



Title	根室地域におけるサケの自然再生産の現状と評価に関する研究
Author(s)	市村, 政樹
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(水産科学)
Dissertation Number	甲第11774号
Issue Date	2015-03-25
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.k11774
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/58604
Type	doctoral thesis
File Information	Masaki_Ichimura.pdf



根室地域におけるサケの自然再生産の
現状と評価に関する研究

(Present status and evaluation on natural reproduction of
chum salmon in the Nemuro area, Hokkaido, Japan)

北海道大学大学院水産科学院
海洋生物資源科学専攻

Graduate School of Fisheries Sciences
Division of Marine Bioresource and Environmental Science

市 村 政 樹
Masaki Ichimura

平成 27 年 (2015)

目次

第1章 緒言	1
1.1 人工ふ化放流事業の歴史	
1.2 野生魚の現状とその重要性	
1.3 シロザケの産卵行動と産卵環境	
1.4 根室海峡に流入する河川の特徴	
1.5 本研究の目的	
第2章 北海道東部根室海峡周辺で採集された「サケマス」の DNA 分析による交雑判別	10
2-1. 材料および方法	12
2.1.1 試料と DNA 抽出	
2.1.2 ミトコンドリア DNA 分析	
2.1.3 核 DNA 分析	
2.1.4 種特異的な PCR 分析	
2.1.5 人工交雑個体の親種の確認	
2-2. 結果	18
2.2.1 ミトコンドリア DNA 分析	
2.2.2 核 DNA 分析	
2.2.3 種特異的な PCR 分析	
2.2.4 人工交雑個体の親種の確認	
2.2.5 「サケマス」の父親種と母親種の確認	
2.2.6 交雑個体の外部形態	
2-3. 考察	30
2.3.1 DNA 分析による親種の判別	
2.3.2 交雑個体の形態特徴	
2.3.3 交雑個体の出現背景	

第3章 実験水槽におけるシロザケの産卵行動の観察	34
3-1. 材料および方法	36
3.1.1 実験水槽の概要	
3.1.2 実験魚	
3.1.3 産卵回数・放卵数測定実験	
3.1.4 河床からの湧出水と産卵場所	
3-2. 結果	40
3.2.1 産卵回数および産卵各回の放卵数	
3.2.2 産卵時における湧出水の選択性	
3.2.3 産卵までに要する時間	
3-3. 考察	50
3.3.1 産卵回数と放卵数	
3.3.2 シロザケの湧出水選択性	
第4章 根室地域におけるシロザケの自然再生産	52
4-1. 材料および方法	53
4.1.1 産卵状況	
4.1.2 産卵床における生残率の推定	
4.1.3 産卵適地の推定	
4.1.4 シロザケの来遊数と河川回帰率	
4-2. 結果	59
4.2.1 自然産卵魚の分布	
4.2.2 自然産卵魚の産卵時期	
4.2.3 発眼卵の生残率	
4.2.4 産卵適地面積	
4.2.5 各河川におけるシロザケの河川回帰率と遡上尾数	

4-3. 考察	77
4.3.1 自然再生産状況と産卵適地	
4.3.2 発眼卵の生残率と湧水の選択状況	
4.3.3 各河川における野生魚由来の自然産卵魚	
4.3.4 野生魚による再生産	
第5章 総合考察	82
5.1 根室地域において産卵するシロザケの現状と問題点	
5.2 産卵時期による野生魚の資源管理	
5.3 地域主体の資源管理の策定	
摘要	89
謝辞	94
引用文献	95

第 1 章 緒言

1.1 人工ふ化放流事業の歴史

我が国におけるサケ *Oncorhynchus keta* (以下, シロザケとする) とカラフトマス *O. gorbuscha* の人工ふ化放流事業は, 栽培漁業や管理型漁業の成功例とみなされている (帰山 1998)。しかしながら, 近年, 遺伝学, 生態学など様々な視点から人工ふ化放流事業による弊害も指摘されるようになってきている (例えば, 永田・山本 2004)。人工ふ化放流事業が本格的に導入される以前 (1877~1893 年) の北海道でのシロザケの漁獲尾数はおおよそ 500~700 万尾であり, そのほとんどが野生魚由来の資源であった (小林 2009)。

ここで, 本論文では, ふ化場魚とはふ化場から放流され数年後に回帰している個体, 野生魚とは 1 世代以上にわたり産卵している個体, 自然産卵魚とは親がふ化場魚か野生魚か区別がつかないが産卵している個体と定義した (Dr. Peter S. Rand, Wild Salmon Center 私信)。

明治時代に入り, 産卵の保護を意図した河川内におけるサケ漁に関する規制が行われ, 加えて「蕃殖場」と呼ばれる区画では監視人を配置するなどの繁殖保護策が行われた (秋庭 1988)。さらに, 江戸時代に新潟県三面川で行われていた産卵場所の造成など自然再生産を助長し保護する方策である「種川の制」 (横川 2005; 須藤 1985) に模した制度を導入したことにより, シロザケの資源は維持されたと考えられる。その後, 1888 (明治 21) 年に千歳川に「千歳中央ふ化場」が開設されたことにより, 人工ふ化放流技術が導入される過程で, こういった自然再生産を助長する施策は急速に後退した (秋庭 1988; 小林 2009)。シロザケの増殖体制が自然再生産からふ化事業へ施策が転換した背景には, 当時, 野生魚による稚魚の生残率がふ化事業のものと比べて $1/4 \sim 1/7$ という誤った判断がなされたため, 野生魚による資源管理は過小評価されたためと考えられる (小林 2009)。この時期シロザケの生態学的知見は乏しく, 増殖・人工ふ化技術研究も見ろべき研究は少なかった (佐野 1982)。さらに, 1934 年までのふ化事業は民間ふ化場による経営であり, 民間ふ化場の経営が捕獲した親魚の売却金に依存していたことから, ふ化放流よりも魚の捕獲自体を目当てとした経営体もあったためとも言われている (小林 2009)。そのため, 本格的な人工ふ化放流事業導入後の, 1900~1970 年までの漁獲尾数はおおよそ 300~500 万尾であり, 放流事業が展開される以

前よりも低い水準で推移した（帰山 2002；小林 2009）。その後，給餌放流技術の導入と適期放流技術の開発など人工ふ化放流事業の技術革新（Kobayashi 1980；Mayama 1985；Kaeriyama 1999）に加え，長期的な気候変動と連動した要因により（帰山 1998），シロザケ資源は大幅に増加したと考えられている。その結果，2000 年代以降の北海道でのシロザケの沿岸への来遊尾数は年変動があるものの 5000 万尾近くに上り（Miyakoshi and Nagata 2012），放流事業開始以前の資源をはるかに上回っている。

1.2 野生魚の現状とその重要性

ふ化場魚は人為的な選抜による人工授精のため，野生魚のような産卵に参加するための雄同士の争いや，雌による産卵場所の選択などの自然淘汰（Gross 1985, 1991）が欠けている（McLean et al. 2005）。1970～1980 年代にかけての北海道さけ・ますふ化場事業成績書によると，シロザケの人工ふ化放流に使用された親魚は，およそ雄 1 尾に対し雌 3 尾である。人工受精での雄と雌の使用比率を一對一に近づけるなど努力がなされているが（石黒 1998），現在も雄の受精への使用に人為的な選択が働いている。国内のシロザケは北米やロシアの野生魚と比べるとハプロタイプ多様度が高いため，遺伝的多様性は大きいと考えられている（Sato et al. 2004；Beacham et al. 2009）が，この高い遺伝的多様性は，1960 年代から頻繁に行われた発眼卵の移植により固有の河川群への遺伝的攪乱をもたらした可能性が高い（永井ら 2012）。現在のシロザケの資源状況に多くの漁業者が依存している現状において，その資源管理はあくまでも人工ふ化放流事業をベースとすることは避けられない。しかしながら，シロザケ資源の持続可能な利用のためには，人工ふ化放流事業によってもたらされる遺伝学的なリスクなども検討することが必要である（Altukhov et al. 2000；Morita et al. 2006）。また，近年，サケ属魚類は海洋から栄養塩などを陸域生態系へもたらす物質循環の担い手としての重要性も指摘されている（帰山 2005；伊藤ら 2004；Koshino et al. 2013）。しかし，親魚の大部分は遡上前に漁獲されるので，我が国の野生サケ類による物質循環は，河川生態系の構造と機能を維持するためには現時点では十分ではないと考えられている（帰山 2009）。したがって，遺伝的観点や健全な河川生態系の維持の観点から，自然再生産による資源管理をおろそかにし，ふ化放流魚だけによる資源管理は好ましくない。これを改善するためには，野生魚による再生

産により資源を維持できる環境づくりが必要であり，そのためには現状の自然再生産の実態を把握しなければならない。

我が国におけるシロザケの多くは人工ふ化放流事業によるものと考えられていた（例えば，佐野 1982；秋庭 1988）。しかし，近年の研究では，北海道において野生魚由来の資源の存在が確認されている（長谷川ら 2013）。北海道内の流路延長 8 km 以上の 230 余りある河川のなかで，自然産卵魚が確認された河川は 100 以上にのぼる。そのうち，放流が行われていない河川は 50～60 河川であり，そのバイオマスは小さいと推定されている（Miyakoshi et al. 2012）ものの，現時点で自然産卵魚の保護は極めて現実的である。また，高度成長期以降，治水・利水を目的とした河川工事が進み，全国の一級河川の中下流部の川岸のうち約 20% が人工化され，ダムや堰などの河川を横断する工作物も増加し（中村 2013），北海道における河川地形の多様度は，1950 年代から 2000 年代にかけて平均して 73% 程度低下した（福島ら 2005）。そのため，シロザケが再生産可能な河川環境は，以前と比べて大幅に減少しているものと推察されるが，これを改善し，自然再生産による資源の造成を図ることも，現状においてある程度可能であると考えられる。

アメリカ合衆国におけるサケ科魚類の人工ふ化放流事業は，野生魚が減少する要因となった乱獲やダム建設などの影響から，漁獲量を維持，保証するための安易な政治的な手段としても利用されていた（Brown 1995）。一方，我が国においては，大規模な河川工事が行われる以前から人工ふ化放流事業が展開されており，政治的手段としてではなく，純粋に資源増殖を目的としてのものであったと考えられる。しかしながら，1970 年以前にはシロザケの自然再生産に関する研究は少なく（佐野 1955；佐野・長沢 1958；小林 1968），その目的は，あくまで低迷していた人工ふ化放流事業に応用するためのものであった（佐野 1982；秋庭 1988）。さらに，ふ化放流事業において河川で捕獲されたシロザケのうち，余剰親魚が生じた場合，河川へ再放流することなく売却されていた。したがって，これらの研究や事業において自然再生産による資源管理は考えられていなかったと推察される。シロザケの自然再生産による繁殖保護が継続し，人工ふ化放流事業と併用されていたならば，1900～1970 年までの長期にわたる資源低迷は避けられたと考えられる。さらに，自然再生産するシロザケへの配慮から北海道における河川管理体制およびその保全方法も大きく変わっていた可能性もある（帰山 2002；小林

2009)。

1.3 シロザケの産卵行動と産卵環境

シロザケの自然再生産の実態を把握するためには、その産卵行動および産卵環境に関する基礎的な情報が不可欠である。Duker (1977) および Schroder (1973, 1982) によると、シロザケの雌個体は、河川の下流から上流方向にかけ、4～6回に分けて産卵を行い、一つの産卵床を形成する。サケ科魚類の産卵床内における生残率の調査を進める上で重要である孕卵数および産卵回数については、これまでに多くの知見がある（例えば、Schroder 1982）。しかしながら、自然河川において、正確な産卵場所およびその場所での各回の産卵数などを計測することは物理的に困難であるため、その研究例が少ない（Hawke 1978; Gaudemar et al. 2000）。また、サケ科魚類が産卵場所を選定する条件として、産卵場所の流速、水深、底質および河床からの湧昇流などがあげられており、産卵場所は河床が砂礫の場所が好まれる（例えば、Bjornn and Reiser 1991）。さらに、シロザケは河床から地下水や伏流水が湧きだす場所を選んで産卵するが、カラフトマスは河水がよく浸透する場所を選択するとされている（佐野・長沢 1958; 小林 1968）。矢野ら（2012）は、砂州地形により発生する湧水（伏流水）が、産卵環境に寄与していると報告しているが、細部にわたる実証は自然河川では困難な部分が多い。

1.4 根室海峡に流入する河川の特徴

石城（1984）によると、北海道東部根室海峡に流入する河川は、標津町内にある忠類川と伊茶仁川を境に2つ対照的な河川形態が存在する（図 1-1）。そのため、河川ごとに現状を把握し、対策を検討する必要がある。忠類川以北の知床半島の河川では、河床勾配が急であり、河川形態はほぼ全域が一つの蛇行内に複数の瀬と淵が存在し白瀬で淵が連結している Aa 型であり、海岸線近くでは、一つの蛇行内に複数の瀬と淵が存在する Bb 型のところも見られるが、水面勾配が緩やかな Bc 型は見られない。一方、忠類川の南に隣接する伊茶仁川より南の河川では、低湿な原野の湧き水からはじまるため、標津川の上流域を除いて Aa 型の部分はなく、部分的に Bb 型のところが見られる他は、ほとんどが Bc 型の流れになっている（市村 未発表）。つまり、忠類川以北の河川では、通常の河川の上流域がそのまま海へ流れ込んでおり、伊茶仁川以南の河川は典型的な湿原地帯の河川とい

える。この河川形態の違いを反映し、そこに住む魚類相が違う。例えば、イトウ *Hucho perryi* の生息域は、伊茶仁川以南の湿原地帯の河川であり、忠類川以北では確認されていない。また、アメマス *Salvelinus leucomaenis* も、伊茶仁川以南では全ての河川で確認されているものの、忠類川以北ではごくまれに生息が確認されている程度で（市村 未発表）、その繁殖は確認されていない（石城 1984）。シロザケの産卵場所は、忠類川以北の河川では、ほぼ河口域から産卵が確認されているのに対し、伊茶仁川以南の河川では中流域から上流域で確認されている。さらに、標津地域の河川においてシロザケが産卵を行っている河川について詳しく見ると、その要因は不明であるが、上流域の産卵適所がまったく利用されない河川が複数ある。一方、ふ化場近辺（図 1-1）においては産卵親魚の分布密度が高く、雄による雌の産卵を阻害する行動や雌同士の繁殖競争が頻繁に観察されている。さらに、同河川ではすでに形成された産卵床で再び産卵が行われる重複産卵が確認され、そこでは掘り返しによる卵の流失が観察されている（市村 未発表）。したがって、根室海峡に流入する河川の将来にわたる自然再生産による資源の管理体制を確立する上で、それら河川の自然再生産状況および産卵環境を定量的に評価することが必要不可欠である。

知床半島内の河川ではダムなどの人工工作物によりサケ科魚類が遡上障害を受けている（例えば、横山ら 2010）。そのため、知床半島ではシロザケとカラフトマス、両種が狭い範囲で重複して産卵している河川も多い（小宮山 2003）。シロザケおよびカラフトマスは通常、同種間でペアリングを行うが、雄が異種の雌に対して求愛行動をするケースもまれに観察されている。根室海峡では、「サケマス」と呼ばれるシロザケとカラフトマスの交雑種と考えられている個体も漁獲されているが、「サケマス」個体に関する遺伝学的分析結果はなく、その親種の特定はされていない。「サケマス」が交雑個体であれば、これらが自然環境下においてシロザケおよびカラフトマスと戻し交配することにより、さらには人工ふ化の現場で種を見誤るなどの人為的ミスより、遺伝子浸透（向井 2001）が起これ、遺伝的な攪乱およびその資源に影響する可能性も考えられる。

1.5 本研究の目的

我が国のサケ属魚類の野生魚による再生産は、効率的なふ化事業を続ける上でも、河川ごとの遺伝的固有性を維持する上でも、また河川流域の生物多様性と生

物生産力を高める視点からも、重要である（帰山 2002）。したがって、効率的なふ化放流事業の推進と合わせて、野生魚をどのように保全して維持させるかは、我が国のシロザケ資源の持続的利用と適正管理における重要なテーマである（宮腰 2014）。

シロザケの野生魚の保全を考える上で、産卵場所となり、さらに稚魚の育成場所となる河川環境の存在は極めて重要である。北海道では、流路延長、勾配、水量、水温、産卵場所となる河床材料など自然要因に加え、ダムなどの工作物や河川改修などの人為的な作用により、河川ごとにその構造が異なる。また、シロザケの人工ふ化放流事業による放流数、河川捕獲の状況、さらには沿岸での漁獲圧などの水産業に関わる諸条件も河川により異なる。そのため、それぞれの地域、河川ごとに産卵環境や人為的な影響などの基礎的データの積み重ね、その実態を明らかにし、それぞれの地域、河川に即したきめ細やかな方策を打ち出し、野生魚の保全を図るべきである。

標津町では、1892年に標津川、薫別川および忠類川に、そして1900年に伊茶仁川にふ化場が建設された（標津漁業協同組合 1988）。忠類ふ化場は採卵成績が悪かったため1898年に廃止され、1934年に再開し捕獲と採卵のみ行われているが（秋庭・末武 1984）、他の河川では継続的にふ化放流事業が行われてきた。その結果として、現在、標津川、伊茶仁川、忠類川、薫別川および元崎無異川の5水系にあるふ化場から、毎年約7,500万尾のシロザケ稚魚が放流されている。標津町におけるシロザケの漁獲尾数は、1990年代には600万尾近くであった。しかしながら、放流数に大きな変動がないにもかかわらず、近年の漁獲尾数は200万尾前後と3分の1近くに減少しており、特に前期群の漁獲尾数が減少している（図1-2）が、その要因については不明である。標津町内で漁獲されるシロザケの多くは、北海道内の他の地域同様に人工ふ化放流事業によるものと考えられているが、標津町内伊茶仁川に遡上するシロザケのうち、11～33%は野生魚であるとの報告もある（森田ら 2013b）。

本研究は、根室地域のシロザケの人工ふ化放流事業と野生魚の共存を可能とする資源保全と持続的利用の方策を提言することを目的とし、シロザケの自然再生産の現状を評価した。第2章では、シロザケの自然産卵魚に対する他種による遺伝的侵入とその要因を知るため、シロザケとカラフトマスの交雑の可能性がある道東地域で「サケマス」と呼ばれる個体の遺伝学的な分析を行い、外部形態によ

るその判別を試みた。第 3 章では，シロザケがどのような河川環境を選択して産卵するかを明らかにするため，実験用人工河川に産卵環境を再現し，シロザケの産卵行動，産卵回数と各産卵時の放卵数の関係および湧水，河川浸透水による産卵場所選択などの基礎的なデータを収集した。第 4 章では，標津地域各河川におけるシロザケの自然再生産の実態と発眼卵の生残率および各河川の産卵適地面積を明らかにした。これらによって現在の自然再生産状況を精査し，野生魚による資源維持の可能性を検討した。総合考察では，以上を総括し，根室地域の河川における人工ふ化放流事業の枠組みの中で野生魚を増加させる方策を検討した。

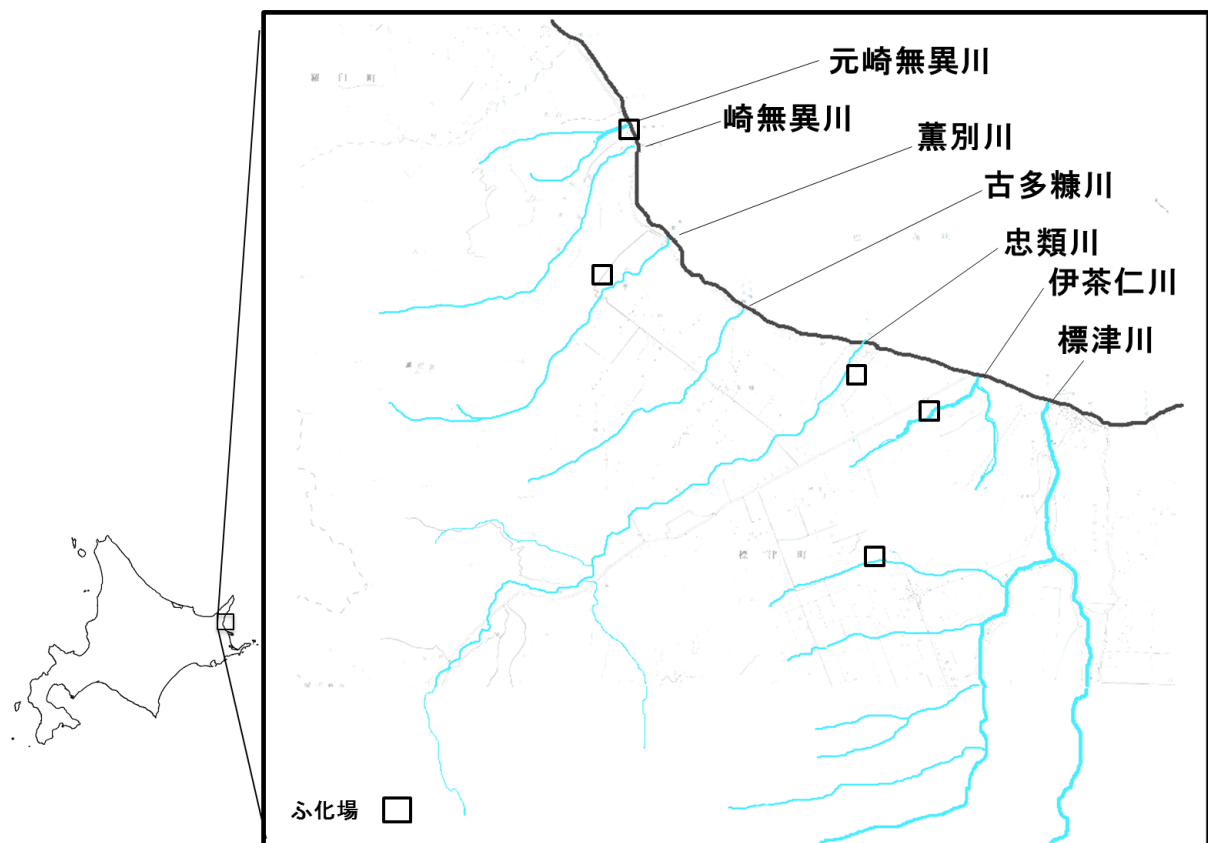


図 1-1. 標津地域における河川とふ化場の位置.

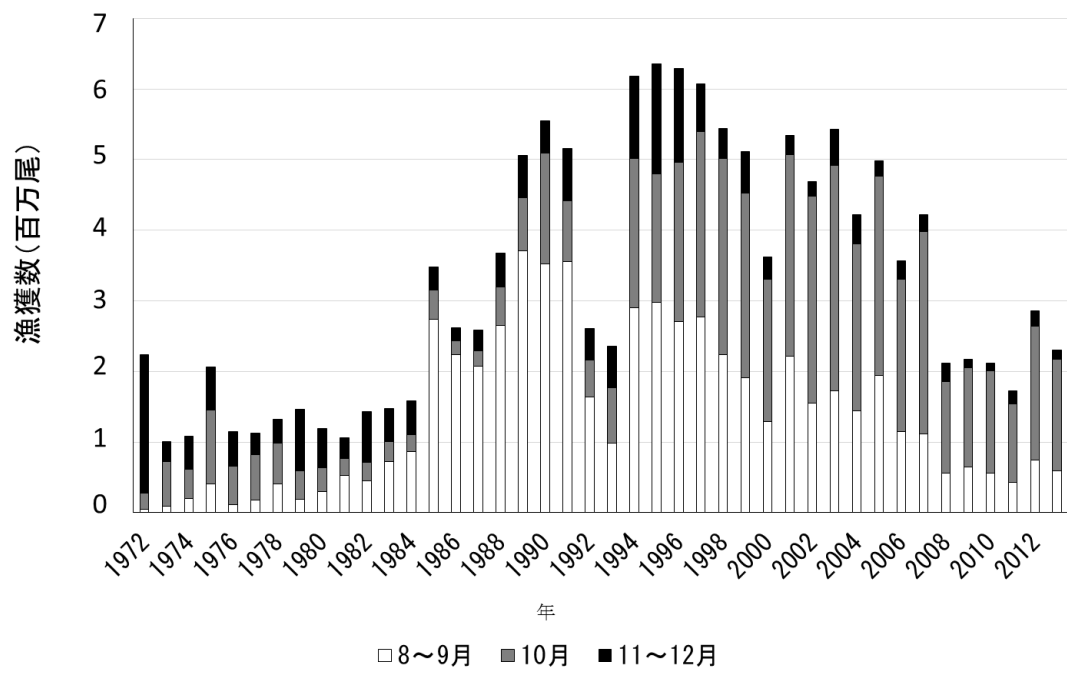


図 1-2. 標津町におけるシロザケ月別漁獲数の経年変化.標津漁業協同組合さけ水揚げ日報より作成.

第 2 章 北海道東部根室海峡周辺で採集された「サケマス」の DNA 分析による交雑判別

シロザケとカラフトマスは北日本における漁業の重要魚種であるが、その資源の多くは古くから行われている人工ふ化事業によるところが大きい（永田 2009; 小林 2009）。北海道における産卵の盛期は、カラフトマスが 9 月中旬から 10 月中旬、シロザケが 10 月から 11 月であり（眞山 1989; 永田 2003; 加藤 2002）、カラフトマスがやや早い傾向があるものの、産卵時期は重複する。したがって、自然環境下で交雑する可能性がある。

第 2 次性徴発現時の外部形態において、シロザケは背部と鰭に黒点がなく、赤、黄、紫色が混じる雲状斑が現れる（眞山 1989; 永田 2003; 加藤 2002）。一方、カラフトマスは背部と尾鰭に大きな楕円形の黒点があり、婚姻色は頭部と背部が黒っぽい灰色、体側は赤紫がかった茶色であり、腹部は白い（加藤 2002; 眞山 1989）。また、産卵期の雄は「背っぱり鱒」とも呼ばれ、体が側偏し背鰭前の背部が著しく隆起する（Susuki et al. 2014）。これまで、根室海峡周辺の海域および河川ではシロザケの体型でありながら腹部が白く婚姻色が不明瞭な個体、また、カラフトマスの体型でありながら体側に赤の雲状斑が出現する個体、さらに尾鰭に黒点がある個体など両種の混合型、もしくは両種にはない特徴がある個体が採集されている（小宮山 2003）。これらを漁業関係者はシロザケとカラフトマスの交雑個体として「サケマス」と呼称している。このような個体は、北米大陸ブリテッシュコロンビアにおいても採集されている（Hunter 1949）。北太平洋でもシロザケとカラフトマスの交雑個体とみられる「シロマス」と呼称する個体が採集され、アイソザイム分析の結果、シロザケとカラフトマスの交雑個体とそれらの個体の戻し交配した個体であったことが報告されている（沼知ら 1979）。さらに、中部ベーリング海で採集された交雑個体（シロマス）と推察される雌 1 尾は、ミトコンドリア DNA (mtDNA) と核 DNA 分析の結果、親種がシロザケ雌とカラフトマス雄の交雑個体であった（Abe et al. 2003）。このように、外洋域で採集された「シロマス」個体は交雑個体であることが遺伝的に確認されている。一方、沿岸で採集される「サケマス」個体に関する遺伝学的分析結果はなく、その親種の特定はされていない。「サケマス」が交雑個体であれば、これらがシロザケおよびカラフトマスと交雑することにより遺伝子浸透が起こり、遺伝的な攪乱およびそ

の資源に影響する可能性も考えられる（向井 2001; Bernatchez et al. 1995）。また、食品としての利用においては、適切な表示を困難とする要因にもなる。そのため、交雑個体を判別する方法を確立させ、その出現をモニターすることは重要である。

そこで、本章では「サケマス」が交雑個体であるかどうかについて DNA 解析手法を用いて検討し、「サケマス」の核 DNA を調べることにより交雑個体であるかどうかを推測した。さらに、mtDNA を調べることにより母親種を推測した。また、遺伝的に交雑が確認された個体の外部形態における特徴を明らかにし、その出現背景について考察した。

2-1 材料および方法

2.1.1 試料と DNA 抽出

2005～2009 年の秋に根室海峡地域の沿岸または河川で採集され、外部形態から漁業関係者が「サケマス」と判断した 11 尾を用いた（表 2-1, 図 2-1）。また、同時期、同海域で採集されたシロザケ 50 尾およびカラフトマス 21 尾を標準サンプルとして用いた。持ち帰った「サケマス」の尾叉長、体重および生殖腺重量を測定した後、側線鱗数および鰓耙数を計数した。同時に採取した鱗を用いて年齢査定を行った。また、「サケマス」の体型、婚姻色、尾鰭や背面における黒点の有無および雄については背部の張り出しの度合いを観察した。また、シロザケ雄とカラフトマス雌、シロザケ雌とカラフトマス雄の組み合わせで人工交雑を行い、得られた後代（雑種 F1）の稚魚それぞれ 3 尾を交雑個体の標準サンプルとした。

測定した「サケマス」、シロザケおよびカラフトマスから筋肉片を採取し、冷凍保存（-30℃）した。この筋肉片から 20-30 mg の組織を切り出し、DNA 抽出キット（Quick Gene 810, 富士フィルム社）によって DNA を抽出した。

2.1.2 ミトコンドリア DNA 分析

シロザケおよびカラフトマスの標準サンプルについて、mtDNA の ATPase6 および NADH3 の領域を用いて分析した。各領域を増幅するプライマーとして、ATPase6 には P01 と P02 を、NADH3 には P21 と P22 を（Oohara and Okazaki 1996）それぞれ用いた（表 2-2）。*Taq* Polymerase には Takara EX *Taq*™ HS（タカラバイオ社）を、ポリメラーゼ連鎖反応（PCR）にはサーマルサイクラー（GeneAmp PCR System 9700, Applied Biosystems 社）を用いた。反応溶液は、dNTPs 50 nmol, 各プライマー 25 pmol, 付属の buffer 2.5 μ l, *Taq* polymerase 2.5 units, 粗全 DNA 溶液を含む 25 μ l とした。反応条件は 94℃で 2 分加熱後、熱変性 94℃ 30 秒、アニーリング 55℃ 30 秒、伸長 72℃ 2 分のサイクルを 30 回行い、最後に 72℃で 7 分の伸長を追加した。PCR 産物は、1.5%アガロースゲル（NuSieve3:1, タカラバイオ社）で電気泳動後、エチジウムブロマイドで染色して増幅産物を確認した。

PCR 増幅の再現性が良好な領域について、塩基配列を決定した。PCR 産物を GFX フィルター（Amersham Bioscience 社）により精製した後、BigDye Terminator Ver3.1 Cycle sequencing kit（Applied Biosystems 社）と PCR に用

いた同じプライマーを用いて、シーケンス反応を行った。ABI3130XL ジェネティックアナライザ（Applied Biosystems 社）を用いてシーケンス反応した試料を電気泳動し塩基配列を決定した。

2.1.3 核 DNA 分析

シロザケおよびカラフトマスの標準サンプルについて、核 DNA の各領域を増幅するため、rDNA 領域にはプライマー KP2 と 2.8S を（Philips et al. 1992）を用い、また、ニジマス *O. mykiss* で報告されている（Dalla Valle et al. 2005）アロマターゼ B-1 遺伝子の塩基配列をもとに、イントロン領域を増幅するプライマーを新たに設計し、PCR 増幅できるか検討した。なお、PCR は上記 mtDNA 分析と同じ条件で行った。再現性よく PCR 増幅できた領域について、標準サンプルのシロザケとカラフトマス 4 尾ずつの塩基配列分析を行った。PCR 産物を上記方法と同様に精製後、TOPO TA Cloning Kit（Invitrogen 社）を用いてサブクローニングした。形質転換した大腸菌 8 クローンから M13 と M13R のプライマーによって PCR 増幅させ、同プライマーを用いて上記方法で塩基配列分析を行った。

2.1.4 種特異的な PCR 分析

種特異プライマーを用いた PCR による種判別手法を開発するため、mtDNA 分析と核 DNA 分析によって得られた塩基配列から遺伝子解析ソフト DNA space（日立社）を用いてシロザケとカラフトマスで異なる塩基部位を探索した。この情報をもとに、シロザケとカラフトマス特有の塩基が 3' 末端に位置するようにさまざまなプライマーを設計した。検討した領域の forward と reverse のプライマーと設計したシロザケ種特異的なプライマーによって、PCR 分析を行った。種特異的な PCR 産物の再現性を高めるため、アニーリング温度を 55℃ から 60℃ まで変えて比較検討した。

2.1.5 人工交雑個体の親種の確認

シロザケ精子とカラフトマス卵およびシロザケ卵とカラフトマス精子を人工授精し、ふ化させて卵黄が吸収されるまで飼育した。開発した mtDNA と核 DNA の PCR 法を用いた親種の判別が有効であるか確認するため、これらを材料に PCR

を行い,その結果から親の種を判別した。併せて,シロザケとカラフトマスの DNA を等量ずつ混ぜて,上記の PCR 分析を行った。

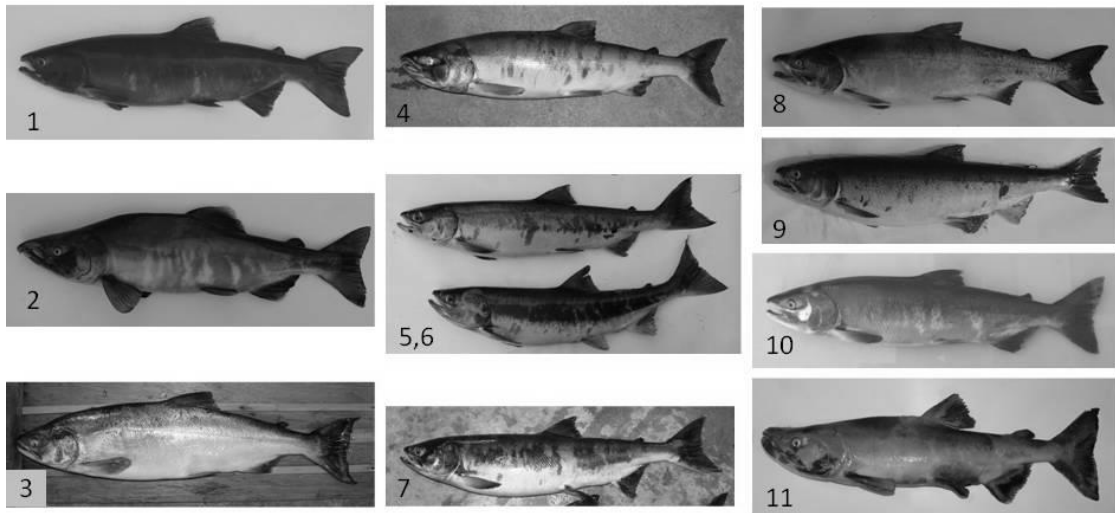


図 2-1. 根室地域の沿岸および河川で捕獲された「サケマス」の外部形態写真.

