
北海道立水産孵化場研究報告

第 62 号

平成 20 年 3 月

SCIENTIFIC REPORTS

OF THE

HOKKAIDO FISH HATCHERY

No.62

MARCH, 2008

北海道立水産孵化場

061-1433 恵庭市北柏木町 3 丁目 373 番地

北海道立水産孵化場研究報告

第62号 (2008)

目 次

星野 昇・藤原 真・春日井 潔・宮腰 靖之・竹内 勝巳

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…………… 1-14

星野 昇・藤原 真

北海道日本海に回帰するシロザケ親魚の回遊経路と移動速度について……………15-26

春日井 潔・鷹見 達也・青山 智哉・竹内 勝巳・宮腰 靖之・永田 光博

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……………27-38

虎尾 充・今田 和史

モルフォメトリーによる網走湖産ワカサギの湖内残留型と

遡河回遊型個体の判別……………39-48

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。

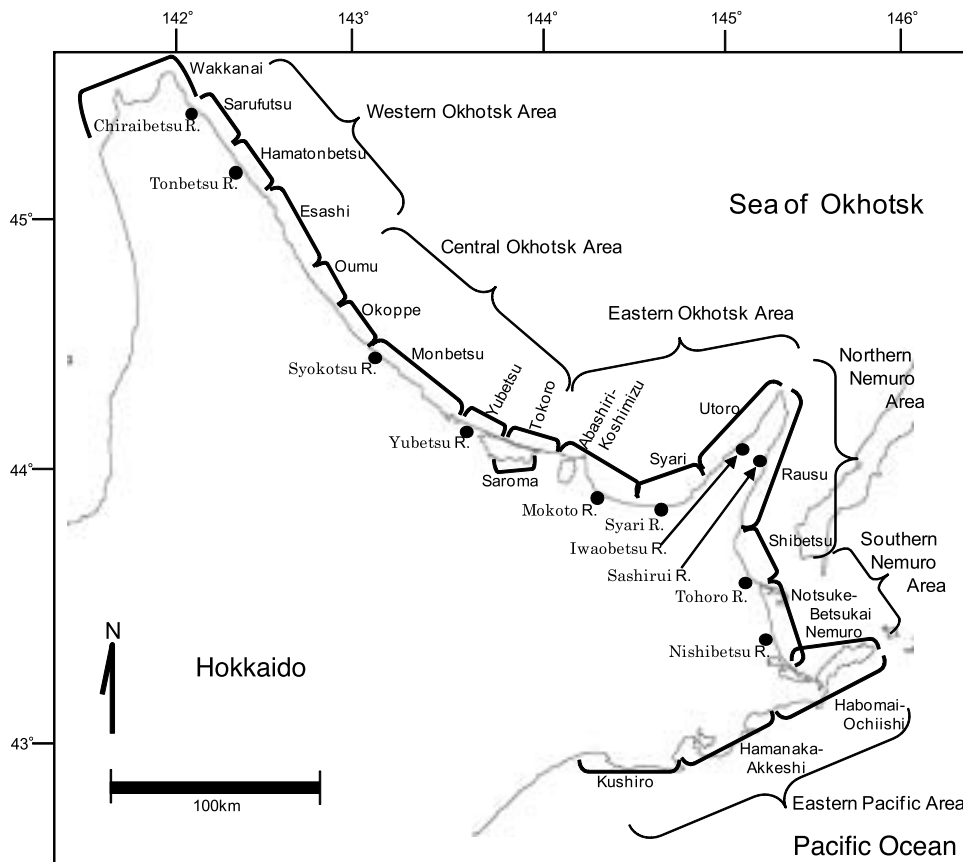


Fig. 1 Map of eastern Hokkaido showing the twenty fishing areas and the six management units for the salmon propagation program. Closed circles indicate the sampling localities for morphometric analysis of pink salmon.

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

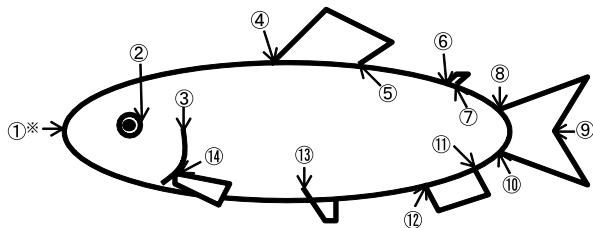


Fig. 2 Morphometric landmarks (numbered circles) of pink salmon. ※ Landmark ① indicates the top of premaxillary.

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

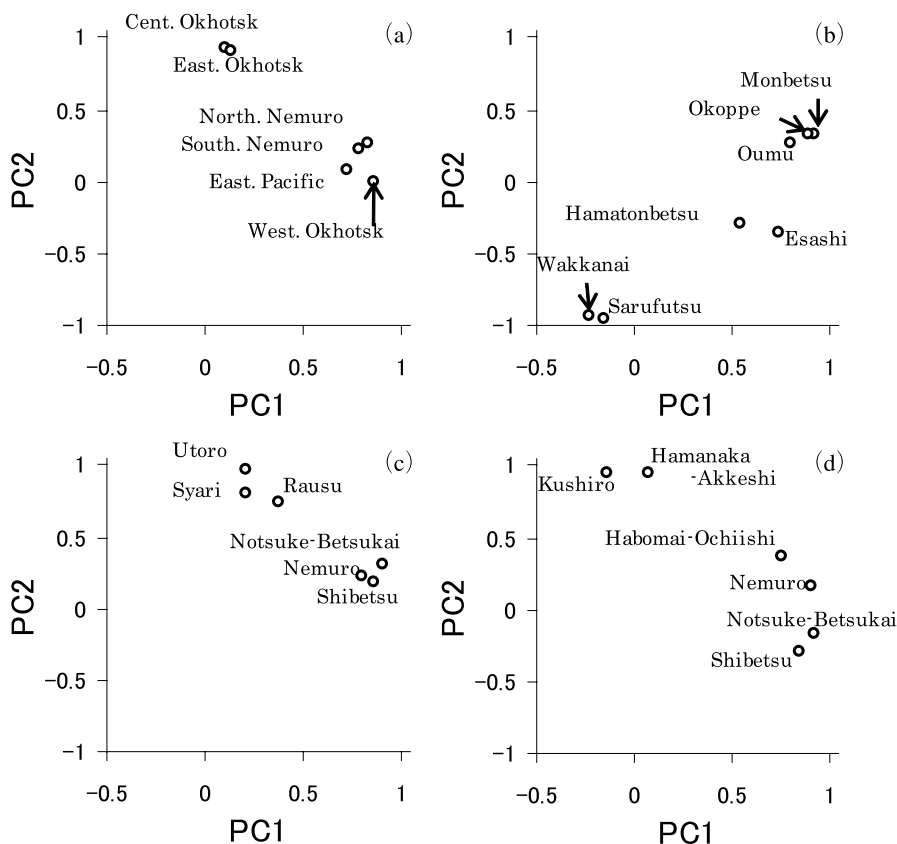


Fig. 3 Plots of factor loading of the two principal components (PC) for transformed scores (values in Table 2). Factor analyses were performed for four procedures (i.e., comparisons between six management units of the salmon propagation program (a), seven fishing areas from Wakkanai to Monbetsu (b),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

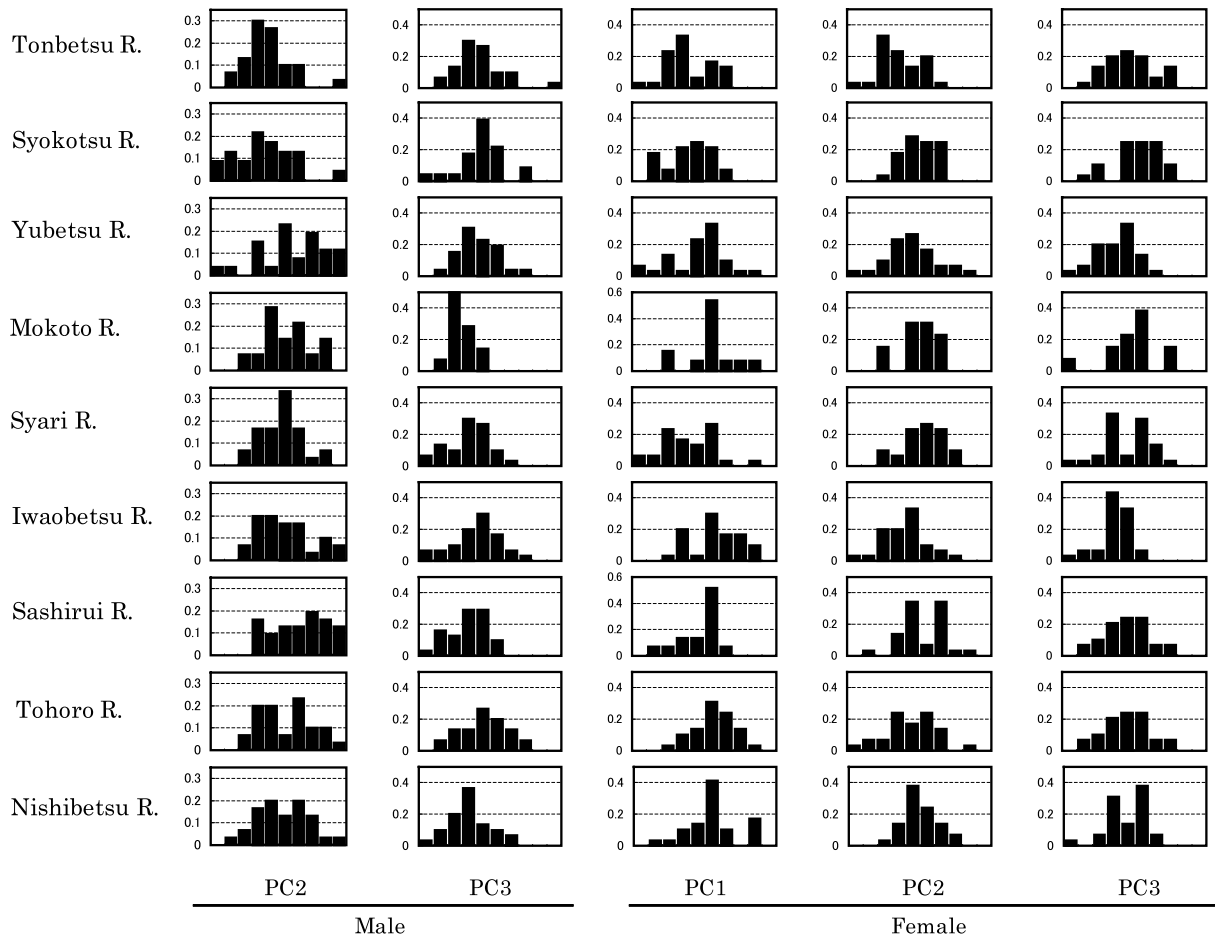


Fig. 4 Frequency distributions of the principal component (PC) scores. Y axis: relative frequency, X axis: relative class (0.05 interval) of principal component scores.

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.

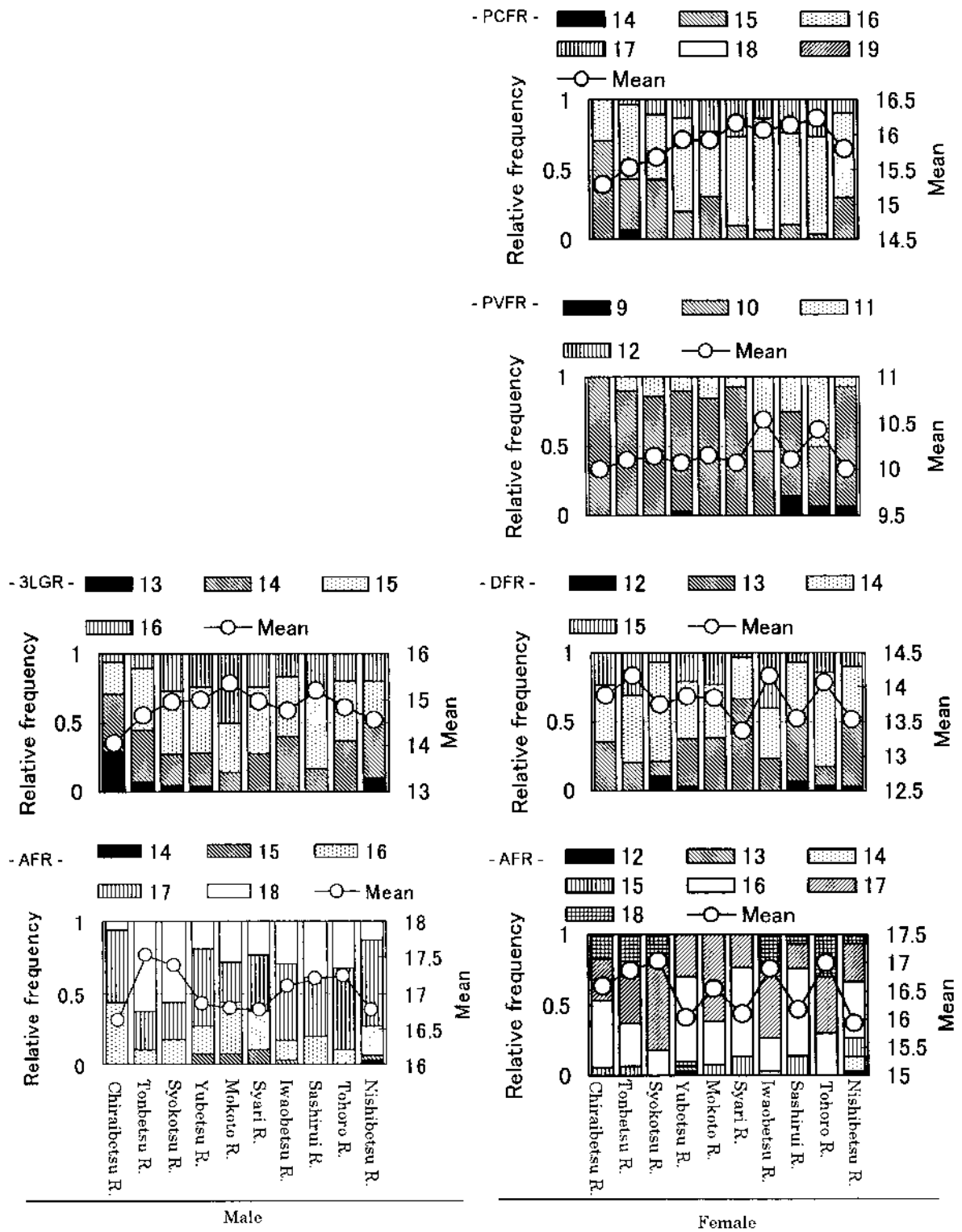


Fig. 5 Relative frequency distributions for each meristic count with significant difference ($p < 0.01$). PCFR; pectoral fin ray, PVFR; pelvic fin ray, DFR; dorsal fin ray, AFR; anal fin ray, 3LGR; third lower gill raker.

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.
- Mueter, 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., Blackbourn, 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.

