

初夏のサクラマス当歳魚の分布と河川物理環境との関係

春日井 潔^{*1}・鷹見 達也^{*1,2}・青山 智哉^{*1}・竹内 勝巳^{*1}
宮腰 靖之^{*1}・永田 光博^{*1}

Relationship between Physical Environment and Distribution of Juvenile Masu Salmon in Early Summer in the Atsuta River, Hokkaido

Kiyoshi Kasugai^{*1}, Tatsuya Takami^{*1,2}, Tomoya Aoyama^{*1}, Katsumi Takeuchi^{*1},
Yasuyuki Miyakoshi^{*1} and Mitsuhiro Nagata^{*1}

Abstract We investigated the relationships between channel units and number or density of juvenile masu salmon in early summer of 1999 and 2000 in the Atsuta River in Hokkaido, northern Japan. Densities of juvenile masu salmon were higher in the channel units, where there were shallow, slow and sandy habitats with underwater and overhanging covers <50 cm in height, than in other units, in both years. The abundance of riparian forest is thought to be important as source for juvenile habitats, since woody debris was related to the formation of those channel units.

Key words : サクラマス当歳魚, 初夏, 河川物理環境, 河畔林, 厚田川

サクラマス *Oncorhynchus masou* は卵から孵化し、春に浮上してから少なくとも1年間を河川で過ごした後、春から初夏にかけてスマルト変態して降海する。一般的に親魚は産卵の数か月前に川を遡上し、淵などを利用しながら生活して、上流域で産卵する。このように、河川はサクラマスの生活史において重要な位置を占めるため、河川環境の把握と評価は本種の天然再生産による増殖をする上で極めて重要である。

河川環境とサクラマスの個体数密度や現存量との関係については、今までにも様々な調査が行われてきた(井上・中野, 1994; Inoue and Nakano, 1998, 2001; Inoue *et al.*, 1997; Inoue and Nunokawa, 2002; 久保田ら, 2001; 阪田, 1993など)。しかし、これらの調査の

多くは、サクラマスの生息密度が安定し現存量が極大になった7月から9月にかけての時期に行われている。それ以前の時期におけるサクラマス0+幼魚と環境との関係については、個体が分布する環境の記載が中心で、河床単位との関係について検討した例は乏しい(Nagata, 2002; 名越ら, 1988; 中島・竹内, 1998; 中村, 2006; 宇藤, 1981; 若林ら, 2003)。魚の生息に適した河川環境の保全を考える場合、個々の魚の好適な微生息環境に着目することも必要であるが、流域全体の環境は瀬-淵という河床単位で把握することが多いため、河床単位と魚の生息密度との関係を明らかにすることは河川ごとの資源管理を行う上でも重要である。

河川性サケ科魚類では、クリティカル・ペリオド(critical

^{*1} 北海道立水産孵化場 (Hokkaido Fish Hatchery, Kitakashiwagi 3-373, Eniwa, Hokkaido 061-1433, Japan)

^{*2} 現所属 株式会社ライズ・コーポレーション (Rise Corporation Inc., Shimamatsuzawa 1, Eniwa, Hokkaido 061-1363, Japan)

period) と呼ばれる浮上後から縄張りを形成するまでの期間に個体数が著しく減少し、それ以降はあまり減らないことが報告されている (Elliott, 1989, 1990, 1994)。このクリティカル・ピリオドにおいては、産卵数もしくは浮上した個体数が多いほど生息密度の減少が大きいことが報告され (Elliott, 1994; 名越・栗田, 1986), この減少の要因として餌や生息場所をめぐる個体間の競争が示唆されている (名越・栗田, 1986)。このため、この時期における稚魚の動態や環境との関係を明らかにすることは、天然のサクラマスの資源動態を理解する上で大きく役立つであろう。

サクラマスの漁獲量は減少傾向にあるが (真山, 1998; 永田・山本, 2004), 漁獲の多くは天然資源によって支えられているため (宮腰, 2006), 本種の資源量回復のためには天然資源の回復が必要である。サクラマスの天然資源の回復には河川環境の保全や改善が不可欠であり (永田・山本, 2004), 生活史の様々な時期における河川環境との関係を明らかにすることが重要である。本研究では、河床単位と、個体数の減少が続いていると考えられる初夏におけるサクラマスの個体数や生息密度との関係を明らかにすることを目的とした。

材料および方法

調査地の概況

調査は、北海道中部の日本海沿岸に位置する石狩市

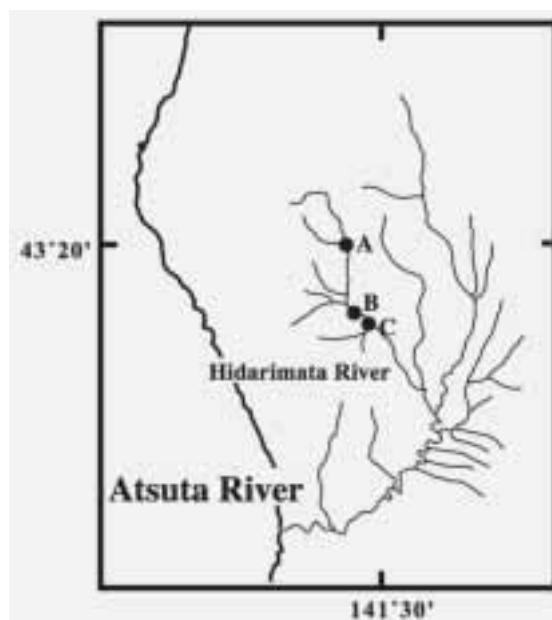


Fig. 1 Location of study area in the Atsuta River, Hokkaido.

厚田地区（旧厚田郡厚田村）を流れ、日本海に流入する厚田川の1次支流である左股川で行った (Fig. 1)。本流との合流点から約 10.7km, 約 7.7km, 約 6.3km 上流に、それぞれ A, B, C の調査区を設定した (Fig. 1, Table 1)。それぞれの調査区は、河床単位 (channel unit) を 6-11 個含むように設定し、下流から上流に向かって通し番号を付け (調査区 A : A1-A11, 調査区 B : B1-B10, ただし 2000 年は B1-B9, 調査区 C : C1-C6), 早瀬, 平瀬および淵の河床タイプに分類した。河床単位に付ける番号は 2 か年でできる限り同じ場所になるように設定

Table 1 Physical characteristics of each site of three sections in June 1999 and 2000 in the Atsuta River, Hokkaido.

