

博士論文

絶滅危惧種イトウの回遊と食性に関する生態学的研究

2016

東京大学大学院 農学生命科学研究科 水圏生物科学専攻

鈴木 享子

指導教員 東京大学 教授

大竹 二雄

Doctoral Dissertation 2016

Ecology of Sakhalin taimen (*Parahucho perryi*)

Kyoko Suzuki

Department of Aquatic Bioscience

Graduate school of Agricultural and Life Sciences

The University of Tokyo

Supervisor: Professor Tsuguo Otake

The University of Tokyo

目次

第1章 緒論

第1節	魚類の回遊	1
第2節	河川生態系とサケ科魚類	1
第3節	イトウ (<i>Parahucho perryi</i>) の生態	3
第4節	個体数の減少要因	4
第5節	硬組織を用いた回遊履歴推定法	6
第6節	本研究の目的	8

第2章 耳石の Sr:Ca 比及び Sr 安定同位体比を用いた回遊履歴推定法の検討

第1節	緒言	9
第2節	材料と方法	10
	第1項 飼育実験	
	第2項 野生魚の採集	
	第3項 河川水の採水	
	第4項 耳石の Sr:Ca 比分析	
	第5項 河川水の Sr 濃度分析	
	第6項 河川水の Sr 安定同位体比分析	
	第7項 耳石の Sr 安定同位体比分析	
第3節	結果	14
	第1項 塩分と耳石 Sr:Ca 比の関係	
	第2項 河川水の Sr 濃度	
	第3項 野生魚の耳石 Sr:Ca 比	
	第4項 河川水と耳石の Sr 安定同位体比	
第4節	考察	15
	第1項 回遊履歴推定のための Sr:Ca 比	
	第2項 Sr 安定同位体比の応用可能性	

第3章 鱗隆起線の Sr:Ca 比を用いた回遊履歴推定法の検討

第1節	緒言	32
第2節	材料と方法	32

	第 1 項	鱗隆起線形成数の測定	
	第 2 項	淡水・海水による飼育実験	
	第 3 項	耳石の Sr:Ca 比分析	
	第 4 項	鱗の Sr の検出	
	第 5 項	検出器の検討	
	第 6 項	隆起線の Sr:Ca 比分析	
	第 7 項	隆起線の局所定量	
第 3 節	結果	・・・・・・・・・・・・・・・・	37
	第 1 項	隆起線形成数	
	第 2 項	検出器の比較	
	第 3 項	耳石の Sr:Ca 比	
	第 4 項	隆起線の Sr:Ca 比	
	第 5 項	隆起線の Sr 濃度	
第 4 節	考察	・・・・・・・・・・・・・・・・	38
	第 1 項	隆起線における Sr の検出	
	第 2 項	鱗隆起線を用いた回遊履歴推定の可能性	

第 4 章 成長と回遊

第 1 節	緒言	・・・・・・・・・・・・・・・・	55
第 2 節	材料と方法	・・・・・・・・・・・・・・・・	55
	第 1 項	浮上稚魚の採集と計測	
	第 2 項	幼魚の採集と計測	
	第 3 項	成魚の採集と計測	
	第 4 項	年齢査定	
	第 5 項	成長解析	
	第 6 項	幼魚の塩分耐性実験	
	第 7 項	耳石 Sr:Ca 比分析	
第 3 節	結果	・・・・・・・・・・・・・・・・	58
	第 1 項	降海型イトウの体長組成, 年齢組成, 雌雄比	
	第 2 項	成長に関する関係式	
	第 3 項	体重と肥満度・GSI の関係	
	第 4 項	幼魚の塩分耐性	
	第 5 項	成魚の耳石 Sr:Ca 比	

第4節	考察	60
第1項	成長	
第2項	回遊パターン分類	
第3項	ハビタットシフトの要因	
第4項	回遊パターンの地域間比較	

第5章 食性

第1節	緒言	84
第2節	材料と方法	85
第1項	イトウ幼魚とヤマメの採集	
第2項	イトウ成魚の採集	
第3項	形態計測	
第4項	ストマックポンプによる胃内容物の摘出	
第5項	解剖による胃内容物の摘出	
第6項	胃内容物の解析	
第7項	餌生物の採集	
第8項	炭素・窒素安定同位体比分析	
第3節	結果	90
第1項	イトウとヤマメの形態	
第2項	イトウ幼魚の胃内容物組成	
第3項	ヤマメの胃内容物組成	
第4項	イトウとヤマメの食性比較	
第5項	イトウ成魚の胃内容物組成	
第6項	炭素・窒素安定同位体比	
第4節	考察	92
第1項	イトウ幼魚の食性	
第2項	イトウとヤマメの餌資源分割	
第3項	イトウ成魚の食性	
第4項	イトウの生態的地位	

第6章 総合考察

第1節	生活史	113
第2節	回遊生態	114

第3節	生活史戦略	115
第4節	イトウの保全	116
第5節	生物学への貢献	118
第6節	今後の展望	119

謝辞	120
----	-----

引用文献	124
------	-----

第1章 緒論

第1節 魚類の回遊

動物は個々の生活史の中で、移動 “Migration”（方向性運動）を繰り返しながら生きている。動物の特徴的な「移動」の代表例として、鳥類の“渡り”や魚類の“回遊”が挙げられ、移動は個々の生活史の重要なイベントである。移動は、1日周期または潮の干満周期で繰り返される往復移動から、年周期やあまり頻繁でない周期のものまで、様々な時空間スケールで行われる。例えば、キョクアジサシ (*Sterna paradisaea*) の渡りでは、北極の繁殖地から南極の夏営地までの年周期の往復移動が行われ、その移動距離は3万 km にも及ぶ。これに対し、海洋動物プランクトンの日周鉛直移動は、日中に生息していた深海部から夜間に海洋表面に移動する。魚類ではサケ科魚類やウナギ属魚類が代表的であるが、魚類はその成長段階や環境変化に応じて生息域を移すため、回遊は生活史の根幹であり、魚類の生態を解明する上で“成長”と“回遊”の理解は不可欠である。

第2節 河川生態系とサケ科魚類

河川生態系は、森林—河川—海洋をつなぐ中間的で重要なポジションであり、河川生態系の維持は他の生態系にとっても重要な役割を果たす。しかし、近年では森林伐採や水質汚染、河川構造物の建設等による生態系の破壊が著しく進行している。河川生態系の生物の生息に大きく関与している要因の一つに、護岸工事や河川改修が挙げられる。河川の直線化やショートカット、コンクリート護岸の整備は治水の観点からは一定の効果が上がったものの、その代償として河川環境や景観に大きな影響を与えてきた（池内ら, 2002）。河川改修は魚類群集の単純化や魚類の分布変異を引き起こすことが指摘されている他（中野ら, 1995; 島谷ら, 1995）、河畔林伐採を伴う場合には、水面が樹冠に覆われていない開放水面の増加により水温が上昇し、冷水性のサクラマス幼魚の生息密度が低下することが報告されている（井上, 1998）。

また、ダム・堰堤などの河川横断構造物は河川に生息する生物の減少に最も関与しており、ダム建設が生物や環境に及ぼす影響を調べた研究は多く行われている。ダム建設の影響を受けてサクラマスの生息確率が低下することを突き止めた研究（福島ほか, 2006）など、ダム構築により海と分断された川では回遊魚が姿を消すため、種の多様

性が低下することが世界各地で報告されている (Beamish and Northcote, 1989; 下田ら, 1993; 中野ほか, 1995; Pringle et al., 2000; Joy and Death., 2001; Morita, 2002; 岸ら, 2003). また, 魚類だけでなく, 底生動物や (谷田ら, 1999), ヌマエビ類, テナガエビ類, 二枚貝類についても, 海と分断された川では種数が減少することが世界中で示されている (三矢・濱野, 1988; Vaughn, 1997; Holmquist et al., 1998; Pringle et al., 2000). さらに, ダムにより分断化された個体群は, 集団の縮小化によって遺伝的劣化が進行することも懸念されている (前川, 1999). 実際, 世界各地の様々な魚種において, ミトコンドリア DNA やアロザイム分析により, ダムによる分断化が進んでいる個体群ほど遺伝的多様性が減少することが報告されている (Hansen and Mensberg, 1998; Laroche et al., 1999; Matsubara et al., 2001; Monaghan et al., 2001). このように, サケ科魚類の生息地破壊及び分断化は, 遺伝的多様性や回遊性の喪失, 個体数の減少を招いてきた.

近年, サケ科魚類の生息環境保全の必要性が浸透してきており, 北アメリカでは 1980 年代頃からコンクリート構造物や蛇籠を河道内に設置したり, 自然石や倒木等を河川に投入するなどしてサケ科魚類の生息場や産卵場を人工的に造成する試みもなされた (House and Boehne, 1985; Klassen and Northote, 1988). 現在では, 流域スケールでの地形的・生物的プロセスを自然改変以前の状態に蘇らせることで, 間接的に魚類の現存量や生産力・多様性を高めようとする考えに基づき (Ebersole et al., 1997; Beechie and Bolton, 1999; Kondolf, 2000), より大きな時空間スケールの基で計画され, 実行されるようになってきている. 日本においても, 国土交通省による標津川自然再生事業が始まった (平井ら, 2005; 河口ら, 2005). 現在では, 河川環境や生物保全への関心が高まっており, 多くの河川で, 河川の蛇行復元や河畔林, 氾濫原的湿地の再生等が行われている (柳井ら, 2000; Hansen, 2002; 中村, 2003). これらの自然再生では, 流域全体での場の利用において, 生物の行動や生息地といった視点が重要であると考えられている. サケ科魚類は特に, 休息場や避難場, 餌場, 成育場, 産卵場等, 生活段階 (ステージ) ごとに利用する場が異なり, しかも河川上流域から海洋まで広く移動する. そのため, サケ科魚類の生息地を保全するためには, それぞれのステージで利用する場所が全てそろっていることが重要である (高橋, 2008). サケ科魚類の保全及び生息地再生に向けては, 対象とする生物の生態ならびに生活史の解明が不可欠であり, これらの生物学的・生態学的基礎研究を土台にし, 土木や河川工学等の各分野と連携しながら取り組みを進めていくことが肝要である.

第3節 イトウの生態

河川改修に伴う河川環境の破壊や乱獲、魚類の生息環境の劣化などが原因で現在絶滅の瀬戸際に立っているサケ科魚類の代表に、イトウ (*Hucho perryi*) が挙げられる。イトウ (*Hucho perryi*) は、サケ科イトウ属に属する国内最大級の淡水魚であり、河川生態系において最上位捕食者に位置している。魚食性が強く、体長も 1 m を超えることから、釣魚としても大変な人気を博している。近年では、生息地破壊や河川改修による生息域の分断化等により個体数が著しく減少し、環境省及び北海道が発行するレッドリストにおいては、それぞれ絶滅危惧 IB 類 (EN) (20 年または 5 世代以内に 20% 以上の確率で絶滅する可能性がある種)、絶滅危機種 (絶滅の危機に直面している種) に登録されている (北海道, 2001; 環境省, 2003) また、2006 年には国際自然保護連合 (IUCN) レッドリストで、絶滅の危険が最も高いとされる CR (Critically Endangered) に選定された。

イトウ属はユーラシア大陸に広く分布しており、本種以外にもシベリアに生息するアムールイトウ (*H. taimen*)、鴨緑江上流のコウライイトウ (*H. ishikawai*)、揚子江上流の虎魚 (*H. bleekeri*)、ドナウ川のフーヘン (*Huchen, H. hucho*) の 4 種類が知られている (Holcik et al., 1988) が、イトウ属の中では、イトウ (*Hucho perryi*) のみが降海性を有することが報告されている (川村ら, 1983; Arai et al., 2004; Edo et al., 2005; Suzuki et al., 2008, 2011)。また、他の在来サケ科魚類が秋に産卵するのに対し、イトウは春季の融雪出水終期 (北海道北部では 4 月下旬から 5 月中旬) に産卵すること、20 年近い寿命を持ち生涯に複数回産卵することが大きな特徴である (Fukushima, 1994; 福島, 1998; Edo et al., 2000; 江戸, 東., 2002; 江戸, 2007)。その他の産卵生態に関しては、雌雄 1 対 1 で産卵・放精するという産卵形態や複数の淵尻に分割して産卵するという産卵特性 (福島, 1998; 江戸, 2002)、また産卵場選択における河岸植生や倒木などのカバーの重要性といった物理環境特性 (小野, 1995; 森ら, 1997; Fukushima, 2001) 等が明らかにされている。

稚魚は、小支流の川岸寄りで水深が浅い場所や河岸植生が水面に張り出している場所、流速がほぼ 0 m/sec の緩流域、砂や泥の多い底質を好んで利用しながら成長し (江戸, 2002; 森ら, 2005)、秋以降になると本流に流下してきた稚魚の多くは氾濫原環境 (小支流、分流、ワンド等) を生息場所として選択的に利用する (江戸, 2002, 2007)。成魚の生息場所について佐川ら (2002) は、中流域における夏季の生息場所として樹冠被覆を有する規模の大きな淵の必要性を指摘している。また本多ら (2009) は、超音波テレメトリーによる追跡調査を実施し、上流域から下流域まで河川を幅広く利用する個体の存在が示され、さらに季節的な水温変動がイトウの生息域の決定に関与することを明

らかにした。

回遊生態に関する知見に関しては、樺太、北海道厚岸湖（汽水湖）及びロシアにおいて耳石の微量元素分析を用いたイトウの回遊履歴に関する報告がなされている（Arai et al., 2004; Honda et al., 2010 b; Zimmerman et al., 2012）。また Edo et al., (2005) は、北海道猿払沿岸に実際に降海した降海型イトウ 3 個体を供試魚とし、降海型イトウの形態的な特徴や胃内容物を初めて報告している。しかし、日本に生息する降海型イトウの成長や降海年齢、回遊パターン、食性など降海型イトウの回遊生態を詳細に研究した知見は極めて乏しく、降海の実態は未だ多くの謎に包まれている。

日本に生息するイトウの遺伝子解析に関しては、江戸（2008）が報告しているのみに留まっているが、日本のイトウの遺伝的組成に関する現在唯一の極めて重要な知見だといえよう。江戸（2008）は、北海道内主要分布域を網羅する 19 個体群及びモンゴル産タイメン 1 個体群について mtDNA 解析を行い、北海道のイトウ個体群は 4 つのグループ（日本海グループ、オホーツク海グループ、根室海峡グループ、太平洋グループ）に分けられ、明瞭な地域クラスターを形成していること、また個体群（水系）間の分化も大きいことを明らかにしている。江戸は、これらの結果から、これら 4 つのグループ（地域）間、さらには個体群（水系）間におけるイトウの遺伝的交流が極めて少なく、各個体群は隔離された後独自に進化したことを示唆している。イトウの遺伝的特性に関して、高い個体群（地域）固有性が示されたことから、各個体群（水系）はそれぞれ単一の保護管理単位（Evolutionary Significant Unit, Management Unit: Waples 1994）として捉える必要性があり、分化の進んだ各個体群は個別の保全対象と捉えて個々に保全策を立案すべきであることを提唱している（江戸, 2008）。

このように、日本に生息するイトウの生態については、産卵生態や生息環境の物理環境特性、遺伝的組成、降海性の証明等について報告があるものの、依然として効果的な保全策の立案に向けた生態や生活史に関する知見は極めて乏しいのが現状である。また、高い個体群固有性を有しているという遺伝的特性を考慮に入れると、水系単位や個体群単位での生態及び生活史の解明が必要である。

第 4 節 個体数の減少要因

イトウは国内においてはかつて青森県や岩手県の一部の水域にも生息していたが、これらの個体群は既に絶滅し、現在は道南の一部及び日高地方を除く北海道にのみ分布が限定されている（青柳, 1957; 宮地ら, 1976）。しかし、北海道においてもその個体数は年々減少しており、これまで道内各地における中小河川、大規模河川の下流域及び

湖沼で絶滅が相次ぎ、かつてイトウ釣りで名を馳せた尻別川や釧路川、十勝川、斜里川においてもほぼ絶滅寸前の状態である（川村. 2005; 江戸. 2007; 鷹見・川村, 2008）。かつては道内の少なくとも 30 水系でイトウが確認されているが、現在ではそのうちの 14 水系でしかイトウを確認することはできず、残りの 16 水系ではほぼ絶滅したものと考えられている（江戸. 2007）。このような危機的状況から、現在では環境省のレッドデータブックでは絶滅危惧 IB 類（環境省. 2003）、北海道レッドデータブックにおいては絶滅危機種 Cr（北海道. 2001）、また 2006 年には国際自然保護連合（IUCN）レッドリストで絶滅の危険が最も高いとされる CR（Critically Endangered）に指定されている。

このような個体数激減の背景には、自然環境の変化とイトウという生物が有する特徴の両者が相互に関連している構造がみえる。自然環境の変化という側面からは、まず河川の直線化による蛇行の喪失でイトウの生息場所である淵や水中の植物、倒木が減少したことが挙げられる他、ダムの建設や堰堤、落差工などの河川横断構造物による生息域の分断が挙げられる（Edo. 2005; 福島. 2008）。イトウは勾配の緩い湿原河川を主な生息場所としているため、大型のダムの建設は進められなかったものの、落差 1 m ほどの落差工や林道工事に伴うカルバート等が河川上流域への遡上を妨げてきた。河川上流への遡上を障害することは産卵の機会が奪われることを意味するため、その影響は極めて大きいと考えられる。また、河川の直線化は同時に流域の森林や河畔林が伐採され農地化が進む可能性も孕んでおり、河床の粒径の細粒化は倒流木の減少を誘起し（長坂. 2003; Inoue and Nakano. 2001）、イトウの産卵環境に大きな影響を及ぼしてきた（鷹見ら. 2008）。さらに、画一的な河川改修に伴う河道の直線化・単純化は、河川の基本構造である瀬と淵を消失させ、イトウの好適な産卵環境要因である河川の屈曲を奪い産卵環境を劣化させるだけでなく（Fukushima. 2001）、イトウの稚魚や成魚の付き場を破壊し、餌資源である小型魚類の隠れ場所を奪うことにもつながる（江戸. 2002）。また、大規模化された農地開発や開発に伴う牧草地化による水質悪化をイトウの減少要因とする見方もある（小宮山. 1997）。福島ら（2008）、Fukushima et al., (2011)は、北海道全域の土地利用図をイトウの分布と重ね合わせ、道東地方、十勝川流域、石狩川中下流域などイトウが絶滅する一歩手前に近い流域はいずれも流域面積に占める農地面積の割合が極めて高いことを指摘している。農地化を含めた流域の開発は、河川流域の縦と横のつながりを著しく分断し、加えて氾濫原の草地化、排水路化、新流路の掘削により稚魚の生息場所である小支流や湿原、氾濫原を大幅に縮小させてきたのである。その他にも、近年、外来種のニジマスによる産卵床の掘り起こしや交雑の問題が露見してきた（Nomoto et al., 2010）。ニジマスはイトウと同じ春産卵であり、産卵床の掘り起こしだけでなく、産卵後の“卵食い”も確認されており、また捕獲したニジマスの胃内容物

からもイトウの卵が確認されている（江戸，2002）．ニジマス成長はイトウと比較して非常に早く，直接的な闘争においてはニジマスの方が強いと考えられる．稚魚期の競争種の出現が生残率を低下させている可能性は否定できないだろう．

一方，イトウ固有の生物学的特性として，まず他のサケ科魚類と比較し成熟年齢が極端に遅く，雄で 6-7 歳，雌で 8-9 歳という成熟年齢に達するまで生存することができないれば子孫を残すことができないという点が挙げられる．次に，イトウが広大な生息場所を必要とするアンブレラ種であり，且つ生息河川の最上位捕食者であるという立場から，安定的な生息数を維持していたとしても，その数は同所的に分布する他の生物種よりも圧倒的に少ないことが挙げられる．また，繁殖期以外は，河川の直線化など自然環境の破壊の激しい下流部も重要な生息場としていることも大きな要因の一つであろう．さらに，外洋を回遊するシロザケ（*Oncorhynchus keta*）などのサケ科魚類よりも河川の利用度が高く，人間の生活空間内に生息圏を有することも要因に挙げられる．これは人間の活動による環境汚染の影響を直接的に受けるという意味だけに留まらず，人間による狩猟や乱獲の対象となるという意味でも問題である．イトウは釣魚の対象として非常に人気が高く，シーズンともなると大変な数の人が全国各地から集まる．剥製など商業目的として高額で取引されているという情報もある（江戸，2002）．現在はキャッチアンドリリースが浸透しているものの，イトウ釣りのベストシーズンとされる 5 - 6 月は産卵期直後で著しく体力が消失している時期であり，リリースミスと推測される死亡個体も確認されている．

これらの生物としての特性は，自然環境の劇的な変化の下，また人工化された環境の下ではイトウが個体群を維持させる上で不利な条件となったと考えられる（福島ら，2008）．自然環境の急激な変化とイトウという生物の固有性との相互作用を背景にイトウの個体数は減少の一途を辿ってきたといえよう．イトウの保全策を講じ，絶滅の瀬戸際から救い上げるには，まずイトウの生物学的及び生態学的基礎知見の集積が不可欠である．特に，イトウは生活史全体の中でどのような場所をどの程度利用し，何を餌として，どのように成長するのかという情報は，生態を知る上で最も根本的且つ重要な知見であり，ひいては保全策の構築に資する知見となるだろう．

第 5 節 硬組織を用いた回遊履歴推定法

硬骨魚類は骨や耳石，鱗といったカルシウムを主成分とする硬組織を有する．耳石は内耳に存在する非細胞性の組織（炭酸カルシウムの結晶）であり，胚発生の発眼初期に耳石核が出現し，その表面に耳胞から供給されるカルシウムやその他の微量元

素が沈着することで成長し続けることが知られている (Campana & Neilson 1985) . 耳石は骨や鱗に比べ代謝回転が極めて低いことから、蓄積された元素が生涯にわたって保持されるという大きな特徴を持つ。また年輪や日周輪が形成されることから、魚類の生活史研究には欠かすことのできない研究対象になってきた (大竹, 2007) . 耳石に沈着する微量元素の割合は、個体の生息環境水の水温や塩分、微量元素組成などから影響を受けることが複数の魚種で報告されている (Mugiya & Tanaka 1995, Secor et al. 1995, Farrell & Campana 1996, Tsukamoto et al. 1998, Bath et al. 2000, Milton & Chenery 2001, Elsdon & Gillanders 2002, Martin et al. 2004, Martin & Thorrold 2005) . そのため、耳石の微量元素組成は個体が生活史を通して経験した環境水の水温や塩分の指標となり、これら微量元素特性に基づいた回遊履歴の再構築を目指した研究が精力的に行われてきた。

耳石に含まれる Sr を指標とした研究としては、回遊履歴研究の他に、近年 Sr の安定同位体比 ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) を用いた出生河川の推定に関する研究が注目を集めている。Sr には質量数の異なる 4 種類の同位体 (質量数: 84, 86, 87, 88) があり、いずれも天然で安定している。 ^{87}Sr は質量数 87 のルビジウム (^{87}Rb) の β 崩壊 (半減期: 489 億年) によって生じるため、年代の古い地質や ^{87}Rb を多く含む地質では ^{87}Rb の壊変によって付加された ^{87}Sr により $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ 比は高い値となる (Banner, 2004; Bentley, 2006) . 岩石中の炭酸カルシウムの含有量も $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ 比に影響を与えることが明らかになっている (Kennedy et al., 2000) . また, Sr は水に溶解しやすいため、河川水の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ 比は流域の地質に強く影響を受け変化し (Bentley, 2006) , さらに耳石の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ は生息環境水の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ 比と平衡すると報告されている (Ingram and Weber, 1999; Hobbs et al., 2005) . これらの性質を利用し、耳石 $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ によって、稚魚の支流間の移動や個体が孵化し成長した河川または母川が推定できることが報告されている (Kennedy et al., 2000; Hamann and Kennedy, 2012; Zimmerman et al., 2013) .

硬骨魚類は骨や耳石、鱗といったカルシウムを主成分とする硬組織を有する。

鱗はリン酸カルシウムを主成分とする硬組織であり、魚体の表面を覆い外敵などから身を守る防護機能を有している。鱗は真皮中に存在し、最外層にある高密度のハイドロキシアパタイト結晶で形成されている limiting layer, ハイドロキシアパタイト結晶とコラーゲンからなる骨質層、コラーゲンが重層した線維層板の 3 層から形成されている (小川, 都木, 2007) . 鱗は、耳石の年輪や日周輪のように成長に伴って隆起線とよばれる成長線が形成される (Fig. 3-1) . 成長の遅い冬季に隆起線の間隔が狭まることから、この冬季帯の数を数えることで年齢査定が可能であり、魚類研究の基礎に古くから貢献している。

第6節 本研究の目的

本研究では、長期的目標である絶滅危惧種イトウの効果的な保全策の立案に向け、イトウの生態に関する基礎生物学的知見を充実させることを目的とする。具体的には、北海道北部猿払沿岸（オホーツク海）及びその流入河川に生息するイトウを対象とし、イトウの成長・回遊・食性に焦点を当て基礎知見を得ることを目的とした。

第2章では、耳石を用いた回遊履歴推定のための基礎研究として、イトウを淡水・汽水・海水条件下で飼育し耳石 Sr:Ca 比レベルを把握するとともに、稚魚期の野生魚を用いて自然条件下での Sr:Ca 比レベルも把握することを目的とする。また、猿払村内の4河川のSr同位体比とそこで浮上した稚魚の耳石Sr同位体比を測定し、耳石のSr同位体比を指標にして母川を推定できる可能性についても併せて検討する。

第3章では、絶滅危惧種に対するできる限りダメージの少ない研究手法の開発を目指し、個体を傷つけずに研究が可能な鱗に着目した。イトウの淡水・海水環境下での飼育実験を行い、各環境と隆起線 Sr:Ca 比の関係を調べ、鱗を用いた回遊履歴推定の可能性について検討することを目的とする。

第4章では、野生魚のイトウにおいて、体長と体重の関係や体長と年齢の関係など、成長に関する基礎知見を収集した。また、第2章の飼育実験で得た塩分濃度と耳石 Sr:Ca 比の関係を調べ、野生魚イトウの回遊パターンを明らかにすることを目的とする。

第5章では、河川生活期のイトウ及び海洋生活期のイトウ（降海型イトウ）の食性を明らかにすることを目的とする。河川生活期のイトウについては、同所的に生息するヤマメの胃内容物も同時に調査し、両者の餌利用の違いについても明らかにすることとした。降海型イトウの食性に関しては、短期的な餌資源について解剖による胃内容物調査を行うとともに、炭素・窒素安定同位体比分析を実施し、長期的な餌資源についても併せて検討する。

第2章 耳石の Sr:Ca 比及び Sr 安定同位体比を用いた回遊履歴推定法の検討

第1節 緒言

魚類の回遊履歴研究では、環境水の塩分に対する耳石 Sr:Ca 比の値は魚種により異なるため (Secor et al., 1995; Tzeng et al., 1996; 石崎ら, 2009), 回遊履歴を推定するためには予め対象魚の飼育実験を実施し、環境水の塩分に対する耳石 Sr:Ca 比の応答を把握する必要がある。本研究はイトウの回遊履歴を推定するための基礎知見として、異なる塩分段階で飼育実験を行い、各塩分での耳石 Sr:Ca 比レベルを把握することを目的とした。また、耳石 Sr:Ca 比は塩分だけでなく水温やストレスなどの環境的・生理的要因を受け変動するため、飼育魚の耳石 Sr:Ca 比よりも野生魚の耳石 Sr:Ca 比の方が高くなる傾向がある。そこで本研究では、野生稚魚の耳石 Sr:Ca 比を調べ、淡水域における自然環境下での Sr:Ca 比についても検討した。

近年では、耳石 Sr:Ca 比に加え、Sr 安定同位体比 ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) を用いて出生場所や回遊履歴を推定した研究が報告されている。Kennedy et al. (1997, 2000) は、耳石の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ を用いて、アメリカ北東部のコネチカット川水系におけるタイセイヨウサケ *Salmo salar* 稚魚の支流間の移動を明らかにしている。また、Bacon et al. (2004) は、耳石 Sr:Ca と $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ がマスノスケ *Oncorhynchus tshawytscha* の生息地や回遊を探る指標として有効であることを明らかにしている。対象種及び対象地域において、これらの手法の適応が可能であれば、魚類の母川の推定や母川回帰性について明らかにできる可能性がある。また、イトウのような希少種にとって、一つの耳石からできるだけ多くの情報を抽出できるメリットは極めて大きい。そこで本研究では、イトウ稚魚の耳石 $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ と生息河川水の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ の関係を調べ、 $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ の有用性について検討することを目的とした。

第2章では、耳石を用いたイトウの回遊履歴の推定を目指し、以下の3点を明らかにする。①飼育実験により塩分濃度と耳石 Sr:Ca 比の関係を明らかにする。②野生稚魚の耳石 Sr:Ca 比を調べ、自然環境下での Sr:Ca 比も考慮に入れた回遊履歴推定のための Sr:Ca の基準を提示する。③耳石の Sr 安定同位体比分析を用い、北海道・猿払村内の4河川の Sr 同位体比とそこで浮上した稚魚の耳石 Sr 同位体比を測定し、耳石の Sr 同位体比を指標にして母川を推定できる可能性について検討する。

第2節 材料と方法

第1項 飼育実験

飼育実験は、標津サーモン科学館において淡水で継代飼育している 1+歳のイトウ 24 個体を用いて行った。飼育は、同施設内の飼育学習棟で実施した。耳石の Sr:Ca 比に及ぼす塩分の影響を明らかにするために、塩分濃度の異なる 4 段階の実験区（淡水 0 ‰, 汽水 10 ‰, 20 ‰, 海水 30 ‰）を設け、各実験区で 6 個体ずつ計 24 個体を 3 か月間水槽内で飼育した。飼育開始時の飼育魚の尾叉長と体重の平均はそれぞれ 193 ± 17 mm, 69 ± 19 g であった (Table. 2-1)。10 ‰と 20 ‰の飼育水は、淡水 0 ‰と海水 30 ‰の飼育水をそれぞれ 2:1 と 1:2 で混合することにより作製した。飼育水は飼育水の状態に応じて半量ごとの水換えを行い、混合後はその度に簡易塩分計 (salinometer S-10, 渋谷光学社製) によって塩分を測定した。平均水温は、15 °C (12–17 °C) であった。給餌はドライペレット (ホクレン) を使用し、週 4 日残餌のないように与えた。飼育実験終了後、魚類・甲殻類麻酔剤 FA100 (田村製薬) を 1/10000 の濃度になるように希釈し、麻酔を施した後に解剖を行って耳石を摘出した。

第2項 野生魚の採集

猿払川本流, 猿払川の支流である石炭別川, 狩別七号線川, エコペ川の 4 カ所において浮上直後の稚魚 10 個体, 猿払川本流上流において 1+歳と推定される個体を 1 個体採集した。採集地点を Fig. 2-1 に、採集した浮上直後の稚魚の写真を Fig. 2-2 に示す。野生稚魚は、生息河川水と耳石の対応関係を明らかにするため、遊泳能力が低く能動的に支流間を移動する可能性が極めて低いと考えられる浮上直後の稚魚を採集した。さらに、稚魚は浮上時期に差があり、また浮上後に降雨による増水によって流下する可能性がある。そのため採集地点は、採集地点の上流に支流からの流入のない場所、つまり流下してきた稚魚を捕獲したとしても採集地点と上流の水質がほぼ均一であると推定される河川の最上流部で行った (Fig. 2-1)。

採集した供試魚は、全長と尾叉長を計測した後、冷凍保存した。また、1+歳と推定される個体については、鱗による年齢査定を行い、1+歳であることを確認した。その後、供試魚から耳石 (扁平石) の摘出を行い、耳石を milli-Q 水 (Millipore) で複数回洗浄した後、自然乾燥させて保管した。

第3項 河川水の採水

猿払沿岸に流入する 4 河川 (知来別川, 鬼志別川, 猿骨川, 猿払川) とその支流 (エ

コペ川, 狩別 3 号線川, 狩別 7 号線川, 石炭別川) で河川の表層水を採水した (Fig. 2-1). 河川水の採水は, 本支流の上流域の中でも特にイトウの産卵床が多く確認されている場所で行った.

河川水は, 4N HNO₃ (EL, 関東化学株式会社) で酸洗浄処理を行ったポリプロピレンボトル (アイボーイ細口ビン, ASONE 社製) に 2000 ml を採取した後, 氷で保冷して実験室へ持ち帰り, 濾過まで 4 °C 以下で保存した. 採水の際には, 少量の河川水で 3 回の共洗いをを行った. 河川水の濾過は, 孔 0.45 μm のセルロース製メンブレンフィルター (ADVANTEC 社製) と吸引式濾過装置で行い, 懸濁物を除去した. 濾過した水は, 金属元素における容器への吸着を防ぐため, 濃度が 1 % になるように 6N HCl (Tama Pure AA-100, 多摩化学工業株式会社) を添加して, 実験まで密閉・常温の状態で保存した.

第 4 項 耳石の Sr:Ca 比分析

保存していた飼育魚及び野生魚の耳石は, 耳石の凸面が上になるようにエポキシ系樹脂 (スペシフィックス 20-X, 丸本ストルアス社製) に包埋し, 包埋試料をエポキシ系接着剤 (クイックボンド 30, コニシ株式会社) によりスライドグラスに貼り付けた. この試料を, 粒度 70 μm と 13 μm のダイヤモンドカップ砥石を装着した鉋物薄片作製装置 (Discoplan-TS, 丸本ストルアス社製) により耳石核が露出するまで凸面から研磨した. その後, 自動試料回転装置を装着した RotoPol-35 (丸本ストルアス社製) によって, OP-S 懸濁液 (丸本ストルアス社製) を用いて研磨面を琢磨した. 研磨と琢磨により耳石核を表出させた耳石試料の顕微鏡写真を Fig. 2-3 に示す.

耳石試料は, イオンスパッター (E-1030, 株式会社日立ハイテクノロジーズ) を用いて表面を Pt-Pd イオンでコーティングした. その後, 東京大学大気海洋研究所の波長分散型電子線マイクロアナライザー: EPMA (JXA-8230 型, 日本電子) を用いて, 耳石の Ca と Sr の濃度を測定した. 分析は, 耳石核から縁辺部に向かって測定する線分析と耳石の全体を測定する面分析によって行った. 線分析では, 核から前角 (Rostrum) までを分析した. 線分析の条件は, ビーム径: 10 μm, 加速電圧: 15 kV, 照射電流値: 1.2×10^{-8} A, 分析間隔は 10 μm とした. 面分析の条件は, ビーム径: 10 μm, 加速電圧: 15 kV, 照射電流値: 5.0×10^{-7} A, ピクセルサイズは 10 μm × 10 μm とした. 標準物質は, calcite (CaCO₃) と strontianite (SrCO₃) を使用した.

なお, 飼育個体の耳石分析に関しては, 本実験より以前に海水飼育期間があったことから, Sr:Ca 比分析の結果を縁辺より 1200 μm の範囲に限定して表示することとした.