北海道日本海に回帰するシロザケ親魚の 回遊経路と移動速度について

星野 昇^{*1,2}・藤原 真^{*1}

Migration Route and Moving Speed of Adult Chum Salmon *Oncorhynchus keta* Returning to the Sea of Japan

Noboru Hoshino^{*1,2} and Makoto Fujiwara^{*1}

Abstract The characteristics for homing migration of adult chum salmon *Oncorhynchus keta* were examined by mark-recapture experiments conducted in the Sea of Japan and Okhotsk in 2004 and 2005. The distributions of recapture points for the 4 experiments conducted in the Sea of Okhotsk biased to the west side area of the release site in each case. About 2-3% of the group released off Tokoro were estimated to be the population that was returning to the Sea of Japan based on the catch equation model. In the two mark-recapture experiments in the Sea of Japan, little fish were recaptured in the west side area of Cape Syakotan, although most were recaptured near the release points or the east side area of there. These results suggest that the migration route of chum salmon returning to the Sea of Japan runs from the offshore area of Central Okhotsk to the coastal area of Western Okhotsk, and the population returning over Cape Syakotan migrate in the offshore area of the Northern Sea of Japan. The migration route may fluctuate widely depending on oceanographic conditions. Marked fish migrated horizontally at speeds of 30-40km day⁻¹ in the coastal area. The peak of recapture in Chitose River was 18 days after the release for the Hamamasu released group. The fishes that were recaptured in Chitose River during the first half of the recapture period were of a more advanced maturity stage at the time of release than the latter half recapture.

Key words : シロザケ, 標識放流, 回遊経路, 移動速度

北海道日本海におけるシロザケの年間漁獲量は約3,700トン(2001～2005年の5か年平均;北海道庁水産

林務部資料)であり,その資源の多くはサケ増殖事業によって生産される放流種苗で占められている。とく

^{*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)

に沿岸漁業においては、秋季に定置網漁場に参加する本種への依存度が高く、北海道日本海における沿岸漁業の年間漁獲金額に占める本種の割合は約7%（2001～2005年の5か年平均；北海道庁水産林務部資料）で、近年は上昇傾向にある。

北海道日本海では毎年約2億尾の稚魚が春季に放流され、3～5年後に産卵のため沿岸域や河川に回帰する。増殖技術の向上や北太平洋海域における生息条件の好転により、1980年代に回帰率（放流尾数に対する回帰尾数）が向上して、現在の資源水準が維持されるようになった（渡辺，1999）。

日本海における本種の増殖事業では、他の海域と同様に河川に放流する種苗を、放流の当該河川もしくは近隣の河川に遡上し捕獲した親魚から生産する体制を原則としており、種苗生産に必要な種卵を確保するためには、その計画数に見合った数量の親魚を河川において捕獲することが不可欠である。そのため、日本海への来遊資源が漁期前の予測を大きく下回るような水準で推移する状況になれば、漁獲制限を行って親魚を河川に遡上させる必要が生じる。したがって、増殖事業による本種の生産体制を維持するためには、沿岸域での移動生態に関する十分な知見に基づいた合理的な漁業管理体制の下で、親魚の安定確保を図っていかねばならない。

北海道日本海の母川へ回帰する親魚の回遊経路については、日本海から宗谷海峡を通過してオホーツク沿岸域に入る対馬暖流とその分岐流である宗谷暖流を遡るように、オホーツク海沿岸域を北上し、宗谷海峡を通過して日本海へ至るという解釈が一般的であり、過去に行われた標識放流試験でも、オホーツク海の沿岸域で標識放流された個体が日本海の沿岸域や河川から再捕されることが多い（長谷川，2004）。しかし、オホーツク海や日本海北部海域における回遊経路の詳細や、移動時間、漁獲死亡率などの資源生態学的情報はほとんど整理されていない。シロザケ親魚の沿岸域における標識放流調査は過去に幾度も行われてきたが、調査結果が漁業調整上の行政事情から学術公表されない、あるいは、バイオテレメトリー調査やアーカイバル標識調査など少数個体の回遊履歴を追跡する行動研究の場合は、結果を資源全体の傾向として捉えにくい、といった背景があり、資源特性についての検討は、上野（1993）やUeno and Hiramatsu（1990）など本州太平洋での先例があるのみである。

そこで筆者らは、オホーツク海から日本海沿岸域におけるシロザケ回帰親魚の資源生態的特性を把握するため、北海道（水産林務部）が2004～2005年の秋季に、オホーツク海および日本海海域の6カ所において実施したシロザケ親魚の標識放流試験で得られた再捕データを解析した。先に星野（2006）は、放流位置付近の河川に遡上する群と遠方に移動する群の混成率や漁獲死亡係数など漁業管理上有益な数値情報の推定方法について報告した。本稿では、これらの再捕データと漁獲統計情報の解析から得られた、日本海に回帰する資源の回遊経路と移動の速さに関して報告する。

材料および方法

解析の対象としたデータは、2004年および2005年の9～10月にFig. 1に示す6調査点、すなわち、網走支庁管内常呂町（現、北見市常呂町）沖合、宗谷支庁管内枝幸町沖合、宗谷支庁管内猿払村沖合、宗谷支庁管内稚内市沖合、留萌支庁管内初山別村沖合、および石狩支庁管内浜益村（現、石狩市浜益区）沖合において実施されたシロザケ親魚の標識放流調査により得られたものである。それぞれの標識放流調査の実施概況をTable 1に示す。

いずれの調査でもひとつの定置網を対象としており、調査日に入網していた個体の大半が標識放流された。標識には異なる数字番号を書き入れた直径約12mm、厚さ約1mmの円盤形タグを、背鰭基底部にビニルチューブで装着する方法がとられた。標識放流の作業は、親魚を対象定置網から作業船の蓄養水槽に収容して当該定置網の沖合に移送し、個体ごとに基本測定と年齢査定のための鱗を数枚採取した後、標識を装着して速やかに放流する、という工程で実施された。

北海道におけるシロザケの捕獲は、沿岸漁業（主として定置網）による漁獲と、主要河川の種苗放流位置より下流に設置されたウライと呼ばれる河川遮断型トラップによる捕獲、および全体数量に占める割合は小さいが一部海域で遊漁がある。そのため、標識魚の再捕報告については、根室支庁管内、網走支庁管内、宗谷支庁管内、留萌支庁管内、石狩支庁管内、後志支庁管内、檜山支庁管内、渡島支庁管内の全漁業協同組合と、河川捕獲作業や採卵作業を所管するふ化放流事業団体を通して、漁業、捕獲従事者に事前に依頼した。

放流位置や再捕位置の相対距離を定量的に表現する

ために、知床岬の先端位置の緯度経度を起点として、そこから西方向（網走支庁方向）の海岸線に対し1マイル沖の平行線（1マイル以内の海岸線の凹凸は無視）を基準線とし、終点の松前白神岬に至る範囲に存在す

るすべてのさけ定置網、捕獲河川の河口、そして地理的指標として主要な岬の先端の位置を、基準線に対する垂線の交点として緯度経度で記録した。それぞれの位置の間隔を距離に換算し、ひとつの数直線上に放流

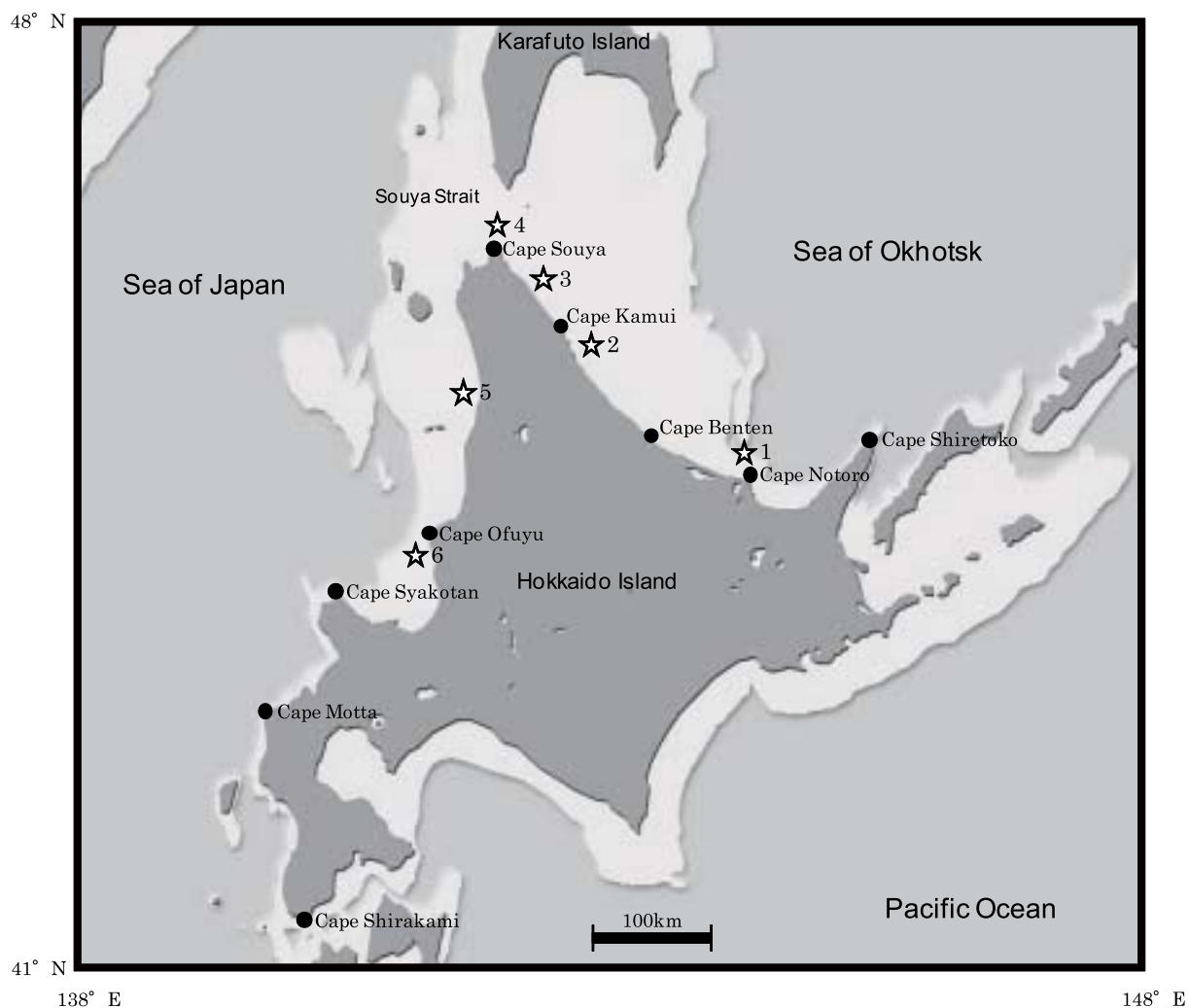


Fig. 1 Map of the coastal area in Hokkaido showing the 6 release points (star-marks).
 ☆ 1, Tokoro; ☆ 2, Esashi; ☆ 3, Sarufutsu; ☆ 4, Souya; ☆ 5, Syosanbetsu; ☆ 6, Hamamasu

Table 1 Summary of 6 mark-recapture experiments conducted in 2004 and 2005.

NO.	Released group	Date	Number of Release	Age					Sex			Mean F.L.(S.D.) cm
				3	4	5	6	u.d.	Male	Female	u.d.	
1	Tokoro	28.Sep.2004	421	22	253	130	4	9	225	194	2	66.9(4.7)
2	Esashi	16,17.Sep.2004	471	34	297	123	4	13	214	254	3	66.4(4.9)
3	Sarufutsu	15.Sep.2005	443	27	314	84	1	17	235	203	5	65.4(4.2)
4	Souya	12.Oct.2004	176	14	135	22	0	5	48	128	0	64.1(4.7)
5	Syosanbetsu	27.Sep.2005	171	16	120	29	1	5	97	73	1	66.6(4.5)
6	Hamamasu	11.Oct.2005	393	132	152	83	1	18	199	182	12	64.6(5.4)

位置と採捕位置を示した (Fig. 2)。本稿では以降、放流位置からの方角に対する表現の混乱を避けるため、各放流位置から知床岬方向を“東”，白神岬方向を“西”とすべて統一して表現する。なお、緯度・経度や位置間の距離算定に関する定義はメルカトル図法と大圏距離航法に基づいた。

それぞれの標識放流群について、標識魚の再捕位置を放流位置からの距離と方角（東西）を基準として集計し、その傾向と対象海域の漁獲・河川捕獲尾数の統計値とを対比することで、それぞれの放流群の移動方向を検討し日本海系資源の回遊経路を推察した。

常呂沖放流群については、放流位置より西方での再捕記録と、漁獲努力量に比例する要素として定置網の枠長データを用いた数理モデルを構築し、放流群に占める日本海系資源の比率を推定した。定置網類の設置位置および枠長に関するデータは、北海道第11次定置網漁業権免許内容に準じた（北海道庁水産林務部資料）。

沿岸域および河川での移動速度に関して検討した。

放流群ごとに再捕までの経過日数に対する移動距離を解析した。浜益放流群のうち日本海の主要放流河川である石狩川水系千歳川に遡上し捕獲された個体データを解析し、河川遡上の移動時間を把握した。

結 果

それぞれの標識放流群について再捕状況の概要を Table 2 に示す。なお、市町村別の再捕数、再捕までの経過日数など再捕記録に関する詳細は平成 16, 17 年北海道立水産孵化場事業成績書（北海道立水産孵化場, 2006; 北海道立水産孵化場, 2007）にとりまとめたので、本稿では紙面の都合上省略する。再捕率（放流尾数に対する再捕尾数の比率）は、宗谷放流群、初山別放流群でやや小さかったものの、それ以外では放流魚の 50-60% 程度が再捕された。

Fig. 3 に、それぞれの標識放流群について、放流位置から再捕位置までの距離 (Fig. 2) に対する再捕数の

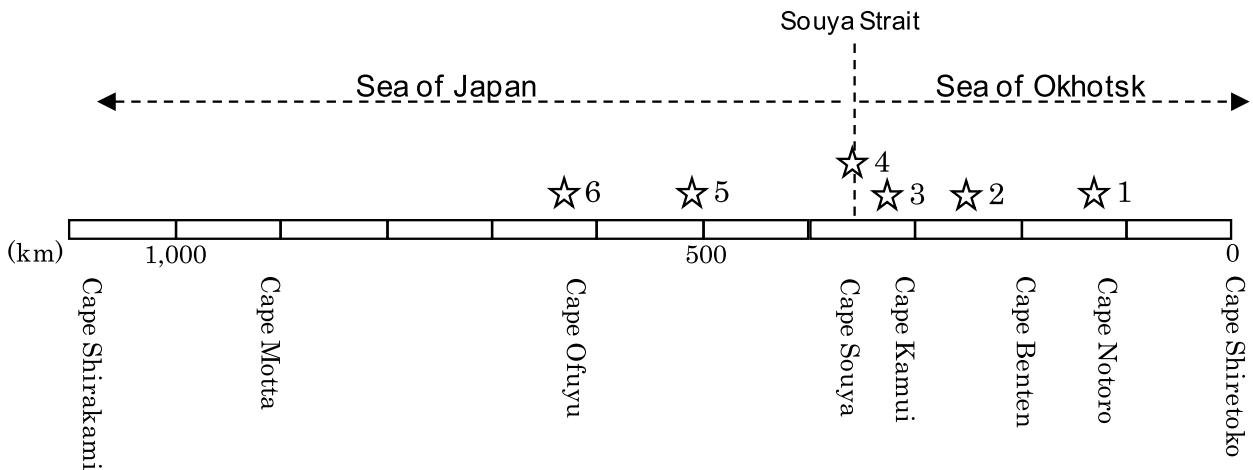


Fig. 2 Scale of relative distance along the coast from Cape Shiretoko to Cape Shirakami. The star-marks indicate the release points (cf. Fig. 1).

