

越冬時サクラマス幼魚の生活と河川環境

真 山 紘*

Overwintering life of juvenile masu salmon in stream

Hiroshi Mayama*

動物が冬季に活動を低下させて過ごすことを越冬というが、陸生動物の中には生活活動を中止して冬眠するものも多い。魚類の中にもコイのように水温が7~8°C以下となると摂餌活動を完全に停止し、休眠状態に入るものもある。この場合、餌の有無は大きな問題とならず、池や沼のような止水環境が主要な越冬場となる。

サクラマス幼魚も、晩秋の11月ごろにはそれまで住み場としていた流れの中からものかげに潜むことが多くなる。しかし、冬季間でも少なからず餌をとり続ける(井上・石城 1968; 真山 1992)ことから、流下小動物の供給される所が越冬場として選ばれ、川の流れとの結びつきは冬季間といえども断ち切れない。

ここでは越冬期サクラマス幼魚の生活を概観し、河川環境との関連を考えてみたい。なお、文中で用いた調査データは北海道日本海側の尻別川の一支流である目名川(以下単に目名川と記す)において、1981年から1989年にかけて収集したものである。

サクラマス幼魚にとっての「越冬期」

環境要因との関連で「越冬期」を規定するとき、魚類では一般に水温の低下との関連で言われることが多い。Seelbach(1987)はいくつかの文献に基づき、水温が5°C以下に低下するときにサケ科魚類の幼魚の行動に大きな変化が生じ、その変化とは、基本的には活動が不活発となることで、ものかげに潜むようになると報告している。

サクラマス幼魚が越冬場所に住み場を移す時期を、越冬に適した条件の乏しい水域での生息密度が急激に減少する時に対応するとみなすと、目名川においては水温が7~8°Cから2~3°Cに低下する時で(真山 1992)、他のサケ科魚類で観察されたのと同様の時期だった。

また、投網により流れに出ているサクラマス幼魚の採捕を試み、ほぼとり尽くした後、河岸のものかげに潜むものを主に三角タモ網(弓網)で採集した結果から、河川水温と住み場の季節変化を推定したところ、目名川では住み場の変化は11月中と翌春の

北海道さけ・ますふ化場業績B第39号

*北海道さけ・ますふ化場調査課 (Research Division, Hokkaido Salmon Hatchery, Fisheries Agency of Japan, 2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, 062, Japan)

3月から4月にかけて生じると考えられた(図1)。11月の中旬以降の水温 5°C を切るところに、ものかげに潜む個体がみられ始め、 3.5°C 以下となると流れの中に全く出現しない地点の割合も多くなる。ところが、 3°C 前後でも未だ活動性を有しているものもいて、どちらかといえば流れのゆるやかな中流域でこの傾向が強い。12月にはいると水温 3°C 前後でも投網では全く採集されなくなり、この状態は翌春の2月まで続く。3月になると、 3.5°C 以下と水温が低いにもかかわらず、ゆるやかな流れに出て泳ぎ回るものが観察されるようになる。しかし、人影に敏感に反応して岸辺のものかげにもぐり込むため、投

網では全く採集されない。融雪増水の始まる4月には水温が 5°C 以下のことも多いが、流れのよどむ淵の中で群をなして活発に泳ぐようになる。

以上のような採集のされ方の変化とこの川の水温条件(真山 1992)からみて、サクラマス幼魚が本格的な越冬状態を呈するのは日最高水温が 5°C を超える日が皆無となる12~2月のおよそ3カ月間で、11月には越冬初期の、3月には越冬明け間近の様相が示された。冬季の活動性の低下に影響を与える要因は、基本的には水温であろうが、春季のスモルト化を前に3月ごろから活動性の高まりが観察されることから、魚の生理的条件によっても影響を受けていると考えられる。

河岸採集魚の比率(%)

