



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	シシャモの産卵に及ぼす河川物理環境の影響に関する研究
Author(s)	新居, 久也
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(水産科学)
Dissertation Number	甲第7967号
Issue Date	2006-12-25
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k7967
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/28080
Type	doctoral thesis
File Information	thesis2006.pdf



主 論 文

シシャモの産卵に及ぼす河川物理環境 の影響に関する研究

新居 久也

平成18年

3) 実験	：成魚における流速と底質の産卵場所選好性	52
4) 実験	：流速が産着卵の剥離に与える影響	55
2. 結果		58
1) 実験	：バイオテレメトリーシステムを用いた 成魚の河川内行動と流速の関係	58
2) 実験	：流速の変化が産卵行動に与える影響	68
3) 実験	：成魚における流速と底質の産卵場所選好性	70
4) 実験	：流速が産着卵の剥離に与える影響	72
3. 考察		74
第4章 遡上河川の流量と産卵有効面積		79
1. 材料と方法		81
1) 産着卵および底質の試料採集		81
2) 流量増分式生息域評価法(IFIM)による解析		81
2. 結果		88
1) 流量の変動		88
2) 解析結果の検証		88
3) 産卵期における流量と産卵有効面積(SUA)の関係		91
4) 越冬期における流量と産卵有効面積(SUA)の関係		96
3. 考察		97
第5章 発生初期の受精卵に及ぼす海水の影響		100
1. 材料と方法		101
1) 鵜川の流量		101
2) 実験	：海水が受精卵の生残率に与える影響	101
3) 実験	：海水が孵化率に与える影響	105
4) 実験	：海水が仔魚の生残に与える影響	105
2. 結果		108
1) 鵜川の流量		108
2) 実験	：海水が受精卵の生残率に与える影響	109
3) 実験	：海水が孵化率に与える影響	114
4) 実験	：海水が仔魚の生残に与える影響	115
3. 考察		116

第6章 人工産卵場造成の効果と課題	118
1. 材料と方法	119
1) 人工産卵場の造成と評価手順	119
2) 人工産卵場の規格	120
3) 物理環境条件および産着卵	122
2. 結果	124
1) 人工産卵場の造成前後における物理環境条件の変化	124
2) 産着卵密度	133
3. 考察	136
第7章 総合考察	139
1. シシャモ遡上河川における産卵場所と物理環境条件	139
2. シシャモ産卵域の保全および修復 に向けた本研究成果の適用	144
3. 今後の研究課題	146
要約	148
謝辞	151
文献	153

第1章 緒 言

1. シシャモの生態概要

シシャモ *Spirinchus lanceolatus* は、サケ亜目(Salmonoidei)のキュウリウオ科(Osmeridae)に属しており、キュウリウオ *Osmerus eperlanus mordax*、チカ *Hypomesus japonicus*、ワカサギ *H. nipponensis* と近縁な種である。シシャモ属には、シシャモ、ロングフィンスメルト *S. thaleichthys*、ナイトスマルト *S. starksi* の3種が属し、シシャモは日本固有種で(後藤 1991)、北海道の太平洋側にのみ、ロングフィンスメルトおよびナイトスマルトは北米(太平洋東側)に生息している(McAllister 1963)。また、我が国でニセシシャモとして称されるカラフトシシャモ *Mallotus villosus* はキュウリウオ科マロータス属に属するが、シシャモとは属が異なる種である。

本種は、遡河回遊魚(後藤 1993)であり、産卵のために10月から12月にかけて河川へ遡上し(疋田 1913)、雌は河床の砂礫に産卵する(伊藤 1964)。産卵時は夜間に雌雄1対となり、雄は魚体を弓状にそらして雌を抱え込み(岡田ら 1975)、臀鰭を雌の腹鰭基部から尾柄付近までの間に巻き込み、両生殖孔付近に生じる空間において受精が行われる(岡田ら 1976)。雄の臀鰭は、10月頃からの性成熟に伴い二次性徴として伸張する(岡田ら 1981)。この現象は、グレイリング *Tymallus tymallus* の背鰭(Fabricius and Gustafson 1954)およびオイカワ *Zacco platypus* の臀鰭(中村 1952)と同様に抱擁器官として使われ、受精率を高めるために重要な役割を果たしていることが知られている(岡田ら 1981)。産卵後における成魚のほとんどは斃死するが、雌の一部は下りシシャモとして海にもどり、翌年満2歳(通称3年魚)で再び産卵に参加する(佐々木ら 1962; 森

1997)。シシャモ卵は外囲に粘着膜を有し(伊藤 1964)，それが受精後に反転して河床の底質材料などに付着する(疋田 1958)。受精卵は，河川で発生を続け，翌年の4月から5月にかけて孵化する(尾身 1978a)。仔魚は，直ちに降海し，約1年半の海洋生活を経て，成魚となって再び河川へ遡上する(尾身 1978a)。仔魚から満1歳までの段階における生態は明らかとなっていないが，鶴川の河口周辺海域における仔魚は，水深帯4-8 m に多く分布している(工藤・春日井 2004)。海域におけるシシャモは，遊楽部川から別寒辺牛川の沖，水深120 m 以浅に分布し(森 1997)，産卵期になると各河川の沿岸域に密集する(上田・三原 1997；森 1997)。鶴川および沙流川の沖(小林ら 1985)と，道東海域(森 1997)での資源動態，体長と抱卵数の関係，脊椎骨数，鰓耙数，幽門垂数などの形質(伊藤 1958，1963)，遺伝的な系統(大久保 1989；鈴木ら 2000)が解析され，襟裳岬を境界とした太平洋側の西部海域と東部海域における系群の相違が示唆されている。本種は，地理的な分布の特異性と，個体群の減少から保護を要する野生生物の対象となり，留意種(日高以西の個体群は保護に留意すべき地域個体群)として北海道レッドデータブックに記載されている(北海道環境生活部環境局自然環境課 2001)。

2. 漁業資源の動向および増殖，管理

シシャモの漁期は10月から11月の約1か月間であり，全道における年別(1968-2004年)の生産量は379-3,996トンで推移し(Fig. 1)，その生産金額は約3千万円から19億円の範囲にある。1972年以降における全道の生産量は増加傾向にあり，1997年には2,535トンを記録したが，1968年の生産量には至っていない。さらに，西部海域における生産量は，減少傾向が著

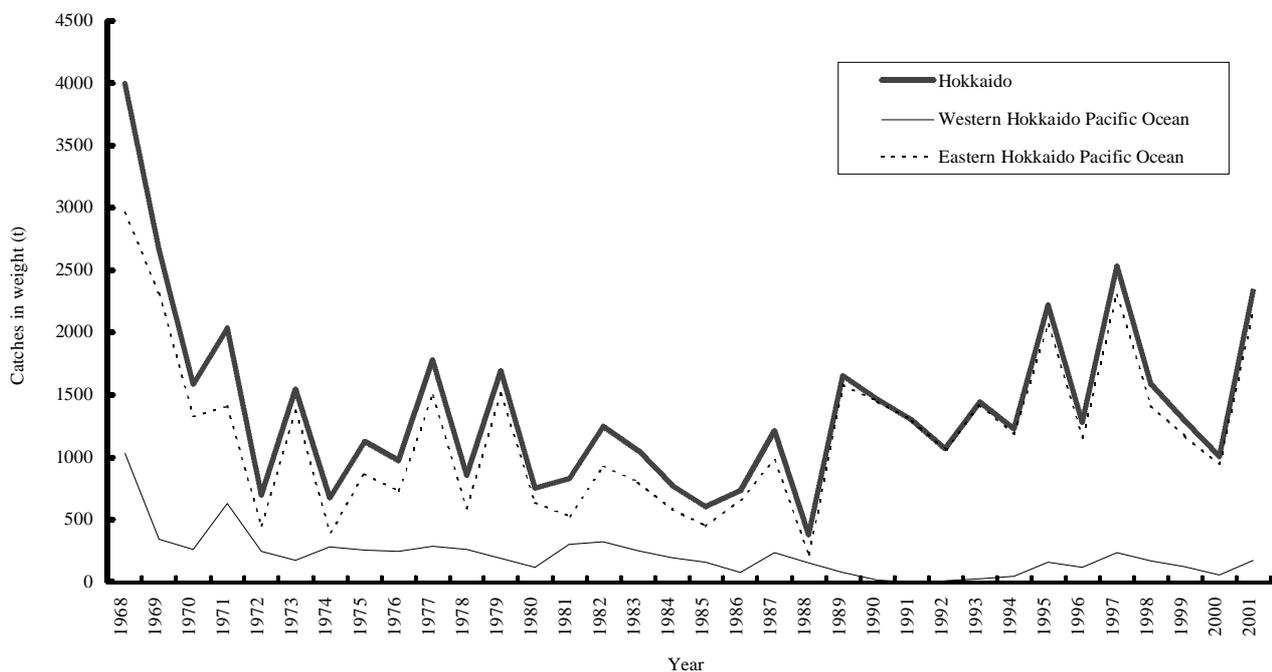


Fig. 1. Annual changes in catch of shishamo smelt.

しく、シシャモへの依存度が高い胆振，日高の各沿海漁業協同組合では，1991年から1994年にかけて自主休漁による資源保護の対策を講じてきた。北海道太平洋側の東部海域(以下，東部海域)における生産量は，全道の58.6-99.9%を占め，シシャモの産地として名高いむかわ町を中心とする北海道太平洋側の西部海域(以下，西部海域)より多い。海域別の生産量は，東部海域では広尾地区および釧路地区の割合が，西部海域では鶴川地区および門別地区の割合が高い傾向を示す(Fig. 2)。えりも地区の生産量は，日高支庁管内の統計に属するが，漁場は襟裳岬の東側に位置しており，その生産量は東部海域と有意な正の相関が得られ($r = 0.76$ $p < 0.01$)，西部海域との間には有意な相関が認められない($r = 0.10$ $p > 0.10$)。

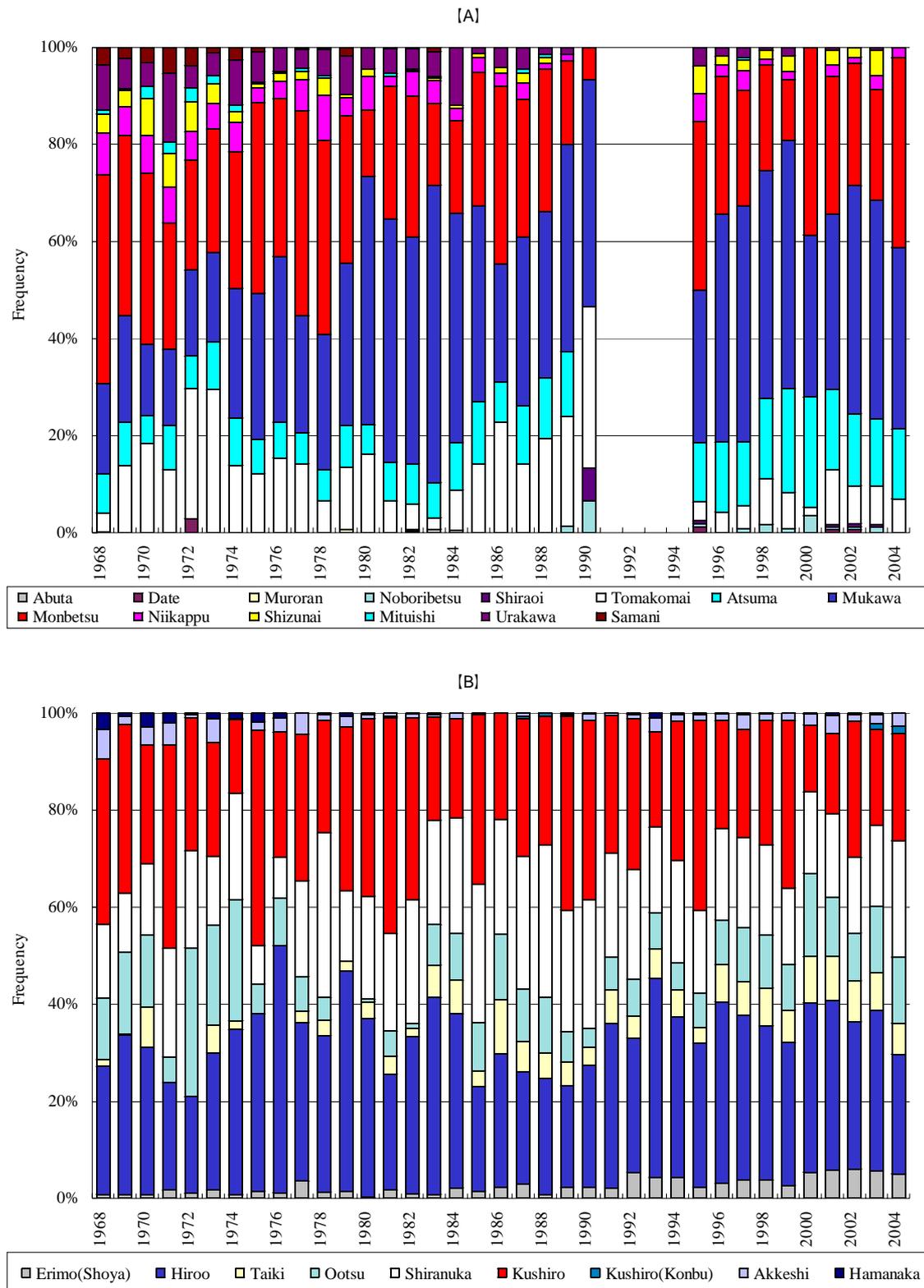


Fig. 2 Composition of catches of shishamo smelt in each sea area. A and B show western and eastern Pacific Ocean area of Hokkaido, respectively. Self-imposed prohibition of fishing from 1991 to 1994 in A.

シシャモにおける資源増大の方策としては、人工受精卵の放流による増殖事業および漁具改良と漁獲調整などの資源管理事業が推進されている。初期の増殖事業では、1930年の大津川(現在の十勝川河口域)に遡上した雌424尾(採卵数1,470万粒)、雄887尾を用いて人工授精が行われ、受精卵は翌年に同河川へ放流された記録が残されている(北海道水産試験場 1931)。その後は、鶴川漁協、ひだか漁協、白糠漁協、釧路市漁協がシシャモの孵化場を設置し、人工授精および受精卵放流を行っている。人工授精の技術は、成魚を水槽内の砂利底で産卵させ、受精卵が付着した砂利を透過性の容器に収容する自然産卵方式と、ワカサギと同じく採卵採精により受精を行う人工授精方式の2つが進められている。前者では、人工授精のための手間が省けるが、成魚と受精卵を収容する大きな水槽および受精卵を飼育するための大量の水が必要となる。後者では、当初、高受精率が得られなかったが、人工授精時にアルカリ性の精漿を混合すると、受精率が向上するという技術が北海道立水産孵化場(1990)により確立された。また、大量の受精卵を効率よく集約的に飼育するために、楠田・寺西(1996)がタンニン酸を用いて受精卵の粘着性を除去し、小さな水槽で大量の受精卵を飼育することに成功した。ただし、タンニン酸が溶存鉄を卵膜に吸着させ、孵化率が低下するという問題が生じた(武田ら 2002)。Mizuno et al. (2004)は、受精卵の粘着性除去にカオリンを用いることで孵化率の低下に対する問題を克服した。

資源管理では、成魚が海域から河川へ遡上する日を予測し、その日に併せ漁獲を終了させ、産卵群を保護している。成魚における遡上日の予測には、漁期における雌の成熟度 GIS が25-26に達すると、成魚の遡上量が増加する特性(上田・三原 1997; 森 1997)を利用している。漁具の

改良では，シシャモの幼魚が混獲されにくい網目選択性や袋網の構造が検討されている(前田ら 2003)。シシャモの生産量は，東部海域(森 2002)では前年の降海仔魚数(4-5月)と，西部海域(前田ら 2005)では当年の漁期前(5-6月)のCPUE (1日1隻あたりの漁獲量)，との相関により推定されている。

3. 研究の背景と目的

シシャモは，上記のように増殖および資源管理の事業が進められてきたが，全道の生産量は1968年の水準に達しておらず，さらに西部海域の生産量は減少傾向にある(Fig. 1)。その主な要因は明らかではないが，本種は人間活動の影響が生じやすい河川の下流域で産卵するため，産卵域は治水，利水，道路整備など河川工事による影響を受けていることが考えられる(新居ら 2006)。また，1997年11月の鶴川と沙流川では，大增水(500 m³/sec 以上)により，シシャモ産着卵(河床に産み着けられた卵)の位置が下流側に大きく移行するとともに，産着卵密度が低下する現象が観察されており，産着卵の分布や密度は流量にも影響を受けている(社団法人北海道栽培漁業振興公社 1998)。さらに，50%以上の海水は発眼期における産着卵の生残率を低下させることが報告されていることから(尾身 1979)，産卵期の増水により河口付近まで流下した発生初期の産着卵についても海水の悪影響を受けていることが想定される。このように，シシャモ産着卵の分布と生残は，河川の物理環境条件との関わりが深く，シシャモの遡上河川における産卵域を保全，あるいは修復(ミティゲーション)することは，資源の保護および増大の方策として重要な要素となり，産卵域や産卵場所の物理環境を究明することは必須であ

る。しかし，これまでは，沙流川(伊藤 1964；北海道立水産孵化場 1974，1978c)，十勝川(伊藤 1964；北海道立水産孵化場 1974)，新釧路川(尾身 1978a)や小規模な河川(佐川ら 2002a，北海道立水産孵化場 2004)などで短期的な産卵域と卵密度が報告されたにすぎず，長期的な調査結果に基づいて産着卵(河床に産み着けられた卵)の分布域や密度の経年変化，産卵場所の物理環境特性を解析した報告はない。

本研究の目的は，シシャモの遡上河川における産着卵分布域および産着卵密度と物理環境条件の関係を明らかにすることであり，これらの成果をシシャモの産卵域の保全および修復条件を策定することに役立てたいと考えている。また，本論文における第2章以降の構成と内容は，次のとおりである。第2章では，シシャモの主要産卵8河川における産着卵の分布と密度，産着卵密度と水深，流速，底質，勾配の関係を解析し，各河川の産着卵分布域，産着卵が高密度となる河川，産着分布域の物理環境を特定した。第3章では，成魚の遡上および産卵の行動に及ぼす河川流速の影響，産着卵の密度と剥離に及ぼす流速と底質の影響を実験により検証し，産着卵密度が流速により低下する原因とその仕組みを明らかにした。第4章では，流量増分式生息域評価法(IFIM；Instream Flow Incremental Methodology)により，流量と産卵有効面積の関係，産着卵の越冬期における流量減少に起因する産着卵の減耗数を検討した。第5章では，発生初期の受精卵および仔魚の生残に及ぼす海水の影響を実験により検証し，各生残率が低下する海水濃度を明らかにした。第6章では，沙流川に造成された人工産卵場について物理環境条件および産着卵数に対する効果を評価した。第7章では，前章までの研究結果を踏まえて，シシャモ遡上河川における産卵場所と物理環境条件の特性について議論

し、さらに本研究成果を産卵域の保全や修復に適用させる方策を提示した。

なお、第2章における産着卵および物理環境条件の調査は、河川管理者からの委託業務で社団法人北海道栽培漁業振興公社が実施したものであり、筆者は、1992年以降の調査に参画し、本研究で各調査結果を集積するとともに解析を行った。第6章の人工産卵場は、河川管理者により設計および施工されたものである。

4. 調査河川の概要

シシャモの遡上、または産着卵が確認されている河川は、北海道太平洋の西側から記述すると、遊楽部川(北海道立水産孵化場 2004)、ワルイ川水系ポンワルイ川(佐川ら 2002a)、長万部川(疋田 1958)、錦多峰川、安平川水系勇払川(新居 未発表)、厚真川(新居 2001)、鷓川(疋田 1958、新居・宮崎 1996a)、沙流川、十勝川(伊藤 1964)、茶路川、庶路川、阿寒川、新釧路川、尾幌川(尾身 1978a)、別寒辺牛川(佐々木ら 1962)の計15河川である。本研究のシシャモ産着卵に関する調査河川は、これらのうち8河川(Fig. 3)であった。本研究の対象8河川における概要を把握するために、流域の規模、水質の生物学的酸素要求量(BOD；有機物量の指標)を各河川ごとに示した。なお、シシャモの産卵に関する水質の基準は存在していない。しかし、BODは、公害対策基本法に基づく公共用水域の環境基準項目の一つであることから(北海道環境生活部環境局環境保全課 2003)、本研究では、各河川における水質の現況を表す代表項目として扱い、過去5年間の年間75%値(北海道環境生活部環境局環境保全課 2001-2005)を取りまとめた(Fig. 4)。

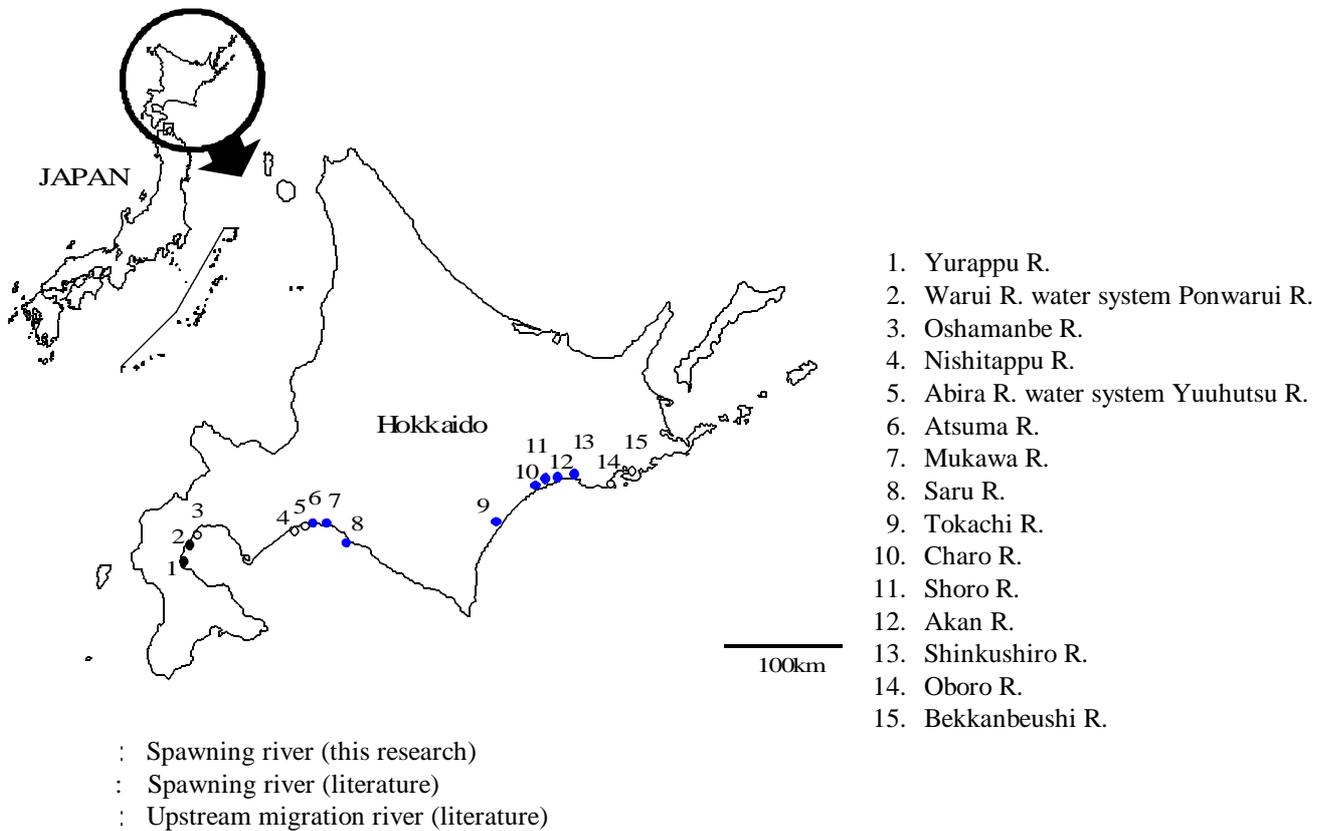


Fig. 3. Map of showing river (this research: ○), spawning river (literature: ○), and upstream migration river (literature: ○) of shishamo smelt in Hokkaido.

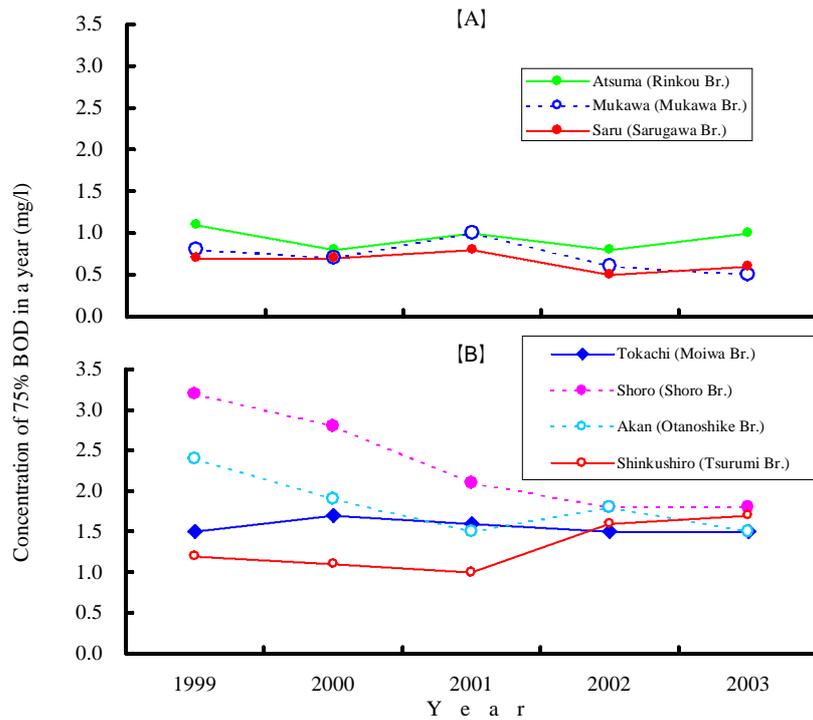


Fig. 4. Annual changes of concentration of BOD 75% value (water quality). A and B show rivers in western and eastern Pacific Ocean area of Hokkaido, respectively.

Br: Bridge of sampling point.

1) 厚真川

厚真川は、夕張山地南部に源を發し、シヨシウシ沢、メンクンナイ沢、オニキシベ川をあわせて南西流し、厚真町市街地で南に転じて浜厚真で太平洋に注ぐ、流路延長52.3 km、流域面積382.9 km²の二級河川である。シシャモの産卵域である河口からの距離(KP; Kilometer Post) 5.0 kmに頭首工(農業用の取水堰)が、産卵域の上流側に厚真ダム(KP 38.3 km)が設置されており、今後、厚幌ダム(KP 31.6 km)が建設される予定である。なお、頭首工は、1994年以降にシシャモ成魚が通過可能な構造となった。厚真川の河口は、苫小牧東港内に位置していたが、1991年に港外(東防波堤の外側)に切り替えられた。2002年に日高自動車道(高規格道路)が産卵域を横断し、低水路内に橋脚が設置された。水質の BOD 75%

値は0.8-1.1 mg/l の範囲にある。

2) 鵜川

鵜川は、日高山脈北部の狩振岳に源を發し、占冠村に入り南下し、むかわ町で太平洋側に注ぐ、流路延長135.0 km、流域面積1,270 km² の一級河川である。鵜川本流の川西頭首工から下流側に内水面漁業権(免許番号；胆内共第3号)が設定されている。産卵域の上流側に頭首工(KP 13.0 km)が設置されている。水質の BOD 75%値は< 0.5(N.D)-1.0 mg/l の範囲にある。2006年に日高自動車道が産卵域を横断した。

3) 沙流川

沙流川は、日高地方では鵜川に次ぐ長流で、日高山脈北部の熊見山(1,175 m)に水源を持ち、日高山脈西縁、夕張山地南縁を南西に流れ、ひだか町沿岸で太平洋に注ぐ、流路延長103.8 km、流域面積1,337.2 km² の一級河川である。沙流川本流のシラウ川合流点から下流側に内水面漁業権(免許番号；日内共第1号)が設定されている。産卵域にサケ・マスの捕獲施設(KP 5.5 km)が設置されており、そこがシシャモ産卵域の上流端となる。産卵域の上流側に二風谷ダム(KP 20.8 km)が設置されている。今後、日高自動車道が産卵域を横断する。水質の BOD 75%値は0.5-0.8 mg/l の範囲にある。

4) 十勝川

十勝川は、石狩山地南部の十勝岳(2,077 m)連峰に水源を發し、十勝平野内陸部の洪積台地と、沖積平野を東ないし南東に流れ、豊頃町で太平

洋に注ぐ，流路延長156.3 km，流域面積8,226 km² の一級河川である。流路延長は道内で石狩川，天塩川に次いで第3位，流域面積は石狩川に次いで第2位である。十勝川は，昭和38年まで河口から上流8.5 km で大きく2つに分流し，東側の現浦幌十勝川が本流で，西側の現十勝川は大津川と称した。十勝川本流の豊頃町上幌南11号線を西方へ延長した線から下流側に内水面漁業権(免許番号；十内共第5号)が設定されている。水質の BOD 75% 値は1.5-1.7 mg/l の範囲にある。

5) 茶路川

茶路川は，十勝地方と釧路地方を分ける標高700 m 前後の白糠丘陵地に源を発し，最上流部のコイカタホロカチャロ川，チクペンニナイ川，冷泉川などの緒流が合流し，その後タクタクベオツ川，ピラウンナイ川，シュウトナイ川，縫別川など多くの支流を合わせて白糠市街付近で太平洋に注ぐ，流路延長71.4 km，流域面積353.7 km² の二級河川である。茶路川本流のカリショ川合流点から下流側に内水面漁業権(免許番号；釧内共第1号)が設定されている。河口から4 km の位置にシシャモ孵化場の取水堰(土嚢；落差約0.3 m)が2000年まで設置されており，そこで成魚の遡上が阻害されていた。茶路川は，公共用水域水質測定の対象河川となっていない。

6) 庶路川

庶路川は，白糠町の最北端，阿寒富士南西麓に水源を持ち，コイカタショロ川，コイボクショコツ川，クッチャロベツ川が合流した後，ホロカショロ川，クオマナイ川など多くの支流を合わせ，白糠町庶路市街付

近で太平洋に注ぐ，流路延長66.8 km，流域面積328.4 km²の二級河川である。庶路川本流のトマリベツ川合流点から下流側に内水面漁業権(免許番号；釧内共第2号)が設定されている。2004年に産卵域の上流側に庶路ダム(KP 29.0 km)が設置された。水質の BOD 75%値は1.8-3.2 mg/l の範囲にある。

7) 阿寒川

阿寒川は，阿寒国立公園の阿寒湖を水源とし，阿寒カルデラの外輪山の峡谷を迂回し，丘陵地帯を南流して釧路市大楽毛で太平洋に注ぐ，流路延長98.4 km，流域面積717.9 km²の二級河川である。なお，阿寒川は，釧路川の支流であったが，氾濫を繰り返したため，大正6年に現在の釧路市鳥取橋の位置に阿寒新川を開削し，釧路川と切り離して直接太平洋に流出させた。阿寒川本流の桜田橋から下流側に内水面漁業権(免許番号；釧内共第4号)が設定されている。水質の BOD 75%値は1.5-2.4 mg/l の範囲にある。

8) 新釧路川

新釧路川は，一級河川釧路川の最下流部約12 km (昭和6年完工)を指す。釧路川は，阿寒国立公園の一角をなす屈斜路湖を水源とし，標茶町市街付近を流れ，釧路町の岩保木山(119.9 m)西麓から人工流路の新釧路川を通して太平洋に注ぐ，流路延長154.1 km，流路面積2,357.6 km²の一級河川である。旧河道は，岩保木から釧路市の市街地を南流して釧路港に注ぐ。釧路川本流の標茶町と釧路町の境界線から岩保木水門まで，達古武川および幌呂川に通じる釧路川の新釧路川までの区間に内水面漁業権

(免許番号；釧内共第5号)が設定されている。産卵域にサケ・マスの捕獲施設(KP 8.5 km)が設置されているが、その構造はシシャモが通過可能な隙間を設けている。水質の BOD 75%値は1.0-1.7 mg/l の範囲にある。

第2章 産着卵分布域と産卵場所の物理環境条件

シシャモの遡上河川における産卵域を保全，あるいは修復することは，資源の保護および増大の方策として重要な要素であると考えられている(新居ら 2006)。これまでに，シシャモの遡上は15河川，産着卵分布は10河川で確認されている(Fig. 3)。シシャモでは産着卵分布域の規定要因について解析した研究はないが，尾身(1978a)は，新釧路川で遡上成魚が多いときは，産卵場所が上流に広がると推察している。シシャモと同様に河川下流域の砂礫底が産卵域である北海道噴火湾のキュウリウオについて(Yanagawa 1978；井口 1997)，佐川ら (2002b)は，河川勾配(任意の縦断区間における標高差と距離の比)を低減し，水の勢いを制御すると，成魚が既存の産卵場所より上流まで遡上し，産卵域が広がるという仮説を提示している。アユ *Plecoglossus altivelis altivelis* の産卵場所については，勾配が急な河川ほど下流側に形成される(石田 1964)。シシャモ産着卵の採集地点における物理環境要因としては，これまで水深(伊藤 1964；尾身 1978a；佐川ら 2002a)，流速(佐川ら 2002a，北海道立水産孵化場 2004)，底質の粒径(伊藤 1964；尾身 1978a；佐川ら 2002a；北海道立水産孵化場 2004)が計測されている。水深，流速，底質の要因は，近縁種であるワカサギ(古田 1960；Ide et al. 2001；新居ら 1998a, b)およびアユ(石田 1967；西田 1979；富田 2005)の産卵場所でも重要な物理環境条件として扱われている。シシャモの産卵域は河川の下流域にあり(新居ら 2006)，河道ユニット規模(社団法人土木学会 1999b)としての河川形態および瀬や淵の区分が不明瞭である。従って，河川勾配，水深，底層流速，底質(産卵基質)は，シシャモにおける産着卵分布域の規定要因とし

て重要であると考えられる。シシャモの産卵域を保全するためには、産着卵分布域および産着卵密度の経年変化とともに、産卵場所の水深、流速、底質、河川勾配等の物理環境条件を究明することが必須である。しかし、これまでのシシャモ産卵域に関する報告は、1-2年程度の短期的な調査結果が主であり、調査の実施年も大きく異なっていることから、各河川の産卵域や密度、物理環境条件の実態が明確ではない。また、近縁種であるロングフィンスマルトは河口のデルタ域で (Scott and Crossmann 1973)、ナイトスマルトとカラフトシシャモは沿岸域で産卵するため (McAllister 1963; Evelyn 2002; Nakashima and Taggart 2002; Jørgensen 2004)、これらの産卵場所の知見は、シシャモの産卵実態を究明するための参考にはならない。

本章の目的は、シシャモの主要産卵8河川における産着卵の分布と密度、産着卵密度と勾配、水深、流速、底質の関係を明らかにすることであり、長期的な調査結果に基づいて産着卵分布域と産着卵密度と物理環境条件の関係を解析した。

1. 材料と方法

1) 調査河川

調査河川は、厚真川、鶴川、沙流川、十勝川、茶路川、庶路川、阿寒川、新釧路川の計8河川 (Fig. 3) とした。シシャモの産着卵調査は、基本的に1982年から2003年にかけて産卵盛期後の11月から12月に年1回実施した。しかし、太平洋側の東部海域に注ぐ各河川の調査年は大きく異なった。産卵場所の物理環境については、1992年から2003年にかけて各河川の産着卵調査に併せ、水深、底層流速、底質(粒度組成)の調査を実施し

た。

2) 調査方法

産着卵調査は、各河川における河川構造物の位置や成魚の分布を確認したうえで範囲を設定し、一定の流程間隔で横断測線を配置した。さらに、産着卵の出現精度を向上させるために、横断測線を追加する場合があった。横断測線上における産着卵の採集地点は、水面幅に応じた一定の間隔を設け、十勝川では10定点、新釧路川では年別に3-6定点、その他の河川では3定点とした(Table 1)。産着卵は、コドラート付きサーバーネット(枠：縦0.25 m×横0.25 m、網目約0.3 mm. 株式会社マツイ、東京)、あるいはジョレン(横0.25 m × 曳網距離0.25 m、網目約0.3 mm. 株式会社マツイ、東京)を用いて底質の砂礫とともに定量採集した。採集した産着卵は、10%ホルマリンで固定し、実験室で底質の砂礫から選別後に計数した。

物理環境条件は、産卵場所の水深、底層流速(河床の直上)、底質の3要因を計測した。水深は標尺、底層流速は電磁流速計(ES7603、横河ナビテック株式会社、東京)を用いて計測した。底質は、産着卵採集時の試料(約300 g)を実験室に持ち帰り、社団法人地盤工学会(1999)による土質試験の方法と解説に従って粒度組成を分析した。各成分の粒径は、「シルト・クレイ」が0.0725 mm 未満、「細砂」が0.0725-0.425 mm、「粗砂」が0.425-2 mm、「細礫」が2-7.25 mm、「中礫」が7.25-19 mm、「粗礫」が19 mm 以上である。

Table 1. Survey years and location of spawning eggs.

River Name	year	Points <i>n</i> / year	Distance from		Traverse	
			mouth of a river	km	line	points
					<i>n</i>	<i>n</i>
Atsuma	1982 ~ 1993	36	2.1 ~ 5.5		12	3
	1994 ~ 2000	69	2.0 ~ 12.0		23	3
	2002 ~ 2005	33	2.0 ~ 12.0		11	3
Mukawa	1982 ~ 1992	45	0.8 ~ 3.8		15	3
	1993 ~ 2000	81	0.8 ~ 3.8		27	3
	2001 ~ 2005	87	0.8 ~ 8.5		29	3
Saru	1983 ~ 1999	39	0.5 ~ 3.5		13	3
	2000 ~ 2005	66	0.5 ~ 5.5		22	3
Tokachi	1986 ~ 1991	100 ~ 190	8.0 ~ 12.0		10 ~ 19	10
	1992 ~ 2001	110 ~ 140	3.0 ~ 15.0		11 ~ 14	10
	2002	120	3.0 ~ 16.0		12	10
	2003	130	6.0 ~ 18.0		13	10
Charo	1992 ~ 2002	72 ~ 81	0.5 ~ 4.0		24 ~ 27	3
Shoro	1989 ~ 2003	63 ~ 72	0.5 ~ 7.5		21 ~ 24	3
Akan	1997 ~ 2000	45	1.0 ~ 10.0		15	3
Shinkushiro	1986 ~ 1988	36 ~ 42	1.0 ~ 7.0		12 ~ 14	3
	1991 ~ 1992	36 ~ 42	1.0 ~ 7.0		12 ~ 14	3
	1998 ~ 2000	120	1.0 ~ 15.0		20	6

3) 解析方法

産着卵の分布域，高密度河川の特定および産着卵密度と物理環境要因の関係は，以下のように解析した。

a. 分布域の特定

各河川における産着卵の分布図は，調査範囲を分布域と非分布域に分けて作成した。分布域は，各年における産着卵出現地点の最上流端から最下流端までの範囲としたが，その中には，産着卵が出現しない地点も含まれている。非分布域は，分布域の外側でいずれの地点においても産着卵が出現しなかった範囲とした。ただし，大增水が生じ，産着卵の分布域が極端に下流側へ移動した年の結果(1997年の鶴川および沙流川)は分布図から除いた。各河川における産着卵分布域の河川勾配は，国土地理院 1/25,000地形図における河岸部付近の標高と，KP 値から求めた。鶴

川および沙流川では各河川における産着卵分布域の縦断変化を確認するために、各年における分布域の延長距離、上限距離と下限距離の平均値と標準偏差を求めた。産着卵分布域の規定要因については、2001-2005年における鷓川の成魚遡上数が北海道立水産孵化場(2006)により推定されていることから、本研究では、鷓川における各年の成魚遡上数(北海道立水産孵化場 2006)と、産卵域の上限距離および主要産卵場所(調査測線の中で産着卵密度が最も高い測線)の距離の関係を単回帰分析(Simple regression analysis)により解析した。また、シシャモにおける産着卵分布域の上限は、河川勾配と関係していると想定し、これらの関係を単回帰分析により解析した。ただし、産卵域に成魚の遡上が不可能となる河川横断工作物が存在する沙流川および茶路川は、解析の対象河川から除いた。両解析における各因子の値は、対数変換(Log)し、その正規性と等分散性の条件を満たした。

b. 高密度河川の特定

北海道に分布するシシャモは、遺伝的に分化した日高系(鷓川、沙流川)と十勝・釧路系(十勝川、新釧路川)の両系群に分類され、それぞれ北海道太平洋側の西部海域と東部海域で独立した集団となっている(鈴木ら 2000)。このため、経年的な平均産着卵密度の比較は、各河川が注ぐ海域別に解析した。西部の3河川では、当年同士を比較の対象とし、Friedman 検定(2元配置分散分析)により解析した。各河川間で有意な差が認められた場合には、Scheffe 検定により多重比較を行った。東部の5河川は、調査年が異なっており、単純に比較できないため、大規模河川である十勝川と新釧路川の当年同士を比較の対象とし、Wilcoxon 検定によ

り解析した。なお，産着卵密度は，伊藤(1964)，尾身(1978a)の結果に併せ，各地点における卵数($n / 0.0625 \text{ m}^2$)を 1 m^2 あたりに換算した。

c. 産着卵密度と物理環境要因の関係

本解析における各河川の対象範囲は，ほぼ毎年産着卵が出現する範囲を選定した(Table 2)。これは，産着卵調査の範囲のうち，年ごとに異なる海水の浸入域(下流側)および成魚の遡上域(上流側)によって，水深，流速，底質の条件が産卵に好適であったとしても産着卵の出現しない地点が存在するためである。なお，解析の対象範囲には，産着卵の出現地点と非出現地点を含んでいる。産着卵密度は，河川ごとに経年データを集積し，各年の平均値で除算することにより標準化した。産着卵密度と物理環境要因の関係は，それぞれ直線的な相関を示さないことから，物理環境要因のデータを階級化した。各物理環境要因の階級は，水深が 0.6 m 間隔で最大8段階，底層流速が 0.3 m/sec 間隔で最大5段階とした。底質の階級は，粒度組成の計量値から Fredle Index (FI ; Lotspeich and Everest 1981)を算出し，指数が1間隔で最大16段階とした。なお，FI は，Wentworth (1992)による粒度階級と計量値から算出されるが，本調査の粒度階級を代用した場合でも指数値の相対性に影響がないと考え採用した。本指数値の高い底質は，粒径の大きい成分の比率が高いことを意味しており，これまでサケ科魚類における産卵床の透水性の指標として用いられている(独立行政法人さけ・ます資源管理センター 2004)。次に，産着卵密度は，各物理環境要因における階級ごとの割合を累積し，各河川の曲線を比較した。各階級間における平均産着卵密度の差を明らかにするために，Mann-Whitney U 検定，あるいは Kruskal-Wallis 検定(一元配

置分散分析)により解析した。Kruskal-Wallis 検定において各階級間に有意な差が認められた場合には、Scheffe 検定により多重比較を行った。なお、各階級の地点数が少ない場合には、平均産着卵密度の信頼性が小さいことから、地点数5以下の階級を解析の対象から外した。物理環境要因のうち2つ以上に有意な差が認められた河川については、産着卵密度に寄与する要因を特定するために、産着卵密度と各物理環境要因との関係を多変量解析手法の1つである数量化 Ⅱ 類により解析した。数量化 Ⅱ 類は、外的基準(目的変数)が計量データ、アイテム(説明変数)がカテゴリカルデータで与えられたとき適用される手法である。本解析での外的基準は年別に標準化した産着卵密度の対数値を、アイテムは水深、底層流速、FI のほか、河口からの距離、横断位置を設定した。各アイテムについては、Pearson's correlation coefficient (多重相関)と Variance inflation factor により多重共線性のないことを確認して解析に用いた。水深、流速、FI のカテゴリーは前述した階級を、河口からの距離は上流、中流、下流の2-3段階を、横断位置は岸側、中央の2段階を設定した。なお、地点数5以下のカテゴリーは、解析の対象から外した。外的基準に影響を与えるアイテムの選択は、要因選択基準 Ru 最大法により求めた。 Ru の算出は、次のとおりであり、アイテムレンジの最小値を示すアイテムを削除し、 Ru が最大となる組み合わせを解析した。

$$Ru = 1 - (1 - R^2) \times \frac{n}{n + \text{カテゴリー総数} + 1} - \frac{1}{n - \text{カテゴリー総数} - 1}$$

ここで、 R^2 ; 重相関係数、 n ; データ数

Table 2. Survey years and location of physical environmental element in eight rivers.

River Name	year	Number of points <i>n</i> / year	Distance from mouth of a river		Traverse	
			km		line <i>n</i>	points <i>n</i>
Atsuma	1995 ~ 1998	36	2.0 ~	7.0	12	3
Mukawa	1993 ~ 1996	30	1.9 ~	3.4	12	3
	1998 ~ 1999	30	1.9 ~	3.4	12	3
Saru	2000 ~ 2003	42	1.5 ~	4.8	14	3
Tokachi	1993 ~ 1998	24	7.0 ~	14.0	8	3
	2000 ~ 2003	24	7.0 ~	14.0	8	3
Charo	1997 ~ 2002	7	1.0 ~	4.0	7	1
Shoro	1992 ~ 1993	6	1.0 ~	2.8	2	3
	1997 ~ 1998	6	1.0 ~	2.8	2	3
	2001 ~ 2003	6	1.0 ~	2.8	2	3
Akan	1997 ~ 2000	30	2.0 ~	6.0	10	3
Shinkushiro	1998 ~ 2000	42	3.5 ~	7.5	9	3 or 6

Physical environmental element: Water depth, velocity of bottom flow, and particle size composition.