Table 2 Percentage of recapture to release for each released group.

NO.	Released group	Number of release	Number of recapture	Percentage of recapture
1	Tokoro	421	262	62.2
2	Esashi	471	287	60.9
3	Sarufutsu	443	219	49.4
4	Souya	176	78	44.3
5	Syosanbetsu	171	64	37.4
6	Hamamasu	393	228	58.0

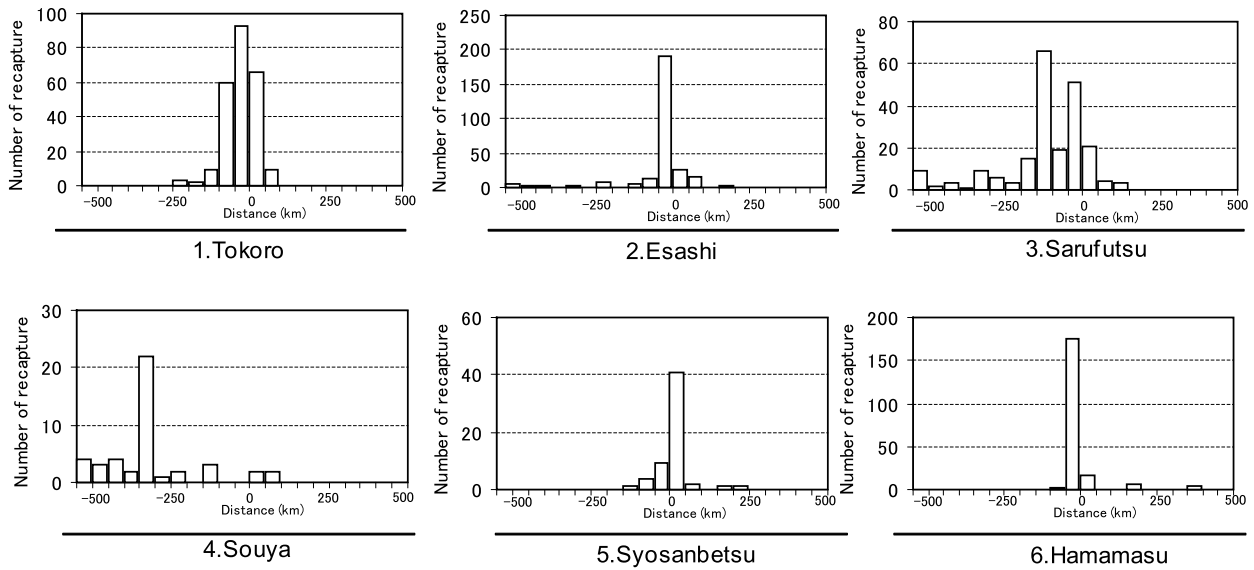


Fig. 3 Frequency distributions of moved distance (from release point to recapture point) for each released group. The minus sign indicates the direction of the west of each release point.

頻度分布を示した。横軸は、放流位置を0として負値が西方向、正値が東方向への距離階級を階級幅50kmで示している。なお、ここでは放流位置から東西25km（計50km範囲）において再捕された個体は、移動方向が明確ではないと考え集計から除いている。常呂放流群、枝幸放流群では、猿払放流群、宗谷放流群と比べ放流位置から東西方向への移動・分散は比較的小さい規模であり、いずれも放流位置の東西100km範囲で多くが再捕された。枝幸放流群では、日本海で再捕された個体もある一方で、放流位置より東方向に100～150kmの範囲においても再捕があった。常呂放流群では、放流位置より西方向へ移動して再捕された個体の割合が東方向より大きい傾向が見られたが、日本海で再捕された個体はなく、また知床岬以東での再捕もなかった。猿払放流群と宗谷放流群では、放流位置より西方向へ移動して再捕された個体の割合が著しく多く、移動距離が500kmを超え積丹岬より西で再捕された個体も比較的多くみられた。これに対し、初山別放流群と浜益放流群の再捕距離は放流位置から比較的近い範囲であり、積丹岬より西へ移動して再捕された個体はほとんどなかった。基本的な回遊方向とは逆、すなわち東方向へ移動して天塩川、さらにはオホーツク海の河川（知来別川、徳志別川）で再捕された個体もあった。

Fig. 3の結果と、各標識放流群の放流位置の東西それ

ぞれの範囲に加入した資源量の規模を対比するために、放流位置からの距離に対する累積漁獲尾数および累積河川捕獲尾数を東西500kmの範囲で示した（Fig. 4）。漁獲尾数、河川捕獲尾数は放流日の翌旬と翌々旬の合計値を示している。常呂、枝幸、宗谷、猿払の各放流群では放流位置より西方向の範囲に再捕が偏る傾向があった（Fig. 3）が、漁獲尾数、河川捕獲尾数はそれぞれの放流位置に対して東範囲で著しく多いことから、いずれも放流位置より東範囲に回帰する資源の豊度が相対的に高いという状況が明瞭であった。

常呂放流群では、放流位置より西のオホーツク海沿岸で再捕された割合が大きかったが、これら西範囲で再捕された個体のうち、日本海を母川として移動していた個体もあったことが可能性として想定される。オホーツク中東部沿岸域も日本海系資源の主要な回遊経路と考えるべきかを検討するために、常呂放流群のうち放流位置から西範囲の再捕状況と対象範囲の定置網の漁具規模に基づいて、以下の数理モデルで推定した。

標識魚は、海岸線に垂直に不連続かつ高密度に設置されている定置網によって再捕される。これをFig. 2の尺度距離 x に対する再捕数の連続関数として捉えることで、任意の位置における再捕数の期待値を表現した。ここでは、放流位置の西隣の湧別町以西で再捕された標識魚を西方向へ移動する群と仮定し、距離 $x=0$ (km)を湧別川河口付近とした。距離 x kmまでの累積

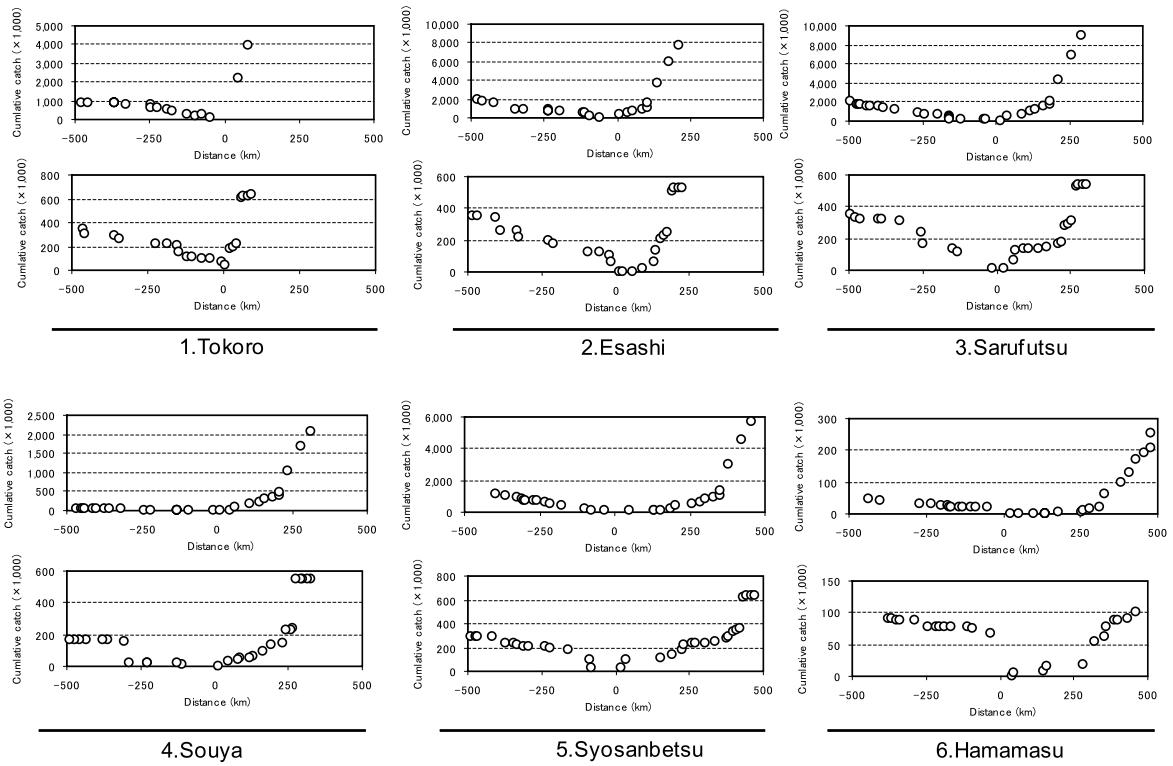


Fig. 4 Cumulative catch in number of chum salmon versus distance from the release point for each release group. The minus sign indicates the direction of the west of each release point. The upper graphs, catch by set-net in coastal area; the lower graphs, catch by trap in rivers.

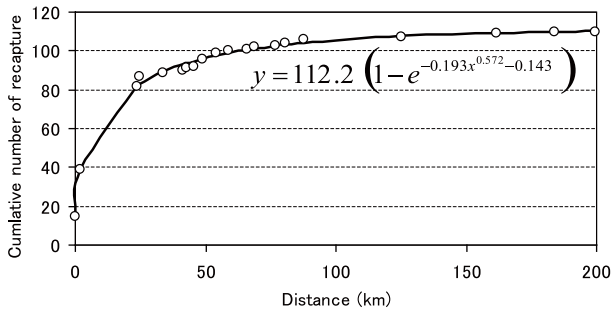


Fig. 5 Cumulative number of recaptures versus distance from the mouth of R. Yubetsu for the Tokoro-released group.

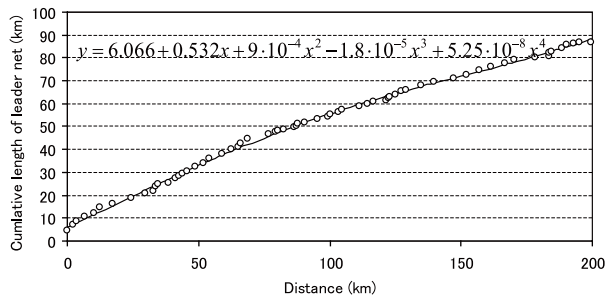


Fig. 6 Cumulative length of leader net of each set net versus distance from the mouth of R. Yubetsu.

再捕数の推移を次の曲線によって表現し、位置 x における累積再捕数期待値 $R(x)$ と観測値との残差平方和を最小にするように $A \sim D$ の4個のパラメータを推定した。

$$R(x) = A \left(1 - e^{-B \cdot x^C - D} \right) \quad (1)$$

推定結果および観測値の推移を Fig. 5 に示す。

(1)式に推定パラメータを代入し x で微分すると、

$$\frac{dR}{dx} = 12.38 e^{-\{0.14+0.19x^{0.57}\}} x^{-0.43} \quad (2)$$

であり、位置 x における再捕数の期待値となる。また、宗谷岬までの範囲に設置されているさけ定置網枠長の累積距離数の推移 $F(x)$ を n 次多項式によって表現することとし、1～6次までの各式について係数と推定値に対するAIC (Akaike Information criteria) を最尤推定したところ、AICが最も小さい式は4次式 (AIC=0243) であったので、次式を採用した。推定結果および観測値の推移を Fig. 6 に示す。

$$F(x) = 6.066 + 0.532x + 9 \cdot 10^{-4}x^2 - 1.802 \cdot 10^{-3}x^3 + 5.252 \cdot 10^{-8}x^4 \quad (3)$$

(3)式を微分すると,

$$\frac{dF}{dx} = 0.532 + 0.002x - 5.4 \cdot 10^{-3}x^2 + 2.1 \cdot 10^{-7}x^3 \quad (4)$$

であり、位置 x における漁獲努力量の期待値となる。これを x に対する瞬間漁獲死亡係数 $f(x)$ とし、漁獲効率を u とすると、位置 x における加入尾数 $W(x)$ の期待値は、(2) および (4) 式によって、次式で表される。

$$W(x) = \frac{r(x)}{1 - e^{-u \cdot f(x)}} \quad (5)$$

ただし、(2) 式を $r(x)$ とおいた。一方、 $x=0$ での標識魚の加入尾数を N 、 N のうち位置 x における x 以上の距離範囲に存在する河川に産卵遡上しようとしている標識魚の比率を p ($0 < p < 1$) とすると、 $W(x)$ は、

$$W(x) = N \cdot p \cdot e^{-u \int_0^x f(y) dy} \quad (6)$$

ここで、漁獲効率 u を一定と仮定すれば、 N に対して u と $f(x)$ の漁獲強度のもと、(2) 式の $0 \sim x$ 範囲の区間積分値で表される再捕数期待値が再捕されるということになるので、 u は、

$$u = - \frac{\log\left(1 - \frac{\int_0^x r(y) dy}{N \int_0^x f(y) dy}\right)}{N \int_0^x f(y) dy} \quad (7)$$

である。

日本海とオホーツク海の境界位置を宗谷岬 ($x = 199.6$) として (5) ~ (7) 式より $p(x=199.6)$ を推定した。ここで、標識魚の加入尾数 N は不定であり任意に与える必要があるが、少なくとも実際に湧別川以西で再捕された 71 尾よりは多い。さらに、常呂放流群の放流総数 420 尾のうち、再捕 71 尾とそれ以外の範囲での再捕 190 尾の比によって、再捕されなかった 159 尾分を比例配分すると 43:116 となり、標識魚が死亡しない場合に、 $x = 0$ に加入したが再捕されなかった標識魚の個体数の目安を 43 尾程度と考えるのは合理的である。その 43 尾に実際に再捕された 71 尾を加算すると 114 尾となる。 N を 114 とすれば、 p は 0.098 と計算される。すなわち、114 の標識魚が $x = 0$ の位置を通過したとすると、そのうち約 10% は本来、宗谷岬以西、すなわち日本海に回

帰する資源であったが、オホーツク海沿岸を移動中に再捕されたと推定される。誤差範囲を上下に 100 ~ 130 として、 N に対する p 推定値の感度を計算したところ、 p の推定範囲は 0.109 ~ 0.090 と概ね頑健であった (Fig. 7)。このことから、常呂放流群 420 尾に対しては 2 ~ 3 % 程度が日本海系資源であったと推定される。

次に、放流位置から再捕位置までの距離と再捕までの経過日数から、沿岸域における移動速度について把握した。距離数を経過日数で除した値、すなわち一日当たりの移動距離の頻度分布を各放流群について Fig. 8 に示す。なお、移動距離の短い再捕個体は放流位置付近の河川に遡上するため滞留していることが考えられたため、ここでは、距離数が 50km 以上の再捕個体のみを集計対象とした。すべての放流群を合わせた頻度分布では一日あたり 30 ~ 40km の移動距離が最頻値であった。宗谷、初山別、浜益放流群では 50km 以上を移動した個体の再捕数が少なく傾向を把握することが難しかったが、常呂、猿払放流群では、30 ~ 40km が最も多かったのに対して、枝幸放流群では 20 ~ 30km が最頻値と、放流群によって異なる傾向がみられた。各放流群の間には年齢組成や性比に違いがあった (Table 1) ことから、これらの影響を確認するために、データ数の多い常呂、枝幸、猿払の放流群について、一日当たりの移動距離を放流群間と年齢間、放流群間と性別間で、それぞれ二元配置分散分析により比較したところ、いずれも、年齢間、性別間に有意な差はなく ($p > 0.05$)、放流群間に有意差があった ($p < 0.01$)。

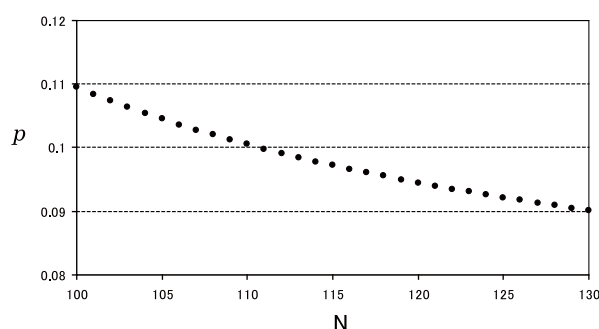


Fig. 7 Sensitivity of estimated p for the arbitrary parameter N .

