サクラマス⁸の銀化に伴う群行動の変化と系群差

小池利通, 塚本勝巳

(1993年7月8日受付)

Ontogenic Change and Stock Differences in Schooling Behavior of Juvenile Masu Salmon *Oncorhynchus masou*, before and after SmoltificationToshimichi Koike^{*1} and Katsumi Tsukamoto^{*2}

Ontogenic change and stock differences in schooling behavior, smoltification and growth among two wild and two hatchery stocks of the masu salmon *Oncorhynchus masou*, each 100 juveniles, was observed in 1,000 l circular tanks for one year and nine months.

Hatchery stocks grew faster than wild stocks. Onset of smoltification occurred in age 0⁺ fish of one hatchery stock four months earlier than in the other three stocks. All stocks showed schooling behavior or aggregation during the daytime, while at night, they dispersed throughout the tank and stayed relatively still. Increased schooling behavior was observed in the two wild stocks just before and during smoltification and the swimming layer became shallower, whereas such tendencies were not observed in the two hatchery stocks. Inter-individual distance increased in the two hatchery stocks in direct proportion to body size, whereas the two wild stocks showed a constantly lower distance value. The smoltification period was also characterized by the occurrence of anti-clockwise schooling in every stock.

These behavioral changes occurring with the onset of smoltification in wild stocks seem to be adaptive preparations for seaward migration and marine life. Such distinct differences among stocks may be derived from the effects of domestication and/or the genetic characteristics of each parental strain.

キーワード: 群行動, 降海, 銀化

サクラマス *Oncorhynchus masou* は、サケ属7種の中でも特に複雑な生活史をもつ。ごく簡単に述べるならば、本種は受精後1年半河川に滞在した後降海して、1年間の海洋生活期を送る。その後、母川へ回帰してさらに約半年間の河川生活を経て成熟産卵し、一生を閉じる。¹⁾ この他、海へ降りない河川残留型が生じたり、個体の成長や環境条件により河川と海に滞在する期間が変化したりするので、その生活史パターンは複雑多岐にわたる。

サケ科魚類の幼稚魚期の行動に関する研究は実験室、野外とも数多い。²⁾ 中でも淡水生活期のなわばり行動³⁾と群行動⁴⁾に関する研究はサケ科魚類の降海行動と河川残留現象を理解する上で重要である。一般に幼期のなわばり性や攻撃行動は索餌場の確保に関連している。河川依存度の高いサクラマスなどの種では特にこれらの行動が強く発現し、逆に浮上後まもなく降海してしまうカラフトマス *O. gorbuscha* やサケ *O. keta* などの種では弱いといわれる。⁵⁾ 群行動に関してはカラフトマス⁶⁾やサケ⁷⁾で

降海時に大きな群を形成することが知られている。

一方、池中で継代飼育したサクラマスを放流種苗として用いる場合、家魚化によって種苗の行動特性に変化が生じるものと考えられる。事実、継代飼育に伴う家魚化により、稚魚の遊泳水深、警戒行動に変化が生じることが指摘されている。⁷⁾ このような変化が放流種苗の回帰率や成長にどのように影響するか確認しておくことは重要と考えられる。

本研究ではサクラマスの降海生態の解明と種苗放流効果向上のための行動学的基礎知見を集積することを狙いとして、サクラマスの成長・銀化に伴う群行動の変化と系群差を明らかにした。

実験方法

供試魚の来歴 由来の異なる以下の4系群を実験に用いた。

1. Yamame-A: 群馬県吾妻川で採集したヤマメを親魚として、1972年より新潟県内水面水産試験場小出支場

^{*1} 新潟県内水面水産試験場小出支場 (Koide Branch, Niigata Prefectural Inland Water Fisheries Experimental Station, Okashinden, Koide, Kitauonuma, Niigata 946, Japan).

^{*2} 東京大学海洋研究所 (Ocean Research Institute, University of Tokyo, Minamidai, Nakano, Tokyo 164, Japan).

で継代飼育した。1988年11月4日にこの系群の2⁺の親魚より採卵し、これに由来する稚魚を実験に供した。なお、親魚を吾妻川で採集した当時、同河川の下流は鉾毒によって強酸性河川となっており、海と完全に遮断されていた。このため、吾妻川に生息していたヤマメは河川陸封となっていたものと考えられる。⁸⁾

2. Yamame-B: 北海道東部の千走川と当幌川よりそれぞれ1965年と1966年にサクラマス種の卵を得、これらに起源する魚を北海道立水産孵化場森支場で池中養成・交配した。⁹⁾ このサクラマス系群は岐阜県水産試験場を経て、1978年11月に発眼卵で新潟県内水面水産試験場小出支場に導入された。これを継代飼育した1⁺の親魚より1988年10月15日に採卵し、孵化した稚魚を実験に用いた。

3. Sakura-U: 1988年10月14日～30日、新潟県信濃川水系の魚野川に遡上したサクラマス(♀1尾; FL 52.0 cm, ♂6尾; mean FL 40.2 cm ± 6.2 SD)を河口より130 km上流で採集した。これより受精卵2,797個を得、人工孵化・養成した。