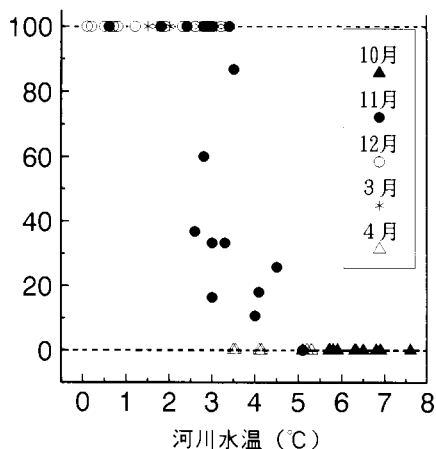


図1 越冬期前後の各採集点別の河川水温和サクラマス幼魚の住み場の関係、住み場の利用度合いは採集魚全体に占める河岸潜伏魚(タモ網採集魚)の尾数の比率で示す。(尻別川支流目名川:1981-1988年)。

越冬に適した環境

越冬時のサクラマス幼魚は、河岸のえぐられたくぼみの中の草木の根や茎の入り組んだところ、河岸の植物(ササやヤナギ)が雪の重みで水面に覆いかぶさったところ、淵の中の沈倒木や大きな石のかけなど、流れがほとんどなくしかも日が射し込まない暗いところに潜む。すなわち代謝を抑えて生活することが可能な条件のところを選択する。

また、越冬魚が高密度に潜む地点には、そこに接してゆるやかな流れの淵がある。上記のような理想的な越冬環境を持つ地点でも、流れの早い瀬に接する場合には、越冬場としてほとんど利用されていないことが経験的に知られてきた。おそらく、遊泳力の低下する越冬時の押し流されを避けるためと、最小限の遊泳場所としてこのような

空間が必要なためであろう。

サクラマス幼魚の越冬場所の水利条件はこれまでほとんど計測されたことがなかったが、河村ら（1994）は越冬場所の流速を測定し、幼魚が多数分布した環境は流速が毎秒0～6 cm以下の空間で、その周囲は熊笹や木立、あるいは倒木などの隠蔽構造物が複雑に存在する空間で、これらが流速を緩和するとともに幼魚の隠れ場を提供していたと報告している。なお、ほかのサケ・マス類で報告されている越冬場所の流速も、ゲンザケ幼魚の毎秒0～15 cm (Bustard and Narver 1975), マスノスケ幼魚の毎秒12 cm以下 (Hillman et al. 1987) と低い。

越冬時の摂食行動

サクラマス幼魚は冬季にも少なからず各種水生動物を摂食し、空胃個体の出現はきわめてまれであることが知られている (真山 1992)。目名川における摂食活動の季節変化を胃内容量の体重比からみると (図2), 河川生活初期の5-7月に活発化するものの、分布密度 (バイオマス) の増加, 高水温条件, 餌生物環境の悪化により夏から秋にかけて不活発な状態が続き, 平均水温2～3°Cの冬季にもほぼ同様の水準が維持される。しかし, 3月になると, 水温は2～3°Cと低いにもかかわらず摂食活動が活発化していることが胃内容量の増加からうかがわれた。なお, 低水温時には摂取物の消化速度 (胃からの排出速度) が低下することが知られているため (鈴木 1993), 実際には胃内容量で示されるほど摂食しているわけではなく, 夏から秋の季節に比較すれば, 越冬期の摂食活動が著しく低下していること

