

中禅寺湖流入河川におけるサケ科魚類3種の産卵生態

若林 輝^{1,5}・中村智幸²・久保田仁志³・丸山 隆⁴

¹ 〒108-8477 東京都港区港南4-5-7 東京水産大学資源育成学科

² 〒386-0031 長野県上田市小牧1088 独立行政法人水産総合研究センター中央水産研究所内水面利用部

³ 〒324-0404 栃木県那須郡湯津上村佐良土2599 栃木県水産試験場

⁴ 〒108-8477 東京都港区港南4-5-7 東京水産大学海洋環境学科

⁵ 現住所：〒105-0004 東京都港区新橋6-14-5 株式会社地球丸

(2002年5月30日受付；2002年9月3日改訂；2002年9月13日受理)

キーワード：ホンマス，ブラウントラウト，イワナ，産卵生態，共存機構

魚類学雑誌
Japanese Journal of
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2002

Teru Wakabayashi, Tomoyuki Nakamura*, Hitoshi Kubota and Takashi Maruyama. 2002. Comparison of spawning ecology of three salmonids in the inlet streams of Lake Chuzenji, central Japan. *Japan. J. Ichthyol.*, 49(2): 133-141.

Abstract Microhabitats of spawning sites of the three salmonids (honmasu salmon *Oncorhynchus masou*, which was a probably hybrid of masu salmon *O. m. masou*, red-spotted masu salmon *O. m. ishikawai* and biwa salmon *O. m. subsp.*, brown trout *Salmo trutta* and Japanese charr *Salvelinus leucomaenis*) were investigated from mid September to early December in 1995 and from mid September to late November in 1996 in four rivers (Toyamasawa, Yanagisawa, Yokokawa and Kannonsui rivers), which discharge into Lake Chuzenji, central Japan. Spawning behaviors of honmasu salmon, brown trout and Japanese charr were observed from mid September to late October in all rivers, from late October to early December in all rivers and from late October to early December in the Toyamasawa River, respectively. Spawning redds of honmasu salmon and brown trout were observed in a wide range of reaches in the three rivers, while those of Japanese charr were restricted in the upper reach of the Toyamasawa River. Honmasu salmon spawned in deeper sites with larger sized substrates than do brown trout. Japanese charr spawned in sites with slow current velocities. Redd superimpositions were observed in all species and brown trout and Japanese charr frequently superimposed on the redds of honmasu salmon. The results suggest that the competition between honmasu salmon and brown trout-Japanese charr for spawning sites is reduced by their different spawning periods, but redd superimpositions by brown trout and Japanese charr decrease the breeding success of honmasu salmon.

*Corresponding author: Tomoyuki Nakamura, Freshwater Fisheries and Environment Division, National Research Institute of Fisheries Science, Fishery Research Agency, 1088, Komaki, Ueda, Nagano 386-0031, Japan (e-mail: ntomo@fra.affrc.go.jp)

日本の河川や湖沼では，過去数十年間にわたって水産資源の増殖を目的としてサケ科魚類の放流がさかんに行われてきた（立川・本荘，1976；大島，1994）．放流種苗として，その水域に元々生息していた種のほかに，国内の他の水系の在来種や，国外から持ち込まれた外来種もしば

しば利用されてきた．このような，外来種や他の水系から移殖されたサケ科魚類が自然繁殖や生息に成功した水域では，在来種のみ水域では見られないような複雑な群集組成がみられる（丸山，1981；Nakano，1995；中野・谷口，1996）．

サケ科魚類の中で国外からの移入の歴史が最も

古いのはニジマス *Oncorhynchus mykiss* である。本種は北海道や本州の一部で定着しているが（加藤, 1985; 北野ほか, 1993; 加藤, 2000; Taniguchi et al., 2000; Fausch et al., 2001), 多くの水域では定着に成功しなかった（川那部, 1980）。しかし, ニジマスが定着した水域では, 本種による在来種の産卵床への重複産卵により, オシヨロコマ *Salvelinus malma* やアメマス *S. leucomaenis leucomaenis* の繁殖成功度が低下している可能性が指摘されている（Taniguchi et al., 2000）。また, ニジマス以外では, 近年ブラントラウトが北海道で生息域を拡大しつつあり, 在来種への影響が懸念されている（鷹見・青山, 1999; 鷹見ほか, 2002）。一方, 北アメリカ大陸などでは, 非在来のサケ科魚類の移殖による在来のサケ科魚類の生息域の縮小や生息数の減少が起きている（中野・谷口, 1996）。例えばアメリカの河川では, カワマスの生息域にブラントラウトとニジマスが移殖され, 15年後にはサケ科魚類の現存量の約93%がブラントラウトに, 約5%がニジマスに変化した（Waters, 1999）。また, 北アメリカ東部のカワマスの生息域の多くでは, ブラントラウトの移殖によりカワマスの生息数の減少が起きている（Krueger and May, 1991）。

本州中部に位置する中禅寺湖には, かつて魚類は生息していなかった。しかし, 現在ではサケ科魚類として, イワナ *Salvelinus leucomaenis*, カワマス *S. fontinalis*, レイクトラウト *S. namaycush*, ブラントラウト *Salmo trutta*, ニジマス, ホンマス *Oncorhynchus masou*（サクラマス *O. m. masou*, サツキマス *O. m. ishikawai*, ビワマス *O. m. subsp.* の交雑種であると考えられる), ヒメマス（ベニザケ *O. nerka* の湖沼型）が生息している。これらはすべて国内外の他の水域から移殖されたものである（奥本ほか, 1989）。いずれの種も遊漁対象として重視され, その多くが地元の中禅寺湖漁業協同組合によって養殖され, 湖に放流されている。また, イワナ, カワマス, ブラントラウト, ニジマス, ホンマスは, 流入河川に遡上して自然産卵しており, レイクトラウトについては産卵は確認されていないが, 若齢個体が捕獲されることから, 湖底で自然産卵していると考えられる。このように, 国内外からの多数のサケ科移入種が繁殖に成功している例は日本では珍しい。