Year	Section	Nos. of channel unit	Unit length (m)	Unit width (m)	Area (m ²)	Depth (cm)	Current velocity (cm sec ⁻¹)	Substrate coarseness
1999	A	11	14.06 ± 10.67	4.18 ± 0.67	648.07	17.58 ± 8.71	33.51 ± 24.28	4.06 ± 1.07
	B	10	16.86 ± 4.65	4.99 ± 2.32	827.38	32.99 ± 32.64	31.08 ± 28.87	3.01 ± 1.62
	C	6	18.65 ± 9.43	7.47 ± 2.02	815.69	28.82 ± 19.79	27.11 ± 24.91	3.14 ± 1.60
2000	A	11	14.55 ± 8.43	4.81 ± 0.80	778.88	17.66 ± 10.62	37.83 ± 29.12	3.73 ± 1.00
	B	9	16.79 ± 6.36	4.65 ± 2.45	711.92	31.03 ± 23.38	32.95 ± 31.61	3.08 ± 1.45
	C	6	16.43 ± 8.81	7.25 ± 1.61	712.91	30.69 ± 20.99	35.78 ± 31.35	3.17 ± 1.50

Values are given as mean ± SD.

したが、流路の変化により河床形状が変化したため、通し番号は年によって必ずしも対応していない。

調査区 A は瀬と淵が交互に出現する Aa 型で、調査区 B および C は Aa-Bb 移行型に該当した（可児、1944）。調査区 B では中洲により流路が 2 つに分かれた部分があり、両方の流路を調査の対象とした。

物理環境の測定

各調査区のそれぞれの河床単位の長さを流路に沿って測定し、長さが 10m 以上の場合には 2m 間隔で、10m 未満の場合は長さの 5 等分の間隔で流路を垂直に横断する測定線を設定した。各測定線においてメジャーを張り、川幅を 5 等分した 4 点を測定点とした。各測定点では、水深および流速を測定し、底質を記録した。流速は表層と底層を YOKOGAWA Pocket Tachometer Model 3631（横河電子機器株式会社製）を用いて測定し、水深が 5cm 未満の場合は表層流速のみ測定した。底質は Bain *et al.* (1985) を一部改変し、コードを記録した（平坦な岩盤：0, 粒径 <2mm: 1, 2-16mm: 2, 16-64mm: 3, 64-256mm: 4, >256mm: 5, 凹凸のある岩盤: 6）。樹冠面積として、各測定線上で、樹高がおおよそ 2m 以上の樹木の樹冠の流路上への張り出しを 10cm 単位で記録した。

水面上に張り出すか、もしくは水中に没し下に魚が隠れること出来るような空間を有するものをカバーとし、河床単位毎にカバーを、水面からの位置（水面下、水面上 50cm 未満、水面上 50cm 以上）で分類した。それぞれのカバーについて、構成するものの種類を記録し、長方形とみなして長軸と短軸を 10cm 単位で測定した。

魚類の採捕

魚類の採捕は、物理環境の測定の前後 2 週間以内に行つた。採捕中に魚が河床単位間を移動しないよう、調査区の上下流および各河床単位の間を網で仕切った後、初めに投網、次に電気漁具 (Smith-Root Inc., Model 12) を使用して魚類を採捕した。ただし調査区 A では電気漁具のみを用いた。採捕は同じ努力量で 3 回繰り返した。採捕した魚類は、尾又長および体重を測定し、調査終了後に採捕された河床単位に放流した。

1999 年には物理環境の測定を 6 月 22, 23 日、魚類の採捕を 6 月 29 日～7 月 1 日に、2000 年には物理環境の測定を 6 月 19, 20 日、魚類の採捕を 6 月 21～23 日に行つた。

データの解析

物理環境データ 解析には水深、流速、底質粗度、樹冠面積比率およびカバー面積比率を用いた。水深と流速は、河床単位毎にすべての測定点における測定値の平均値と変動係数を算出した。なお各測定点の流速は表層および底層の測定値を平均した。底質粗度は、各測定点において記録した底質コードを河床単位ごとに平均した値とし、変動係数も算出した。水深と流速から測定点毎に以下の式によってフルード数を算出し、河床単位毎に平均値と変動係数を求めた。

$$Fr = V_m (gd)^{-0.5}$$

Fr: フルード数; V_m: 平均流速; g: 重力加速度 (9.8ms⁻²); d: 水深

樹冠面積比率は測定線の長さに対する両岸からの樹冠の張り出しの合計値の比率とした。カバー面積比率は、水面からの位置によって分類した種類（水面下、水面上 50cm 未満、水面上 50cm 以上）ごとに合計した面積を河床単位の水表面積で除した比率とした。

調査区の環境条件の違いを明らかにするため、平均水深、平均流速、底質粗度、平均フルード数、水深変動係数、流速変動係数、底質粗度変動係数、フルード数変動係数、樹冠面積、カバー面積（水面下、水面上 50cm 未満、水面上 50cm 以上）および平均流路幅について、年と調査区によって二元配置分散分析を行つた。

2 年間の各河床単位毎に得られた平均水深、平均流速、底質粗度、平均フルード数、水深変動係数、流速変動係数、底質粗度変動係数、フルード数変動係数、樹冠面積比率およびカバー面積（水面下、水面上 50cm 未満、水面上 50cm 以上）の値を用いて主成分分析を行い、主成分スコアを算出した。算出された主成分スコアのうち、第 1 から第 3 主成分スコアを用い、各河床単位間のユークリッド距離に基づくクラスター解析を行つた。

魚の生息密度 採捕された魚はサクラマスが大部分を占め、アメマス *Salvelinus leucomaenoides* およびハナカジカ *Cottus nozawae* も採れたが著しく少なかった。サクラマスは体長の頻度分布に基づいて年齢を 0+ と 1+ 以上とに分けた。各河床単位のサクラマスの個体数は、3 回採捕の除去法により推定し (Carle and Strub, 1978)，これを河床単位の水表面積で除して生息密度とした。

解析方法 サクラマス 0+ 生息密度を従属変数、環境変数を独立変数として単回帰分析を行つた。用いた変数は、平均水深、平均流速、底質粗度、平均フルード

数、水深変動係数、流速変動係数、底質粗度変動係数、フルード数変動係数、樹冠面積比率および単位面積当たり全カバ一面積であった。同様に、種類や水面からの位置ごとに分けて算出された単位面積当たりのカバ一面積との間でも単回帰分析を行った。変数の正規性と分散の均一性を高めるため、サクラマス生息密度、平均水深、平均流速、平均フルード数、底質粗度は1を加えて対数変換を行った。樹冠面積比率およびカバ一面積、水深、流速、フルード数、底質粗度の変動係数は逆正弦変換を行った (Zar, 1984)。変動係数が100%を超えた場合には100%とみなして逆正弦変換を施した。

