

北海道におけるカラフトマスの集団構造： 奇数年回帰群にみられる漁獲動向および形態的特徴の地域変異

星野 昇^{*1,2}・藤原 真^{*1}・春日井 潔^{*1}・宮腰 靖之^{*1}・竹内 勝巳^{*1}

Population Structure of Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Hokkaido: Geographic Variation in Catch Fluctuations and Morphometric Characteristics for Odd-year Class

Noboru Hoshino^{*1,2}, Makoto Fujiwara^{*1}, Kiyoshi Kasugai^{*1}, Yasuyuki Miyakoshi^{*1}
and Katsumi Takeuchi^{*1}

Abstract We examined the geographic variation in catch fluctuations and morphometric characteristics for the odd-year class of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) returning to Hokkaido. Factor analysis for the data on catch in the coastal area of Hokkaido detected 4 regional factors of fluctuation, i.e. Wakkanai~Sarufutsu, Oumu~Rausu, Shibetsu~Ochiishi, and Hamanaka~Kushiro. Significant differences were observed among 9 river samples for many morphometric lengths. These variations in morphometric lengths were mainly characterized for proportional variation of caudal peduncle by principal component analysis. Several meristic counters such as fin ray had significant differences among the 10 river samples, especially for females. In our present study, the environmental factors that cause the geographic variation in pink salmon have not been clarified. We need to understand the ratio of natural population to the hatchery-released population, morphometric variation in fry of both populations and so forth.

Key words : カラフトマス, 集団構造, 地域変異, 形態, 漁獲量変動

カラフトマスは北太平洋海域における主要な漁業資源である。北海道の沿岸域においては、オホーツク海や道東太平洋で7～8月に定置網等によって漁獲される。沿岸漁業による年間漁獲量は約7000トン（2001～2005年の5か年平均）であり、支庁別には網走支庁で最も多く、北海道全体の約74%を占める（北海道庁水産林務部資料）。本種ではふ化放流事業も行われており、

秋季に河川遡上した個体を捕獲、採卵し、翌春まで施設内で管理した後に放流している。北海道全体では1980年代以降、毎年約1億4千万尾の種苗が放流されており、2003年度事業期には30河川で捕獲・採卵され生産された種苗が39河川へ放流された（独立行政法人さけ・ます資源管理センター、2006）。

本種では、ほぼすべての個体がふ上後数日で海洋生

^{*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 北海道立中央水産試験場（Hokkaido Central Fisheries Experimental Station, Hamanaka 238, Yoichi, Hokkaido 046-8555, Japan）

活に移行し、およそ1年半後、すなわち満2歳時に河川に遡上して繁殖後に死亡する。必然的に、西暦奇数年の秋季に発生する年級群（以降、奇数年系群と略記する）と偶数年次に発生する年級群（同、偶数年系群）では繁殖年が重複しないことで、同一の河川においても生殖隔離が生じる。このため、それぞれの系群における河川間の遺伝的変異より、同一の河川における両系群間の遺伝的変異の方が大きいという傾向が知られている (Beacham, 1985a; Beacham, *et al.*, 1988)。また、母川へ遡上する割合がシロザケなどに比べて低く、近隣の他河川に遡上する個体の頻度の比較的大きいことが、広い範囲の河川間で遺伝的交流が行われる要因にあげられている (Hendry *et al.*, 2004)。

北海道においては、奇数年系群、偶数年系群のそれぞれに、地域間の遺伝的変異が検出された報告例はないが、本種のふ化放流事業や漁業に長く携わる関係者は、漁獲量の年変動パターンに地域差があることや、遡上した個体の外観に地域固有の特徴があることを感覚的に把握している。このことは、河川間での遺伝的

交流が頻繁なことで、それぞれの系群内の集団遺伝構造は均質的でありながらも、個体群サイズや個体の形態形成に影響をおよぼす初期生活期の生息環境は一樣ではなく、地域特異性があることを示唆している。しかし、北海道において、地域間の漁獲量変動傾向の違いや形態形質の河川間対比が検討された報告はなく、その実態は明らかにされていない。

本種を対象とした沿岸漁業経営と、それを支えるふ化放流事業に供する親魚の安定確保を図る上で、漁獲量や河川遡上量を漁期前に予測する技術の精度向上や事業効果の検証が求められている。また、地域集団がそれぞれにもつ特性に対して科学的検証が行われなまま無秩序な放流事業が進行すると、在来の野生集団の遺伝的劣化など生物保全上望ましくない状況に発展するという指摘もある (Gross, 1998; Hilborn and Eggers, 2000)。そのため、北海道において、奇数年系群と偶数年系群のそれぞれに漁獲量の年変動や形態形質の特徴を解析し、河川・地域間または両系群間の変異を理解することは重要な課題である。

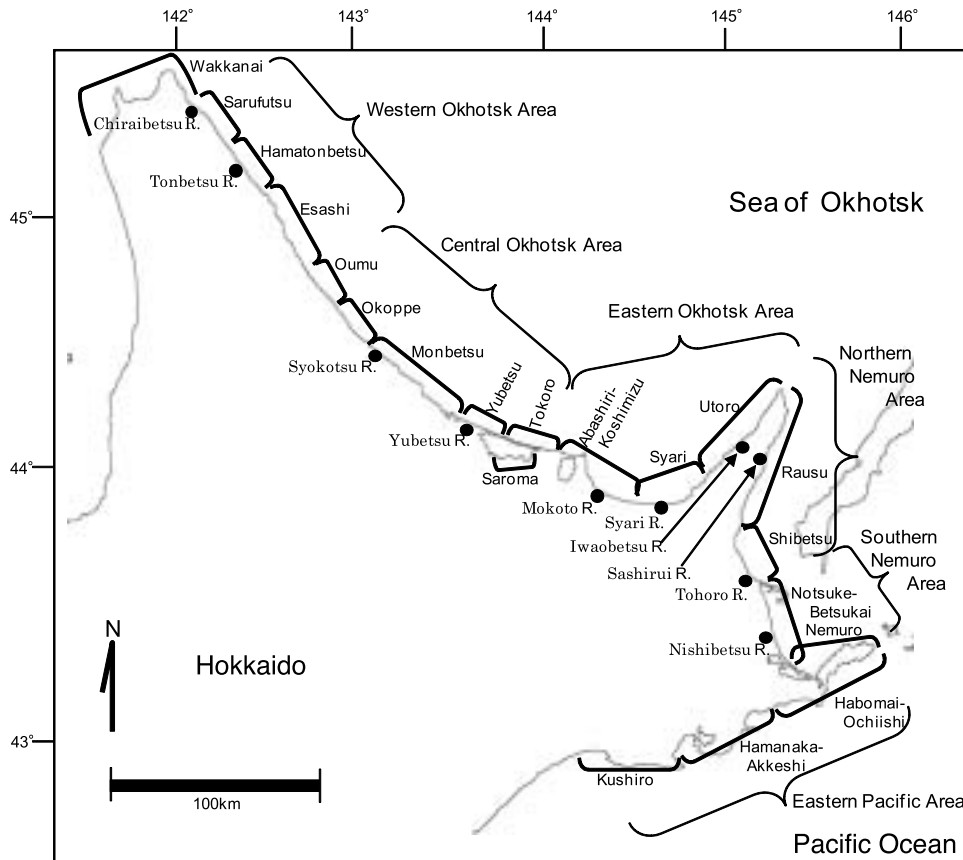


Fig. 1 Map of eastern Hokkaido showing the twenty fishing areas and the six management units for the salmon propagation program. Closed circles indicate the sampling localities for morphometric analysis of pink salmon.