本研究は, 日本におけるサケ科在来種と移入種の相互関係を明らかにする一環として, 中禅寺湖流入河川において, ホンマス, ブラントラウト, イワナの産卵期と産卵床の立地条件を調査し, 産

卵における3種の共存機構と競争関係を明らかにすることを目的に行った。

調査場所と方法

調査場所 中禅寺湖は本州中部の栃木県西部に位置する（Fig. 1）。本湖は隣接する男体山から噴出した溶岩による堰止湖で, 湖面の標高は1269 m, 面積は11.5 km²である。湖へは北岸より地獄沢, 西岸より外山沢, 柳沢, 千手清水, 横川, 観音水が流入しており, 東岸から華巖の滝を経て大谷川が流出している。元来, 中禅寺湖には魚類は生息していなかったが, 明治6年（1873年）にイワナが放流されたのを始めとして, 国内外より多くの魚種が放流され, 現在では前述のサケ科7種を含む7科15種が生息している（北村章二氏, 私信）。ホンマスとイワナは日本在来種であるが, ブラントラウトはヨーロッパおよび西アジア原産で, 日本には明治から昭和の初めにかけて, カワマスやニジマスの卵に混入して北アメリカ大陸から持ち込まれたといわれている（丸山ほか, 1987; 長澤, 1991）。中禅寺湖への3種の移殖の年代は, イワナでは前述のように明治6年（1873年）であり, ホンマスはビワマス, サクラマスとしてそれぞれ明治15年（1882年）と明治17年（1884年）に放流されている。ブラントラウトについては, 中禅寺湖漁協による放流が昭和51年（1976年）に始められているが, それ以前の昭和初期に遊漁団体による放流があったと考えられている（北村章二氏, 私信）。

流入河川のうち, 調査は外山沢, 柳沢, 横川, 観音水で行った。外山沢は流程が約5 km, 流れ幅が平均約4.5 mの河川である。ミズナラ, ハルニ

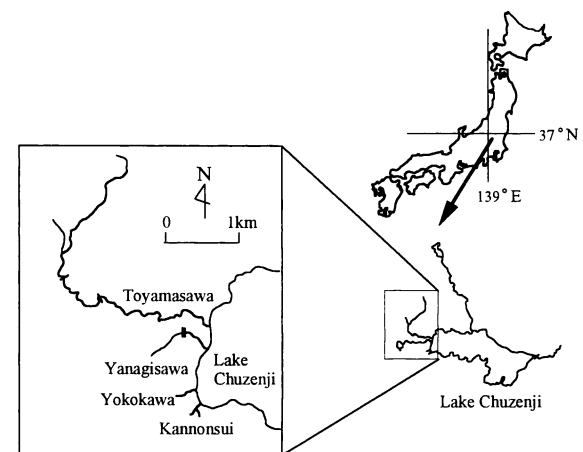


Fig. 1. Location of the study area.

レ、ドロノキ等の広葉樹や、カラムツ等の針葉樹の中を蛇行して流れ、屈曲部の内側には河原が形成されている。

柳沢は中禅寺湖の西部に位置する西ノ湖から流出する、流程約3 km、平均流れ幅約7.5 mの河川である。この沢には中禅寺湖への河口から上流約350 mの地点に砂防堰堤があり、湖からの魚類の遡上はここで止められる。堰堤の下流には、兩岸に河原が広がっており、河原の外側に林がある。

横川と観音水は、ともに流程約0.5 km、流れ幅約3.0 mの小河川で、広葉・針葉樹林帯を流れている。横川と観音水については全流程を対象に調査を行い、柳沢については前述の砂防堰堤までの間で調査を行った。外山沢については、湖から約3 kmの地点で分岐するツメタ沢を除く遡上可能水域全域で調査を行った。

産卵親魚・産卵床の分布 調査は1995年と1996年に行った。1995年は9月15日から11月30日にかけて外山沢、柳沢、横川、観音水において、1996年は9月12日から11月20日にかけて外山沢において、産卵親魚と産卵床の観察調査をほぼ毎日行った。調査にあたっては、双眼鏡と偏光グラスを用い、調査区間を川岸から観察した。産卵床造成中の個体を発見した場合にはこれを産卵親魚とし、目視により種、全長を確認し、発見日、位置とともに記録した。すでに完成していたものの産卵親魚が観察されなかった産卵床については種不明として記録した。調査に先立って湖の河口部から上流に向かって20 mおきにランドマークを付けた。産卵床造成中の個体や産卵床が観察された位置については、最寄りのランドマークからの距離を1 m間隔で記録した。なお、魚の全長については、調査初期には観察された個体の頭部先端と尾部先端の位置を川底の石等の位置で確認し、その間隔を計測して求めた。このようにして求めた体長と目視体長がほぼ同じになってからは目視体長のみを記録した。観察個体を採捕して計測するなどの方法によって誤差を修正する作業は行わなかった。