第 5 項 河川水の Sr 濃度分析

河川水の Sr 濃度の分析には、猿払村内を流れる 7 河川：猿払川、石炭別川、狩別 3 号線川、狩別 7 号線川、猿骨川、鬼志別川、知来別川の河川水を用いた。河川水の Sr 濃度の分析は、東京大学大気海洋研究所附属国際沿岸海洋研究センターに設置してある ICP-MS (7500cs, Agilent Technologies) を用いて行った。分析前の試料調整として、15 ml ポリプロピレン製遠沈管に内部標準溶液を 0.15 ml 加え、環境水試料で 15 ml にメスアップした。内部標準試料には ^{45}Sc , ^{115}In の 2 元素（和光純薬工業株式会社）を用い試料中の濃度がそれぞれ 4.5 ppb になるように調整した。ブランク溶液には 1 % HNO_3 (EL, 関東化学株式会社)を用いた。

Sr 濃度の分析は 1 試料につき 4 回分析を繰り返し、その平均値を測定値として用いた。測定値の機器感度の経時変化を考慮し、得られた測定値を内部標準元素の測定値の変化から求めた補正式により補正した。信号強度から元素濃度 (ppb) への換算は、ICP Multi Standard Solution X for Surface Water Testing (Merck Chemicals) とストロンチウム標準液 (1,000 ppm, 和光純薬工業株式会社) を 60 ppb と 120 ppb に調整した標準溶液の 3 種類の標準溶液で作成した信号強度と濃度による検量線を用いて行った。本項の分析における検出限界値は、4.5 ppt であった。検出限界は、元素のブランク溶液の標準偏差を 3 倍し、信号濃度に換算した値である。本項で分析した環境水の微量元素組成は、検出限界値を上回っていた。また分析の繰り返し再現性を評価するため、河川水を用いて研究室内標準溶液を作成し測定した。本項における分析再現性を表す研究室内標準溶液の相対標準偏差 (RSD) は 3.33 % であり、十分な再現性である 10 % 以下を示した。

第 6 項 河川水の Sr 安定同位体比分析

浮上稚魚を採集した 4 河川（猿払川、石炭別川、狩別 7 号線川、エコペ川）の河川水を実験に用いた。河川水試料の Sr の化学分離及び抽出実験は、東京大学大気海洋研究所附属国際沿岸海洋研究センターに設置されているクリーンルーム内で行った。

あらかじめ 4N HNO_3 で酸洗浄した大小 2 種類のガラス製カラムにそれぞれ陽イオン交換樹脂 (AG50W-X8 200-400mesh, BIO-RAD 製) を詰め、最初に陽イオン交換樹脂を洗浄するために 6N HCl (EL grade) を約 100 ml 流した。まず大カラムに 6N HCl (tamapure AA-100) 20 ml と milli-Q 水 20 ml を流し、樹脂の調整を行った。河川水試料を約 100 ml 流し入れ、2N HCl (tamapure AA-100) 13 ml を 2 回注いだ後、滴下液を 4N HNO_3 で酸洗浄しておいたテフロン PFA バイアル (Saville 製) で回収した。回収した溶液は、クリーンブース内の 180 °C に設定したホットプレート上で乾固した。乾固した試料に 6N HCl (tamapure AA-100) を滴ビンから 1 滴滴下し溶液試料とし、再び 180 °C のホットプレートで乾固した。乾固終了後、テフロンバイアルを人肌くらいまで冷まし、乾固物に

3N HCl (tamapure AA-100) を 1.2 ml 入れ溶解した。最後にテフロンバイアルの蓋をし、超音波洗浄を 15 分間行った。

続いて小カラムに milli-Q を適量入れ、Sr レジン (Eichrom Technologies) を樹脂量が 0.15ml になるまでゆっくりと入れた。この際、カラムに樹脂が偏って入らないように、樹脂の積もり方によってはカラムを傾けるなどの調整を行いながら樹脂を入れた。その後、Resin bed washing として 3N HNO₃ と 0.05N HNO₃ を各 2.4 ml 流し、最後に Conditioning として 3N HNO₃ を 0.8 ml 流し入れ調整した。洗浄終了後、大カラムで抽出した溶液を入れ、Major element wash として 3N HNO₃ を 1.4 ml 入れた。最後に、Sr fraction として 0.05N HNO₃ を 2.0 ml 入れ、滴下液を 4N HNO₃ で酸洗浄しておいたテフロン PFA バイアル (Savillex 製) で回収した。

化学分離された Sr 試料は、タンタルアクチベーターと共にレニウムフィラメントに塗布し、独立行政法人海洋研究開発機構に設置してあるマルチコレクター型 TIMS (Triton TI, Thermo Finnigan) を用いて ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr を測定した。全ての ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr 測定値は ⁸⁸Sr/⁸⁶Sr が 8.375209 値になるように補正し標準化した。分析の信頼性および繰り返し再現性を表す NIST SRM 987 (保証値, ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr = 0.710245) の ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr は、0.710250 ± 0.000024 (2σ, n = 2) であった。

第 7 項 耳石の Sr 安定同位体比分析

耳石の Sr 分離・抽出と ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr の分析の手法は、Takahashi et al. (2006, 2009) に従った。耳石の Sr 分離・抽出は、外部からの試料汚染を防ぐため独立行政法人海洋研究開発機構に設置してあるクリーンルーム内で行った。耳石全体を酸洗浄済みの PTFE バイアルに入れ、7M HNO₃ (Tamapure-AA-100, 多摩化学工業株式会社) を 0.5 ml 滴下し、完全に溶解させた。溶解した試料溶液を乾固した後、乾固試料に 2M HNO₃ (Tamapure-AA-100, 多摩化学工業株式会社) を 0.05 ml 滴下して再び試料溶液とした。Sr selective extraction resin (EICHROM Technologies Inc.) を 0.05 ml 充填したカラムに、Milli-Q 水を 1.0 ml, 0.05M HNO₃ (Tamapure-AA-100, 多摩化学工業株式会社) を 0.1 ml 順次注ぎ、その後試料溶液を流した。次に 2M HNO₃ を 0.15 ml, 7M HNO₃ を 0.8 ml, 2M HNO₃ を 0.15 ml 順次カラムに流し、⁸⁷Sr や ⁸⁶Sr と同重体イオンを形成し ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr の分析の障害となる Ca, Rb 等の元素を溶離した。最後に、0.05M HNO₃ を 0.7 ml 注いで Sr のみを溶離させ、酸洗浄済みの PTFE バイアルで回収した。回収試料溶液を乾固した後、1.0 μl の 1M HNO₃ (Tamapure-AA-100, 多摩化学工業株式会社) で溶解した。

⁸⁷Sr/⁸⁶Sr の分析の手法は、本節第 6 項と同様である (Takahashi et al. 2006, 2009)。また ⁸⁷Sr/⁸⁶Sr 分析は河川水と同様、独立行政法人海洋研究開発機構に設置してある表面電離

型質量分析計(TIMMS)を使用して行った。本項における NIST SRM 987 の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ は、 0.710233 ± 0.000011 (2σ , $n = 3$)であった。

第3節 結果

第1項 塩分と耳石 Sr:Ca 比の関係

塩分の異なる4段階の実験区(淡水 0 ‰, 汽水 10 ‰, 20 ‰, 海水 30 ‰)で飼育した飼育魚の耳石 Sr:Ca 比の代表的な分析結果を Fig. 2-4 に示す。淡水飼育個体及び汽水 10 ‰個体の耳石 Sr:Ca 比は、耳石縁辺部から 1200 μm までの領域ではほぼ一定であった。淡水個体の Sr:Ca 比は 3.9×10^{-3} 以下を示し、平均は 1.2×10^{-3} であった (Fig. 2-4a)。汽水 10 ‰個体では、平均値 1.5×10^{-3} (範囲: $0 - 4.3 \times 10^{-3}$) (Fig. 2-4b) であった。汽水 20 ‰個体と海水 30 ‰個体では、耳石縁辺部からそれぞれ約 200, 250 μm までの領域は高い値で推移し、その後急激な低下がみられた。汽水 20 ‰個体の上昇部分の平均値は 3.8×10^{-3} であり (範囲: $2.0 - 5.9 \times 10^{-3}$)、急激に低下した後は低い値を推移し、その平均値は 1.0×10^{-3} (範囲: $0 - 3.4 \times 10^{-3}$) であった (Fig. 2-4c)。また海水 30 ‰個体では、上昇部分の平均値は 5.0×10^{-3} (範囲: $3.2 - 7.6 \times 10^{-3}$) であったのに対し、低下後は汽水 20 ‰個体と同様に低い値を推移し、その平均値は 1.0×10^{-3} (範囲: $0 - 4.0 \times 10^{-3}$) であった (Fig. 2-4d)。

飼育魚の耳石 Sr:Ca 比と塩分の間には有意な正の相関関係がみられ、塩分が上昇するに従って耳石 Sr:Ca 比の値も上昇することが関係式 (2-1) から示された (Fig. 2-5)。

$$\text{Otolith Sr:Ca ratio} \times 1000 = 0.161 \times \text{Salinity (‰)} + 0.61 \quad (r^2 = 0.94, p < 0.05) \quad (2-1)$$

第2項 河川水の Sr 濃度

猿払村内を流れる主要な7河川(猿払川, 石炭別川, 狩別三号線川, 狩別七号線川, 猿骨川, 鬼志別川, 知来別川)の Sr 濃度の範囲は, 17.5 – 65.5 ($\mu\text{g} / \text{l}$) であり, その平均は 41.0 ± 22.8 ($\mu\text{g} / \text{l}$) であった (Table. 2-2)。これら河川水の Sr 濃度は, 海洋水の Sr 濃度: 8.0 mg / l (Rosenthal et al. 1970) と比較し, 著しく低かった。

第3項 野生魚の耳石 Sr:Ca 比

浮上稚魚の耳石 Sr:Ca 比の測定結果を Fig. 2-6 に示す。浮上稚魚の耳石半径は約 269 \pm 33 μm であり, 核に近い領域で Sr:Ca 比が高く, 縁辺に近づくにつれて Sr:Ca 比が

徐々に減少する傾向がみられた。本章第 1 項で行った飼育実験の結果と比較すると、淡水レベルを大きく上回り、特に耳石核 100 μm までの領域では海水レベルに達する個体が 10 個体中 7 個体を占めていた。浮上稚魚の耳石 Sr:Ca 比は各個体の Sr:Ca 比の最小値 (Min) , 最大値 (Max) , 平均値 (Ave) は Table. 2-3 に示す。なお, 10 個体の稚魚の耳石 Sr:Ca 比の平均値は, 4.48×10^{-3} (0.70 – 9.80) であった。

猿払川上流域で採捕した 1+歳のイトウの耳石 Sr:Ca 比線分析及び Sr 濃度の面分析の結果を Fig. 2-7 に示す。面分析の結果は、核付近において緑色で示されたやや高い Sr 濃度が検出され、それ以外の部分では青色で示された低い Sr 濃度が観察された。線分析の結果は、浮上稚魚期に相当する領域では、上述した浮上稚魚と同様の傾向がみられた。核より 150 μm までの領域で明瞭なピークがみられ、その後縁辺に向かい減少し低い値を推移した。耳石全体の Sr:Ca 比は, Min = 0.35×10^{-3} , Max = 8.39×10^{-3} , Ave = 2.96×10^{-3} であった。耳石核から 200 μm までの中心領域では, Min = 3.39, Max = 8.39, Ave = 5.34 の高い値を示した。一方, 200 μm 以降の領域における Sr:Ca 比は, Min = 0.35×10^{-3} , Max = 4.56×10^{-3} , Ave = $2.33 \times 10^{-3} \pm 0.84 \times 10^{-3}$ であり、総じて低い値となった。

第 4 項 河川水と耳石の Sr 安定同位体比

浮上稚魚の耳石 Sr 安定同位体比 ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) は, 0.706725 – 0.708299 の間であった。稚魚の採集地点と同じ地点で採水した河川水の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ は, 0.705842 – 0.706299 の間であった。耳石の Sr 同位体比は、河川水の Sr 同位体比と比較して高く、約 0.001 – 0.002 の違いがみられた (Table. 2-4, Fig. 2-8) 。また、狩別三号線川において採集した稚魚 3 個体の耳石 $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ は, 0.708051 ± 0.000215 であり、同一河川内の個体のばらつきがみられた (Table. 2-4, Fig. 2-8) 。

第 4 節 考察

第 1 項 回遊履歴推定のための Sr:Ca 比

淡水 (0 psu) ・汽水 (10, 20 psu) ・海水 (30 psu) 条件下における飼育実験により、各塩分に対するイトウ耳石 Sr:Ca 比を明らかにした。塩分と耳石 Sr:Ca 比の間に正の相関があることが示され ($\text{Otolith Sr:Ca ratio} \times 1000 = 0.161 \times \text{Salinity (psu)} + 0.61$ ($R^2 = 0.94$, $p < 0.05$)) , 耳石 Sr:Ca 比は回遊履歴の推定に有効であることが示唆された。したがって、本研究で得られた環境水の塩分に対する耳石 Sr:Ca 比レベルは、野生魚の回遊履歴を推定する際の基準として応用することができると考えられる。

耳石 Sr 濃度を決定する要因は、環境水の塩分の他に、水温やストレスなどが報告されている (Townsend et al., 1995; 角田, 2000) . イトウにおいては, Arai (2010)が飼育水の塩分と耳石 Sr:Ca 比の関係について報告しており, 本飼育実験の結果も Arai (2010)の知見とよく整合している. しかし, Arai (2010)で報告されている飼育実験における耳石 Sr:Ca 比と比較し, Arai et al. (2004)で報告されている野外 (サハリン) で捕獲されたイトウの耳石 Sr:Ca 比は全体的に高く, 飼育実験のデータのみで野生魚の回遊履歴における生息域の線引きを解釈するにはやや無理がある. 野生魚は水温や餌, ストレスなど様々な要因の影響を受けることから, 野生魚の回遊履歴をより正確に推定するためには, 飼育実験に加えて自然条件下における Sr:Ca 比レベルの傾向を考慮に入れる必要がある. イトウの生活史の中では, 遊泳能力の乏しい稚魚期が淡水生活であるということのみが確実な生態学的情報であるため, 淡水域の自然環境下における稚魚の耳石 Sr:Ca 比を把握した. Fig. 2-6 は, 卵黄吸収が終わった浮上直後の稚魚の耳石 Sr:Ca 比の結果である. 稚魚 10 個体の Sr:Ca 比は, 最小値 0.70×10^{-3} , 最大値 9.80×10^{-3} , 平均値 4.48×10^{-3} であり, 海水での生活経験を推測させる高い Sr:Ca 比を示している (Fig. 2-6, Table. 2-3) . また Fig. 2-7 の 1+イトウについても, ①この個体が 1+歳であること, ②出生場所及び捕獲場所がともに河川上流域であること, ③稚魚の段階で下流域への降下行動があったと仮定したとしても 1 歳魚では塩分の影響のある下流域から捕獲場所である河川上流域への遡上が困難であること, 以上の 3 つの条件を考慮に入れると, 本個体も出生から捕獲されるまでの間河川で生息していたという前提に立つことには問題がないと考えられる. この 1+歳の個体についても, 耳石核で海水レベルの高い Sr:Ca 比が観察され, 浮上稚魚と同様の傾向を示した.

イトウ淡水生活であるにも関わらず, 耳石核周辺において汽水～海水レベルの高い Sr:Ca 比が得られた結果に関して, まず環境水の Sr 濃度の影響を精査する必要がある. 猿払村内に流れる河川水の Sr 濃度を測定した結果 (Table. 2-2) , 河川水の Sr 濃度は, 最小値 17.5 (ppb) , 最大値 65.5 (ppb) , 平均値 41.0 ± 22.8 (ppb)であり, 淡水レベルの低い Sr 濃度であることが確認されたことから, 耳石核周辺の高い Sr:Ca 比は環境水の影響ではないことが明らかとなった. その他の可能性として, 遡河回遊魚である母親から引き継がれた卵黄由来である可能性が挙げられる. 遡河回遊型のサケ科魚類の胚において, 耳石核部分で Sr:Ca 比の上昇が観察されることが報告されている (Volk et al. 1988; Kalish. 1990; Zimmerman et al. 2002) . 産卵遡上前に海洋生活を経験した親魚は, 環境水として海水を取り込んでいるため, 抱卵している卵の Sr 濃度が高くなることが示唆されている. イトウの産卵は, 4 月下旬から 5 月中旬にかけて河川上流域で行われる. 越冬中の行動や生息環境に関する知見は皆無であるが, 越冬直後に産卵期を迎えるため, より生産

性の高い下流域や沿岸域を生息場所として利用している可能性も考えられる。本研究において観察された耳石核付近 200 μm の高い Sr:Ca 比も、海水生活に由来する高い Sr 濃度の卵黄による影響である可能性が考えられる。

野生魚の 1+イトウの淡水生活期に相当する領域の Sr:Ca 比は、平均値が $2.33 \times 10^{-3} \pm 0.84 \times 10^{-3}$ であり、約 4.5×10^{-3} 程度まで変動の上昇が認められた。一方、淡水飼育個体では平均値が 1.2×10^{-3} であり、約 4×10^{-3} の変動がみられた。これらのことから、淡水においては飼育環境下よりも自然環境下の方が Sr:Ca 比が 1×10^{-3} 程度上昇していることが明らかになった。また、環境変動の大きい汽水域や沿岸域ではストレスが高いことが考えられるため、汽水や海水環境における耳石 Sr:Ca 比は飼育実験の結果と比較して 1×10^{-3} よりも高い上昇を示すことが推測される。以上、飼育実験と自然環境下の耳石 Sr:Ca 比の結果を総合し、回遊履歴の指標としての耳石 Sr:Ca 比の目安を淡水域：0 - 4×10^{-3} 、汽水域：4 - 6×10^{-3} 、海水域： 6×10^{-3} 以上と提示することとした。これらの大まかな基準を用い、第 4 章では野生魚の回遊履歴を推定することとする。また、この耳石 Sr:Ca 比の基準から考えると、本研究で分析を行った稚魚 10 個体中 8 個体は母親が降海個体である可能性が高い。本研究の結果を応用すると、稚魚耳石核の Sr:Ca 比から親魚の産卵前の降海性を推定できる可能性が示された。

第 2 項 Sr 安定同位体比の応用可能性

Table 2-4 は、猿払村に流れるイトウの生息河川（4 河川）の河川水 Sr 安定同位体比とそこで出生したイトウ稚魚（浮上直後）の耳石 Sr 安定同位体比を比較したものである。4 つのサンプリング地点の全てで、河川水よりも耳石の Sr 安定同位体比が高く、小数点 3 桁目で 1—2 の上昇が認められた。河川水と耳石の間に示される相関関係は、 $y = 1.743x - 0.523$ ($r^2 = 0.520$) であり、強い相関があるとは言えない結果となった。耳石の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ は、流域の地質組成に強く影響を受ける河川水の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ と強い正の相関関係を示すため、生息河川水の違いが耳石の Sr 安定同位体比の差異につながる可能性が高い (Kennedy et al. 1997, 2000; Ingram & Weber 1999; Amakawa et al. 2012)。これまで河川水と耳石の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ は、概ね 1:1 の対応関係にあるとの報告が多くなされてきた (Kennedy et al. 2000; Hobbs et al. 2005; Amakawa et al. 2012)。しかし本研究では、分析地点や個体数が少ないとはいえ、このような 1:1 の対応関係からはやや遠い結果であり、今回の結果からは河川水と耳石の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ の対応関係から母川を特定できる可能性は低いと言わざるを得ない。この原因について、浮上稚魚 10 個体の耳石 Sr:Ca 比が淡水レベルを超えて汽水から海水レベルの高い値を示したことに注目したい。これは母方の親魚を経由して形成された卵黄由来の上昇であることが示唆されることは考察の第 1 項で前述した。

卵黄に原因を求めるこの仮説が正しいと仮定すると、卵黄由来の Sr は海水の影響を受けており、 $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ もまた海水の影響を受けていると考えるのが妥当である。海水の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ は、海域によらず 0.7092 の一定値をとることが知られている(白石ら, 2005)。本研究において得られた 4 河川全てにおいて、河川水よりも耳石の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ が高く、河川水よりも耳石の値が低いという結果は得られていない。さらに、これらの値は海域の 0.7092 よりも低い値であった。本研究の Sr 安定同位体比の結果は、河川水 < 耳石 < 海域という関係にあり、海水の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ が卵黄を通し耳石の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ の上昇に関与している可能性が示唆される。これらのことを応用すると、Sr 安定同位体比の結果を用いて親魚が降海型であるかどうかを推定できる可能性が考えられる。サケ科魚類において、耳石中心部の化学組成によって母親が降海型であるか残留型であるかを決定できる可能性について報告している文献は多数存在している (Kalish 1990; Rieman et al., 1994; Zimmerman and Reeves. 2000, 2002; Donohoe et al., 2008)。Donohoe ら (2008) は、環境水の化学組成と移動距離を用いてニジマスの残留型と降海型の分類を示した。

本論文では明らかにすることはできなかったが、完全に淡水で繁殖・飼育された稚魚の飼育水と耳石中心部の Sr 同位体比の関係も調べ、議論する必要がある。また本研究において、猿払沿岸の定置網で混獲された降海型イトウの中に抱卵している個体が確認されていることから、今後降海型イトウの卵の Sr 同位体比： $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ も測定し、議論したい。さらに、海水の影響下における Sr 同位体比の上昇を補正し母川を推定できる可能性についても併せて検討したい。

Table. 2-1 Fork length (mm) and body weight (g) of the specimens of additional rearing experiment under freshwater, brackishwater and seawater conditions.

Rearing environment	Number of fish	Fork Length (cm)	Body Weights (g)
Freshwater 0 ‰	6	193.5 ± 20.8	72.1 ± 24.6
Brackishwater 10 ‰	6	185.5 ± 10.9	58.4 ± 10.1
Brackishwater 20 ‰	6	190.3 ± 17.4	72.2 ± 23.2
Seawater 30 ‰	6	202.8 ± 17.1	72.5 ± 16.3

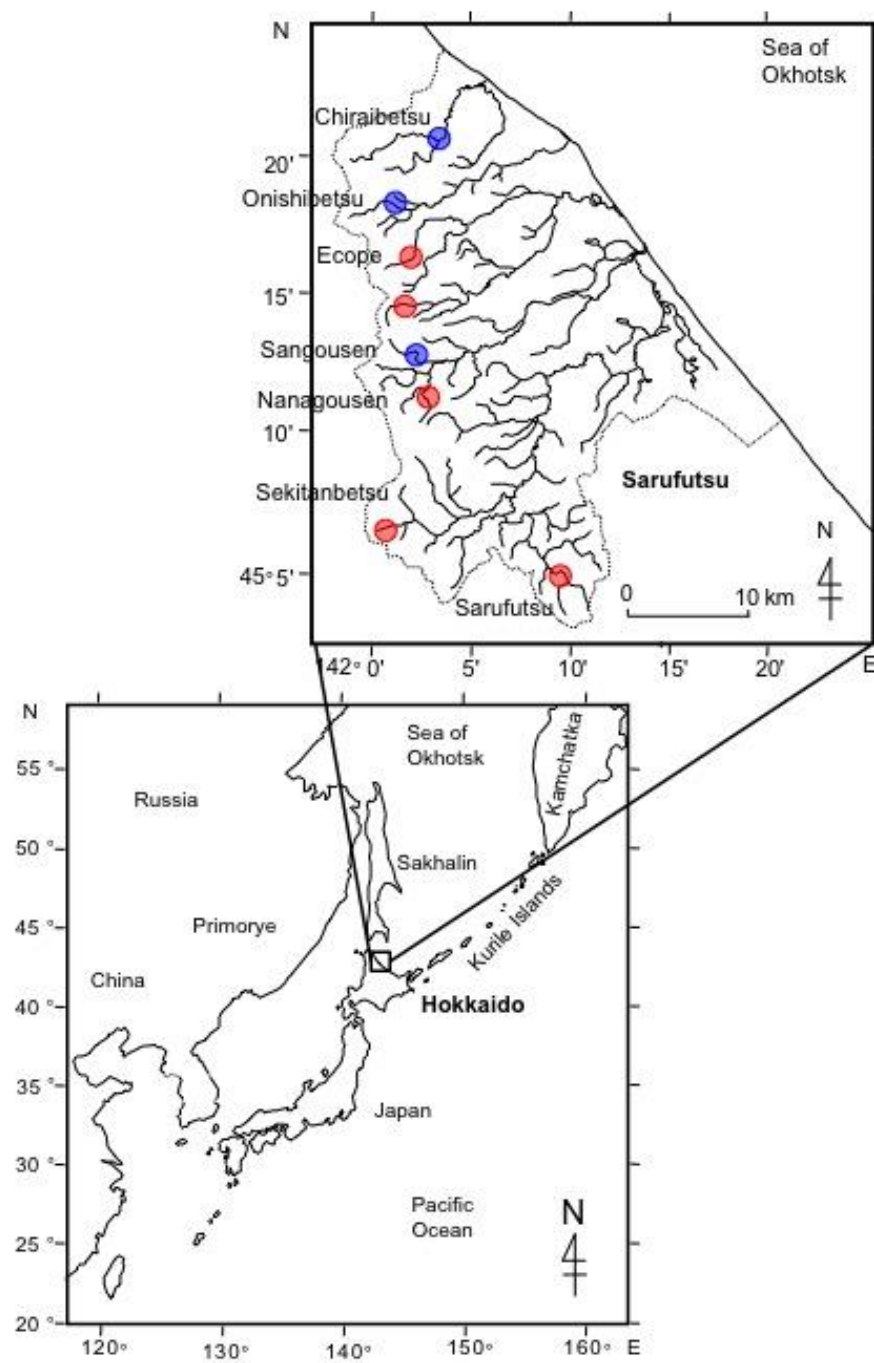


Fig. 2-1 Location of sampling site of Sakhalin taimen fly and river water used in the present study. Blue circles are sampling sites of river water. Red circles are sampling sites of river water and Sakhalin taimen fly.

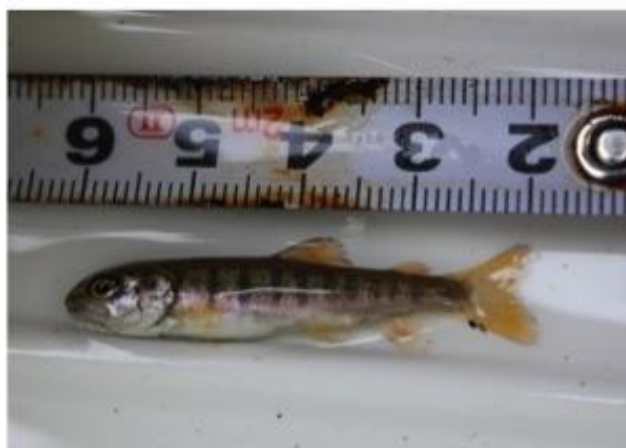


Fig. 2-2 Sakhalin taimen fly collected at upper stream in Sarukotsu River system in 2012.

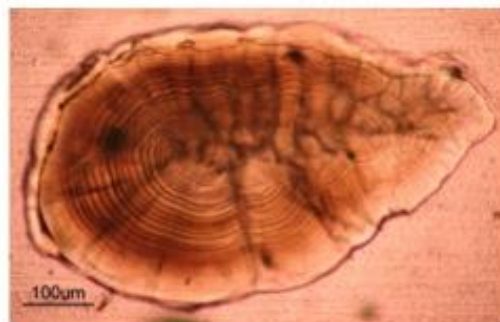


Fig. 2-3 Micrograph of otolith of Sakhalin taimen fly. Black bar = 100 μm . The otolith ground to expose the core using a grinding machine. The otolith has ring structure.

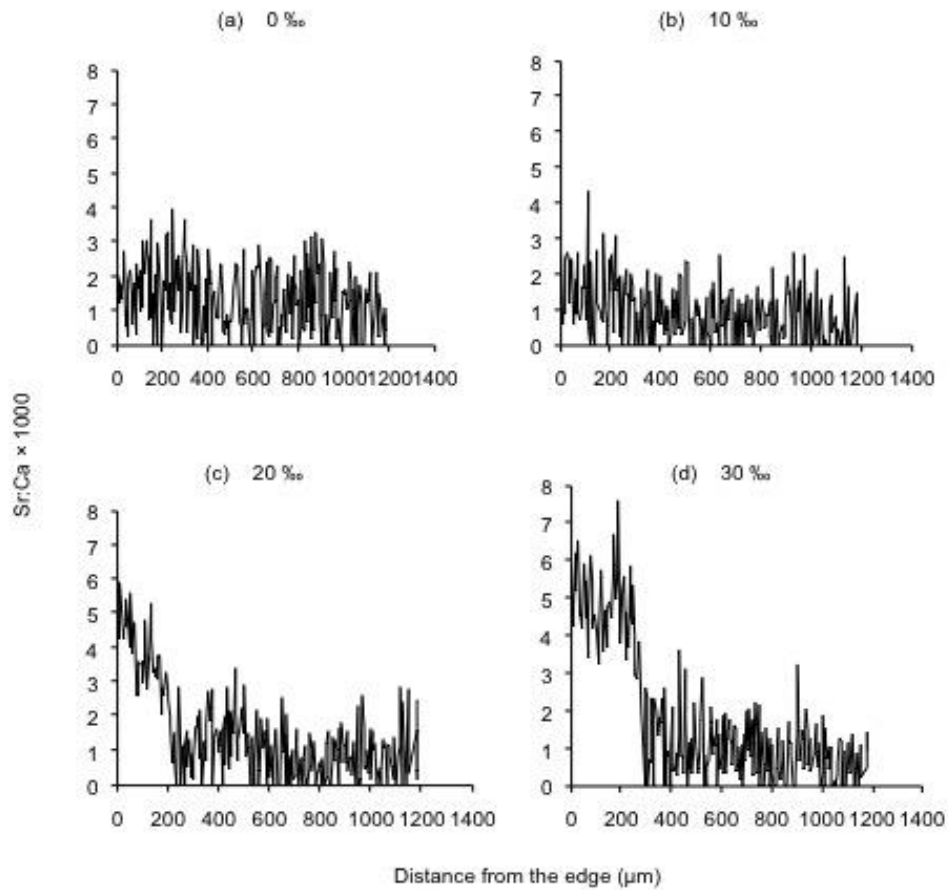


Fig. 2-4 Profiles of Sr:Ca ratios in the outer edge of the otolith (1200 μm from the edge) of fish reared in freshwater (a: 0 ‰) and seawater (b: 10 ‰, c: 20 ‰, d: 30 ‰). Horizontal axis, Distance (μm); vertical axis, Sr:Ca ratios in otolith. The otolith Sr:Ca ratios of individuals reared in freshwater and seawater 10 ‰ remained low at the edge of otolith. In contrast, the ratios of individuals transferred into seawater 20 and 30 ‰ from freshwater sharply increased to a high level at the otolith edge.

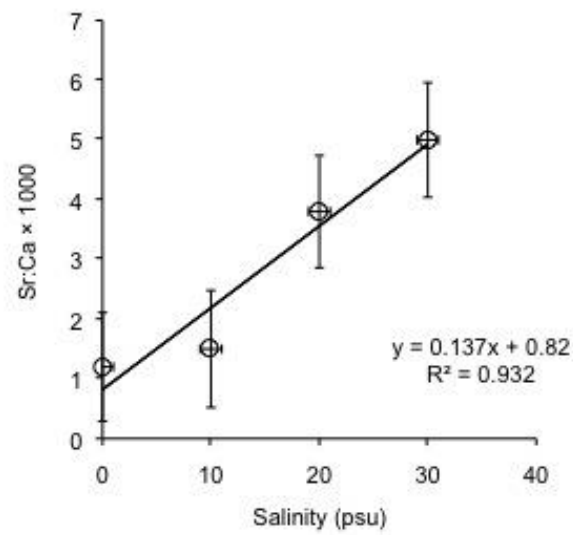


Fig. 2-5 The relationship between salinity and Sr:Ca ratios in otolith. Horizontal axis, Salinity (‰); vertical axis, Sr:Ca ratios. Each symbol shows average value of otolith Sr:Ca ratios under each salinity condition.

Table. 2-2 Sr concentration ($\mu\text{g} / \text{l}$) of river water.

River	Sr concentration ($\mu\text{g} / \text{l}$)
Sarufutsu	63.5
Sekitanbetsu	65.5
Sangousen	63.6
Nanagousen	18.2
Sarukotsu	37.6
Onishibetsu	20.9
Chiraibetsu	17.5

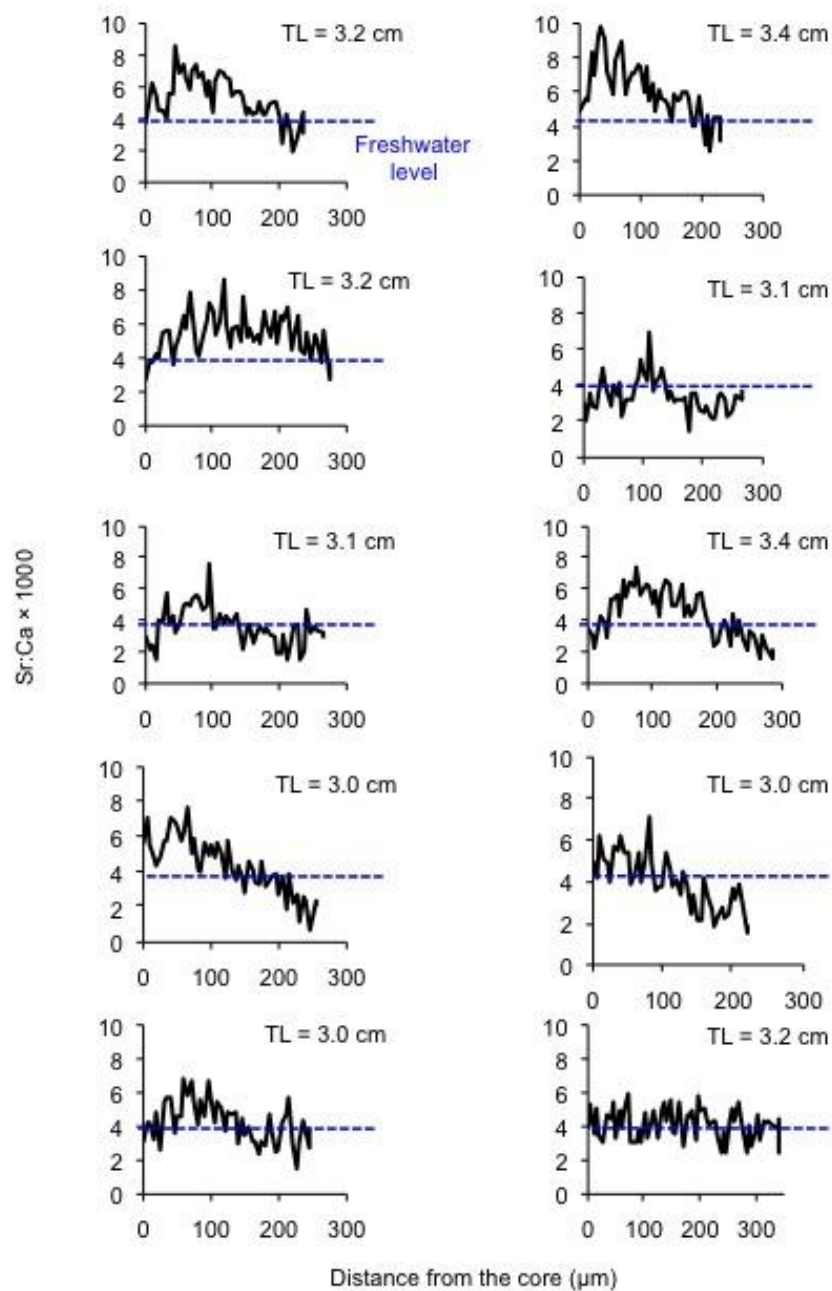


Fig. 2-6 Profiles of Sr:Ca ratios in the otolith of wild Sakhalin taimen fly. The fly captured in upper stream (freshwater) of Sarufutsu River system. Horizontal axis, Distance from the core(μm); vertical axis, Sr:Ca ratios in otolith.

Table. 2-3 Sr:Ca ratios in the otolith of wild Sakhalin taimen fly. The fly captured in upper stream (freshwater) of Sarufutsu River system.

Fish No.	Sr:Ca ratio		
	Minimum	Max	Average
1	1.93×10^{-3}	8.58×10^{-3}	5.22×10^{-3}
2	2.55×10^{-3}	9.80×10^{-3}	6.05×10^{-3}
3	2.74×10^{-3}	8.62×10^{-3}	5.37×10^{-3}
4	1.47×10^{-3}	6.95×10^{-3}	3.44×10^{-3}
5	1.52×10^{-3}	7.62×10^{-3}	3.62×10^{-3}
6	1.58×10^{-3}	7.41×10^{-3}	4.41×10^{-3}
7	0.70×10^{-3}	7.69×10^{-3}	4.31×10^{-3}
8	1.54×10^{-3}	7.14×10^{-3}	4.00×10^{-3}
9	1.51×10^{-3}	6.82×10^{-3}	4.24×10^{-3}
10	2.45×10^{-3}	5.93×10^{-3}	4.13×10^{-3}

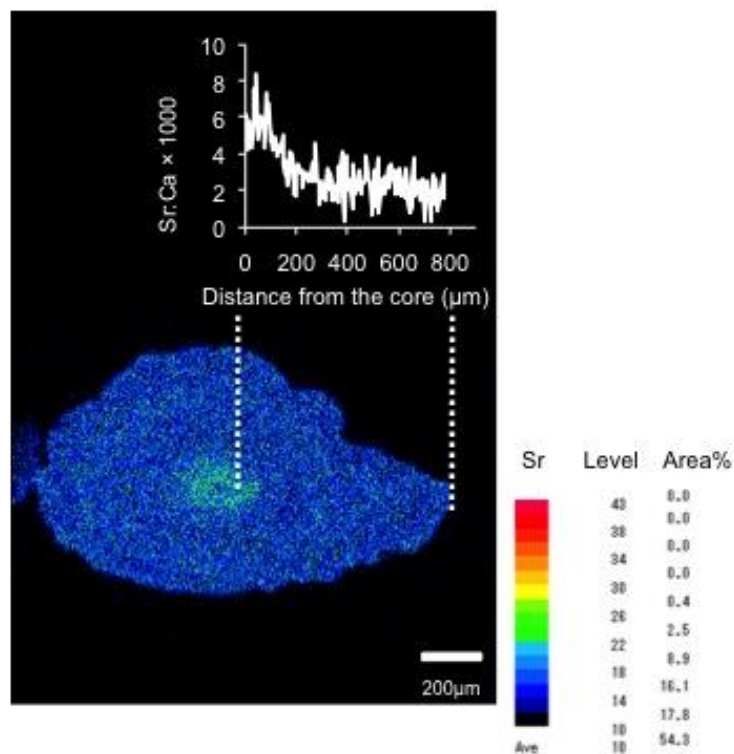


Fig. 2-7 X-ray intensity map and Sr:Ca ratios profile of wild Sakhalin taimen (1+).
 White bar = 200 μm. Sakhalin taimen fly captured in upper stream (freshwater) of Sarufutsu River. Sr concentration showed high levels (green) at the core and then lower levels toward the outside (blue).

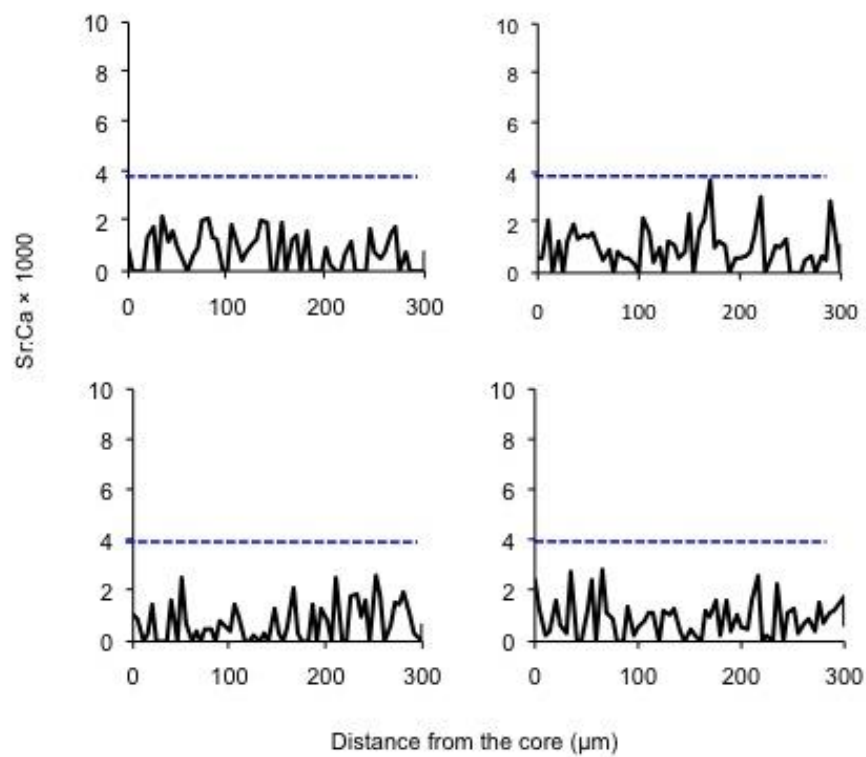
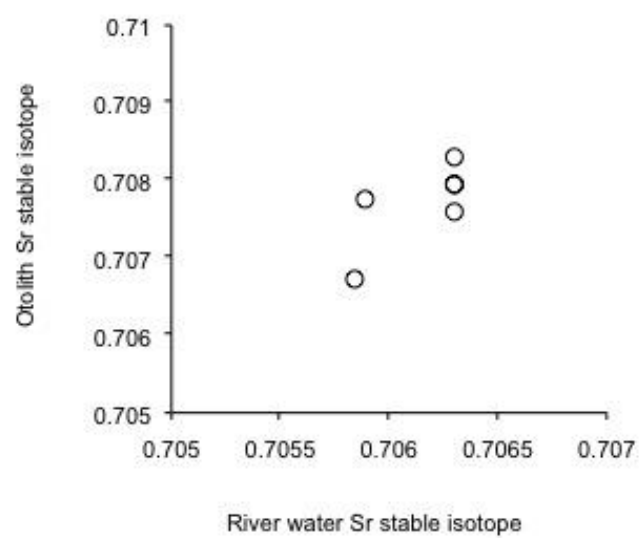


Fig. 2-8 Profiles of Sr:Ca ratios in the otolith core (300 μm) of fish reared in freshwater (0 ‰). Horizontal axis, Distance from the core (μm); vertical axis, Sr:Ca ratios in otolith.