本稿では、北海道におけるカラフトマス資源の河川・地域間・両系群間にみられる特異性を明らかにするための過程として、奇数年系群を対象に、各地区漁獲量の年変動傾向にみられる地域差を解析するとともに、2005年に河川遡上した個体の形態的特徴を、10河川間で比較し得られた結果を報告する。

材料および方法

漁獲量年変動の地域性

北海道沿岸における漁獲量の年変動を、多変量解析により地域・地区間で比較した。宗谷支庁管内、網走支庁管内、根室支庁管内、および釧路支庁管内を解析の対象範囲として、西暦奇数年次の7～9月に定置網類で漁獲された数量を、Fig. 1に示す20地区（稚内～釧路）ごとに集計した（出典：北海道立水産孵化場資料および北海道水産現勢）。解析の対象とした期間は、本種のふ化放流事業における年間放流数が現水準に安定した1985～2005年とした。

地区ごとに漁獲量の世代間増加率、すなわち、 C_t / C_{t-2} (C_t は西暦 t 年における漁獲重量)を求め対数変換した。次に、その値が-1未満を“1”（大幅減少）、-1以上-0.5未満を“2”（やや減少）、-0.5以上0.5未満を“3”（変化なし）、0.5以上1未満を“4”（やや増加）、1以上を“5”（大幅増加）と、5階級の順位データに変換した。以上の手順で、各地区について世代間増加の推移を表

す9個分のデータ系列を得た。各地区のデータ系列を因子分析により比較し、各地区の因子負荷量の大きさを対比することで、地区間の漁獲量年変動傾向の類似性を検討した。因子にはバリマックス回転を施した値を用いた。因子分析では、対比する地区20に対しそれぞれのデータ数が9個と少なく、20地区を同時に解析することは適当でないため、まず、6増殖事業地域（Fig. 1）ごとの集計値に基づき、これら6地域間で上記の手順で因子分析を行って全体的な傾向を把握した。さらに、その結果に基づき、オホーツク西部地域からオホーツク中部地域、オホーツク東部地域から根室北部・南部地域、根室南部地域から太平洋東部地域の3範囲について、それぞれに同様の手順で因子分析を行い、4つの解析結果から総合的に地域間傾向を解釈した。

形態的特徴の地域性

遡上親魚の形態的特徴を河川間で比較した。2005年8～9月に、Fig. 1に示す10河川、すなわち知来別川、頓別川、渚滑川、湧別川、藻琴川、斜里川、岩尾別川、サシルイ川、当幌川、西別川に遡上した親魚を対象とした。河口から上流方向数km範囲内に設置されたトラップでふ化放流事業用に捕獲された親魚のうち、採卵・搾精後の個体を河川ごと雌雄それぞれ13～31尾供試した。藻琴川のみ遡上中の親魚を投網により採集した。各河川の標本情報をTable 1に示す。

標本は冷凍保存後に解凍した状態で供試した。体長、

Table 1 Sample sizes (number of fish) used for morphometric analysis of pink salmon.

Sampling river	Male			Female			Total			Sampling date
	n	meanFL (S.D.)	cm	n	meanFL (S.D.)	cm	n	meanFL (S.D.)	cm	
Chiraihetsu R.	17	44.9	(1.7)	17	44.6	(2.1)	34	44.8	(1.9)	Aug 30, 2005
Tonbetsu R.	30	56.8	(2.9)	31	47.7	(2.7)	61	52.2	(5.4)	Sep 10, 2005
Syokotsu R.	23	52.2	(4.6)	28	48.5	(2.4)	51	50.1	(4.0)	Sep 19, 2005
Yubetsu R.	26	56.3	(5.4)	30	49.4	(2.8)	56	52.6	(5.5)	Sep 21, 2005
Mokoto R.	14	53.8	(3.0)	13	47.7	(2.5)	27	50.8	(4.1)	Sep 1, 2005
Syari R.	30	54.1	(5.1)	30	48.3	(2.1)	60	51.2	(4.8)	Sep 12, 2005
Iwaobetsu R.	30	50.6	(5.8)	30	47.9	(2.2)	60	49.2	(4.6)	Sep 13, 2005
Sashirui R.	31	54.3	(4.2)	29	48.4	(2.1)	60	51.4	(4.5)	Sep 14, 2005
Tohoro R.	30	53.3	(6.3)	30	48.8	(3.2)	60	51.1	(5.4)	Sep 5, 2005
Nishibetsu R.	30	51.7	(6.0)	30	47.6	(3.0)	60	49.6	(5.1)	Sep 5, 2005
Total	261	53.1	(5.6)	268	48.0	(2.7)	529	50.5	(5.1)	

体重など基礎項目を測定した後デジタル写真撮影を行い、その画像から Fig. 2 に示すランドマーク間の距離を推定計算し、21 個の計量形質データを得た。また、体側左側の胸鰭と腹鰭、背鰭、尻鰭の軟条数、体側左側の第一～第三鰓弓の上枝・下枝鰓耙数、脊椎骨数を肉眼で数え、計数形質データを得た。

計量形質、計数形質データを河川標本群間で比較し

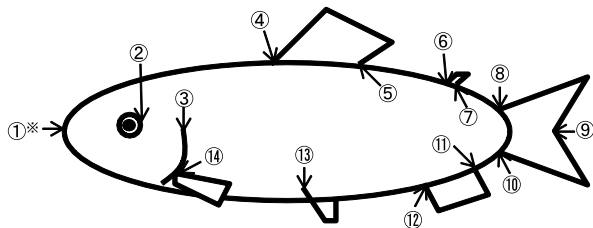


Fig. 2 Morphometric landmarks (numbered circles) of pink salmon. ※ Landmark ① indicates the top of premaxillary.

た。形態比較は二次性徴による形態変化の雌雄差を考慮して雌雄それぞれに行った。なお、計量形質の比較では、知来別川のみ体サイズの著しく小さい標本しか得られなかったため、解析から除外し9河川で比較した。計量形質の比較は、21 個の形質長について、その対数変換値と体長の対数変換値に対する回帰直線式を河川標本群ごとに求め、共分散分析によって傾きと切片を比較した。すなわち、体長変化に対する形質長の等比変化率と等差変化率の比較である。傾きに有意差が検出されなかった ($p > 0.05$) 形質長については切片の差を比較し、水準 1% で有意差が検出された場合には、その切片を共分散分析多重比較検定 (Tukey 型) (Zar, 1999) によって各河川標本群間、水準 1% で対比較した。なお、体長には、二次性徴にともなう吻端部の形状変化の影響を除去するために、眼窩後端部から尾椎骨後端に至る距離を用いた。

各形質長の対数変換値を変数データとする主成分分析を行い、各形質長の共変動性を把握するとともに、

Table 2 Rank-scores transformed from the increasing rate of catch (catch at t year /catch at t-2 year).

