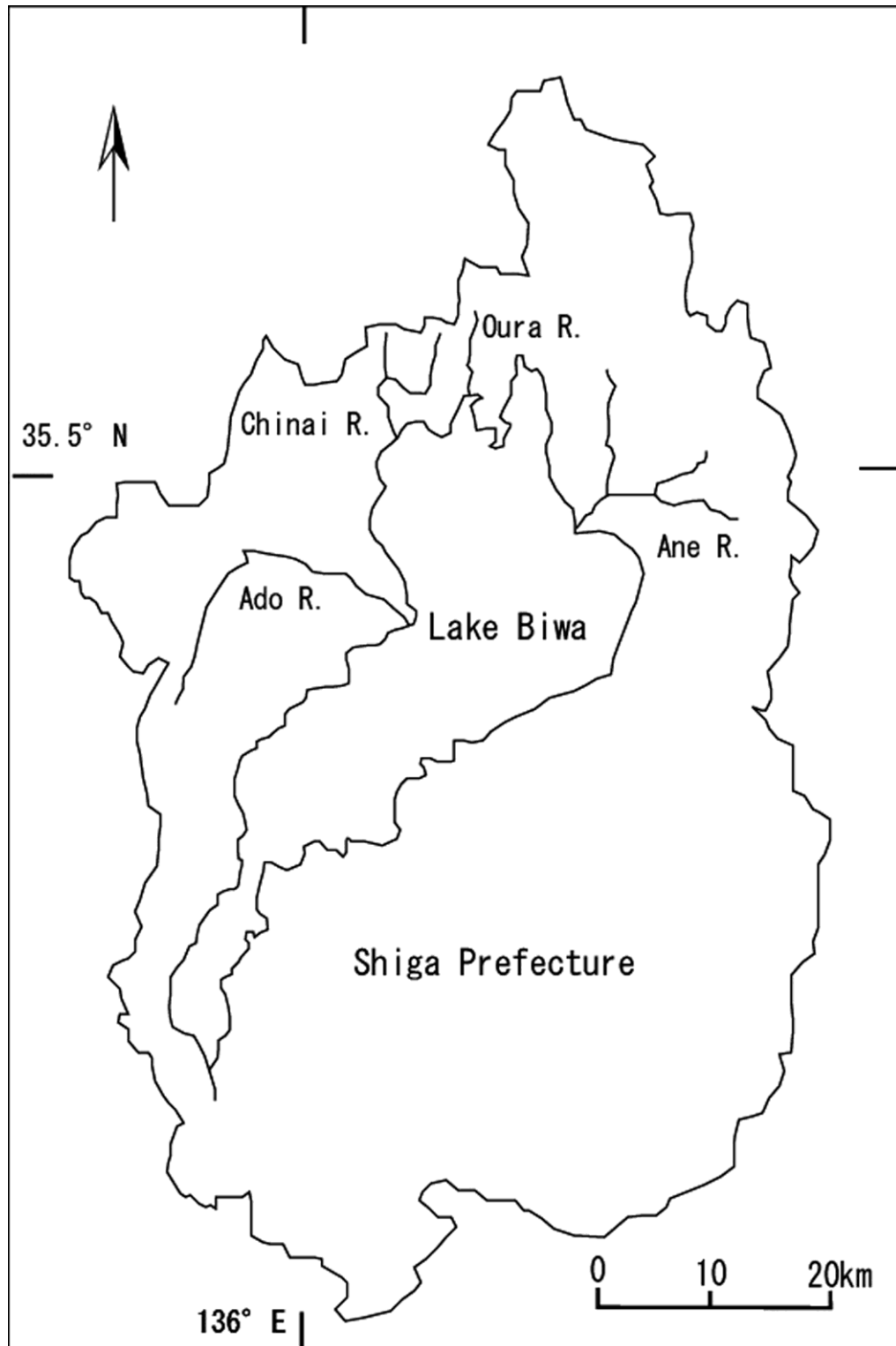


Fig.4-1. Map of Lake Biwa and four inlet streams (Oda et al. 2011).

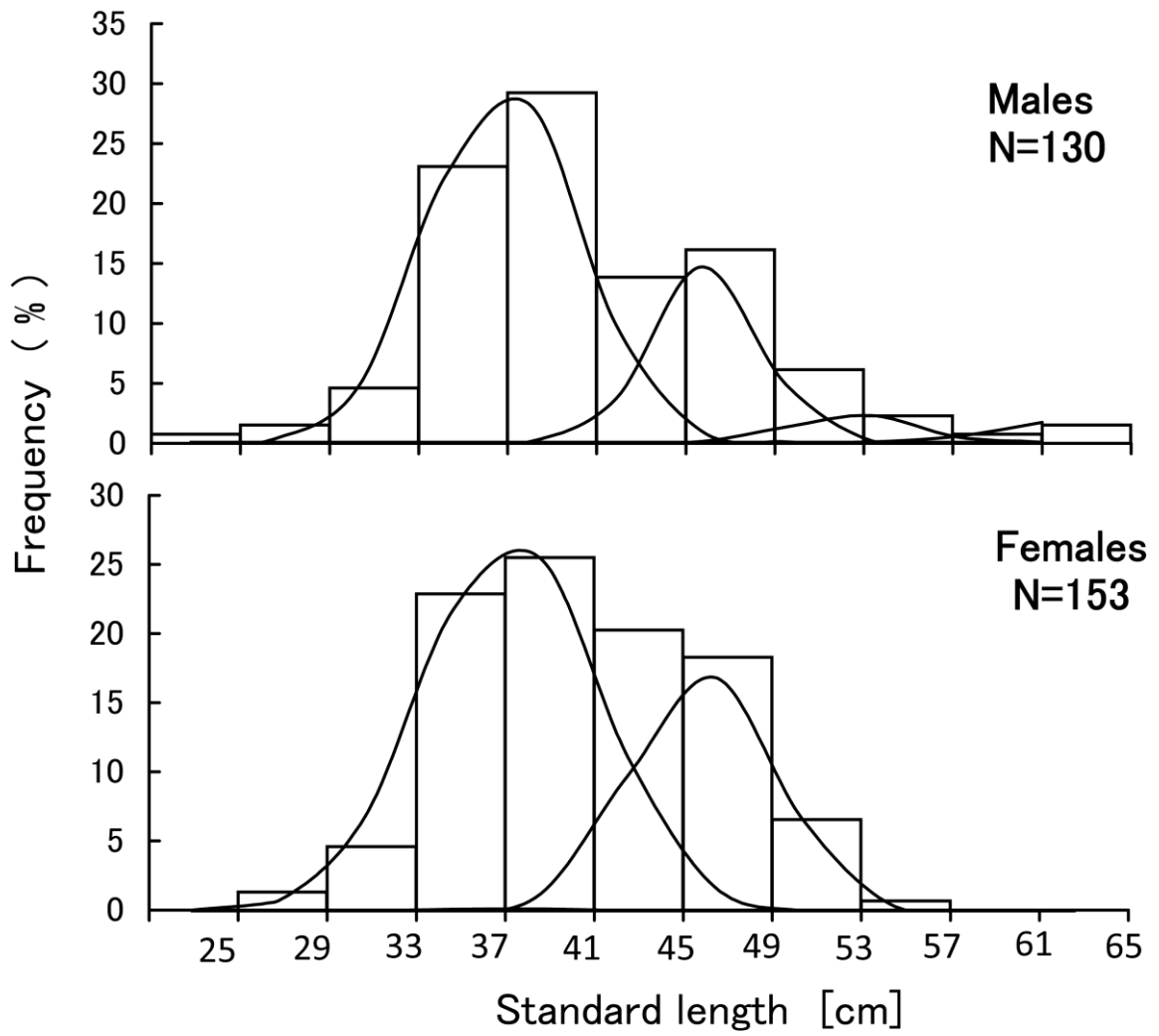


Fig.4-2. Standard length frequency distributions of mature Biwa salmon in four inlet streams of Lake Biwa in 2009 (Oda et al. 2011).

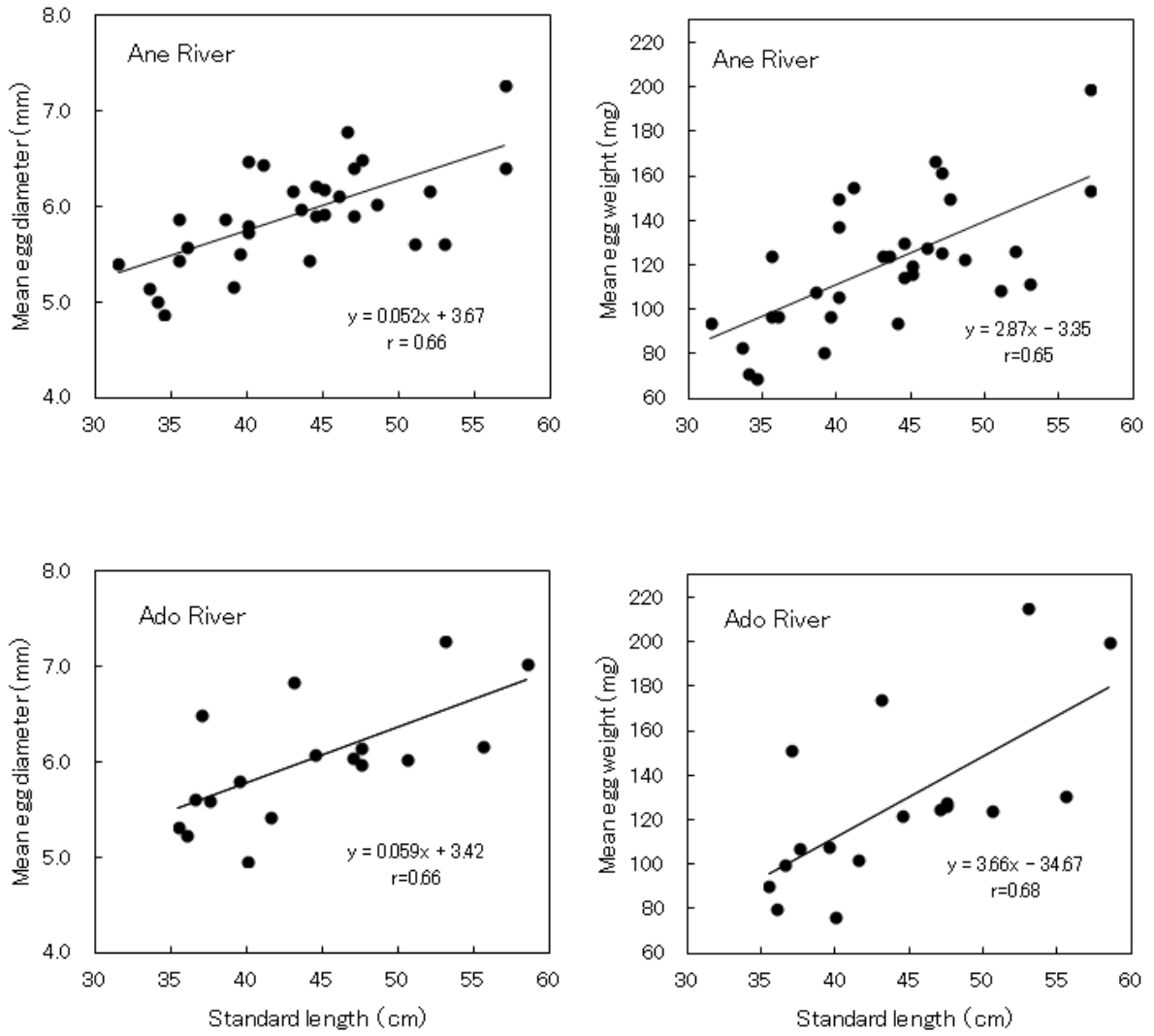


Fig.4-3. Relationships between standard length and mean egg diameter (Left pannel), mean egg weight (Right pannel) within Biwa salmon populations (Ane and Ado populations) in 2008.