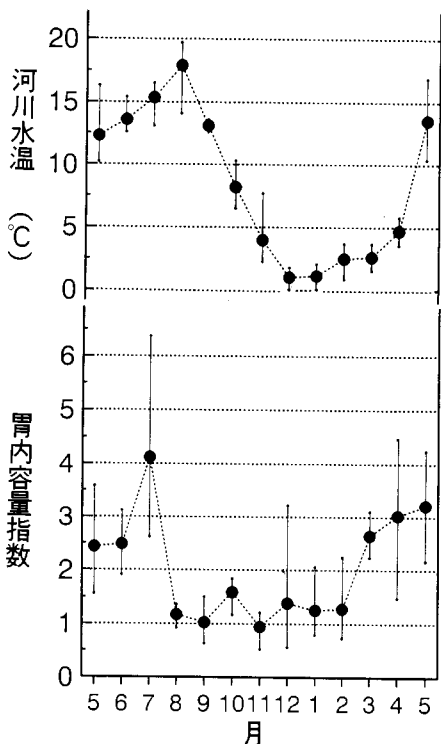


図2 尻別川支流目名川中流域に生息するサクラマス幼魚 (1980, 83, 84, 85年級) の河川生活1年目の胃内容量指数および採集時の河川水温の季節変化。平均値と変動範囲で示す。胃内容量指数 = (胃内容物重量 / 魚体重) × 100。

はいうまでもない。

冬季に餌として利用されるものは, 流れに泳ぎ出ることなく利用可能な河岸のよどみに生息する小型の無脊椎動物が主であることは, 同時に採集した流下動物には出現しない等脚類のミズムシが良く食べられていたことから類推された。この他に, 河床から直接とったと思われる底生動物や, 同じ場所で越冬中と思われる小型の魚類 (ハ

ゼ類)も混じるし、ここに流れ込む流下動物、特にユスリカの幼虫・蛹なども良く利用され、狭い空間で摂食方法を多様化させている(真山 1992)。越冬場所として利用される河岸のよどみには、冬季から春季にかけて多様な動物相が形成されている(真山 1992)ことから、このような環境の保全は、幼魚の生息域が限られるこの季節の貴重な食物供給場として意義深い。

越冬魚の生理状態

水温の低下により胃内容物の排出速度が低下することは先に述べたが、代謝機能が減退することにより消化吸収力の低下することも、カワマスにより摂取された食物のエネルギー転換率が低下することから指摘されている(Cunjak et al. 1987)。目名川で採集されたサクラマス幼魚の肥満度の季節変化から、自然界での生息魚の栄養状態をみてみると(図3)、摂食活動の活発な7月をピークとしてその後急激に低下し、10月には一時的に上昇傾向を示すものの、越冬期に入ると再び低下し12~2月に最も低い値を示し、越冬時の栄養状態の悪化がうかがわれた。3月以降の急激な上昇は、この時期の低水温条件下での活発な摂食活動の始まり(図2)とも一致した。

一方、野村ら(1988)はサクラマス幼魚の脂質含量の季節変化から栄養状態を検討し、冬季に魚体の脂質含量が2%前後まで低下すること、そして図4に示されるように、活動期(6~11月)と越冬明けの4月には、体サイズとの間に明確な正の相関が認められるにもかかわらず、越冬期には大型の数個体を除けばいずれの大きさの幼魚でも脂質

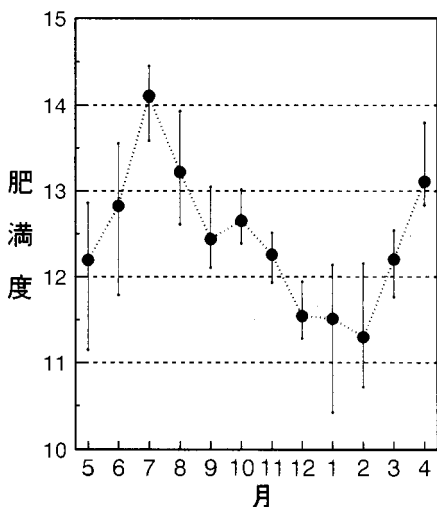


図3 尻別川支流目名川中流域に生息するサクラマス幼魚(1980,83,84,85年級)の河川生活1年目の肥満度の季節変化。平均値と変動範囲で示す。肥満度 = (体重/尾又長³) × 1000。

含量が低下し、体サイズとの相関も低下していることを明らかにした。そして、このように脂質含量の低下した幼魚は、代謝が抑えられている越冬条件下では生存可能でも、春季の水温上昇とスモルト化による生理活性の上昇時には、蓄積栄養成分の不足から死に至る危険性を持つことを指摘している。冬季に蓄積エネルギーの消費により死に至ることはカワマスで推定されていて、平均体サイズが大型なほど、そして冬季の水温が高いほど越冬期の生存率が高まる傾向をもつと考えられている(Hunt 1969)。