2. 結 果

1) 産着卵の分布域

シシャモ産着卵の分布域と非分布域，河川横断工作物の位置は，Fig. 5のとおりである。厚真川では KP 5.0 km に頭首工が設置されており，その床止工の水面落差がシシャモの遡上を制限していたが，1994年の改修により水面落差が解消され，上流側への分布域が拡大した。鶴川では KP 3.5 km にサケ・マスの捕獲施設が設置されていたが，2001年に支流へ移設されたことにより，上流側への分布域が拡大した。しかし，KP 13.0 km の位置に頭首工が設置されており，そこが成魚遡上域の上限となっている。沙流川では KP 3.5 km にサケ・マスの捕獲施設が設置されていたが，2000年に KP 5.5 km に移設されたことにより，上流側への分布域が拡大した。茶路川では 2000年まで KP 4.0 km に取水堰(シシャ

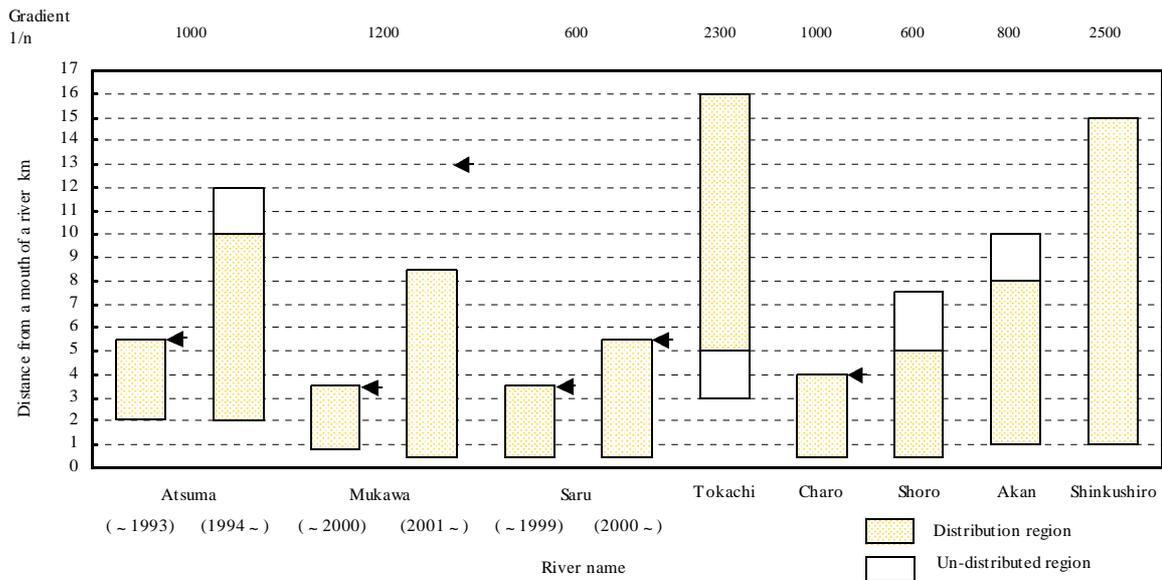


Fig. 5. Distribution region, distance and gradient of eight rivers showing spawned eggs of shishamo smelt. The distribution region was selected on the basis of the point which showed the spawned eggs of each year. The river gradient was calculated from the foundation quantity and extension of a distribution region. Arrows indicate obstacles of passage. Parentheses indicate the investigation year.

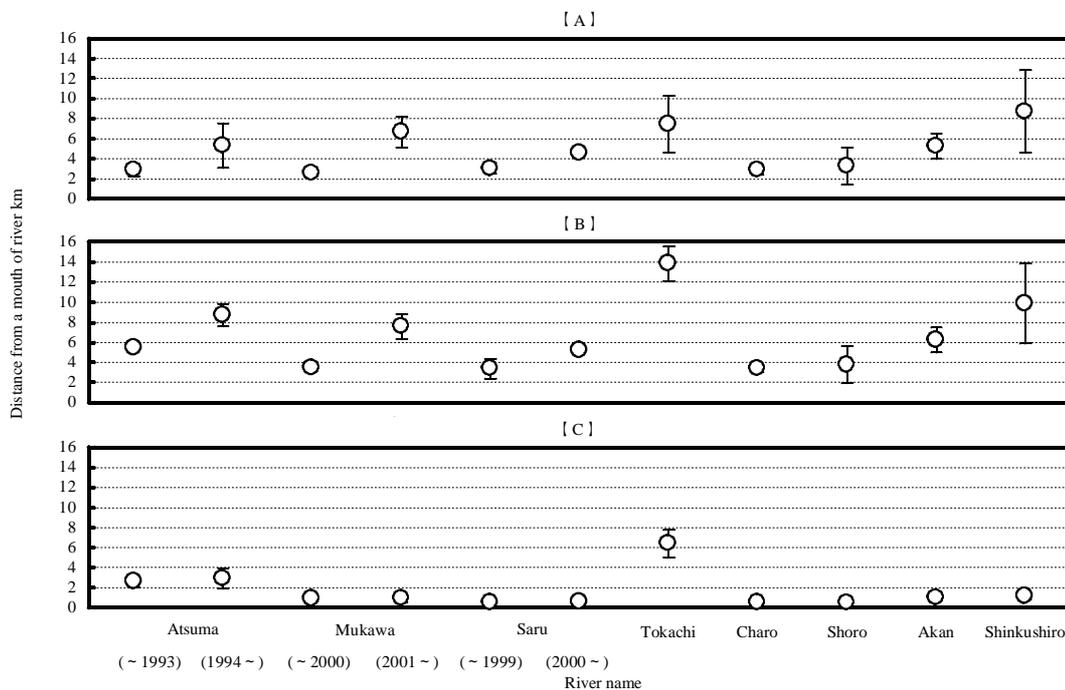


Fig. 6. Mean and standard deviation in distance of distribution region of spawned eggs of shishamo smelt. A : Mean in length of distribution region of spawned eggs in each year. B : Upper limit distance of spawned eggs. C : The lower limit distance spawned eggs. Parentheses indicate the investigation year.

モ孵化場取水用)が設置されており，その水面落差が成魚の遡上を阻害していた。新釧路川では河口から上流8.5 km の位置にサケ・マスの捕獲施設が設置されているが，その構造は成魚が通過可能な隙間を設けているため，産着卵は施設の上流側でも僅かに分布している。各河川における産着卵の分布域(延長距離)は3.5-14.0 km の範囲にあり，西部では厚真川と鷓川，東部では十勝川と新釧路川が広い分布域を形成していた。産着卵分布域における延長距離の標準偏差は，十勝川および新釧路川が他の河川に比べて高い値を示した(Fig. 6)。産着卵分布域における上限距離の標準偏差は，下限距離より高い値を示したことから，分布域の延長距離は，上限距離により変化していることが考えられた。各河川での産着卵分布域の河川勾配は1/600-1/2500の範囲にあり，調査河川の中では鷓川，十勝川，新釧路川が緩勾配であった。産着卵分布域と河川勾配の関係は，産卵域に成魚の遡上障害となる河川横断工作物が設置されている沙流川および茶路川を除き，緩勾配河川における産着卵分布域の上限距離が他の河川より上流側に位置する傾向がみられた。そこで，沙流川および茶路川以外の河川における産着卵分布域の上限距離と河川勾配の関係を解析した結果，両者の間に有意な負の相関($r = -0.91, n = 6, F = 19.77, P < 0.05$)が認められた(Fig. 7)。鷓川については，成魚遡上数(北海道立水産孵化場 2006)と産着卵分布域の上限距離，および主要産卵場所の距離の関係を解析した。その結果，遡上成魚数と産着卵分布域の上限距離の間に有意な相関($r = 0.78, n = 5, F = 5.06, P > 0.05$)は認められなかったが，成魚遡上数の増減により上限距離も変化する傾向を示した(Fig. 8)。さらに，遡上成魚数と主要産卵場所の距離の間に有意な正の相関($r = 0.93, n = 5, F = 20.73, P < 0.05$)が認められた(Fig. 9)。

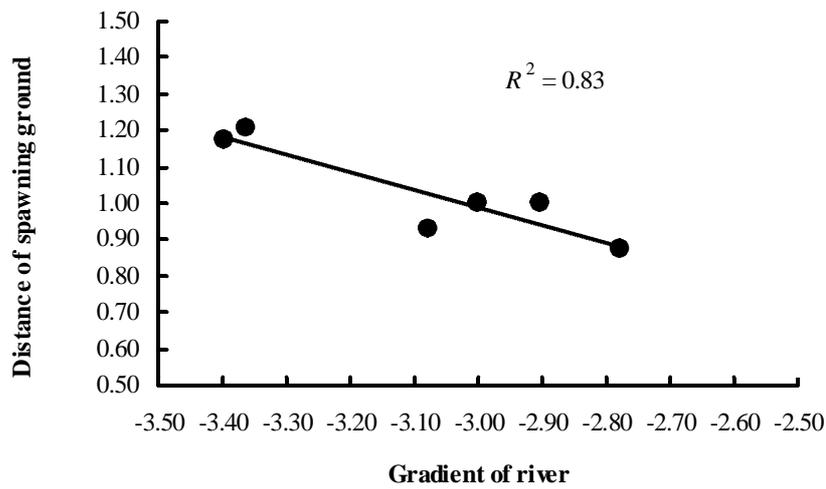


Fig. 7. Relationships between gradient and distance of survey front survey line of distribution region of shishamo smelt in 6 rivers. The Saru and Charo River is excluded. X and Y axis indicats logarithmic scale.

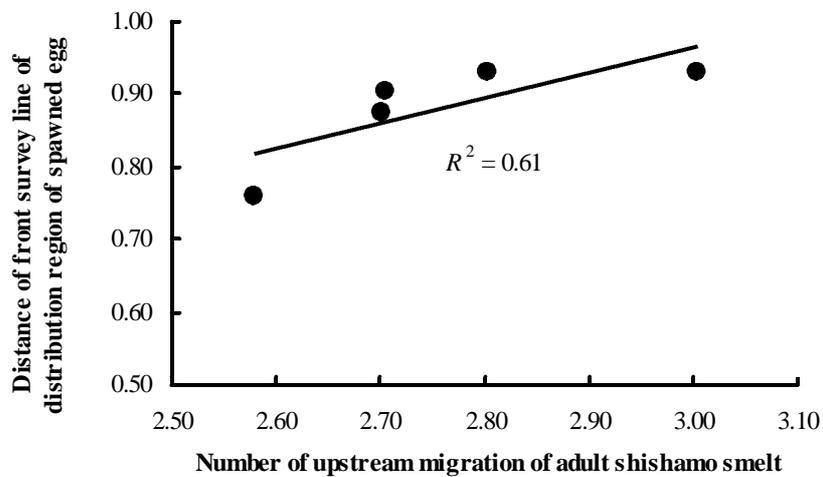


Fig. 8. Relationships between number of upstream migration (Hokkaido Fish Hatchery 2006) and distance of survey front survey line of distribution region of spawned egg of shishamo smelt in the Mukawa River during 2001-2005. X and Y axis indicats logarithmic scale.

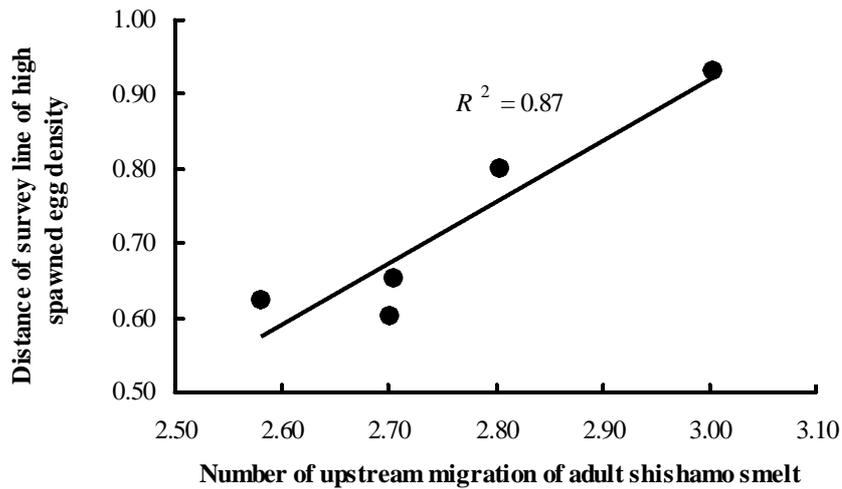


Fig. 9. Relationships between number of upstream migration (Hokkaido Fish Hatchery 2006) and distance of high spawned egg density of shishamo smelt in the Mukawa River during 2001-2005. X and Y axis indicates logarithmic scale.

2) 平均産着卵密度の経年変化

西部海域および東部海域の各河川における平均産着卵密度(1 m²あたりの平均産着卵数)の経年変化をFig. 10に示す。西部海域の河川における平均産着卵密度は，厚真川で0-2,574，鷓川で56-10,464，沙流川で151-11,555の範囲にあった。各河川における経年的な平均産着卵密度には，河川，調査年の要因とも有意な差が認められ(Friedman 検定 それぞれ $P < 0.01$ ， $P < 0.05$)，多重比較の結果から鷓川，沙流川が厚真川より有意に高い値を示した(Scheffe 検定 $P < 0.05$)。東部海域の河川における平均産着卵密度は，十勝川で9-461，茶路川で7-4,607，庶路川で14-9,008，阿寒川で101-462，新釧路川で783-300,066の範囲にあった。大規模河川である十勝川と新釧路川における経年的な平均産着卵密度を比較すると，新釧路川の方が有意に高い値を示した(Wilcoxon 検定 $P < 0.05$)。

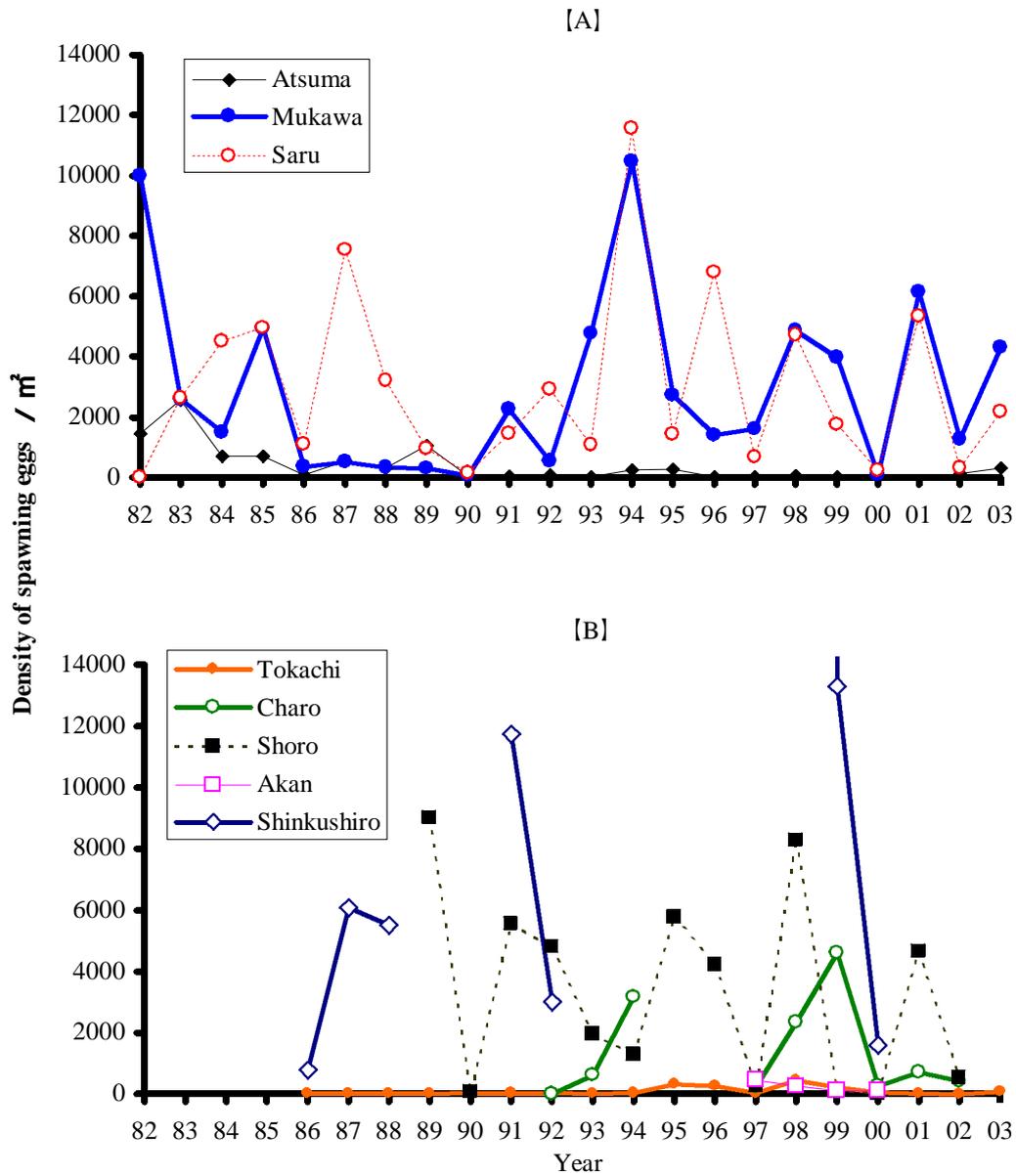


Fig. 10. Annual change of the density of spawned eggs of shishamo smelt in each river. A and B show rivers in western and eastern Pacific Ocean area of Hokkaido respectively. The number of eggs is 300,066 in the Shinkushiro River in 1998.

3) 産着卵密度と物理環境要因の関係

水深における産着卵密度の累積割合(Fig. 11A)は、各河川で80%に達する階級が大きく相違した。大規模河川である新釧路川と十勝川では、それぞれ、水深1.8-2.4 m, 2.4-3.0 mの階級で80%以上となった。また、沙流川では水深1.2-1.8 m, その他の河川では0.6-1.2 mの階級で80%以上を示した。底層流速における産着卵密度の累積割合(Fig. 11B)は、各河川で80%に達する階級(0.3-0.6 m/sec)が一致した。特に、鷓川, 十勝川は、各河川の中で最も多い5つの階級を有したが、80%に達する階級は、その他の河川と同じである。FI(底質の粒度組成)における産着卵密度の累積割合(Fig. 11C)は、水深と同様に、各河川で80%に達する階級が相違した。沙流川は、各河川の中で最も多い16の階級を有したが、80%に達する階級が2-3であり、比較的粒径の小さい成分が優占する底質で産着卵密度が高かった。また、十勝川, 阿寒川, 新釧路川では、80%に達する階級が1-2であった。茶路川は、80%に達する階級が6-7であり、比較的粒径の大きい底質で産着卵密度が高かった。なお、各河川におけるFIの階級が示す平均的な粒度組成は、Fig. 12に示すとおりである。

次に、各階級間における平均産着卵密度の差を統計学的に検定した。その結果は、Table 3に示すように、水深では鷓川, 沙流川, 茶路川の階級間に有意な差が認められ(ともに $P < 0.05$)、各河川とも水深の深い階級で産着卵密度が高かった。底層流速では鷓川, 阿寒川の階級間に有意な差が認められ($P < 0.05$)、各河川とも底層流速0.3-0.6 m/secの階級で産着卵密度が高かった。底質のFIでは鷓川, 沙流川で有意な差が認められ(ともに $P < 0.05$)、鷓川では0-1, 沙流川では0-1, 1-2の階級で産着卵密度が高かった。上記の解析において、物理環境要因のうち2つ以上に有意な差

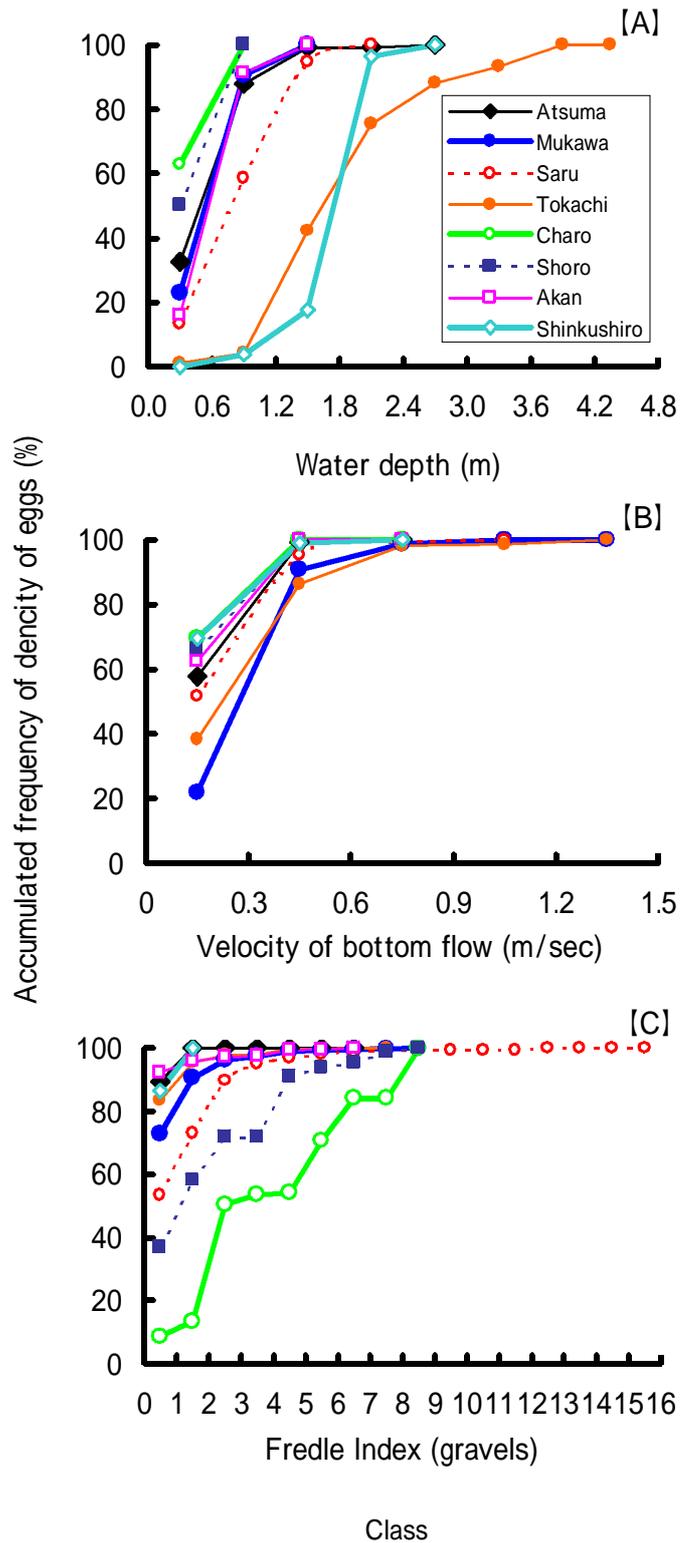


Fig. 11. Cumulative frequency of the density of eggs in relation to three physical environmental variables (water depth, velocity of bottom flow, and Fredle Index) in eight rivers.

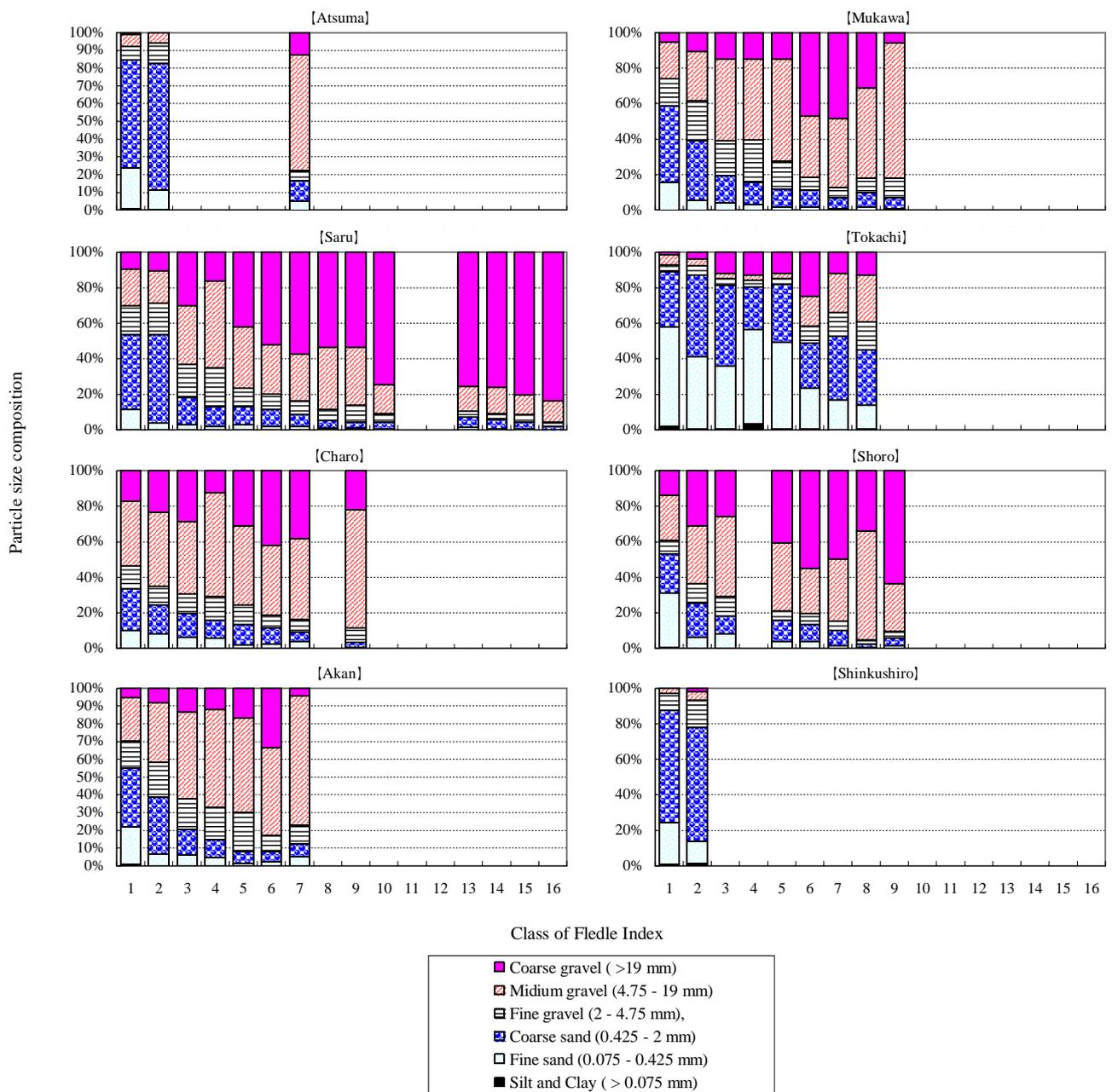


Fig. 12. Particle size composition for Class of Fledle Index in eight rivers. Particle size composition is examined by means of all survey points.

が認められた鵜川と沙流川について，アイテムである水深，底層流速，FI，河口からの距離，横断位置が外的基準の産着卵密度に与える影響を数量化 類により解析した (Table 4)。鵜川における要因選択基準 Ru は，5アイテム全てを組み合わせた場合に最大値の0.124を示した。この組み合わせによるアイテムレンジは，底層流速が最も高い値を示し (0.20)，次いで，FI (0.16)，河口からの距離 (0.14)，水深 (0.07)，横断位置 (0.07)の順となり，鵜川における産着卵密度の変動は，5アイテムの中で底層流速に依存する傾向を示した。カテゴリーの係数をみると，水深では1.2-1.8 m，底層流速では0.3-0.6 m/sec，底質のFI では0-1で最も高い値を示した。しかし，外的基準とアイテムの相関関係の強さを示す重相関係数 r は0.49であり，決定係数は0.24となった。従って，今回の解析によって Ru が最も高かったアイテムの組み合わせでは，鵜川における産着卵密度の変動を24%しか説明できない。同様に，沙流川における要因選択基準 Ru は，水深，FI，横断位置の3アイテムを組み合わせた場合に最大値の0.136を示した。この組み合わせによるアイテムレンジは，FI (0.29)，次いで，水深 (0.19)，横断位置 (0.10)の順となり，沙流川における産着卵密度の変動は，5アイテムの中で底質に依存する傾向を示した。カテゴリーの係数をみると，水深は1.2-1.8 m，FI は0-1で最も高い値を示し，階級別における平均産着卵密度の検定結果と一致した。しかし，重相関係数 r は0.50であり，決定係数は0.25となった。従って，今回の解析によって Ru が最も高かったアイテムの組み合わせでは，鵜川と同様に沙流川における産着卵密度の変動を25%しか説明できなかった。なお，前述までの産着卵分布域，河川勾配，平均産着卵数，産卵場所の物理環境条件は，Table 5にまとめた。

Table 3. Median of density of spawning eggs in each class of water depth, velocity of bottom flow, and Fledle Index (glavels).

River Name	Class of water depth								Statistical analysis	
	<0.6	<1.2	<1.8	<2.4	<3.0	<3.6	<4.2	<4.8		
Atsuma (n)	71.6 (45)	69.4 (78)	68.3 (16)	- (0)	- (1)					b
Mukawa (n)	73.1 (50)	96.8* (112)	99.6* (19)							b c
Saru (n)	69.4 (49)	87.7 (92)	95.5* (25)	- (2)						b
Tokachi (n)	92.5 (24)	111.1 (43)	143.2 (76)	139.6 (65)	123.8 (33)	132.2 (16)	- (5)	- (2)		b
Charo (n)	19.4 (34)	30.6* (8)								a
Shoro (n)	19.0 (25)	25.2 (17)								a
Akan (n)	51.4 (32)	63.6 (84)	- (4)							a
Shinkushiro (n)	- (3)	- (3)	55.6 (44)	68.0 (57)	49.4 (19)					b

River Name	Class of velocity of bottom flow					Statistical analysis
	<0.3	<0.6	<0.9	<1.2	<1.5	
Atsuma (n)	75.0 (77)	63.7 (62)	- (1)			a
Mukawa (n)	84.8 (43)	102.4* (91)	74.8 (35)	52.8 (10)	- (1)	b c
Saru (n)	86.3 (68)	83.1 (81)	68.5 (16)	- (3)		b
Tokachi (n)	132.4 (108)	131.7 (104)	127.2 (43)	120.7 (6)	- (1)	b
Charo (n)	22.6 (22)	16.6 (17)	- (3)			a
Shoro (n)	21.1 (26)	22.2 (16)				a
Akan (n)	53.7 (75)	68.5* (42)				a
Shinkushiro (n)	65.4 (76)	59.3 (49)	- (1)			a

River Name	Class of Fredle index (gravels)																Statistical analysis
	<1	<2	<3	<4	<5	<6	<7	<8	<9	<10	<11	<12	<13	<14	<15	<16	
Atsuma (n)	69.6 (120)	72.4 (19)					- (1)										a
Mukawa (n)	95.6* (91)	81.7 (33)	63.6 (36)	60.7 (8)	- (3)	- (3)	- (2)	- (3)	- (1)								b c
Saru (n)	102.7* (45)	100.5* (21)	88.0 (28)	74.4 (10)	60.4 (10)	48.4 (24)	65.1 (9)	64.1 (8)	39.1 (6)	- (2)	- (0)	- (0)	- (2)	- (1)	- (1)	- (1)	b c
Tokachi (n)	131.3 (217)	127.8 (27)	121.3 (8)	82.0 (6)	- (1)	- (1)	- (2)	- (2)									b
Charo (n)	18.8 (6)	- (5)	20.0 (14)	- (3)	- (2)	- (5)	- (5)	- (0)	- (2)								a
Shoro (n)	14.6 (17)	18.0 (6)	13.0 (6)	- (0)	- (4)	- (4)	- (2)	- (1)	- (2)								b
Akan (n)	61.6 (75)	70.1 (13)	45.1 (21)	44.1 (7)	- (2)	- (1)	- (1)										b
Shinkushiro (n)	61.4 (113)	81.8 (13)															a

a: Mann-Whitney *U* test b: Kruskal-Wallis test c: Scheffe test
 *: Significant difference ($P < 0.05$) -: Statistical analysis was not performed when *n* was five or less.

Table 4. Statistics of quantification analysis for density of spawning eggs of water depth (D), velocity of bottom flow (V), Fledle Index (FI), traverse point (TP), distance from mouth of each river (DM), of physical environmental variables in each river.

Mukawa River

No.	Item range (X1-X5)					<i>Ru</i>	<i>R</i>	<i>P</i>
	D	V	FI	TP	D.M			
1	0.07	0.20	0.16	0.07	0.14	0.124	0.491	<0.01
2	0.08	0.22	0.16	-	0.14	0.118	0.477	<0.01
3	-	0.21	0.17	-	0.13	0.118	0.456	<0.01
4	-	0.20	-	0.09	0.13	0.099	0.415	<0.01
5	-	0.22	0.17	-	-	0.078	0.390	<0.01

Category value ; Combination item of No.1 (<i>Ru</i> max)									
D		V		FI		TP		DM	
<0.60	-0.072	<0.30	0.128	<1	0.163	Shore side	-0.068	Upstream	-0.138
<1.20	-0.012	<0.60	0.197	<2	0.127	Middle	0	Middle	0.001
<1.80	0	<0.90	0.075	<3	0.023			Downstream	0
		<1.10	0	<4	0				

Saru River

No.	Item range (X1-X5)					<i>Ru</i>	<i>R</i>	<i>P</i>
	D	V	FI	TP	DM			
1	0.18	0.09	0.26	0.11	0.07	0.129	0.525	<0.01
2	0.20	0.09	0.28	0.11	-	0.124	0.512	<0.01
3	0.19	-	0.29	0.10	-	0.136	0.502	<0.01
4	0.20	0.07	0.29	-	-	0.096	0.478	<0.01
5	0.19	-	0.29	-	-	0.113	0.472	<0.01

Category value ; Combination item of No.3 (<i>Ru</i> max)									
D		FI			TP				
<0.60	0	<1	0.289		Shore side	-0.102			
<1.20	0.058	<2	0.241		Middle	0			
<1.80	0.191	<3	0.218						
		<4	0.133						
		<5	0.112						
		<6	0.045						
		<7	0.057						
		<8	0						

Ru: Influence level index, *R*: Multiple correlation coefficient, *P*: Significant difference.

Table. 5. Distance from mouth of a river, gradient, number of spawned eggs, water depth, velocity of bottom flow, Fredle Index (gravels) for shishamo smelt spawning area.

River name	Distance from mouth of a river km	Gradient 1 / n	Number of spawned eggs n / m^2	Range of value environmental elements		
				Water depth m	Velocity of bottom flow m / sec	Fledle Index (gravels)
Atsuma	2.0 - 10.0	1000	0 - 2,574	< 1.8	< 0.9	< 7
Mukawa	0.8 - 8.5	1200	56 - 10,464	< 1.8 (0.6-1.8)	< 1.5 (<0.6)	< 9 (< 1)
Saru	0.5 - 5.5	600	151 - 11,555	< 1.8 (1.2-1.8)	< 1.2	< 16 (< 2)
Tokachi	5.0 - 16.0	2300	9 - 461	< 4.8	< 1.5	< 8
Charo	0.5 - 4.0	1000	7 - 4,607	< 1.2 (0.6-1.2)	< 0.9	< 9
Shoro	0.5 - 5.0	600	14 - 9,008	< 1.2	< 0.6	< 9
Akan	1.0 - 8.0	800	101 - 462	< 1.2	< 0.6 (<0.6)	< 7
Shinkushiro	1.0 - 15.0	2500	783 - 300,066	< 3.0	< 0.9	< 2

Parenttheses indicate class of high spawned egg density (significant difference $P < 0.05$).

3. 考 察

1) 産着卵の分布と密度

本研究では，8調査河川を対象として4年から22年にわたる産着卵調査の結果を解析した。その結果，各河川におけるシシャモの産着卵分布域は，厚真川 KP 2.0-10.0 km ， 鶴川 KP 0.80-8.5 km ， 沙流川 KP 0.5-5.5 km ， 十勝川 KP 5.0-16.0 km ， 茶路川 KP 0.5-4.0 km ， 庶路川 KP 0.5-5.0 km ， 阿寒川 KP 1.0-8.0 km ， 新釧路川 KP 1.0-15.0 km であることが明確になった。本研究の結果から産着卵の分布域が広い河川を特定すると，太平洋側の西部では厚真川(延長8.0 km)，鶴川(延長7.7 km)，東部では十勝川(延長11.0 km)，新釧路川(延長14.0 km)であることが明らかとなった。産着卵分布域が規定される要因を考慮すると，尾身(1978a)は，新釧路川において遡上成魚が多いときは産卵場が上流に広がると報告している。本研究では，遡上成魚数の調査を実施していないため，全ての河川でこれらの

関係を明らかにすることはできない。しかし，鷓川における成魚遡上数（北海道立水産孵化場 2006）と産卵域の上限距離，および主要産卵場所の位置の関係を解析した。その結果，成魚の遡上数が多いと，主要産卵場所の位置も上流側へ移動するという正の相関が得られ，産着卵分布域の上限距離も上流側へ移動する傾向を示しており，この結果は尾身(1978a)の考察と一致した。また，物理環境からみると，各河川における産着卵分布域の上限距離と河川勾配の間には有意な負の相関が認められた。水理学における Manning の式は，水深および河床の粗度係数(流れの抵抗値)が一定の場合，河川勾配が急になると，流速が増加することを示していることから(社団法人土木学会 1999a)，急勾配河川は，緩勾配河川より平均流速が速いと考えられる。シシャモの成魚は，最大でも 1 m/sec 程度の遊泳力しかなく(北海道立水産孵化場 1978a)，さらに産卵時に特異な姿勢を保つことが知られている(岡田ら 1976)。シシャモと同じ河川下流域の砂礫底が産卵域であるキュウリウオは(Yanagawa 1978；井口 1997)，河川勾配が緩くなると，成魚の分布が上流側へ広がることが示唆されている(佐川ら 2002b)。従って，緩勾配河川は，急勾配河川より平均流速が遅いため，シシャモの遡上距離は長くなり，産着卵分布域も広がっていると考えられる。以上のことから，シシャモにおける産卵域の上限は，河川工作物の位置等によっても決定されるが，遡上障害のない河川では，成魚遡上数および河川勾配が大きく関係していると考えられる。次に，各河川における経年的な平均産着卵密度の差を統計学的に解析した結果，西部では鷓川，沙流川，東部では新釧路川で有意に高かった。また，1968年以降におけるシシャモの生産量は，西部海域では鷓川地区，門別地区，東部海域では釧路地区が経年的に高い値 (Fig. 2)を

示す傾向にあった。これら各河川における産着卵の分布域(延長距離), 平均産着卵密度, 産卵期の沿岸漁獲量を考慮すると, 西部海域では鷓川および沙流川が, 東部海域では新釧路川が特に重要な再生産河川であると考えられた。

2) 産着卵密度と物理環境要因の関係

シシャモの遡上河川における産着卵数と物理環境条件との関係が報告されたのは, 1959年から1960年にかけて沙流川と十勝川で実施された調査結果が最初であり(伊藤 1964), その後, 新釧路川(尾身 1978a), ポンワルイ川(佐川ら 2002a), 遊楽部川(北海道立水産孵化場 2004)においても調査結果が報告されている。しかし, シシャモの産卵場所と物理環境条件に関する知見は乏しく, さらに, これまでの解析結果は, 短期的な調査結果に基づいた単一河川における産着卵数と各物理環境要因との関係を論じたものであった。本研究では, 8産卵河川における長期的な観測結果を集積し, それぞれの河川における水深, 底層流速, 底質の特性と, これらに対するシシャモの産卵場所選好性を考察した。底層流速において産着卵密度の累積割合が多い階級は, 各河川とも類似しており, これらを合わせると0.6 m/sec 未満の範囲であった。3つの物理環境要因の中で底層流速の範囲が唯一狭かったことは興味深い。シシャモが産卵する際に雄が魚体を弓状にそらして雌を抱え込み(岡田ら 1975), 雄の尻びれを雌の排卵孔に巻き込んで受精することから(岡田ら 1976), 低流速の条件でなければ, その産卵姿勢を整えにくいためと考えられた。なお, 遊楽部川での産着卵は, 約0.9 m/sec の流速の場所で採集されているが(北海道立水産孵化場 2004), この流速は河川の表層値である。シシャ

モが産卵する河床直上では，流水と礫の間に摩擦抵抗が生じるため(社団法人土木学会 1999a)，遊楽部川における産卵場所の底層流速は計測値より遅かったと推察される。

底質の FI において産着卵密度の累積割合の多い階級は，各河川で相違する傾向にあった。新釧路川，鷓川，沙流川は，産着卵の分布域，密度，沿岸での生産量が高い値を示す河川であるにも関わらず，産着卵密度における階級ごとの累積曲線は異なる勾配を示した。しかし，各河川の中で最も階級数の多い沙流川の産着卵密度は，0-1の階級で最も高い値を示し，その階級に属する地点の平均粒度組成は，粗砂成分(42.5%)が最も高い値を示した。このことは，底質の選好性が大きい河川の場合，粗砂成分を主体とした比較的粒径の小さい成分により構成される底質で産着卵密度が高くなることを示唆している。新釧路川における底質の FI は，0-2の階級により占められているため，シシャモの産卵にとって適性な底質が広く分布していると推察された。底質の粒径に関して，伊藤(1964)は，シシャモ卵が付着していた砂の大きさは，沙流川では0.5-5.0 mm，十勝川では0.3-2.0 mm と報告している。尾身(1978a)は，新釧路川の底質はどの地点でも産卵に適しており，その粒径は0.25-2 mm であったと報告している。粒径の結果は，いずれも本研究における粗砂成分(粒径0.425-2 mm)を中心としたものと一致していたことから，粗砂は産卵場所の底質を構成する材料として重要な成分であると考えられた。一方，茶路川，庶路川では，その他の河川と比較して，大きい粒径の底質が分布している。遊楽部川における産卵場所の底質についても粒径4.8-75 mmの礫が主体となっていた(北海道立水産孵化場 2004)。遊楽部川における底層流速は明らかではないが，茶路川および庶路川における産着卵密度

は、底層流速0.6 m/sec 以下の階級で80%以上となっていたことから、シシャモは底層流速の条件が適性であれば、このような底質にも対応し、産卵できるものと推察された。

水深において産着卵密度の累積割合の多い階級は、各河川で相違し、範囲も大きい。茶路川を除くと0.6 m 以上となった。鳥類など陸上の捕食者からの攻撃も考慮すると、0.6 m 未満の浅い水深帯はシシャモの産卵域として適さないことが推察された。また、産着卵は水深の深い方に分布することにより、水位の低下や結氷による減耗を有利に回避することも考えられた。なお、佐川ら(2002a)は、ポンワルイ川(水面幅2-4 m, 水深0.02-0.46 m)で受精卵が確認された水深を0.02-0.22 m であったと報告しており、本調査結果と異なっていた。小規模河川であるポンワルイ川で受精卵が確認された地点は、確認されなかった地点よりも流速が遅く、底質の粒径が小さかったことから、水深より流速と底質の条件が産着卵の分布に大きく影響したことが考えられる。一方、本調査の対象は、ポンワルイ川より規模が大きい河川である。流速と底質の条件が比較的均一な厚真川および新釧路川では、水深 0.6 m 未満における産着卵密度の出現割合が0.1-32.5%となり、両河川とも水深の浅い地点で産着卵密度の出現割合が低い値を示した。従って、シシャモは、水深の浅い地点でも産卵を行うことが可能であるが、産卵に適した流速、底質が一様に分布していれば、水深の浅い地点より深い地点を産卵場所として選好すると推察された。

次に、各階級間における平均産着卵密度の差を明らかにするために、統計学的な検定を行った結果(Table 3)、各河川で特に重要な物理環境条件が明確になり、鷓川では水深0.6-1.8 m、底層流速0.3-0.6 m/sec、底質の

FI 0-1, 沙流川では水深1.2-1.8 m, FI 0-2, 茶路川では水深0.6-1.2 m, 阿寒川では底層流速0.3-0.6 m/sec となった。上記の解析において, 物理環境要因のうち2つ以上に有意な差が認められた鷓川と沙流川については, 産着卵密度の変動要因を特定するために, アイテムである水深, 底層流速, FI, 河口からの距離, 横断位置が外的基準の産着卵密度に与える影響を数量化 類により解析した(Table 4)。その結果, 産着卵密度の増減は, 各アイテムにより25%程度しか説明できなかったが, 鷓川では底層流速, 沙流川では底質のFI と有意な関係を示し, 階級別における平均産着卵密度の検定結果と一致した。

以上のことから, シシャモの産着卵密度は, 各河川とも底層流速が0.6 m/sec 未満の場所で高くなることが明らかとなった。また, これ以上の底層流速の場所では, 産着卵密度が低い値を示すという共通点が認められた。底質に関しては, 庶路川および茶路川を除くと, 粗砂主体(F.I. 2以下)の場所で産着卵密度が高い値を示す傾向がみられた。産着卵の密度が高い場所の水深は, 各河川で大きく異なっており, その範囲も広がったが, 茶路川を除くと, 水深0.6 m 以深となる傾向を示した。

第3章 成魚の産卵行動および産着卵の生残に及ぼす河川流速の影響

第2章の解析結果から，産着卵密度の高い地点の水深は各河川で大きく異なっており，その範囲も広がった(0.6-3.0 m)。しかし，底層流速は各河川とも0.6 m/sec 未満の場所で産着卵密度の累積割合が80%以上となり，これ以上の底層流速の場所では低い値を示すという共通点が認められた。流速と大きく関係する底質に関しては，庶路川および茶路川を除くと，産着卵密度は粗砂(粒径0.425-2 mm；社団法人地盤工学会 1999)を主体として構成される場所で高い値を示した。なぜ，各河川における産着卵密度は流速に影響を受けて増減するのであろうか。シシャモの成魚は，最大でも1 m/sec 程度の遊泳力しかなく(北海道立水産孵化場 1978a)，さらに産卵時に特異な姿勢を保つことが知られている(岡田ら 1976)。シシャモと同様の粘着卵を有するアユでは，底層流速が速いと，産着卵が剥離してしまうと報告されている(石田・大島 1959)。従って，流速の速い場所は，成魚が産卵場所に到達するまでの遡上経路にはならないため，あるいは成魚が産卵姿勢を整えることができないため，産卵場所として選好されていないかを検証する必要がある。また，受精卵が産卵基質に付着しても流速が増加すると，アユ卵と同様に基質から剥離しやすくなることにより，産着卵密度が低下することが想定される。シシャモの産着卵が低下する要因や成魚が直接卵を産み着ける場所の条件を明らかにすることは，シシャモ産卵域の保全および修復の方法を立案するために重要である。しかし，第2章で扱ったシシャモ遡上河川における産着卵の出現地点は，成魚が直接卵を産み着けた場所であるか，あるいは卵が付着した底質の材料とともに流下して沈着した場所で

あるかを判別できない。また，シシャモの産着卵密度と物理環境に関する知見は，産着卵が分布していた場所について検討されたものであり，成魚が産卵する場所の選好性，あるいは産着卵の生残要因を明らかにした報告は，これまでにない。

本章の目的は，河川流速が成魚の遡上および産卵の行動に及ぼす影響，流速と底質が産着卵の密度と剥離に及ぼす影響を究明することである。本章では，流速に関する以下の4つの検証実験を行った；バイオテレメトリーシステムを用いた成魚の河川内行動と流速の関係(実験)，流速の変化が成魚の産卵行動に及ぼす影響(実験)，成魚における流速と底質の産卵場所選好性(実験)および流速が産着卵の剥離に与える影響(実験)。

1. 材料と方法

各実験の設定条件は，シシャモの産着卵密度と産卵場所の物理環境条件の関係を解析した8河川のうち，鵜川をモデルとして選定した。その理由は，北海道太平洋側西部の主要産卵河川であり，産卵時期および産卵場所が明らかとなっていること，底層流速，底質の階級間で平均産着卵密度に有意な差が認められており，実験での流速値，産着卵の付着基質の設定が可能となること，および供試魚の入手が可能であるためである。

1) 実験 : バイオテレメトリーシステムを用いた成魚の河川内 行動と流速の関係

a. 実験条件

供試魚の追跡範囲は、産卵域となるKP 9.0 km まで(Fig. 5)としたが、連続的な受信は産着卵密度の高い範囲 (KP 1.8-5.5 km)で行った。追跡調査は2005年11月24日から27日にかけて行った。成魚がむかわ町沿岸から鵜川河口へ遡上する日は筒井ら(2006)により予測され、鵜川 KP 0.8 km での成魚の遡上数は北海道立水産孵化場(2001)により推定され、さらに増殖事業用の成魚が鵜川漁業協同組合により採捕されている。本調査の時期は、これらの結果に基づいて遡上盛期と判断された期間を選定した。遡上行動の追跡には、水深が浅く流速の速い河川でも機能する小型の電波発信機(MCFT-3KM, 空中重量1.4 g, 水中重量0.8 g, 大きさ7.3×18 mm, 寿命5日間: 1 s 間隔発信時, コード識別可, Lotek Wireless Inc, Ontario, Canada)と、供試魚の識別(発信機の電波コード)が可能となる受信機(SRX-400 / W32, メモリー機能付, Lotek Wireless Inc), 八木アンテナにより構成されるバイオテレメトリーシステムを用いた(Fig. 13)。電波発信機は、総合通信局による電波の発信許可を受けて使用した。我が国で発信が認められる試験研究用の周波数は151.89 MHz であり、2005年の段階でMCFT-3KM は、この周波数が設定される機種の中で最も小型のものであった。供試魚は、11月20日に鵜川漁業協同組合により採捕された遡上魚のうち、比較的体サイズの大きい雄5個体(Table 6)を選定し、同漁協シシャモ孵化場に蓄養後、供試魚No. 1, 2, 3は11月23日に、No.4, 5は11月26日に電波発信機を装着した。電波発信機は、シロザケ *Oncorhynchus keta* やカラフトマス *O. gorbuscha* の成魚のような大型の個体であれば、供試魚の外部に装着することも可能である(Akita et al. 2006; Makiguchi et al. in press)。しかし、サケ・マスより小型であるシシャモは河川流水の抵抗が大きいと考え、外科的手術により腹腔内へ装着する

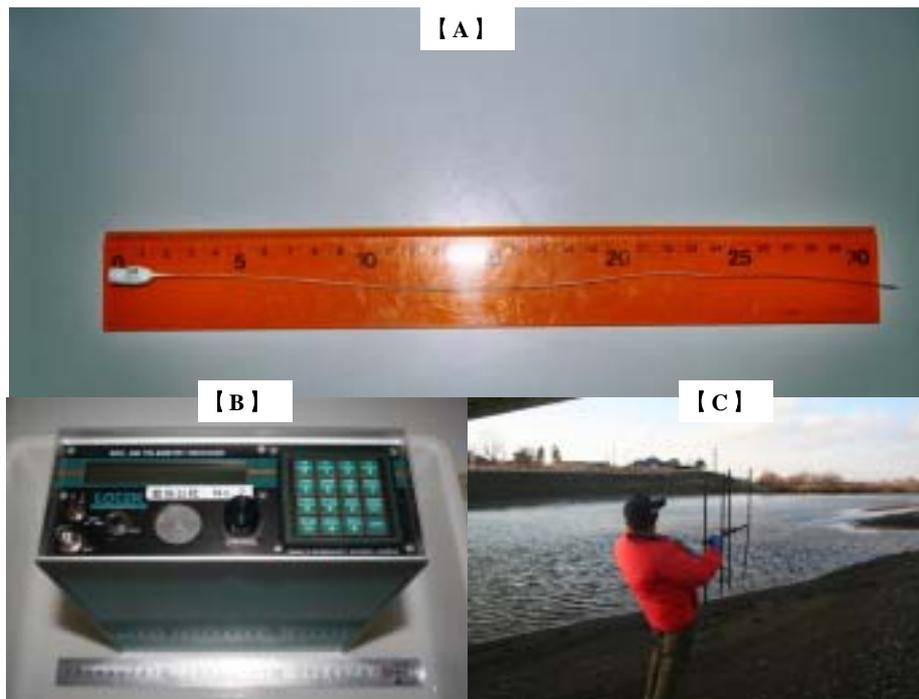


Fig. 13. Photograph of biotelemetry system used in the experiment . A: Transmitter. B: Receiver. C: Antenna.