Table. 2-4 Relationships between River water $^{87}\text{Sr} / ^{86}\text{Sr}$ ratios and Otolith $^{87}\text{Sr} / ^{86}\text{Sr}$ ratios using wild Sakhalin taimen collected from river in Sarufutsu Village.

River	River water $^{87}\text{Sr} / ^{86}\text{Sr}$ ratios	Otolith $^{87}\text{Sr} / ^{86}\text{Sr}$ ratios
Nanagousen	0.706297	0.708051 ± 0.000215
Sarufutsu	0.705842	0.706725
Sekitanbetsu	0.706299	0.707589
Ekope	0.705900	0.707750

Figure. 2-9 Correlation between River water $^{87}\text{Sr} / ^{86}\text{Sr}$ ratios and Otolith $^{87}\text{Sr} / ^{86}\text{Sr}$ ratios using wild Sakhalin taimen fly collected from river in Sarufutsu Village.



第3章 鱗隆起線の Sr:Ca 比を用いた回遊履歴推定法の検討

第1節 緒言

魚類の鱗は耳石と違って個体を殺すことなく採取することができるだけでなく、喪失した部位からは新しい鱗が再生するため、魚体へのダメージは極めて小さい。また、鱗は採取が非常に容易であり、採取後も化学的に安定であることから試料の処理や保存方法にも特殊な技術を要しないというメリットを持つ。さらに、鱗は魚体1個体に多数あり、鱗を採取した後も個体は生存し続けるため、経時的なモニタリングも可能である。このような鱗の特性は、イトウのような希少種の分析材料として最適であると言える。さらに、鱗の隆起線 (Fig. 3-1; 降海型イトウの鱗と隆起線) は、成長と対応した時系列的な環境情報を抽出できる可能性があるため、回遊履歴を推定するための材料として価値が高い。

しかし鱗には、①耳石に比べて元素の安定性が低く流動的であるという性質や、②組織形成時に古い組織の上層に新しい組織が沈着する性質 (overplating: Hutchinson and Trueman, 2006) がある。このようなことから、過去に形成された部位からその当時の環境履歴を復元する際には、新しい組織の overplating の影響を考慮に入れなければならないが、現在のところ overplating の補正方法については確立されていない。そこで本研究は鱗の横断切片を作製し、元素の流出や overplating の影響を受けにくい隆起線中央部に着目し実験を行うこととした。

第3章では、淡水・海水環境下でイトウの飼育実験を行い、塩分と鱗隆起線 Sr:Ca 比の関係を調べた。隆起線の横断切片の作製から隆起線中央部の Sr:Ca 比分析及び Sr 濃度の定量を行い、鱗隆起線を用いた回遊履歴推定の可能性について検討することを目的とした。

第2節 材料と方法

第1項 隆起線形成数の測定

飼育実験は、標津サーモン科学館において淡水で継代飼育しているイトウ 10 個体を用いた。飼育開始時のイトウの平均尾叉長は 461 ± 16 mm (444 mm~502 mm)、平均体重は 949 ± 121 g (780 g~1190 g) である。

蛍光標識にはテトラサイクリン (テトラサイクリン塩酸塩：和光純薬工業株式会社)

を用いて 10 個体に蛍光標識を行った。蛍光剤の投与量については、魚類硬組織の生体染色に関する論文（山田, 1972）を参考にし、投与量は魚体重 100 g に対しテトラサイクリン 16 mg/ml を 0.5 ml (8 mg) とした。テトラサイクリンは生理食塩水（大塚製薬）に溶かし、上に記載した濃度にした後、体重あたりの投与量を計算し、腹腔内に投与した。

飼育は、標津サーモン科学館の飼育学習棟で行った。飼育水は淡水（井戸水）を用い、500 L タンクで 13 か月間（383 日間）飼育した。なお、飼育水は 10-20 L/分かけ流しであり、平均水温は 16.8 °C である。給餌はドライペレット（ホクレン）を使用し、週 4 日食べ残しのないように与えた。

飼育終了後、魚類・甲殻類麻酔剤 FA100（田村製薬）を施してから鱗を採取した。鱗の採取は、体表において比較的損傷の少ない背鰭より前方、側線より上側の部分で行った。採取した鱗はユニパックに入れ、-25～-30 °C の冷凍庫で冷凍保存した。

蛍光標識の検出は、独立行政法人放射線医学総合研究所の蛍光顕微鏡（OLYMPUS BX50）に装着されている WU フィルター（励起下限：330, 励起上限：385, 観察下限：420, 観察上限：999）を使用して蛍光を検出した。検鏡に際しては、保存していた鱗を蒸留水に浸した後表面の汚れを落とし、スライドガラスの上にのせて検鏡し、写真撮影を行った。また、蛍光標識された隆起線（飼育開始時）から縁辺部の隆起線（飼育終了時）まで、飼育期間に形成された隆起線数を計数した。江副ら（2005）は、マダイとクロダイにおける鱗の大きさと隆起線本数の関係について、鱗が大きくなると隆起線本数がほぼ直線的に増加することを明らかにしており、隆起線数を解析する場合には鱗の大きさのある程度揃える必要があると述べている。本研究でも、鱗の採取部位を絞り、さらに蛍光顕微鏡での検出の際にはほぼ大きさの等しい鱗を用いた。

第 2 項 淡水・海水による飼育実験

飼育実験は、標津サーモン科学館において淡水で継代飼育しているイトウ 12 個体を用いて行った。全 12 個体のうち 6 個体を海水（30 ‰）に移して 6 ヶ月間飼育し、残りの 6 個体はそのまま淡水（0 ‰）で同期間飼育した。淡水飼育に供したイトウの尾叉長は 432 ± 48 mm (368～476 mm)、体重は 883 ± 289 g (520～1195 g) であった。また、海水飼育に供したイトウの尾叉長は 435 ± 48 mm (374～502 mm)、体重は 911 ± 323 g (590～1395 g) であった。これら飼育実験に供したイトウ 12 個体の平均尾叉長は 424 ± 41 mm、体重は 838 ± 250 g であった（Table. 3-1）。

淡水環境下での飼育実験は、標津サーモン科学館の飼育学習棟で行った。飼育水は淡水（井戸水）を用い、500 L タンクで飼育した。実験に使用する淡水の塩分濃度は 0 ‰であった。また、飼育水は 10-20 L/分かけ流しであり、平均水温は 16.8°C であった。給餌

はドライペレット（ホクレン）を使用し、週 4 日食べ残しのないように与えた。

海水環境下での飼育実験は、標津サーモン科学館内の大水槽濾過槽で行った。実験には標津港から直接汲み上げたオホーツク海の海水を使用した。海水は循環濾過させており、飼育実験に使用した海水の塩分濃度は 30 ‰であった。なお、飼育水は 180～240 L/分の割合で循環濾過しており、平均水温は 15 °C（12～17 °C）であった。給餌はドライペレット（ホクレン）を使用し、週 4 日食べ残しのないように与えた。

6 ヶ月間の飼育終了後、供試魚に魚類・甲殻類麻酔剤 FA100（田村製薬）を施し、鱗の採取及び解剖による耳石の摘出を行った。鱗の採取は、体表において比較的損傷の少ない背鰭より前方、側線より上側の部分で行った。採取した鱗はユニパックに入れ、-25～-30 °Cの冷凍庫で冷凍保存した。鱗は研究室に持ち帰り、milli-Q でよく洗浄し、乾燥させてから常温で保存した。また、鱗は乾燥すると波打つため、分析試料は分析の直前まで 2 枚のスライドガラスの間に挟み、できるだけ平らな状態で保持した。摘出した耳石は milli-Q 水（Millipore）で複数回洗浄した後、自然乾燥させて保管した。

第 3 項 耳石の Sr:Ca 比分析

淡水・海水で飼育したイトウの耳石の Sr:Ca 比を明らかにするために、耳石を耳石核が露出するまで研磨し、耳石の分析試料を作製した。作製した耳石試料は、東京大学大気海洋研究所の波長分散型電子線マイクロアナライザー：EPMA（JXA-8230 型、8900 型、日本電子）を用い、耳石中心部から縁辺部までの耳石の Ca と Sr の濃度変化を調べた。耳石の試料作製及び分析方法の詳細は、第 2 章の第 2 節第 4 項と同様である。

ライン分析の条件は、ビーム径：10 μm、加速電圧：15 kV、照射電流値： 1.2×10^{-8} A とし、分析間隔は 10 μm である。面分析の条件は、ビーム径：10 μm、加速電圧：15 kV、照射電流値： 5.0×10^{-7} A とし、ピクセルサイズは 10 μm × 10 μm とした。なお、標準試薬として、calcite（CaCO₃）と strontianite（SrCO₃）を使用した。

第 4 項 鱗の Sr の検出

鱗の元素分析には、独立行政法人 放射線医学総合研究所静電加速器棟のマイクロビームスキニング PIXE 分析システム（Micro-PIXE system: Model OM2000, Oxford Micro Beams, Ltd., Oxford, UK; Ishikawa et al. 2009）を用いた。PIXE 分析法は、加速器からの陽子やヘリウムイオンなどの高エネルギーのビームを照射し、試料から発生する元素固有のエネルギーを持つ X 線（特性 X 線）を検出する分析方法である。PIXE 分析は、生物や環境試料等に含まれる微量元素を精度よく測定できる非破壊多元素同時分析法として医学や環境分野に関わる研究に利用されている。特に、加速した陽子線を細かく絞

り試料の表面を走査することで、試料の二次元元素分布図が作成できるマイクロビームスキニング PIXE は、位置分解能 $0.1\mu\text{m}$ の精度で試料表面の Na から U までの多元素について同時に分布マップを取得することができるため、細胞内の元素分布の解明や構造解析の研究に適している（今関, 2004）。

Micro-PIXE 分析では、鱗の被覆部が見えるよう micro-PIXE 分析用のホルダーに貼り付け、裏からポリプロピレン膜（ $6\mu\text{m}$, Rigaku Co. Ltd., Tokyo, Japan）を貼付けた。鱗をホルダーに貼付ける際は、分析に影響を及ぼす元素の混入していない接着剤として GP クリヤー（コニシ（株））を使用した。分析では、損傷の少ない鱗被覆部を分析した（Fig. 3-2）。Micro-PIXE 分析では試料中の目的の元素が微量で、目的元素以外が多量に含まれる場合、含有量の多い元素を検出するために検出器の不感時間が長くなり目的元素の検出量が少なくなる。一般に、生体試料は体内のミネラルとして用いられる軽元素の割合が多い。今回の実験は、Sr の検出を目的としたため、アブソーバーとしてマイラー膜 $500\mu\text{m}$ を装着し、試料中に多量に含まれる Ca 以下の軽元素からの信号を防いだ。また、本装置では 20 keV を超えるエネルギーは検出感度の信頼性が低下することから、元素の検出を 15 keV 以下とした。micro-PIXE の分析条件は、励起エネルギー： 3.0 MeV 、ビーム電流： 100 pA 、積算電流： $0.5\mu\text{C}$ 、エリアサイズ： $1\text{ mm} \times 1\text{ mm}$ とした。

鱗表面の micro-PIXE 分析における含有元素のスペクトル（Fig. 3-3）では、Sr の明瞭なピークを得ることができた。

第5項 検出器の検討

Sr の薄膜標準切片を作製し、従来から分析に使用されていた Si (Li) 検出器と当時新しく導入された重元素の検出に有効な Cd-Te 検出器の両方で micro-PIXE 分析を行い、両者の検出感度を比較した。

Sr の標準試料は、Takeda et al. (2009) に従い作製した。作製にはコンタミネーションがないよう、放射線医学総合研究所内部被ばく棟のクリーンルームで行った。Sr スタンドード（SPEX Certi Prep, NJ, USA）を OCT: Optimal Cutting Temperature コンパウンド（SAKURA Tissue-Tek）にそれぞれ $0, 250, 500\mu\text{g/g}$ になるように添加し、OCT コンパウンド用ケースごとスターラーに乗せて攪拌した。この際、ケースの四つ角の標準試料溶液も十分に混合させるため、複数回スターラーの場所を変えて攪拌させた。攪拌終了後、 -20°C で静置させ、凍結ミクロトーム（Model CM 1510, Leica Instruments GmbH, Nussloch, Germany）で厚さ $10\mu\text{m}$ の切片を作製した。作製した切片はポリプロピレン膜に貼り付け、micro-PIXE 分析用のホルダーに貼り付けた。

micro-PIXE の分析条件は、励起エネルギー： 3.0 MeV 、ビーム電流： 100 pA 、積算電流：

0.1 μC , エリアサイズ : 5 $\mu\text{m} \times 5 \mu\text{m}$, アブソーバー : マイラー膜 500 μm とした.

第6項 鱗隆起線の Sr:Ca 比分析

淡水, 海水飼育個体の鱗の凍結切片を作製した. 隆起線の中心部は元素密度が高く, 元素の体内への再吸収の影響を受けにくいと考えられており (Yoshitomi et al. 1997), また隆起線単位での分析が可能になれば, 隆起線形成期間と合わせて隆起線単位での生息環境履歴の解読につながると考えられるため, 当該部位に着目した. 鱗は OCT コンパウンド (SAKURA Tissue-Tek) で封入後, 凍結ミクロトーム (LEICA CM1510-Cryostat) を用いて厚さ 10 μm の切片を作製した. 作製した切片の写真を Fig. 3-4 に示す. 作製した切片はポリプロピレン膜に貼り付け, micro-PIXE 分析用のホルダーに貼り付けた.

分析には, 放射線医学総合研究所静電加速器棟のマイクロビームスキャンニング PIXE 分析システム (Model OM2000, Oxford Micro Beams, Ltd., UK) を使用した. 隆起線中心部の 9 $\mu\text{m} \times 9 \mu\text{m}$ の領域を分析対象とし (Fig. 3-4), micro-PIXE 分析を行った. 第5項の実験により, Si (Li) 検出器と比べて CdTe 検出器の方が高感度であるという結果を得たため (本章第3節第3項参照), 隆起線の Sr:Ca 比分析では CdTe 検出器を使用することとした. 分析条件は, 励起エネルギー : 3.0 MeV, ビーム電流 : 100 pA, 積算電流 : 0.1 μC , エリアサイズ : 9 $\mu\text{m} \times 9 \mu\text{m}$ とした.

Micro-PIXE 分析で得られたスペクトルは, GUPIX モジュール (University of Guelph) に組み込まれたデータ acquisition ソフトウェア : OMDAQ 2007 (Oxford Micro Beams, Ltd., Oxford, UK) で解析を行った. Sr:Ca 比を推定するために, アブソーバー (マイラー膜 500 μm) によりカットされた分の Ca, Sr を元素のカット率 (Fig. 3-5) の補正も上記のソフトウェア内で行った (http://henke.lbl.gov/optical_constants/; X-ray Interactions with matter) .

第7項 鱗隆起線の局所定量

鱗隆起線の Sr 濃度を測定するために, Sr の薄膜切片の標準試料 0, 250, 500 ($\mu\text{g/g}$) を測定した. 標準試料の作製は, 本章第2節第5項に記述した通りである. PIXE 分析法は, 放射線医学総合研究所静電加速器棟のマイクロビームスキャンニング PIXE 分析システム (Model OM2000, Oxford Micro Beams, Ltd., UK) を用いた. 検出器は Cd-Te 検出器を用いた. 前述の Sr:Ca 比分析と同様, アブソーバーとしてマイラー膜 500 μm を装着した. 分析条件は以下に示す. 励起エネルギー : 3.0 MeV, ビーム電流 : 100 pA, 積算電流 : 0.1 μC , エリアサイズ : 9 $\mu\text{m} \times 9 \mu\text{m}$, アブソーバー : マイラー膜 500 μm

Micro-PIXE 分析で得られたスペクトルは, GUPIX モジュール (University of Guelph) に組み込まれたデータ acquisition ソフトウェア : OMDAQ 2007 (Oxford Micro Beams, Ltd., Oxford, UK) で解析を行った. Sr:Ca 比を出すために, アブソーバー(マイラー膜 500 μm) によりカットされた分の Ca, Sr を補正する解析も上記のソフトウェア内で行った. 各濃度で得られたカウント数から検量線を求め, 隆起線内部の局所定量を行った.

第 8 項 結果

第 5 項 隆起線形成数

蛍光標識を施して飼育した鱗について蛍光顕微鏡で観察したところ, 10 個体全ての鱗からテトラサイクリンの明瞭な標識を確認できた (Fig. 3-6). 飼育期間 383 日に形成された隆起線の本数の平均値は, 12 ± 1 であったため, 1 か月に約 1 本の隆起線が形成されることが明らかになった.

第 6 項 検出器の比較

Si (Li) , CdTe の両検出器を用いて Sr 500 ($\mu\text{g/g}$) の標準試料を分析して得られた micro-PIXE のスペクトルを Fig. 3-7 に示す. X 線強度は, Si (Li) 検出器は 92.6 ± 8.2 であったのに対し, CdTe 検出器は 1008.1 ± 93.2 であり, CdTe 検出器の方が Si(Li) 検出器の 10 倍以上の強度を示した. また各 RSD (%) は, Si (Li) 検出器で 8.9, CdTe 検出器で 9.2 であり, ともに 10 %未満であった (Table. 3-2).

第 7 項 耳石の Sr:Ca 比

淡水, 海水飼育個体のそれぞれ代表的な面分析の結果を Fig. 3-8 に示す. 淡水飼育個体の耳石 Sr 濃度は全体的に低いレベル (青色) を示したのに対し, 海水飼育個体の耳石 Sr 濃度は内側で低いレベル (青色) を示した後縁辺部で高いレベル (黄緑色) に移行した.

耳石 Sr:Ca 比の結果は, 耳石半径上における縁辺部から 1000 μm までの領域を Fig. 3-7 に示した. 淡水飼育個体の Sr:Ca 比は終始低い値で推移し, その平均は 1.5×10^{-3} , 範囲は $0.3\text{--}3.4 \times 10^{-3}$ であった (Fig. 3-9 (a)). 一方, 淡水から海水に移行させた個体は, 耳石縁辺部から約 500 μm で Sr:Ca 比の顕著な上昇がみられた. 上昇後は上昇前の低いレベルに落ちることなく, 耳石最縁辺部まで高い Sr:Ca 比を維持した. 海水移行後と考えられる Sr:Ca 比の上昇後の平均値, 範囲は, それぞれ 5.6×10^{-3} , $4.0\text{--}7.8 \times 10^{-3}$ であった (Fig. 3-9 (b)).

第8項 隆起線の Sr:Ca 比

隆起線形成数の結果を用いると、淡水・海水飼育実験を実施した6か月間で形成されていた隆起線は約6本であることが推定される。したがって、飼育期間に相当する鱗縁辺部から6本の隆起線において、micro-PIXEによるSr:Ca比分析の代表的な結果をFig. 3-10に示す。淡水飼育個体のSr:Ca比は安定的に低く、平均値は 2.2×10^{-3} （範囲： $1.9-2.5 \times 10^{-3}$ ）であった。一方、海水飼育個体は高いレベルを維持し、平均値は 6.7×10^{-3} （範囲： $5.7-7.8 \times 10^{-3}$ ）であった。また耳石と鱗隆起線のSr:Ca比を比較するため、鱗を分析した個体と同一個体の耳石のSr:Ca比を分析した。その結果、淡水飼育個体のSr:Ca比の平均値は 1.5×10^{-3} （範囲： $0-4.1 \times 10^{-3}$ ）、海水飼育個体の平均値は 5.6×10^{-3} （範囲： $4.2-6.8 \times 10^{-3}$ ）であり（Fig. 3-11）、鱗隆起線のSr:Ca比と同様の結果が示された。

第9項 隆起線の Sr 濃度

Srの薄膜切片の標準試料0, 250, 500 (μg/g)を測定した（Fig. 3-16）。その結果、回帰直線： $\text{Concentration (}\mu\text{g/g)} = 1.961 \times \text{Intensity (counts)}$ ($R^2 = 0.993$) が得られた。この検量線を用いて隆起線内部 $5 \mu\text{m} \times 5 \mu\text{m}$ の局所定量を行ったところ、淡水、海水飼育個体における隆起線Sr濃度は、それぞれ 428 ± 48 (μg/g), 944 ± 84 (μg/g)であることが明らかとなった。

第9項 考察

第1項 隆起線における Sr の検出

本研究では、鱗のSrの分析にPIXE分析法を導入した。本研究で用いたmicro-PIXE分析は、非破壊多元素同時分析であり、且つ超微細領域での微量元素分析が可能な手法である。少ない試料で多くの情報が得られる他、サンプルを繰り返し用いることができるため、保存性の点からも希少種の研究に適している。

また検出器の検討では、新しく導入されたCdTe検出器と従来型のSi(Li)検出器の比較を行った。その結果、CdTe検出器により得られたX線強度は、Si(Li)検出器で得られたX線強度の10倍以上高く、さらにRSD(%)も10%未満であったことから、CdTe検出器の方がSrをより効果的に検出できることが明らかになった。この結果を受け、隆起線のSr:Ca比分析ではCdTe検出器を導入して分析を行うこととした。

第2項 鱗隆起線を用いた回遊履歴推定の可能性

本研究では、イトウのような絶滅危惧種における回遊履歴の推定に向け、殺すことなく採取可能な鱗に着目し、鱗が回遊履歴の指標としての有効性について検証した。飼育期間に形成された隆起線の Sr:Ca 比分析においては、淡水飼育個体が 2.2×10^{-3} ($1.9-2.5 \times 10^{-3}$)、海水飼育個体が 6.7×10^{-3} ($5.7-7.8 \times 10^{-3}$)を示し、それぞれの環境が鱗の隆起線に反映されている可能性が示唆された。また、隆起線 Sr:Ca 比と同一個体の耳石 Sr:Ca 比を測定し比較したところ、淡水飼育個体の Sr:Ca 比の平均値は 1.5×10^{-3} (範囲: $0-4.1 \times 10^{-3}$)、海水飼育個体の平均値は 5.6×10^{-3} (範囲: $4.2-6.8 \times 10^{-3}$)であり、隆起線の Sr:Ca 比と同様の結果が得られた。以上のことから、隆起線の Sr:Ca 比は、回遊履歴の再構築に用いる塩分指標として有効であることが示唆された。

鱗隆起線内部の Sr 濃度についても、淡水飼育個体が 428 ± 48 ($\mu\text{g/g}$)、海水飼育個体が 944 ± 84 ($\mu\text{g/g}$)となり、海水飼育個体が淡水飼育個体より 2 倍以上高い Sr 濃度であることが明らかになった。陸封されている淡水湖（北海道朱鞠内湖）に生息する野生魚のイトウ鱗の Sr 濃度は $300 \mu\text{g/g}$ 程度であることから (Suzuki et al. 2008)、隆起線内部に Sr が濃縮されている可能性が考えられる。鱗特有の問題点として一度沈着した元素の再吸収や overplating があるが、これらの影響を受けにくい隆起線中央部を用いることにより回遊履歴の推定に応用できる可能性が開けるだろう。また、隆起線は魚類の成長線であるため、対象種及び各成長段階での隆起線形成速度が判明すれば、鱗を用いて時間スケールを含めた詳細な回遊履歴を把握できる可能性がある。隆起線形成は魚体の成育状況や環境条件、栄養状態などが密接に関係し、魚種により隆起線の増加数などにも変動がある (浅野・久保, 1972; 池田ら, 1973)。鱗による回遊履歴の推定には種ごとに詳細な基礎研究の蓄積が必要であるが、少なくとも本研究の結果は、イトウの鱗の塩分濃度指標としての有効性に肯定的な証拠を与えたと言える。

本研究から、鱗隆起線の Sr:Ca 比分析により回遊履歴を推定できる可能性が示唆されたが、鱗による詳細な生息環境履歴の推定は未だ行われていないのが現状である。その原因として、鱗に蓄積されている元素の不安定性と overplating (Hutchinson and Trueman, 2006) が挙げられる。鱗の周囲に存在する鱗囊壁には多数の毛細血管が分布しており、Ichii and Mugiya (1983) は鱗に沈着している Ca が血液との間を容易に移動する可能性を示している。Mugiya and Watabe (1977) は、キンギョ (細胞性骨) と *Fundulus* (無細胞性骨) にエストラジオールを注射し、骨、鱗、耳石からの Ca の流出を調べている。その研究によると、エストラジオールは卵成熟に際して肝臓での卵黄物質 (ビテロジェニン) の合成を刺激し、これが Ca と結合して卵巣に運ばれるので、血中の非拡散性 Ca 濃度を著しく高める。研究の結果から、両者とも高 Ca 血症の誘導に伴って鱗にプレラブルし

た ^{45}Ca が有意に減少し、鱗の Ca が成熟などの生理的要求に応じて溶出することが指摘されている。このように、一度石灰化した部位から Ca が溶け出す現象が報告されており、鱗は生息履歴研究の材料としては注目されてこなかった。また、鱗には **overplating** という新しい組織が形成する際に古い組織の上層にも新しい組織が沈着するという性質がある。Hutchinson and Trueman (2006) は河川生態系と海洋生態系の安定同位体比の差からタイセイヨウサケの河川生活期と海洋生活期の安定同位体比の差を推定し、**overplating** の影響を 75%程度と見積もった。このような **overplating** により、当時の生息履歴を反映しているとは言えず、生息履歴推定の障害となっていた。

一方本研究は、元素の流動の影響が少ない隆起線中心部に着目し分析した手法として、鱗を用いた生息履歴の再構築へ一つの可能性をもたらした。より実用的な手法にするためには、鱗への元素の取り込みや流出の機構を明らかにするとともに、**overplating** の影響をより正確に推定し補正する方法の開発が求められる。さらに、今後より多元素で微量元素分析を行い、複数の微量元素を組み合わせた生息場所の推定や個体群構造の推定が可能かどうか、さらに詳細な検証を通し、回遊履歴研究における鱗の有効性について検討する必要がある。

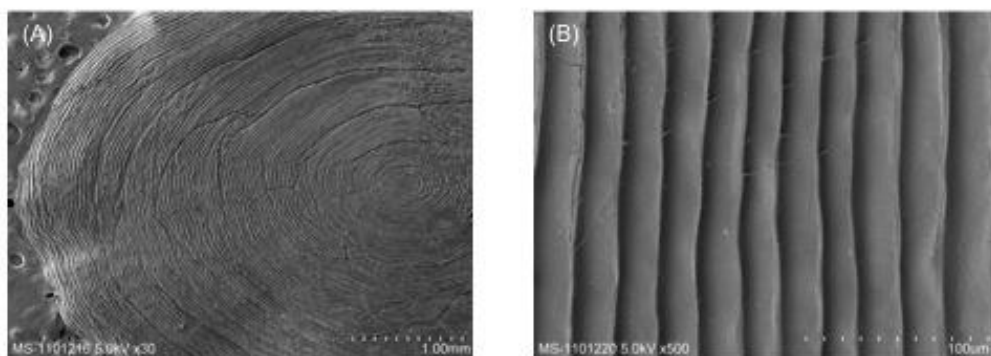


Fig. 3-1 Electron micrograph of (A) scale and (B) ridges of anadromous Sakhalin taimen.

Table. 3-1 Fork length (mm) and body weight (g) of the specimens of rearing experiment under freshwater and seawater conditions.

Rearing environment	Number of fish	Fork Length (cm)	Body Weights (g)
Freshwater 0 ‰	6	417.5 ± 39.6	795.8 ± 232.0
Seawater 30 ‰	6	430.8 ± 45.1	879.2 ± 282.2

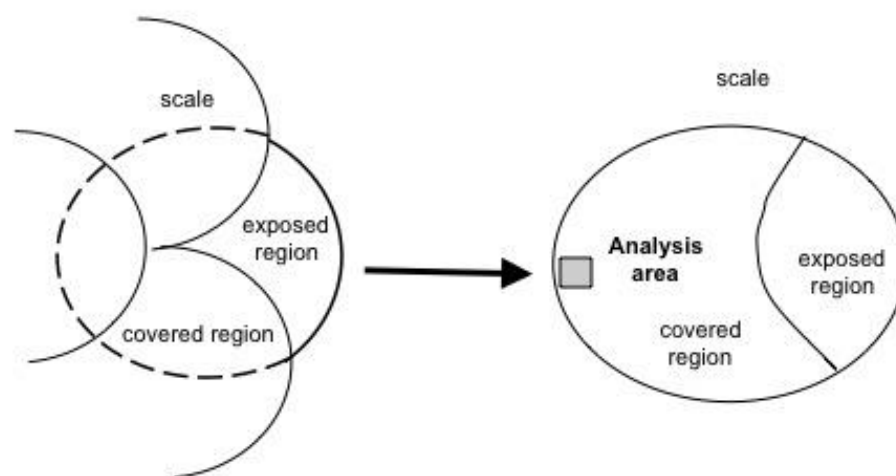


Fig. 3-2 Diagrammatic illustration of scale. Scale consists of exposed region in contact with environmental water and covered region is embedded in dermis. Analysis area of scale surface corresponded to rearing experiment under freshwater and seawater conditions.

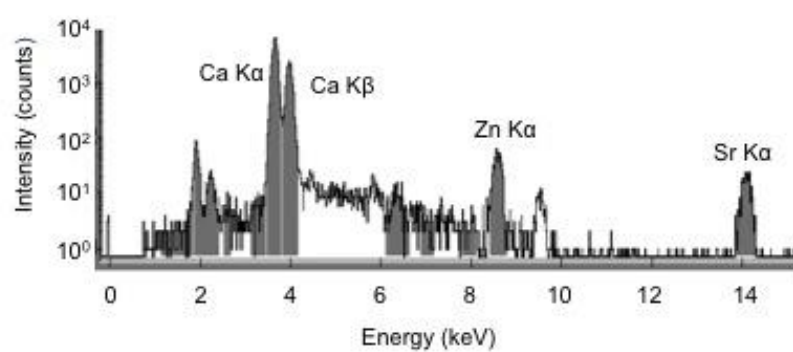


Fig. 3-3 PIXE spectrum obtained from the covered region of the scale of Sakhalin taimen collected at Sarufutsu Coast (Sea of Okhotsk). The integrated current was 0.02 μC with a 500 μm -Mylar absorber. The analysis area was 300 μm \times 300 μm .

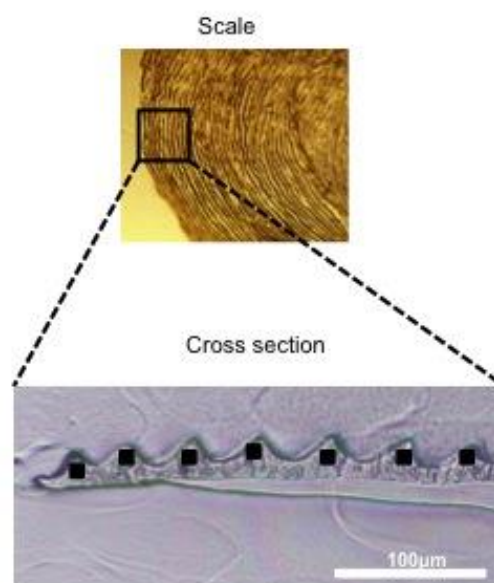


Fig. 3-4 The freezing cross section of scale. White bar = 100 μm .
Sr:Ca analysis areas in ridges by micro-PIXE.

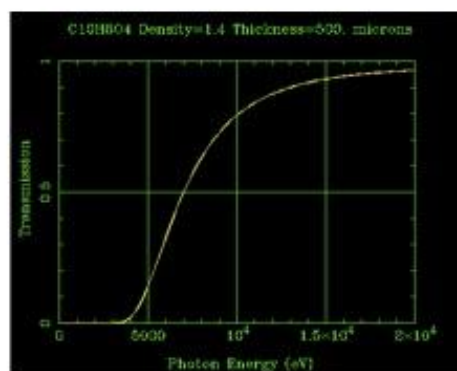


Fig. 3-5 Element transmission of absorber: mylar 500 μm on micro-PIXE analysis. Horizontal axis, Photon energy (eV); vertical axis, Transmission. (http://henke.lbl.gov/optical_constants/; X-ray Interactions with matter)

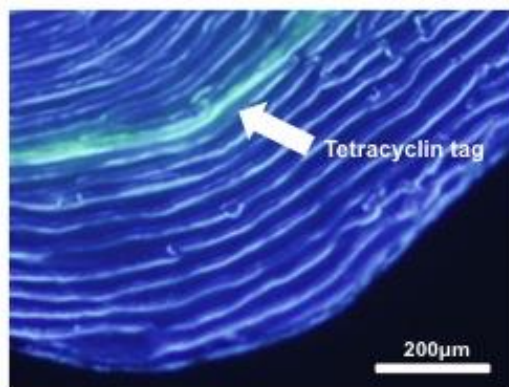


Fig. 3-6 Micrograph of tetracycline fluorescence tag. The tag corresponds to start of experiment. White bar = 200 μm .

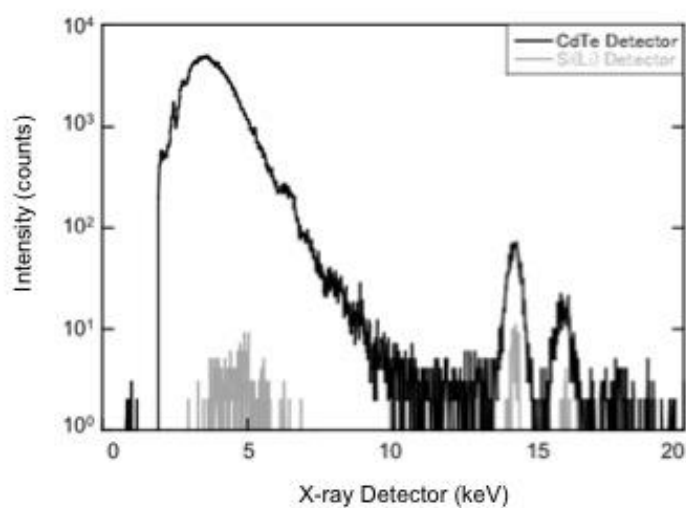


Fig. 3-7 PIXE spectra obtained from the thin-section standard of Sr. Gray line: Si (Li) detector with a Mylar film (thickness, 500 μm). Black line: CdTe detector. The Sr concentration of the standard was 500 $\mu\text{g/g}$. The integrated current was 0.1 μC .

Table. 3-2 Total X-ray intensity of Sr in thin-section standards. Data are mean \pm S.D. and obtained from two or three positions per standard. The integrated current was 0.1 μ C.

Sr concentration (μ g)	Si (Li) detector		Cd-Te detector	
	Intensity (counts)	RSD (%)	Intensity (counts)	RSD (%)
500	92.6 \pm 8.2	8.9	1008.1 \pm 93.2	9.2

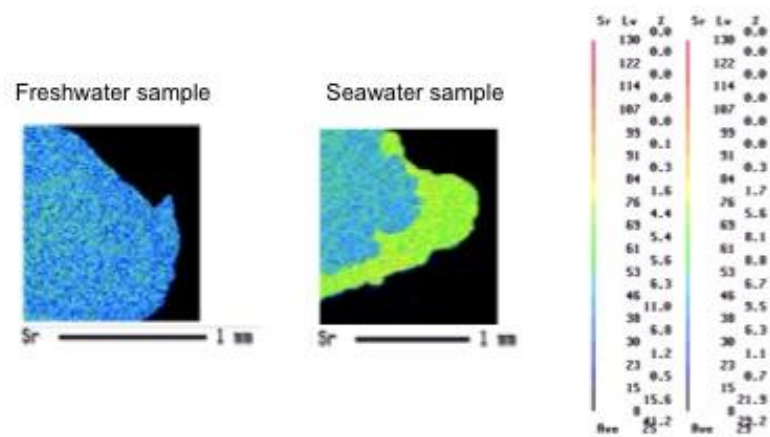


Fig. 3-8 X-ray intensity maps of the Sr contents in the otoliths of fish reared in freshwater and seawater. Freshwater sample showed low Sr levels (blue) consistently. Seawater sample showed low Sr levels (blue) at the inside and high Sr levels (green) at the outside.

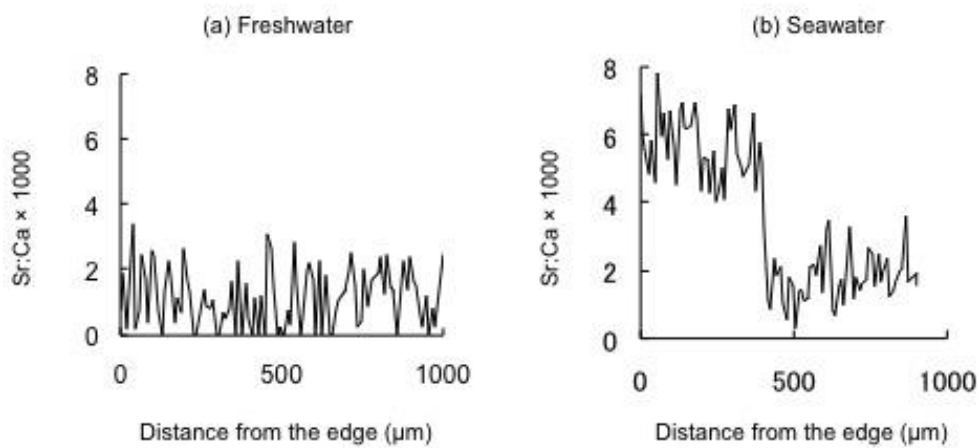


Fig. 3-9 Profiles of Sr:Ca ratios in the outer edge of the otolith (1000 μm from the edge) of fish reared in freshwater: (a) and seawater: (b). Horizontal axis, Distance (μm); vertical axis, Sr:Ca ratios in otolith. The otolith Sr:Ca ratios of individuals reared in freshwater remained low at the edge of otolith. In contrast, the ratios of individuals transferred into seawater from freshwater sharply increased to a high level at about 500 μm from the otolith edge.

