

支笏湖と中禅寺湖に分布するヒメマスのスモルト化

伴 真俊^{*1}・東 照雄^{*2}

^{*1} 062-0922 北海道札幌市豊平区中の島2-2 独立行政法人さけ・ます資源管理センター調査研究課

^{*2} 321-1661 栃木県日光市中宮祠2482-3 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

キーワード：ヒメマス，ベニザケ，スモルト化，降河行動

はじめに

ヒメマス (*Oncorhynchus nerka*) は、姿形の美しさや美味なことから釣り人に人気が高いだけでなく、内水面漁業資源としても重要な冷水性の淡水魚である。その昔“カバチェッポ(薄い小魚)”と呼ばれていたが、1908年に北海道庁水産課職員だった森脇技師の提案で“姫鱒(ヒメマス)”と改名された(秋庭 1976)。北海道では資源量の減少が著しく、2000年から絶滅危機種に指定されている。学名からも分かるとおり、本種は降海型のベニザケと同一種である。ベニザケの生活史は多様性に富むことで知られているが、大別すると降海型、残留型、および湖沼性のコカニー型の3型になる(Burgner 1991)。これら3型は、初めに降海型が成長促進や早熟化を要因として残留型へ分化し、次いで残留型の子孫から突然変異や自然選択等の要因で一生涯を湖沼で生活するコカニー型が形成されたと考えられている(Ricker 1940)。日本に生息するヒメマスも、一生涯を湖沼で過ごし繁殖を繰り返してきた。しかし、これは魚の海への移動がダムや流下防止ネット、あるいは滝等の地理的条件により阻害されたためであり、生息環境や個体群密度等の条件次第では降海するヒメマスが観察される(帰山 1991)。このようなヒメマスの資源量や生態に関する調査は古くから行われており、資料も豊富に蓄積されている一方(大東・大久保 1949; 徳井 1964; 真山 1978; 帰山 1991)、生理学的側面からの情報は少ないのが現状である。本稿では、支笏湖と中禅寺湖に生息するヒメマスを、スモルト化の観点から調べた結果について紹介する。

支笏湖と中禅寺湖に生息するヒメマスの由来

ヒメマスの原産地として記録に残っているのは、阿寒川上流の阿寒湖と網走川上流のチミケップ湖のわずかに2カ所だけである(Oshima 1934)。我が国におけるヒメマスの移植事業は、北海道庁職員だった藤村信吉が、1893年に阿寒湖のシリコマベツ川から千歳の孵化場へ発眼卵を輸送し、その成育状況を調べたことに端を発する。事業の目的は、1) 新魚種の増殖、2) ヒメマスの回帰性の確認、および 3) ヒメマスの回帰率の把握であった。この年、移植群が

無事に発育することを確認した藤村は、次いで阿寒湖と支笏湖のシリセツナイ川孵化場間で本格的な移植を始め、1894年～1896年に合計698,400粒の発眼卵を輸送した(秋庭 1980)。移植されたヒメマスは順調に定着し、1897年以降は親魚の回帰も確認されるようになり、当初の目的は概ね達成された。その後、資源量が増加するとともに採卵数も増したため、この事業は支笏湖産ヒメマスを各地へ移植するという新たな展開をむかえる。その結果、1900年には154,000粒が北海道の大沼へ、1902年には300,000粒が青森県の十和田湖へ移植された(田中 1967; 徳井 1992)。十和田湖に定着したヒメマスは次いで栃木県の中禅寺湖へ、1907年～1935年と1958年に移植されている。中禅寺湖への移植は、支笏湖、沼沢沼、および湯ノ湖からも行われた経緯がある。その他にも、秋田県の田沢湖や北海道の洞爺湖等、ヒメマスは合計で60余りの湖に移植され、現在では中部地方以北の23の湖に根付いているが、その源は阿寒湖であり、そこからの移植に成功した支笏湖が種苗供給湖になったことに由来するといえる(秋庭 1976)。なお、支笏湖へは1925年～1941年にかけて、また中禅寺湖へは1935年～1942年にかけて、エトロフ島のウルモベツ湖から各々4,529,200粒と3,697,730粒のベニザケ卵が移植された(徳井 1964; 田中 1967)。それらがどの程度根付いたのか最近まではっきりしなかったが、Winans and Urawa (2000) は、支笏湖産ヒメマスとエトロフ島の Sopochnoye 湖産ベニザケのアイソザイム分析から、両者の間に遺伝的類似性が乏しいことを明らかにし、移植されたベニザケが支笏湖には定着できなかったと推察した。中禅寺湖に生息するヒメマスがどの系統由来なのか、あるいは系統間の混合が起きているのかについては、現在マイクロサテライトを指標にした検討が行われており、近い将来結論が出るものと期待される。

