

西湖におけるクニマスの産卵環境

大浜秀規・青柳敏裕・谷沢弘将・長谷川裕弥（山梨衛環研）

2010年に西湖で再発見されたクニマス *Oncorhynchus kawamurae* が、ヒメマス *Oncorhynchus nerka* と交雑せず70年間も存続できた理由として、水深30mにある礫地で産卵が行われてきたことが指摘されている¹⁾。これまでの我々の調査により礫地の数と大きさに加え、地中温度が高く湧水の湧出が推定される地点も確認され、礫地には産卵期にクニマスが蟄集することも明らかになってきた²⁾。しかし、この礫地における湧水の湧出状況や底質などについては、ほとんど明らかになっていない。サケ・マス類の産卵は河川の淵尻にある礫地で行われ^{3,4)}、産卵行動と卵の生残には産卵床の伏流水や湧水などの通水性が深く関与している^{5,6)}。そこで、クニマス産卵場の礫地において、スキューバ潜水により湖底湧水の湧出状況を調査するとともに、クニマス近縁種であるヒメマス発眼卵の埋設後の生残状況を確認し、クニマス保全を図るために必要な産卵環境について検討を行った。

材料及び方法

湧水の判定

海底湧水では、海水の揺らぎ、塩分濃度や水温の違いから湧水の湧出が確認されている^{7,8)}。湖底湧水についての事例は少ないものの、湧出孔から出る湧水の揺らぎや水温の違いから調べられている^{9,10)}。今回調査を行った西湖の水深30mの水温は周年4~6°Cの範囲内にあるが、産卵場湧水の集水域にある井戸の水温は約9°Cとされている²⁾。これらのことから、礫地周辺の湖底水温に比べて礫地の地中温度が高い地点を湧水が湧いていると判定した。

湖底礫地の環境

湖底礫地の地中温度、貫入の程度、泥の被覆割合、底質及び水深については、2015年10月20日から11月4日のうちの6日間で、延べ12回の潜水により調査した。調査対象はこれまで水深約30mで確認された7か所の礫地のうち最大かつ高い地中温度が確認された礫地とした²⁾。その礫地の南端に起点を設け北方向へメジャー(30m)で基線を設定し、箱尺(3m)とメジャー(10m)を用い、7×9mの範囲に1mメッシュのセルを設けた。セルの中心点にアルミ製のナンバープレート(45×30×3mm)を設置して同時に各項目の測定を行い、その値がセルを代表することとした。

地中温度については、デジタル式温度計(T&D社 TR-71U, 精度±0.3°C)をデジタルカメラの耐圧ハウジングケースに密閉し、センサー先端部を湖底から深さ5cmまで貫入させて測定した。なお、センサーが5cm貫入しなかった場合でも、その状態で測定された温度を地中温度として扱った。

貫入の程度については、地中温度測定時のセンサー先端の貫入の程度により、3ランク(貫入せず、少し貫入、5cm貫入)に分けて記録した。なお貫入の程度は、泥がない又は薄くあり湖底への貫入の程度が明確に判別できる場合のみデータとして用いた。

泥の被覆割合及び底質については、セル中央に設置したナンバープレート周辺をデジタルカメラ(Fuji film, Fine Pix F200EXR)で撮影し、後日写真から泥の被覆割合を5ランク(泥なし、薄くあり、泥の被覆割合が50%以下、泥の被覆割合が50%を超える、泥の被覆割合が100%)に、セル中心付近で優先する礫の長径(以下底質)を3ランク(1cm以下、3cm以下、3cmを超える)に区分した。なお底質は泥がない又は薄くあり礫の長径が確実に

Oohama Hideki, Aoyagi Toshihiro, Tanizawa Kosho, Hasegawa Yuya

判別できる場合のみデータとして用いた。

水深については、最深部の調査メッシュ南端と最も浅い北端の水深をダイブコンピューター（apeks 社、Quantum）を 0.1m 単位で読み取り、湖底の傾斜が一定であると仮定し、各ナンバープレートの水深を割り戻した。