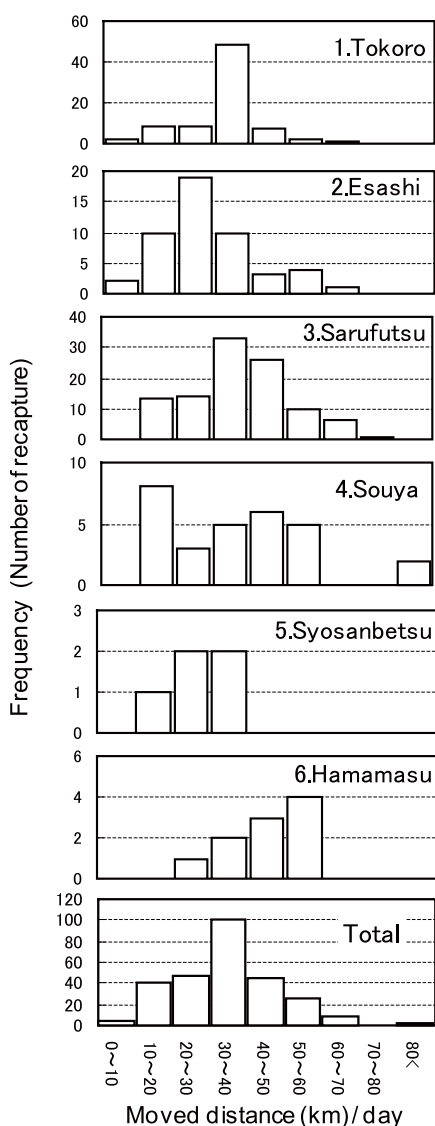


Fig. 8 Frequency distribution of the moved distance per day of recaptures for each released group.

浜益放流群では、放流位置より南西約30kmの位置に河口のある石狩川の支流、千歳川の捕獲場において65尾の再捕があった。他の放流群では河川内再捕のほとんどが、河口域から数km範囲に設置されたトラップによっているため、河川を移動する時間など、遡上生態に関わる知見を得ることが困難であるのに対し、千歳川捕獲場は河口から推定約65km上流に位置するため、河川遡上の経過を定量的に把握することが可能である。Fig. 9に、千歳川捕獲場において再捕された65尾について、放流日から再捕された日までの経過日数の頻度分布を示す。最頻値は18日で突出しているが、11～13日目頃の頻度も比較的高かった。年齢、性別間には経過日数に有意な差がみられなかった（二元配

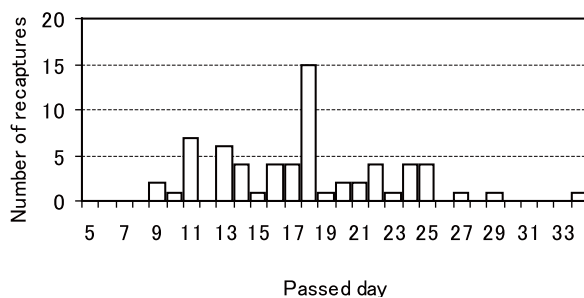


Fig. 9 Frequency distribution of passed day (from the release date to the recapture date) at the catch point of R. Chitose for the Hamamasu released group.

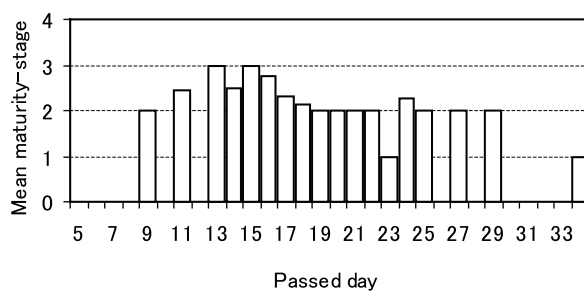


Fig. 10 Mean maturity-stage for 18 date groups recaptured at the catch point of R. Chitose. The score of the maturity-stage is noted (1, 2, 3 and 4) and determined based on skin color change of the second sexual characteristic as the degree of individual maturity at the time of release. The score “4” is the most advanced maturity-stage.

置分散分析, $p > 0.05$) が、放流時に行った個体の成熟進行度の外観判別得点（二次性徴にみられる体色変化が見られない：1点、体色変化が薄く確認できる：2点、体色変化および吻端の変形など著しい変化がみられる：3点、体色が黒化し吻端の変形が顕著で繁殖直前後の個体の平均値の推移 (Fig. 10) からは、前半に再捕された個体は放流時の成熟進行が比較的進んでいるという傾向がみられた。それ以降に再捕された個体の放流時の成熟進行度に大きな違いはなかった。

考 察

本研究では、ある定置網に入網した漁獲物をやや沖合に移送してから標識放流し、その再捕状況に基づき回遊生態に関する特性を把握した。

沿岸域のある位置に存在しているシロザケ資源のその後の回遊経路は、母川の方角、その時々々の海況、そして偶然性により定まるといえる。必然的にその資源があるひとつの定置網に入る確率の絶対値はきわめて

小さい。そのため、一度入網した魚群を沖合に放流しても、当該定置網で再捕される個体数が突出するような状況にはならず、他の定置網や母川の捕獲場など再捕範囲は広範になる。その再捕結果もまた確率的挙動の一事象に過ぎないため、得られた結果の解析と解釈はそれを踏まえて行う必要があるが、放流群が東西いずれの方向に移動する傾向を持っていたか、といった定性的な情報を得ることは可能である。また、標識魚の再捕率は40～60%と過去に行われた同様の調査結果と比べると高かった。一方、約半数の未再捕の個体は標識装着作業時のストレスにより放流後すぐに斃死した可能性が高い(星野, 2006)ことから、ある特定の範囲に移動した個体の再捕報告がなく、再捕位置の分布に人為的な偏りが生じたという状況は考えにくい。これらのことから、複数海域での標識放流群の再捕状況を総合的に検討すれば、回遊経路を推察することが可能と判断した。

常呂、枝幸、猿払、宗谷の放流群では、標識魚の再捕範囲がいずれも放流位置の西範囲に偏ったのに対して、それぞれの放流日から20日間の沿岸漁獲尾数や河川捕獲尾数は放流位置の東範囲で著しく多かった。これは、それぞれの標識放流調査が行われた時期に来遊していた資源量の規模がいずれも放流位置の東範囲で大きかったことを示唆している。もし、各放流群が東西それぞれの資源規模に比例した資源構造を持っていたとすれば、必然的に放流魚の再捕範囲は放流位置の東範囲に偏ることとなるが、結果は逆の傾向、すなわち西範囲に偏った。このことから、常呂、枝幸、猿払、宗谷の放流群では、放流位置より西側へ移動しようとする個体と近隣河川に由来する資源が主体となっていたと推察される。ただし、常呂、枝幸放流群では東側に移動し再捕された個体も多かったことから、少なくとも枝幸放流群の放流位置付近まではオホーツク中東部海域(網走支庁沿岸域)方面に回帰する資源が加入している明らかな状況がみられた。その一方、枝幸放流群から西方約80kmに位置する猿払放流群および宗谷放流群では再捕範囲が西側に著しく偏っており、東側では短い距離範囲で数個体が再捕されたのみであったことから、両放流群では、枝幸方面やオホーツク中東部海域へ移動しようとする個体の割合はきわめて低かったと推察される。これらの状況から、枝幸町から浜頓別町にかけての沿岸付近をひとつの境として、それより東範囲で漁獲対象となっている資源は、オホーツク西部や日本海に移動する資源と、オホーツク中東

部に母川のある資源が混成しているのに対し、西範囲では、オホーツク中東部資源の割合が顕著に減少し、知来別川など宗谷北部の河川や日本海側の河川に由来する資源が主体となっていると考えられた。

また、常呂放流群のうち、北海道日本海へ回帰する途中にオホーツク海沿岸で再捕された個体の比率は2～3%程度と推定された(Fig. 7)。一般に、宗谷岬周辺からオホーツク海中部沿岸域にかけては春季から秋季にかけて、対馬暖流水を起源とする宗谷暖流が表層域で卓越している。サケ科魚類の沿岸域での回帰行動は母川由来の物質に対する嗅覚応答である(帰山, 2002)といわれることから、日本海側に母川のある資源がオホーツク海において宗谷暖流水を回帰の経路として選択しているという解釈は合理的である。しかし、常呂放流群の放流日の翌旬から翌々旬のオホーツク中東部における漁獲尾数は約7,697千尾、その2.5%とすれば約192千尾であるが、これに対し同時期の北海道日本海全体の漁獲尾数は1,539千尾である。このことからすると、オホーツク中東部沿岸漁場においては日本海へ回帰する資源の主要な回遊経路が恒常的に形成されているというわけではなく、おそらく海況に応じて大きく変化するような状況にあるものと考えられる。

サケ科魚類の母川回帰特性については、生態学的、生理学的側面から多くの研究がある。データ記録型の標識や位置情報を発信する標識を装着した個体を放流・追跡する行動学的研究からは、個体の回遊履歴と周辺環境条件との対応関係が解明されつつある。とくに、日本周辺海域では回帰親魚が周辺水温に応じて移動速度や遊泳する水深帯を変化させる特性を持つことが明らかにされており(Takagi, *et al.*, 2003; Kitahashi, *et al.*, 2000; Tanaka, *et al.*, 2000; Tanaka, *et al.*, 2001)、北海道周辺においても、回遊経路に周辺海域の水温分布が強く影響を及ぼしていることが示唆される。例年9～10月のオホーツク海中部沿岸域は宗谷暖流の影響で、離岸20～30kmの範囲の水温がそれより沖合に比べ著しく高く、沖合域で10℃台前半、沿岸域で15～20℃と水温差がある(Fig. 11 参考図)。冷水性魚類のシロザケにとって10℃台後半の水温帯は生息限界といえ、オホーツク海の河川に回帰する資源であれば成熟が進行すれば高水温の沿岸域にも来遊すると考えられるが、日本海に回帰する資源は基本的にオホーツク中東部沿岸の高水温帯を回避して移動している可能性は高い。すなわち、日本海へ回帰する資源の回遊経路の中心は、オホーツク中東部の沿岸漁場よりは沖合域に



Fig. 11 Distribution of surface water temperature in the Sea of Okhotsk on Sep. 26, 2007. The NOAA satellite imagery is quoted from the web-site “MARINE NET HOKKAIDO” (<http://www.fishexp.pref.hokkaido.jp>).

位置し、時々海況に応じて沿岸漁場へ接近する程度が変化していると考えられる。オホーツク海では秋季から冬季にかけて北方より東樺太寒流が南下し、これに伴い宗谷暖流水は表層域から消滅する。宗谷暖流と東樺太寒流、その他の気象条件などによって、沿岸から沖合にかけての水温分布は季節や年により変動するので、日本海系シロザケの回遊経路やオホーツク沿岸漁場への加入率もこれに応じて変動すると考えられる。また、宗谷放流群や猿払放流群では積丹岬より西側の範囲に移動して再捕される個体が比較的多くあったのに対し、初山別放流群や浜益放流群ではほとんどなかった。この傾向は過去に行われた調査結果からも知ることができる（長谷川，2004）。この現象についても、基本的にはオホーツク海と同じ側面があると考えられる。すなわち、日本海北中部の母川に回帰する資源の回遊経路はその沿岸域であるのに対し、日本海南部方面に回帰する資源は日本海北中部沿岸の高水温帯を経由することなく、水温の比較的低い沖合域（少なくとも定置漁場より沖側）を回遊経路の中心としていることが示唆される。

北海道が実施する本調査の目的のひとつに、北海道日本海系資源のオホーツク海での利用実態に関する数

値を漁業調整上の目安として算出することがある。長谷川（2004）は、1988～1999年の10月に行われた同様の標識放流調査データに基づき、オホーツク中部地区に来遊したシロザケが地場資源である確率を80.5%と見積もり公表している。ただし、本稿での指摘をふまえ、漁業調整上の数値については、もとより大きく変動する値であることを認識して、複数の方法、複数年の調査・解析による結果を蓄積することが必要である。

放流位置から再捕位置までの移動距離と経過日数から、沿岸域における一日あたりの移動距離を頻度分布にまとめたところ、30～40kmが最頻値となった。記録型標識やバイオテレメトリーによる行動解析の研究では、個体の水平方向の遊泳速度は一日あたりに換算しておおよそ40～80kmの範囲で結果が得られている。ただし、本稿で示した一日あたりの移動距離は、実際に個体が遊泳した距離ではなく、放流位置から再捕位置までの海岸線距離である。Tanaka *et al.* (2001) の調査では、実際に個体が移動した水平距離は、放流位置から再捕位置までの単純距離の1.24倍以上で、個体によっては19倍であったとしていることから、本研究の結果も従来の知見とはさほど大きく変わらないと考えられた。仮に一日あたりの移動距離を35kmとすれば、例えば宗谷岬付近に来遊した日本海系資源が約250km離れた雄冬岬付近に達するのは約7.3日後、約500km離れた能取岬付近に来遊した場合には約14.3日後と見積もられる。一方で、放流群間には移動速度に差がみられ、それは放流群の年齢組成や性比の違いではなかった。年齢や性別以外で放流群の間に移動速度の差をもたらす要因としては個体の成熟進行度の違いが想定される。長谷川（2004）も、未熟な個体ほど長い距離を移動して再捕される傾向があることを指摘している。回帰時期によって成熟度にも違いが生じる可能性があり、より成熟が進んだ加入群では幾分移動時間が短くなることが予想される。