**The ratio of female was left egg number
N=56**

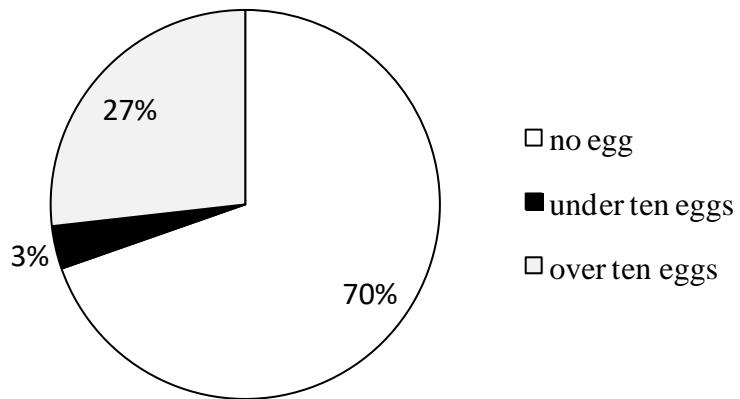


Fig. 4-4. The ratio of female was left egg number in 2015.

Table 4-1 Body size at maturity of Biwa salmon in four inlet streams of Lake Biwa in 2009 (Oda et al. 2011).

River name	Sampling date	Standard length (cm): Mean±SD* (Range, N)	
		Male	Female
Ane	Nov. 23	41.9±7.5 (24-65, 54)	40.9±4.9 (33-51, 59)
Oura	Nov. 15, 21	44.3±5.4 (37-57, 12)	40.7±6.6 (28-52, 20)
Chinai	Nov. 22	40.9±6.9 (33-58, 24)	42.6±6.4 (29-55, 34)
Ado	Nov. 2	40.1±5.2 (29-51, 40)	40.6±4.6 (33-48, 40)
Total	Nov. 2-23	41.4±6.6 (24-65, 130)	41.2±5.4 (28-55, 153)

*Standard deviation

Table 4-2 Reproductive traits of 2008, gravel size of spawning redds and water temperature in November (water temp. data, from 1989 to 2007) in study populations or streams (mean ± standard deviation). ED, mean egg diameter; EW, mean egg weight; SL, standard length. Numbers in parentheses are sample size.

Population	SL (cm)±S.D.(N)	ED (mm)±S.D.(N)	EW (mg)±S.D.(N)	Gravel size (mm)±S.D.(N)	Water temperature (°C)±S.D.(N)
Ane R.	43.1±6.5 (32)	5.9±0.5 (32)	120.3±28.7 (32)	72.4±12.7 (29)	14.8±1.8 (19)
Ado R.	44.1±7.0 (17)	6.0±0.6 (17)	127.0±37.7 (17)	68.8±12.6 (20)	14.1±1.9 (19)

Table 4-3 Regression statistics within populations for egg diameter and egg weight relationships with body length (standard length) in 2008.

ED, mean egg diameter; EW, mean egg weight; N, sample size; SL, standard length; Trans ES, transformed egg size.

$$\log_{10}(\text{Egg size}) = a + b \log_{10} \text{SL}$$

	Population	<i>N</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i>	Trans ES±S.D.
ED(mm)	Ane R.	32	-0.25	0.39	0.67**	6.0±0.39
	Ado R.	17	-0.37	0.44	0.66**	6.0±0.48
EW(mg)	Ane R.	32	-0.75	1.07	0.67**	121.4±22.3
	Ado R.	17	-1.20	1.24	0.68**	124.2±28.1

***P* < 0.01

Table 4-4 Number of eggs in egg pocket in the Chinai River in 2010.

No. of egg pocket	No. of redds	Number of eggs in pocket				No. of total eggs	
		First pocket		Second pocket		Range	Average \pm SD
		Range	Average \pm SD	Range	Average \pm SD		
1	9	48-1475	391.7 \pm 446.4			48-1475	391.7 \pm 446.4
2	6	21-206	98.7 \pm 73	25-356	124.2 \pm 123	61-562	222.8 \pm 177.6
Total	15	21-1476	274.6 \pm 446.6	25-356	124.2 \pm 123	48-1475	323.7 \pm 364

Table 4-5 Standard length of mature Biwa salmon in the Chinai River in 2010.

Standard length (cm): Mean \pm SD (Range, <i>N</i>)	
Males	Females
42.1 \pm 4.5 (33-52, 18)	42.8 \pm 4.5 (34-54, 18)

第五章 総合議論

第一節 近年の琵琶湖環境が抱える課題

琵琶湖は我が国で最大の湖であり、約400万年の歴史を有する世界でも有数の古代湖として独自の生物進化と国内では他に見られない豊かな生態系が育まれてきた（国土庁ほか1999）。ビワマスも琵琶湖という独特の環境に適応して進化を遂げた琵琶湖の固有種である（藤岡1990, 1991, 2009；細谷2013）。

また、琵琶湖は、流域圏のみならず多くの人々に計り知れない恩恵をもたらしてきた我が国の貴重な財産である。古くは淡海（おうみ）とも呼ばれ、湖水をはじめ比叡・比良・伊吹・鈴鹿等の周囲の山並みや集水域における120万人を超える人々とのくらしの営みと相まって、優れた環境や景観、文化を形成している（国土庁ほか1999）。また、琵琶湖は現在でも大規模な淡水漁業が営まれている希少な水域であり（滋賀県2008；藤岡2009）、アユやニゴロブナ *Carassius carassius grandoculis*、ホンモロコ *Gnathopogon caerulescens*、イサザ *Chaenogobius isaza* それに本論文で研究対象としているビワマスなどが主な漁獲対象となっており、固有種が多く含まれるのが特徴である（藤岡2009）。

しかし、近代における社会経済の発展がもたらした生活様式や産業形態、集水域の土地利用の変化などに伴い、琵琶湖をとりまく環境は大きな変貌を見せ、琵琶湖が近畿圏約1,400万人のくらしと産業を支える水資源としての重要性を増す一方、その長い歴史の中で育まれてきた固有種をはじめとする

在来生物が減少し，また，オオクチバスやブルーギルなどの外来魚が増加するなどの課題を呈するに至っている（国土庁ほか 1999）。このように琵琶湖は，開発事業や外来魚の侵入・増加（中井，2002）の影響によって環境が大きく変化したため，特に沿岸域を生息場や産卵・仔稚魚の成育の場としているニゴロブナやホンモロコといった温水性のコイ科魚類の漁獲量は近年，激減している（滋賀県 2008；藤岡 2013）。これに対してアユやビワマスといった琵琶湖の沖合域と流入河川を回遊する生活型の魚類の漁獲量は比較的安定している（滋賀県 2008；藤岡 2009）。これは，アユやビワマスの生息域が環境改変の著しい沿岸域ではないことや，人工産卵河川（アユ）や種苗放流事業（ビワマス）といった水産増殖策がある程度，効果をあげているためと考えられる。

しかし，「沖合－流入河川回遊型」の魚類にとっても課題がある。第三章でも述べたように琵琶湖の流入河川には多くの河川横断工作物が設置され（Fig.6-1），このことによって「沖合－流入河川回遊型」魚類の遡上範囲が下流域に狭められている。また，琵琶湖の流入河川の多くは扇状地を流れることに加え，灌漑期には取水が行われるため瀬切れが頻発する（Fig.6-2）。魚類をはじめとする水生生物にとって河川に水が無いという状況は致命的である。このように琵琶湖の流入河川は河川横断工作物や瀬切れのため断片化が進んでおり，生物の生息環境としてのポテンシャルが低下している。これに加えて，近年ではカワウが増加しており，これによる食害が問題視されている（藤岡 2013）。特にアユは産卵期に水深の浅い河川に大量に遡上するためカワウの食害を受けやすい。

また，ビワマスでは禁漁期間中に流入河川に産卵遡上した親魚を狙った密漁が横行しており，ビワマスの自然産卵にかなりの悪影響を及ぼしていることが指摘されている（桑原 2013）。また，琵琶湖のなかでも比較的良好な環境が保たれていた沖合域も深層の貧酸素化による環境悪化が指摘されている（岡村 2008；藤岡 2013）。

第二節 繁殖生態からみたサクラマス群におけるビワマスの特異性

第一章第一節で述べたようにサクラマス群の分類は長らく混乱した状態にあった。かつてビワマスは，サツキマスと同一種として扱われていたが（大島 1957），その後の形態学的な研究（加藤 1973，1975，1978）により，サクラマス群の一亜種として位置づけられ（Kimura 1990），近年の分子遺伝学的研究（Oohara and Okazaki 1996；McKay et al. 1998；手賀ほか 2012）の進展によって，独立した種として位置づけられるようになった（Nakabo 2009；細谷 2013）。

そこで，本研究で得られた自然再生産に関する知見をもとに，他のサクラマス群 2 亜種とビワマスを比較し，琵琶湖という特殊な環境に適応したビワマスの特異性について検討した。本節および第三節の検討にあたり，ビワマスの生活史模式図を先行研究（古川 1989；藤岡 1991，2009；桑原・井口 1994，2007；藤岡・上西 2006；Kuwahara et al. 2007）および本研究の知見に基づき作成した（Fig.6-3）

産卵期と稚魚の浮上時期

第二章で述べたように，ビワマスの近縁種であるサクラマ

ス群の2亜種と比較すると、ビワマスの産卵期（10～12月）はやや遅いと言える（Fig.6-3）。サクラマス（ヤマメ）の産卵期は、分布域の北方ほど早くなる緯度に沿ったクラインがみられるが、ビワマスの産卵期のほうが遅くまで続く傾向にあり、サクラマスの産卵期のクラインから外れている。また、サツキマス（アマゴ）の産卵期は、9月下旬～11月上旬とされており（加藤 1998）、やはりビワマスの産卵期のほうが遅い。

ビワマスの産卵期の水温はサクラマスのものとほぼ同じであるが、ビワマスは琵琶湖流入河川の中下流域で産卵するため、河川水温が産卵に適した水温に低下する時期が同緯度地域の河川上流域より遅れるため、サクラマス群2亜種よりも産卵期が遅くなると考えられる。このようにビワマスは、サクラマス群の分布域なかでも比較的 low 緯度で標高の低い場所を産卵場としているため、産卵期を遅らせることで琵琶湖およびその集水域の環境に柔軟に適応しているものと考えられる。また、近年の地球温暖化に伴う琵琶湖およびその集水域の気温や水温の上昇（岡村 2008）によって産卵期がより遅くなる傾向にあると考えられる。