湧水の溶存酸素量と水温については、溶存酸素記録計（HOBO 社 U26-001, 5 秒間隔, 精度±0.5mg/L）を地中温度の一番高かった地点（9.3℃）で、センサー部分が地中 10cm になるように埋設し、2015 年 10 月 30 日から 11 月 5 日までの 6 日間計測を行った。

ヒメマス発眼卵の生残

短く切断したパイプ（塩化ビニル製, 内径 60mm, 長さ 30mm）にヒメマス発眼卵 80 粒を收容し、両端を網（ポリエチレン製, 3mm 目）で閉じた。これを 2 個（合計 160 粒）と水中用温度記録計（以下「水温ロガー」という。HOBO 社 UTBI-001, 20 秒間隔, 精度±0.2℃）1 個を結束し、併せて 1 セットとした。このセットを地中温度の高い一地点の湖底上と地中 10cm へ、同様に温度の低い一地点の湖底上と地中 10cm へ設置し、各々湧水多一湖底区、湧水多一埋設区、湧水少一湖底区、湧水少一埋設区とした。これを 2015 年 10 月 28 日に設置し、8 日後の 11 月 4 日に回収して、発眼卵の生残状況を確認した。なお、発眼卵は潜水時までクーラーで保冷して保存し、10 月 28 日 13:30 の潜水時表層水温は 18.3℃であった。

湧水の経時変化

2014 年 11 月 21 日に礫地へ埋設した水温ロガー（同上, 15 分間隔）3 個を 2015 年 11 月 4 日に回収し、温度の経時変化について確認した。また、水深が 76m ある湖心の水深 30m に設置した水温ロガー（同上, 1 時間間隔）の 2014 年 11 月から 2015 年 7 月のデータを用いて比較検討を行った。

結果の解析

礫地の地中温度の分布に底質、貫入の程度、泥の被覆割合、水深が与える影響について、以下のようなモデルによって検討した。

$$\begin{aligned} \text{水温}_i &= \text{礫径}_i + \text{貫入の程度}_i + \text{泥の被覆割合}_i + \text{水深}_i + \rho_i \\ \rho_i | \rho_{-i} &= N\left(\frac{\sum_{j \in \delta_i} a_{ij} \rho_j}{a_{i+}}, \frac{\sigma^2}{a_{i+}}\right), j \neq i \end{aligned}$$

ここで ρ_i は測定地点 i における水温の空間自己相関項、 a_{ij} は測定地点 i の近傍地点（本研究では上下左右の 4 地点を近傍と定義した）の重み係数（地点 j が i の近傍であれば 1, それ以外であれば 0 を取る）、 δ_i は地点 i の近傍地点の番号、 a_{i+} は地点 i の近傍地点数、そして σ は空間相関の分散である。上記の空間自己相関項は、Intrinsic CAR モデルである^{11,12)}。解析には統計ソフトウェア R と R のパッケージ CARBayes を用いた。推定された係数の 95%信用区間が 0 をまたがない場合に、水温に有意な影響を与えていると判断した。

結果

湖底礫地の環境

礫地の地中温度は 5.6~9.1℃の範囲内であった。周辺の底層水温は 5.2~5.9℃であったことから、地中温度が 5.9℃以下で湧水がないか又は非常に少ないと判断できる地点が 63 地点中 30 地点（47.6%）、地中温度が 7.0℃以上の地点が 8 地点（12.7%）、7.5℃以上が 2 地点（3.2%）と、礫地すべてから湧水が湧出しているわけではなく