4. Sakura-K: 新潟県加治川の河口から8～24 kmの地点で1988年の6月15日から7月15日かけて採捕したサクラマス(♀18尾; mean FL 55.0 cm ± 3.8 SD, ♂9尾; mean FL 48.7 cm ± 3.8 SD)を秋まで蓄養した。これより同年10月24日受精卵2,379個を得、人工孵化・養成した。

なお、本報告では池中で継代飼育したサクラマスのYamame-AとYamame-Bをまとめて池産サクラマス、また、天然親魚のF₁であるSakura-UとSakura-Kをまとめて遡上系サクラマスと呼んだ。

実験 I 上記4群の孵化日は1988年11月20日より同年12月13日にわたり、浮上は1988年12月19日より1989年1月17日であった。実験は各群とも浮上約1カ月後に開始した。Yamame-Aは採卵時期がやや遅かったため、他の3群より約1カ月実験開始が遅れた。健康な魚を各群から100尾ずつ無作為に取り出し、実験に供した。実験開始時の尾叉長は20～45 mmであった。4群をそれぞれ別々に1989年1月20日(Yamame-Aは2月17日)から1990年10月19日まで、1年9カ月間(Yamame-Aは1年8カ月間)にわたって野外の自然光条件下で飼育し、群行動の差を検討した。500 lの半透明のポリカーボネート製円型水槽4槽に上記4群を100尾ずつ別々に収容した。魚の成長に伴って、約5カ月後の1989年6月20日に実験水槽をすべて1,000 l円型水槽に替えた。水深は前者では37 cm、後者では50 cmとした。注水は管口を水面下に鉛直に入れ水槽内に旋回流がおきないように留意した。給餌は1日3回マシ配合飼料(大洋飼料, 日本農産)をなるべく残餌の出ないように注

Fig. 1. Change in water temperature (top) and smoltification rates of the two hatchery stocks (Yamame-A, Yamame-B) and two wild stocks (Sakura-U, Sakura-K) of masu salmon during Experiment I from January 1989 to October 1990.

Smoltification rate (%) was expressed as the percentage of fish at post-smolt stage.¹⁰⁾ Experiment I was divided into four periods with cutoffs corresponding to the time of transfer to a larger tank (20 June 1989) and the two boundaries where percentage of smolts reached 25%.

意しつつ飽食量を手まきで与えた。なお行動観察を行う日には各観察時のあと給餌した。実験期間中に魚が斃死した場合は、予備水槽で飼育している同一群から、斃死数と同数を補填した。

銀化現象はサケ、マス類幼魚の降海行動と密接に関係するので、銀化率を目安として、実験期間を以下の4期に分けた (Fig. 1)。この時、魚の成長に伴って水槽を交換した時期も便宜的に実験期間の区切りとした。すなわち、実験開始より水槽交換までをI期、以後銀化率が25%になるまでをII期、その後銀化率が最大に達した

のちに同率が25%に下降するまでをIII期、そして実験終了までをIV期とした。一般にサクラマスは銀化盛期の4、5月に降海するが、一部の個体はこの時期に銀化しなかったりあるいはその後銀化が退行して降海せず、そのまま河川に残留する。本実験ではこうした銀化退行過程と銀化前後の群行動の変化を比較対照して調べるため、通常の1+の降海期後もさらに数か月間実験を継続した。

本実験では完全に銀化して、背鰭と尾鰭の緑辺部が黒化したいわゆる“ツマグロ”の個体のみ銀化個体（スモルト）と判断した。これは久保¹⁰⁾のいう“後期スモルト”にあたる。これ以外の前期スモルト、中期スモルト、および退行スモルトは不完全な銀化として銀化率（各群中の銀化個体の割合：%）の計算には含めなかった。したがって上記区分によるとIII期は銀化の盛期であるが、II期においてもすでに前・中期スモルトが出現していることになり、広い意味ではII・III期が銀化期ということになる。また、IV期にも退行スモルトなど、不完全な銀化状態の個体が含まれる。

水温はI期に10.5～12.5℃、II期では10.5～15.0℃、III期では11.0～12.5℃、IV期では11.5～13.5℃の範囲で推移した（Fig. 1）。

実験II 夜間の群行動を明らかにするために、実験IのYamame-BおよびSakura-Kと同系群のサクラマス2群各100尾について、1991年10月29日から1991年11月12日まで1,000 l円型水槽中で群行動の日周変化を比較観察した。なお、供試魚は1990年秋に採卵・飼育した受精後約1年の0+幼魚である。実験設備と飼育方法は、実験Iと同様にした。実験期間中の水温は、12.4～12.8℃の範囲で推移した。実験IIに用いた魚の発育段階は、銀化率から判断して、Yamame-Bは実験IのIII期、Sakura-KはII期に相当した。Yamame-BとSakura-Kの実験時の平均体重は、それぞれ26.2 g、23.3 g、また、銀化率はそれぞれ32%、0%であった（1991年11月14日測定）。