産卵床の立地条件 1996年9月12日から11月20日にかけて外山沢において、産卵床が造成された場所の河床型、水深、流速、底質を調査した。調査は産卵行動終了後、当日か1~2日以内に行った。河床型については、河床を早瀬、平瀬、淵に分け、それらをさらに前部、中央部、後部の3カ所に類別して記録した。水深は産卵床の中央の地点を計測した (Fig. 2)。流速については、産卵床中

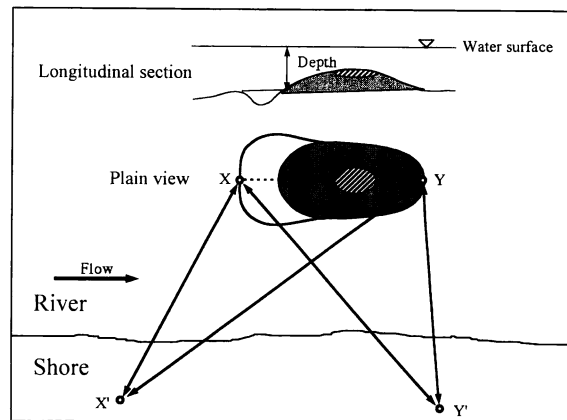


Fig. 2. Diagrams of a spawning redd of the three salmonids (honmasu salmon, brown trout and Japanese charr).

央部の表層と、実際に魚が定位する地点として川底から約5 cm上方をCR-7型回転式小型流速計 (Tanida et al., 1985) で計測した。底質については、産卵床の最浅部 (Fig. 2の斜線部分) のものを一部採集し、採集した礫の中から径の大きなものを10個選び、その最大径の平均値を求めた。

産卵床の重複 1996年9月12日から11月20日にかけて外山沢において、先に造成された産卵床に後から別のペアが産卵する産卵床の重複状況を調査した。調査にあたっては、産卵床の上流端 (X) と下流端 (Y) を産卵床の基点として、その点を結ぶ線XYに基づいて産卵床の平面図をスケッチした (Fig. 2)。さらに基点X、Yに対応する点X'、Y'を近くの川岸に設け、XX'、XY'、YX'、YY'の距離を計測することにより、産卵床の位置を調査期間中常時確認できるようにした。そして、すでに造成された産卵床に造成時とは異なる形状の変化が観察された場合に、それぞれの地点の距離を計測し、造成時と距離が異なっていた場合に産卵床の重複が起きたものとした。

結 果

産卵親魚の観察時期・体サイズ 1995年と1996年に外山沢では、親魚としてホンマス、ブラウントラウト、イワナが、柳沢ではホンマスとブラウントラウトが、横川ではホンマスのみが、観音水ではホンマスとブラウントラウトがそれぞれ観察された。いずれの河川でもホンマスは9月中旬から11月初旬にかけて、ブラウントラウトは10月中旬から調査終了時にかけて、イワナは10月中旬から

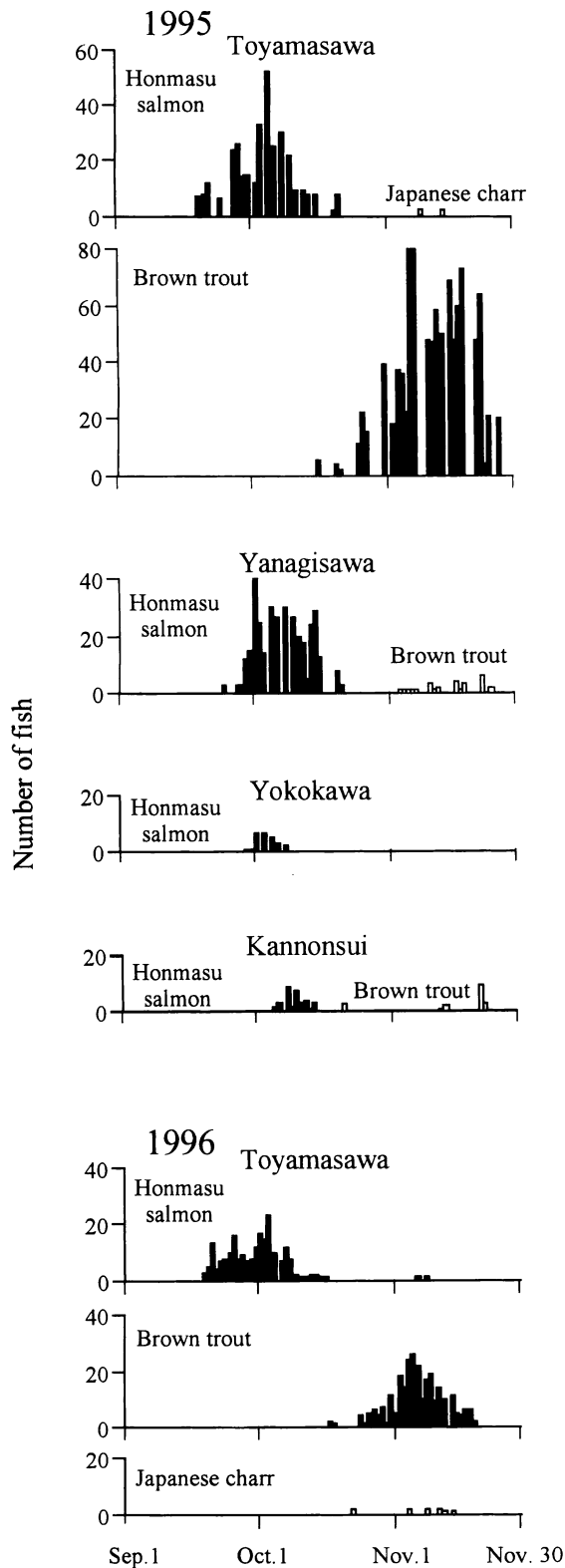


Fig. 3. Seasonal changes in the number of matured fish of the three salmonids (honmasu salmon, brown trout and Japanese charr) observed in the Toyamasawa, Yanagisawa, Yokokawa and Kannonsui rivers in 1995 and 1996, respectively.

