

回遊魚を指標とした森里川海のつながりと自然共生
(所内公募型提案研究)

Migratory fish species as a measure of habitat connectivity

平成29～令和元年度
FY2017～2019

NIES



国立研究開発法人 国立環境研究所
NATIONAL INSTITUTE FOR ENVIRONMENTAL STUDIES
<https://www.nies.go.jp/>

国立環境研究所研究プロジェクト報告 第138号

NIES Research Project Report, No.138

SR-138-2020

回遊魚を指標とした森里川海のつながりと自然共生
(所内公募型提案研究)

Migratory fish species as a measure of habitat connectivity

平成29～令和元年度
FY2017～2019

所内公募型提案研究「回遊魚を指標とした森里川海のつながりと自然共生」
(期間：平成 29 ～令和元年度)

課題代表者：福島路生

執 筆 者：福島路生、中嶋信美、山川 茜、速水将人、荒木仁志、
飯塚 毅、P.S. Rand

編 者：福島路生

序

本報告書は、2017～2019年度の3年間にわたって実施した所内公募型提案研究A「回遊魚を指標とした森里川海のつながりと自然共生」（課題代表者：福島 路生）の研究成果をとりまとめたものです。

生涯を同じ場所に留まることなく、成長とともに居場所を移しかえる生活史を持つ野生生物は、地球上に多く生息します。本研究は、北半球の高緯度地域に広く分布するサケ科魚類のように海と川とを行き来する生活史を送る魚、回遊性魚類に焦点を当てました。彼らは日本では北海道に特に多く生息し、その一部は貴重な水産資源として地域経済を支えています。日本人にもなじみの深いサケの仲間は、日本から数千キロも離れた遠洋で成長したのち、自らの生まれた北日本の河川上流に母川回帰し、産卵して子孫を残します。サケの一部はクマなどの哺乳動物の餌として貴重な蛋白源となり、また産卵後に生涯を終えたサケの死骸は微生物に分解されます。このように海洋を起源とする大量の窒素やリンなどの栄養塩が元来貧栄養な北方の陸域生態系に取り込まれ、豊かな森林がつくられるのです。もちろんその豊かな森からも川を通じて海に栄養がもたらされるのです。このように北日本の生態系と生物の多様性は、森が川を通じて海とつながる自然環境を回遊魚が往来することで支えられてきたといっても過言ではありません。しかし川を画一的な手法で治め、過度に利用してきた人間によって森里川海のつながりは断ち切れ、回遊魚が生活史を全うできない状況が各地で見受けられるようになりました。サケの仲間は複数の河川において絶滅するに至り、彼らがもたらす生態系サービスも次第に失われたのです。

本研究は、回遊魚をはじめ淡水魚類の分布の現状を北海道という大きな空間スケールで推定すること（テーマ1）、そして日本最大の淡水魚であり絶滅危惧種に指定されるサケ科魚類イトウの回遊生態を解き明かすこと（テーマ2）を主な目的としました。テーマ1では、近年その技術開発の進展が目覚ましい環境DNA法（水や土壌などの環境媒体に含まれる生物由来のDNAを解析する方法）を用い、効率的に全道の魚類相を明らかにすることに成功しました。またテーマ2についても同位体や電子標識を用いた新規的な手法によって、これまで謎の多かったイトウの生態がいろいろと明らかとなりました。

本研究をすすめるにあたり、大学や地方研究機関、地方自治体、また猿払イトウ保全協議会など多くの団体また個人にご協力いただきました。ここに記してお礼申し上げます。

2021年3月

国立研究開発法人 国立環境研究所

理事長 渡 辺 知 保

目 次

1	研究の背景と概要	1
1.1	研究の背景、目的、構成	1
1.2	研究の概要	2
1.2.1	サブテーマ1-1: 河川横断工作物の改良効果と環境DNAの可能性(担当:速水、福島、荒木、中嶋)	2
1.2.2	サブテーマ1-2: 環境DNAから明らかとなった北海道の淡水魚類相(担当:福島、荒木、中嶋)	2
1.2.3	サブテーマ2-1: 耳石からわかるイトウの回遊行動とダムの影響(担当:福島、山川、飯塚)	3
1.2.4	サブテーマ2-2: イトウの繰り返し産卵行動と母川回帰(担当:福島、Rand)	3
2	研究の成果	4
2.1	サブテーマ1-1 河川横断工作物の改良効果と環境DNAの可能性	4
2.1.1	はじめに	4
2.1.2	方法	5
2.1.2.1	調査地概要および魚類採捕調査	5
2.1.2.2	環境DNA法	8
2.1.2.3	統計解析	9
2.1.3	結果	9
2.1.4	考察	11
2.1.4.1	治山ダム改良が溪流魚にもたらした効果	11
2.1.4.2	環境DNAによる治山ダム改良効果検証	12
2.2	サブテーマ1-2 環境DNAから明らかとなった北海道の淡水魚類相	14
2.2.1	はじめに	14
2.2.2	方法	14
2.2.3	結果と考察	15
2.3	サブテーマ2-1 耳石からわかるイトウの回遊行動とダムの影響	22
2.3.1	はじめに	22
2.3.2	方法	23
2.3.2.1	調査河川	23
2.3.2.2	河川水と魚類の採集	24
2.3.2.3	Sr同位体比の分析	25
2.3.2.4	データ解析	26
2.3.3	結果	26
2.3.4	考察	29
2.4	サブテーマ2-2 イトウの繰り返し産卵行動と母川回帰	32
2.4.1	はじめに	32
2.4.2	方法	32
2.4.2.1	調査河川	32

2.4.2.2	イトウ親魚の捕獲と PIT タグの装着	33
2.4.2.3	PIT タグ受信システム	34
2.4.2.4	データ解析	35
2.4.3	結果	36
2.4.3.1	産卵遡上の特徴とタグの検出結果	36
2.4.3.2	河川スケールの繰り返し産卵	38
2.4.3.3	支流スケールの母川回帰	39
2.4.3.4	産卵遡上と降河のタイミング	40
2.4.4	考察	42
2.4.4.1	狩別川への繰り返し産卵	42
2.4.4.2	支流への母川回帰と迷入	43
2.5	おわりに	45

【資料】

1	研究の組織と研究課題の構成	49
1.1	研究の組織	49
1.2	研究課題と担当者	49
2	研究成果発表一覧	50
2.1	誌上発表	50
2.2	口頭発表	51
3	北海道河川の環境 DNA による魚類相の推定結果	52
	別表 1 環境 DNA が検出した在来淡水魚	53
	別表 2 環境 DNA が検出した外来淡水魚	57

1 研究の背景と概要

1.1 研究の背景、目的、構成

生物多様性の保全と持続的利用のための国家的な戦略あるいは計画として生物多様性条約の締約国が作成する生物多様性国家戦略がある。その中で、平成 19 年に閣議決定された第 3 次生物多様性国家戦略において「森・里・川・海のつながり」を確保することが基本戦略の一つに位置づけられ、森、里、川、海を連続した空間として積極的に保全・再生するという政府の方針が示された。森里川海のつながりを魚、なかでも回遊魚の視点から評価し、河川における自然再生の事業効果、淡水魚類の多様性、外来魚の分布拡大と希少魚の現状、回遊魚イトウの産卵生態などについて、最新の科学技術を駆使してその解明に取り組んだのが本研究課題である。回遊魚にとって森里川海のつながりは種を存続させる大前提であり、ダム等で河川が分断されれば多くの場合、地域的に絶滅する。それと同時に彼ら回遊魚がもたらす生態系サービスも失われる。研究対象地とした北海道には、サケの仲間をはじめ 60-70 種ほどの淡水魚が生息するが、その半数以上は海と川とを行き来する回遊魚である。これら回遊魚は地域経済を支える重要な水産資源であると同時に、森（陸）と海との間の物質循環にも深く関わっている。

本研究は大きく 2 つのテーマを設けた。テーマ 1 では河川横断工作物の回遊魚への影響緩和を目的に設置される魚道、そして近年、溪流河川の自然再生に期待されるようになった堰堤のスリット化の効果検証を行う。ここでは北海道の 3 河川を対象に実施された 10 年を超える長期モニタリングの結果を解析するとともに、溪流河川の魚類相調査における環境 DNA メタバーコーディング法（以降、環境 DNA 法）の適用可能性について検討した。環境 DNA 法は河川、湖沼、海洋などでの水生生物調査を目的に開発が進められ昨今大きな注目を集めている。詳細は後述するが、河川水や海水（環境水）を一定量採集してフィルターでろ過、残された物質から微量な DNA を抽出し、また増幅した後、その塩基配列を既存のデータベースと照合することで採水地点周辺に生息する生物種を同定する技術である。テーマ 1 の後半では、空間スケールを広げて北海道全域の魚類相推定にこの環境 DNA 法を適用した。ここでは侵略的外来種ワースト 100 に指定されているニジマス (*Oncorhynchus mykiss*) とブラウントラウト (*Salmo trutta*) の分布に注目した。一方で、絶滅が危惧される希少種イトウ (*Parahucho perryi*) の現在の分布を推定した。イトウは日本では絶滅危惧 IB 類に、国際自然保護連合 (IUCN) では 1 ランク高い Critically Endangered に指定される魚であり、日本最大の淡水魚としても知られる。環境 DNA 法という統一された手法によって、多くの生物種の生息状況を網羅的、客観的、大スケール、かつ短期間で評価できることには、森里川海のつながりを効果的・効率的に保全再生するうえで大きな期待が寄せられている。

テーマ 2 では、イトウを回遊魚の代表、森里川海のつながりを象徴するモデル生物としてとらえ、謎に満ちた彼らの回遊行動の解明に挑んだ。ここでは、これまでイトウの生態研究に利用されることがない 2 つの調査手法を取り入れた。ひとつは耳石のストロンチウム (Sr) の同位体比 ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) を用いる手法で、もうひとつは PIT タグと呼ばれる小型の電子標識を魚体に埋め込み行動追跡する手法である。これらの手法についてあらかじめその原理や特徴を簡単に解説する。耳石はすべての硬骨魚類がその頭部に持つ聴覚と平衡感覚をつかさどる炭酸カルシウムを主成分とする硬組織である。周囲の環境水からカルシウム (Ca) を取り込みながら耳石は成長し、同時に Ca に化学的性質が近い Sr もその表面に蓄積される。環境水の Sr 同位体比は、河川流域の地質構造と地質年代に左右され、地域ごと、また河川ごとに特徴的な値を示す。しかし一方で、Sr 同位体比は季節変動や年変動が小さく、同じ場所から計測される値は少なくとも数 10 年程度のスケールではほぼ一定とみなすことができる。耳石が Sr 同位体を環境水の濃度に比例して取り込むこと、またその際に同位体分別が無視できるほど小さいことから、河川の Sr 同位体比は直接耳石の同位体比として反映される。そして耳石が化学的に極めて不活性な物質であるために、一度取り込まれた同位体（と同位体比）が半永久的に保存される。したがって耳石内部の Sr 同位体比を耳石核から外縁に向けて連続的に計測すると、そのプロファイルは魚が誕生してから捕獲されるまでに回遊した先々の環境水の同位体比をトレースすることになる。つまり、河川流域の Sr 同位体比の空間分布がわかっているならば、個々の魚の回遊履歴を再構築することが可能となる。幸い、海水の

Sr 同位体比は世界共通で一定値 (0.70918) を示すので、河川水の同位体比に関するバックグラウンド情報がなくとも、耳石のプロファイルだけから海と川の行き来 (通し回遊) の履歴だけはほぼ押さえられる。

PIT タグは受動無線周波標識 (passive integrated transponder tag) の頭文字をとったもので、野生生物の個体識別などに使われている。小型のガラス管 (市販される最小のものは長さ 8 mm、直径 1.4 mm) の中に電磁コイル、同調コンデンサー、マイクロチップを格納した構造を持ち、チップには固有な ID が割り当てられている。タグ本体は電池を持たず電波を発生しないが、(陸上に設置した) 受信機に接続されたアンテナから発信される高周波の無線信号を非接触で受信し、タグ内部に発生する微弱な電流に乗せて ID をアンテナに送り返す仕組みとなっている。電池を持たないことから小型化が実現でき、同時に (脱落や物理的破損がない限り) 半永久的に標識魚を追跡できるメリットがある。本研究では産卵遡上したイトウ親魚に PIT タグを装着し、産卵の頻度や同一支流への母川回帰率を推定した。サケ科魚類の母川回帰のメカニズムは現代においても謎が多く、イトウの回遊・回帰行動がこれまで提唱されてきた説を支持するかどうか注目した。

以上、本研究課題の 2 つのテーマは、それぞれさらに 2 つのサブテーマに分かれることから、全体としては次の 4 サブテーマから構成される。

サブテーマ 1 - 1 : 河川横断工作物の改良効果と環境 DNA の可能性

サブテーマ 1 - 2 : 環境 DNA から明らかとなった北海道の淡水魚類相

サブテーマ 2 - 1 : 耳石からわかるイトウの回遊行動とダムの影響

サブテーマ 2 - 2 : イトウの繰り返し産卵行動と母川回帰

1.2 研究の概要

1.2.1 サブテーマ 1 - 1 : 河川横断工作物の改良効果と環境 DNA の可能性 (担当: 速水、福島、荒木、中嶋)

河川上流域に多数設置された治山ダムは、溪流や森林の荒廃を防ぐ重要な役割を果たす一方で、サケ科魚類をはじめ溪流魚の河川内移動を阻害し地域的な絶滅を招いている。この状況に鑑み、河川生態系保全を目的とした堰堤の改良事業、中でも魚道の設置と堤体の切り下げ (スリット化) が各地で実施されている。本研究では、北海道の 3 河川に建設された治山ダムを対象に、これらの改良事業が魚類相にどのような効果をもたらしたのか、10 年以上に及ぶ施工前後の魚類調査から検証した。続いて、改良後の魚類採捕結果と環境 DNA 法に基づく魚類相の推定結果を比較し、DNA メタバーコーディング法の有効性を検証した。魚類調査から、治山ダムの改良事業がサクラマスやアメマスなど遡河回遊魚のダム上流への移動を可能にし、生息密度を増加させる効果があることがわかった。ただし、施工直後の調査では効果が認められない河川があったことから、長期モニタリングの必要性が示された。環境 DNA 法は採捕された 9 魚種すべてを検出した。アメマスとサクラマスなどでは、魚類採捕と環境 DNA の結果が 90% 一致した。このことから、環境 DNA 法が治山ダム改良の遡河回遊魚に対する効果を評価する上で有効であると判断された。

1.2.2 サブテーマ 1 - 2 : 環境 DNA から明らかとなった北海道の淡水魚類相 (担当: 福島、荒木、中嶋)

北海道全域 264 河川から得られた環境 DNA 試料を分析した結果、11 科 21 属 34 種の在来魚、また 4 科 8 属 10 種の外来魚を検出した。ただし 10 種の外来魚のうち 4 種は本州以南からの国内移入種と考えられる。外来魚では侵略的外来種ワースト 100 に指定されたニジマス (39 河川) とブラウントラウト (13 河川) の検出が目立った。これら外来サケ科魚類の分布はダムや堰などに大きく影響を受ける。なぜなら彼らがダム貯水池などの人造湖にしばしば放流され分布を広げてきた一方、その上流にあるダムや堰がさらなる分布拡大を抑止する効果も合わせ持つからである。外来魚は 1 地点 5 種を最大に北海道全域から確認された。しかし外来生物法で指定される特定外来生物のオオクチバス、コクチバス、ブルーギル、チャネルキャットフィッシュの DNA は検出されなかった。在来の絶滅危惧種イトウについては 26 河川水系から DNA が検出され、これまで北海道で生息が確認されていた河川数を大きく上回った。在来魚の種数はオホーツク海に面した河川などで多い傾向にあった。環境 DNA によって検出される魚種数は平均 8 種 (SD=3.5 種) の