沿岸域での移動と個体成熟の関係については、本研究で定量的な検討を行うことができなかったが、浜益放流群のうち千歳川に遡上した群については、放流時に成熟が進行していた個体の方が捕獲場までの遡上時間は短くなる傾向がみられた。千歳川での再捕は、経過日数11～13日と18日前後の二時期に件数が多かったことから、成熟度の異なる二つ以上の群が放流群を構成していたことが示唆される。全体的には千歳川捕獲場までの所要時間に2～3週を要した個体が多く、

これが石狩湾に加入した資源がその主要母川である千歳川の捕獲場に達する時間目安となろう。また、放流位置から約30km西に離れた河口付近（石狩市石狩区）での定置網による再捕が放流14日後にピークとなったことと、沿岸での移動距離が一日あたり30～40kmということからすれば、河口付近までの移動日数はわずかであろう。サケ科魚類の河川遡上のタイミングは個体成熟の程度にくわえ河川流量の影響を受けるとされる（例えばSmith *et al.*, 1994）が、星野（2006）は、枝幸放流群について放流位置の近傍にある徳志別川など河口近くの捕獲場で放流後4.6日後に再捕のピークがみられたとしている。これらを目安として、河口までの移動時間と河口域での滞留時間を延べ1週程度と見積もれば、河口から千歳川捕獲場までの約65kmの旅程をおよそ1～2週程度かけて遡上した個体が多かったと推察される。

要 約

1. 北海道日本海に回帰するシロザケについて、北海道沿岸域における回遊生態に関する特性を得るため、2004、2005年にオホーツク海と日本海の沿岸域6カ所で行われた標識放流調査の再捕データを解析した。
2. 放流を実施した時期の漁獲尾数・河川捕獲尾数と再捕位置との対比、および常呂放流群に占める日本海系資源の構成比の数理モデルによる推定結果に基づき、日本海系資源の回遊経路は、オホーツク中部沖合から西部沿岸域、宗谷海峡を通り、日本海北中部系資源では沿岸域に、日本海南部系資源では沖合域にその中心があると考えられた。周辺の海洋構造に鑑みて年々の海況により沿岸漁場への加入率は大きく変動することが示唆された。
3. 沿岸域での移動速度は30～40km程度の個体が多く、年齢や性別間には差がみられなかった。浜益放流群の再捕状況から、日本海の主要河川のひとつである石狩川水系千歳川の捕獲場には、石狩湾に加入後2～3週程度を要して達する個体が多いことが分かった。ただし、成熟の進行が進んでいる個体は、沿岸回遊、遡上の速度は比較的速くなることが示唆された。

謝 辞

本研究で実施された標識放流試験は、北海道立水産

孵化場、水産技術普及指導所、各管轄支庁の多数の職員による調査で行われたものである。放流作業は枝幸、常呂、猿払、宗谷、初山別、石狩湾の各漁業協同組合ならびに定置部会の全面的な協力のもと実施された。再捕にあたっては、道内外の漁業協同組合およびサケマス増殖事業関連団体の職員、水産加工場、一般の遊漁者など、関係する多数の方々から再捕報告をいただいた。調査に様々な形でご協力をいただくことで北海道のサケマス資源管理に多大な貢献をされたすべての方々に感謝します。

文 献

- 長谷川英一・奈良和俊・広井 修（2004）．親魚標識放流結果を利用した網揚げ規制効果の見積もり方法についての一考察．さけ・ます資源管理センター技術情報，**170**，17-49．
- 北海道立水産孵化場（2004）．平成16年度事業成績書．北海道立水産孵化場，恵庭．
- 北海道立水産孵化場（2005）．平成17年度事業成績書．北海道立水産孵化場，恵庭．
- 星野 昇（2006）．シロザケ親魚の標識放流データに基づく資源特性値の推定方法．北海道立水産孵化場研究報告，**60**，65-75．
- 帰山雅秀（2002）．母川回帰のメカニズム．最新のサケ学，（帰山雅秀編），pp. 96-111．成山堂書店，東京．
- Kitahashi, T., Ando, H., Urano, A., Ban, M., Saito, S., Tanaka, H., Naito, Y. and Ueda, H. (2000) . Micro data logger analysis of homing behavior of chum salmon in Ishikari Bay : Behavior biology. *Zoological Science*, **17**, 1247-1253.
- Takagi, Y., Tanaka, H. and Naito, Y. (2003) . Behavior of chum salmon as revealed by micro data loggers off the Sanriku coast, Japan : A review. *Otsuchi marine science*, **28**, 6-13.
- Tanaka, H., Takagi, Y. and Naito, Y. (2000) . Behavioral thermoregulation of chum salmon during homing migration in coastal waters. *The Journal of Experimental Biology*, **203**, 1825-1833.
- Tanaka, H., Takagi, Y. and Naito, Y. (2001) . Swimming speeds and buoyancy compensation of migrating adult chum salmon *Oncorhynchus keta*

- revealed by speed/depth/acceleration data logger. *The Journal of Experimental Biology*, **204**, 3895-3904.
- Smith, G. W., Smith, I. P and Armstrong, S. M. (1994). The relationship between river flow and entry to the Aberdeenshire Dee by returning adult Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, **45**, 953-960.
- 上野康弘 (1993) . 本州太平洋岸域のシロザケ親魚の生態と資源に関する研究. 遠洋水産研究所研究報告, **30**, 79-206.
- Ueno, Y. and Hiramatsu, K. (1990) . A method for estimating mortality coefficients of chum salmon *Oncorhynchus keta* from tagging experiments. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **56**, 1079-1082.
- 渡辺一俊 (1999) . 北海道系サケ稚魚の生残率の算定と人工ふ化放流事業の効果の評価. さけ・ます資源管理センター研究報告, **2**, 29-37.

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モ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たことが報告され (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

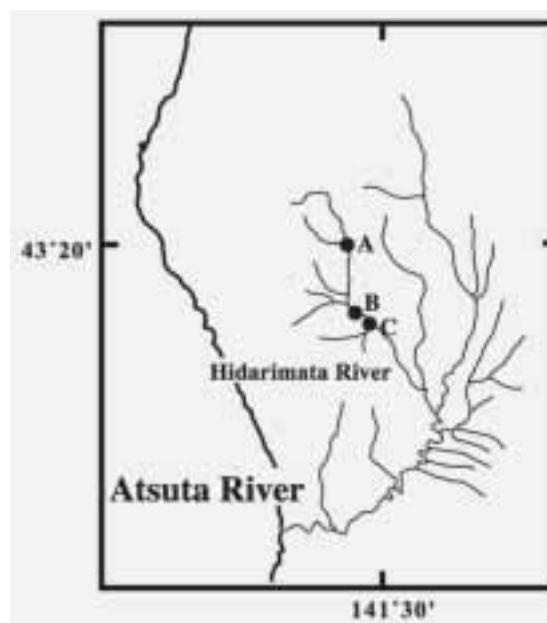


Fig. 1 Location of study area in the Atsuta River, Hokkaido.

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 週間以内に行った。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、尾叉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 日に行った。

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。

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

Fr: フルード数; Vm : 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った。

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った。

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 leucomaenis* 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った。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ー面積であった。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ー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ー面積、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 (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1.18個体 (4.7), 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ったが、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。

年毎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 ≤ 50 cm (%)	0.112	0.739	2.435	0.099	0.199	0.820
Overhanging cover > 50 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、流速も比較的小さいが、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: 水深が浅くて流速の極めて速い環境、f: 水深が浅く、流速が遅く、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

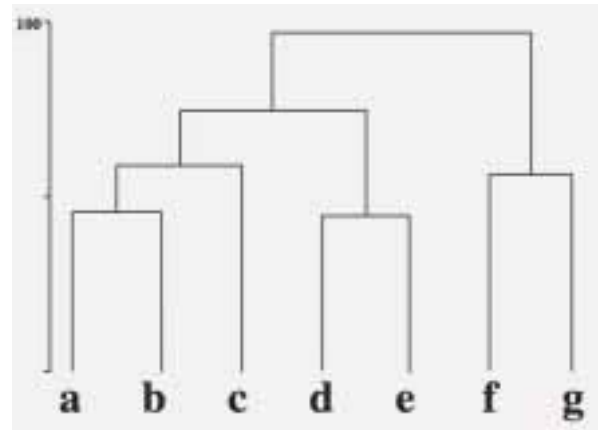


Fig. 2 Dendrogram of channel units by cluster analysis for principal scores of principal component analysis.

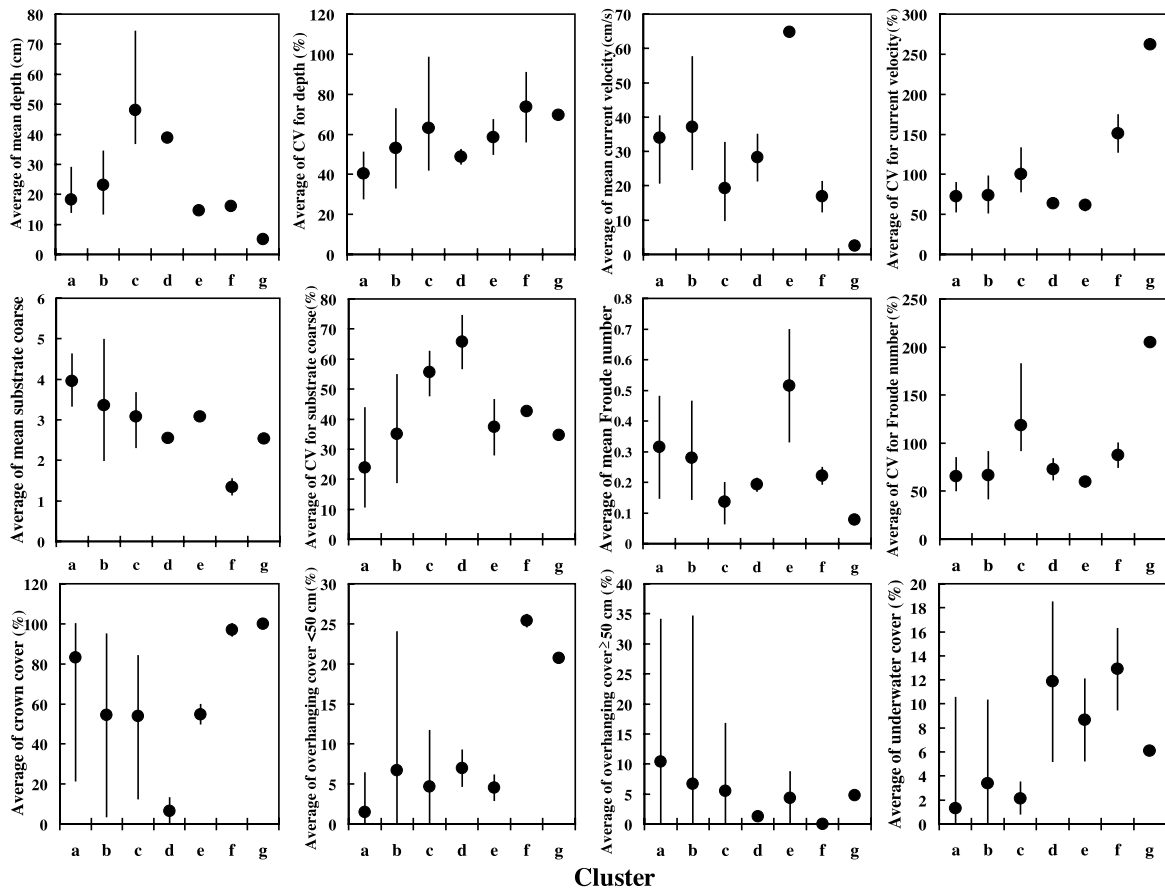


Fig. 3 Average and range of physical characteristics of each cluster. Cluster "g" is constituted of one unit.

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ったため、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った。

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	1999									2000									Total
	A			B			C			A			B			C			
Section	ri	gl	p	ri	gl	p	ri	gl	p	ri	gl	p	ri	gl	p	ri	gl	p	
a	6	1	1				1	2		2	3	1				1			18
b	3			1	3	1		1		1	2	2	1	3			2	1	21
c						2			2					2				1	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 m^2 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 m^2 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、標準偏差が大きいため示されるように、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の時に明瞭なパーマークが現れ、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増えることを報告した。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 \pm SD	Range	Mean \pm SD	Range	Mean \pm SD	Range
a	18	10.0 \pm 13.3	1 - 54	0.138 \pm 0.132	0.024 - 0.514	72.7 \pm 46.0	12.1 - 169.7
b	21	20.0 \pm 18.6	0 - 58	0.201 \pm 0.150	0.000 - 0.561	85.2 \pm 50.9	20.3 - 230.7
c	7	31.1 \pm 11.7	14 - 47	0.215 \pm 0.089	0.087 - 0.351	152.3 \pm 49.0	105.5 - 242.5
d	2	11.5	6 - 17	0.169	0.108 - 0.230	64.6	55.4 - 73.8
e	2	12.5	7 - 18	0.191	0.135 - 0.246	62.4	51.8 - 73.1
f	2	29.5	13 - 46	1.198	0.989 - 1.406	27.8	9.2 - 46.5
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と比較した調査区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、水面下カバー面積は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関していた。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物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物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、それぞれの中にも様々な微生物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物環境の占める部分が大きくなったため生息密度が大きくなったと考えられる。

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物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物環境を形成する(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物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物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物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物環境の定量化を通して、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

1. 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。
2. 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上カバーが多い場所で著しく高くなった。
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ため, 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 聡氏, (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槻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 clarki*) 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**, 1-16.
- 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. *Izvestiia 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). 渓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). 渓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ール内の河床礫の影響. 九州大学農学部学藝雑誌, **50**, 173-178.
- Zar, J. H. (1984). Biostatistical analysis. Second edition. Prentice-Hall International, Inc., New Jersey.