Table 6. Body size of shishamo smelt and percentage of transmitter per body weight (BW) in the experiment .

No.	ID	FL (mm)	TL (mm)	BD (mm)	BW (g)	Attachment day	Transmitter / BW * (%)
1	31	168	180	25	44.6	11/23	3.1
2	32	165	179	28	44.1	11/23	3.2
3	33	169	182	28	47.2	11/23	3.0
4	34	163	175	29	44.5	11/25	3.1
5	35	165	176	26	40.1	11/25	3.5
Mean		166.0	178.4	27.2	44.1	-	3.2
S.D		2.45	2.88	1.64	2.55	-	0.2

FL : Fork length, TL : Total length, BD : Body depth, BW : Body weight .

* In the air condition. ID : Identification label of transmitter code.

ことにした (Fig. 14)。供試魚に雄を選定した理由は、雄は、雌と比較して、生殖腺が細く、腹腔内の空隙が大きく、発信機を挿入しやすいためである。発信機の装着は、供試魚に麻酔 (FA-100, 田辺製薬株式会社, 東京) を施し、臀鰭基部の前方左側面を切開し、腹腔内に発信機を挿入後に縫合することにより行った。発信機および手術用のメス、糸、手袋は、80%エタノールにより殺菌した。供試魚の体重に対する発信機の空中重量の割合は、最小で3.0%、最大で3.5%であった。



Fig. 14. Photographs of attachment of transmitter to shishamo smelt in the experiment .

b. 発信機装着が遊泳力に及ぼす影響

シシャモの遊泳力を観察するための実験は、11月22日に装着魚 No. E1, E2 と未装着魚 No. C1, C2 (Table 7)の計4個体を用いて行った。実験にはアクリル水槽 (Fig. 15) を使い、a 地点には返しの付いたネットを、d

Table 7. Body size of shishamo smelt with (MCFT) and without (control) transmitter, and percentage of transmitter per body weight in the experiment .

No.	Attachment of transmitter	FL (mm)	TL (mm)	BD (mm)	BW (g)	Transmitter / BW * (%)
E1	MCFT	164	172	27	40.1	3.5
C1	Control	169	175	28	40.2	-
E2	MCFT	170	177	27	43.0	3.3
C2	Control	169	177	28	43.4	-

FL : Fork length, TL : Total length, BD : Body depth, BW : Body weight .

* In the air condition.

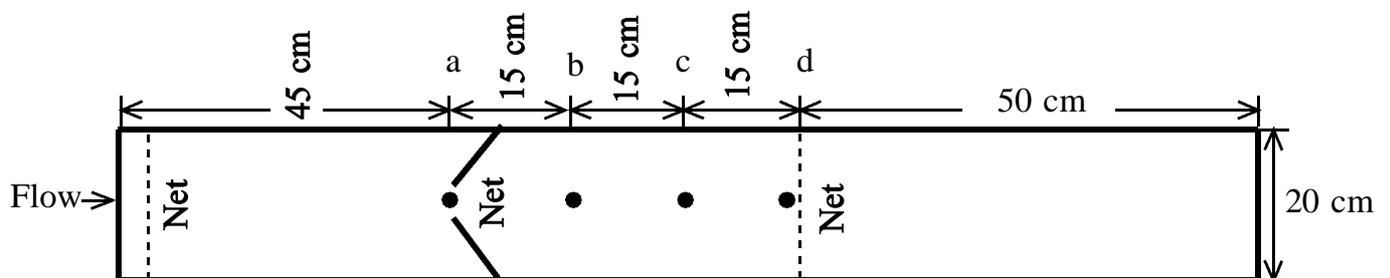


Fig. 15. Schematic illustration of experiment water tank using influence of transmitter attachment on shishamo smelt in the experiment . a: Point of set up water velocity and rush swimming of shishamo smelt. b-d: Normal position of cruise swimming.

地点には仕切のネットを配置した。今回の実験では、給水量を調節することにより、a 地点での流速を0.5 m/sec、0.9 m/sec の2段階に設定した。シシャモの成魚は強い走流性を示すことから(北海道立水産孵化場1978a)、遊泳力の判定は、発信機の装着魚と未装着魚の各個体が b-c 地点に放流された後に、流速の速い a 地点を通過する回数を計数した。遊泳の持続性については、供試魚が a-d の間で巡航し、やがて d 地点のネットに張り付き遊泳不可能となるまでの時間を上記と同時に計測した。本実験では、この手順を設定流速ごとに2回繰り返した。なお、シシャモは雌雄別に蓄養しても1週間程度で斃死し始めること、電波発信機の寿命が短いことから、本実験では回数と時間の短縮を図った。

C. 現地調査

調査時における供試魚の位置を明らかにするために、追跡調査の前には、KP 1.8-5.5 km の高水敷の兩岸に流程0.1 m 間隔で杭を設置した。杭の位置は、北海道開発局室蘭開発建設部が鷗川の流程0.2 km ごとに設置している距離標を基準として決定した。供試魚は、放流の前日に蓄養場所から放流地点まで活魚搬送し、生け簀に収容して河川水に馴致させた。放流地点は、比較的流れの遅いKP 2.6 km の左岸側を選定した。追跡調査は、電波の受信を兩岸2方向から行い、供試魚が目標杭を通過するときの時刻を記録するとともに、受信機の電波のゲイン値により横断位置(左岸側、中央付近、右岸側)を推定した。供試魚の行動が長時間にわたり停止した場合は、その位置の上流と下流に受信機を固定配置し、その後の受信時刻をメモリー装置に記録させた。追跡調査の終了後には、供試魚が長時間定位した箇所を、流心に直行する流況の横断観測線を設

け，横断間隔2 m で水深と流速を計測した。また，追跡区間の低水路は蛇行しているので，供試魚の主な行動範囲であるKP 2.1 -6.5 km では，ゴムボートから左岸，中央，右岸の流速を簡易的に電磁流速計(ES 7603. 横河ナビテック株式会社，東京)で計測し，流心の位置を決定した。

d. 解析

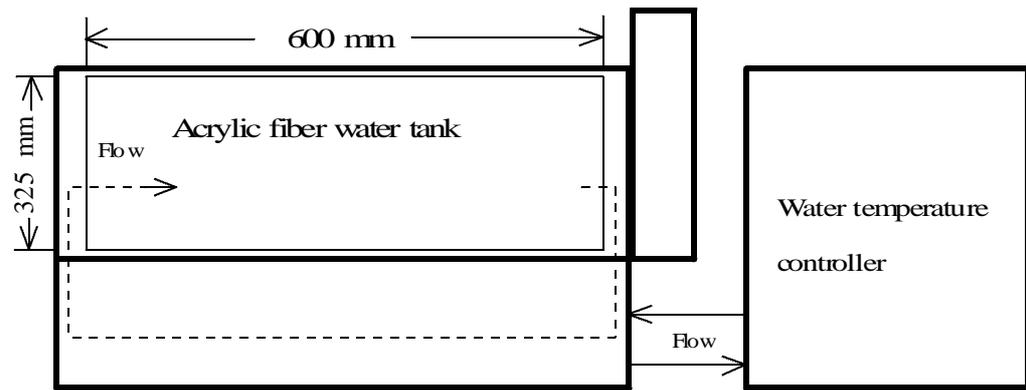
発信機装着が遊泳力に及ぼす影響は，設定流速2条件下における装着魚と未装着魚の突進回数(水槽 a 地点を通過する回数)の差を Fisher's exact probability 検定(χ^2 検定)により解析した。本実験での供試魚は，放流地点から遡上および降下する行動を示したので，解析は河川内行動(移動開始時刻，経路)，移動速度(全区間と任意区間，流況と区間速度との関係)，定位箇所の水深および流速，カバー型に関する項目としたが，供試魚の行動によって解析項目を選定した。各流況における平均速度の差については， F 検定で等分散性($P < 0.05$)が得られなかったことから，Mann-Whitney U 検定により解析した。

2) 実験 : 流速の変化が産卵行動に与える影響

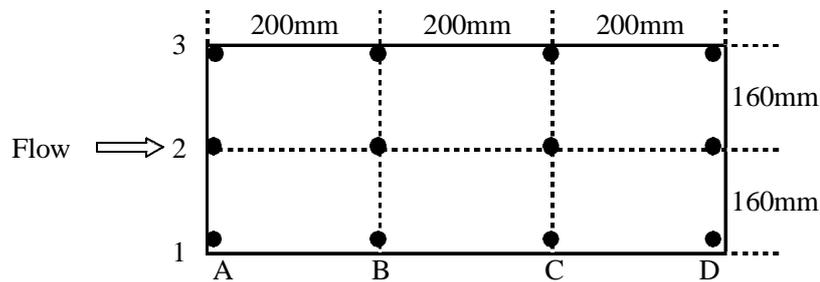
a. 実験条件

実験は，2004年11月17日から19日にかけて，独立行政法人さけ・ます資源管理センター千歳支所で行った。実験には，流速(最大1 m/sec)および水温(3-25)の制御可能な循環式水槽(横600 mm，奥行き350 mm，高さ325 mm，SOC-10. 株式会社ジャパンアクアテック，長崎)を用いた(Fig. 16)。水槽内には，シシャモの産卵河川である鶴川の瀬で採取した

[A]



[B]



[C]



Fig. 16. Schematic illustration of water tank in the experiment .

A: Diagram of the circulation type water tank from a side view.

B: Diagram of the water tank from a top view, and the measurement

points for velocity of bottom flow. C: Photograph of water tank in the experiment .

平均粒径30 mm の礫を洗淨，乾燥後に約50 mm の厚さで敷設した。流速区分は，鵜川における産卵場所の条件を反映し，底層流速(底面の直上)を低流速区(0.3 m/sec 未満)，中流速区(0.3-0.6 m/sec)，高流速区(0.6-0.9 m/sec)の3段階に設定した。水槽内における流速は，縦断方向に20 mm 間隔(4測線)，横断方向に160 mm 間隔(3測線)の測線を設け，各測線の交点で鉛直方向に300 mm 間隔(表層，中層，底層)の計36点で，電磁流速計(SF-5511，センサー部 SFT-350: 幅10mm. 東京計測株式会社，東京)を用いて30秒間の平均値を計測した。水槽の底層流速(底面から1 cm 上層の実測値)は，設定条件を満たしていた(Table 8)。水温は，岡田ら(1975)に従い，産卵に適している5 に設定し，恒常的に監視した。実験は水槽に成魚を長時間収容することになる。従って，行動の観察時には，溶存酸素量の不足，あるいは排泄物による水質の悪化が生じていないかを確認するために，溶存酸素量(DO-11P. 東亜電波工業株式会社，東京)，pH

Table 8. Flow velocity (m/sec) in water tank in the experiment

Low				Middle				High			
Measurement point	Surface	Middle	Bottom	Measurement point	Surface	Middle	Bottom	Measurement point	Surface	Middle	Bottom
A 1	0.16	0.29	0.21	A 1	0.49	0.44	0.45	A 1	0.60	0.66	0.61
2	0.21	0.24	0.27	2	0.41	0.44	0.57	2	0.62	0.71	0.71
3	0.15	0.28	0.29	3	0.27	0.31	0.59	3	0.68	0.78	0.79
B 1	0.20	0.19	0.15	B 1	0.38	0.45	0.41	B 1	0.62	0.62	0.60
2	0.21	0.23	0.28	2	0.35	0.39	0.52	2	0.63	0.69	0.74
3	0.10	0.26	0.29	3	0.25	0.38	0.57	3	0.75	0.78	0.89
C 1	0.19	0.18	0.10	C 1	0.37	0.35	0.32	C 1	0.63	0.54	0.69
2	0.19	0.25	0.26	2	0.36	0.42	0.59	2	0.61	0.68	0.77
3	0.09	0.24	0.29	3	0.18	0.46	0.55	3	0.72	0.75	0.75
D 1	0.29	0.29	0.29	D 1	0.53	0.50	0.45	D 1	0.70	0.64	0.68
2	0.18	0.27	0.26	2	0.59	0.56	0.48	2	0.66	0.65	0.64
3	0.11	0.29	0.29	3	0.31	0.47	0.56	3	0.69	0.71	0.76
Mean	0.17	0.25	0.25	Mean	0.37	0.43	0.51	Mean	0.66	0.68	0.72
Min.	0.09	0.18	0.10	Min.	0.18	0.31	0.32	Min.	0.60	0.54	0.60
Max.	0.29	0.29	0.29	Max.	0.59	0.56	0.59	Max.	0.75	0.78	0.89

Measurement point A, B, C, D : Vertical line, measurement point 1, 2, 3: Traversal line

Low: Water velocity less than 0.3 m/sec.

Middle: Water velocity from 0.3 to 0.6 m/sec.

High: Water velocity exceeded 0.6 m/sec.

(TPX90-Si. 株式会社東興化学研究所，東京)，および NH_4^+ (パックテストアンモニウム. 株式会社共立理化学研究所，東京)を2時間ごとに測定した。本実験は，各流速区に対して基本的に各1回(低流速区，中流速区，高流速区)行った。なお，各流速条件下でシシャモが産卵可能であるかを観察することが今回の実験の目的であるため，産卵が確認された流速区では実験を繰り返さなかった。1回目の実験で産卵が確認できなかった高流速区については，産卵が本当に不可能であることを再確認するための同実験を再度行った。シシャモは，日没から日の出にかけて産卵を行うことが知られているため(北海道立水産孵化場 1978b)，各実験の時間帯は20時30分から翌日の8時30分までの12時間とした。なお，短時間のうちに供試魚が遊泳不能となった高流速区では，供試魚と水を取り替えた後に，産卵が活発化する真夜中(北海道立水産孵化場 1978b)から再実験(2回目)を実施した。供試魚は，2004年11月16日に鶴川で採捕後，実験室に移送した雌105個体，雄42個体で，供試水を掛け流した水槽(横1 m × 奥行き1 m × 高さ1 m)で24時間以上馴致した。各実験には雄5個体，雌5個体の計10個体を供し(Table 9)，その産卵行動を，水槽外に設置したデジタルビデオカメラにより撮影した。水槽には，供試魚の行動が撮影可能な間接照明(観察窓前面の照度30 lux)を施した。なお，ビデオテープの交換とDO 等の測定は，人影が産卵行動に影響を及ぼさないように観察窓のない水槽背面方向から行った。

b. 解析方法

シシャモの産卵行動および産卵回数は，録画したビデオの映像により確認を行った。岡田ら(1976)に従い，雄と雌が対になり，雄の臀鰭が雌

の排卵孔に巻きつき，両者の体が振動したときを産卵と判定した。供試魚の成熟度合いを明らかにするために，雌雄各20個体を無作為抽出し，生殖腺指数 *GSI*（生殖腺重量/体重 × 100）を求めた。供試魚は，実験後に尾叉長と体重を測定し，各流速区における尾叉長の均一性を統計的に検定するために，Bartlett 検定で等分散性の有無を確認した後，Kruskal-Wallis 検定により解析した。各流速区における産卵回数の差は，Goodness of fit 検定（ χ^2 検定）により解析した。産卵時にみられる雄と雌の上流への併走の距離は，前進開始から終了までの直線区間を水槽の側壁に付設した標尺により目測したが，併走中に水槽前面の網に到達したものは計測から除いた。各流速区における平均併走距離の差は，*F* 検定で等分散性の有無を確認し，Mann-Whitney *U* 検定により解析した。

Table 9. Fork length and body weight of shishamo smelt in the experiment .

Sex	Bottom flow	FL (mm)		BW (g)	
		Mean *	S.D	Mean	S.D
Female	Low	135.2	5.26	22.0	7.64
	Middle	135.6	12.46	20.4	2.49
	High-1	135.4	7.84	18.0	3.61
	High-2	137.0	13.24	23.6	7.62
Male	Low	152.6	4.22	33.6	3.06
	Middle	152.2	9.63	34.9	7.84
	High-1	152.0	8.97	33.3	3.96
	High-2	153.6	4.50	33.1	4.31

* There was no statistical difference in between female and male (Kruskal-Wallis test $P > 0.05$).

Low: Water velocity less than 0.3 m/sec.

Middle: Water velocity from 0.3 to 0.6 m/sec.

High-1: Water velocity exceeded 0.6 m/sec in first experiment.

High-2: Water velocity exceeded 0.6 m/sec in second experiment.

3) 実験 : 成魚における流速と底質の産卵場所選好性

a. 実験条件

実験は、1995年11月27日から12月14日にかけて、北海道開発局室蘭開発建設部が鷓川 KP 3.40 km の左岸側高水敷(屋外)に造成したシシャモ産卵実験水路で行った。この実験水路(Fig. 17)は、幅2 m、延長37.5 m、勾配1/200であり、鷓川の河川水を直接導水している。水路内は、上流側に沈砂池と制水水路が設けられ、その下流側に5 m 間隔で実験区画1-6が配置されている。各区画には、高流速区と低流速区を設けた。高流速区は、区画の上流部5 m の両岸に木杭と石積工を設置し、水路幅を狭小させることにより流速を速めている。低流速区は、高流速区の下流側の水路で流速を減衰させている。水路内の底質材料は、次のような工程で配置した。供試魚の放流前に、水路の底面に粒径30-50 mm の礫を一様に敷設した。次に、各区画の上流部に鷓川の川砂を盛り、水路内に河川水を導水することにより、砂を流動的に堆積させた。水路内の上・下流端には魚止めの仕切網を設置した。供試魚は、11月27日に鷓川KP 0.80 km で採捕された雌雄各150個体の合計300個体であり、同日に実験水路の区画4に放流した。成魚の産卵場所選好性を明らかにするための産着卵および水深、流速、底質の調査は、雌の斃死個体が全体の9割程度確認され、ほとんどの供試魚の産卵が終了したと推定された12月1日に実施した。また、11月27日から12月1日における水路内の水は濁りを伴っており、調査時に産着卵が出現した地点は、供試魚が直接産卵した場所であるかを目視により観察することが不可能であった。12月1日以降についても水路の水深が徐々に変化していたことから、産着卵が出現した地点は、産着卵が流れに乗って下流側に沈着したところであれば、その後も

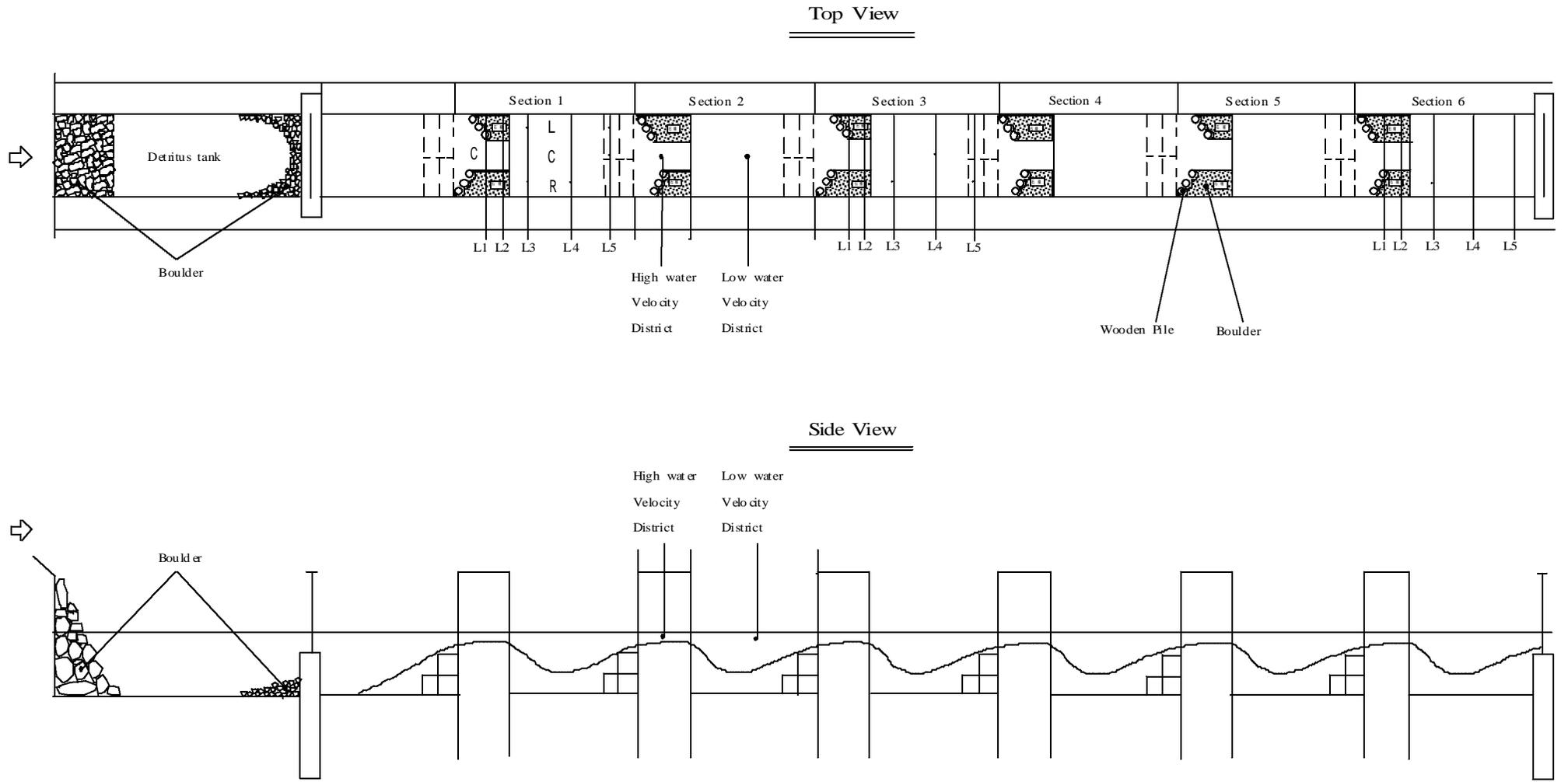


Fig. 17. Schematic illustration of spawning ground channel in the experiment .

流下し続ける可能性が高いと考えられる。従って、産卵基質の流下に伴う産着卵の移行状況を検証するために、12月14日に再び同じ項目の調査を実施した。各調査地点は、区画1-6の中で上・下流端および中流にあたる区画1, 3, 6を対象として、各区画の高流速区2地点(2横断; L1-2), 低流速区9地点(3横断; L3-5)を設定した。産着卵の採集方法は第2章のとおりであるが、本実験では遡上河川での調査より、さらに微細スケールでの産着卵密度と物理環境条件の関係を把握するために、大きさ 0.01 m^2 ($0.1 \text{ m} \times 0.1 \text{ m}$) 枠のサーバーネットを用いた。水深および流速の計測方法、底質の採取と分析の方法は、第2章と同様である。

b. 解析方法

成魚における産卵場所選好性の解析は、以下のような手順で行った。水路内の水深は、最大でも 0.37 m と浅いことから、鵜川における産卵場所の水深と異なっている。従って、本解析における物理環境条件の項目は、底層流速および底質を対象とした。底層流速は、鵜川における産着卵密度の累積頻度が80%に達する 0.6 m/sec 未満をV1に、それ以外の 0.6 m/sec 以上をV2に分類した。底質は、粒度組成の値をFIに変換して、底層流速における分類方法と同様に、FI値2未満をS1に、FI値2以上をS2に分類した。人工産卵水路における物理環境条件は、底層流速と底質の条件が複合していることから、V1, V2, S1, S2の4つを組み合わせ、その地点数を計数した。そして、産卵選好性は、各条件の地点数と産着卵数の比率を Goodness of fit 検定により解析した。この解析は、水路内に設定された物理環境条件の比率と産着卵数の対応性を明らかにするものである。産着卵の移行状況は、産着卵が恒常的に流れに乗って流下し

ているとすれば，1回目より2回目の調査時に産着卵が下流側の区間に偏って分布すると考えられる。従って，産着卵の移行状況に関する解析は，各調査時における区画ごとの平均産着卵密度の差について，Bartlett 検定で等分散性の有無を確認した後，Kruskal-Wallis 検定により検定した。

4) 実験：流速が産着卵の剥離に与える影響

a. 実験条件

実験は，2004年11月18日に実験と同じ循環式水槽を用いて行い，水温と流速(3段階)は，実験と同じ条件とした。受精卵の付着基質を固定させた台(実験台)は，レンガ(縦200 mm × 横100 mm × 高さ20 mm)の上面に同じ面積のプラスチック板(厚さ2 mm)を貼り合わせ作製した。付着基質(砂礫)は，鵜川で採取後，洗浄，乾燥させたものをプラスチック板の上面に等間隔で接着剤(ボンド SU. 小西株式会社製)により固定した(Fig. 18)。なお，本実験は，受精卵が各基質から剥離するときの流速値を求めることが目的であることから，基質は移動しないよう台に固定させた。鵜川において産卵基質として利用される粗砂(0.425-2 mm；社団法人地盤工学会 1999)から粗礫(19 mm 以上；社団法人地盤工学会 1999)の範囲の中で，底質の粒径により産着卵密度の違いが生じており(新居・宮崎 1996a；新居 2001)，産着卵密度は粗砂で高く，粗礫で低い値を示している。基質の粒径は粗砂と粗礫を選定し，実験では両基質から剥離する受精卵の数を比較した。実験台は，水槽内で設定流速が得られる位置に収容した。実験の台上の各流速帯は，縦断方向に0.10 m 間隔(3測線)，横断方向に0.10 m 間隔(2測線)の計6点を設け，電磁流速計を用いて30秒間の平均値を計測し，その流速観測結果は，それぞれの設定条件を

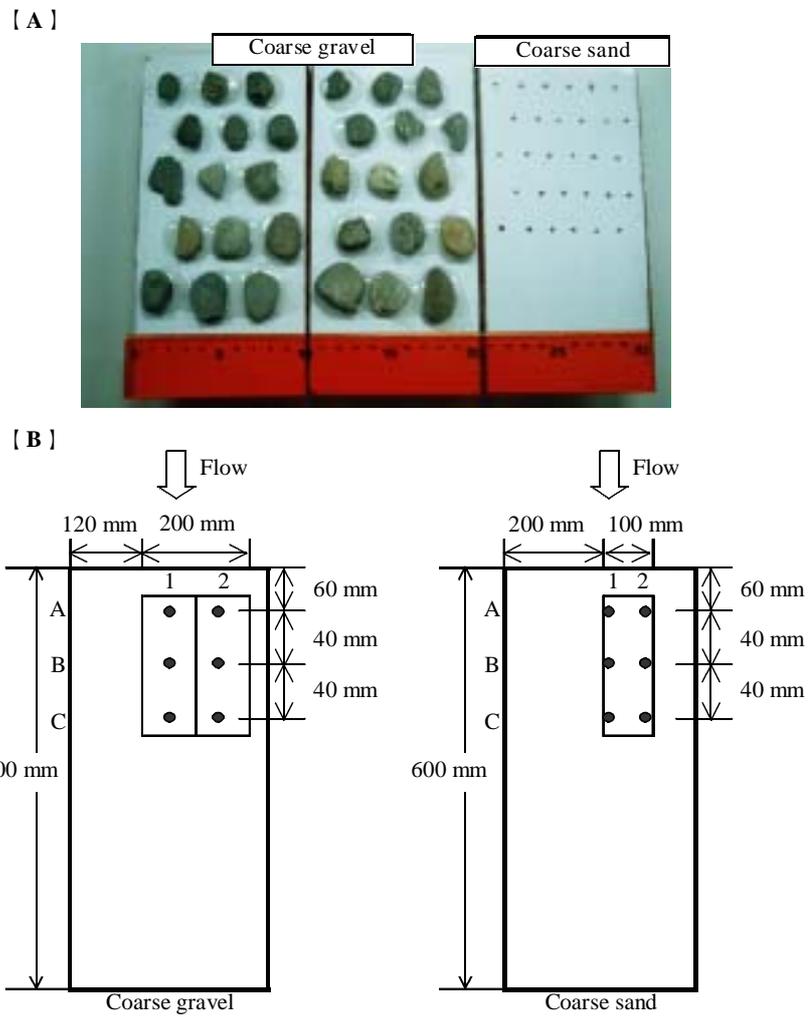


Fig. 18. Distribution pattern of substrate used in the experiment .

A: Photograph of the two types of substrate.

B: The measurement points for velocity of bottom flow.

Table 10. Flow velocity in water tank in the experiment .

Coarse gravel				Coarse sand			
Measurement point	Water velocity (m/sec)			Measurement point	Water velocity (m/sec)		
	Low	Middle	High		Low	Middle	High
A-1	0.18	0.38	0.60	A-1	0.25	0.39	0.65
A-2	0.29	0.52	0.83	A-2	0.28	0.56	0.86
B-1	0.16	0.59	0.73	B-1	0.24	0.38	0.63
B-2	0.27	0.58	0.88	B-2	0.29	0.58	0.83
C-1	0.18	0.44	0.63	C-1	0.24	0.49	0.60
C-2	0.23	0.58	0.80	C-2	0.28	0.56	0.86
Mean	0.22	0.52	0.75	Mean	0.26	0.49	0.74
Min.	0.16	0.38	0.60	Min.	0.24	0.38	0.60
Max.	0.29	0.59	0.88	Max.	0.29	0.58	0.86

Measurement point A, B, C : Vertical line, measurement point 1, 2 : Traversal line.

Low: Water velocity less than 0.3 m/sec.

Middle: Water velocity from 0.3 to 0.6 m/sec.

High: Water velocity exceeded 0.6 m/sec.

満たしていた (Table 10)。供試卵は、2004年11月16日に鵜川で採捕した成魚の雌10個体、雌10個体から採卵、採精し、北海道立水産孵化場(1990)の方法に基づき人工授精を施した。人工授精直後の供試卵は、単体での剥離状況を観察するために、各底質の基質1個に対して1粒ずつ計30粒を付着させた。付着基質の平均粒径は、粗砂区が1.5 mm、粗礫区が24.2 mmであった。実験時間は、高流速区の条件で30分間の予備実験を行い、剥離した卵数のうち累積頻度が83%に達し、その後に剥離数が低下した15分間とした。

b. 解析方法

各流速の実験は、一定時間の流速を与えた後に剥離した卵数を計数する手順を3回繰り返した。産着卵の剥離数は、各流速が Bartlett 検定により、各底質粒径が F 検定により等分散性を得た(ともに $P > 0.05$) ことと、交互作用の影響を受けなかった ($P > 0.05$) ことから、2元配置分散分析

により解析した。また，各水準間に有意な差が認められた場合は，Tukey 検定により多重比較した。

2. 結果

1) 実験：バイオテレメトリーシステムを用いた成魚の河川内 行動と流速の関係

a. 発信機の装着が遊泳力に及ぼす影響

設定流速0.5 m/sec の条件下で，発信機の装着魚は，未装着魚より突進回数が1回少なく，巡航時間が57秒から136秒短かった。設定流速0.9 m/sec の条件下で，発信機の装着魚は，未装着魚と比較して，突進回数と同じであり，巡航時間が7秒から35秒短かった(Table 11)。各設定流速条件下における装着魚と未装着魚の突進回数に有意な差は認められなかった(Fisher's exact probability 検定， $P > 0.05$)。従って，装着魚は未装着魚に比べて各設定流速での巡航時間が短い傾向を示しているが，突進泳力に大きな差はなかったと考えられる。また，蓄養中に斃死する供試魚は全

Table 11. Comparison of number of rush swimming and time in normal position between transmitter (MCFT) attached fish and control fish.

Set up water velocity (m/sec)	No.	Transmitter attachment	Number of rush swimming (<i>n</i>)	Time in normal position (sec)
0.5	E1	MCFT	2	1225
	E2		2	922
	C1	Control	3	1361
	C2		2	979
0.9	E1	MCFT	1	242
	E2		1	196
	C1	Control	1	277
	C2		1	203

くみられず，未装着魚と同様に，水槽から空中に飛び跳ねる行動も観察された。マスノスケ *O. tshawytscha* の幼魚に発信機を内部装着した実験例では，体重に対して発信機の空中重量の割合が3.3-4.2%で浮力に影響がないと報告している(Perry et al. 2001)。これらのことから，供試魚に発信機を装着した影響は大きくないと判断した。

b. 河川内行動

各供試魚における行動の解析項目をTable 12に示す。供試魚No. 1, 4, 5は午前中に放流されたが，連続的に遡上，あるいは降下し始めた時刻は，いずれも日没後となる17時09分から18時45分の間であった。一方，供試魚No. 3は，あえて日没後に放流した結果，直ちに連続的な遡上を開始した。なお，供試魚No. 2は，放流予定日である11月25日の朝に電波の発信が止まる機器不良が生じていたので，追跡調査を中止した。遡上行動を示した供試魚(No. 1, 3, 5)における遡上および降下経路を Fig. 19に示す。供試魚No. 1は，KP 2.60 km と2.68 km を除き，流心以外の場所を通過しながらKP 5.50 km までの長距離を遡上した。No. 3は，KP 2.60-4.00 km

Table 12. Analysis item of each shishamo smelt using biotelemetry in the Mukawa River.

No.	Analysis item			
	Start time of migration	Pathway	Speed	Depth, water velocity of rest points
1				
2		Transmitter out-of-order		
3				
4				
5				

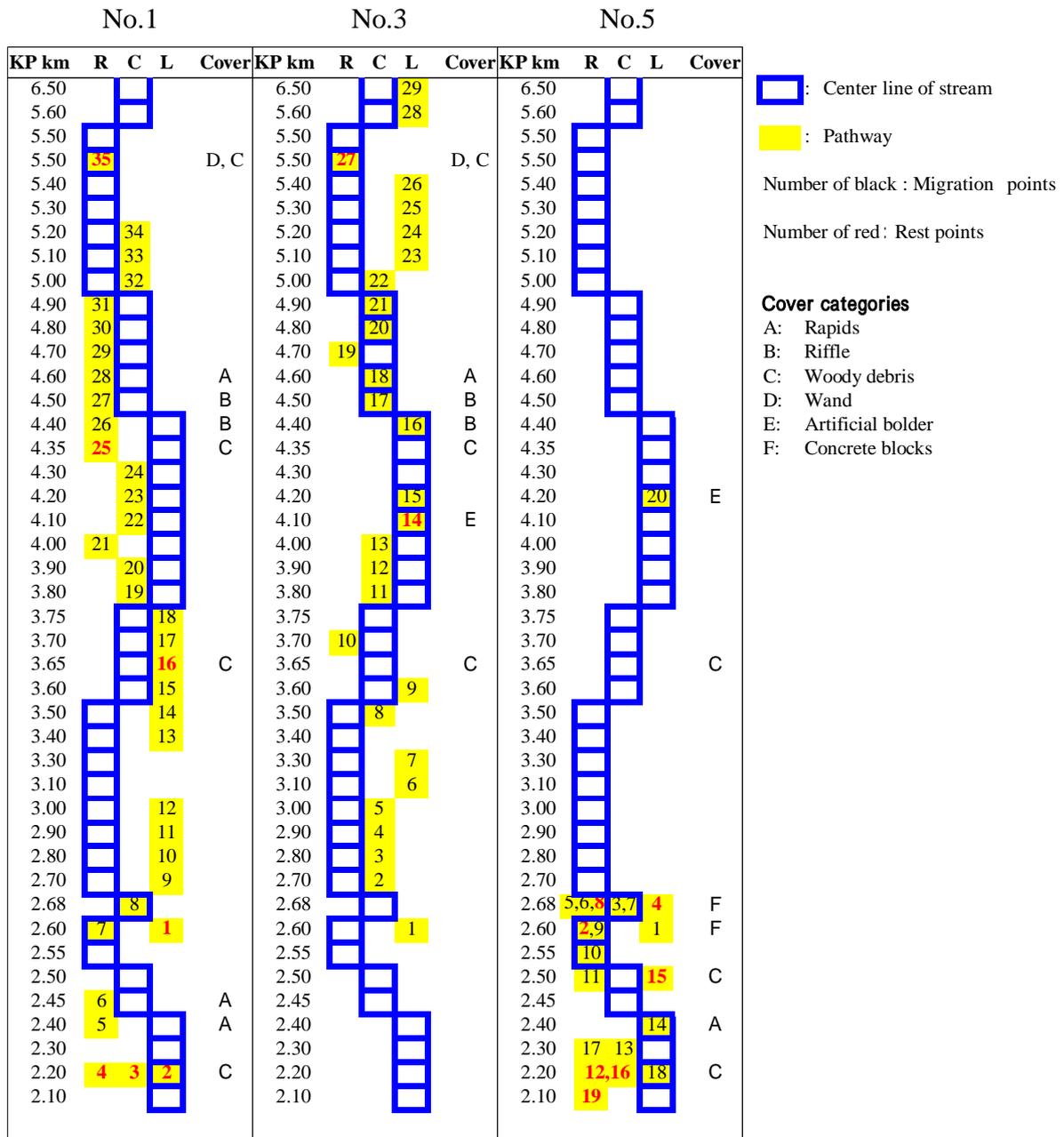


Fig. 19. Result of pathway of shishamo smelt (No. 1, 3, 5) using biotelemetry in the Mukawa River.

とKP 5.00-5.40 km の区間では，No. 1 と同様に流心以外の場所を通過したが，その途中のKP 4.10-4.90 km では流心側を通過した。No. 5は，放流後にKP 2.68 km まで遡上したものの，やがてKP 2.20 km まで降下し，KP 2.10 km からKP 2.50 km の区間で往来する行動を示した。その後 KP 2.10 km で23時49分から翌日の2時18分まで定位し続けたので，連続的な追跡調査は休止したが，11月27日の朝に調査を再開したところ6時30分にKP 4.20 km 左岸で確認された。一方，No. 4は，移動開始後にKP 0.60 km まで降下し，その後移動することはなかった。No. 4が降下した原因は不明であるが，ほとんどの雄は産卵後に斃死すると考えられており(佐々木ら 1962)，放流地点周辺で産卵した後に死体が河口付近まで流下したことも推察される。各供試魚の最終確認位置と第2章で前述した産着卵の分布(2002-2006年の鶴川)を照合すると，No. 1，3，5は比較的産着卵密度の高い地点の周辺で，No. 4 は主要産卵場所の下流側で確認された(Fig. 20)。これらのことから，シシャモは，日没後に河川内行動を生起し，流速の速い流心部を避けながら産卵場所まで遡上する傾向を示した。

C. 移動速度

連続的な追跡が可能であった供試魚No. 1，3については，行動時の距離と時間から追跡区間全体(遡上開始から到達まで)と，各区間での遡上速度(対地速度)を算出した(Table 13)。No. 1，3が連続的に遡上した距離は，それぞれ3.3 km ，3.0 km であり，遡上区間全体の移動速度はともに0.5 km/h 台で，両者の共通した区間でみても0.6 km/h 台となった。No. 1における各区間での移動速度は0.15 - 4.00 km/h の範囲にあり，KP 4.40 -

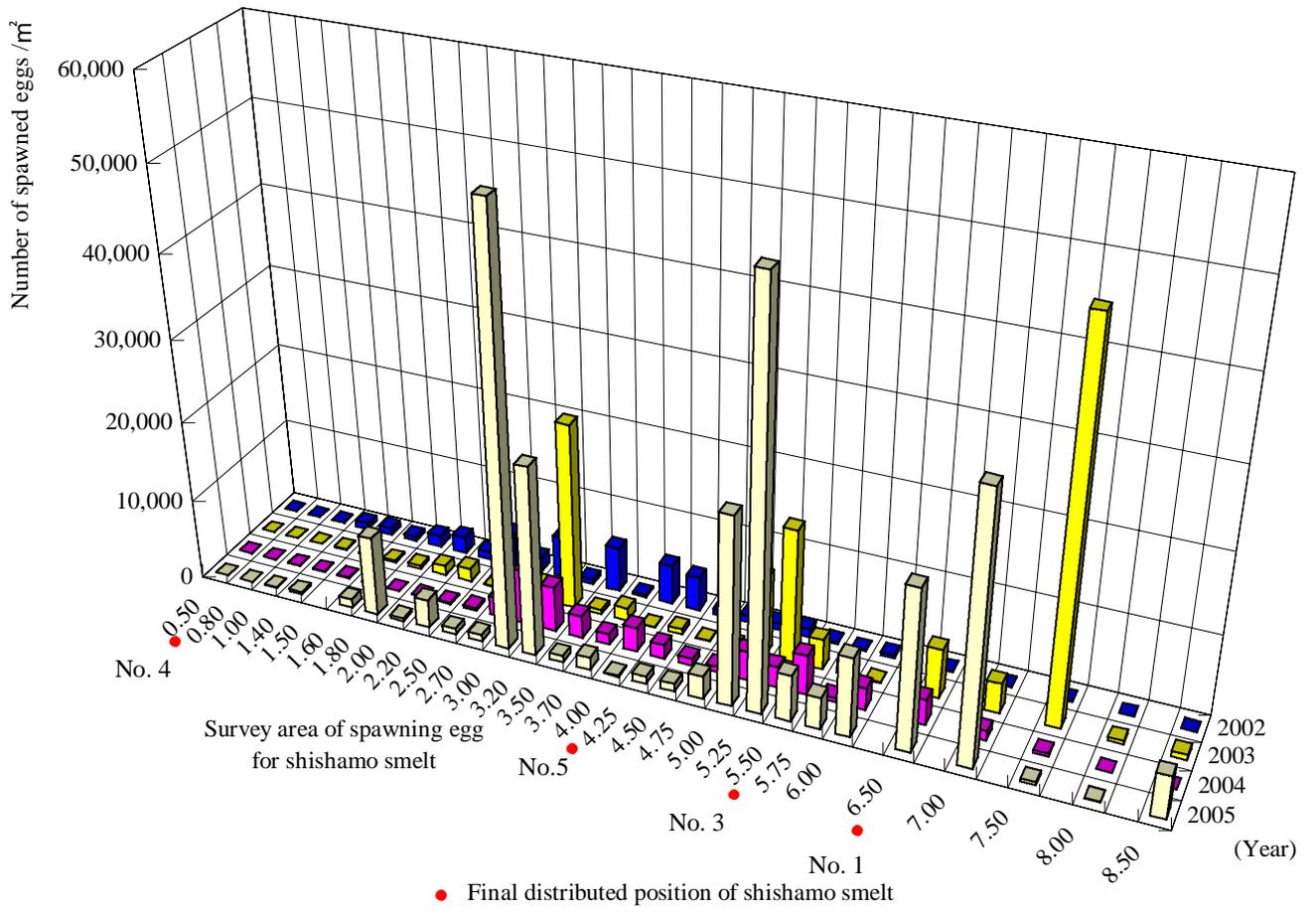


Fig. 20. Relationships between final distributed position (No. 1, 3, 4, 5) and spawned eggs distribution of shishamo smelt in the Mukawa River.