正規分布に近い分布を見せた。

1.2.3 サブテーマ2-1：耳石からわかるイトウの回遊行動とダムの影響（担当：福島、山川、飯塚）

北海道稚内市の水源として1980年に建設された北辰ダムでは、毎春ダム放水口に多数のイトウが集結する。このダムのある声問川、また隣接する猿払川からイトウ稚魚を採集して耳石に蓄積されたストロンチウム同位体比 ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) を測定した。得られたデータから88%の稚魚について各々の採集地域を同位体比から正しく判別できた。海で捕獲されたイトウ成魚の耳石についても同位体比を測定したところ、声問川河口付近で捕獲された3尾のイトウのうち2尾が北辰ダム上流で生まれた個体であることがわかった。つまりダム貯水池のイトウ個体群は従来考えられていたように陸封されたものではなく、一部が海までくんだり大型化していると考えられる。そして放水口に集まるイトウは、産卵のため母川回帰した親魚が、魚道の無いダムに行く手を阻まれている個体である可能性が高い。降海性を強く示す個体（遺伝子）が何世代にもわたりダム湖から失われてゆくことは、北海道の数少ない安定個体群である北辰ダムのイトウの保全を考える上で一考を要する現象である。

1.2.4 サブテーマ2-2：イトウの繰り返し産卵行動と母川回帰（担当：福島、Rand）

2018年、北海道・猿払川支流狩別川においてPITタグを装着した105尾のイトウのうち73尾が2年連続して2019年の春に同一河川に産卵遡上を繰り返した。生涯に複数回産卵するサケ科魚類は他にも知られるが、今回観測された繰り返し回帰率（69.5%）は過去に例がないほど高い割合であった。支流ごとの母川回帰率も50-87%と計算され、イトウが極めて高い精度の母川回帰性を持つサケ科魚類であることが示された。繰り返し回帰率は、大型のメス、また前年の春により多くの支流で産卵した親魚（産卵河川をよく知る親魚）で高かった。この事実は、サケ科魚類の母川回帰が稚魚期のみの「嗅覚による刷り込み」によって説明されるとする定説に一石を投じる。一方、支流ごとの母川回帰率は、より多くの個体が遡上する支流で高いことが示され、もうひとつの有力仮説であるフェロモン仮説を示唆した。全123尾の標識魚のうち16尾は河口付近で釣獲され、釣り人から情報提供があった。多くの個体が産卵後間もない5-6月に釣り上げられたこと、また半数の8尾が釣獲された翌年あるいは翌々年に産卵を再度行ったことがわかった。

2 研究の成果

2.1 サブテーマ1-1 河川横断工作物の改良効果と環境 DNA の可能性

2.1.1 はじめに

ダムや堰などの横断工作物は世界の河川から水生生物の生息環境の連続性を奪い、彼らの移動や回遊行動を妨げている¹⁾。中でも日本は狭い国土に対し河川横断工作物の設置密度が極めて高く、それだけに河川ネットワークの分断とそれがもたらす水生生物への影響が深刻な問題となっている。その一方、土砂移動をコントロールし、土石流などの災害を抑制する横断工作物本来の機能を維持したまま、生物や生態系への影響を軽減あるいは解消しようと、様々な改良事業が展開されている。その中で、施工数の最も多い改良事業が魚道の設置を伴うものである。特に1997年の河川法の改正により魚道の設置件数が急増し、結果として2002年から2014年の12年間で回遊魚が遡上できる河川長が日本全体で980kmも延長されている(一級河川本流のいわゆる直轄区間の17.5%に相当)。また魚道設置とは別に、コンクリートでできた堤体の中央部に切れ込みを入れ、堤体の上下流に生じた水位差を低減することで、魚類の移動を可能にする改良工事も実施されはじめている。この工法は“部分的なダム撤去”、あるいはより一般に“スリット化”や“切り下げ”などと呼ばれている。



図1 切り下げられた治山ダム (左:石狩川水系の小河川、右:マルヒラ川)

国内で設置数が特に多い治山ダムは、国と都道府県管理を合わせて全国に約44万基ある²⁾。治山ダムは、溪流の河床と河岸の浸食を抑制することで土砂動態を安定させ、山脚の固定および土砂流出の抑止と調節を図る比較的小型の横断工作物である³⁾。魚道の設置やスリット化は治山ダムにも施工されているが、これらの改良工事後に必ずしも魚類が自由に移動できるとは限らず、影響緩和の効果に対して長期的モニタリングを通じた評価検証が必要であると指摘されてきた。例えばダムを切り下げ、もしくは撤去する場合、ダム上流側に堆積した土砂が下流へと年単位の時間をかけて移動し続けるため、地形や生物相も絶え間なく変化し、容易に平衡状態に達することはない。したがって、改良直後に効果を検証しただけでは改良事業が最終的にもたらしたものを正しく評価し理解することはできない。

河川環境改善の効果を長期的に評価することは確かに重要であるが、それには時間と労力、また経済的に多大なコストが伴う。よって評価に伴う調査の省力化は、長期的・広域のかつ効率的に複数の治山ダムをモニタリングする上で重要な課題となる。近年生態学の分野で注目されている環境DNA法は、現地採取した水試料を濾過し、得られたDNA断片を増幅して塩基配列を特定することで、そのDNAが由来する生物種を網羅的に推定する技術である⁴⁾。環境DNAを生物モニタリングに用いる利点はいくつかあるが、中でも現地に必要な作業が採水および濾過のみという簡便性から、魚類採捕が伴う調査と比べて人的・時間的コストの大幅削減が期待されている。

本研究では第一に、治山ダムの改良工事とその上流の溪流魚類相に与えた影響について10年以上に及ぶ魚類相の長期モニタリングデータを通して検証した。第二に、ダム改良後の採捕結果と環境DNAによる魚類相の推定結果を比較

し、後者の魚類相調査における有効性を検証した。

2.1.2 方法

2.1.2.1 調査地概要および魚類採捕調査

北海道の道央・道南地域を流れる塩越川、マルヒラ川およびオマン川を調査対象とした（図2、3）。調査地点数は塩越川が2、マルヒラ川が5、オマン川が10の計17地点である。塩越川は古宇郡泊村を流れ日本海に注ぐ小河川である。河口から約200 m上流にある治山ダム2基（1972年建設）の切り下げが2015年11月に実施されている。マルヒラ川は増毛郡増毛町を流れ日本海に注ぐ小河川である。流程に沿って全部で11基の河川横断工作物が設置されているが、魚類の遡上を阻害しない2基（透過型ダムと落差のない床固工）を除く9基の治山ダム（1995～2002年建設）に2005年から2010年にかけて魚道設置または堤体の切り下げが実施された。改良工事は2005年から2010年にかけて段階的に行われ、魚類調査を実施したすべてのサイトが海との連続性を取り戻したのは下流から2つ目のダムが改良された2009年である。オマン川は上川郡美瑛町を流れる石狩川水系の小河川で、溪流魚の生息環境改善を目的として4基の治山ダム（1970～1971年建設）に魚道設置または堤体の切り下げが施工された（2008年）。

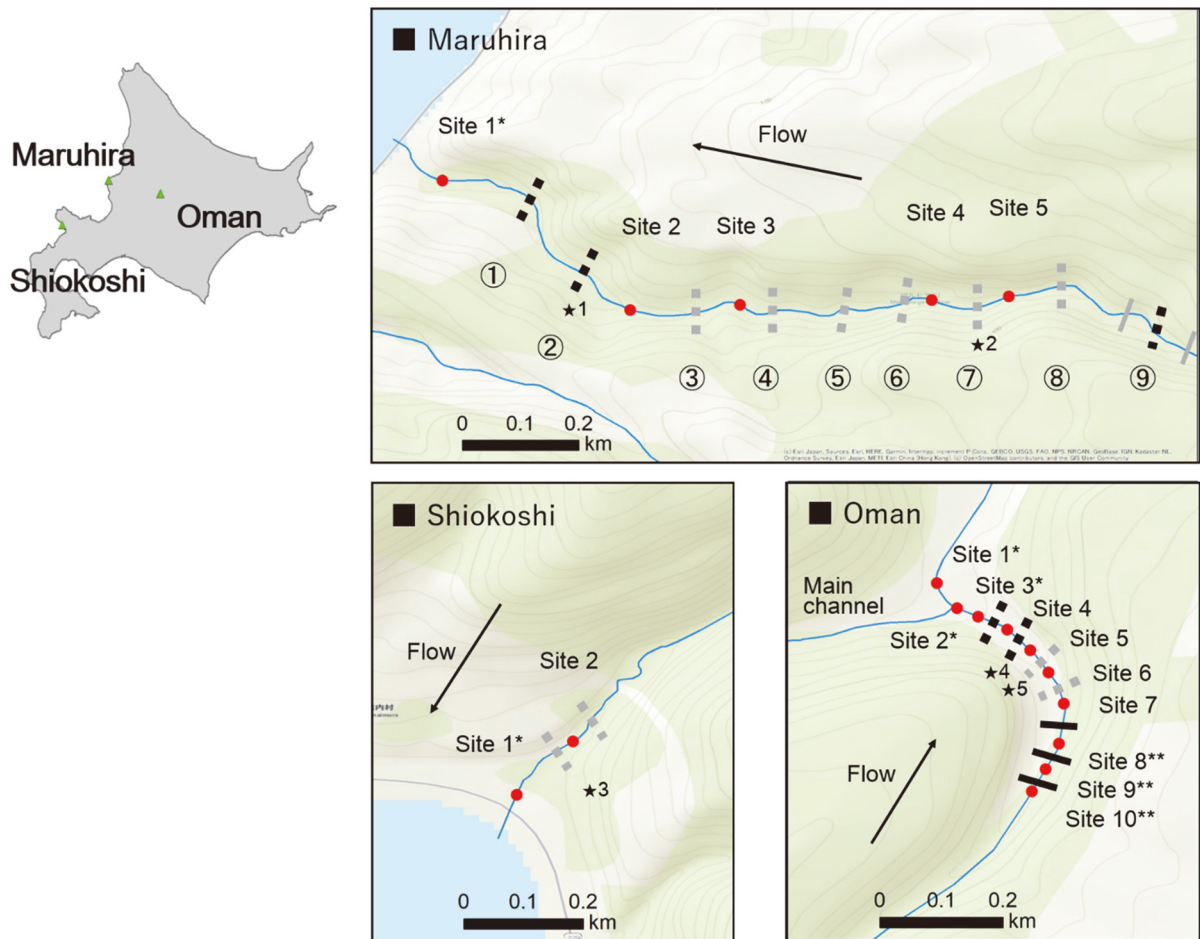


図2 現地調査を行った3河川（塩越川、マルヒラ川、オマン川）。赤点は魚類採捕地点。河川を横断する実線と破線の太棒は非改良 vs 改良された治山ダム。実線のうち、黒色は魚類遡上が阻害されているダム、灰色は阻害されていないダム。破線のうち、黒色は魚道、灰色は切り下げによる改良が行われた。星付きのダムは図3に写真掲載

表1 各河川における調査地概要および調査時期

河川	調査長 (m)	河道幅 (m)	集水域 (km ²)	上下流の連続性復元	魚類調査		
					施工前	施工後1	施工後2
塩越川	200	2	3	2015.11	2015.7	2016.7	2019.8
マルヒラ川	1000	4	8	2009.2	2006-2007	2007-2009	2019.7-8
オマン川	300	2	2	2008.10	2008.7		2019.8

■ Partial dam removal in the Shiokoshi River (Dam height : 1.0 m) ★3



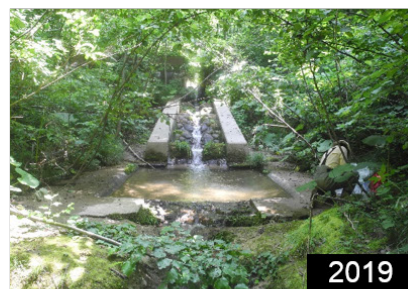
■ Fishway in the Maruhira River (Dam height : 4.5 m) ★1



■ Partial dam removal in the Maruhira River (Dam height : 4.0 m) ★2



■ Fishway in the Oman River (Dam height : 2.0 m) ★4



■ Partial dam removal in the Oman River (Dam height : 2.5 m) ★5



図3 改良された治山ダムの例。写真左が施工前、中央が施工直後、右が施工の約10年後

各河川で、改良工事の施工前後に2回から3回の魚類調査が行われた(表1)。施工前と施工直後(施工後1)の魚類調査は下田ほか⁵⁾からデータを引用し、施工の数年後から10年後に行った魚類調査(施工後2)は本研究において2019年に下田らと同一の手法で行った。3河川のうち、オマン川のみ、施工直後の調査(施工後1)は行われず、施工の約10年後にはじめて事後調査(施工後2)を行ったことになる(注:施工後の調査は1回のみであるが施工後2と表記する)。魚類採捕は電気ショッカーを用いて行った。各調査地点における各魚種の採捕数を調査面積で除して生息密度を求めた。

本研究では、調査河川の優占種であるサケ科イワナ属アメマス(*Salvelinus leucomaenis*)、サケ科サケ属サクラマス(*Oncorhynchus masou*)、およびカジカ科カジカ属ハナカジカ(*Cottus nozawae*)の3種に注目してダム改良工事の効果を評価した。アメマスとサクラマスは遡河回遊性の生活史を有しており移動性が高い。しかしアメマスは地域により降海しない陸封型個体群も多くみられる。降海型アメマスは、初夏に親魚が海から河川に遡上し、秋に河川上流域の砂礫底に産卵する。孵化した稚魚は2~4年の河川生活期を経て春に降海し、数年にわたり海からの産卵遡上を繰り返す。サクラマスは春から初夏に親魚が河川に遡上し、同じ年の秋に河川上流の砂礫底に産卵する。孵化した稚魚の多くは1年間の河川生活期を経て春に降海し、海で約1年過ごした後に産卵遡上する。ハナカジカは淡水で一生涯を終える純淡水魚であり、定住性の高い底生魚である。雌の多くは2年で成熟し、春に大礫の下面に産卵する。

2.1.2.2 環境 DNA 法

3河川に設けた17の魚類調査地点の内10地点の下流端で環境DNA分析に供する河川水を採取した。2019年の魚類調査(施工後2)を実施した同日の魚類採捕前に「環境DNA調査・実験マニュアル⁶⁾」の順に従って採水と濾過を行った。採水後、50 mLの電子線滅菌シリンジ(Terumo Inc., Tokyo, Japan)と0.45 μ mメッシュのSterivexフィルター(Merck Millipore Inc.)を用いて、500 mLの河川水を速やかに濾過し、DNA保存のためのRNAlater(Thermo Fisher Scientific Inc., Massachusetts, USA)を充填した。また、ネガティブコントロール用の試料に供するため、精製水500 mLを現地に持参し、河川水と同様の手順で濾過した。濾過後のサンプルは氷冷して実験室に持ち帰り、分析するまで-80℃で保存した。