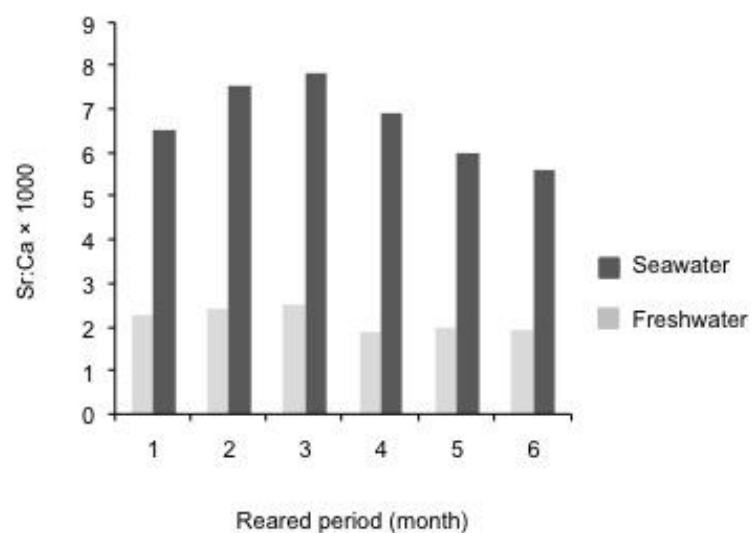


Fig. 3-10 Profiles of Sr:Ca ratios in ridges of the freshwater (gray bar) and seawater (black bar) specimens. Horizontal axis, rearing period (month); vertical axis, Sr:Ca ratios in ridge. Sr:Ca ratios were obtained by micro-PIXE measurements in $5\ \mu\text{m} \times 5\ \mu\text{m}$ areas of ridge. The integrated current was $0.1\ \mu\text{C}$ with a $500\ \mu\text{m}$ -Mylar absorber.

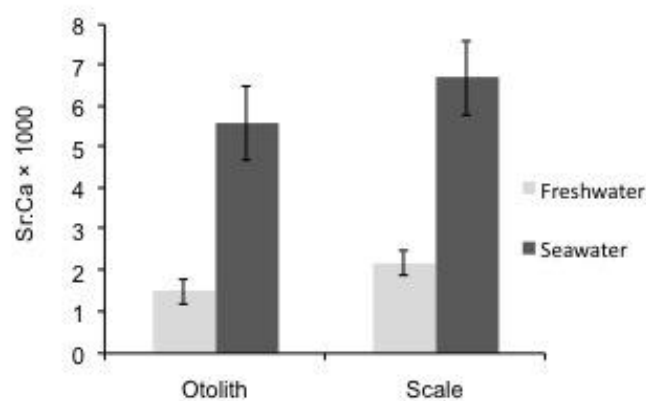


Fig. 3-11 Profiles of Sr:Ca ratios in otoliths and scales of the freshwater (gray bar) and seawater (black bar) specimens. Horizontal axis, otolith and scale; vertical axis, Sr:Ca ratios. Sr:Ca ratios in otoliths were obtained by a wave-length dispersive X-ray electron probe microanalyzer (EPMA). The accelerating voltage and beam current were 15 kV and 1.2×10^{-8} A, respectively. The electron beam was focused on a point of 10 μm diameter, and the measurements were spaced at 10 μm intervals. Sr:Ca ratios in scales were obtained by micro-PIXE measurements in 5 $\mu\text{m} \times 5 \mu\text{m}$ areas of ridge. The integrated current was 0.1 μC with a 500 μm -Mylar absorber.

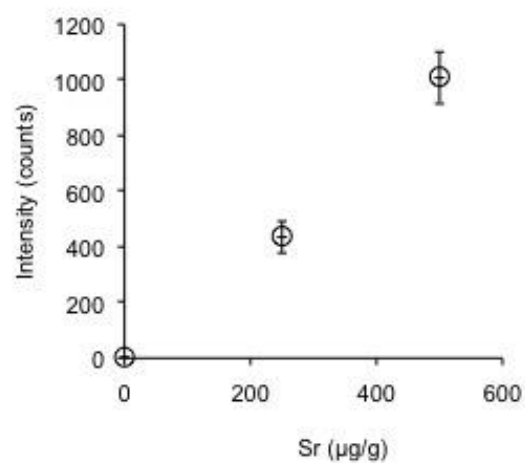


Fig. 3-12 Calibration lines obtained from thin section standards of Sr with a CdTe detector. Horizontal axis, Sr standards concentration ($\mu\text{g/g}$); vertical axis, total X-ray intensity counts in analyzed area. Total X-ray intensities were obtained by micro-PIXE measurements in $5\ \mu\text{m} \times 5\ \mu\text{m}$ areas of each standard. The integrated current was $0.1\ \mu\text{C}$ with a $500\ \mu\text{m}$ -Mylar absorber.

第4章 成長と回遊

第1節 緒言

成長と回遊（移動）は、生物の生存に関わる重要な現象であり、対象種の生物学的特性や生活史特性の理解に大きく貢献する。日本のイトウの成長に関する知見は、1965年に山代が報告して以来（山代, 1965）、まとまった報告はみられない。イトウは魚食性の強くなる2年目か3年目の体長20 cm前後に飛躍的に成長することや（川村ら, 1983）、成熟年齢が雄で満4-6歳、雌で6-8歳であることが知られている（川村, 1989）。成長については、川村ら（1983）が厚岸湖のイトウについて、中野（1992）が猿払川と天塩川のイトウについて触れているが、断片的な記録の域を出ていない。本章では、現在道内で比較的安定したイトウ個体群が残存している猿払川を中心として、猿払沿岸及び猿払沿岸に注ぐ流入河川においてサンプリングしたイトウの稚魚、幼魚、成魚（河川生活期及び海洋生活期のイトウ）の体長、体重、年齢等を調べ、イトウの成長に関する基礎知見を収集した。

イトウの回遊生態については、成長段階に伴う生息域利用の変化（佐川, 2006）や季節的移動（本多ら, 2009）が報告されている。耳石の微量元素分析を用いたイトウの回遊履歴に関する報告は、サハリンやロシアのイトウの回遊履歴研究（Arai et al., 2004; Zimmerman et al., 2012）がある他、日本のイトウについては初めて降海型イトウの存在を報告した Edo et al., 2005 の報告と北海道厚岸湖のイトウ（Honda et al., 2010b）の回遊履歴の研究例が存在する。イトウの生態に関する知見は少しずつ積み重ねられてはいるものの、日本の降海型イトウの回遊生態に関する報告は極めて乏しく、降海型イトウの齢構成や初降海年齢、また生活史における海洋の依存度や回遊パターンなどその詳細は未だ明らかにされていない。

第4章では、日本で比較的安定的な個体群を維持している北海道猿払村（オホーツク海）をフィールドとし、猿払沿岸及び猿払沿岸流入河川で捕獲されたイトウを用いてイトウの成長及び回遊生態を明らかにすることを目的とした。

第2節 材料と方法

第1項 浮上稚魚の採集と計測

2010 年 7 月に猿払川の本支流である猿払川、石炭別川、狩別七号線川、エコペ川の 4 カ所において、浮上直後のイトウ 12 個体を採集した (Fig. 4-1) . 詳細は第 2 章第 2 項と同様である. 採集後は全長と尾叉長を計測し、冷凍保存をした (Table. 4-1) .

第 2 項 幼魚の採集と計測

2011 年 8 月に猿払川の本支流上流域において、イトウ計 23 個体 (40 - 50 (cm)の個体を 1 個体含む) を採集した (Table. 4-1) . 希少種保護のため、具体的な採集場所の記述は避けることとする. 採捕には、たも網 (口径: 28cm, 網目: 1mm, HOGA) とさで網 (口径: 80cm, 深さ: 70cm, 網目: 10mm, 特別採捕許可証: 内水面特採第 92 号) を用いた.

第 5 章の胃内容物調査に用いるため、幼魚は麻酔施行下で計測を行った. 採捕した個体はすぐに捕獲した場所の河川水で満たしたバケツに入れた. 河川水により魚類・甲殻類麻酔剤 FA100 (田村製薬) を 1/10000 の濃度になるように希釈し麻酔薬として用い、麻酔薬を入れたバケツに採捕したイトウを浸漬させた. なお、麻酔の濃度設定には、FA100 の説明書に記載されている魚類の濃度 (1/5000~1/20000) を基準として、薄い濃度から様々な段階の濃度を設定し、最も適切な濃度を 1/10000 と定める前実験を行った. 魚体が傾く現象を麻酔の効果が現れた基準とし、魚体を取りあげ、全長 (cm)、尾叉長 (cm)、体重 (g)を計測した. なお、魚体を麻酔薬から上げた際、麻酔の効きが悪い場合には再度麻酔薬に浸漬し、麻酔の効果が確認できてから作業することとした. また、麻酔が深くなりすぎ、麻酔により死亡する個体が出ないように終始観察しながら実験を行った. 形態計測後、背鰭より前方且つ側線より上部から採鱗を行った. 幼魚の採鱗は、鱗が非常に小さくピンセットでは時間がかかるため魚体への負荷が大きい. そこで、魚体への負荷を抑えることを目的として、剃刀の替え刃 (フェザー剃刃 S 片刃, フェザー安全剃刀株式会社) の背部分を使い採鱗した. 詳細な形態計測、ストマックポンプによる胃内容物採取 (詳細は第 5 章) を含め、全ての作業終了後イトウは河川水の入ったバケツに入れ、麻酔からの覚醒を待ち採捕地点で放流した. 放流後も正常に泳ぎ出すまで観察を続けた.

また、計測結果を用いて、以下の式を用いて Condition factor (肥満度) を算出した.

$$\text{Condition factor} = \text{Body mass (g)} \times \text{Fork length (cm)}^{-3} \times 1000 \quad (4-1)$$

第 3 項 成魚の採集と計測

北海道猿払沿岸 (オホーツク海) においてサケ・マス定置網に混獲されたイトウ及び狩別川で死亡していたイトウ計 21 個体を供試魚とした (Table. 4-2) . 供試魚は実験に

供するまで冷凍保存した。定置網の採集場所を Fig. 4-1 に、オホーツク海で採集されたイトウの写真を Fig. 4-2 に示す。

供試魚は解凍し写真撮影後、全長 (cm)、尾叉長 (cm)、体重 (g) の測定を行い採鱗した。その後、解剖により雌雄の判定、生殖腺重量の計測、抱卵及び残卵の有無、胃内容物の採取、耳石の摘出を行った。また、計測結果を用いて Condition factor (肥満度) と GSI (%) を以下の式により算出した。

$$\text{Condition factor} = \text{Body mass (g)} \times \text{Fork length (cm)}^{-3} \times 1000 \quad (4-1)$$

$$\text{GSI (\%)} = \text{Gonad mass (g)} \times (\text{Body mass (g)} - \text{gonad mass (g)})^{-1} \times 100 \quad (4-2)$$

胃内容物は採取後重量を計測し、直ちに 10%ホルマリン液 (Wako) に保存した。10%ホルマリン液が手元にはない場合には -40℃ で冷凍保存した。胃内容物の解析については第 5 章の中で詳しく述べる。また、耳石は摘出後 milli-Q で洗浄し周りの肉片をよく落とし、乾燥させて常温保存した。降海型イトウの耳石写真を Fig. 4-3 に示す。

なお、降海型イトウのうち、No. 35, 36, 37 の 3 個体は Edo et al. (2005) の情報を用いた (Table. 4-1)。

第 4 項 年齢査定

採鱗後の鱗を水道水で洗浄し、万能投影機で複数枚観察して年齢査定を行った。その場でできないものについては常温で保存し、研究室に持ち帰り実体顕微鏡で観察した。

第 5 項 成長解析

年齢と尾叉長の関係を明らかにするため、本節第 1 項～第 3 項で採集したサンプルを用い、解析ソフト Solver により von Bertalanffy の成長曲線におけるパラメーターを算出した。

第 6 項 幼魚の塩分耐性実験

2 歳までに河口域や沿岸域などの塩分濃度の高い水域に生息場所を移動させている可能性を考慮に入れ、1+のイトウ (尾叉長: 10cm) を用いて塩分耐性実験を行った。実験には、淡水 (0 ‰) で飼育されていた 1+のイトウ 3 個体を供した。水温 16.8℃, pH 7.8 の淡水 (0 ‰) から水温 16.0℃, pH6.9 の海水 (30 ‰) へイトウ 3 個体を移行させ、生存が可能かについて 6 か月間観察を続けた。給餌はドライペレット (ホクレン) を使

用し、週 4 日食べ残しのないように与えた。

第 7 項 耳石 Sr:Ca 比分析

野生魚の回遊履歴を明らかにするため、本節第 3 項で採集した個体のうち 17 個体を供試魚とした。耳石試料の作製方法及び分析方法については、第 2 章第 2 節第 4 項と同様である。線分析の分析条件は、ビーム径：10 μm 、加速電圧：15 kV、照射電流値： $1.2 \times 10^{-8} \text{ A}$ とし、分析間隔は 5 μm である。面分析の条件は、ビーム径：10 μm 、加速電圧：15 kV、照射電流値： $5.0 \times 10^{-7} \text{ A}$ とし、ピクセルサイズは 10 $\mu\text{m} \times 10 \mu\text{m}$ である。

第 8 項 結果

第 1 項 降海型イトウの体長組成、年齢組成、雌雄比

降海型イトウの体長組成は、50 – 60 (cm) が 2 個体、60 – 70 (cm) が 1 個体、70 – 80 (cm) が 12 個体、80 – 90 (cm) が 4 個体、90 – 100 (cm) が 1 個体であり、70 – 80 (cm) の頻度が著しく高いことが明らかとなった (Fig. 4-4)。

降海型イトウ 20 個体の雌雄比は、雌が 12 個体、雄が 8 個体となり、雌の方が多くを占める結果となった。年齢組成の範囲は 6 – 16+歳であり、その内訳は 6+歳が 2 個体、8+が 3 個体、9+歳、10+歳、11+歳がそれぞれ 2 個体、12+歳が 4 個体、13+歳が 2 個体、14+歳、16+歳が 1 個体であった。雌雄を比較すると、雌は 6+歳から 16+歳まで分布したのに対し、雄は 10+歳から 13+歳であった (Fig. 4-5)。

第 2 項 成長に関する関係式

猿払川水系で採集したイトウ稚魚及び幼魚の年齢、体長、尾叉長、体重、肥満度を Table. 4-2 に示す。0+歳が 12 個体、1+歳が 21 個体、2+歳及び 4+歳がそれぞれ 1 個体であった。肥満度は、1+歳の平均値が 11.1 だったのに対して、2+歳及び 4+歳は 9.79、9.20 と減少する傾向がみられた。

採集した稚魚、幼魚、成魚のサンプルを用い、成長に関する関係式を求めた。体長と尾叉長は直線関係が得られ、以下の関係式で示された (Fig. 4-6)。

$$\text{Total length} = 1.031 \times \text{Fork length} + 0.08 \quad (R^2 = 0.999) \quad (4-3)$$

尾叉長と体重の関係については、尾叉長が大きくなると体重が指数関数的に増大す

る以下の関係式を得た (Fig. 4-7) .

$$\text{Body weight} = 0.0099 \times \text{Fork length}^{3.045} \quad (R^2 = 0.998) \quad (4-4)$$

また, 年齢と尾叉長の関係については, 解析ソフト Solver を用い von Bertalanffy の成長曲線を推定した (Fig. 4-8) . 以下にパラメーターを示す.

$$\text{Fork length} = L_{\infty}(1 - \exp^{-K(\text{Age}-t_0)}) \quad (4-5)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} L_{\infty} = 102.996571754891 \\ K = 0.120420812138197 \\ t_0 = -0.119968411281606 \end{array} \right.$$

推定された成長曲線は, 6 歳程度で成長が鈍化したが, その後も緩やかに成長し続けた.

尾叉長と耳石半径の関係については, 尾叉長が 20 cm 程度までの増加率が大きく, その後は増加率が小さいものの, 尾叉長が大きくなるに従い耳石半径も大きくなった. 以下の関係式を得た (Fig. 4-9) .

$$\text{Otolith radius } (\mu\text{m}) = 1489.\text{In}(\text{Fork length (cm)}) - 1478 \quad (R^2 = 0.968) \quad (4-6)$$

第3項 体重と肥満度・GSI の関係

体重と肥満度の間に相関関係はみられなかった (Fig. 4-10) . イトウ幼魚の肥満度の平均は 10.9 ± 0.9 であったのに対し, 降海型イトウは 12.4 ± 1.4 , 河川で死亡していたイトウ成魚は 7.5 であり, 河川のイトウは降海型イトウよりも肥満度が著しく低かった.

GSI (%) は, 雄が 0.11 – 0.23 の範囲であったのに対し, 雌は 0.15 – 3.32 であり, 雌の方が高い値となった (Table. 4-1, Fig. 4-11) . 降海型イトウの中で, 9 月に採集された雌 3 個体 (No. 16, 17, 18) は GSI (%) が 2 以上 (2.26, 2.74, 3.32) の高い値を示した. なお, それ以外の降海型イトウは 6, 7 月に採集されたものである.

第4項 幼魚の塩分耐性

約 10 cm のイトウ 3 個体を淡水から海水へと移行させて飼育させたところ, 3 個体とも問題なく遊泳, 採餌活動を行い, 6 か月間生存し続けた.

第5項 成魚の耳石 Sr:Ca 比

降海型イトウの耳石 Sr:Ca 比線分析の結果を Fig. 4-10, 4-11 に、狩別川イトウの耳石 Sr:Ca 比線分析の結果を Fig. 4-12 に示す. 降海型イトウ 16 個体のうち 9 個体 (No. 35, 36, 37, 1, 8, 9, 13, 17, 18) は、核から 1000 - 2000 μm 程度の領域で Sr:Ca 比が $6.0 - 10.0 \times 10^{-3}$ 程度までに急激に上昇する傾向がみられ、その後も縁辺まで高い Sr:Ca 比を維持した. No. 2, 4 は、 $0 - 4.0 \times 10^{-3}$ の低い値を推移したのち、核から約 4000 μm 離れた縁辺部で 6.0×10^{-3} 程度まで上昇した. No.3 は、 $1.0 - 4.0 \times 10^{-3}$ の低い値から縁辺に向かってなだらかに上昇し、縁辺部では約 6.0×10^{-3} まで上昇した. No. 6, 7 は一定して $0 - 4.0 \times 10^{-3}$ の低い Sr:Ca 比を推移した. No.11 は一定して $2.0 - 6.0 \times 10^{-3}$ の Sr:Ca 比を推移した. No.12 は、 $4.0 - 6.0 \times 10^{-3}$ の値を推移したのち、やや減少し $1.0 - 5.0 \times 10^{-3}$ の値をとったあと縁辺部で $6.0 - 8.0 \times 10^{-3}$ まで上昇した. 狩別川イトウは、一定して $1.0 - 5.0 \times 10^{-3}$ の Sr:Ca 比を推移した (最小値 0, 最大値 7.52, 平均値 3.12) .

降海型イトウの耳石 Sr 濃度について、No.36 の面分析の結果を Fig. 4-13 に示す. 核周辺部では水色の低い Sr 濃度を示し、その周辺では青色のより低い Sr 濃度を示した. その後縁辺までは緑色の高い濃度を示したが、緑色の領域の中には黄色いリング状のより Sr 濃度が高い領域が複数観察された.

また、耳石 Sr:Ca 比分析を行った計 17 個体のうち、No. 35, 37, 3, 4, 6, 9, 12, 13, 14, 18 (10 個体 / 17 個体) では、卵黄吸収期に相当する耳石核約 250 μm で $4.0 - 7.0 \times 10^{-3}$ 程度の比較的高い Sr:Ca 比が観察された.

第9項 考察

第1項 成長

本研究において、イトウの成長に関する 4 つの関係式：全長と尾叉長の関係、尾叉長と体重の関係、年齢と尾叉長の関係、尾叉長と耳石半径の関係を明らかにし、イトウの成長に関する基礎知見を得ることができた. 耳石半径—体長—年齢の関係が明らかになったことから、耳石の Sr:Ca 比分析から降海時の体長や年齢が推定でき、backcalculation が可能となった.

猿払沿岸域で採集した降海型イトウの体長組成は、50 - 60 (cm) が 2 個体、60 - 70 (cm) が 1 個体、70 - 80 (cm) が 12 個体、80 - 90 (cm) が 4 個体、90 - 100 (cm) が 1 個体であり、70 - 80 (cm) の頻度が著しく高いことが明らかとなった. Honda et al. (2010) は厚岸湖 (汽水湖) のイトウ 10 個体を調査した. その内訳は、40 - 50 (cm) が 1 個体、60 - 70 (cm) が 6

個体, 70–80 (cm)が1個体, 80–90 (cm)が2個体であり, 60–70 (cm)の頻度が最も高いことを報告している. 厚岸湖, 猿払沿岸両水域ともに大半が 60 (cm) 以上の個体で構成されている. 年齢組成に関しては, 猿払沿岸個体において年齢査定が可能であった 19 個体のうち 17 個体が 8+以上, 厚岸湖において年齢推定が可能であった 8 個体のうち全個体が 9+以上であった. 一方, 川村ら (1983)は厚岸湖における 3 年間の調査で 16 尾を採捕しているが, そのうち 11 個体が 40–50 (cm)で, そのほとんどは 5+であった. この差については, 30 年近い時間的な差があるため, その理由を推測することは困難である. 上流域でのタモ網による野外調査では, 1歳のイトウを 21 個体採捕したが, 2歳以上の個体は 2歳が 1個体, 4歳が 1個体と少なかった. 本研究における野生魚の採集データをみると, 20 (cm)から 50 (cm)が 1 個体しか採集されていない. 佐川ら (2003) は, 2 次水流では当歳魚が多く, 3 次水流では 1 歳以上魚が多い傾向を示している. さらに, イトウ成魚は (40 cm 以上を成魚と定義), 夏季には規模の大きな 4 次水流の淵に定着し, その淵の最大水深は 2 m を越えることが報告されており, イトウは成長に伴い生息域を下流側にシフトさせていることが明らかになっている (佐川ら, 2002). 本研究で採集データのない 20–50 cm の個体は中下流域の水底面積の大きな淵に生息している可能性が考えられる.

猿払沿岸の降海型イトウの雌雄比は, 雄より雌が多く, 20 個体中 12 個体が雌であった. 一般的に, 多回産卵型のサケ科魚類では雄よりも雌の方が降海しやすいことが知られている (前川, 1987; Yamamoto et al., 1999). イトウの降海個体に関する雌雄の記録は過去にいくつか存在する. Arai et al. (2004) がサハリンの Lake Aynskoye で採集した 8 個体のうち 5 個体が雌であったことを報告している. また, 小宮山 (2003)は知床半島周辺海域において採捕した 4 個体全てが雌であったと記録している. さらに, 厚岸湖で捕獲したイトウに関して, 川村ら (1983)は 14 個体のうち 9 個体が, Honda et al. (2010)は 10 個体のうち 10 個体が雌であったことを示している. これらの結果から降海型もしくは降湖型のイトウでは, 雄よりも雌の方が多く, 他のサケ科魚類と同様の傾向を示した.

本研究で推定した成長曲線では, 6, 7 歳頃から成長が緩やかになることが示された. イトウの成熟は雄で 4-6 歳, 雌で 6-8 歳であるため (川村, 1989), 成熟年齢付近で成長が緩やかになったことは, 成長と繁殖のトレードオフが働き, 成長よりも成熟・繁殖への投資を重視する方向へ切り替わったと解釈することができる. また, イトウは生活史を通し緩やかに成長し続けることが明らかになった. イトウは多回産卵型であり (Fukushima, 1994; 福島, 1998; Edo et al., 2000; 江戸, 東., 2002; 江戸, 2007), 成熟してからも繁殖だけでなく成長にエネルギーを振り分けている可能性が示唆される. 特に雄は, 雌を巡る闘争において体サイズの大きな個体が優位となり繁殖成功を得やすい

ため、多回繁殖のチャンスを活かし高い生涯繁殖成功（適応度）を得るためには成長を続けることが重要になるだろう。

第2項 回遊パターンの分類

第2章で提示した回遊履歴の推定基準を適用し野生魚の回遊履歴をみると、猿払沿岸に降海したイトウは生活史の大部分を塩分の高い汽水域や沿岸域で過ごしていること、また生活史の間で淡水域・汽水域・海水域を行き来していることが明らかになった。

降海型イトウ 16 個体と河川で死亡していたイトウ 1 個体を含む計 17 個体の回遊パターンは、おおまかに以下の 3 つのタイプに分類できた。

- ① 早期降海タイプ：耳石核付近で低い Sr:Ca 比レベルを維持し、その後早期に高い Sr:Ca 比に移行するタイプ（9 個体／17 個体）
- ② 晩期降海タイプ：耳石核から長期間低い Sr:Ca 比レベルを維持し、縁辺部付近で高い Sr:Ca 比に移行するタイプ（2 個体／17 個体）
- ③ 淡水・汽水タイプ：耳石核から縁辺部に至るまで淡水～汽水レベルの Sr:Ca 比レベルを変動しているタイプ（6／17 個体）

以上の回遊タイプをみると、降海年齢や降海期間、また各水域（淡水域、汽水域、海水域）の依存度は各個体で異なり、非常に多様な回遊パターンを呈することが明らかになった。降海年齢について、本研究から得られた耳石半径—尾叉長—年齢の関係から backcalculation により推定すると、①早期降海タイプでは 1-2 歳程度で、②晩期降海タイプでは 4-5 歳程度で、塩分の高い下流域もしくは沿岸域に降海していることが示唆された。また、各回遊タイプの雌雄比は、①早期降海タイプ（9 個体）は雄：雌＝5：4、②晩期降海タイプ（2 個体）は雄：雌＝1：1、③淡水・汽水タイプ（6 個体）は雄：雌＝1：5 であり、淡水・汽水タイプで雌が多い傾向がみられたが、それ以外は大きな特徴はみられなかった。③淡水・汽水タイプはその中でもそれぞれのプロファイルは多様で、No. 3 のように生息域を徐々に下流や沿岸へとシフトさせる個体や No. 6, 7 のような淡水への依存が強い個体、No. 12 のような汽水への依存が強い個体など様々であった。

以上のように、初降海年齢や降海期間、各水域の利用度は個体ごとに異なり、回遊パターンは極めて多様性が高いことが明らかになった。

第3項 ハビタットシフトの要因

多様な回遊プロファイルの中でも、降海型イトウ 16 個体のうち 9 個体が早期降海タイプであり、このタイプが 56 %を占めていることが明らかになった。早期降海タイプ

では、本研究から得られた耳石半径—尾叉長—年齢の関係から backcalculation により推定すると、2 歳程度で塩分の高い下流域もしくは沿岸域に降海していることが示唆された。久保 (1982) は、飼育されたイトウに基づき、生後 2 年目の春からスモルトが進行し 9 月の時点では塩分耐性を有していると報告している。また、佐川 (2006) は、稚魚であっても河口域まで降下する個体が存在することを報告している。本研究においては、このように若齢での降海を示すデータが得られたため、体長約 10 (cm) のイトウ 3 個体を淡水 (0 %) から直接海水 (30 %) に入れ 6 か月間飼育した塩分耐性実験を行った。その結果、3 個体とも問題なく生存し、餌の食べ方や遊泳行動の大きな変化も認められなかったことを確認している。これらのことは、イトウの塩分耐性や浸透圧調節能力が高く、1, 2 歳の若齢で塩分の高い下流域もしくは沿岸域に降海するという本研究の推定に大きな問題はないことを裏付けている。佐川ら (2003) は、イトウ当歳魚及び 1 歳以上魚ともに、流速が 0 m/sec 程度の緩流域を生息場所としていることを明らかにしている。江戸 (2002) は空知川水系において稚魚の分散行動を調査し、産卵域で浮上したほとんど全ての個体が本流へと長距離降下分散し、定着個体がほとんど観察されなかったことを報告している。また、秋以降には選択的に氾濫原を利用していることを見出ししている (江戸, 2007)。本研究の対象河川である猿払川の下流域には、河川改修による範囲の縮小化が認められるとはいえイトウが好む氾濫原が広がっており、初期生活史での下流域への降下はこのような環境の存在によって支えられている可能性が考えられる。

本研究により、イトウの生活史特性について、河川上流域から沿岸域まで広汎な行動圏を有し、且つそれらの間を柔軟に行き来していることが示された。これら生活史の中で、ハビタットシフトを引き起こす要因について、①代謝率、②水温、③餌の獲得の三つの視点から考えてみたい。

サケ科魚類の生活史分岐においては代謝率の重要性が指摘されている (Metcalf et al. (1995); Nagata (2002))。Metcalf et al., (1995) は、浮上直後のアトランティックサーモン (*Salmo salar*) の稚魚を用いて、代謝率の高い個体は稚魚間の社会関係で有利となり高い成長率を保持し、結果として若齢でスモルト化することを示している。Nagata (2002) は、サクラマス¹の生活史特異的な分散パターンのメカニズムとして、高い代謝率を持つ雄個体は浮上時の体サイズが大型で抗流性が高く、社会関係で優位になるため、これらの雄個体は上流 (産卵場付近) にとどまり、また春季の成長がよい²ため、河川内成熟へ向かうと述べている。その他の雄と多くの雌は代謝率が低く浮上時のサイズは小型で抗流性が低いため、社会関係では劣位になり下流に移動する。また、生活史分岐において、河川内成熟やスモルト化の決定期までの成長過程は特に重視されており、成長に大

きな影響を及ぼす餌条件などの環境要因も無視できない（玉手・山本, 2004）．イトウについて、佐川（2006）は猿払川水系における生態調査により、孵化・浮上した後産卵域に留まる定着個体と浮上後すぐに河口付近まで降下する降下個体の存在を明らかにしており、代謝率や浮上後の成長過程の違いが影響している可能性が考えられる．一方、江戸（2002）は空知川水系において浮上稚魚のほとんど全ての個体が本流へと長距離降下分散し、定着個体がほとんど観察されなかったことを報告している．分散行動は好適な生息環境を求めて行われる適応的行動と考えることができるため、利用可能な生息環境の分布状況がこのような水系ごとに異なる行動特性を形成する要因として働いているかもしれない．

移動の要因として、本多ら（2009）は、水温を挙げている．超音波テレメトリーを用いて道東別寒辺牛川水系に生息するイトウの行動を追跡調査し、春季（5-6 月）及び秋季（9 月）にイトウが下流域に降下する傾向があること、また夏季に河口域の水温が高くなり中流域との水温差が大きくなると生息域をより上流側へとシフトさせることを報告しており、イトウが季節的回遊を行っていることを明らかにしている．本多（2009）は、夏季の 20℃前後の高水温はイトウ成魚の生息域を決定する要因の一つとなると述べている．この調査では、河口域の最高水温が 20℃を超えた日が 42 日間観測された一方、中流域では 1 日も観測されていない．また、イトウは他のサケ・マス類に比べて高水温に弱く、養殖場のイトウでは飼育水温が 20℃を超えると斃死する個体が急増する（福田ら, 1992）．本研究で採集された降海型イトウの中で、海水温の平均が 20℃程度に達するものは 2011 年 9 月に猿払沿岸で採集されたイトウ 3 個体（体長約 70 cm）のみである．2011 年 9 月に観測された海水温の平均は 20℃（上旬:21.0℃, 中旬:20.9℃, 下旬:18.5℃）であり（猿払漁業共同組合観測データ）、またこの 3 個体はいずれも雌で抱卵個体（GSI (%): 2.77 ± 0.53 ）であった．高水温によるリスクよりも卵成熟に必要なエネルギーを獲得することの方がよりベネフィットが高いのか、雌の卵成熟と生息場所の関係はこれだけでは議論できないが、生息域の移動の要因の一つである可能性は考えられるだろう．

ハビタットシフトを引き起こす三つ目の要因として、餌の獲得が挙げられる．猿払沿岸流入河川のイトウにおいても、イトヨが海から遡上する春季に河川下流域でイトヨを捕食する行動が毎年観察されている．また、中野（1992）は、イトウの胃内容物からイトヨを確認しており、体長や時期等を考慮し海からの遡上個体であることを推測している．また、電波テレメトリー調査により、猿払川水系の産卵個体（雌, 70.7 cm）が産卵直後に河口域まで（> 20 km）1 日足らずで降下したことを確認している（津田, 未発表）．5-6 月は下流域や沿岸域にイトウが生息していることが知られており、イトウ釣り

の最も盛んな時期となる。産卵後は、遡上や闘争、産卵行動などによりエネルギーを消耗している。イトウは多回産卵型であり、産卵後も効率よくエネルギーを獲得しその後の生存及び成長に向けてスタートを切らなくてはならない。降海型イトウ 16 個体の肥満度をみると、降海型イトウの肥満度が 12.4 ± 1.4 であったのに対し、河川で死亡していた個体 (No. 14; ③淡水・汽水タイプ) の肥満度は 7.5 と著しく低く、外見もやせていた。また、この河川死亡個体の胃内容物からはドジョウ 4 個体が採取されているが、解剖時の胃は降海型イトウと比較し油分が少なく、身の色も白かった (詳細は第 5 章)。これらのことから、イトウの生存や成長に必要なエネルギーの獲得は河川だけではまかないきれず、河川下流域や沿岸域の生産性の高さを利用していることが示唆された。成熟サイズにまで成長したイトウの体は 50cm 以上であり、産卵後のエネルギーの回復のためには効率よくエネルギーを獲得できる河川下流域や沿岸域への回遊が有効だと考えられる。

第 4 項 回遊パターンの地域間比較

猿払沿岸のイトウと比べ、北海道厚岸湖 (汽水湖) で捕獲したイトウは汽水域である厚岸湖までは回遊するが、海洋 (海水域) にはほとんど出ていないことが報告されている (Honda et al., 2010)。これら猿払沿岸個体と厚岸湖個体における回遊パターンの差異の成因について、両者の河口域の地形的な差に関連している可能性を考えたい。猿払沿岸に流入する河川の河口域は直接海へとつながっているが、厚岸湖は厚岸湾を経て海とつながっており、地形的な特徴がある。一般的に、湖沼は海洋と比較し、外敵が少ないため被食リスクが低く、保護的環境にあるというメリットがある。また、厚岸湖は厚岸湾に接続されているため、河川に挟まれた湖沼よりも豊富な餌生物が侵入し高い多様性と生産性を有している可能性が推測される。一方、厚岸湖が汽水湖であることを考慮に入れると、塩分環境が変化しやすいため、浸透圧調節にかかる生理的なストレスに曝されやすいというデメリットがある。本節第 3 項で議論したように、イトウが高い塩分耐性能または高い浸透圧調節能を有していると考ええると、浸透圧調節にかかる生理的ストレスのデメリットよりも餌生物の豊富さや被食リスクの低さというメリットの方が大きかったのではないかと解釈することができる。これらの条件に加え、厚岸湖がイトウを収容するにふさわしい広さや環境を備えているとすると、沿岸域まで降下する意義はあまりなく、厚岸湖にとどまるという選択は合理的である。他方、猿払川河口域は豊富な餌生物が存在しているとはいえ (詳細は第 5 章)、沿岸域は河川の河口域と連続しているため、明確な線引きがないまま行動圏が沿岸域に及ぶ可能性が考えられる。この場合、このイトウの回遊行動は、シロザケのようなベーリング海に及ぶ外洋

への大規模回遊ではなく、あくまで索餌回遊を目的とした沿岸域までの小規模回遊である可能性が高いことに留意したい。猿払村の漁業関係者に行った聞き取り調査からも、イトウは最も陸側の定置網（200 m 沖合）にのみ入り、それ以降の沖合の定置網にはほとんど入らない（藤本、私信）。このことはイトウの回遊行動が沿岸域までにとどまり、それ以上沖には回遊していないことを推測させる。猿払沿岸イトウにおける沿岸域までの回遊行動をどう捉えるか考えるとき、それは河川と海洋の間に明確な線引きはなく、イトウにとっての「沿岸域（広義の海洋域）」は「河川の延長としての沿岸」と捉える方がよいのではないだろうか。また、回遊には目的地にまで遊泳する航海能力が必要である。形態的な特徴と関連した遊泳能力も影響すると考えられるため、形態がイトウの回遊範囲を限定している可能性も考えられる。

猿払沿岸個体と厚岸湖個体における回遊パターンの差異について、もう一つ考えられる要因が個体群の遺伝的要因である。江戸ら（2008）は、北海道内の主要分布域を網羅する 19 個体群及びモンゴル産タイメン 1 個体群について mtDNA 解析を行い、北海道のイトウ個体群は 4 つのグループ（日本海グループ、オホーツク海グループ、根室海峡グループ、太平洋グループ）に分けられ、明瞭な地域クラスターを形成していること、また個体群（水系）間の分化も大きいことを明らかにしている。これら 4 つのグループ（地域）間、さらには個体群（水系）間におけるイトウの遺伝的交流は極めて少なく、各個体群は隔離された後独自に進化したことを示唆している（江戸ら、2008）。このような遺伝学的知見を考慮に入れると、個体群間の遺伝的差異が回遊パターンや生活史のプロファイルに影響を及ぼしていることも考えられる。また、各地域・各個体群が独自に進化してきたことは、海を介しての迷入が低いことを意味している。

このように、猿払沿岸個体と厚岸湖個体における回遊パターンの違いは、遺伝的差異や河口域と海を結ぶ地形的な差異、また餌生物の分布及び多様性の差異などが関連している可能性が考えられる。今後、物理環境特性や餌生物の分布、各生息環境の生産性などを明らかにするとともに、異なる水系のイトウの回遊パターンを明らかにすることにより、イトウの回遊生態や生活史特性をより深く理解することができる。

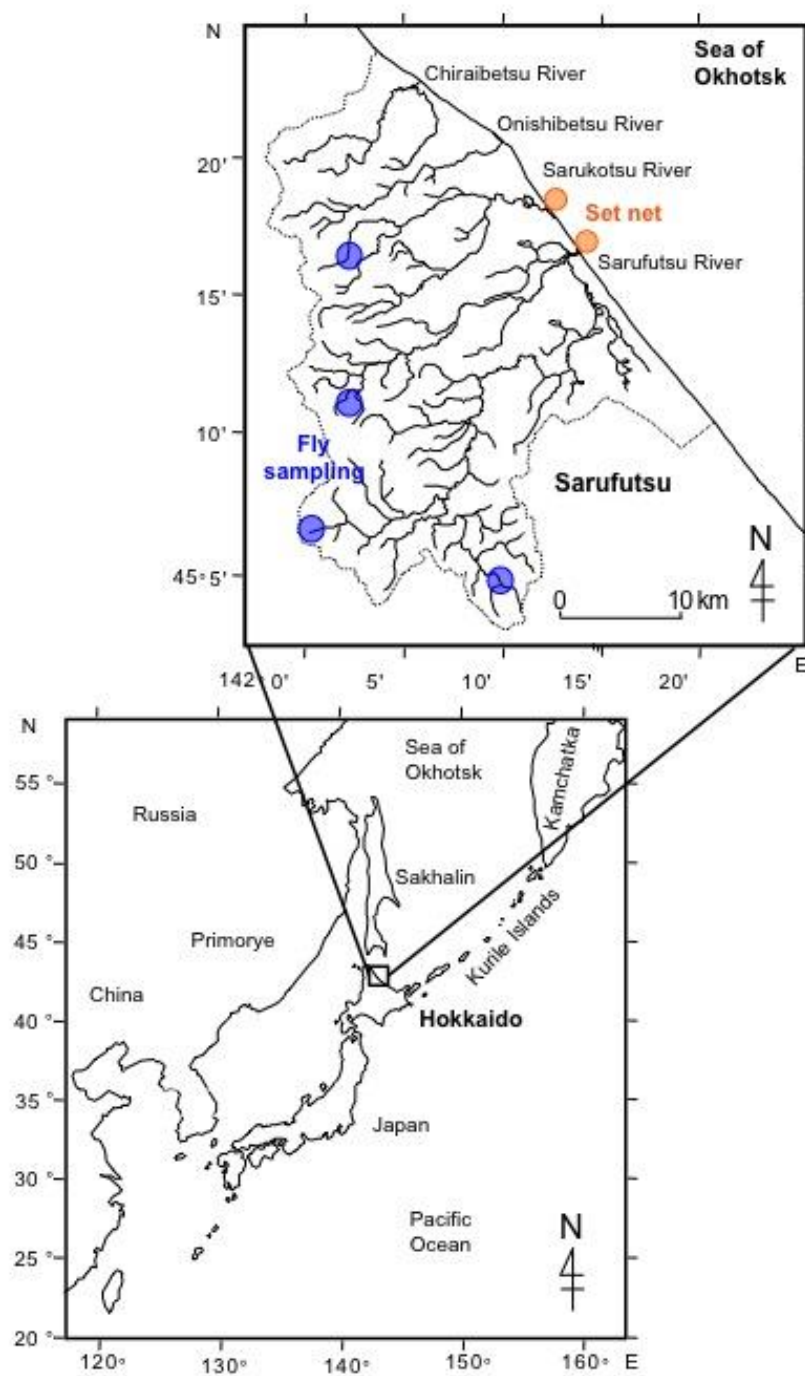


Fig. 4-1 Location of sampling site of anadromous (orange circle) and fly (blue circle) Sakhalin taimen used in the present study.