表 2-1. 2005 年から 2009 年に根室地域の沿岸および河川で捕獲された「サケマス」の生物情報.

Sample ID	Sampling date	Sampling location	Fork length (mm)	Body weight (g)	Sex	Age
Sakemasu1	2008/9/10	Shibetsu R.	630	2895	female	3
Sakemasu2	2008/9/13	Shibetsu R.	558	1773	male	2
Sakemasu3	2008/9/22	Coast of Shibetsu	634	3090	female	2
Sakemasu4	2008/10/15	Shibetsu R.	648	2625	male	4
Sakemasu5	2008/10/19	Shibetsu R.	680	3035	female	4
Sakemasu6	2008/10/19	Shibetsu R.	634	2490	female	4
Sakemasu7	2008/10/24	Shibetsu R.	652	2805	female	4
Sakemasu8	2007/9/22	Uebetsu R.	614	2445	male	no data
Sakemasu9	2007/10/30	Shibetsu R.	610	2230	female	2
Sakemasu10	2005/10/8	Shibetsu R.	521	1564	female	1
Sakemasu11	2009/9/19	Ichani R.	488	995	male	1

表 2-2. シロザケとカラフトマスの種特異的なプライマー情報.

Primer set	Primer name	Primer Sequence 5'-3'
1) ATPase6	P01	AAACTGACCATGAACCTAAGCTTCTTCGACCA
	ChumATPSSP	TCTTATCACCCCTAAACATACTGtGA
	P02	GCTGCTGTAGCAATTAGTTG
2) NADH3	P21	CGATATGGCATAATCTTATT
	ChumND3SSP	AGTGCGGATTTGACCCACTAGGGgCC
	P22	AGACCGGGTGATTGGAAGTC
3) ITS2	ChumITS2SSP	GCCCGCGTTACGCATGTGtTG
	PinkITS2SSP	GCCTTCGTCCCCCTAAGgTA
	2.8S	ATATGCTTAAATTCAGCGGG
4) Aromatase B1	OmAromaB-1-5F1	TGCCTCTCAACGGTCAGTGG
	OmAromaB-1-6R1	ATAGCAGCTCTTTCTCTGAG

2-2 結果

2.2.1 ミトコンドリア DNA 分析

シロザケおよびカラフトマスの標準サンプルで mtDNA の PCR 分析を行った。その結果、ATPase6 および NADH3 はいずれも再現性よく増幅できた。したがって、親種の判別に利用する種特異 PCR の開発にはこれらの領域を用いた。これらの塩基配列情報は、DDBJ/EMBL/GenBank に AB523886 から AB523901 および AB524887 から AB524901 としてそれぞれ登録した。

2.2.2 核 DNA 分析

PCR 分析の結果、核 DNA では増幅率が高かった ITS1 と ITS2 を含む rDNA 領域を用いることにし、ITS1 と ITS2 を含む領域の塩基配列を決定した。これらの塩基配列情報は、DDBJ/EMBL/GenBank に AB524075 から AB524078 として登録した。

また、ニジマスアロマターゼ B-1 遺伝子の第 2 イントロンを増幅するよう設計したプライマーセット 4 (表 2-2) によって、シロザケとカラフトマスで安定して PCR 増幅産物が得られた (図 2-2)。PCR 産物の塩基配列を比較したところ、シロザケとカラフトマスの間に約 190 bp の欠失挿入が見られた。また、シロサケの個体間でこれとは別に 10 bp の欠失挿入が見られた (図 2-3)。

2.2.3 種特異的な PCR 分析

シロザケおよびカラフトマスの標準サンプルの ATPase6 領域と NADH3 領域のアライメント結果、および種特異的になるように設計したプライマーの位置とシーケンスを、図 2-4, 2-5 に示す。3 末端にシロザケ特有の塩基がくるようにし、更に 3 末端から 3 番目の塩基がミスマッチになるように塩基を変えてプライマーを設計した (表 2-2)。NADH3 領域を増幅するプライマーとシロザケ特異的なプライマーを組み合わせたマルチプレックス PCR を行うことにより、シロザケでは約 300 bp と約 500 bp の 2 本のバンド、カラフトマスでは約 500 bp の 1 本のバンドが確認された (図 2-6)。また、同様に ATPase6 領域を増幅するプライマーと、シロザケ特異的なプライマーを組み合わせて PCR を行うことにより、シロザケでは約 280 bp と約 480 bp の 2 本のバンド、カラフトマスでは約 480 bp の 1 本のバンドが確認された。様々なプライマーを設計してアニーリング温度を変

えて PCR により増幅を行ったが，再現性よく増幅産物が得られたのは，アニーリング温度を 55℃として表 2-2 に示したプライマーによる PCR のみであった。標準サンプルのシロザケおよびカラフトマスに対して，両領域の PCR で種を判別したところ，全て外部形態の種判別結果と一致した。

決定した ITS1 と ITS2 を含む rDNA 領域の塩基配列と，すでに登録されている塩基配列（AF170538 と AF170538）も（Presa et al. 2002）併せてアライメント分析を行い，シロザケとカラフトマスをそれぞれ種特異的に増幅するプライマーセットを複数設計した。PCR で増幅された種特異的なプライマーの塩基配列を表 2-2 に，そのプライマー位置を図 2-7 に示す。そのうち，ITS2 領域に設計した 2 つの種特異的な forward プライマーと 2.8S reverse プライマーの PCR 法で，シロザケとカラフトマスにそれぞれ特異的な増幅産物が得られた（図 2-7）。

シロザケおよびカラフトマスの標準サンプルに対し，ITS 領域とアロマターゼ B-1 遺伝子の第 2 イントロンを増幅する PCR で種を判別したところ，全て外部形態の種判別結果と一致した。

2.2.4 人工交雑個体の親種の確認

シロザケ雌とカラフトマス雄の人工交雑により得られた個体では，mtDNA の PCR 法によって母親種がシロザケであることを示す 2 本のバンドが確認された（図 2-6）。また，核 DNA の PCR 法でシロザケまたはカラフトマスにそれぞれ特有のバンドが両方見られた（図 2-8）。この結果は父親種がカラフトマス，母親種がシロザケを示すことから，人工交雑に用いた親魚種の組み合わせと一致した。シロザケ雄とカラフトマス雌の人工交雑により得られた個体は，mtDNA の PCR 法によって母親種がカラフトマスであることを示す 1 本のバンドが確認された（図 2-6）。加えて，核 DNA の PCR 法によってシロザケまたはカラフトマスにそれぞれ特有のバンドが両方見られた（図 2-8）。この結果は，父親種がシロザケ，母親種がカラフトマスを示すことから，人工交雑に用いた親魚種の組み合わせと一致した。

2.2.5 「サケマス」の父親種と母親種の確認

mtDNA と核 DNA の種特異 PCR 法によって，「サケマス」の親種を判定した。分析の結果，「サケマス」11 尾中，雄 3 尾，雌 3 尾の計 6 尾が交雑個体と判定さ

れた（表 4-3）。交雑個体と判定された上記「サケマス」では，全ての雄（3 尾）は父親種がシロザケ，母親種がカラフトマスと判定された。これに対し，全ての雌（3 尾）は父親種がカラフトマス，母親種がシロザケと判定された。また，漁業関係者が「サケマス」と判定した個体のうち 5 尾は，シロザケと判定された（表 2-3，図 2-1）。

2.2.6 交雑個体の外部形態

シロザケとカラフトマスの交雑個体と判定された「サケマス」は，年齢が 1～3 歳，側線鱗数が 136～143，鰓耙数が 22～28 の範囲にあった（表 2-4）また，体型，婚姻色，尾鰭の斑点，鱗の大きさなど複数の外部形態が両種の混合型もしくは両種にはない特徴を示していた。雄の全ての交雑個体で成熟したカラフトマス雄の特徴である「背っぱり」（加藤 2002；眞山 1989；Susuki et al. 2014）が顕著ではないが認められた。交雑個体の婚姻色は個体差があるものの両種の混合型であり，腹部の全体は白くなく，雄では赤の雲状斑が腹部まで出現し，雌では体側の一部に赤みがあった。さらに，雌雄ともに白色の雲状斑が側線鱗付近から腹鰭にかけて確認できた。交雑個体の尾鰭にはシロザケやカラフトマスにはない小黒点が 6 尾中 5 尾で確認された。小黒点は尾部全体もしくは尾部付け根付近のみに点在していた。加えて，交雑個体の雌では全ての個体で卵径にばらつきが見られた。

これに対し，シロザケと判定された 5 尾は，シロザケ特有の赤，黄，紫色が混じる雲状斑の婚姻色（眞山 1989；永田 2003；加藤 2002）の面積が小さく不明瞭ではあるものの，カラフトマスと一致する特徴は腹部全体が白いという点のみであり，その他の体型，鱗の大きさ，側線鱗数などの形態形質は全てシロザケと一致していた。

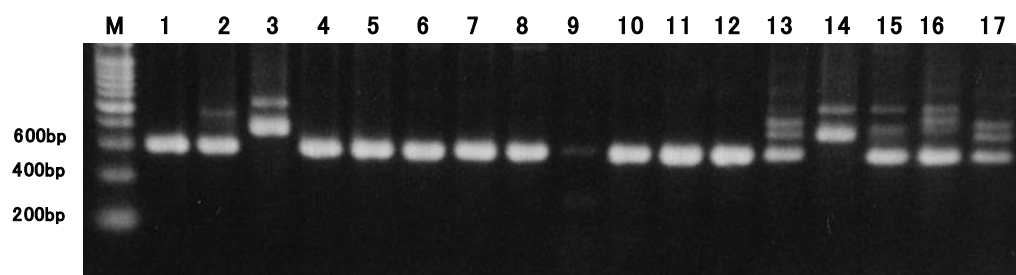


図 2-2. 核 DNA におけるアロマターゼ B-1 遺伝子断片の増幅産物のアガロース電気泳動像.

M はサイズマーカー, レーン 1, 2, 4-12 はカラフトマス, レーン 3 と 14 は人工交雑個体, レーン 13, 15-17 はシロザケを示す.


```

1 60
chum1 TTATGAGCCCCACATATTTAGGTATCCCACTTATCGCTGTGGCGTTAACCCCTCCCATGAA
chum2 .....
pink1 .....C.....A..A.....G.....
pink2 .....C.....A..A.....G.....

61 120
chum1 TTCTTTTCCCCACCCCTTCTGCCCGATGGCTGAACAACCGCCTAATTACCCTTCAAGGAT
chum2 .....
pink1 .....A.....
pink2 .....A.....

121 180
chum1 GGTTCATCAACCGATTCAACCAACAACCTTCTTTTACCACCTTAATCTAGGCGGTCACAAAT
chum2 .....G.....
pink1 .A..T.....G..T.....T.....C.....
pink2 .A..T.....G..T.....T.....C.....

ChumATP6SSP
181 240
chum1 GAGCAGCTCTACTAACCTCTCTAATACTATTTCTTATCACCCCTAAACATACTGGGACTAC
chum2 .....G.....
pink1 .....T.....G..A..G.....
pink2 .....T.....G..A..G.....

241 300
chum1 TTCCATATACATTCAACCCCAACCAACGCAACTCTCACTCAATATAGGCCTCGCAGTCCCGT
chum2 .....
pink1 .....T.....
pink2 .....T.....C.....T.....

301 360
chum1 TATGACTCGCCACAGTAATTATTGGTATACGAAACCAACCTACCGCCGCCCTAGGTCATC
chum2 .....
pink1 .....T.....C..C..C.....T.....C..
pink2 .....T.....C..C..C.....T.....C..

361 420
chum1 TCTTGCCCTGAAGGGACCCCGTCCCACTAATCCCTGTACTGATTATCATCGAAACAATTA
chum2 .....A.....
pink1 .....A.....G.....
pink2 .....A.....G.....

421 458
chum1 GCCTTTTTTATCCGCCCCCTCGCCCTTGGCGTACGACT
chum2 .....
pink1 .....
pink2 .....

```

図 2-4. シロザケとカラフトマスの ATPase6 遺伝子断片の塩基配列の比較.
 点は chum1 と同じ配列を示す. ChumATP6SSP はシロザケ種特異的 forward プライマーの配列部分である. chum1, chum2, pink1, pink2 はそれぞれ AB523891, AB523892, AB523893, AB523894 として登録した配列である.

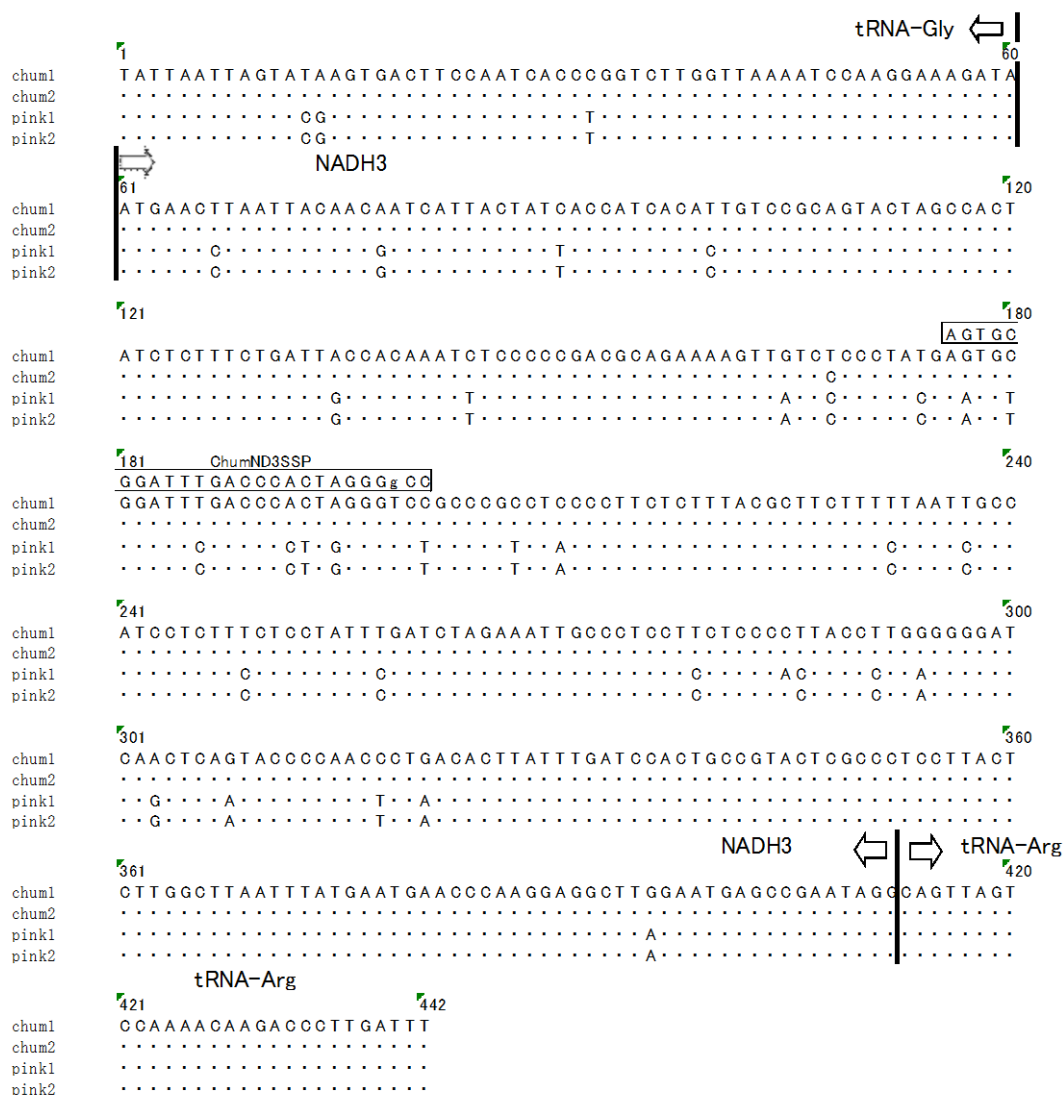


図 2-5. シロザケとカラフトマスの NADH3 遺伝子断片の塩基配列の比較.
 点は chum1 と同じ配列を示す. ChumNADH3SSP はシロザケ種特異的 forward プライマーの配列部分. chum1, chum2, pink1, pink2 はそれぞれ AB523898, AB523899, AB523900, AB523901 として登録した配列.

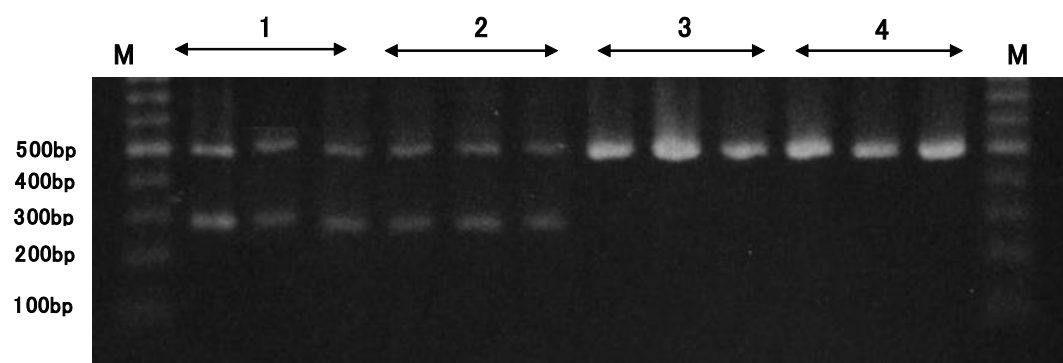


図 2-6. NADH3 領域の種特異的なマルチプレックス PCR 法による増幅産物のアガロース電気泳動像.

M: サイズマーカー, 1: シロザケ, 2: シロザケ雌とカラフトマス雄の交雑個体, 3: シロザケ雄とカラフトマス雌の交雑個体, 4: カラフトマス.

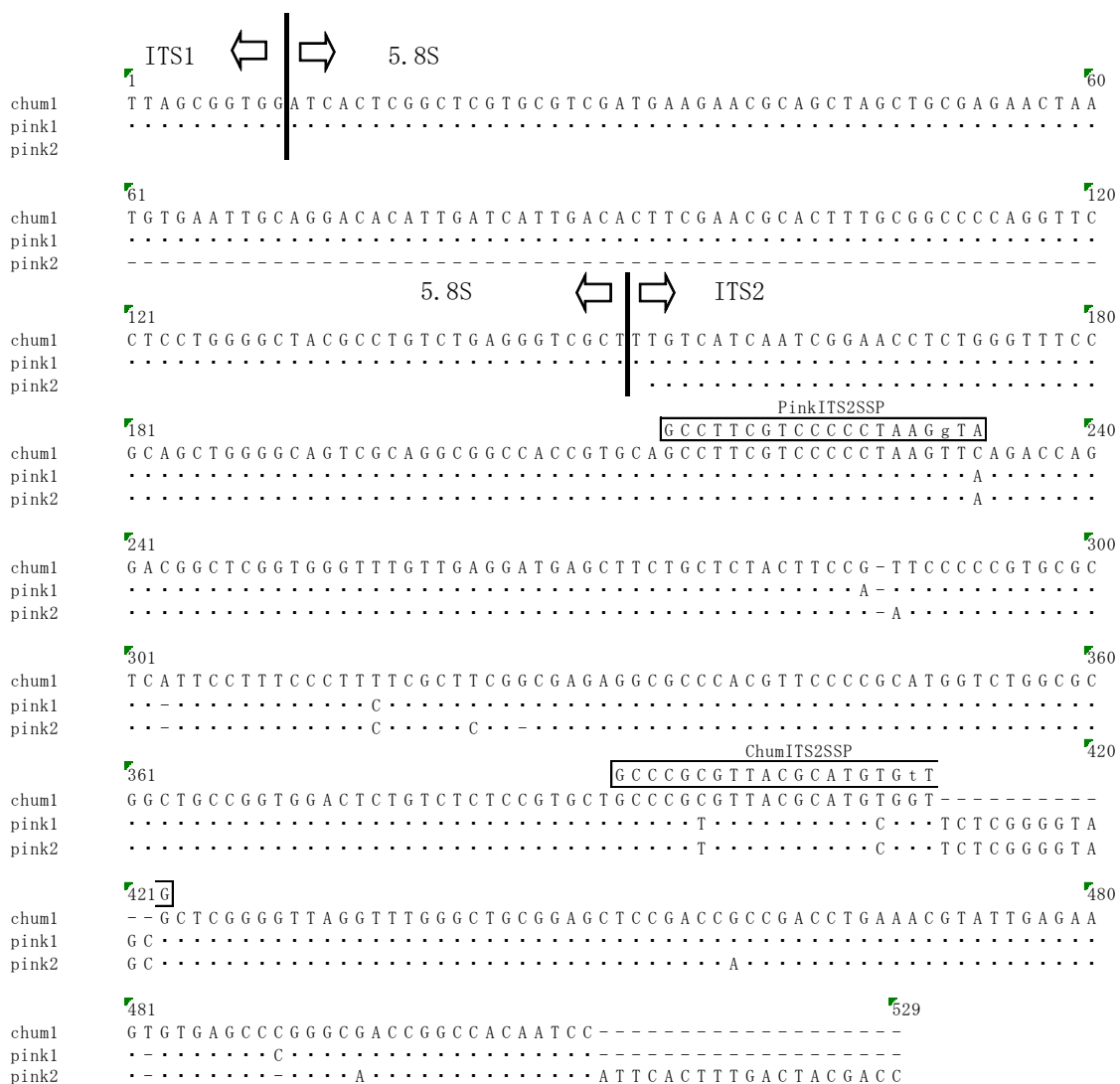


図 2-7. シロザケとカラフトマスの ITS2 領域の塩基配列の比較.点は chum1 と同じ配列を示す. 横線は塩基の欠失を示す.ChumITS2SSP と PinkITS2SSP はそれぞれシロザケ種特異的 forward プライマーとカラフトマス種特異的 forward プライマーの配列部分を示す. chum1, chum2, pink1, pink2 はそれぞれ AB524077, AF170538, AB524078, AF170539 として登録した配列.

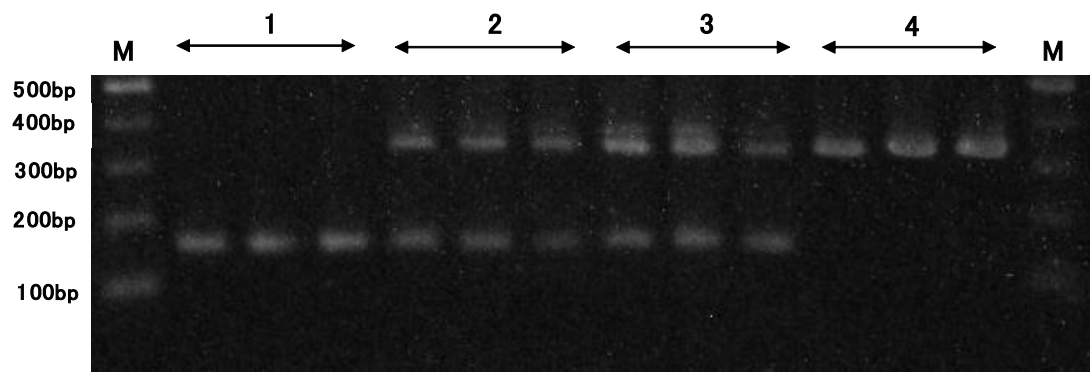


図 2-8. ITS1 領域の種特異的なマルチプレックス PCR 法による増幅産物のアガロース電気泳動像.

M: サイズマーカー, 1: シロザケ, 2: シロザケ雌とカラフトマス雄の交雑個体, 3: シロザケ雄とカラフトマス雌の交雑個体, 4: カラフトマス.

表 2-3. 交雑個体と推定されていた「サケマス」における mtDNA と核 DNA の種特異 PCR 法による判別結果.

	mtDNA		Nuclear DNA	
	ATPase6	NADH3	ITS2	Aromatase B-1
Sakemasu1	chum	chum	hybrid	hybrid
Sakemasu2	pink	pink	hybrid	hybrid
Sakemasu3	chum	chum	hybrid	hybrid
Sakemasu4	chum	chum	chum	chum
Sakemasu5	chum	chum	chum	chum
Sakemasu6	chum	chum	chum	chum
Sakemasu7	chum	chum	chum	chum
Sakemasu8	pink	pink	hybrid	hybrid
Sakemasu9	chum	chum	chum	chum
Sakemasu10	chum	chum	hybrid	hybrid
Sakemasu11	pink	pink	hybrid	hybrid

表 2-4. 「サケマス」の生物学的な特徴.

Sample ID	Species	Parentage		Sex	Nuptial coloration*	Abdomen	Caudal fin	Age	Lateral line scales	Gill raker
Sakemasu1	hybrid	pink	chum	female	chum + pink		small spots	3	143	27
Sakemasu2	hybrid	chum	pink	male	chum + pink		small spots	2	141	24
Sakemasu3	hybrid	pink	chum	female	silver		small spots	2	136	22
Sakemasu4	chum	chum		male	chum	white	no spot	4	133	24
Sakemasu5	chum	chum		female	chum	white	no spot	4	128	24
Sakemasu6	chum	chum		female	chum	white	no spot	4	126	26
Sakemasu7	chum	chum		female	chum	white	no spot	4	141	23
Sakemasu8	hybrid	chum	pink	male	silver		small spots	no data	no data	no data
Sakemasu9	chum	chum		female	silver	white	no spot	2	133	22
Sakemasu10	hybrid	pink	chum	female	chum + pink		no spot	1	142	28
Sakemasu11	hybrid	chum	pink	male	chum + pink		small spots	1	137	28

* “silver”は未成熟魚を示す.