環境DNAの抽出は、Yatsuyanagi et al.⁷⁾を参考にDNeasy Blood and Tissue kit(Qiagen, Hilden, Germany)を用いて行った。なおSterivexに充填されたRNAlaterを、滅菌水1 mLをフィルターに注入して洗い流す作業を2回繰り返した。抽出した環境DNAは、Miya et al.⁴⁾の方法を一部改変してポリメラーゼ連鎖反応(polymerase chain reaction; 以下PCR)を2段階行い、対象領域の増幅およびライブラリー調製を行った。1段階目のPCRでは、魚類DNAメタバーコーディング用のユニバーサルプライマーMiFish-U⁴⁾を用いた。MiFish-Uで検出されるDNA配列ではアメマスとイトウ(*Parahucho perryi*)の間には1塩基しか違いがないために同定を誤る危険があった。そのため、サケ科魚類をより正確に種同定するために新たに開発したプライマーSalmon-U2(Salmon-U2-F:5'-CCCTCCCTTACTAATGAATCCCTA-3', Salmon-U2-R:5'-GGTTGTAGCTTCAATTGCTCG-3')も併せて用いた。Salmon-U2プライマーはNADH dehydrogenase 2(ND2)領域の139 bpを増幅するものであり、PCRのアニーリング温度は60℃とした。環境DNAサンプルから増幅されるPCR産物の量を公平に評価するため、それぞれのプライマーで増幅される内部標準遺伝子(人工DNA配列)を河川水濃度換算で1000 copies/L、PCR反応液に添加してPCRを行った。1段階目のPCRはサンプルあたり4つの反復を行い、反応後にその4つのPCR産物を混合・精製し、2段階目のPCRの鋳型とした。2段階目のPCRでは、Illumina社製シーケンサー用のシーケンスライブラリーのアダプターおよびインデックス配列を付与した。その後、すべてのPCR産物を等量混合、精製し、次世代シーケンサーiSeq100(Illumina社製)によるシーケンシングに供した。得られたMiFish-U領域の塩基配列データからTakeuchi et al.⁸⁾のパイプラインを用いて種同定を行った。Salmon-U2領域については、NCBI(GenBank)からサケ科魚類の塩基配列を収集して参照データベースを構築し、同様に種同定を行った。ただしSalmon-U2においてはアメマスDNAの検出に脆弱性が見られたこと、そしていずれのサンプルからもSalmon-U2でイトウが検出されなかったことから、本解析ではアメマスDNAの検出についてはMiFishによる結果を採用した。また、PCR時に加えた内部標準と比較し、検出されたDNA濃度が内部標準の1/10以上(本研究では100 copies/L以上)であ

れば陽性、それ以下であれば陰性と判定した。

2.1.2.3 統計解析

魚類調査地点には、改良工事前から海または本川と元々分断されずにつながっていた地点、改良工事により連続性が回復した地点、非改良ダムの上流に位置し改良前後とも分断され続けた地点が含まれる。ダム改良の影響を評価する上で、治山ダムの改良により海との連続性が回復した調査地点に絞って、改良前後での魚類生息密度を解析した。対象にした河川と地点は、解析可能なサンプル数が十分に得られたマルヒラ川（Site 2～5の4地点）とオマン川（Site 4～7の4地点）とした。同一地点での反復調査があるため、線形混合モデルによって解析した。目的変数は3魚種の生息密度とし、固定効果の説明変数は調査回（マルヒラ川：施工前・施工後1・施工後2、オマン川：施工前・施工後2）、ランダム効果の説明変数を調査地点とし、各河川・魚種ごとにモデルを構築した。調査回数が3回のマルヒラ川についてはTukey-HSD法を用いて施工前－直後－2度目の間の多重比較を行った。調査回数が2回のオマン川については固定効果のP値をもとに改良効果を評価した。環境DNA法により推定された各魚種の在・不在は、施工後2の採捕で得られた結果と調査地点単位で比較して各魚種の検出一致率を算出した。

2.1.3 結果

3河川17地点から計9種の淡水魚類—アメマス、サクラマス、ハナカジカ、カンキョウカジカ (*Cottus hangiongensis*)、ミミズハゼ (*Luciogobius guttatus*)、シマウキゴリ (*Gymnogobius opperiens*)、フクドジョウ (*Barbatula barbatula*)、ルリヨシノボリ (*Rhinogobius mizunoi*) およびウグイ (*Tribolodon hakonensis*)—を採捕した。

ダム改良工事の評価対象種に着目すると、アメマスとサクラマスは全河川で、ハナカジカはオマン川のみで採捕されている。サクラマスは、いずれの河川でも改良工事前の調査ではダム上流でまったく確認されておらず、施工後に初めて採捕されている（図4）。ただし、マルヒラ川とオマン川のダム上流でサクラマスが確認されたのは改良直後の施工後1ではなく10年以上経過した施工後2の調査時であった。またアメマスについても、サクラマス同様に改良された治山ダム上流で生息密度が増加する傾向にあったが、マルヒラ川では施工後1で密度がいったん減少し、施工後2で著しく増加した ($p<0.05$)。反対に、塩越川のダム上流では、アメマスの生息密度は施工後1でいったん増加し、施工後2で著しく低下した。しかし改良工事の影響を受けないはずの最下流の地点（Site1）でも、施工後1でアメマス密度が増加し、サクラマスが初めて採捕されていることから改良工事と魚類密度との因果関係は施工後1の時点においては認められないと考えるべきであろう。オマン川のハナカジカについては、治山ダム改良以前から本川と分断されたダム上流でもその生息が確認されていたが、2019年度の改良工事の施工後、他の2魚種とは反対に全地点で密度が著しく低下した ($p<0.05$)。

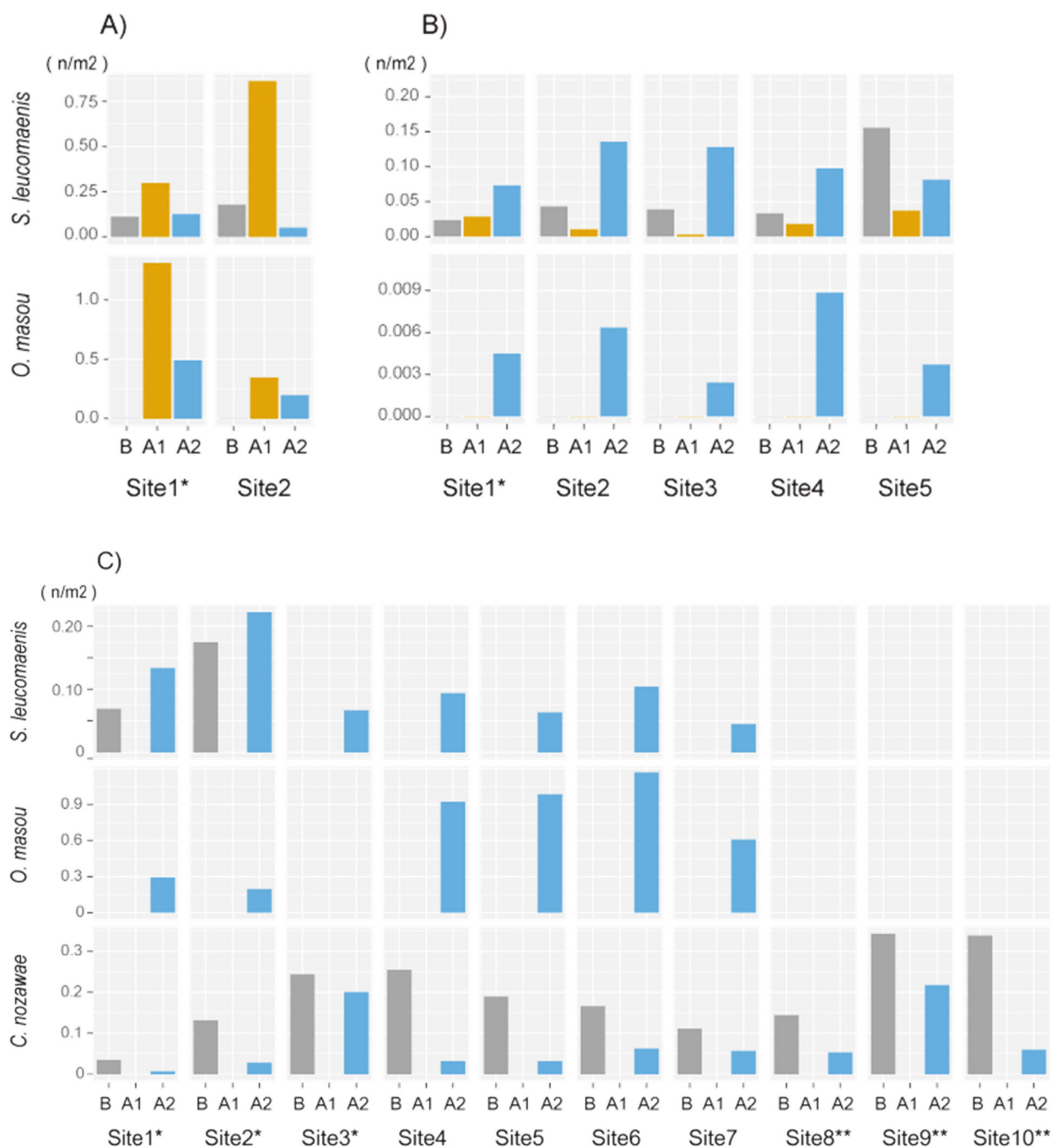


図4 治山ダム改良工事の施工前 (B)、施工後 1 (A1)、施工後 2 (A2) での魚類密度の変化: A) 塩越川、B) マルヒラ川、C) オマン川。*改良前から分断化の影響を受けない地点 **非改良ダムの上流に位置するため下流での改良工事の影響を受けない地点

環境 DNA 法は、3 河川 10 地点において同じく 9 魚種を検出した (表 2)。ネガティブコントロールの DNA 濃度はすべての魚種で検出閾値 100 copies/L を十分に下回った。魚類採捕と環境 DNA 法との一致率は全魚種平均で 91% と高く、両者の間に有意な相関がみられた ($X^2=59.4$, $p<0.001$)。改良効果の検証で対象にした 3 魚種をみると、アメマスは 10 地点中 8 地点で、サクラマスも 8 地点で、またハナカジカは 4 地点で両手法によって検出されている。これら 3 魚種では環境 DNA 法のみで検出された地点が 4 地点。反対に魚類採捕でのみ検出された地点はわずか 1 地点であった。全魚種 (9 種) の全地点 (10 地点) での調査結果を集計すると、両手法とも検出できたのは 29 件、両手法とも非検出となったのは 53 件、魚類採捕のみの検出は 2 件、環境 DNA 法のみでの検出は 6 件であった。

表 2 魚類採捕と環境 DNA とで検出された魚種の比較。○は両手法でともに検出できたこと、-はいずれの手法も検出しなかったこと、F は採捕のみで確認、E は環境 DNA のみで検出したことを表す。両手法の一致率 (consistency) と偽陰性率 (false negative) を示す。

River	Site	Reach length	<i>S. leucomaenis</i>	<i>O. masou</i>	<i>C. nozawae</i>	<i>C. hangiongensis</i>	<i>L. guttatus</i>	<i>G. opperiens</i>	<i>B. barbatula</i>	<i>R. mizunoi</i>	<i>T. hakonensis</i>
Shiokoshi	Site1	26 m	○	○	-	○	○	○	-	○	-
Shiokoshi	Site2	14 m	○	○	E	-	-	E	-	E	-
Maruhira	Site1	200 m	○	○	E	F	○	○	-	○	○
Maruhira	Site2	170 m	○	○	E	-	-	-	-	-	-
Maruhira	Site3	80 m	○	○	-	-	-	-	-	-	-
Maruhira	Site4	90 m	○	○	-	-	-	-	-	-	-
Oman	Site2	10 m	○	○	○	-	-	-	○	-	-
Oman	Site3	23 m	○	E	○	-	-	-	-	-	-
Oman	Site7	30 m	F	○	○	-	-	-	-	-	-
Oman	Site8	30 m	-	-	○	-	-	-	-	-	-
Consistency (%)			90	90	70	90	100	90	100	90	100
False negative (%)			10	0	0	10	0	0	0	0	0

2.1.4 考察

2.1.4.1 治山ダム改良が溪流魚にもたらした効果

治山ダム改良工事の施工前後に行われた一連の魚類調査から、治山ダムの改良がサクラマスやアメマスなどの遡河回遊魚のダム上流への遡上を可能にし、生息密度を増加させたことが示された。生息密度が増加した最大の理由は生息環境の連続性が復元されたことであろう。サクラマスを例にとると、本種は施工前には3河川のいずれの地点でもまったく生息が確認されなかったが、施工後10年ほどで非改良のダム上流を除く全地点で確認されるようになった（ただしオマン川の St.3 では環境 DNA のみで検出）。高緯度に位置する北海道では、本種の雌の全個体、また雄の多くの個体が降海する生活史を持つ⁹⁾。このためダムや堰により生息域が分断されればその上流域では再生産が途絶え、必然的に地域的な絶滅に至る。治山ダムの改良により、多くの産卵場が残るダム上流域への遡上が可能となり、生息密度が増加したものと考えられる。塩越川とマルヒラ川での施工前調査でアメマスの陸封型個体群の生息が確認されている。陸封型個体群であっても、ダムによる分断が過度に進行して生息域がある程度以上に縮小すれば、遺伝的多様性が低下して徐々に絶滅リスクを高めていくことが知られている¹⁰⁾。したがって陸封型のアメマス個体群にとっても、ダム改良により生息環境の連続性が復元することは彼ら本来の生息域を取り戻すことにつながり、種の存続可能性も高められるはずである。

ダム改良以前から海または本川との連続性を有していたマルヒラ川とオマン川のダム下流地点においても、施工前と施工11～12年後とを比較すると、遡河性回遊魚がダム上流と同じように増加する傾向がみられた。多くのダムは上流から供給される土砂を捕足するため、下流での土砂流失が供給を上回り、河床礫の粒径が増大したり露岩化（アーマコート化）が進行したりする。このため、一般にダム建設はダムサイト上流のみならず下流においても魚類の生息環境を悪化させる。マルヒラ川とオマン川では、横断工作物が改良されたことで魚類の移動経路の連続性が復元したが、それと同時に河川の土砂動態も元に戻り、それがダム下流の魚類の生息環境改善につながったと考えられる。

治山ダムの改良はダム上流の遡河回遊魚の生息密度を増大させた。しかしマルヒラ川における施工直後の調査では、最下流の地点を除くすべての地点（Site2～5）でアメマス密度はむしろ減少し、サクラマスも確認されなかった。この川ですべての地点が海とつながったのが2009年2月であるので、そのわずか4か月後に実施された施工直後の調査までにサクラマスもアメマスも再生産（産卵）は行っていない。つまり、施工直後の調査で密度が低下したアメマスは改良工事前から生息していた陸封型の個体であったと推察できる。マルヒラ川では、ダム堤体の切り下げからおよそ2年間は河床低下が激しく、河岸浸食も5年続いたとされる¹¹⁾。マルヒラ川の調査地点の多くが切り下げたダム群の間であり、改良工事に伴う一時的な土砂移動など不安定な河床の影響を、施工前から生息していた陸封型アメマスが強く受けたことでその密度が低下したものと考えられる。米国でも、大型ダムの撤去直後に下流域で細粒土砂の堆積が進行し、サケ科魚類の産卵環境が著しく悪化したことが報じられている¹²⁾。