サケ科魚類以外の魚種では個体群の中で小型のものほど死亡率の高いことが良く知られていて(例えば Post and Evans 1989)、その要因として小型魚ほど体重当たりの代

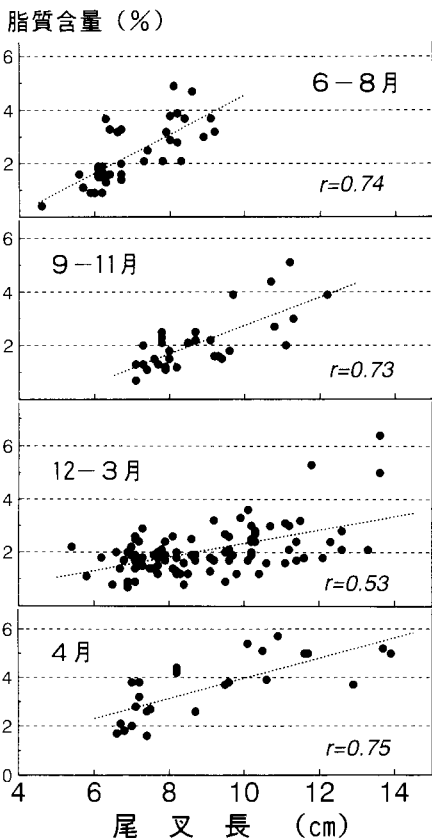


図4 尻別川支流目名川で採集した1985年級サクラマス幼魚の尾叉長と脂質含量の関係、野村ら(1988)を改図。

謝量が大きい (Paloheimo and Dickie 1966)、低水温下で蓄積エネルギーを消費しやすいと説明されている。北海道では、越冬明けと同時に融雪増水が始まり、まもなく大型のサクラマス幼魚の多くが降海移動するため、この時期の個体群の体サイズの変化を正確に把握することが困難で、サイズ依存型の死亡が生じているのかは不明であるが、越冬期のエネルギー代謝に与える

環境変化の影響を明らかにするためには検討の必要がある。

越冬時の死亡

厳しい生育環境に置かれ、栄養状態が悪化する越冬時にどれだけのサクラマス幼魚が減耗するかは、前述したように越冬明け数量の把握に多くの困難をかかえているため明らかとなっていない。飼育幼魚の秋放流魚と翌春のスマルト放流魚の回帰率の比較から大雑把に推定した結果からは、秋放流魚の春までの生存率は残留型を含め52%と算出されている (真山 1992)。放流魚と野生魚の死亡率は異なるであろうから、これは一つの目安でしかないが、この期間の死亡率の高いことを示唆している。他のサケ科魚類の幼魚でのこの間の生存率について、ギンザケで、35~74% (Bustard and Narver 1975)、28~78% (Peterson 1982)、スチールヘッドトラウトで13~90% (Seelbach 1987)、カワマスで35~73% (Hunt 1969) などの報告があるが、いずれも変動幅が大きく、越冬場所の環境によって影響を受けやすいことがうかがわれる。

Seelbach (1987) は越冬期間中のサケ科魚類幼魚の死亡に影響を与える要因として、いくつかの文献をレビューし、①低体温、②体脂肪の蓄積量の不足とその後の絶食、③被食、④出水による押し流され、⑤河床から形成される“anchor ice”や“frazil ice”による物理的ダメージ、をあげている。そして、自然環境要因の中で越冬期の減耗に影響を与えるものとして、温暖な地区では冬の洪水が、寒冷な地区では低水温と低流量が関与すると述べている。