Fishig area	'87→'89	'89→'91	'91→'93	'93→'95	'95→'97	'97→'99	'99→'01	'01→'03	'03→'05
Wakkanai	2	4	0	3	3	0	4	2	3
Sarufutsu	2	4	1	2	3	1	3	2	3
Hamatonbetsu	2	2	2	2	2	1	2	4	2
Esashi	4	4	2	1	2	2	2	4	2
Western Okhotsk	2	4	2	2	3	2	2	3	2
Oumu	2	3	2	1	2	4	1	4	1
Okoppe	3	2	2	2	2	3	1	4	0
Monbetsu	3	2	2	2	2	3	1	4	1
Yubetsu	3	2	3	2	1	3	1	4	1
Saroma	2	3	2	2	1	2	2	4	1
Tokoro	2	3	2	2	1	2	1	4	2
Central Okhotsk	3	2	2	2	1	3	1	4	1
Abashiri-Koshimizu	3	2	2	2	2	2	2	4	2
Syari	3	2	2	3	1	2	1	4	2
Utoro	2	3	2	2	1	2	1	4	2
Eastern Okhotsk	3	2	2	2	1	2	1	4	2
Rausu	1	4	2	2	2	2	1	4	2
Shibetsu	2	2	1	2	2	2	1	2	1
Northern Nemuro	1	3	2	2	2	2	1	3	2
Notsuke-Betsukai	2	3	1	2	2	2	0	2	1
Nemuro	2	4	0	4	2	2	0	2	2
Southern Nemuro	2	4	1	2	2	2	0	2	1
Habomai-Ochiishi	0	4	0	4	1	2	0	4	2
Hamanaka-Akkeshi	0	4	0	2	0	0	4	2	2
Kushiro	0	4	2	2	1	0	4	2	2
Eastern Pacific	0	4	1	4	1	1	1	3	2

各個体の主成分得点を標本群間で対比し河川標本群間の変異傾向を確認した。なお、主成分分析では、標本抽出が体サイズに対して必ずしも無作為に抽出されていないことから、上記の体長に対する各形質長の回帰直線式に対する共分散分析で、傾きに有意差の検出された形質は解析に用いなかった。

計数形質の河川標本群間比較は、形質ごとにKruskal-Wallis検定を行った。その結果、水準1%で有意であった計数形質については、Steel-Dwass検定により各河川標本群間で対比較した。

結 果

漁獲量年変動の地域性

世代間増加率の順位変換データを20の地区および6増殖事業地域ごとにTable 2に示す。

Table 2の数値を用いて6増殖事業地域間の因子分析を行い、因子負荷量を図示した(Fig 3a)。第一因子(PC1)の寄与率は44.0%、第二因子の寄与率(PC2)は30.1%

であった。第一因子はオホーツク西部地域、根室北部・南部両地域、および太平洋東部地域で大きく、オホーツク中部・東部両地域で小さかった。これは、オホーツク中部・東部両地域では世代間増加率の得点が酷似していることと、1989年から1991年にかけて、および2001年から2003年にかけてのオホーツク中部・東部両地域の得点が、オホーツク西部、根室北部、根室南部、太平洋東部の4地域に対し逆相を呈している(Table 2)ことなどによる。第二因子は、オホーツク中部・東部両地域で大きく、根室北部・南部両地域、太平洋東部地域、オホーツク西部地域の順に漸減した。両因子の配置から、オホーツク中・東部地域がその他の地域とは異質の変動要素を持っており、これら以外の地域の中では、根室北部と根室南部の両地域が類似した変動傾向を示していることが認められた。

この結果から、オホーツク中・東部地域の動向は同質と考え、次に、オホーツク西部地域とオホーツク中部地域、オホーツク東部地域と根室北部・南部両地域、根室北部・南部地域と太平洋東部地域それぞれの境界

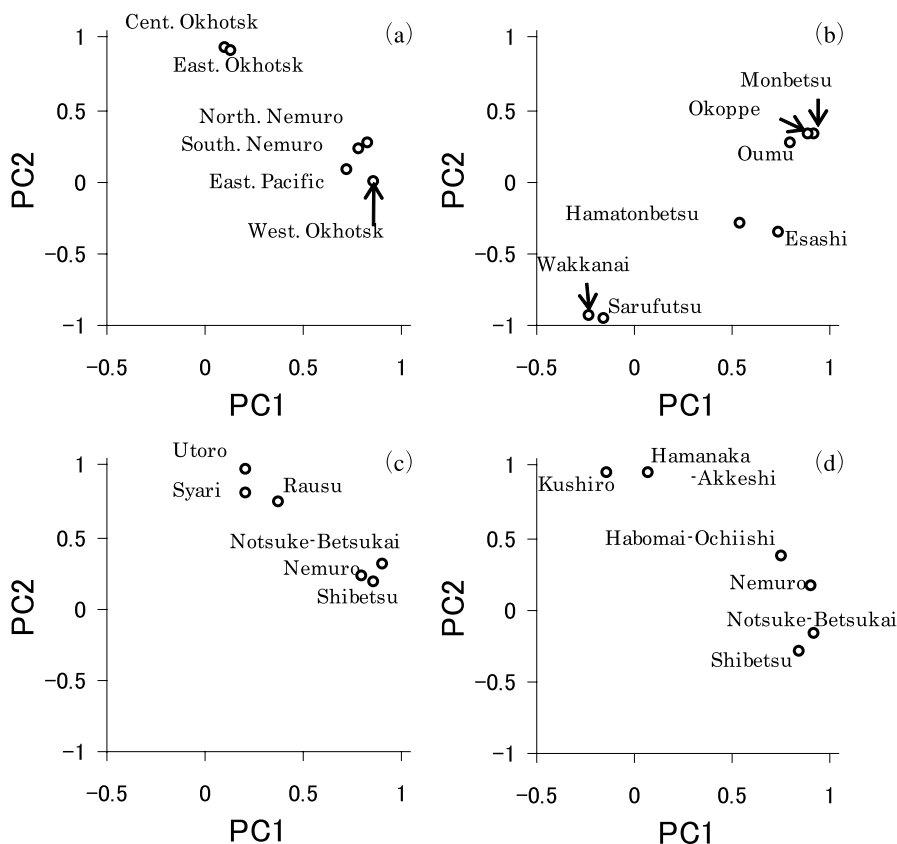


Fig. 3 Plots of factor loading of the two principal components (PC) for transformed scores (values in Table 2). Factor analyses were performed for four procedures (i.e., comparisons between six management units of the salmon propagation program (a), seven fishing areas from Wakkanai to Monbetsu (b), six fishing areas from Syari to Nemuro (c), and six fishing areas from Shibetsu to Kushiro (d)).

をはさんで連続する地区間の共変動性を精査するために、境界の東西に位置する6～7地区間にみられる漁獲量年変動の類似性を、同様の因子分析にて検討した。それらの結果をFig. 3 (b)～(d)に示す。オホーツク西部地域からオホーツク中部地域にかけては(グラフb)、紋別、興部、雄武の3地区と、稚内、猿払の2地区の間では、両因子が大きく異なり、浜頓別地区と枝幸地区ではその中間の因子となった。このことから浜頓別地区から枝幸地区にかけての漁獲量変動は、稚内、猿払地区の範囲とオホーツク中部方面それぞれの変動要素が足し合わさったような傾向で変動していることが示された。オホーツク東部地域から根室北部、南部両地域にかけては(グラフc)、根室～別海～標津、斜里～ウトロのそれぞれの範囲に共通した変動要素があり、増殖事業単位としては根室北部地域に含まれる羅臼地区の変動傾向は相対的にはオホーツク東部地域に類似していることが示された。根室北部・南部両地域から太平洋東部地域にかけての範囲では(グラフd)、標津地区から歯舞・落石地区にかけての範囲に共通する変動要素が第一因子として、釧路と浜中・厚岸地区に共通する変動要素が第二因子として検出された。太平洋東部地域に含まれる歯舞・落石地区の漁獲量変動は、根室方面と釧路・浜中方面双方の変動要素を共有しつつ、相対的には根室南部地域と類似していることが示された。

これらの結果から、奇数年系群の道内における漁獲動向は、変動傾向の同調するおおよその4地域範囲、すなわち、稚内～猿払、雄武～羅臼、標津～落石、浜中～釧路に大別して捉えることができ、枝幸地区および浜頓別地区では稚内～猿払と雄武～羅臼それぞれの変動傾向が重なっていることが示された。

形態的特徴の地域性

各計量形質長(ランドマーク間距離, Fig. 2)の体長に対する回帰直線を、共分散分析により標本群間で比較した結果をTable 3に示す。雄では多くの形質で傾きに有意差が検出された。カラフトマス雄親魚の二次性徴にとまう形態変化は著しいことが知られているが、とくに“せっぱり”と称される体高や背鰭基底長の体長に対する変化率が、河川標本群間で異なった。雌では背鰭後端から脂鰭や尻鰭方向の長さを反映する3形質の傾きに有意差が検出された。傾きに有意差のなかった形質について切片の差の有意性を検定したところ、

Table 3 Result of ANCOVAs for each morphometric distance .If the slopes were not significant (n.s.d., $p>0.05$), the equality of intercepts were tested (s.d., $p<0.01$).