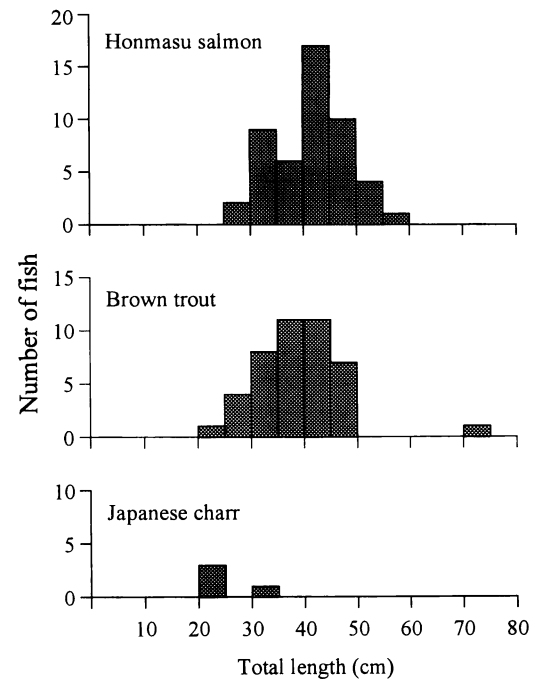


Fig. 4. Total length distributions of matured fish of the three salmonid females (honmasu salmon, brown trout and Japanese charr) observed in the Toyamasawa River in 1996.

11月中旬にかけてそれぞれ観察された (Fig. 3). 1995年と1996年の2カ年を通して、11月初旬に観察されたホンマス親魚は1個体のみであり、ホンマスとブラウントラウト・イワナの親魚の観察時期はほとんど重ならなかった。

1996年に外山沢で観察された雌親魚の全長の範囲は、ホンマスでは27–55 cm (平均値±標準偏差 = 40.0±6.9 cm, $n=49$), ブラウントラウトでは20–70 cm (37.2±8.2 cm, $n=43$), イワナでは20–33 cm (23.3±6.5 cm, $n=4$)であった (Fig. 4). 目視体長に3種間で有意差がみとめられた (Kruskal-Wallisの検定, $df=2$, $H=12.88$, $P<0.01$). ホンマスとブラウントラウトでは有意差はみとめられなかったが (Tukey-Kramerの多重比較, $P>0.05$), イワナは他の2種に比べて有意に小さかった (ホンマスとイワナ, $P<0.01$; ブラウントラウトとイワナ, $P<0.05$).

産卵床数・産卵床の流程分布 1995年に全調査河川で観察された産卵床数は、ホンマスでは132個、ブラウントラウトでは94個、イワナでは2個であり、種不明のものが228個であった (Table 1). 1996年の外山沢では、ホンマス52個、ブラウントラウト52個、イワナ4個、種不明43個の産卵

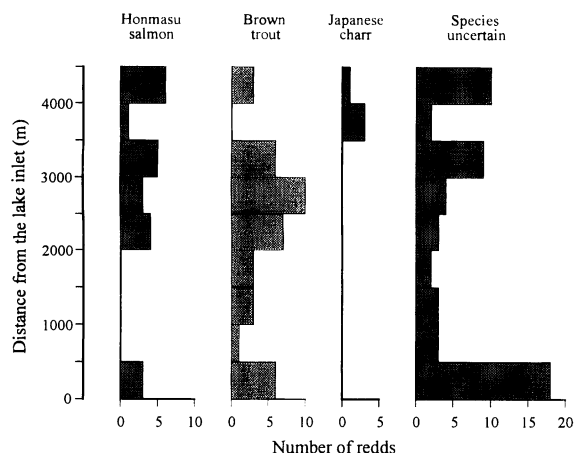


Fig. 5. Distributions of spawning redds of the three salmonids (honmasu salmon, brown trout and Japanese charr) in the Toyamasawa River in 1996.

床が観察された。外山沢では3種ともに産卵床が確認されたが、他の3つの沢（柳沢、横川、観音水）ではイワナのは観察されなかった。ホンマスとブラウントラウトについてみると、外山沢では両年ともに種間で産卵床の割合に有意差はみとめられなかったが（Fisherの正確確率検定, $P > 0.05$ ）、その他の沢ではホンマスの産卵床の割合が有意に高かった（柳沢, $P < 0.0001$; 横川, $P < 0.05$; 観音水, $P < 0.05$ ）。

1996年の外山沢における、産卵親魚が確認された産卵床の河口からの距離については（Fig. 5）、平均値に3種間で有意差がみとめられ（Kruskal-Wallisの検定, $df=2, H=11.07, P < 0.01$ ）、ホンマスとイワナの産卵床はブラウントラウトに比べて有意に上流に分布していた（Tukey-Kramerの多重比較, ホンマスとブラウントラウト, $P < 0.01$; イワナとブラウントラウト, $P < 0.05$ ）。