支笏湖に生息するヒメマスの海水適応能

降海型のベニザケは、幼魚期にスモルト化して海洋生活へ移行する。スモルト化とは、背鰭と尾鰭末端の黒色化(つま黒)や体色の銀白化等の外見的变化と、海水適応能の獲得に代表される機能的変化、および降海行動等の行動的变化を含む複雑な変態現象である。ここでは、何世代も海洋生活を経験していない、支笏湖産ヒメマスから得たヒメマス幼魚の海水適応能を調べた。さらに、その支笏湖産ヒメマスを起源とし、人為的に降海型に育成された安平川産ベニザケから得たベニザケ幼魚の海水適応能も合わせて調べた。

安平川産ベニザケ(2000年級群)と支笏湖産ヒメマス(2001年級群)は、各々2000年と2001年の10月に採卵した後、翌年の4月まで、さけ・ます資源管理センター静内事業所で飼育した。両群の海水適応能を調べるため、0⁺の8月から1⁺の4月まで毎月一回、魚を塩分33 ‰の海水に投入し、24時間後まで生き残った個体の血中ナトリウム(Na)濃度を調べた。海水適応能の高い個体は海水移行24時間以内にNa濃度を170 mM未滿に調整することができるが、海水適応能の低い個体はNa濃度が200 mM前後まで上昇してしまう。実験に用いたベニザケのNa濃度は、0⁺の8月と12月に約170 mM、さらに1⁺の4月に約155 mMの低値を示したことから、この時期に海水適応能を高めていたことが分かる(図1)。一方、ヒメマスも1⁺の4月にNa濃

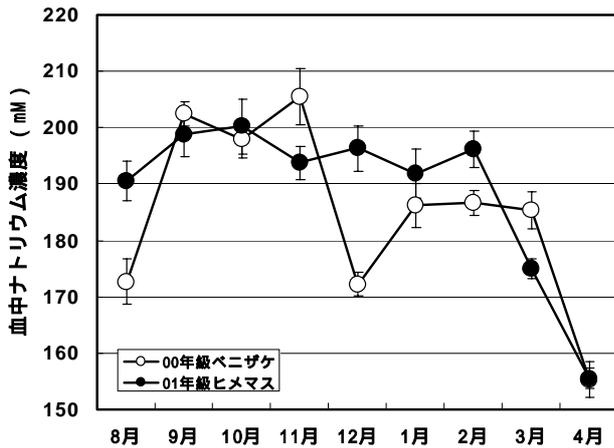


図1. ベニザケ2000年級群およびヒメマス2001年級群の海水移行24時間後における血中ナトリウム濃度. 図中の縦線は標準誤差を示す.

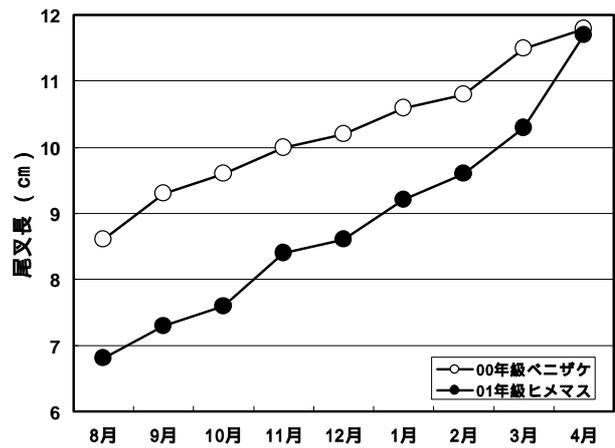


図2. ベニザケ2000年級群とヒメマス2001年級群の尾叉長の変化.