2-3 考察

2.3.1 DNA 分析による親種の判別

母系遺伝する mtDNA の 2 領域の本 PCR 法による母親種の判別結果は、外部形態による種判別結果および人工交雑に用いた母親魚種の組み合わせと一致した。したがって、mtDNA による親種判別で、交雑個体の母親種がシロザケとカラフトマスのどちらであるかを推測できる。また、核 DNA の 2 領域の PCR 法により、シロザケとカラフトマスの父親種を判別できる。本研究において、核 DNA である ITS1 とアロマターゼ B-1 遺伝子の DNA 分析により「サケマス」11 尾のうち 6 尾はシロザケとカラフトマスの交雑個体と判別された。

しかしながら、交雑個体と判定された 6 尾およびシロザケと判定した 5 尾について、シロサケとカラフトマスの雑種 F1 がシロサケまたはカラフトマスと戻し交雑した個体、またはそれがシロザケまたはカラフトマスとさらに交配したものである可能性は否定できない。雑種 F1 が成熟した場合、減数分裂よりシロザケまたはカラフトマス由来の配偶子を持つ可能性がある。そのため、雑種 F1 が形成する配偶子が持つ両遺伝子の組み合わせや、戻し交配の組み合わせによっては、確率は低いと推察されるが、こういった戻し交配については本研究の種特異 PCR では検出できない。したがって、今後、両種を判別できる核 DNA マーカーの数を増やし、戻し交配であっても検出可能にする必要がある。また、交雑個体と判明した「サケマス」6 尾のうち、雄は全て父親種がシロザケ、母親種がカラフトマスであり、雌は全て父親種がカラフトマスと母親種がシロザケの組み合わせであった（表 2-4）。サンプル数は少ないものの、シロザケとカラフトマスの交雑個体は、シロザケ親種と同性の子の生残率が高い可能性が示された。

2.3.2 交雑個体の形態特徴

本研究で交雑個体と判定された「サケマス」の婚姻色は、すべてシロザケとカラフトマスの混合型を呈していた。さらに、シロザケおよびカラフトマス両種にはない特徴として白色の雲状斑と尾鰭の小黑点が確認された。また、ほとんどのカラフトマスは 1 歳で成熟し、ごく稀に 0 歳および 2 歳で成熟する個体が出現するが、本研究で交雑と判定された個体の年齢は 1~3 歳であるため、シロザケの範囲に収まるものの、カラフトマスにはない 3 歳の個体が確認された。加えて、交雑個体の雌では全て卵径にばらつきが見られた。本研究で確認した個体の卵は

全て未成熟であったため、退行卵の可能性のあるものの、既報のシロザケとカラフトマスの交雑個体においても卵径が不均一であると報告がある（沼知ら 1979）。したがって、交雑個体であるかの判別要素の一つとして卵径の不均一も挙げられる可能性がある。

このように、シロザケとカラフトマスの交雑個体は、両種の混合型の婚姻色、尾鰭の黒点の有無および年齢でも識別できる（表 2-4）。

2.3.3 交雑個体の出現背景

これまで、シロザケとカラフトマスの交雑試験結果では、交雑個体が高い生残率を示すことが確認されている（疋田・横平 1964; Simon and Noble 1968）。1970年代以前、当時のソビエト連邦と我が国ではシロザケとカラフトマスの交雑実験放流が行われたことがあった（沼知ら 1979; Simon and Noble 1968）。しかし、現在はそのようなふ化放流実験は全く行われていない。したがって、本研究で確認された交雑個体は自然環境下において発生したものと推察される。

知床半島内の河川では人工ふ化放流事業がさかんに行われているが、シロザケとカラフトマスの自然再生産も観察されている（横山ら 2010）。知床半島の河川は川の長さが短く、河床勾配が急であり、河川形態はほぼ全域がほぼ全域が一つの蛇行区間に多くの瀬と淵が存在し白瀬で淵が連結している Aa 型である（石城 1984; 可児 1944）。さらに知床半島内の河川ではダムなどの人工工作物によりサケ科魚類が遡上障害を受けている可能性が指摘されている（桜井・松田 2009; 横山ら 2010）。そのため、知床半島ではシロザケとカラフトマスの産卵が可能な場所は中流から下流域に限定され、さらにふ化場放水路近辺には、シロザケの親魚が集中することもあり、両種が狭い範囲で重複して産卵している河川も多い（小宮山 2003）。シロザケおよびカラフトマスは、通常同種間でペアリングを行うが、雄が異種の雌に対して求愛行動をするケースもまれに観察されている（小宮山 2003）。このような場合、雌が求愛行動をする異種の雄に対して噛み付くなどの拒絶反応を示すものの、ふ化場用水の放水口付近の本流では、実際にシロザケ雌とカラフトマス雄で産卵に至ったケース（図 2-9）も確認されている（森・内山 1997）。

標津町内の複数の漁業関係者によると、「サケマス」は比較的頻繁に捕獲され、市場へ出す前に自家消費されるケースが多い。さらに判別が困難なため、交

雑個体がシロザケあるいはカラフトマスとして市場に流通している場合もあるものと判断される。このように、相当数の交雑個体が遡上し産卵している可能性が高い。属は異なるがヨーロッパでは、タイセイヨウサケ *Salmo salar* とブラウントラウト *S. trutta* の交雑の出現は、ダムなどによる遡上障害に由来する産卵場所での過密により増加することが示唆されている（例えば、Jansson and Öst 1997）。同様に、産卵環境が異なる（眞山 1989；小林 1968）両種の間には交雑個体が出現した背景には、ダムなどの河川横断工作物、さらには人工ふ化放流事業によりある産卵場所で産卵親魚の個体群密度が産卵環境収容力を上回ることなどがあると考えられる。その原因解明には、当地域における交雑個体の出現数の年変動と回帰尾数、産卵環境などとの因果関係および他地域における出現数との比較が必要である。飼育環境下では、シロザケとカラフトマスの交雑個体（雑種 F1）とシロザケあるいはカラフトマスの交雑実験が行われ、その稚魚の生存も確認されている（Simon and Noble 1968）。したがって、自然環境下において回帰した交雑個体がシロザケおよびカラフトマスと戻し交配してシロザケおよびカラフトマスに遺伝子浸透を引き起こす、さらには、現状においても遺伝的攪乱がすでに起こっている可能性もある。そのため、他地域における交雑個体の出現状況さらに遺伝子情報も併せ、今後も当地方におけるシロザケとカラフトマスの産卵状況などの追跡調査を行う必要があると考えられる。

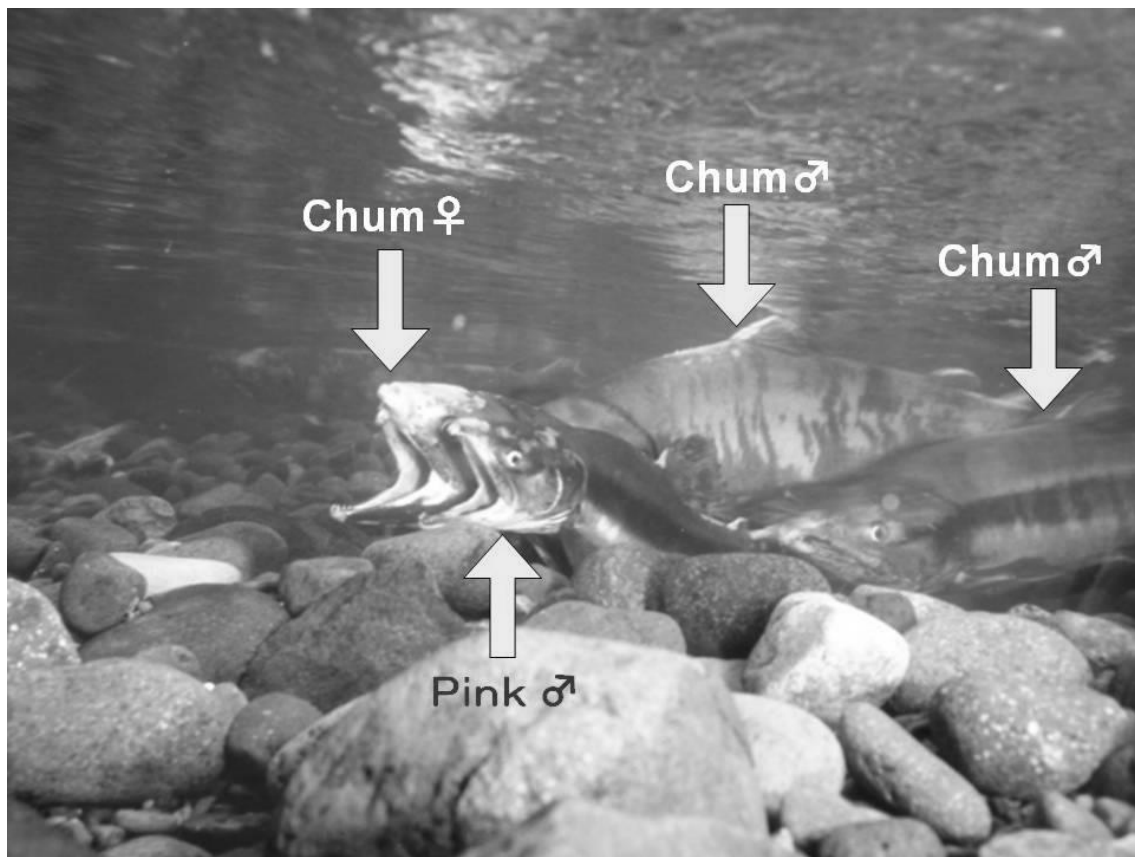


図 2-9. 植別川におけるシロザケ (Chum) とカラフトマス (Pink) の産卵行動の水中写真 (内山りゅう氏撮影) .

第 3 章 実験水槽におけるシロザケの産卵行動の観察

シロザケの産卵行動については、これまで多くの知見がある(佐野 1959; Tautz and Groot 1975; Duker 1977; Helle 1981; Schroder 1973, 1982)。これらの研究によると、産卵場所に到着したシロザケ雌は、広範囲にわたって下顎を川底に向ける *nosing* (産卵場所の探索) と *exploratory digging* (試し掘り) を繰り返し、しだいに *exploratory digging* の回数が増え、小さなエリアにより集中するようになる。そこが産卵場所(産室)となり、尾鰭を川底にたたきつけるように *nest digging* (掘り行動) と *probing* (探査) を何度も繰り返し、産室を形成する。完成した産室は円錐型の深さ 20~40 cm の窪地で、雌は産室に臀鰭を差し入れ、口を大きく開けて雄に知らせ、雄が横に並び口を開けて放卵放精する。産卵後、雌は直ちに産室のやや上流部の砂利を産室にかぶせる *covering digging* (埋め行動) を行う。その後、*covering digging* により、上流側に出来た窪地を次の産卵場所(産室)とし、再び *nest digging* を繰り返す。雌は下流から上流にかけて通常 4~6 回に分けて産卵を行い、一つの産卵床を形成する。雌は、産卵を終えると産卵場所にとどまり、*post-spawning digging* を行いながら、他の雌から産卵場所を守り、やがて死亡する。

サケ属魚類が選択する繁殖場所は、水温、水深、流速などのほか、流木や植生によるカバーの有無、さらに河床材料および河床から湧出する水などの物理的な要因が影響を及ぼしていることが知られている(総説として、Bjornn and Reiser 1991)。特に、産卵場所としては河床が砂礫の場所が選択されるが、同一河川ではシロザケは冬期間でも水温が大きく低下しない地下水由来の湧水や、河川伏流水が河床から湧出する場所を選んで産卵する場合が多く、カラフトマスは冬期間水温が著しく低下する河川水がよく浸透する場所を選択するといわれている(佐野・長沢 1958; 小林 1968; 鈴木 1999)。

シロザケの産卵場所および産室内における生残率との関係に関する基礎的な情報は、野生魚による再生産を推進するうえで不可欠である。しかしながら、自然河川ではシロザケ個体の産室場所、産卵回数および産卵毎の放卵数などの正確な計測は難しい(矢野ら 2012)。そのため、研究例が少なく(Hawke 1978; Gaudemar et al. 2000)、野外での浸透水との関係を細部にわたって実証することは極めて困難である。

そこで，本章では，野外では得られていない産卵行動の詳細な科学的情報を得ることを目的として，標津サーモン科学館の実験水槽（魚道水槽）において，様々な条件下でシロザケを産卵させ，シロザケの産卵回数と産卵各回の放卵数の関係，河床から湧出する水の条件と産卵場所の関係を明らかにした。

3-1 材料と方法

3.1.1 実験水槽の概要

実験は 2003 年～2013 年の間の 11 月に，標津サーモン科学館の敷地内屋外を流れる魚道水路を仕切った実験水槽（7.6 m×2.9 m，深さ 60 cm）で行った。実験水槽は，館内から硬質ガラス越しに水槽内を観察できる構造となっており，コンクリートおよび鉄格子で仕切られた“上流側”の A 槽，“下流側”の B 槽の 2 つの水槽からなる。2 つの水槽の底面積は，それぞれ 9.55，10.83 m² であり，水深は 60～70 cm の範囲を維持した（図 3-1）。実験水槽には，曝気した井戸水（水温 16.8℃）を A 槽の 10 m および 30 m 上流部の 2 か所より毎分 10～30 リットル給水した。なお，井戸水は外気で冷却するシステムとなっているため，実験水槽への給水時には水温が 5℃ 以上低下する場合もあった。

3.1.2 実験魚

産卵行動の観察には，2003～2013 年に標津川に産卵遡上し，河口から 1.8 km 上流に位置する捕獲装置（ウライ）で捕獲されたシロザケ親魚を用いた。親魚は，実験水槽の前後に設置した水槽で数日間馴致し，実験水槽に入れる際は，雌は腹部の大きさから未産卵であることを確認し，さらに雌雄ともに腹部の触診によりその硬さから，生殖腺が完全に成熟し放卵，放精が可能であること確認して供試魚とした。

3.1.3 産卵回数・放卵数測定実験

本実験は 2003～2009 年までの 11 月に人工湧水の湧出地点を計 9 箇所とし，各年 12～17 尾の雌を用いて産卵回数と放卵数の測定実験を行った（図 3-2）。産卵行動の観察は，A 槽および B 槽にそれぞれ雌雄 1 尾ずつ投入し，サーモン科学館施設内から目視およびビデオ撮影を行った。放卵数の確認は，雌親魚死亡時の腹腔内の残卵が 100 粒以下であること，かつ全ての産卵において産室に卵が収まったことを目視で確認できた個体について，卵を掘り起こし，産卵各回の卵数を記録した。卵の掘り起こしは，水槽の水位を低下させた後，砂利を取り除き，正確な産室の位置を確認した後，手で水流を起こして扇ぎ入れるようにさで網に入れ，網に入りきらなかった卵は観賞魚用フィッシュネット（目合い 0.5 mm）を使用して採集した。

3.1.4 河床からの湧出水と産卵場所

シロザケが産卵するためにどのような産卵場所を選択するかを明らかにするため、河床から湧出する水の種類を変えて、実験を行った。実験区としては、自然条件下での地下水由来の湧水に見立て、曝気した井戸水を人工的に湧出させた湧水区、水槽内の水をポンプで河床から湧出させた河川水区、そして水を湧出させなかった無湧出区（図 3-2）に分けた。

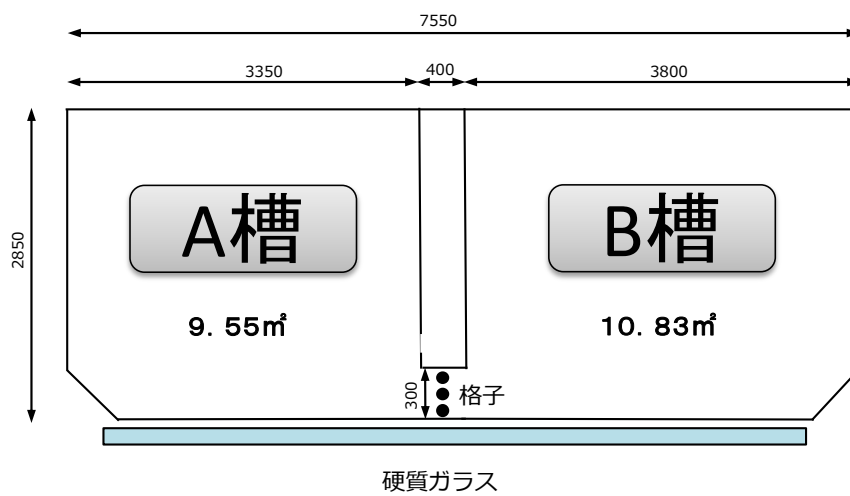
河床の砂利から湧出させるために、実験水槽底面に敷き詰めた砂利（礫径 5～50 mm）の下 25 cm の深さに、上部に穴を開けた直径 20 mm のポリ塩化ビニル製パイプを設置して実験水を通した。

2009～2011 年は、実験水槽内の環境を自然河川の状況に近づけるために、湧水の湧出地点を 9 箇所設け、それぞれの場所から毎分 2 リットル、計 18～20 リットルの水を湧出させた。また、実験水槽の A 槽と B 槽、それぞれのガラス面と直角に配置する左側コンクリート面の交点を原点とし、ガラス面と平行方向を X 軸、ガラス面と直角方向を Y 軸とし、産卵した個体の各産室中央部の座標をもとめた。湧水の湧出地点の座標(X,Y: cm)は A 槽では 4 か所、B 槽では 5 か所とした（図 3-2）。シロザケ親魚は、雄雌各 1 尾の条件で実験水槽に同時に投入し、投入時刻および 1 回目の産卵時刻を記録した。産卵場所は産卵時におおよその産卵位置を確認した後、卵の掘り起こしの際に産室および卵塊の中央部分の正確な位置を記録した。

2012 年および 2013 年には、底面からの湧出水の条件と産卵場所および産卵にかかった時間との関係を詳細に調査するため、A 槽では 2011 年までと同じ地点で井戸水を人工的に湧出させ、B 槽では井戸水の湧出地点を、座標(80,80)の 1 か所とした。B 槽ではこの湧出地点から毎分 5 L の実験水を底面から湧出させた。

温度データロガー（HOBO temperature pendant data logger , Onset 社製）を水槽中層部（水深 25 cm）および実験水の湧出地点（地下 25 cm）に設置し、1 時間ごとの水温を計測した。底面からの水の湧出地点および水槽内の流速を計測するため、電磁流速計（VP3000 型、KENEK 社：最小 1/1000 m/sec）およびプロペラ式流速計（CR-11, コスモ理研社）を用いて、A 槽および B 槽内において、底面に対して砂利直上部の垂直方向および鉛直方向のそれぞれ 18 地点で計測した。その流速は、すべての計測地点でほぼ 0 cm/sec であった。

(A)



(B)

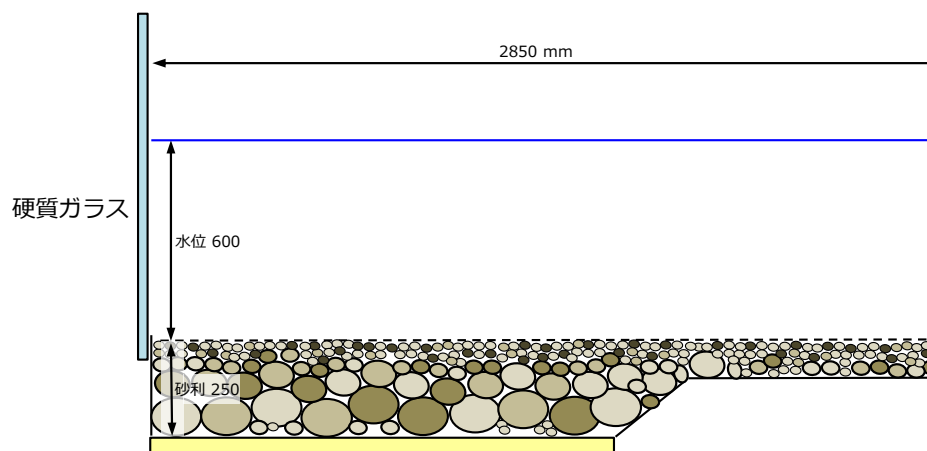
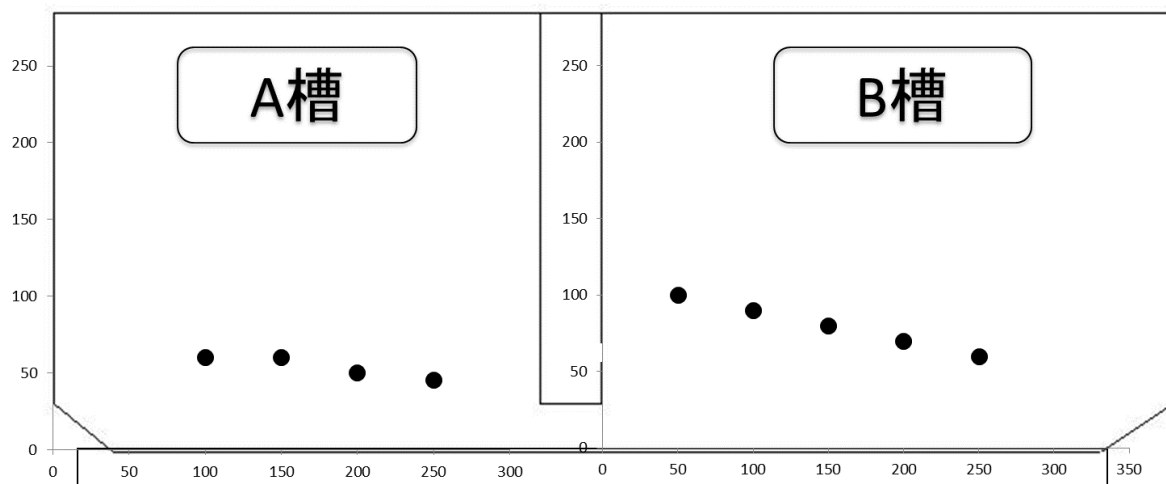


図 3-1. 実験水槽の概要. (A) 平面図, (B) B 槽の断面図 (長さ: mm) .

(A)



(B)

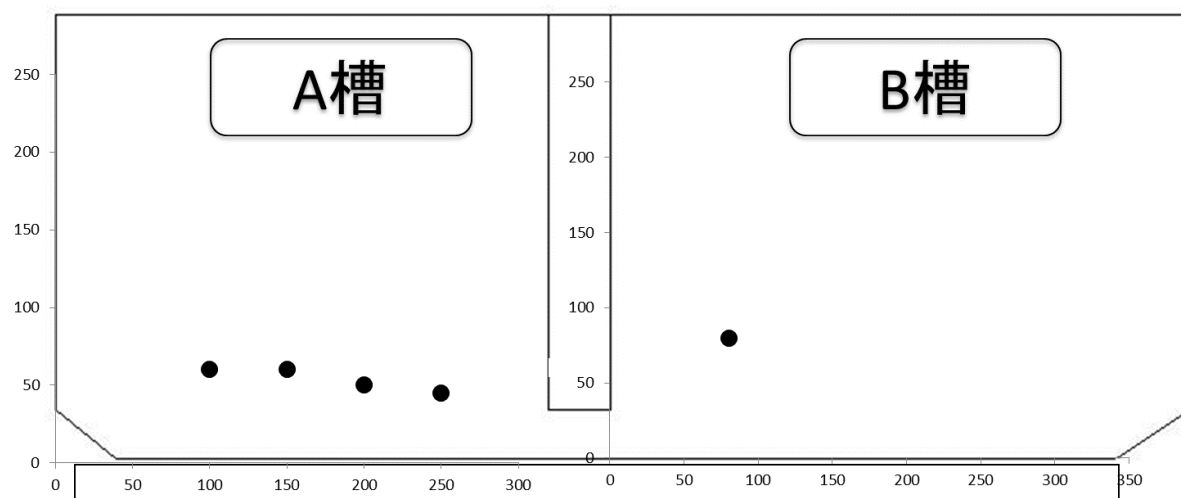


図 3-2. 実験水槽における実験水の湧出地点（黒丸）の平面図. (A) 2009 年～2011 年, (B) 2012 年および 2013 年.

3-2 結果

3.2.1 産卵回数および産卵各回の放卵数

産卵した全ての雌個体で *nosing* (産卵場所の探索), *exploratory digging* (試し掘り), *probing* (探査), *nest digging* (掘り行動) および *covering digging* (埋め行動) が確認された。雌の放卵は, 全ての個体で雄の口開け後に行われた。

2003 年～2009 年の間, 実験に用いた親魚数の合計は, 雄が 98 尾, 産卵に至った雌が 96 尾であった。そのうち, 各回の産卵時に卵がすべて産室に収まったことを目視で確認し, かつ, 死亡時に残卵数が 100 粒以内の条件を満たした雌は 26 尾であり, それら個体の産卵各回の放卵数を解析に用いた (表 3-1)。

2003 年～2009 年の実験に供した雌の尾叉長は平均±標準偏差 (mm) は, 611 ± 34.9 (範囲 554～690) mm であり, 算出した産卵前の孕卵数は平均 2136 ± 413.9 (範囲 1373～2823) 粒であった。総産卵回数は 3 回が 6 尾 (23.1%), 4 回が 17 尾 (65.4%), 5 回が 3 尾 (11.5%) であった (表 3-1 に詳細を示す)。総産卵回数がいずれの個体であっても, 産卵回数が増加するごとに放卵数が減少した (図 3-3)。3 回産卵個体は 4 回産卵個体に比べて孕卵数が少なく (図 3-4), 4 回産卵個体は, 1 回目, 2 回目の放卵数については有意差が認められなかったものの, 3 回目以降の放卵数は大きく減少した (Tukey-Kramer; $p < 0.01$)。このように各個体の産卵回数は 3～5 回であり, 1 回目の産卵では孕卵数の $36.2 \pm 5.0\%$ ($n=26$) を放卵し, 4 回目は放卵数が $10.2\% \pm 4.5\%$ ($n=20$) と大きく減少した。さらに 1 回目の産室の卵数と孕卵数には強い相関 ($r=0.757$, $n=26$, $p < 0.01$) が確認された (図 3-5)。

3.2.2 産卵時における湧出水の選択性

実験水槽の中層および底面からの実験水の湧出地点の水温 (地下 25 cm) を測定した結果, 無湧出水区の実験水槽中層と実験水の湧出地点の水温差は, 0.15 ± 0.24 (水温範囲: $-0.38 \sim 1.6$) °C, 同じく河川水区の場合は 0.09 ± 0.17 (同: $-0.38 \sim 0.48$) °C, 同じく湧水区の場合は, 水温差が 2.4 ± 0.61 (同: $1.0 \sim 3.5$) °C であった (図 3-6)。

2009～2011 年に, A 槽および B 槽において, 湧出地点をそれぞれ 4 か所および 5 か所設けた。産室場所が特定できたシロザケ雌の数と産室の個数は合計 61 尾, 産室場所は 125 箇所であった。A 槽では雌 28 尾が産卵し, 産室場所は 63 箇所

所（湧水区 23 尾 53 箇所，無湧出水区 5 尾 10 箇所），B 槽では雌 33 尾が産卵し，産室場所は 62 箇所（湧水区 28 尾 53 箇所，無湧出水区 5 尾 9 箇所）であった（図 3-7）。

各産室場所から最も近い湧出ポイントまでの距離は A 槽においては湧水区（ 26.6 ± 15.1 cm）と無湧出水区（ 27.2 ± 30.7 cm）で差はなかったが（Tukey-Kramer），B 槽においては無湧出水区（ 63.5 ± 64.1 cm）より湧水区（ 38.1 ± 32.0 cm）のほうが近かった（図 3-8）。A 槽と B 槽を合計すると，無湧出水区（ 46.1 ± 53.6 cm）より湧水区（ 31.1 ± 23.5 cm）ほうが近かった（Tukey-Kramer; $p < 0.05$ ）。

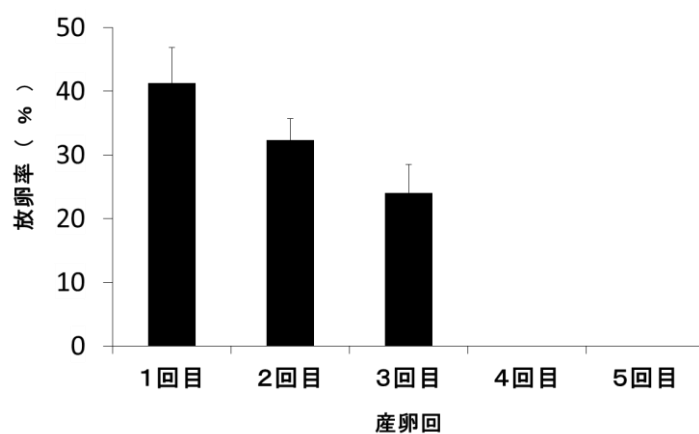
2012 年と 2013 年に B 槽において，実験水の湧出地点を 1 か所として産卵行動を観察した結果，合計 43 尾の雌のデータが得られた。湧水区は 13 尾 16 個の産室，河川区は 11 尾 14 個，無湧出水区は 20 尾 22 個のデータが得られた（図 3-7）。水の湧出ポイントからそれぞれの産室までの距離（図 3-8）は，湧水区（ 24.1 ± 15.2 cm）と河川区（ 26.1 ± 13.3 cm）のほうが無湧出水区（ 123.8 ± 73.2 cm）より近かった（Tukey-Kramer; $p < 0.01$ ）。

3.2.3 産卵までに要する時間

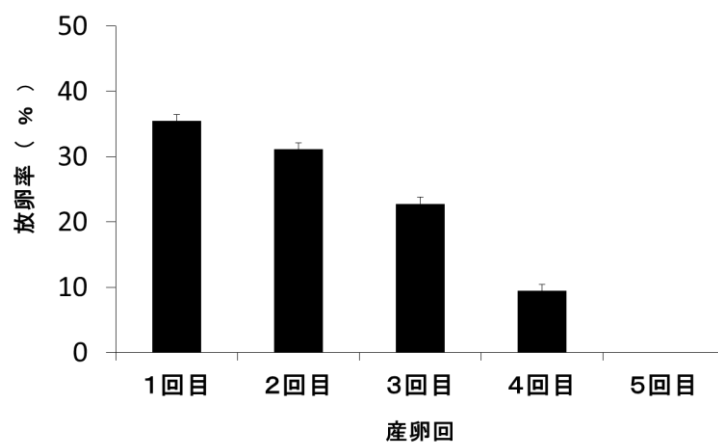
2009～2011 年の間，湧水区と河川区の条件下および無湧出水区の状態では，親魚の水槽投入から初回の産卵までの時間を計測し，78 個体のデータが得られた。24 時間以内に産卵した雌個体数は，湧水区では 56 匹中 49 尾（87.5%）であったのに対し，無湧出水区は 22 尾中 10 尾（45.5%）と産卵まで長い時間がかかった（図 3-9）。