ビワマスには初夏に流入河川に遡上する「早期遡上群」の存在が確認されている（桑原・井口 2007；Fig. 6-3）。早期遡上群は、河川の上流域まで遡上し、そこで夏を越し秋に産卵していたと考えられているが（桑原・井口 2007；藤岡 2009）、流入河川に河川横断工作物が多く設置されたため、水温の低い上流域への遡上が困難となり、近年では越夏して産卵に加わることが出来るものは極めて少ないと考えられる（桑原・

井口 2007)。このように，人為的な環境改変によって現在のビワマスの産卵生態は本来の姿とは異なってきていることが示唆される。

多くのサケ科魚類において，稚魚の浮上時期は親魚の産卵競争あるいは産卵時期により決定された進化の結果に基づくと考えられている（帰山 1993）。例えば，サクラマスでは雪解けの増水期に稚魚をより効率的に河川内に分散させるために浮上および産卵を比較的短期間に集中する戦略を採っていると考えられている（真山 1988；真山・木村 1989；真山 1992）。これに対してビワマスの稚魚の浮上期間は 1～5 月と長期間におよぶ（Fig. 6-3）。これは，ビワマスの産卵期がサクラマスと比べると長期間におよぶことに加えて，温暖化に伴う河川水温の上昇により稚魚の浮上時期が早くなっていることが要因と考えられる。琵琶湖流入河川の中下流域では冬季の水温がサクラマスの生息する北海道の河川と比べて比較的高いことから，ビワマスの稚魚の浮上時期は低水温や餌不足による制約を受けないため，サクラマスより早期かつ長期間に及ぶようになったと考えられる。

産卵場と産卵環境

第三章で述べたように，ビワマスは琵琶湖流入河川の中下流域で産卵する。これに対し，サクラマスは河川の上流域の支流や枝沢などで産卵する（真山・木村 1989；杉若ほか 1999）。ビワマスの場合，流入河川に河川横断工作物や，瀬切れ等の人為的な遡上障害のため中下流域で余儀なく産卵していることが考えられる。琵琶湖の流入河川に河川横断工作物が設置

される以前は，河川の上流域までビワマス親魚が遡上していたことから（古川 1989；藤岡 2009），本来はビワマスも流入河川の上流域を産卵場としていた可能性も考えられる。産卵床密度もサクラマスに比べると，ビワマスははるかに高密度で産卵している。これも，河川横断工作物等の遡上障害により，やむなく流入河川中下流域の限られた範囲で多くの親魚が産卵していることが要因と考えられる。

第三章において，河道区間スケールにおける産卵場選択性をサクラマスとビワマスで比較したところ，両種は類似した環境を選択しており，特に河床材料のサイズが産卵場選択性の強い制限要因となっていると考えられる。換言すれば，琵琶湖流入河川の場合，中下流域でも産卵に適した環境が存在していることを示している。そのため，琵琶湖流入河川に河川横断工作物等が設置される以前でも，中下流域でビワマス親魚は産卵していたと推察される。琵琶湖流入河川は河川規模が小さく，勾配の大きな河川が多く，中下流域でも，通常の河川の上流域に類似した河川環境が存在しているためと考えられる。

親魚の体サイズと生活史

第四章第一節で述べたように，ビワマスの産卵親魚は雌雄の体サイズに有意差は検出されなかった。サクラマスの雌雄の体サイズ比は緯度に沿ったクラインがみられ，北緯45度より北方では雄のほうが雌より大きく，それより南方では雄より雌のほうが大きくなる（Tamate and Maekawa 2006）。この現象は，サクラマスの河川残留型雄の出現率によって説明さ

れ、北緯 45 度より北方では雄でもほとんどが降海型の大型の雄となるため、産卵場で雌の獲得を巡る競争が激しくなり、雄の体サイズを大きくする性選択圧がはたらいたためと考えられている (Tamate and Maekawa 2006)。北緯 45 度より南方では、雄は河川残留型となる比率が高まるため、産卵場で雌の獲得を巡る雄同士の競争が低下するため雄に対する性選択圧が低下する。変わって大きな雌ほど繁殖投資量 (卵数, 卵サイズ) が大きくなるため、雌に対する自然選択圧が高まり、雄より雌のほうが大きくなると考えられている (Tamate and Maekawa 2006)。

ビワマスがサクラマスの緯度に沿った雌雄の体サイズ比のクラインに従うとしたら、雄より雌のほうが大きくなるはずであるが、実際には雌雄で差は検出されなかった。その理由として、ビワマス産卵群の雄はごく一部の河川残留型の早熟雄 (藤岡・伏木 1988; 藤岡 1991, 2009; 桑原・井口 1998) を除き、ほとんどが回遊型で占められている (藤岡 1991, 2009)。このため、産卵場で雌をめぐる雄同士の競争が激しくなり、雄の体サイズに対する性選択圧が強まった結果、雌の体サイズに対する自然選択圧と差がなくなりサクラマスの雌雄の体サイズ比のクラインからはずれてビワマスの雌雄の体サイズ比が等しくなったと推察される。

また、ビワマス遡上親魚の体長組成を正規分布分解によって解析したところ、雄は 4 つの年級群に、雌は 2 つの年級群に分解された。鱗からの年齢査定に基づき 2007 年のビワマス回帰親魚の年齢構成を調査した田中 (2007) によると、回帰親魚は 1+ ~ 5+ から構成され、主群は 2+ と 3+ であった。

これに対し，サクラマスは 2～3 年の河川生活期を経て（一部は河川残留型として成熟する），スマルト変態した後に海に降り 1 年間の海洋生活を経て産卵河川に遡上する（永田 2008）。琵琶湖を海の代替環境と捉えたときに，ビワマスは海洋（湖中）生活期間が複数年におよび，個体によって成熟に至る年齢が異なる点でサクラマスと大きく異なっている。例えば，サケでは浮上した稚魚は僅かな河川生活期間を経て当歳魚のうちに降河し，2～7 年（主として 3～6 年）で成熟して回帰する（長谷川ほか 2013）。ビワマスは回帰年齢が複数年におよぶことや，河川生活期間が短く当歳魚のうちに降河する点などでサクラマスより，むしろサケの生活史に類似していると言える（藤岡 1990；Fig.6-3）。

第三節 野生魚との共存を目指したビワマス増殖事業に向けた提言 ビワマスの資源動向

田中（2011）は漁獲量と体サイズの変遷について考察しており，1950 年代は大型・高齢で漁獲量が継続的に多いことから資源量は豊富と推察しており，1960 年代は小型・若齢で，資源量に対して漁獲圧が強い年代で資源動態モデル（以下，モデルと略す）による推定資源量は比較年代のうち最小の 63 トンであったと推定している。1980 年代は 1960 年代よりやや大型化・高齢化し資源量は増加しモデルによる推定資源量は 123 トンであったと推定している（田中 2011）。2000 年代は比較年代における体サイズは最も大型で 1950 年代に次ぐ高齢でありモデルによる推定資源量は 265 トンと多いものの，1950 年代と比べると漁獲量のはるかに少ないことは，漁獲利

用率が低いと考察している（田中 2011）。また，一般的に個体群サイズが増加し環境収容力の限界に達すると，密度依存効果によって個体の小型化，高齢化がみられるが（帰山 2004），2000年代のビワマスでは小型化の兆候は表れておらず，密度依存効果の現れていない，つまり環境収容力にゆとりのある資源状態にあると考察している（田中 2011）。

ビワマス資源に占める自然産卵の寄与率

ビワマス資源に対する種苗放流の寄与率についてはいくつかの知見がある。滋賀県水産試験場が1990年代に行った標識再捕の結果によると1996年のビワマス満1歳魚の資源量は約39万尾であり，そのうち約16%が放流種苗由来であったと推定されている（澤田 1997）。すなわち残りの約84%は，自然産卵および発眼卵埋没放流由来であったと考えられる（澤田 1997）。北海道ではサクラマスの種苗放流が積極的に行われているが，沿岸漁業全体に占める野生魚の割合は74～86%と推定されており（宮腰 2008），サクラマス資源に占める自然産卵の寄与率は高いことが知られている。

田中（2011）は，2005年3月に琵琶湖流入河川の知内川に放流したビワマス種苗92,790尾のうち20,000尾を脂鰭切除標識をほどこして放流し，2006～2009年に漁獲されたビワマスのなかから標識魚を探索し，Petersen法により初期資源尾数を推定している。その結果，推定された初期資源尾数（95%信頼区間）は633,000尾（353,000～913,000尾）であり，これは滋賀県漁連による2005年の種苗放流尾数と極めて近いことから近年のビワマス初期資源はほぼ放流種苗に依存して

いると推定している（田中 2011）。しかし，天野（2014）は，ビワマスの野生稚魚と放流種苗の餌資源や経験水温の違いに着目し，耳石の炭素・酸素安定同位体比分析により，河川に産卵遡上した親魚の由来を判別する手法を確立した。それによると 2009 年の遡上親魚に占める放流個体の割合は 12%，2010 年は 21% であり，2 年間をまとめると 21%（105 個体中 22 個体）であったと報告している。このことから 2000 年代以降も，1990 年代と同様にビワマス資源は自然産卵によって支えられていることが示唆される。本研究においても，多くの琵琶湖流入河川でビワマスの産卵床が確認され，自然産卵由来の稚魚が採集されたことから 2000 年代以降も琵琶湖流入河川においてビワマスの自然再生産が健全に行われていることが確認されている。

いずれにせよ，ビワマス資源に占める自然産卵の寄与率を正しく把握しておくことは「野生魚との共存を目指したビワマス増殖事業」を行ううえで基礎となる情報であり，標識再捕による推定も単年度の結果で結論を出すのではなく，複数年にわたりモニタリングを継続する必要がある。例えば，産卵期が渇水年の場合，自然産卵がうまく行われず放流種苗の寄与率が高くなる年があることが想定される。逆に採卵量が少なく目標採卵量に達しない場合や，魚病の発生等により目標種苗尾数が生産できなかった年は自然産卵の寄与率が高くなることが考えられる。脂鱭切除などの外部標識は，再捕魚の標識の確認が容易であるという利点はあるが，ビワマスの放流種苗全て（約 70 万尾）に標識を施すことは現実的ではない。琵琶湖のニゴロブナで行われている ALC（アリザリンコ

ンプレクソン)による耳石蛍光標識を用いれば(藤原 2014),
ビワマス放流種苗の全数標識も可能であり,より精度の高く
ビワマス資源に占める野生魚と放流魚の割合を推定すること
が可能となるであろう。また,天野(2014)が考案した耳石
の炭素・酸素安定同位体比分析による野生魚と放流魚の判別
手法は,放流魚に標識を施すことなく両者を識別できるため
有効な手法であり,こうした手法を併用することが望ましい。

産卵期と禁漁期間の見直し

第二章で述べたように,ビワマスの産卵期は10~12月であ
り,11月に盛期を迎える。現在の滋賀県漁業調整規則による
と,ビワマス産卵親魚保護のため10~11月が禁漁期間に設定
されている(滋賀県 2008)。