産卵床の立地環境 1996年の外山沢では、ホンマスとブラウントラウトは平瀬の中央部と淵尻に

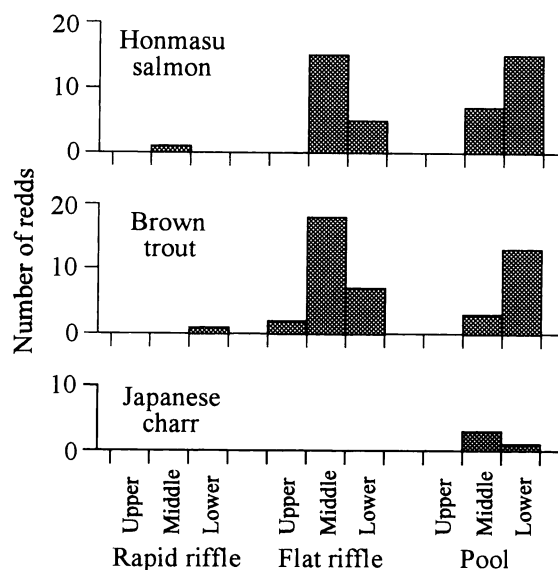


Fig. 6. River bed type of spawning redds of the three salmonids (honmasu salmon, brown trout and Japanese charr) in the Toyamasawa River in 1996.

産卵床を造成することが多く、イワナの産卵床は淵に限られていた（Fig. 6）。また、いずれの種も早瀬に産卵床を造成することはまれであった。

産卵床の水深については、平均値に種間で有意差がみとめられ（Table 2, Kruskal-Wallisの検定, $df=2, H=7.91, P < 0.05$ ）、ブラウントラウトに比べてホンマスの産卵床における水深のほうが有意に大きかった（Tukey-Kramerの多重比較, $P < 0.05$ ）。

川底から5 cm上方の流速についても種間で有意差がみとめられ（Table 2, Kruskal-Wallisの検定, $df=2, H=7.54, P < 0.05$ ）、他の2種に比べてイワナの産卵床における流速のほうが有意に小さかった（Tukey-Kramerの多重比較, ホンマスとイワナ, ブラウントラウトとイワナ, いずれも $P < 0.05$ ）。

表層の流速については種間で有意差はみとめられなかった（Table 2, Kruskal-Wallisの検定, $df=2,$

Table 1. Number of spawning redds observed in the study rivers in 1995 and 1996

Year	River	Honmasu salmon	Brown trout	Japanese charr	Species uncertain
1995	Toyamasawa	69	86	2	127
	Yanagisawa	46	6	0	69
	Yokokawa	6	0	0	3
	Kannonsui	11	2	0	29
1996	Toyamasawa	52	52	4	43

$H=5.52, P>0.05$).

底質については、種間で有意差がみとめられ (Table 2, Kruskal-Wallisの検定, $df=2, H=7.70, P<0.05$), ブラウントラウトに比べてホンマスの産卵床における礫の大きさのほうが有意に大きかった (Tukey-Kramerの多重比較, $P<0.05$).

雌親魚の全長と産卵床の立地条件との関係を見ると (Table 3), ホンマスでは底質との間に、ブラウントラウトでは水深および底質との間にそれぞれ有意な正の相関がみとめられ、ホンマス、ブラウントラウトともに体サイズが大きい個体ほど粗い底質の場所で産卵し、ブラウントラウトでは水

深の大きい場所で大型個体が産卵する傾向がみとめられた。全長と底質との単回帰式をホンマスとブラウントラウトとの間で比較すると、式の傾きに種間で有意差はみとめられなかったが (ANCOVA, $df=1,69, F=0.148, P>0.05$), 切片には有意差がみとめられ ($df=1,70, F=4.02, P<0.05$), ブラウントラウトに比べてホンマスのほうが粗い底質の場所で産卵することが明らかになった。

産卵床の重複 1996年の外山沢において、先に造成された産卵床に同種あるいは他種の産卵床が重複して造成された割合は、ホンマスでは48.0% (52個中25個), ブラウントラウトでは23.1% (52

Table 2. Water depth, focal point velocity, surface velocity and substrate size of spawning redds of the three salmonids (honmasu salmon, brown trout and Japanese charr) in the Toyamasawa River in 1996

Variable	Species	<i>n</i>	Mean±SD	Range
Water depth (cm)	Honmasu salmon	42	28.4±7.3	13–40
	Brown trout	42	19.5±5.4	11–37
	Japanese charr	4	17.3±4.4	13–22
Focal point velocity (cm/s)	Honmasu salmon	40	38.6±14.4	12.4–68.3
	Brown trout	41	41.7±13.3	21.9–77.6
	Japanese charr	3	16.1±6.8	8.3–20.8
Surface velocity (cm/s)	Honmasu salmon	40	48.0±18.6	17.3–120.5
	Brown trout	41	50.0±20.2	20.9–114.1
	Japanese charr	3	27.0±5.0	21.7–31.5
Substrate size (mm)	Honmasu salmon	35	43.0±13.2	21.2–74.5
	Brown trout	44	35.8±10.2	18.7–65.1
	Japanese charr	3	32.6±8.0	23.8–39.3

Table 3. Results of simple regression analysis between total body length (mm) of each species and each variable of spawning redds

Variable	Species	<i>n</i>	Regression coefficient	Constant	r^2	<i>F</i>	<i>P</i>
Water depth (cm)	Honmasu salmon	41	0.381	7.228	0.063	2.608	ns*
	Brown trout	39	0.485	1.815	0.281	14.468	<0.001
	Japanese charr	4	0.436	7.615	0.244	0.645	ns
Focal point velocity (cm/s)	Honmasu salmon	39	0.816	9.884	0.081	3.251	ns
	Brown trout	36	-0.033	40.534	0.000	0.007	ns
	Japanese charr	4	0.179	12.077	0.026	0.053	ns
Surface velocity (cm/s)	Honmasu salmon	38	0.387	33.126	0.015	0.545	ns
	Brown trout	36	0.192	41.497	0.005	0.178	ns
	Japanese charr	4	0.897	8.385	0.845	10.937	ns
Substrate size (mm)	Honmasu salmon	34	0.886	7.417	0.219	8.972	<0.01
	Brown trout	39	0.761	7.417	0.369	21.664	<0.0001
	Japanese charr	3	0.731	14.885	0.499	0.994	ns

* ns: $P>0.05$.