Table 13. Result of upstream migration speed of shishamo smelt in the River Mukawa .

Section	No.	KP		Speed (km/h)
		(km)		
Continual tracking	1	2.2	5.5	0.51
	3	2.6	5.6	0.53
Equal increment	1	2.6	5.5	0.60
	3	2.6	5.5	0.64

4.50 km の早瀬付近と、蛇行部の変化点で非流心部から流心部を通過して再び非流心部へ移行した地点となるKP 2.60, 2.80, 3.80, 5.00 km で遅く、直線的な河道が続き非流心部を連続的に遡上した区間にあたるKP 3.40 km で最も速くなっていた(Fig. 21)。No. 3 の移動速度は0.29 - 2.40 km/h の範囲にあり、流心部を遡上した KP 4.20 - 4.80 km と、非流心部と流心部の移行地点にあたるKP 2.68, 3.70, 5.00 km で遅く、KP 3.30, 3.50 km で最も速くなっていた。また、両供試魚における流心部および早瀬での平均区間速度(Fig. 22)は、非流心部より遅く、ともに有意な差が生じていた(Mann-Whitney U 検定, No. 1 $P < 0.01$, No.3 $P < 0.05$)。従って、シシャモが遡上するときの速度は、流速の速い流心部および早瀬で遅くなり、非流心部で速くなる傾向を示した。

d. 定位箇所の物理環境

供試魚 No.1, 3, 5 が放流地点より上流側へ遡上する過程での定位箇所は、横断的にみると全て河岸部であり、そこが流心部、非流心部に問わず低流速帯であった(Fig. 23)。定位箇所の物理環境は、水深1.60 m 以下、平均流速0.35 m/sec 以下となり、倒木、巨石、コンクリート製ブロックなどのカバーが存在していた(Fig. 24)。

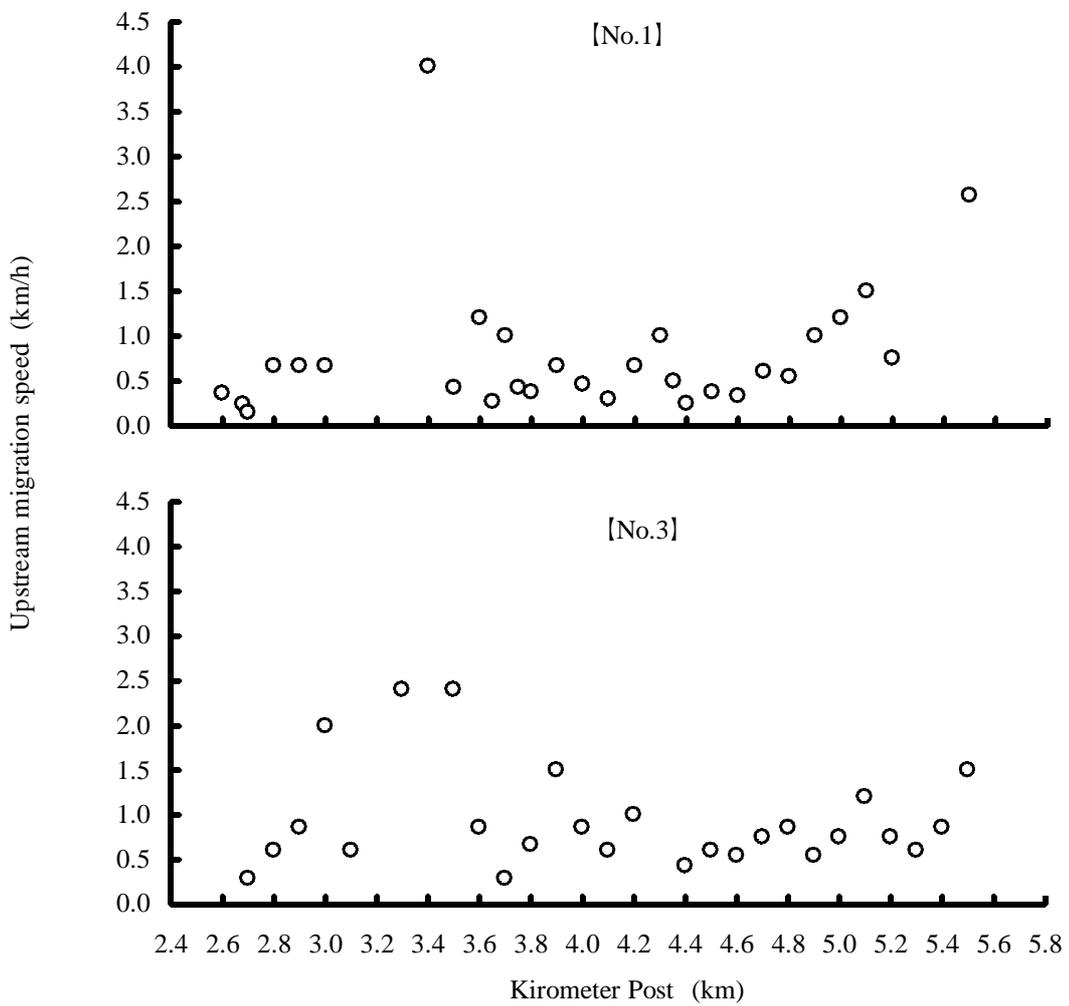


Fig. 21. Results of upstream migration speed (No 1, 3) in each section of shishamo smelt in the Mukawa River.

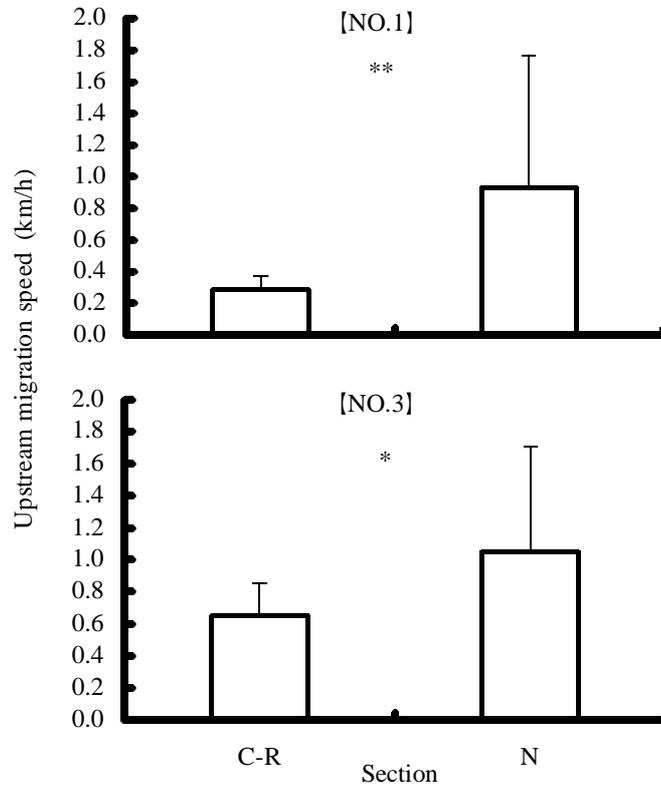


Fig. 22. Mean and standard deviation of upstream migration speed (ID 1, 3) in each section of shishamo smelt in the Mukawa River. C-R: Center line of stream and rapids. N: Non-center line. * : $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$

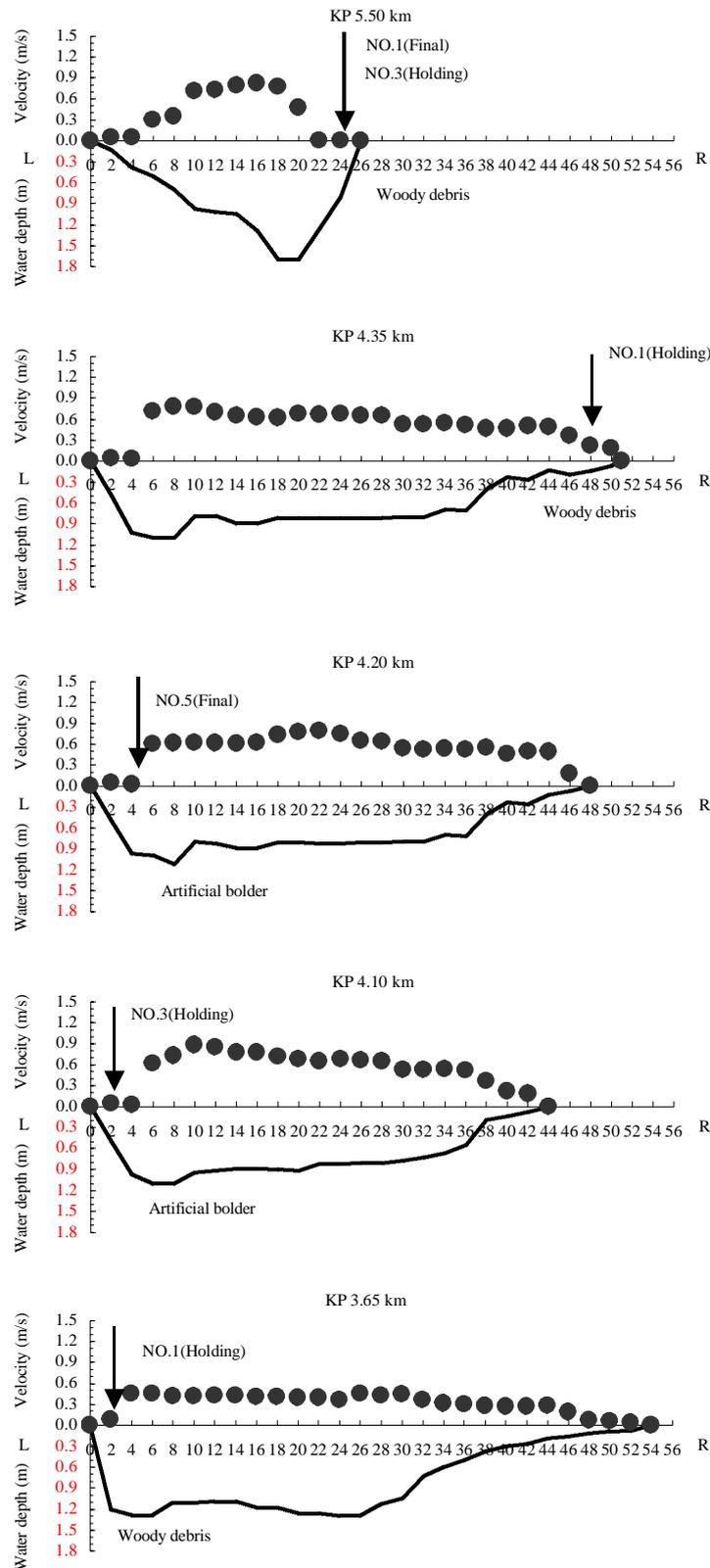


Fig. 23. Distribution of water depth and velocity of flow in the holding and final position of shishamo smelt (No. 1, 3, 5) in the Mukawa River.

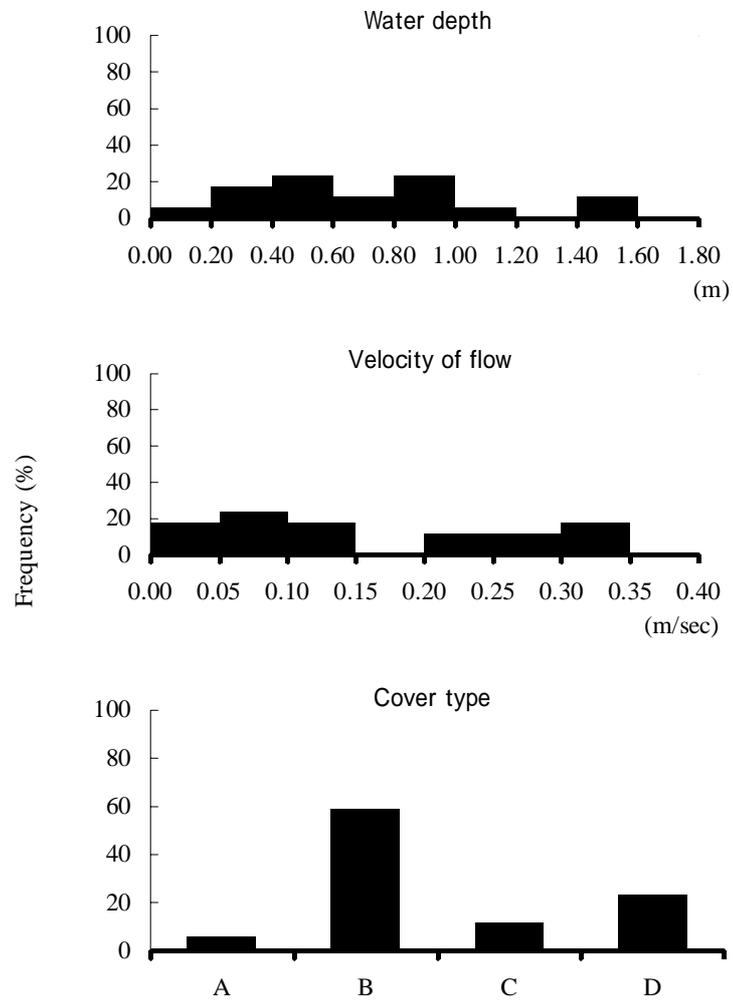


Fig. 24. Frequency of water depth, velocity of flow and cover type in the holding position of shishamo smelt (No 1, 3) in the Mukawa River. Cover categories; A: Nothing, B: Woody debris, C: Artificial bolder, D: Concrete blocks.

2) 実験 : 流速の変化が産卵行動に与える影響

雌の平均生殖腺指数は24.1で、シシャモが成熟して河川に遡上する指標値25 (上田・三原 1997)とほぼ同様の値を示した。各流速区における供試魚の尾叉長(Table 9)は、鵜川河口周辺海域で河川遡上直前に漁獲された成魚の体長を測定した結果と同様の値を示したことから(雌 95-155 mm, 雄 95-165 mm; 筒井ら 2006), 本実験に用いた個体は鵜川における母集団の標準的な体サイズを有しているとみなされた。低流速区から高流速区における供試魚の平均尾叉長に、有意な差は認められなかった(Kruskal-Wallis 検定 $P > 0.05$)ことから、本実験結果は、供試魚の体サイズによる影響を受けていないと判断された。低流速区、中流速区における産卵は、20時から翌日8時までの12時間に、それぞれ14回、23回確認された(Fig. 25)。また、供試魚が卵を産み着ける場所は、水槽の底面に敷設された材料に限られ、底層以外の中上層での産卵行動は確認されなかった。一方、高流速区での産卵は1回目、2回目とも全く観察されず(Fig. 25)、供試魚は遊泳行動を保持しようとするが、実験開始後15分以内に全ての雌が水槽の後方に押し流され背面に張り付いた。低流速区および中流速区の産卵回数に有意な差は認められなかった(Goodness of fit 検定 $P > 0.05$)ことから、両流速区はシシャモの産卵行動に適した条件であると考えられる。シシャモの産卵箇所は、低流速区がA1, A-2, B-1, B-3, C-1, C-3, 中流速区がA1, A-2, B-1, B-2, C-1, C-2, C-3であった。これは、産卵が各流速帯の中で遅い場所や速い場所に集中することなく行われたことを意味している。また、低流速区および中流速区における産卵箇所の底層流速は0.10-0.59 m/sec の範囲(Fig. 26)にあり、産卵回数は、底層流速0.45 m/sec のときに最大値を示すが、これ以上の流速に

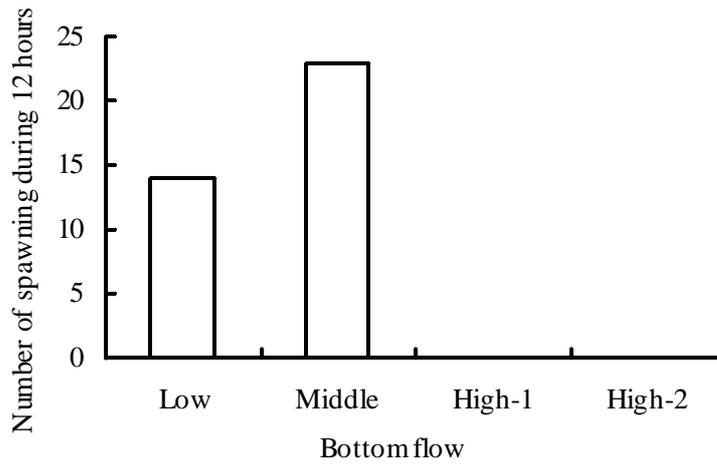


Fig. 25. Result of number of spawning of shishamo smelt in each water velocity. Statistical difference was not observed between low and middle water velocity (Goodness of fit test $P > 0.05$).

Low: Water velocity less than 0.3 m/sec.

Middle: Water velocity from 0.3 to 0.6 m/sec.

High 1: Water velocity exceeded 0.6 m/sec in the first experiment.

High 2: Water velocity exceeded 0.6 m/sec in the second experiment.

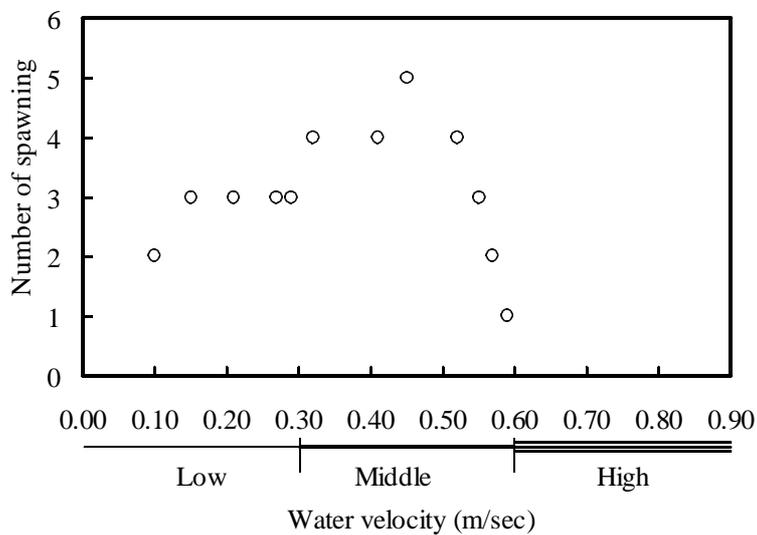


Fig. 26. Relationship between water velocity and number of spawning of shishamo smelt.

Low: Water velocity less than 0.3 m/sec.

Middle: Water velocity from 0.3 to 0.6 m/sec.

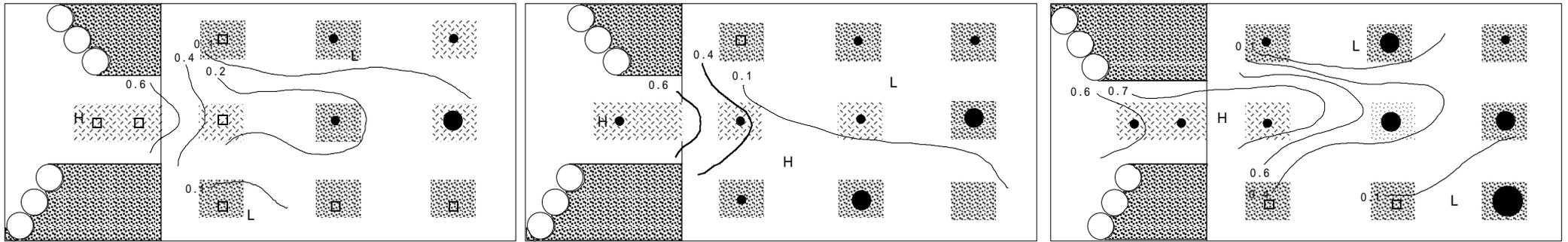
High: Water velocity exceeded 0.6 m/sec.

なると急激に減少した。産卵時に雄雌が前方へ併走する平均距離は、低流速区と中流速区の間には有意な差は認められなかった(低流速区： 12.9 ± 9.90 cm, $n = 9$, 中流速区： 9.9 ± 7.33 cm, $n = 14$, Mann-Whitney U 検定 $P > 0.05$)。以上の結果、低流速区、中流速区におけるシシャモの産卵回数に有意な差は認められなかったことから、産卵可能な底層流速の上限値は0.59 m/sec であると判断された。また、底層流速0.6 m/sec 未満の中でも0.45 m/sec 前後で最も活発な産卵行動が観察された。

3) 実験 : 成魚における流速と底質の産卵場所選好性

産卵直後にあたる12月1日の産着卵および底層流速、FI の分布(Fig. 27)は、各区画における高流速区および低流速区の中央部で底層流速が速く、FI の階級が S2となり、産着卵密度も低い傾向を示した。しかし、区画1の L3-L, R, 区画2の L3-L のように、FI の階級がS1であっても底層流速が0 m /sec であると、産着卵は出現しなかった。成魚の産卵場所選好性は、底層流速および FI の複合条件における地点数に応じた産着卵数の比率を検定することにより求めた(Table 14)。その結果、各複合条件の地点数と、その条件ごとの産着卵数の比率に有意な差が認められた(Goodness of fit 検定 $p < 0.05$)。産着卵数は V1-S1の条件で最も高い値を示したことから、シシャモは、底層流速が0.6 m /sec 未満であり、底質のFI が2未満の場所を産卵場所として選好したことが明らかとなった。次に、各調査時における区画ごとの平均産着卵数に有意な差は認められなかった(Kruskal-Wallis 検定 $p > 0.05$)ことから、12月1日から14日までの2週間では、産着卵は流れに乗って下流側へ大きく移行していないこと判断された(Fig. 28)。

【 5 days 】



【 18 days 】

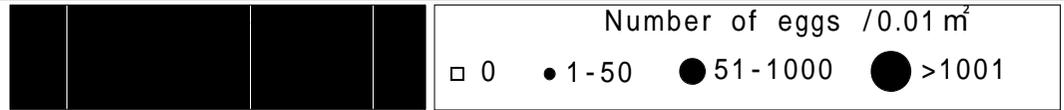
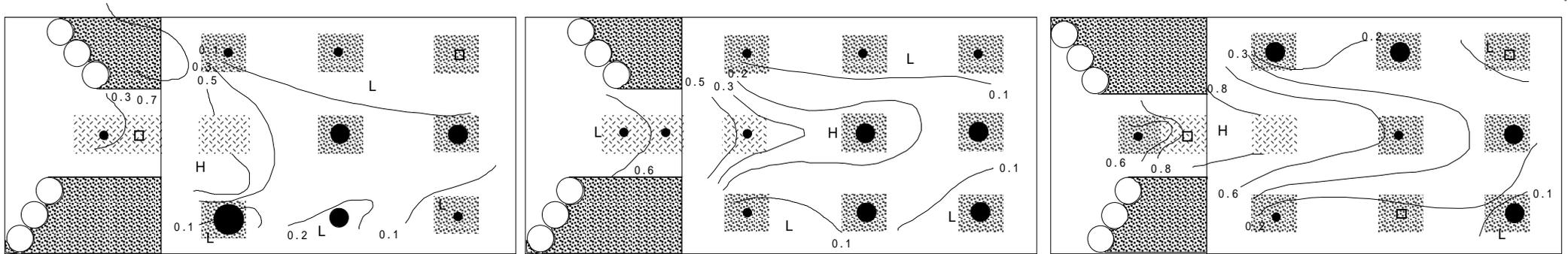


Fig. 27. Distribution of water velocity of bottom flow and Fredle Index(FI) of gravel and number of spawned eggs in the experiment .

Table 14. Number of point and spawned eggs in each physical conditions.

Condition	Point		Spawned eggs
	(n)	(%)	(n)
V1 - S1	21	0.64	4,666
V1 - S2	5	0.15	101
V2 - S2	7	0.21	66

V1: Water velocity <0.6 m/sec, V2: Water velocity >0.6 m/sec.

S1: Fredle Index < 2, S2: Fredle Index = 2.

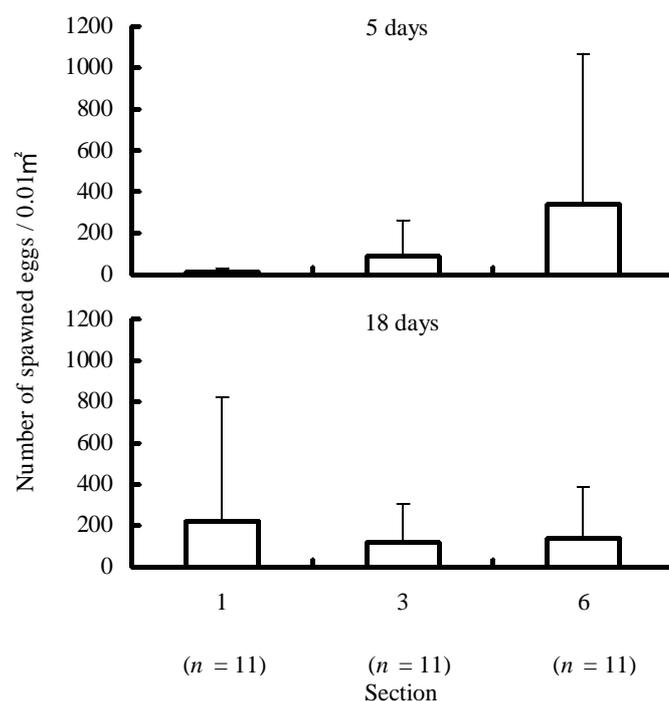


Fig. 28. Mean and standard deviation of number of spawned eggs in the spawning ground channel on 5 and 8 days.

4) 実験 : 流速が産着卵の剥離に与える影響

産着卵の剥離を観察したところ，卵は流速の増加に伴い流水中で振動しながら粘着膜と卵表面の接合部に近い位置が伸長した後に切れる現象が観察された。卵30粒中における剥離数の割合(Fig. 29)は，低流速区($6.1 \pm 2.51\%$)および中流速区($7.2 \pm 3.28\%$)より高流速区($16.7 \pm 6.32\%$)で有意に多

かった(ANOVA $P < 0.05$, Tukey 検定 $P < 0.05$)。底質では，粗砂区($10.7 \pm 6.41\%$)の方が粗礫区($9.3 \pm 6.62\%$)より多かったが，両者に有意な差が認められなかった(ANOVA $P > 0.05$)。以上の結果から，産着卵の剥離要因は，産卵基質の粒径ではなく，流速と関係し，特に流速が 0.6 m/sec 以上になると卵は剥離しやすくなることが分かった。

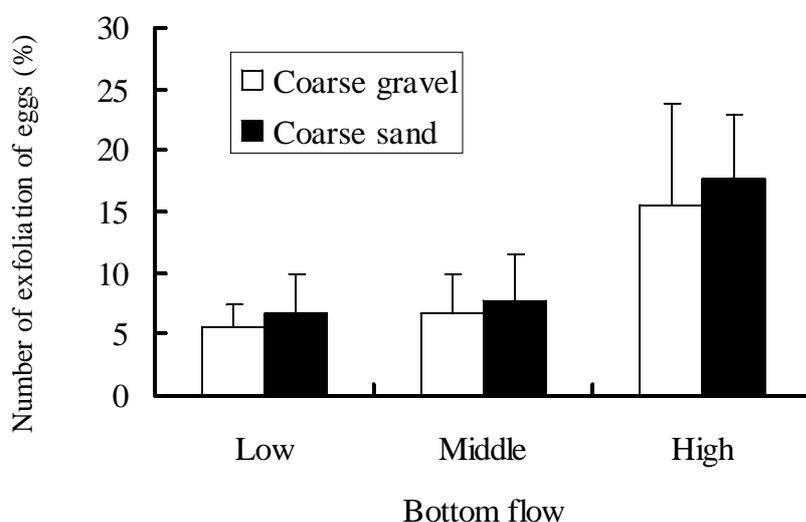


Fig. 29. Percentage of number of exfoliation of eggs for each water velocity. There were significantly more number of exfoliation of eggs in high velocity than low and middle velocity (Tukey's test $P < 0.05$). A statistical difference was not observed between coarse gravel and coarse sand (Tukey's test $P > 0.05$).

Low: Water velocity less than 0.3 m/sec .

Middle: Water velocity from 0.3 to 0.6 m/sec .

High: Water velocity exceeded 0.6 m/sec .

3. 考 察

シシャモの遡上河川で産着卵密度の高い地点の水深は各河川で大きく異なっている(0.6-3.0 m)が、底層流速は各河川とも0.6 m/sec 未満で産着卵密度が高いという共通性が確認された(第2章)。本章では、シシャモにおける産卵場所の物理環境条件の中で重要な因子であると考えられる底層流速がシシャモの河川遡上および産卵行動、産着卵の生残に与える影響について、以下の4つの実験により実証した；バイオテレメトリーシステムを用いた成魚の河川内行動と流速の関係(実験)、流速の変化が成魚の産卵行動に及ぼす影響(実験)、成魚における流速と底質の産卵場所選好性(実験)、および流速が産着卵の剥離に与える影響(実験)。

実験 では、シシャモの雄(40 g 以上)に電波発信機を装着し、受信機により遡上行動の追跡を試みた。その結果、シシャモの河川遡上行動が初めて時系列的に観察され、詳細な遡上経路および速度、定位箇所の水深、流速、カバー型の情報を取得できた。また、今回の実験では、供試魚数($n = 3$)が少なかったものの、電波発信機による魚類の河川内行動調査において、我が国で初めて遡河回遊魚の中でも比較的小型の種の遡上行動が観察された。本実験の調査範囲に放流された供試魚は、日没後に活発な遡上行動を示し、一晩のうちに主要な産卵場所へ移動していることがわかった。鵜川河口付近に位置するKP 0.8 km での成魚の遡上数は、夜間に多くなることが報告されていることから(北海道立水産孵化場 1999)、今回の実験結果により、シシャモの海域から河口、さらに産卵場所までの遡上行動は夜間に活発化するという共通性を有していることが示唆された。供試魚の遡上経路は、流心部より流速の遅い非流心部

を嗜好する傾向を示した。産卵遡上時におけるシシャモの瞬発的な最大泳速度は、雌が111.8 cm/sec ($7.9 \times$ 標準体長 cm/sec)、雄が109.8 cm/sec ($6.9 \times$ 標準体長 cm/sec)である(北海道立水産孵化場 1978a)。紡錐形をした魚の突進速度は体長の約10倍 ($10 \times$ 体長 cm/s)であることから(Bainbridge 1958)、シシャモの最大泳速度は、体長を考慮すると、サケ・マスの成魚より小さい。今回の実験における供試魚の遡上行動は、自らの遊泳力では遡上不可能な流速を避けていたと考えられる。このように流速の遅い箇所を遡上する行動は、サケ科の成魚においても観察されている(Paul 1995; Makiguchi et al. in press)。遡上する魚類にとって短時間で長距離を移動するような効率的な遊泳は、エネルギー消失を最小限に留めるために重要であると考えられている(Osborne 1961; Brett 1983)。ベニザケ *O. nerka* の成魚では、遡上時における速い遊泳速度や長時間の遊泳がエネルギー消費に大きく影響を与えていると報告されている(Brett and Glass 1973; Hinch et al. 1996; Hinch and Rand 1998, 2000)。産卵を控えるシシャモについても遡上時に大きな遊泳力を持続的に使わないようにしていることが示唆された。シシャモの遡上区間全体における平均遡上速度は0.5-0.6 km/h程度であるが、流速の速い流心部や早瀬などを通過するときの平均速度(No.1; 0.28 ± 0.09 m/sec, No.3; 0.65 ± 0.20 m/sec)は、非流心部(No.1; 0.93 m/sec, No.3; 1.05 ± 0.65 m/sec)より有意に遅かったことから、速い流速はシシャモの遡上速度を低下させ、効率的な遡上に影響を与えていると考えられる。シシャモが遡上する過程で定位する箇所は、河岸部の倒木、ブロック等のカバーにより形成された低流速帯(0.03-0.33 m/sec)であった。サケが定位する箇所の物理環境は、移動している箇所より流速が遅い傾向を示しており、倒木などのカバーを有している(Akita et al. 2006)。

従って、このような場所は、魚類の体サイズに関わらず、遡上魚の休息場所として利用されていると推察される。以上の結果、河川流速の速い場所はシシャモの遡上を困難にし、遅い場所は定位に利用されていることから、遡上時のシシャモにとって河川流速は物理環境の中で重要な因子の一つであると考えられた。

実験において、底層流速0.6 m/sec 以上では産卵行動が全くみられず、成魚は水槽の後方に押し流され、背面に貼り付いた。シシャモの産卵行動は、雄が魚体を弓状にそらして雌を抱え込み、雄の臀鰭を雌の排卵孔に巻き込んで受精することが知られている(岡田ら 1975, 1976)。このため、流速が速すぎると、その特異な産卵姿勢を整えることができないと考えられた。成魚が長時間定位する泳力の指標となる巡航速度は0.3-0.4 m/sec と報告されており(北海道立水産孵化場 1978a)、本実験における産卵可能な流速帯の範囲にあった。また、1993-1999年の鶴川における産着卵密度は、底層流速0.6 m/sec 未満の地点では累積頻度が91%に達し、0.6 m/sec 以上の地点では頻度が9%であった(新居ら 2006)。これらのことから、底層流速0.6 m/sec 以上の地点はシシャモの産卵場所として不適であると考えられた。産卵場所として好適な条件であると判断された0.6 m/sec 未満の流速帯では、0.45 m/sec 前後で産卵行動が最も活発化すると考えられた。また、シシャモと同様に砂礫の河床で産卵するアユは、自らが動かすことのできる小さい砂礫の多いところを選んで産卵しているが(石田 1961b)、今回の実験におけるシシャモの産卵時にアユのような行動がみられなかった。従って、シシャモにとって流速は、産卵場所を選定する際に底質よりも重要な因子であることが推察された。

実験による水路で、産卵直後における成魚の産卵場所選好性を確認

したところ，成魚は，底層流速が0.6 m /sec 未満であり，底質のFI が2未満の条件が複合した場所を産卵場所として選好したことが明らかとなった。佐川ら(2002a)は，小規模河川(水面幅2-4 m)のポンワルイ川において水深，流速，河床基質を対象とする産卵場所選択性は，平均流速が遅く(-0.01 m /sec)，河床基質の小さい(粒径 < 2 mm)淵であることを示しており，本実験の結果と一致した。しかし，佐川ら(2002a)は，この場所は産着卵が流れに乗って流下し沈着したところであり，産卵はこの場所の上流にあたる平瀬で行われたと考察している。本実験では供試魚の放流5日目と18日目に産着卵を採集した結果，区画ごとの平均産着卵数に有意な差は認められなかった(Kruskal-Wallis 検定 $p > 0.05$)ことから，産着卵は少なくとも約2週間の間に流れによって下流側へ大きく移動していないと考えられた。また，底質が粗礫である高流速区6地点では，産着卵がわずかに計40粒採集されただけであった。この産着卵数は，その他の27地点で確認された計4,833粒と比較すると，大幅に少ない。実験において成魚が産卵した場所は底質材料の表面に限られたことから，水路内でも流水の中層や表層で産卵したとは考えにくい。高流速区で確認された産着卵は，そこで成魚が集中的に産卵し，一部の卵が付着したもの，あるいは大量に付着した卵が流れにより流出したが，一部の卵が残存したものと考えるより，各区画の下流側に産み着けられた卵が少量流下し，礫の間に入ったものであると考えた方が理解しやすい。従って，本実験で産着卵密度が高い場所は，成魚が産卵場所として選好したところであると考えられた。

実験の結果から，底層流速が0.6 m/sec 以上になると，産着卵の剥離数が増加するということがわかった。シシャモと同様の粘着膜を有する

アユ卵においても，流速の増加により基質からの剥離数が増加することが知られている(石田・大島 1959)。従って，流速の増加は粘着卵の分布に影響を及ぼしていると考えられ，シシャモでは，産卵時に流速が0.6 m/sec 未満であっても，産着後に流量が増量して流速が速くなると，基質から剥離しやすくなることが分かった。底質の相違による産着卵の剥離数に差は生じなかった。しかし，シシャモの遡上河川における産着卵密度は，粗砂主体の地点で高く，粗礫主体の地点で低い傾向を示している(卜部・村上 2004；新居ら 2006)。産卵河川の平均流速と底質の粒径との関係を表す限界掃流力(岩垣公式)は，社団法人土木学会(1999a)によると，平均流速が速くなるに従って，移動する底質材料の粒径が大きくなることを示していることから，底層流速 0.6 m/sec 以上の場所は，砂分が流出し，礫分を主体とする底質になると推察される。従って，シシャモの遡上河川で粗礫主体の地点では，粗砂主体の地点より流速が速いため，成魚は産卵姿勢を整えにくくなること，あるいは流下してきた受精卵が粗礫に付着しても剥離しやすくなることにより，産着卵密度が低下すると考えられた。また，伊藤(1964)は，十勝川における粒径2.0 mm 以上の底質はミズワタ *Sphaerotilus natans* に覆われ，これがシシャモ卵の付着を不可能にすると報告しており，粗礫のように粒径の大きい底質は移動しにくいので，表面に細菌類が増殖しやすくなり，産着卵が付着できないことがあると考えられる。

以上のことから，底層流速の増加は，シシャモの河川遡上および産卵行動，産着卵の生残に影響を及ぼしていることが明らかとなり，特に，0.6 m/sec 以上の底層流速は，成魚が特異な産卵姿勢を整えにくく，産さらに，産着卵が産卵基質から剥離しやすくなると考えられた。

第4章 遡上河川の流量と産卵有効面積

第2章では、シシャモの産着卵密度は流速と大きく関係しており、底質の粒度組成も重要な因子であると考えられた。また、水深についても比較的深い場所で産着卵密度が高い傾向を示した。さらに、第3章では河川流速が産着卵密度を低下させる要因であることを検証した。産着卵密度と関係する水深、流速、底質の分布は流量と相互に関連して変化するが、どれくらいの流量であれば、産着卵の分布に有効となる条件の面積が広がるかは不明である。さらに、産卵有効面積が広がりすぎても越冬期に流量が低下するので、水深の浅い河床に産み着けられた受精卵は干出してしまう可能性が高い。実際に、越冬期の鶴川において流水のない河岸部の結氷域(底まで結氷)で産着卵が採集されている(社団法人北海道栽培漁業振興公社 1999)。しかし、シシャモにおける産着卵の分布と流量の関係を検討した報告は、これまでにない。近年、流量と魚類の生息有効面積との関係を明らかにする手法として、流量増分式生息域評価法(IFIM)による解析が用いられている。IFIM解析とは、河川の正常流量(多岐の基準から設定される維持すべき流量)の検討および評価を解明するために開発されたシミュレーションモデル集合体のことである。これは、「アメリカ合衆国 魚類および野生生物保護局(The US Fish and Wildlife Service)」の指揮下で開発され、原型は1978年に登場した。その後、継続機関である「合衆国地質調査所 生物資源部(The Biological Resource Division (BRD) of the US Geological Service (USGS)」によって多くの改良が施され、今日に至っている(Stalnaker et al., 1995)。IFIM解析の中で重要な役割を果たすマイクロ生息場(Micro-habitat)モデルが PHABSIM (Physical Habitat

Simulation Model ; 物理指標を用いた生息場の評価法)である。内部の主要なモジュールは、「河道構造モデル」化された対象河道区間内の水深、流速、底質、カバーなどの物理量の分布状態を、種々の流量に対して計算、あるいは出力する「水理モデル」、その各物理量に対する対象魚(各成長段階を考慮)の生息場としての適性あるいは選好特性を示す「適性基準」、両者を用いて重み付き生息有効面積(Weighted Usable Area ; WUA)を算出し、流量と WUA の関係を提示する「利用可能マイクロ生息場量算出モデル」の3つである。このモデル原型は、Bovee and Milhous (1978)により発表され、その後も引き続き改善されている(Bovee 1982 ; Milhous et al. 1984 ; Lopes et al. in press)。いずれも、魚類の生息に考慮した河川の正常流量(あるいは維持流量、環境流量と呼ばれる)の検討において、現在では、欧米をはじめとする多くの国で採用されている計算システムであり、代表的な研究例では Milhous et al. (1989) , Thomas and Bovee (1993)がある。Monfort et al. (1996) は、セーヌ川のノーザンパイク *Esox lucius* を対象魚として、産卵場の物理環境条件を PHABSIM で解析している。我が国では、水深や流速の物理量に対する魚類の適性曲線の決定および活用法が研究され(中村 2000 ; Tamai and Chibana 2001) , 小出水ら(2000)が豊川におけるアユなどの主要生息魚種と流量の関係を、新居ら(2002)が後志利別川の美利河ダム減水区間におけるサクラマス *Oncorhynchus masou masou* 幼魚と維持流量の関係を、山口ら(2004)が筑後川上流におけるアユと流量の関係について解析しており、様々な目的に応用されている。シシャモの主要産卵河川である沙流川には、KP 20.8 km に治水、利水を目的とした二風谷ダムが平成9年に竣工され、将来的にシシャモ産卵期における河川の流量調整が可能となる要素を有している。

本章では，シシャモの産卵および産着卵分布に有効となる面積を産卵有効面積(*SUA*；Spawning Usable Area)と定義し，沙流川の産卵期における流量と *SUA* の関係と，越冬期の流量減少により損失する産卵場の面積を IFIM 解析を用いて検討することを目的とする。

1. 材料と方法

1) 産着卵および底質の試料採集

産着卵と底質の調査は，2001年12月5日から7日にかけて沙流川の主要産卵場所である KP 1.25-2.25 km の範囲(Fig. 30)で行った。両試料の採集箇所は，本調査と同じ時期および範囲で実施された河床地形調査(北海道開発局室蘭開発建設部 2001)において縦断50 m 間隔で設置された左岸基準杭を利用して決定した。各横断測線における産着卵の採集位置は，光波測距儀(トータルステーションSET-4，株式会社測機舎，東京)を用いて左岸基準杭から右岸基準杭に向う距離を計測した。また，両試料の採集および分析の方法は，第2章に記述したとおりである。

2) 流量増分式生息域評価法(IFIM)による解析

a. 解析の手順

IFIM 解析の方法は，Stalnaker et al. (1995)に従った。また，IFIM 解析の概念は，水理学公式集(社団法人土木学会 1999b)にも記述されている。流量による *SUA* の算出には，中村と浅草が開発したプログラムBWM Ver.5(インターネット；<http://www.tsukuba-tech.ac.jp/ar/asakusa/BWM/>)を用いた。このプログラムは，流量と魚類の生息有効面積の関係を解析した小出水ら(2000)，新居ら(2002)にも使用されている。解析の手順は，次のとおり

である。

水深，流速，底質型別の産着卵密度を適性値 *SI* (Suitability Index) に変換し，産卵場所の適正基準 *HSC* (Habitat Suitability Criteria)を作成する (PHABSIM 解析)。

河床地形成果(北海道開発局室蘭開発建設部 2001)における基準杭(左岸および右岸)の X-Y 座標および方向角，横断測量地点の標高および本調査の底質結果(FI)を産卵域の地形条件としてプログラムに入力する。

任意の流量，粗度係数(底質の摩擦係数)，セル分割のための水深刻み間隔値(ここでは0.3 m)をプログラムに入力し，一次元不等流計算を行う。

各セルにおける水深，流速，底質型と産着卵の *HSC* を照合し，セルに与えられた *SI* を掛け合わせるにより合成適性値 *CSI* (Composite Suitability Index) を作成する。

各セルにおける *CSI* とセル面積を乗じ，これらを全て加算して *SUA* を算出する。

SUA の精度を検証するための再現計算を行う。なお，本解析に用いたプログラム *BWM Ver.5* は，各横断測線におけるセルの水深と流速を一次元不等流計算により算出し，さらにセルの分割を行う (Fig. 31)。セル分割は，プログラムの中で各横断測線における刻み間隔値の倍数にあたる水深の位置(左岸からの距離)が計算され，その位置をセルの横断方向の境界とする。次に，各横断測線の間二等分線が引かれ，これを縦断方向のセルの境界線とする。横断方向の境界点を通る垂線と，上下流の二等分線とで囲まれる四角形を1つのセルとする。セル

の水深は左岸側と右岸側の平均値が、流速は横断測線の平均を区分断面の大きさに応じて比例配分され、底質型はセルに最も近い横断測量地点の FI 値が与えられる。

b. 条 件

本解析における河床地形、粗度係数、流量、HSC の条件は、次のとおりである。河床地形は、平成13年度沙流川シシャモ主要産卵域測量結果(北海道開発局室蘭開発建設部 2001)に基づく KP 1.25-2.25 km における縦断50 m 間隔、横断2 m 間隔の標高、水深、流速の計測結果を計算に代入した。粗度係数は、対照区間の底質が砂礫を主体としており、コンクリートや岩盤の河床が観察されなかったことから、全区間とも0.03に設定した。流量は、産着卵調査の実施年次である1982年から2003年における富川観測所(シシャモ産卵域：北海道沙流郡日高町富川西)の日流量(毎正時流量の平均値)を日別に平均(日平均流量)した統計的な値を用いた。解析の対象期間は、沙流川におけるシシャモの河川遡上期である10月下旬から12月上旬まで(北海道立水産孵化場 1978b；北海道立水産孵化場 1999)を産卵期、12月中旬から翌年3月下旬までを産着卵の越冬期として扱った。解析区間の流量は、対象域に農業排水路の樋門が存在するものの、産卵期に流水はみられないことから、全区間とも一定に設定した。

c. 評 価

一般に適性基準 HSC は、PHABSIM 調査を行い、水深、流速、底質における階級ごとの産着卵密度を算出することにより求められる。今回の解析における適性基準 HSC は、第3章で作成した沙流川における水深、

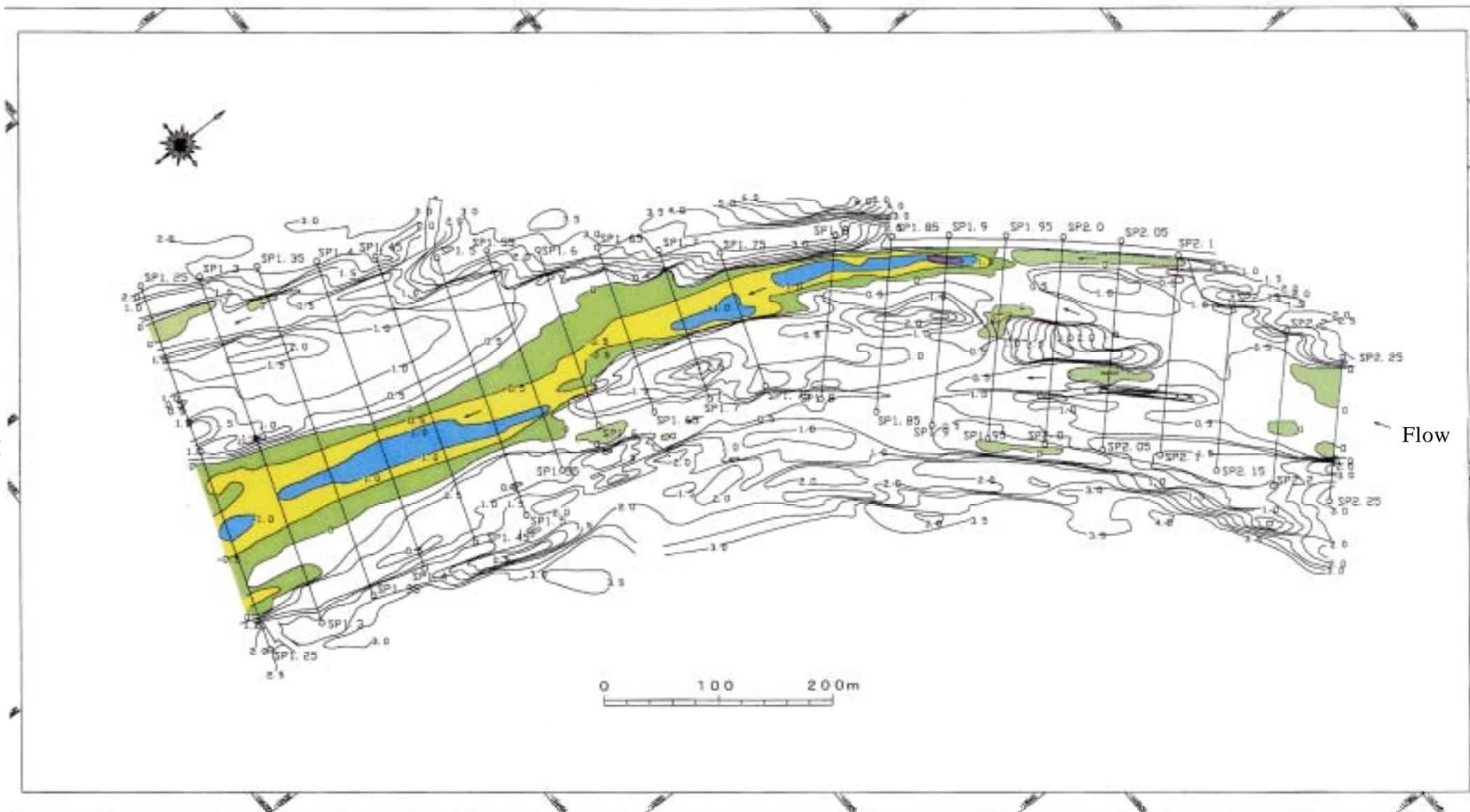


Fig. 30. Survey area of kilometer post (KP) 1.25-2.25 km in the Saru River in 2001. Pattern of color shows the altitude of the river bed.