度を156 mMまで下げ、ベニザケと同程度の海水適応能を獲得していた。海水適応能を高めた個体には、スモルトの外見的指標である“つま黒”が現れていた。このように、支笏湖産ヒメマスは何世代も湖で再生産を繰り返しているにも関わらず、1⁺の春季に降海型ベニザケと同様に海水適応能を高めることが分かった。しかし、0⁺の8月における海水適応能は、明らかにヒメマスの方が劣っていた。この原因を探るため、両群の体サイズを比較したところ、海水適応能が高まった1⁺の4月における尾叉長は両群共に約12 cmだったのに対し、0⁺の8月における尾叉長はベニザケがヒメマスより約2 cmほど大型だった(図2)。大型の個体ほど海水適応能が高いことは、Houston (1961) がニジマスとサケで、また McCormick and Naiman (1984) がカワマスで報告している。今回、ヒメマスとベニザケに認められた海水適応能の違いにも、両者の体サイズが影響していた可能性が考えられる。もし、0⁺ヒメマスを今回より大きく成長させることができれば、春季の海水適応能をベニザケ並に高めることができるかもしれない。次の項では、この推測を裏付ける実験結果を紹介する。

中禅寺湖に生息するヒメマスの海水適応能

支笏湖産ヒメマスは、通常10月に採卵のピークを迎える。しかし、水温が支笏湖に比べて高い中禅寺湖に定着したヒメマスのうち、早いものは8月に採卵を行えるほど成熟が進んでいる。採卵時期が早い中禅寺湖産ヒメマスは、総じてその後の成長も早いため、1⁺の同一月における体サイズも支笏湖産の魚に比べて大型である。このような特徴を示す中禅寺湖産ヒメマスにおける海水適応能の変化を調べた。

実験にあたり、1999年8月19日に水産庁養殖研究所(現:独立行政法人水産総合研究センター養殖研究所)日光支所で採卵した中禅寺湖産ヒメマスの発眼卵を、さけ・ます資源管理センターの実験室へ輸送し、水温10℃の地下水で飼育した。その結果、ふ化および浮上は、前

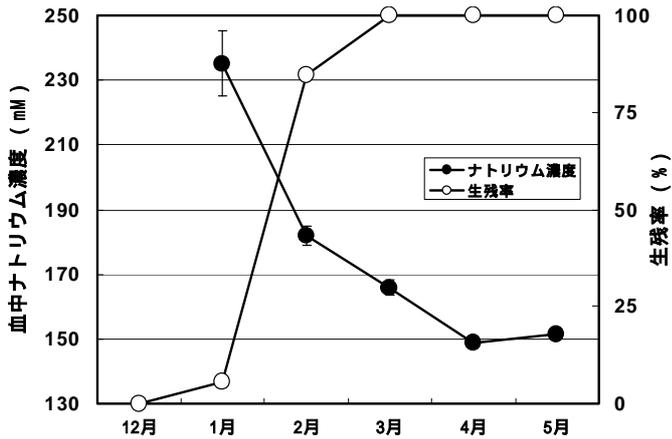


図3. 中禅寺湖産 0⁺ヒメマスの海水移行24時間後における血中ナトリウム濃度と生残率. 図中の縦線は標準誤差を示す. 一部の標準誤差はシンボルに隠れている.

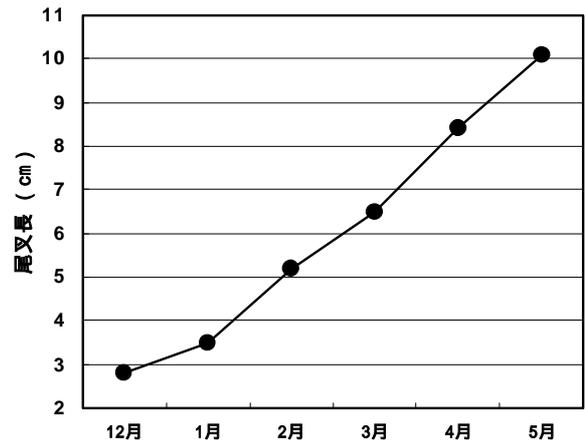


図4. 中禅寺湖産 0⁺ヒメマスの尾叉長の変化.