結 果

サクラマス0+のサイズおよび生息密度

サクラマス0+の平均体長および体重をTable 2に示した。体長の比較においては2か年とも調査区間で有意な差が認められ (ANOVA, 1999年: $F = 6.359$, $p < 0.005$; 2000年: $F = 27.282$, $p < 0.001$), 1999年では調査区Bが有意に調査区AまたはCよりも大きく (Tukey test, A-B, B-C: $p < 0.05$), 2000年では調査区Cが調査区AまたはBよりも (A-C, B-C: $p < 0.001$), 調査区Bが調査区Aより有意に大きかった ($p < 0.05$)。

サクラマス0+の個体数は、すべての調査区を合わせると1999年に388個体、2000年に440個体で、調査区

Cで差が大きかった (Table 2)。河床単位ごとのサクラマス0+の個体数は、1999年は調査区Aでは0.9個体 (平均4.3個体), 調査区Bでは2-55個体 (21.3), 調査区Cでは14-38個体 (28.8), 2000年は調査区Aでは118個体 (47), 調査区Bでは4-49個体 (27.8), 調査区Cでは7-58個体 (36.5) であった。サクラマス0+の生息密度は、1999年は調査区全体では0.000-0.989 個体 m^{-2} の範囲をとり、平均生息密度は0.096-0.291 個体 m^{-2} , 2000年は、調査区全体の生息密度の範囲は0.017-1.406 個体 m^{-2} で、平均生息密度は0.072-0.369 個体 m^{-2} であった (Table 2)。1999年、2000年の2か年とも調査区Bにおいて生息密度が極めて高い場所があった (1999年: B8; 2000年: B7)。調査区Cでは総じて個体数が多かつたが、河床単位の面積が大きかったため、生息密度はそれほど高くなかった。

毎年に調査区の生息密度を比較すると、調査区Aの生息密度が他の下流の2調査区に比べて低く、A-B間 (Kruskal-Wallis test, 1999年: $H = 7.542$, $p = 0.006$; 2000年: $H = 4.988$, $p = 0.026$), およびA-C間 (1999年: $H = 6.828$, $p = 0.009$; 2000年: $H = 10.343$, $p = 0.001$) では有意な差が認められたが、B-C間 (1999年: $H = 0.576$, $p = 0.448$; 2000年: $H = 0.056$, $p = 0.814$) では差が認められなかった。

調査区毎に年の間で生息密度の比較を行うと、すべての調査区で有意な差が見られなかった (A: $H = 0.027$, $p = 0.870$; B: $H = 0.540$, $p = 0.462$; C: $H = 1.256$, $p =$

Table 2 Fork length, body weight and density of juvenile masu salmon in the Atsuta River in June 1999 and 2000.

Year	Section	Number of fish	Fork length (cm)		Body weight (g)		Density (fish m^{-2})	
			Mean \pm SD	Range	Mean \pm SD	Range	Mean \pm SD	Range
1999	A	47	5.26 \pm 0.56	4.4 - 6.3	1.65 \pm 0.59	0.8 - 3.2	0.096 \pm 0.010	0.000 - 0.381
	B	192	5.63 \pm 0.69	4.1 - 7.4	2.12 \pm 0.84	0.7 - 4.8	0.291 \pm 0.028	0.055 - 0.989
	C	149	5.43 \pm 0.76	3.7 - 7.1	1.97 \pm 0.86	0.5 - 4.3	0.225 \pm 0.007	0.153 - 0.254
	Total	388	5.51 \pm 0.72	3.7 - 7.4	2.01 \pm 0.84	0.5 - 4.3	0.197 \pm 0.007	0.000 - 0.989
2000	A	53	4.75 \pm 0.41	4.1 - 6.5	1.20 \pm 0.43	0.7 - 3.5	0.072 \pm 0.005	0.017 - 0.198
	B	190	5.01 \pm 0.62	3.7 - 6.7	1.55 \pm 0.65	0.5 - 3.7	0.369 \pm 0.046	0.000 - 1.406
	C	197	5.35 \pm 0.64	4.1 - 7.2	1.89 \pm 0.80	0.6 - 4.5	0.319 \pm 0.024	0.135 - 0.514
	Total	440	5.13 \pm 0.64	3.7 - 7.2	1.66 \pm 0.74	0.5 - 4.5	0.232 \pm 0.011	0.000 - 1.406

0.262)。

調査区の環境条件の相違

2か年で調査区の環境条件に違いがあるのか明らかにするため、年と調査区を因子として、それぞれの環境変数と平均流路幅について二元配置分散分析を行った。その結果、平均水深、底質粗度、底質粗度変動係数、樹冠面積、水面下カバー面積、および平均流路幅において調査区の間に有意な差が認められた (Table 3)。2か年をまとめて多重比較を行ったところ、平均水深、底質粗度および樹冠面積において調査区 A-B 間、底質粗度変動係数において調査区 A-B 間と A-C 間、水面下カバー面積において調査区 A-C 間と B-C 間でそれぞれ

有意差が認められた (Table 4)。全体的な傾向として、調査区 A は調査区 B や C に比べて、水深が浅く、底質粗度が大きく、底質変動係数が小さかった。

河床単位のクラスター分析による位置づけ

主成分 1 から 3 までで変異の 64.8% が説明できた。主成分 1 の因子負荷量は、平均水深、平均流速、底質粗度、平均フルード数、水深変動係数、流速変動係数、底質粗度変動係数、フルード数変動係数、水面上 50cm 未満カバー面積が大きく、平均流速、底質粗度、平均フルード数が正に、平均水深、水深変動係数、流速変動係数、底質粗度変動係数、フルード数変動係数、水面上 50cm 未満カバー面積が負に寄与した。主成分 2

Table 3 Results of two-way ANOVA for year and section.