前述のとおり、日本の山地溪流にはこれまで無数に治山ダムが建設され、溪流河川の水循環、栄養塩循環、そして水生昆虫や溪流魚をはじめ多くの生物種、また生物多様性に少なからず影響を及ぼしている。魚道の設置と堤体の切り下げを、組織的・効率的、また戦略的に展開していくことで、河川流域の生物多様性を本来のレベルにまで復元すると同時に、サクラマスなど水産資源の増大につなげられる可能性があることを本研究は示唆している。

2.1.4.2 環境 DNA による治山ダム改良効果検証

本研究では、現地調査で採捕した9魚種すべてが環境 DNA 法によって検出された。本研究で改良評価の指標種としたアメマスとサクラマスについては、共に採捕結果と環境 DNA の結果が90%の高い一致率を示した。サクラマスでは環境 DNA のみで検出された地点もある（オマン川 Site3）。またアメマスで唯一採捕によってのみ確認されたオマン川 Site7 のサンプルについても、検出閾値を下回る濃度ではあるがその DNA (1.7 copies/L) は検出されている。ハナカジカについては採捕された全地点から環境 DNA を検出し、3地点では環境 DNA のみを検出している。これらのことから、環境 DNA 法が遡河回遊魚、また純淡水魚に対し検出感度が極めて高く、治山ダム改良事業の効果を評価する上で非常に有効な調査手法となることが示された。

本研究で設定した検出閾値は、ネガティブコントロールサンプルから検出されたアメマス、サクラマス、ハナカジカ3種の環境 DNA の平均濃度の50倍以上に設定した。高い検出閾値の設定は環境 DNA サンプルにおける偽陽性（本来は存在しない種の DNA が誤って「存在する」と判定されること）の発生を抑えることができる一方、偽陰性の発生とはトレードオフの関係にある。今後はより多くの野外調査のデータを蓄積すると同時に、室内での操作実験を行うなどして、魚種ごとに最適な閾値を検討することも必要であろう。

環境 DNA 法による生物の検出率は、濾過水量、季節、調査地や採水地点の環境条件（止水か流水かなど）に左右される。本研究では現地調査を夏季に限定し、また小河川のみを対象としたが、調査時期や河川規模が大きく異なる場合に本手法が有効かどうかを検証するために、更なるデータの蓄積が必要である。また、環境 DNA は野外での分解や拡散に関し未知な部分が多く、具体的な数値をパラメーターとして組み込んだ動態予測を行うことが極めて難しいとされる。リーチスケール（数10m区間）で実施した今回の調査では魚類採捕結果との一致率は高かったものの、空間的によりのスケールまでの魚類相を環境 DNA 法が反映していたかについてはわからない。これらの課題が今後期待される技術革新や研究の蓄積によりひとつずつ解決されれば、環境 DNA 法の河川環境評価モニタリングへの応用はさらに進むと考えている。

謝 辞

本研究は国立環境研究所 I 型共同研究「河川横断工作物の改良による森里川海のつながり再生の影響把握」と連携し、北海道立総合研究機構と共同で実施した。

引 用 文 献

- 1) Nilsson C, Reidy CA, Dynesius M, Revenga C (2005) Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science* 308: 405-408.
- 2) 林野庁 (2018) 治山施設長寿命化対策事例集 (https://www.rinya.maff.go.jp/j/tisan/tisan/attach/pdf/con_3-58.pdf)
- 3) 日本治山治水協会 (2009) 治山技術基準：総則・山地治山編, (https://www.rinya.maff.go.jp/j/sekou/kizyun/attach/pdf/gijutu_kijun-10.pdf)
- 4) Miya M, Sato Y, Fukunaga T, Sado T, Poulsen J, Sato K, Minamoto T, Yamamoto S, Yamanaka H, Araki H (2015) MiFish, a set of universal PCR primers for metabarcoding environmental DNA from fishes: detection of more than 230 subtropical marine species. *Royal Society Open Science* 2: 150088.

- 5) 下田和孝・長坂 有・長坂晶子・ト部浩一・川村洋司 (2009) 魚道の設置やスリットダムが魚類生息環境に及ぼす効果. 河畔林再生技術の改善と河畔整備マニュアルの開発. 平成 19 年～ 20 年度 重点領域特別研究報告書, pp103-121.
- 6) 環境 DNA 学会 (2019) 環境 DNA 調査・実験マニュアル (ver.2.1) (<http://ednasociety.org/manual>)
- 7) Yatsuyanagi T, Ishida R, Sakata MK, Kanbe T, Mizumoto H, Kobayashi Y, Kamada S, Namba S, Nill H, Minamoto T, Araki H (2020) Environmental DNA monitoring for short-term reproductive migration of endemic anadromous species, Shishamo smelt (*Spirinchus lanceolatus*). Environmental DNA 2: 130-139.
- 8) Takeuchi A, Sado T, Gotoh RO, Watanabe S, Tsukamoto K, Miya M (2019) New PCR primers for metabarcoding environmental DNA from freshwater eels, genus *Anguilla*. Scientific Reports 9: 1-11.
- 9) Kato F (1991) Life histories of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*). Pacific Salmon Life Histories, ed. by C. Groot and L. Margolis, UBC Press Vancouver, pp. 449-542.
- 10) Morita K, Yamamoto S (2002) Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations. Conservation Biology 16: 1318-1323.
- 11) 北海道留萌振興局 (2011) 岩老地区小規模治山委託業務報告書.
- 12) Peters RJ, Liermann M, McHenry ML, Bakke P, Pess GR (2017) Changes in streambed composition in salmonid spawning habitat of the Elwha River during dam removal. JAWRA Journal of the American Water Resources Association 53: 871-885.

2.2 サブテーマ1-2 環境 DNA から明らかとなった北海道の淡水魚類相

2.2.1 はじめに

前章でその有効性が確認された環境 DNA 法を北海道全域に適用し、統一された手法で北海道の淡水魚類相を評価することが本サブテーマの目的である。北海道では 1950 年代に設置された水産庁北海道さけ・ますふ化場によって北海道各地、また北方領土などの魚類調査が開始され、淡水魚類相が次第に明らかとなる。しかし調査件数が増加するのは北海道開発が盛んに進められるようになった 1970 年代に入ってからであろう。当時の魚類調査は主に漁網、中でも投網や刺し網を使った調査が主流であり、背負い式の電気漁具（エレクトロシヨッカー）が使われるようになったのは 80 年代のことである。電気漁具の導入で効率的に魚類採捕を行えるようになったとはいえ、北海道全域の魚類相を短い期間で統一された調査法で調べた前例はない。本稿執筆の 2020 年 11 月現在、308 試料（河川）のうち 264 試料の環境 DNA 分析を終えている。その結果、明らかとなった淡水魚類の検出結果を概観するとともに、世界各地で在来生態系を脅かしている外来魚ニジマスとブラウントラウト、一方で絶滅が危惧される希少在来魚イトウに焦点を当てて DNA の検出状況を報告する。

ニジマスはロシアのカムチャッカ半島、またベーリング海を挟んで北米大陸アラスカからカリフォルニアまでの太平洋岸沿いの河川に天然分布するサケ科魚類である。日本にはすでに 19 世紀に移植されている魚であるが、北海道へは 1917 年にもたらされている¹⁾。公的機関によるニジマスの放流はダム湖などの未利用水域の有効活用や地域振興などを名目として継続的に行われてきた。ブラウントラウトはヨーロッパから西アジアが原産のサケ科魚類であり、ニジマスとほぼ同時期に日本に導入されたと考えられているが²⁾、北海道ではじめて確認されたのは 1980 年頃である。魚食性が強く在来魚を駆逐する、あるいは在来サケ科魚類と交雑するなど日本を含む世界各地で問題となっている³⁾。ニジマスと同様、一部の個体が海に下る降海型の個体群も北海道にはみられるので⁴⁾、これらの個体が降海後に近隣の河川へ迷入するなどして、分布を拡大する恐れは十分にある。ニジマスとブラウントラウトはともに国際自然保護連合（IUCN）が定める世界の侵略的外来種ワースト 100 に、また日本生態学会が定める日本の侵略的外来種ワースト 100 にも指定される生態系に対して危険度の高い外来魚である。しかし外来生物法によって指定される特定外来生物には両者とも含まれておらず、これら侵略的外来種の分布拡大に歯止めをかけられない理由の一つとなっている。寒冷な気候がサケ科魚類の生息に適している北海道では、外来サケ科魚類の分布拡大は在来魚、なかでも在来サケ科魚類に対する潜在的脅威となっている。

本章で焦点を当てたもう 1 種のサケ科魚類イトウは北海道の在来種であり、日本最大の淡水魚としても知られる。北海道をはじめ国後島、択捉島などに、国外では極東ロシア沿海地方とハバロフスク地方の河川に生息する。かつては北海道の 42 河川と東北地方の 3 河川を合わせた計 45 河川に本種の生息記録が日本には残されている⁵⁾。現在の北海道にはわずか 11 河川水系に野生の個体群が生き延びていると考えられているので、少なく見積もっても 75% 以上の河川から絶滅した計算になる。

2.2.2 方法

河川水の採水は 2017 年と 2018 年に分けて実施した。2017 年に日本海側（留萌地域）、オホーツク海側（宗谷・網走・知床地域）、太平洋側（根室・釧路地域）の 155 河川で、翌 2018 年には太平洋側（十勝・釧路・日高・渡島地域）、日本海側（渡島・檜山・後志・石狩地域）の 153 河川を対象とし、合わせて 308 河川の最下流部の 1 地点から採水を行った（図 3）。両年ともサケ科魚類の産卵期に重なるよう 10 月下旬に採水した。採水時に採水地点の緯度経度を GPS で記録し、天候、水温、濾過時間、濾過水量、電気伝導度を記録した。採水後の環境 DNA の分析についてはサブテーマ 1-1 を参照されたい。ただし、種の在不在は次世代シーケンサーによるリード数が 10 を超えるか否かを判定基準とした。北海道の淡水魚類、外来種、国内移入種の定義・分類は後藤⁶⁾に従った。なお上述したように、北海道の石狩川や次いで大きい十勝川を含め 44 河川については環境 DNA の分析が終了しておらずデータを含めることができなかった。

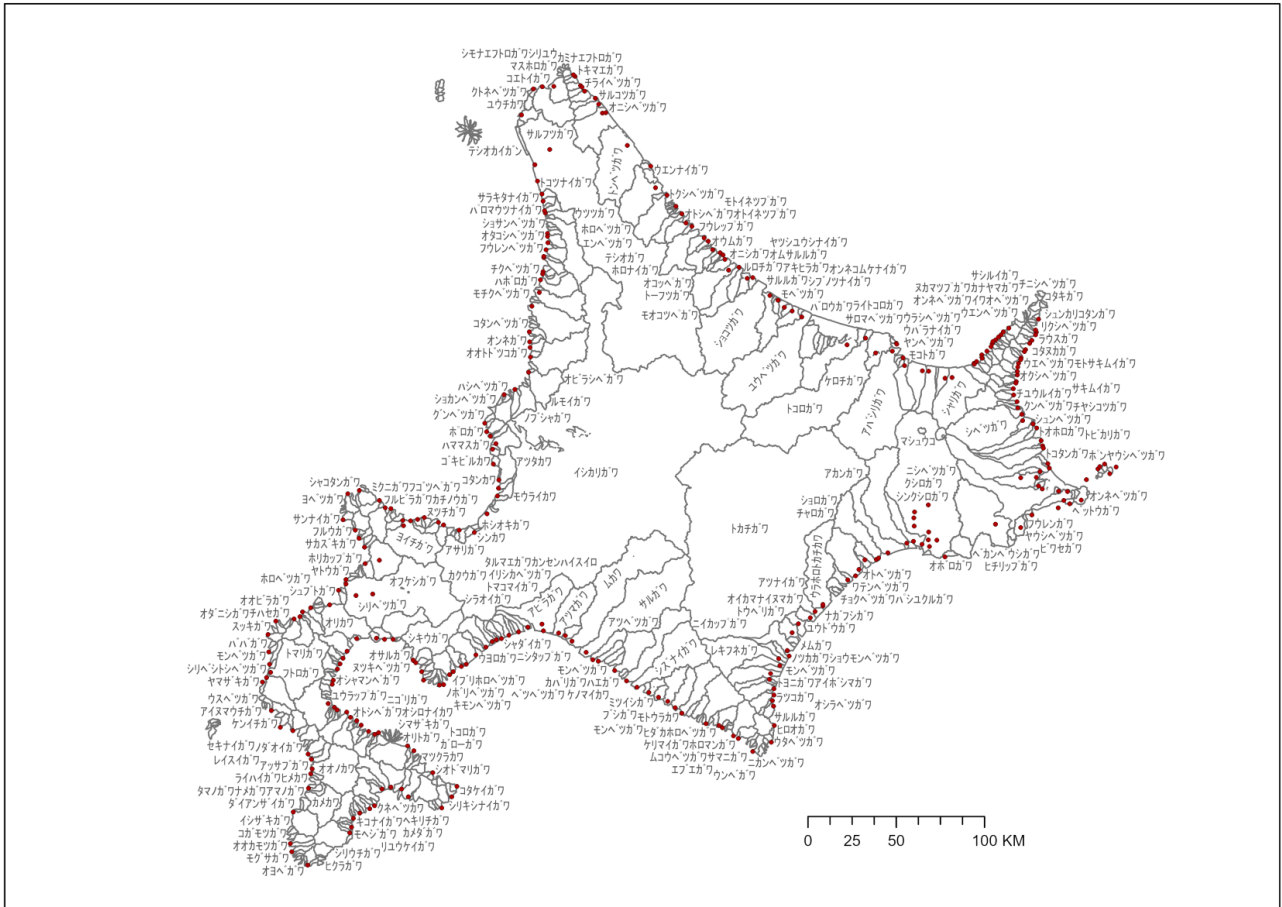


図5 環境 DNA 試料を採取した地点

2.2.3 結果と考察

北海道全域の264河川から11科21属34種の在来魚、また4科8属10種の外来魚のDNAを検出した（在来種は資料3別表1に、外来種は別表2に示す）。外来魚10種のうちコイ、ゲンゴロウブナ、モツゴ、ナマズの4種は国内移入種と考えられる⁶⁾。外来種で検出河川数が39と最も多かったのが侵略的外来種ワースト100にも指定されるニジマス(図6)であり、ついで2番目に多い13河川で検出されたのが同じくワースト100の1種ブラウントラウト(図7)であった。