Distance	Male		Female	
	Slope	Intercept	Slope	Intercept
②-④	s.d.	-	n.s.d.	n.s.d.
②-⑭	n.s.d.	s.d.	n.s.d.	s.d.
②-⑬	n.s.d.	s.d.	n.s.d.	s.d.
⑬-⑭	s.d.	-	n.s.d.	s.d.
④-⑭	s.d.	-	n.s.d.	s.d.
④-⑬	s.d.	-	n.s.d.	s.d.
④-⑤	s.d.	n.s.d.	n.s.d.	n.s.d.
④-⑫	s.d.	n.s.d.	n.s.d.	s.d.
⑤-⑬	s.d.	-	n.s.d.	s.d.
⑫-⑬	s.d.	-	n.s.d.	s.d.
⑤-⑫	n.s.d.	s.d.	s.d.	-
⑤-⑥	n.s.d.	s.d.	s.d.	-
⑤-⑪	n.s.d.	s.d.	s.d.	-
⑪-⑫	s.d.	-	n.s.d.	s.d.
⑥-⑫	s.d.	-	n.s.d.	s.d.
⑥-⑪	n.s.d.	s.d.	n.s.d.	s.d.
⑥-⑧	n.s.d.	n.s.d.	n.s.d.	s.d.
⑥-⑩	n.s.d.	s.d.	n.s.d.	s.d.
⑩-⑪	n.s.d.	s.d.	n.s.d.	s.d.
⑧-⑪	n.s.d.	s.d.	n.s.d.	s.d.
⑧-⑩	n.s.d.	n.s.d.	n.s.d.	s.d.

雄では背鰭から尻鰭や尾柄部にかけての長さを反映する形質長を主体に有意差がみられた。雌では②-④および④-⑤を除く形質のすべてで有意差がみられた。

傾きに有意差がなく切片に有意差がみられた形質 (Table 3) のそれぞれについて、各河川標本群間で切片を対比較した結果をTable 4に示す。雄では、⑥-⑩、⑧-⑪、⑩-⑪など尾柄部分の形状を反映する形質長や、⑫-⑬すなわち胸鰭から尻鰭にかけての間隔を反映する形質長で河川標本群間に有意差がみられた ($p < 0.01$)。岩尾別川標本群では、頓別川、湧別川、藻琴川、斜里川の4河川標本群に対して、いずれも多く形質長に有意差があり、当幌川、西別川に対してはいずれの形質長についても有意差がなかった。頓別川から斜里川の4河川標本群では、それらの河川間に有意差の検出された形質長は少なく、知床岬以東の3河川に対してはいくつかの形質長に差が認められたが、その数は岩尾別川と対比した場合より少ない傾向があった。すなわち、全体的には、斜里川以東、岩尾別川以西それぞれの範囲内においては各河川標本群間の形態変異の程度は小さく、両範囲の間では複数の形質長で差がみられ

北海道におけるカラフトマスの集団構造

る傾向があり、とくに岩尾別川標本群の形態は他河川に対して特異的に変異している特徴があった。雌では、雄同様に⑥-⑩、⑥-⑪など尾柄部分の特徴を反映した形質長、④-⑬、⑤-⑬など体高を反映する形質長、さらに②-⑭など眼窩後端から胸鰭基部までの長さを反映する形質長で、各河川標本群間に有意差があった。頓別川標本群では斜里川から当幌川の各河川標本群に対して、岩尾別川標本群では、頓別川、渚滑川、藻琴川、斜里川、当幌川に対して、複数の形質長に有意差がみられた。当幌川と斜里川、藻琴川と斜里川、サシレイ川でも複数の形質長の差が有意であった。

複数の形質長に有意差がみられたので、各形質長の共変動性と標本個体間の形態変異の程度を把握するた

め、各形質長（対数変換値）を変数とする主成分分析を行った（Table 5）。雄については第一主成分の固有ベクトルがすべての形質で同程度の正值を示していることから、第一主成分の大小には体サイズの大小が反映されていると考えられる。標本が体サイズに対して無作為に採集されていないことから、第一主成分に関わる検討の意義は小さいと判断し、第二、第三主成分についての特徴を解析した。なお、第三主成分までの累積寄与率は93.9%であった。第二主成分の固有ベクトルは⑩-⑪および⑧-⑪で他と比べ突出した負値をとっている。両形質とも尾柄部下側の長さを反映していることから、体長に対して尾柄部が相対的に長めの傾向をもつ個体で、第二主成分得点が小さい値をとる。

Table 4 Result of post hoc pairwise ANCOVAs (Tukey type) between 9 river groups for each morphometric distance. The morphometric distances with significant difference are shown in the right-side table for males and the left-side table for females, respectively.

	Tonbetsu R.	Syokotsu R.	Yubetsu R.	Mogoto R.	Syari R.	Iwaobetsu R.	Sashirui R.	Tohoro R.	Nishibetsu R.
Tonbetsu R.		⑥-⑪				⑫-⑬ ⑥-⑪ ⑧-⑪ ⑥-⑩ ⑩-⑪	⑧-⑪ ⑩-⑪	⑧-⑪	⑧-⑪
Syokotsu R.				⑥-⑪		⑫-⑬	②-⑬		
Yubetsu R.	②-⑭	⑫-⑬				⑫-⑬ ⑤-⑫ ⑤-⑪ ⑥-⑪ ⑥-⑩			
Mogoto R.			⑤-⑬		⑬-⑤	⑤-⑬ ⑫-⑬ ⑥-⑪ ⑤-⑫ ⑥-⑩ ⑧-⑪	⑤-⑬ ⑥-⑪	⑤-⑬	⑫-⑬
Syari R.	④-⑬ ⑤-⑬			④-⑭ ④-⑬ ⑤-⑬		⑫-⑬ ⑥-⑪ ⑧-⑪		⑫-⑬ ⑥-⑪ ⑧-⑪	⑫-⑬
Iwaobetsu R.	④-⑬ ⑤-⑬ ⑪-⑫	⑫-⑬ ⑥-⑪ ⑥-⑩ ⑧-⑪		④-⑭ ⑤-⑬ ⑥-⑪	⑥-⑧ ⑧-⑪		⑫-⑬ ⑥-⑪		
Sashirui R.	⑤-⑬ ④-⑬			④-⑭ ④-⑬ ⑤-⑬		⑫-⑬			⑫-⑬
Tohoro R.	②-⑭ ⑤-⑫				②-⑭ ②-⑬ ④-⑬	②-⑭ ④-⑫ ⑤-⑫	④-⑬		
Nishibetsu R.	②-⑭								

Table 5 Eigenvectors for the first three principal components (PC).