モルフォメトリーによる網走湖産ワカサギの湖内残留型と 遡河回遊型個体の判別

虎尾 充^{*1}・今田 和史^{*1,2}

Morphometric Discrimination between the Lake-Resident and Anadromous Fish of Wakasagi in the Lake Abashiri System

Mitsuru Torao^{*1} and Kazushi Imada^{*1,2}

Abstract The Wakasagi, *Hypomesus nipponensis*, population in Lake Abashiri is comprised of lake-resident and anadromous groups depending on their migration patterns. We validated the morphometric method in discriminating the two groups. Principal component analysis was performed, and the difference summarized by the first and second principal component of the length- and size-adjusted data between lake-resident and anadromous forms. Discriminant analysis successfully separated the two groups with the high probability of about 95%, using ten variables (standard length, condition factor, body depth, body width, eye diameter, interorbital width, depth of caudal peduncle, length of the top of snout to the origin of pelvic fin, length of the origin of pelvic fin to the caudal fin base). The results show the possibility of distinction of the migration groups of Lake Abashiri by the morphometric method. We concluded that most morphological variations between two forms should be related to the growth. Lake-resident groups in Lake Abashiri mainly prey on plankton. On the other hand, anadromous form has a wider feeding habit, in most cases preying on benthos. Accordingly, the differences in the nutritional condition and growth would occur due to influence of the feeding environment.

Key words : モルフォメトリー, 判別分析, 網走湖, 回遊型, ワカサギ

網走湖に生息するワカサギ *Hypomesus nipponensis* は、一生を湖内で過ごす湖内残留型と、稚魚期に降海し10～12月あるいは翌年の3～4月に湖内に遡上する遡河回遊型という移動生態の異なる二つの集団(回遊型)から構成されている(浜田, 1953; Hamada,

1961; 宇藤ら, 1983)。網走湖は海水の流入に伴って水深5-7m以浅の淡水層と以深の高塩分貧酸素層の2層構造が形成されており、下層の高塩分貧酸素層は魚類の生息にとって不適な環境となっている(清水ら, 1990; 三上, 2000)。このため、ワカサギの生産力を制限して

^{*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 北海道栽培漁業振興公社 (Hokkaido Aquaculture Promotion Corporation, Kita 3 Jyo Nishi 71, Chuo-ku Sapporo, 060-0003, Japan)

いると考えられる。また、浅見（2004）は網走湖の基礎生産力の研究からワカサギの潜在的な生産力はほぼ一定であると指摘しており、また鳥澤（1999）は回遊型の分岐要因に関して、環境収容力を越えた分のワカサギ稚魚が降海すると考えた。これらのことから、網走湖でのワカサギの高い漁獲量は、湖の生産力に加えて沿岸域の生産力を利用する遡河回遊型個体群が資源に加わることで支えられていると考えられている。

青森県小川原湖においても湖内残留型と遡河回遊型のワカサギ個体群が同所的に存在することが知られており、遡河回遊型個体の体サイズが湖内残留型より明らかに大きく産卵場所も異なる（Katayama, 2001）。しかし、網走湖産ワカサギでは遡上してきた群と湖内で採捕された群の体サイズの組成が重複しており、体サイズのみから2群を判別することは出来ない。そのため、湖内残留型と遡河回遊型の漁獲量や産卵集団への寄与の程度は明らかになっていない。両群を判別しその量的な評価を行うことは、ワカサギの資源管理を行う上でも重要な課題である。

異なる集団を外部形態から判別する手法として、Truss network法が提案されている（Strauss *et al.*, 1982）。この方法では、多変量解析と組み合わせることによって、従来の魚体各部の計測からは捉えられない外部形態の変異を明らかにすることができ、これまでに、系群の判別（Taylor *et al.*, 1985; Swain and Holtby, 1989; Swain *et al.*, 1991; Baumgartner, 1995; Bembo *et al.*, 1996）、放流魚と野生魚の判別（Winans, 1984）、近縁種の判別（井口ら, 2001）等に成功している。

本研究では、網走湖産ワカサギについて、計量形質を用いて多変量解析を行い回遊型の判別を試みた。その結果、湖内残留型個体と遡河回遊型個体との判別が高い確率で可能であるという結果を得たので報告する。

材料および方法

解析に用いたワカサギの採集地点を Fig. 1 に示した。St. A で採集したサンプルは、1995年11月20日に氷下曳き網漁業の漁獲物中から無作為に抽出した。St. B で採集したサンプルは、1995年11月21日に網走湖からオホーツク海へと流出している網走川の太曲地区で、ふくべ網を用いて採捕した。

北海道立網走水産試験場と西網走漁業協同組合では、網走川太曲において継続的なワカサギ遡上調査を行っており、11月20日の段階ではまだ大規模な遡上は認

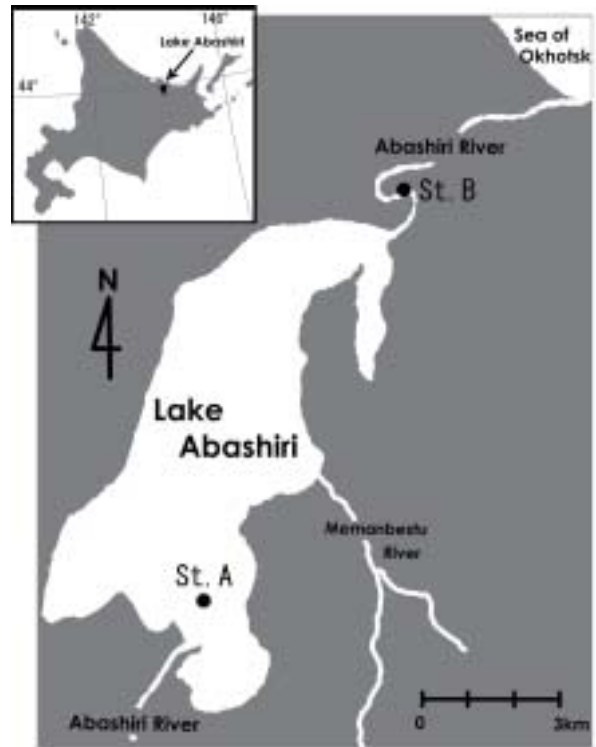


Fig. 1 Map showing the locations and sampling points where the lake-resident and the anadromous groups of *H.nipponensis* were collected. The lake-resident sample was collected in St. A, while the anadromous group was in St. B.

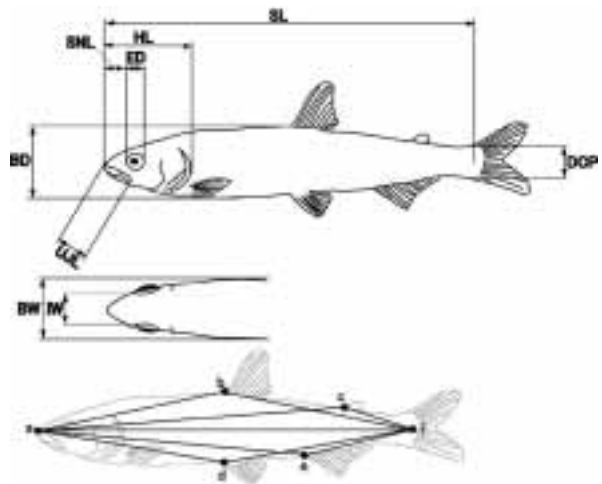


Fig. 2 Illustration of the measured morphometric characteristics and locations of the 6 landmarks used to calculate the truss network (lines). Measured characteristics are head length (HL), eye diameter (ED), snout length (SNL), upper jaw length (UJL), interorbital width (IW), body depth (BD), body width (BW), and depth of caudal peduncle (DCP). Truss landmarks refer to a) top of snout, b) origin of dorsal fin, c) origin of adipose fin, d) origin of pelvic fin, e) origin of anal fin, and f) caudal fin base.

められておらず (鳥澤, 1999), 秋期遡上群の湖内への加入は少ないと考え, 網走湖内 St. A で採捕された個体を湖内残留群と仮定した。宇藤ら (1987) はこの時期遡上する群を遡河回遊型・秋遡上型個体としており, このことから St. B で採捕された個体は沿岸域での生活を経て網走湖に遡上してきた遡河回遊群と仮定した。

採集した個体は直ちに 10% 中性ホルマリン液で固定し, 3ヶ月程度静置後, 形態計測に供した。形態計測を行ったのは, 湖内残留群として 123 個体, 遡河回遊群として 108 個体である。体重および生殖腺重量は 0.01g 単位で計測し, 生殖腺の肉眼観察から性別を判定した。計数形質として脊椎骨数および鰓耙数を計数した。脊椎骨数は軟エックス線写真撮影装置 (ソフテックス社製 CMB-2 型) によって写真撮影 (FUJI X-RAY FILM 使用, 電圧 30Kvp, 電流 5mA, 時間 30 秒, 撮影距離 64cm) した撮影像を用いて, 尾部棒状骨を含めて計数した。鰓耙数は, 魚体右側の第一鰓弓の鰓耙数とし, 鰓弓を切り出し実体顕微鏡下で計数した。

計測した外部形態は Fig. 2 に示したとおりで, 標準体長 (SL)・体高 (BD)・体幅 (BW)・尾柄高 (DCP)・頭長 (HL)・眼径 (ED)・吻長 (SNL)・上顎長 (UJL)・两眼間隔幅 (IW) の 9 形質について, デジタルノギスを用いて 0.01mm 単位で計測した。測定法は主に Hubbs *et al.* (1947) および松原 (1955) に従った。ただし頭長は鰓蓋膜後端までとした。两眼間隔幅は肉質部を含めた。さらに, 体型の変異をより詳細に検討するために,

Truss network 法を参考に 6 カ所の基点, すなわち吻端 (a)・背鰭基点 (b)・脂鰭基点 (c)・腹鰭基点 (d)・臀鰭基点 (e)・尾鰭基底 (f) を設定し (Fig. 2), 基点間の距離を計測し, 基点間距離を計量形質として扱った。基点間の距離の計測は, 個体をコルク板上に固定し各基点にピンを刺し, 各ピンの間の距離をデジタルノギスで計測して行った。計測した基点間距離は, 吻端-背鰭基点長 (ab)・吻端-脂鰭基点長 (ac)・吻端-腹鰭基点長 (ad)・吻端-臀鰭基点長 (ae)・吻端-尾鰭基点長 (af) 背鰭基点-尾鰭基底長 (bf)・脂鰭基点-尾鰭基底長 (cf)・腹鰭基点-尾鰭基底長 (df)・臀鰭基点-尾鰭基底長 (ef) の 9 形質である。

湖内残留群と遡河回遊群の生物学的特徴を明らかにするため, 体長, 体重, 性比の比較と, 体型比較のため計量形質の実測値および標準体長に対する各形質の比率を求め比較を行った。また, 両群の形態的差異の特徴に与える測定部位の寄与率を検討するため, 主成分分析を行った。さらに形態形質から両群の判別の可否を検討するため, 判別分析を行った。なお, 多変量解析は, 柳井 (2005) によった。

結 果

体長・体重・肥満度および性比

Fig. 3 に湖内残留群と遡河回遊群の体長, 体重, 肥満度のヒストグラムを示した。湖内残留群の標準体長の

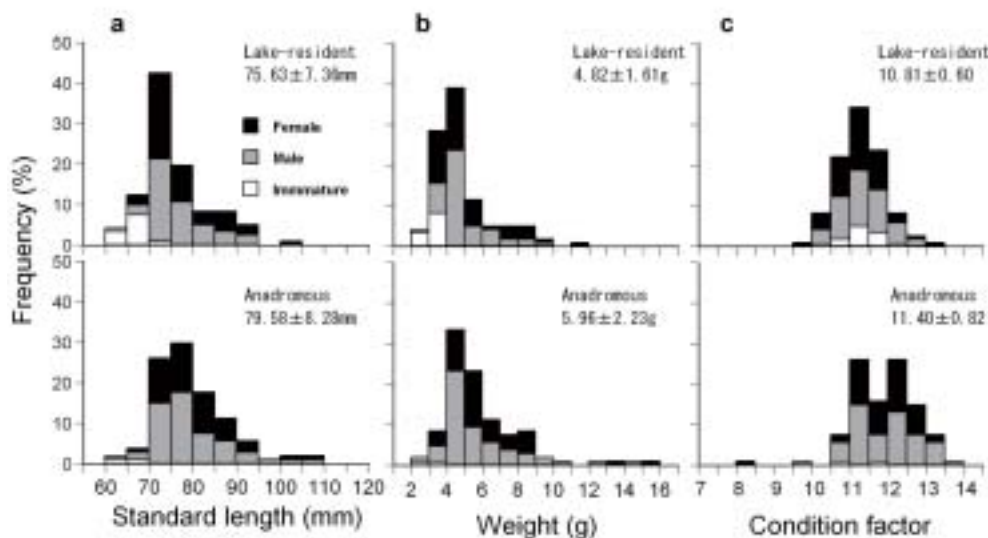


Fig. 3 Frequency distributions of standard length, body weight and condition factors with sex ratios of the lake-resident and anadromous groups of *H. nipponensis*. There were significant differences between the lake-resident ($n=123$) and anadromous ($n=108$) groups in each characteristic (Mann-Whitney's U-test. Standard length, $z=4.41$, $p<0.0001$; Body weight, $z=6.17$, $p<0.0001$, Condition factor, $z=6.17$, $p<0.0001$).

モードは70～75mmにあり、平均値(±標準偏差)は75.63±7.36mmであった。一方、遡河回遊群の標準体長のモードは75～80mmにあり、平均値は79.58±8.28であった。遡河回遊群が湖内残留群より有意に大きかった(Mann-WhitneyのU検定, $z = 441, p < 0.0001$)。しかし、両群の体長組成の範囲は、ほとんど重複していた。

湖内残留群の体重は、2.80～11.59gの範囲にあり、平均値は4.82±1.61gであった。遡河回遊群の体重の範囲は2.86～15.77g, 平均5.96±2.23gで、両群の体重の平均値には有意差が認められた(U検定, $z = 5.58, p < 0.0001$)。

湖内残留群の肥満度は9.11～12.63, 平均値は10.81±0.60であった。遡河回遊群の肥満度は7.93～13.28の範囲にあった。平均値は11.40±0.82であり、両群の肥満度の平均値には有意差が認められた(U検定, $z = 6.17, p < 0.0001$)。

両群の性比についてみると、湖内残留群では123個体中、雄が55個体(44.7%), 雌が54個体(43.9%), 未成熟個体が14個体(11.4%)であった。一方、遡河回遊群は108個体中雄が58個体(53.7%), 雌が48個体(44.4%),

未成熟個体が2個体(1.9%)であった。

計量形質

測定した各形質の実測値および標準体長に対する比率について、湖内残留群と遡河回遊群との間で比較を行った(Table 1)。

頭部形質として検討した、頭長(HL)・眼径(ED)・吻長(SNL)・上顎長(UJL)・両眼間隔幅(IW)の体長比は、上顎長比において遡河回遊群が高い傾向を示した。眼径・吻長・両眼間隔幅の体長比は湖中残留群で高い値を示した。また、体高・体幅・尾柄高の体部形質は、体高比においては両群で有意差が認められなかったが、体幅比および尾柄高比において有意差が認められた。さらに、基点間距離の実測値はいずれも遡河回遊群が上回っていた。基点間距離体長比の平均値においては、吻端-腹鰭基点(ad)・吻端-臀鰭基点(ae)および脂鰭基点-尾鰭基底(cf)に、両群間で有意差が認められなかった。基点間距離体長比からみても、ほとんどの形質で遡河回遊群が湖中残留群を上回っており、背鰭基点-尾鰭基底(bf)・腹鰭基点-尾鰭基底(df)・臀鰭基点-尾鰭基底(ef)に有意差が認められた。

Table 1 Comparisons of measured values and proportional measurements between the lake-resident and the anadromous groups of *H.nipponensis*.