Table 4. Number (%) of superimposed redds by the same or other species in Toyamasawa River in 1996

Species spawned	No. of redds	No. (%) of superimposed redds	Species superimposing			
			Honmasu salmon	Brown trout	Japanese charr	Uncertain
Honmasu salmon	52	25 (48.1)	4	14	2	5
Brown trout	52	12 (23.1)	0	7	3	2
Japanese charr	4	0 (0)	0	0	0	0
Uncertain	43	5 (11.7)	2	3	0	0

個中12個), イワナでは0% (4個中0個)であった (Table 4). 観察例の少ないイワナを除いて, ホンマスとブラウントラウトの間で, 重複して産卵された産卵床の割合を比べてみると有意差がみとめられ (Fisherの正確確率検定, $P < 0.05$), ホンマスの産卵床が同種あるいは他種に重複して産卵される割合が高かった. 重複産卵した種が確認された産卵床についてみると, ホンマスでは同種と他の2種に, ブラウントラウトでは同種とイワナにそれぞれ重複して産卵されていた.

考 察

産卵期・産卵床の立地条件

北海道の河川では, ホンマスの原種であるサクラマスは9月中旬から下旬にかけて, 平均水深7.7 cm, 平均流速毎秒41.3 cm, 平均最大礫径83 mmの瀬で産卵していた (柳井ほか, 1996). また, 北海道の他の河川では, 平均流速50–90 cm, 平均礫径50–80 mmの淵尻や平瀬で産卵していた (柳井ほか, 1994). これらの研究と中禅寺湖流入河川における結果を比較すると, 水深は中禅寺湖流入河川のほうが大きい, 産卵期, 流速, 底質は北海道の河川と類似していた.

ブラウントラウトについてみると, イギリスの河川では秋に流速22–38 cmの瀬で産卵していた (Ottaway et al., 1981). また, ニューゼーランドの河川では, 秋に平均水深31.7 cm, 平均流速39.4 cm, 平均礫径14.0 mmの瀬で産卵し (Shirvell and Dungey, 1983). アメリカの河川では11月中旬をピークに, 水深20–41 cm, 流速23–57 cm, 平均礫径12.7–32.0 mmの瀬で産卵していた (Beard and Carline, 1991). これらは中禅寺湖流入河川における結果と類似しており, 本種は日本においても原産地や海外での移殖地とほぼ同様の時期や場所で産卵すると考えられる.

イワナについてみると, 本種は本州中部では10–11月にかけて, 水深8–47 cm, 流速0–29.7 cm,

平均礫径12–24 mmの, 淵・瀬の岩や倒木の側や淵尻で産卵しており, (丸山, 1981; 中村, 1999), 中禅寺湖流入河川の結果はこれらの結果と類似していた.

同所的に生息するブラウントラウトとカワマスとを比べると, 産卵床の流速はカワマスにおいて小さく, この原因としてカワマスのほうが雌親魚の体長が小さいことが挙げられている (Witzel and MacCrimon, 1983). 本研究では, イワナの定位点の流速はホンマスやブラウントラウトに比べて小さかった. 中禅寺湖流入河川では, イワナの雌親魚の体長が他の2種よりも小さいことから, 体サイズの小さいことが産卵場所の流速の小さいことに影響していたのかもしれない. しかし, サケ科魚類の産卵床の流速の最低値は, ベニザケを除いて一般にサケ属 *Oncorhynchus* で大きく, イワナ属 *Salvelinus* で小さい (丸山, 1981). 同所的に生息するイワナとヤマメ (サクラマスの河川型) では, イワナのほうが流速の小さい場所で産卵する (丸山, 1981; 中村, 1999). 今回見られたイワナとホンマス・ブラウントラウトとの間での産卵床における流速の違いの原因を明らかにするためには, 同じ体サイズ間で流速を比較する必要があるが, 本研究ではイワナの体サイズが小さいため, 検証することはできなかった. ただし, 前述のようにイワナは流速の小さい場所で産卵する性質があることから, 今回の現象が体サイズとは無関係に流速の小さい場所を選択して産卵するという種としてのイワナの特性による可能性は高いと思われる.