Table. 4-1 Characters of individual Sakhalin taimen captured in Sarufutsu river system.

Age	Number	TL (cm)	FL (cm)	BW (g)	Condition factor
0	12	3.12 ± 0.14	3.03 ± 0.14	-	-
1	21	12.4 ± 1.88	11.9 ± 1.91	20.0 ± 9.67	11.1 ± 0.86
2	1	19.0	18.6	63	9.79
4	1	43.5	42.5	706	9.20

Table. 4-2 Biological characteristics of individual Sakhalin taimen captured on the coast of Sarufutsu (Sea of Okhotsk) and Karibetsu River in Sarufutsu village. Sampling site, captured date, Fish No., sex, age, total length (TL), fork length (FL), body weight (BW), gonad somatic index (GSI), maturational status, condition factor, retained eggs are shown.

Sampling site	Captured date	Fish No.	Sex	Age	TL (cm)	FL (cm)	BW (g)	GSI (%)	Maturational status	Condition factor	Retained eggs
Sarufutsu Coast (Sea of Okhotsk)	1999.6.	35	♀	9	78.4	74.4	5500	0.5	-	13.35	○
		36	♀	8	73.3	69.4	4600	0.56	-	13.76	-
		37	♂	13	77.1	75.2	6180	0.2	-	14.53	-
	2007.7.	1	♂	11	75	73.2	4888	0.22	Immature	12.46	-
		2	♂	12	77.3	76.5	5692	0.11	Immature	12.71	-
		3	♀	13	79.7	78.6	5789	0.8	Immature	11.92	-
		4	♀	12	79.7	77.6	5820	0.71	Immature	12.45	-
	2010.7.	5	♀	6	58.5	56	2325	0.15	Immature	13.24	-
		6	♀	6	55.8	54	2390	0.46	Immature	15.18	-
		7	♂	10	75.5	73	5085	0.22	Immature	13.07	-
		8	♂	10	76	74.4	5145	0.17	Mature	12.49	-
		9	♂	11	81.5	78	5530	0.23	Mature	11.65	-
		10	♀	14	85.8	84	7900	0.77	Mature	13.33	-
		11	♀	16	92	89	8750	0.81	Mature	12.41	-
	Unknown	12	♀	12	87.1	84	6770	0.78	Mature	11.42	-
		13	♂	12	81.2	79.8	5145	0.27	Mature	10.12	-
	2011.6.	15	♂	-	73	70.4	3920	-	-	11.23	-
	2011.9.	16	♀	9	72.5	69.2	3700	2.74	Mature	11.17	○
		17	♀	8	70	66.5	2809	2.26	Mature	9.55	○
		18	♀	8	68.9	65.8	3156	3.32	Mature	11.08	○
Karibetsu River	2007.7.	14	♀	7	56.5	54.5	1220	0.44	Immature	7.54	-

Condition factor = Body mass (g) × Fork length (cm)⁻³ × 1000

GSI (%) = Gonad mass (g) × (Body mass (g) – gonad mass (g))⁻¹ × 100



Fig. 4-2 Anadromous Sakhalin taimen captured at Sarufutsu Coast (Sea of Okhotsk).



Fig. 4-3 Otolith of Sakhalin taimen. White bar = 500 μ m.

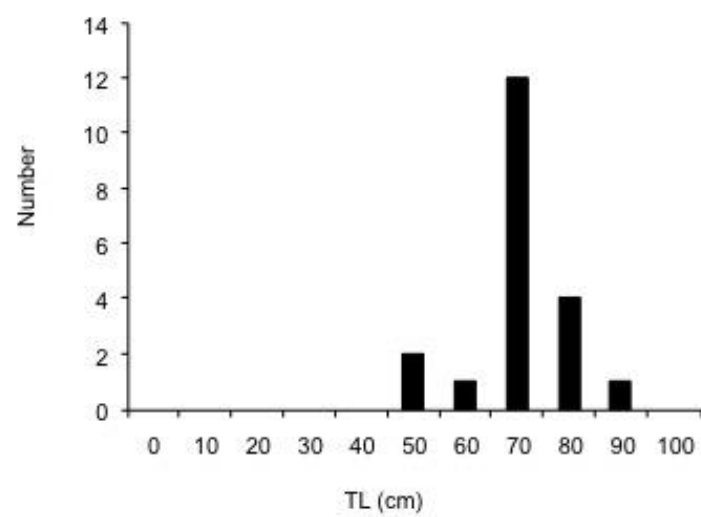


Fig. 4-4 Total length composition of wild Sakhalin taimen collected from Sarufutsu Coast (Sea of Okhotsk).

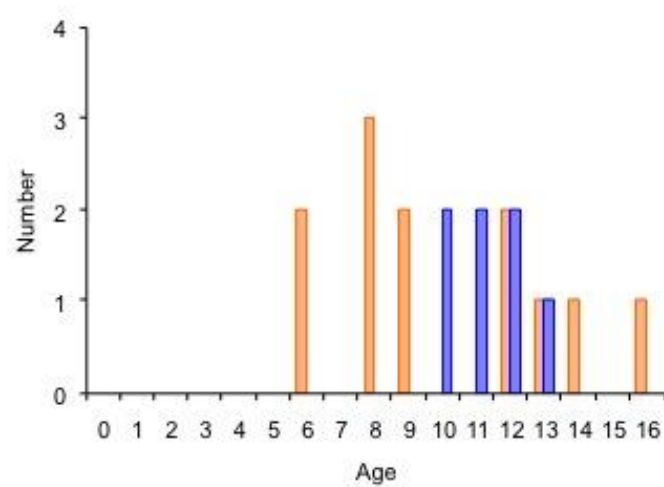


Fig. 4-5 Age composition of wild anadromous Sakhalin taimen collected from Sarufutsu Coast (Sea of Okhotsk). Blue bars and orange bars are male and female, respectively.

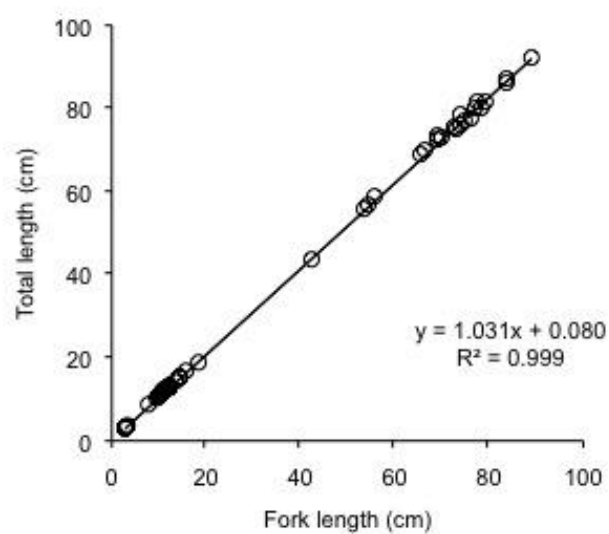


Fig. 4-6 Linear relationships between total length (cm) and Fork length (cm) using wild Sakhalin taimen collected from river in Sarufutsu Village and Sarufutsu Coast (Sea of Okhotsk). Each symbol shows an individual fish.

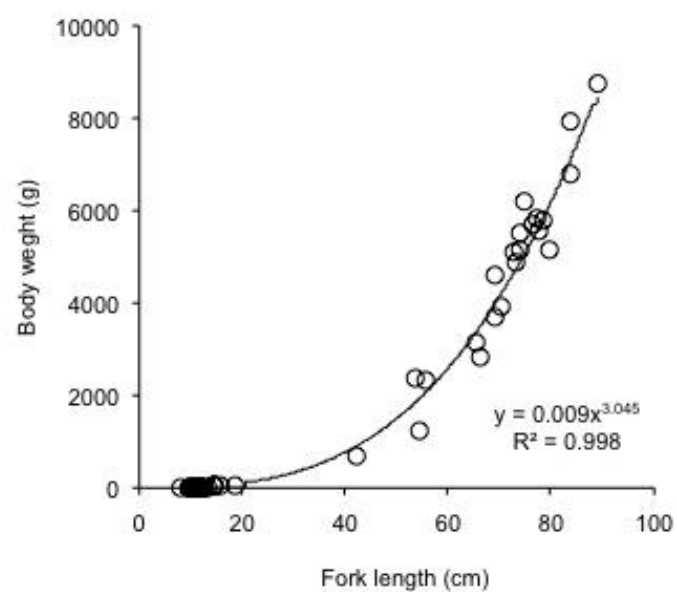


Fig. 4-7 Exponential relationships between body weight (g) and fork length (cm) using wild Sakhalin taimen collected from river in Sarufutsu Village and Sarufutsu Coast (Sea of Okhotsk). Each symbol shows an individual fish.

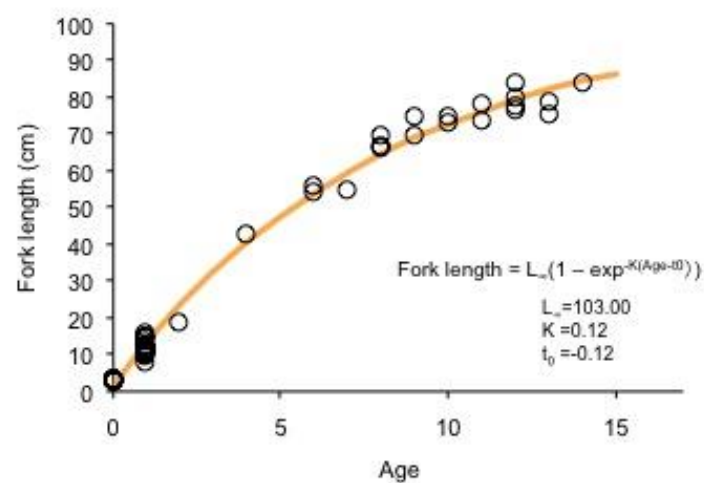


Fig. 4-8 Relationships between fork length (cm) and age using wild Sakhalin taimen collected from river in Sarufutsu Village and Sarufutsu Coast (Sea of Okhotsk). Each symbol shows an individual fish.

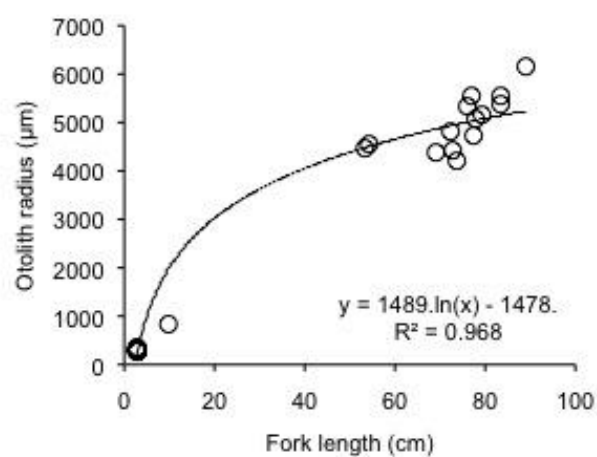


Fig. 4-9 Relationships between otolith radius (μm) and fork length (cm) using wild Sakhalin taimen collected from river in Sarufutsu Village and Sarufutsu Coast (Sea of Okhotsk). Each symbol shows an individual fish.

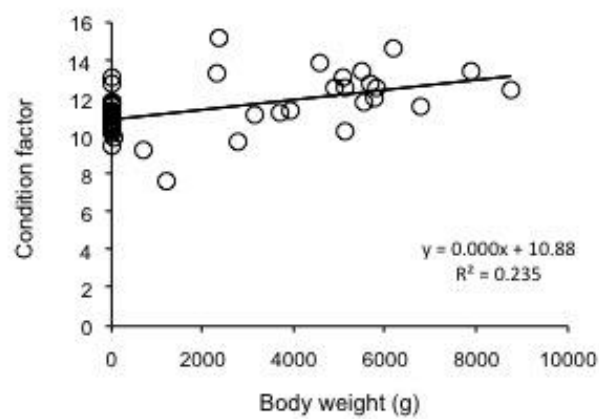


Fig. 4-10 Relationships between body weight (g) and condition factor using wild Sakhalin taimen collected from river in Sarufutsu Village and Sarufutsu Coast (Sea of Okhotsk). Each symbol shows an individual fish.

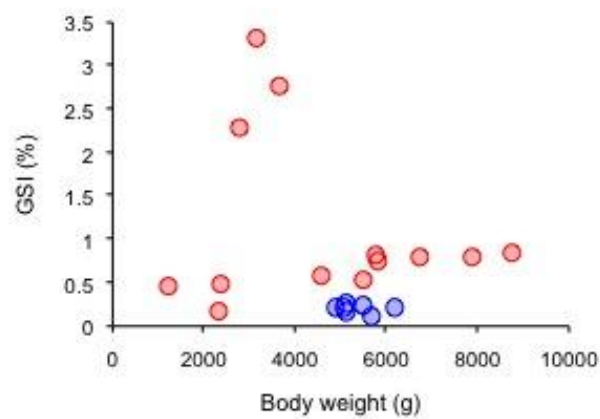


Fig. 4-11 Relationships between body weight (g) and GSI (%) using wild Sakhalin taimen collected from Karibetsu river (n=1) and Sarufutsu Coast: Sea of Okhotsk (n=19). Each symbol shows an individual fish. Blue circles and red circles are shown male and female, respectively.

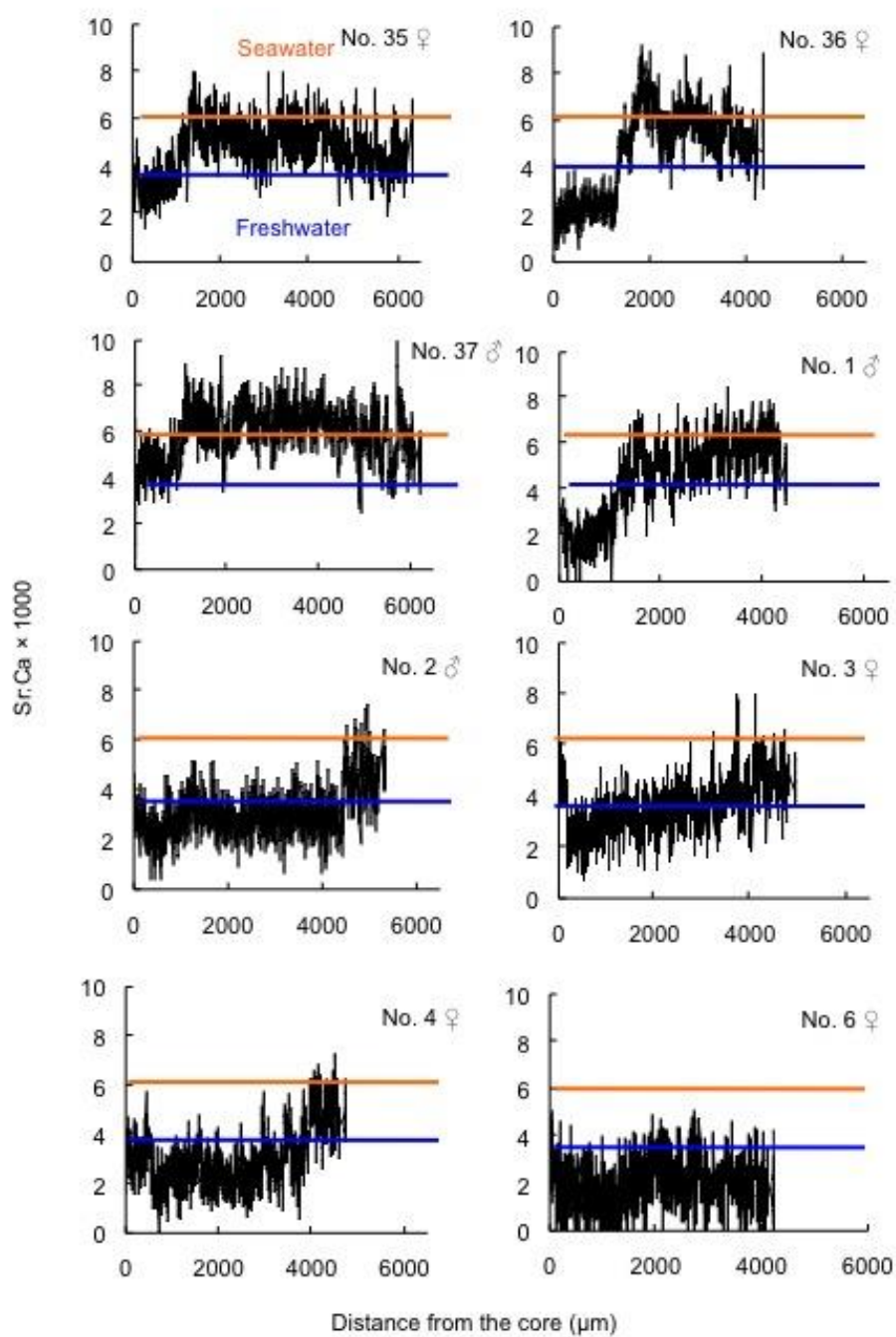


Fig. 4-12 Profiles of Sr:Ca ratios from the core to the edge of the otoliths of wild fish collected from the Sarufutsu Coast (Sea of Okhotsk). Horizontal axis, Distance from the core (μm); vertical axis, Sr:Ca ratios in otolith.

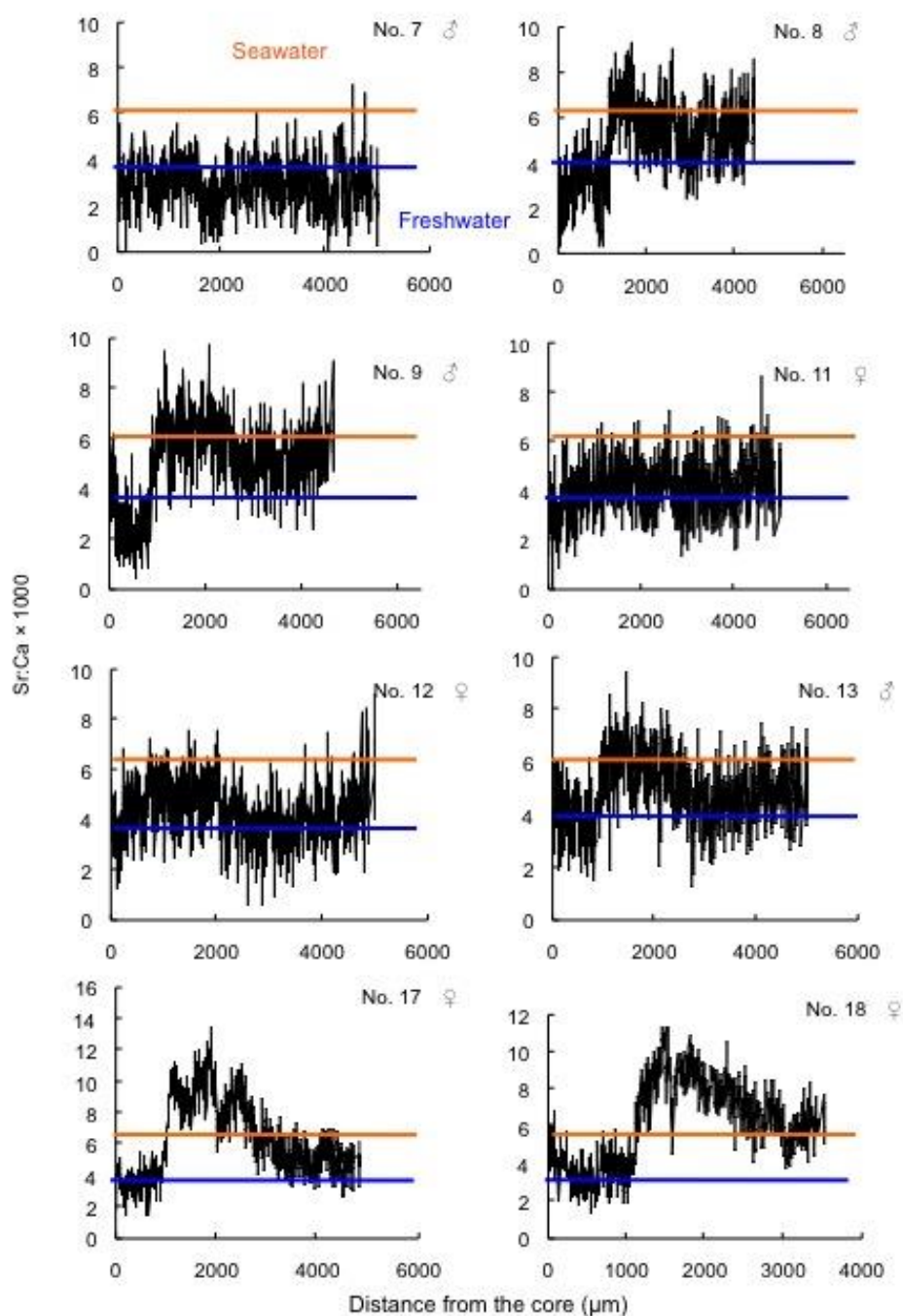


Fig. 4-13 Profiles of Sr:Ca ratios from the core to the edge of the otoliths of wild fish collected from the Sarufutsu Coast (Sea of Okhotsk). Horizontal axis, Distance from the core (μm); vertical axis, Sr:Ca ratios in otolith.

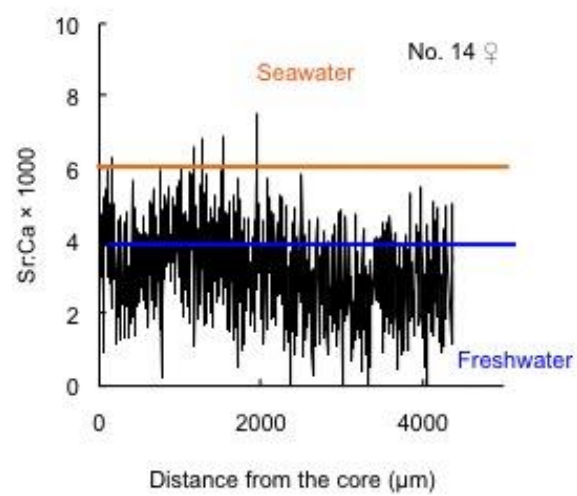


Fig. 4-14 Profiles of Sr:Ca ratios from the core to the edge of the otoliths of wild fish collected from the Karibetsu River (Sarufutsu River system). Horizontal axis, Distance from the core (μm); vertical axis, Sr:Ca ratios in otolith.

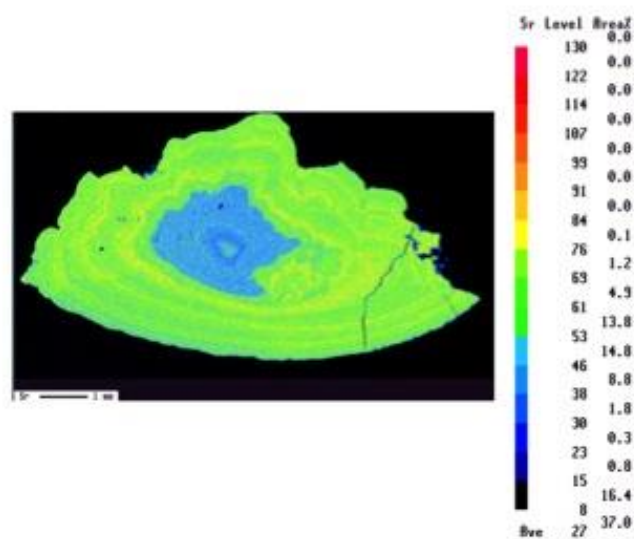


Fig. 4-15 X-ray intensity maps of Sr contents in the otoliths of fish no.36 from Sarufutsu Coast. Sr concentration showed low levels (blue) at the core of the otolith and then higher levels towards the outside (green and yellow). Three yellow concentric rings in the outer portion of the otolith suggest that the individual moved into a higher salinity region in the estuary or sea.

第5章 食性

第1節 緒言

餌の獲得は生物がその生命を営む上で最も重要且つ根本的なテーマであり、採餌行動は競争や移動（回遊）、棲み分けといった生物の様々な行動や現象の動機になる。生物の生活史や生息場所と食性は密接に関連しており、成長に伴う食性の変化を明らかにすることはその生物の生物学的特性や生態学的特性の理解に貢献する。また、希少種の保全を考える上で、これらの知見は、生態学的特性を踏まえた保全策の策定に欠かすことのできない重要な情報となる。

イトウの食性については、河川や汽水湖で捕獲された個体の胃内容物を調べた研究が若干例報告されている（川村ら、1983; 中野、1992; 佐川ら、2003; Ohdachi and Seo, 2004）。しかし、これら食性の知見は淡水生活期に限定されており、降海型イトウの食性に関する記録はEdo et al. (2005) の3個体のみである。また、これらの解剖による胃内容物調査はダイレクトに確実な餌資源を調べることができる一方、ある一時点を切り抜いた情報であるため調査の直前に偶然補食したものを過大評価しがちである。また消化されやすいものは胃内容物として残りにくいといった誤差を生じやすい。

近年、魚類の炭素・窒素安定同位体比を測定することによって、その生態や生活史、あるいは魚類を取り巻く生態系を調べる研究が数多く行われている（和田、1986; Wada et al., 1987, 1993; Kline et al., 1990; France et al., 1995; Bilby et al., 1996; 南川、1997; 山田・吉岡、1999; 阿部・布川、2005）。炭素・窒素同位体比を用いた食性解析では、餌の種類を特定することはできないものの、解剖による胃内容物調査とは異なり、①長期的な餌利用の平均的な組成を把握できる、②客観的かつ定量的なデータを得られる、③他の生態系との比較が可能、などの利点がある（松崎、2010）。

第5章では、イトウの成長に伴う食性を明らかにすることを目的とした。幼魚（河川生活期）のイトウの食性を調べるとともに、同所的に生息するヤマメの食性も明らかにし、猿払川水系における両者の共存機構について考察した。また、両者の形態的特性についても併せて調査した。成魚では、河川で死亡していたイトウと沿岸域で採集した降海型イトウ（海洋生活期）を用い、解剖による胃内容物調査を実施し直接的且つ短期的な餌資源を把握した。また、炭素窒素安定同位体比分析により長期的な採餌場所を推定するとともに、猿払川水系上流域から猿払沿岸におけるイトウの生態的地位を明らかにすることを目的とした。

第2節 材料と方法

第1項 イトウ幼魚とヤマメの採集

2011年8月に猿払川の本支流上流域において、胃内容物調査を行うため、イトウ計23個体とヤマメ計26個体をサンプリングした (Table. 5-1) . イトウ幼魚の写真を Fig. 5-1 に示す. 希少種保護のため、具体的な採集場所の記述は避けることとする. 採捕には、たも網 (口径: 28cm, 網目: 1mm, HOGA) とさで網 (口径: 80cm, 深さ: 70cm, 網目: 10mm, 特別採捕許可証: 内水面特採第 92 号) を用いた. 採捕した個体はすぐに捕獲した場所の河川水で満たしたバケツに入れた. また、採捕した場所の水温 (°C) , 水深 (cm), 樹冠被覆度 (%) を記録した. 樹冠被覆度 (Canopy Shade: CS) は佐川ら (2003) の方法に従い、測量点直上の直径 3 (m) の円内の状態を以下の4段階の順位変数を定義し、目視で区分した. 1: 被覆がみられない…CS=0 %, 2: 被覆が天空面積の半分未満…0 % < CS < 50 %, 3: 被覆が天空面積の半分以上…50 % ≤ CS < 80 %, 4: 天空のほとんどが被覆される…80 % ≤ CS ≤ 100 %

形態計測のデータの統計解析については、正規性及び等分散性共に認められなかったため、Mann-Whitney U 検定を用いた.

第2項 イトウ成魚の採集

猿払沿岸の定置網で混獲された降海型イトウ 20 個体及び狩別川で死亡していたイトウ成魚 1 個体を実験に供した. 詳細は、第 4 章第 2 節第 3 項と同様である.

第3項 形態計測

イトウ幼魚とヤマメの形態計測を行うため、2011年8月に猿払川の本支流上流域において、イトウ計 19 個体とヤマメ計 16 個体を採集した (Table. 5-1) .

計測に際しては、麻酔を施した. 河川水により魚類・甲殻類麻酔剤 FA100 (田村製薬) を 1/10000 の濃度になるように希釈し麻酔薬として用い、麻酔薬を入れたバケツに採捕したイトウ及びヤマメを浸漬させた. なお、麻酔の濃度設定には、FA100 の説明書に記載されている魚類の濃度 (1/5000~1/20000) を基準として、薄い濃度から様々な段階の濃度を設定し、最も適切な濃度を 1/10000 と定める前実験を行った. 麻酔薬に浸漬後注意深く観察し、魚体が傾く現象を麻酔の効果が現れた基準とし、魚体を取りあげ、以下の 13 項目を計測した. 全長 (cm), 尾叉長 (cm), 標準体長 (cm), 体重 (g), 頭長 (cm), 吻長 (cm), 眼径 (mm), 上顎長 (cm), 体高 (cm), 体幅 (cm), 尾柄長 (cm), 尾柄高 (cm), 背鰭前長 (cm) を計測した.

なお、魚体を麻酔薬から上げた際、麻酔の効きが悪い場合には、再度麻酔薬に浸漬し、麻酔の効果が確認できてから作業することとした。また、麻酔が深くなりすぎ麻酔により死亡する個体が出ないように、終始観察しながら実験を行った。形態計測後、背鰭より前方且つ側線より上部から採鱗を行った。幼魚の採鱗は、鱗が非常に小さくピンセットでは時間がかかるため、魚体への負荷が大きい。そこで、魚体への負荷を抑えることを目的として、剃刀の替え刃（フェザー剃刃 S 片刃、フェザー安全剃刀株式会社）の背部分を使い、採鱗した。

形態計測のデータの統計解析には、データに正規性が認められた場合はスチューデントの t 検定を、正規性及び等分散性共に認められなかった場合には、Mann-Whitney U 検定を用いた。

第4項 ストマックポンプによる胃内容物の摘出

イトウを殺さずに胃内容物を摘出するため、摘出にはストマックポンプを用いた。市販の最も小さいサイズのストマックポンプ（全長 20cm, ノズル径 5.5mm, flux）を使用しても、イトウ幼魚の喉の太さに合わなかったことから、ストマックポンプのゴム部分をマイクロピペットのチップに装着した自作のストマックポンプを使用した。実際に調査に使用したストマックポンプの写真を Fig. 5-1 に示す。

山本ら（2009）は同じサケ科魚類であるオショロコマの胃内容物をストマックポンプにより採取する際、10cm 以上の個体については入れた水とともに胃内容物を吸引採取すると記述している（山本ら、2009）。イトウ及びヤマメについても当初山本ら（2009）の方法を基準として同様の方法で行っていたが、吸引採取により胃の裏返りによる死亡個体が出現し、個体に対する負荷が大きいことが懸念された。本調査では、ストマックポンプで河川水を吸引し、イトウ及びヤマメの口からゆっくりと挿入し、胃の突き当たり部分まで挿入した。突き当たった部分から少し手前に引き、勢い良く水を入れ、そのままストマックポンプを引き抜き、胃内容物を摘出した。その結果、胃の裏返り現象はみられなくなり、個体への負荷を軽減することができた。摘出は、上記の作業を繰り返し行い、胃内容物が確認できなくなるまで行った（平均 3-5 回）。採取した胃内容物は、ただちに 10 %ホルマリン(Wako)溶液の入ったバイアルビン(VIOLAMO 15ml, 50ml, ASONE) に入れ、保存した。全ての作業終了後、イトウは河川水の入ったバケツに入れ、麻酔からの覚醒を待ち、採捕地点で放流した。放流後も正常に泳ぎ出すまで観察を続けた。ヤマメは全個体を持ち帰り、実験に供するまで-40℃で冷凍保存した。

以上の一連の調査は、魚体への負担を最小限に抑えられるよう、出来る限り迅速に、細心の注意を払いながら行った。

第5項 解剖による胃内容物の摘出

降海型イトウは解剖により胃を摘出し、胃内容物を採取した。採取後の胃内容物の重量 (g) を計測し、直ちに 10%ホルマリン液 (Wako) に保存した。10%ホルマリンが手元にない場合には、-40℃で冷凍保存した。

また、ストマックポンプによる胃内容物の回収精度を調べるため、研究室に持ち帰ったヤマメは解剖により胃を摘出し、胃内容物が残っているか否かを調べた。残存内容物が確認された場合は採取し、採取された胃内容物は直ちに 10 % ホルマリン液 (Wako) に保存した。解剖の結果、26 個体中 21 個体で胃内容物の残渣は確認されず、空胃率は 80.8 %であった。なお、胃内容物が確認された 5 個体においては、そのほとんどが断片的で同定が困難な残渣であった。

第6項 胃内容物の解析

イトウ幼魚 (N=23) 及びヤマメ (N=26) の胃内容物から採集された昆虫は、目視及び実体顕微鏡を用いてできる限り細かく同定した。同定には、東京大学大学院農学生命科学研究科 森林科学専攻 森林動物学研究室の加賀谷隆助教の協力のもと行った。以下に分類同定群を示す。

水生動物：魚類，ヨコエビ目，カゲロウ目，カワゲラ目，トビケラ目，ハエ目，トンボ目，コウチュウ目

陸生動物：チョウ目，トンボ目，コウチュウ目，ハエ目，ハチ目，ハチ目アリ科，クモ目，カメムシ目，ヤスデ類，チャタテムシ目，ハサミムシ目，トビケラ目，トビムシ目

イトウ及びヤマメの各個体について同定分類群ごとに個体数と湿重量を計測し、各群の分類区分における平均個体数比 (%N) ，平均湿重量比 (%W) ，出現頻度 (%F: 同定区分の出現サンプル数／群のサンプル数) を算出した。また、これらの結果を用いて、Pinkas et al. (1971) に従い IRI 値 (Index of Relative Importance) を、また Pianka (1973) に従い Pianka の α 指数を算出した。IRI 値は、餌重要度指数であり、以下の式で算出される。

$$IRI = (\%N + \%W) \%F \quad (5-1)$$

また、餌の類似度を示す Pianka の α 指数は、以下の式で算出した。

$$\alpha = \sum p_{1j} \sum p_{2j} / [\sum (p_{1j})^2]^{1/2} [\sum (p_{2j})^2]^{1/2} \quad (5-2)$$

$$p_{1j} = n_{1j} / N_1, p_{2j} = n_{2j} / N_2$$

N_1, N_2 は各生物群 1, 2 (イトウ, ヤマメ) における総摂餌個体数, n_{1j}, n_{2j} はある餌生物 (分類区分) j の合計摂餌個体数, p_{1j}, p_{2j} は各生物群 1, 2 (イトウ, ヤマメ) の総摂餌個体数に対するある餌生物 (分類区分) 個体数の割合を示す.

イトウ成魚の胃内容物では, 餌生物の同定, 胃内容物総重量 (g) 及び餌のサイズ (cm) の計測を行った. その結果を用いて充満度 (Index of stomach fullness) 及び相対餌サイズ (Relative size of food: 尾叉長に対する餌サイズの割合) を Edo et al. 2005 に従い, 以下の式により算出した.

$$\text{Index of stomach fullness} = \text{Stomach content mass (g)}^{-3} \times \text{Body mass (g)}^{-1} \times 1000 \quad (5-3)$$

$$\text{Relative size of food: Food size (cm)} \times \text{Fork length (cm)}^{-1} \times 100 \quad (5-4)$$

第 7 項 餌生物の採集

猿払沿岸 (オホーツク海) 及び猿払川水系において, イトウの餌資源として利用可能な生物 (魚類, 両生類, 甲殻類, 昆虫類) を網羅的に採集した. 河川における生息生物の採集には, たも網 (口径: 28cm, 網目: 1mm, HOGA) 及びさで網 (口径: 80cm, 深さ: 70cm, 網目: 10mm, 特別採捕許可証: 内水面特採第 92 号) を用いた. 沿岸域 (オホーツク海) における生息生物の採集は, 定置網船により行った.

河川においては以下の魚類・両生類・甲殻類を採集した.

ハゼ, ボラ, スナヤツメ, イトヨ, トミヨ, ウグイ, ヤマメ, アメマス, イトウ (死亡個体のみ), ドジョウ類, スジエビ, ヨコエビ, アミ, エビジャコ, カニ類, カエル.

また, 河川において以下の昆虫類を採集した.

トンボ, ヤゴ, 陸生昆虫成虫, チョウ目幼虫, ヒゲナガカワトビケラ, ヒラタカゲロウ, モンカゲロウ, フタマタマダラカゲロウ, トビケラ類

海洋においては以下の魚類及び甲殻類を採集した.