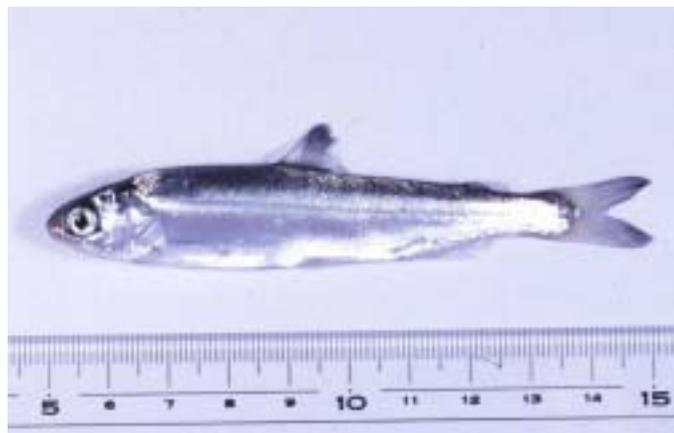


図5. 4月における中禅寺湖産ヒメマス (尾叉長9.2 cm). 背鰭と尾鰭末端に“つま黒”が確認できる.

項で紹介した支笏湖産ヒメマスに比べて2ヶ月ほど早い, 10月29日と12月13日に起きた. この群における海水適応能を, 浮上直後の12月中旬から翌年の5月中旬まで毎月1回, 前項と同じ方法で調べた. 12月に行った海水移行試験では, 移行した全ての魚が24時間以内に死亡したが, 1月から2月にかけて生残率は急上昇し, 3月以降は100%を維持した(図3). 一方, Na濃度は1月に230 mMを超えていたが, 生残率の上昇とともに低下し, 4月と5月は約150 mMを示した(図3). この間, 魚の尾叉長は12月の2.8 cmから5月の10.1 cmまで増加した(図4). Na濃度が150 mM台に低下した4月の尾叉長は8.4 cmだった. さらに, この時の魚には“つま黒”が認められた(図5). これらの結果は, 採卵時期が早い中禅寺湖産ヒメマスは, 春季に尾叉長が約8 cmを超えた段階で0⁺でもスモルト化し得ることを示している.

ヒメマスの降河行動

通常ベニザケは、淡水中で海水適応能を高めた後に降河行動を起こして海洋生活へ移行する。では、前述したように海水適応能を高める支笏湖産、および中禅寺湖産ヒメマスも海へ降りるだろうか。魚の降河行動を水槽内や狭い実験施設で確認することは難しい。そのため、天然魚の観察記録に基づいてこの点を把握することに努めた。

支笏湖から流出する唯一の河川は千歳川である。千歳川に水力発電用のダムが建設された1906年頃から、降河中に発電機に巻込まれて死亡した多数のヒメマスが発電所の下流で発見されている(秋庭 1993)。また、1952年～1966年の記録によると、降河した数十尾から2,000尾程度のヒメマスが、6月～7月に千歳川の中流で確認されている。さらに、1978年～1988年に行われた降河魚調査でも同様の結果が得られている(帰山 1991)。湖から降河するヒメマスは中禅寺湖でも観察されており、やはり6月～7月に流出部である華厳の滝を下る多数のヒメマスが観察されている(生田 1991)。現在の支笏湖と中禅寺湖は、湖水の流出口に魚の流下防止ネットが張られているため降河魚を得ることはできないが、このような物理的障害がなければ、今でも川を下るヒメマスを観ることができるかもしれない。

では、湖から下った魚は海洋生活を経て、再び湖に回帰するだろうか。残念ながらそのような証拠は残っていない。しかし、1970年代に支笏湖から降河したヒメマスを千歳川とは水系が異なる敷生川へ放流したところ、放流河川である敷生川河口沿岸で、海洋生活を経験したヒメマス由来のベニザケ親魚が漁獲されている(秋庭 1993)。この移植放流結果から、降河行動を起こしたヒメマスは、ベニザケと同様に海洋生活へ移行し、産卵のために回帰することが確かめられた。しかし、降河するヒメマスの数は放流された数に比べて少数であるし、支笏湖では降河尾数に大きな年変動が認められる。この点について、帰山(1991)は個体群が大きいほど降海型が多くなることを指摘している。それが正しいとすれば、ヒメマスの降河行動は種内間競争の結果として発現するのかもしれない。