一方, ホンマスではブラウントラウトに比べて, 産卵床の底質が粗かった. カナダの河川では, カワマスに比べてブラウントラウトのほうが底質の粗い場所で産卵する (Witzel and MacCrimon, 1983). また, ノルウェーの河川では, 大西洋サケ *Salmo salar* はブラウントラウトよりも底質の粗い場所で産卵する (Heggberger et al., 1988). これらの研究では, 雌親魚の体サイズが大きい種のほうが

底質の粗い場所で産卵することを挙げ、底質の種間差は雌親魚の体サイズの差に起因するとしている。本研究では、ホンマスとブラウントラウトについて、雌親魚の体サイズと底質の粗さとの間に正の相関がみとめられた。すなわち、大きな個体ほど粗い底質の場所で産卵した。また、両種の全長の平均値に種間で有意差がみとめられず、同じ全長であってもブラウントラウトよりも底質が粗い場所で産卵することが示された。これらのことから、ホンマスとブラウントラウトの産卵床の底質の違いは他のサケ科種間で見られたような雌親魚の体サイズの違いではなく、種の特性によると考えられる。

産卵床の重複

ノルウェーの河川で同所的に産卵する大西洋サケとブラウントラウトを比べると、産卵期のピークがブラウントラウトにおいて約半月早く、このことが産卵時の両種の直接的な干渉を抑制すると考えられている (Heggberger et al., 1988)。本研究では、中禅寺湖のいずれの流入河川においてもホンマスでは9月下旬から10月上旬をピークに9月中旬から10月中旬にかけて、ブラウントラウトとイワナでは11月上旬をピークに10月中旬から11月下旬にかけてそれぞれ産卵が観察され、産卵期はホンマスのほうが他の2種に比べて約1ヶ月早かった。また、ブラウントラウトとイワナの産卵は調査終了時の11月下旬も続いていた。このように、ホンマスの産卵期はブラウントラウトとイワナとはほとんど重複せず、ホンマスと他の2種では産卵行動に関連した直接的な干渉はほとんどないと考えられる。これに対して、産卵期の重なるブラウントラウトとイワナでは、イワナの個体数が少ないため両種が出会う機会は少ないが、種間干渉の生じる可能性がある。

一方、外山沢における3種の産卵床の流程分布をみると、ホンマスとイワナの産卵床はブラウントラウトに比べて上流に分布する傾向がみとめられたものの、ホンマスとブラウントラウトでは河川のほぼ全域にかけて、イワナと他の2種では上流部においてそれぞれ重なっていた。また、ホンマスの産卵床の48.1%、ブラウントラウトの産卵床の23.1%が同種や他種にそれぞれ重複して産卵されていた。産卵床を重複して造成することは、先に造成された産卵床を掘り返すことになり、産み付けられた卵への悪影響が予想される。カナダの河川では、ニジマスの217個の産卵床の約26%

が同種に後から掘り返され、約240,000個の卵が流失していた (Hartman and Galbraith, 1970)。また、ニュージーランドの河川ではブラウントラウトの産卵床がニジマスに (Hayes, 1987)、アメリカの河川ではブルックトラウトの産卵床がブラウントラウトに (Sorensen et al., 1995)、北海道の河川ではオショロコマとイワナの産卵床がニジマスにそれぞれ重複産卵されており (Taniguchi et al., 2000)、先に産卵する種の繁殖成功率が低下すると考えられている。前述のように、ホンマスとブラウントラウト・イワナでは産卵期がずれていたり、産卵床の水深や底質に違いがあったりし、このことが同一河川で産卵する種間に起こりうる負の干渉を軽減していると考えられる。しかし、実際にはホンマスの産卵床の多くがブラウントラウトとイワナに重複して産卵されており、外山沢ではブラウントラウトとイワナによるホンマスの産卵床への重複産卵がホンマスの繁殖成功率の低下を引き起こしていると考えられる。

ブラウントラウトとイワナについては、今回の調査ではイワナの産卵床をブラウントラウトが重複利用する例は観察されなかった。しかし、イワナの産卵床数が少ない原因のひとつとして、ブラウントラウトとの種間競争の結果、イワナの生息数が抑制されているということも考えられる。北海道の河川では、ブラウントラウトの侵入によりアメマスの生息数が減少している (鷹見ほか, 2002)。中禅寺湖流入河川でも、かつてはイワナが数多く生息していたが、ブラウントラウトの侵入後、産卵期と産卵水域が重複していることが原因となってイワナの繁殖成功率が低下し、個体数が減少した可能性が考えられる。最近の研究で、中禅寺湖流入河川ではブラウントラウトは年を越えて産卵していることが明らかになった (北村章二氏, 私信)。ブラウントラウトの産卵期が長ければ長いほど、イワナの産卵床に重複産卵する機会が多くなる。このことも、イワナの繁殖成功率を低下させた一因であると推察される。

謝 辞

本研究を行うにあたり、東京水産大学藤田 清博士、河野 博博士には終始適切な指導をいただいた。同大学渡辺勝敏博士 (現奈良女子大学) には有益な助言をいただいた。水産庁 (現独立行政法人水産総合研究センター) 養殖研究所日光支所酒井保次博士 (当時)、北村章二博士、生田和正博士には指導と調査の便宜をいただいた。

中禅寺湖漁業協同組合神山公行代表理事組合長(当時)をはじめとする組合員の方々には特別採捕の同意をいただいただけでなく、多くの知見を教えていただいた。林野庁前橋営林局宇都宮営林署菖蒲ヶ浜森林事務所(現前橋営林局日光森林管理署日光森林事務所)森下美保子森林官(当時)には国立公園への入林の手続きをしていただいた。栃木県農務部農蚕課(現生産振興課)の方々には特別採捕許可の手続きをしていただいた。東京大学農学部棟方有宗氏、矢板将明氏(当時)には現地調査を手伝っていただき、有益な議論をいただいた。以上の方々に深謝する。