湧水の多い場所は限定的であった（図1）。

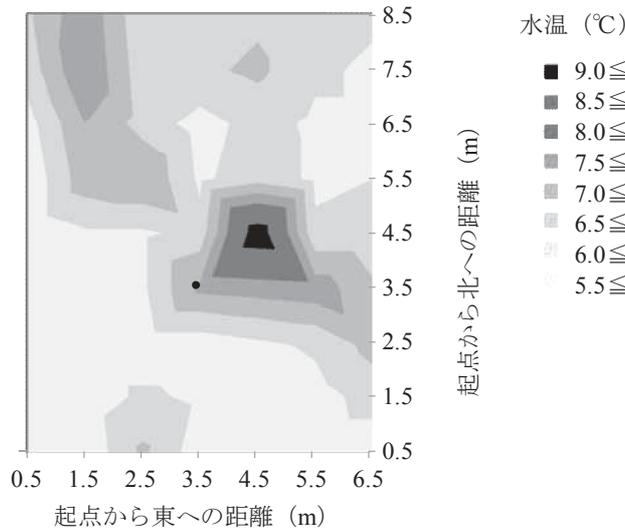


図1 湖底礫地における地中温度の分布状況。水温の高いところほど湧水が多い。

泥の被覆割合は、泥が全く堆積していないところが63地点中23地点（36.5%）、礫がなく100%泥で覆われているのが12地点（19.0%）であった（図2、表1）。礫地の周辺では泥の厚さが増して、徐々に礫が見えなくなっていくため、礫地の境界を特定することは困難であった。なお、泥の被覆割合と底質においてデータとして用いた、泥がないまたは薄くある地点は29地点であった。

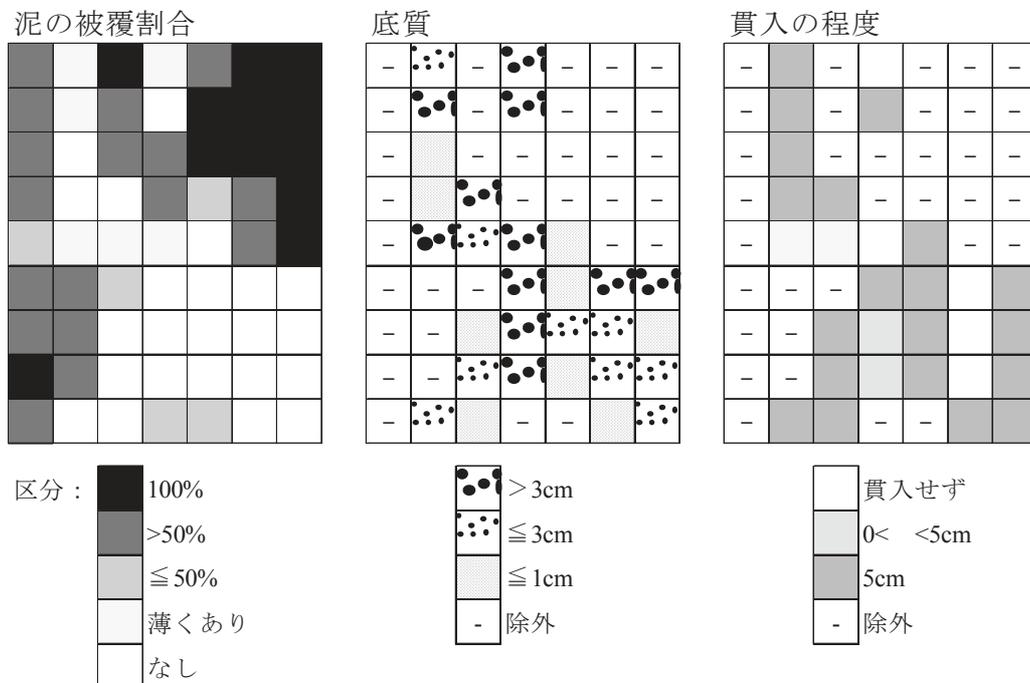


図2 湖底礫地の泥の被覆割合，底質，貫入の程度の状況（底質及び貫入の程度では、泥の被覆割合が「薄くあり」及び「なし」の場合のみデータとして用い、それ以外は除外した。）

表1 湖底礫地の環境

	区分	セル数	割合(%)
貫入の程度	0 c m	5	17.2
	<5cm	4	13.8
	5cm	20	69.0
底質	≦1cm	9	31.0
	≦3cm	9	31.0
	>3cm	11	37.9
泥の被覆割合	100%	12	19.0
	>50%	17	27.0
	≦50%	5	7.9
	薄くあり	6	9.5
	泥なし	23	36.5