しかし,近年の地球温暖化に伴い琵琶湖およびその集水域の
気温や水温は上昇しており(岡村 2008),これ以上水温の上
昇が続けば10月のビワマスの自然産卵にも影響が生じるこ
とが危惧される。稚魚調査の結果から,12月の産卵群に由来
する稚魚も翌年の4月以降には浮上して資源として加入して
いることが確認されている。ビワマスの採卵事業は例年10
月から実施され目標採卵数(現在は約150万粒)を達成する
と終了し(滋賀県漁連高嶋事業所小林真氏,私信),近年は比
較的短期間で目標採卵量を達成している
([http://www.pref.shiga.lg.jp/g/suisan-s/jigyohoukoku/files/p
56_2.pdf](http://www.pref.shiga.lg.jp/g/suisan-s/jigyohoukoku/files/p56_2.pdf))。このため,10月頃の前期遡上群は人工採卵事業に
用いられることが多かったのに対し,採卵事業終了後の後期
遡上群は琵琶湖流入河川で自然産卵を繰り返してきたことが

推察される。例えば，北海道南部の遊楽川では比較的多くのサケが自然再生産していることが知られているが，それらは元もと自然産卵由来で 12 月以降の遅い時期に下流域で産卵する遊楽部川固有の野生魚と，北海道各地から移植放流され 10～11 月の早い時期に上流の孵化場付近で産卵する孵化場魚が存在することが知られている（今井ほか 2007；Yokotani et al. 2009）。また，古くからサケの孵化放流事業が行われている北海道中部の千歳川では 9～10 月の早い時期に遡上する「走り群」から種苗を造成することを長く続けてきたため，千歳川に遡上する群は「走り群」が主体となった（真山・高橋 1977）。しかし，12～2 月の遅い時期に遡上する「後取り群」が現在でも存在し，それは「走り群」よりも大型個体が多く野生魚の特性が放流魚よりも強く残されていることが知られている（長谷川ほか 2013）。

これらのことを勘案すると，ピワマスの後期遡上群は 10 月頃の前期遡上群よりも野生魚としての特性が強く残されている可能性が高い。さらに，地球温暖化による河川水温の上昇の影響を考慮すると 10 月頃の前期遡上群は従来どおり採卵用に採捕し，水温の低下する時期に産卵する後期産卵群は流入河川で自然産卵させる方策が望ましい。特に，これまで禁漁措置のなかった 12 月の晩期産卵群を保護するためにピワマスの禁漁期間を 12 月まで延長する方策を提言する。ただし，禁漁期間を長く設定すると漁業にも影響があることから，12 月の禁漁措置は流入河川に限定したものであることを付記する。

ビワマス親魚の遡上範囲の改善

第三章で述べたように、現在のビワマスの遡上範囲は堰堤などの河川横断工作物によって琵琶湖流入河川の中下流域に限定されている。遡上障害となる河川横断工作物が設置される以前は、ビワマス親魚は流入河川の上流域まで遡上していたことが知られている（古川 1989；藤岡 2009）。ビワマスは遡上能力の高い魚であるため（Fig.6-4）、河川横断工作物に魚道を設置（改修）すれば、現在よりもより上流域まで遡上することが可能となると考えられる。流入河川を踏査したところ、堰堤に魚道が設置されていても土砂で埋まっていたり（Fig.6-5）、河川流量の不足のため正常に機能していない魚道も多くみられた。産卵床の流程分布調査の結果からも河川横断工作物の下流側に産卵床が集中する傾向がみられた。また、河道区間スケールにおけるビワマスが選好する河川環境について述べた。ここで抽出された水深、流速、河床材料といった物理的環境条件は、現在の魚止堰堤より上流側にも存在しており、河川横断工作物に魚道を設置（改修）することで、流入河川において産卵場として機能する範囲が広がることが期待される。このことによって、現在の過密な産卵床密度が解消され、埋没卵の掘り返しによる破壊の影響も低減されると期待される。

ただし、ビワマスの遡上障害を解消するにあたり、秋季に流入河川に遡上して産卵し翌春に浮上した稚魚は初夏に琵琶湖に降湖するビワマスの生活史（藤岡 1991，2009；Fig.6-3）を考慮して検討する必要がある。水野（2003）は、魚道の機能を考える場合、遡上ばかりでなく降下魚への対応について

も重要であると指摘している。森田ほか（2009）は、堰堤工作物からの落下衝撃がスモルト化して降河するサクラマス *O. masou* に与える影響について検討し、堰堤の落差が大きく落下速度が速く、直下のプール水深が浅いほど落下魚の生残率は低くなることを示している。また、琵琶湖流入河川には多くの取水堰堤が設置されており河川流量のうち年間で2.5億トンが灌漑取水されている（国土庁ほか1999）。魚類が上流から下流に降河する場合に、河川横断工作物に併設された取水施設（Fig.6-6）の取水口のサイズや取水量が魚道のそれらをはるかに上回る場合、降河魚の迷入が生じる可能性が高い（米山ほか1998）。米山ほか（1998）は、新潟県の加治川において耳石蛍光標識したサクラマス幼魚の標識再捕結果から構築した迷入モデルから、加治川に設置された二つの取水堰堤への合計迷入率を47%と推定しており迷入による減耗が大きいことを示している。これらのことから河川横断工作物に魚道を設置する場合は、稚魚の降湖行動を妨げない構造にするか、それが不可能であれば敢えて魚道を設置しないという選択枝もあり得る。また、Kuwahara et al. (2012)によると、琵琶湖の流入河川上流域には遊魚のためアマゴが放流されており、放流されたアマゴとビワマスとの交雑が懸念されている。現状では、ビワマスは河川横断工作物の遡上障害により、アマゴの生息域より下流域で産卵しているためアマゴとの交雑はさほど大きな問題となっていない（Kuwahara et al. 2012）。そのため、河川横断工作物に魚道を設置（改修）するにあたり、アマゴとの交雑（Kuwahara et al. 2012）による遺伝的汚染を避けるため、事前に対象河川におけるアマゴの生息範囲

を調査して，両者が交雑しないような配慮をすることが必要である。

河川工事における配慮

河川工事は，渇水期である冬季に行われることが多い。第二章で述べたようにビワマスは産卵（10～12月）から稚魚が浮上（翌年の1～5月）するまでの数ヶ月間，産出された受精卵は河床の産卵床内部で過ごす（Fig. 6-3）。また，第三章の区域スケールでの産卵床流程分布から，ビワマスの産卵床は毎年，流入河川の同じような区間に多く形成されることが示された。このことから，ビワマスの受精卵が河床中に存在する期間は，河川工事を見合わせるか，河川工事の手法に配慮（例えば高水敷掘削に限定し低水路には手をつけない等）することが求められる。やむなく冬季に低水路掘削を行わないといけない場合でも，産卵床集中区間は除外するなどの保全対策が必要であろう。

瀬切れとダムの弾力的運用

本章第一節で述べたように，琵琶湖の流入河川は扇状地を流れる河川が多く，灌漑期には取水が行われるため瀬切れが頻発する。ビワマスのみならず，水生生物にとって河川に水が無いという状況は致命的である。本研究を行った姉川でも2009年のビワマス産卵期に大規模な瀬切れが発生している。犬上川では瀬切れによってビワマス親魚の遡上が制限されていた。瀬切れは，完全に河川水が無くなる状況から河川水が大きく減少して流水が停滞する状況まで想定される。瀬切れ

で河川に水が無ければビワマス親魚の遡上は不可能であるし、一時的な増水によって遡上・産卵しても、その後大幅な減水が生じると産卵床の干出や河川水温の上昇、産卵床内部の通水不足により埋没卵が斃死することが想定される。

琵琶湖流入河川には上流部にダムが設置されている河川がいくつかある。瀬切れによりビワマスの産卵に影響が生じた姉川でも上流部に姉川ダムが設置されている。瀬切れ解消の方策としてダム下流河川に維持流量を放流するダムの弾力的な運用が挙げられる（森 1999）。しかし、ダム自体は河川生態系にとって様々な負の影響があることも確かである。例えば、ダム下流河川に限ると、土砂動態を阻害することにより河床のアーマーコート化が進んだり、ダムでプランクトンが増殖するため懸濁した水を下流に放流すること、ダムでは取水水深によって水温が異なるため本来の河川水温とは異なる水温の水を放流することで下流生態系に影響を与える（森 1999）。姉川では、冬季に本来の河川水温より高い水温の水をダム下流に放流したためビワマス稚魚の浮上時期が早くなっていることが示唆されている。ダム貯留水を放流することにより瀬切れを解消するためには、選択取水等により、その河川本来の水温の水を放流することがダムの運用上求められる。琵琶湖ではビワマス以外にアユやウグイ *Tribolodon hakonensis*、ハス *Opsariichthys uncirostris uncirostris* など様々な魚類が流入河川を産卵の場として利用しており、その河川本来の水温の水を放流することは、ビワマス以外の魚類の産卵生態に影響を与えないといった観点でも重要である。

野生魚との共存を目指したビワマス種苗放流事業

今後、琵琶湖においてビワマスの資源管理を行っていくうえで、人工増殖事業による琵琶湖漁業への社会経済的貢献と野生種としての遺伝子資源の保全の両立を図っていくことが求められる。こうした流れを受けて、田中（2011）は、ビワマス種苗放流のあり方として以下の3項目を提言している。

①：親魚の遡上が確認された河川のうち、稚魚の生育に好適な環境を有する河川を選定して保全河川に指定し、そこでは親魚の捕獲や種苗放流は一切行わず、自然に産卵させ、それに由来する稚魚を降河までの間そのまま生育させる。②：保全河川を除いた主要河川は増殖放流河川用河川として現在の放流手法に従い体重2gサイズの種苗を放流する。③：現在の2g種苗より放流効果の高い大型種苗（スマルト）を琵琶湖に直接放流する。

これら田中（2011）の提言のうち①は、野生魚との共存を目指したビワマス増殖事業にあたり、これを実践していくためには本研究の知見が基礎となるであろう。そのためには、保全河川の選定に向けた琵琶湖流入河川のセンサスが必要となる。第三章で報告した北湖11流入河川のうち、北湖東部では芹川、姉川が、北湖西部では知内川、安曇川、石田川などが保全河川として推薦できる。センサスは産卵床の分布状況だけでなく、翌春、稚魚が浮上し再生産に成功していることまで確認する必要がある。姉川と知内川は産卵と稚魚の浮上までが確認されており保全河川として十分な条件を備えている。

浮上直後のビワマス稚魚は水際の植物帯の緩流部を利用し

ている（藤岡・伏木 1988）。第二章で述べたように，採集された体長 45 mm 以下の稚魚は，ほとんどが水際の植物帯（Fig.6-7）でタモ網により採集された。河川工事を行う際は水際と陸域の境界となる水際域は河岸浸食を起こす原因となることから堅固なコンクリートブロック護岸等で固めた工法が維持され，水際部が持つ生息場として重要性の認識は十分ではない（永田 2008）。そのため，河川工事を行うにあたっては水際の植物帯を残すような保全策が求められる。

また，桑原（2013）が指摘するように，琵琶湖の流入河川では産卵遡上したビワマス親魚を狙った密漁が横行しており，貴重な産卵親魚を保護するため当局による厳格な取り締まりをお願いしたい。

また，保全河川においても魚止堰堤より上流側はビワマスの自然産卵が行われないため，魚止堰堤より上流側の河川の生産力を活用するという観点から，保全河川においても魚止堰堤より上流部には種苗放流を行うという選択枝もある。しかし，先述のように放流されたアマゴとの交雑による遺伝的汚染を避けるような配慮が必要である。理想的には，保全河川は，河川横断工作物等による遡上障害を解消して上流域までビワマス親魚を遡上させることが望ましいが，それを実現するためには時間とコストを要するため，段階的に様々な方策を組み合わせながら「野生魚との共存を目指したビワマス増殖事業」を進めていくことが求められる。



Fig.6-1. Low dam: prevent upstream migration of Biwa salmon in the Ane River.