目名川には毎年春に体重1 g前後のサクラマス幼魚が放流されている。1982年以降で放流尾数が40万尾から65万尾の範囲の年級魚について、越冬期間中の月毎の平均最低気温および平均降水量と稚魚放流由来親魚の河川回帰尾数との関係を求めてみた。有意な相関が得られたのは3月の平均最低気温との間 ($r=0.77$; $P<0.01$, 図5) だけで、他の月あるいはそれぞれの環境データの複数月の平均値との間には有意な相関が得られなかった。3月の平均最低気温との間には高い相関が得られたことについて、前述したようにこの時期にはスモルト化を前に低水温にもかかわらず活動性が高まっていると考えられたことから、水温が高いほど生理的には有利であることを示唆してい

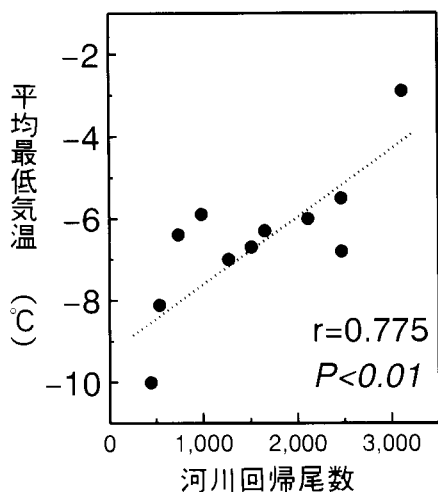


図5 サクラマス幼魚の越冬明けの3月における平均最低気温と、同じ年級魚の尻別川への回帰尾数との関係。気象データは尻別川流域にある倶知安気象台による、1982年春以降、稚魚期放流数が40~65万尾の範囲の年級のデータを用いた。

るのかもしれない。しかし、図5をみる限り、特に低温だった年と高めだった年を除く -6°C 前後の平均的な年の回帰尾数に大きな差を持つことから、これらの差には他の要因が影響を与えていると考えられる。今後、適正な越冬環境の把握のため、そして秋放流の効果を高めていくためにも、このような試みの妥当性と共に越冬期の死亡要因に関する検討が急がれる。

越冬場の現況と新たな造成のために

自然河川では越冬に適した空間が、出水などの流れの作用により形を変化させながらも数多く存在していた。しかし、これまで行われてきた河川工事、特に護岸工事において環境の保全に対する配慮を欠いたため、これらの多くが失われてきた。越冬に利用される環境は、出水時や活動のにおる夜間にも休息場や待避場としても利用される場所である。このため、近年ではこのような休息空間の不足がサクラマス資源量の増大を制限する大きな要因となっている河川も多いと考えられる。

適正な生息密度が保たれ生息環境が良ければ、ギンザケ幼魚は越冬前も含め移動によるリスクを避けると考えられている(Dolloff 1987)。活動期の住み場の周辺に適当な越冬場所が見つからない場合、幼魚はあてのない長距離移動のリスクを背負い、結局は不適な環境で越冬せざるを得なくなることも多いと想定される。

また、サクラマス幼魚の越冬している空間は他の魚類にも利用されていて、目名川において冬季の調査で同時に混獲された魚種として、ドジョウ、フクドジョウ、ウキ

ゴリ、ウグイ幼魚が多く出現したほか、アメマス、ヨシノボリ、ハナカジカ幼魚、カワヤツメ幼生も出現した。また、甲殻類のスジエビも多数採捕された。したがって、良好な越冬環境を保全・造成することは、多様な水生動物の生産量を維持増加させることにもつながる。

厳冬期から越冬明けにかけて生理的に厳しい状態におかれるサクラマス幼魚は、わずかの環境改善の努力によっても生存率を高める可能性が、これまで紹介してきた越冬期幼魚の調査結果から予測される。ここで失われてきた越冬環境を再生させようとするときの留意点を考えてみたい。

越冬環境を人為的に造成する場合、身を隠すもの(カバーと総称される)を配置する必要がある。そしてここに接するゆるやかな流れと深みを備えた遊泳空間も不可欠である。カバーとして使用するものの有効な形態や配置、そしてその利用の実態について、サクラマスではこれまでほとんど検討されていない。しかし、単に河川環境の改善のためにとどまらず、スモルト生産のための池中飼育においても冬季間の生理状態に合わせた飼育技術を確立するためにも重要な検討課題である。