底質は、1cm 以下、3cm 以下、3cm を超える地点が各々31.0%、31.0%、37.9%とほぼ同じ割合であった。なお、砂又は長径が 20cm 以上の礫はほとんど認められなかった。貫入の程度は、5cm 貫入する地点が 29 地点中 20 地点 (69.0%) を占めていたが、まったく貫入しない地点も 5 地点 (17.2%) があった。水深は、測定範囲の北端が一番浅く 29.1m、南端が一番深く 31.2m あり、ほぼ均一な斜面で勾配は約 26/100 であった。底質、貫入の程度、泥の被覆割合及び水深が地中温度分布に与える影響を統計解析した結果、底質、水深の要因については、95%信頼区間にゼロが含まれ一定の傾向が見られなかったが、泥の被覆割合の 95%信頼区間は-0.41~-0.08 で、泥が少ないほど地中温度の高い傾向が、貫入の程度の 95%信頼区間は 0.13~0.36 で、貫入の程度が大きいほど地中温度の高い傾向が認められた (表 2)。

表2 底質、貫入の程度、泥の被覆割合及び水深が地中温度分布に与える影響の統計解析結果

	Median	2.50%	97.50%	Rhat
底質	-0.021	-0.196	0.156	1.002
貫入の程度	0.238	0.125	0.359	1.006
泥の被覆割合	-0.247	-0.411	-0.085	1.002
水深	0.123	-0.048	0.277	1.02

地中温度が一番高かった地点の溶存酸素量は、8.3~8.4mg/L、溶存酸素飽和度は 80~81%と測定期間中の 6 日間両者ともほぼ一定であった。同様に地中温度も 8.6~8.9℃と変化が小さかった (表 3)。

表3 湧水の溶存酸素量と地中温度

	平均値	最小	—	最大
溶存酸素量(mg/L)	8.3	8.3	—	8.4
溶存酸素飽和度(%)	80	80	—	81
地中温度(℃)	8.8	8.6	—	8.9

ヒメマス発眼卵の生残

ヒメマス発眼卵設置 1 時間後から回収直前までの各区の温度の平均値及び変動係数は、湧水多一埋設区が 8.6℃、0.017、湧水多一湖底区が 6.0℃、0.044、湧水少一埋設区が 5.6℃、0.005、湧水少一湖底区が 5.4℃、0.015 で、温度の平均値は湧水多一埋設区が一番高く、湧水少一湖底区が一番低かった。また変動係数は湧水の多少に関わら

ず、埋設区が湖底区に比べ小さかった（表4、図3）。

表4 ヒメマス発眼卵を設置した礫地の温度（℃）と変動係数

	平均値 ± 標準偏差	最小 - 最大	変動係数
湧水多-埋設区	8.6 ± 0.1	8.0 - 8.8	0.017
湧水多-湖底区	6.0 ± 0.3	5.3 - 6.6	0.044
湧水少-埋設区	5.6 ± 0.0	5.5 - 5.7	0.005
湧水少-湖底区	5.4 ± 0.1	5.2 - 5.9	0.015