Variables	Year		Section		Year × Section	
	F	p	F	p	F	p
Mean depth (cm)	< 0.001	0.991	4.436	0.017	0.004	0.996
CV for depth (%)	0.611	0.438	2.566	0.088	0.288	0.751
Mean current velocity (cm s^{-1})	2.005	0.163	0.089	0.915	0.762	0.473
CV for current velocity (%)	0.969	0.330	2.279	0.114	1.395	0.258
Substrate coarseness	0.399	0.530	11.683	< 0.001	0.747	0.479
CV for substrate coarseness (%)	0.002	0.969	8.945	< 0.001	0.099	0.906
Mean Froude number	0.075	0.786	1.086	0.346	1.526	0.228
CV for Froude number (%)	0.458	0.502	2.161	0.126	1.407	0.255
Crown cover (%)	0.027	0.870	7.738	0.001	0.327	0.723
Overhanging cover $\leq 50 \text{ cm}$ (%)	0.112	0.739	2.435	0.099	0.199	0.820
Overhanging cover $> 50 \text{ cm}$ (%)	1.453	0.234	1.283	0.287	0.422	0.658
Underwater cover (%)	0.134	0.716	5.128	0.010	0.473	0.626
Mean unit width (m)	0.296	0.589	24.174	< 0.001	1.422	0.251

Table 4 Results of multiple comparisons for variables with significant difference among sections.

Section	Mean depth (cm)	Substrate coarseness	CV for substrate coarseness (%)	Crown cover (%)	Underwater cover (%)	Mean unit width (m)
A	18.729 ^a	3.879 ^c	26.190 ^{cd}	81.342 ^b	12.868 ^a	4.500 ^c
B	29.229 ^a	2.897 ^c	41.037 ^c	46.902 ^b	21.402 ^{ab}	4.620 ^d
C	27.225	3.281	43.435 ^d	63.173	11.125 ^b	7.371 ^{cd}

^a and ^b: $p < 0.05$; ^c and ^d: $p < 0.01$

の因子負荷量では、平均水深、流速変動係数、底質粗度変動係数、樹冠面積比率、水面上50cm未満カバー面積が大きく、流速変動係数、樹冠面積比率、水面上50cm未満カバー面積が正に、平均水深および底質粗度変動係数が負に寄与した。主成分3の因子負荷量は、平均流速、底質粗度、樹冠面積比率、水面上50cm以上カバー面積が大きく、平均底質粗度および樹冠面積比率が正に、平均流速および水面上50cm未満カバー面積が負に寄与した。

主成分1から3を用い、ユークリッド距離に基づいてクラスター解析を行ったところ、完全連結法によって7クラスター(a-g)に分類できた(Fig. 2)。それぞれのクラスターの物理環境の平均値および範囲をFig. 3に示した。これらの物理環境の組み合わせから、それぞれのクラスターは、a: 流れが比較的あり、水面下カバーや水面上50cm未満カバーが少ない環境、b: aに似るが、樹冠面積が少なく、水面下カバーや水面上50cm未満カバーが多い環境、c: 水深が深く、流れが弱く、カバーが少なめな環境、d: クラスターcに似て水深が

深く、流れも比較的小さいが、クラスターcと比較して樹冠カバーが少なく水面下カバーが多い環境、e: 水深が浅くて流れの極めて速い環境、f: 水深が浅く、流れが遅く、底質が細かい環境、およびg: 著しく浅く、流れが弱く、底質の粗い環境として特徴付けられた。

調査時に分類した河床タイプとクラスターとの対応

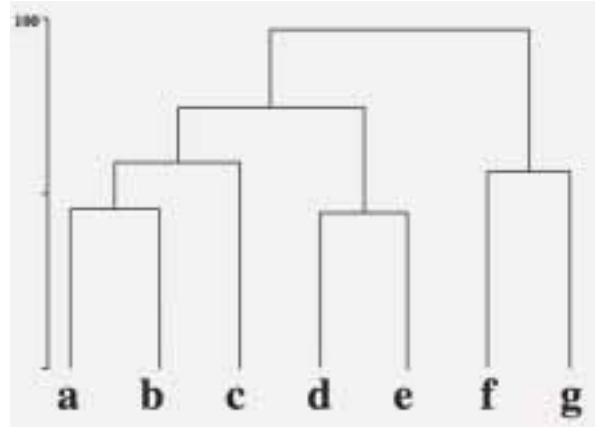


Fig. 2 Dendrogram of channel units by cluster analysis for principal scores of principal component analysis.