行動観察 実験Iでは10日毎に1回観察日を設け、朝（8:30～9:00）、昼（11:00～11:30）、夕（16:00～16:30）の3回観察を行った。観察に当たっては、魚の行動に観察者の影響を与えないよう留意した。実験IIでは、1991年10月29日、11月5日、11月12日の3回観察を実施した。各回とも朝（8:30頃）、夕（16:30頃）、夜（21:00～21:30）の3回観察を行った。夜間の観察は数lux以下の照度の暗条件に観察者の眼が十分慣れるのをまって実施した。

1回の観察において以下の7項目について計測を行った。

1. 群の状態：隣接個体がほぼ同方向に並んで遊泳し

Fig. 2. Schooling behavior and aggregation of the juvenile masu salmon (A), and (B), sketches of fish schools in the horizontal (upper) and vertical planes (lower).

ている状態を“群泳”（Schooling）とした（Fig. 2のA）。一方、隣接個体の方向に斉一性がないか、または各個体が静止してしる状態を“群がり”（Aggregation）とした。

2. 群の形状：水槽の上面と横からみた群の形状をスケッチし、群の平面図と立面図を得た（Fig. 2のB）。

3. 遊泳速度：水槽中を一方向に安定して群全体が旋回する“群泳”状態のものについて、群中の最も外周を遊泳する個体を目印として、これが水槽内を1回転する時間をストップウォッチで計測した。群の形状のスケッチの平面図に基づいて、群の外周を3回キルビメーターで計測しその平均値を算出した。これを実際的水槽の外周の値を基に校正し魚群の外周を求めた。これを1回転するのに要した時間で除した値を遊泳速度（cm/s）とした。

4. 回転方向：水槽上面より観察して時計回りか、反時計回りかを判定した。

5. 分布水深：群の形状のスケッチの立面図を基に（Fig. 2のB）、水面下の群の鉛直方向の上限および下限を物差しで計測し、実際的水槽中の分布水深を求めた。群の下限値から上限値を差し引いた値を“群の厚み”とした。

6. 群面積：スケッチの平面図の群の面積をプランメーターで3回計測し平均値を求めた。この値を実際的水槽面積を基準として校正し、群面積を算出した。1水槽の収容尾数が100尾と一定なので、この群面積と次の項目の個体占有空間は共に群中の個体密度の状態を示す

指標となる。

7. 個体占有空間: “群面積”と“群の厚み”の積を実験尾数(100尾)で除した値を個体占有空間(Mean Individual Space)の指標とした。

魚体測定 実験Iでは, 1989年6月12日より毎月1回, 各群の総重量と尾数および銀化の状態を調べた。実験終了時に尾叉長, 体重, 性比, 生殖腺重量, GSI(生殖腺重量/体重 $\times 100$)を測定した。また, 飼育成績を各群間で比較検討するために, 1989年6月12日から1990年10月19日までの494日間の増重量, 総給餌量から, 飼料効率(増重量/総給餌量), 日間給餌率[総給餌量/((開始時総魚体重+終了時総魚体重)/2)/飼育日数], 日間成長率[(終了時魚体重-開始時魚体重)/((開始時魚体重+終了時魚体重)/2)/飼育日数]を算出した。

結 果

実験I 1. 成長と成熟: 体重の増加は, Yamame-Aが最も大きく, 以下Yamame-B, Sakura-U, Sakura-Kの順となった(Fig. 3)。Yamame-A, Yamame-B, Sakura-U, Sakura-K各群の実験期間中の増重量は, それぞれ22.3 kg, 13.5 kg, 9.0 kg, 5.2 kgで, 総給餌量は, それぞれ38.8 kg, 28.4 kg, 22.7 kg, 15.7 kgであった。これより飼料効率は, それぞれ58.5%, 47.5%, 39.8%, 33.0%, 日間給餌率は, それぞれ0.66%, 0.80%, 0.91%, 1.15%となった。Yamame-Aが最も摂餌が活発で効率的に成長したことを示し, 以下Yamame-B, Sakura-U, Sakura-Kの順に低下した。日間成長率をみるとすべて0.36~0.38の範囲に入り, 全群ともおおむね良好な条件で飼育されたことを示した。また, 各群とも飼育期間中に大規模な斃死はみ

Fig. 3. Growth rates of the two hatchery stocks (Yamame-A, Yamame-B) and two wild stocks (Sakura-U, Sakura-K) of masu salmon during Experiment I from January 1989 to October 1990.