2012 年と 2013 年には，B 槽において水の湧出地点を一箇所にして，水槽投入から初回の産卵までの時間を計測し，合計 43 尾の雌のデータが得られた。水槽投入時から初回産卵まで要した時間は 24 時間以内に産卵した雌個体数は，湧水区（12 尾）にはそれぞれ 614.6 ± 382.9 （193～1558）分と 11 尾（91.7%），河川区（13 尾）ではそれぞれ 735.5 ± 516.7 （240～1817）分と 11 尾（84.6%）であった。これに対し，無湧出水区（18 個体）にはそれぞれ 1270 ± 570.8 （245～2652）分と 13 尾（72.2%）であった（図 3-9）。水槽投入時から初回産卵まで要した時間には，湧水区と河川区の間には差がなく（Tukey-Kramer），無湧出水区にはこれらに比べ 2 倍ほど長かった（Tukey-Kramer; $p < 0.05$ ）。

(A)



(B)



(C)

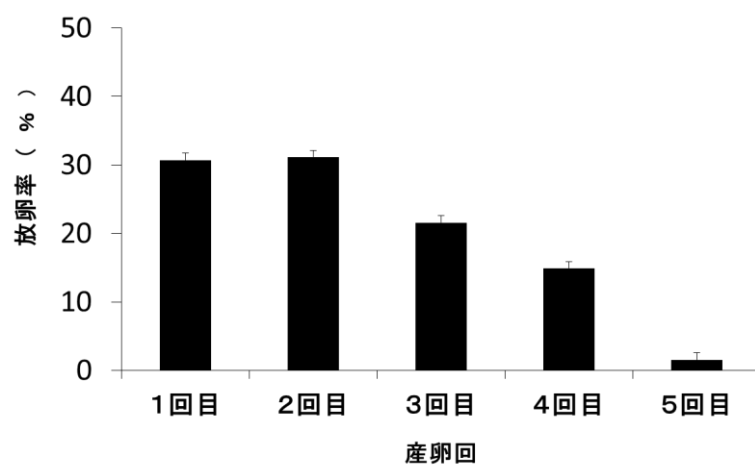


図 3-3. 実験水槽におけるシロザケの各産卵回における放卵率(放卵数／孕卵数)の平均値．エラーバーは標準偏差を示す．(A) 3回産卵個体，(B) 4回産卵個体，(C) 5回産卵個体．

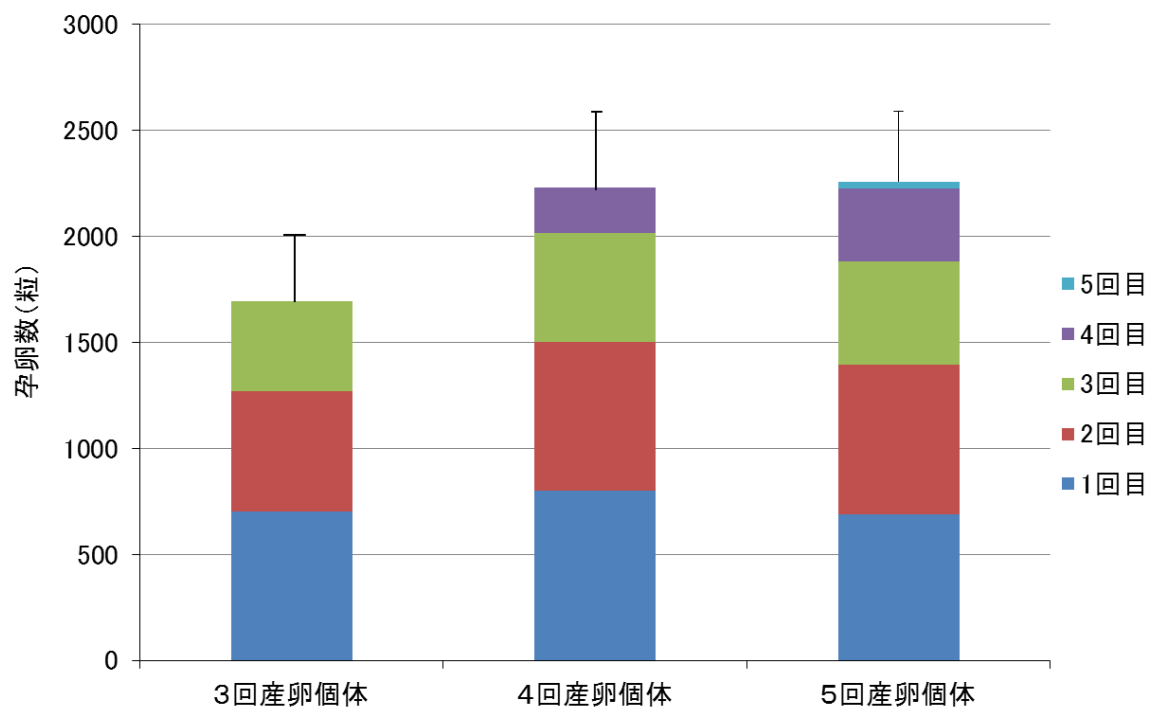


図 3-4. 実験水槽におけるシロザケの各産卵回個体の孕卵数の平均値.エラーバーは標準偏差を示す.

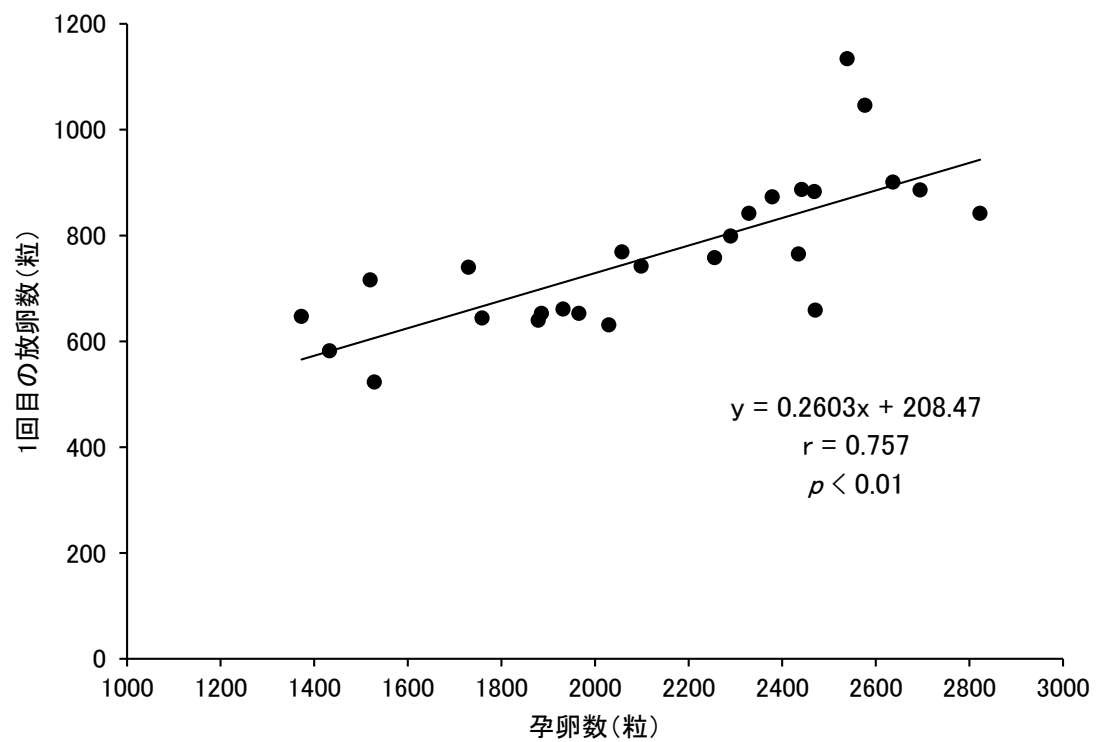


図 3-5. 実験水槽におけるシロザケの孕卵数と1回目の放卵数の関係.

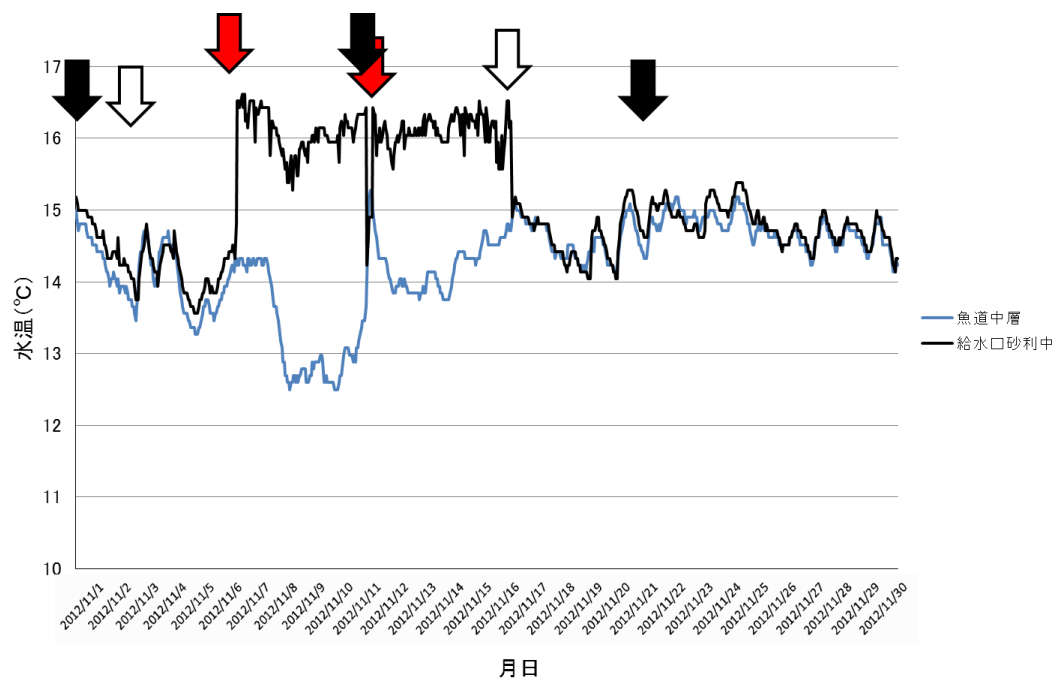
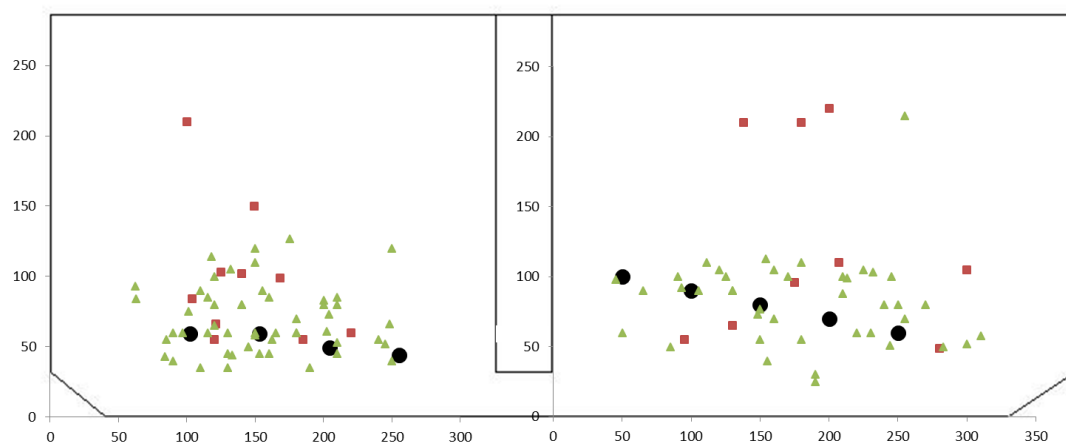


図 3-6. 実験水槽中層および湧出地点の水温変化．黒矢印：湧出停止開始，白矢印：水槽循環水開始，赤矢印：湧水開始．

(A)



(B)

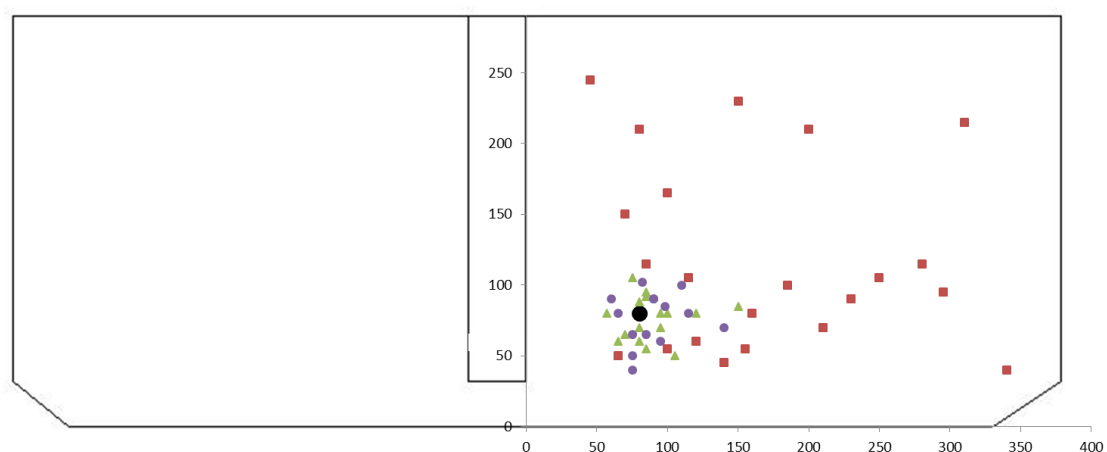
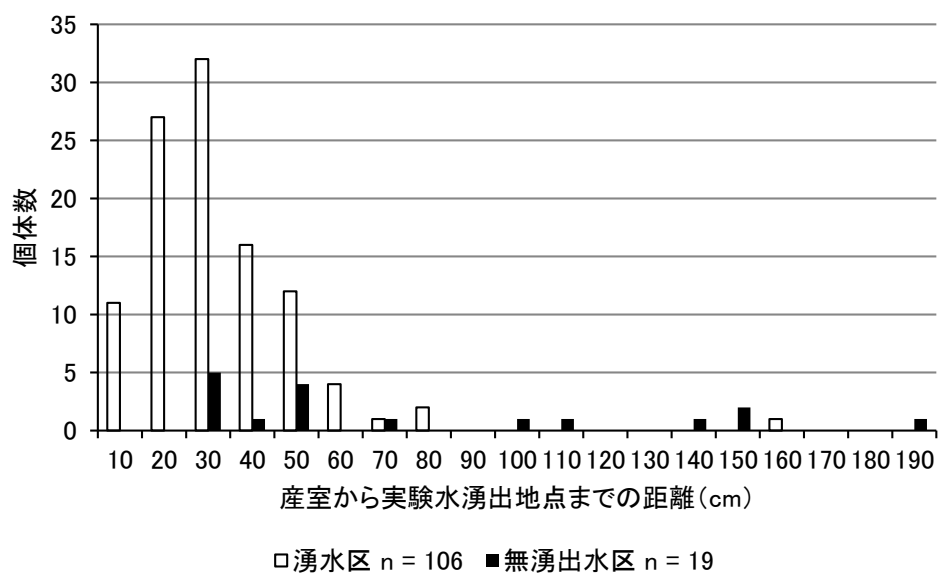


図 3-7. 実験水槽における実験水の湧出地点と産卵場所の平面図. (A) 2009 年～2011 年, (B) 2012 年および 2013 年. 黒丸: 実験水湧出地点, 赤四角: 無湧出水区の産卵場所, 緑三角: 湧水区の産卵場所, 紫丸: 河川区の産卵場所. 縦軸および横軸の数値は起点としたガラス面左端からの距離 (cm) .

(A)



(B)

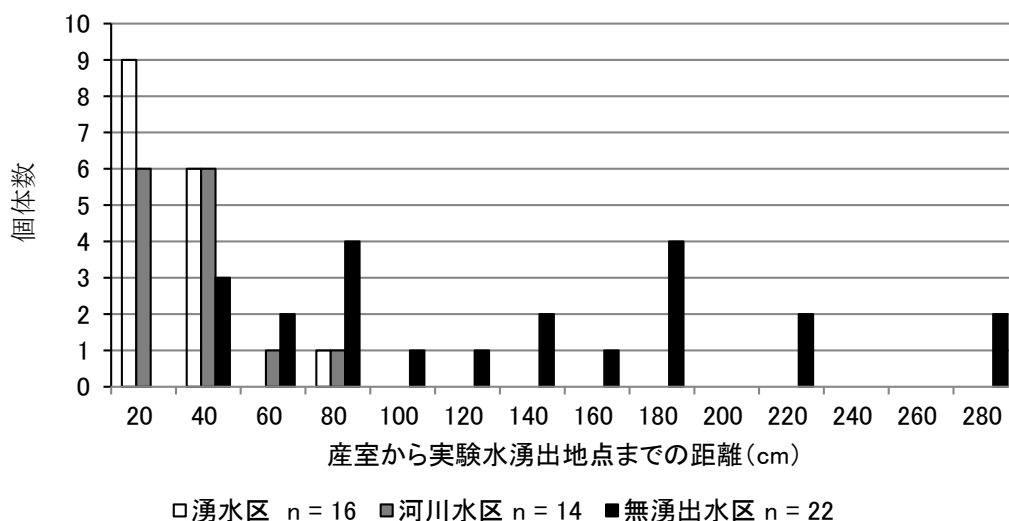
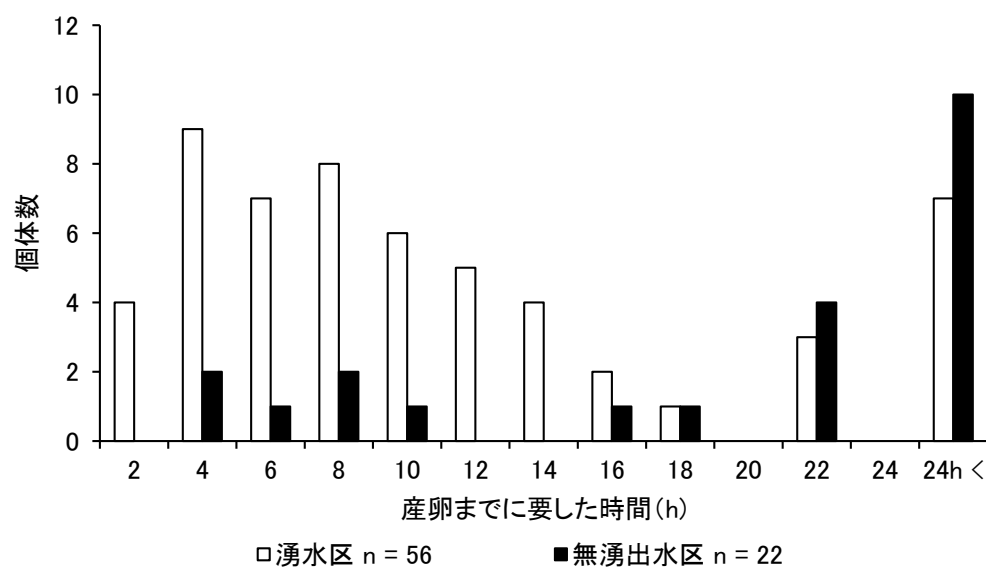


図 3-8. 実験水槽における実験水湧出地点から産室までの距離 (cm)。(A) 産室中心点と最も近い実験水湧出地点までの距離 (2009～2011 年)，(B) B 槽における産室中心点と実験水湧出地点までの距離 (2012 および 2013 年)。

(A)



(B)

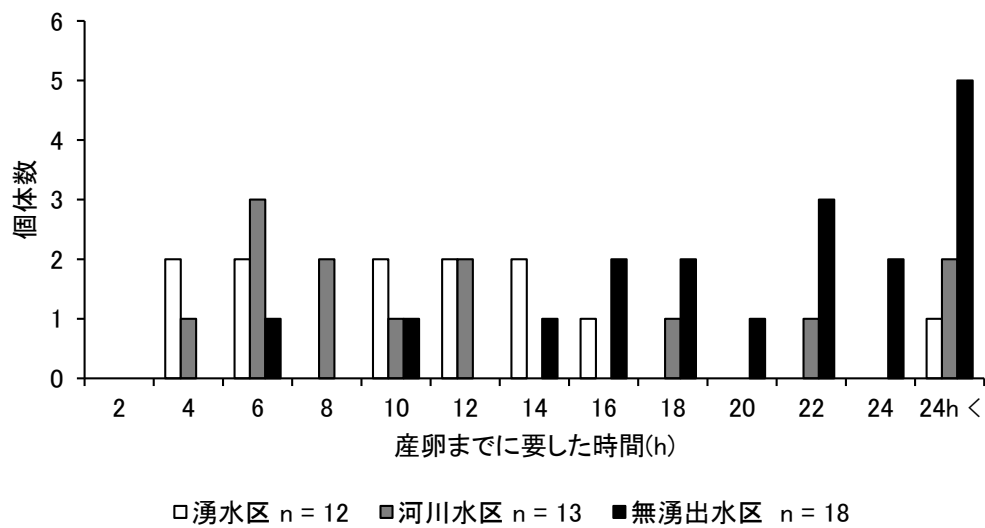


図 3-9. 実験水槽における異なる環境下で雌親魚が産卵までに要した時間の頻度分布. (A)2009 年～2011 年, (B) 2012 年および 2013 年.

表 3-1. 実験水槽における産卵状況. (A) 3 回産卵個体, (B) 4 回産卵個体, (C) 5 回産卵個体.

(A)

DATE	NO	尾叉長 (mm)	1 回目		2 回目		3 回目		4 回目		5 回目		残卵		孕卵数
			放卵数	(%)*	放卵数	放卵率(%)	放卵数	放卵率(%)	放卵数	放卵率(%)	放卵数	放卵率(%)	残卵数	残卵率(%)	
2003/11/16	♀3	554	582	40.6	451	31.5	346	24.1					54	3.8	1433
2004/11/21	♀7	577	716	47.1	413	27.2	383	25.2					8	0.5	1520
2004/11/29	♀9	561	740	42.8	629	36.4	333	19.2					28	1.6	1730
2007/11/11	♀19	632	873	36.7	814	34.2	603	25.3					89	3.7	2379
2008/11/15	♀22	566	647	47.1	410	29.9	264	19.2					52	3.8	1373
2009/11/24	♀26	588	653	33.2	681	34.6	610	31.0					22	1.1	1966
平均値±SD		579.7±28.3	701.8±100.7	41.3±5.6	566.3±167.1	32.3±3.4	423.1±147.2	24.0±4.4					42.2±29.0	2.4±1.5	1734±383.8

(B)

DATE	NO	尾叉長 (mm)	1 回目		2 回目		3 回目		4 回目		5 回目		残卵		孕卵数
			放卵数	(%)*	放卵数	放卵率(%)	放卵数	放卵率(%)	放卵数	放卵率(%)	放卵数	放卵率(%)	残卵数	残卵率(%)	
2003/11/3	♀1	630	842	29.8	855	30.3	804	28.5	314	11.1			8	0.3	2823
2003/11/7	♀2	602	742	35.4	640	30.5	490	23.3	220	10.5			7	0.3	2099
2003/11/27	♀4	630	883	35.8	786	31.8	590	23.9	201	8.1			9	0.4	2469
2004/11/3	♀6	584	653	34.6	542	28.7	500	26.5	191	10.1			0	0.0	1886
2004/11/27	♀8	588	631	31.1	621	30.6	499	24.6	190	9.4			88	4.3	2030
2005/11/21	♀11	602	901	34.2	720	27.3	544	20.6	441	16.7			31	1.2	2637
2005/11/25	♀12	690	886	32.9	782	29.0	519	19.3	431	16.0			77	2.9	2695
2005/11/28	♀13	649	799	34.9	840	36.7	503	22.0	148	6.5			0	0.0	2290
2006/11/7	♀14	608	644	36.6	591	33.6	286	16.3	207	11.8			31	1.8	1759
2006/11/13	♀15	622	661	34.2	587	30.4	490	25.4	188	9.7			6	0.3	1932
2006/11/24	♀16	665	1046	40.6	780	30.3	505	19.6	246	9.5			0	0.0	2577
2007/11/6	♀18	674	1134	44.7	803	31.6	559	22.0	43	1.7			0	0.0	2539
2007/11/22	♀20	633	758	33.6	708	31.4	675	29.9	46	2.0			69	3.1	2256
2007/11/24	♀21	573	523	34.2	439	28.7	353	23.1	211	13.8			3	0.2	1529
2008/11/18	♀23	620	769	37.4	678	32.9	443	21.5	98	4.8			70	3.4	2058
2008/11/20	♀24	606	842	36.2	798	34.3	458	19.7	199	8.5			32	1.4	2329
2009/11/2	♀25	625	887	36.3	754	30.9	509	20.8	238	9.7			54	2.2	2442
平均値±SD		623.6±32.0	800.1±155.0	35.4±3.4	701.4±116.1	31.1±2.3	513.4±113.6	22.8±3.5	212.5±108.3	9.41±4.1			28.5±31.2	1.3±1.4	2255.9±358.9

(C)

DATE	NO	尾叉長 (mm)	1 回目		2 回目		3 回目		4 回目		5 回目		残卵		孕卵数
			放卵数	(%)*	放卵数	放卵率(%)	放卵数	放卵率(%)	放卵数	放卵率(%)	放卵数	放卵率(%)	残卵数	残卵率(%)	
2004/11/2	♀5	605	765	31.4	750	30.8	609	25.0	287	11.8	20	0.8	4	0.2	2435
2004/11/30	♀10	575	640	34.1	564	30.0	395	21.0	251	13.4	29	1.5	0	0.0	1879
2006/11/25	♀17	624	659	26.7	805	32.6	462	18.7	483	19.5	56	2.3	6	0.2	2471
平均値±SD		601.3±24.7	688.0±67.4	30.7±3.7	706.3±126.3	31.1±1.3	488.7±109.5	21.6±3.2	340.3±124.9	14.9±4.1	35±18.7	1.5±0.7	3.3±3.1	0.1±0.1	2261.7±331.9

3-3 考察

3.3.1 産卵回数と放卵数

本研究でのシロザケの産卵回数は 3~5 回であり、既報の 4~6 回 (Duker 1977; Schroder 1973,1982) とほぼ同じであった。シロザケは 1 回目の産卵で孕卵数の 35%程度を放卵し、最後の産卵で初回放卵数の $1/2 \sim 1/4$ を放卵することが知られており (Groot and Margolis 1991), マスノスケ *O. tshawytscha* (Hawke 1978) およびタイセイヨウサケ (Gaudemar et al. 2000) では、産卵回数が増えるごとに放卵数が減少する傾向が報告されている。本研究では、1 回目の産卵で孕卵数の 36.2%を産卵し、最後の産卵における産卵数の初回産卵数に対する比率は、3 回産卵個体においては 60.2%, 4 回産卵個体においては 26.6%, 5 回産卵個体においては 5.1%であり、5 回産卵個体を除いて、Groot and Margolis (1991) とほぼ同様の値であった (図 3-3)。

産卵床は形成されてから時間が経過するに伴い、その形状の判別が困難になる。その際、産卵床の中で確認が容易な場所は産卵床の上流部にあるピット部分であるため、北海道内で行われているシロザケの卵の掘り起し調査では、ピット部分に近い場所を行う場合が多い (佐藤信洋氏, 私信)。本研究結果から、産卵回数を経るに伴い放卵数が減少し、最後の産卵では放卵数が著しく減少することが判明した。特にシロザケの産卵床の中でピット部分に近い産室は、最後の産卵場所であり、著しく放卵数が少ない可能性が高い。そのため、野外調査の際には、産卵直後の産室直上部に目印を付けるなど、できる限り産卵 3 回目までの産室を調査すべきであろう。また、本研究で用いた実験水槽では、総産卵回数が 3~5 回の全ての個体であっても、1 回目の産卵では、孕卵数の約 36%を放卵することが確認され、1 回目の産室の卵数と孕卵数には強い相関があった。したがって、1 回目の産室の卵数を正確に計測できれば、その個体のおおよその孕卵数の推計が可能であると判断された。

3.3.2 シロザケの湧出水選択性

シロザケを水槽に入れられてから産卵に至るまでの時間は、河床から水が湧きあがっていない場合、湧いている場合に比べは、有意に長くなった (図 3-9)。湧水区と河川水区の条件下では、産卵に至るまでの時間に有意差は認められなかつ

たが、河川水区では 120 分ほど長くなった。もし産卵までの時間が長いことが、より好適な産卵場所を期待しての減少だと仮定すれば、産卵場所として河川浸透水も選択するものの、地下水由来の湧水をより選択している可能性が示唆された。また、湧水区と河川区のいずれの条件下でも、河床から水が湧出している位置を判別し、その周辺で産卵することが確認できた。これは既往の知見と一致する（総説として、Bjornn and Reiser 1991）。河床から河川水が湧出する場所を選択する理由として、河床が起伏を繰り返して河川水との摩擦抵抗が大きくなるほど河床礫の間に酸素を多く含んだ水が浸透し、礫に埋められた卵の発生が進む（Edwards 1998）ことが考えられる。河川改修工事などにより、河川の構造が単純化された河川では（福島 2005）、産卵場所が減少するため、シロザケの繁殖場所を維持するためにも、河川環境は良好に保たれている必要がある。一方で、湧出地点を選定する要因については本実験では明らかとはならなかった。本実験では河床からの湧出水の水流は測定限界以下であり、水槽内と底面での水温差もほとんど確認できなかった。加えて、嗅覚や味覚による水の違いを認識できない水槽循環水を用いた実験下でも正確に水の湧出地点を産卵場所として選択しており、ニオイなどを感知していたとは考えづらい。実験に使用した水槽内ではほぼ止水であったことから、通常、絶えず流れのある自然河川と比較し、河床から湧昇流を判別し易い条件下であったと推察されるが、底面からの水の湧出場所については、水温ばかりでなく、計測機器では検知できない水流を感知する可能性があると考えられる。