引用文献

- Beard Jr. T. D. and R. F. Carline. 1991. Influence of spawning and other stream habitat features on spatial variability of wild brown trout. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 120: 711-722.
- Fausch, K. D., Y. Taniguchi, S. Nakano, G. D. Grossman and C. R. Townsend. 2001. Flood disturbance regimes influence rainbow trout invasion success among five holarctic regions. *Ecol. Appl.*, 11: 1438-1455.
- Hartman, G. F. and D. M. Galbraith. 1970. The reproductive environment of the Gerard stock rainbow trout. *B. C. Dep. Recr. Conserv. Fish. Wildl. Fish. Manage. Publ.* 15. University of Guelph, Guelph, Canada. 51 pp.
- Hayes, J. W. 1987. Competition for spawning space between brown (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*S. gairdneri*) in a lake inlet tributary, New Zealand. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 40-47.
- Heggberger, T. G., T. Haukebo, J. Mork and G. Stahl. 1988. Temporal and spatial segregation of spawning in sympatric population of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L. *J. Fish Biol.*, 33: 347-356.
- 加藤憲司. 1985. 多摩川水系上流部におけるニジマスの自然産卵. *日水誌*, 51: 1947-1953.
- 加藤憲司. 2000. 熊野川水系上流部, 山上川におけるニジマスの自然繁殖個体群. *水産増殖*, 48: 603-608.
- 川那部浩哉. 1980. 放流すれど定着せず—ニジマス—. 川合禎次・川那部浩哉・水野信彦(編), pp. 44-48. 日本の淡水生物. 東海大学出版会, 東京.
- 北野 聡・中野 繁・井上幹生・下田和孝・山本祥一郎. 1993. 北海道幌内川において自然繁殖したニジマスの採餌および繁殖生態. *日水誌*, 59: 1837-1843.
- Krueger, C. C. and B. May. 1991. Ecological and genetic effects of salmonid introductions in North America. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48 (Suppl. 1): 66-77.
- 丸山 隆. 1981. ヤマメ *Salmo (Oncorhynchus) masou masou* (Brevoort) とイワナ *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) の比較生態学的研究 I. 由良川上谷における産卵床の形状と立地条件. *日水誌*, 31: 269-284.
- 丸山為蔵・藤井一則・木島利通・藤田弘也. 1987. 外国産新魚種の導入経過. 水産庁研究部資源課・養殖研究所, 東京・南勢町. 157 pp.
- 長澤和也. 1991. ブラウントラウト. 長澤和也・鳥澤雅(編), pp. 56-57. 漁業生物図鑑北のさかなたち. 北日本海洋センター, 札幌.
- 中村智幸. 1999. 鬼怒川上流におけるイワナ, ヤマメの産卵床の立地条件の比較. *日水誌*, 65: 427-433.
- Nakano, S. 1995. Competitive interactions for foraging microhabitats in a size-structured interspecific dominance hierarchy of two sympatric stream salmonids in a natural habitat. *Can. J. Zool.*, 73: 1845-1854.
- 中野 繁・谷口義則. 1996. 淡水性サケ科魚類における種間競争と異種共存機構. *魚類学雑誌*, 43: 59-78.
- 奥本直人・鹿間俊夫・織田三郎・丸山為蔵・佐藤達朗・合磨 明・室根昭弘・室井克己・山崎 充・赤坂 毅・神山公行. 1989. 中禅寺湖資源調査研究会中間報告書. 水産庁養殖研究所, 南勢町. 65 pp.
- 大島泰雄. 1994. 水産増殖・養殖技術発達史. 緑書房, 東京. 476 pp.
- Ottaway, E. M., P. A. Carling, A. Clarke and N. A. Reader. 1981. Observation on the structure of brown trout, *Salmo trutta* Linnaeus, redds. *J. Fish Biol.*, 19: 593-607.
- Shirvell, C. S., and R. G. Dungey. 1983. Microhabitats chosen by brown trout for feeding and spawning in rivers. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 112: 355-367.
- Sorensen, P. W., J. R. Cardwell, T. Essington and D. E. Weigel. 1995. Reproductive interactions between sympatric brook and brown trout in a small Minnesota stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 149-156.
- 鷹見達也・青山智哉. 1999. 北海道におけるニジマスおよびブラウントラウトの分布. *Wildl. Conserv. Jpn.*, 52: 1958-1965.
- 鷹見達也・吉原拓史・宮腰靖之・桑原 連. 2002. 北海道千歳川支流におけるアメマスから移入種ブラウントラウトへの置き換わり. *日水誌*, 68: 24-28.
- 立川互・本莊鉄夫. 1976. 河川放流. 全国湖沼河川養殖研究会養鱒部会(編), pp. 123-137. 養鱒の研究. 緑書房, 東京.
- Tanida, K., K. Yamashita, Y. Saito and A. Rossiter. 1985. A portable current meter for field use. *Jpn. J. Limnol.*, 46: 219-221.
- Taniguchi, Y., Y. Miyake, T. Saito, H. Urabe and S. Nakano. 2000. Redd superimposition by introduced rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, on native charrs in a Japanese stream. *Ichthyol. Res.*, 47: 149-156.
- Waters, T. F. 1983. Replacement of brook trout by brown trout over 15 years in Minnesota stream: production and abundance. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 112: 137-146.
- Wizel, L. D., and H. R. MacCrimmon. 1983. Redd-site selection by brook trout and brown trout in southwestern Ontario streams. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 112: 760-771.
- 柳井清治・福地 稔・長坂 有・佐藤弘和. 1994. 山地渓流におけるサクラマス産卵床の分布と河床礫組成. *日林北支論*, 42: 184-186.
- 柳井清治・永田光博・積丹川共同調査グループ. 1996. 河川改修がサクラマス *Oncorhynchus masou* (BREVOORT) の産卵環境に及ぼす影響. 砂防学会誌, 49: 15-21.