られなかった。

実験終了時の尾叉長, 体重も共に Yamame-A が最も大きく, 以下 Yamame-B, Sakura-U, Sakura-K の順となった(Table 1)。実験終了時の性比は, Sakura-U でメスがやや多かった(55%)ことを除けば, 全群ともおおむね50%に近い値を示した(Table 1)。実験終了時のGSIは, Yamame-Aで最も高く, 以下Yamame-B, Sakura-U, Sakura-Kの順に低かった(Table 1)。Yamame-Aを除けば, Yamame-B, Sakura-U, Sakura-KともオスでGSIは高く, メスで低い傾向があった($p < 0.01$)。オスのGSI値は, Sakura-UとSakura-Kの間($p > 0.05$)を除けば, 他のすべての組合せの間で有意差がみられた($p < 0.01$)。また, メスではYamame-BとSakura-U, Yamame-BとSakura-Kの間($p > 0.05$)を除く他のすべての組合せでGSI値に有意差がみられた($p < 0.01$)。

Table 1. Fork length (FL), body weight (BW), gonad somatic index (GSI), smoltification, and sex ratio of the two hatchery stocks (Yamame-A, Yamame-B) and two wild stocks (Sakura-U, Sakura-K) of masu salmon at the end of Experiment I

		FL (cm)	BW (g)	GSI	Smoltification (%)	Sex ratio (%)
Yamame-A	♂	27.02 $\pm$ 4.45*	235.7 $\pm$ 99.7*	5.12 $\pm$ 1.97*	0	49
	♀	26.75 $\pm$ 2.42	230.0 $\pm$ 62.8	20.76 $\pm$ 4.53	0	51
	Total	26.88 $\pm$ 3.57	232.8 $\pm$ 83.0	13.10 $\pm$ 8.57	0	
Yamame-B	♂	23.16 $\pm$ 3.85	148.0 $\pm$ 67.6	11.58 $\pm$ 3.26	0	48
	♀	22.30 $\pm$ 3.14	129.9 $\pm$ 77.8	5.77 $\pm$ 8.87	26.9	52
	Total	22.72 $\pm$ 3.53	138.7 $\pm$ 73.6	8.59 $\pm$ 7.35	13.9	
Sakura-U	♂	20.91 $\pm$ 2.94	109.0 $\pm$ 51.6	8.59 $\pm$ 2.08	0	45
	♀	19.83 $\pm$ 1.82	84.8 $\pm$ 27.6	6.19 $\pm$ 4.68	1.7	55
	Total	20.32 $\pm$ 2.45	95.6 $\pm$ 42.0	7.27 $\pm$ 3.93	1.0	
Sakura-K	♂	16.07 $\pm$ 3.01	50.9 $\pm$ 29.0	8.55 $\pm$ 3.73	0	53
	♀	17.69 $\pm$ 2.62	56.9 $\pm$ 21.5	2.29 $\pm$ 2.59	0	47
	Total	16.84 $\pm$ 2.94	53.7 $\pm$ 25.9	5.58 $\pm$ 4.50	0	

* Mean $\pm$ SD

Fig. 4. Incidence of schooling behavior in the two hatchery stocks (Yamame-A, Yamame-B) and two wild stocks (Sakura-U, Sakura-K) of masu salmon during Experiment I from January 1989 to October 1990.

各群の GSI のヒストグラムから判断して、実験終了時の 1990 年の秋に 1⁺ (満 2 歳) では成熟しないと思われる個体の含まれる割合は、Yamame-A でオス 6.1%, メス 2.0%, Yamame-B ではオス 2.0%, メス 78.8%, Sakura-U でオス 0%, メス 44.8%, Sakura-K ではオス 13.7%, メス 80.4% であり、成長の緩慢な群ほど 1⁺ でも未成熟個体の多く出現する傾向がみられた。

2. 銀化: Yamame-A では 1989 年の 10 月頃より 0⁺ (約 1 歳) で銀化が始まり、ピークは 1990 年の 4 月 (1⁺) にみられた (Fig. 1)。それ以降は時間の経過に従って銀化は退行し、夏期にはすべてパー型となった。一方、他の 3 群の銀化は、Yamame-A より約 4 カ月遅れて 1990 年の 2 月頃 (1⁺) より始まり、そのピークは Yamame-B と Sakura-U で 1990 年 5 月、Sakura-K では同年 4 月であった。また、退行して完全にパー型に移行したのは、Sakura-U, Sakura-K の 2 系群が 1990 年 9 月頃であったのに対し、Yamame-B の退行は長引き、1990 年 10 月の実験終了時点においても約 14% 銀化魚が残存した (Table 1)。

Fig. 5. Changes in swimming speed of the two hatchery stocks (Yamame-A, Yamame-B) and two wild stocks (Sakura-U, Sakura-K) of masu salmon during Experiment I from January 1989 to October 1990.

3. 群の状態: Sakura-K はほとんど群泳せず、大部分の時間群がりを呈したが、わずかに観察された群泳行動の出現時期は、銀化の盛期 (III 期) に集中していた (Fig. 4)。Yamame-B と Sakura-U の群泳率は共に銀化前の II 期に最大値を示し、以後ゆるやかに減少した。群泳は Yamame-A で最も多く観察され、飼育の経過とともに群泳率は上昇した。実験期間中の累計群泳率 (群泳観察回数/総観察回数) は Yamame-A で 44.4%, 次いで Yamame-B (23.8%), Sakura-U (21.2%), そして Sakura-K (5.5%) と順に低くなった。Yamame-A と Yamame-B の間、Sakura-U と Sakura-K の間の群泳率には有意差があったが ($p < 0.01$), Yamame-B と Sakura-U の間には有意差は認められなかった ($p > 0.05$)。