第 4 章 根室地域におけるシロザケの自然再生産

根室海峡に流入する河川は、標津町内にある忠類川と伊茶仁川を境に 2 つ対照的な河川形態が存在する（石城 1984）。そのため、将来にわたる自然再生産による資源の管理体制を確立する上で、河川ごとに自然再生産状況および産卵環境を定量的に評価することが必要不可欠である。しかしながら、我が国におけるシロザケの自然再生産に関する研究は少なく（佐野 1955; 佐野・長沢 1958, 小林 1968）、これまで、標津地域各河川におけるシロザケの自然再生産に関する詳細な調査研究はなされていない。そのため、当地域におけるシロザケの漁業資源を回復させるためにも、現状におけるシロザケの自然再生産の実態を明らかにし、野生魚による資源造成の可能性を検討する必要がある。また、近年のシロザケの来遊数の増減は、北海道 5 海区（オホーツク海区、根室海区、太平洋えりも以東海区、えりも以西海区および日本海区）において異なっており（Miyakoshi and Nagata 2012）、河川への遡上尾数も変動がある。そのため、野生魚による再生産を図るうえで、当地域におけるシロザケの沿岸来遊数および河川遡上数の変動を分析する必要がある。

本章では、根室地域の各河川におけるシロザケの自然再生産の現状を評価するため、産卵状況、発眼卵の生残率および産卵適地面積を算出し、さらに、各河川の遡上状況を調べるため、沿岸漁業および人工ふ化放流事業の実態について分析し、野生魚の再生産の可能性を検討した。

4-1. 材料および方法

4.1.1 産卵状況

産卵状況を，2012 年は 9 月 7,30 日，10 月 9, 17, 25 日，11 月 14, 26 日，12 月 4 および 14 日の 9 回，2013 年は 9 月 5, 24 日，10 月 8, 15 日，11 月 5, 14, 25 日，12 月 3 日の 8 回，標津川，伊茶仁川，忠類川，薫別川および元崎無異川の 5 水系 12 河川で行った。調査場所は，これまで産卵が確認されていたか，遡上が完全に阻害されるダムや滝が無く，産卵が可能な河床である 28 定点を選定した（図 4-1）。なお，定点にはふ化場近辺 5 カ所も含まれるが，ふ化場用水の放水口には，遡上途中の親魚が数多く観察されることから，定点は放水口から最低 30 m 以上離れた場所を選定した。

各定点において流路長 100 m 以上の区間で，目視によりシロザケの産卵行動中の生体と死骸および産卵床の数をカウントし，同時に河川水温を記録した。なお，死骸はそれ以前の調査でカウントした生体と死骸との重複を避けるため，目視により死後 3 日以上経過した死骸の数を除外した。また，産卵床の確認は，増水時および増水後にはその判別が難しく，産卵床が集中して重複した定点では正確な確認が困難であるため，確実に判別できた産卵床の数のみを記録した。

なお，調査を行った 2012 年と 2013 年において，標津川では，増水によってウライ上流部へのシロザケの遡上が確認されたのは，2012 年が 10 月上旬および中旬，さらに 10 月下旬から 11 月の中旬にかけての 2 週間，2013 年は 9 月中旬，10 月下旬，11 月上旬であった。

4.1.2 産卵床における生残率の推定

産卵床内の発眼卵の生残率の推定は，自然再生産状況調査の際に確認した各産卵床の 1 回目もしくは 2 回目の産室の直上部に目印を付け，発眼時期にあわせて行った。産卵床上部の礫を掘起こし，産室を構成する礫と卵を確認した後にネットを用いて卵を採集し，生きている発眼卵および死卵の数を計測した。その後，生きている卵のみ，元の産室に埋め戻した。同時に，産卵場所に地下水由来の湧水が存在するかを判別するため，産卵床上部の河川水温と産室内の水温を測定した。

産室上の 2 mm 以下の砂泥含有率と生残率との関係を明らかにするため，産室

直上部の礫をスコップと観賞魚用フィッシュネット（目合い 0.5 mm）で採集した。礫は持ち帰り，乾燥させた後，目開きが 50 - 0.25 mm の JIS 標準篩を用いて乾式篩分けを行い，それぞれの重量を記録した。

4.1.3 産卵適地の推定

各河川における産卵可能流路内における産卵適地の推定は下記の基準で行った。

- ① これまで事前調査でシロザケの産卵が確認されている，もしくは河床材料がサケ科魚類の産卵に不適である 2 mm 径以下の砂（Koski 1975），もしくは 128 mm 径以上の大礫（Kondolf and Wolman 1993）が優先していないこと。
- ② 下流域にシロザケ親魚の遡上を大きく妨げる滝やダムが無い場所であること。
- ③ アメマス，オショロコマ *S. malma*，サクラマス *O. masou* など他のサケ科魚類が生息していること。
- ④ サクラマスの主要な産卵場所より下流域であること（眞山 2004）。

河川の産卵適地の計測は，Isaak et al. (2007)に基づき，次のように行った（図 4-2）。

各調査地点において，川幅をレーザー計測計（Laser 550AS, Nikon 社）あるいは巻尺で計測し，その川幅の約 10 倍の距離の流路長を調査区間とした。トランセクト（河川横断線）の間隔は，計測した川幅と等間隔とし，流路に対して 10 本程度設定した。各トランセクトにおいて川幅を再度計測し，また，シロザケが産卵可能である水深 10 cm 以上（小林 1968, Soin 1954）の川幅も計測した。さらに，各トランセクトに水深 10 cm 以上の川幅に応じて 3~5 箇所計測点（縦 1 m×横 1 m の方形枠）を等間隔で設け，各計測点で水深，6 割水深の流速を計測した。その後，箱メガネによる目視および Gravelometer (US SAH-97)を用いて枠内の河床礫のサイズを明らかにした。礫のサイズは直径，2 mm 以下，2~16 mm，16~64 mm，64~128 mm および 128 mm 以上に分け，その割合を記録した。サケ科魚類が産卵する河床は，砂

(~ 2 mm 径), 小礫 (2 $\sim$ 16 mm 径), 中礫 (16 $\sim$ 64 mm 径), 大礫 (64 $\sim$ 256 mm 径) および巨礫 (256 mm 径以上) などの様々な大きさに構成されている (Inoue and Nakano 1998)。シロザケの場合, 卵が納まる産室には大きな礫を沈下させ礎石として使用し, さらに, 細粒土砂を産卵床から排出している (Peterson and Quinn 1996)。Kondolf and Wolman (1993)によると, サケ科魚類が産卵する河床材料の礫径 (50%粒径) は体長の 1/10 程度までであり, 一方シロザケは粒径 1 $\sim$ 4 cm 程度であると報告している。これらのことから, 本研究で計測した礫径組成の中で, 中礫 (16 $\sim$ 64 mm) がシロザケの産卵床基質の範囲に当てはまると判断した。したがって, 本研究では, 既知の報告 (Kondolf and Wolman 1993; Johnson et al. 1971) を参考に, シロザケが産卵可能な水深が 10 cm 以上, かつ, 流速が 83.8 cm/sec 以内で, 礫径 16 $\sim$ 64 mm で構成される河床を産卵適地とし, その面積を計測した。

各調査区域での産卵適地面積は, 次のように算出した。

- ① 方形枠内 (1 m $\times$ 1 m) の水深と流速を測定
- ② 方形枠内の中礫 (16 $\sim$ 64 mm) の面積を測定
- ③ トランセクト毎に方形枠内の平均産卵適地面積割合を計算
- ④ 隣り合ったトランセクトにおける平均産卵適地面積割合を算出
- ⑤ 隣り合ったトランセクト間の水深 10 cm 以下面積を計算し, ④の平均産卵適地面積割合から, 隣り合ったトランセクト間の産卵適地面積を算出
- ⑥ ⑤から全てのトランセクト間の産卵適地面積を累計

本研究の河川調査では, 産卵場としての湧水選択性の有無についての判別が困難であった。そのため, 第3章の人工河川での結果を踏まえて, 主に湧水域を産卵場所として選択するが, それ以外の場所でも産卵するとの前提で, 湧水の有無は確認せず, 調査を行った

4.1.4 シロザケの来遊数と河川回帰率

北海道内各海区および標津地域における沿岸漁獲尾数と河川捕獲尾数の

1967~2013年までの経年変化および単純回帰率 $\{(\text{来遊数} / \text{3年前の放流数}) \times 100\}$ ，河川遡上率 $\{(\text{河川捕獲数} / \text{来遊数}) \times 100\}$ ， $\{(\text{河川捕獲尾数} / \text{3年前の放流数}) \times 100\}$ を，北海道さけ・ます増殖事業協会，根室管内さけ・ます事業協会（<http://sake-masu.or.jp/html/07-01.html>）および標津漁業協同組合等の各統計資料を用いて算出した。

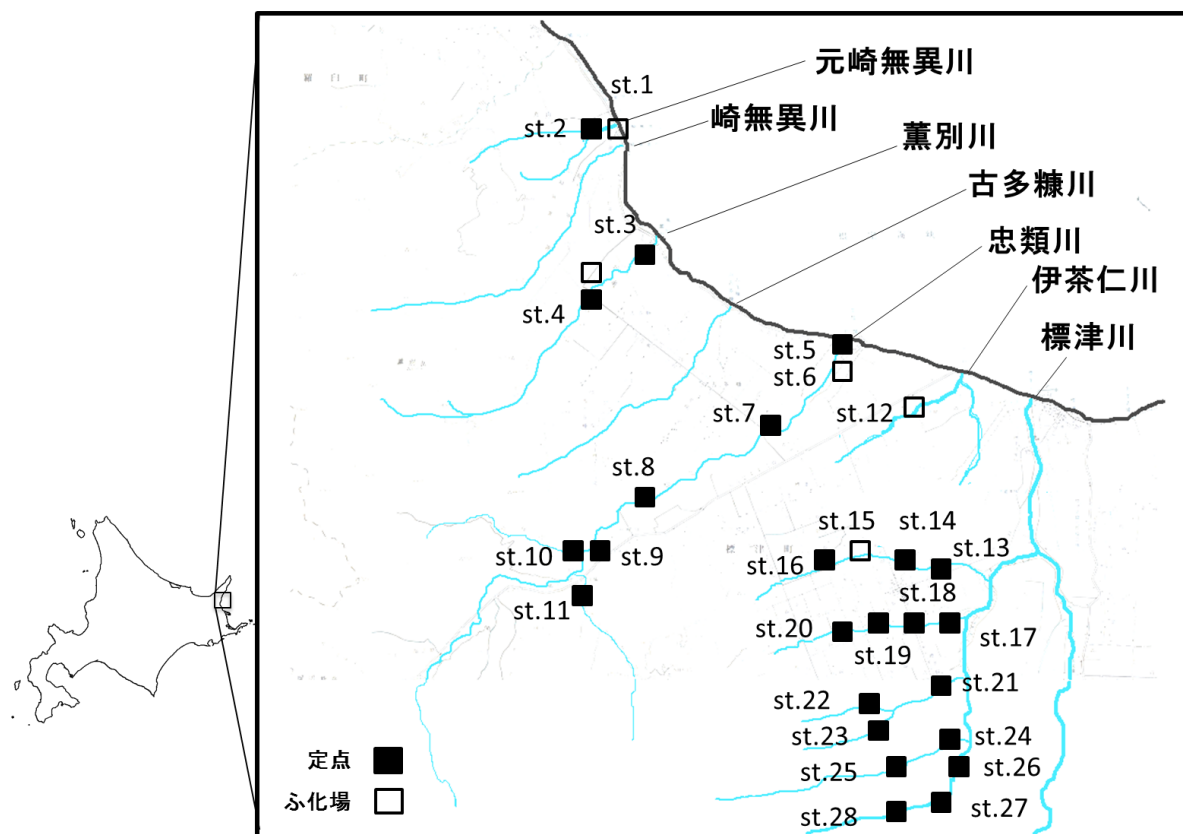


図 4-1. 自然再生産状況を調べた河川と定点.

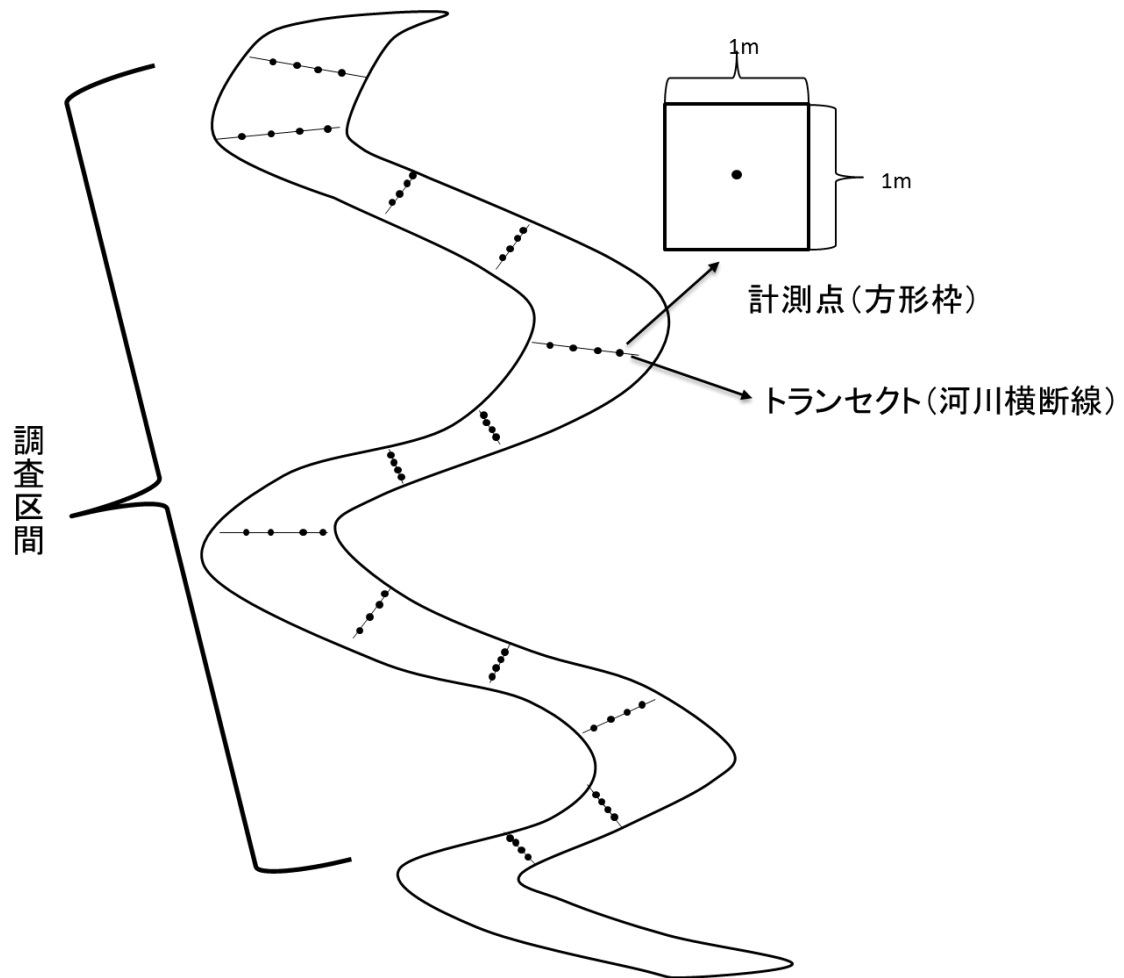


図 4-2. 産卵適地計測に用いた各調査地点設定の模式図．川幅の約 10 倍の距離の流路長を調査区間とし，川幅と等間隔のトランセクト（河川横断線），流路に対して 10 本程度設定各トランセクトに水深 10 cm 以上の川幅に応じて 3～5 箇所の計測点（縦 1m×横 1m の方形枠）を等間隔で設定．

4-2. 結果

4.2.1 自然産卵魚の分布

シロザケの生体，死骸および産卵床を，全水系で確認した（表 4-1）。根室地域 5 水系におけるシロザケの産卵個体（生体数と死骸数の合計）の 90%以上は，ふ化場から 0.5 km 以内の河床域（全 28 定点のうち 6 定点）に集中しており，特に元崎無異川とシュラ川の各ふ化場近辺の流路長 100 m 当たりの産卵個体の年累計数は 1,000 尾以上であった。一方，ふ化場近辺以外では，忠類川ではふ化場から 4 km 離れた場所にも全産卵個体の 4.2%が見られたが，それ以外は，ほとんど確認されず，流路長 100 m 当たりの産卵個体の年累計数は 10 尾以下であった（図 4-3）。標津川水系武佐川の各支流の 16 定点のうち，シュラ川のふ化場近辺の 500 m 以内の 2 定点（st.14 および st.15）における産卵個体は支流域全体の 99.2%，産卵床数の 98.6%が確認された。なお，シュラ川ふ化場放水口から 30~3,000m 上流区間では，平水時にシロザケの遡上が困難な落差 30~70 cm 前後の落差工が 16 基あった。

4.2.2 自然産卵魚の産卵時期

産卵個体の確認時期は，全体として 9 月から 12 月であり，11 月にその確認数は多い傾向が見られたが，河川や定点ごとに異なっていた（図 4-4）。河川捕獲が行われていない忠類川において，産卵個体は下流域において 9~12 月の間に確認されたが，上流域（河口から上流 13 km 以上）にある 4 定点では，2013 年の 9 月に 8 尾が確認されたものの，10 月以降は全く確認されなかった。また，標津川水系のふ化場があるシュラ川では，9 月における産卵個体が全期間の 0.46%であり，その数は著しく少なかった。また，シュラ川と同じ水系内の 4 支流での自然産卵魚の確認数は，10 月に 7 尾，12 月に 1 尾であったが，シュラ川での確認数が一番多かった 11 月には全く確認されなかった。

4.2.3 発眼卵の生残率

発眼卵の生残率は，主に 11 月下旬以降に産卵した個体の産卵床を調べた（表 4-2）。

2012 年に，5 水系 8 河川 10 定点で 75 個の産卵床を掘起し，9,512 粒の卵を

採集した。その生残率は 44.9 ± 43.8 （範囲 0~100）%であった。2013 年には 5 水系 5 河川 7 定点で 50 個の産卵床から 6,242 粒の卵を採集した。その生残率は 51.9 ± 29.1 （範囲 0~99.1）%であった。

発眼卵の生残率の平均値は、河川間および河川内でも産卵床により大きく異なっていた（表 4-2）。2012 年と 2013 年において同じ定点で発眼卵の生残率のデータが得られた箇所は、元崎無異川ふ化場取水口（st. 2）と薫別川乳薫橋（st. 4）を除いて、ほぼ同様の結果が得られた（図 4-5）。忠類川、2012 年の薫別川、伊茶仁川の発眼卵の生残率は他の調査定点と比べて高かった（図 4-5）。産室内の水温は、薫別川とシュラ川昭和橋を除いて、河川水とほぼ同じか、それより低い値を示した。薫別川では、産室内水温が河川水と比べて $2.8 \sim 4.6^{\circ}\text{C}$ 高い値を示しており、冬期間でも水温の低下は見られなかった。また、伊茶仁川は、冬期間においても河川水温が 5.0°C 前後もある湧水が多い河川であるが、河川水温と産室内水温の差はほとんど認められなかった（表 4-2，図 4-6）。

2012 年に元崎無異川、シュラ川、忠類川、伊茶仁川および薫別川の 5 河川において、産室上の 2 mm 以下の砂泥比率と発眼卵の生残率との関係を調べたが、両者には有意な関係は認められなかった（図 4-7）。

4.2.4 産卵適地面積

2012 年および 2013 年に、標津地域 5 水系 8 河川の 25 か所において産卵適地面積を計測した。その結果、5 水系 8 河川の産卵適地総面積は、約 $160,000 \text{ m}^2$ であり（表 4-3）、シロザケの産卵床の大きさは平均 2.26 m^2 （Scott and Crossman 1973）であることから、雌 1 尾当たりの産卵面積を 2 m^2 とすると、雌親魚約 80,000 尾の産卵が可能と推計された。

各調査河川の産卵適地面積の算出結果は次の通りである（表 4-3，表 4-4）。

元崎無異川：これまでの事前調査の結果から、産卵可能流路を河口から 300～2780 m の間と判断し、その中の 4 か所で調査を行った。調査箇所の平均川幅は $4.4 \sim 12.2 \text{ m}$ であり、流路長 100 m 当たりの産卵適地面積は $261.9 \pm 125.1 \text{ m}^2$ であった。各調査ポイント間の距離と産卵適地面積で推計した結果、元崎無異川全体のシロザケの産卵適地面積は $15,043 \text{ m}^2$ であった。

薫別川：河口から上流 200～4452 m の間の 2 か所で調査を行った。調査箇所の

平均川幅は 11.2～17.8m であり，流路長 100 m 当たりの産卵適地面積は $492.6 \pm 292.3 \text{ m}^2$ であった。累計した薫別川全体のシロザケの産卵適地面積は $18,515 \text{ m}^2$ であった。

忠類川：河口から上流 100～17,500 m の本流 7 か所および支流のイケショマナイ川 1 か所で調査を行った。本流域の調査箇所平均川幅は 17.5～42.2 m であり，流路長 100 m 当たりの産卵適地面積は $397.6 \pm 282.2 \text{ m}^2$ であった。忠類川は，上流域では河床が岩盤である場所が多く，さらに中流から下流にかけても流速が速く（83.8 cm/sec 以上），65 mm 以上の大礫が多いため，水表面積における産卵適地面積割合は 4.5～34.1% であり，他の調査河川と比較し低い値を示した。しかしながら，忠類川の水表面積は本研究の調査河川の中で最大であるため，産卵適地面積は全調査河川の約半数に当たる $82,755 \text{ m}^2$ であった。

伊茶仁川：伊茶仁川は今回の調査河川の中で河川規模が小さく，産卵可能流路も最も短かった。すなわち，産卵可能流路は河口から 1300～1670 m のわずか 370 m のふ化場近辺であり，その中の 4 か所で調査を行った。調査場所の平均川幅は 4.3～6.4 m と調査河川の中で最も狭かった。流路長 100 m 当たりの産卵適地面積は $225.6 \pm 129.2 \text{ m}^2$ であった。各調査定点間の距離と産卵適地面積を累計した結果，伊茶仁川全体のシロザケの産卵適地面積は 705 m^2 であった。伊茶仁川では，中流から下流域の広範囲で 2 mm 以下の砂泥からなる産卵には適さない河床が多かった。しかしながら，調査地点においては，水表面積に占める産卵適地面積割合が 60%以上と高い値であった。

シュラ川（標津川水系武佐川支流）：これまでの事前調査の結果から，産卵可能流路を武佐川合流点から上流 300～4101 m の間と判断し，その間の 3 か所で調査を行った。調査箇所平均川幅は 8.7～10.9 m であり，流路長 100 m 当たりの産卵適地面積は $376.2 \pm 203.1 \text{ m}^2$ であった。累計したシュラ川全体のシロザケの産卵適地面積は $14,694 \text{ m}^2$ であった。

イロンネベツ川（標津川水系武佐川支流）：武佐川合流点から 3,906 m 上流までの間の 2 か所で調査を行った。調査箇所平均川幅は 10.0～12.0 m であり，流路長 100 m 当たりの産卵適地面積は $458.3 \pm 126.2 \text{ m}^2$ であった。累計したイロンネベツ川全体のシロザケの産卵適地面積は $18,821 \text{ m}^2$ であった。

クテクンベツ川（標津川水系武佐川支流）：武佐川合流点から上流 3,625 m の

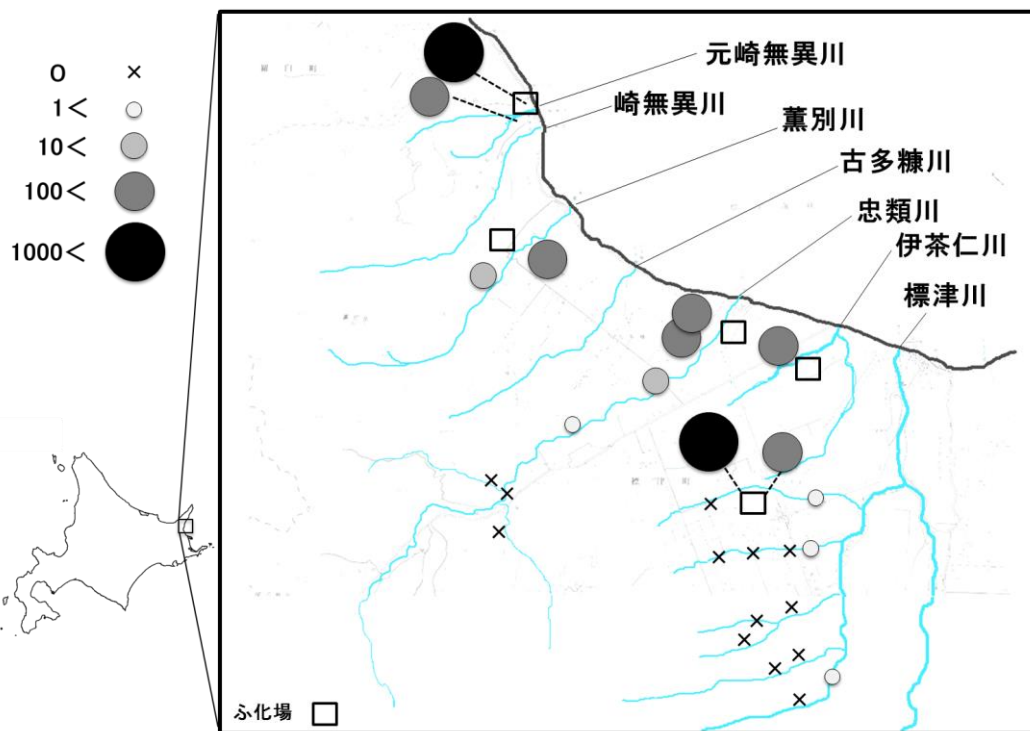
間の2か所で調査を行った。調査箇所の平均川幅は9.1～10.2 mであり，流路長100 m当たりの産卵適地面積は $228.8 \pm 25.8 \text{ m}^2$ であった。各調査ポイント間の距離と産卵適地面積を累計した結果，イロンネベツ川全体のシロザケの産卵適地面積は9,462 m^2 であった。

4.2.5 各河川におけるシロザケの河川回帰率と遡上尾数

根室海区におけるシロザケの2004年から2013年までの10年間の単純回帰率 $\{(\text{来遊数} / \text{3年前の放流数}) \times 100\}$ の平均は6.3%と他の海区と比べて高かった(図 4-8)。一方で，根室海区におけるシロザケの河川遡上率 $\{(\text{河川捕獲数} / \text{来遊数}) \times 100\}$ は，近年，減少傾向にあり，2004年から2013年までの過去10年で2.7%と全道で最低であった(図 4-9)。そのため，根室海区における河川回帰率 $\{(\text{河川捕獲尾数} / \text{3年前の放流数}) \times 100\}$ の過去10年の平均も0.16%(図 4-10)と他海区より低い状況にある。

標津地域の河川回帰率は，標津川で0.41%，薫別川で0.08%および伊茶仁川で0.11%と河川により差があった(図 4-11)。現在，標津地域でシロザケの放流事業を行っている河川は，標津川，伊茶仁川，忠類川，薫別川および元崎無異川の5水系であるが，忠類川は1995年から捕獲を廃止して稚魚の放流のみを行っている。さらに，元崎無異川では，2006年以降に捕獲が減少し，2009年以降の河川における捕獲数は222～1411尾と著しく少なく，種卵が不足した際に捕獲を行う補完河川と位置づけられている。

(A)



(B)

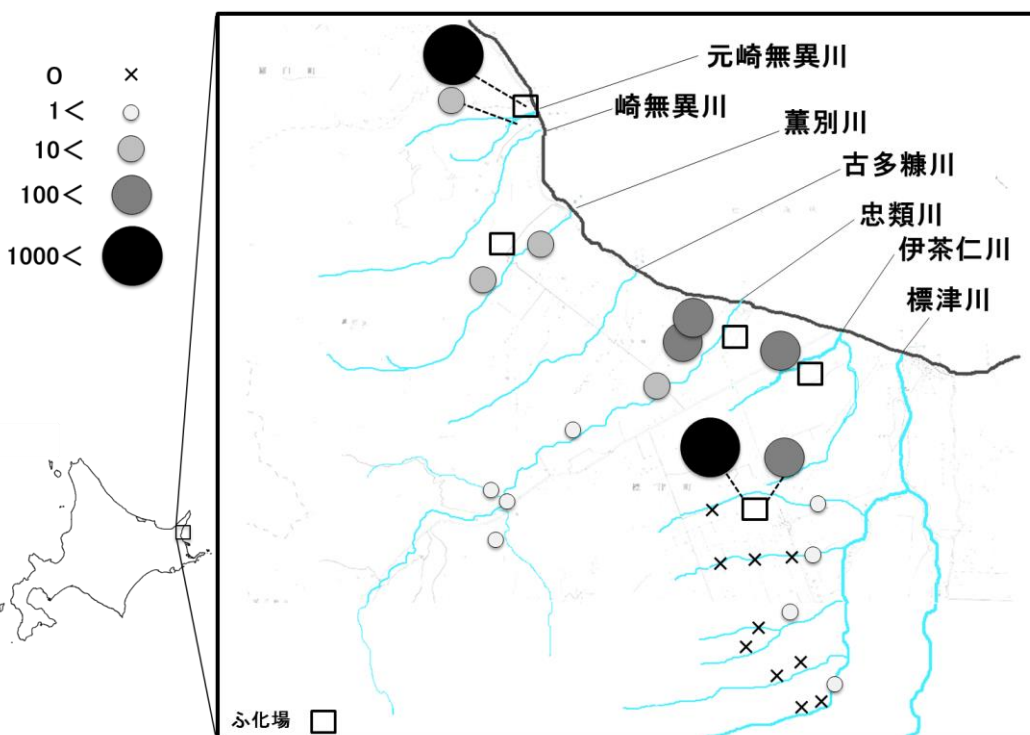


図 4-3. 各調査定点の流路長 100m あたりにおけるシロザケの産卵個体数（生体数と死骸数の合計）. (A) 2012 年, (B) 2013 年.