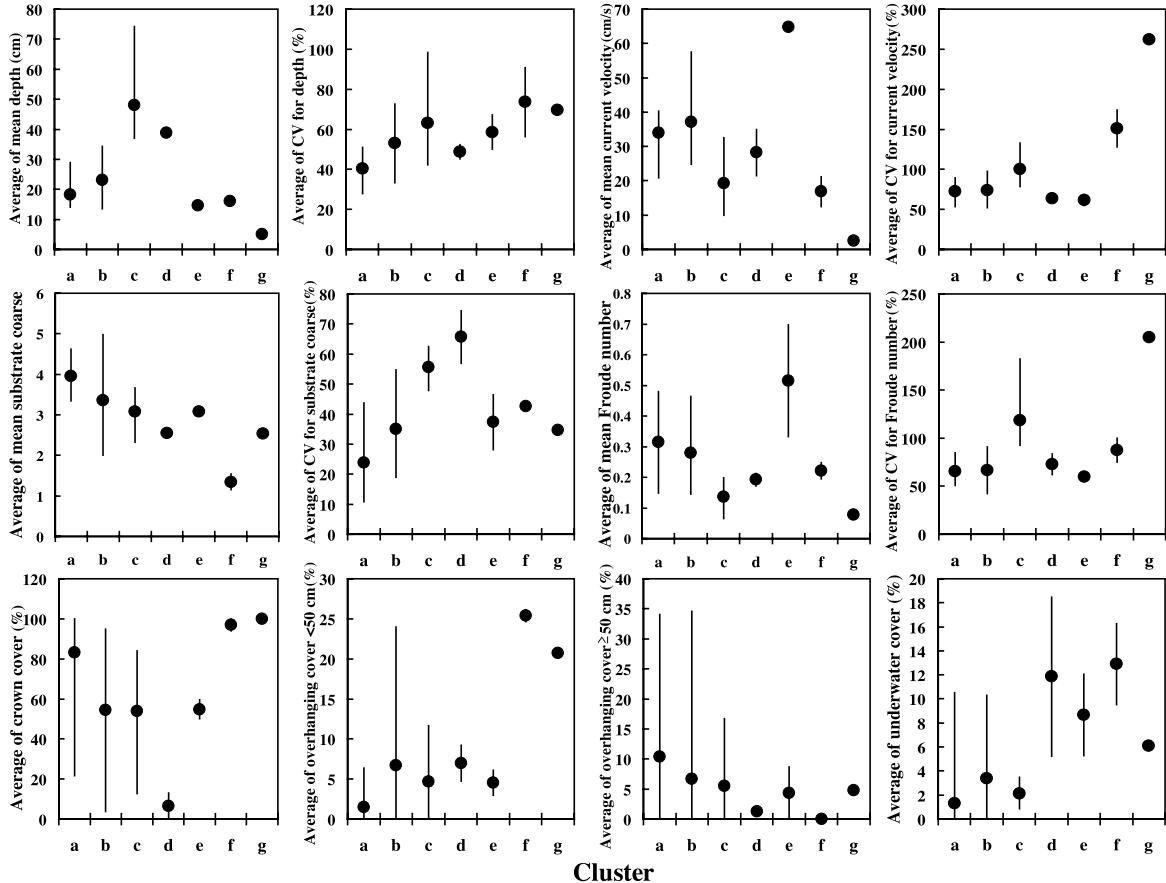


Fig. 3 Average and range of physical characteristics of each cluster. Cluster "g" is constituted of one unit.

をみると、クラスターaは調査区Aのすべての河床タイプから、調査区Cでは早瀬と平瀬から構成された。クラスターbは調査区Cの早瀬を除いたすべての調査区の河床タイプから構成された。クラスターcは調査区BおよびCの淵からのみ構成された。クラスターdは調査区Bの淵からのみ、クラスターeは調査区BまたはCの早瀬から、クラスターfは調査区Bの平瀬から、クラスターgは調査区Bの早瀬からそれぞれ構成された(Table 5)。

特筆すべきこととして、クラスターdは2年とも同じ場所で(B2)，上流側に倒流木が堆積して流れを遮っており、水が倒流木を越流して滝を形成したり、隙間を通過して流れたりしていた(Fig. 4)。

物理環境とサクラマス0+生息密度との関係

調査区Aは調査区B、Cに比較して平均生息密度が低く、それぞれの調査区では2か年で差が認められなかつたため、調査区Aは単独で、調査区BとCをまとめて年別に相関分析を行った。その結果、1999年に調

査区Aで水面下カバー面積が生息密度と正の相関 ($r = 0.639, p = 0.034$) をした以外では、ほかの年および調査区で有意な相関は認められなかつた。

カバーの水面からの位置(水面下、水面上50 cm未満、水面上50 cm以上)とカバーを構成するものの種類別(倒流木、岸からの植物、その他)に面積の割合



Fig. 4 Photograph of channel unit “B2”, which was classified into cluster “d”, in the Atsuta River in 2000.

Table 5 Channel unit composition of each cluster. ri: riffle; gl: glide; p: pool.

Year Section	1999						2000							
	A			B			C			A				
Cluster	ri	gl	p	ri	gl	p	ri	gl	p	ri	gl	p	Total	
a	6	1	1				1	2		2	3	1	18	
b	3			1	3	1			1	2	2	1	21	
c						1	2					2	7	
d						1					1			2
e			1								1			2
f						1					1			2
g											1			1

Table 6 Percentages of the cover area classified by cover position and cover type.

Year	Section	Underwater cover			Overhanging cover height from water surface ≤ 50 cm			Overhanging cover height from water surface > 50 cm		
		Coarse woody debris	Overhanging vegetation	Other	Coarse woody debris	Overhanging vegetation	Other	Coarse woody debris	Overhanging vegetation	Other
1999	A	12.638	-	2.417	3.457	26.883	0.459	7.235	46.911	-
	B	25.945	7.155	0.629	7.157	34.378	-	0.989	22.322	1.425
	C	1.777	5.079	1.620	3.697	23.436	-	0.118	64.273	-
2000	A	18.261	3.129	2.338	11.952	20.935	1.362	-	41.348	0.675
	B	23.961	1.375	1.563	22.994	17.392	0.166	1.988	28.899	1.663
	C	5.391	4.027	3.754	3.137	21.818	0.938	4.441	56.313	0.180

を求めたところ (Table 6), 水面下カバーでは1999年の調査区Cを除いて倒流木の割合が大きかった。水面上カバーでは2000年の調査区Bを除いて岸からの植物の割合が大きかった。

クラスターとサクラマス0+との関係

クラスターごとにサクラマス0+の個体数および生息密度を示した (Table 7)。クラスターgではサクラマスが生息していなかった。それ以外のクラスターでは個体数の平均値は10.0-31.1で、最も平均値が大きかったのはクラスターcで、次いでクラスターfであった。クラスターaおよびbではサクラマスがほとんどいなかった河床単位から50個体を越える河床単位まであり、範囲が大きかった。

生息密度の平均値は0.138-1.198個体m²で、クラスターfでは著しく大きかったが、それ以外のクラスターでは0.138-0.215個体m²でそれほど大きな差が見られなかった。クラスターaおよびbは、個体数と同様に生息密度の範囲が大きく、標準偏差が大きいことから示されるように、ばらつきが大きかった。

クラスターを構成する河床単位数が多かったクラスターaとbについて、環境変数とサクラマス0+生息密度との関係を調べた。調査区によってサクラマス0+生息密度や環境条件が異なったので、クラスターaでは、調査区すべてをまとめた場合と調査区A単独で、クラスターbでは調査区すべてをまとめた場合と調査区Aを除いた場合で、年をまとめて相関分析を行った。その結果、クラスターaでは、調査区A単独の場合、フルード数変動係数 ($r = 0.603$, $p = 0.022$) と水面下カバ

一面積 ($r = 0.788$, $p < 0.001$)において有意な正の相関が得られた。クラスターbでは、調査区Aを除いた場合、底質粗度 ($r = 0.685$, $p < 0.001$)で正に、水面上50cm以上カバー面積 ($r = -0.785$, $p < 0.001$)で負に有意に相関した。

考 察

サクラマスの天然魚では尾叉長もしくは全長45-55mmで鱗が形成され始めることが報告され(久保, 1974; 真山, 1992), この時期に生活様式に変化が見られ、分散移動から定着性に変化する(宇藤, 1981)。また、本州の陸封型のヤマメでは標準体長50mmの時に明瞭なペーマークが現れ、群が解体して縄張りを形成するようになる(Maeda and Hidaka, 1979)。春から夏にかけて生息密度の急激な減少が観察され、その時の体長は40-60mmであることが本州の陸封型のヤマメや亜種のアマゴ *O. masou ishikawae*で観察されている(久保田ら, 2001; 名越・栗田, 1986)。サクラマスは成長とともに岸から離れ、深い淵に移動する(Krykhtin, 1962; 久保田ら, 2001; Nagata, 2002; 名越ら, 1988; 中村, 2006; 宇藤, 1981)。久保田ら(2001)は、標準体長が40mmくらいになる4月には再生産を行っている小さな支流の上流から中流にかけて個体数が減少し、下流の淵で個体数が多くなることを報告した。また、小河川においては、標準体長約45mmでは岸辺近くから流心部付近に生息場所を移していたと考えられている(若林ら, 2003)。今回の調査において平均尾叉体長は、1999年では5.26-5.63cm, 2000年では4.75-5.35cmであったことから(Table 2), 鱗が形成され始め、縄

Table 7 Average number and density of masu salmon, and average area of each cluster.