4. 遊泳速度: Yamame-A の遊泳速度は、全実験期間を通じて変化が少なく 18~24 cm/s であった (Fig. 5)。Yamame-B では、I 期で群泳が全くみられなかったのが遊泳速度は 0 cm/s であったが、その後 II 期で 19 cm/s, III 期で 28 cm/s, さらに IV 期では 38 cm/s と成長とともに大きくなった。Sakura-U は、II・III 期でやや値が高

Fig. 6. Direction of rotation of the two hatchery stocks (Yamame-A, Yamame-B) and two wild stocks (Sakura-U, Sakura-K) of masu salmon during Experiment I from January 1989 to October 1990.

い傾向にあるが、全期間を通じて大きな差はなく各期の平均値は 14~20 cm/s と低い値を示した。Sakura-K は群泳が観察された銀化盛期の III 期には平均遊泳速度 28 cm/s と大きな値を示した。

5. 回転方向: Sakura-K を除く他の 3 群では時計回りが反時計回りに比べて約 2 倍以上多かった (Fig. 6)。Sakura-K では時計回りは 1 回もみられなかった。反時計回りは、銀化の時期に多く出現する傾向が全群で認められた。総観察回数に占める時計回りと反時計回りの出現頻度 (%) は、Yamame-A ではそれぞれ 41.0% と 3.4%, Yamame-B は 22.7% と 1.1%, Sakura-U は 14.1% と 7.1%, Sakura-K は 0% と 100% であった。

6. 分布水深: 分布水深の時期的変化は群間で大きな差はみられず、共通して次のような特長があった (Fig. 7)。すなわち実験初期、魚はおおむね水槽の中層部から底層部へ分布していたが、水槽を交換した後 (II 期) に

Fig. 7. Swimming layers of the two hatchery stocks (Yamame-A, Yamame-B) and two wild stocks (Sakura-U, Sakura-K) of masu salmon during Experiment I.

Upper and lower limits of fish schools are expressed as the mean value of each observation period: morning (M), noon (N), and evening (E).

は中層部へ、さらに銀化の時期 (III 期) を迎えてからは表層部にまで分布を拡大し、群れの厚みも大きくなった。しかし、これを詳細にみると、Sakura-U, Sakura-K では、II 期から III 期への移行に伴って群の上限、下限共に上方へ移動する傾向、すなわち遊泳層の上昇がみられ ($p < 0.01$)、これは特に Sakura-U で顕著であった (Fig. 7)。一方、Yamame-A と Yamame-B では上限は上方へ移動する傾向は認められたものの下限についてはこの傾向は認められなかった ($p > 0.05$)。なお、朝昼夕の各観察時間帯の間で分布水深を比較しても、各群とも大きな差は認められなかった。

7. 群面積: 全実験期間を通じ最も面積の大きかったのは Yamame-A (平均 1.04 m^2) で、ついで Yamame-B (0.71 m^2), Sakura-U (0.61 m^2), Sakura-K (0.49 m^2) の順となった (Fig. 8)。群面積の平均値は、すべての群間で有意差が見られた ($p < 0.01$)。成長の良い系群ほど群面積の

Fig. 8. Size of fish school (expressed in terms of area or dimension) of the two hatchery stocks (Yamame-A, Yamame-B) and two wild stocks (Sakura-U, Sakura-K) of masu salmon during Experiment I.

Theoretical maximum values (max) are shown for each experimental period.

大きい傾向があった。また、時期別に比較すると Yamame-A と Yamame-B では成長するにつれ、群面積は大きくなる傾向があったが、Sakura-U と Sakura-K では時期を問わずば一定値をとった。なお、水槽の水面の面積は 1.54 m^2 で、Yamame-A の場合は、II 期ですでに水槽壁の影響により群面積の増大は頭打ちになったものと考えられる。

8. 個体占有空間: 全期間の平均個体占有空間を求めると、Yamame-A が最大で、 $3,583 \text{ cm}^3/\text{fish}$ 、ついで Yamame-B で $1,941 \text{ cm}^3/\text{fish}$ 、Sakura-U で、 $1,584 \text{ cm}^3/\text{fish}$ 、Sakura-K では $1,368 \text{ cm}^3/\text{fish}$ となった (Fig. 9)。Sakura-U と Sakura-K の間を除いて他の群間には有意差がみられた ($p < 0.01$)。時期別にみると、群面積同様、Yamame-A と

Fig. 9. Mean individual space in the two hatchery stocks (Yamame-A, Yamame-B) and two wild stocks (Sakura-U, Sakura-K) of masu salmon during Experiment I.

Theoretical maximum values (max) are shown for each experimental period.