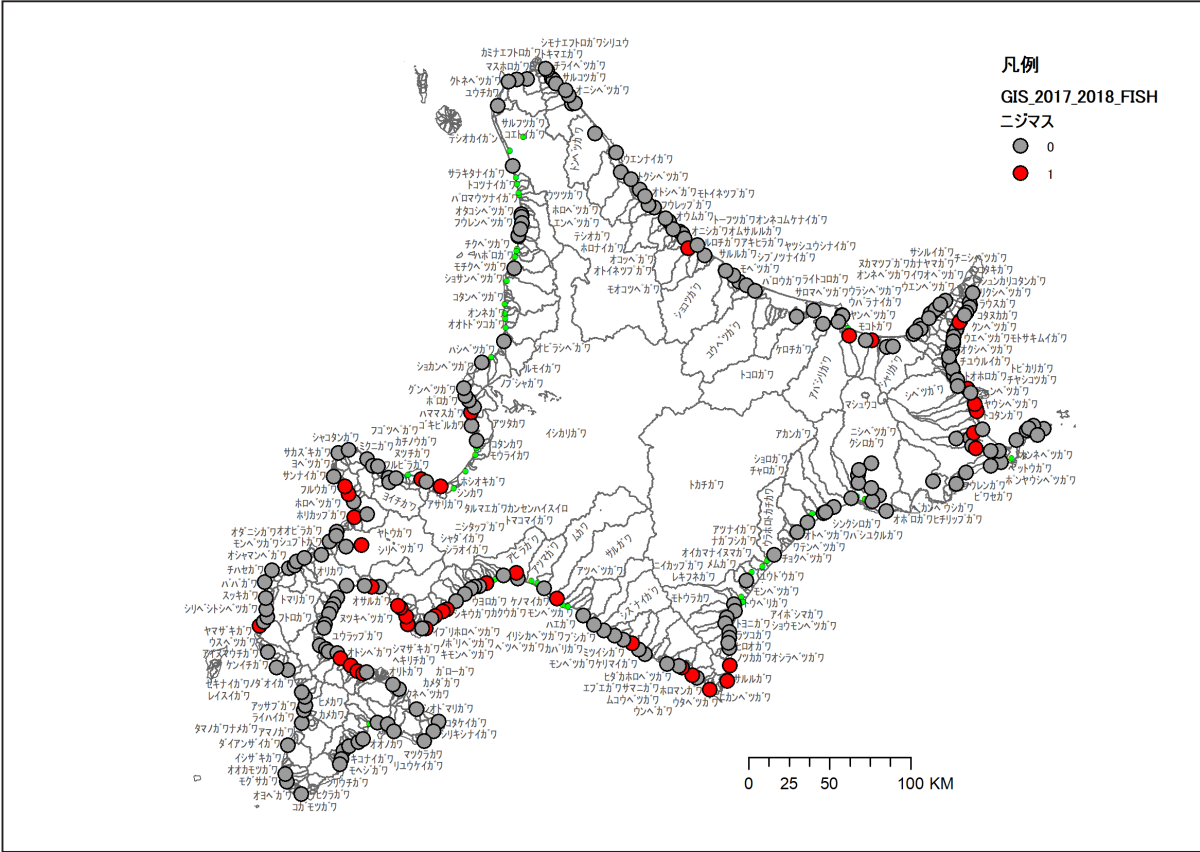


図6 ニジマスのDNAが検出された地点（赤丸）。非検出地点はグレーの丸。緑の点は分析がされていない地点

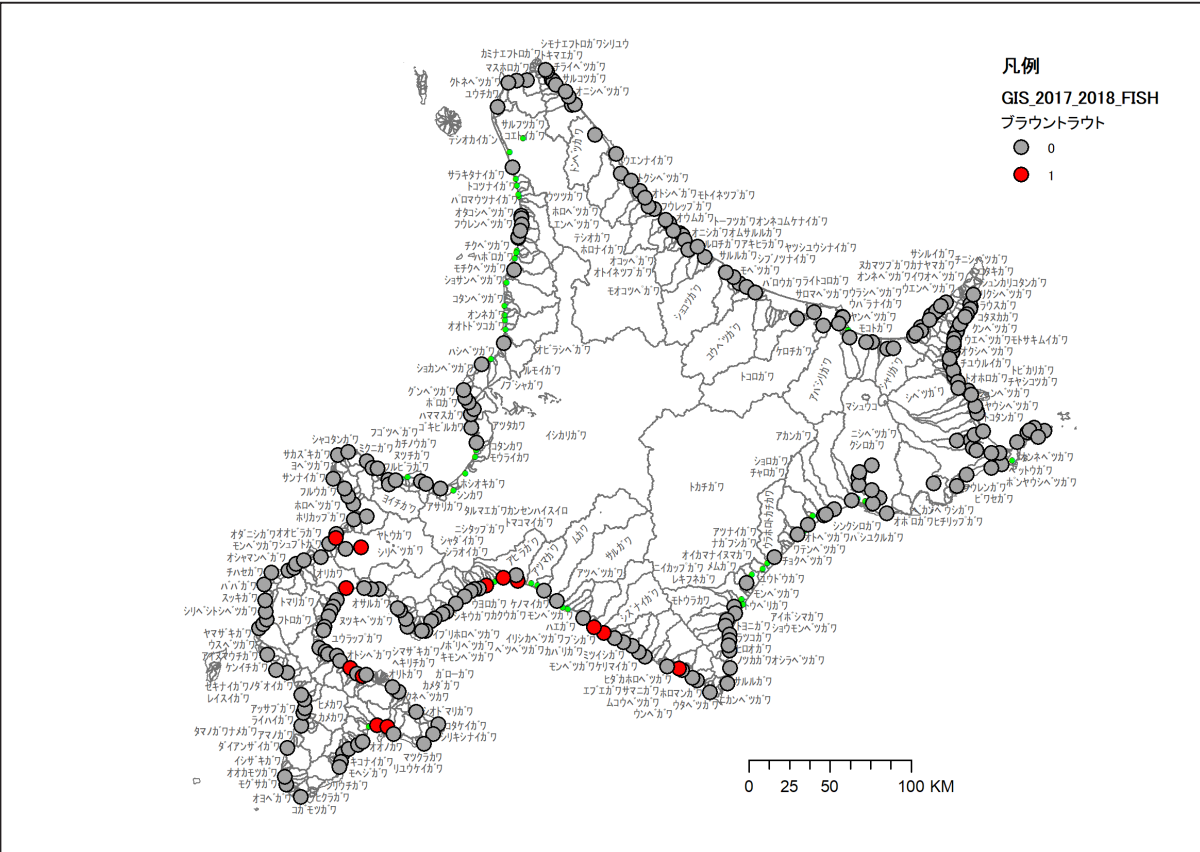


図7 ブラウントラウトのDNAが検出された地点（赤丸）。他のシンボルは図6と同じ

ニジマスの DNA は検出河川も多く、道北や十勝地方を除いて全道に広く本種が生息する様子がうかがわれた。ブラウントラウトの検出河川は札幌から遠くない道南に集中していた。ニジマスとブラウントラウトの分布は重なるようにも見えるが、両種がともに検出されたのはわずか4河川に過ぎず、35河川ではニジマスのみ、9河川ではブラウントラウトのみが検出されている。今回、ニジマスもブラウントラウトも道北地方からは検出されていない。このことは道北が希少種イトウの重要な生息地であり（後述）、春に産卵するニジマスがイトウの産卵床を掘り返すことが指摘されているだけに⁷⁾、ひとまず安心できる結果といえる。しかし、ニジマスは1996年までに北海道の72水系、2012年までに120水系以上で確認されており⁸⁾、その中にはイトウ生息河川として有名な猿払川に接する河川も含まれている。ニジマスとブラウントラウトの分布の変化は今後も注視していく必要があるだろう。

その他の外来サケ科魚類としてギンザケ DNA の検出が9河川と目立っている（別表2）。これら9河川はオホーツク海から知床にかけての5河川と道南地方の4河川である。本種は極東ロシアから北米大陸に分布するサケの仲間であるが、1970年代から宮城県を中心に東北三陸沿岸で海面養殖が行われている。2011年の東日本大震災では津波によって養殖施設がすべて破壊され、500万尾を超える本種の養殖魚が海に散逸したとされる⁹⁾。その一部が北海道に定着した可能性はないとはいえない。

外来魚全体についての環境 DNA の検出結果を図8に示す。最多の5種の外来魚 DNA が検出された河川が安平川（アピラ川）支流の勇払川である。札幌の南に位置し、太平洋に注ぐこの小川からはニジマス、ソウギョ、コイ、モツゴ、ナマズの DNA が検出された。勇払川の河口（安平川との合流点）より数キロ上流にはバードサンクチュアリとして知られ、ラムサール条約登録湿地のウトナイ湖がある。環境省のモニタリングサイト1000の調査地でもあることから魚類相は比較的よく調べられており、2018年にはモツゴとナマズの生息が確認されている¹⁰⁾。オオチョウザメ、ブラウントラウト、マスノスケ、コイの4種の外来魚 DNA が検出されたのが函館市近郊を流れる久根別川である。この川で多くの外来魚 DNA が検出されたのには訳があり、この採水地点の約10 km 上流に北海道大学水産学部の七飯淡水実験所があって、多くの外来魚や在来魚が飼育されているからである。上記の外来魚がここで飼育されていることは当該施設のホームページにも記されている（<http://www.fsc.hokudai.ac.jp/nanae/outline%20.html>）。検出された10種の外来魚の中に、外来生物法で指定される特定外来生物のオオクチバス、コクチバス、ブルーギル、チャネルキャットフィッシュは含まれなかった。オオクチバスとコクチバスは2001年に渡島半島大沼湖沼群の一つで生息が確認され、2年後には札幌近郊の池でもオオクチバスは釣獲されている。ブルーギルは1990年代に函館にある五稜郭のお濠で生息が確認されて全国的に注目を集めた。いずれも駆除などの対策が速やかに講じられたこと、そして確認された水域が閉鎖性水域であったことから封じ込めは成功し、ほぼ根絶できたと考えられている¹¹⁾。

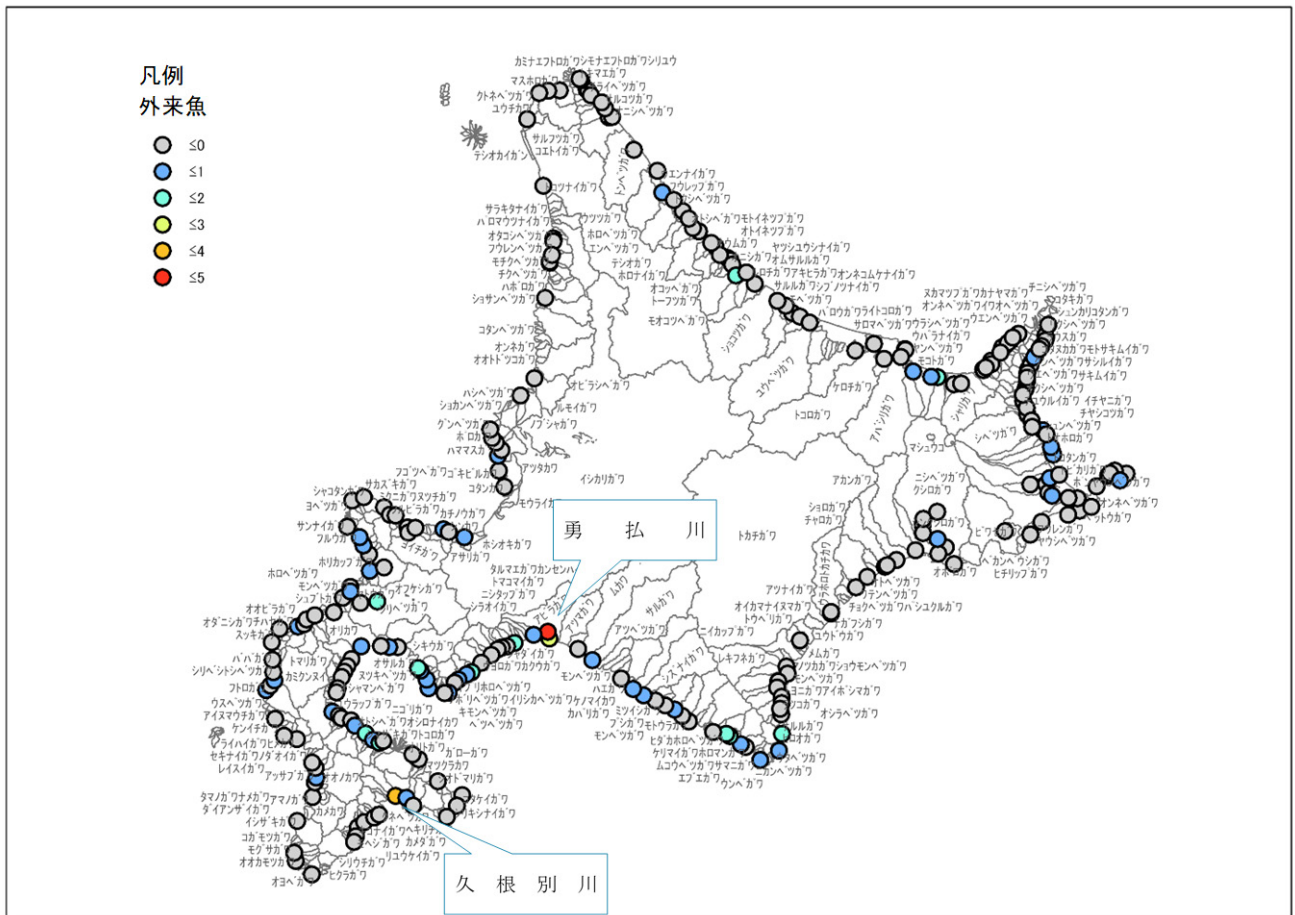


図 8 外来魚全体についての環境 DNA の検出結果。国内移入種を含む種数

在来の希少魚イトウの DNA は 26 河川水系から検出された (図 9)。この数は北海道が公式見解とするイトウ生息河川数 (11 河川水系) を大きく上回る。しかし、イトウ DNA のリード数が 1000 を超えた河川は宗谷地方や釧路根室地方を中心に同じく 11 しかなく、その多くが左記のイトウ生息河川に重複した。一方でリード数が 100 未満の河川も 15 と多かったが、淡水魚飼育施設が上流にある河川や大学演習林を流れる河川など、飼育魚起源と思われるイトウの DNA が検出された可能性も高い。また釣りの愛好家や団体によって、札幌近郊の河川などにイトウを放流しているとの情報もある。これらのことから、野生イトウに由来する DNA の検出河川にはるかに少ないものと考えられる。

なお、イトウと同じ絶滅危惧種 IB 類に環境省が指定したエブホトケについても釧路地方 (5 河川)、胆振地方 (4 河川) など合計 14 河川からその DNA が検出されている。