male				female			
Distance	PC1	PC2	PC3	Distance	PC1	PC2	PC3
②-⑭	0.311	0.190	-0.102	②-④	0.033	-0.087	0.086
②-⑬	0.319	0.187	0.017	②-⑭	0.079	0.104	-0.074
⑤-⑫	0.323	0.174	0.129	②-⑬	0.079	-0.147	-0.314
⑤-⑥	0.270	-0.175	0.733	⑬-⑭	0.072	-0.233	-0.379
⑤-⑪	0.323	0.092	0.291	④-⑭	0.043	-0.177	0.096
⑥-⑪	0.320	0.137	-0.109	④-⑬	0.083	-0.228	0.141
⑥-⑧	0.290	-0.034	-0.507	④-⑤	0.147	-0.083	-0.362
⑥-⑩	0.325	0.096	-0.252	④-⑫	0.061	0.074	0.070
⑩-⑪	0.195	-0.802	-0.099	⑤-⑬	0.072	-0.200	0.280
⑧-⑪	0.297	-0.400	-0.091	⑫-⑬	-0.074	0.378	0.536
⑧-⑩	0.319	0.166	0.008	⑪-⑫	0.355	0.007	-0.037
Proportion	0.800	0.090	0.049	⑥-⑫	0.131	-0.036	0.138
Cumulative	0.800	0.891	0.939	⑥-⑪	-0.085	0.214	0.079
				⑥-⑧	-0.354	0.501	-0.372
				⑥-⑩	-0.217	0.300	-0.181
				⑩-⑪	-0.601	-0.439	0.035
				⑧-⑪	-0.499	-0.184	0.093
				⑧-⑩	0.065	0.111	0.082
				Proportion	0.263	0.134	0.119
				Cumulative	0.263	0.397	0.516

第3主成分の固有ベクトルは⑤-⑥, ⑥-⑧でそれぞれ正方向, 負方向に突出している。それぞれが背鰭後端から脂鰭前端, 脂鰭前端から尾鰭前端までの長さであることから, 背鰭前端から尾鰭後端の長さに対し脂鰭が相対的に頭部寄りに位置し, 脂鰭前端から尾鰭上側前端までの長さが長い個体の第三主成分得点は小さい値となる。

雌では第三主成分までの累積寄与率は51.6%で, 雄に比べ形態変異の特徴が複雑である傾向がみられた。第一主成分の固有ベクトルは⑩-⑪および⑧-⑪で突出した負値となり, 雄の第二主成分と同様の傾向であった。体長に対して尾柄部が相対的に長い傾向をもつ個体の第一主成分得点は小さい値となる。第二, 第三主成分についても, 尾柄部の特徴を反映した固有ベクトルがみられるが, 腹鰭と尻鰭間の距離など他形質とも連動しており, 特徴付けが困難な状況であった。

各河川標本群の主成分得点の頻度分布を Fig. 4 に示す。雄の第二主成分, 雌の第一主成分はそれぞれ河川

標本群間の形態変異を最も特徴付けているといえるが, 雌雄ともに, いずれの河川標本群にも主成分得点の小さい, すなわち尾柄部が長い傾向を持った個体から, 得点の大きい, すなわち尾柄部が短い傾向を持った個体がみられ, 標本群間の違いは, その出現頻度分布のモードの位置・数の違いとして特徴付けられる傾向があった。雄では第二主成分得点の頻度分布が頓別川, 渚滑川で小さい方に偏り, 湧別川やサシルイ川では大きい方に偏っていた。藻琴川, 斜里川, 岩尾別川でも比較的大きい方に偏る傾向があった。当幌川と西別川では得点の大きい個体と小さい個体で2峰の分布形状を示す傾向があった。雌の第一主成分得点では, 頓別川からサシルイ川までは得点の大きい標本群と小さい標本群の2群で混成されている状況がみられ, 頓別川や斜里川では得点の小さい方の頻度が大きく, 岩尾別川や湧別川では得点の小さい個体の頻度が大きいという傾向であった。また, 雌雄共に第二~第三主成分得点には明瞭な地域性は認められなかったが, 隣接する

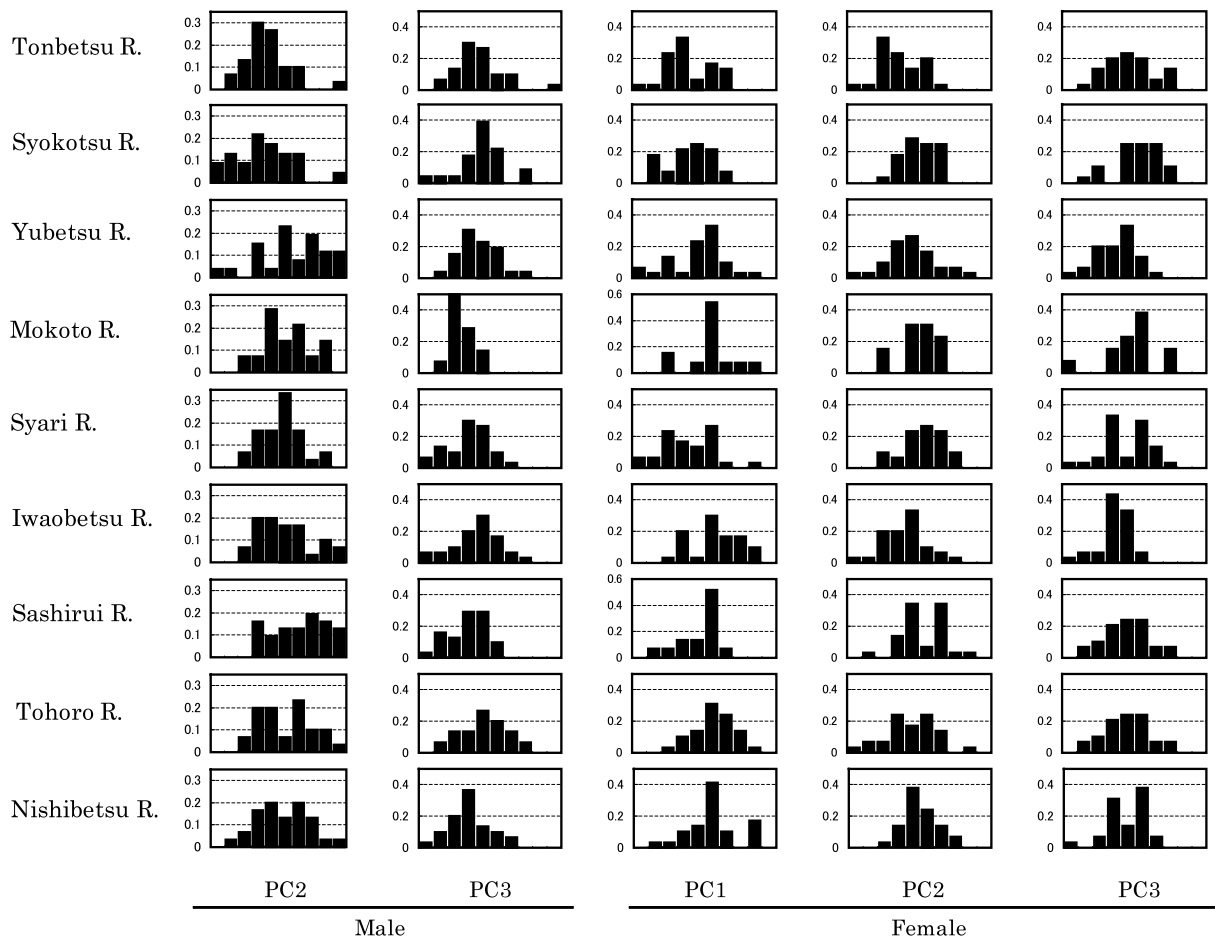


Fig. 4 Frequency distributions of the principal component (PC) scores. Y axis: relative frequency, X axis: relative class (0.05 interval) of principal component scores.