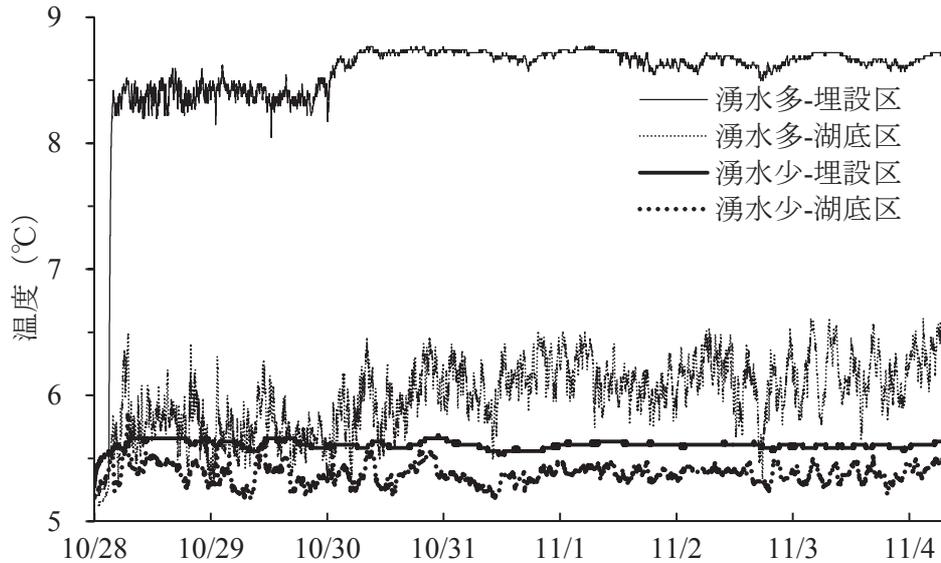


図3 ヒメマス発眼卵を設置した礫地の温度変化

ヒメマス発眼卵の生残率は、湧水多-埋設区 98.8%、湧水多-湖底区 100%で両区に差はなかった (χ^2 検定 $p>0.05$)。湧水少-埋設区は 160 粒全てが白濁斃死し、生残率は 0%であった。湧水少-湖底区の生残率は 93.1%であったが、卵を収容した 2 個の容器のうち 1 個は 80 粒すべてが生残し、残りの 1 個は 80 粒のうち 11 粒が斃死していた（表5）。

表5 礫地に設置したヒメマス発眼卵の生残

	生卵数 (粒)	死卵数 (粒)	生残率 (%)
湧水多-埋設区	158	2	98.8
湧水多-湖底区	160	0	100.0
湧水少-埋設区	0	160	0.0
湧水少-湖底区	149	11	93.1

湧水の経時変化

湖心水深 30m の水温は 12 月中旬に循環期に入り、それまでの約 5.6℃から 6.5℃まで一度上昇した後、2 月下旬にかけて 4℃まで徐々に低下した（図4）。また、循環期を除くすべての期間で 0.5℃程度の変動が常時観測された。

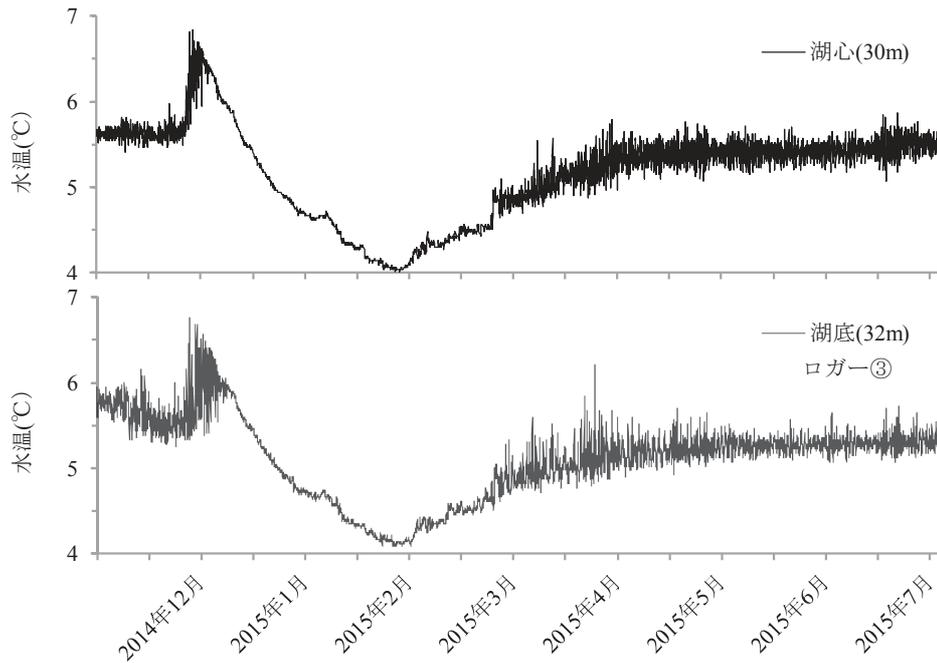


図4 水深約30mにおける湖心と湖底の水温変化

2014年に埋設した水温ロガー3個は湖底に露出した状態で回収された。このため当初目的とした年間を通じての地中温度（≒湧水湧出量）の変化については、データを得ることができなかった。ただし、そのうちの1個（ロガー③）は湖心30mの水温とほぼ同じ変動を示した（図4,5）。残りの2個（ロガー①, ②）は12月上中旬まで湖心水深30mの水温より1~1.5°C高く、それ以降はほぼ同じ変化を示した（図5）。