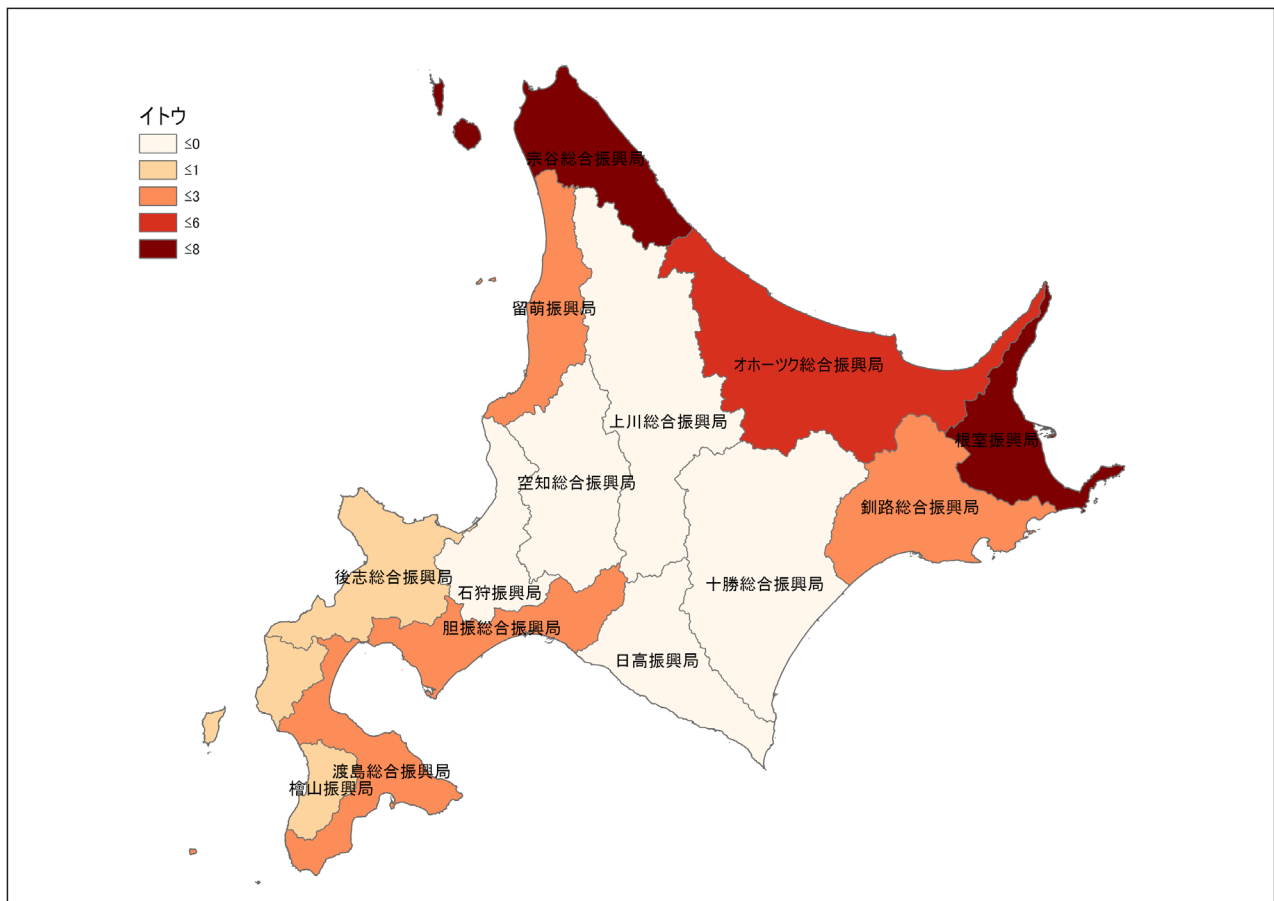


図9 イトウの DNA が検出された地域。色の濃淡は地域ごとに検出された河川数を示す

在来魚全体の環境 DNA の検出結果（種数）を示したのが図10である。地理的には、知床半島、襟裳岬の東側、苫小牧から室蘭にいたる白老・登別地域、またそこから噴火湾を隔てた渡島半島東側の地域で種数が際立って少ない。反対に道東の根釧原野、オホーツク海沿岸から北に宗谷地方、さらに天塩地方にかけての地域は10種以上のDNAが検出され淡水魚の種多様度は高い。中でも、宗谷地方はイトウ生息河川が多だけでなく（図9）、在来魚全体の種数も概して多く、今回の分析で最大18種を記録したのは猿払川であり（別表1）、その北に隣接する猿骨川でも14種を検出している。宗谷地方が魚食魚イトウを河川生態系の頂点とし、多様性の高い魚類群衆を有する地域であることを示している。在来種16種以上のDNAが検出された河川は他にも道南の尻別川、勇払川、安平川がある。しかし、いずれも周辺地域の種数が少ないこと、複数の外来魚DNAも検出されていることから（図8）、放流など人為的要因により他の地域からもたらされた魚種もいるのではないかと考える。

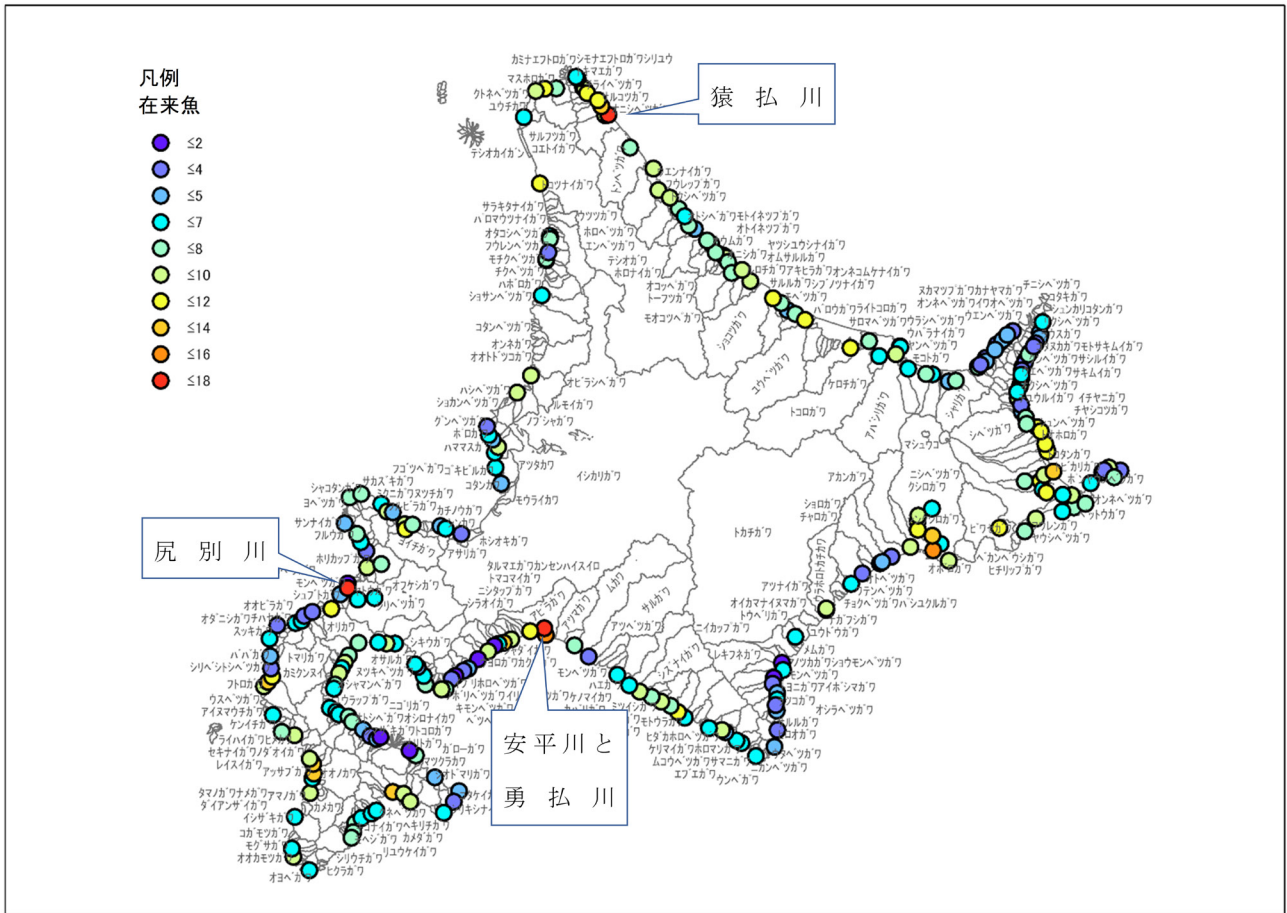


図 10 在来魚全体の環境 DNA の検出結果 (種数)

環境 DNA により検出された地点当たりの平均種数は約 8 ± 3.5 種 (\pm SD) で、左右対称の正規分布に近い分布をみせた。一方、魚類採捕により確認される全道の淡水魚の平均種数 (\pm SD) は 70 年代が 2.58 ± 2.09 種、80 年代では 2.86 ± 2.33 種、しかし 90 年代に入ると 4.00 ± 2.95 種と一気に増えている¹²⁾。おそらく 80 年代後半に電気漁具が魚類調査に導入され、採捕効率が格段に向上したためであろう。魚類採捕データは調査地点に魚種がもともと多くない河川上流域も含むため、今回の環境 DNA による検出種数と単純に比較することはできない。しかし、時代とともに魚類採捕の手法が移り変わる採捕データから全道の魚類相の全容は見えにくい。今回の環境 DNA 法を用いた全道の魚類相推定の試みにより、河川間の比較が可能で、客観的、網羅的なデータセットがはじめて取得できた。残りの河川水試料の分析も進め、北海道の魚類相の現状をさらに詳細に分析する必要がある。そして北海道の魚類相が将来どのように変化するかを継続的にモニタリングすることが望まれる。

謝 辞

北海道の河川での採水と濾過は公益社団法人北海道栽培漁業振興公社が実施した。使用した GIS データの一部は国土数値情報 (国土交通省) の行政区域第 2.4 版 (令和 2 (2020) 年)、流域界・非集水域 (面) データをもとにコンソーシアム GIS コンソーシアムジャパン (<http://cgisj.jp>) が作成した。

引用 文 献

- 1) 斎藤寿彦・鈴木俊哉 (2006) 北海道のサケ・マス増殖河川におけるニジマスおよびブラウントラウトの生息状況. さけ・

ます資源管理センター技術情報, No. 172.

- 2) 北海道ブルーリスト (2010) http://www.pref.hokkaido.lg.jp/ks/skn/alien/bluelist/bluelist_top.htm.
- 3) 長谷川功 (2010) サケ科魚類のプロファイル 8 ブラウントラウト. SALMON 情報 No. 4.
- 4) 長谷川功 (2016) 外来サケ科魚類ニジマス・ブラウントラウトの定着メカニズムと在来生態系への影響. SALMON 情報 No. 10.
- 5) 福島路生・帰山雅秀・後藤 晃 (2008) イトウ: 巨大淡水魚をいかに守るか. 魚類額雑誌 55: 49-53.
- 6) 後藤 晃 (1994) 第 10 章 川と湖の魚たち - 由来と適応戦略 -. 石垣謙吉・福田正己編, 北海道・自然のなりたち, 北海道大学図書刊行会.
- 7) Nomoto K, Omiya H, Sugimoto T, Akiba K, Edo K, Higashi S (2010) Potential negative impacts of introduced rainbow trout on endangered Sakhalin taimen through redd disturbance in an agricultural stream, eastern Hokkaido. Ecology of Freshwater Fish 19: 116-126.
- 8) 下田和孝 (2012) 北海道における外来魚問題 (外来サケ科魚類). 日本水産学会誌 78: 754-757.
- 9) 黒川忠英 (2017) 国内におけるサーモン海面養殖について. サーモン情報 No. 11.
- 10) 生物多様性センター (2018) 速報: モニタリングサイト 1000 陸水域調査 (湖沼) 淡水魚類調査 ウトナイ湖サイト (http://www.biodic.go.jp/moni1000/pdf/lakeFreshwaterfishesReport_Utonai_H30.pdf)
- 11) 工藤 智 (2012) 北海道における外来魚問題 (特定外来種オオクチバス、コクチバス、ブルーギル). 日本水産学会誌 78: 983-987.
- 12) 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.

2.3 サブテーマ2-1 耳石からわかるイトウの回遊行動とダムの影響

2.3.1 はじめに

海と川との間を行き来する通し回遊魚の生活史は種や個体群ごとに異なり複雑かつ多様である。しかしながら、彼らの生活史の多様性は生息環境が人為的に改変され続けてきたことで著しく低下してしまった。中でも河川を分断するダムや堰など、河川横断工作物が森里川海のつながりを消失させた影響は大きい¹⁾。ところが、何世代にもわたりダム湖に陸封されていたサケ科魚類の個体群が、回遊性という本能を失わずにそれをつかさどる遺伝子を子孫に受け継ぐことが稀にある。そしてダムの撤去や改良工事によって川と海とのつながりが復元されたと同時に、本来持ち合わせる通し回遊という行動（表現型）が突如としてよみがえり、再び海へと生息域を広げることもある^{2,3)}。

北海道稚内市にある北辰ダムには、ダムに分断されたことで降海できず、ダム湖に一生閉じ込められたまま世代交代を続けてきた、いわゆる陸封型イトウの個体群が存在する。イトウはサケ科魚類であるが、サケと異なり産卵後も死ぬことがなく生涯にわたり産卵を繰り返す多回産卵性の魚類であり、その寿命も極めて長い（図11）。前述のとおり北海道には現在11河川水系に生息が知られるが、そのひとつである石狩川水系に生き残ったイトウは2つのダム湖（朱鞠内湖と金山ダム湖）に陸封された個体群のみに支えられているとあって過言でない。北辰ダム湖のイトウ個体群についても、飲料水源を確保するために1980年にダムが建設され、それ以来その上流に封じ込められてからも、声問川流域の中で生息密度を高く維持して安定的に再生産を繰り返してきた。このように日本の絶滅危惧種イトウの生息環境として、ダム貯水池の存在は無視することができないのである。これらダム湖のイトウは貯水池の流入河川で産卵を行い、孵化した稚魚は1-2年を流入河川で過ごす。その後ダム貯水池に下って大きく成長し、成熟した個体が再び流入河川に遡上して産卵するというように、ダム湖とその上流だけで生活史を完結させている。つまり本来、海で成長して成熟する生活史であったところを、ダム貯水池を海に見立てて成熟するように適応したのだ。その結果、陸封後もこれまで数十年にわたり世代交代を続けてこられた。北辰ダムに限らず、石狩川流域の2つのダム湖においても比較的イトウの生息数は多く、絶滅リスクは道内の他の河川と比較しても低いと考えられている⁴⁾。



図11 産卵行動中のイトウ。赤く婚姻色に染まった個体がオス、その隣がメス、後方にある小型の個体は劣位のオス

しかしながら、北辰ダムのイトウ個体群についてひとつ気がかりな、そして理解しがたい現象が長年にわたり繰り返されている。それは毎春、イトウの産卵期である4月下旬から5月初旬にかけ、婚姻色の鮮やかな大型のイトウ親魚が数十尾から時には100尾を超える群をなしてダム下流の導流堤に押し寄せ、その先にある放水口のコンクリート壁に行く手を阻まれ立ち往生するという現象である。ダムには魚道がなく、若干なだらかに傾斜（26度）しているとはいえ高低差が32mもあるため、下流からダム貯水池に入る（遡上する）ことは不可能である（図12）。これらのイトウは産卵期の約2週間をこの導流堤で過ごし、5月中旬には声問川下流、さらには海に下ってゆくものと推察される。ダム

下流から河口に至る経路にはイトウの良好な産卵環境がほとんど存在しない。またこれは次章で明らかとなることであるが、イトウは極めて高い母川回帰性を持つため母川でない他の支流へとイトウが産卵遡上する可能性は低い。このため下流に向かったイトウが、繁殖して再生産することで声問川流域のイトウ・メタ個体群の維持に貢献するとは考えにくい。

この現象を説明する仮説として考えられるのは、北辰ダム湖からイトウ（おそらく幼魚）が放水口を通じて下流に排出され、そのまま下流に、そして海までたどり着き、そこで豊富な餌をとって大きく成長し、何年後かに成熟した成魚がダム湖のある支流に母川回帰しようと遡上するのではないかということである。本研究の目的は、イトウの耳石のSr同位体比を分析することによってこの仮説を検証することである。Sr同位体比が回遊魚の行動解明に有効であることについては本研究の概要で解説したとおりであるが、もうひとつサケ科魚類の耳石にはSr同位体比を指標とするうえで都合の良い特徴がある。それはサケ科魚類の卵が一般的な淡水魚類のものと比較すると非常に大きいことに関連する。つまり彼らの卵が受精後に細胞分裂して個体発生を行う過程において耳石形成がすでに開始されることである。すなわち回遊する先々の環境水（河川水・海水）に含まれるカルシウムや微量元素を取り込んで耳石が大きく成長すると述べたが、サケ科魚類に関しては、耳石形成の初期段階で環境水ではなく卵黄に含まれる物質を耳石に取り込んで成長することになる。つまり耳石核とその周辺の元素は卵黄に含まれる元素、すなわち卵を産んだ母親（の体内）の元素を受け継ぐことになる⁵⁾。そこで耳石核の同位体比が海の値（0.70918）に近ければ、その子（魚）の母親は海にいる間にその卵を成熟させた、あるいは産卵直前まで海または汽水域にいた、すなわち溯河回遊性の生活史を送ったと推察できるのである。耳石核の同位体比が海の値から大きく外れて異なる値をとる場合、その値を示す河川流域のどこかで卵を成熟させた、すなわちその母親は河川残留型の生活史を送っていたと推察される。つまりサケ科魚類の耳石には自らの回遊の履歴に加え、自分の母親の回遊に関しても重要な情報が残されることになる。