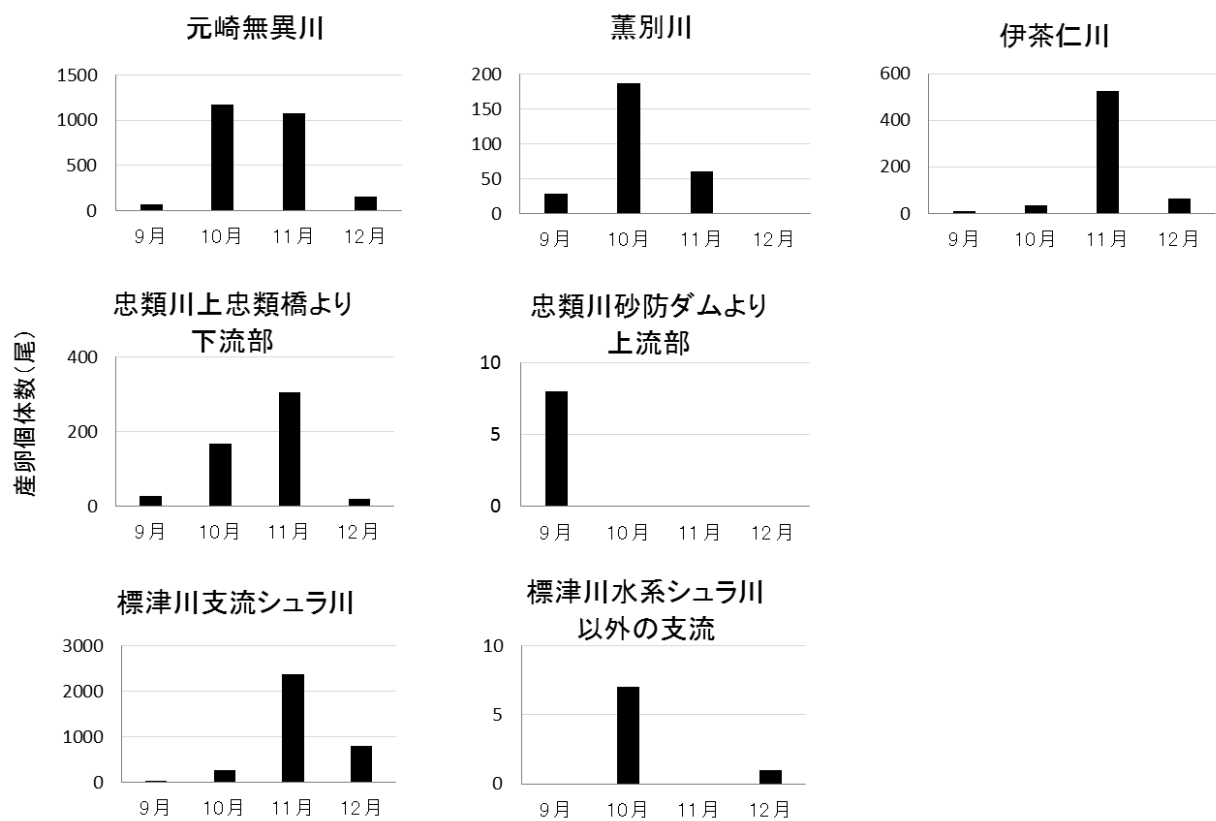


図 4-4. 各河川におけるシロザケの産卵個体数の月別変化.

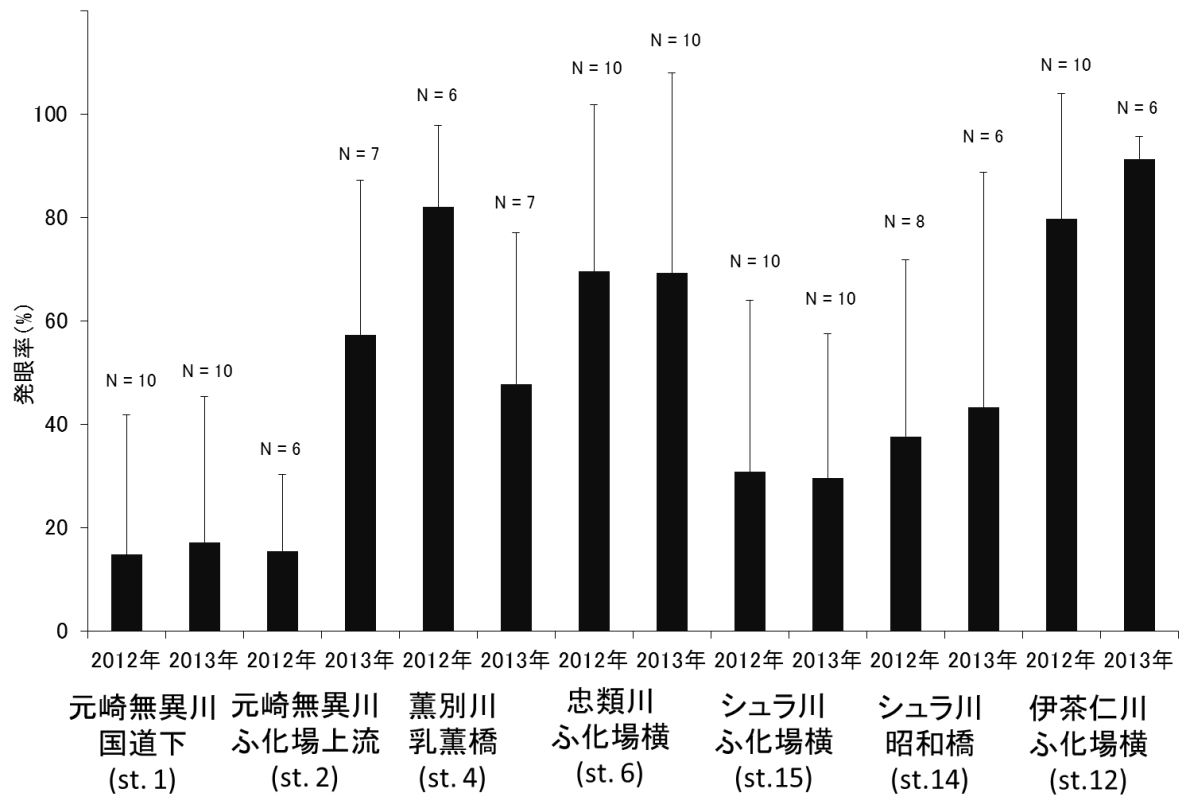


図 4-5. 2012 年と 2013 年に確認した産卵床内の発眼率の平均値と標準偏差. N は産卵床の調査数.

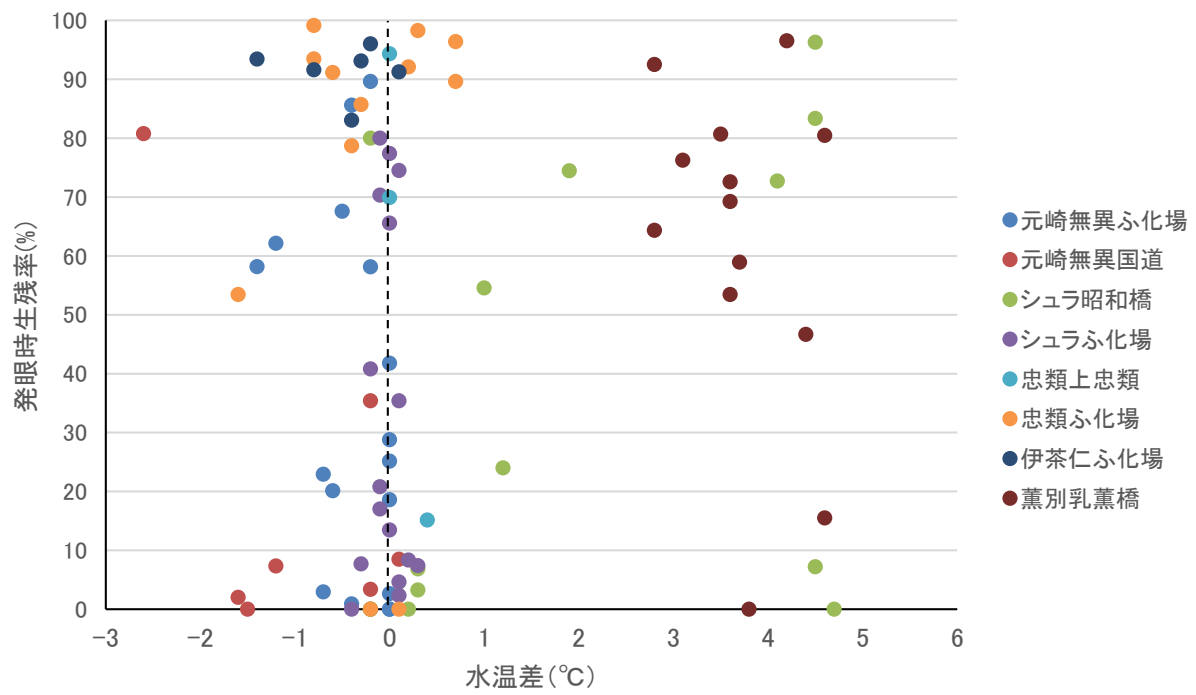
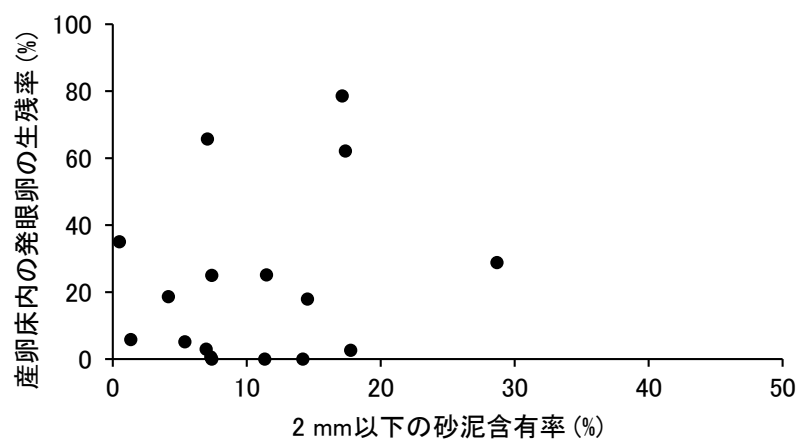
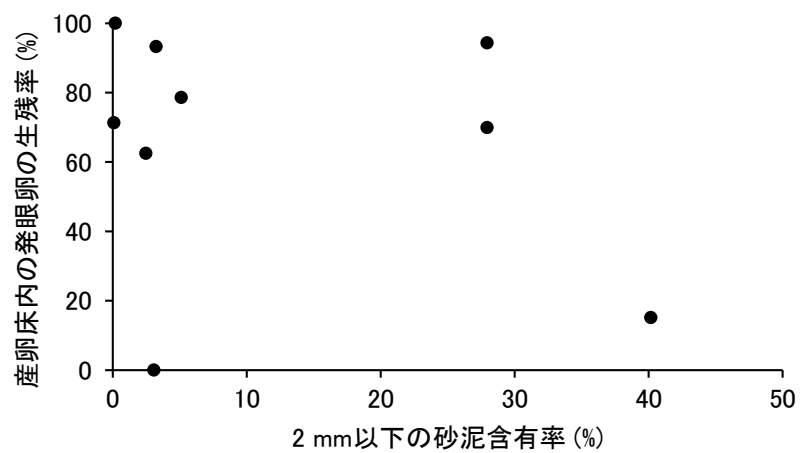


図 4-6. 各河川における発眼卵の生残率と水温差との関係．水温差とは産室内水温と河川水温との差を指す．

(A)



(B)



(C)

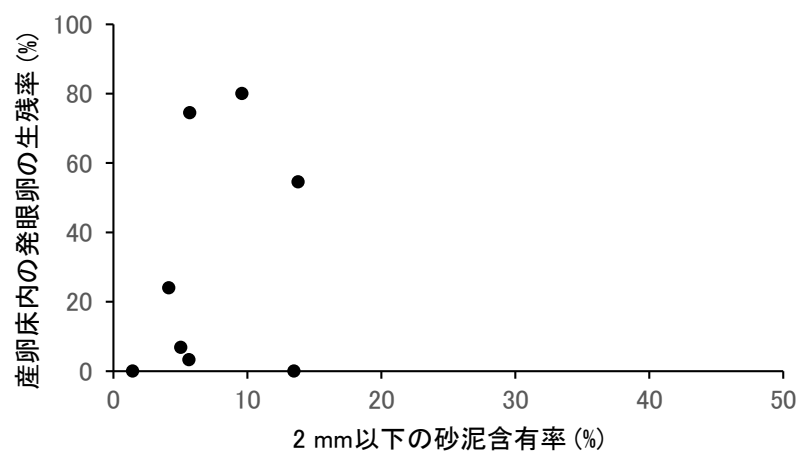


図 4-7. 各河川における発眼卵の生残率と産室上の砂泥含有率との関係.
(A)元崎無異川, (B)忠類川, (C)シュラ川.

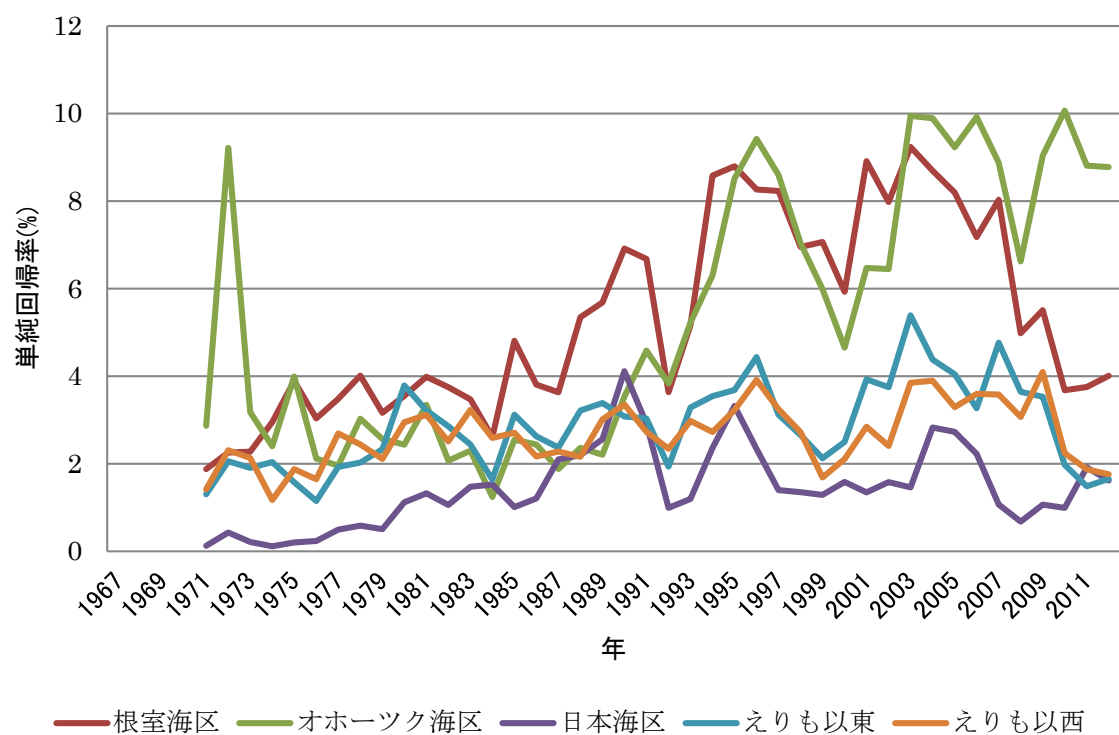


図 4-8. 北海道内各海区におけるシロザケの単純回帰率の経年変化.

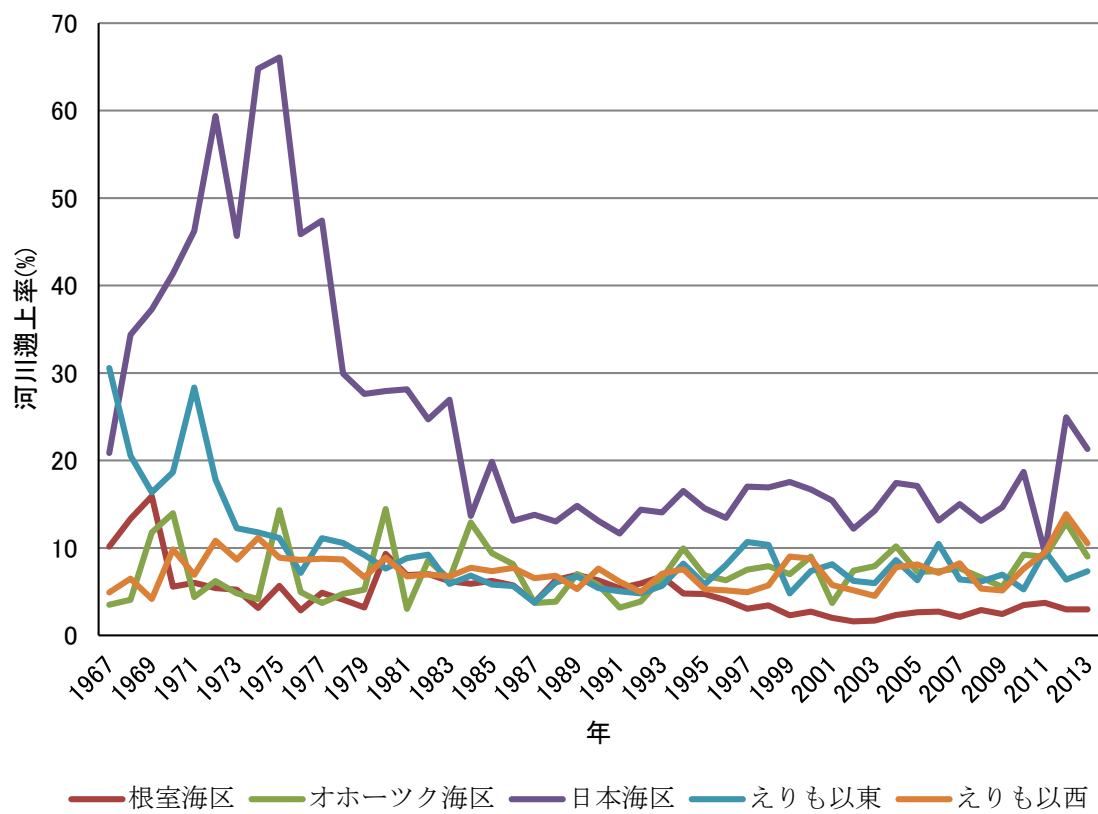


図 4-9. 北海道内各海区におけるシロザケの河川遡上率の経年変化.

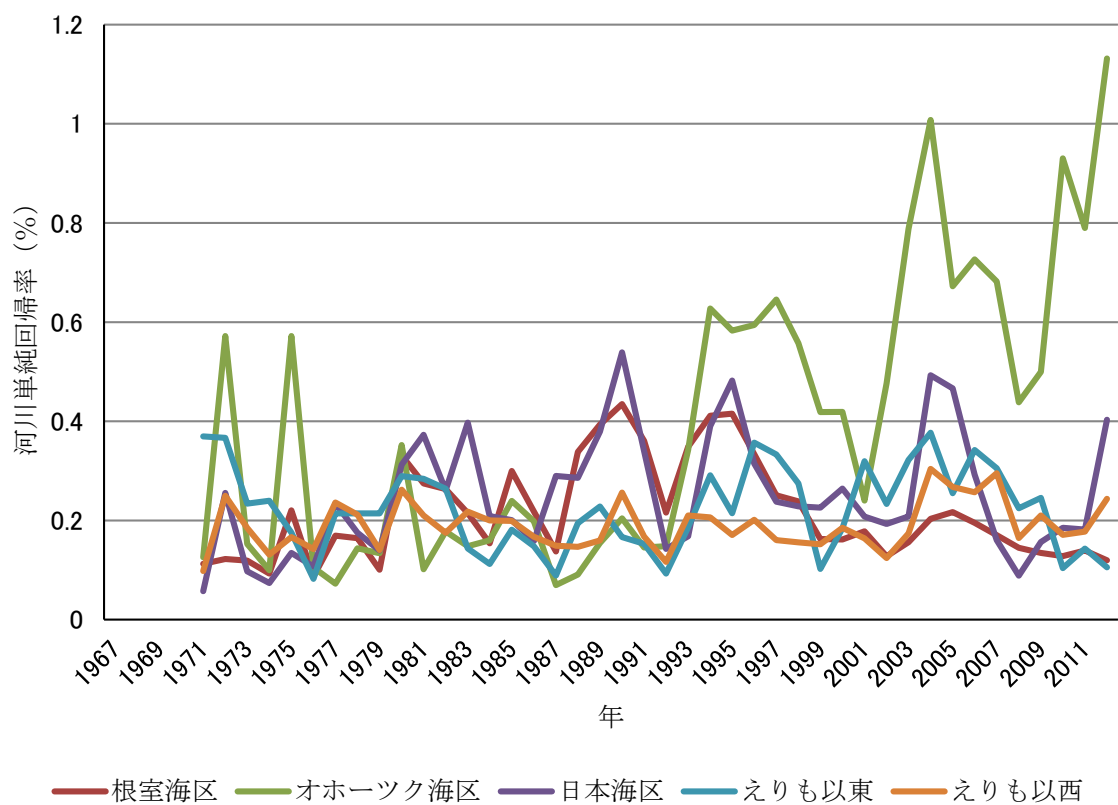


図 4-10. 北海道内各海区におけるシロザケの河川単純回帰率の経年変化.

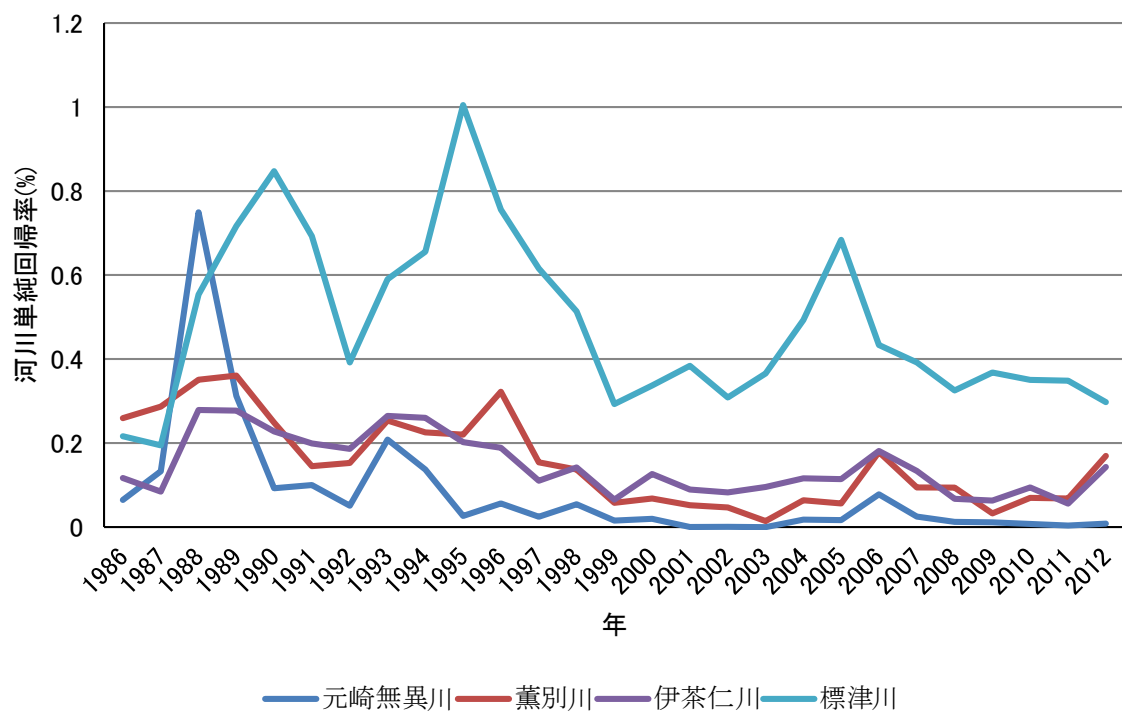


図 4-11. 根室地域の 4 河川におけるシロザケの単純回帰率の経年変化.

表 4-1(A). 2012 年の各定点における流路長 100 m あたりのシロザケの生体数と死骸数および産卵床数.

st	河川	水系	調査ポイント	9月			10月			11月			12月			累計		
				生体	死骸	産卵床	生体	死骸	産卵床	生体	死骸	産卵床	生体	死骸	産卵床	生体	死骸	産卵床
st. 1	元崎無異川	本流	元崎無異橋	23	0	12	832	11	11	83	25	28	101	53	62	1039	89	402
st. 2		本流	ふ化場上流	1	0	0	76	6	67	50	9	50	0	0	21	127	15	138
st. 3	薫別	本流	薫別橋上流	0	0	0	145	5	62	12	0	8	1	0	0	158	5	70
st. 4		本流	乳薫橋	0	0	0	9	0	46	6	2	20	0	0	0	15	2	66
st. 5	忠類川	本流	忠類橋	10	0	5	51	5	35	16	40	11	0	0	0	77	45	51
st. 6		本流	ふ化場横	0	0	0	55	14	47	100	0	33	20	0	30	175	14	110
st. 7		本流	上忠類橋	3	0	7	8	0	9	3	0	1	0	0	0	14	0	17
st. 8		本流	砂防ダム下	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	—	—	0	0	0
st. 9		本流	討伐沢出会	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	—	—	0	0	0
st. 10			討伐沢	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	—	—	0	0	0
st. 11		イケシヨマナイ	下流	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—	—	—	0	0	0
st. 12	伊茶仁川	本流	ふ化場下流	0	0	0	0	0	3	100	50	50	30	34	29	130	84	82
st. 13	標津川	シュラ川	東橋	0	0	0	2	1	2	1	0	1	1	0	3	4	1	6
st. 14			昭和橋	0	0	0	51	9	12	87	50	30	15	107	18	153	166	60
st. 15			ふ化場横	0	0	0	169	16	120	456	232	200	161	108	52	786	356	372
st. 16			平川橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 17		ウラップ	ウラップ橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
st. 18			道々橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 19			桜井橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 20			西川北橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 21		イロンネベツ	上武佐橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 22			西4号小橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 23			西4号橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 24		クテクンベツ	クテクンベツ橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 25			銀橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 26		武佐	出雲橋	0	0	0	3	0	0	0	0	3	0	0	0	3	0	3
st. 27			とさ橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 28			むさ橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
合 計				37	0	24	1401	67	703	914	408	435	329	302	216	2681	777	1378

表 4-1(B). 2013 年の各定点における流路長 100 m あたりのシロザケの生体数と死骸数および産卵床数.

st	河川	水系	調査ポイント	9月			10月			11月			12月			累計			
				生体	死骸	産卵床	生体	死骸	産卵床	生体	死骸	産卵床	生体	死骸	産卵床	生体	死骸	産卵床	
st. 1	元崎無異川	本流	元崎無異橋	40	0	12	212	14	85	755	114	377	0	0	0	1007	128	474	
st. 2		本流	ふ化場上流	3	0	1	22	5	12	32	10	30	0	0	0	57	15	43	
st. 3	薫別	本流	薫別橋上流	27	2	17	10	9	23	12	24	100	0	0	0	49	35	140	
st. 4		本流	乳薫橋	0	0	3	5	4	5	5	0	3	0	0	0	10	4	11	
st. 5	忠類川	本流	忠類橋	4	1	0	12	1	5	63	50	84	0	0	0	79	52	89	
st. 6		本流	ふ化場横	6	0	4	12	1	4	21	9	30	0	0	0	39	10	38	
st. 7		本流	上忠類橋	3	1	4	6	2	7	2	0	1	0	0	0	11	3	12	
st. 8		本流	砂防ダム下	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	
st. 9		本流	討伐沢出会	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	
st. 10			討伐沢	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
st. 11		イケショマナイ	下流	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	
st. 12	伊茶仁川	本流	ふ化場下流	8	2	1	33	1	30	280	94	50	0	0	0	321	97	81	
st. 13	標津川	シュラ川	東橋	0	6	0	0	0	0	1	5	0	0	0	0	1	11	0	
st. 14				昭和橋	1	1	1	0	0	0	91	145	70	0	0	0	92	146	71
st. 15				ふ化場横	4	4	0	18	0	3	1083	235	323	0	0	0	1105	239	326
st. 16				平川橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 17		ウラップ		ウラップ橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	1	2
st. 18				道々橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 19				桜井橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 20			イロンネベツ	西川北橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 21				上武佐橋	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0
st. 22				西4号小橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 23				西4号橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 24		クテクンベツ	クテクンベツ橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
st. 25				銀橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
st. 26	武佐		出雲橋	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	
st. 27			とさ橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
st. 28			むさ橋	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
合 計				102	19	44	334	37	174	2345	686	1068	0	1	2	2781	743	1288	

表 4-2(A). 2012 年の各河川の産卵床内におけるシロザケ発眼卵の生残率と河川状況.

河川名	定点	月日	産卵床数	卵数(粒)			発眼卵の生残率(%)			河川水温 (℃)	産室水温 (℃)	産室上の砂泥含有率 (平均+SD)
				平均±SD	範囲	合 計	平均±SD	範囲				
元崎無異川	st. 1	0203	10	123 ± 76.5	53～323	1230	14.8 ± 27.0	0～78.6	1.8	-	12.6±4.2	
元崎無異川	st. 2	0316	6	118 ± 40.1	60～171	708	15.5 ± 14.8	0～35.0	1.8	1.6	5.6±4.1	
元崎無異川	-	0327	9	133 ± 65.8	38～258	1197	23.1 ± 24.3	0～65.7	2.7～3.5	2.0～4.7	13.7±8.5	
忠類川	st. 5	0203	10	134 ± 64.4	48～259	1340	69.6 ± 32.3	0～100	6.1	5.9～6.2	2.2±2.1	
忠類川	st. 7	0327	3	81 ± 45.1	33～143	243	70.5 ± 32.6	15.2～94.3	1.8～3.5	1.8～3.9	34.0±8.6	
薫別川	st. 4	0214	6	111 ± 31.8	58～147	667	82.1 ± 15.8	53.4～96.5	2.5	6.3～6.9	19.5±9.6	
伊茶仁	st. 12	0214	10	144 ± 44.2	58～191	1440	79.8 ± 24.2	17.5～97.0	5.1	5.1～5.2	25.6±11.6	
シュラ川	st. 15	0301	10	130 ± 48.5	55～212	1300	30.8 ± 33.3	0～77.4	6.4	6.2	-	
シュラ川	st. 14	0316	8	128 ± 46.3	47～188	1024	37.7 ± 34.2	0～80.0	5.8	5.6～7.7	7.4±4.5	
ウラップ川	st. 17	0301	3	121 ± 10.1	110～130	363	25.3 ± 40.3	0～71.5	2.1	-	-	
合 計			75	127 ± 53.7	33～323	9512	44.9 ± 43.8	0～100	1.8～6.4	1.6～7.7	11.9±10.2	

表 4-2(B). 2013 年の各河川の産卵床内におけるシロザケ発眼卵の生残率と河川状況.