標本群間にも頻度分布の明らかな違いがみられた。

鰭軟条数など各計数形質数について、河川標本群間にみられる差の有意性を Table 6 に示す。さらに、水準 1% で有意差の検出された形質については、河川標本群間で対比較した検定結果を Table 7 に、それらの計数値の頻度分布を Fig. 5 に示す。

雄では、尻鰭軟条数および第 3 鰓弓の下枝鰓耙数に河川標本群間の有意差がみられた ($p < 0.01$)。対比較では知来別川と頓別川、頓別川と西別川の間に尻鰭軟条数、知来別川とサシルイ川に第 3 鰓弓の下枝鰓耙数で有意差がみられた ($p < 0.01$) (Table 7)。尻鰭軟条数では知来別川と西別川で 16 ~ 17 本の個体頻度が高く、頓別川と渚滑川で 18 本の個体が多くみられた (Fig. 5)。第 3 鰓弓の下枝鰓耙数は、知来別川で少なく藻琴川とサシルイ川で 15 ~ 16 本を持つ個体頻度が高い傾向にあった (Fig. 5)。

雌については、すべての鰭軟条数に有意差がみられ ($p < 0.01$) (Table 6)、それぞれ標本群間で対比較したところ、胸鰭軟条数では知来別川に対し斜里~当幌川の各河川の間、および頓別川と当幌川の間、腹鰭軟条数では岩尾別川に対し西別、斜里川の間、背鰭軟条数では斜里川に対し岩尾別、当幌川の間、尻鰭では渚滑川に対し湧別、斜里、サシルイ、西別川の間、湧別川

と岩尾別、当幌川の間、斜里川に対し岩尾別、当幌川の間、サシルイ川と当幌川の間のそれぞれに有意差があった ($p < 0.01$) (Table 7)。胸鰭軟条数では知来別川から当幌川にかけ軟条数 15 本の個体頻度が漸減していくような地理的傾向がみられた。腹鰭軟条数では岩尾別、当幌両河川で他河川と比べ 11 本の個体頻度が高かった。背鰭軟条数と尻鰭軟条数では隣接標本群間で頻度分布が大きく異なる傾向があった (Fig. 5)。

Table 6 Results of Kruskal-Wallis test for each meristic characteristic.

Meristic character	significance	
	male	female
Pectral fin ray	n.s.d	$p < 0.01$
Pelvic fin ray	n.s.d	$p < 0.01$
Dorsal fin ray	$p < 0.05$	$p < 0.01$
Anal fin ray	$p < 0.01$	$p < 0.01$
First upper gill raker	n.s.d	n.s.d.
First lower gill raker	n.s.d	$p < 0.05$
Second upper gill raker	n.s.d	n.s.d.
Second lower gill raker	$p < 0.05$	n.s.d.
Third upper gill raker	$p < 0.05$	n.s.d.
Third lower gill raker	$p < 0.01$	n.s.d.
Vertebrae	n.s.d	$p < 0.05$

Table 7 Result of multiple comparisons between 10 river groups by Steel-Dwass test.

Meristic characteristics with significant difference ($p < 0.01$) are shown in the right-side table for males and the left-side table for females, respectively.

		Tonbetsu R.	Syokotsu R.	Yubetsu R.	Mogoto R.	Syari R.	Iwaobetsu R.	Sashirui R.	Tohoru R.	Nishibetsu R.
Chiraihetsu R.		AFR						3LGR		
Tonbetsu R.										AFR
Syokotsu R.										
Yubetsu R.			AFR							
Mogoto R.										
Syari R.	PCFR	DFR	AFR							
Iwaobetsu R.	PCFR			AFR		PVFR DFR AFR				
Sashirui R.	PCFR		AFR							
Tohoru R.	PCFR	PCFR		AFR		DFR AFR		AFR		
Nishibetsu R.			AFR				PVFR			

PCFR; pectoral fin ray, PVFR; pelvic fin ray, DFR; dorsal fin ray, AFR; anal fin ray, 3LGR; third lower gill raker.

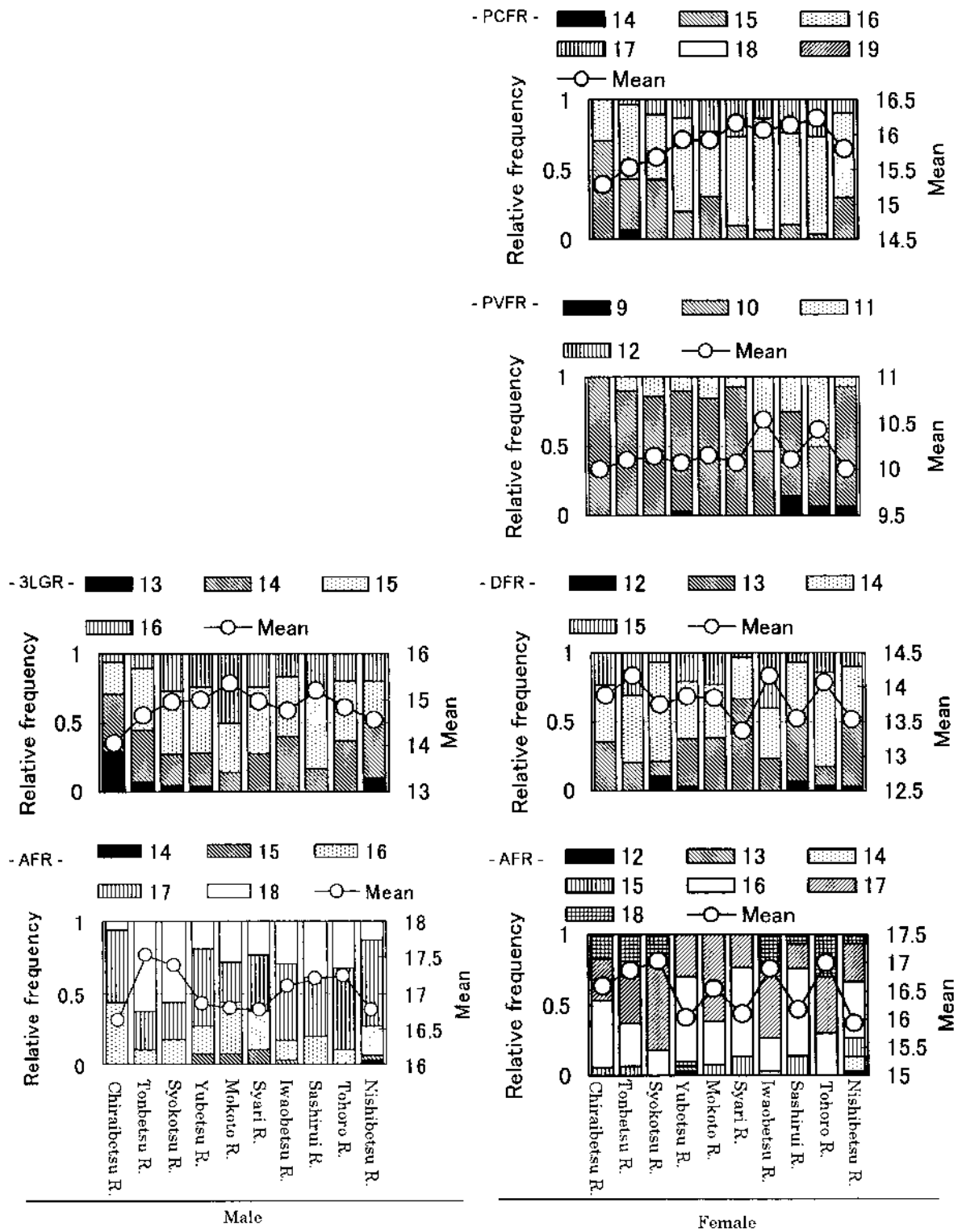


Fig. 5 Relative frequency distributions for each meristic count with significant difference ($p < 0.01$). PCFR; pectoral fin ray, PVFR; pelvic fin ray, DFR; dorsal fin ray, AFR; anal fin ray, 3LGR; third lower gill raker.