Clusters	Numbers of channel unit	Number of masu salmon		Density of masu salmon (fish m ⁻²)		Area (m ²)	
		Mean	± SD	Range	Mean ± SD	Range	Mean ± SD
a	18	10.0	± 13.3	1 - 54	0.138 ± 0.132	0.024 - 0.514	72.7 ± 46.0
b	21	20.0	± 18.6	0 - 58	0.201 ± 0.150	0.000 - 0.561	85.2 ± 50.9
c	7	31.1	± 11.7	14 - 47	0.215 ± 0.089	0.087 - 0.351	152.3 ± 49.0
d	2	11.5		6 - 17	0.169	0.108 - 0.230	64.6
e	2	12.5		7 - 18	0.191	0.135 - 0.246	62.4
f	2	29.5		13 - 46	1.198	0.989 - 1.406	27.8
g	1	0		-	-	-	21.9

張りを形成し、川岸から徐々に流心に移動し始める時期に相当した（宇藤、1981）。

サクラマスの生息密度は左股川の上流域（調査区A）と中流域（調査区BおよびC）とで差が見られた。上流域においてサクラマスの生息密度が低かった要因の一つとして調査区Aの環境による可能性がある。調査区Aの河床単位は、調査時には早瀬、平瀬、または淵に分類したにもかかわらず、クラスター解析ではすべてが瀬に対応するクラスターaまたはbに分類された（Table 5）。調査区Aは下流に位置する調査区BまたはCと比較して水深が浅く、底質粗度が大きくばらつきが小さかった（Table 4）。このことから、調査区Aは、淵として認識された河床型も調査区BまたはCの淵を基準にすれば瀬に該当し、下流の瀬・淵が明瞭に識別される環境から見ると全体が瀬であると考えられる。調査区BまたはCに比較した調査区Aのサクラマスの生息密度の低さは、淵がなく、全体が瀬であることに起因している可能性がある。

河床単位の類型化を目的として行った主成分スコアによるクラスター解析では、7クラスターが認識できた（Fig. 2）。それぞれのクラスター環境条件から判断すると、クラスターcおよびdは淵に対応し、クラスターa、bおよびeは瀬に対応すると考えられた。クラスターaとb、またはクラスターcとdはそれぞれ比較的類似した河床型であると思われるが、カバーの配置により異なるクラスターに分類されたと考えられた。

サクラマス0+はクラスターgを除くすべてのクラスターで生息し、これらの中でクラスターfでは2か年とも他のどのクラスターよりもサクラマスの生息密度が高かった。クラスターfは、水深が浅く、流速が遅く、底質粗度が小さく、水面上50cm未満カバーおよび水面下カバーが多いことが特徴としてあげられる。浮上したサクラマスや亜種のアマゴの稚魚は、岸に近く流れが緩く、底質粗度が砂礫底の個所に分布することが報告され、クラスターfの特徴はこれまでに報告されてきた浮上したサクラマス稚魚の生息場所と一致した（Krykhtin, 1962; Nagata, 2002; 名越ら, 1988; 中島・竹内, 1998; 中村, 2006; 竹内ら, 1998）。クラスターfのような場所は瀬や淵のような河床単位の中に微生息環境として含まれることが多い（Nagata, 2002）。一方、クラスターgは、クラスターfと比較的類似した環境特性をもつが、水深がさらに浅い。さらに、fに比べ底質粗度も大きかったためサクラマス稚魚の生息には不適であったと考えられる。

クラスターcは個体数および生息密度においてもクラスターfに次いで大きかった（Table 7）。クラスターcは、水深が深く、流速が小さい環境を示し（Fig. 3）、調査時には淵と分類された（Table 5）。淵は隠れ場所となる上、採餌にとって最も効率の良い場所として、サケ科魚類にとって好適な生息場所であると考えられている（Urabe and Nakano, 1998）。このような淵の特性から、サクラマスをはじめとする河川性サケ科魚類は淵を選択的に利用することが知られており（Heggenes et al., 1991; 井上・中野, 1994; Inoue et al., 1997; Nickelson et al., 1992），本研究でも川岸近くの微生息環境から生息場所の中心を移したサクラマスによる利用が多かったものと考えられた。一方、クラスターdは調査時には淵と分類され、クラスターcと河床タイプは似かよっていたが、水の流れ込み方が大きく異なった（Fig. 4）。サクラマスの餌となる流下無脊椎動物の量は流速にほぼ正比例するため、淵においては流速の速い淵頭に近い表層、もしくは中層で流下無脊椎動物が最も多く得られる（Furukawa-Tanaka, 1992）。しかし、クラスターdでは淵頭に倒流木が堆積し、水の大部分が倒流木の隙間を流れるため、流下生物が濾し取られてしまい、流下量が少なくなっていると予想される。そのためクラスターcに比べるとサクラマスの個体数が少なくなる傾向があったと考えられた。

クラスターeは、流速が大きかったが、水面下カバ一面積は6-12%と比較的大きかった（Fig. 3）。水面下カバーは年や調査区が異なっても倒流木が大きな部分を占めた（Table 6）。倒流木の下流では流速が遅くなり、サケ科魚類稚魚の滞留に適した微生息環境が形成される（Shirvell, 1990）。このため、クラスターeでは、微生息環境としては測定できなかったものの、サクラマス0+の生息に好適な部分を含んでいると考えられる。クラスターbは調査時に分類されたすべての河床タイプを含み、最も多くの河床単位が認められた。クラスターbにおいては、調査区Aを除いた場合、底質粗度と生息密度が有意に正に、水面上50cm以上のカバー面積と負に相關していた。大きな径の礫は、その後方に流速の緩い微環境を形成したり、河床との隙間が隠れ場所となるので（山口・丸谷, 1996），底質粗度が大きくなることにより、サクラマス0+にとって好適な微生息環境が増加したものと考えられる。水面上50cm以上カバー面積は大部分がササや低木などの河畔植生であった（Table 6）。ササなどが川岸まで張り出していることによって河畔林からの直接的な倒木の供給が