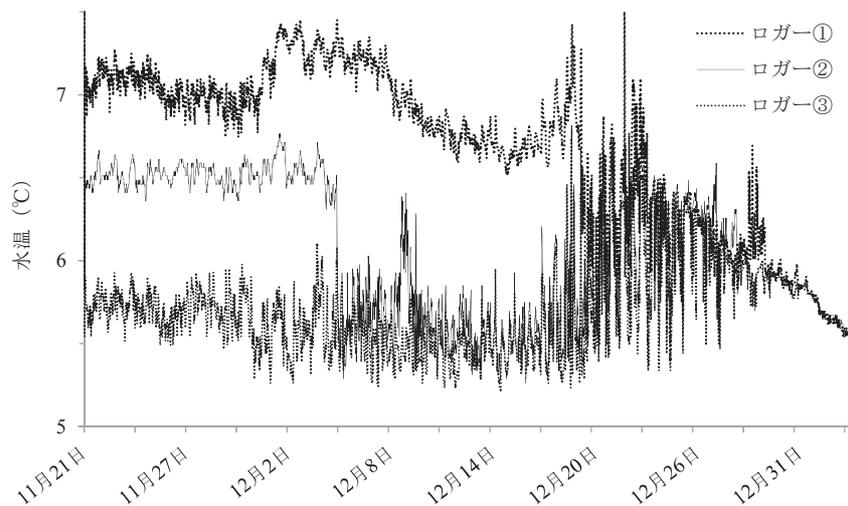


図5 2014年に設置した3つの水温ロガー

考察

今回の潜水調査で、湖底湧水が砂や浮遊物を巻き上げることや、揺らいで見えることはなかった。湧水の湧出量を直接計ることはできなかったが、地中温度の違いから礫地における湧水の分布について把握することはでき

た。その結果、確認されている7カ所のうち一番大きい礫地でも、湧水の多い場所はスポット的にしか存在しないことが明らかになった。これ以外の礫地6カ所は全て1~2m²程度と小さく、そのうち3カ所の礫地では、2~5cm程度の浮泥が堆積し、地中温度の上昇が認められていないことから²⁾、礫地全域においても湧水のある礫地は少なく、再生産に適した場所はあまり広がらないと推察された。

埋設したヒメマス発眼卵は、湧水多一埋設区では98.8%生残したが、湧水少一埋設区では全数斃死した。湧水少一埋設区の地中温度は5.5~5.7°Cと変動は小さく、湖底の温度(5.2~5.9°C)とほぼ等しかったことから、ほとんど湧水がなく発眼卵は酸欠で斃死したと考えられた。この礫地において、発眼卵の生残が良好であった湧水多区より地中温度が高く、順調に卵が生存すると思われる7.0°C以上の地点は8地点(12.7%)で、すべて斃死した湧水少区より地中温度が低く、湧水が少ないことによる酸欠死の可能性のある6.0°C未満が30地点(47.6%)あった。ヤマメは、産卵床の水の通りが悪いと産卵床を掘っても産卵を行わない傾向があり、また通水状況の悪い産卵床は卵の生残率が悪い⁵⁾。クニマスにおいても湧水量が少ない場合、産卵が行われなかったり、卵の生残に影響を与えたりする可能性があると考えられる。さらに、湧水量が少ない場合には、クニマスが産卵場へ蟻集しなくなり再生産に師匠が生じることも想定される。これらのことから、産卵場湧水の保全はクニマスの再生産を継続させるため、非常に重要であると考えられる。なお、今回の試験はヒメマス発眼卵を用いて行ったが、クニマス卵は4~12°Cの範囲内で80%以上の発眼率を示しており¹³⁾、今回の調査において測定された水温はこれの範囲内であったことから、クニマス卵が産み付けられた場合でも水温が発眼率が大きな影響を与えることはないと考えられる。ただし、発眼卵の酸欠について検討を行うため、今後クニマス発眼卵の酸素消費量について明らかにする必要がある。また、湧水少一湖底区の容器2個の内一つは生残率100%、もう一つは86%と差があったが、これは作業時に泥が付着するなどのハンドリングによる影響と思われ、湧水少一湖底区的环境も発眼卵の生残にとって特に問題はなかったと考えられた。