図 12 北辰ダムの放水口と導流堤

2.3.2 方法

2.3.2.1 調査河川

調査河川は北海道宗谷郡稚内市、宗谷丘陵を流れる 2 級河川の声問川（流域面積 297 km²）と隣接する猿払村を流れる同じく 2 級河川猿払川（流域面積 361 km²）である（図 13）。声問川流域は酪農が盛んで、流域面積の 31% が牧草地を中心とした農地として利用されている。このためイトウが自然産卵できる良好な河川環境が残る支流は非常に少なく、タツニウシュナイ川上流にある北辰ダムの流入河川のほか、後述する小河川（支流）で産卵が確認されている。北辰ダム（堤高 32 m、総貯水量 670 万トン、流域面積 24.6 km²、湛水面積 71 ha）は前述のとおり人口約 35,000 人の稚

内市に飲料水を供給している。一方、猿払川を含む猿払村でも酪農は基幹産業のひとつではあるが、猿払川流域は原生林をはじめ森林の占める割合が高く、イトウが自然産卵できる河川環境も多く残されている。両河川にはイトウのほか、サケ (*Oncorhynchus keta*)、カラフトマス (*O. gorbuscha*)、サクラマス (*O. masou*)、またアメマス (*Salvelinus leucomaenis*) といったサケ科魚類が生息する。

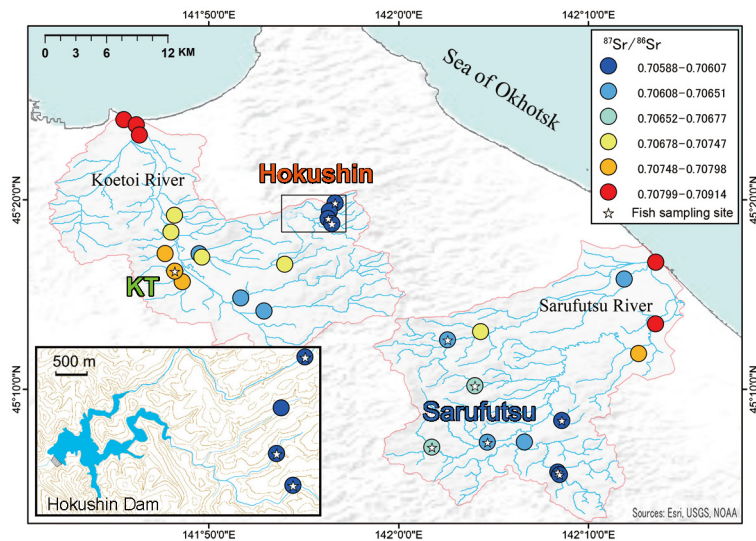


図 13 調査河川の声問川と猿払川の流域。採水した河川水の Sr 同位体比を示す。丸印の中に星 (☆) のある地点で魚類採捕を行った。左下は北辰ダム周辺の拡大図

2.3.2.2 河川水と魚類の採集

北辰ダム上流地点を除く他の調査地点 (図 13) は、すべて海まで横断工作物に遮られることなく連続しており、イトウをはじめ溯河回遊魚の行き来が可能である。採水は 2016 年 8 月に全地点で実施した。採集した河川水は 0.2 μm のシリンジフィルターでろ過し、ろ液を 15 mL のポリエチレン製チューブに保存した後、濃度 1% となるよう硝酸を添加し冷蔵保存した。両河川から 11 の魚類調査地点を選び、イトウ稚魚を電気ショッカーによって採集した (2016 年、2017 年のいずれも 6 - 8 月)。11 地点は次に述べる 3 地域に区分した :1) Hokushin 地区は北辰ダムの流入河川、2) KT は声問流域の小河川、3) Sarufutsu は猿払川上流の複数のイトウ産卵河川とした。KT はわずか 5 km に満たない声問川の支流であるが、毎年、比較的多くのイトウが海から遡上して産卵を行っている。これら 3 地区に設けた 11 地点からは、合計 25 尾のイトウ稚魚 (1 - 2 歳魚) を捕獲した。その内訳は Hokushin が 8 尾、KT が 3 尾、Sarufutsu が 14 尾であった (表 3)。一方、イトウ成魚からも耳石を採取するため、声問川 (3 尾)・猿払川 (2 尾) の両河川の河口から 5 km 以内で漁師に混獲されたイトウを合計 5 尾入手した (表 4)。これらイトウ成魚は、混獲された時にすでに内臓をタコに食われて雌雄の判別ができなかった一尾を除いてすべてメスであった。

表3 各地区で採捕したイトウ稚魚の全長、体重、採捕数（平均値±SD）

地区	全長 (mm)	体重 (g)	採捕数
Hokushin	102±21	11±8	8
KT	103±28	11±8	3
Sarufutsu	110±24	15±10	14

表4 声問川と猿払川の河口周辺の海域で混獲されたイトウ成魚について。年齢は耳石の年輪から推定

ID	声問	採集年月	全長 (mm)	体重 (g)	年齢	雌雄
K1	声問	May, 2017	748	4315	9+	不明
K2	声問	April, 2018	838	6510	12+	メス
K3	声問	April, 2018	798	5140	11+	メス
S1	猿払	Fall, 2012	840	ND	16+	メス
S2	猿払	Fall, 2012	880	ND	25+	メス

2.3.2.3 Sr 同位体比の分析

冷凍保存したイトウの標本は解凍後、耳石（扁平石）をセラミック製のピンセットを用いて摘出した。耳石はエポキシ樹脂に包埋し、耳石核を露出するように切断した。またその表面をラッピングフィルム（3 μm）で研磨した。河川水と耳石の $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ （以後 Sr 同位体比）と ^{88}Sr の信号強度 (V) の計測はいずれもマルチコレクター型 ICP 質量分析計によった（図 14）。質量分析計への耳石試料の取り込みにはレーザーアブレーション（LSX-213 G2+, CETAC Technologies）を用いた。設定パラメーターは繰り返し周波数 8-15 Hz、ビーム直径 50 μm（稚魚）または 65 μm（成魚）、照射速度 5 μm/sec とし、耳石核から耳石外縁にかけて直線状にレーザー照射することで、粒子化した耳石試料をキャリアガスとともに質量分析計に取り込んだ。そして連続的に計測した Sr 同位体比のデータから 2 つの代表値を求めた。一つは標本個体の母親の同位体比の推定値であり、これは稚魚・成魚ともに耳石の中心部にある核から外縁方向に 50 μm までのデータの平均値とした。二つ目は耳石を採取したイトウが孵化後に経過した支流の河川水の同位体比を推定するもので、稚魚のサンプルについては耳石の縁辺部から内側に向けて 50 μm まで、また成魚のサンプルでは耳石核から 250-500 μm の区間の同位体比の平均値と定義した（図 15）。



図 14 マルチコレクター ICP-MS を使った Sr 同位体比の測定

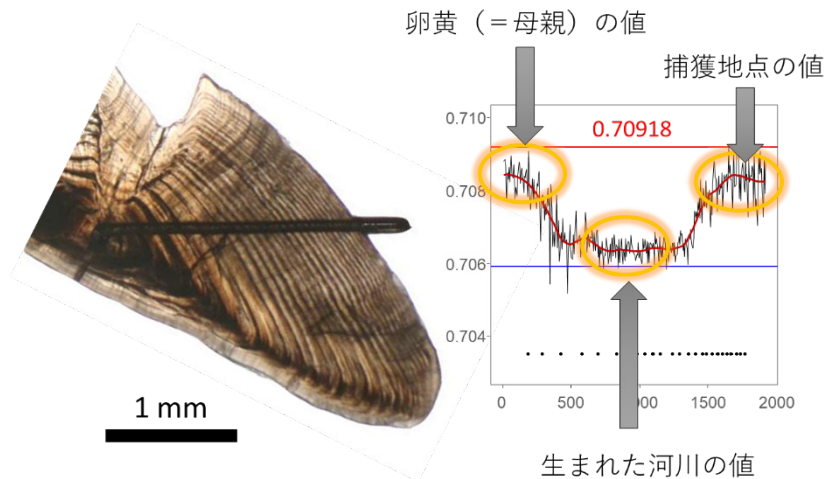


図 15 イトウ成魚の耳石切片（左）とレーザー照射でできた黒いラインに沿って測定された Sr 同位体比とその解釈（右）。イトウ切片にみられるリングは年輪、その年輪と測定ラインが交差する位置を落としたのが右図下部にあるポイント。このイトウは 25 歳と査定された。

2.3.2.4 データ解析

イトウ稚魚の耳石の Sr 同位体比の 2 つの代表値（母親と河川生活期の値）を変数として線形判別関数（LDF）分析を行い、25 個の耳石が採集された 3 地区にこれら耳石を再分類する LDF を推定した。分類精度はジャックナイフ法（誤差を推定するリサンプリング法の一つ）によった。続いて、推定された LDF を 5 尾のイトウ成魚の耳石に適用し、これら成魚の母親が海から遡上した溯河回遊魚であったか、あるいは河川で成熟した陸封魚であったかについて、そしてまた彼らがどこの川で稚魚期を過ごしたかなどの生い立ちを調べた。

2.3.3 結果

河川水の Sr 同位体比は声問川・猿払川とも下流で値が高く、上流に向かうにつれ低下する傾向がみられた（図 13）。河口付近では海の値（0.70918）に近く、声問川で最も標高の高い北辰ダム流入河川や猿払川の上流域では 0.70588 を最低値とする低い同位体比を記録した（以後、後者を Hokushin の値と呼ぶ）。

北辰ダム流入河川で採集したイトウ稚魚の耳石は、ばらつきは大きいものの耳石核から外縁にかけてほぼ一定の、しかも北辰ダム流入河川に特有な低い Sr 同位体比を示した（図 16）。KT では耳石核でやや高い同位体比 (>0.708) を示し、その後わずかに低下したが耳石外縁まで比較的高い値を維持した。Sarufutsu のイトウは耳石核で 0.707 から 0.709 ほどの高い同位体比から始まり、その後大きく低下して 0.706 から 0.707 の値に落ち着いた。

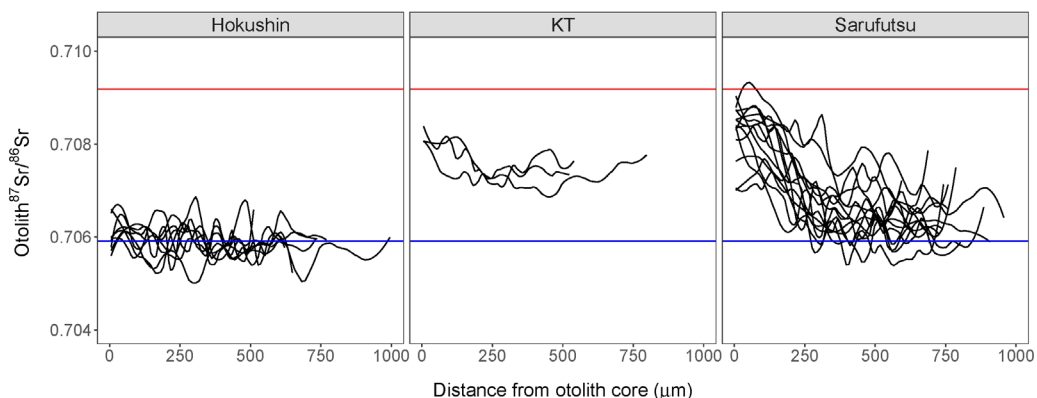


図 16 イトウ稚魚の耳石の耳石核から外縁にかけての Sr 同位体比の変化。左から Hokushin 地区（8 尾）、KT 地区（3 尾）、Sarufutsu 地区（14 尾）。赤線と青線はそれぞれ海水の値（0.70918）と Hokushin の値（0.70591）を示す。同位体比は移動平均を求めてノイズを除去した。

イトウ稚魚の耳石外縁の Sr 同位体比をその採集地点の河川水の同位体比に対してプロットすると、両者は有意な回帰直線 ($p < 0.001, r^2 = 0.820$) 上にプロットされ、河川水の Sr 同位体比が耳石に反映されていることがわかる (図 17)。ただし回帰式の傾きは 1 よりやや小さい 0.788 であった。25 個のイトウ稚魚の耳石は、耳石核と耳石外縁の同位体比から、88% の正答率で採集した 3 地区に分類できた (表 5)。Hokushin と KT の耳石はすべて正しく分類されたが、Sarufutsu の耳石 14 個のうち 2 個が Hokushin に、1 個が KT に誤分類された。

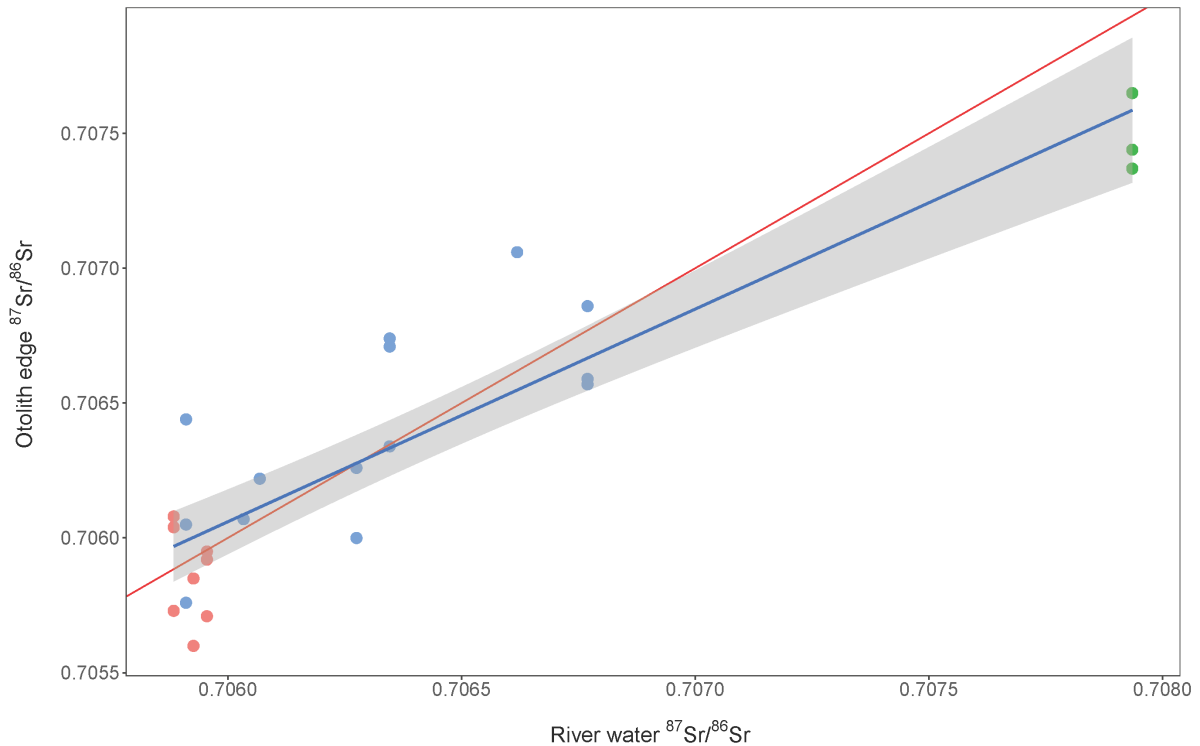


図 17 イトウ稚魚の耳石外縁の Sr 同位体比を、魚類採集地点の河川水の同位体比に対してプロットした図。Hokushin (赤)、KT (緑)、Sarufutsu (青) から採集された。傾き 1 の直線 (赤) と回帰直線 (青) とその 95% 信頼限界 (影部分) を示す。