少なく、クラスターeに次いで流速が大きいため、倒流木が堆積しにくいことがサクラマス生息密度と負の相関を示した要因だと思われる。

クラスターaは、調査時には調査区Aではすべての河床タイプを認め、調査区Cでは瀬と分類したが、クラスター分析の結果では瀬に対応すると考えられた。クラスターaはクラスターbと比較すると、浅く、底質粗度が大きい一方で、変動係数の平均や範囲も小さいため、より一様な環境であると言えよう。調査区A単独の場合、フルード数変動係数および水面下カバーと生息密度が有意な相関を示した。クラスターeと同様に倒流木によって形成される好適な微生息環境がサクラマスの生息場所の中心になっているとともに、倒流木によって形成される微環境がフルード数の変動をもたらしていると考えられる。

サクラマスはクラスターcのような淵において個体数が多かったものの、平均体長からみると川岸から流心に移動し始める時期に相当すると考えられ、クラスターfのような“たまり”や水面下カバーがあるような微生息環境を利用する個体もまだ多いものと考えられる。河床単位は物理環境の平均値や変動係数によってクラスター分析によって特徴付けられたが、それの中にも様々な微生息環境を含んでいるため、一つの河床単位の中でもサクラマスの分布に偏りがあると思われる。このため、同じような特徴を有するクラスターにおいても個体数や生息密度はばらつきが大きい場合があるのであろう。河床単位で物理環境とサクラマス0+の生息密度との間の関係では、1999年に調査区Aで水面下カバーに対して正に相関した以外では有意な相関が得られなかったことも同様の理由によると思われる。一方、クラスターfは面積が比較的小さく、サクラマス稚魚にとって好適な微生息環境の占める部分が大きくなつたため生息密度が大きくなつたと考えられる。

河床単位でサクラマス生息密度と唯一有意な相関が見られ、クラスターaおよびeにおいてサクラマスの微生息環境を提供すると考えられる水面下カバーは大部分が倒流木によって形成された。倒流木は水面下のカバーを供給するとともに(阿部・中村, 1996), その下流は流速が遅くなるため稚魚の滞留に適した微生息環境を形成する(Shirvell, 1990)。倒流木は小河川では淵を形成することを通して、河床型にも影響を及ぼす。一方、クラスターbにおいてサクラマスの生息密度に影響を及ぼすと考えられた大きな礫は、それらの

間の隙間がハナカジカやフクドジョウ *Noemacheilus barbatulus toni* のような底生魚類に好適な微生息環境を提供すると考えられている(豊島ら, 1996; 渡辺ら, 2001)。上流から供給される細かい径の土砂によって大きな礫が埋没してしまうと、サクラマスの餌となる水生昆虫の種数および個体数が減少するが(柳井・中村, 2000), 河畔林は細かい土砂の河川内への流入を抑制することが知られている(柳井ら, 2000)。このように、河畔林は河川内へ倒流木を供給することや細かい土砂の流入を抑制することによって河川内の環境を複雑にし、サクラマス稚魚の生息に好適な微生息環境を増加させていると考えられる。このため、稚魚期のサクラマスにとって良好な生息環境を維持するためには河畔林の保全は極めて重要である。

本研究で対象とした初夏におけるサクラマスは、水深が浅く、流れが緩く、カバーが多い川岸近くの環境から、流れが速い部分が含まれる流心近くの環境まで利用していた。河川全体では、大きな淵の多さに代表されるような流程に沿った河床型の違いが生息密度の違いをもたらす要因である可能性があった。サクラマスの個体数や生息密度は、クラスターfのような“たまり”が大部分を占めるような場所やクラスターcのような淵を利用する場合には河床単位との関係が比較的明瞭であったが、瀬を利用する場合、瀬全体と言うよりより小さな微生息環境の多寡に対応していると考えられた。

サクラマスの生息量を規定するものは河川の階層構造のスケールによって異なることが示されている(Inoue et al., 1997; Inoue and Nunokawa, 2002)。本研究を行った時期のサクラマスの生息量を規定する要因を河床単位から明らかにしようと試みたが、生息場所の移行時期に当たっていたため、河床タイプに対応した場合もあったが、より小さなスケールで規定されている可能性が高いことが示唆された。今後は、河床単位内における微生息環境の量化を通して、個体の環境利用と河床型との関係を調べる必要がある。

要 約

- 1999年と2000年の6月下旬に厚田川においてサクラマス0+幼魚の生息密度を調べ、河床タイプごとに分けた河床単位の物理環境(水深、流速、底質)の測定を行った。
- サクラマス0+幼魚は、平均体長が1999年では5.26-

- 5.63cm, 2000年では4.75-5.35cmで、生息場所を川岸近くから流心へと移行させている時期に該当した。
3. クラスター解析により河床単位を分類し、サクラマス生息密度との関係を調べたところ、サクラマス生息密度は平均水深が浅く、平均流速が遅く、底質粗度が細かく、水面上50cm未満カバーおよび水面下カバーが多い場所で著しく高くなつた。
 4. サクラマスの生息量を規定するのは河床単位に含まれる微生息環境であることが示唆された。
 5. 微生息環境の創出には河畔林が関わっているので、この時期のサクラマス資源の保全には河畔林の保全が重要であると考えられた。

謝 辞

厚田川における野外調査には多くの人に協力をしていただいた；水産孵化場の三坂尚行氏、水野伸也博士、隼野寛史氏、安藤大成氏、渡辺智治氏、宮本真人氏、中島美由紀氏、杉若圭一氏、網走水産試験場の大森始氏、釧路地区水産技術普及指導所の吉田聰氏、(有)ランランファームの吉原拓志氏。厚田川の保護水面監視員の楢館定雄氏には調査に便宜を図っていただいた。ここに深く感謝いたします。