水温の変動は、湖心30mに設置した水温ロガー及び湖底の水温ロガーで認められた。振れ幅は表層になるほど大きく、底層になるほど小さくなったこと、日周期的な変動でなかったこと、循環期には振れ幅が小さくなったこと、埋設した水温ロガーに比べ、湖底に設置した水温ロガーの振れ幅が大きかった。これらのことから、目に見える浮遊物の動きは認められなかったものの、内部静振により湖水が動き水温が変化していると考えられたが、今後詳細な検討が必要であろう。なお、湖底でも湧水の多い場所に設置された水温ロガーではさらに振れ幅が大きくなっていったが、これは内部静振による変動に加え湧水の揺らぎが加わっているものと推察された。

今回の調査では、地中温度の分布を測定途中の時点で、地中温度が一番高い地点と(7.1°C)、一番低い地点(5.7°C)にヒメマス発眼卵と水温ロガーを埋設している。地中温度が高い地点に埋設した水温ロガーは8.0~8.8°C、低い地点に埋設した水温ロガーは5.5~5.7°Cで、リアルタイムの地中温度測定値とやや異なっていた。後日確認した器差は0.1°C未満であったことから、水温ロガーは10cmの深さへ埋設しているものの、リアルタイムの地中温度測定は湖底から5cmの深さまでセンサーを押し込んだまま測定を行っているため、温度が低い湖水の混入により温度が低くなっていた可能性があると考えられた。また、地中温度の高い場所は局在していたことから、湧水には滲筋があり少しでもずれると地中温度が異なっていた可能性もあると考えられた。湧水の湧出状況をさらに詳しく把握するためには、測定メッシュを細かくして、湖水の影響を受けにくい地中温度のリアルタイム測定方法や湧水量測定方法の開発について、引き続き検討を進める必要がある。

前年度に設置したロガーが露出していたので作業を行ったダイバーに再確認したところ、設置した水温ロガーは湖底が固かったため、湖底を掘り下げて埋設することができず、周辺の礫を集めて覆った状態であることが判明した。ロガー③は水深32mから回収されたが、湖心30mの水温と測定当初からほぼ同じ変動を示したことから、設置直後に露出したと考えられた。12月19日から温度が低くなったロガー①は、同日12月19日13時頃にこの付近に設置した刺網の回収作業を行っていることから、これにより覆っていた礫から露出したと考えられた。た

だし、ロガー②の水温が低くなった12月6日の時点では、特に湖底に影響を与える作業は付近では行っていない。この時期はクニマスの産卵期であり、今回の潜水調査中にもクニマスの成熟した雄と思われる個体が観察されていることもあり、クニマスの産卵行動により湖底に露出した可能性が高いと推定された。

クニマス産卵場の湧水湧出量は、降雨量や集水域における取水等の影響により変動すると思われるが、クニマスの産卵期に短時間でも湧出が停止すると産みつけられた卵の生残は急激に低下すると考えられる。このため、この地域における地下水資源の水文学的検討を進める必要があるが、今回の調査で新たに水温ロガーを3カ所埋設しており、そのデータにより湧水の季節変動や降雨量等との関連について明らかにすることが期待される。

なお、本試験の実施に際し山梨県森林総合研究所の飯島勇人研究員には、統計解析について丁寧なアドバイスを頂いた。ここに厚く御礼申し上げます。また、今回の潜水調査は、西湖の標高が900mと高所で、クニマス産卵場の水深が約30mと大深度で、湖底周辺の水温が約5℃と低水温で、照度が水面の0.1%以下と低照度であり、湖底での滞在時間は10分程度しかなく、さらにレギュレーターの凍結も発生するなど過酷な条件下であった。今回の調査が順調に行われたのはプロダイバーの下司秀樹氏と大谷光弘氏のおかげであり、心から感謝申し上げます。今後も引き続き他の礫地の湧水についてもさらに調査を進め、クニマスの保全を図る必要があるが、潜水調査を実施するには十分に注意して行う必要がある。