Measured morphometric characters	Measured values			Probability	Proportional measurements	Proportional measurements		
	Lake-resident	Anadromous	Probability			Lake-resident	Anadromous	Probability
HL	15.85±1.67	16.52±0.82	$p = 0.0037$	HL/SL(%)	20.95±0.58	20.77±0.85	$p = 0.0602$	
ED	4.65±0.36	4.72±0.48	$p = 0.1658$	ED/SL(%)	6.16±0.38	5.98±0.35	$p < 0.0001$	
SNL	4.97±0.73	5.01±0.74	$p = 0.7158$	SNL/SL(%)	6.55±0.47	6.29±0.57	$p < 0.0001$	
UJL	6.94±0.74	7.40±0.93	$p < 0.0001$	UJL/SL(%)	9.17±0.41	9.30±0.47	$p = 0.0433$	
IW	3.47±0.45	3.47±0.47	$p = 0.9784$	IW/SL(%)	4.59±0.34	4.38±0.40	$p < 0.0001$	
BD	12.59±1.44	13.32±1.60	$p < 0.0001$	BD/SL(%)	16.63±0.69	16.72±0.81	$p = 0.2852$	
BW	8.55±0.99	8.52±1.05	$p = 0.8481$	BW/SL(%)	11.30±0.53	10.69±0.55	$p < 0.0001$	
DCP	4.64±0.47	4.79±0.62	$p = 0.0452$	DCP/SL(%)	6.14±0.27	6.02±0.33	$p = 0.0008$	
ab	37.34±3.88	39.56±3.98	$p < 0.0001$	ab/SL(%)	49.32±1.22	49.75±1.23	$p = 0.0115$	
ac	60.94±5.99	65.09±6.86	$p < 0.0001$	ac/SL(%)	80.49±1.69	81.80±1.81	$p < 0.0001$	
ad	36.74±3.73	38.70±4.20	$p = 0.0002$	ad/SL(%)	48.57±1.14	48.63±1.29	$p = 0.7473$	
ae	54.26±5.38	57.24±6.27	$p = 0.0001$	ae/SL(%)	71.63±1.82	70.28±6.05	$p = 0.2302$	
bf	37.09±3.60	39.89±4.69	$p < 0.0001$	bf/SL(%)	49.05±1.24	50.01±1.73	$p < 0.0001$	
cf	13.12±1.56	13.92±1.99	$p = 0.0008$	cf/SL(%)	17.35±1.06	17.46±1.35	$p = 0.4606$	
df	37.88±3.84	40.40±4.75	$p < 0.0001$	df/SL(%)	50.08±1.16	50.72±1.66	$p = 0.0006$	
ef	19.80±2.23	21.49±2.63	$p < 0.0001$	ef/SL(%)	26.18±1.26	26.98±1.34	$p < 0.0001$	

The statistical differences were determined by the t-test. Gray mesh shows the average value is significantly larger. Measured characteristics are head length (HL), eye diameter (ED), snout length (SNL), upper jaw length (UJL), interorbital width (IW), body depth (BD), body width (BW), and depth of caudal peduncle (DCP). Landmarks referred to a) top of snout, b) origin of dorsal fin, c) origin of adipose fin, d) origin of pelvic fin, e) origin of anal fin, f) caudal fin base. Then, the lengths of ab, ac, ad, ae, bf, cf, df and ef were obtained.

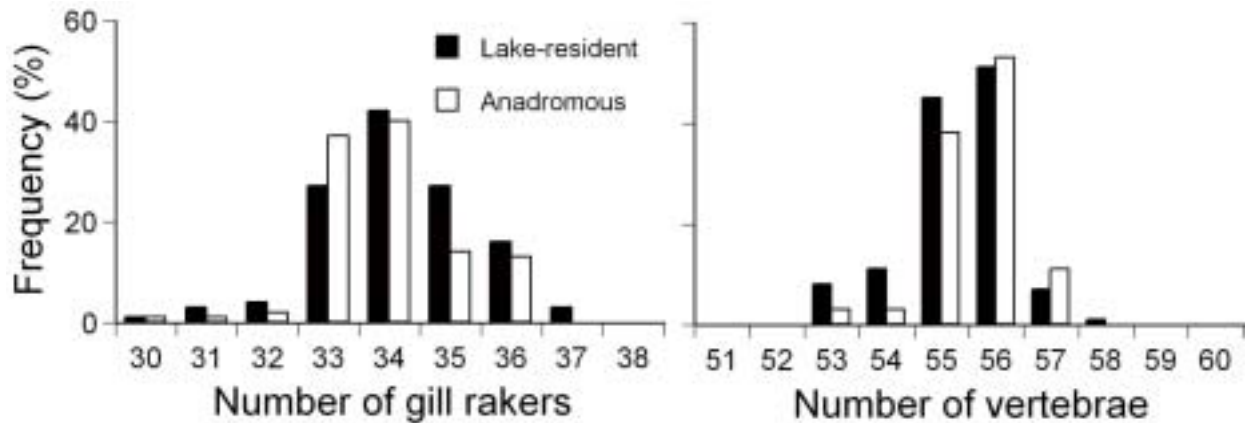


Fig. 4 Frequency distributions of numbers of gill rakers and vertebrae of the lake-resident and the anadromous groups of *H. nipponensis*. No significant differences were found between both groups in the numbers of gill rakers and vertebrae (Mann-Whitney's U-test, numbers of gill rakers; $z=1.94$, $p>0.05$; number of vertebrae, $z=1.25$, $p>0.05$).

計数形質

脊椎骨数は、湖内残留群では53～58の範囲にあり、56の個体をもっとも多かった。平均値は55.33 ± 0.98であった。遡河回遊群の脊椎骨数は53～58であった。モードは湖内残留群と同じく56で、平均値は55.61 ± 0.82であった (Fig. 4)。両群の脊椎骨数に有意差は認められなかった (U検定, $z=1.94$, $p>0.05$)。

鰓耙数は、湖内残留群では30～37で、平均値は33.98 ± 1.76であった。一方、遡河回遊群の鰓耙数は30～36の範囲にあり、平均値は33.91 ± 1.20であった (Fig. 4)。両群の鰓耙数に有意差は認められなかった (U検定, $z=1.25$, $p>0.05$)。

主成分分析

主成分分析の結果、3つの主成分 (PC1-PC3) によって全分散の82.9%が説明された (Table 2)。特に第1主成分の寄与率は73.6%と高かった。各主成分の因子負荷量についてみると、第1主成分では吻端-尾鰭基底長 (af)、標準体長、吻端-背鰭基点長 (ac)、吻端-臀鰭基点長 (ae) がそれぞれ0.990, 0.986, 0.983, 0.983と非常に大きく、第2主成分では肥満度が0.590と特に大きく表れ、大きさに関する因子の寄与が高かった。

判別分析

測定した全計数の中から高いF値を示した形質を選択して線形判別分析を行った。判別に用いた形質は、体長・肥満度・体高・体幅・眼径・両眼間隔幅・尾柄高・吻端-腹鰭基点長 (ad)・腹鰭基点-尾鰭基底長 (df)

Table 2 Eigenvalue of principal components (PC) 1-3 of the morphological variation among individuals and the loadings of predictor characteristics.

	PC1	PC2	PC3
Eigenvalue	16.918	1.177	0.978
Cummulative percentage	0.736	0.787	0.829
Factor loading			
Standard length (SL)	0.986	-0.031	-0.044
weight	0.973	0.119	-0.035
Condition factor (CF)	0.276	0.590	0.269
Body depth (BD)	0.949	0.155	0.079
Body width (BW)	0.894	0.166	0.003
Head length (HL)	0.961	0.025	-0.039
Eye diameter (ED)	0.821	0.037	-0.182
Interorbital width (IW)	0.790	-0.040	-0.010
Upper jaw length (UJL)	0.936	0.037	-0.064
Snout length (SNL)	0.855	-0.058	-0.021
Depth of caudal peduncle (DCP)	0.921	0.044	-0.013
ad	0.977	-0.023	-0.038
ae	0.983	-0.014	-0.042
df	0.978	-0.040	0.005
ef	0.927	-0.081	0.042
ab	0.973	-0.027	-0.030
ac	0.983	-0.020	-0.018
bf	0.970	-0.024	0.013
cf	0.882	-0.077	0.022
af	0.990	-0.040	-0.016
No. of gill rakers	-0.009	0.486	0.627
No. of vertebrae	0.212	-0.627	0.505

の10形質であった。これらの形質を用いて得られた判別関数式は次式のとおりである。

$$DF = -2430 \times \text{体長} - 7.220 \times \text{肥満度} + 2446 \times \text{体高} + 9497 \times \text{体幅} + 2.377 \times \text{眼径} + 3.780 \times \text{両眼間隔幅} + 3.038 \times \text{尾柄高} + 0.796 \times \text{ad} - 0.004 \times \text{df} + 87471$$

この判別関数式において、正の判別得点を与えられれば湖内残留群、負であれば遡河回遊群と判別され、判別の結果は湖内残留群 123 個体中 119 個体、遡河回遊群 108 個体中 102 個体が正しく判別され (Fig. 5)、正判別率はそれぞれ 95.9%、94.4%であった。これらのことから、網走湖内で採集した群と、網走川で採集した群の体型を分析することで 95% 前後の分析精度で両群を判別できることがわかった。

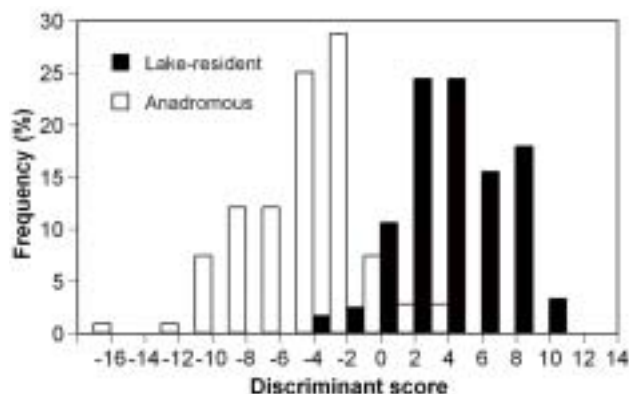


Fig. 5 Frequency distributions of discriminant scores among the lake-resident or the anadromous groups of *H. nipponensis* from the Lake Abashiri system

考 察

採集日と採集場所が異なる網走湖産ワカサギ 2 群について、計量形質の特徴から、多変量解析による両群の判別の可能性について検討した。初めに、体長・体重および肥満度の基本統計量を比較した結果、両群の平均値に有意な差が見られた。いずれの平均値も遡河回遊群が有意に高い値を示し、両群の間では体成長に明らかな差が認められた。湖内残留群は遡河回遊群に比較して、体長および体重が小さいことはこれまでも指摘されており (宇藤ら, 1983)、本研究からも同様の結果が得られた。また、青森県小川原湖に生息するワカサギにも、産卵期に体長組成の異なる大小 2 群があり、80 ~ 100mm の大型群は遡河回遊型、40 ~ 60mm にモードを持つ小型群は湖内残留型と考えられている (Katayama, 2001)。しかし、網走湖産ワカサギでは、いずれの形質においても両群の値の範囲は重複しており、通常測定される体サイズの形質のみで回遊型を判別することは困難であった。

多変量解析による回遊型の判別を試みるため、初めに主成分分析を行った。この結果では、魚体の長さ・

肥満度などの体サイズに関わる形質の主成分得点が高かった。

次に、測定した 23 の形質すべてを用いて判別分析を行い、*F* 値の高かった 10 形質を選び、2 群の線形判別分析を試みた。この結果、湖内残留群 123 個体中、遡河回遊群と誤判別されたものは 5 個体であり、正判別率は 95.9% であった。遡河回遊群では 108 個体中 6 個体が誤判別され、正判別率は 94.4% であった。このことから本研究を行った遡上時期の段階では、湖内残留群と遡河回遊群の体型には個体として明らかな差異があると考えられた。菅 (1993) は、90 ~ 100% を「分析の精度が非常に良い」としていることから、今回の分析結果の有効性を示唆するものであり、モルフOMETリー法で 2 群の判別は十分可能であることがわかった。湖内残留群と遡河回遊群として仮定した 2 カ所で採集した群は、これまで言われている湖内残留型と遡河回遊型と判断して支障ないと考えられた。

ただ、両群ともにわずかであるが 5% 程度の誤判別される個体があり、この誤判別の原因のひとつとして、成熟に伴う形態変化の影響が考えられた。このため、生殖腺の肉眼観察を行ったところ、どちらの群にも性別を判断できない未成熟魚が含まれていた。しかし、誤判別された個体に性別あるいは未成熟による偏りは見られておらず、誤判別の原因は雌雄差あるいは成熟度の違いによるものではないといえる。もうひとつの誤判別の原因として 2 群の混入が考えられる。本研究では遡河回遊群の湖内への遡上がごく少ない時期に標本の採集を行うことで 2 群を分けることを試みたが、対象としたサンプルにそれぞれの群からの混入がなかったとは断定できない。最近、ワカサギが汽水域を広く利用することが明らかになった (Katayama *et al.*, 2007) ことから、網走湖内への遡河回遊群の加入時に、湖内残留群も流出河川まで降りてくることによって、わずかながら両群が混入した可能性も否定できない。しかし、95% 程度と高い分析精度で 2 群を判別できるという結果から、形態による回遊型の判別は十分可能であることは変わらない。

湖内残留群と遡河回遊群を判別する形態的な差異について、判別分析を行う中で *F* 値の高い順に変数を加えて分析し誤判別率がどのように変わるかについて検討したところ、肥満度を加えると判別率が 0.713 から 0.898 へ大きく向上した。また、体長・体高・体幅・尾柄高・ad (吻端 - 腹鰭基点長)・df (腹鰭基点 - 尾鰭基

底長)の魚体のサイズと長さに関わる変数の F 値が高く、判別式に選択された。したがって、主成分分析の結果からも裏付けられるように、湖内残留群と遡河回遊群では魚体サイズと体躯の長さにかかわる形質に差があると考えられる。両群の体サイズの違いに影響すると考えられる成長過程の違いについては、湖内残留型と遡河回遊型の成長差に関する観察から、例年、7月～9月の稚幼魚の降海時には、降海し遡河回遊型となる稚幼魚の方が、湖内で採集される群より成長が低い傾向にある。しかし、遡上時には遡河回遊型の肥満度が湖内残留型を上回ることが多いことから(鳥澤, 1999)、成長に関しては遡河回遊型が有利であると考えられる。このような成長差が生じる要因として餌環境の違いを検討してみた。網走湖で採集されたワカサギはキスイヒゲナガミジンコ *Sinocalanus tenellus*, イサザアミ *Neomysis intermedia* などの動物プランクトンを主に捕食するプランクトン食であることが知られている(石田, 1949; 浅見ら, 1997)。一方、沿岸域で採集されたワカサギは、浮遊性コペポダの *Paracalanus parvus* などの他、端脚類、クーマ類など底生甲殻類も多く捕食している(山中ら, 2000)。また、網走湖と同じくオホーツク海に面する湧湖湖に遡上するワカサギは、ドロクダムシ、イソコツブムシなどのマクロベントスを主に捕食していた(桑原ら, 1996)。これらのことから、湖内残留型と遡河回遊型ワカサギは、選択的にプランクトンあるいはベントスを捕食しているのではなく、それぞれ生活環に合わせて環境中に多く分布し摂餌しやすい生物を捕食したと考えられる。このようにワカサギは幅広い食性の適応性を持っていて、このことが結果的に成長差をもたらす可能性が高くなったものと考えられる。