X - axis (m)

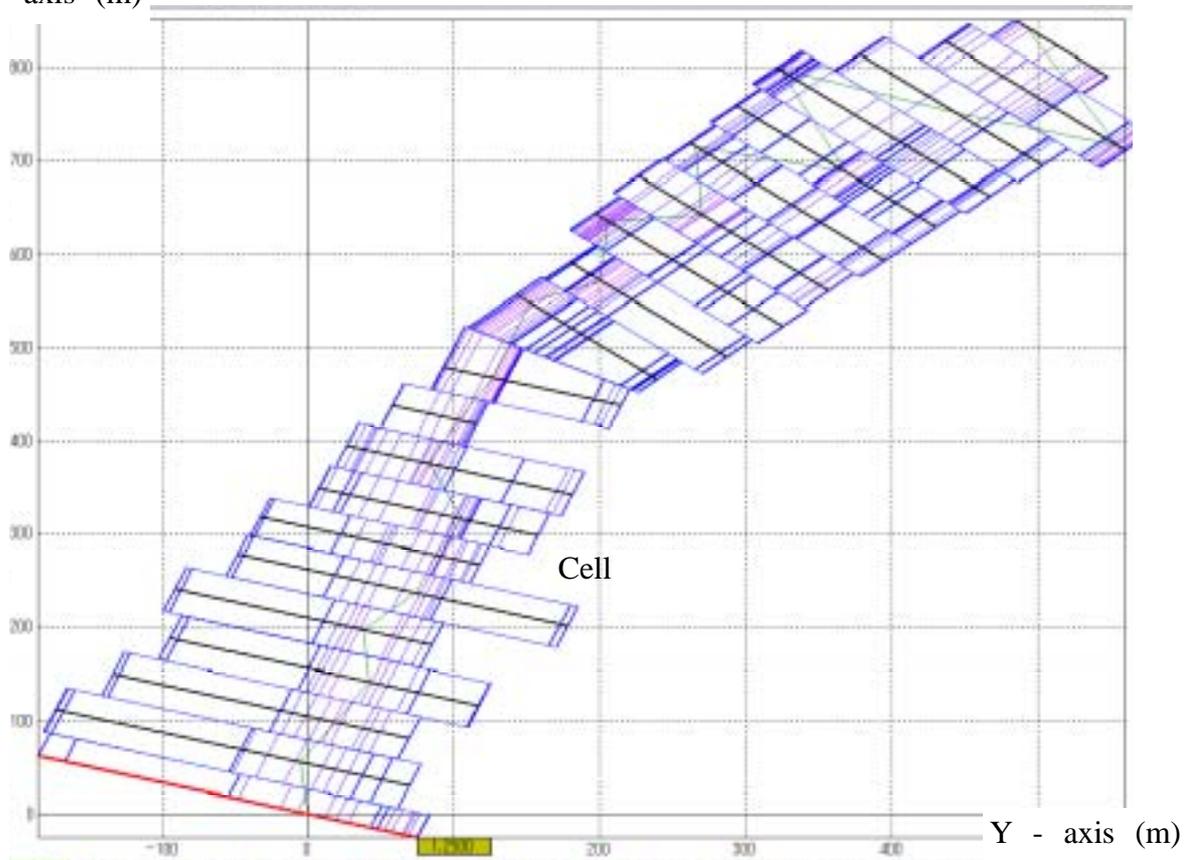


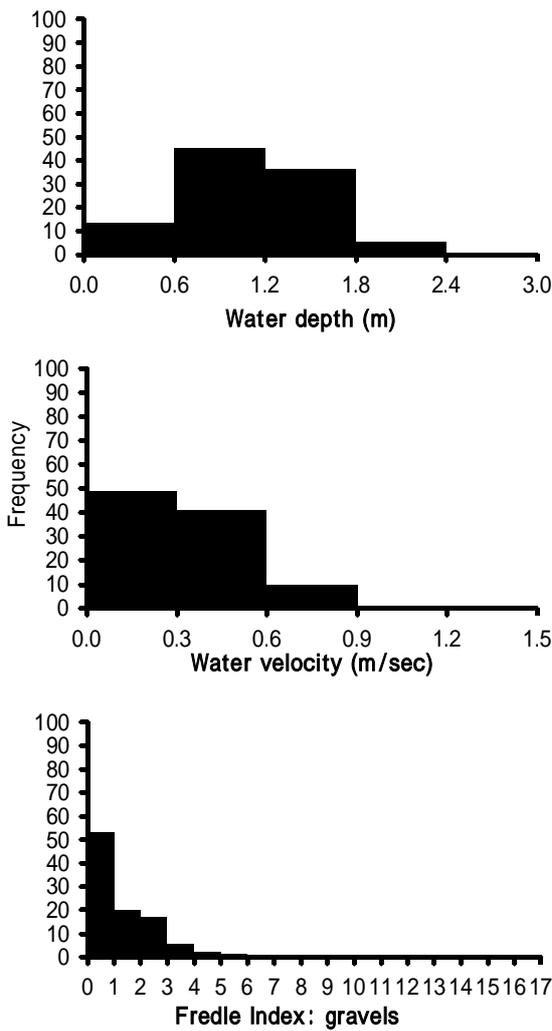
Fig. 31. Schematic illustration of segmentation in the Instream Flow Incremental Methodology (IFIM) analysis. Traversal line is river width and position of kilometer post (KP).

FI 別の産着卵密度により得られた頻度(Fig. 32)を適性値 SI に変換することにより作成した(Fig. 33)。流速の SI については，不等流計算での値が地点の底層ではなく，鉛直方向(表面から河床まで)の平均値として算出されることから，Fig. 11Bと同地点の平均流速を用いて作成した。産着卵の適性基準は，小出水ら(2000)に従い，水深および流速では中央50%以上の階級をSI = 1.0に，中央95%までの階級をSI = 0.5に，それ以外をSI = 0.0に，底質型では頻度の高い順に足して50%以上の階級をSI = 1に，足しても5%にならない階級をSI = 0に，それ以外をSI = 0.5とした。各セルに対する産卵場所としての評価値である CSI は SI を掛け合わせて求めた。例えば，水深，流速の SI が 1.0 であっても底質型の SI が0.0となれば，CSI は0となる。SUA の再現計算では，産着卵調査時の流量15 m³/sec を IFIM 解析に代入し，物理的な検討として，実測値と算出値における各横断測線の水面幅を比較した。また，生物学的な検証としては，各セルの CSI と産着卵密度を比較した。産卵期における流量と産卵有効面積との関係は，産卵期の日平均流量をプログラムに代入し，SUA の変動を算出した。なお，SUA は，下記の式により算出した。

$$SUA = \sum_{i=1}^n a_i \cdot CSI_i$$

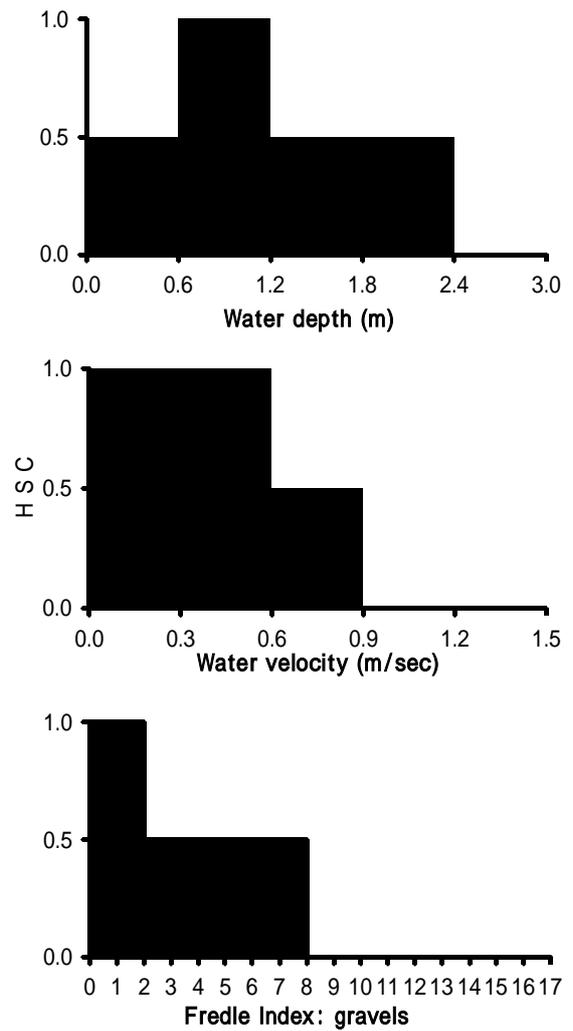
ここで， a は各セルの面積， CSI は合成適性値

次に，産卵期と越冬期における沙流川の水面積の差は，以下のように算出した。産卵期の流量は35-85 m³/sec の範囲で6段階(10 m³/sec 間隔)とし，



Class

Fig. 32. Cumulative frequency of the density of spawned eggs of shishamo smelt in relation to three physical river environmental variables (water depth, velocity of flow, and Fredle Index) in the Saru River.



Class

Fig. 33. Habitat Suitability Criteria (HSC) of three physical river environmental variables (water depth, velocity of flow, and Fredle Index for Instream Flow Incremental Methodology (IFIM) analysis in spawned eggs of shishamo smelt in the Saru River.

越冬期の流量は沙流川結氷前(12月下旬)の流量に相当する25 m³/secとし、各流量における横断測線ごとの水面幅を一次元不等流計算により算出した。産卵期における流量の水面幅から越冬期における流量の水面幅を同じ位置の横断測線同士で減算し、これに横断測線間の縦断距離をそれぞれの区間で乗算した値を全て加算することにより求めた。すなわち、この面積が流量減少に伴う産卵場所の損失面積であると仮定した。

2. 結 果

1) 流量の変動

シシャモ産卵域における22年間の日平均流量は11.45-263.55(平均50.13) m³/sec の範囲(Fig. 34)にあり、その変動は4月から5月にかけての融雪期に高い値を、8月から9月の間で一時的に高い値を示している。産卵期における日平均流量は36.09-80.33(平均51.51) m³/sec で、そのモードは45-50 m³/sec であった(Fig. 35)。越冬期における日平均流量は11.45-44.18(平均19.45) m³/sec で、そのモードは10-15 m³/sec であった。従って、産卵期の流量は年変動の中で平均的な値を示すが、越冬期における流量のモードは、産卵期のモードと比較して、約26%に減少することがわかった。また、越冬期に入る12月11日と、越冬期間中の最低値を示す2月15日の日平均流量を減算すると、その差は32.73 m³/sec となった。

2) 解析結果の検証

IFIM 解析における *SUA* 計算結果の再現性を検証するために、産着卵調査時(日流量の平均値15 m³/sec) の実測と計算結果(想定流量 15 m³/sec)における各横断測線の水面幅と、各セルの *CSI* と産着卵密度の関係を

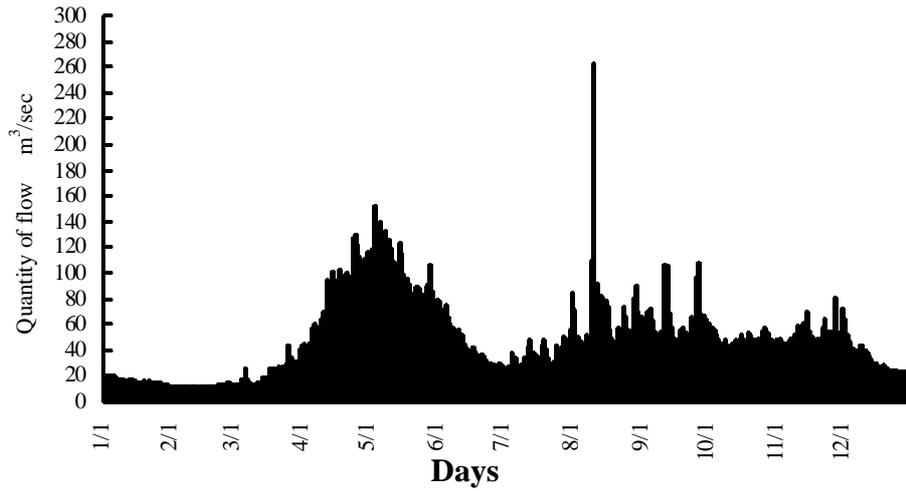


Fig. 34. Changes in quantity of flow (m^3/sec) per every hr in the Saru River during 1982-2003.

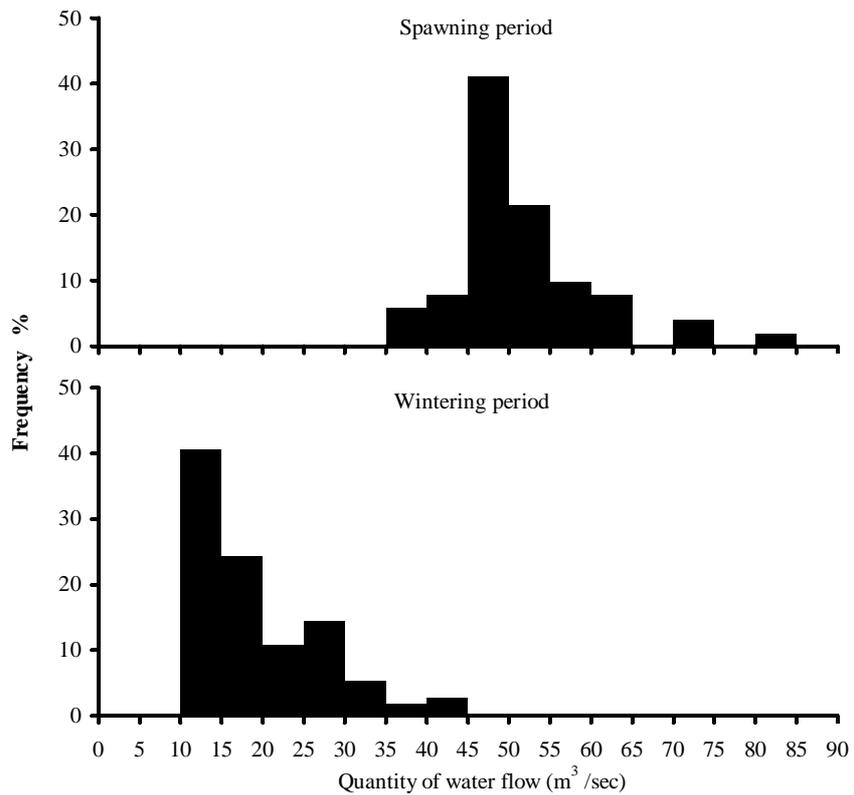


Fig. 35. Cumulative frequency of quantity of flow (m^3/sec) per every hour in the Saru River on spawning and wintering period during 1982-2003.

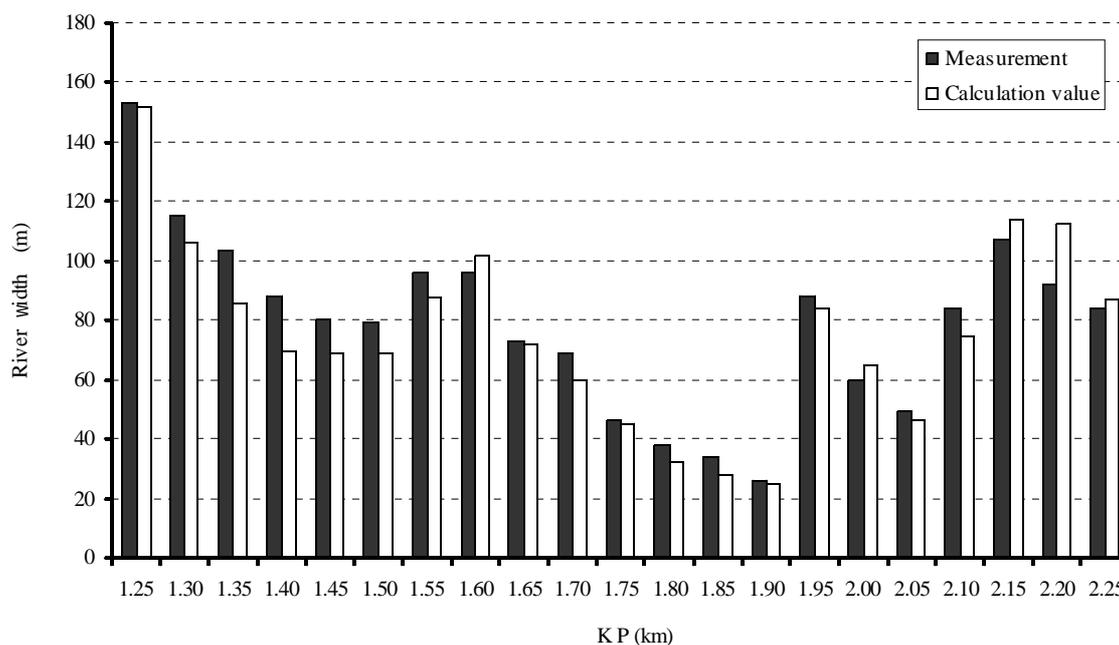


Fig. 36. Measurement and calculation value of river width in the Saru River in 2003.

照合した (Fig. 36)。その結果，計算結果での各水面幅は，実測と比較して1.0-22.1%の誤差が生じていたが，平均すると9.7%以内となった。これは，産着卵調査の実施期間で流量が約5%変化していることを考慮すると，大きな誤差ではないと考えられる。産着卵密度の頻度 (Table 15) は，*CSI* 1 のセルで最も高い値を示し，次いで0.5のセルとなったが，*CSI* 0-0.25のセルでは産着卵密度と明瞭な関係を示さなかった。この理由として，産着卵調査が産卵盛期後に行われており，必ずしも調査時の流量で産卵されていない結果を反映していると推察される。しかし，*CSI* が0.5および1.0のような高い値を示すセルで産着卵密度も高かったことから，IFIM 解析による *SUA* の増減は，産卵有効面積を推定する手法として用いることが可能であると判断された。

Table 15. Relationships between density of spawned eggs and Composite Suitability Index (CSI).

CSI	Points	Points of egg distribution	Number of spawned eggs (n)	Density of eggs (n / 0.0625 m ²)	Frequency of number of eggs (%)
1.000	16	5	8658	1731.6	90.8
0.500	59	19	1375	72.4	3.8
0.250	124	21	960	45.7	2.4
0.125	9	2	10	5.0	0.3
0.000	46	13	693	53.3	2.8

3) 産卵期における流量と産卵有効面積(SUA)の関係

各流量における SUA の変動(Fig. 37)は, 36.09 m³/sec から 57.91 m³/sec にかけて増加するが, そこから 63.85 m³/sec まで一時的に減少し, 再び増加した後に 72.26 m³/sec で最大となり, 80.33 m³/sec で減少することがわかった。時系列的にみると, SUA は大きく変動し, 10月26日および11月21日, 30日には29,000 m²を上回る高い値を示すが, 12月7日には最低値となり, その差は5,054 m²となった。また, 各日流量における水深, 流速, 底質型別の SUA (Fig. 38)は, 47 m³/sec 台まで相対的に増加するが, 48 m³/sec になると急激に減少し, その後, 再び緩やかに増加する傾向を示した。これは, 流量47 m³/sec 台までは好適な SI のセルが多く分布し, これ以上の流量になると, 中位の SI のセルが多くなることと(Fig. 39), 河岸部における横断斜面の勾配が大きくなり, 水面幅が大きく広がらないためと考えられる。次に, SUA の流程変化(Fig. 40)は, 各流量とも KP 1.60, 1.95, 2.20 km で増加し, KP 1.85 km で減少する傾向がみられた。これは, 産卵期の平均的な流量に該当する 43.50 m³/sec 時の SUA と水面幅の関係(Fig. 41)をみると, KP 1.60, 1.95, 2.20 km は比較的水面幅が広いので, 流

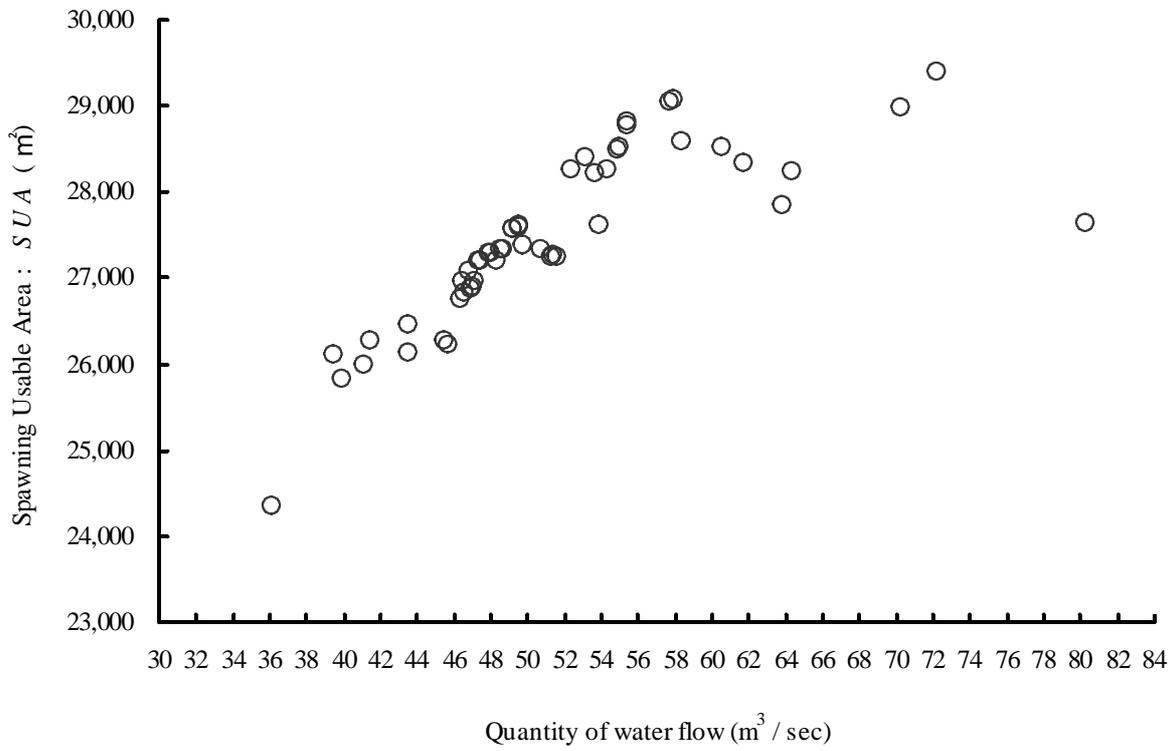


Fig. 37. Changes in Spawning Usable Area (SUA) for quantity of water flow in the Saru River.

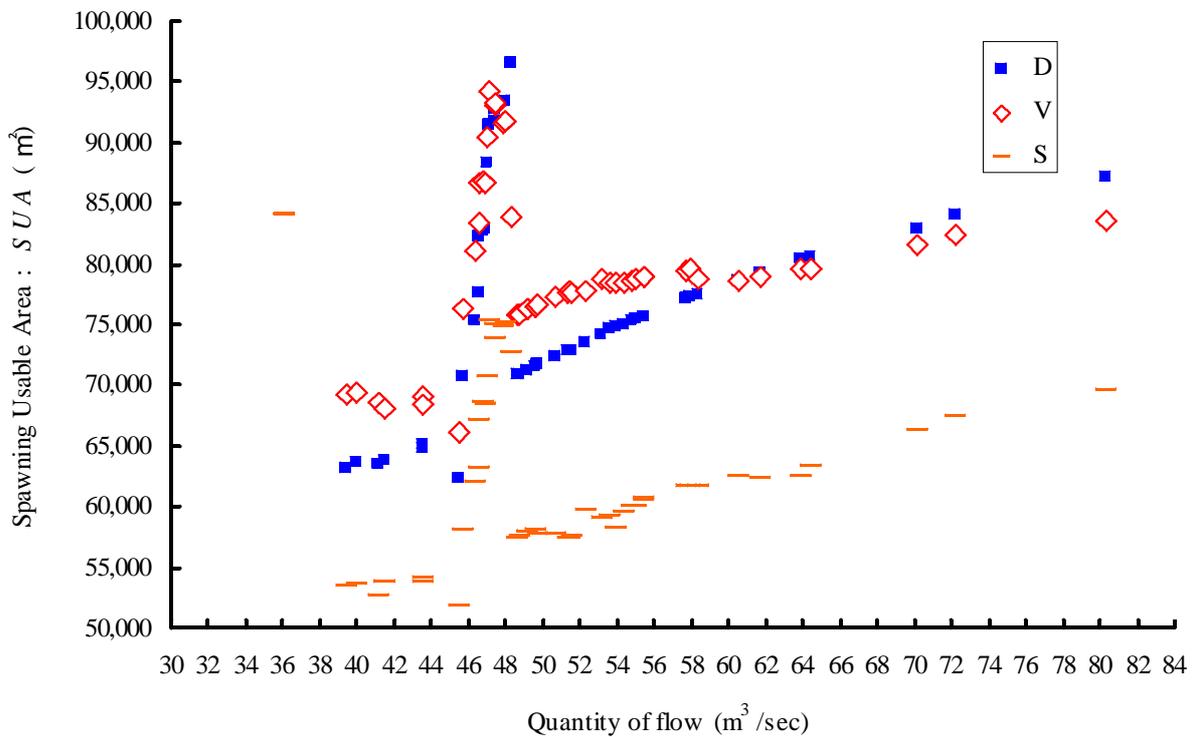


Fig. 38. Changes in Spawning Usable Area (SUA) for each physical river environmental variables in the Saru River. D: Water depth, V: Velocity of flow, S: Fredle Index of gravel.

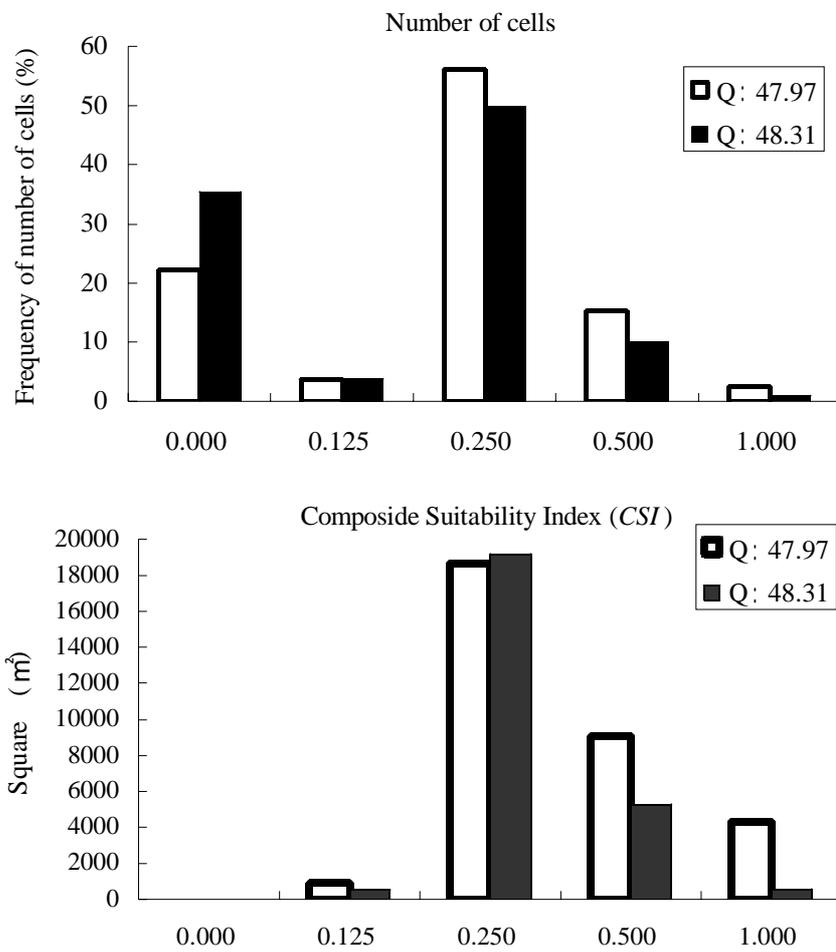


Fig. 39. Comparison of Composite Suitability Index (CSI) value in frequency of number of cells and square.

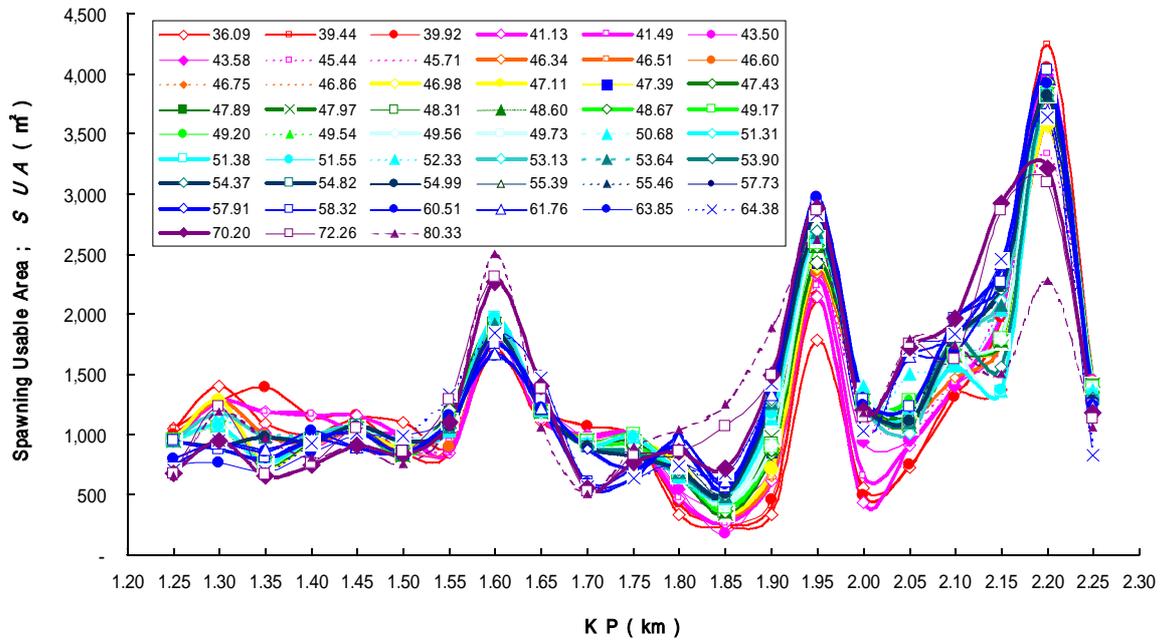


Fig. 40. Changes in Spawning Usable Area (*SUA*) of each kilometer post (KP) .

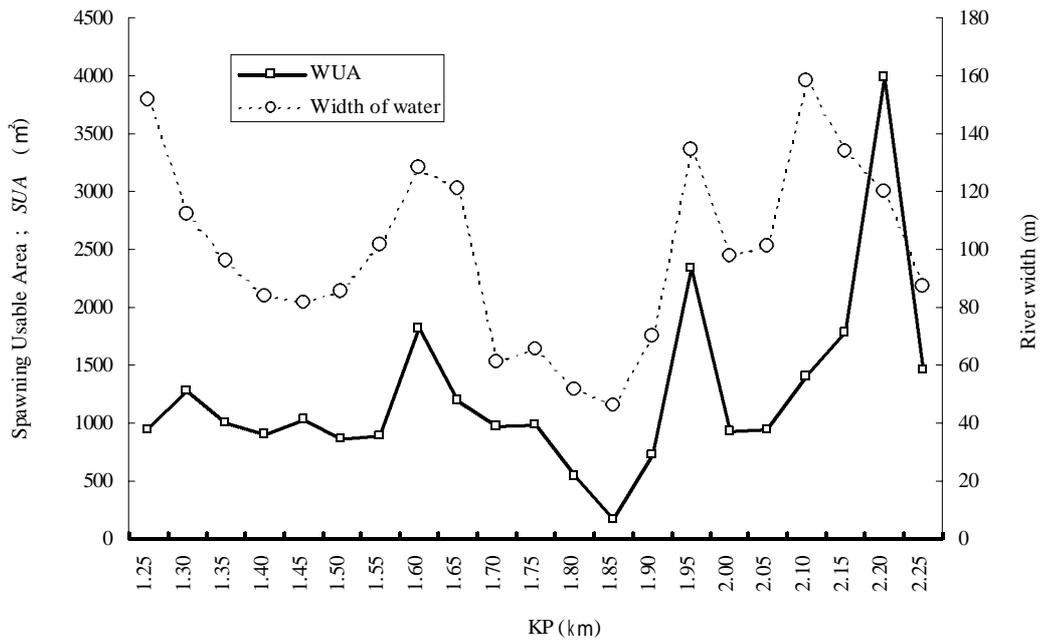


Fig. 41. Relationships between Spawning Usable Area (*SUA*) and river width in $Q=43.50 \text{ m}^3/\text{sec}$.

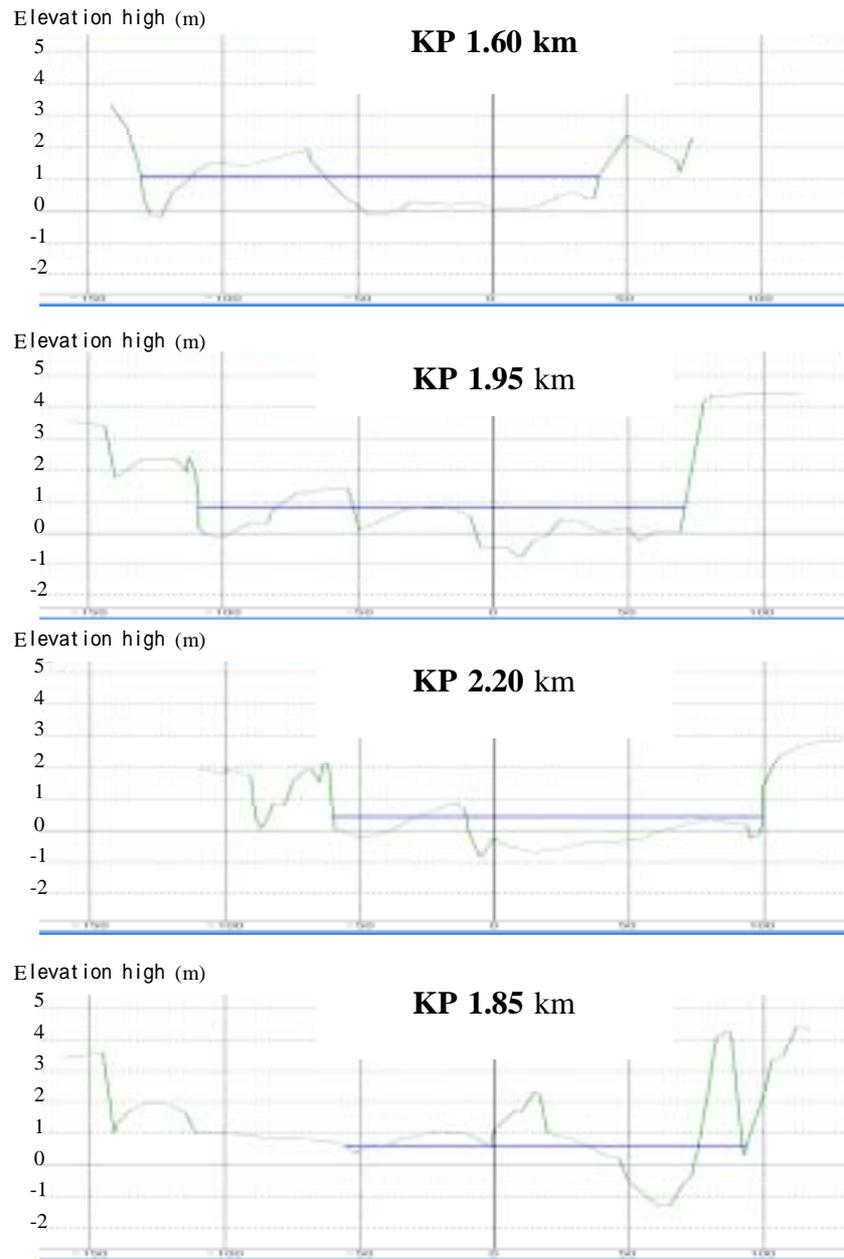


Fig. 42. Geomorphometry and water level of each survey line ($Q= 43.50 \text{ m}^3/\text{sec}$) .

量の増加に伴い好適な SI を有するセルの面積が大きくなり，KP 1.85 km は水面幅が最も狭いため，流量が増加しても *SUA* がそれに応じていないことが考えられる (Fig. 42)。また，KP 1.25 および 2.10 km は，水面幅が特に広いにも関わらず，*SUA* が比較的低いという特徴を示したが，この測線は，流量が増加しても好適な SI のセルが少ないためと考えられる。

4) 越冬期における流量と産卵有効面積 (*SUA*) の関係

本解析では，産卵期から越冬期 ($25 \text{ m}^3/\text{sec}$) にかけて流量が減少する際に，産着卵の分布域が干出 (損失) する面積を一次元不等流計算により求めた。その結果，産卵期における日平均流量の最大値に相当する $85 \text{ m}^3/\text{sec}$ では，損失面積が約 $59,000 \text{ m}^2$ ，日平均流量の平均値に相当する $45 \text{ m}^3/\text{sec}$ では，損失面積が約 $27,000 \text{ m}^2$ となった (Fig. 43)。また，越冬期に損失する面積は，産卵期に流量 ($35\text{-}85 \text{ m}^3/\text{sec}$ の範囲) が多いほど大きくなった。

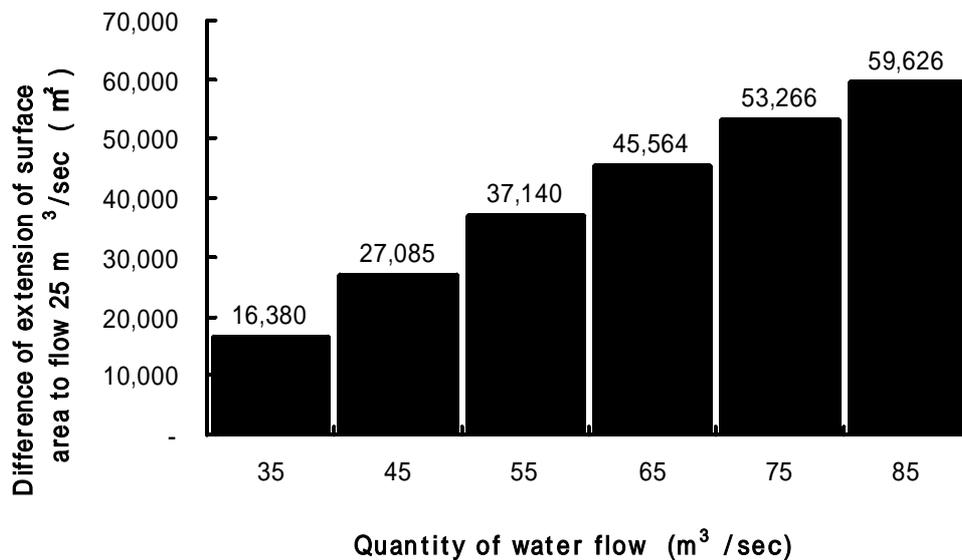


Fig. 43. Relationships between each quantity of flow and different of extension of surface area to $Q = 25 \text{ m}^3/\text{sec}$.