欧米では従来から自然繁殖により淡水魚、特にサケ科魚類の資源維持を図ってきたため、河川環境改善のための多様な工法が試みられている(例えば Adams and Whyte 1990)。わが国においても近年になって河川管理者サイドが「多自然・近自然工法」での川づくりに取り組み始めている。この動き自体、生物サイドからみて好ましい方向であるが、北海道の河川でのこれまでの「改

善」例をみたかぎりでは、寒冷地で欠かすことのできない越冬環境への配慮が欠けていることが多い。

生物サイドでも越冬期サクラマスに関する知見は最近になってやっと明らかにされ始めたばかりである。ここ数年来、わが国でも潜伏魚の採捕効率の良い電気漁具(エレクトリックショッカー)を用いた調査が始められるなど、調査精度が格段と向上してきたことから、今後数多くの成果が得られるものと期待される。

引用文献

- Adams, M. A., and I. W. Whyte. 1990. Fish habitat enhancement: a manual for freshwater, estuarine, and marine habitats. Dep. Fish. Oce. Canada, DFO 4474. 330p.
- Bustard, D. R., and D. W. Narver. 1975a. Aspects of the winter ecology of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*). J. Fish. Res. Bd. Canada, 32: 667-680.
- Cunjak, R. A., R. A. Curry, and G. Power. 1987. Seasonal energy budget of brook trout in streams: implications of a possible deficit in early winter. Trans. Amer. Fish. Soc., 116: 817-828.
- Dolloff, C. A. 1987. Seasonal population characteristics and habitat use by juvenile coho salmon in a small southeast Alaska stream. Trans. Amer. Fish. Soc., 116: 829-838.
- Hillman, T. W., J. S. Griffith, and W. S.

- Platts. 1987. Summer and winter habitat selection by juvenile chinook salmon in a highly sedimented Idaho stream. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 116 : 185-195.
- Hunt, R. L. 1969. Overwinter survival of wild fingerling brook trout in Lawrence Creek, Wisconsin. *J. Fish. Res. Bd. Canada*. 26 : 1473-1483.
- 井上 聡・石城謙吉. 1968. 冬期の河川におけるヤマメの生態. *陸水誌*, 29 : 27-36.
- 河村 博・村上 豊・鷹見達也・小林美樹・工藤博則・長江真樹・山内皓平. 1994. 秋放流したサクラマス幼魚の河川生活様式. *魚と水*, (31) : 205-211.
- 真山 紘. 1992. サクラマス *Oncorhynchus masou*(Brevoort)の淡水域の生活および資源培養に関する研究. *さけ・ますふ研報*, (46) : 1-156.
- 野村哲一・真山 紘・大熊一正. 1988. サクラマス(*Oncorhynchus masou*)の生理学的研究-II 淡水生活期におけるサクラマスの脂質含量の変化. *さけ・ますふ研報*, (38) : 49-58.
- Paloheimo, J. E., and L. M. Dickie. 1966. Food and growth of fishes. II. Effects of food and temperature on the relation between metabolism and body weight. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 23 : 869-908.
- Peterson, N. P. 1982. Population characteristics of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) overwintering in riverine ponds. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39 : 1303-1307.
- Post, J. R., and D. O. Evans. 1968. Size-dependent overwintering mortality of young-of-the-year yellow perch (*Perca flavescens*): laboratory, in situ enclosure, and field experiments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46 : 1958-1968.
- Seelbach, P. W. 1987. Effect of winter severity on steelhead smolt yield in Michigan: an example of the importance of environmental factors in determining smolt yield. *Amer. Fish. Soc. Symposium*, 1 : 441-450.
- 鈴木俊哉. 1993. 総説 サケ科魚類の消化速度. *さけ・ますふ研報*, (47) : 101-107.