考 察

奇数年系群について、各地区の漁獲量変動パターンの類似性を因子分析により評価したところ、おおよその範囲として、稚内～猿払、雄武～羅臼、標津～落石、浜中～釧路の4地域に、それぞれ固有の変動要素が存在し、各地域の境界付近では双方の変動要素が重複する状況が検出された。いずれの地区においても漁獲は定置網が主体であり、漁獲努力量の年変動は小さいと考えられることから、漁獲量の世代間変動の傾向が類似している地区では、同一の資源が加入しているとみることができる。このことから、これら4地域には、世代間の資源増加率、すなわち各世代の生存率（Stock-Recruitment 関係）を反映する固有の生残過程が、それぞれに存在していることが示唆される。

一般に、サケ科魚類の生残過程は、卵から降海にいたる期間、すなわち河川や河口沿岸域における生残と、未成魚から成魚期の生活域である外洋域における生残に大別して捉えられる。北海道においては、本種の生存率や回帰率に地域差をもたらす要因について検討された事例がないが、北部アメリカ産のカラフトマスについては、年級群ごとの卵から回帰までの生残率や回帰率の変動要因が多くの著者により検証されている。Bradford (1995) は文献値に基づいて、卵から稚魚期までの死亡率、スマルトから親魚までの死亡率をそれぞれ7%、3%前後と推定している。Pyper *et al.* (2001) は、各年級群の生存率の推移を数地域に分けて対比し、地理的に近い地域の変動は共振しており、遠く離れた地域間の変動は別個の変動傾向をもつことを見出し、このことから、各地域の資源が共通して分布する太平洋外洋域での生存条件より、地域スケールの固有条件が各年級群の生存率に強く影響していることを示唆している。Muetar *et al.* (2002) は各地域の沿岸域の表面水温と年級群の生存率の間に強い相関を検出し、北方海域と南方海域とは表面水温の生存率への影響が逆転することを指摘している。

北海道においても、オホーツク海や北太平洋域では、北海道内の各河川に由来する資源の分布域に明瞭な違いはなく、同一の生存条件下にあると推察されることから、これら外洋域での生存条件の変動が、北海道内の4地域間に数量変動の傾向差を生じさせる要因になるとは考えにくい。4地域間に検出された変動要素の違いは、それぞれの地域の陸域や沿岸域における生存条件の違いを反映していると考えるのが妥当であろう。

どのような環境要因が個体の生存率に影響を及ぼし、それが地域間でどのように異なることで、各地域の資源量や漁獲量の増減を特徴付け、変動傾向の違いを生じさせているのかは、今後の検証を待たなければならない。その検証に際しては、本種では、漁獲や河川捕獲されることなく河川上流域まで遡上し自然繁殖している資源（宮腰、2006）と、ふ化放流事業による放流資源が混成していることを考慮する必要がある。各地区の放流数は近年一定水準に保たれているうえに、放流後の河川滞在時間は短いことから考えると、放流種苗の漁業資源への加入量は主に放流後の沿岸域での生存条件によって決定されるといえる。自然繁殖で発生した資源も沿岸域では放流種苗と同様の生存条件下に入ると考えられるが、加えて、産卵から降海に至る期間の河川環境の生存条件も大きく作用することになる。必然的に、各地域への資源加入量は、秋から翌春までの陸域での生存条件と春季の沿岸海洋環境条件、および放流種苗と自然繁殖個体の混成比の3要素にくわえ、各地域資源に共通して作用する要因として外洋域での生存条件により定まることとなる。異なる変動要素を持つことが示された4地域間では、これら3要素の状況が異なっていることで漁獲量増減傾向の違いが生じているとみられる。

Morita *et al.* (2006) は、北海道全体のカラフトマス資源の数量変動が網走地方の秋季の降雨量など気象条件の変動と共振していることを指摘し、降雨増水による産卵可能面積や発生時の酸素供給量が増加して、再生産関係が良好になることで数量変動パターンが特徴づけられていると推論した。さらに、いくつかの間接証拠に基づき、本種の資源水準の増加について放流事業による効果は微少で、大半を占めると考えられる自然繁殖資源の気候変動に対する応答として本種の資源変動が決まっていると結論している。ただし、本稿で示されたとおり、資源変動傾向は4地域で異なり、その背景には放流種苗が占める割合、陸域、沿岸域における生存条件のバランスの違いがあることが示唆される。また、栽培漁業は本来、漁業資源の回復・増大を望む特定地域に対する振興事業の側面を持つので、事業効果の検証については資源量や漁獲量の多い地域で検出された傾向を分布範囲の全域に引き延ばして一意的な解釈を行う意味は薄く、地域ごとに様々な観点から総合的に検証されるべきである。このため、本稿で示した4地域ごとに数量動態を精査し、環境要因との関係や自然繁殖個体との混成比の推定など、実証的な

研究を進めることで、回帰量予測技術の向上やふ化放流事業効果の検証、そして生物保全的観点から望ましい事業計画の策定につなげていく必要がある。

北海道におけるカラフトマスの形態的特徴は河川間で一様ではなく、計量形質、計数形質ともに河川間変異が検出された。計量形質は斜里川から岩尾別川にかけての範囲をはさんで、それより東の範囲と西の範囲の間では複数の形質長の体長比が異なっているという全体的な傾向がみられた。各形質長対数値を変数とした主成分分析により、これら計量形質の変異をもっとも強く特徴付けているのは雌雄ともに尾柄部分の伸長方向への長さであった。主成分得点の頻度分布は雌雄ともに河川間あるいは地域間で大きく異なり、長短2群が混成しているような興味深い発見があった。一方で、本研究では河川遡上し捕獲された親魚を形態比較の対象としたが、この比較方法はいくつかの問題点を内包している。とくに、二次性徴に伴う形態変化は個体群密度（蓄養条件）や河川形状などによって変化する可能性があり（Noltie, 1990）、二次性徴が発現する前の、すなわち先天的な形質長の体長比のみを比較していないことがある。くわえて、標本がふ化事業用に蓄養し採卵・搾精されたものを供試している、形質長データを標本写真の画像解析から得ているといった要素が、結果にどの程度の誤差をもたらしているか、本研究からは把握できない。今後は、稚魚の計量形質を河川間で比較するといった研究を併用していく必要がある。

鰭軟条数などの計数形質でも標本群間に差が認められ、とくに雌の河川間変異が著しく、斜里川と岩尾別川など近隣の河川間でも各鰭軟条数に違いがあった。胸鰭軟条数では頓別川からサシルイ川にかけて軟条数が漸増するような地理的傾斜もみられた。

魚類の同種内分集団間にみられる形態的特徴の違いは、先天的（遺伝的）要素と、発生時の生息環境要因が形態形成に作用して発現する後天的要素の相乗作用の違いとして理解されている（例えばMurta, 2000）。カラフトマスはサケ科魚種のなかでは母川回帰性が弱いといわれているが、河川に遡上した親魚の形態的特徴に河川や地域間に有意な差が認められるということからは、北海道の分布域内においても迷入の範囲は分布域全体に及ぶようなものではなく、ある程度の方向性をもって母川に回帰しているということが推察される。また、形態変異の程度が雌雄で明瞭に異なっており、とくに、計数形質では、雌は雄に比べ変異が大き

く、近隣河川間でも有意差がみられる計数形質が複数あった。雄と雌で計数形質の発現に遺伝学的・発生学的な傾向差がないとすれば、雄は雌に比べ比較的母川回帰性が弱く、ある程度の地域範囲に回帰しつつもその中では不規則に遡上河川を選択していることで、複数の母川由来の資源が混成し計数値が河川間で比較的均質になっていることが示唆される。