3. 考 察

本章では、沙流川におけるシシャモ産卵期の流量と産卵有効面積 SUA の関係、および越冬期の流量減少が産着卵の分布域に与える影響を明らかにした。産卵期における主要産卵域での流量と SUA 関係は、日平均流量 $36.09-80.33 \text{ m}^3/\text{sec}$ の範囲において約 $72 \text{ m}^3/\text{sec}$ まで流量が上昇するに伴い SUA も増加するが、これよりさらに流量が上昇すると SUA の増加は止まる傾向を示した。北海道立水産孵化場(1978a)は、シシャモ遡上盛期における日流量の平均は $27.6-99.4 \text{ m}^3/\text{sec}$ であると報告している。この報告と本章では、解析の年代が大きく異なっており、沙流川の河床地形も変化していると推察され、両者の結果を比較できない。しかし、遡上盛期と SUA 増加の流量範囲は類似したことから、成魚の河川遡上が活発になる時期に流量が上昇すると、産卵域の SUA も増加することが示唆された。

一方、産卵期に流量が多くなり、 SUA が増加したとしても、産着卵の越冬期には流量が少なくなる。流量の少ないときは、水面幅が狭くなり産着卵の一部は陸上に干出すると考えられ、実際に、鷓川における河岸部の結氷域で産着卵が確認されている(社団法人北海道栽培漁業振興公社 1999)。本解析によって、産着卵の分布域が干出する面積は、産卵期の流量が多いほど大きくなることがわかった。沙流川で河川内漁獲量の多い日は、日平均流量が $30-40 \text{ m}^3/\text{sec}$ の範囲にあると報告されている(北海道立水産孵化場 1978a)。産卵期における流量を $35 \text{ m}^3/\text{sec}$ とした場合、越冬期における結氷前の流量である $25 \text{ m}^3/\text{sec}$ との面積の差は約 $16,000 \text{ m}^2$ となった。同様に、本解析の対象年で日平均流量に相当する $45 \text{ m}^3/\text{sec}$ で計算すると、その差は約 $27,000 \text{ m}^2$ 、 SUA が最も高くなる日平均流量 75

m^3/sec では53,000 m^2 となる。また、本解析における調査水域の平均産着卵密度は1,154.5 粒/ m^2 であり、伊藤(1958)による沙流川の平均抱卵数は6,606粒(満2年魚)である。日平均流量75 m^3/sec を例にして、産卵期から越冬期に干出する場所での総産着卵数と、産卵した雌の個体数を推定すると、総産着卵数は密度に面積を乗算して約61,189千粒、雌の個体数は総産着卵数を平均抱卵数で除算して9.3千個体であると見積もられた。2001年における沙流川の成魚遡上数は推定されていないが、沙流川と同規模の近隣河川である鷓川の推定遡上数は379.5千個体であった(北海道立水産孵化場 2003)。従って、上記の9.3千個体は、鷓川に遡上する成魚に当てはめると、約2.5%に相当する。この割合は一見小さいようにみえるが、解析の対象は沙流川の産卵域5.5 km の中で1.0 km の範囲であることを考慮すると、再生産に貢献しない成魚の個体数は、さらに多かったことが推察される。本調査水域における各測線の横断地形は、ほとんどが砂州を含んだ複雑な形状を示しており、単断面の測線はない。ゆえに、産卵期から越冬期にかけて流量が減少することにより干出する河床は、主に流水路の河岸部および中州の水際となるが、このような場所は、水深の浅いところが多い。沙流川の産着卵密度は水深0.6-1.2 m の場所で高く、水深0.6 m 未満の場所で比較的低い値(Fig. 11a)を示していることから、流量減少による河岸部等の干出は産着卵を壊滅的に減耗させるものではないことが推察される。しかし、本解析における対象水域の損失面積約27,000 m^2 は、流量45 m^3/sec 時における産卵面積の約37%にも及ぶ。一方、新釧路川は、本研究の対象河川の中で産卵域の延長が最も長く、産着卵密度も高いことから、北海道太平洋側の東部海域におけるシシャモ資源の再生産を支える重要な河川であることが知られている(新居ら 2006)。

新釧路川の河口から上流約 12 km までは人工的に造成された区間であり、低水路のほとんどが単断面状になっている。このような断面は、低水路に流量が収まっている限り、シシャモの産卵期に流量が減少しても、水深や流速が変化するのみで、干出される河床の面積は小さいと考えられる。沙流川は、低水路の断面が複雑で、広い形状を有していることから、新釧路川のように単断面状の河川より、流量が減少した際に低水深部の河岸部が干出しやすくなり、産着卵の減耗数が多くなると判断された。

以上のことから、沙流川におけるシシャモの主要産卵場所では、産卵期に流量が $75 \text{ m}^3/\text{sec}$ までの範囲の中で上昇すると、産卵有効面積 SUA も増加するが、その分、流量が減少する越冬期には、河岸部等の水深の浅い河床が干出し、産着卵の減耗数も増加するということが明らかとなった。

第5章 発生初期の受精卵に及ぼす海水の影響

1997年11月の鵲川と沙流川では、大増水(500 m³/sec 以上)により、シシャモ産着卵が下流側に流され、さらに産着卵密度が低下する現象が観察された(社団法人北海道栽培漁業振興公社 1998)。鵲川における海水の遡上を時系列的に示した報告はないが、2003年における産卵期に観測された底層の塩分値(北海道開発局室蘭開発建設部 2003)をみると、KP 1.4 km 付近まで 10-20 psu (practical salinity unit) の海水が進入している。1997年のような増水の影響を受けて産着卵が河川の海水遡上域まで流下した場合、産着卵の生残が補償される範囲はどこまでなのか不明である。

シシャモ受精卵の発生に及ぼす海水の影響は、尾身(1979)が受精直後および発眼期、孵化直前の卵を用いて詳細な結果を報告している。その結果によると、濃度 50%以上(17 psu に相当)の海水は受精直後および発眼期における受精卵の生残率を低下させていた。なお、受精直後の卵における実験は、水温を一定(5-6)にして行ったものであり、シシャモの遡上河川における水温変化を考慮していない(尾身 1979)。Mizuno et al. (2005)は、海水の影響が発眼期のどのステージから生じるのかを報告している。また、40%海水(14 psu に相当)の濃度では受精に影響を及ぼさないことが知られているが(岡田・佐々木 1960)、これは受精後 48 時間までの観察結果であり、海水の曝露が孵化までの間にどのような影響を与えるかは確認されていない。このように、海水が発眼卵の生残に影響を与えることは知られているが、発生初期の受精卵が海水分布域まで流下したときの影響については解明されていない。本研究では、桑実期から囊胚期の受精卵が河川の海水分布域に沈着した場合、海水が受精卵の生

残率および孵化率，仔魚の生残に与える影響を解明した。

1. 材料と方法

1) 鵠川の流量

流量は，鵠川橋観測所(シシャモ産卵域：北海道勇払郡むかわ町洋光町)の日流量(毎正時流量の平均値)を用いた。日流量は，シシャモ産卵期における増水の実態を確認するために，産着卵調査の実施年次である1982年から2003年までの期間で，産卵期に200 m³/sec以上となった年次を抽出し，取りまとめを行った。

2) 実験：海水が受精卵の生残率に与える影響

a. 実験条件

実験は，2004年11月27日から3月14日までと，2005年11月25日から3月19日にかけて，鵠川漁業協同組合シシャモ孵化場で行った。供試の水は，同孵化場の給水に海塩(パーフェクト海水ピュアソルト，株式会社アクアシステム，東京)を希釈させた人工海水を用い，実験水槽内で循環させた。循環式水槽は，受精卵収容用の水槽(30 cm × 20 cm × 15 cm) 3つを上段に，海水濃度調整用の水槽(53 cm × 35 cm × 30 cm) 1つを下段に配置し，両水槽の水をマグネットポンプにより循環させた(Fig. 44)。また，実験期間中における施設の最低気温は-15℃にも及ぶことがある。供試の水の結氷防止には，海水濃度調整用の水槽にエアレーションを施し，受精卵収容用の水槽表面には循環水を当てて流れが生じるように対策を講じた。実験の水温は，循環式実験水槽を大型の水槽(300 cm × 150 cm × 50 cm)に収容し，互いの水が通水しないよ

う配置(ウォーターバス方式)することにより、孵化用水と同じになるように設定した。供試卵は、鷓川の河口付近で採捕した成魚から人工授精(北海道立水産孵化場 1990)により得られたもので、吸水後にガラスプレート(縦 500 mm, 横 20 mm, 厚さ 2 mm) 1 枚あたり約 100 粒を付着させ、これを 1 試料とした。試料は、海水濃度ごとに 48 試料を用意し、透過性のバスケットに入れて、それぞれの実験水槽(受精卵収容用)に収容した。シシャモ遡上河川の表面は受精卵の越冬期に氷で覆われることから、実験では、暗条件を形成するために、大型の実験水槽の上に発砲スチロール製の板を被した。受精卵の生残率(生卵/全数 × 100)は、12 月から翌年 3 月までの間に月 1 回、各海水濃度の試料から毎回別の 6 試料を現地で検鏡し、白濁卵を死卵とすることにより求めた。シシャモの産卵は淡水域で行われることから、受精卵に対する人工海水の曝露は、卵が桑実胚に達して正常な発生が確かめられた時点、すなわち 2004 年は 12 月 3 日から、2005 年は 12 月 10 日から開始した。曝露の頻度は、鷓川における時系列的な海水分布域が詳細に把握されていないため、一定の濃度を恒常的に与えるものとした。供試水は、1 週間に 1 回程度の頻度で交換し、交換時にポータブル塩分計(YSI 30. YSI Inc, Ohio, USA)により塩分値を測定し、実験区の海水濃度をそれぞれ調整した。長期的な塩分の測定には、メモリー式計測器 (COMPACT-CT. アレック電子株式会社, 神戸)を用い、設定した条件を保った(Fig. 45)。

b. 解析

2004 年における受精卵 3 群の解析は、検鏡時に毎回異なる試料で生残率を確認したことと、Bartlett 検定で平均生残率に等分散性が得られなか

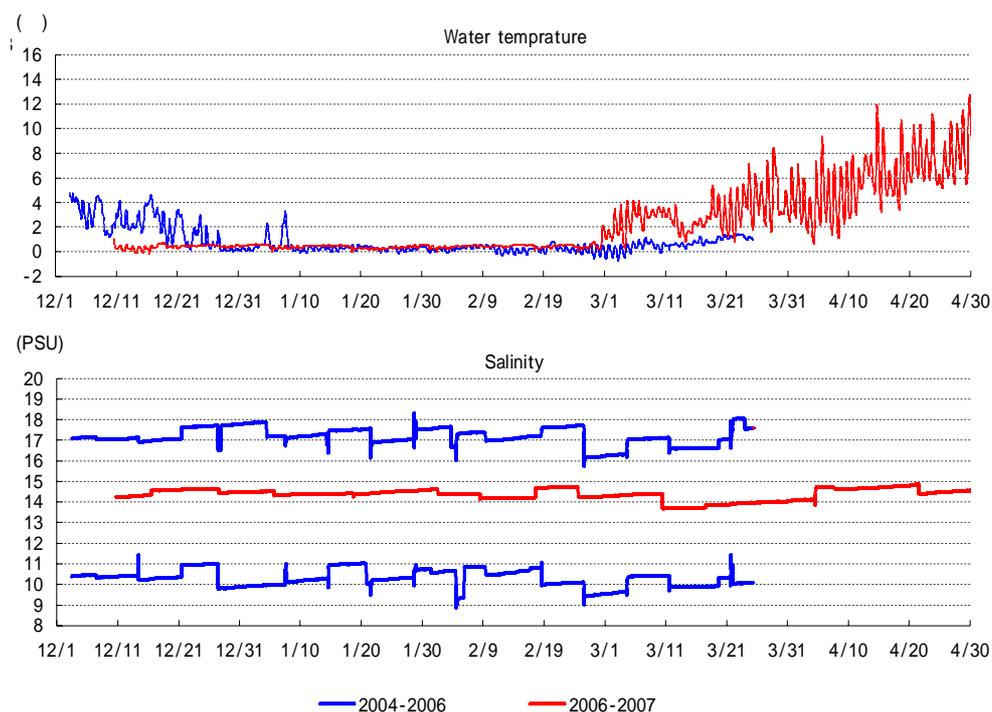


Fig. 45. Record of changes in salinity and water temperature per every hour in the experiment .

った ($p < 0.05$) ことから, Kruskal-Wallis 検定 により行った。各水準間で有意な差が認められた場合には, Scheffe 検定により多重比較を行った。2005 年における受精卵 2 群の解析は, F 検定で等分散性の有無を確認し, Mann-Whitney U 検定 により解析した。受精卵の発生段階は, 足田(1958) の区分に基づき, 次の 9 段階に分類した。

桑実期以前(A), 囊胚期(B), 胚体期(C), 眼胞の出現(D),
 聴胞の出現(E), 眼胞色素の出現前(F), 眼胞色素の出現(G),
 発眼期(H), 孵化期(I)

3) 実験 : 海水が孵化率に与える影響

a. 実験条件

本実験には、実験の対照区および各実験区で飼育された受精卵を用いた。孵化率の検鏡は、2004年の受精卵が2005年4月2日から、2005年の受精卵が2006年4月12日から実施し、その後、1週間に2回の頻度で同じ試料を対象として行った。孵化率(孵化数 / 卵数 × 100)は、実験前に供試卵から死卵を除去し、検鏡時に孵化したもの、あるいは卵膜が破れた状態でガラスプレートに付着しており、検鏡前に孵化していたと判断されたものを孵化として計数することにより求めた。

b. 解析

孵化率の差は、対照区と実験区における孵化率の累積が50%および90%を上回る日を比較した。

4) 実験 : 海水が仔魚の生残に与える影響

a. 実験条件

実験は、実験における2005年の受精卵(海水濃度0 psu, 14 psuでの飼育)を社団法人北海道栽培漁業振興公社の生態研究室(札幌)に移送し、実験における供試の水で孵化させ、2006年4月7日から開始した。仔魚を飼育するビーカー(500 cc)は、水温調整器(REI-SEA RZ-200Y. 株式会社レイシー, 東京)を付設した水槽内(100 cm × 75 cm × 75 cm)に収容し、互いの水が通水しないよう配置した(Fig. 46)。供試の水は、鶴川の孵化用水を1週間に2回生態研究室まで搬送し、実験前から水温を10に調整し、エアレーションを施した。シシャモの仔魚は、河川で孵化し、海域で生育す

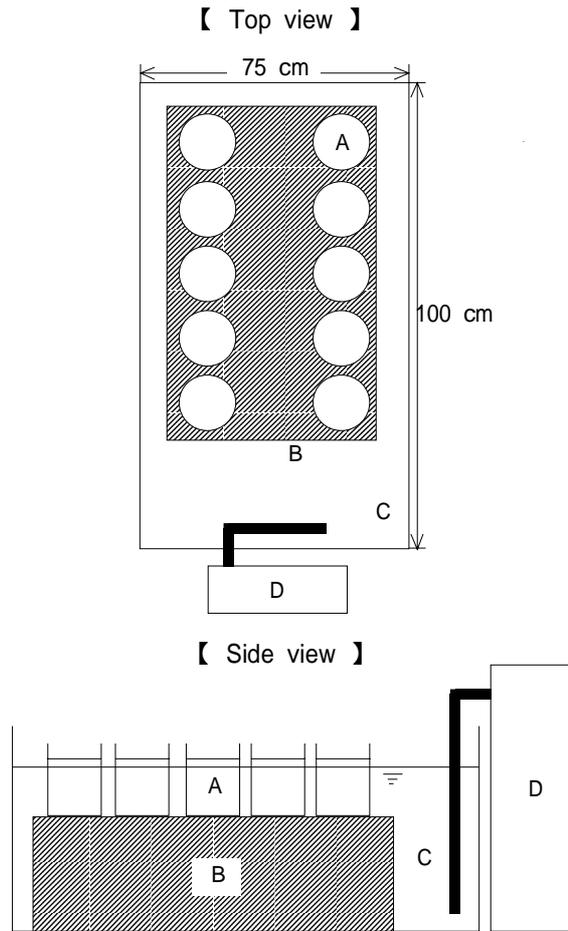


Fig. 46. Schematic illustration of the water tank in the experiment .

- A: Beaker of larva accommodation.
- B: Stand of Beaker.
- C: Water temperature adjustment tank.
- D: Controller of water temperature.

る(尾身 1978a)ことから，実験では淡水区と海水区(人工海水；35 psu)を設定した。水温は，Mizuno et al. (2005)の実験に併せ 10 に設定した。この値は，鷓川におけるシシャモ仔魚の降海後期の水温にあたる(Fig. 47)。供試の水は，ビーカーの半分の量を毎日交換した。供試魚は，淡水区で同日に孵化した仔魚をスポイトで各ビーカーに 50 個体収容し，自然の光周期条件下および無給餌で飼育した。仔魚の生死は，実験期間中に毎日判定した。

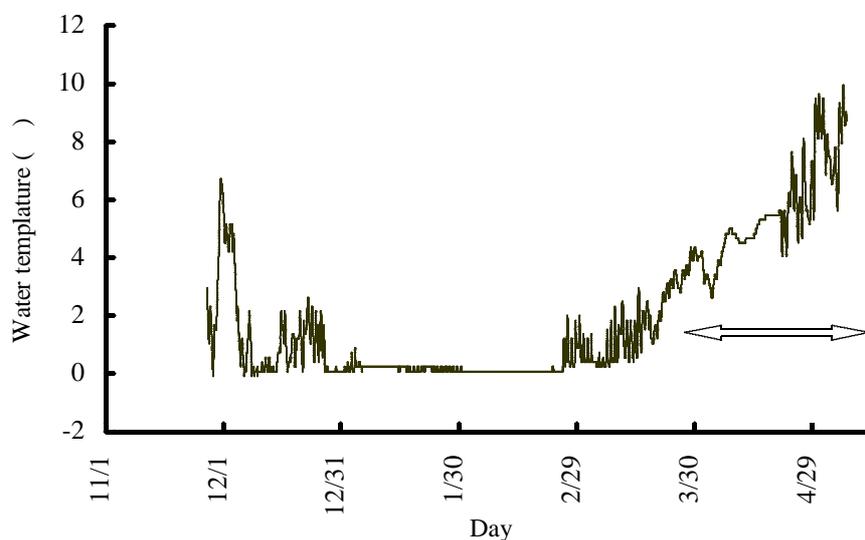


Fig. 47. Record of water temperature per every hour in the Mukawa River (KP 2.6 km) in 2003. Arrow indicate down stream migration season of larvae of shishamo smelt.

b. 解析

対照区(0 psu)と実験区(14 psu)における仔魚の生残状況は，Kaplan-Meier法により生存曲線を作成し，Logrank 検定により曲線同士の有意差を解析した。

2. 結 果

1) 鷓川の流量

1980-2003 年における鷓川の日流量の平均値は、シシャモ産卵期(10 月下旬から 12 月上旬)に 7.8-57.7 m^3/sec の範囲にあるが、1982 年、1989 年、1993 年、1997 年には 300 m^3/sec を上回り、特に 1997 年 11 月 27 日には 567 m^3/sec に達する増水が発生した(Fig. 48)。1997 年における西部海域のシシャモ生産量は 235 トンに及び、1987 年以来の 200 トンを上回る豊漁となった(Fig. 1)。鷓川地区においても生産量が 114 トンに達し、14 年ぶりに 100 トンを上回った。シシャモにおける鷓川地区の生産量と鷓川の平均

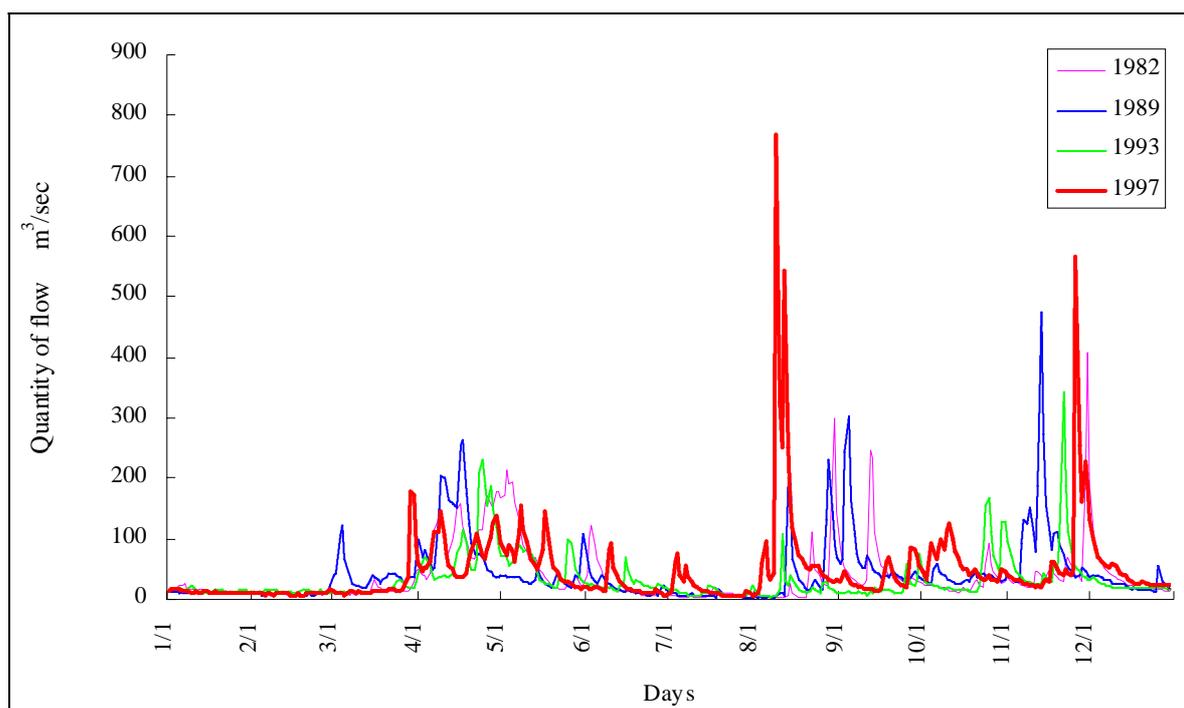


Fig. 48. Changes in quantity of flow (m^3/sec) per every hr in the Mukawa River in 1982, 1989, 1993, 1997.

産着卵密度の関係(当年同士)は、有意な正の相関($r = 0.73$ $p < 0.05$)を示していることから、この関係を考慮すると、1997年における鷓川の産着卵密度は、1982-1997年の中で最高に近い値を示すはずであった。しかし、増水後に産着卵調査を実施した結果、平均産着卵密度は1,132粒/m² (Fig. 10)に留まり、1997年までの中位の値となった。さらに、1997年における産着卵の高密度域は、1993-1996年と比較して下流側に大きく移行しており、産着卵の大部分が増水の影響を受け、河川の海水分布域や海域まで流下したことが推定された。

2) 実験：海水が受精卵の生残率に与える影響

2004年における受精卵の平均生残率(Fig. 49)は、次のように推移した。対照区および実験区10 psuの平均生残率は、海水の曝露開始12日目から107日目にかけて70%台から60%台となった。これらに対し、実験区17 psuの平均生残率は、曝露開始18日目からすでに39.9%まで低下していた。受精卵における平均生残率の差を統計学的に検定した結果、各検鏡時とも対照区および実験区10 psuは、実験区17 psuより有意に高い値を示した(Kruskal-Wallis検定 $P < 0.05$, Scheffe検定 $P < 0.05$)。また、生卵の発生段階(Fig. 50)をみると、対照区および各実験区とも曝露開始18日目には囊胚期から胚体期(区分C)、36日目には眼胞期から聴胞期(区分E)、69日目には眼胞色素期から発眼期(区分G)、107日目には発眼期から孵化期(区分H)の頻度が最も高い値を示した。しかし、実験区17 psuについては、曝露開始18日目から対照区と実験区10 psuより卵発生が1段階遅れる割合が高く、36日目からその割合が拡大する傾向を示した。2005年における対照区と実験区14 psuの平均生残率(Fig. 51)は、海水の曝

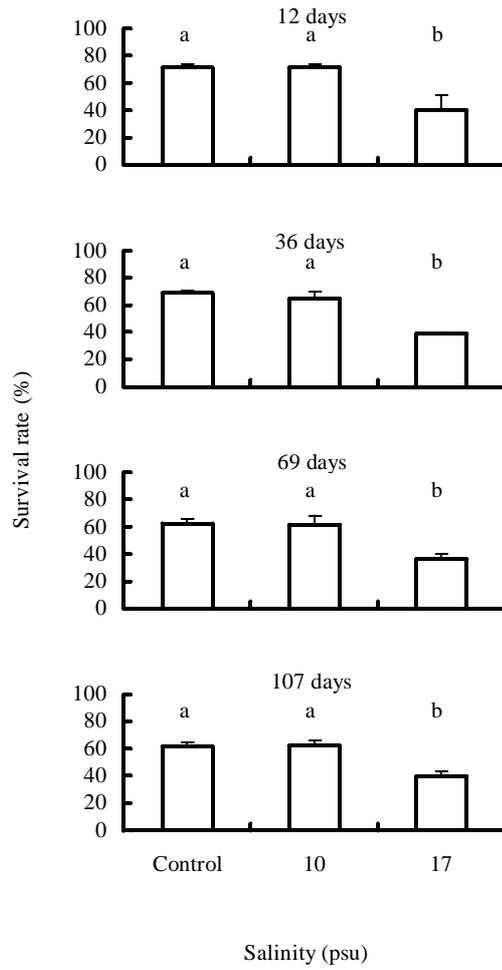


Fig. 49. Changes of survival rate of eggs ($n=6$) in different salinity concentrations (psu) in 2004-2005. The letters a and b indicate significant differences (Scheffe's test $P < 0.05$) in the value compared to each eggs survival rate.

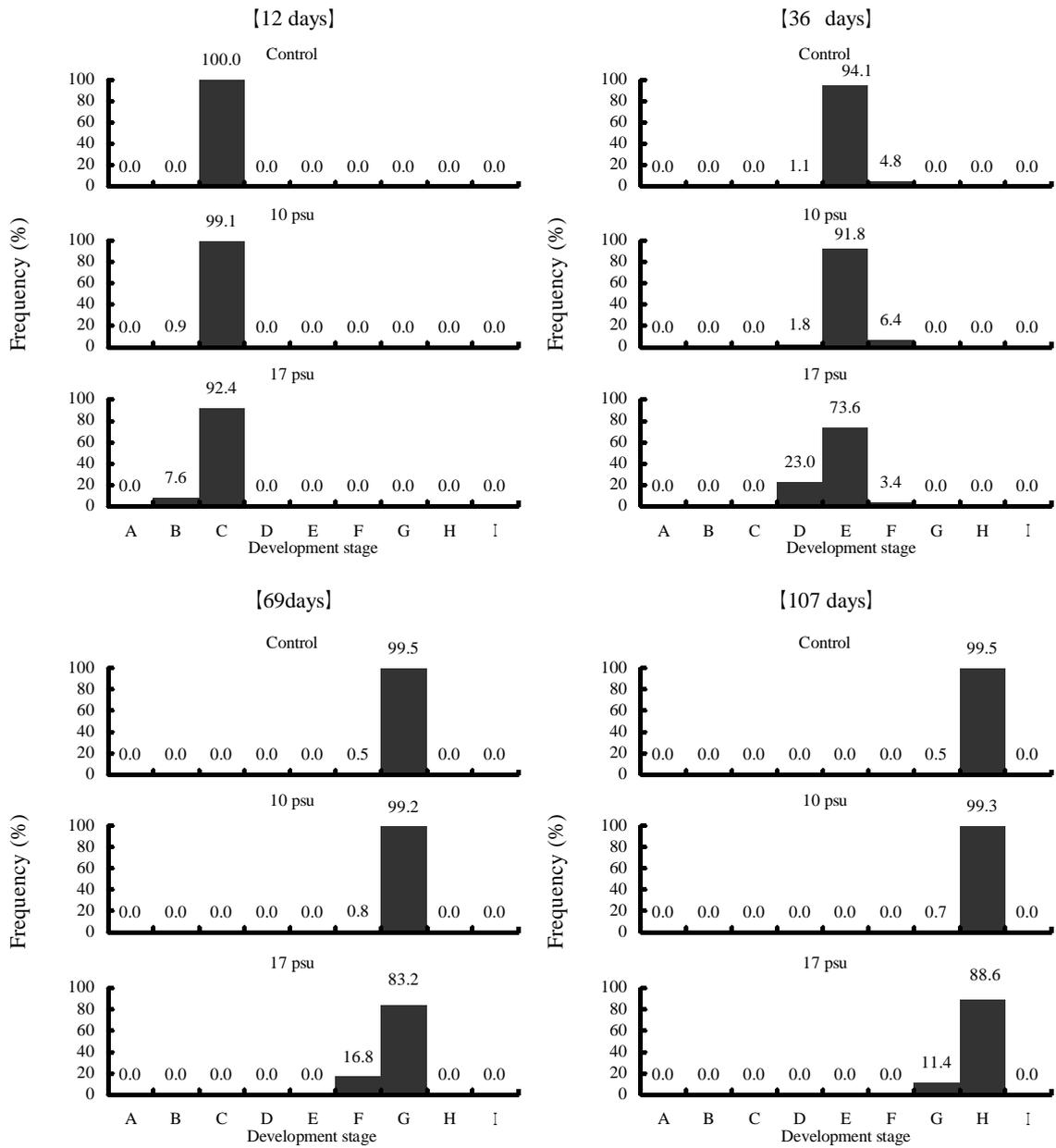


Fig. 50. Changes of the development stage of eggs ($n=6$) in different salinity concentrations (psu) in 2004-2005.

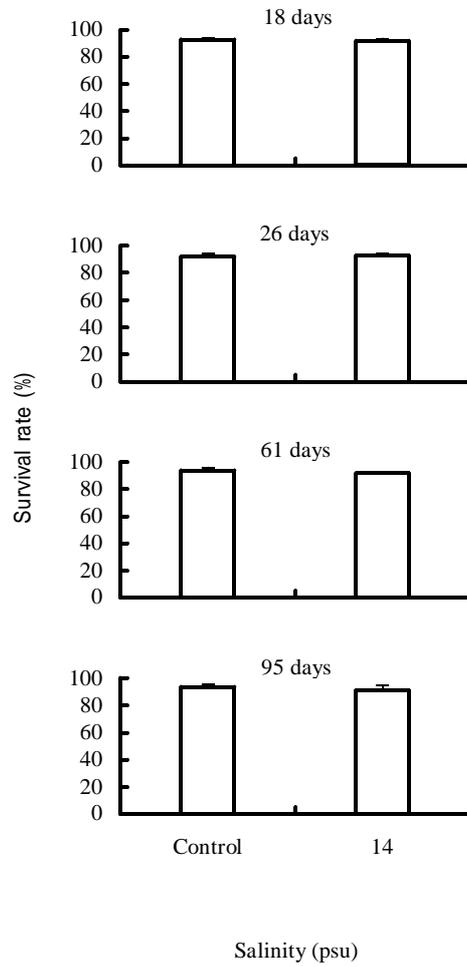


Fig. 51. Changes of survival rate of eggs ($n=6$) between control and 14 psu salinity concentration in 2005-2006. Statistical difference was not observed (Mann-Whitney U test $P > 0.05$).

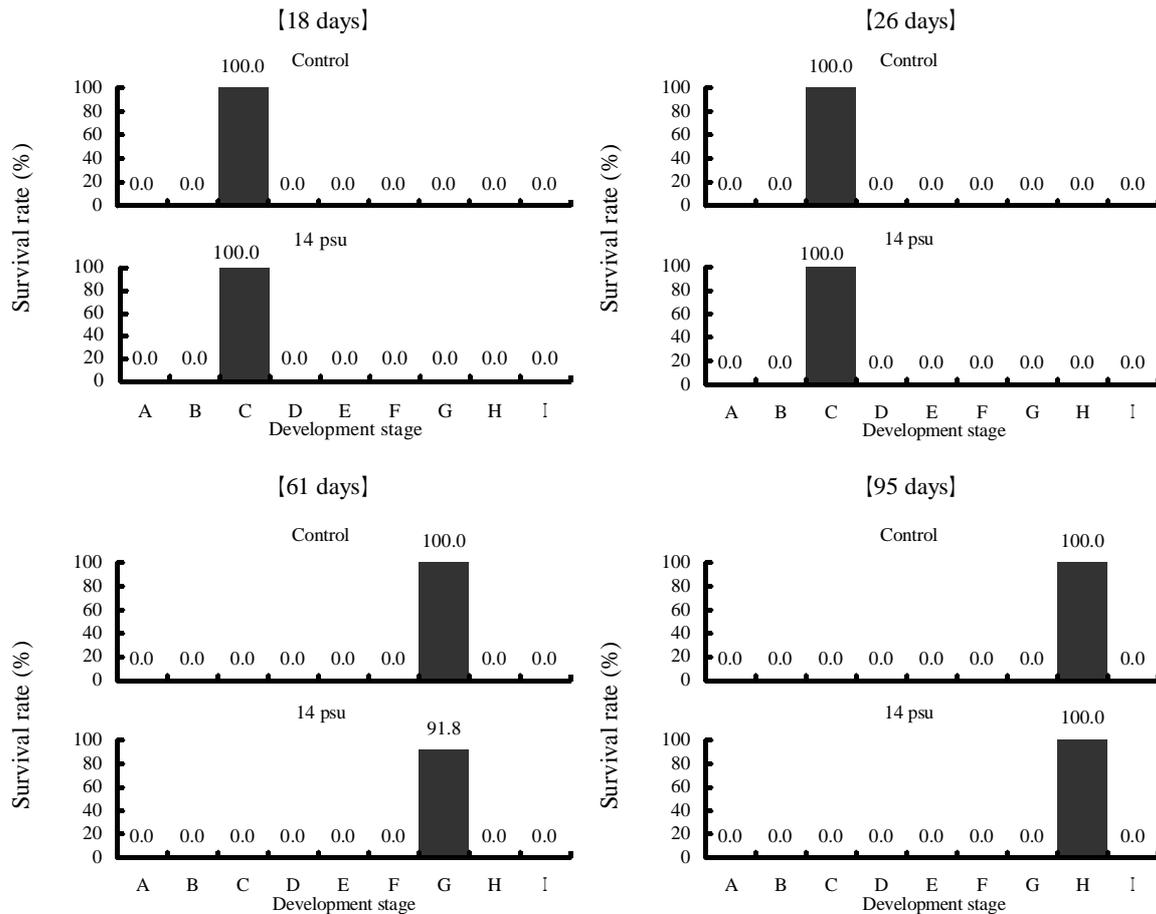


Fig. 52. Changes of the development stage of eggs ($n=6$) in different salinity concentrations (psu) in 2005-2006.

露開始 18 日目(1 回目検鏡)から 95 日目(4 回目検鏡)にかけて 90%台のまま推移した。各検鏡時における両者の平均生残率に有意な差は認められなかった(Mann-Whitney U 検定 $P > 0.05$)。対照区と実験区 14 psu における生卵の発生段階(Fig. 52)は、曝露開始 18 日目および 26 日目には囊胚期から胚体期(区分 C)、61 日目には眼胞色素期から発眼期(区分 G)、95 日目には発眼期から孵化期(区分 H)となり、両者の差はみられなかった。従って、2 か年の結果を照合すると、海水濃度と受精卵の生残率の関係は、

海水濃度 14 psu 以下では生残率に影響を及ぼさず，海水濃度 17 psu では生残率を低下させると考えられた。

3) 実験 : 海水が孵化率に与える影響

2004 年における対照区および実験区 10 psu の平均孵化率(Fig. 53)は，8 日目に 50%を，11 日目に 90%を上回り，両者の間に大きな相違はみられなかった。一方，実験区 17 psu の平均孵化率は，8 日目に 28.0%，11 日目に 39.0%となり，18 日目に至っても 40%未滿となった。2005 年の平均孵化率は，対照区が 8 日目に 90%を，実験区 14 psu が 11 日目に 90%を上回る結果を示したが，最終的な値はともに 96%を超えていた。これらのことから，海水濃度と孵化率の関係は，実験の結果と同様に，海水濃度 14 psu 以下では孵化率に影響せず，海水濃度 17 psu では孵化率が低下した。

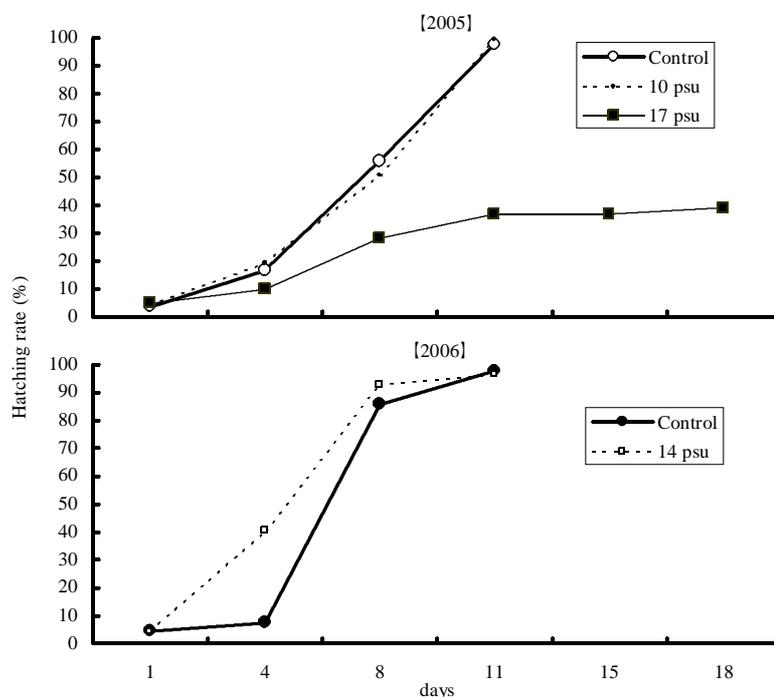


Fig. 53. Changes in hatching rate of eggs ($n=6$) in different salinity concentrations (psu) in 2005 and 2006.

4)実験 : 海水が仔魚の生残に与える影響

淡水区および海水区における生残曲線は, Fig. 54 に示すとおりであり, 淡水区における対照区, 実験区 14 psu の生残率が 50%以下となる日は, それぞれ, 16 日目, 17 日目であった。全供試魚が死亡した日は, 両者とも 18 日目となった。海水区における対照区, 実験区 14 psu の生残率が 50%以下となる日は, それぞれ, 6 日目, 9 日目であった。全供試魚が死亡した日は, 対照区が 23 日目, 実験区 14 psu が 24 日目となった。

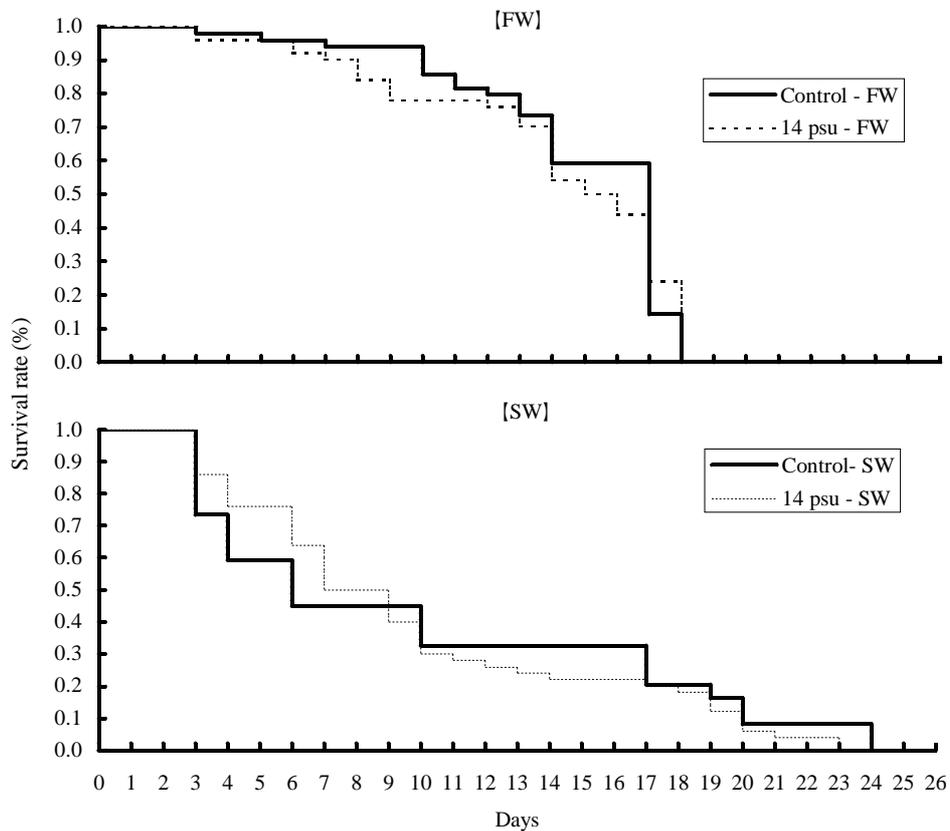


Fig. 54. Changes in survival rate of larvae in control and salinity 14 psu concentration in 2006.

FW: Fresh water, SW: Sea water.

また，対照区と実験区 14 psu における生残率の曲線同士の差を統計学的に検定した結果，淡水区および海水区とも両者に有意な差は認められなかった(Logrank 検定；淡水区 $P > 0.05$ ，海水区 $P > 0.05$)。つまり，淡水区および海水区における対照区と実験区 14 psu の生残率は，それぞれ差が生じていないと判断された。また，50%の供試魚が生残する日数は淡水区の方が長く，全供試魚が死亡するまでの日数は海水区の方が長いことがわかった。

3. 考 察

シシャモの遼上河川で産卵期に増水が生じ，桑実期から囊胚期の受精卵が河川の海水分布域まで流下した場合，海水が受精卵の生残率および孵化率，仔魚の生残に与える影響を明らかにした。実験 と では，1年目に海水濃度 0 psu ， 10 psu ， 17 psu に対するシシャモ受精卵の生残率および孵化率の変化を，2年目に海水濃度 0 psu ， 14 psu に対する受精卵の生残率および孵化率，仔魚の生残率の変化を観察した。その結果，受精卵の生残率と孵化率は，海水濃度 14 psu (40%海水)以下では影響を受けないが，海水濃度 17 psu (50%海水)では低下した。尾身(1979)は，受精直後の卵(釧路川産)を海水(水温 5-6)に曝露し，孵化までの 21 日間における生残率と発生段階を観察した結果，100%海水区では全て死卵となり，50%海水区では大半の卵に異常がみられ，孵化直前まで発生が進んだ卵を人為的に孵化させても仔魚は活発に遊泳しないと報告している。この報告と本実験は，海水を曝露させる水温と期間が異なっているが，受精卵の生残率と孵化率に影響を及ぼす海水濃度は 17 psu であるという結果が一致した。実験 では，対照区と実験区 14 psu (40%海水)に

おける受精卵から孵化した仔魚の生残率を比較した。その結果，淡水および海水における仔魚の飼育で対照区と実験区の生残率に差は認められなかった。また，海水濃度 10 psu では，仔魚の生残実験を実施していないが，海水濃度 14 psu での結果を考慮すると，仔魚の生残率に影響を与えていないことが考えられる。発眼期の受精卵を海水に曝露させた実験(尾身 1979)では，淡水区と比較して，100%海水区で孵化率が極めて低く，孵化日の中央値が大幅に遅れ，50%海水区で孵化率がやや低いが，孵化日の中央値に大きな差がみられないという結果を示している。Mizuno et al. (2005)は，17 g^l 海水は発眼初期(ステージ 15-17；疋田 1958)の卵の孵化率と仔魚の生残率に影響を与えると報告している。また，海水濃度と受精，卵発生の関係は，40%海水では淡水飼育と差がないが，60%海水では桑実期まで達しないことが知られている(岡田・佐々木 1960)。

以上の結果，海水濃度 14 psu 以下の場所は，シシャモ卵の受精および発生，生残率，孵化率，仔魚の生残率に影響を及ぼさないことが考えられた。また，海水濃度 17 psu 以上の場所は，シシャモの産卵域および卵発生の場所として不適であると判断された。隼野ら(1999)によれば，シシャモにおける発眼期の受精卵には，卵黄囊上皮に塩類細胞(塩分を排出する役割を持つ細胞)が多く確認され，海水中では，その細胞が顕著に大型化することから，海水適応能を有する可能性があると報告している。また，受精卵の ATPase 活性が増加している発生段階ほど，高孵化率となっている(Mizuno et al. 2005)。従って，シシャモの受精卵は海水耐性を有しているが，海水濃度 17 psu 以上では，塩類細胞の浸透圧機能が限界に達するような現象が生じ，卵発生に悪影響を及ぼすことが推察された。

第6章 人工産卵場造成の効果と課題

沙流川は、これまで幾多の洪水に見舞われ、国の治水事業計画に基づき築堤や護岸および河道改修などが施工されてきた。シシャモの産卵域についても 1979-1990 年に河口導流堤工事が、1985-1989 年に富川市街裏護岸工事などが行われている(財団法人北海道開発協会 1995)。さらに、流域における土砂採取などの各種開発も進んでおり、シシャモ卵の付着基質となる砂礫供給の減少が懸念される。一方、シシャモの生産量は、前年の降海仔魚数と正の相関が認められていることから(森 2002)、仔魚数を増やすために、各種の河川工事で失われた産卵適地を修復することは、シシャモ資源増大のための積極的な方策であることが想定される(新居・宮崎 1996b)。アユでは、資源増大策の一環として、古くから人工産卵場が造成されている(石田 1961a；淡水魚増殖試験場 1969)。河川管理者である北海道開発局室蘭開発建設部は、ひだか漁業協同組合(当時の門別町漁協)および社団法人北海道栽培漁業振興公社とともにシシャモ産卵環境の創出策を検討し、シシャモ人工産卵場の造成を試みた。この人工産卵場は、対象区間の流速を低下させ、さらに砂分を堆積させることにより、シシャモの産卵および産着卵の分布に好適な条件の創出が期待された。

本章の目的は、シシャモ人工産卵場の造成による河川の物理環境条件の改善と、産卵場としての効果について評価することである。また、本章により人工産卵場における耐久性および維持管理の課題が抽出された。

1. 材料と方法

1) 人工産卵場の造成と評価手順

シシャモにおける人工産卵場の造成場所は，1995年頃から産着卵密度が低下した KP 1.75-2.00 km を踏査し，底質の粗粒化がみられた KP 1.81-1.90 (Fig. 55)を選定した。当該区間は，水制の堆砂促進効果によって水深が低下しても，河床が冬期間の湧水で干出することがなく，結氷厚(約 60 cm)以上の水深の維持が期待され，さらに低水路および高水敷の幅が広く，治水上の安全性にも問題がない場所である。また，KP 1.81-1.90 は，シシャモ産卵域の下流側にあたり，十分な成魚遡上量が期待される範囲である。1999年の調査は，次のような手順で実施した。

人工産卵場の造成場所を選定する(7月上旬)。

造成前における物理環境条件(水深，流速，底質)の調査を実施する(7月下旬)。

人工産卵場の構造を検討する(水理学的検証，8月；北海道開発局室蘭開発建設部治水課)。

人工産卵場を造成する(9月上旬；北海道開発局室蘭開発建設部)。

造成後(産卵期)における物理環境条件の調査を実施し，流況および底質の改善状況を検証する(12月上旬)。

シシャモの産着卵調査を実施し，産卵場所としての効果を検証する(12月上旬)。

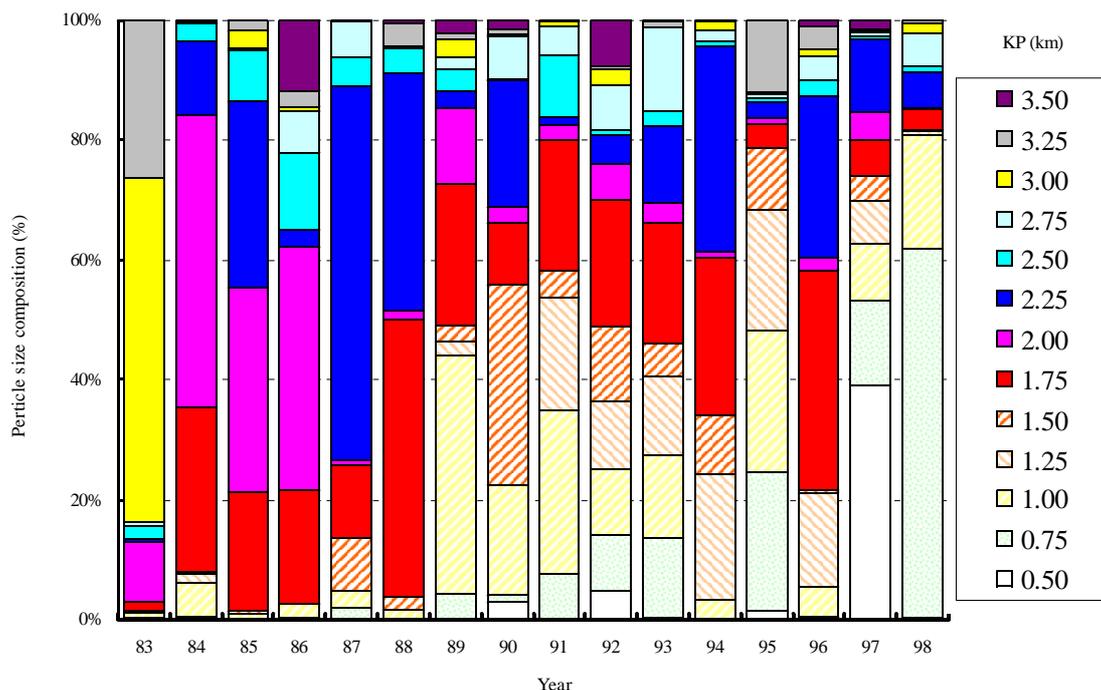


Fig. 55. Annual change of particle size composition for all spawning ground in the Saru River during 1983-1998.