Fig.6-2. Circumstances of the river dry up.

(Photo by Masanori Oda : 2015.10.31 in the Takatoki River)

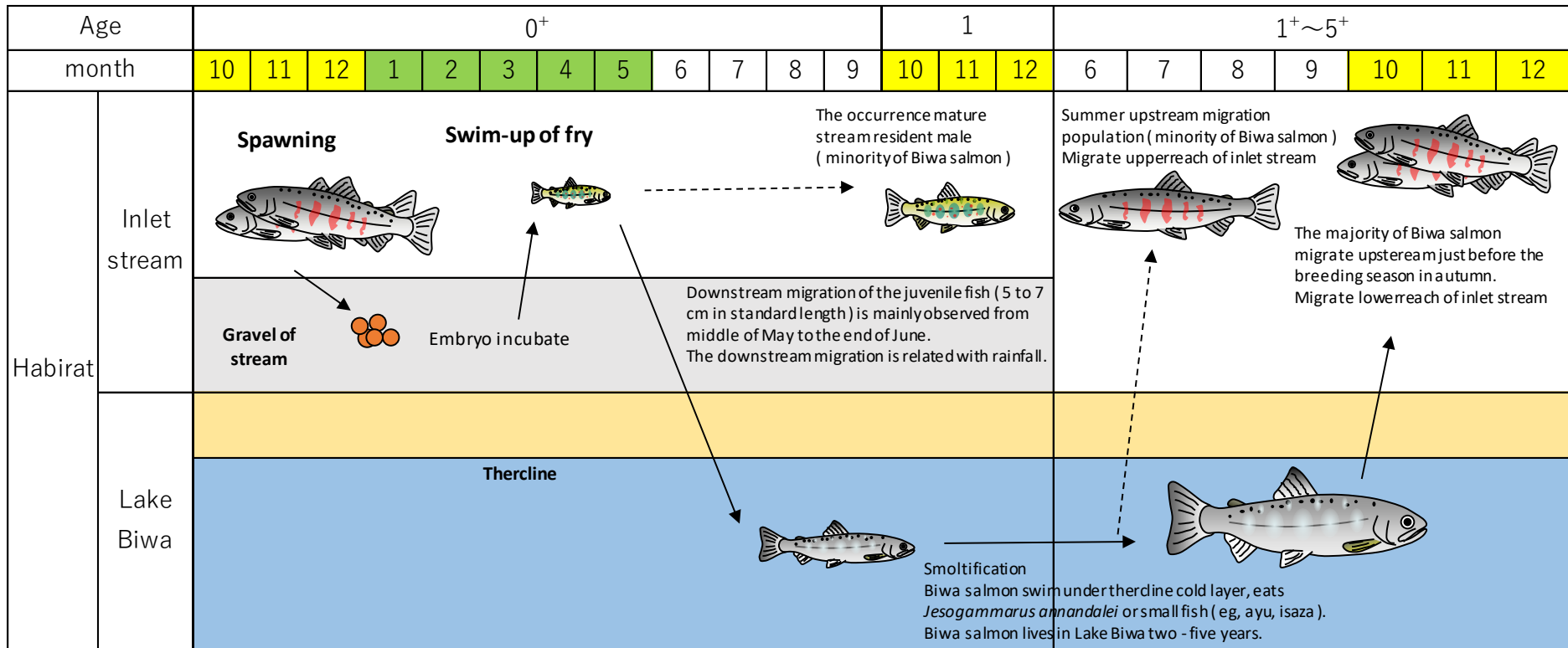


Fig.6-3. Model of Biwa salmon life history. (Fisn illustrations by Kentarou Morita)



Fig.6-4. Biwa salmon leaped across the low dam.

(Photo by Kenji Akiba : 2008.11.3 in the Chinai river)



Fig.6-5. Fish ladder, which lose function by sand drift.

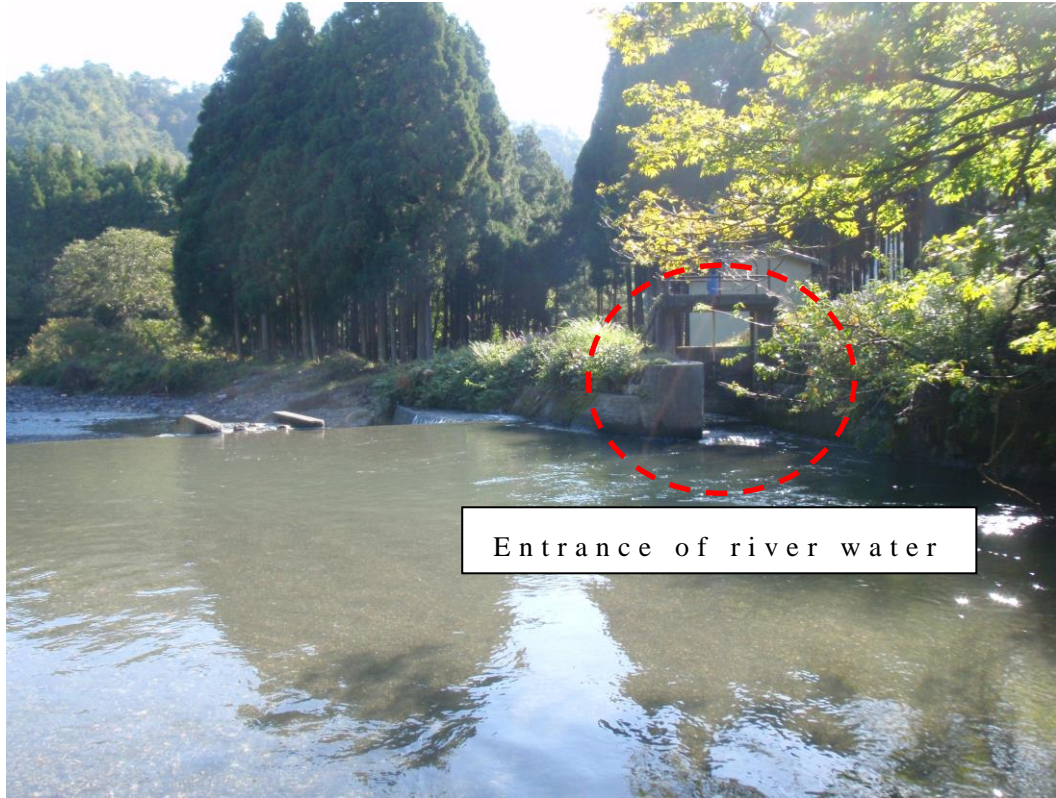


Fig.6-6. Weir for irrigate.

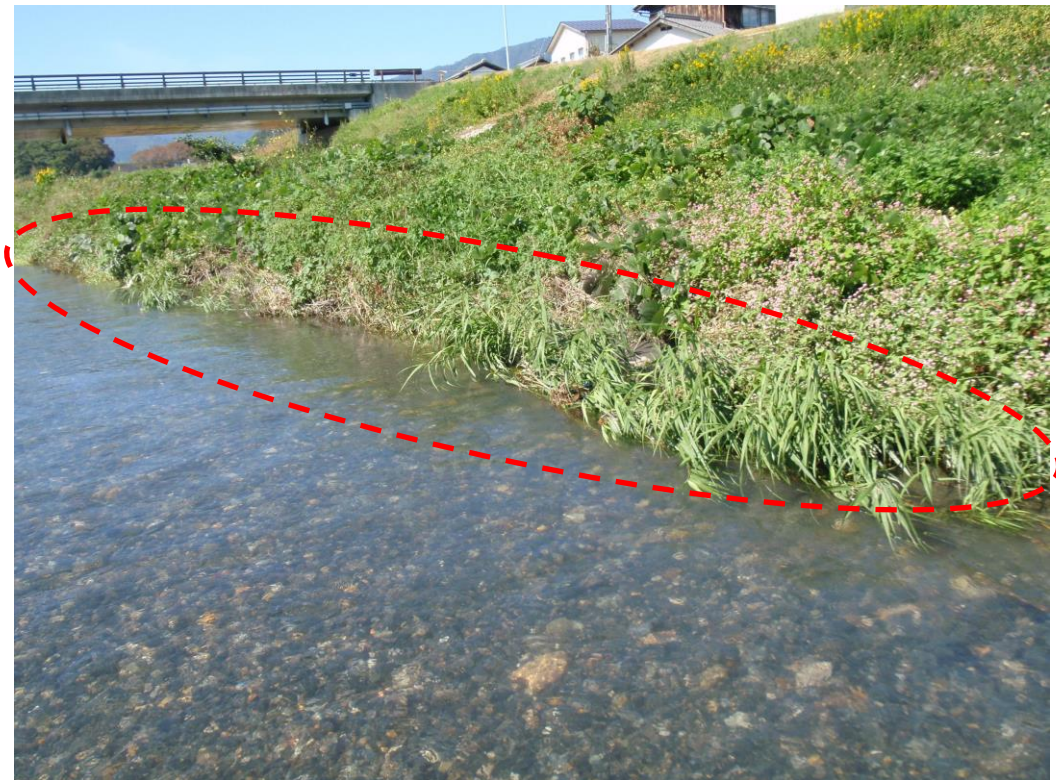


Fig.6-7. Habitat of Biwa salmon fry, bush of riverside.

要 約

ビワマスの産卵期と稚魚の浮上時期・体サイズ

琵琶湖流入河川の姉川および知内川を対象にビワマスの産卵期と稚魚の浮上時期・体サイズを調査した。重心計算から求めた平均産卵日より積算水温 $776^{\circ}\text{C}\cdot\text{日}$ （ビワマスの受精から浮上までの積算水温）に到達する日は，平均浮上日とよく対応しており本手法による推定精度は高いと考えられる。

近縁種のサクラマスと比べて，ビワマスの産卵期は遅くかつ長期間（10～12月）続き，稚魚の浮上時期は早くかつ長期間にわたる（1～5月）のが特徴であった。これは，ビワマスの産卵が低緯度で標高の低い琵琶湖流入河川中下流域で行われるため河川水温の低下する時期が遅れることに対する適応と考えられる。地球温暖化の進行に伴い琵琶湖集水域および琵琶湖の水温も上昇傾向にあることから，これ以上，河川水温が上昇すれば10月の産卵群には何らかの悪影響が生じることが考えられる。

姉川では，滋賀県のビワマス種苗放流日直後の調査で，放流種苗由来と考えられる大型の個体が採集されたが，知内川ではそのような大型の個体は採集されず，河川規模の違いによって放流個体の流下分散に違いがあることが示唆された。知内川では4月以降も稚魚調査を継続したが，投網を併用したにも関わらず5月以降，稚魚の採集個体数が激減した。これは，稚魚の降湖時期が従来より早くなっている可能性が考えられるが，稚魚の遊泳能力の向上に伴う採集効率の低下の可能性もあり電気ショッカーや潜水目視観察などの手法を組