魚類では陸封化すると、魚体が小型化し頭部が大きい体型になる矮小化が認められることがあり、イトヨでは体長と頭長の伸長の差異により形態差が生じている(森, 1984)。本研究で測定したワカサギの計量形質を両群で比較すると、湖内残留群の体型は相対的に頭部周辺形質が大きく体躯が短くなっていた。一方、遡河回遊群は体躯の伸長が頭部周辺形質の伸長より大きいことが示唆され、両群の体躯にも違いがみられた。ワカサギでは、移植によって体型、とりわけ頭部周辺形質の体長比に変異が見られたことが報告されている(藤田, 1926; 長内ら, 1956)。また、駒田(1980)は、ワカサギの頭長・眼径・上顎長や口部形態の相対成長

を検討し、全長60mmに成長屈折点を見いだしている。網走湖産ワカサギの場合、全長60mmの時期は湖内残留型と遡河回遊型が生活場を異にしている時期であり、生息環境の違いが相対成長の違いを生じさせることは十分考えられる。特に頭部形質と体躯の伸長に差があるため、体型に差が生じた可能性がある。

成長差による形態的差異とは別に、食性の違いが摂餌関連形質に変異を生じる例はよく知られている(片野, 1993)。例えば、同所的に生息するホッキョクイワナ *Salverinus alpinus* の底生型は底生動物をおもに捕食し、ずんぐりした体型で吻長が短く、鰓耙数が少ない。一方、中層型は動物プランクトン食あるいは魚食性であり、紡錘状の体型と長い吻長を持ち鰓耙数が多いなど、摂餌に適応したと思われる形態的差異が認められるという(Malmquist *et al.*, 1992)。また、北米のキュウリウオ *Osumerus mordax* は湖沼型と遡河回遊型の回遊型を持ち、さらに湖沼型は遡河回遊型と同じ大きさで成熟する正常型と小型で成熟する矮小型(dwarf型)が存在する。これらは、遺伝的には全く無関係に鰓耙数・上顎長など摂餌関連形質に差がある2つの栄養生態型に区分される(Taylor *et al.*, 1993)。本研究で測定したワカサギの頭部周辺形質の体長比をみると、相対的に湖内残留群の方が大きい形質が多かったが、上顎長比のみは遡河回遊群で大きく、成長差に伴う形態的差異ではなく食性の違いと関連している可能性をうかがわせた。このような違いがどの発育段階から生じるか、どのような条件が回遊型の違いによる成長差となって現れるかなどについて、回遊型2群の成長差の発現理由を考える上でも今後解明する必要がある。また、計数形質は主成分分析の結果からも網走湖ワカサギの湖内残留群と遡河回遊群を特徴づける形質としては認められなかった。鰓耙数は、一般的にプランクトン食性の群で多くなる傾向があるが、網走湖産ワカサギの湖内残留群と遡上群の間では鰓耙数について有意差は認められなかった。ワカサギの鰓耙の形態は全長30mmには完成しているとされ(Sato, 1952)、初期生活期とともに網走湖内で過ごす湖内残留型と遡河回遊型では、食性に差が無く形態差も生じないと考えられる。脊椎骨数にも両群間で有意差は認められなかった。網走湖と周辺水域のワカサギの間に脊椎骨数の差が認められなかったことが報告されており(浜田, 1953)、今回、湖中残留型と遡河回遊型の間にも差のないことが証明された。脊椎骨数の変異は発生初期の水温によ

る影響が大きいとされる（岩井，1985）ことから，同所的に発生する湖内残留群と遡河回遊群に差が生じにくいと考えられる。

網走湖は漁獲圧が非常に高く，漁獲統計の解析からは，秋期曳き網漁および氷下曳き網漁において湖内残留群の80～90%以上が漁獲されると推定されている（宇藤ら，1984）。一方，網走湖におけるワカサギの再生産過程と生活史型との関連は資源管理上重要な問題（宇藤ら，1983）とされてきた。近年，網走湖の環境変化などの影響で，漁獲量の変動も激しく，しかも長期的に見ると漁獲量は漸減の傾向にあり，資源管理はますます重要な課題となっている。形態形質から湖内残留群と遡河回遊型・遡上群の判別が可能であることは，遡上前と遡上後の混入率や資源量の把握が可能となり，新たな資源管理手法の開発へとつながる可能性がある。再生産を維持し，資源の安定化から上昇に向けてどのような資源管理方法が必要かなど，今後の網走湖におけるワカサギ資源の維持管理に貢献できる可能性もっている。

要 約

1. 湖内残留型と遡河回遊型の生活史多型を持つ網走湖産ワカサギの形態形質を用いて多変量解析を行い，2群の判別を試みた。
2. 主成分分析により，両群の形態的差異の特徴に与える測定部位の寄与率を検討した。この結果，体長や吻端-尾鰭基底間の長さなど魚体の長さ・肥満度などのサイズに関わる形質の主成分得点が高かった。
3. 体長・肥満度・体高・体幅・眼径・両眼間隔・尾柄高・吻端腹鰭基点長・腹鰭尾鰭基点長の10形質を用いて線形判別分析を行った。この結果，95%程度の高い確率で湖内残留型個体と遡河回遊型個体への判別が可能であった。
4. 湖内残留群と遡河回遊群の形態差は，それぞれの成長過程の違いによる影響が大きいと考えられ，その要因として，動物プランクトン食性を持つ湖内残留群と動物プランクトンの他に底生甲殻類なども捕食する遡河回遊群の食性の違いが考えられた。

謝 辞

本研究の遂行にあたり，終始御指導を賜った元東京

農業大学大学院生物産業学研究科桑原連博士に厚く御礼申し上げる。ワカサギの生態に関し様々な御助言を頂いた北海道立中央水産試験場鳥澤雅博士，同稚内水産試験場浅見大樹博士，網走市水産課の坂崎繁樹氏をはじめとする網走市水産科学センター職員の皆様，また，サンプル採集に御協力頂いた西網走漁業協同組合川尻敏文氏をはじめとする皆様方，網走湖ワカサギ漁業者の皆様に深く感謝の意を表する。

文 献

- 浅見大樹・川尻敏文（1997）．網走湖産ワカサギ稚魚（*Hypomesus transpacificus nipponensis*）の胃内容物および摂餌日周期性について．北海道立水産孵化場研究報告，**51**，45-52.
- 浅見大樹（2004）．網走湖産ワカサギの初期生活に関する生態学的研究．北海道立水産試験場研究報告，**67**，179.
- Bembo, D. G., Cavalho, G. R., Cingolani, N., Arneri, E., Giannetti, G. and Pitcher, T. J. (1996) . Allozyme and morphometric evidence for two stocks of the European anchovy *Engraulis encrasicolus* in Adriatic waters. *Marine Biology*, **126**, 529-538.
- Baumgarther, J. V. (1995). Phenotypic, genetic and environmental integration of morphology in a stream population of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**, 1307-1317.
- 藤田経信（1926）．移植によるワカサギの体格に及ぼす変異．動物学雑誌，**38**，186-194.
- 浜田啓吉（1953）．ワカサギの生態学的研究Ⅲ．網走湖産ワカサギに於ける鱗相による年齢査定の不確実性とその原因．北海道大学水産学部研究彙報，**4**，46-53.
- Hamada, K. (1961). Taxonomic and ecological studies of the genus *Hypomesus* of Japan. *Memories of the Faculty of Fishes, Hokkaido University*, **9**, 1-56.
- Hubbs, C. L. and Lagler, K. F. (1947). Anatomical features, and terms and methods of counting and measuring. In *Fish of Great Lakes Region*. pp.19-26. Univ. Michigan Press, Ann Arbor.

- 石田昭夫 (1949). 網走湖におけるワカサギの食性に関する研究. 北海道水産孵化場研究報告, **4**, 47-56.
- 井口恵一朗・北野 聡・松原尚人 (2001). モルフォメトリーによるイワナ・カワマス間の種判別. 水産総合研究センター研究報告, **1**, 1-5.
- 岩井 保 (1985). 水産脊椎動物II 魚類. 恒星社厚生閣, 東京.
- 片野 修 (1993). 採餌における個体変異. 生物科学, **45**, 58-66.
- Katayama, S. (2001). Spawning grounds and reproductive traits of anadromous and resident pond smelt, *Hypomesus nipponensis*, in Lake Ogawara, Japan. *Fisheries Science*, **67**, 401-407.
- Katayama, S., Saruwatari, T., Kimura, K., Yamaguchi, M., Sasaki, T., Torao, M., Fujioka, T. and Okada, N. (2007). Variation in migration patterns of pond smelt, *Hypomesus nipponensis*, in Japan determined by otolith microchemical analysis. *Bulletin of the Japanese Society of Fisheries Oceanography*, **71**, 175-182.
- 菅 民郎 (1993). 多変量解析の実践 (上). 現代数学社, 東京.
- 駒田格知 (1980). ワカサギ (*Hypomesus transpacificus nipponensis*) 若・成魚の口部形態および歯の分布について. 歯科基礎医学会誌, **22**, 289-299.
- 桑原 連・近藤豊彦・小林耕一・坂崎繁樹・千田耕平・浅見大樹 (1996). 涛沸湖産ワカサギの湖口移動に関する調査・研究. 第3回網走のワカサギに学ぶ会発表要旨集, 5-6.
- Malmquist, H. J., Snorrason, S. S., Skulason, S., Jonsson, B., Sandlind, O. T. and Jonasson, P. M. (1992). Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn. *Iceland. Journal of Animal Ecology*, **61**, 21-35.
- 松原喜代松 (1955). 魚類の形態と検索. 石崎書店, 東京.
- 三上英敏 (2000). 網走湖の陸水学的特長と長期環境変動. 高村典子編「湖沼環境の変遷と保全に向けた展望」. 国立環境研究所研究報告, **153**, 5-33.
- 森 誠一 (1984). ハリヨの性的二型. 魚類学雑誌, **30**, 419-425.
- 長内 稔・棚田昭二 (1956). 網走湖, 阿寒湖, 朱鞠内湖ワカサギの地域別形態差異. 魚と卵, **7**, 20-21.
- Sato, R. (1952). Larval development of the pond smelt, *Hypomesus Olidus* (PALLAS). *Tohoku Journal of Agricultural Research*, **2**, 41-48.
- 清水幾太郎・真山 紘・関 二郎 (1990). サケ稚魚滞泳期の網走湖の水質について. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, **44**, 29-38.
- Strauss, R. E. and Bookstein, F. L. (1982). The trus : body form reconstructions in morphometrics. *Systematic Zoology*, **31**, 113-135.
- Swain, D. P. and Holtby, L. B. (1989). Differences in morphology and behavior between juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) rearing in a lake and in its tributary stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **46**, 1406-1414.
- Swain, D. P., Riddell, B. E. and Murray, C. B. (1991). Morphological differences between hatchery and wild populations of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) : environmental versus genetic origin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **48**, 1783-1791.
- Taylor, E. B. and McPhail, J. D. (1985). Variation in body morphology among British Columbia populations of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **42**, 2020-2028.
- Taylor, E. B. and Bentzen, P. (1993). Evidence for multiple origins and sympatric divergence of trophic ecotypes of smelt (*Osmerus*) in northeastern north America. *Evolution*, **47**, 813-831.
- 鳥澤 雅 (1999). 網走湖産ワカサギの生活史多型分岐と資源変動機構. 北海道立水産試験場研究報告, **56**, 11-17.
- 宇藤 均・坂崎繁樹 (1983). 網走湖産ワカサギの生活史. 第1報. 網走湖におけるワカサギ漁業の歩みと生活史研究の現状. 北水試月報, **40**, 147-156.
- 宇藤 均・坂崎繁樹 (1984). 網走湖産ワカサギの生活史. 第2報. 産卵期に産卵河川および湖内で採捕されるワカサギについて. 北水試月報, **41**, 447-459.
- 宇藤 均・坂崎繁樹 (1987). 網走湖産ワカサギの生活史. 第3報. 降海および遡河移動について. 北海道立水産試験場報告, **29**, 11-16.
- Winans, G. A. (1984). Multivariate morphometric variability in pacific salmon: technical demonstration.

虎尾・今田

Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 41, 1150-1159.

山中 薫・桑原 連 (2000). 北海道東部鱒浦海岸で採捕されたワカサギの胃内容物調査. *水産増殖*, **48**,

33-38.

柳井久江 (2005). *エクセル統計—実用多変量解析編—*.
オーエムエス出版, 埼玉県.

略 称 北海道立水産孵化場研報

Abbreviation Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery

平成 20 年 3 月 31 日 発行

発 行 所 北海道立水産孵化場

恵庭市北柏木町3丁目373番地

電 話 0123-32-2135

F A X 0123-34-7233

郵便番号 061-1433

発 行 者 原 高 史

編 集 者 北海道立水産孵化場出版委員会

印 刷 所 山藤三陽印刷株式会社

投稿規定および原稿の書き方については第60号の巻末をご参照ください

SCIENTIFIC REPORTS
OF THE
HOKKAIDO FISH HATCHERY
No.62
CONTENTS

Noboru Hoshino, Makoto Fujiwara, Kiyoshi Kasugai, Yasuyuki Miyakoshi and Katsumi Takeuchi
Population Structure of Pink Salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Hokkaido:
Geographic Variation in Catch Fluctuations and Morphometric Characteristics
for Odd-year Class1-14

Noboru Hoshino and Makoto Fujiwara
Migration Route and Moving Speed of Adult Chum Salmon *Oncorhynchus keta*
Returning to the Sea of Japan 15-26

Kiyoshi Kasugai, Tatsuya Takami, Tomoya Aoyama, Katsumi Takeuchi, Yasuyuki Miyakoshi
and Mitsuhiro Nagata
Relationship between Physical Environment and Distribution of Juvenile Masu Salmon
in Early Summer in the Atsuta River, Hokkaido 27-38

Mitsuru Torao and Kazushi Imada
Morphometric Discrimination between the Lake-Resident and Anadromous Fish of Wakasagi
in the Lake Abashiri System 39-48

HOKKAIDO FISH HATCHERY
KITAKASHIWAGI 3-373
ENIWA, HOKKAIDO 061-1433
JAPAN