本研究では、計量形質、計数形質に河川標本群間の差異を生じさせる環境要因を明らかにすることはできない。サケ科魚類親魚の尾柄部の大きさをはじめ頭長や体高などの体長比が河川集団間で異なることが報告された例は多い（例えばBeacham, 1985a）。遡上河川の河口から産卵場までの距離や流速に対する適応形質として指摘される場合もある（Beacham, 1984; Beacham, 1985a）。そのような河川環境の特徴に適応した形質として河川間に形態変異が生じる場合は、産卵場間にある程度の生殖隔離があり遺伝的分化が生じていることが必要と考えられる（Horrall, 1981）。北海道のカラフトマスの場合は、河川間に生殖隔離をもたらすような顕著な地形的、海域的特徴がない。さらに、親魚の迷入の可能性やふ化事業における種卵・親魚の河川間需給の頻度を考慮すると、河川間の形態的特徴の違いを河川環境の違いに対する適応と捉えて議論を進めることはできない。ただし、北海道内の分布域には、常呂川や湧別川などオホーツク中部でみられるような流路延長の長い河川と、岩尾別川やサシルイ川など知床半島内にみられるような急峻で短い河川があり、必然的に河口から相当離れた上流域にある産卵場と河口からの距離が短い産卵場が多様に存在していると考えられる。このことからすると、北海道のカラフトマス集団においても、産卵場までの多様な河川条件に対する適応形質として尾柄部など外部形態の多様性が集団内に保持されている可能性はある。

計数形質の変異については、サケ科魚類では、高緯度、低水温、低酸素等の発生条件で増加する傾向が知られている（久保, 1950; Beacham and Murray, 1987; 帰山・浦和, 1990; Beacham, 1985b）。北海道においては、発生時水温などの産卵場環境は、南北あるいは東西といった地理的・定方向的に明瞭な変化傾向を持つというより、各産卵場の諸条件によって不規則に変異すると考えられる。さらに、ふ化事業により河川環境より水温の高い湧水での飼育などを経た種苗由来の個体は、同一水系においても、形態形質の発現が自然繁殖した個体とは異なっている可能性もある。

したがって、本研究で示されたカラフトマス形態的特徴の河川間変異傾向は、河川や地域ごとに普遍的な特性ではなく、年により、あるいは標本を採集する時期によって異なるものとして理解すべきである。ふ化事業によって生産された種苗と自然繁殖した個体が混成している状況では、その比が地域、年ごとに大きく変動することは容易に想像できる。また、流路延長の長い水系の上流域に産した個体は産卵回帰の際に河口付近のトラップには比較的早い時期に到達する可能性もあり、その捕獲親魚を標本に用いる場合には人為的影響が生じる。偶数年系群においても同様のことがいえる。それぞれの系群について、遡上期を2回に分け複数年の傾向を比較することや、河川捕獲した降海時の稚魚とその河川の放流種苗の計数形質を比較する研究などを併せ進めることで、漁獲量年変動が異なる4地域との対応関係など、地域特異性の全体像を理解することができ、漁況予測の精度向上やふ化放流事業計画の高度化に発展していくものと考えられる。

要 約

1. 北海道におけるカラフトマス奇数年系群について、漁獲量変動と形態的特徴の地域変異の特徴を明らかにした。
2. 分布域における漁獲量の変動傾向を因子分析で解析したところ、おおよその範囲として、稚内～猿払、雄武～羅臼、標津～落石、浜中～釧路の4地域間で異なっていた。
3. 2005年回帰群の複数の計量形質に9河川間で変異が認められた。多くの計量形質が尾柄部の体長に対する比率の変異として特徴づけられた。
4. 2005年回帰群の計数形質に10河川間で変異が認められ、とくに雌では鱗軟条数の河川間変異が雄に比べ顕著であった。
5. 地域変異をもたらす要因を明らかにするためには、自然繁殖資源と放流資源との混成比や稚魚の形態的特徴を地域間で対比するなど、情報蓄積を図っていく必要性が指摘された。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、標本および有益な情報を提供いただくとともに、調査時に多大な便宜を図っていただいた、宗谷、北見、根室の各管内さけます増殖

事業協会の皆様に感謝いたします。

文 献

- Beacham, T. D. (1984). Age and morphology of chum salmon in southern British Columbia. *Transactions of the American Fisheries Society*, **113**, 727-736.
- Beacham, T. D. (1985a). Meristic and morphometric variation in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in southern British Columbia and Puget Sound. *Canadian Journal of Zoology*, **63**, 366-372.
- Beacham, T. D. (1985b). Variation in number of vertebrae and gill rakers of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in North America. *Environmental Biology and Fisheries*, **14**, 97-105.
- Beacham, T. D. and Murray, C. B. (1987). Adaptive variation in body size, age, morphology, egg size, and developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **44**, 244-261.
- Beacham, T. D., Withler, R. E., Murray, C. B. and Barner, L. W. (1988). Variation in body size, morphology, egg size, and biochemical genetics of pink salmon in British Columbia. *Transactions of the American Fisheries Society*, **117**, 109-126.
- Bradford, M. J. (1995). Comparative review of Pacific salmon survival rates. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **52**, 1327-1338.
- 独立行政法人さけ・ます資源管理センター (2006). さけ・ます資源管理センター業務報告書. 独立行政法人さけ・ます資源管理センター, 札幌.
- Gross, M. (1998). One species with two biologies: Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild and in aquaculture. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **40**, 131-141.
- Hendry, A. P., Castric, V., Kinnison, M. T. and Quinn, T. P. (2004). The evolution of philopatry and dispersal: homing versus straying in salmonids. In *Evolution illuminated*. (Hendry, A. P. and Sterns, S. C. ed.), pp. 52-91. Oxford University Press, New York.
- Hilborn, R. and Eggers, D. (2000). A review of the hatchery programs for pink salmon in Prince

- William Sound and Kodiak Island, Alaska. *Transactions of the American Fisheries Society*, **129**, 333-350.
- Horrall, R. M. (1981). Behavioral stock-isolating mechanism in Great Lakes fishes with special reference to homing and site imprinting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **38**, 1481-1496.
- 梶山雅秀・浦和茂彦 (1990). 北日本におけるサケ科魚類の幽門垂数. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, **44**, 19.
- 久保達郎 (1950). サケの魚群と体節の数について (予報). 北海道大学水産学部彙報, 1, 111.
- 宮腰靖之 (2006). 網走市周辺地域におけるカラフトマスの遡上状況調査. 魚と水, **42**, 45-48.
- Morita, K., Morita, S. H. and Fukuwaka, M. (2006). Population dynamics of Japanese pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*): are recent increases explained by hatchery programs or climatic variations?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **63**, 55-62.
- Muetar, F. J., Peterman, R. M. and Pyper, B. J. (2002). Opposite effects of ocean temperature on survival rates of 120 stocks of Pacific salmon (*Oncorhynchus spp.*) in northern and southern areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **59**, 456-463.
- Murta, A. G. (2000). Morphological variation of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the Iberian and North Africa Atlantic: implications for stock identification. *ICES Journal Marine Science*, **57**, 1240-1248.
- Noltie, D. B. (1990). Intrapopulation variation in the breeding of male pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) from a Lake Superior Tributary. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **47**, 174-179.
- Pyper, B. J., Mueter, F. J., Peterman, R. M., Blackburn, D. J. and Wood, C. C. (2001). Spatial covariation in survival rates of North east pacific pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **58**, 1501-1515.
- Zar, J. H. (1999). Biostatistical analysis, 4th edn. Prentice Hall, New Jersey.