チカ, カタクチイワシ, マガレイ, ヌマガレイ, ソウハチガレイ, カツオ, イカナゴ, ホッケ, サンマ, ニシン, スルメイカ, ウグイ, シロザケ, サクラマス, カラフトマス, イトウ, ヨコエビ

採集場所を Fig. 5-2 に、採集場所の代表的な写真を Fig. 5-3 に示す。

第 8 項 炭素・窒素安定同位体比分析

採集した魚類は体長 (cm) 及び体重 (g) を計測し、解剖により筋肉を小指の先ほど切り出し、採取した筋肉をガラス製シャーレ (直径: 45mm, 60mm, 株式会社フラット) に置いた。甲殻類、昆虫類は体長 (cm)、甲長 (cm)、体重 (g) を計測し、丸ごと分析試料とした。シャーレに入れた上記の試料は、60℃の乾燥機 (F0-30W, Fine) で 24 時間乾燥させた。乾燥させた試料は常温になるまで冷まし、乳鉢 (口径 60mm, ASONE) に入れて粉末状になるまですり潰した。魚類及び昆虫類の粉末状試料はエッペンドルフに入れ、クロロホルム (Wako) : メタノール (Wako) = 2:1 の混合溶液を 1 ml 入れ、手で振ってよく混合した。その後、ドラフト内に 24 時間置き、脱脂処理を行った。なお、魚類は脂質が多いため、脱脂処理を二回行うこととした。脱脂後の試料は、再度手で振りよく混合し、遠心分離機 (卓上マイクロ遠心機, KUBOTA3300) により 5000 rpm で 3 分間遠心分離した。上澄み溶液はパスツールピペット (HIRSCHMANN LABORGERATE) で除去し、エッペンの蓋を開けたままドラフト内で常温により 24 時間乾燥させた。脱脂及び乾燥処理の終わった試料は、最後に乾燥機 (Fine, F0-30W) に入れ、60℃で 24 時間乾燥させた。試料は 1 mg になるようにウルトラマイクロ天秤 (UMX2, METTLER TOLEDO) で計測し、スズカップ (Tin capsules solids 5×9 mm, SANTIS) に詰め、分析までの間デシケーター内で常温保存した。

炭素・窒素安定同位体比分析は新潟大学農学部で行った。分析には、燃焼型元素分析装置 Flash EA 1112 と安定同位体比質量分析装置 Delta V Advantage をオープンスプリットインターフェース ConFloIII で直結したユニットを使用した (いずれも Thermo Fisher Scientific 社製)。炭素・窒素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) は、次式により評価した。

$$\delta^{13}\text{C} \text{ or } \delta^{15}\text{N}(\text{‰}) = (\text{R}_{\text{sample}} / \text{R}_{\text{standard}} - 1) \times 1000 \quad (5-5)$$

$$\text{R} = {}^{13}\text{C} / {}^{12}\text{C} \text{ or } {}^{15}\text{N} / {}^{14}\text{N}$$

ここで standard は標準試料を表し、炭素の標準試料が PDB (ベレムナイトという貝の化石)、窒素が大気中の窒素である。

目的の試料を分析する前に量依存の効果及びスケールの効果を調べ、必要に応じて補正を行った。量依存の効果を知るための分析では、標準試料: DL-Alanine $\text{C}_3\text{H}_7\text{NO}_2$ ($\delta^{13}\text{C}$: -19.6‰, $\delta^{15}\text{N}$: 1.54‰) を用いて、予想されるサンプル中の C 量, N 量の 25 % - 300 % の量 (0.25 mg - 3 mg) のワーキングスタンダードを測定し、量依存の効果調べ

た. その結果, 本分析では量依存性が認められなかったため補正は行わなかった.

安定同位体比分析はキャリアガスの流量の変化などの影響を受けやすく, 同一の標本を測定しても分析ごとに値が若干変動する. この機械の変動を評価するため, 同位体比が既知の標準試料: DL-Alanine ($\delta^{13}\text{C}$: -19.6‰ $\delta^{15}\text{N}$: 1.54‰) をワーキングスタンダードとし, 約 10 試料ごとに測定して変動を評価した. また, 分析 1 サイクルごとに 1 つ以上のブランク (スズ箔) を挟んだ.

第 3 節 結果

第 1 項 イトウとヤマメの形態

イトウとヤマメの形態計測の結果を Table. 5-2, Fig. 5-4 に示す. 統計処理の結果, 頭長/尾叉長, 体高/尾叉長, 背鰭前長/尾叉長, 体幅/体高の 4 つの項目で有意な差 ($p < 0.05$) が検出された. 一方, 尾柄高/尾叉長, 上顎長/尾叉長, 眼径/尾叉長及び吻長/尾叉長に有意な差は認められなかった. 尾叉長に対する頭長及び背鰭前長, 体高に対する体幅はヤマメよりイトウの方が大きく, 尾叉長に対する体高はイトウよりもヤマメの方が大きかった.

第 2 項 イトウ幼魚の胃内容物組成

イトウ幼魚の胃内容物を Table. 5-3 に示す. 胃内容物は水生動物及び陸生動物 14 項目から構成されていた. 水生動物では, 魚類, ヨコエビ目, カゲロウ目, カワゲラ目, トビケラ目, ハエ目, トンボ目, コウチュウ目, ウズムシ目の 9 項目が観察され, 陸生動物では, チョウ目, コウチュウ目, ハエ目, ハチ目, ハチ目アリ科, カメムシ目の 6 項目が観察された. 個体数比 (%N) は, 水生のカゲロウ目が 41.8 % と最も高く, 続いて陸生のチョウ目幼虫が 12.9 % と高かった. 一方, 湿重量比は (%W) は, 陸生のチョウ目幼虫が 34.8 % と最も高く, 続いて魚類の 28.1 % であり, 個体数比の最も高かったカゲロウ目は 13.7 % であった. また, 出現頻度 (%F) は, カゲロウ目が 81.0 % と最も高く, ほとんどの個体が餌としていた. その後, 魚類の 42.9 %, 陸生チョウ目幼虫の 28.6 % と続いた. カゲロウ目は, コカゲロウ科 (Baetidae) が 47.9 %, ヒラタカゲロウ科 (Ecdyonuridae) が 36.6 % と個体数で多くの割合を占め, 他にもマダラカゲロウ科 (Ephemerellidae) とモンカゲロウ科 (Ephemeridae) が確認された. 分類が可能であった魚類はドジョウ科で占められていたが, イトウを共食いしていた個体もみられた.

第3項 ヤマメの胃内容物組成

ヤマメの胃内容物を Table. 5-4 に示す. 胃内容物は水生動物及び陸生動物 18 項目から構成されていた. 水生動物では, 魚類, カゲロウ目, トビケラ目, ハエ目, コウチュウ目の 5 項目が観察され, 陸生動物では, チョウ目, トンボ目, コウチュウ目, ハエ目, ハチ目, ハチ目アリ科, クモ目, カメムシ目, ヤスデ目, チャタテムシ目, ハサミムシ目, トビケラ目, トビムシ目の 13 項目が観察された. 個体数比 (%N) は, 陸生のチョウ目幼虫が 26.7 % と最も高く, 続いてハエ目幼虫が 25.4 % と高かった. また, 湿重量比 (%W) は, 陸生のチョウ目幼虫が 71.0 % と顕著に高かった. 出現頻度 (%F) では, チョウ目とコウチュウ目が 73.1 % と最も高く, その後ハエ目の 57.7 %, 水生カゲロウ目の 34.6 % と続いた.

第4項 イトウとヤマメの食性比較

イトウとヤマメの食性の類似度を調べるために, 類似度指数である Pianka の α 指数を算出したところ $\alpha=0.33$ であり, イトウとヤマメが利用している餌生物は類似性が低いことが示された.

採取された餌生物を水生動物 (魚類, ヨコエビ, 水生昆虫) と陸生動物 (陸生落下昆虫) に分類して比較した個体数比 (%N), 湿重量比 (%W), 出現頻度 (%F) の結果を Table. 5-5 に示す. %N, %W, %F の結果については, 本節第 2 項及び第 3 項に示した通りである. また, 水生動物及び陸生動物に分類して比較した IRI (%) の結果を Fig. 5-6 に, IRI (%) の分類群ごとの内訳を Table. 5-6 に示す. イトウにおける IRI (%) は, 水生動物が 82.8 %, 陸生動物が 17.2 % であったのに対し, ヤマメでは水生動物が 2.6 %, 陸生動物で 97.2 % であった (Fig. 5-6). このことから, イトウは水生動物を, ヤマメは陸生動物を主な餌資源として利用していることが明らかになった.

IRI (%) の分類群ごとの内訳は, イトウは水生のカゲロウ目が 52.3 % を占めて最も高く, 次いで魚類が 17.8 %, 陸生のチョウ目が 15.9 % と続いた (Table. 5-6). ヤマメは陸生のチョウ目が 61.4 % と卓越し, 次いでハエ目の 16.7 %, コウチュウ目の 13.5 % となった (Table. 5-6).

第5項 イトウ成魚の胃内容物組成

イトウ成魚の胃内容物を Table. 5-7 に示す. 空胃個体は, 降海型イトウ 20 個体中 7 個体であり, その割合は 35 % であった. 2011 年 9 月に捕獲された雌の抱卵個体 3 個体 (No. 16, 17, 18) は, 全て空胃であった. 降海型イトウの胃内容物は, イカナゴ (N=5), カジカ類 (N=1), サンマ (N=1), ウグイ類 (N=5), カレイ類 (N=1) であった. 胃の充

満度は、0 - 63.4 であった。降海型イトウの餌サイズは、13.3 - 32.2 (cm)、相対餌サイズは、15.2 - 40.7 であり、胃内容物が確認された 13 個体中 9 個体で 20 - 30 (cm)の大型の餌を捕食していた。

一方、河川で死亡していた No.14 の胃内容物は、ドジョウ 4 個体であった。胃の充満度: 3.4, 餌サイズ: 4.5 - 7.3 (cm), 相対餌サイズ: 8.3 - 13.4 と降海型イトウと比較し、著しく低い値であった。

解剖における所見は、降海型イトウの身の色がオレンジ色だったのに対し、河川死亡個体は白く、また降海型イトウは油分が多かったのに対し、河川死亡個体の油分は少なかった。

第6項 炭素・窒素安定同位体比分析

炭素・窒素安定同位体比分析の結果を Table. 5-8, Fig. 5-7 に示す。安定同位体比の範囲は淡水域で採集した餌生物で、 $\delta^{15}\text{N}$: -0.9~9.8 ‰, $\delta^{13}\text{C}$: -28.51~-22.46 ‰, 汽水域で $\delta^{15}\text{N}$: 4.35~12.35 ‰, $\delta^{13}\text{C}$: -20.71~-15.09 ‰, 沿岸域で $\delta^{15}\text{N}$: 8.95~14.50 ‰, $\delta^{13}\text{C}$: -21.09~-14.17 ‰であった。イトウ幼魚の同位体比は $\delta^{15}\text{N}$ =7.25 ‰, $\delta^{13}\text{C}$ =-22.46 ‰, ヤマメの同位体比は $\delta^{15}\text{N}$ =6.07±0.60 ‰, $\delta^{13}\text{C}$ =-24.52±0.77 ‰であった。川で死亡していたイトウ成魚（回遊履歴：河川・汽水型）は $\delta^{15}\text{N}$ =9.80 ‰, $\delta^{13}\text{C}$ =-24.04 ‰であったのに対し、降海型イトウ（回遊履歴：早期降海型）は $\delta^{15}\text{N}$ =14.50±0.52 ‰, $\delta^{13}\text{C}$ =-19.14±0.71 ‰であった。降海型イトウは、長期的にみても海域において捕食行動を行っていることが明らかになった。

第4節 考察

第1項 イトウ幼魚の食性

河川生活期のイトウ幼魚は、陸生動物よりも水生動物に依存した採餌様式を示した。水生動物はカゲロウ目、魚類、ヨコエビ類を中心に採餌しており、イトウは河床上及び河床中の底生動物を中心とした食性であった。餌の重要度を示す IRI (%)は、中でも特にカゲロウ目が 52.3 %と卓越しており、またカゲロウ目を採餌していた個体の出現率も 81 %と顕著に高く、カゲロウ目に依存した採餌様式であることが明らかになった。採餌していたカゲロウ目を詳細にみると、コカゲロウ科が 48 %, ヒラタカゲロウ科が 37 %, マダラカゲロウ科が 8.5 %, モンカゲロウ科が 7.0 %という割合であった。約半数を占有していたコカゲロウ科は止水または流水に生息しており、遊泳に適した

流線形の体形を持つ遊泳型の水生昆虫である（竹門, 2005）。また、次いで多かったヒラタカゲロウ科は急流に生息する水生昆虫である。生活型は様々な底質上を匍匐して生活する匍匐型であり、その中では扁平形の体形を持ち石礫や倒流木の表面を滑らかに移動する滑行型に分類されている水生昆虫である（竹門, 2005）。イトウは主に底生動物依存型の採餌様式ではあるが、陸生のチョウ目幼虫も IRI (%) としては約 16 % とカゲロウ目・魚類に次いで重要な餌となっており、陸生落下昆虫も餌資源として利用していることが示唆された。

魚類もイトウにとって重要な餌資源であることが示された。胃内容物調査から検出された魚種はドジョウ科魚類（フクドジョウの可能性が高い）であり、1 個体イトウ稚魚の共食いがみられた。佐川ら（2003）は、イトウ当歳魚の IRI (%) ではカゲロウ目が 94.0 % と群を抜いて高かったのに対し、1 歳魚になるとカゲロウ目は 21.4 % に低下し、魚類が 30.6 % と最も高く、魚食性が増すことを示している。また、魚種はフクドジョウが最も多く、本調査と同じであった。本研究でも、魚類の IRI (%) は、17.8 % とカゲロウ目に次いで高かったが、1 歳以上魚におけるカゲロウ目・魚類の示す割合は佐川ら（2003）とは逆になった。この理由として、魚類（主にドジョウ類）の生息分布や生息数の違いが考えられる。猿払川水系において、魚類の移動の障壁となっているカルバートなどの河川構造物の改修、撤去により構造物の上流側での魚類生息数が増加したことを確認している（川原・鈴木, 未発表）。また、この調査によりドジョウの採捕数も増加していた（川原・鈴木, 未発表）。このような餌生物の分布及び生息数の違いが、イトウの食性に影響を与えた可能性も考えられる。本調査地ではイトウやドジョウの他にヤマメやウグイが生息しているが、イトウの胃内容物からは検出されなかった。木村（1966）は、風蓮川のイトウについて、魚類の中でも遊泳力の大きいアメマスやヤマメなどのサケ科魚類よりも比較的動作の鈍いフクドジョウをよく利用していると報告している。フクドジョウは底生性魚類であり、且つ本水系に広く分布していることから、餌生物として利用しやすかったことが推測される。本調査において河川で死亡していたイトウ成魚 1 個体（体長約 55 cm）を解剖したところ、ドジョウ 4 個体が確認された。肥満度は 7.5 と降海型イトウと比較し著しく低く、外見もやせていた。また、解剖時の胃は降海型イトウと比較し油分が少なく身の色も薄かった。中野（1992）は、4 月の採捕時には採捕水域周辺でヤマメやアメマスなどの大型のサケ科魚類もみられたが、イトウの胃内容物中からは全く認められず、トミヨやイトヨなどの遊泳行動の鈍い種が捕食されていたと記述している。本研究で得たイトウも、55 (cm) という体長から考えるとヤマメは十分餌になり得る大きさであるが、遊泳能力の高いヤマメはイトウの餌資源としては適していないかもしれない。

第2項 イトウとヤマメの餌資源分割

本水系においてイトウが生息する水域では、同所的にヤマメが生息している。ヤマメの胃内容物における IRI (%) を水生動物と陸生動物で比較すると、陸生動物(陸生落下昆虫)が 97.2 % と圧倒的に優占しており、ヤマメは餌のほとんどを陸生落下昆虫に依存していることが明らかになった。また、その中でも特にチョウ目幼虫の重要度が突出して高く (IRI (%): 61%)、また個体の出現率も 73 % と顕著に高く、陸生のチョウ目幼虫はヤマメにとって最も重要な餌資源であることが示された。これらのことから、イトウは水生動物を主要な餌資源とした底生動物採餌型、ヤマメは陸生動物を主要な餌資源とした流下動物採餌型であり、両者が餌資源を分割して共存していることが明らかになった。同所的に生息する競争種間の資源分割による異種共存機構は、サケ科魚類でよく知られている。山地溪流に単独生息域をもつイワナは、夏季には主に陸生性昆虫を食べるが、ヤマメと共存する場合にはその利用率が低下し、代わりにカゲロウ目やトビケラ目などの水生昆虫幼虫の利用率が高くなる (Miyasaka et al., 2002)。同所的な生息域において両種はともに淵を利用し流下動物採餌を行うが、種間で潜在的に異なる採餌場所に対する選好性が競争によって顕在化し (Nakano, 1995)、より表層近くに定位点をもつヤマメが表層を流れる陸生昆虫を優先的に利用することで資源分割が生じる。一方、複数種のサケ科魚類が共存する河川において、一方の種が大きく採餌行動を変化させることによって起こる資源分割の例も報告されている。北海道の河川に生息するアメマスとオショロコマの場合、異所的に生息する場合には両者が陸生昆虫やカゲロウ目幼虫などの流下昆虫を主に利用するのに対し、同所的に生息する場合には前者が流下動物を、後者がヨコエビ目やトビケラ目幼虫などの流下しにくい底生動物を利用することが報告されている (石城, 1984, Nakano & Furukawa-Tanaka, 1994)。さらに Nakano et al. (1999) は、オショロコマとアメマスの共存水域において、これら 2 種の資源分割の形成過程を餌の資源量の変動と関連づけて明らかにした。両種はともに流下無脊椎動物を待ち伏せして採餌しているが、流下無脊椎動物量が低下すると、広い範囲を探索しながら河床の底生無脊椎動物をついばむ水底探索型の採餌を行うようになる。この探索型採餌への移行点が 2 種間で異なり、各個体の採餌戦術は可塑的であり、それぞれの戦術をとる個体の割合は餌の流下量の時間変化によって短期的に変動する (Nakano et al. 1999)。流下する餌量に対するこのような反応の種間差には両種間の形態的差異が関与している可能性が示されている (Skúlason & Smith, 1995)。

本研究では、両者の違いに形態的な要因が関与しているかを調べるため、両者の形態計測を行い比較した。その結果、頭長／尾叉長、体高／尾叉長、背鰭前長／尾叉長、体

幅／体高の4つの項目で有意差 ($p<0.05$) が検出された。イトウの方がヤマメと比較して①頭部が大きく、②体高が低く、③体幅が広い「ずんぐりむっくりとした丸太型の形態」であることが示された。一方、上顎長／尾叉長及び吻長／尾叉長に有意差は認められなかった。これらのことから、口の形態の差異が餌生物の選択の差異に影響を及ぼしている可能性は低い、体型に関連した遊泳能力や微生息場所の差異が関与している可能性は考えられる。ヤマメは表層近くに定位点を持つことが知られている一方 (Furukawa-Tanaka, 1992) , イトウ未成魚は成長し体サイズが大きくなるにつれて必要とする水深及びカバーの規模が大きくなり、流心側のより深い箇所にも生息することが報告されている (佐川ら, 2003) 。陸上から供給される陸生無脊椎動物がより表層近くを多く流下するのに対し、水生昆虫などの底生動物はより河床近くを流れるため (Furukawa-Tanaka, 1992) , 両種の微生息場所の選好性の差異が餌生物の選択及び獲得に影響を与えている可能性が考えられる。

本研究から、イトウとヤマメの餌資源の分割が両種の共存を支えていることが示された。両種が生息するためには、陸生及び水生無脊椎動物双方の供給が不可欠であり、これらの供給には河畔林が良好に保たれていることが重要である。河川上流域では河畔林の樹冠による日射遮断の影響により、水生植物や藻類の生育及び光合成生産が制限されるため、河川生態系内のエネルギーは隣接する森林からの落葉によって支えられている。落葉は可溶性物質が溶け出した後、微生物が付着し、底生無脊椎動物によって摂食される。河畔林は陸生及び底生無脊椎動物の供給源として機能し、水域及び陸域の複数の資源基盤の密接な相互作用がイトウとヤマメの共存を可能にしていると言えるだろう。

第3項 イトウ成魚の食性

降海型イトウのうち 65 %の個体に胃内容物がみられ、イトウは降海中に捕食行動をとることが明らかになった。胃内容物はイカナゴ属、カジカ類、サンマ、ウグイ属、カレイ科の5種類が確認され、この中でもイカナゴ属とウグイ属が多くみられた。胃内容物のウグイから摘出された耳石を Sr:Ca 比分析した結果が Fig. 5-10 である。Sr:Ca 比は縁辺部では約 15×10^{-3} まで達し、石崎ら (2009) の基準により降海していることが明らかになったことから、降海型のウグイもしくは全個体が降海するマルタウグイであることが考えられる。この結果からも、イトウが海洋で採餌していたことが示唆される。中野 (1992) は、ウグイ類はイトウの胃内から得られた餌生物中最も大きく、9.0-15.5 cm の個体が捕食されていたと記述している。本調査では、約 30 cm のウグイ属魚類が胃内から出てきており、尾叉長に対する割合は約 40 %に達した。イカナゴは 7-10 月の高水

温期には砂に潜り夏眠することが知られているが、宗谷海峡のイカナゴは夏眠を行わないことが報告されている（三宅, 2003）。北海道沿岸に多く生息しており、宗谷海峡周辺ではイカナゴとキタイカナゴの2種が混在しているが、ともに水深 40-80 m の砂礫地帯に生息している（北海道水産林務部水産局漁業管理課, 2014）。イトウは、イカナゴ属、カジカ属、カレイ科魚類といった底生性の魚類を捕食していることが明らかになった。川村ら（1983）は、厚岸湖のイトウの食性について、純淡水性のものは確認されず、いずれも汽水もしくは海生種で、その大部分がカレイ類やハゼ類などの底生性の強い魚類で占められていたことを報告している。イトウの形態は他のサケ科魚類とは大きく異なり、体高が低く、体幅が大きく、また頭部背面が平坦の丸太状の体型である。このような形態は長期の遊泳に対する適性は低く（井田・奥山, 2000）、餌生物の獲得能力も高くないことが推測されるため、遊泳能力の低い底生性魚類を対象にする傾向があると考えられた。

本研究で得られた降海型イトウのうち、No. 16, 17, 18 の3個体のみが9月に採捕された個体であるが、いずれも雌で GSI (%) が 2-3 % と生殖腺が発達している様子が観察された。イトウの産卵期は残雪のある4月下旬から5月上旬であり越冬後すぐに産卵行動が始まるため、越冬の前に体内に栄養分を蓄える必要がある。秋季後半から越冬中の生態は全く不明であるが、生産性の高い海洋で積極的にエネルギーを取り入れ、生殖腺の発達にエネルギーを振り分けているとも考えられるだろう。

イトウ属魚類の食性は水域や季節によりかなり異なることが知られている（Holcik et al. 1988）。また、中野（1992）は同じ日に採捕されたイトウの胃内容物を比較し、中・大型個体の採餌法にはかなり個体差があることを推測している。イトウの食性については、今後様々な水域や季節を通じた調査が必要である。

第4項 イトウの生態的地位

炭素・窒素安定同位体比分析から、降海型イトウは長期的にみても降海後に海洋で採餌を行い、海洋の餌資源を利用していることが明らかになり、海洋（沿岸域）はイトウの重要な生息場所であることが明らかになった。また、耳石 Sr:Ca 比分析の結果から河川を主な生息場所としていたイトウ成魚（No. 14）は、炭素・窒素安定同位体比分析の結果からも河川の餌資源を主に利用していることが示された。この河川性のイトウの同位体比は $\delta^{15}\text{N}=9.80\text{ ‰}$ 、 $\delta^{13}\text{C}=-24.04$ であつたのに対し、降海型イトウは $\delta^{15}\text{N}=14.50 \pm 0.52\text{ ‰}$ 、 $\delta^{13}\text{C}=-19.14 \pm 0.71\text{ ‰}$ であつた。河川性イトウよりも降海型イトウの方が $\delta^{15}\text{N}$ で 4.7 ‰、 $\delta^{13}\text{C}$ で 4.9 ‰ 高い値となり、降海型イトウの方が栄養段階が高いことが明らかになった。

本研究から、猿払川水系及び猿払沿岸におけるイトウ成魚（河川を主な生息場所としていたイトウ成魚，降海型イトウ）は，河川生態系及び沿岸生態系において最高次捕食者であることが明らかになった．イトウは河川上流域から沿岸域までの広範な水域でトッププレデターとして位置し，多種多様な生物と相互作用しているため，キーストーン種（keystone species）と言える．イトウの減少は，流域の生態系の構造及び機能に大きな影響を与えることが推測される．また，イトウは河川上流域から沿岸域までを生息域とし、個体群維持に広大な生息地を必要とするアンブレラ種（umbrella species）でもあり，イトウを保全することが他の多くの種の保全につながることからイトウは生物多様性の指標と考えることができる．

Table. 5-1 Sampling information of Sakhalin taimen and Masu salmon collected at upper stream of Sarufutsu River system.

	Sakhalin taimen	Masu Salmon	p value
Water Temperature (°C)	18.5 ± 1.7	19.9 ± 1.5	n.s.
Water Depth (cm)	41.0 ± 11.5	39.8 ± 15.8	n.s.
Canopy Shade (%)	45.0 ± 29.6	59.6 ± 24.7	n.s.
Total Length (cm)	12.7 ± 2.3	14.0 ± 2.4	n.s.
Fork Length (cm)	12.2 ± 2.3	13.3 ± 2.2	n.s.
Body Weight (g)	22.0 ± 13.1	36.7 ± 23.2	n.s.



Fig. 5-1 Sakhalin taimen juvenile and stomach pump for Stomach contents survey.
The stomach pump made by tip of micropipette and plastic tube.

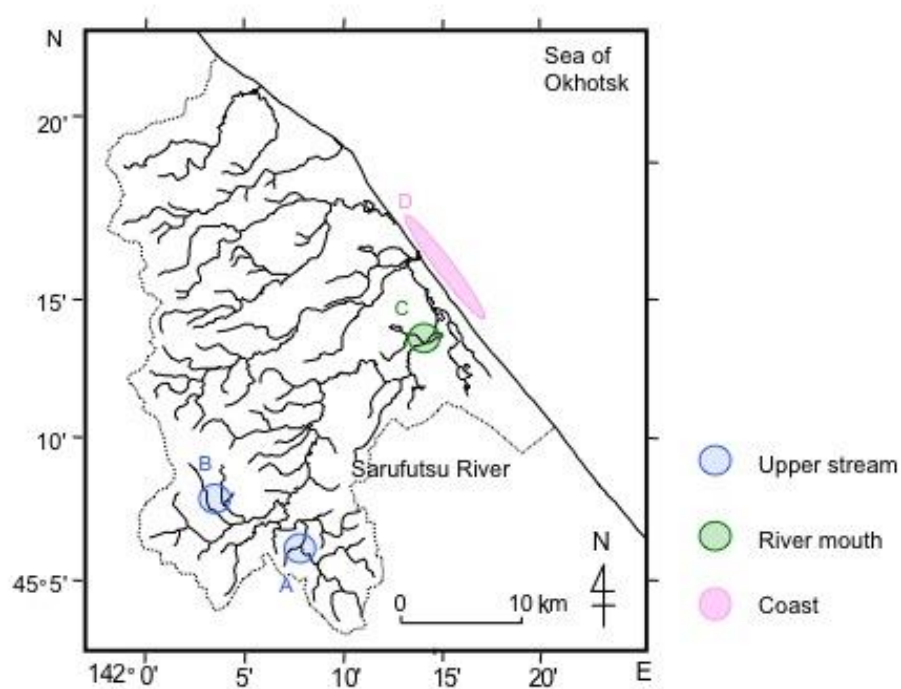


Fig. 5-2 Sampling sites for analysis of stable carbon and nitrogen isotope ratios. Samples were collected at Sarufutsu River system (A, B: upper stream, C: river mouth) and Sarufutsu Coast: Sea of Okhotsk (D: coast).



Fig. 5-3 Habitat of Sakhalin taimen and sampling sites of main living organism.
A, B: upper stream, C: river mouth, D: coast

Table. 5-2 Ratio of morphological characteristics for fork length of Sakhalin taimen and Masu salmon. FL; Fork length, TL; Total length, HL; Head length, BD; Body depth, BW; Body width, CPD; Caudal peduncle length, UJL; Upper jaw length, ED; Eye diameter, SL; Snout length, PL; Predorsal length.

	Sakhalin taimen	Masu Salmon	p value
TL/FL	1.066 ± 0.021	1.063 ± 0.012	n.s.
HL/FL	0.256 ± 0.014	0.219 ± 0.014	<0.05
BD/FL	0.168 ± 0.024	0.228 ± 0.025	<0.05
CPD/FL	0.067 ± 0.017	0.075 ± 0.010	n.s.
UJL/FL	0.104 ± 0.019	0.107 ± 0.014	n.s.
ED/FL	0.04 ± 0.007	0.043 ± 0.009	n.s.
SL/FL	0.058 ± 0.017	0.049 ± 0.012	n.s.
PL/FL	0.481 ± 0.021	0.433 ± 0.021	<0.05
BW/BD	0.548 ± 0.056	0.385 ± 0.051	<0.05

Table. 5-3 Stomach contents of Sakhalin taimen caught in upper stream of Sarufutsu River system.

Fish no.	Aquatic Insect								Terrestrial Insect							
	Pisces	Amphipoda	Ephemeroptera	Plecoptera	Trichoptera	Diptera	Odonata	Coleoptera	Lepidoptera	Odonata	Coleoptera	Diptera	Hymenoptera	Formicidae	Araneae	Hemiptera
1																
2			2	1	1						10		1			1
3				1				3								
4			1	1	1	1			1			1		1		
5			3													
6			3													
7	1		5			1			1				1			
8		3	3						4					2		
9	2	4	2													3
10	2	1	19													
11		6	12					4								
12		10	2						13				1			
13	1	2	2													
14	1						1		1							
15																
16			4													
17			3													
18	2		2		1											
19			3						2							
20																
21	1		3													
22	2															
23	1		2		1											
Individual number	13	26	71	3	4	2	1	7	22	0	10	1	3	3	0	4
Wet weight (g)	2.07	1.21	1.01	0.04	0.09	0.08	0.10	0.09	2.57	0	0	0	0.03	0.06	0	0.03
%N	7.65	15.29	41.76	1.76	2.35	1.18	0.59	4.12	12.94	0	5.88	0.59	1.76	1.76	0	2.35
%W	28.07	16.44	13.69	0.57	1.23	1.09	1.3	1.2	34.75	0	0	0	0.42	0.88	0	0.35
%F	42.86	28.57	80.95	14.29	19.05	9.52	4.76	9.52	28.57	0	4.76	4.76	14.29	9.52	0	9.52

Table. 5-4 Stomach contents of Masu salmon caught in upper stream of Sarufutsu River system.

Fish no.	Aquatic Insect								Terrestrial Insect													
	Pisces	Anisopoda	Ephemeroptera	Plecoptera	Trichoptera	Diptera	Odontata	Coleoptera	Lepidoptera	Odontata	Coleoptera	Diptera	Hymenoptera	Formicidae	Araeidae	Hemiptera	Diplopoda	Psocoptera	Dermaptera	Trichoptera	Collembola	
1									7		1	19						1				
2										1	1	1										
3									2	1	2	1				1						
4	1		4			2					1	5			1							
5						1			1		8					1						
6			1		1				9		4	3			1					1		
7									3		1	4	3		3	1	2				1	
8			1		1						1	2										
9											1		1									
10			1								2		2				1					
11									4			2	2									
12					1				2		2	3	3									
13						1			1		2											
14									1		7	6		2	1	1						
15			1						1		6											
16							2		1	2	1	2		2		1						
17									9							1						
18			1						2						1							
19			2						1	1	1											
20			1						1			1										
21						1			5		1											
22									5													
23											1		1	1								
24			2						5		1	2										
25									3		4											1
26											3				1	1				1		
Individual number	1	0	14	0	3	5	0	2	63	4	38	60	18	5	8	9	2	1	1	1	1	1
Wet weight (g)	0.13	0	0.17	0	0.11	0.03	0	0.01	11.65	1.11	0.88	1.34	0.31	0.05	0.32	0.19	0.01	0.02	0.03	0.04	0.00	
%N	0.42	0	5.93	0	1.27	2.12	0	0.85	26.69	1.69	16.1	25.42	7.63	2.12	3.39	3.81	0.85	0.42	0.42	0.42	0.42	
%W	0.82	0	1.04	0	0.68	0.21	0	0.08	70.97	6.79	5.37	8.15	1.88	0.29	1.94	1.14	0.07	0.11	0.2	0.27	0.00	
%F	3.85	0	34.62	0	11.54	15.38	0	3.85	73.08	11.54	73.08	57.69	26.92	11.54	23.08	30.77	3.85	3.85	3.85	3.85	3.85	

Fig. 5-4 Ratio of morphological characteristics for fork length of Sakhalin taimen and Masu salmon. FL; Fork length, TL; Total length, HL; Head length, BD; Body depth, BW; Body width, CPD; Caudal peduncle length, UJL; Upper jaw length, ED; Eye diameter, SL; Snout length, PL; Predorsal length.

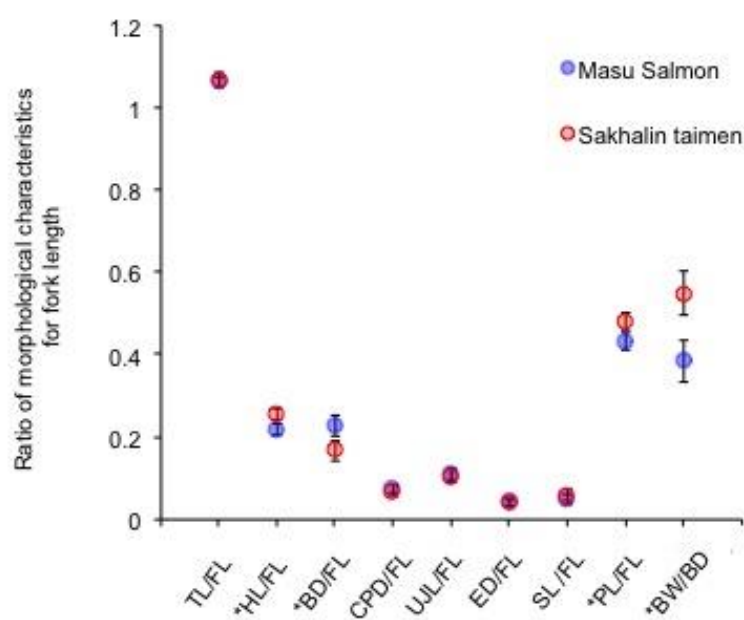


Table. 5-5 Percentage numerical composition (%N), percentage wet weight (%W) and percentage frequency of occurrence (%F) of stomach contents for both Sakhalin taimen and Masu salmon caught in upper stream of Sarufutsu River system, in August 2011.

		Sakhalin taimen	Masu salmon	Sakhalin taimen	Masu salmon	Sakhalin taimen	Masu salmon
Number of fish		23	26	23	26	23	26
Taxa		%N		%W		%F	
Aquatic Insect	Pisces	7.6	0.4	27.7	0.8	42.9	3.9
	Amphipoda	15.3	0	16.2	0	28.6	0
	Ephemeroptera	41.8	5.9	13.6	1	81	34.6
	Plecoptera	1.8	0	0.7	0	14.3	0
	Trichoptera	2.4	1.3	1.2	0.7	19.1	11.5
	Diptera	1.2	2.1	1.1	0.2	9.5	15.4
	Odonata	0.6	0	0	0	4.8	0
	Coleoptera	4.1	0.8	1.2	0	9.5	3.9
Terrestrial Insect	Lepidtera	12.9	26.7	34.8	71	28.6	73.1
	Odonata	0	1.7	1.3	6.8	0	11.5
	Coleoptera	5.9	16.1	0	5.4	4.8	73.1
	Diptera	0.6	25.4	0.1	8.1	4.8	57.7
	Hymenoptera	1.8	7.6	0.4	1.9	14.3	26.9
	Formicidae	1.8	2.1	1.1	0.3	9.5	11.5
	Araneae	0	3.4	0	1.9	0	23.1
	Hemiptera	2.4	3.8	0.3	1.1	9.5	30.8
	Diplopoda	0	0.8	0	0.1	0	3.9
	Psocoptera	0	0.4	0	0.1	0	3.9
	Dermaptera	0	0.4	0	0.2	0	3.9
	Trichoptera	0	0.4	0.2	0.3	0	3.9
	Collembola	0	0.4	0	0	0	3.9

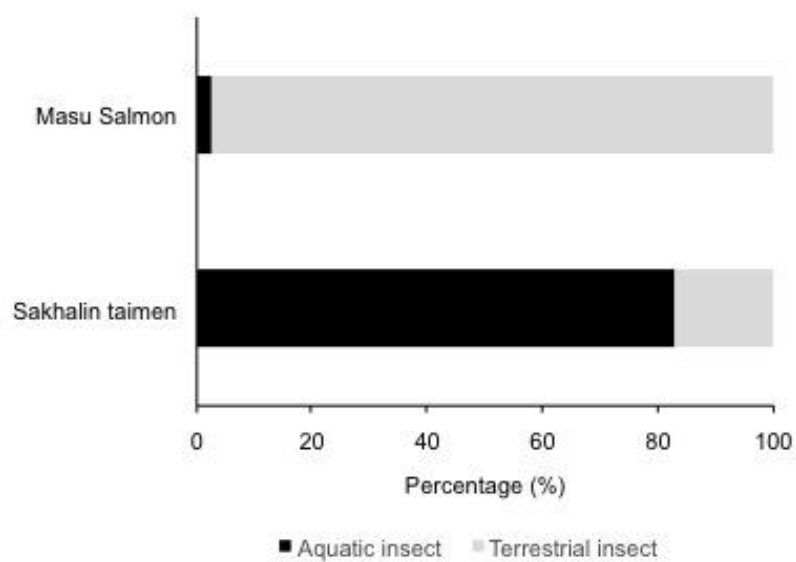


Fig. 5-6 Index of relative importance: IRI (%) of Sakhalin teimen and Masu Salmon. Black bar and gray bar are aquatic insect and terresyrial insect, respectively.

Table. 5-6 IRI (Index of relative importance (%)) of stomach contents for both Sakhalin taimen and Masu salmon caught in upper stream of Sarufutsu River system, in August 2011.

		Sakhalin taimen	Masu salmon
Number of fish		23	26
Taxa		IRI (%)	
Aquatic Insect	Pisces	17.8	0
	Amphipoda	10.6	0
	Ephemeroptera	52.3	2.1
	Plecoptera	0.4	0
	Trichoptera	0.8	0.2
	Diptera	0.3	0.3
	Odonata	0	0
	Coleoptera	0.6	0
Terrestrial Insect	Lepidtera	15.9	61.4
	Odonata	0	0.8
	Coleoptera	0.3	13.5
	Diptera	0	16.7
	Hymenoptera	0.4	2.2
	Formicidae	0.3	0.2
	Araneae	0	1.1
	Hemiptera	0.3	1.3
	Diplopoda	0	0
	Psocoptera	0	0
	Dermaptera	0	0
	Trichoptera	0	0
	Collembola	0	0

Table. 5-7 Stomach contents for anadromous Sakhalin taimen caught in Sarufutsu Coast (Sea of Okhotsk), and in 1997-2011.