河川名	定点	月日	産卵床数	卵数(粒)			発眼卵の生残率(%)				河川水温 (℃)	産室水温 (℃)	産室上の砂泥含有率 (平均±SD)
				平均±SD	範囲	合 計	平均±SD	範囲					
元崎無異川	st. 1	0322	8	109 ±	11.9	85～120	869	17.2 ±	28.2	0～80.8	4.0	1.4～4.1	-
元崎無異川	st. 2	0322	7	107 ±	40.0	37～164	750	57.4 ±	29.9	0.9～89.6	3.3	0.1～3.1	-
忠類川	st. 5	0225	10	140 ±	40.6	106～200	1395	69.3 ±	38.7	0～98.3	1.6	0.1～2.3	-
忠類川	st. 7	0225	2	79 ±	51.6	42～115	157	92.4 ±	9.5	85.7～99.1	2.9	2.1～2.6	-
薫別川	st. 4	0215	7	127 ±	25.1	97～175	887	47.8 ±	29.3	0～76.3	0.3	3.1～4.9	-
伊茶仁	st. 12	0215	6	81 ±	37.9	25～119	483	91.4 ±	4.4	83.1～96.0	6.0	4.6～6.1	-
シュラ川	st. 15	0205	10	117 ±	26.6	81～171	1169	29.6 ±	28.0	2.3～80.0	3.2	3.0～3.5	-
シュラ川	st. 14	0315	6	89 ±	36.3	33～120	532	43.3 ±	45.5	0～96.3	2.6	2.8～7.1	-
合 計			56	111 ±	36.4	37～200	6242	48.3 ±	37.7	0～99.1	0.3～6.0	0.1～7.1	-

表 4-3. 根室地域各河川におけるシロザケの産卵域調査結果.

河川	調査地点	st	調査年月日	調査区間長 (m)	トランセ クト数	川幅(m)		産卵適地面積(m ²)		水表面積(m ²)	
						平均±SD	水深10cm以下	調査区間	流路長100m	調査区間	適地面積割合(%)
忠類川	本流	st. 9	2012/8/9	180	10	19.2±2.4	18.2	1,180.0	665.6	3456	34.1
		st. 8	2013/8/22	240	13	22.9±11.8	21.9±12.0	1,299.8	541.6	5790	22.4
		-	2013/7/17	180	10	24.8±9.0	23.9±9.1	859.7	477.6	5838	14.7
		st. 7	2012/8/9	240	13	17.5±4.7	16.5	187.1	78.0	4200	4.5
		-	2013/7/17	600	13	42.2±10.5	41.6±10.4	5,035.9	839.3	25753	19.6
		-	2013/7/17	270	10	21.4±7.9	20.7±7.7	924.5	342.4	9491	9.7
イケシヨマナイ川	国道下	st. 6	2012/8/9	180	13	15.0±2.4	13.5	153.4	85.2	2700	5.7
		st. 11	2013/8/22	100	11	8.1±2.1	7.0±2.1	151.3	151.3	809	18.7
元崎無異川	本流	-	2013/7/25	45	10	4.4±1.2	3.5±1.3	67.3	149.6	198	34.0
		-	2013/7/25	78	14	5.4±1.4	4.2±1.4	140.8	180.5	390	36.1
		st. 2	2012/12/11	100	11	12.2±3.8	11.2	425.5	425.5	1100	38.7
		st. 1	2013/7/25	63	10	8.4±1.1	8.4±1.1	184.0	292.1	541	34.0
薫別川	本流	st. 4	2012/12/11	100	11	17.9±5.1	16.6	699.3	699.3	1796	38.9
		st. 3	2012/12/11	100	11	11.2±2.3	9.5	286.0	286.0	1120	25.5
伊茶仁川	本流	-	2012/8/28	50	11	4.8±0.6	3.8	144.6	289.3	239	60.6
		-	2012/8/28	45	10	4.8±0.8	3.8	137.4	305.4	217	63.3
		st. 12	2012/8/28	45	10	4.3±1.2	3.5	123.7	274.9	195	63.3
		-	2012/8/28	30	6	6.4±1.3	5.7	9.8	32.6	160	6.1
		st. 15	2012/8/28	90	10	10.9±2.4	10.1	389.4	432.7	981	39.7
標津川	シュラ川	-	2012/8/28	70	8	9.4±1.5	8.2	269.4	384.8	660	40.8
		st. 13	2012/8/28	90	10	8.72±1.3	7.8	279.9	311.0	785	35.7
		st. 21	2012/12/14	100	11	11.9±2.1	11.3	369.1	369.1	1195	30.9
	イロンネベツ川	st. 23	2012/12/14	100	11	10±1.4	9.4	547.5	547.5	941	58.2
		st. 25	2012/12/14	100	11	10.2±0.7	8.9	210.6	210.6	1020	20.6
	クテクンベツ川	st. 24	2012/12/14	100	11	9.1±2.3	8.2	247.0	247.0	910	27.1

表 4-4. 根室地域各河川におけるシロザケ産卵適地面積の推定.

河川名	調査箇所	調査区間長 (m)	トランセクト 数(合計)	流路長100m当たりの産卵適地面積(m ²)			産卵適地 面積(m ²)	推定した流 路長(m)
				平均	± SD	範囲		
元崎無異川	4	286	45	261.9	± 125.1	149.6~425.5	15,043	2,480
薫別川	2	200	22	492.6	± 292.3	286.0~699.3	18,515	4,052
忠類川	8	1,990	93	397.6	± 282.2	78.0~839.3	82,755	19,800
伊茶仁川	4	170	37	225.6	± 129.2	32.6~305.4	705	370
シュラ川	3	295	43	376.2	± 203.1	311.0~432.7	14,694	3,801
イロンネベツ川	2	200	22	458.3	± 126.2	369.1~547.5	18,821	3,906
クテンクンベツ川	2	200	22	228.8	± 25.8	210.6~247.0	9,462	3,625
合 計	25	3,341	284				159,995	38,034

4-3. 考察

4.3.1 自然再生産状況と産卵適地

本研究では、自然再生産している個体を明確にふ化場魚と野生魚に識別することができなかった。そこで、それらの個体は自然産卵魚として扱った。シロザケの自然産卵魚は 5 つの水系の全てで確認された。シロザケの産卵個体の 90% 以上は、ふ化場から 0.5 km 以内の河床域（全 28 定点のうち 6 定点）に著しく偏っており、それ以外の水系と支流では、忠類川を除いて、確認できない場所も多く、確認されてもその数はきわめて少なかった（図 4-3，表 4-1）。特に、標津川水系武佐川の各支流において（16 定点），その傾向が顕著であり、ふ化場から 500 m 以上離れた 14 定点における自然産卵魚の確認数は全体のわずか 0.8% であり、その多くが産卵場所として利用されていなかった。

シュラ川にあるふ化場近辺と、武佐川の各支流を比較すると、産卵適地総面積および 100 m 当たりのその割合に大きな違いがなく（表 4-3），河川形態も大きな違いが認められなかった。さらに、シロザケの遡上を大きく阻害する人工工作物も存在しないことから、河床から湧出する湧水および河川水については考慮に入れていないものの、遡上が確認されない河川においても、シロザケの産卵環境に大きな問題はないと判断される。さらに、シュラ川に遡上するシロザケはふ化場用水の放水口には多数のシロザケが集まることから、ふ化場由来である可能性が高いため、今後、その確認の必要がある。

また、シュラ川ふ化場近辺における産卵個体の集中は、ふ化場放水口より上流域の落差工の存在もその要因の一つと考えられる。また、本研究において、ふ化場のある忠類川およびシュラ川の 9 月における産卵個体の確認数は少なかった。特に、産卵個体の密度が高いシュラ川においては、9 月における産卵個体の確認数が全期間の 0.46% と著しく少なかった。根室管内さけ・ます増殖事業協会事業報告書によると、忠類川およびシュラ川のふ化場では、過去 10 年、前期群（10 月 20 日までの採卵個体）の稚魚の放流はなされていない。シロザケは、親子の産卵時期がほぼ一致することが知られているため（例えば、高橋 2013），このふ化場において前期群を放流していないことが、9 月における自然産卵魚が少ない要因と考えられる。したがって、本研究で調査を行った河川、特に標津川水系においては、自然産卵魚の多くがふ化場魚である可能性が高く、野

生魚による再生産は少ないと考えられる。

本研究で調査した標津地域の 5 水系 8 河川の産卵適地面積は約 160,000 m² であるが、これらの産卵適地の中で、100 m² あたりの産卵床数が 1 個以下の総面積は全体の 55.6% であり、その多くは利用されておらず、さらにふ化場近辺では自然産卵魚の密度が極めて高いこと（産卵適地面積 1 m² あたり 0.86~1.33 尾）が明らかとなった。今後の自然産卵魚による資源の育成には、産卵可能域でこれらの問題の解決が必要であると考えられる。

4.3.2 発眼卵の生残率と湧水の選択状況

既存の報告では、自然産卵魚の発眼卵の生残率は 90% を超えている（例えば、佐野 1955, 佐野・長沢 1958）。一方、本研究結果で得られた発眼卵の生残率は平均 44.4%~51.9% と低かった（表 4-2）。特に流路長 100m 当たりの産卵個体の年累計数が 1000 個体以上確認された元崎無異川とシュラ川のふ化場近辺における発眼卵の生残率の 2 か年の平均値は、それぞれ 15.9%, 30.8% と低い値を示した（図 4-5）。

砂泥（直径 < 2 mm）の含有率が高まると産室内部の水の透過が阻害され溶存酸素量の低下により、サケ属魚類の産卵床内の生残率が低下することが知られている（Koski 1975）。しかし、本研究では、各河川において産室上の 2 mm 以下の砂泥含有率と発眼卵の生残率との間に明瞭な関係はみられなかった（図 4-7）。また、2 年間の発眼卵の生残率に大きな年差が確認されない調査定点が多かった（図 4-5）。産卵親魚の密度が高い場合、掘り返しや（Hayes 1987; Roberts and White 1992）、通水性や溶存酸素量が十分でない不適な環境における産卵個体も多くなる。これらの要因が発眼卵の生残率が低下させた可能性も考えられるが、本研究では要因を特定することができなかった。また、本研究で得られた結果は、両年ともに主に 12 月上旬から中旬に産卵が確認された後期群の産卵床であった。ト部（2013）によると、白老町のウヨロ川では前期群と後期群では、産卵床内の水温が異なり、前期群は冬季に水温が 0℃ 近くまで低下するのに対し、後期群は最低でも 4℃ 程度にまでしか下がらない。つまり後期群は水温が高いところに産卵場所を選択することにより、産卵時期の遅れを取り戻していると推測している。本研究の発眼卵の生残率調査においては、11 月中旬以降に産卵した

と考えられる産卵床で調査を行った。その中で、薫別川乳薫橋とシュラ川昭和橋では河川水と産室内の水溫差から、湧水がある場所において産卵を行っていることが確認されたが、それ以外の河川では河川水溫と同様か、もしくは低い値を示した（図 4-6）。したがって、薫別川とシュラ川以外の河川で産卵を行う後期群のシロザケは、前期群のシロザケと同じく、冬期間に水溫が 0℃ 近くまで低下する河川水が湧出している場所、もしくは、産室内の水の動きが停滞している場所をも産卵場所として利用としている可能性もあり（表 4-2, 図 4-6）、そのことも発眼卵の生殘率が低い要因であると考えられる。

これまで、ふ化場魚由来の子は生活史初期の段階でその生殘率が低いとの報告もある (Fleming et al. 2000)。北米の春遡上のマスノスケでふ化場魚（1 世代）と野生魚では、抱卵数や産卵場所での寿命、産卵行動などには差異が見られないが、野生魚の雌から生まれた卵が稚魚になる確率はふ化場のそれより 6% ほど高く、その要因は産卵場所の選択、卵の埋め戻しの効率などわずかな差異が原因と考えられている (Schroder et al. 2010)。したがって、ふ化場近辺において発眼卵の生殘率の低い要因として、産卵したシロザケの分布密度が高いことに加え、産卵親魚の多くがふ化場魚由来であったことも考えられる。

4.3.3 各河川における野生魚由来の自然産卵魚

本研究の結果において、標津川および元崎無異川では、ふ化場近辺で産卵個体の密度が高いことが確認されたが、伊茶仁川、薫別川および忠類川における産卵個体は比較的分散している傾向が見られた。

伊茶仁川における捕獲事業は、例年 11 月下旬に終了しているが、12 月中旬においても自然産卵魚が確認されており、その産卵場所はふ化場より上流域でも確認された。薫別川の産卵床内の水溫は河川水溫よりも高いため、シロザケは地下水由来の湧水の場所に産卵しており、さらに、この場所はふ化場から 700 m ほど上流に位置していた。また、忠類川の産卵個体は、上流域において 9 月のみ産卵が確認され、10 月以降はふ化場近辺にやや集中するものの、下流域の比較的広い範囲分布していた。したがって、これらの河川では、野生魚由来の親魚が存在する可能性もあるため、今後、耳石標識放流などにより野生魚であるかの確認をする必要があると考えられる。

4.3.4 野生魚による再生産

宮腰ら(2011)は、北海道全域の流路延長8 km以上の238河川を対象としてシロザケの遡上と自然産卵魚の有無を調査した。その結果、85の非放流河川においてもシロザケが産卵をしており、放流河川を合わせると206河川においてシロザケの遡上が確認され、さらに沿岸漁業が始まる前の時期に多くのシロザケが遡上している河川の存在も明らかとなった。したがって、沿岸漁業による漁獲圧が高いことが、野生資源を保全する上での重要な課題であると考えられている(Miyakoshi et al. 2013)。

根室海区におけるシロザケの河川遡上率 $\{(\text{河川捕獲数}/\text{来遊数}) \times 100\}$ は、1999年に増殖河川の河口域の規制が緩和され、定置網の位置が河口域近くへ移動して以降、減少しており、2004年から2013年までの過去10年で2.7%と全道で最低であり(図 4-9)、河川回帰率 $\{(\text{河川捕獲尾数} / 3\text{年前の放流数}) \times 100\}$ の過去10年の平均も0.16%(図 4-10)と他海区より低い。そのため、根室管内の多くの河川で採卵親魚が不足しており、河川間での移植が実施されている(平成20-25年度 根室管内さけ・ます増殖事業協会事業報告書)。

さらに根室地域における河川回帰率は、河川により大きく差があり(図 4-11)、河川における捕獲尾数は、2004～2013年平均値で、標津川が153,500尾で河川捕獲計画数(100,000尾)を上回っており、伊茶仁川(捕獲計画数11,000尾)が8,267尾、薫別川(同13,500尾)が7,543尾であり、計画数を上回ったのは両河川とも2年に過ぎなかった。そのため、標津町内の標津川以外の河川では、親魚に余剰のある標津川由来の稚魚を移植し放流している状況にあり、さらに、標津川由来の稚魚は隣町である羅臼町内の河川でも放流されている。

2009～2013年の根室地域におけるシロザケの増殖事業では、雌親魚1尾あたり2,063粒を採卵し、そのうち1,660尾の稚魚を放流し、その稚魚が約100尾の親魚となって回帰すると試算されている(平成20-25年度 根室管内さけ・ます増殖事業協会事業報告書)。このことは、河川遡上率から100尾中97尾は沿岸で漁獲され、3尾が河川へ遡上し捕獲された計算となる(図 4-9)。野生魚による再生産を考えた場合、雄1尾と雌1尾から生まれた子供の内、2尾(雄1尾、雌1尾)以上が河川に回帰し、産卵しなければならない。現状における根室海区の河川回帰率(0.16%)から2尾の親魚の回帰を逆算すると雌1尾から生産される稚魚が

1,250尾必要になる。前述のとおり，同海区の人工ふ化放流に使用されるシロザケの雌1尾あたり採卵数は2,063粒であり，本研究結果から，根室地域各河川の発眼卵の平均生残率が50%程度であることから，この時点で生残数は約1,000粒となり，仔魚期と降海までの減耗を考慮に入れなくても，野生魚による再生産によって個体群を維持することはできない。

そのため，根室地域では河川回帰率が低いことにより，河川ごとの再生産が出来ない状況にあり，さらに親魚を捕獲している河川において，ウライの上流へ親魚が遡上するのは，ほぼ増水時のみに限られている。したがって，当地域における増殖親魚を確保するうえでも，野生魚による再生産を確立する上でも何らかの形で現状の沿岸漁獲圧を軽減すること，さらには，自然再生産計画を立て，必要に応じた親魚をウライの上流へ再放流することが重要である。

また，野生魚による再生産を確立する上で，ふ化場近辺において自然産卵魚が集中し，さらに発眼卵の生残率が低い問題を解消する必要があるが，これら原因は自然産卵魚の多くがふ化場由来である可能性がある。そのため，産卵する親魚の遡上数を増やした上で，利用されていない産卵適地において，野生魚による再生産を確立させることにより，これらの問題はある程度解決される可能性がある。

第 5 章 総合考察

以下の総合考察では、第 4 章までの結果をもとに根室地域において産卵するシロザケの現状と評価を行い、当地域において野生魚による自然再生産を向上させ、人工ふ化放流事業と共存させる資源保全と持続的利用について提言を行う。

5-1. 根室地域において産卵するシロザケの現状と問題点

本研究から、交雑個体「サケマス」の出現を DNA 分析によって確認できたが、その出現要因については、明らかとならなかった。シロザケの産卵には、湧水や河川水が河床から湧出しているような河床が必要であることが確認された。また、現状において、産卵適地の多くが利用されていないことも明らかとなったため、自然再生産状況、産卵環境の変化および人工ふ化放流事業の人為的要因などの経年変化など、当地域における継続的な調査が必要である。

現状のシロザケの漁業資源を維持する上で、将来にわたっても人工ふ化放流事業は北海道における主要な増殖手段である（宮腰 2014）。

帰山(1996)は、日本産シロザケについては、今後、地域個体群の固有性と多様性を高め、数少ない野生個体群を維持増大していく必要があり、そのためには、次の目的別に生産河川を四つに区分して管理していくことが重要であると述べている。

野生資源：原種として、野生種として産卵により維持される個体群

遺伝資源：地域個体群の遺伝的特性をふ化放流により維持される個体群

漁業資源：漁獲を目的としたふ化放流により維持される個体群

多目的資源：環境・情操教育、知的観光、釣りなど多目的利用のための
個体群

また、帰山(1996)は、基本的にこれら目的別資源は河川毎に区分されるべきとし、目的別資源を維持するためには各河川において十分な遡上親魚を確保する必要がある、としている。

第 4 章で示したように、根室海区では、他海区と比べシロザケの沿岸における漁獲率の推定値 97% と非常に高いことにより、河川遡上数が少なく、人工ふ化放流事業のための親魚確保に課題が残されている。したがって、現状の人工ふ

化放流事業を維持する上でも、野生魚による自然再生産を図る上でも、現状の沿岸漁獲圧を何らかの形で緩和し、河川への遡上数を増加させ、さらに、必要に応じた親魚をウライの上流へ再放流する方策を講じなければならない。そのためには、河川の近辺にある定置網の位置の変更や、遡上数を確保するための漁獲量制限などが考えられる。しかし、北海道もしくは海区全体でその方策を実行するにあたり、各漁業協同組合および地元漁業者の合意形成が欠かせない。

本研究結果により、当地域においては、自然産卵魚による産卵密度に著しい偏りが見られ、ふ化場周辺に集中していることから、自然産卵魚はふ化場魚が多いと考えられた。各水系のシロザケ集団における遺伝的特性を維持することは重要であるが、人工ふ化放流事業が行われている河川において卵の移植が盛んに行われていたことから、各河川固有の遺伝子は攪乱を受けている可能性がある（Yokotani et al. 2009; 永井ら 2012）。そのため、各河川固有の遺伝子を受け継いでいるシロザケは、発眼卵移植の対象外であって、ふ化放流に利用されていない 12 月以降に産卵している野生魚であると考えられている（帰山 2013）。標津地域各河川においても、ふ化放流事業が 120 年以上にわたり続けられ、標津地域各河川のシロザケは、千歳川などの系統も移植されてきた（平成 3・5 年度 北海道さけ・ますふ化場事業成績書）。また、現在においても各河川の遡上親魚が不足していることから、近隣の他水系の親魚由来の稚魚の放流が行われている。そのため、根室地域においても、その川由来の遺伝的特性を持つ可能性があるのは、放流事業が行われていない 12 月以降に遡上する系統であると考えられる。

本研究結果から標津川の場合、増水時にウライ上流部へ遡上したシロザケは、ふ化場のあるシュラ川に遡上が集中し、さらにふ化場から 500 m 以内の区間で確認された産卵個体は全体の 99.2% を占め、その産卵密度は非常に高かった。その一方、ふ化場が無い各支流においては、産卵には支障がないものの判断されたが、ほとんど遡上が確認されず、中には全く確認されない支流も見られた。標津川水系において、自然産卵魚を増やすために、ふ化場周辺に集中している親魚を同じ水系内の産卵が確認されていない支流へ移植放流することが考えられる。しかしながら、自然産卵魚を増やすにあたり、このように短期的な人為的な移植を行うか、長期的に自然状況に任せるかは議論の余地がある。有賀ら(2014)によると、シロザケの遡上が途絶えた豊平川において、千歳川由来の稚魚が放流されて以降、

野生魚による再生産が続いたことによって、野生魚と放流魚の間で成熟年齢や繁殖の時期の違いがみられるようになっており、これは約 7 世代で生じた豊平川の環境へ適応だと考えている。そのため、各支流において本来より生息していた個体、さらには、現状のそれぞれの水系に遡上する個体をベースとすべきではあるが、長期間にわたり野生魚の再生産の維持を図ることにより、それぞれの河川の特性に合った「野生魚集団」を創出できる可能性がある。

5-2. 産卵時期による野生魚の資源管理

本研究結果により、標津川水系のふ化場があるシュラ川において、9 月の産卵個体確認数は 16 尾（全期間確認数の 0.46%）と著しく少なかったが、これは、シュラ川のふ化場において前期群を放流していないことが原因であると考えられた。シロザケは、親子の産卵時期がほぼ一致することが知られているため（例えば、高橋 2013）、人工ふ化放流事業が行われている河川においても、ふ化場魚と野生魚の産卵時期を区別することによって遺伝資源と漁業資源の併用、さらには野生魚の保全と人工ふ化放流事業との共存がある程度可能であると考えられる。

北海道に回帰するシロザケの場合、9 月上旬から 10 月上旬にかけて沿岸で漁獲される前期群は、流路延長が長く産卵場が上流域にある河川（小林 1985）に、10 月下旬以降に漁獲される後期群は、中～下流域に産卵場がある中小河川に回帰する傾向がある（小林 1978）。したがって、当地域においても、標津川のように流路延長が長く、さらに忠類川のような産卵場所が上流域に多くみられる河川では、上流で産卵する前期群を活用すべきであろう。

現状において、根室海区のシロザケ漁の期間は 9 月 1 日～11 月 30 日であるが、2004～2013 年までの標津町内の 9 月 1～5 日間のシロザケの水揚金額は 54,661 千円（年間水揚金額の 1.8%）であり、11 月 11 日以降の水揚金額は 46,673 千円（年間水揚金額の 1.5%）に過ぎない（表 5-1）。したがって、漁業者の負担を少ない実現可能な方策として、これらの時期に陸側の落とし網（金庫網）を撤去するなどの自主的漁業規制により河川遡上数を増加させることが考えられる。特に後期群については、採卵計画数が早期に達した場合などに、すべてのシロザケを自然遡上させることも可能であると考えられる。高橋（2013）によると、11 月下旬に採卵した親魚の子の回帰時期（河川捕獲時期）は 11 月中旬

がピークであるものの 9 月下旬から 12 月上旬までの広範囲の期間にわたっていると報告している。したがって、その川由来の遺伝的特性を持つ可能性が高く 11 月下旬以降に産卵する野生魚の増加は、河川ごとの野生魚集団を維持するだけでなく、漁業資源の増加につながる可能性もある。

5-3. 地域主体の資源管理の策定

現在、シロザケの増殖事業は道総研さけます・内水面水産試験場が総括管理を行っているものの、野生魚の管理体制は確立されていない。序章で述べたとおり、野生魚を増やすためには、それぞれの地域、河川に即したきめ細やかな管理体制づくりが必要不可欠であるが、このような問題点を解決し、管理体制を確立するにあたり、「里海」づくりの手法（柳 1998）を導入することが有効であると考えられる。里海づくりにおいては、沿岸域の住民だけでなく、流域の都市や農村の住民等の幅広い参画・協働によるボトムアップ型の取組が重要であるとされている（西田 2014）。

現在、北海道の各地域でシロザケの野生魚の復元へのボトムアップ型の取り組みが行われている。札幌市内を流れる豊平川では、「カンバック・サーモン運動」によりシロザケが回帰するようになり（例えば、岡本 2000）、北見地区では、北見管内さけ・ます増殖事業協会が野生サケの調査事業を行っている（石井 2013）。また、石狩川上流域では、独立行政法人水産総合研究センターによる大規模な稚魚放流が行われており（鈴木 2010）、放流した河川ではその回帰が確認されている（有賀ら 2012）。本研究の調査地である根室地域の標津町では自然再生産による漁業資源づくりを目的として、標津漁業協同組合、標津さけ定置漁業部会、標津町、根室管内さけ・ます増殖事業協会によって「標津町サケマス自然産卵調査協議会」が発足している。地域主体の方策を実行するためには、「標津町サケマス自然産卵調査協議会」のような地域に根ざした活動も有効であると考えられる。実際、本協議会の設立にあたり、野生魚による再生産を「コストの低い増殖事業」（森田ら 2013a）と位置づけ、漁業資源と捉えたことにより、関係機関の合意形成が得られた。さらに、標津町では、サケの水族館である「標津サーモン科学館」を設立し、たとえば、忠類川における産卵行動観察会など、サケに関わる様々な教育活動を実践している。また日本で初めて河川におけるサーモンフィッシング

を可能とした「忠類川サケ・マス有効利用調査」など、帰山(1996)のいう「多目的資源」の活用を独自に行っている。このように当地域においてはシロザケを単なる漁業資源という観点だけではなく、多目的資源の認識も他地域と比べ理解が深いものと考えられる。

また、地域主体の管理体制による利点の一つに、シロザケが産卵する河川の管理体制が挙げられる。河川法の適用される河川は、国が管理する一級河川、都道府県が管理する二級河川に区分され、これら以外の河川は、市町村が管理する河川法の規定が準用される準用河川と、河川法が適用されない普通河川に区分される。なお、普通河川は河川法の適用・準用を受けないが市町村が必要と考えた時、条例などで河川範囲を独自に指定し管理している。本研究で調査を実施した河川の中では、忠類川、標津川およびその支流であるウラップ川は二級河川であるが、その他の河川は普通河川に区分されている。したがって、準用河川および普通河川に人工工作物などシロザケの遡上を妨げる障害物が存在した場合、その河川がある市町村の裁量で改修が可能となる。加えて、本研究により確認された産卵個体が集中している場所では、北米で行われているような自然石を河川に投入して産卵場所を人工的に造成することも（例えば、House and Boehne 1985; Klassen and Northcote 1988）、その河川がある市町村の裁量で可能となる。

標津町サケマス自然産卵調査協議会は、その活動の一環の中で地元漁業者が現地調査へ積極的に参加している。これにより、自然再生産による漁業資源の育成ばかりでなく、野生魚による遺伝子保全や河川環境への理解も深まっている。実際、標津川支流シュラ川のふ化場上流近辺の産卵個体密度が高いことを、調査の参加者である漁業者関係者が問題視したことにより、遡上の障害となっていたふ化場上流にある落差工にスリットを開ける工事を標津町の予算で2014年に行った。その結果、落差工の上流部でもシロザケの自然産卵魚が確認されている。さらに、標津川では、これまで売却されていた余剰親魚をウライの上流部へ放流して追跡調査を行っている（平成26年度標津町サケマス自然産卵調査協議会役員会報告資料）。

以上のことから、根室地域の河川におけるシロザケの野生魚を増加させるためには、地域主体の資源管理方針の策定も有効な手段の一つであると考えられる。シロザケの野生魚による再生産を、漁業資源さらには多目的資源として捉えるこ

とにより，単にシロザケの野生資源，遺伝資源の復活ばかりでなく，現状の河川生態系における諸問題を地域単位で解決する原動力となる可能性がある。しかしながら，これら政策の実行に当たり，公的資金の投入を伴うことから，その効果を的確に予測することが不可欠である。さらに，実行された政策についてはその評価と説明責任があるため，高度な専門的知識が必要となるが，地域単位でその効果を予測し，評価を行うことは困難である。さらに地域単位での漁業関係者のみの取り組みは，生態系全体への配慮よりもシロザケの漁業資源の造成に偏る可能性もある。したがって，これらの問題を解決するため，第三者による外部専門家組織の立ち上げ，大局的な視点から現状の評価および将来行う方策について客観的な評価を得る必要があると考えられる。

表 5-1. 標津町内におけるサケ定置網によるシロザケの水揚げ金額.