文 献

- 阿部俊夫・中村太士 (1996). 北海道北部の緩勾配小河川における倒流木による淵およびカバーの形成. 日本林学会誌, **78**, 36-42.
- Bain, M. B., Finn, J. T. and Booke, H. E. (1985). Quantifying stream substrate for habitat analysis studies. *North American Journal of Fisheries Management*, **5**, 499-506.
- Carle, F. L. and Strub, M. R. (1978). A new method for estimating population size from removal data. *Biometrics*, **34**, 621-630.
- Elliott, J. M. (1989). Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. I. The critical time for survival. *Journal of Animal Ecology*, **58**, 987-1001.
- Elliott, J. M. (1990). Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. III. The role of territorial behaviour. *Journal of Animal Ecology*, **59**, 803-818.
- Elliott, J. M. (1994). Quantitative ecology and the brown trout. Oxford University Press, New York.
- Furukawa-Tanaka, T. (1992). Optimal feeding position for stream fishes in relation to invertebrate drift. *Humans and Nature*, **1**, 63-81.
- Heggenes, J., Northcote, T. G. and Peter, A. (1991). Seasonal habitat selection and preferences by cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkii*) in a small, coastal stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **48**, 1364-1370.
- 井上幹生・中野繁 (1994). 小河川の物理的環境構造と魚類の微生息場所. 日本生態学会誌, **44**, 151-160.
- 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**, 116.
- Inoue, M. and Nakano, S. (2001). Fish abundance and habitat relationships in forest and grassland streams, northern Hokkaido, Japan. *Ecological Research*, **16**, 233-247.
- Inoue, M., Nakano, S. and Nakamura, F. (1997). Juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) abundance and stream habitat relationships in northern Japan. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**, 1331-1341.
- Inoue, M. and Nunokawa, M. (2002). Effects of longitudinal variations in stream habitat structure on fish abundance: an analysis based on subunit-scale habitat classification. *Freshwater Biology*, **47**, 1594-1607.
- 可児藤吉 (1944). 溪流性昆虫の生態. 昆虫 上. (古川晴男編), 研究社. 東京.
- Krykhtin, M. L. (1962). Data on the stream life of masu salmon. *Izvestiya Tikhookeanskogo Nauchno-Issledovatel'skogo Instituta Rybnogo Khoziaistva i Okeanografii*, **48**, 84-132. (ソ連北洋文献集, **77**, 1-68).
- 久保達郎 (1974). サクラマス幼魚の相分化と変態の様相. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, **28**, 9-26.
- 久保田仁志・中村智幸・丸山 隆・渡邊精一 (2001). 小支流におけるイワナ、ヤマメ当歳魚の生息数、移動分散および成長. 日本水産学会誌, **67**, 703-709.
- Maeda, N. and Hidaka, T. (1979). Ethological function

- of the parr marks in a Japanese trout, *Oncorhynchus masou* f. *ishikawai*. *Zoological Magazine*, **88**, 34-42.
- 真山 紘 (1992). サクラマス *Oncorhynchus masou* (Brevoort) の淡水域の生活および資源培養に関する研究. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, **46**, 1-156.
- 真山 紘 (1998). サクラマス増殖と調査研究の将来方向. さけ・ます資源管理センターニュース, **2**, 6-9.
- 宮腰靖之 (2006). 北海道におけるサクラマスの放流効果および資源評価に関する研究. 北海道立水産孵化場研究報告, **60**, 1-64.
- Nagata, M. (2002). Ecological studies on the dispersal of newly emerged masu salmon fry, *Oncorhynchus masou*. *Scientific Reports of the Hokkaido Fish Hatchery*, **56**, 1-87.
- 永田光博・山本俊昭 (2004). サケ属魚類における「人工孵化」の展望. サケ・マスの生態と進化. (前川光司編), pp. 213-241. 文一総合出版, 東京.
- 名越 誠・栗田浩行 (1986). 溪流域のアマゴの個体群密度と生産量の関係. 日本水産学会誌, **52**, 1875-1879.
- 名越 誠・中野 繁・徳田幸憲 (1988). 溪流域におけるアマゴの成長に伴う生息場所および食物利用の変化. 日本水産学会誌, **54**, 33-38.
- 中島美由紀・竹内勝巳 (1998). 卵埋没放流試験: 浮上稚魚の食性. 魚と水, **35**, 107-115.
- 中村智幸 (2006). 溪流に生きる知恵 - イワナとヤマメの共存機構 - . 魚類環境生態学入門. 溪流から深海まで, 魚と棲みかのインターアクション. (猿渡敏郎編), pp. 2-22. 東海大学出版会, 東京.
- Nickelson, T. E., Rodgers, J. D., Johnson, S. L. and Solazzi, M. F (1992). Seasonal changes in habitat use by juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Oregon coastal streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 783-789.
- 阪田和弘 (1993). 球磨川溪流域におけるヤマメ生息密度と河床形態との関係. 水産増殖, **41**, 27-33.
- Shirvell, C. S. (1990). Role of instream rootwads as juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*O. mykiss*) cover habitat under varying streamflows. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **47**, 852-861.
- 竹内勝巳・中島美由紀・山下幸悦・小林美樹・下田和孝 (1998). 卵で放流したサクラマスの分散と生残. 魚と水, **35**, 99-105.
- 豊島照雄・中野繁・井上幹生・小野有五・倉茂好匡 (1996). コンクリート化された河川流路における生息場所の再造成に対する魚類個体群の反応. 日本生態学会誌, **46**, 9-20.
- Urabe, H. and Nakano, S. (1998). Contribution of woody debris to trout habitat modification in small streams in secondary deciduous forest, northern Japan. *Ecological Research*, **13**, 335-345.
- 宇藤 均 (1981). サクラマス *Oncorhynchus masou* Brevoort の生活史と生態分岐. 特に河川生活期について. 北海道大学博士論文.
- 若林 輝・中村智幸・久保田仁志・丸山 隆 (2003). 中禅寺湖流入河川に生息するサケ科魚類2種の当歳魚の生息環境. 魚類学雑誌, **50**, 123-130.
- 渡辺恵三・中村太士・加村邦茂・山田浩之・渡邊康玄・土屋 進 (2001). 河川改修が底生魚類の分布と生息環境におよぼす影響. 応用生態工学, **4**, 133-146.
- 柳井清治・中村太士 (2000). 水辺域の構造と機能. 水辺域管理 - その理論・技術と実践, (砂防学会編), pp. 4-40. 古今書院, 東京.
- 柳井清治・坂本知己・馬場仁志 (2000). 水辺域の具体的な取扱い方. 水辺域管理 - その理論・技術と実践, (砂防学会編), pp. 103-174. 古今書院, 東京.
- 山口和也・丸谷知己 (1996). ヤマメの生息におけるプロール内の河床礫の影響. 九州大學農學部學藝雑誌, **50**, 173-178.
- Zar, J. H. (1984). Biostatistical analysis. Second edition. Prentice-Hall International, Inc., New Jersey.