Index of stomach fullness: Stomach content mass (g)⁻³ × Body mass (g)⁻¹ × 1000

Relative size of food: Food size (cm) × Fork length (cm)⁻¹ × 100

Fish No.	Stomach content mass (g)	Index of stomach fullness	food size (cm)	Relative size of food	Food item						Unidentified (g)
					Ammodytesper sonatus Girard	Triglops sp.	Pacific saury	Tribolodon	Pleuronectidae	Cobitidae	
1	-	-	-	-							
2	299.7	52.7	13.3 -30.0	17.4-39.2				1	1		
3	9.9	1.71	-	-							9.9
4	2.57	0.44	-	-							2.57
5	17.7	7.61	21.5	38.4	1						
6	55.3	23.1	21.3	39.4	1						19.4
7	-	-	-	-							
8	326.4	63.4	26.0 -30.3	34.9 -40.7			1	1			
9	110.7	20	16.5	21.2				1			39.5
10	18.9	2.39	-	-							18.9
11	276.3	31.6	28.5	32				1			
12	-	-	-	-							
13	290.9	56.5	18.0 -29.0	22.6 -36.3				2			
* 14	4.2	3.44	4.5 -7.3	8.3 -13.4						4	
15	-	-	-	-							
16	-	-	-	-							
17	-	-	-	-							
18	-	-	-	-							
35	20	3.6	21	28.2	1						4.2
36	15.3	3.3	20.7	20.7	1						6.7
37	97.7	15.8	15.2 -32.2	15.2 -32.2	2	1					19.8

Table. 5-8 $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ value of main prey collected at Sarufutsu River (freshwater area, brackishwater area) and Sarufutsu Coast: Sea of Okhotsk (seawater area).

Sampling area	Prey items	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{15}\text{N}$ Error	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{13}\text{C}$ Error
Freshwater	<i>Odonata</i> (adult)	3.91	0.20	-28.51	0.25
	<i>Odonata</i> (larva)	0.26	0.26	-26.73	0.47
	Terrestrial insect (adult)	4.68	-	-27.76	-
	Lepidoptera (adult)	-0.89	-	-28.26	-
	<i>Stenopsyche marmorata</i>	2.53	0.26	-27.38	0.20
	<i>Epeorus</i> sp.	0.76	0.08	-25.79	1.18
	<i>Drunella sachalinensis</i>	0.20	0.45	-26.57	0.18
	<i>Ephemera</i> sp.	3.35	0.01	-26.98	0.49
	Trichoptera	-0.19	0.39	-26.24	0.80
	<i>Lethenteron reissneri</i>	5.25	1.18	-24.71	0.35
	<i>Tribolodon hakonensis</i>	8.78	1.41	-26.92	2.51
	<i>Salvelinus leucomaenis leucomaenis</i>	7.44	4.23	-26.02	1.05
	<i>Oncorhynchus masou masou</i>	6.07	0.60	-24.52	0.77
	<i>Parahucho perryi</i>	7.25	-	-22.46	-
	<i>Parahucho perryi</i>	9.80	-	-24.04	-
	Cobitidae	6.38	0.39	-25.90	0.65
	<i>Rana pirica</i>	3.92	1.12	-25.74	0.29
	<i>Palaemon paucidens</i>	7.07	0.39	-25.08	0.32
	<i>Gammarus</i> sp.	0.34	0.91	-25.49	0.73
	<i>Pungitius</i> sp.	7.56	0.25	-26.75	0.58
Brackishwater	<i>Gasterosteus</i> sp.	12.35	0.30	-20.71	0.15
	Gobiidae	11.06	1.20	-18.76	2.57
	<i>Mugil cephalus</i>	8.40	0.84	-18.57	1.65
	Mysidacea	6.71	-	-15.09	-
	<i>Crangon</i>	10.07	0.53	-16.87	1.27
	カニ類(十脚目短尾下目)	4.35	1.78	-19.88	0.84
Seawater	<i>Hypomesus japonicus</i>	10.71	0.84	-18.89	0.28
	<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	11.16	0.69	-17.58	0.13
	<i>Platichthys stellatus</i>	10.54	1.83	-14.17	2.35
	<i>Cleishenes pinetorum</i>	12.01	0.67	-17.57	0.66
	<i>Katsuwonus pelamis</i>	10.33	-	-18.38	-
	<i>Ammodytes personatus</i>	9.69	0.11	-20.91	0.17
	<i>Pleurogrammus azonus</i>	11.55	0.31	-20.00	0.32
	<i>Cololabis saira</i>	8.96	1.41	-21.09	0.52
	<i>Clupea pallasii</i> (adult)	10.16	0.69	-19.53	0.47
	<i>Clupea pallasii</i> (juvenile)	9.47	0.12	-20.16	0.006
	<i>Todarodes pacificus</i>	11.58	0.19	-19.36	0.41
	<i>Tribolodon hakonensis</i>	11.63	0.85	-17.87	0.64
	<i>Oncorhynchus keta</i>	12.04	-	-20.33	-
	<i>Oncorhynchus masou masou</i>	13.04	-	-20.19	-
	<i>Oncorhynchus gorboscha</i>	10.15	-	-20.71	-
	<i>Parahucho perryi</i>	14.50	0.52	-19.14	0.71
	<i>Engraulis japonicus</i>	8.95	0.35	-19.92	0.39

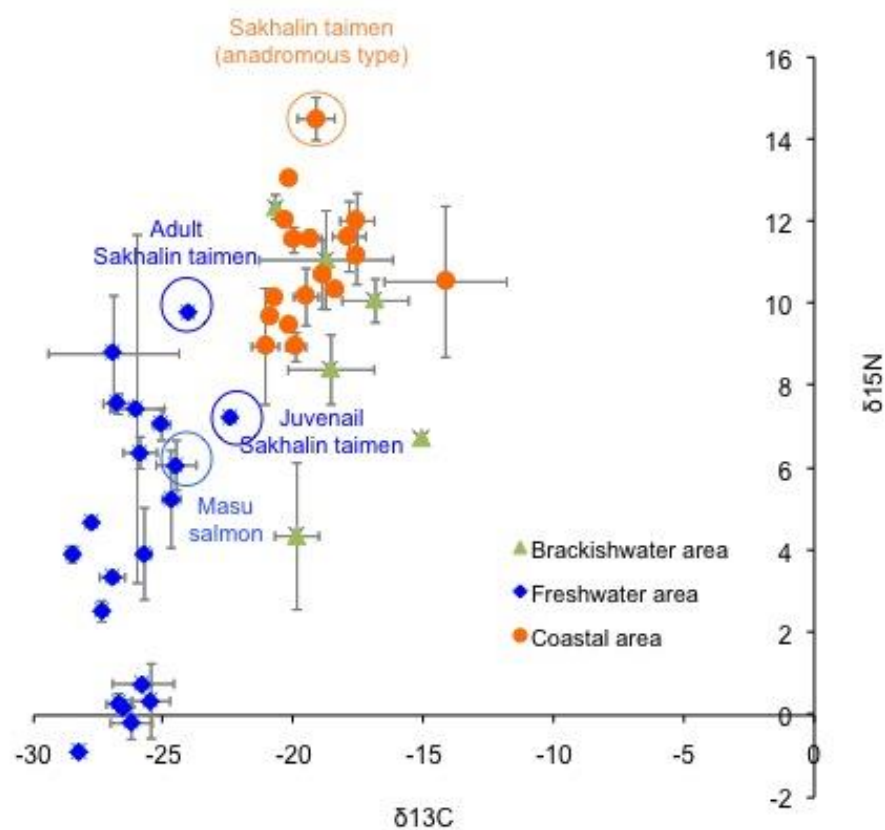


Fig. 5-7 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ map of main prey collected at Sarufutsu River (freshwater area, brackishwater area) and Sarufutsu Coast: Sea of Okhotsk (seawater area). Horizontal axis, $\delta^{13}\text{C}$; vertical axis, $\delta^{15}\text{N}$. Each symbol shows average isotopic value of each prey. Vertical and horizontal bars indicate SDs among means. Circle (orange); prey of coastal, triangle (green); prey of brackish water, square (blue); prey of upper stream (freshwater).

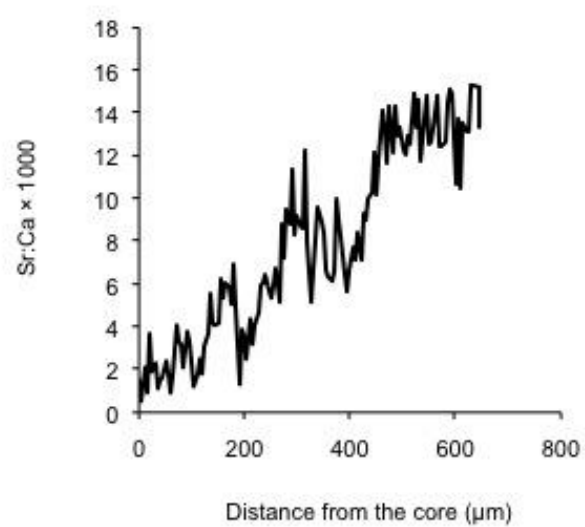


Fig. 5-8 Profiles of otolith Sr:Ca ratios of *Tribolodon* extracted from stomach of anadromous Sakhalin taimen. Horizontal axis, Distance from the core (μm); vertical axis, Sr:Ca ratios in otolith.

第6章 総合考察

第1節 生活史

イトウは、4月から5月にかけて河川上流域に遡上・産卵し、淵から瀬に移行する淵尻に産卵床を設ける（木村. 1966; Fukushima. 1990, 1994）。7月に孵化・浮上し、稚魚期はカバーを有する岸寄りや流速のほとんどない浅瀬といった特定の微生息環境を選択的に利用する（江戸. 2002, 2007; 森ら. 2005; 佐川. 2006）。また、秋以降は氾濫原が重要な生息場所となる（江戸. 2007）。河川内分布に関しては、北海道北部の河川において産卵域に留まる定着個体と河口付近まで降下する降下個体の存在が明らかになっている他（佐川. 2006）、空知川では産卵域で浮上したほとんど全ての個体が本流へと長距離分散しているなど（北海道立水産孵化場. 1996; 江戸. 2002）、稚魚以降の行動特性や生息場所は水系によっても異なっている可能性が考えられる。イトウの長い生活史の中で最も死亡率が高いのが〇歳の稚魚期であり、分散や降下、秋から冬にかけての生息場所の獲得過程で多くの個体が死亡すると考えられている（江戸. 2007）。

幼魚期を河川上流域で過ごすイトウは、ヤマメと餌資源分割を行い共存して生息していることが明らかになった（第5章）。ヤマメは陸生落下昆虫を主な餌資源とする流下動物採餌型である一方、イトウはカゲロウやドジョウ、ヨコエビといった水生動物を主な餌資源とする底生動物採餌型であった（第5章）。未成魚や成魚の生息場所や回遊パターンは多様であるが、徐々に生息場所を下流へと広げ、餌資源の豊富な汽水域や沿岸域への索餌回遊を行い生育場として利用するようになる（第4章・第5章）。また、イトウは春季の産卵期後及び秋季に下流域や河口域に索餌回遊を行う、夏季の高水温を避けるために中上流域に移動するといった季節的回遊を行うことも報告されている（本多. 2009, 2010）。このように、イトウは稚魚期からその後成魚に至るまで、河川最上流域から沿岸域まで広範な流域を対象に生息している（第4章）。

イトウの成熟は雄で体長約45 cm以上、雌で約55 cm以上であり、成熟までに雄で6-7年、雌で8-9年の時間を要する（福島. 2009）。産卵行動は1:1のペアでのみ行われ、複数の産卵床に分散して産卵する特徴的な産卵行動特性を持つ（Edo et al., 2000; Edo. 2001）。産卵場からの降下行動については、同水系の雌個体で、産卵場から河口域まで（>20 km）を1日足らずで降下したことが電波テレメトリーの調査からわかっている（津田. 未発表）。ブラウントラウト、タイセイヨウサケ、ホッキョクイワナなどの多回繁殖性サケ科魚類においても、産卵後の降下行動が観察されている（Bendall et al. 2005;

Hubley et al. 2008; Jensen and Rikardsen. 2008) . 産卵後のイトウは、越冬及び産卵のエネルギーマー回復の場として、下流域や沿岸域を利用しているものと推察される。

第2節 回遊生態

本研究から、猿払沿岸に降海したイトウは生活史の大部分を塩分濃度の高い汽水域や沿岸域で過ごしていること、生活史の中で淡水域・汽水域・海水域を行き来していることが示された（第4章）．また、降海中に捕食行動を行い、海域を成長の場として利用していることも推察された（第5章）．さらに、降海年齢や降海期間、各水域（淡水域、汽水域、海水域）の依存度は個体で異なり、スペクトラム状の多様な回遊パターンを呈することが明らかとなった（第4章）．

サケ科魚類の回遊の進化仮説として、Gross et al. が提唱した有効餌量仮説が支持されてきた（Gross et al., 1988）．高緯度地域に生息する遡河回遊性のサケ科魚類は、高緯度地域では河川よりも海洋の生産性が高いため、その高い生産性を利用すべく海洋への依存度を高める方向に進化してきたと考えられている（Gross et al. 1988; McCormick et al. 2013）．系統進化の段階が原始的であるサクラマス *O. masou masou* やベニザケ *O. nerka* は海洋への依存度が低いのに対し、系統進化の進んだサケ *O. keta* やカラフトマス *O. gorbuscha* は孵化後短期間で降海し海洋生活期間も長く、また海域における分布域も広い．イトウは、全ての成長段階で河川全域を利用し、このような河川分布様式は近縁サケ科魚類の中では特異的な性質である（佐川, 2006）．サケ科魚類の中では河川に対する依存度が強いが、汽水域・沿岸域を重要な生息場として利用する（第4章・第5章）．イトウはサケ科魚類の進化の中で最も原始的な段階に位置しており（ ），淡水域から脱し、汽水域及び沿岸域へとその生息域を拡大する進化の初期に当たると考えられる．

国内の地域間の遺伝的組成について、江戸（2008）は、日本海・オホーツク海・根室海峡・太平洋の4グループ間で明瞭な地域クラスターが形成されていることを明らかにしている．同様の遺伝的空間構造は他のサケ科魚類でも報告されているが、グループ間の分化の程度はイトウとは大きく異なっている．サクラマスは、北海道日本海・北海道太平洋・オホーツク海の3グループ間で10.7%（Kitanishi et al. 2007），シロザケでは北海道・本州太平洋・本州日本海の3グループ間で7.3%（Sato et al. 2004）の遺伝的な分散が見いだされるのに対し、イトウの遺伝的な分散は60.5%であり、イトウの地域間での遺伝的分化の程度が大きく、各グループは隔離されてからそれぞれが独自に進化したことを示唆している（江戸ら, 2008）．イトウの雌は同じ支流に何度も遡上・産卵し

母川回帰性が強いと考えられている (Edo 2001; 江戸・東. 2002) . こうした母川回帰性により、個体群間の遺伝的独立性が維持されている可能性が推察される. 母川回帰性を含め、イトウの回遊生態を明らかにすることは、イトウ個体群の遺伝的構造やサケ科魚類の回遊の進化に対して一考察を与えるだろう. イトウの回遊生態の進化に関する議論を進めるためには、今後より詳細な生活史や回遊型、個体群構造等についての知見を集積していく必要がある.

第3節 生活史戦略

生物の形態や行動などの様々な形質は、適応度（繁殖成功度）を向上させる方向に進化する. イトウは成熟に雄で4-6年、雌で6-8年の時間を要し、魚類の中でも特に成熟に要する時間が長い. 成熟に適した齢と体サイズは、幼体（成熟前）の生存と成熟時の繁殖価との間のトレードオフによって支配されており (Stearns. 1992 : Begon の生態学 p.639) , 体が大きくなるまで成熟を引き延ばすことによって成熟時の繁殖価は増加するが、幼体の生存率の低下は免れない (Begon et al. 2003) . イトウは稚魚期の減耗が最も大きい (江戸. 2002) , 河川生態系のトッププレデターに位置しているため (第5章) , 一旦成魚まで成長すると生息水域で天敵はおらず、また多回繁殖性であることから、成熟まで生存できれば高い繁殖価が得られる. したがって、イトウが繁殖成功を納め子孫を残すためには、まず成熟に到達するまで「生存する」戦略が重要となる.

イトウは河川最上流域から沿岸域までの広範な流域を利用していることが示された (第4章) . 浮上後産卵域に留まる定着個体が存在する一方 (佐川. 2006) , 産卵域で浮上したほとんど全ての個体が本流へと長距離下降分散する空知川での研究報告 (北海道立水産孵化場. 1996; 江戸. 2002) や浮上後すぐに河口付近まで降下する個体の存在 (佐川. 2006) , また1-2歳程度で塩分の影響のある下流域もしくは沿岸域に降海する個体の存在 (第4章) も明らかになっており、初期生活史が多様であることが窺える. さらに、初降海年齢や回遊パターンは個体ごとに異なり、生活史を通した回遊生態や生息場所の利用度はきわめて多様性に富んでいることが示された (第4章) . また、イトウ成魚の生息場所について本多 (2010) は、夏季の高水温時には水温の低い中上流域で移動をほとんど行わず、エネルギー消費を抑えた待ち伏せ型の戦術を選択し、下流・河口域に滞在する個体は中長距離の移動を頻繁に行うことによって、広範囲を索餌回遊する探索型の戦術を選択していると推察している. さらに、沿岸域まで生息域を広げ (第4章) , トッププレデターとしてよりエネルギーの高い餌を捕食することにより、効率的なエネルギーの獲得と成長を実現させている (第5章) . 一方、本多 (2010) は、秋季に下

流・河口域への索餌回遊を行わずに越冬期を迎える個体の存在を明らかにしている。このように、イトウは広範な流域を生息場所として有しており、環境条件などの外部要因や空腹状態などの内部要因などそのときの状態に応じて戦術を選択する「条件戦略」を有する生活史であると考えられる。

イトウの産卵特性は、サケ科魚類の中でも特異的である。イトウは河川上流域まで遡上し、産卵行動を行う。雄は雌の獲得を巡って闘争し（写真）、体サイズのより大きな雄が優位になり、劣位個体や付近にいる他の雌を徹底的に排除して1:1のペアで産卵行動を行う。シロザケなど他のサケ科魚類では、第一位雄（ペア雄）の産卵に劣位個体（サテライト個体）が割り込んで繁殖に参加すること（Martinez et al. 2000; Garant et al. 2002）や、早熟雄がペアの産卵に忍び込んで放精し受精成功を得ようとするスニーカーの存在がみられる。一方、イトウは、1:1のペアでのみ産卵行動を行うため、闘争において勝者になり雌を獲得するためには体サイズをより大きくするよう努力が必要である。繁殖のチャンスが回ってこないような小型の雄や繁殖成功を得られなかった雄は、リスクを最小限にとどめつつ、多回繁殖性を利用し、成長して次のチャンスを狙うことになる。シロザケのような一回繁殖とは異なり、多回繁殖では生死をかけるようなリスクの大きいチャレンジは避け、生存を続けることを優先し次の機会を待つ戦術が有効となる。産卵行動において特筆すべきは、産卵床の分散行動である。イトウの雌は産卵床を2-4個（平均3個）造り、そのそれぞれを36-633 m（平均218 m）も分散させているだけでなく、それらの産卵床はイトウにとって好適な産卵環境の分布に対応して行われているわけではないことが明らかになっている（江戸, 2002）。このような産卵床の分散行動は他のサケ科魚類では見られないイトウ特有の行動である。産卵床の掘り返しや夏季の渇水などによる卵全滅のリスクを回避し、少しでも生残率を高めようとする適応的行動であると解釈できる。

第4節 イトウの保全

ダムや堰堤などの河川構造物は、サケ科魚類に代表される回遊魚の移動の障壁となり、個体群の遺伝的多様性や生息生物の種多様性の減少、地域個体群の絶滅を導く（Beamish and Northcote, 1989; 下田ら, 1993; 中野ほか, 1995; Pringle et al., 2000; Joy and Death., 2001; Monaghan et al., 2001; 岸ら, 2003; Fukushima et al. 2007）イトウは勾配の緩やかな湿原河川に生息していることから、イトウにとっては落差1 m前後の落差工や林道工事に伴うカルバートなど比較的小規模な河川構造物が大きな脅威となる。イトウは生活史を通して産卵場である最上流域から重要な生育場である河口域及び沿岸域ま

での広範な流域を生息場所とし、成長段階でその間を行き来しているため、河川—海洋間の連続性の確保は必要不可欠である（第4章）。またイトウは魚食性が強いいため、餌生物となる魚類が豊富に生息し、それらの餌生物が産卵や移動ができる環境も重要となる（第5章）。イトウやイトウの餌となる魚類の移動や回遊の障害となる河川横断構造物には、魚道の設置や落差工のスリット化などの改良、場合によっては建設の中止などの必要性を訴えていく必要がある。本研究の対象地域においては、堰堤の改良によりイトウの遡上が回復したことが報告されている（Kawaguchi et al. 2007）。また、猿払川支流において、2007-2012年の間、遡上障害になっている土管より上流部ではイトウの産卵床及び稚魚が確認できなかったが、2013年に当該土管の撤去を行ったところ、イトウ、サクラマス、アメマスの産卵環境の延長及び産卵床の増加が確認された（川原、未発表）。移動の障壁となる河川構造物の改良や撤去は、イトウやその他の生物の生息や行動の制約を解除し、生活史の完結や再生産に寄与する他、河川生態系の健全化にもつながる。

近年北海道で盛んに行われてきた草地化や河川の直線化は、河川瀬淵構造を消失させ、イトウ成魚の生息場所である大きな淵の消失（佐川ら、2002）や産卵環境の劣化（Fukushima, 2001）、稚魚期の重要な生息場となっている氾濫原の消失（江戸、2007）を引き起こすことが指摘されている。また、河道の直線化に伴う河畔林伐採は、倒流木の供給や日射遮断、落葉リター・陸生昆虫供給といった河川の生態学的機能の低下を招く。イトウの生息環境には、淵や水中のカバー（佐川ら、2002; 佐川、2006; 本多ら、2009）、水温の上昇を防ぐ河畔林樹冠（佐川ら、2002）、水生昆虫の餌となる落葉リターや陸生落下昆虫（第5章）が必要であるため、河畔林の保護は重要な保全策の一つであろう。

以上のような長期的な環境保全策への着手は不可欠ではあるが、個体数が著しく減少した個体群では、小集団を急速に絶滅へと導く“絶滅の渦”（Gilpin and Soule, 1986）を避けるために、まずは個体数を増加させる必要がある。禁漁措置ではもはや個体数の回復が見込めない場合には、人工増殖により個体数を増加させて個体群そのものを復元させる、より積極的な関与が必要となるだろう（江戸、2007）。しかし、北海道内のイトウの遺伝的組成は水系単位で異なっており、各水系の個体群はそれぞれが独自の進化の過程に置かれていることが明らかになっている（江戸、2007; 江戸ら、2008）。保全すべき集団の単位である、進化的に意味のある集団（ESU: Evolutionary Significant Unit）は、イトウでは自然状態で交配可能な同一水系内の個体群であると考えられる。個体群の多様性及び遺伝的多様性を保持させるためには、別水系個体群の移植放流は避け、個体群単位での保全が重要になる。個体群が絶滅寸前の状態にある尻別川では、2003年に釣り人の協力を得て抱卵雌を確保し、それまで蓄養していた雄との人工交配を行い、翌

年夏までに約5000尾の稚魚の確保に成功した。2004年から同水系支流に放流し、2010年から4年連続で1mを超えるイトウが天然産卵しているのが観察されており、個体群復元の兆しがみえている。

このように、イトウの保全に向けては、各個体群の生態学的及び生理学的知見の蓄積が不可欠である。また、保全につなげるためには生態学の基礎研究にとどめることなく、これらの知見を土台にし、土木や河川工学等の各分野と連携しながら得られた知見をもとに取り組んでいく必要がある。さらに、実践レベルの保全活動には、事業者と研究者、行政、そして地域住民が一体となって活動することが重要であり、地域主体の草の根的な保護活動が大きな役割を果たす。

第5節 生物学への貢献

現在世界中のあらゆる地域の生物の個体数が激減し、絶滅危惧種に認定されるケースが増加している。今後数十年間だけでも数千にのぼる生物種と数万にのぼる個体群が絶滅すると見積もられている (Lawton and May, 1995; Levin, 2001; Jackson, 2002)。種が絶滅すると、生物多様性が不可逆的に減少するだけでなく、その種が生息していた生態系の機能が変化し、結果的に人間の生活環境を悪化させる恐れがあることが報告されている (Balvanera et al. 2006; Isbell et al. 2011)。また、ある種の個体数の減少は、その種が依存している環境の消失・劣化に起因することが多い (Wilcove and Master. 2005)。希少種の保全や生態系機能の回復が人類の大きな課題の一つになっており、それらを実現させるためにはまず希少種の生物学的特性や生態学的特性、生息環境条件に関する科学的基礎知見の集積が絶対不可欠である。また、このように希少種研究の重要性が認識されつつある中では、希少種の研究手法の開発も並行して進めていく必要がある。個体を殺さずに科学的知見を得る手法や少ないサンプル数の中でより多くの情報を抽出する手法が求められる。本研究では、殺さずに採取可能な鱗を用いた回遊履歴推定の可能性を模索し、鱗隆起線の元素分析で耳石と同様の結果が得られ、鱗を用いて回遊履歴を推定できる可能性が明らかになった (第3章)。

本研究で得られたイトウの生物学的 (第2章、第3章) 及び生態学的知見 (第4章、第5章) は、流域の生態系構造の理解や保全策の策定に対し重要な情報を提供するだけでなく (第4章、第5章)、サケ科魚類の生活史や通し回遊の進化を考える上でも有意義である。希少種の生態学的研究は、種多様性の保全に留まらず、生態系機能の向上や生物多様性の保全につながる重要な知見を提供するものと考えられる。これらの研究は生物の生息環境を再考し、ヒトを含めたあらゆる生物の共存を可能にする具体的な道

を模索するために不可欠である。

第6節 今後の展望

本研究により、イトウの耳石・鱗を用いた回遊履歴推定法を検討した。耳石による回遊履歴の推定に向け、塩分と耳石 Sr:Ca 比の関係を提示するとともに、浮上稚魚の耳石 Sr:Ca 比及び Sr 安定同位体比分析では卵黄の Sr による影響が観察された。耳石 Sr 安定同位体比を用いた母川の推定には、海洋の影響下における Sr 同位体比の補正方法を検討する必要がある。鱗の分析では、鱗の隆起線における Sr:Ca 比分析を用いた回遊履歴推定法の可能性を示した。隆起線に着目して分析することで、今後成長に伴った詳細な分析が実現できる可能性があるだろう。しかしながら、鱗は新しい組織が形成する際に古い組織の上にも新しい組織が沈着するという現象（overplating）があるため、鱗による精度の高い生息履歴の復元には overplating の影響をより正確に推定し補正する方法の開発が求められる。また、本研究では Sr を用いた塩分指標にのみ着目したが、今後複数の微量元素を組み合わせた生息場所の推定や個体群構造の推定が可能かどうか、回遊履歴研究における鱗の有効性に関する検証を重ねる必要がある。

また、本研究によりイトウの成長、回遊、食性に関する知見を得ることができた。特に、日本の降海型イトウの知見は現在までほとんど報告されていなかったため、生物学・水産学上重要な情報であると考えられる。今後より個体数を増やして回遊特性や生活史特性を明らかにしていく必要がある。加速度データロガーによる行動追跡実験など殺さずに研究できる手法を複数併用しながら、より詳細な回遊経路や生息場所に関する知見を集積することで、イトウの行動生態や生活史が解明されるものと考えられる。イトウは水系単位で遺伝的構成が異なっていることが報告されているため、全道的なイトウの生態を調査し、水系単位での生態特性及び生活史特性を明らかにすることが望まれる。これらの科学的知見をもとに、生態学や土木学、河川工学等の各分野が有機的に結びつき、相互に連携しながら実践レベルの保全活動へとつながる効果的な保全策を提案することが期待される。

謝辞

本研究を行うにあたり、その機会を与えて下さり、終始寛大で温かいご指導を賜った東京大学大学院 農学生命科学研究科の大竹二雄教授に心から深甚なる謝意を表します。日本大学生物資源科学部海洋生物資源科学科の塚本勝巳教授、東京大学大気海洋研究所の渡邊良朗教授、東京大学大学院農学生命科学研究科の山川卓准教授、東京大学大気海洋研究所の北川貴士准教授には、論文審査に際して多くの貴重なご指摘を賜りました。ここに心より感謝申し上げます。

黒木真理助教には、本論文の執筆にあたり多くのご指摘を賜るとともに、励ましていただきました。心より感謝致します。

研究の立ち上げから、飼育実験やサンプルの収集、微量元素分析のご指導だけでなく、研究生活を常に温かく支え続けてくださった東京学芸大学環境教育研究センターの吉富友恭准教授に心より御礼を申し上げます。

徳島大学工学部 ソシオテクノサイエンス研究部の河口洋一准教授には、本研究を始めるに際し研究の機会を与えて下さり、サンプルの収集やフィールドの開拓に惜しまないご尽力をいただいただけでなく、長い研究生活を精神的に支えてくださいました。心から感謝申し上げます。

鱗の分析及び解析にあたっては、分析の願い出を快諾頂き、局所定量分析を一からご指導下さっただけでなく、長い研究生活の間どんな時も励まし続けてくださり、最後までサポートして下さった独立行政法人放射線医学総合研究所 放射線防護研究センターの武田志乃博士に心から感謝致します。また、客員協力研究員及び研究員として快く受け入れて頂き、研究の機会を与えてくださっただけでなく、研究行為の意味や姿勢についてご指導下さり、温かく見守ってくださった同研究所放射線防護研究センターの島田義也博士、柿沼志津子博士に謝意を表します。荷電粒子励起 X 線 (PIXE) 分析法を行うにあたっては、絶えずご尽力頂いた同研究所技術基盤部の今関等博士、及川将一氏、石川剛弘氏、磯浩之氏、樋口有一氏、濱野毅博士に深謝の意を表します。

EPMA による耳石の微量元素分析にあたっては、根気よく一から技術的指導をして下さった東京大学海洋研究所の大槻まゆみ技官に感謝致します。

イトウの飼育実験に際しては、実験の機会を与えて下さり、飼育や管理に全面的にご協力下さった標津サーモン科学館の市村政樹博士に心より感謝致します。また、札幌市豊平川さけ科学館の岡本康寿氏、佐藤信洋氏には、飼育魚と飼育水をご提供いただきました。ここに感謝の意を表します。

文化庁文化財部記念物課の江戸謙顕博士には、貴重な降海型イトウのサンプルをご

提供いただいただけでなく、投稿論文執筆にあたり貴重なご意見、ご指導を賜りました。この場を借りて厚く御礼申し上げます。

猿払イトウの会の川原満氏には、イトウの生態調査ならびに猿払川水系に生息するイトウの餌生物の採集、河川水の採集に際し、常にフィールドにご同行くださり、調査・研究に全面的にご協力いただいただけでなく、猿払村に生息する生物の生態や地理的情報も惜しみなくご提供下さいました。また、研究上の支援だけでなく、研究を進めることができない苦しい状態が続いていた時期にも、常に精神的に支えて下さいました。心から深謝の意を表します。また、猿払イトウの会の岡本昌孝氏、小山内浩一氏には、イトウの生態や猿払村内を流れる河川の情報をご提供いただき、フィールドにご同行下さいました。ここに御礼を申し上げます。

降海型イトウの採集及び猿払沿岸に生息する生物と海水の採集にあたりご尽力下さったオホーツク活魚の藤本信治氏、猿払鮭鱒の永井英俊氏、猿払村漁協の清水泰氏、鬼柳富男氏、オホーツク海陸食品の梁田徳雄氏に心より御礼申し上げます。

イトウの生態ならびに猿払川水系の地理について、ご自身の研究に基づいた貴重な情報を快くご提供くださった兵庫県立大学 自然・環境科学研究所の佐川志朗准教授に感謝申し上げます。また、猿払川の情報や猿払村内の河川横断工作物の情報をご提供下さった稚内土木現業所の楠木雅博氏に心から御礼申し上げます。

イトウの産卵期の調査ならびに河川水の採集にご同行下さり、また降海型イトウのサンプル採集に際し漁業者の方にコンタクトをとって下さる等ご尽力くださったヒグマの会の山本牧氏に深く御礼申し上げます。

炭素窒素安定同位体比分析のための試料作製に際して、実験の機会を与えて下さり、分析までの試料作製の方法をご指導下さった東京大学大気海洋研究所の木村伸吾教授、同研究所の森岡裕詞氏（現 海上保安庁）に心より感謝申し上げます。炭素窒素安定同位体比分析に際しては、新潟大学農学部関島恒夫准教授に快く受け入れていただきました。実際の分析に際しては、佐渡生きものがたり研究所の大石麻美博士、新潟大学農学部の佐藤雄大氏、児玉大輔氏に一からご指導いただき、お忙しい中時間を割いて分析に立ち会っていただきました。心から御礼を申し上げます。

東京大学農学部森林科学専攻の加賀谷隆助教には、学部生の頃より常に温かくご指導下さり大学院進学へと導いて下さただけでなく、博士論文の研究に際して胃内容物の水生昆虫及び陸生落下昆虫の同定をご指導していただきました。また、同研究室の佐藤竜一氏には、水生昆虫の同定ならびに胃内容物解析の手法について貴重なご意見をいただきました。心より感謝申し上げます。

河川水のSr同位体比分析に際して、河川水の採集方法ならびに河川水からのSrの分

離作業と試料作製をご指導下さった天川裕史准教授に感謝の意を表します。

東京大学大気海洋研究所 国際沿岸海洋研究センターの天野洋典博士及び同研究所海洋生物資源部門の山根広大博士には、耳石と河川水の微量元素分析及び Sr 安定同位体比分析について終始懇切なるご指導をいただいただけでなく、研究生生活の様々な局面で常に温かく相談に乗っていただきました。東京大学大気海洋研究所 国際沿岸海洋研究センターの Michel J. Miller 博士（現 日本大学）には、投稿論文の作成にあたって有益なご助言をいただきました。同研究所の畑正好特任研究員、渡邊俊博士、井上潤博士、畑瀬英男博士、須藤竜介博士、飯田碧博士、萩原聖士博士には、温かいご指導を賜るとともに、研究生生活全般にわたり多くのご支援と温かい励ましをいただきました。また、同研究所の田上英明博士（現 水産大学校）、安孝珍博士（現 北海道大学 北海道フィールド科学センター）、真鍋諒太郎博士、鈴木一平博士、辻野拓郎氏、町野翔一氏、茅野尚子氏（現 筑波大学）、鬼塚公介氏、中村政裕氏には研究生生活において多くのご支援をいただきました。ここに深く感謝の意を表します。博士課程の最後の一年は本郷キャンパスに移り、現在の所属研究室である水産資源学研究室で過ごせたことを心から感謝しています。水産資源学研究室の中村政裕氏、真鍋明弘氏、朱夢瑤氏、夏樹娟氏、八木達紀氏、草野朱音氏、菅野聡太氏、橋本拓氏、河本薫氏、西田圭志氏、若井智哉氏には復学時より温かく迎え入れていただき、研究生生活を支えていただきました。

釣り雑誌 FlyFisher 編集長の八木健介氏、NHK 旭川放送局の中根龍夫氏、三鷹市立中原小学校の江澤圭子教諭、栄東高等学校の荒井賢一教諭には、研究成果の公表にあたり、成果を社会に還元するための活動の機会を与えて下さり、私自身の研究行為の動機や精神を形成する基礎を作ってくださいました。心より感謝申し上げます。

本研究の経済的基盤であった日本学術振興会の特別研究員（DC1）制度ならびに科学研究費補助金（特別研究員奨励費 21・10170）に感謝申し上げます。

大妻女子大学 社会情報学部の櫻井四郎教授、岐阜大学 教育学部の今井亜湖准教授、早稲田大学 人間科学学術院の太田俊二准教授、筑波大学 システム情報系 知能機能工学域の澁谷長史助教、東京理科大学 基礎工学部の春本高志助教、東京都立足立高等学校の竹内康憲教諭には、研究生生活全般にわたり、様々な局面で貴重なアドバイスをいただき、温かいご支援を賜りました。この場を借りて感謝申し上げます。

東京大学保健・健康推進本部の大島紀人講師、清水馨助教、宮崎央桂助教には、学生

生活を支えていただき、常に自分らしく生活できるように心身ともに寄り添いながら全面的にサポートしていただきました。先生方の温かく優しい精神的な支えとご指導がなければ、本論文を完成させることはできなかったと心より深く感謝申し上げます。

東京大学学生相談ネットワーク本部ピアサポートルームの高野明准教授，大島紀人講師，植田峰悠助教，清水馨助教，渡部由香氏，及びピアサポート活動にともに取り組んできた全ての学生諸氏には，活動を通し，様々なことを共有させていただき，研究生活だけでなく学生生活や日常生活の心の居場所として内側から支えていただきました。ここに心から感謝申し上げます。

終わりに臨み，研究生活だけでなく，現在に至るまでの人生の苦楽を全て支え続けてくださった母，妹，祖母に心から感謝申し上げます。

引用文献

- 阿部俊夫・布川雅典（2005）春期の溪流における安定同位体を用いた食物網解析. 日本森林学会誌. 87: 13-19.
- 青柳兵司（1957）日本列島産淡水魚類総説. 大修館. 272pp.
- 荒井修亮・坂本亘（1995）マダイ鱗の隆起線形成に及ぼす水温の影響. 日本水産学会誌 61(3): 316-319.
- 荒井修亮（1996）マダイ稚魚の耳石・鱗による環境履歴. 日本水産学会誌 62(1): 136-137.
- Arai T, Tsukamoto K（1998）Application of otolith Sr:Ca ratios to estimate the migratory history of masu salmon, *Oncorhynchus masou*. Ichthyological Research 45 (3): 309-313.
- Arai T, Kotake A, Aoyama T, Hayano H, Miyazaki N（2002）Identifying sea-run brown trout, *Salmon trutta*, using Sr:Ca ratios of otolith. Ichthyological Research 49: 380-383.
- 新井崇臣（2002）魚類の回遊履歴：解析手法の現状と課題. 魚類学雑誌 49: 1-23.
- Arai T, Kotake A, P.Mark Lokman, Tsukamoto K（2003）Migratory history and habitat use by New Zealand freshwater eels *Anguilla dieffenbachia* and *A.australis*, as revealed by otolith microchemistry. Ichthyological Research 50: 190-194.
- Arai T, Kotake A, Morita K（2004）Evidence of downstream migration of Sakhalin taimen, *Hucho perryi*, as revealed by Sr:Ca ratio of otolith. Ichthyological Research 51: 377-380.
- 荒井修亮（1996）マダイ稚魚の耳石・鱗による環境履歴. 日本水産学会誌 62(1): 136-137.
- 浅野博利, 久保喜計（1972）カワチブナ鱗の隆起線形成について. 近畿大学農学部紀要 5: 49-59.
- Babaluk JA, Cambell JL, Evans CL, Halden NM, Mejia SR, Nejedly Z, Reist JD, Teesdale WJ（2002）Micro-PIXE analysis of strontium in Arctic char, *Salvelinus alpinus*, otoliths from Quttinirpaaq National Park, Nunavut, Canada. Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B 189: 190-195.
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He J, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B（2006）Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. Ecology Letters 9: 1146-1156.
- Banner JL（2003）Radiogenic isotopes: systematics and applications to earth surface processes and chemical stratigraphy. Earth-Science Reviews 65: 141-194.
- Bath GE, Thorrold SR, Jones CM, Campana SE, McLaren JW, Lam JWH（2000）Strontium and barium uptake in aragonitic otoliths of marine fish. Geochimica et Cosmochimica Acta 64: 1705-1714.