合わせてこのことを検証する必要がある。

ビワマスの産卵床の分布と産卵環境

ビワマスの産卵床の分布特性と産卵環境の選択性について複数のスケールから検討を行った。まずは流域スケールとして琵琶湖北湖 11 流入河川における産卵床数や親魚の遡上範囲を調査し，その中でビワマスの遡上が多くみられた姉川，知内川，石田川について区域スケールでの産卵床の流程分布を調査した。最後に，石田川で河道区間スケールでの産卵場の選択性について水深，流速，河床材といった物理環境を計測し，どういった物理環境を選んでビワマスが産卵床を造成しているのか解析した。

流域スケールの調査では，2008 年は 10 流入河川全てで産卵床が確認され，2015 年は調査した 11 流入河川のうち高島鴨川を除く 10 流入河川で産卵床が確認され健全な自然再生産が行われていることが示された。しかし，産卵親魚の遡上範囲は河川横断工作物等の遡上阻害により流入河川の中下流域に限定されており，狭い範囲に高密度で産卵が行われていた。このことにより重複産卵による埋没卵の掘り返しの影響があることが示唆された。

区域スケールでの産卵床の流程分布を調査したところ，3 河川ともに河川横断工作物の下流側に産卵床が集中する傾向が確認された。これは，河川横断工作物がビワマス親魚の遡上障害となり，河川流量が不足すると親魚が遡上できず，やむなくその下流部で産卵するためと考えられる。特に，2009 年の姉川ではその傾向が顕著であった。

河道区間スケールでの調査結果から，ビワマスの産卵環境のうち，水深についてはサクラマスの既往知見と類似しており，50cm以浅（平均29cm）の比較的浅い場所を利用していた。流速については測定された流速範囲の幅が広く，このこともサクラマスと同様であった。平均流速は47.7cm/sで既往のサクラマスの知見の範囲に含まれた。河床材料については調査方法が異なるため単純な比較は難しいが，粒径17mm以上の河床材料を選ぶ点ではサクラマスと同一の傾向を示した。

選択指数（ α ）からみると，石田川の河川環境中から選択的に産卵場として利用されている環境は，水深が10～30cm，流速が20～30cm/sおよび40～50cm/s，河床材料が中礫（17-64mm）であることが示された。水深，流速，河床材料はビワマスが産卵床を造成できるかどうかを制限する要因であると考えられる。これらの変量のうち水深と流速については，その値があまりにも大きすぎたり，小さすぎたりする場所での産卵は不可能であるが，そのような場所でない限り産卵は可能である。本調査河川における選択性の分析結果からも，これらの変量に対する選択性の幅は広がった。これに対し，河床材の選択性の幅は狭く，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になっていると考えられる。

遡上親魚の体サイズと卵サイズおよび産卵量調査

第一節では，ビワマスの繁殖特性として，遡上親魚の体サイズの河川間および雌雄間での比較を，卵サイズでは標準化した卵サイズの河川間比較を行った。第二節では，知内川において一つの産卵床にいくつの産室があり何粒の卵が埋没し

ているか明らかにすることで，2010年の知内川における産卵量の推定と，ビワマス雌親魚が産卵床を分散して造成するのか1箇所集中して造成するのかといった繁殖戦略について検討を行った。

今回調査したビワマスの雌雄間には体サイズの有意差は認められなかったが，近縁種のサクラマスでは同一個体群内で雌雄の体サイズに差がみられることが知られている。回遊型サクラマスの雌雄の体サイズ比は北緯45度付近で等しくなり，それより北方のロシア沿海州では雄のほうが大きく，南方に位置する北海道や本州では雌のほうが大きくなる地理的傾斜（以下，クラインとする）が存在する。ビワマスが生息する琵琶湖は，サクラマス群の分布域の中では比較的南方に位置するため，サクラマスにみられる雌雄の体サイズ比の緯度に沿ったクラインに従うとしたら，ビワマスは雌のほうが雄よりも大型になるはずである。しかし，実際には雌雄の間で体長の差は検出されなかった。その理由として，ビワマス産卵群の雄はごく一部の河川残留型の早熟雄を除き，ほとんどが回遊型で占められている。このため，産卵場で雌をめぐる雄同士の競争が激しくなり，雄の体サイズに対する性選択圧が強まった結果，雌の体サイズに対する自然選択圧と差がなくなりサクラマスの雌雄の体サイズ比のクラインからはずれてビワマスの雌雄の体サイズ比が等しくなったと推察される。

今回，調査したビワマスの体サイズには4河川間で有意差は認められなかった。また，姉川と安曇川で卵サイズを比較したところ，卵径および卵重量において有意差は認められな

かった。このことについて幾つかの要因が考えられる。一つは、これら2河川間では、産卵床の礫サイズ、河川水温、流域面積や河川延長などといった河川の規模も類似しているため、卵サイズにはたらく自然選択の圧力や方向性に差がないため、卵サイズに差がなかったことが考えられる。もう一つは、これら2河川の間で、種苗放流や母川への迷い込みによって遺伝子流動が頻繁に起きているため、卵サイズに差がなかったことが考えられる。ピワマスにおいて流入河川単位でそれぞれの環境に適応した体サイズや卵サイズなどの繁殖形質の変異がみられる可能性が考えられるが、母川回帰性が高くないことや種苗放流事業による遺伝子流動により河川独自の繁殖特性が失われている可能性が高い。

知内川でピワマス産卵床の産卵量調査を行ったところ、真の産卵床の率は76.2%であった。サクラマスでも産卵床の掘り起こし調査により真の産卵床の率を求めている事例があり知内川における2010年の真の産卵床の率は、およそサクラマスの既往の知見の範囲内に含まれる。2010年に知内川で確認されたピワマスの産卵床数は213床であり、これに真の産卵床の率を乗じると約162床となる。知内川のピワマスの産卵床1床あたりの卵数は平均323.7粒であった。これに2010年の知内川における真の産卵床数を乗ずると約52,400粒の卵が産出されたと推定される。ピワマス雌親魚の体長と総卵数は E_n (総卵数) = $66.87 * S$ (体長) - 1315.76 で示される。2010年の知内川におけるピワマス雌親魚の平均体長は42.8cmであった。これを基にピワマス雌親魚の総卵数を求めると1,546個となる。遡上したピワマス雌親魚は概ね全卵を

産みつくしていたことから，1個体の雌親魚は複数の産卵床を造成したと考えられる。サクラマスの雌親魚は親魚密度が高い時は他の雌による産卵床の破壊（掘り返し）を防ぐため複数の産室を有する多卵数の大きな産卵床を造成し，産卵床を防衛する。一方，雌親魚の密度が低いときは，他の親魚による産卵床破壊の危険性よりも，流量変化による産卵床の破壊や環境不適合による産卵床内の卵の全滅の危険性を分散させることが優先されるために，複数の場所に少卵数の小さい産卵床が造成される。2010年の知内川におけるピワマス雌親魚は後者の戦術をとり，少卵数の小さな産卵床を複数分散させて造成したと考えられる。

総合考察

繁殖生態からみたサクラマス群におけるピワマスの特異性

- ・産卵期は，サクラマスの緯度に沿ったクラインからはずれて，遅く始まり長期間続く（10～12月）。
- ・稚魚の浮上は1月から始まり，サクラマスと比べるとかなり早い。これは，冬季の河川水温が比較的高く推移するため胚の発生速度が速くなるためと考えられる。
- ・稚魚の浮上期間は1～5月と長期間におよぶ。これは，サクラマスに比べて産卵期間が長いことに加え，冬季の低水温や餌不足の制約を受けないためと考えられる。
- ・サクラマスは，河川の上流域や支流，枝沢で産卵するが，ピワマスは流入河川の中下流域で産卵する。これは，河川横断工作物等の遡上障害により親魚が流入河川の上流域まで遡上できないためである。

- ・ビワマスの産卵床密度は，サクラマスと比べると極めて高く，これは流入河川の狭い範囲で多くの親魚が産卵しているためである。
- ・区域スケールにおいて，ビワマスの産卵床は河川横断工作物の下流部に集中する傾向があり，特に渇水による河川流量が不足する年はそれが顕著であった。また，河道区間スケールでの産卵場環境はサクラマスの既往知見と類似しており，特に河床材サイズが重要な規定要因になっていた。
- ・サクラマス親魚の雌雄の体サイズ比は，緯度に沿ったクラインが存在するが，ビワマスはそのクラインからはずれ雌雄の体サイズに有意差はなかった。また，サクラマスの海洋生活期間が1年なのに対し，ビワマスの湖内生活期間は，1～5年と複数年におよぶ。

野生魚との共存を目指したビワマス増殖事業に向けた提言

- ・12月の晩期産卵群を保全するため，滋賀県漁業調整規則を見直し，ビワマスの禁漁期（10～11月）を12月まで延長することを提言する。ただし，漁業への影響を考慮し12月の禁漁は流入河川に限定したものであることを付記する。
- ・流入河川の河川横断工作物の遡上阻害を解消し，現在より上流域に産卵親魚が遡上できるようにする。このことにより，産卵が分散して行われ，高すぎる産卵床密度を低下させることが期待される。
- ・ただし，流入河川の上流域には河川漁協により放流されたアマゴが定着しているため，これと交雑しないような配慮が必要である。また，琵琶湖に降湖する稚魚の取水堰堤へ

の迷入防止策が求められる。

- ・ 本州において河川工事は，渇水期である冬季に実施されることが多いが，この期間はビワマスの埋没卵や仔魚が河床中に存在しているため，産卵床集中区間は河川工事時期をずらすか，工法に配慮（低水路には手をつけない等）が求められる。
- ・ 琵琶湖流入河川では河川流量の不足から瀬切れが頻発するという課題を抱えている。そのため，瀬切れを生じさせないよう取水量の見直しや，場合によっては既存のダムからの維持流量の放流を行うなどの弾力的な運用により瀬切れの解消をはかる。
- ・ ビワマスの産卵や稚魚の生育に適した河川は「保全河川」として選定し，そこには種苗放流は行わず自然産卵にゆだねる。一方，そうでない河川には従来どおり種苗放流を行うといったゾーニングを行う。これには，産卵調査や稚魚調査などのモニタリングが必要である。

謝 辞

本論文をとりまとめるにあたり，北海道大学大学院水産科学研究所の都木靖彰教授，荒井克俊教授，工藤秀明准教授，清水宗敬講師には終始懇切丁寧なるご指導を賜った。また，本研究を遂行するにあたり三重大学大学院生物資源学研究科の原田泰志教授，淀太我准教授には協力研究員として受け入れていただき，様々なご協力をいただいた。

奈良女子大学名誉教授の名越誠博士，琵琶湖博物館の藤岡康弘博士，桑原雅之氏，滋賀県水産試験場の田中秀具氏，前滋賀県漁連高嶋事業所の小林真氏にはビワマスの生態的知見や種苗放流事業について貴重なご助言および情報をいただいた。いであ株式会社の堀家健司氏には在職中から琵琶湖に関する様々な指導・助言をいただいたほか，退職後も本研究に対して多大なご協力を賜った。河川生態調査の岸野底博士には現地調査にご協力いただくとともに，論文執筆にあたり有益な議論やご指導をいただいた。

日本獣医生命科学大学の山本俊昭准教授，札幌市の秋葉健司氏，前東北区水産研究所の玉手剛博士，滋賀県水産課の亀甲武志博士，北海道区水産研究所の森田健太郎博士にはサケ科魚類の研究について暖かい励ましと有形無形のアドバイスをいただいた。