年	標津町水揚 金額(千円)	9月1～5日			11月11～15日			11月16～30日		
		金額(千円)	%	尾数	金額(千円)	%	尾数	金額(千円)	%	尾数
2004	2,940,715	71,891	2.44	95,192	17,264	0.59	38,732	14,357	0.49	42,729
2005	3,958,646	62,083	1.57	61,678	24,039	0.61	37,703	18,458	0.47	34,437
2006	3,798,016	77,713	2.05	64,240	43,541	1.15	55,284	16,655	0.44	24,076
2007	4,383,361	84,825	1.94	76,207	35,447	0.81	41,011	22,644	0.52	28,318
2008	2,830,084	43,574	1.54	36,083	101,612	3.59	79,483	36,983	1.31	33,987
2009	2,280,612	50,937	2.23	40,482	15,217	0.67	15,961	7,824	0.34	9,654
2010	2,292,345	16,384	0.71	11,773	11,177	0.49	11,555	8,201	0.36	9,768
2011	2,382,817	41,059	1.72	21,905	32,174	1.35	27,759	15,435	0.65	13,996
2012	3,421,362	36,940	1.08	33,888	19,421	0.57	18,997	8,046	0.24	7,923
2013	2,906,842	61,208	2.11	40,805	13,292	0.46	13,321	5205	0.18	5,850
平均	3,119,480	54,661	1.75	48,225	31,318	1.00	33,981	15,381	0.49	21,074

摘 要

1. 根室海峡周辺の沿岸域と河川では、シロザケとカラフトマスの中間的な外部形態を有する「サケマス」と呼ばれる個体が採集される。そこで、DNA 分析により「サケマス」が交雑個体であるかを検討した。両種の mtDNA と核 DNA の塩基配列から特定種の増幅産物が得られるようにプライマーを設計し、種特異 PCR 分析により親種を特定した。DNA 分析の結果、漁業関係者が「サケマス」と判定した 11 個体中、6 個体が交雑個体であり、5 個体はシロザケと判定された。交雑個体の複数の外部形態は両種の混合型を示した。
2. 交雑個体が出現し回帰した個体が確認された背景には、知床半島地域における人工ふ化放流事業およびダムなどの人為的な要素により、両種の産卵親魚が局所的に集中している可能性も考えられた。回帰した交雑個体がシロザケおよびカラフトマスと戻し交配する可能性もある。したがって、交雑個体「サケマス」はシロザケ遺伝子の集団構造を脅かす可能性もあることから、戻し交配であっても検出可能な手法を確立し、さらに自然河川における継続的なモニタリングの必要性がある。
3. 野外では得られない詳細な産卵行動を観察することを目的として、標津町の標津サーモン科学館の実験水槽にシロサケの産卵河川の環境を再現させ、その産卵行動、産卵回数と各産卵時の放卵数の関係を精査した。その結果、各個体の産卵回数は 3~5 回であり、1 回目の産卵では孕卵数の 36% を放卵し、4 回目以降は放卵数が 10% と大きく減少した。そのため、自然河川における発眼率、浮上率などの調査を行う際は、できる限り放卵数の多い 1~3 回目の産室のデータの適用が重要である。さらに、また、1 回目の産室の卵数と孕卵数には強い相関があったため、1 回目の産室の卵数を正確に計測できれば、その個体の孕卵数を推計できると判断された。

4. 実験水槽において、河床から湧出する水がシロザケの産卵場所選択に及ぼす影響を調べるため、河川水と温度差がある地下水を湧出した湧水区、水槽内の水を湧出した河川水区、および湧出水のない無湧出水区の3条件下で、正確な産卵場所を記録した。その結果、シロザケは湧水区と河川区においても、河床から水が湧出している地点を正確に判別して、産卵場所として選択していることが確認できた。
5. 実験水槽において、水槽投入から初回の産卵までの時間を湧水区、河川区および無湧出水区の3条件下で計測した。その結果、産卵まで要した時間は湧水区と河川区の間には有意差が認められなかったものの、河床から湧出水が無い場合、産卵床選択から産卵に至るまでの時間は、 $1,270 \pm 571$ 分であり、湧出水がある湧水区 (615 ± 383 分) や河川水区 (736 ± 517 分) に比べ、2 倍ほど長かった。そのため、標津川における後期群のシロザケは産卵場所として河床から河川水および地下水由来の湧水が湧出する場所も選択することが確認された。
6. 根室地域のシロザケの産卵状況を明らかにするため、5 水系に 28 定点を設け、その生体、死骸および産卵床の数を記録した。5 つの水系におけるシロザケの産卵個体の 90% 以上は、ふ化場から 0.5 km 以内の河床域に集中しており、忠類川ではふ化場から 4 km 離れた場所にも全産卵個体の 4.2% が見られたが、それ以外は、ほとんど確認されなかった。
7. 根室地域の各河川における産卵床内の生残率を推定するため、発眼卵の掘り起し調査を行った。第 3 章の結果をもとに産卵床内の発眼卵の生残率の推定は、各産卵床の 1 回目もしくは 2 回目の産室と推察される直上部を付けたマークし、発眼時期に掘り起し調査を行った。各河川より採集した発眼卵の生残率は、2012 年 ($44.9 \pm 43.8\%$, $n=8$ 河川) および

2013 年 ($48.3 \pm 37.7\%$, $n=5$ 河川) とともに半分程度であり、北海道内における既報の結果 (92~98%) よりも低かった。その要因として、産卵した産卵親魚の密度が高いことに加え産卵親魚の多くがふ化場魚由来である可能性が示唆された。

8. 根室地域各河川に自然再生産による資源造成の可能性を探るため、産卵可能面積の推定を行った。根室地域 5 水系 8 河川のシロザケ産卵適地面積は、約 160,000 m^2 と推定された。ただし、これらの産卵適地の中で 100 m^2 あたりの産卵床数が 1 個以下の総面積は全体の 55.6%であり、その多くは利用されていなかった。この要因として、人工ふ化放流事業による河川での親魚捕獲と沿岸での漁獲圧が高いため、野生魚の再生産が少ない状況にあると推定された。野生魚の再生産を確保するためには、河川遡上数を増加させるとともに、ふ化場近辺で高い密度で産卵する個体を分散させる方策が必要であると考えられた。
9. 根室海区は他海区と比べシロザケの沿岸における漁獲率の推定値は 97% と非常に高く、放流事業においても使用する親魚数に余裕がない状況である。そのため、野生魚による再生産を図るためばかりでなく、ふ化場魚の人工ふ化放流事業における親魚確保のためにも、現状の沿岸漁獲圧を何らかの形で緩和する方策が必要であると考えられた。さらに親魚を捕獲している河川でウライの上流へ親魚が溯上するのは、ほぼ増水時のみに限られているため、自然再生産計画を立て、必要に応じた親魚をウライの上流へ再放流することが重要である。
10. 各水系のシロザケ集団における遺伝的特性を維持することは極めて重要であるが、根室地域各河川のシロザケは、千歳川などの系統も移植されており、さらに、現在においても、根室地域の多くの河川で採卵親魚が不足していることから、河川間での移植が行われているため、定置漁業およ

び放流事業が終了する 12 月以降に産卵する後期群を除いて河川ごとの遺伝的特性が失われている可能性が示唆された。

11. 各河川由来の野生魚もしくは、現状の各河川の遡上個体をベースにして、長期間にわたり野生魚の再生産の維持を図ることにより、それぞれの河川の特性に合った野生魚集団を創出すべきである。11 月下旬に採卵した親魚の子の回帰時期（河川捕獲時期）は 9 月下旬から 12 月上旬までの広範囲の期間にわたっているため、その川由来の野生魚の可能性が高い 11 月下旬以降に産卵する自然産卵魚を増加させることは、河川ごとの多様な野生資源および遺伝資源を維持するだけでなく、漁業資源の増加につながる可能性もある。
12. 根室海区のシロザケ漁の期間は 9 月 1 日～11 月 30 日であるが、2004～2013 年までの標津町内の 9 月 1～5 日間のシロザケの水揚げ金額は年間水揚げ金額の 1.8%であり、11 月 11 日以降の水揚げ金額は年間水揚げ金額の 1.5%に過ぎない。そのため、漁業者の負担を少ない実現可能な方策として、水揚げ金額の少ない 9 月上旬および 11 月中旬以降などの期間に、河川遡上促進のための自主的漁獲規制などが考えられる。その期間の沿岸漁獲を大幅に低下させることにより、河川遡上数を増加させることが考えられた。
13. シロザケが産卵する小規模河川は市町村が管理もしくは管理可能な準用河川と一般河川が多く、こうした小河川に遡上するシロザケの産卵環境の保全と維持は、野生魚の再生産を促す可能性を秘めている。例えば、標津町が独自予算で実施している小河川の落差工の改修などは、地域行政ができる人工ふ化放流魚と野生魚が共存可能な資源保全と持続的利用に資するものと評価できる。

14. 野生魚を増やすためにはそれぞれの地域，河川に根ざした，きめ細やかな管理体制づくりが必要であると考えられる。そのためには，地域主体の資源管理方針の策定が有効であると考えられた。野生魚を漁業資源として捉えることにより，現状の河川生態系における諸問題を地域単位で解決する原動力となる可能性がある。

謝 辞

本研究を取りまとめるにあたり，懇切なるご指導とご校閲を賜った北海道大学大学院水産科学研究院海洋生物資源科学部門資源生物学分野の桜井泰憲特任教授ならび綿貫豊教授，同部門海洋生物資源保全管理学分野の工藤秀明准教授，中央水産研究所経営経済研究センターの牧野光琢博士，そして北海道大学国際本部の帰山雅秀特任教授に心から感謝申し上げます。

本研究を行う上で，数々のご協力を頂いた北海道大学大学院水産科学研究院日本学術振興会特別研究員（PD）の越野陽介博士に感謝いたします。本研究の実施にあたり，標津町サケマス自然産卵調査協議会のメンバーである標津町役場農林水産課の熊谷純郎参事，山崎忠仁係長，標津漁業協同組合の織田美登志専務，西山易男課長，標津サケ定置部会の中村憲二部会長，根室管内さけ・ます増殖事業協会の吉川正基専務，蠣崎宏参事，北海道区水産研究所さけます資源部伊茶仁さけます事業所の小野郁夫事業所長をはじめとする関係団体の職員の皆様にはサンプリングに対して多大なご協力を賜りました。また，中央水産研究所の柳本卓主任研究員には DNA 解析の解析を行っていただき，釧路市立博物館の野本和宏博士にはフィールド調査の手法をご指導いただきました。水中写真家の内山りゅう氏には，シロザケとカラフトマスの交雑の瞬間を撮影した貴重な写真の使用をご許可いただきました。日本大学生物資源科学部海洋生物資源科学科の牧口祐也助教，豊平川さけ科学館の佐藤信洋氏には産卵床調査に関してご助言を頂いた。心から感謝申し上げます。

最後になりましたが，終始研究にご協力と激励をいただいた標津サーモン科学館の西尾朋高副館長，福地久美子氏，大畠鐘子氏，大久保誠氏，村上眞澄氏，小野寺小百合氏，菊池勝祀氏をはじめとする職員の皆様に心から感謝いたします。

引用文献

- Abe, S., Kojima, H., Nancy, D. D, Nomura, T. and Urawa, S. 2003. Molecular identification of parental species in a salmonid hybrid caught in the central Bering Sea. *Fish Genetics and Breeding Science*, 33: 41-48.
- 秋庭鉄之. 1988. 鮭の文化史. 209 pp. 北海道新聞社.
- 秋庭鉄之・末武俊敏夫. 1984. 根室の鮭鱒—ふ化事業の発展—. 430 pp. 北海道さけ・ます友の会.
- Altukhov Y. P., Salmenkova E. A. and Omelchenko V. T. 2000. *Salmonid Fishes: Population Biology, Genetics and Management*. 368 pp. Blackwell Science, Oxford.
- 有賀誠・山田直佳・伊藤洋満・有賀望・宮下和士. 2012. 石狩川上流におけるサケ *Oncorhynchus keta* 自然産卵—大規模放流個体群回帰前の実態—. 旭川市博物科学館研究報告, 4: 35-46.
- 有賀望・森田健太郎・鈴木俊哉・佐藤信洋・岡本康寿・大熊一正. 2014. 大都市を流れる豊平川におけるサケ *Oncorhynchus keta* 野生個体群の存続可能性の評価. 日本水産学会誌, 80: 946-945.
- Beacham, T. D., Candy, J. R., Le, K. D. and Wetklo, M. 2009. Population structure of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) across the Pacific Rim, determined from microsatellite analysis. *Fishery Bulletin*, 107: 244-260.
- Bernatchez, L., Glémet, H., Wilson, C. C. and Danzmann, R. G. 1995. Introgression and fixation of Arctic char (*Salvelinus alpinus*) mitochondrial genome in an allopatric population of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 179-185.
- Bjornn, T. C. and Reiser, D. W. 1991. Habitat requirements of salmonids in streams. In: *Influence of forest and rangeland management on salmonid fishes and their habitats*. W. R. Meehan (Ed), pp. 83-138. *American Fisheries Society Special publication No. 19*, Maryland.

- Brown, B. 1995. *Mountain in the clouds: a search for the wild salmon*. 249 pp. University of Washington Press, Seattle.
- Dalla Valle, L., Toffolo, V., Vianello, S., Ikuo, H., Takashi, A., Belvedere, P. and Colombo, L. 2005. Genomic organization of the CYP19b genes in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum). *The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology*, 94: 49-55.
- Duker, G. J. 1977. *Nest site selection by chum salmon (Oncorhynchus keta) in a spawning channel*. 113 pp. Doctoral thesis, University of Washington, Seattle.
- Edwards, R. T. 1998. The hyporheic zone. In: *River Ecology and Management*. Springer. R. J. Naiman and R. E. Bilby (Eds), pp. 399-429. *Lessons From the Pacific Coastal Ecoregion*, New York.
- Fleming, I. A., Hindar, K., Mjølnerød, I. B., Jonsson, B., Balstad, T. and Lamberg, A. 2000. Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. *Proceedings of the Royal Society of London B*, 267: 1517-1523.
- 福島路生. 2005. ダムによる流域分断と淡水魚の多様性低下: 北海道全域での過去半世紀のデータから言えること. 日本生態学会誌, 55: 349-357.
- 福島路生・岩舘知寛・金子正美・矢吹哲夫・亀山哲. 2005. 北海道における河川・流域環境の変遷-直線化による河川環境の均質化について. 地球環境, 10: 135-144.
- Gaudemar, B. D., Bonzom, J. M. and Beall, E. 2000. Effects of courtship and relative mate size on sexual motivation in Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, 57: 502-515.
- Groot, C. and Margolis, L. 1991. *Pacific salmon life histories*. 564 pp. University of British Columbia Press, Vancouver.
- Gross, M. R. 1985. Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature*, 313: 47-48.
- Gross, M. R. 1991. Salmon breeding behavior and life history evolution in changing environments. *Ecology*, 72: 1180-1186.

- 長谷川 功・森田 健太郎・岡本 康孝・大熊 一正. 2013. 人工ふ化放流河川におけるサケの成熟年齢・サイズの野生魚—放流魚間比較. 日本水産学会誌, 79, 657-665.
- Hawke, S. P. 1978. Stranded redds of quinnat salmon in the Mathias River, South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 12: 167-171.
- Hayes, J. W. 1987. Competition for spawning space between brown (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*S. gairdneri*) in a lake inlet tributary, New Zealand. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44: 40-47.
- Helle, J. H. 1981. Significance of the stock concept in artificial propagation of salmonids in Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38: 1665-1671.
- 疋田 豊彦・横平 与三 次郎. 1964. サケとカラフトマスの人工交雑について. さけ・ますふ化場研究報告, 18: 57-65
- 北海道さけ・ますふ化場. 平成 3 年度事業成績書. 1991. 北海道さけ・ますふ化場, 札幌.
- 北海道さけ・ますふ化場. 平成 4 年度事業成績書. 1992. 北海道さけ・ますふ化場, 札幌.
- 北海道さけ・ますふ化場. 平成 5 年度事業成績書. 1993. 北海道さけ・ますふ化場, 札幌.
- House, R. A. and Boehne, P. L. 1985. Evaluation of instream enhancement structures for salmonid spawning and rearing in a coastal Oregon stream. *North American Journal of Fisheries Management*, 5: 283-295.
- Hunter, G. 1949. Occurrence of hybrid salmon in the British Columbia commercial fishery. *Fisheries Research Board of Canada, Pacific Coast Station, Progress Report*, 81: 91-92.

- Inoue, M. and Nakano, S. 1998. Effects of woody debris on the habitat of juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in northern Japanese streams. *Freshwater Biology*, 40: 1-16.
- Isaak, D. J., Thurow, R. F., Rieman, B. E. and Dunham, J. B. 2007. Chinook salmon use of spawning patches: relative roles of habitat quality, size, and connectivity. *Ecological Applications*, 17: 352-364.
- 石城謙吉. 1984. イワナの謎を追う. 216 pp. 岩波新書, 東京.
- 石黒武彦. 1998. さけ・ます増殖技術の開発. さけ・ます資源管理センターニュース, 2: 4-5.
- 石井幸造. 2013. サケ類とエコ・ラベル. サケ学大全. 帰山雅秀・永田光博・中川大介編, pp. 173-176. 北海道大学出版会, 札幌.
- 伊藤富子・中嶋美由紀・下田和孝. 2004. サケ産卵後死体(ホッチャレ)の分解. 北海道立水産孵化場研究報告, 58: 1-7.
- Jansson, H. and Öst, T. 1997. Hybridization between Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in a restored section of the River Dälalven, Sweden. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 2033-2039.
- Johnson, R. C., Gerke, R. J., Heiser, D. W., Orrell, R. F., Mathews, S. B. and Olds, J. G. 1971. Pink and chum salmon investigations, 1969: Supplementary progress report. 66 pp. *Washington Department of Fisheries, Fisheries Management and Research Division*, Olympia.
- 帰山雅秀. 1996. サケ属魚類の再生産と最適放流技術. 海洋, 28: 589-594.
- 帰山雅秀. 1998. 日本系サケ資源の現状と今後の資源管理のあり方. さけ・ます資源管理センターニュース, 1: 4-7.
- Kaeriyama, M. 1999. Hatchery programmes and stock management of salmonid populations in Japan. In: *Stock enhancement and sea ranching*. B. R. Howell, E. Moksness and T. Svasand (Eds), pp. 153-167. Fishing News Books, London.
- 帰山雅秀. 2002. 最新のサケ学. 128 pp. 成山堂書店, 東京.

- 帰山雅秀. 2005. 水辺生態系の物質輸送に果たす遡河回遊魚の役割. 日本生態学会誌, 55: 51-59.
- 帰山雅秀. 2009. サケ類は海からの贈りもの. サケ学入門. 阿部周一編, pp. 35-37. 北海道大学出版会, 札幌.
- 帰山雅秀. 2013. 野生魚のリカバリー. サケ学大全. 帰山雅秀・永田光博・中川大介編, pp. 77-82. 北海道大学出版会, 札幌.
- 加藤文男. 2002. 日本産サケ属 (*Oncorhynchus*) 魚類の形態と分布. 福井市自然博物館報告. 49: 53-77.
- 可児藤吉. 1944. 溪流棲昆虫の生態. 昆虫・上. 古川春男編, pp. 171-317. 研究社, 東京.
- Klassen, H. D. and Northcote, T. G. 1988. Use of gabion weirs to improve spawning habitat for pink salmon in a small logged watershed. *North American Journal of Fisheries Management*, 8: 36-44.
- 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.
- 小林哲夫. 1978. サケ資源の培養と発展. 増殖技術の基礎と理論, pp. 90-100. 恒星社厚生閣, 東京.
- Kobayashi, T. 1980. Salmon propagation in Japan. In: *Salmon ranching*. J. E. Thorpe (Ed), pp. 91-107. Academic Press, London.
- 小林哲夫. 1985. 回帰資源の管理. 秋サケの資源と利用. 座間宏一・高橋裕哉編, pp. 9-22. 恒星社厚生閣, 東京.
- 小林哲夫. 2009. 日本サケ・マス増殖史. 310 pp. 北海道大学出版会, 札幌.
- 小宮山英重. 2003. 知床の淡水魚. しれとこライブラリー4. 知床の魚類. 240 pp. 北海道新聞社, 斜里.
- Kondolf, G. M. and Wolman, M. G. 1993. The sizes of salmonid spawning gravels. *Water Resources Research*, 29: 2275-2285.
- Koshino, Y., Kudo, H. and Kaeriyama, M. 2013. Stable isotope evidence indicates the incorporation into Japanese catchments of marine-derived nutrients

- transported by spawning Pacific Salmon. *Freshwater Biology*, 58: 1864-1877.
- Koski, K. V. 1975. *The survival and fitness of two stocks of chum salmon (Oncorhynchus keta) from egg deposition to emergence in a controlled-stream environment at Big Beef Creek*. 212 pp. Doctoral thesis, University of Washington, Seattle.
- Mayama, H. 1985. Technical innovations in chum salmon enhancement with special reference to fry condition and timing of release. *National Oceanographic and Atmospheric Administration, National Marine Fisheries Service Technical Report*, 27: 83-86.
- 眞山紘. 1989. サケ. 日本の淡水魚. 川那部浩哉・水野信彦編, 719 pp. 山と溪谷社, 東京.
- 眞山紘. 2004. サケ・マス類の河川遡上生態と魚道. さけ・ます資源管理センターニュース, 13:1-7.
- McLean, J. E., Bentzen, P. and Quinn, T. P. 2005. Nonrandom, Size - and Timing - Biased Breeding in a Hatchery Population of Steelhead Trout. *Conservation Biology*, 19: 446-454.
- 宮腰靖之. 2014. サケマス資源の増殖保全技術の向上. 日本水産学会誌, 80: 674-676.
- Miyakoshi, Y. and Nagata, M. 2012. Recent patterns in return rate of chum salmon to different regions of Hokkaido. *North Pacific Anadromous Fish Commission Technical Report*. 8: 29-31.
- 宮腰靖之・ト部浩一・安藤大成・實吉隼人・青山智哉・坂本博幸・春日井潔・永田光博. 2011. 北海道におけるサケ自然産卵個体群の分布. 北海道水産試験場研究報告, 80: 51-64.
- Miyakoshi, Y., Urabe, H., Saneyoshi, H., Aoyama, T., Sakamoto, H., Ando, D., Kasugai, K., Takada, M. and Nagata, M. 2012. The occurrence and run timing of naturally spawning chum salmon in northern Japan. *Environmental Biology of Fishes*, 94: 197-206.

- Miyakoshi, Y., Nagata, M., Kitada, S. and Kaeriyama, M. 2013. Historical and current hatchery programs and management of chum salmon in Hokkaido, northern Japan. *Fisheries Science*, 21: 469-479.
- 森文俊・内山りゅう. 1997. 淡水魚 (山溪フィールドブックス). 287 pp. 山と溪谷社, 東京.
- Morita, K., Saito, T., Miyakoshi, Y., Fukuwaka, M. A., Nagasawa, T. and Kaeriyama, M. 2006. A review of Pacific salmon hatchery programmes on Hokkaido Island, Japan. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 1353-1363.
- 森田健太郎・平間美信・宮内康行・高橋悟・大貫努・大熊一正. 2013a. 北海道千歳川におけるサケの自然再生産効率. 日本水産学会誌, 79: 718-720.
- 森田健太郎・高橋悟・大熊一正, 永沢亨. 2013b. 人工ふ化放流河川におけるサケ野生魚の割合推定. 日本水産学会誌, 79: 206-213.
- 向井貴彦. 2001. 魚類の種分化プロセスにおける交雑と遺伝子浸透. 魚類学雑誌, 48:1-18.
- 永井愛梨・山田綾・秦玉雪・Edapalina R. R.・工藤秀明・阿部周一・帰山雅秀. 2012. ミトコンドリア DNA 分析に基づく本州日本海シロザケ *Oncorhynchus keta* 集団に及ぼす移植放流の遺伝的影響. 水産育種, 42: 33-40.
- 永田光博. 2003. サケ (シロザケ). 新 北のさかなたち. 上田吉幸・前田圭司・嶋田宏・鷹見達也編, pp. 132-137. 北海道新聞社, 札幌.
- 永田光博. 2009. サケ類増殖事業の歴史と将来展望. サケ学入門. 阿部周一編, pp. 19-34. 北海道大学出版会, 札幌.
- 永田光博・山本俊昭. 2004. サケ科魚類における「人工ふ化」の展望. サケ・マスの生態と進化. 前川光司編, pp. 213-241. 文一総合出版, 東京.
- 中村太士. 2013. 河川生態系を脅かす課題と今後の展望. 河川生態学. 中村太士編, pp. 254-256. 講談社, 東京.
- 根室管内さけ・ます増殖事業協会. 2008. 平成 20 年度事業報告書. 根室管内さけ・ます増殖事業協会, 標津.

- 根室管内さけ・ます増殖事業協会. 2009. 平成 21 年度事業報告書. 根室管内さけ・ます増殖事業協会, 標津.
- 根室管内さけ・ます増殖事業協会. 2010. 平成 22 年度事業報告書. 根室管内さけ・ます増殖事業協会, 標津.
- 根室管内さけ・ます増殖事業協会. 2011. 平成 23 年度事業報告書. 根室管内さけ・ます増殖事業協会, 標津.
- 根室管内さけ・ます増殖事業協会. 2012. 平成 24 年度事業報告書. 根室管内さけ・ます増殖事業協会, 標津.
- 根室管内さけ・ます増殖事業協会. 2013. 平成 25 年度事業報告書. 根室管内さけ・ます増殖事業協会, 標津.
- 西田隆行. 2014. 里海づくりに向けた行政の取組. 日本水産学会誌, 80: 61-62.
- 沼知健一・長洞幸夫・岩田宗彦. 1979. 北西太平洋に分布する通称「シロマス」について. 東京大学海洋研究所大土臨海研究センター報告, 5: 87-102.
- 岡本康寿. 2000. 豊平川におけるシロザケ産卵床の分布(1998, 1999 年度)—魚道の設置による分布状況の変化. 札幌市豊平川さけ科学館館報, 12: 20-31.
- Oohara, I. and Okazaki, T. 1996. Genetic relationship among three subspecies of *Oncorhynchus masou* determined by mitochondrial DNA sequence analysis. *Zoological. Science*, 13: 189-198.
- Peterson, N. P. and Quinn, T. P. 1996. Spatial and temporal variation in dissolved oxygen in natural egg pockets of chum salmon, in Kennedy Creek, Washington. *Journal of Fish Biology*, 48: 131-143.
- Philips, R. B., Pleyte, K. A. and Brown, M. R. 1992. Salmonid phylogeny inferred from ribosomal DNA restriction maps. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 2345-2353.
- Presa, P., Pardo, B. G., Martínez, P. and Bernatchez, L. 2002. Phylogeographic congruence between mtDNA and rDNA ITS markers in brown trout. *Molecular Biology and Evolution*, 19: 2161-2175.
- Roberts, B. C. and White, R. G. 1992. Effects of angler wading on survival of trout

- eggs and pre-emergent fry. *North American Journal of Fisheries Management*, 12: 450-459.
- 桜井泰憲・松田裕之. 2009. 保全と利用の両立を目指した知床世界自然遺産. 日本水産学会誌, 75: 99-101.
- 佐野誠三. 1955. 鮭の産卵に就いて (産卵環境). 北海道さけ・ますふ化場研究報告, 10: 1-6.
- 佐野誠三. 1959. 北日本産サケ属の生態と蕃殖について. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, 14: 21-90.
- 佐野誠三. 1982. サケ・マスの仲間. 148 pp. つり人社. 東京.
- 佐野誠二・長沢有晃. 1958. 十勝支流メム川に於ける鮭の天然蕃殖. さけ・ますふ化場研究報告, 12: 1-19.
- Sato, S., Kojima, H., Ando, J., Ando, H., Wilmot, R. L., Seeb, L. W., Efremov, V., LeClair, L., Buchholz, W., Jin, D., Urawa, S., Kaeriyama, M., Urano, A. and Abe, S. 2004. Genetic population structure of chum salmon in the Pacific Rim inferred from mitochondrial DNA sequence variation. *Environmental Biology of Fishes*, 69: 37-50.
- Schroder, S. L. 1973. Effects of Density on the Spawning Success of Chum Salmon (*Oncorhynchus Keta*) in an Artificial Spawning Channel. Master thesis, University of Washington, Seattle.
- Schroder, S. L. 1982. The influence of intrasexual competition on the distribution of chum salmon in an experimental stream. In: *Salmon and trout migratory behavior symposium*. E.L. Brannon and E. O. Salo (Eds), pp.f 275-285. University of Washington, Seattle.
- Schroder, S. L., Knudsen, C. M., Pearsons, T. N., Kassler, T. W., Young, S. F., Beall, E. P. and Fast, D. E. 2010. Behavior and breeding success of wild and first-generation hatchery male spring Chinook salmon spawning in an artificial stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, 139: 989-1003.
- Scott, W. B. and Crossman, E. J. 1973. *Freshwater Fishes of Canada*. 966 pp.

- Fisheries Research Board of Canada Bulletin, Ottawa.
- 標津町サケマス自然産卵調査協議会. 2014. 平成 26 年度役員会報告資料. 標津町サケマス自然産卵調査協議会, 標津.
- 標津漁業協同組合組合史編集委員会. 1988. 風雪の九十年. 357 pp. 北日本海洋センター. 札幌.
- Simon, R. C. and Noble, R. E. 1968. Hybridization in *Oncorhynchus* (Salmonidae). Viability and inheritance in artificial crosses of chum and pink salmon. *Transactions of the American Fisheries Society*, 97: 109-118.
- Soin, S. G. 1954. Pattern of development of summer chum, masu, and pink salmon. *Pacific salmon, Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem*, 1961: 42-54.
- 須藤和夫. 1985. 三面川サケ物語. 185 pp. 朔風社, 東京.
- Susuki, K., Ichimura, M., Koshino, Y., Kaeriyama, M., Takagi, Y., Adachi, S. and Kudo, H. 2014. Dorsal hump morphology in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *Journal of Morphology*, 275: 514-527.
- 鈴木栄治. 2010. 旭川でサケ稚魚 50 万尾を放流－石狩川本流サケ天然産卵資源回復試験－. *SALMON 情報*, 4:22-24.
- 鈴木俊哉. 1999. 遊楽部川におけるサケの自然産卵環境調査. さけ・ます資源管理センターニュース, 4: 1-4.
- 高橋 悟. 2013. サケの採卵時期の違いによる親魚の回帰時期と回帰年齢. *SALMON 情報*, 7: 16-18.
- Tautz, A. F. and Groot, C. 1975. Spawning behavior of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 32: 633-642.
- ト部浩一. 2013. 川の地形がサケの多様性を支えている. サケ学大全. 帰山雅秀・永田光博・中川大介編, pp. 63-65. 北海道大学出版会, 札幌.
- 柳哲雄. 1998. 沿岸海域の「里海」化. *水環境学会誌*, 21: 703.
- 矢野雅昭・矢部浩規・林田寿文. 2012. 砂州地形とシロサケの産卵環境について

て. 寒地土木研究所月報, 710: 23-27.

横川健. 2005. 三面川の鮭. 240 pp. 朝日新聞社, 東京.

Yokotani, R., Azuma, N., Kudo, H., Abe, S. and Kaeriyama, M. 2009.
Genetic differentiation between early- and late-run populations
of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) naturally spawned in the
Yurappu River inferred from mitochondrial DNA analysis. *Fish
Genetics and Breeding Science*, 39: 9-16.

横山雄哉・越野陽介・宮本幸太・工藤秀明・北田修一・帰山雅秀. 2010. 知床半
島ルシャ川におけるカラフトマス *Oncorhynchus gorbuscha* の産卵遡上動
態評価. 日本水産学会誌, 76: 383-391.