要約

1. クニマス産卵場の礫地において、スキューバ潜水により湖底湧水の湧出状況を調査するとともに、ヒメマス発眼卵の生残状況を確認し、クニマスの保全を図るために必要な産卵環境について検討を行った。
2. 礫地の地中温度は5.6～9.1℃の範囲内で、湧水の多い場所は限定的であった。
3. 泥が多いほど地中温度が低い傾向が、貫入する程度が大きいほど地中温度が高い傾向が認められた。
4. ヒメマス発眼卵の生残率は、湧水多ー埋設区、湧水多ー湖底区ともほぼ100%であったが、湧水少ー埋設区は生残率0%で酸欠死したと考えられた。湧水少ー湖底区の生残率は93.1%であった。
5. 礫地全域においても湧水のある礫地は少なく、再生産に適した場所はあまり広くないと推察された。
6. クニマスにおいても湧出量が少ない場合、産卵が行われなかったり、卵の生残に影響を与える可能性もあると考えられる。さらに湧水量が少ない場合には、産卵場への蝸集自体が困難になり再生産が阻害されることも想定される。これらのことから、産卵場の湧水を保全することはクニマスの再生産を継続させるため、重要であると考えられる。
7. 水温の変動は、静振により湖水が動き水温が変化していると考えられた。
8. 前年に湖底に設置した水温ロガーは、クニマスの産卵行動により湖底に露出した可能性が高いと推定された。

文献

- 1) Nakabo, T., Nakayama, K., Muto, N. and Miyazawa, M (2011) : *Oncorhynchus kawamurae* "Kunimasu", a deepwater trout, discovered in Lake Saiko, 70 years after extinction in the original habitat, Lake Tazawa, Japan. Ichthyol Res. 58, 180-183.
- 2) 青柳敏裕・岡崎巧・大浜秀規・三浦正之・谷沢弘将・小澤涼・長谷川裕弥・吉澤一家・坪井潤一・勘坂弘治・市田健介・Lee Seungki・吉崎悟朗・松石隆 (2015) : クニマスの生態解明及び増養殖に関する研究 (第3報), 山梨県理工学研究機構研究報告書第10号.43-65.
- 3) 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. 日本生態学会誌, 31, 269-284.

- 4) 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.
- 5) 近藤卓哉・竹下直彦 (2006) : ヤマメの繁殖生態 – 溪流のどこで産卵する? –. 魚類生態学入門 (猿渡敏郎編), 東海大学出版会, 神奈川, 23-50.
- 6) 鈴木俊哉 (1998) : 遊楽部川におけるサケの自然産卵環境調査. さけ・ます資源管理センターニュース, 4, 1-4.
- 7) 小山裕樹・張勁・萩原崇史・佐竹洋・浅井和見 (2005) : 富山湾東部における広域海底湧水湧出量の測定. 地球化学, 39, 149-155.
- 8) 張勁・萩原崇史・小山裕樹・佐竹洋・中村哲也 (2005) : 沿岸海底湧水湧出速度測定法の開発と富山県片貝川扇状地沖でのアプローチ. 地球化学, 39, 141-148.
- 9) 西湖フジマリモ調査会 (1995) : 山梨県指定天然記念物「フジマリモ及び生息地」調査事業報告書 西湖のフジマリモ. 山梨県足和田村, 山梨, 84.
- 10) 丸井敦尚・安原正也・河野忠・佐藤芳徳・垣内正久・檜山哲哉・鈴木裕一・北川光雄 (1995) : 富士山北麓西湖の水質と湖底湧水. ハイドロロジー, 25, 1-12.
- 11) 深澤圭太・石濱史子・小熊宏之・竹田知己・田中信行・竹中明夫 (2009) : 条件付自己回帰モデルによる空間的自己相関を考慮した生物の分布データ解析. 日本生態学会誌, 59, 171-186.
- 12) Latimer, AM., Wu, S., Gelfand, AE., Silander, JA, Jr (2006) : Building statistical models to analyze species distribution. *Ecological Applications*, 16, 33–50.
- 13) 青柳敏裕・加地奈々・長谷川裕弥 (2013) : クニマスの生態解明及び増養殖に関する研究, 山梨県理工学研究機構研究報告書第 8 号.89-102.