元鳥取県水産課長の古田晋平博士，鳥取県水産試験場長の下山俊一氏，鳥取県境港水産事務所長の細本誠氏には，本研究を進めるにあたりご理解とご協力を賜った。

本研究は，私個人のライフワークによるものであったが，

以上の多くの方々のご理解とご協力をいただき、ここまで完成させることが出来た。この場をお借りして厚く御礼申し上げます。今後も、時間と体力の許す範囲でビワマスの生態研究を継続し、自然産卵個体群保全の重要性について普及啓発に努めていきたい。

文 献

- 相澤 康・滝口直之（1999）MS-Exselを用いたサイズ度数分布から年齢組成を推定する方法の検討．水産海洋研究 **63**：205－214．
- 天野洋典（2014）耳石の微量元素組成と安定同位体比を用いたビワマスの回遊生態に関する研究．博士学位論文．東京大学，東京．
- びわ湖生物資源調査団（1966）ビワマス．びわ湖生物資源調査団中間報告，pp. 726－728．
- 江戸謙顕・東 正剛（2002）生物と地球環境．三共出版，東京．
- 江竜勝一（1978）ビワマス親魚養成試験．昭和51年度滋賀県醒井養鱒試験場業務報告：18－20．
- Frissell, C. A., W. J. Liss, C. E. Warren and M. D. Hurley (1986) A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environ. Manage.*, **10**:199-214.
- 藤岡康弘（1990）ビワマス－湖に生きるサケ－．魚と卵 **159**：25－38．
- 藤岡康弘（1991）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 **3**：1－112．
- 藤岡康弘（2009）川と湖の回遊魚ビワマスの謎を探る．サンライズ出版，滋賀．
- 藤岡康弘（2013）琵琶湖固有（亜）種ホンモロコおよびニゴロブナ・ゲンゴロウブナ激減の現状と回復への課題．魚類

学雑誌 60 : 57 - 63.

藤岡康弘・伏木省三 (1988) ビワマス幼魚の降河と銀毛化.
日本水産学会誌 53 : 1889 - 1897.

Fujioka, Y and S. Fushiki (1989) Seasonal changes in hypoosmoregulatory ability of Biwa salmon *Oncorhynchus rhodurus* and Amago salmon *O. rhodurus*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 5:1885-1892.

藤岡康弘・上西 実 (2006) ビワマスの生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 51 : 51 - 63.

藤原公一 (2014) 琵琶湖におけるニゴロブナの資源増殖に関する研究. 滋賀県水産試験場研究報告 55 : 1 - 135.

古川哲夫 (1989) ビワマス. 「日本の淡水魚」(川那部浩哉・水野信彦編), pp. 180 - 185. 山と溪谷社, 東京.

Ghiselin, M., T. (1969) The evolution of hermaphroditism among animals. *Quart. Rev. Biol.* 44: 189-208.

後藤晃・井口恵一郎 (2001) 水生動物の卵サイズ. 海游社, 東京.

長谷川 功・森田健太郎・岡本康孝・大熊一正 (2013) 人工ふ化放流河川におけるサケの成熟年齢・サイズの野生魚 - 放流魚間比較. 日本水産学会誌 79 : 657 - 665.

Hasselblad, V. (1966) Estimation of parameters for a mixture of normal distributions. *Technometrics* 8: 431-444.

原田泰志 (1994) 回遊と陸封の進化モデル. 「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), pp. 186 - 220. 東海大学出版会, 東京.

広井 修 (1988) 卵発生と人工孵化管理. 「日本のサケマス そ

の生物学と増殖事業」(久保達郎編), pp. 58-66. 株式会社たくぎん総合研究所, 札幌.

星野昇・藤原真・春日井潔 (2008) 北海道におけるカラフトマスの集団構造--奇数年回帰群にみられる漁獲動向および形態的特徴の地域変異. 北海道立水産孵化場研究報告 **62**: 1-14.

細谷和海 (2013) サケ科. 「日本産魚類検索第三版」(中坊徹次編著), pp.367, 1833-1835. 東海大学出版会, 神奈川.

Iguchi, K and M. Kuwahara (1999) Egg size variation in landlocked ayu from Lake Biwa system. *Fish Sci* **65**:790-791.

井口恵一郎 (2001) 個体から集団レベルの適応: アユ. 「水生動物の卵サイズ」(後藤晃・井口恵一郎編著), pp. 43-65. 海游社, 東京.

Ihssen, P. E., D. O. Evans., W. J. Christie., J. A. Reckahn and R. L. Desjardine (1981) Life history, morphology and electrophoretic characteristics of five allopatric stocks of lake whitefish (*Coregonis clupeaformis*) in the Great Lakes region. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**:1790-1807.

今井尚隆・工藤秀明・帰山雅秀 (2007) サケ (*Oncorhynchus keta*) 遊楽部川 2 個体群の繁殖戦略に関する外部形態比較. 魚類学雑誌 **54**: 121-128.

Inoue, M., S. Nakano and F. Nakamura (1997) Juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) abundance and stream habitat relationships in northern Japan. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**:1331-1341.

岩崎治臣 (1982) 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：50－63.

岩崎治臣・江竜勝一・梶山義男・西川久雄（1981）ビワマスの種苗生産に関する研究．昭和55年度滋賀県醒井養鱒場業務報告：38－45.

帰山雅秀（1989）サケ属魚類の発育と成長 1．発育と成長の概念．魚と卵 **158**：23-29.

帰山雅秀（1993）サケ属魚類の発育と成長 5．再び有効積算温度の法則について．魚と卵 **162**：77-80.

帰山雅秀（2004）サケの個体群生態学．「サケ・マスの生態と進化」（前川光司編），pp. 137－163，文一総合出版，東京．

帰山雅秀（2008）生態系をベースとした水産資源増殖のあり方．「水産資源の増殖と保全」（北田修一・帰山雅秀・浜崎活幸・谷口順彦編著），pp. 1－21．成山堂書店，東京．

環境省（2013）汽水・淡水魚類 環境省第4次レッドリスト．

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**：107－112.

加藤文男（1975）降海型アマゴ *Oncorhynchus rhodurus* の分布について．魚類学雑誌 **21**：191－197.

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**：197－204.

加藤文男（1988）ビワマスの初期生活史．福井市立郷土自然科学博物館研究報告 **35**：9－18.

加藤文男（1998）サツキマス．「日本の希少な野生水生生物に関するデータブック」（水産庁編），pp.168－169．社団法人日本水産資源保護協会，東京．

Kikko, T., Y. Harada., D. Takeuchi and Y. Kai (2008)

- Interpopulation variation in egg size of fluvial white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis*. *Fish Sci*, **74**:935-937.
- 北田修一 (2008) まえがき. 「水産資源の増殖と保全」(北田修一・帰山雅秀・浜崎活幸・谷口順彦編著), 成山堂書店, 東京.
- 木村清朗 (1972) ヤマメの産卵習性について. 魚類学雑誌 **19**: 111-119.
- Kimura, S. (1990) On the type specimens of *Salmo macrostoma*, *Oncorhynchus ishikawae* and *O. rhodurus*. *Bulletin of the Institute of Zoology, Academia Sinica* **29**:1-16.
- 木曾克裕 (1995) 本州北部太平洋岸の河川を母川とするサクラマスの生活史の研究. 中央水産研究所研究報告 **7**: 1-188.
- Kitanishi, S., T. Yamamoto and S. Higashi (2009) Microsatellite variation reveals fine-scale genetic structure of masu salmon, *Oncorhynchus masou*, within the Atsuta River. *Ecology of Freshwater Fish* **18**:65-71.
- Krykhtin, M. L. (1962) シーマの河川生活に関する資料. 太平洋漁業海洋学術研究所報告 **48**: (ソ文集 77).
- 小林哲夫 (1968) サケとサクラマスの産卵環境. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 **22**: 7-13.
- 国土庁・環境庁・厚生省・農林水産省・建設省 (1999) 琵琶湖の総合的な保全のための計画調査報告書.
- 小関右介・Ian. A. Fleming (2004) 繁殖から見た生活史二型の進化. 「サケ・マスの生態と進化」(前川光司編), pp. 71-106. 文一総合出版, 東京.
- 孝橋賢人・片岡佳孝・井出充彦 (2013) 米原市ビワマス遡上

- プロジェクトにおけるビワマスの天野川産卵・遡上状況．
平成 25 年度滋賀県水産試験場事業報告：86－87．
- 桑原雅之（2013）ビワマス：その利用と保全．魚類学雑誌 60：
63－67．
- 桑原雅之・井口恵一郎（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．
- 桑原雅之・井口恵一郎（2007）ビワマスにおける早期遡上群
の存在．魚類学雑誌 54：15－20．
- Kuwahara, M., H. Takahashi, T. Kikkou, S. Kurumi and K.
Iguchi. (2012) Introgression of *Oncorhynchus masou* subsp.
(Biwa salmon) genome into lake-run *O. m. ishikawae* (Amago
salmon) introduced into Lake Biwa, Japan. J. Ichtyol. Res. 59:
195-201.
- 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究報告 43:
1－118．
- McKay, S. J., I. Nakamura, M. J. Smith and R. H. Devlin. (1998)
Genetic relationship between masu and amago salmon
examined through sequence analysis of nuclear and
mitochondrial DNA. Zoological Science. 15：971-979.
- Manly, B. F. J., L. L. MaDonald, D. L. Thomas, T. L. McDonald
and W. P. Erickson (2002) Resource Selection by Animals.
Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands. 221
pp.
- 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 . 日本生態学会誌 **31** : 269 - 284 .
- 真山 紘 (1988) サケマス の生活史 . 「日本のサケマス その生物学と増殖事業」(久保達郎編), pp.41-49. 株式会社たくぎん総合研究所, 札幌 .
- 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 . 北海道さけ・ますふ化場研究報告 **46** : 1-156 .
- 真山 紘・高橋敏正 (1977) サケ・マス親魚の生態調査 - I 千歳川におけるサケ親魚のそ上活動の日周変動(1). 北海道さけ・ますふ化場研究報告 **31** : 21 - 28 .
- 真山 紘・木村清朗 (1989) サクラマス・ヤマメ . 「日本の淡水魚」(川那部浩哉・水野信彦編・監修), pp. 156 - 168 . 山と溪谷社, 東京 .
- 宮腰靖之 (2006) 北海道におけるサクラマスの放流効果および資源評価に関する研究 . 北海道立水産孵化場研報 **60** : 1 - 64 .
- 宮腰靖之 (2008) 種苗放流効果と資源増殖 - 北海道のサクラマスを事例として - . 「水産資源の増殖と保全」(北田修一・帰山雅秀・浜崎活幸・谷口順彦編), pp. 48 - 65 . 成山堂書店, 東京 .
- 宮腰靖之 (2014) サケマス資源の増殖保全技術の向上 . 日本水産学会誌 **80** : 674 - 676 .
- 水野信彦 (2000) 魚の生態から見た魚道の見方 . 応用生態工学 **3** : 209 - 218 .
- 森 誠一 (1999) ダムと魚「淡水生物の保全生態学」(森誠一

- 編著), pp. 86-102. 信山社サイテック, 東京.
- 森田健太郎 (2003) 卵サイズの多様性「水産動物の性と行動特性」(中園昭信編), pp. 48-65. 恒星厚生閣, 東京.
- Morita, K., T. Tamate., Y. Sugimoto., Y. Tago., T. Watanabe., H. Konaka., M. Soto., Y. Miyauchi., K. Ohkuma and T. Nagasawa (2009) Latitudinal variation in egg size and number in anadromous masu salmon *Oncorhynchus masou*. *J Fish Biol*, **74**:699-705.
- Morita, K., S. Morita and T. Nagasawa (2011) Seasonal changes in stream salmonid population densities in two tributaries of a boreal river in northern Japan. *Ichtyol Res* **58**: 134-142.
- 森田健太郎・高橋 悟・大熊一正・永沢 亨 (2013a) 人工ふ化放流河川におけるサケ野生魚の割合推定. 日本水産学会誌 **79**: 206-213.
- 森田健太郎・平間美信・宮内康行・高橋 悟・大貫 努・大熊一正 (2013b) 北海道千歳川におけるサケの自然再生産効率. 日本水産学会誌 **79**: 718-720.
- 森田茂雄・桑原 誠・真山 紘・山下彰司 (2009) 堰堤工作物からの落下がサクラマスの生態に及ぼす影響. 水工学論文集 **53**: 1201-1206.
- 永松正昭 (1980) ビワマスの種苗生産に関する研究. 滋賀県水産試験場研究報告 **33**: 2-6.
- 永田光博 (1994) 春稚魚の効果的放流に関する研究(総説). 魚と水 **31**: 179-186.
- Nagata, M., H. Omori and S. Yanai (2002) Restoration of spawning and rearing habitats for masu salmon,

Oncorhynchus masou in a channelized stream. *Fish Sci* **68**:
1707-1710.