- Beamish RJ, Northcote TG (1989) Extinction of a population of anadromous parasitic lamprey, *Lampetra tridentate*, upstream of an impassable dam. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 46: 420-425.
- Beechie T, Bolton S (1999) An approach to restoring salmonid habitat-forming processes in Pacific Northwest watersheds. *Fisheries* 24: 6-15.
- Begon M, Harper JL, Townsend CR (2003) *Ecology: Individuals, Populations and Communities* [3rd edition]. Pp.1304
- Bendall B, Moore A, Quale V (2005) The post-spawning movements of migratory brown trout *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology* 67: 809-822.
- Bentley RA (2006) Strontium isotopes from the earth to the archaeological skeleton: A review. *Journal of Archaeological Method and Theory* 13: 135-187.
- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD (2003) Farmland biodiversity: Is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution* 18: 182-188.
- Bilby RE, Fransen BR, Bisson PA (1996) Incorporation of nitrogen and carbon from spawning coho salmon into the trophic system of small streams: evidence from stable isotopes. *ibid* 53: 164-173.
- Bugert RM, Bjorn TC, Meehan WR (1991) Summer habitat use by young salmonids and their responses to cover and predators in a small southeast Alaskan stream. *Transactions of the American Fisheries Society* 120: 474-485.
- Campana SE and Neilson JD (1985) Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 1014-1032.
- Campana SE (1999) Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series* 188: 263-297.
- Campana SE and Gagne JA (1995) Cod stock discrimination using ICPMS elemental assays of otoliths. Recent development in fish otolith research. University of South Carolina Press. USA. 671-691.
- Christian E, Zimmerman, Peter S, Rand, Michio F, Sergei F. Zolotukhin (2012) Migration of Sakhalin taimen (*Parahucho perryi*): evidence of freshwater resident life history types. *Environmental Biology of Fishes* 93: 223-232.
- Cunjak RA, Power G (1986) Winter habitat utilization by stream resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1970-1981.
- Diamond JM (1978) Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. *American*

- Science 66: 322-331.
- Ebersole JL, Liss WJ, Frissell CA (1997) Restoration of stream habitats in the western United States: Restoration as reexpression of habitat capacity. *Environmental Management* 21: 1-14.
- Edo K, Kawamura H & Higashi S (2000) The structure and dimensions of redd and egg pockets of the endangered salmonid, Sakhalin taimen. *Journal of Fish Biology* 56: 890-904.
- Edo K (2001) Behavioral ecology and conservation of the endangered salmonid, Sakhalin taimen *Hucho perryi*. Ph.D. thesis. Hokkaido University, Sapporo.
- Edo K., Kawaguchi Y., Nunokawa M., Kawamura H., & Higashi S (2005) Morphology, stomach contents and growth of the endangered salmonid, Sakhalin taimen *Hucho perryi*, captured in the Sea of Okhotsk, northern Japan: evidence of an anadromous form. *Environmental Biology of Fishes* 74: 1-7.
- 江戸謙顕, 東正剛 (2002) 希少種保全のための調査研究-イトウを例として-. 「生物と環境」. 67-117. 三共出版. 東京.
- 江戸謙顕 (2007) イトウの生態と保全. 北海道の自然. No.45: 2-10.
- 江戸謙顕, 北西滋, 小泉逸郎, 野本和宏 (2008) 北海道に生息するサケ科魚類イトウの遺伝的構造と絶滅リスク評価. プロナトウーラ・ファンド第 17 期助成成果報告書. 67-76.
- Elsdon TS, Gillanders BM (2002) Interactive effect of temperature and salinity on otolith chemistry: challenges for determining environmental history of fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1796-1808.
- 江副覚, 永尾公壮, 太田博光, 今井千文 (2005) マダイとクロダイの鱗に刻まれている隆起線の形成特性. *Journal of National Fisheries University* 53(4): 159-167.
- Farrell J and Campana SE (1996) Regulation of calcium and strontium deposition on the otoliths of juvenile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 115: 103-109.
- France RL (1995) Differentiation between littoral and pelagic food web in lakes using stable carbon isotopes. *Limnology and Oceanography* 40: 1310-1313.
- Fudicker AM, Wikelski M, Partecke J (2012) Tracking migration songbirds: accuracy of light-level loggers (geolocators) in forest habitats. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 47-52.
- 福田裕・松坂洋・松田銀治・菊谷なお久 (1992) 親養殖魚生産技術開発試験. 平成 2 年度青森県内水面水産試験場事業報告書. pp29-35
- Fukushima M. (1994) Spawning migration and redd construction of Sakhalin taimen, *Hucho*

- perryi* (Salmonidae) on northern Hokkaido Island, Japan. Journal of Fish Biology 44: 877-888.
- 福島路生 (1998) イトウの生態と生息環境.「魚から見た水環境-復元生態学に向けて／河川編-」(森誠一編), pp.120-130. 信山社サイテック. 東京.
- Fukushima M (2001) Salmonid habitat-geomorphology relationships in low-gradient streams. Ecology 82: 1238-1246.
- 福島路生 (2005) ダムによる流域分断と淡水魚の多様性低下—北海道全域での過去半世紀のデータから言えること—. 日本生態学会誌 55: 349-357.
- 福島路生, 亀山哲 (2006) サクラマスとイトウの生息適地モデルに基づいたダムの影響と保全地域の評価 (特集: 野生生物の生息・生育適地推定と保全計画). 応用生態工学 8(2): 233-244.
- 福島路生, 帰山雅秀, 後藤晃 (2008) シリーズ・Series 日本の希少魚類の現状と課題「イトウ: 巨大淡水魚をいかに守るか」. 魚類学雑誌 55(1): 49-53
- Fukushima M, Shimazaki H, Rand PS, Kaeriyama M (2011) Reconstructing Sakhalin taimen *Parahucho perryi* Historical Distribution and Identifying Cause for Local Extinctions. Transactions of the American Fisheries Society 140: 1-13.
- Furukawa-Tanaka T (1992) Optimal feeding positions for stream fishes in relation to invertebrate drift. Humans and Nature 1: 63-81.
- Garant D, Fontaine PM, Good SP, Dodson JJ, Bernatchez L (2002) The influence of male parental identity on growth and survival of offspring in Atlantic salmon (*Salmon salar*). Evolutionary Ecology Research 4: 537-549.
- Gilpin ME, Soule ME (1986) Minimum viable populations: Processes of species extinction. In M. E. Soule (ed.), Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity, pp. 19-34. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Gritsenko OF, Malkin EM, Churikov AA (1974) Sakhalin-skii taimen ‘Hucho perryi’ (Brevoort) reki Bogatoi (vostochnoe poberezh’e Sakhalin), Izv. TINRO 93: 91-100 (和訳 大屋善延(1976) 魚と卵 143, 25-34) .
- Hammond PM (1992) Species inventory. In B. Groombridge (ed.), Global Diversity: Status of the Earth’s Living Resources, pp. 17-39. Chapman and Hall, London.
- Hansen HO (2002) Restoration of the Skjern River – Denmark’s largest restoration project. Verh. Internat. Verein. Limnol. 28: 1810-1813.
- Hansen MM, Mensberg K-L D (1998) Genetic differentiation and relationship between genetic and geographical distance in Danish sea trout (*Salmo trutta* L.) populations. Heredity 81:

493-504.

樋口広芳編 (1996) 保全生物学. 東京大学出版会.

平井康幸・空閑健 (2005) 標津川における自然再生事業への取り組みについて (事例研究) (特集: 標津川再生事業の概要と再蛇行化実験の評価). 応用生態工学 7(2): 143-150.

北海道水産林務部水産局漁業管理課 (2014) 北海道水産資源管理マニュアル[2013 年度]. P.35.

Holmquist JG, Schmidt-Gengenbach JM, Yoshioka BB (1998) High dams and marine-freshwater linkages: effects on native and introduced fauna in the Caribbean. Conservation Biology 12: 621-630.

Homma-Takeda S, Nishimura Y, Iso H, Ishikawa T, Imaseki H, Yukawa M (2009) A new approach for standard preparation in microbeam analysis: Development and validation. Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry 279: 627-631.

本多健太郎, 野田裕二, 津田裕一, 安間洋樹, 宮下和士 (2009) 超音波テレメトリーによるイトウ (*Hucho perryi*) 成魚の季節的移動パターンの解明. 日本生態学会誌 59: 239-247.

Honda K, Kagiwada H, Tojo N, Miyashita K (2010a) Riverine environmental characteristics and seasonal habitat use by adult Sakhalin taimen *Hucho perryi*. Journal of Fish Biology 77: 1526-1541.

Honda K, Arai T, Takahashi N, Miyashita K (2010b) Life history and migration of Sakhalin taimen, *Hucho perryi*, caught from Lake Akkeshi in eastern Hokkaido, Japan, as revealed by Sr:Ca ratios of otoliths. Ichthyological Research 57: 416-421.

本多健太郎 (2010) 道東別寒辺牛川水系に生息するイトウ (*Hucho perryi*) 成魚の季節的移動生態および生息場特性に関する研究. 北海道大学博士論文 pp. 157.

House RA, Boehne PL (1985) Evaluation of instream enhancement structures for salmonid spawning and rearing in a coastal Oregon stream. North American Journal of Fisheries Management 5: 283-295.

Hubley PB, Amiro PG, Gibson AJF, Lacroix GL, Redden AM (2008) Survival and behaviour of migrating Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) kelts in river, estuarine, and coastal habitat. ICES Journal of Marine Science 65: 1-9.

Hutchinson JJ, Trueman CN (2006) Stable isotope analyses of collagen in fish scales: limitations set by scale architecture. Journal of Fish Biology 69 (6): 1874-1880.

井田, 奥山 (2000)

- 池田弥生, 尾崎久雄, 安田秀明 (1973) キンギョの鱗の成長. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 39: 25-33.
- 池内幸司・金尾健治 (2003) 日本における河川環境の保全・復元の取り組みと今後の課題. *応用生態工学* 5(2): 205-216.
- 今関等 (2004) PIXE 分析用加速器システム (PASTA) とマイクロビーム細胞照射装置 (SPICE) . *放射線科学* 47 (8): 257-267.
- 井上幹生 (1998) 森と魚. 「魚から見た水環境—復元生態学に向けて／河川編—」(森 誠一編), pp.145-157. 信山社サイテック. 東京.
- Inoue M, Nakano S (2001) Fish sbundance and habitat relationships in forest and grassland stream, northern Hokkaido, Japan. *Ecological Research* 16: 233-247.
- Isbell F, Calcagno V, Hector A, Connolly J, Harpole WS, Reich PB, Scherer-Lorenzen M, Schmid B, Tilman D, van Ruijven J, Weigelt A, Wilsey BJ, Zavaleta ES, Loreau M (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477: 199-202.
- 石城謙吉 (1984) イワナの謎を追う. 216pp. 岩波書店, 東京.
- Ishikawa T, Iso H, Oikawa M, Konishi T, Kitamura H, Higuchi Y, Suya N, Hamano T, Imaseki H (2009) Development of a real-time beam current monitoring system for microbeam scanning-PIXE analysis using a ceramic channel electron multiplier. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B* 267: 2032-2035.
- 石崎大介, 大竹二雄, 佐藤達也, 淀太我, 吉岡基, 柏木正章 (2009) 耳石微量元素分析を用いた三重県加茂川におけるウグイの回遊履歴の推定. *日本水産学会誌* 75: 419-424.
- Jackson R (2002) *The Earth Remains Forever: Generations at a Crossroads*. University of Texas Press, Austin, TX.
- Jensen JLA, Rikardsen AH (2008) Do northern riverine anadromous arctic charr *Salvelinus alpinus* and sea trout *Salmo trutta* overwinter in estuarine and marine waters? *Journal of Fish Biology* 73: 1810-1818.
- Jossop BM, Shiao JC, Iizuka Y, Tzeng WN (2002) Migratory behaviour and habitat use by American eels *Anguilla rostrata* as revealed by otolith microchemistry. *Marine Ecology Progress Series* 233: 217-229.
- Joy MK, Death RG (2001) Control of freshwater fish and crayfish community structure in Taranki, New Zealand: dams, diadromy or habitat structure? *Freshwater Biology* 46: 417-429.
- Kalish JM (1989) Otolith microchemistry: validation of the effects of physiology, age and environment on otolith composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 132: 151-178.

- Kalish JM (1991) ^{13}C and ^{18}O isotopic disequilibria in fish otoliths: metabolic and kinetic effects. Marine Ecology Progress Series 75: 191-203.
- 笠井文考, 山本敦也, 田中俊次, 夏原憲子, 小宮山英重 (2008) 釧路川流域のイトウ (*Hucho perryi*) 産卵河川における礫の移動・供給に関する調査研究. 東京農大農学集報 53(3): 283-287.
- Kennedy BP, Blum JD, Folt CL, Nislow KH (2000) Using natural strontium isotopic signatures as fish markers: methodology and application. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 57: 2280-2292.
- Kennedy BP, Klue A, Blum JD, Folt CL, Nislow KH (2002) Reconstructing the lives of fish using Sr isotopes in otoliths. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 59: 925-929.
- 角田出 (2000) 追い回しストレスによるヒラメ稚魚耳石の元素組成変化. 日本水産学会誌 66(3): 493-494.
- 環境省 (2003) 改定・日本の絶滅のおそれのある野生生物-レッドデータブック- 4 汽水・淡水魚類. pp.230. 財団法人自然環境研究センター. 東京.
- 河口洋一, 中村太士, 萱場祐一 (2005) 標津川下流域で行った試験的な川の再蛇行化に伴う魚類と生息環境の変化. 応用生態工学 7: 187-199.
- Kawaguchi Y, Okamoto M, Kasai M, Okamoto T, Osanai K, Iwase H, Edo K (2007) Improvement of a weir for Sakhalin taimen (*Hucho perryi*) migration in the Sarukotsu River, northern Japan. In: Proceeding of Wild Trout IX Symposium, October 9-12, West Yellowstone, MN, 138-142.
- 川村洋司, 馬淵正裕, 米川年三 (1983) 道東の汽水湖・厚岸湖で漁獲されるイトウ *Hucho perryi* (BREVOORT). 北海道立水産孵化場研究報告 38: 47-55.
- 川村洋司 (1989) イトウ. 日本の淡水魚 (川那部浩哉, 水野信彦編). 山と溪谷社.
- 川村洋司, 原彰彦, 寺西哲夫 (1996) イトウの繁殖技術 (北海道編, 野村稔監修). 1-29. 新魚種開発協会, 東京.
- 川村洋司 (2005) 幻の魚イトウの生態とその保護. (片野修, 森誠一 編) 希少淡水魚の現在と未来. 信山社, 東京. pp.1-29.
- 木村清朗 (1966) イトウ *Hucho perryi* (BREVOORT) の生活史について. 魚類学雑誌 14: 17-25.
- 岸大弼, 高山肇, 加藤秀夫, 福島路生 (2003) 北海道日高地方の河川魚類相. 北海道大学演習林研究報告 60: 1-18.
- Kitanishi S, Edo K, Yamamoto N, Azuma N, Hasegawa O, Higashi S (2007) Genetic structure of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) population in Hokkaido, northernmost Japan, inferred

- from mitochondrial DNA variation. *Journal of Fish Biology* 71: 437-452.
- Klassen HD, Northcote TG (1988) Use of gabion weirs to improve spawning habitat for pink salmon in a small logged watershed. *North American Journal of Fisheries Management* 8: 36-44.
- Kline TC, Goering JJ, Mathisen OA, Poe PH, Parker PL (1990) Recycling of elements transported upstream by runs of Pacific salmon: I. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ evidence in Sashin Creek, southeastern Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic science* 47: 136-144.
- 小宮山英重 (1996) イトウとその生息環境の保全. *北方林業* 48(6): 1-4.
- 小宮山英重 (1997) イトウ. 「日本の希少淡水魚の現状と系統保存」(長田芳和・細谷和海編). 緑書房. 東京. 22-35.
- 小宮山英重 (2003) 知床の淡水魚 (斜里町立知床博物館編). 知床の魚類. 北海道新聞社. 札幌. 10-141.
- Kondolf GM (2000) Some suggested guidelines for geomorphic aspects of anadromous salmonid habitat restoration proposals. *Restoration Ecology* 8: 48-56.
- Lapi LA, Mulligan TJ (1981) Salmon stock identification using a microanalytic technique to measure elements present in the freshwater growth region of scales. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38: 744-751.
- Laroche L, Durand JD, Bouvet Y, Guinand B, Brohon B (1999) Genetic structure and differentiation among populations of two cyprinids, *Leuciscus cephalus* and *Rutilus rutilus*, in a large European river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 56: 1659-1667.
- Lawton JH, May RM (eds.). (1995) *Extinction Rates*. Oxford University Press, Oxford.
- Leakey R, Lewin R (1996) *The sixth extinction: Patterns of life and the future of humankind*. Doubleday, New York.
- Levin SA (ed.) (2001) *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press, San Diego, CA.
- Lister DB, Genoe HS (1970) Stream habitat utilization by cohabiting under yearlings of chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) and coho (*O. kisutch*) salmon in the Big Qualicum River, British Columbia. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 27: 1215-1224.
- Lo ve i G (2001) Extinctions, modern examples of. 2001. In S. A. Levin (ed.), *Encyclopedia of Biodiversity*, vol. 2, pp. 731-744. Academic Press, San Diego, CA.
- 前川光司 (1987) 日本の淡水魚 (水野信彦, 後藤晃編), pp. 112-123. 東京大学出版会, 東京.
- 前川光司 (1999) 溪流魚の生態と砂防工事の影響. 溪流生態砂防学 (太田猛彦, 高橋剛一郎編), pp. 89-105. 東京大学出版, 東京.
- 前川光司 (2004) サケ・マスの生態と進化 (前川光司編), 文一総合出版, 東京.

- Matsubara H, Sakai H, Iwata A (2001) A river metapopulation structure of a Japanese freshwater goby, *Odontobutis obscura*, deduced from allozyme genetic indices. *Environmental Biology of Fishes* 61: 285-294.
- Martin GB, Thorrold SR, Jones CM (2004) Temperature and salinity effects on strontium incorporation in otoliths of larval spot (*Leiostomus xanthurus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61: 34-42.
- Martin GB, Thorrold SR (2005) Temperature and salinity effect on magnesium, manganese, and barium incorporation in otoliths of larval and early juvenile spot *Leiostomus xanthurus*. *Marine Ecology Progress Series* 293: 223-232.
- Martinez JL, Moran P, Perez J, de Gaudemar B, Beall E, Garcia-Vazquez E (2000) Multiple paternity increases effective size of southern Atlantic salmon populations. *Molecular Ecology* 9: 293-298.
- McCormick SD, Farrell AP, Brauner CJ (2013) *Euryhaline fishes*. Elsevier, Oxford.
- Metcalf NB, Taylor AC, Thorpe JE (1995) Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon. *Animal Behaviour* 49: 431-436.
- Miller JA, Kent AJR (2009) The determination of maternal run time in juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) based on Sr/Ca and $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ within otolith cores. *Fisheries Research* 95: 373-378.
- Milton DA, Chenery SP (2001) Sources and uptake of trace metals in otoliths of juvenile barramundi (*Lates calcarifer*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 264: 47-65.
- 南川雅男 (1997) 安定同位体による海洋食物網研究. 月刊海洋 29: 391-398.
- 南川雅男・吉岡崇仁 (2006) 生物地球化学. 培風館. pp. 216.
- 三矢泰彦, 濱野龍夫 (1988) 魚道のないダムが十脚甲殻類の流程分布に与える影響. 日本水産学会誌 54: 429-435.
- 宮地伝三郎, 川那部浩哉, 水野信彦 (1976) 原色日本淡水魚図鑑. 保育社. 462pp
- 三宅博哉 (2003) イカナゴ. 新北のさかなたち (水島敏博・鳥澤雅 監修). 北海道新聞社. 北海道. 220-223.
- Monaghan MT, Spaak P, Robinson CT, Ward JV (2001) Genetic differentiation of *Baetis alpinus* Pictet (Ephemeroptera: Baetidae) in fragmented alpine streams. *Heredity* 86: 395-403.
- Miyasaka H, Nakano S, Furukawa-Tanaka (2002) Food habitat divergence between white-spotted charr and masu salmon in Japanese mountain streams: circumstantial evidence for competition. *Limnology*.

- Moreau G, Barbeau C (1983) Zinc, manganese, and strontium in opercula and scales of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) as indicators of lake acidification. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40: 1685-1691.
- 森高志, 野本和宏 (2005) 斜里川におけるイトウ稚魚の成長と分散—2002・2003 年の調査報告—. 知床博物館研究報告 26: 9-14.
- 森由行, 福島路生, 小野有五, 倉茂好匡 (1997) 北海道猿払川におけるイトウの産卵場所選択. *Wildlife Conservation Japan*. 3(1): 41-51.
- Morita K (2002) Ecology and current status of white-spotted cherr with special reference to the impact of habitat fragmentation by damming. Doctoral thesis, Hokkaido University, 154 pp.
- Mugiya Y and Tanaka S (1992) Otolith development, increment formation, and an uncoupling of otolith to somatic growth rates in larval and juvenile Goldfish. *Nippon Suisan Gakkaishi* 58: 845-851.
- Mugiya Y and Tanaka S (1995) Incorporation of water-borne strontium into otolith and its turnover in the goldfish *Carassius auratus*: effect of strontium concentrations, temperature and 17-estradiol. *Fisheries Science* 61: 29-35
- Mugiya Y and Yoshida M (1995) Effects of calcium antagonists and other metabolic modulators on *in vitro* calcium deposition on otoliths in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Fisheries Science* 61: 1026-1030.
- 麦谷泰雄 (1996) 硬骨魚類の耳石形成と履歴情報解析. 「海洋生物の石灰化と硬組織」(和田浩爾編), pp.285-298.東京
- Mulligan T. J., Martin F. D., Smucker R. A. and Wright D. A. (1987) A method of stock identification based on the elemental composition of striped bass *Morone saxatilis* (Walbaum) otoliths. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 114: 241-248.
- 長坂晶子 (2003) 流域改変による水土流出—河川生物生息環境の連鎖的変化機構に関する研究. 北海道林業試験場研究報告 40: 1-40.
- Nagata M (2002) Ecological studies on the dispersal of newly emerged masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Scientific Reports of the Hokkaido Fish Hatchery* 56: 1-87.
- 中村太士 (2003) 自然再生事業の方向性. 土木学会誌 88(4): 20-24.
- 中野繁 (1992) 北海道北部の河川におけるイトウ *Hucho perryi* の食性 (予報). 陸水学報 7: 20-23.
- Nakano S, Frukawa-Tanaka T (1994) Intra- and interspecific dominance hierarchies and variation in foraging tactics of two species of stream-dwelling chars. *Ecological Research* 9: 9-20.
- 中野繁, 井上幹生 (1995) 河道の直線化改修がサクラマス幼魚の微生物生息場所に与える影

響. 魚と卵 164: 23-32.

中野繁, 井上幹生, 桑原禎知, 豊島照雄, 北條元, 藤戸永志, 杉山弘, 奥山悟, 笹賀一郎
(1995) 北海道大学天塩・中川地方演習林および隣接地域における淡水魚類相と治山・
砂防ダムが分布に及ぼす影響. 北海道大学農学部演習林研究報告 52: 95-109.

Nakano S (1995) Competitive interactions for foraging microhabitats in a size-structured
interspecific dominance hierarchy of two sympatric stream salmonids in a natural habitat.
Canadian Journal of Zoology 73: 1845-1854.

Nakano S, Kaeriyama M (1995) Summer microhabitat use and diet of four sympatric
stream-dwelling salmonids in a Kamchatkan stream. Fisheries Science 61: 926-930.

Nakano S, Fausch KD, Kitano S (1999) Flexible niche partitioning via a foraging mode shift: a
proposed mechanism for coexistence in stream-dwelling charrs. Journal of Animal Ecology 68:
1079-1092.

Nilsson N, Northcote TG (1981) Rainbow trout (*Salmon gairdneri*) and cutthroat trout (*S. clarki*)
interactions in coastal British Columbia lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic
Sciences 38: 1228-1246.

小川展弘, 都木靖彰 (2007) 特集 バイオミネラリゼーション—形成の多様性とメカニズ
ム— 硬骨魚類の鱗の石灰化機構を探る. Vol. 24 No. 12: 47-55.

奥田昇 (2010) 10 章 安定同位体分析. 魚類生態学の基礎 塚本勝巳編. 恒星社厚生閣. 東
京. 110-119.

小野有五 (1995) ランドスケープの構造と地形学. 地形 16: 195-213.

小野有五 (1995) 産卵場特性に関するものある？

太田太郎 (1997) スズキ *Lateolabrax japonicus* の成育環境塩分と耳石 Sr:Ca との関係-有明
海における回遊履歴追跡の可能性-. 京都大学水産実験所報告 6:14.

Otake T, Uchida K (1998) Application of otolith microchemistry for distinguishing between
amphidromous and non- amphidromous stocked ayu *Plecoglossus altivelis altivelis*. Fisheries
Science 64: 517-521.

Otake T, Yamada C, Uchida K (2002) Contribution of stocked ayu (*Plecoglossus altivelis*
altivelis) to reproduction in the Nagara River, Japan. Fisheries Science 68: 948-950.

大竹二雄 (2005) 海域におけるアユ仔稚魚の生態特性の解明. 水産総合研究センター研
究報告. 別冊第 5 号.

大竹二雄 (2007) 第 9 章 耳石のミネラルでアユやウナギの回遊を探る. 海のミネラル学
—生物との関わりと利用—. 成山堂. 164-178.

Pannella G (1971) Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. Science 173:

1124-1127.

Pearse AT, Alisauskas RT, Krapu GL, Cox Jr RR (2011) Changes in nutrient dynamics of midcontinent greater white-fronted geese during spring migration. *The Journal of Wildlife Management* 75 (8): 1716-1723.

Phillips and Gregg (2001) : IsoError

Pianka ER (1973) The structure of lizard community. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 53-74.

Primack RB (1993) *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Sunderland.

プリマック RB, 小堀洋美 (1997) 保全生物学のすすめ～生物多様性保全のためのニューサイエンス～. 文一総合出版.

Pringle CM, Freeman MC, Freeman BJ (2000) Regional effects of hydrologic alterations on riverine macrobiota in the new world: tropical-temperate comparisons, *Bioscience* 9: 807-823.

Radtke RL, Townsend DW, Folsom SD, Morrison MA (1990) Strontium : calcium concentration ratios in otoliths of herring larvae as indicator of environmental histories. *Environmental Biology of Fish* 27: 51-61.

Raup DM (1979) Size of the Permo-Triassic bottleneck and its evolutionary implications. *Science* 206: 217-218.

Raup DM (1992) *Extinction: Bad Genes or Bad Luck?* W.W. Norton & Company, New York. (邦訳 : 渡辺政隆 (1996) 大絶滅 : 遺伝子が悪いのか運が悪いのか? 平河出版社)

Rosenthal HL, Eves MM and Cochran OA (1970) Common strontium concentrations of mineralized tissues from marine and sweet water animals. *Comparative Biochemistry and Physiology* 32(3): 445-450.

佐川志朗・山下茂明・中村太士 (2002) 北海道天塩川水系一支流におけるイトウ成魚の夏季生息場所利用. -イトウ生息地保全事項の提示-. *日本生態学会誌* 52: 167-176.

佐川志朗, 山下茂明, 佐藤公俊, 中村太士 (2003) 北海道北部の河川流域における秋季イトウ未成魚の生息場所と採餌様式. *日本生態学会誌* 53: 95-105.

佐川志朗 (2006) イトウの河川内分布様式. *北海道大学演習林研究報告* 63: 47-60.

Schoener TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.

Sato S, Ando J, Ando H, Urawa S, Urano A, Abe S (2001) Genetic variation among Japanese populations of chum salmon inferred from the nucleotide sequences of the mitochondrial DNA control region. *Zoological Science* 18: 99-106.

Secor DH (1992) Application of otolith microchemistry analysis to investigate anadromy in Chesapeake Bay Striped Bass *Morone-Saxatilis*. *Fishery Bulletin* 90:798-806.

- Secor DH, Henderson-Arzapalo A, Piccoli PM (1995) Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? J Exp Mar Biol Ecol 192:15-33.
- 清家暁, 岡部正也, 佐伯昭, 海野徹也, 大竹二雄, 中川平介 (2002) 耳石 Sr/Ca 比による高知県伊尾木川および物部川産アユの由来判別. 日本水産学会誌 68(6): 852-858.
- Sepkoski JJ, Raup DM (1986) Periodicity in marine extinction events. In Ellitt DK ed.: Dynamics of extinction, pp. 3-36. John Wiley.
- 世良耕一郎 (2004) PIXE (イオン励起 X 線分光元素分析法) が持つ医学・生物学・環境科学研究ツールとしての可能性. 岩手医誌 56(5): 381-387.
- 島谷幸宏・小栗幸雄・萱場祐一 (1995) 中小河川改修後の生物生息空間と魚類相の変化. 水工論文集 38: 337-344.
- 下田和孝, 中野繁, 北野聡, 井上幹生, 小野有五 (1993) 知床半島における河川魚類群集の現状—特に人間活動の影響を中心に—. 北海道大学大学院環境科学研究科邦文紀要 6: 17-27.
- 白石史人, 早坂康隆, 高橋嘉夫, 谷水雅治, 石川剛志, 松岡淳, 村山雅史, 狩野彰宏 (2005) 高知県仁淀川に分布する鳥巢石灰岩のストロンチウム同位体年代. 地質学雑誌 111: 610-623.
- Skulason S and Smith TB (1995) Resource polymorphisms in vertebrates. Trends in Ecology and Evolution 10: 366-370.
- Suzuki K, Yoshitomi T, Kawaguchi Y, Edo K, Homma-Takeda S, Ishikawa T, Iso H, Imaseki H (2008) Application of micro-PIXE analysis for a migration history study of *Hucho perryi* focused on strontium distribution in fish scales. International Journal of PIXE 18: 39-45.
- Suzuki K, Yoshitomi T, Kawaguchi Y, Ichimura M, Edo K, Otake T (2011) Migration history of Sakhalin taimen *Hucho perryi* captured in the Sea of Okhotsk, northern Japan, using otolith Sr:Ca ratios. Fisheries Science 77 (3): 313-320.
- 鈴木隆史 (2006) 耳石の微量元素・安定同位体組成を用いたアユの母川回帰性に関する研究. 東京大学大学院農学生命研究科 修士論文.
- Takahashi et al. (2005) Sr の化学分離
- 鷹見達也, 川村洋司 (2008) 北海道におけるサケ科魚類イトウ (*Hucho perryi*) の減少過程. 野生生物保護学会 11: 1-5.
- 高橋眞彦 (2008) 魚類を例とした生息場についての考察. 応用生態工学 11(1): 107-112.
- 竹門康弘 (2005) 底生動物の生活型と摂食機能群による河川生態系評価. 日本生態学会誌 55: 189-197.
- 玉手剛, 山本祥一郎 (2004) 第 2 章 1.サケ科魚類における二つの生活史～生活史分岐と

- 生活史多型に関する進化現象について～. サケ・マスの生態と進化 (前川光司編), 文一総合出版, 東京. 43-69.
- 谷田一三・竹門康弘 (1999) ダムが河川の底生動物へ与える影響 (特集 ダム構造物の影響). 応用生態工学 2(2): 153-164.
- Tayasu et al., Limnology, 2011
- Thorrold SR, Jones CM, Campana SE, McLaren JW, Lam JWH (1998) Trace element signatures in otoliths record natal river of juvenile American shad (*Alosa sapidissima*). Limnology and Oceanography 43: 1826-1835.
- Townsend DW, Redtke RL, Malone DP, Wallinga JP (1995) Use of otolith strontium-calcium ratios for hindcasting larval cod *Gadus morhua* distributions relative to water masses on Georges bank. Marine Ecology Progress Series 119: 37-44.
- Tsukamoto K (1992) Discovery of the spawning area for Japanese eel. Nature 356: 789-791.
- Tsukamoto K, Nakai I, Tesch FW (1998) Do all freshwater eels migrate? Nature 396: 635-636.
- Tsukamoto K, Arai T (2001) Facultative catadromy of the eel, *Anguilla japonica*, between freshwater and seawater habitats. Marine Ecology Progress Series 220: 265-276.
- 塚本勝巳 (2006) ウナギ回遊生態の解明. 日本水産学会誌 72(3): 350-356.
- 塚本勝巳 (2010) 第6章 回遊. 魚類生態学の基礎. 恒星社厚生閣. 57-72.
- Tzeng WN (1996) Effects of salinity and ontogenetic movements on strontium:calcium ratios in the otoliths of the Japanese eel, *Anguilla japonica* Temminck and Schlegel. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 199: 111-122.
- 上田宏 (2007) サケの感覚機能と母川回帰. バイオメカニズム学会誌. 31(3): 123-129.
- 海野徹也, 清家暁, 大竹二雄, 西山文隆, 柴田恭宏, 中川平介 (2001) 耳石微量元素分析による広島県太田川サツキマスの回遊履歴の推定. 日本水産学会誌 67(4): 647-657.
- Vaughn CC (1997) Regional patterns of mussel species distribution in North American rivers. Ecography 20: 107-115.
- 和田英太郎 (1986) 生物関連分野における同位体効果—生物界における安定同位体比分布の変動—. RADIOISOTOPES 35: 136-146.
- Wada E, Terazaki M, Kabaya Y, Nemoto T (1987) ^{15}N and ^{13}C abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. Deep-Sea Research 34: 829-841.
- Wada E, Kabaya Y, Kurihara Y (1993) Stable isotopic structure of aquatic ecosystems. Journal of Bioscience 18: 483-499.
- 鷺谷いずみ, 矢原徹一 (1996) 保全生態学入門. 文一総合出版.

- 鷺谷いずみ (1999) 生物保全の生態学. 共立出版.
- 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(2): 133-146.
- Wells BK, Rieman BE, Clayton JL, Horan DL, Jones CM (2003) Relationships between Water, Otolith, and Scale Chemistries of Westslope Cutthroat Trout from the Coeur d'Alene River, Idaho: The Potential Application of Hard-Part Chemistry to Describe Movements in Freshwater. Transactions of American Fisheries Society 132: 409-424.
- Wilcove DS, Master LL (2005) How many endangered species are there in the United States? Frontiers in Ecology and the Environment 3: 414-420.
- Wilson EO (1989) Threats to biodiversity. Scientific American 261: 108-116.
- Wilson EO (1992) The Diversity of Life. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA. (邦訳: 大貫昌子・牧野俊一訳. (2004) 生命の多様性. 岩波書店)
- 山田梅芳 (1972) Tetracycline-HCl, Calcein および Alizarin red S による魚類硬組織の生体染色について. 西海区水産研究所業績 276: 107-116.
- 山田浩之・河口洋一・江戸謙顕・小宮山英重 (2008) 北海道北部山地河川における細粒土砂の堆積がイトウの産卵環境および発眼卵生残率に及ぼす影響. 応用生態工学 11(1): 29-40.
- 山本敦也, 鷹見達也, 桑原連 (2009) 市販のストマックポンプによる知床河川のオシロコマ *Salvelinus malma malma* の胃内容物採集効率. 東京農業大学農学集報 54(1): 28-36.
- Yamada Y, Ueda T, Koitabashi T, Wada E (1998) Horizontal and vertical isotopic model of Lake Biwa ecosystem. Japan Journal of Limnology 59: 409-427.
- 山田佳裕・吉岡崇仁 (1999) 水域生態系における安定同位体解析. 日本生態学会誌 49: 39-45.
- Yamamoto S, Morita K, Goto A (1999) Geographic variations in life-history characteristics of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*). Canadian Journal of Zoology 77: 871-878.
- Yamane K, Shirai K, Nagakura Y, Yamaguchi M, Takiya A, Horii T, Tanaka N, Yamane S, Arai T, Otake T (2010) Spatial variation in otolith elemental composition of the Pacific herring *Clupea pallasii* in northern Japan. Aquatic Biology 10: 283-290.
- 山代昭三 (1965) 北海道東北部におけるイトウ (*Hucho perryi*) の年令と成長. 日本水産学会誌 31(1): 1-7.
- 柳井清治, 坂本知己, 馬場仁志 (2000) 水辺域の具体的な取り扱い方. 砂防学会編. 水辺域管理—その理論・技術と実戦—. 古今書院, 東京. pp.103-174
- Yoshitomi T, Otake T, Ishii T, Iida A, Okamoto N (1997) Distributions of chemical elements in

the calcifying front of fish scale studied by SR-XRF microbeam analysis. Photon Factory Activity Report 15: 34-35.

Yoshitomi T, Nakayasu C, Hasegawa S, Iida A, Okamoto N (1998) Site-specific lead distribution in scales of lead-administered carp (*Cyprinus carpio*) by non-destructive SR-XRF analysis. Chemosphere: 36(10): 2305-2310.

吉富友恭 (2007) 魚のウロコのはなし. 77-89. 成山堂書店. 東京

Zhong L, Guo H, Shen H, Li X, Tang W, Liu J, Jin J, Mi Y (2007) Preliminary results of Sr:Ca ratios of *Coilia nasus* in otoliths by micro-PIXE. Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B 260: 349-352.

Zimmerman CE, Rand PS, Fukushima M, Zolotukhin SF (2012) Migration of Sakhalin taimen (*Parahucho perryi*): evidence of freshwater resident life history types. Environmental Biology of Fish 93: 223-232.