2) 人工産卵場の規格

人工産卵場 (Fig. 56) は、落葉や流木など流下物の滞留により、施設の流れが阻害されないこと、止水域となって泥場が形成されないことを重点として設計され、木杭による透過性の水制工 (河川流速を低下させる、あるいは流向を変化させるために、河岸から流れの中心部に向かって突きだして設置されるもの；以下、水制工と称す) となった。水制工は、木杭の柱 (径；0.15 m × 高さ；1.50 m) を横断方向 0.30 m 間隔で長さ 30 m まで打設し、水制工の縦断間隔 30.0 m で 4 列に配置されたものである。また、最上流の水制工については、流速の低下を促進させるために、直下流にもう 1 列の木杭が配置された。

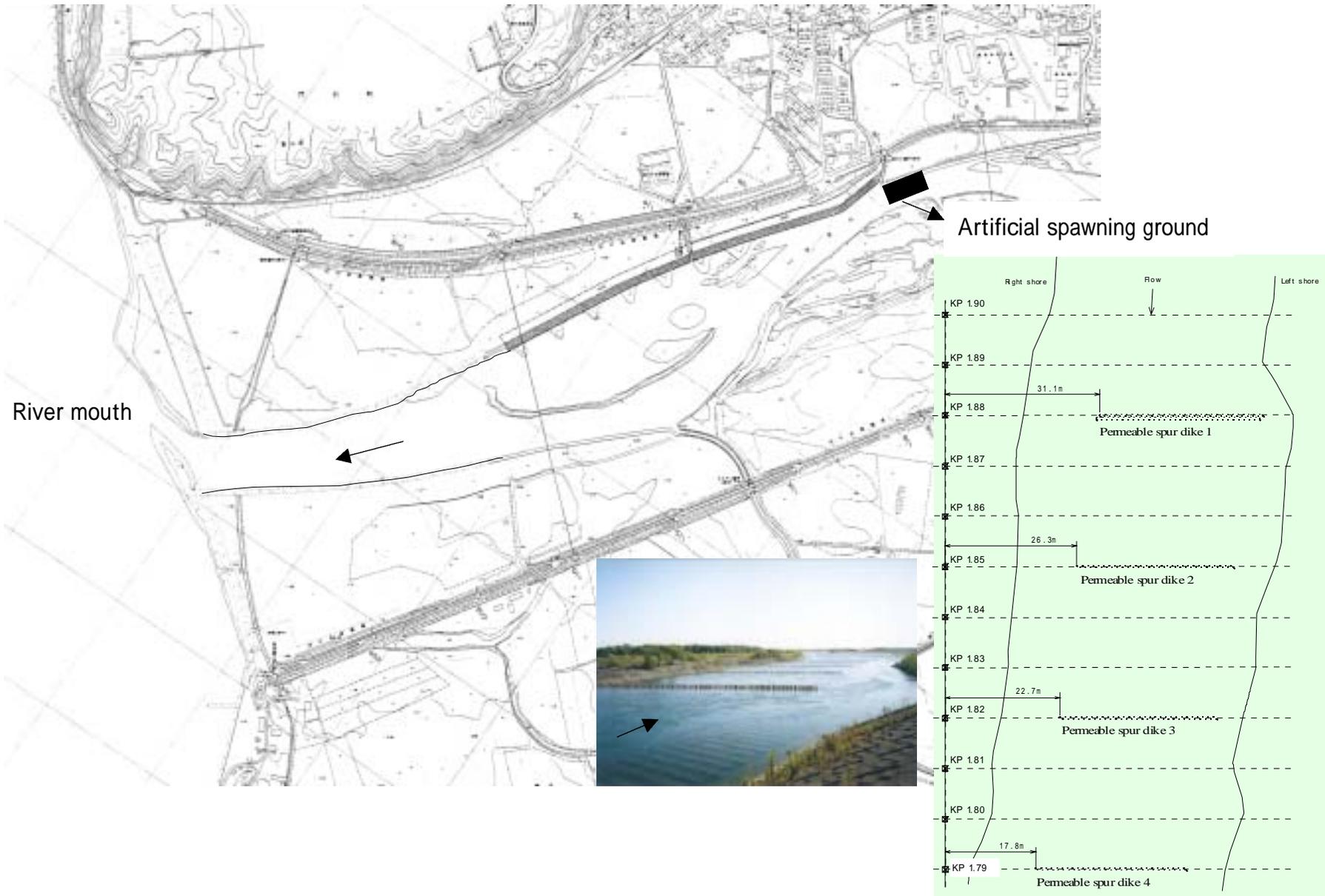


Fig. 56. Installation position of artificial spawning ground of shishamo smelt in the Saru River.

3) 物理環境条件および産着卵

a. 現地調査

物理環境項目の水深,流速,底質の調査は,人工産卵場造成前の7月22日と,造成後の12月7日に実施した。各調査では,KP 1.79-1.90 kmの右岸側に縦方向の基線を設け,その基線上に縦10 m間隔で横断測線の基点を配置した。横断測線は平板測量により基線から90°に方向を設定し,横断測線上における任意の距離は基点から左岸方向に計測した。水深および流速の計測は,各横断測線における河床地形の変化点で行った。底質の試料は,KP 1.81-1.88 kmの範囲で,水制工1-3列目における右岸の端を結ぶ縦断測線と,各横断測線の交点から3 m,9 m,15 m,21 m,27 mの位置で採集した(Fig. 57)。

シシャモの産着卵調査は,人工産卵場造成後の12月7日(産卵盛期後)に物理環境調査に併せて実施した。産着卵調査は,KP 1.81-1.90 kmの範

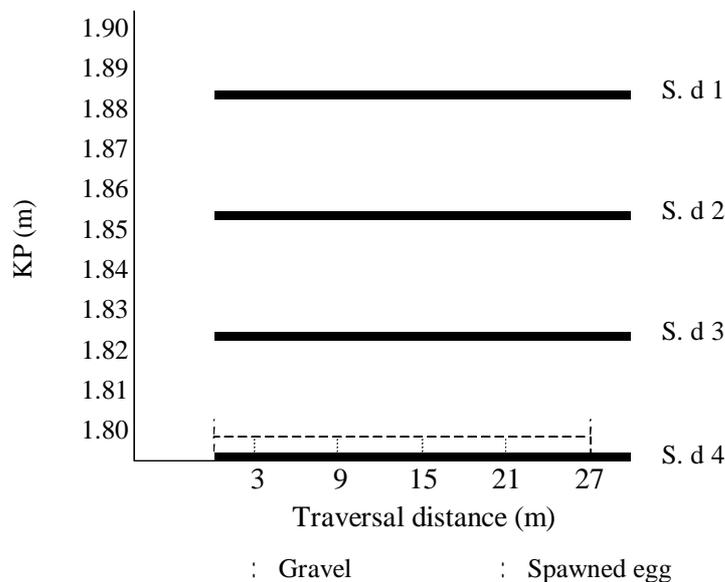


Fig. 57. Survey point of spawned eggs and gravel of artificial spawning ground in the Saru River.

圃で、底質調査と同じ手順で地点を設定した。なお、水深および流速の計測方法、底質およびシシャモ産着卵の採集方法は、第 2 章に記述したとおりである。

b. 解析

水深と流速は、各調査時における平面コンターを作成した。人工産卵場の造成前後における水深と流速の差は、調査日の流量が異なっているため、絶対値での比較が不可能である。従って、造成前後における流況の変化は、各調査時における流量から各横断測線の径深(水理学的な平均水深; 流量 / 平均流速 / 水面幅)と平均流速(流量 / 断面積)をそれぞれ求め、最上流の横断測線である KP 1.90 km と下流側の横断測線の値を比較することにより評価した。底質の試料は、第 2 章に記述した方法で粒度組成(社団法人地盤工学会 1999)を分析し、FI の解析を行った。底質の分布は、各調査時の流量が反映されているものではなく、人工産卵場の造成後からシシャモの産卵期にかけて長期的な流況の影響を受けて変化するものであり、底質については造成前後における絶対値の比較が可能であると考えられる。人工産卵場の造成前後における全区間の FI の差は、各地点の値を対数変換(Log+1)し、 F 検定 で等分散性が確認されたので、 t 検定 により解析した。シシャモの産卵場所として適性な底質であるかを評価するために、各地点の FI を第 4 章で記述した SI (0.0, 0.5, 1.0)に変換し、その分布図を作成した。人工産卵場の造成前後に SI が変化した場所を検証するために、水制の 1 列目から 2 列目までを区間 1 として、2 列目から 3 列目までを区間 2 として、3 列目から 4 列目までを区間 3 として、各区間における SI ごとの地点数を Spearman

correlation by rank 検定により比較した。

底質の *CSI* とシシャモの産着卵密度数の関係を明らかにするために、各 *CSI* における平均産着卵密度の差を解析した。人工産卵場におけるシシャモの平均産着卵密度は、同年に実施した天然産卵床(人工産卵場の上・下流 100m の区間)と比較した。産着卵密度に関する両項目の平均値の比較は、産着卵密度の値を対数変換(Log+1)し、*F* 検定により等分散性が得られたので、*t* 検定により解析した。

2. 結 果

1) 人工産卵場の造成前後における物理環境条件の変化

調査時における日平均流量(富川観測所)は、施工前に 26.1 m³/sec、施工後に 37.7 m³/sec であった。人工産卵場の造成前における等深線(Fig. 58)は、左岸側から中央付近にかけて緩やかに深くなり、中央から右岸側にかけて急勾配で深くなる形状を示した。造成後における産卵期の等深線(Fig. 59)は、造成前に水際とほぼ平行であったものが、水制工の間で同心円状の形状が多くなる傾向を示した。特に、区間 1 の水深は、水制工の直下流で 1 m 前後であるが、その下流 10m 付近で 0.5 m 前後となり、河床に起伏が生じていた。また、右岸側に形成された流心は造成前より深くなり、洗掘の進行が認められた。人工産卵場の造成前における等流速線(Fig. 60)は水際線とほぼ平行で単純な形状を示すが、右岸から水面幅の 1/3 程度の流速が 0.8 m/sec 程度で最も速く、これを挟んで両岸に向かうほど 0 m/sec に近づいていた。造成後における産卵期の等流速線(Fig. 61)は、水施工の区間で 0.3 m/sec 前後の範囲が広く、一様な形状を示した。水制工 1 列目の右岸側には 0.83 m/sec の速い流れが存在するが、

KP1.79km KP1.80km KP1.81km KP1.82km KP1.83km KP1.84km KP1.85km KP1.86km KP1.87km KP1.88km KP1.89km KP1.90km

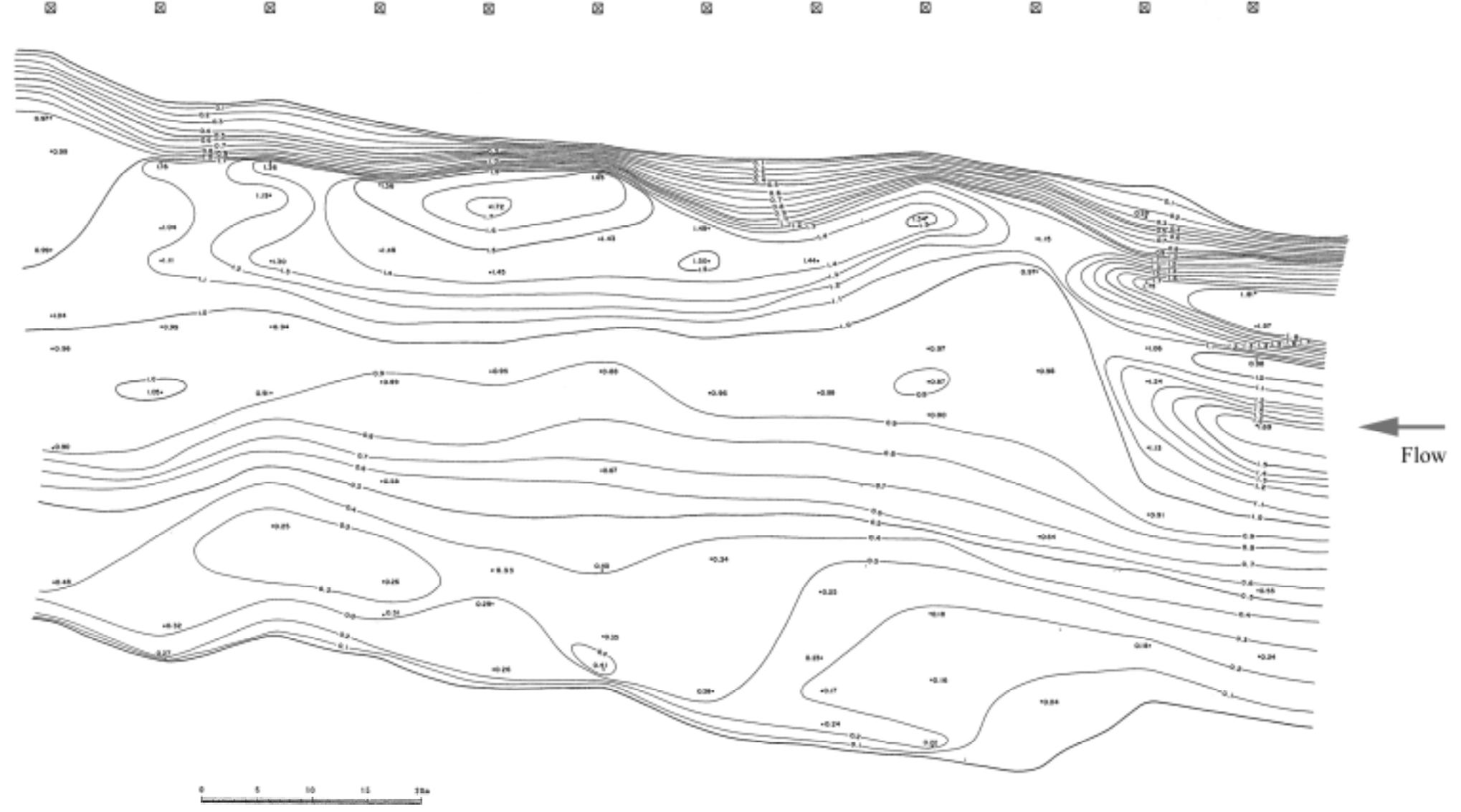


Fig. 58. Contour of water depth before the installing spawning ground for shishamo smelt in the Saru River.

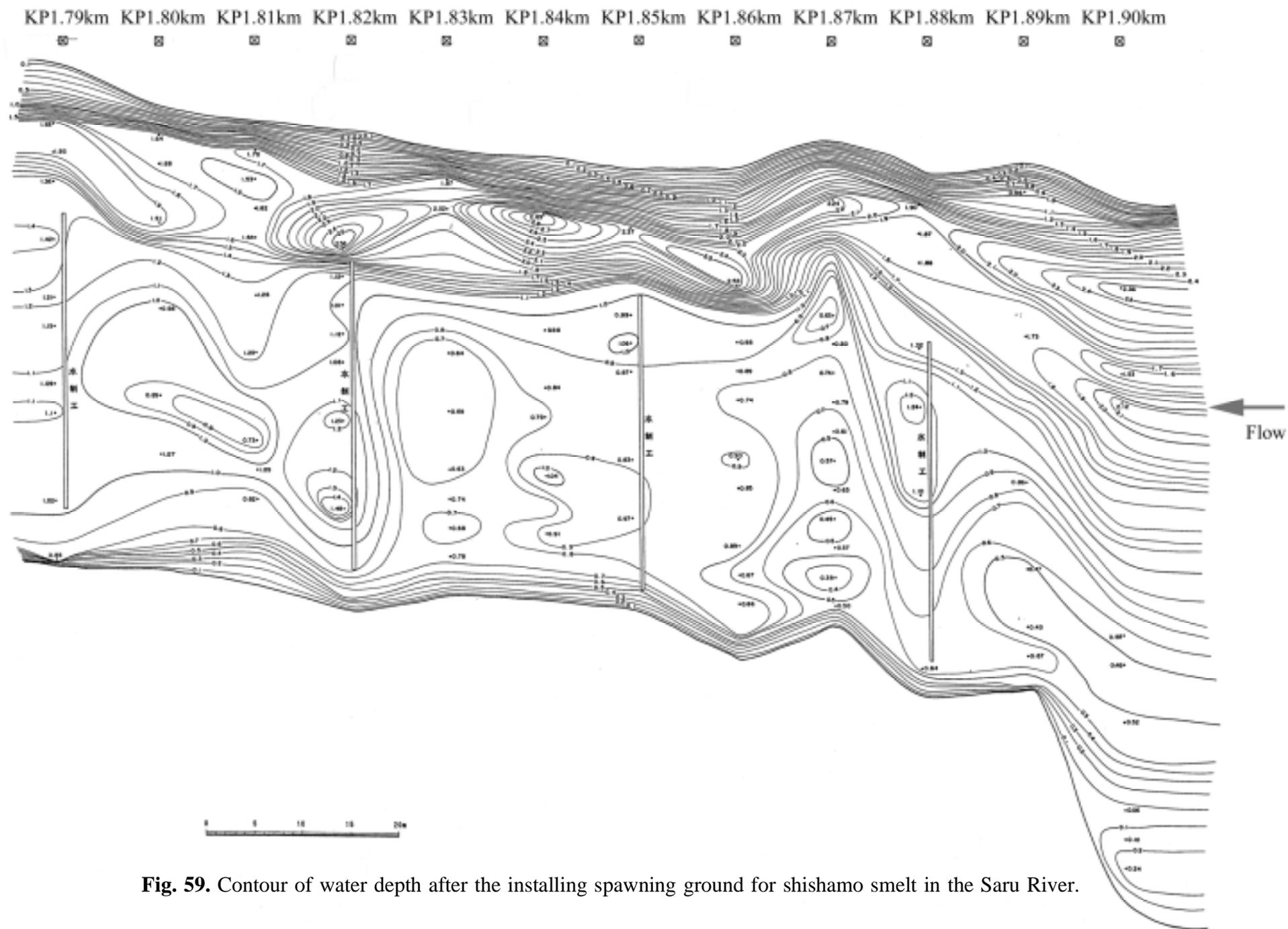


Fig. 59. Contour of water depth after the installing spawning ground for shishamo smelt in the Saru River.

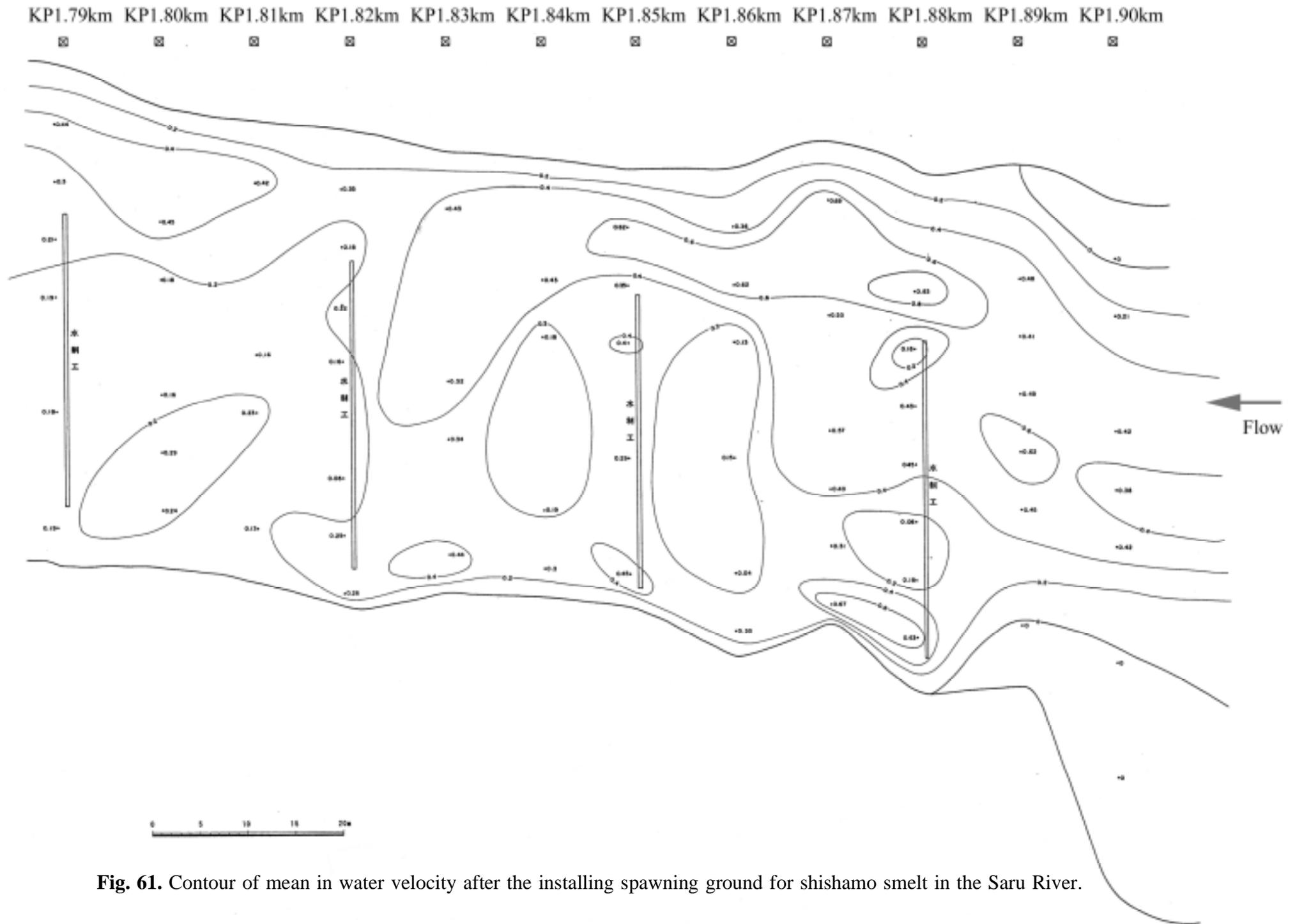


Fig. 61. Contour of mean in water velocity after the installing spawning ground for shishamo smelt in the Saru River.

その下流側では大幅に減衰する傾向を示した。次に，人工産卵場の造成前後における水深および流速は，最上流の測線 KP 1.90 km に対する各横断測線の径深と平均流速の比をそれぞれ比較した (Fig. 62)。その結果，径深の比が 1 を上回る測線は，造成前には KP 1.82 km であったが，造成後には KP 1.85 km，KP 1.82 km，KP 1.81 km，KP 1.79 km となり，造成後に増加した。反対に，造成後に径深の比が低くなった測線は，KP 1.88 km，KP 1.87 km，KP 1.84 km であった。また，造成後に平均流速の比が大きくなった測線は KP 1.88 km であり，小さくなった測線は KP 1.85 km，KP

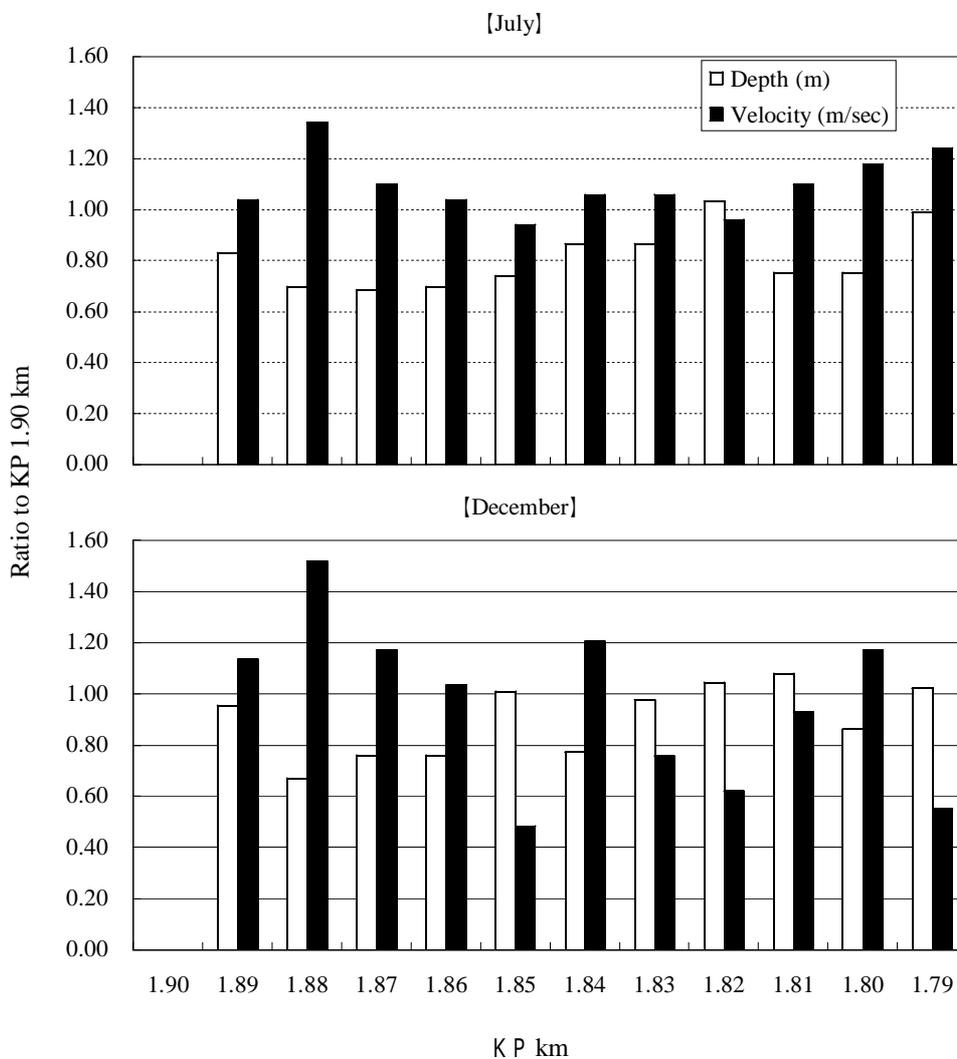


Fig. 62. The ratio of each survey line to KP 1.90 km on July and December in 1999.

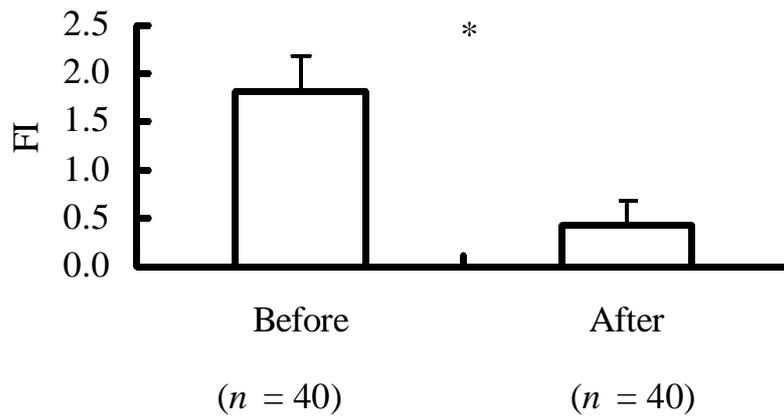


Fig. 63. Change in FI of artificial spawning ground before (Before) and after (After) the installing spawning ground for shishamo smelt in the Saru River.

FI: Fledle Index of gravel. *: $P < 0.05$.

1.83-1.81 km , KP 1.79 km であった。これらのことから , 施工後における人工産卵場の区間は , 水制工 1 列目の上流側と比較して , 水深の起伏と流速の減衰が生じたと考えられる。

人工産卵場における FI の平均値は , 造成前より造成後で有意に低い値(t 検定 $p < 0.05$)を示した(Fig. 63)。これは , 造成後の底質が造成前より細粒化したことを意味している。各地点の FI は , シシャモの産卵場所として適性であるかを判断するために , 人工産卵場の造成前(Fig. 64)および造成後(産卵期 ; Fig. 65)の値を SI 0.0 , 0.5 , 1.0 に変換したところ , 造成後における区間 1 の地点と区間 2 の右岸側地点の SI が造成前に比べて高くなる傾向を示した。そこで , 造成前後に SI が変化した地点数を区間別に比較した結果(Table 16) , 区間 1 における SI 1.0 の地点数が有意に増加(Spearman correlation by rank 検定 $p < 0.05$)していた。

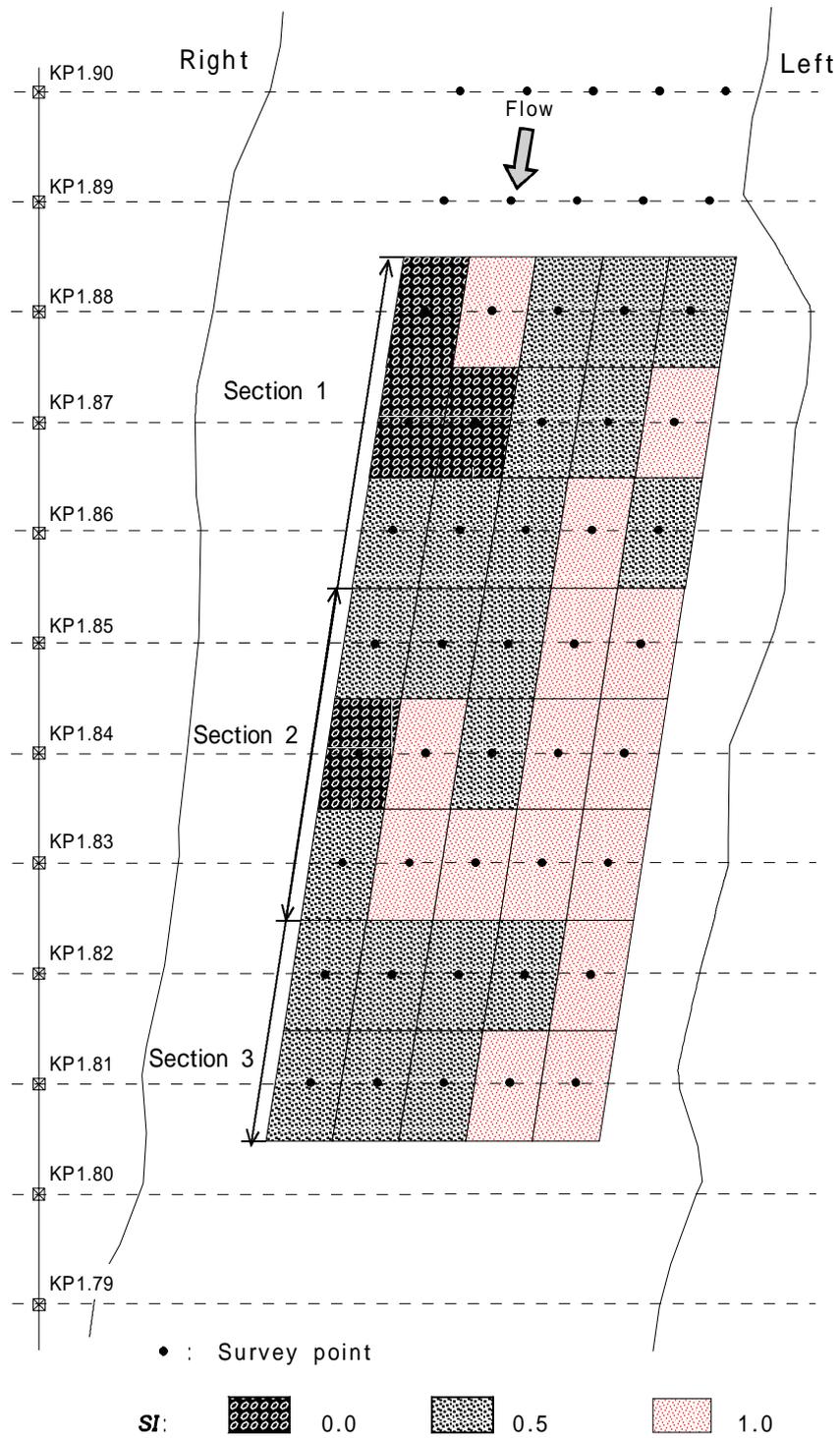


Fig. 64. Suitability Index (SI) value of before the installing of artificial spawning ground on July, 1999.

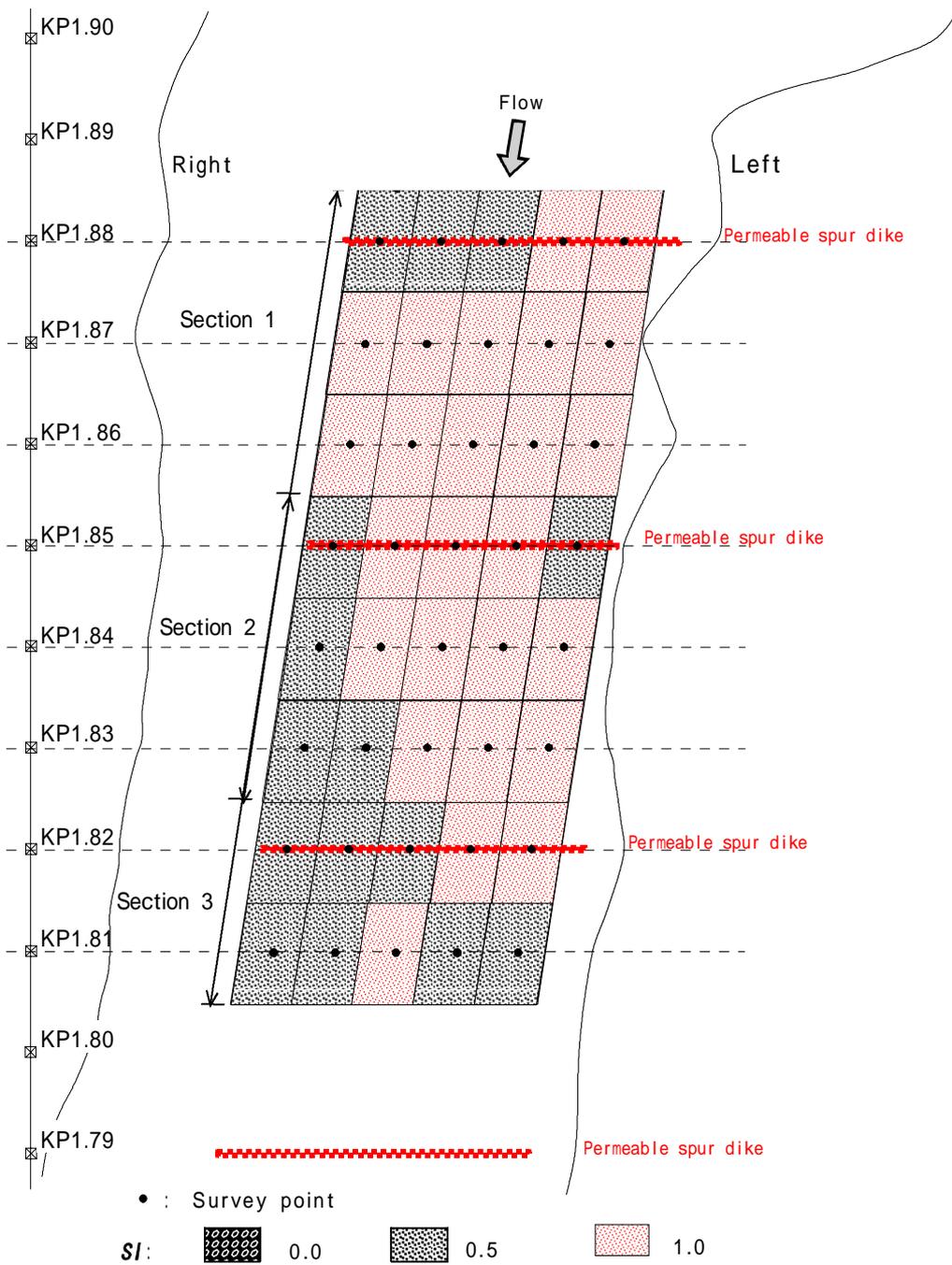


Fig. 65. Suitability Index (*SI*) value of after the installing of artificial spawning ground during spawning season in 1999.

Table 16. Changes in Suitability Index (*SI*) value of cells for each section before and after the installing artificial spawning ground.

<i>SI</i>	Section 1		Section 2		Section 3	
	Before	After	Before	After	Before	After
0.0	3	0	1	0	0	0
0.5	9	3	5	5	7	7
1.0	3	12	9	10	3	3

2) 産着卵密度

人工産卵場におけるシシャモ産着卵 (Fig. 66) は、各水制間における横断距離 15 m を中心に多く分布していた。底質の *SI* 1.0 地点における平均産着卵密度 (1 コドラートあたり ; 0.0625 m²) は *SI* 0.5 地点より有意に高かった (*t* 検定 $p < 0.05$) ことから、シシャモは人工産卵場の中で底質 *SI* の高い地点で多く産卵したことが示唆された (Fig. 67)。人工産卵場の産着卵密度は、同年の沙流川における天然産卵域の中でも高い値を示しており (Fig. 68)、その平均産着卵密度 (819.1 ± 1,309.12 粒) は、上・下流 100m の天然産卵域 (133.3 ± 393.07 粒) より有意に高かった (*t* 検定 $p < 0.05$; Fig. 69)。このことは、人工産卵場の条件が周辺の天然産卵域より産卵に適していたと考えられる。

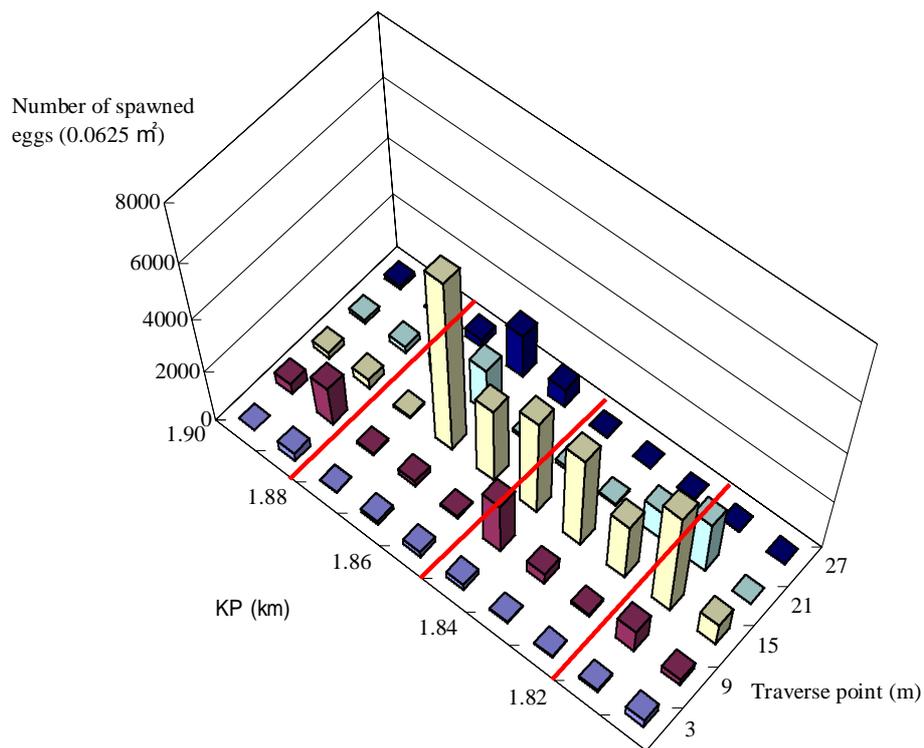


Fig. 66. Distribution of spawned eggs in the artificial spawning ground. Red bar indicates the permissible spur dike.

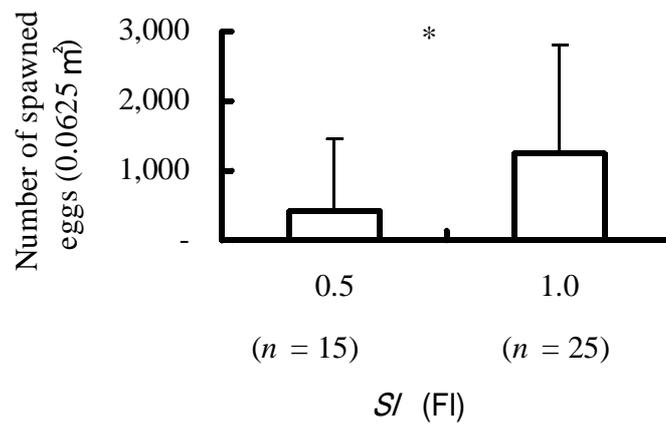


Fig. 67. Mean and standard deviation of number of spawned eggs for each Suitability Index (SI) of Fredle Index (FI).

*: $P < 0.05$.

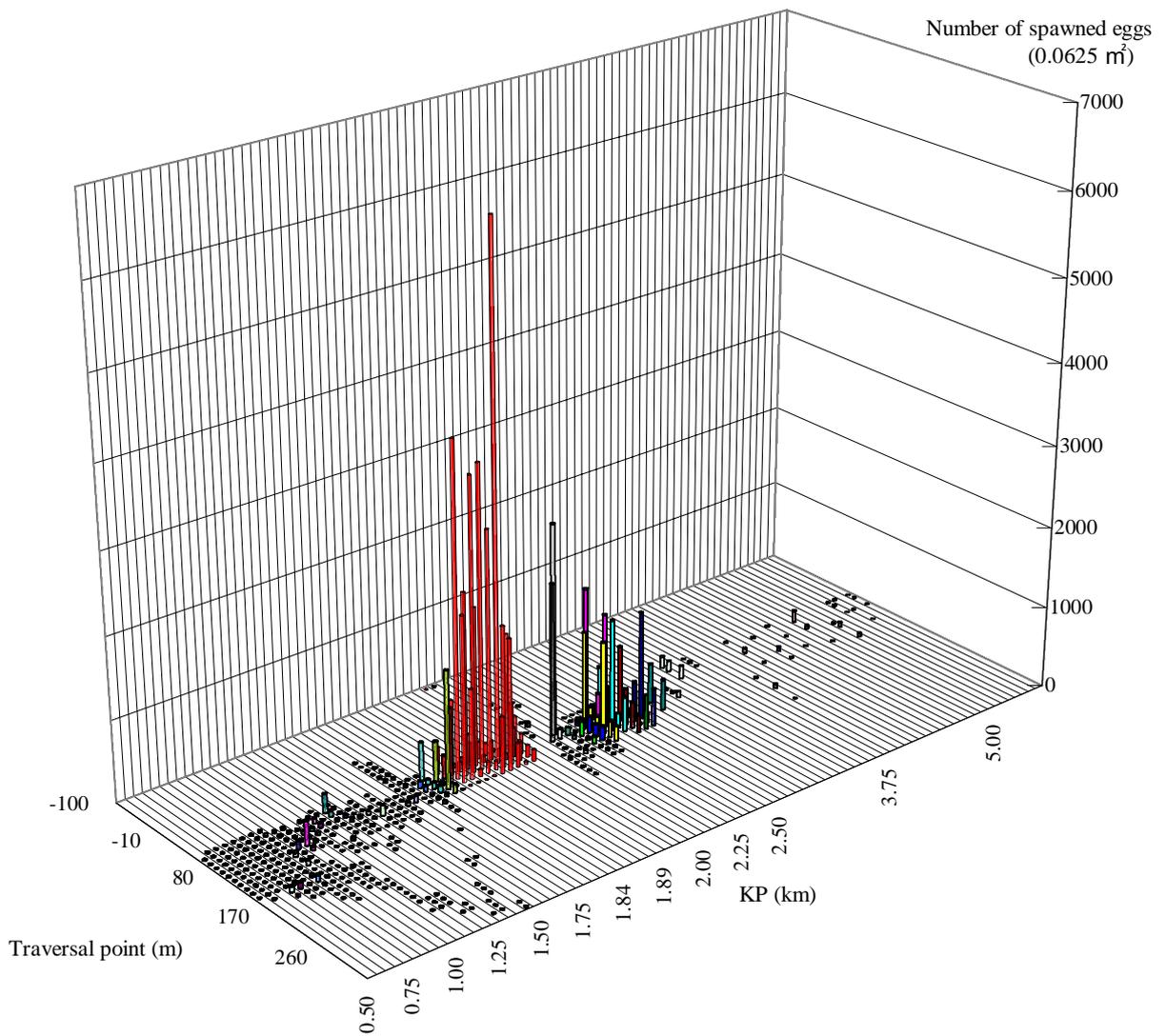


Fig. 68. Distribution of number of spawned eggs in the Saru River in 1999. Red bar shows the artificial spawning ground.

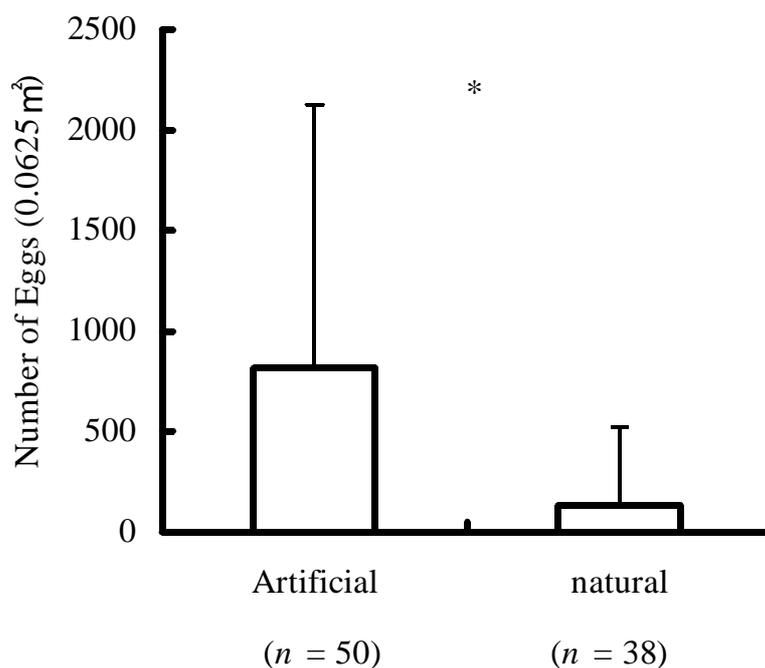


Fig. 69. Mean and standard deviation of number of spawned eggs in the artificial and natural spawning ground.

*: $P < 0.05$.