Yamame-B は成長とともに占有空間は増加したが、Sakura-U と Sakura-K はほぼ一定値を示した。水層の水容積を個体数 (100 尾) で割った理論的な個体占有空間の最大値は I 期で $3,083 \text{ cm}^3/\text{fish}$ 、II~IV 期で、 $7,697 \text{ cm}^3/\text{fish}$ である。しかし群の外縁の個体は水槽底や壁付近には分布しないので、実際の最大値は理論値よりかなり小さいものと考えられる。したがって Yamame-A の場合すでに III 期で占有空間の増大傾向は頭打ちになった可能性もある。

実験 II 3 日間の昼の観察では、Yamame-B, Sakura-K とともに群泳は全く出現せず、すべて群がり状態を呈した。このとき、Yamame-B, Sakura-K とともにゆるやかな持続的遊泳を行う個体が観察された。一方、夜間も昼間と同じく群がり状態であったが、両区とも水槽全面に分散して、すべての個体が静止した状態の群がりであったことが昼間の観察と異なった。夜間の分散傾向は、Sakura-K で特に顕著であった。また、昼に比べ、夜間の鉛直分布は、表層から底層まで全層に拡大し、この時魚の分布密度は、表層付近に比べて底層の方がやや高い傾向が

Fig. 10. Diel change in area of fish schools (dimension of school) of the hatchery stock (Yamame-B) and wild stock (Sakura-K) of masu salmon during Experiment II from 20 October 1991 to 13 November 1991 (closed circle).

Theoretical maximum value for school dimension (max) is shown. Corresponding data from Experiment I were also plotted for reference (open circle).

あった。

このように全個体が静止状態で水槽全域に分散する夜間の群の特徴は、実験 I と II を通じ、昼間には一度も観察されなかったものである。夜間に完全に群をといて、池産・遡上系とも同じ分散状態を呈することは、本種が昼行性の行動リズムを持っていることを示す。

群面積の値を昼と夜で比較すると、池産系の Yamame-B では両者に大きな差がみられなかったが、遡上系の Sakura-K では昼夜の差が大きかった (Fig. 10)。すなわち昼間の 2 回の観察時には 0.7 m^2 程度と低い値を示したのに対し、夜間には群は大きく拡がって 2 倍の値 (1.4 m^2) を示した。一方、銀化率より判断して、ほぼ同時期の魚の群面積を実験 I と II で比較すると、水温条件 (12.5°C 前後) や他の実験条件もほぼ同一であるにもかかわらず、Yamame-B, Sakura-K 共に実験 II の昼間の群面積は、実験 I のそれより高い値を示した。この差の原因は今のところ不明であるが、単に実験 II の観察回数が実験 I に比べて大幅に少なかったためかもしれない。

考 察

成長、銀化、および成熟 実験した 4 群の中で、成長速度に差があったのは、主に継代飼育の影響と考えられ

る。すなわち、人工継代飼育魚の Yamame-A と Yamame-B に比べて天然遡上魚の F_1 である Sakura-U と Sakura-K は、人工飼育環境下の諸条件に慣れておらず、摂餌量が比較的小さいため飼料効率が低かった。一方、池産系は、新潟県内水面水産試験場小出支場に導入されてすでに Yamame-A は 8 代、Yamame-B は 4 代経っており、摂餌行動は活発で家魚化がかなり進んでいるものと考えられる。家魚化による成長の促進や各種行動特性の変化はニジマス *O. mykiss* やギンザケ *O. kisutch* などでも一般に認められている。⁷⁾

同じ池産系の中で Yamame-A と Yamame-B の成長に差がみられたのは単に家魚化の期間の長さによるものか、あるいはそもそも継代飼育開始以前の親魚の遺伝的特性に由来するのか明らかではない。一方、Sakura-U と Sakura-K の差については共に F_1 であるのでそれぞれの河川系群の遺伝特性の違いと考えられる。Sakura-K は Sakura-U に比べて人間に対する慣れの程度が低く、例えば給餌のため接近した人間に対して鋭敏に反応して、警戒行動をより強く示した。こうした Sakura-K の警戒反応は飼料効率を低くし、成長を抑制したのかもしれない。また、Sakura-U の遡上魚は Sakura-K のそれに比べて大きい。¹¹⁾ これが幼期の成長率に反映した可能性もある。

今回用いた Yamame-B は一般的に早期に銀化する ($0+$ 魚の 5 月頃が盛期) といわれている。¹²⁾ しかし、本実験においては、Yamame-B の銀化は $0+$ 魚の段階でほとんど起こらず、Sakura-U とほぼ同じ時期の 5 月に $1+$ 魚として盛期を迎えた。導入後 10 年余りの間に、早期銀化の特性は親魚の選抜育成の過程で失われていった可能性がある。一方、Yamame-A については、導入後間もない 1974 年の銀化時期 (盛期は 3 月の上・中旬)⁹⁾ とほぼ同時期に盛期を示した。