まとめ

今回行った飼育実験から、1)支笏湖産ヒメマスは平均尾叉長が12 cmに達した1⁺の4月にスモルト化する、2)支笏湖産ヒメマスに比べて産卵時期が早い中禅寺湖産ヒメマスは、平均尾叉長が8 cmを超える4月に0⁺でもスモルト化し得る、ことが分かった。また、スモルト化したヒメマスはベニザケと同様に降海し、成熟すると降河した川に回帰し得ることは、過去の文献からも間違いのないと思われる。ヒメマスは、生活史や親魚の形態的特徴ならびに性成熟過程等、コカニー型に類似している面が多いが(Oshima 1934)、スモルト化の観点から調べてみると多分にベニザケの特徴も合わせ持っていることが分かる。今回の実験は、ヒメマスのスモルト化に、春季の体サイズと体成長が影響する可能性を示唆している。帰山(1994)によると、天然のヒメマスは生活史戦略の一環として、餌や生息空間等の資源が得られれば残留型を選択し、得られなければ降海型を選択すると推察されているが、その過程における生理

的メカニズムを明らかにすることは今後に残された課題である。

謝辞

本論文の執筆にあたり，貴重なご意見と校閲を賜った北海道東海大学の帰山雅秀教授，ならびにさけ・ます資源管理センターの浦和茂彦遺伝資源研究室長に深謝します。

参考文献

- 秋庭鉄之. 1976. ふ化事業百年史. さけ・ます友の会, 札幌. 138 p.
- 秋庭鉄之. 1980. 千歳 さけ・ますふ化事業創設の記録. さけ・ます友の会, 札幌. 196 p.
- 秋庭鉄之. 1993. 千歳と姫鱒. 千歳ヒメマス記念事業実行委員会, 千歳. 121 p.
- Ban, M., H. Haruna, and H. Ueda. 1999. Seawater tolerance of lacustrine sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) from lake Toya. Bull. Natl. Salmon Resources Center, 2: 15-20.
- Burgner, R. L. 1991. Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). In Pacific salmon (edited by C. Groot and L. Margolis). UBC Press, Vancouver. pp. 1-118.
- 稗田一俊. 北海道の淡水魚. 北海道新聞社, 札幌. 254 p.
- 大東信一・大久保正一. 1949. 支笏湖におけるヒメマスの生態 I. 孵化場試験報告, 4: 76-78 .
- Houston, A. H. 1961. Influence of size upon the adaptation of steelhead trout (*Salmo gairdneri*) and chum salmon (*Oncorhynchus keta*) to sea water. J. Fish. Res. Board Can. 18: 401-415.
- 生田和正. 1991. 中禅寺湖のヒメマスは何故「華厳の滝」で投身自殺するのか？. 養殖研ニュース, 21: 36-39 .
- 帰山雅秀. 1991. 支笏湖に生息する湖沼型ベニザケの個体群動態. さけ・ますふ研報, 45: 1-24 .
- 帰山雅秀. 1994. ベニザケの生活史戦略-生活史パタンの多様性と固有性. 川と海を回遊する淡水魚 (後藤晃・塚本勝巳・前川光司編), 東海大学出版会, 東京. pp. 101-114 .
- 真山 紘. 1978. 支笏湖におけるヒメマスの食性について. さけ・ますふ研報, 32: 49-56 .
- McCormick, S. D., and Naiman, R. J. 1984. Osmoregulation in brook trout, *Salvelinus fontinalis*. II. Effects of size, age and photoperiod on seawater survival and ionic regulation. Comp. Biochem. Physiol, A 79A: 14-28.
- Oshima, M. 1934. Life-history and distribution of the fresh-water salmons found in the waters of Japan. Proc. Fifth Pac. Sci. Congr., 5: 3751-3773.
- Ricker, R. E. 1940. On the origin of kokanee, a freshwater type of sockeye salmon. Trans. R. Soc. Can., 34, Section V: 121-135.
- 田中甲子郎. 1967. 奥日光における水産事業. 淡水区水産研究所資料, B シリーズ, 10: 156.
- 徳井利信. 1964. ヒメマスの研究 V 日本におけるヒメマスの移植. さけ・ますふ研報, 19: 49-59 .
- 徳井利信. 1992. 中禅寺湖のヒメマスについて訂正すべき既往事項. 養殖研ニュース, 24: 34-38 .

Winans, G. A., and S. Urawa. 2000. Allozyme variability of *Oncorhynchus nerka* in Japan. Ichthyol. Res., 47: 343-352.