3. 考 察

1999年に沙流川のKP 1.79-1.90 km にシシャモの人工産卵場を造成した。その結果，造成後の産卵場は，造成前と比較して，低流速域が形成され，産卵に適した底質が堆積した。人工産卵場の中でシシャモの産着卵密度は，底質だけで解析すると，SI 0.5の地点よりSI 1.0の地点で有意に高い値を示した。また，人工産卵場におけるシシャモの平均産着卵密度は，その周辺の天然産卵場より有意に高かった。これらのことから，流速が比較的速く(0.8 m/sec程度)，底質が礫分を主体としている場所には，水制工を設置することにより，流速が減衰し，シシャモの産卵に適した底質が堆積することがわかり，さらに，シシャモが天然産卵場より

この場所に卵を多く産み着けることが明らかとなった。

次に，人工産卵場の総産着卵数は，沙流川の天然産卵域における総数の何割となるかを解析した。沙流川の天然産卵域の中で，例年，産着卵が連続的に分布する河口から KP 2.50 km までの総産着卵数は，区間別の面積と測線別の平均産着卵密度を乗じて合計すると 246,058 千粒となる。このうち，人工産卵場の総産着卵数は 43,248 千粒であることから，人工産卵場の総産着卵数が沙流川の主要産卵場所に占める割合は約 18%と見積もられる。従って，今回と同規模の人工産卵場(延長 110 m)を 6 基設置すれば，沙流川における主要産卵場所の総産着卵数を補える場所が形成されると推察される。沙流川の KP 3.50 km より上流側は，礫分が広く分布し，例年，産着卵密度も低いことから，人工産卵場を造成することにより，産卵に適した場所が創出されると考えられる。以上のことから，水制工によるシシャモの人工産卵場は，成魚の産卵場所として有効に機能していたと判断された。

しかし，この人工産卵場は，2000 年においても残存していたが，2001 年 8 月に発生した台風 15 号による増水(9 月 12 日の日平均流量 1,232 m^3/sec)によって木杭が流出するとともに，河道が大きく変化し，修復が不可能な状態になった。水制工の材料は，設計当初から増水時に流水の抵抗とならないように，河床から抜けやすい木杭を採用した。この増水によって水制工の木杭が流出することは，ある程度想定できたが，人工産卵場としての効果が認められていただけに，施設の破損による影響は河川環境の修復を目的とした事業にとって大きかった。人工産卵場の造成は，古くからアユを対象として施行され(石田 1961a；淡水魚増殖試験場 1969)，近年ではイワナ *Salvelinus leucomaenis* (中村 1999)，ヤマメ *O.*

masou (土居ら 2000)などでも研究が進んでいるが、これらの造成場所は河川の中流域、あるいは上流域である。シシャモの産卵場所は河口から上流 15 km 程度の下流域にあたるため、流量や土砂供給が最も多い場所となる。今後のシシャモ人工産卵場の造成については、施設の耐久性および維持管理が最重要課題になると考えられる。

第7章 総合考察

シシャモは、増殖および資源管理の事業が進められているが、近年における全道の生産量は1968年の水準に達しておらず、特に、西部海域の生産量は減少傾向にある。人工孵化放流の技術は、資源増大に寄与することが期待されるが、まだ改良すべき点が多く、当面は天然資源と産卵河川の環境を守ることが必要であると考えられている(吉田 1990)。シシャモ資源の保護および増大の方策として重要な要素となる産卵域の河川物理環境に関する知見を得ることは必須である。本研究では、シシャモの主要産卵8河川における産着卵分布域および産着卵密度と河川物理環境の関係を明らかにするために、産着卵の分布と密度、産着卵密度と水深、流速、底質、勾配の関係(第2章)、成魚の遡上および産卵行動に及ぼす河川流速の影響、産着卵の密度と剥離に及ぼす流速と底質の影響(第3章)、流量増分式生息域評価法(IFIM)による流量と産卵有効面積の関係(第4章)、発生初期の受精卵および仔魚の生残に及ぼす海水の影響(第5章)、沙流川に造成された人工産卵場について物理環境条件および産着卵数に対する効果(第6章)を解析し、総合的に考察した。その結果、シシャモの遡上河川における産卵域の保全、あるいは修復に役立つ河川の物理環境条件が明らかとなった。

1. シシャモ遡上河川における産卵場所と物理環境条件

本研究の結果から、シシャモの産着卵分布域が明確となった河川は、厚真川、鷗川、沙流川、十勝川、茶路川、庶路川、阿寒川、新釧路川である(第2章)。遊楽部川(北海道立水産孵化場 2004)、ワルイ川水系ポン

ワルイ川(佐川ら 2002a)でも産着卵の出現が確認されている。シシャモの遡上河川は、上記以外に、長万部川および尾幌川(疋田 1958)、別寒辺牛川であることが報告され(佐々木ら 1962)、さらに、錦多峰川、安平川水系勇払川にも成魚が遡上している(新居 未発表)。これらの知見を集積すると、成魚の産卵遡上、あるいは産卵が成功した河川が明確に分類された。また、本研究の対象河川については、これまで断片的にしかわからなかった平均産着卵密度、産着卵分布域、産卵場所の物理環境が明らかとなった。経年的な産着卵密度および沿岸生産量は、太平洋側の西部では鷓川および沙流川とこれらの沖で、東部では新釧路川とその沖側で高い値を示した(第1, 2章)。これらの河川における産着卵の分布域(延長距離)、平均産着卵密度、産卵期の沿岸漁獲量を考慮すると、鷓川および沙流川、新釧路川は、シシャモ遡上河川の中でも資源の再生産にとって重要河川であると考えられた。産着卵分布域における下限距離の変動は各河川とも小さかったが、上限距離は、成魚の遡上障害となる河川横断工作物がない限り、勾配が緩い河川ほど上流側に位置していた(第2章)。濃度50%以上の海水は、シシャモ受精卵の発生に悪影響を及ぼすことが報告されている(岡田・佐々木 1960; 尾身 1979)。本研究においても発生初期の受精卵に17 psu の海水を恒常的に曝露させると、受精卵の生残率および孵化率が低下することが明らかとなった(第5章)。ゆえに、産着卵分布域の下限距離は、各河川の海水浸入域と関係している可能性が高い。上限距離について考慮すると、シシャモの成魚は、最大遊泳力が弱く(約1 m/sec ; 北海道立水産孵化場 1978a)、河川の横断上の中で流速の遅い箇所を遡上経路として選好し(第3章)、さらに特異な産卵姿勢を有する(岡田ら 1976)。緩勾配河川の流速は、急勾配河川より遅

いことが水理学の公式から想定される(社団法人土木学会 1999a)。従って、緩勾配河川では、成魚が遡上し、産卵可能な流速の範囲が長いために、急勾配河川より産着卵分布域の上限距離が上流側に位置すると考えられる。また、産着卵分布域の上限距離は、毎年、下限距離に比べて大きく変動した(第2章)。鵜川における成魚遡上数は(北海道立水産孵化場 2006)、産着卵高密度の位置(河口からの距離)と正の相関を示し、上限位置とも関連する傾向を示しており、この結果は、尾身(1978a)による新釧路川での考察と一致した。これらのことから、毎年の上限距離は、成魚が遡上可能な範囲の中で密度に応じて産卵場所の縦断位置を決定することにより変化すると推察された。さらに、シシャモが遡上可能な流速は産卵期の流量によっても変化することから、流量も産着卵分布域の上限距離に影響を与えていることが推察された。

次に、産着卵密度と物理環境の関係を河道構成スケールのサブユニット規模(社団法人土木学会 1999b)で考察する。産着卵の出現範囲における卵密度の累積割合は、各河川とも底層流速が0.6 m/sec 未満の場所で高く、これ以上の底層流速の場所では低い値を示すという共通点が認められた。流速と大きく関係する底質に関しては、庶路川および茶路川を除くと、累積割合は粗砂(粒径0.425-2 mm; 社団法人地盤工学会 1999)により構成される場所で高い値を示した。水深での累積割合は、各河川で大きく異なっており、その範囲も広がったが、茶路川を除くと、水深0.6 m 以深となる傾向を示した(第2章)。これらのことから、産着卵密度の増減は、流速の要因と大きく関わっていることが考えられ、流速の速い場所で産着卵密度が低下する要因を実験により検証した(第3章)。その結果、早瀬や流心部での高流速帯は、成魚の河川遡上を困難にしてい

た。底層流速 0.6 m/sec 未満の場所ではシシャモの産卵が多数観察されたが、底層流速0.6 m/sec 以上になると、成魚は産卵姿勢を整えることが不可能となった。さらに、受精卵が産卵基質に付着しても、その後に底層流速が0.6 m/sec 以上に増加すると、産着卵は基質から剥離しやすくなることが解明された。なお、流速の増加により産着卵が基質から剥離することは、シシャモと同じ粘着膜を有するアユ卵においても認められている(石田・大島 1959)。また、実験水路における成魚放流5日目の産着卵分布から、成魚は底層流速0.6 m/sec 未満で、底質が粗砂主体(FI 2 以下)の場所を産卵場所として選好したと判断された。これらのことから、底層流速0.6 m/sec 未満の場所は、シシャモの産卵および産着卵の生残にとって好適であることが明らかとなった。しかし、底層流速が0.05 m/sec 以下となるような低流速の河床では、砂泥が堆積する傾向を示すので、シシャモの受精卵が流下して砂泥域に沈着し、さらに砂泥が受精卵に被覆(4 mm 以上)すると、生残率が低下すると考えられている(新居・上田 印刷中)。このことは、ワカサギの受精卵についても同様な影響が生じると報告されている(Ide et al. 2001)。従って、底層流速0.6 m/sec 未満の場所であっても砂泥が堆積するような流速帯は、産着卵の生残にとって不適な条件であると考えられる。また、本研究では検討していない水温については、遊楽部川における産着卵採集地点の流水および河床で計測されているが、産着卵密度との関係はみられていない(北海道立水産孵化場 2004)。しかし、伊藤(1964)は、シシャモの遡上期の水温から、産卵適温を5 前後と推定している。シシャモの受精から孵化までの積算温度は、7 を最大値として、それより水温が高くて低くても小さな値となることが知られている(尾身 1978b)。これらのことから、水温

は、シシャモ産卵場所の選好性に影響を及ぼすものではなく、成魚の産卵時期および受精卵の孵化日数と関係していることが考えられる。

シシャモと同じ遡河回遊魚であるワカサギの産卵場所は、河川下流域の粗砂を中心とした砂礫で産着卵密度が高く、その底層流速は0.20-0.39 m/sec の範囲である(新居ら 1998a, 1998b; Ide et al. 2001)。シロザケの産卵場所は、流速46-101 cm/sec (Smith 1973)、粒径6-100 mm などの河床に形成され(田中 1984; Smith 1973)、湧水か伏流水が存在する(小林 1968; Bjornn and Reiser 1991)。また、サクラマスの産卵場所は、上流域の粒径5-25 mm あるいは50-80 mm などの底質であり(杉若ら 1999)、流速は50-100 cm/sec 程度であると報告されている(柳井ら 1994)。シシャモの産卵場所は、これらの魚種と比較すると、同じ下流域で産卵するワカサギに類似し、河川の中・上流域まで遡上可能な遊泳力を有するシロザケ、サクラマスとは異なる特性を示した。シシャモが再生産を繰り返してきた河川の下流域では、河口、流路、中州の形状などが恒常的に変化し、これに伴い水深、底質も変動し続けてきたと考えられる(新居ら 2006)。しかし、流速については、中・上流域より相対的に小さい傾向を示す。シシャモは、ワカサギと同様な体サイズであり、サケ・マスの捕獲施設を越えられないほど遊泳力および跳躍力が弱いと考えられている(新居ら 2006)。さらに、産卵姿勢が特異であることを考慮すると、低流速帯はシシャモの産卵場所の好適な物理環境条件として重要であると考えられた。また、水深、底質に対しては、特定の環境を選好するが、河川の下流域における両要因は比較的変動しやすいことから、これらの条件が必ずしも産卵場所を規定するものではないと考えられた。

2. シシャモ産卵域の保全および修復に向けた本研究成果の適用

平成9年の河川法に改正により、河川整備の基本方針(長期の方針)および整備計画(具体的な計画)の目的に、「河川環境の整備と保全」が新たに加えられた。河川流路の切り替えや浚渫などの河川改修では、計画高水流量を流下させるための河道断面が設定されるが、この計画の中でも地域の特産魚であるシシャモの産卵条件が考慮される可能性が高い。本研究により、シシャモの主要産卵8河川における産卵域が特定されたことから、河川改修等の計画策定時には、シシャモの産卵場所に配慮する範囲が明確となった。産卵場所における水深、流速、底質の条件は、流路の断面を決定する際に、優先すべき物理環境要因とその条件値を提示することが可能となった。また、これらの知見は、河川環境の修復に向けた計画に対しても貢献すると考えられる。しかし、本研究における対象河川の河道は、新釧路川を除くと、副断面の形状を呈していることから、断面の計画ではシシャモ産着卵分布に好適な水深、流速を単断面状に与えてはいけなないと考えられる。計画断面は、あくまでも各河川の現況断面を基に設計されることが望ましい。

河川での海水浸入域は、風や流速、河道の形状などと関係しているが、流量が少なく、潮汐が大潮のときに広範囲になることが知られている(柏村・吉田 1976)。鵜川および沙流川におけるシシャモ産卵期の日流量は、年間の平均的な値を示すが、産卵後期となる12月上旬には、さらに減少し、海水が浸入しやすい状況にあると推察される。また、産卵期に増水が発生し、発生初期の受精卵が海水浸入域まで流下した場合、あるいは沈着後に海水が浸入した場合、これまで海水が受精卵の生残に与える影響を評価する明確な基準がなかった。本研究により、14 psu 以下

の海水濃度は、発生初期の受精卵および仔魚の生残に悪影響を与えていないことが明らかとなった(第5章)。また、シシャモ遡上河川における海水濃度が時系列的に観測されていれば、本研究の成果は、シシャモ産卵域の保全や修復、創出の範囲の下流側の位置を決定することに役立つと考えられる。

大規模河川では、通常、流量を制御することが不可能であるが、沙流川の場合、二風谷ダムが建設されている。ダムの放流は操作規定により運用されるが、現在、全国15のダムで下流河川の環境改善を目的とした弾力的管理の放流が試行されている(新居ら 2002)。二風谷ダムは、現在、弾力的管理の対象外であるが、将来的にシシャモの産卵および産着卵の生残に配慮した弾力的管理の放流が検討される可能性はある。従って、シシャモの河川遡上予報(上田・三原 1997)が公表された後に数日間でも流量を適正に減少させることが可能となれば、産着卵が越冬期に減耗することを防ぐ対策になると考えられる。

シシャモの産着卵は、産卵期から孵化期までの約6か月間にわたり河川内に分布することから、河川物理環境変化の影響を受けやすい。各種の河川工事では、産卵および産着卵分布に好適な範囲に対して施工しない、あるいは最大限の配慮を施すように計画し、河川環境を維持することは、シシャモの資源増大を図るうえで必須である。河口域には人口が集中し、産卵域やその近傍にはダムや頭首工が既存し、今後も様々な開発計画が立案されている。本研究により、シシャモが産卵のために利用する各河川の範囲や物理環境条件が明確になった。これらの成果は、今後のシシャモ産卵域の保全や環境の修復において重要な知見を与えるものと期待される。

3. 今後の課題

本研究では、シシャモの産卵行動および受精卵の初期発生時における河川物理環境を明らかにした。しかし、今後は、さらなる資源増大の方策を提言するために、産着卵から仔魚に至るまでの期間の歩留まりを考慮した研究に発展させる必要がある。産着卵の越冬期には、河川表面が厚い氷で覆われ、孵化直後には融氷が流れ、その後に融雪増水が生じることから、産着卵の採集が困難となるが、これらの問題を克服するような効率的な調査方法を考案する必要がある。産着卵は、産卵直後から孵化までの間に流れによって河川内を流下することが推定されている(尾身 1978a; 佐川ら 2002a)。しかし、産着卵は、いつの時点でどれくらいの距離を流下するのか、あるいは、どのような場所に滞留するのかが全くわかっていない。これらの現象の解明は、受精卵の生残および仔魚までの期間の歩留まりを考察するうえで、重要な鍵となることが考えられる。

シシャモの資源管理および増殖を行う上で、シシャモの母川回帰性を解明することは重要であると考えられる。サケ・マスの母川回帰性に関する研究は、回遊行動および母川識別の嗅覚機能を中心に進められ、人工孵化放流事業の成功に至っている(上田 2005)。ヒメマスおよびサクラマスの例では、母川回帰行動と感覚機能(上田ら 1996; Ueda et al. 1998; Ueda 2004)および進化(Kaeriyama and Ueda 1998)の関係が解析されている。また、シロザケの遡河回遊に伴う生理的な反応が解析され(Ueda et al. 1984)、シロザケおよびヒメマスの母川水選択性(Shoji et al. 2003)などの研究が進められている。シシャモについても、母川回帰性の有無や回帰の

割合などが解明されることによって，各生産地における適正な漁獲量の計画や，人工孵化による放流量およびその効果が検討可能になると考えられる。

要 約

シシャモにおける産卵域の保全および修復は、資源の保護および増大の方策として重要な要素となる。本研究の目的は、シシャモの産着卵分布域および産着卵密度と物理環境条件の関係を明らかにすることであり、産着卵の分布および密度、産着卵密度と物理環境条件の関係、産着卵密度に及ぼす河川流速の影響、流量と産卵有効面積、海水と受精卵および仔魚の生残、人工産卵場造成による効果の解析を行ったので、以下にその結果を要約する。

1. 産着卵分布域と産卵場所の物理環境条件

シシャモの産卵主要8河川における産着卵の分布域、平均産着卵密度の経年変化、産卵場所の物理環境条件を解析した。その結果、鷓川、沙流川、および新釧路川は、遡上河川の中で資源の再生産にとって重要な河川であることが判明した。産着卵分布域の上限距離は、河川勾配および成魚遡上数と関係することが明らかとなった。産着卵密度の累積割合は、底層流速が0.6 m/sec 未満の場所で高く、それ以上の底層流速の場所では低い値を示した。底質の累積割合は、粗砂主体の場所で高い値を示す傾向がみられた。水深の累積割合は、各河川で大きく異なっており、その範囲も広がった。

2. 成魚の産卵行動および産着卵の生残に及ぼす河川流速の影響

産着卵密度の増減は、流速の要因と大きく関わっていることが考えられ、産着卵密度が低下する要因に関して、バイオテレメトリーシステム

を用いた成魚の河川内行動と流速の関係，流速の変化が成魚の産卵行動に及ぼす影響，成魚における流速と底質の産卵場所選好性，および流速が産着卵の剥離に与える影響を実験により検証した。その結果，流速の速い場所は，成魚の遡上経路，あるいは産卵場所(底層流速0.6 m/sec 以上)に選好されないことが明らかとなった。さらに，受精卵が産卵基質に付着しても，その後に底層流速が0.6 m/sec 以上に増加すると，産着卵は基質から剥離しやすくなることが解明された。

3. 遡上河川の流量と産卵有効面積

産着卵分布に有効となる物理環境条件は，流量によって変化することが考えられ，沙流川におけるシシャモの主要産卵場所で流量と産卵有効面積(*SUA*)について流量増分式生息域評価法解析(IFIM)を行った。その結果，産卵期に流量が75 m³/sec までの範囲で上昇すると，*SUA* も増加するが，流量が減少する越冬期には，低水深の河床が干出し，産着卵の減耗数も増加するということが明らかとなった。

4. 発生初期の受精卵に及ぼす塩分の影響

海水が受精卵の生残率および孵化率，仔魚の生残に与える影響を解析した結果，発生初期の受精卵に濃度17 psu 以上の海水を恒常的に曝露させると，受精卵の生残率に悪影響を及ぼすことが解明された。また，14 psu の海水は，受精卵の生残率および孵化率，仔魚の生残率に影響を及ぼさないことが明らかとなった。

5. 人工産卵場造成の試み

シシャモの産卵適地の修復を目的として、沙流川に人工産卵場が造成された。その効果を評価した結果、人工産卵場の造成後における流速帯および底質は、産着卵分布にとって好適な条件に変化した。平均産着卵数は、沙流川の主要産卵域より有意に多く、産卵場所として有効に機能していたことが明らかとなった。しかし、造成2年目の大增水(1,232 m³/sec)によって水制工の木杭が流出するとともに、河道が大きく変化し、修復が不可能な状態になった。本研究により、シシャモ人工産卵場の造成については、その効果が検証されたとともに、施設の耐久性を重視した設計を検討する必要があるという課題が抽出された。

6. 産卵域の保全および修復に向けた本研究成果の適用

本研究により、シシャモ産卵域の保全すべき範囲や物理環境条件が明らかとなった。また、産卵域の修復計画を策定する場合に、産着卵分布域の特定および産着卵の海水耐性の成果は、シシャモの産卵に配慮すべき範囲の選定に、産卵場所における水深、流速、底質、流量の条件は、流路断面設計に役立つと考えられた。特に、沙流川における流量と産卵有効面積の解析結果は、将来的にシシャモの産卵および産着卵の生残に配慮したダム弾力的管理の放流方法を提示することが可能となった。

謝 辞

本研究の遂行と取りまとめにあたり、終始懇切なるご指導と綿密なご校閲の労を賜った北海道大学北方生物圏フィールド科学センター教授 上田 宏 博士に深甚より謝意を表します。また、ご校閲の労と有益なご助言を賜った北海道大学大学院水産科学研究院教授 帰山雅秀 博士、北海道大学大学院農学研究院教授 中村太士 博士、北海道大学大学院水産科学研究院助教授 松石 隆 博士に謹んで深謝申し上げます。

社団法人北海道栽培漁業振興公社の技術顧問 井上 聰 博士、眞山 紘 博士、阿刀田光紹氏並びに岡田鳳二 博士には、各章の取りまとめで有益なご助言とご教示を頂いたことに対し、深謝申し上げます。本研究の機会を与えて下さいました社団法人北海道栽培漁業振興公社 杉森 隆 会長理事、林 和明 副会長理事、和泉博邦 元専務理事、岩崎良教 専務理事、村上一夫 常務理事並びに非常勤理事の皆様へ深謝申し上げます。私が社団法人北海道栽培漁業振興公社に入社以来、現地調査および取りまとめの方針や水産生物に対する心得を親切にご教示下さいました今井 肇 参与、小形 孝 水圏環境部長、中尾勝哉 資源生態部長、米田 隆夫 調査設計部長、小長谷博明 生態研究室長、奈良部 繁 管理室長には、心から厚く感謝申し上げます。現地調査では社団法人北海道栽培漁業振興公社の中里享史 課長補佐、巻口範人 主任技師、坂下 拓 主任技師、沼田慎司 主任技師、藤井 真 主任技師、菅原勇氣 技師、飯村幸代 技師に、産着卵の分析では及川郁子 主事、山木かおり技師にお世話になったことを感謝申し上げます。現場で寝起きを共にした社団法人北海道栽培漁業振興公社の辻 貴敏 技師補、元臨時職員の赤裏直

史氏，金谷朋宜氏並びに現地調査関係各位に厚くお礼申し上げます。

産卵行動，受精卵の剥離数に関する実験設備の利用に格別なご配慮を頂きました独立行政法人水産総合研究センターさけますセンターの大熊一正氏並びに千歳事業所の職員の方々に深謝いたします。調査の遂行に格別なご配慮を頂いた鶴川漁協，ひだか漁協，広尾漁協，大樹漁協，大津漁協，白糠漁協，釧路市漁協の職員の方々に感謝いたします。特に，供試魚および供試卵，実験場所のご提供を頂きました鶴川漁業協同組合の組合長 長谷川光一氏，元組合長 時田清一氏，総務事業部長 飯岡孝一氏並びに職員の方々に感謝いたします。北海道大学大学院水産科学院および同大学水産学部，同大学大学院環境科学院に所属する上田研究室の皆様には，本研究への適切なご助言と励ましの言葉を頂いたことに対し，お礼申し上げます。なお，第2章，第5章，第7章の現地調査並びに第3章の産卵選好性，被覆泥の実験は，北海道開発局，北海道建設部，北海道経済部における治水事業の一環として行われました。記して謝意を表します。

文 献

- Akita, M., Y. Makiguchi, H. Nii, K. Nakao, J. F. Sandahl and H. Ueda (2006) Upstream migration of chum salmon through a restored segment of the Shibetsu River. *Ecology of Freshwater Fish*, **15**, 125–130.
- Bainbridge, R. (1958) The speed of fish as related to size and the frequency and amplitude of tail beat. *J. Exp. Biol.*, **35**, 109-133.
- Bjornn, T. C. and D. W. Reiser (1991) Habitat requirements of salmonids in streams, Influences of Forest and Rangeland Management on Salmonid Fishes and Their Habitats. *Edited by* N.P. William, R. M. American Fisheries Society Special Publication 19, Maryland, 83-138.
- Bovee, K. D. and R. T. Milhous (1978) Hydraulic simulation in instream flow studies: Theory and techniques. Instream Flow Information Paper 5. U. S. Fish and Wildlife Service FWS/OBS-78/33, 130 pp.
- Bovee, K. D. (1982) Use of the instream flow incremental methodology to evaluate influence of microhabitat variability on trout populations in four Colorado streams. *Proceedings of the Western Division of the American Fisheries society*, Albuquerque, N. Mex, 31 pp.
- Brett, J. R. (1983) Life energetics of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. In Behavioral energetics: the cost of survival in vertebrates. *Edited by* N.P. Aspey and S.I. Lustick. Ohio State University Press, Columbus, 29-63.
- Brett, J. R. and N. R. Glass (1973) Metabolic rates and critical swimming speeds of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to size and temperature. *J. Fish. Res. Board Can.* **30**, 379-387.

- 土居隆秀・糟谷浩一・中村智幸 (2000) 在来水産資源生態調査研究 -イワナ, ヤマメの人工産卵場造成試験-. 栃木水試研報, **43**, 80-88.
- 独立行政法人さけ・ます資源管理センター (2004) 自然産卵個体群の特性把握と保全技術の開発. 平成15年度さけ・ます資源管理センター業務報告書, 独立行政法人さけ・ます資源管理センター, 100-101.
- Evelyn, D. B. (2002) Life history, distribution, and size structure of Pacific capelin in Prince William Sound and the northern Gulf of Alaska. *Journal of Marine Science*, **59**, 983-996.
- Fabricius, E. and K, J.Gustafson (1954) Observation on the spawning behavior of the grayling, *Tymallus tymallus* (L.). Institute of Freshwater Research, Drottningholm annual Report, 74-104.
- 古田能久 (1960) 相模湖(人工湖)の一流入河川におけるワカサギの産卵量推定について. 淡水研報, **10**, 23-36.
- 後藤 晃 (1991) 魚類. 北海道自然環境図譜(前田一步園財団編), 前田一步園財団, 阿寒, pp. 271-304.
- 後藤 晃 (1993) 淡水魚-生活環からみたグループ分けと分布域形成. 日本の淡水魚類-その分布, 変異, 種分化をめぐって(後藤 晃, 水野信彦編), 東海大学出版会, 東京, pp. 1-15.
- 隼野寛史・小島 博・村上 豊・金子豊二 (1999) 発眼期シシャモの卵黄囊上皮に存在する塩類細胞. 北海道立水産孵化場研報 **53**, 67-72.
- 疋田豊治 (1913) 本邦産 *Argentinidae* の一新種に就いて. 動物学雑誌, **25**, 127-129.
- 疋田豊治 (1958) 柳葉魚(シシャモ) *Spirinchus lanceolatus* (Hikata)の発生について. 北海道立水産孵化場研報, **13**, 39-49.

- Hinch, S. G., R. E. Diewert, T. J. Lissimore, S.M.J. Prince, M.C. Healey and M.A. Henderson (1996) Use of electromyogram telemetry to assess difficult passage areas for river-migrating adult sockeye salmon. *Transactions of the American Fisheries Society*, 125, 253-260.
- Hinch, S. G. and P. S. Rand (1998) Swim speeds and energy use of upriver-migration sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) role of local environment and fish characteristics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**, 1821-1831.
- Hinch, S. G. and P. S. Rand (2000) Optimal swimming speeds and forward-assisted propulsion: energy-conserving behaviors of upriver-migrating adult salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**, 2470-2478.
- 北海道開発局室蘭開発建設部 (2001) 平成13年度沙流川シシヤモ主要産卵域測量結果, 北海道開発局室蘭開発建設部.
- 北海道開発局室蘭開発建設部 (2003) 平成15年度沙流川漁場環境調査協議会資料, 北海道開発局室蘭開発建設部.
- 北海道環境生活部環境局自然環境課 (2001) 魚類. 「北海道の希少野生動物, 北海道レッドデータブック2001」北海道環境生活部環境局自然環境課, 北海道, pp. 196-209.
- 北海道環境生活部環境局環境保全課 (2001) 生活環境項目. 平成11年度公共用水域の水質測定結果, 北海道環境生活部環境局環境保全課, pp. 143-204.
- 北海道環境生活部環境局環境保全課 (2002) 生活環境項目. 平成12年度公共用水域の水質測定結果, 北海道環境生活部環境局環境保全課, pp. 139-200.
- 北海道環境生活部環境局環境保全課 (2003) 生活環境項目. 平成13年度

公共用水域の水質測定結果，北海道環境生活部環境局環境保全課，
pp. 93-144.

北海道環境生活部環境局環境保全課（2004）生活環境項目．平成14年度
公共用水域の水質測定結果，北海道環境生活部環境局環境保全課，
pp. 93-144.

北海道環境生活部環境局環境保全課（2005）生活環境項目．平成15年度
公共用水域の水質測定結果，北海道環境生活部環境局環境保全課，
pp. 81-130.

北海道水産試験場（1931）十勝国大津川ししゃも養殖事業指導．北海道水
産試験場事業旬報，北海道水産試験場，5-6.

北海道立水産孵化場（1974）ししゃも資源増殖調査．昭和47年度事業成績
書，北海道立水産孵化場，81-86.

北海道立水産孵化場（1978a）沙流川におけるシシャモの遡上生態．沙流
川におけるシシャモ資源と漁業の実態調査報告書，北海道開発局室
蘭開発建設部，77-122.

北海道立水産孵化場（1978b）シシャモの人工孵化放流事業に関する調査．
沙流川におけるシシャモ資源と漁業の実態調査報告書，北海道開発
局室蘭開発建設部，143-160.

北海道立水産孵化場（1978c）シシャモ天然産卵場の実態調査．沙流川に
おけるシシャモ資源と漁業の実態調査報告書，北海道立水産孵化
場，北海道．123-142.

北海道立水産孵化場（1990）シシャモ資源増大新技術開発試験．昭和63年
度事業成績書，北海道立水産孵化場，110-113.

北海道立水産孵化場（1999）平成9年度沿岸特定資源調査(シシャモ)．平成

- 9年度事業成績書，北海道立水産孵化場，102-105.
- 北海道立水産孵化場（2001）平成11年度複合的資源管理型漁業促進対策事業シシヤモ天然資源調査．平成11年度事業成績書，北海道立水産孵化場，153-159.
- 北海道立水産孵化場（2003）シシヤモ天然資源調査．平成13年度事業成績書，北海道立水産孵化場，110-111.
- 北海道立水産孵化場（2004）遊楽部川におけるシシヤモ親魚の遡上実態と産卵生態に関する研究．平成14年度事業成績書，北海道立水産孵化場，112-117.
- 北海道立水産孵化場（2006）胆振管内ししやも漁業振興協議会資料，北海道立水産孵化場．
- Ide, Y., T. Ogawa, H. Nii and K. Nakao (2001) An experimental installation of some artificial spawning bed for pond smelt, *Hypomesus nipponensis* at a reservoir in Hokkaido, Japan. Proc. of the 1st Int. Symp. on *Fish and Tropical River Eco-hydraulics*, Yogyakarta, pp. 75-84.
- 井口 謙・中谷敏邦・高津哲也・高橋豊美（1997）北海道噴火湾におけるキュウリウオ雌魚の成熟．日水誌，**63**, 50-55.
- 石田力三・大島康雄（1959）アユ卵の粘着力について．日水誌，**24**, 896-899.
- 石田力三（1961a）アユ産卵場の造成．水産増殖，**9**, 67-78.
- 石田力三（1961b）アユの産卵生態- ，産卵魚の体型と産卵床の砂礫の大きさ．日水誌，**27**, 1052-1057.
- 石田力三（1964）アユの産卵生態- ，産卵水域と産卵場の地形．日水誌，**30**, 478-485.
- 石田力三（1967）アユの産卵生態- ，産卵場の構造．淡水研報，**17**, 7-19.

- 伊藤小四郎 (1958) 柳葉魚(シシャモ)の生殖巣並に孕卵数について. 魚類学雑誌, **7**, 57-60.
- 伊藤小四郎 (1963) シシャモの生態調査 , 地域性について. 北海道立水産孵化場研報, **18**, 27-40.
- 伊藤小四郎 (1964) シシャモの生態調査 , 天然産卵について. 北海道立水産孵化場研報, **19**, 17-26.
- Jørgensen, R., N. O. Handegard, H. Gjørøster, A. Slotte (2004) Possible vessel avoidance behaviour of capelin in a feeding area and on a spawning ground. *Fisheries Research*, **69**, 251-261.
- Kaeriyama, M. and H. Ueda (1988) Life history strategy and migration pattern of juvenile sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and chum salmon (*O. keta*) in Japan : a review, *N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull*, **1**, 163-171.
- 柏村正和・吉田静男 (1976) 天塩川の河口密度流. 第23回海岸工学講演会論文集 , 477-481.
- 工藤 智・春日井 潔 (2004) シシャモの海洋生活初期における資源生態調査. 魚と水, **40**, 71-80.
- 楠田 聡・寺西哲夫 (1996) 卵の粘性除去とその管理方法について. 魚と水, **33**, 37-42.
- 小林美樹・杉若圭一・岡田鳳二 (1985) 鶴川および沙流川におけるシシャモ資源の動態に関する考察. 北海道立水産孵化場研報, **40**, 95-101.
- 小林哲夫 (1968) . サケとカラフトマスの産卵環境. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, **22**, 7-13.
- 小出水規行・藪木昭彦・中村俊六 (2000) IFIM / PHABSIMによる河川魚類生息環境評価 - 豊川を例にして-. 河川技術に関する論文集, **6**,

155-160.

Lotspeich, F. B. and F. H. Everest (1981) A new method for reporting and interpreting textual composition of spawning gravel. *U.S. Forest Service Research Note* PNW, **369**, 4-7.

Lopes, L. F. G., S. J. A. Do carmo, R. M. V. Cortes and D. Oliveira (in press) Hydrodynamics and water quality modelling in a regulated river segment: application on the instream flow definition. *Ecological Modelling*.

前田圭司・志田修・三原栄次 (2003) シシヤモ.平成13年度事業報告書, 北海道立函館水産試験場, 149-157.

前田圭司・志田修・三原栄次 (2005) シシヤモ.(多元的資源管理型漁業推進事業).平成15年度事業報告書, 北海道立函館水産試験場, 155-160.

Makiguchi, Y., H. Nii, K. Nakao and H. Ueda (in press) Upstream migration of adult chum and pink salmon in the Shibetsu River. *Hydrobiologia*.

McAllister, D. E. (1963) A revision of the smelt family, Osmeridae. *Natl. Mus. Can*, **191**, 1-16.

Milhous, R. T., D. L. Wegner and T. Waddle (1984) Users guide to the Physical Habitat Simulation System (PHABSIM) . Instream Flow Information Paper No. 11. *U.S. Fish and Wildlife Service FWS/OBS-81/13* (revised).

Milhous, R. T., M. A. Updike and D. M. Schneider (1989) Physical Habitat Simulation system reference manual-version . Instream Flow Information Paper No. 26. *U.S. Fish and Wildlife Service Biological Report 89* .v. p.

Mizuno, S., Y. Sasaki, N. Omoto and K. Imada (2004) Elimination of adhesiveness in the eggs of shishamo smelt *Spirinchus lanceolatus* using kaolin treatment to achieve

high hatching rate in an environment with a high iron concentration. *Aquaculture*, **242**, 713-726.

Mizuno, S., Y. Sasaki and K. Imada (2005) Changes in seawater tolerance during the development of eyes-stage embryos in shishamo smelt *Spirinchus lanceolatus* (Hikita). *Aquaculture Research*, **36**, 615-619.

Monfort, O., P. Breil and P. Boet (1996) Selection of an ecological reference flow : Support by modeling the habitat of a key species, the Northern Pike, Proc. 2nd Int. Symp. on Habitat Hydraulics, Vol. 1 B, Quebec, 133-146.

森 泰雄 (1997) 道東海域におけるシシャモの資源管理について. 育てる漁業, 288, 1-12.

森 泰雄 (2002) シシャモ. 平成14年度事業報告書, 北海道立釧路水産試験場, 1-15.

中村一雄 (1952) 千曲川産オイカワ (*Zacco Pratyus*) の生活史 (環境, 食性, 産卵, 発生, 成長その他) 並にその漁業. 淡水区研報, 1, 2-25.

中村智幸 (1999) 人工産卵場におけるイワナの産卵と産着卵のふ化. 日水誌, **65**, 434-440.

中村俊六 (2000) 流量増分式生息域評価法. 河川生態環境評価法(玉井信行・奥田重俊・中村俊六編), 東京大学出版会, 東京, pp180-183.

Nakashima, B. S. and C. T. Taggart (2002) Is beach-spawning success for capelin, *Mallotus villosus* a function of the beach? *ICES J. Mar. Sci.*, **59**, 897-908.

新居久也・宮崎敏行 (1996a) シシャモの生態と産卵環境その1. 月刊北海道の土木11, **281**, 35-37.

新居久也・宮崎敏行 (1996b) シシャモの生態と産卵環境その2. 月刊北海道の土木11, **282**, 31-33.

- 新居久也・井出康郎・野崎豊秋・中尾勝哉・坂下 拓 (1998a) 北海道のダム湖におけるワカサギ産卵環境と今後の展望. 応用生態工学研究会第2回研究発表会講演集, 応用生態工学研究会, 東京. 45-48.
- 新居久也・中尾勝哉・今井肇 (1998b) ダム湖におけるワカサギの産卵環境-実態と産卵環境整備の展望-. 第41回北海道開発局技術研究発表会講演集, 北海道開発局, 札幌. 203-210.
- 新居久也 (2001) シシャモの産着卵分布と高密度箇所への河川内特性(平成12年までの結果). 育てる漁業, 343, 3-6.
- 新居久也・井出泰郎・吉田一記・小川長宏・中尾勝哉 (2002) ダム下流河川における一時的な流量変化に伴う魚類の生息特性 -美利河ダム減水区間において PHABSIM を用いた魚類生息場面積の検討-, 応用生態工学研究会第6回研究発表会講演集, 東京. 109-112.
- 新居久也・村上一夫・米田隆夫・上田 宏 (2006) シシャモ *Spirinchus lanceolatus* の遡上河川における産卵場所と物理環境条件との関係. 日水誌, 72, 390-400.
- 新居久也・上田 宏 (印刷中) シシャモの産卵行動および産着卵の生残に及ぼす河川流速の影響. 水産増殖.
- 西田 睦 (1979) アユの産卵. 淡水魚, 5, 28-35.
- 岡田鳳二・工藤智・林 和明 (1975) シシャモ *Spirinchus lanceolatus* の産卵生態-, 水槽内での産卵行動について. 北海道立水産孵化場研報, 30, 31-38.
- 岡田鳳二・工藤 智・林 和明 (1976) シシャモ *Spirinchus lanceolatus* の産卵における臀鰭の働きについて. 北海道立水産孵化場研報, 31, 155-161.

- 岡田鳳二・工藤 智・杉若圭一 (1981) シシャモの性成熟に伴う鰭の形態変化とその生殖行動における役割. 北海道立水産孵化場研報, **36**, 1-10.
- 岡田 雋・佐々木武男 (1960) 釧路川に遡上するシシャモの人工ふ化について. 北水試月報, **17**, 14-19.
- 尾身東美 (1978a) 釧路地方の河川におけるシシャモの卵分布状態とふ出仔魚の降海について. 北水試月報, **34**, 12-28.
- 尾身東美 (1978b) シシャモの卵発生速度に及ぼす水温の影響. 北水試月報, **34**, 10-20.
- 尾身東美 (1979) シシャモの卵発生に及ぼす海水の影響. 北水試月報, **36**, 13-32.
- 大久保進一. (1989) シシャモの遺伝的変異と集団構造. 北海道立水産孵化場研報, **18**, 27-40.
- Osborne, M. F. M. (1961) The hydrodynamic performance of migratory salmon. *Journal of experimental biology*, **38**, 365-390.
- Paul, W. W. (1995) Locomotion. In “ Physiological ecology of Pacific salmon ” (ed. by C. Groot, L. Margolis, and W. C. Clarke), UBC press, Vancouver, pp.71-99.
- Perry, R. W. , N. S. Adams and D. W. Rondorf (2001) Buoyancy compensation of juvenile chinook salmon impacted with two different size dummy transmitters. *Trans. Am. Fish. Soci.* , **130**, 46-52.
- 佐川志朗・三沢勝也・妹尾優二・中村太士 (2002a) 北海道南部小渓流河川におけるシシャモの産卵場所選択. 魚雑, **50**, 63-66.
- 佐川志朗・中村太士・妹尾優二・木村明彦・三沢勝也・入江 潔・藤田真人・渡辺敏也 (2002b) 北海道渡島地方小渓流河川における魚類の

- 春季生息場所選択-実験管理における作業仮説の提示-. 応用生態工学, **5**, 85-102.
- 佐々木武男・岩井 肇・坂本寿勝 (1962) シシャモについて. 北水試月報, **19**, 20-27.
- Scott, W. and E. Crossm (1973) Freshwater fishes of Canada. *J. Fish. Res. Bd. Can*, **184**, 966.
- Shoji, T., Y. Yamamoto, D. Nishikawa, K. kurihara and H. Ueda (2003) Amino acid in stream water are essential for salmon homing migration. *Fish Physiol. Biochem*, **28**, 249-251.
- Stalnaker, C., B. L. Lamb , J. Henriksen , K. D. Bovee and J. Bartholaw (1995) The Instream Flow Incremental Methodology - A Primer for IFIM. U. S. Department of the Interior , National Biological Service. *Biological Report* , **29** , 45 pp. (中村俊六/テリー・ワドゥル訳 1999 IFIM 入門 , 財団法人リバーフロント整備センター , 東京 , 1-49 pp.)
- 杉若圭一・竹内克巳・鈴木研一・永田光博・宮本真人・川村洋司 (1999) 厚田川におけるサクラマス産卵床の分布と構造. 北海道立水産孵化場研報, **53**, 11-28.
- 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見たシシャモの遺伝的変異性. 日水誌, **66**, 269-274.
- 社団法人土木学会 (1999a) 流砂量の評価手法. 水理公式集平成11年度版 , 社団法人土木学会 , 東京 , pp. 156-173.
- 社団法人土木学会 (1999b) 河川. 水理公式集平成11年度版 , 社団法人土木学会 , 東京 , 622-636.

- 社団法人地盤工学会 (1999) 粒度組成「土質試験の方法と解説」. 社団法人地盤工学会, 東京, pp. 54-67.
- 社団法人北海道栽培漁業振興公社 (1999) 鷓川結氷下における産着卵のシシヤモ生卵率. 平成10年度鷓川生態系保全調査業務, 北海道開発局室蘭開発建設部, 153-160.
- 社団法人北海道栽培漁業振興公社 (1998) 胆振管内ししやも漁業振興協議会資料, 社団法人北海道栽培漁業振興公社.
- Smith, A. K. (1973) Development and application of spawning velocity and depth criteria for Oregon salmonids. *Transactions of the American Fisheries Society*. **102**, 312-316.
- 武田典子・楠田 聡・寺西哲夫・今田和史 (2002) シシヤモ (*Spirinchus lanceolatus*) 粘着性除去卵に付着した鉄の濃度と孵化への影響. 北海道立水産孵化場研報, **56**, 107-113.
- 田中寿雄. 産卵床の環境 (1984) サクラマスの増養殖, 北海道立水産孵化場, 北海道. 17-18.
- Tamai, N. and T. Chibana (2001) Estimation of suitability for fishes focused on rapid-pool conditions. Proc. of the 1st Int. Symp. on *Fish and Tropical River Eco-hydraulics*, Yogyakarta, pp. 85-94.
- 淡水魚増殖試験場 (1969) アユ人工河川産卵場の産卵効果調査. 淡水試験報, **07**, 63-68.
- Thomas, J. A. and K. D. Bovee (1993) Application and testing of procedures to evaluate transferability of habitat suitability criteria. *Regulated Rivers, Research and Management*, **8**, 285-294.
- 富田政勝・野上泰宏・工藤周子・樋口正仁 (2005) アユの着卵数と着卵石サイズ、流速および水深について. 新潟県内水面水産試験場調査研

究報告, 29, 1-4.

筒井大輔・志田 修・三原栄次 (2006) シシヤモ(えりも以西太平洋胆振・日高海域). 平成16年度事業報告書, 北海道立函館水産試験場, 245-250.

Ueda, H. (2004) Recent biotelemetry reseach on lacustrine salmon homing migration. *Mem. Natl. Inst. Polar Res. Spec. Issue*, **58**, 80-88.

上田 宏(2005) サケ科魚類の母川回帰機構に関する生理・生態学的研究. 日水誌, **71**, 282-285.

Ueda, H., O. Hiroi, A. Hara, K. Yamauchi, Y and Nagahama (1984) Changes in serum concentrations of steroid hormones, thyroxine, and vitellogenin during spawning migration of the chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Gen. Comp. Endocrinol*, **53**, 203-211.

上田 宏・帰山雅秀・栗原堅三・山内皓平(1996) サケ科魚類の母川回帰機構: 視覚と嗅覚の役割. 日水誌, **62**, 138-139.

Ueda, H., M. Kaeriyama, K. Mukasa, A. Urano, H. Kudou, T. Shoji, Y. Tokumitsu, K. Yamauchi and K. Kurihara (1998) Lacustrine sockeye salmon return straight to their natal area from open water using both visual and olfactory cues. *Chem. Senses*, **23**, 207-212.

上田吉幸・三原行雄 (1997) シシヤモ(沿岸特定資源). 平成8年度事業報告書, 北海道立函館水産試験場, 245-250.

ト部浩一・村上泰啓 (2004) 沙流川における魚類の生息環境及び生態調査について. 北海道開発土木研究所月報, 独立行政法人北海道開発土木研究所, **611**, 31-46.

Wentworth, C. K. (1992) A scale of grade and class terms for clastic sediments. *Jour.*

Geol , **30** , 377-392.

山口将文・丸岡 昇・高橋秀和・大石三之 (2004) 筑後川上流におけるアユを指標魚種とした流量増加によるインパクト・レスポンスの検討.リバーフロント研究所報告, **15**, 63-70.

Yanagawa H. (1978) Embryonic development and fry of the kyuriuo *osmerus eperlanus mordax* (Mitchill). Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. **29**, 195-198.

柳井清治・福地 稔・長坂 有・佐藤弘和 (1994) 山地溪流におけるサクラマス産卵床の分布と河床礫組成. 日林北支論, **42**, 184-186.

吉田英雄 (1990) 道東海域のシシャモ資源. 海、魚、, **33** , 26-29.

財団法人北海道開発協会 (1995) 北海道第一期拓殖計画の策定. 鷗川・沙流川治水史, 財団法人北海道開発協会, 札幌, pp172-260.