群行動と降海 本実験で得られた最も重要な知見は、銀化の始まる II 期と盛期の III 期において群泳率が急上昇し (Fig. 4)、分布水深 (遊泳層) が底層から表層へと移行すること (Fig. 7) である。この現象は本種の降海回遊行動と密接に結びついているものと考えられる。^{6, 13)} すなわち、河川生活期の特長的行動はなわばり制であり、²⁾ 単独生活である。しかし銀化変態して、海洋表層性の魚に特長的な形態になって海へ入ると、行動面でも変化が起こり、海洋の表層を群泳するようになる。こうした降海に伴う生態的变化を反映し、その前駆的行動として群泳率の増大と遊泳層の上昇が出現したものと考えられる。また一方で銀化盛期の III 期に特異的に反時計回りの群泳が出現することは、本種の降海行動、あるいは海へ入ってからの方位決定機能と関連して何らかの意味をもつものかもしれない。例えば、日本海側に起源するサク

ラマス系群は降海後北上し、索餌回遊にでかけるので、¹⁴⁾ 降海したらおおむね右旋回（時計回り）し、逆に太平洋側のものは左旋回（反時計回り）するよう遺伝的にプログラムされていると考える。しかし今回の4系群のうち、Yamame-Aと-Bはおおよそ太平洋側、Sakura-U、-Kは日本海側起源なので降海時に特有な反時計回りの出現を統一的に説明できない。今後の課題である。なお4群中、Sakura-Kは全く時計回りを示さず、他3群と行動が大きく異なった。しかし実験水槽としては同形、同大、同質の、相互に視覚的影響はないと考えられる半透明の水槽を用い、4区が同条件になるように配置した。したがって、上記のような系群差は実験水槽の器差や水槽配置によるバイアスによって生じたものではなく、各系群本来の特性を反映したものであると考えられる。

群中の個体密度または個体間距離¹⁵⁾の指標と考えられる群面積と個体占有空間の値は、一般に魚の成長に伴って増大していくものと考えられる。しかしこれに反し、Sakura-UとSakura-Kが銀化盛期のIII期を含め全期間を通じてほぼ一定値をとったのは（Fig. 8, 9）次のように推察される。つまり、降海性の強い遡上系のサクラマスの2系群ではII期以降になると海洋生活期特有の成群性が発達してきて緊密な群がりや群泳を示すようになる。これは個体間距離の減少を招くが、一方で成長に伴う個体間距離の増大が同時に起こるために、見かけ上一定値になったと解釈される。

家魚化 本研究結果を総合するとYamame-Aが最も家魚化が進んでおり、以下Yamame-B、Sakura-U、Sakura-Kの順に野生的であるといえる。家魚化の進んだ池産系サクラマスで群面積が広がり、遡上系サクラマスでは小さいまま変化しないのは、上記の降海性の違いの他に人工飼育環境化への順応性、逆に言えば警戒行動の強さの差とも考えられる。また実験IIで、池産系サクラマスでは昼夜の群面積の値に大きな差がみられなかったのに対し、遡上系サクラマスでは、明るい日中の緊密な群がりから夜間の水槽全面に及ぶ分散へと、群面積は2倍に変化した。このことは、遡上系は日中強い警戒反応を示しているために緊密な群がりを作ったものと解釈できる。

アユ *Plecoglossus altivelis* 稚魚の群行動の観察結果¹⁶⁾では、本実験のサクラマスの結果と逆に、天然魚で群面積は大きく、継代飼育魚で小さかった。このような両種の群行動の差は両種の生態的特性の違いからある程度説明できるかもしれない。つまりアユは海域における群行動から、遡上後になわばりに代表される単独行動に移行していくが、サクラマスの場合は逆に河川のなわばり制から降海後の群生活へ移行するので、両種は全く反対方向の行動発達過程を有することになる。つまり、淡水に遡

上した天然のアユ稚魚は本来個体間に反発性が発達してくるが、これが家魚化によって弱まるため人工継代飼育魚は群面積が小さくなる。逆にサクラマスでは、降海直前の野生銀化魚は本来成群のための個体間の誘引性が強くなるが、人工魚は家魚化の影響でこれが弱くなるため、銀化しても群面積は縮小せず、むしろ逆に成長に伴って増大する。こうした両種の生態的特性の違いが、家魚化の影響を全く逆の方向に発現させていったものと考えられる。しかし、夜間に水槽全面に分散する点では両種に違いはない。ただ、照度等の環境条件が違うので単純に比較することはできないが、アユの場合は夜間も全個体がゆるやかに遊泳を続ける点は、全く静止してしまうサクラマスの場合と異なる。家魚化の程度が種苗性として回帰率などの放流効果にどのように反映するかは今後実際の放流実験を通じて確認しなくてはならない。

増殖対策と種苗性 サクラマスは発生初期に1年半、産卵前に半年の計約2年間の長い河川生活期間をもつために陸上の人間活動の影響を受けやすい。したがってその増殖対策はサケの場合ほど単純ではなく、種苗放流に当たっては特別な配慮が必要となる。¹⁷⁾ すなわち、稚魚期の生息場所と餌料環境、¹⁸⁾ 成魚期の隠れ場所と産卵場など検討すべき問題点は多い。