永田光博（2008）サケ類の生態系保全と再生－北海道のサクラマス
を事例として－。「水産資源の増殖と保全」（北田修一・帰山雅秀・浜崎活幸・谷口順彦編著），pp. 22－47. 成山堂書店，東京。

永田光博・山本俊昭（2004）サケ属魚類における「人工孵化」の展望「サケ・マスの進化と生態」（前川光司編）pp. 213－242. 文一総合出版，東京。

長澤和也（1991）サクラマス「漁業生物図鑑北のさかなたち」（長澤和也・鳥澤雅編著），pp. 64－67. 北日本海洋センター，札幌。

Nakabo, T (2009) Zoogeography of Taiwanese fishes. *Korean J. Ichtyol* **21**: 311-321.

中井克樹（2002）琵琶湖における外来魚問題の経緯と現状。遺伝 **56**: 35－41.

Nakajima, T., H. Shimura., M. Yamazaki., Y. Fujioka., K. Ura., A. Hara and M. Shimizu (2014) Lack of hormonal stimulation prevents the landlocked Biwa salmon (*Oncorhynchus masou* subspecies) from adapting to seawater. *AM J Physiol Regul Integr Comp Physiol* **307**: 414-425.

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.

中村智幸（2007）イワナをもっと増やしたい！。フライの雑誌社，東京。

中村智幸・徳田幸憲・高橋剛一郎（2009）人工産卵河川にお

- けるイワナの産卵と当歳魚の動態．応用生態工学 **12**：1－12．
- 中野繁・田口茂雄・柴田勇治・古川哲夫（1989）サツキマス・アマゴ．「日本の淡水魚」（川那部浩哉・水野信彦編・監修），pp. 169－179．山と溪谷社，東京．
- Nakano, S., F. Kitano and K. Maekawa (1996) Potential fragmentation and loss of thermal habitats for charrs in the Japanese Archipelago due to climatic warming. *Freshwater Biology* **36**: 711-722.
- 中野繁・北野文明（2003）地球温暖化にともなうイワナ類の生息環境分断化と消失「川と森の生態学」，pp. 255－268．北海道大学図書出版会，札幌．
- 尾田昌紀（2009）琵琶湖流入二河川におけるビワマス卵サイズの河川間変異．陸水生物学報 **24**：21－25．
- 尾田昌紀（2010）琵琶湖流入河川におけるビワマスの産卵床分布．日本水産学会誌 **76**：213－215．
- 尾田昌紀（2011a）琵琶湖流入河川姉川におけるビワマスの産卵と稚魚の浮上－温暖化に伴う河川水温上昇の影響解析－．応用生態工学 **13**：149－154．
- 尾田昌紀（2011b）2009年の琵琶湖流入河川姉川におけるビワマスの産卵床分布．陸水生物学報 **26**：1－6．
- 尾田昌紀（2014）琵琶湖流入河川知内川におけるビワマスの産卵生態および稚魚の浮上について．応用生態工学 **16**：65－76．
- 尾田昌紀・秋葉健司・山本俊昭（2008a）琵琶湖流入河川におけるビワマス *Oncorhynchus masou* subsp. の自然再生産に

- ついて．陸水生物学報 **23**: 1-6.
- 尾田昌紀・秋葉健司・山本俊昭（2008b）ピワマス稚魚の浮上期における生態について．陸水生物学報 **23**: 7-14.
- 尾田昌紀・岸野 底・原田泰志（2011）琵琶湖流入河川におけるピワマス遡上親魚の体サイズ．魚類学雑誌 **58**: 171-175.
- 尾田昌紀・原田泰志（2013）琵琶湖流入河川石田川におけるピワマスの産卵場選択性について．魚類学雑誌 **60**: 149-155.
- 岡村貴司（2008）琵琶湖の水質および水象の長期的変動．滋賀県水産試験場研究報告 **52**: 33-42.
- Oohara, I and T. Okazaki. (1996) Genetic relationship among three subspecies of *Oncorhynchus masou* determined by mitochondrial DNA sequence analysis. Zool. Sci **13**: 189-198.
- 大島正満（1957）桜鱒と琵琶鱒．楡書房，札幌．
- Quinn, T.P., A. P. Hendry and L. A. Wetzel (1995) The influence of life history trade-offs and the size of incubation gravels on egg size variation in sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*. Oikos, **74**:425-438.
- 坂本博幸・青山智哉・畑山 誠・鷹見達也・北村隆也（1994）見市川に放流した池中継代サクラマス稚魚の成長及び生残．魚と水 **31**: 145-155.
- 澤田宣雄（1997）ピワマスの種苗放流効果．滋賀県農林水産主要試験研究成果 **5**: 109-110.
- 滋賀県土木交通部河港課（2007）河川・港湾調書：10-35.
- 滋賀県農政水産部水産課（2008）滋賀の水産（平成20年）.

滋賀県．

滋賀県（2010）滋賀県で大切にすべき野生生物：滋賀県レッドデータブック 2010年版．サンライズ出版，滋賀．583pp．

末富寿樹・大杉久治（1952）琵琶鱒の資源．滋賀県水産試験場報告 2：78－83．

菅原和宏・井出充彦・酒井明久・鈴木隆夫・久米宏人・亀甲武志・西森克浩・関 慎介（2014）琵琶湖における届出制によるピワマス引縄釣遊魚の現状把握．日本水産学会誌 80：45－52．

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の天然産卵量と生残率．魚と水 31：75－82．

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の産卵床の分布と構造．北海道水産孵化場研報 53：11－28．

相山義男・江竜勝一（1979）ピワマス親魚養成試験．昭和52年度滋賀県醒井養鱒試験場業務報告：19－23．

鈴木研一・小林敬典・松石隆・沼知健一（2000）ミトコンドリア DNA の制限酵素切断型多型解析からみた北海道内におけるサクラマスの遺伝的変異性．日本水産学会誌 66：639－646．

高山肇・岡本康寿・小原聡・佐藤信洋・金田壽夫（1997）豊平川産シロザケの河川回帰数の推定方法についての試案．札幌市豊平川さけ科学館館報 9：49-57．

Tamate, T. and K. Maekawa (2000) Interpopulation variation in reproductive traits of female masu salmon, *Oncorhynchus*

masou. *Oikos* **90**: 209-218.

Tamate, T. and K. Maekawa (2006) Latitudinal variation in sexual size dimorphism of sea-run Masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Evolution* **60**: 196-201.

玉手 剛・山本祥一郎 (2004) サケ科魚類における二つの生活史「サケ・マスの生態と進化」(前川光司編), pp. 43-69. 文一総合出版, 東京.

田中秀具 (2006) ビワマスの生長に関する選抜育種の研究. 滋賀県水産試験場研究報告 **51**: 25-41.

田中秀具 (2007) 琵琶湖産ビワマスの2006年の体長・年齢組成と資源状況. 滋賀県農林水産主要試験研究成果 **15**: 81-82.

田中秀具 (2011) 琵琶湖におけるビワマスの資源構造に関する研究. 滋賀県水産試験場研報 **54**: 7-61.

田中秀具・大江孝二・山中 治 (2008) 琵琶湖におけるビワマスの年齢・体長組成. 滋賀県水産試験場研究報告 **52**: 1-12.

谷口義則・中野 繁 (2000) 地球温暖化と局所的環境攪乱が淡水魚類群集に及ぼす複合的影響—メカニズム, 予測そして波及効果. 陸水学雑誌 **61**: 79-94.

田沢 茂・鎌田淡紅郎 (1970) 在来マス類増殖研究. 昭和43年度滋賀県醒井養鱒試験場業務報告: 11-19.

田沢 茂・鎌田淡紅郎 (1971) 在来マス類増殖研究. 昭和44年度滋賀県醒井養鱒試験場業務報告: 11-22.

手賀太郎・野口大毅・佐野聡哉・田中秀具・桑田知宣・水戸鼓・中嶋正道・谷口順彦 (2012) サツキマス(アマゴ)お

よびビワマスの遺伝的多様性評価および遺伝的類縁関係。
水産育種 **41** : 51-61.

上田一夫 (1987) 母川回帰「回遊魚の生物学」(森沢正昭・会田勝美・平野哲也編), pp. 172-180. 株式会社学会出版センター, 東京.

ト部浩一・村上泰啓・中津川 誠 (2004) サクラマスの産卵環境特性の評価. 北海道開発土木研究所月報 **613**: 32-44.

若林輝・中村智幸・久保田仁志・丸山隆 (2002) 中禅寺湖流入河川におけるサケ科魚類 3 種の産卵生態. 魚類学雑誌 **49** : 133-142.

山本祥一郎 (2001) 孵化日と生活史変異: イワナ「水生動物の卵サイズ」(後藤晃・井口恵一郎編著), pp. 87-102. 海遊社, 東京.

山本敏哉・遊磨雅秀 (1999) 琵琶湖におけるコイ科仔魚の初期生態 - 水位調整に翻弄された生息環境 - 「淡水生物の保全生態学」(森誠一編著), pp. 193-203. 信山社サイテック, 東京.

Yokotani, R., N. Azuma, H. Kudo, S. Abe and M. Kaeriyama (2009) Genetic differentiation between early- and late-run populations of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) naturally spawned in the Yurappu River inferred from mitochondrial DNA analysis. *Fish Gen. Breed. Sci* **39**: 1-8.

米山洋一・塚本勝巳・北田修一 (1998) サクラマス降河幼魚の農業用取水口への迷入. 日本水産学会誌 **64** : 398-405.

Yoshiyasu, K. (1973) Starch-gel electrophoresis of hemoglobins of freshwater salmonid fishes in southwest

Japan- II . Genus *Oncorhynchus* (Salmon). Bull. Japan. Soc.
Sci. Fish **39**:97-114.