近年河川環境の悪化と親魚や幼魚に対する漁獲圧の増大によってサクラマスの資源量は大きく減少している。1980年以来、サクラマス資源の増大を図って、銀化するまで池中で育成した種苗の河川放流（スモルト放流）が積極的に推進されている。¹⁹⁾ しかし、本州北部の各河川ではスモルト放流は必ずしも十分な効果を上げていない。浮上直後の稚魚の放流がスモルト放流と同等の回帰性を示すことから、飼育経費を考えると前者の方が有利であるとの報告もある。²⁰⁾ またサクラマスの回帰と放流魚のサイズ、放流時期および放流場所の関係など、検討課題が数多く残っている。さらに放流種苗として地域集団間の持つ特性²¹⁾や行動特性の違いなど、放流効果に直接係わってくる種苗の質の問題（種苗性）も重要である。本研究の結果は直ちにサクラマスの種苗性の問題を論じるものではないが、降海時期前後に群泳率、遊泳層、群面積、および占有空間などの行動特性に共通した変化があり、また、これらに明瞭な系群差のあることを示している。このような行動特性は本種の降海性や放流効果（回帰率）の指標行動として利用できる可能性をもち、将来のサクラマスの種苗性の研究に役立つものと考えられる。

謝 辞

本実験の計画立案に当たり、そのきっかけを与えて頂いた新潟県内水面水産試験場の関 泰夫氏に深く感謝し

ます。また原稿の作成に当たって助けていただいた東京大学海洋研究所の大矢真知子氏に厚くお礼申し上げます。

文 献

- 1) 久保達郎: 北海道のサクラマス我的生活史に関する研究. 北海道さけ・ますふ研報, **34**, 1-95 (1980).
- 2) W. S. Hoar: Smolt transformation: Evolution, behavior, and physiology. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **33**, 1233-1252 (1976).
- 3) M. H. A. Keenleyside and F. T. Yamamoto: Territorial behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Behaviour*, **19**, 139-169 (1962).
- 4) M. Iwata and S. Komatsu: Importance of estuarine residence for adaptation of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) fry to seawater. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **41**, 744-749 (1984).
- 5) 岩田宗彦: サケ科魚類の降河行動の誘発機構と生態分化—最近の研究進展—. 魚と卵, **162**, 1-5 (1993).
- 6) W. S. Hoar: The behaviour of migrating pink and chum salmon fry. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **13**, 309-325 (1956).
- 7) R. E. Vincent: Some influences of domestication upon three stocks of brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchell). *Trans. Am. Fish. Soc.*, **89**, 35-52 (1960).
- 8) 関 榮夫, 小島将男: 吾妻川起源のヤマメの銀毛変態と成熟に関する研究. 水産増殖, **24**, 50-55 (1977).
- 9) 阿刀田光昭: 池中養殖サクラマスの生態に関する知見. I. 種苗の初期生残率, 性比, 0年魚の分化及び親魚の孕卵数について. 道庁化場研報, **29**, 97-113 (1974).
- 10) 久保達郎: サクラマス幼魚の相分化と変態の様相. 北海道さけ・ますふ研報, **28**, 9-26 (1974).
- 11) 新潟県: 回帰親魚調査. 平成3年度さくらます資源増殖振興事業調査報告書, 48-51 (1992).
- 12) 北海道立水産孵化場: サクラマス大量培養技術開発研究部会活動報告書 (昭和59~平成3年度), 8-16 (1992).
- 13) W. S. Hoar: The evolution of migratory behaviour among juvenile salmon of the genus *Oncorhynchus*. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **15**, 391-428 (1958).
- 14) 待鳥精治, 加藤史彦: サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の産卵群と海洋生活. 北太平洋漁業国際委員会研究報告, **43**, 1-118 (1985).
- 15) 塚本勝巳: アユの回避メカニズムと行動特性. 「現代の魚類学」(上野輝彌, 冲山宗雄編), 朝倉書店, 東京, 1988, pp. 100-130.
- 16) K. Tsukamoto and K. Uchida: Spacing and jumping behaviour of the ayu *Plecoglossus altivelis*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **56**, 1383-1392 (1990).
- 17) 真山 紘: 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. 道さけ・ますふ化場研報, **46**, 1-156 (1992).
- 18) 関 榮夫, 小池利通, 塚本勝巳, 大矢真知子, 星野正邦: 加治川へ耳石標識をして放流したサクラマス幼魚の分布, 成長及び食性について. 新潟県内水試研報, **16**, 19-44 (1990).
- 19) 廣井 修: 遡河性魚類の資源増大をめざして—サクラマスを中心とする複合生産システム. 「海洋牧場マリーナ・ランニング計画」(農林水産技術会議事務局編), 恒星社厚生閣, 東京, 1989, pp. 60-109.
- 20) K. Tsukamoto: Otolith-tagging for stock enhancement program of masu salmon, *Oncorhynchus masou* in the Kaji River. *Proc. Int. Symp. Fish Otolith Research and Application* (1994, in press).
- 21) 真山 紘, 野村哲一, 大熊一正: サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の交換移植試験 2. 地場産魚と移植魚の降海移動と親魚回帰の比較. 道さけ・ますふ化場研報, **43**, 99-113 (1989).