表 5 3 地区から採集した 25 尾のイトウ稚魚を推定した判別関数によって再分類した結果

採集した地区	分類された地区		
	Hokushin	KT	Sarufutsu
Hokushin	8	0	0
KT	0	3	0
Sarufutsu	2	1	11

次に耳石核の同位体比を横軸に、河川生活期の同位体比を縦軸にとって 25 尾の稚魚のポイントをプロットし、推定された LDF のボーダーラインを重ね合わせ、さらに 5 尾のイトウ成魚についてもプロットした (図 18)。声問の海で混獲された 3 尾のイトウはいずれも Hokushin 起源であると推定された。中でも LDF のボーダーから遠く隔たれてプロットされた K1 と K3 の 2 個体についてはこの判別結果に対する事後確率が 0.989 と 1.000 と極めて高かった。K2 はボーダーライン近くにプロットされ、その事後確率も 0.618 と低かった。猿払の海で混獲された 2 尾について、S1 は KT に誤判別されたが S2 は正しく Sarufutsu に分類された。

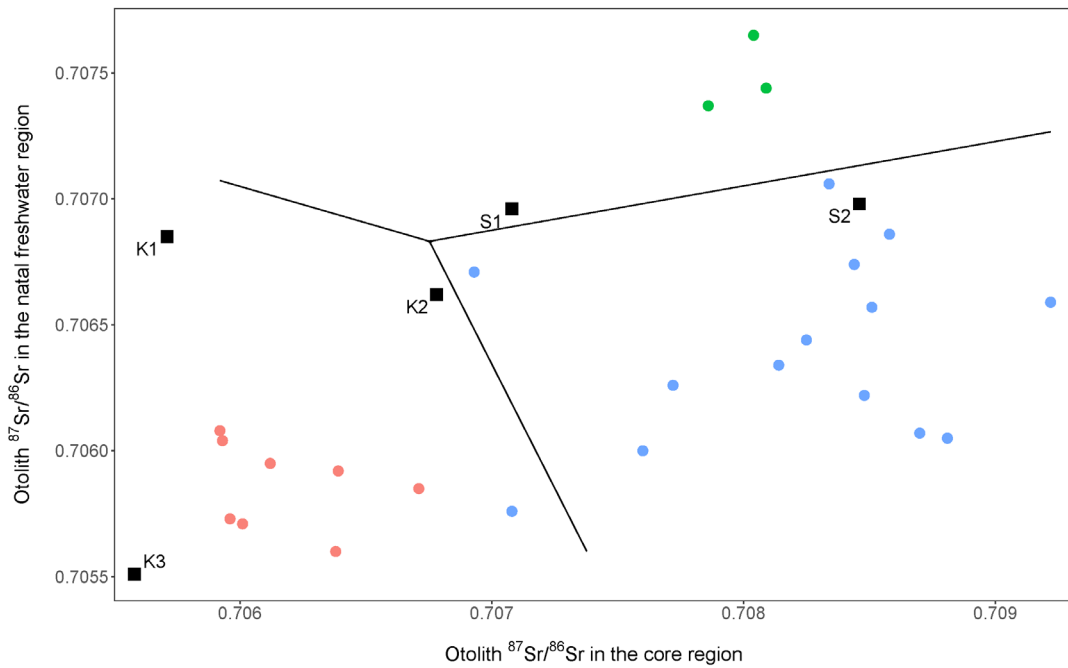


図 18 25 尾のイトウ稚魚から推定された判別関数とこれら耳石サンプルを 2 変数（耳石核と河川生活期の Sr 同位体比）に対してプロットした図。Hokushin（赤）、KT（緑）、Sarufutsu（青）。5 尾のイトウ成魚（K1、K2、K3、S1、S2）の点も重ねて表示した。

イトウ成魚の Sr 同位体比プロファイルは、北辰ダムと猿払川最上流の値（0.70588）を下限値に、海の値よりやや低い値（～0.7085）を上限値として変動した（図 19）。声問の海で捕獲された K1 と K3 は北辰ダムの値に近い低い値からプロファイルがスタートしている。K1 の同位体比はその後、2 - 3 歳のときに 0.001 ほど上昇し、その間に魚体も大きく成長している（この間の耳石の年輪の幅が広いことわかる）。K3 は誕生してから 5 歳になるまでほぼ北辰ダムの値で推移したが、5 歳の時に急上昇し、汽水と考えられる値にまで一気に到達している。K2 はやや高い同位体比からスタートし、いったん北辰ダムの値まで低下したが再び 4 - 5 歳頃には汽水またはさらに塩分濃度の高いところへ下ったものと考えられる。塩分濃度の指標となる ^{88}Sr 信号強度も若齢期から何度かピークを迎えている。猿払の河口付近で捕獲された 2 尾のイトウ（S1, S2）はともに高い同位体比と信号強度からプロファイルがスタートしている。特に耳石核付近の高い Sr 同位体比が耳石核から 500 μm 付近までに徐々に低下する S2 のプロファイルはまさに猿払川上流のイトウ稚魚のプロファイル（図 16）に酷似している。

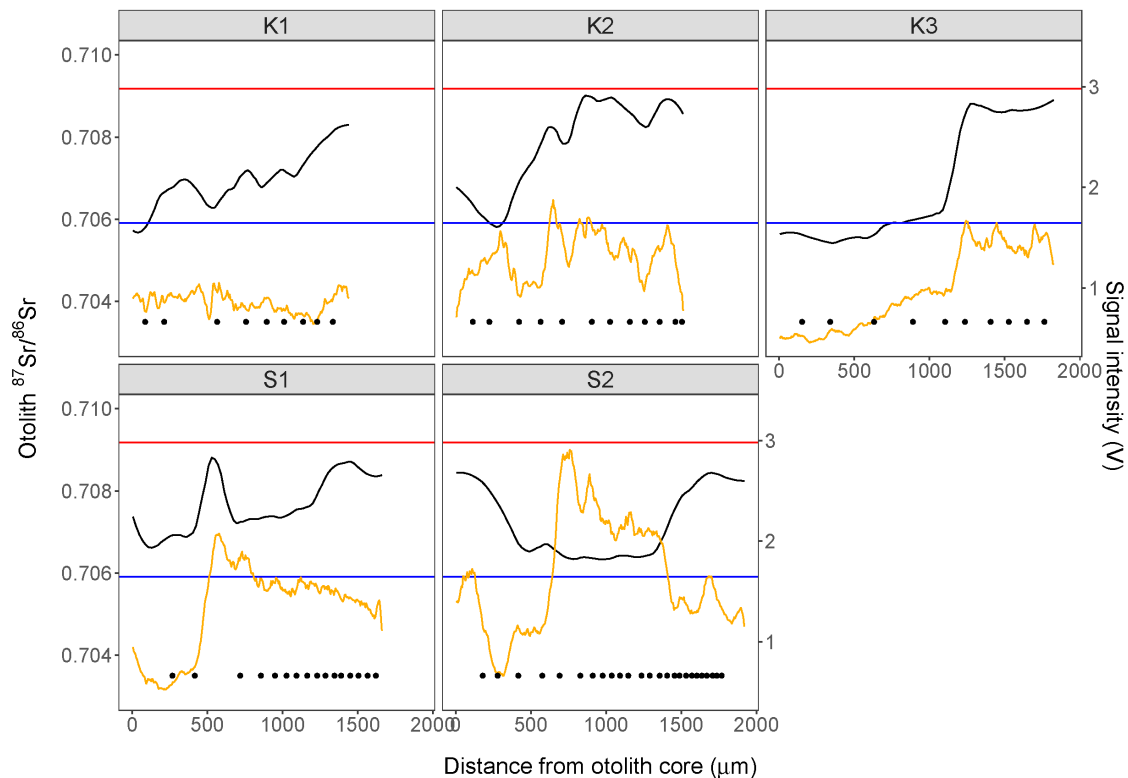


図 19 5 尾のイトウ成魚の Sr 同位体比 (黒線) の耳石核から外縁にかけての変化。Sr の信号強度 (V) も示す (オレンジ線)。各パネル下方の点は年輪の位置 (つまり年齢) を示す。赤線と青線はそれぞれ海水の値 (0.70918) と Hokushin の値 (0.70591) を示す。同位体比と信号強度はともに移動平均をとりノイズを除去してある。イトウ成魚の ID については表 4 を参照

2.3.4 考察

北辰ダム上流で誕生したイトウがダム貯水池から声問川本流、さらに河口から出て稚内沿岸の海で大きく成長していることが示された。つまり北辰ダム貯水池のイトウ個体群は従来考えられていたように完全に陸封されていたのではなく、少なくとも一部の個体がダム湖を去り降海しているのである。ダム建設後 40 年ほど経過しているが、ダム湖のイトウが降海性の本能を失っていなかったことが証明された。ダム上流で採集したイトウ稚魚の耳石核の Sr 同位体比はすべての個体でダム湖とその流入河川の水と同様に極めて低い値を持ち、彼らの母親がダム湖で育ち成熟した陸封魚であったことを示した。ダムに魚道が無く、海で成熟したイトウ親魚がダム貯水池にまでは上がって来られないからである。しかし耳石核に北辰ダム特有の低い値を持つイトウが海からも捕獲された事実は、冒頭で述べたことの動かぬ証拠である。長い間陸封されていたサケ科魚類の個体群において、海と川とのつながりが (自然再生などを通じて) 復元され、降海性や溯河回遊性が呼び覚まされたという前例はある。カナダ・ブリティッシュコロンビア州フレーザー川の支流では、90 年前に建設された発電ダムによって河川が分断され、その上流でかつて産卵していたベニザケは海から産卵場に帰ることができずに絶滅したと考えられていた。ところがある年、ベニザケ (*O. nerka*) が海から遡上し、この支流に群れを成して帰ってきた。実はその 2 年前に、ダムが試験放流を行った際、ダム湖に陸封されていたヒメマス (ベニザケの陸封型) が降海し、その一部が成熟して母川回帰したものであることが遺伝子解析から判明している³⁾。米国ワシントン州のエルワ川では 100 年以上前に建設された 2 基の発電用ダムが 2011 - 2014 年に撤去された。その数年後、ダム上流に陸封されていたイワナの仲間ブルトラウト (*S. confluentus*) が 100 年ぶりに河口周辺の汽水域にまで生息域を広げ、海産の小魚など豊富な餌資源を再び利用できるようになったという²⁾。

猿払川上流で捕獲されたイトウ稚魚は、いずれも耳石核とその周辺同位体比が海の値に近い、高い値であった。このことから、彼らの母親が海から遡上して産卵した溯河回遊性の生活史を送っていたと考えられる。声問川のもうひとつのイトウ産卵河川 KT でも耳石核の同位体比は高かった。プロファイルが全体的に猿払の耳石と比べてフラットに見

えるのは、KTの河川水の同位体比が耳石核と同様に比較的高い値を示すためであろう。声間、猿払をはじめ、道北地方のイトウは基本的に溯河回遊性を有数すると考えられる。またこの地方では、一度成熟したイトウは短い産卵期間（通常2週間程度）以外はほとんど河口周辺の汽水域で過ごす可能性が高い⁶⁾。今回分析の対象とした5尾のイトウ成魚はいずれもその大型な体長から考えるに、漁師に捕獲されるまでに何度か河川上流で産卵を経験したはずである。しかしSr同位体比のプロファイルは河川上流域に特徴的な低い値に落ち込むことがなかった。これは2週間程度の産卵期（河川生活期）があまりに短すぎて耳石にその履歴が反映されなかったからであろう。そして、いずれのプロファイルも生活史の後半で海の値に近づくことはあっても、完全にその値に到達することはなかった。これはイトウが河口周辺の汽水域にとどまり、遠く離れた塩分濃度の高い海域にまで回遊しないことを意味しているのであろう⁷⁾。

北辰ダムに陸封されているはずのイトウの一部が海に下り、大きく成長した後に、再びダム下流に戻ってくる現象を「気がかり」だと述べた。それは本研究が明らかにした陸封個体群から一方向的に降海する個体が間引かれていくからであり、ダム湖に残された個体群からすると、降海性・溯河回遊性を強く示す遺伝形質が選択的に淘汰され続けていくことを意味するからである。ダム完成から40年がすでに経過しているが、これから100年、200年先に北辰ダムにイトウが残ったとしても、その時には現在のものとは遺伝的にかなり異質なイトウになっている可能性がある。北辰ダムがコンクリート構造物としての耐用年数を超えて、いずれはエルワ川のダムのように撤去の対象となる日が来るかもしれない。しかし、すでに降海性・溯河回遊性を失ったイトウは本来の生活史スタイルを速やかに復活させられるであろうか。そもそも、海と比べ決して大きくないダム湖とその流入河川で完結する現在の生活史スタイルがその時まで存続するだろうか。魚道を設けて海から帰ってくるイトウ親魚をダム湖に、さらにその流入河川に戻してやることは本希少個体群の保全を考える上で選択肢のひとつである。そうすれば、遺伝的多様性も失われないだろうし、海に下ったイトウが確実に再生産に寄与するので、声間川流域のメタ個体群も今以上に安定的に維持されるであろう。ただし魚道の建設費は相当な額になるのは避けられない。ダム建設当初から魚道をデザインするのと比べてはるかに複雑な工事になることが予想される。そして何よりイトウを対象にした魚道には特別な配慮が求められる。というのは、イトウがサケと違って産卵後も死なずに再び海に戻ってゆく多回産卵という性質を持つからである。そのため魚道は産卵遡上するイトウ親魚を上流に上らせることと同時に、産卵後のイトウを無理なく安全に海に向けて下らせてやらなければならない。河川を遡上するときは魚道しか上ることができないので、その入り口さえ見つけられればイトウはそれを利用する。しかし産卵後にダム湖から下流に下るとき、うまい具合に魚道を使って降河してくれればよいが、落差32mある放水口から降河（落下）すれば死亡する個体が続出するはずである（26度の傾斜が多少は衝撃を和らげるとはいえ）。体重がせいぜい数100gのイトウ幼魚が降河するのと、体長1m前後、体重も10kgを超えるようなイトウ親魚が降河するのでは、放水口を流下して着水する瞬間の衝撃がまったく異なるからである。しかも、産卵後に体脂肪が落ち、極度に体力や抵抗力が低下したイトウ親魚にとってはなおのこと致命的である。産卵後の降河時に放水口ではなく魚道に何らかの方法で親魚を導く必要があるため、土木技術的にイトウのための魚道設計と建設工事はかなりの工夫、また高度な技術が求められる。しかし北海道でも道南にある後志利別川上流に建設された美利河ダムの魚道などに、サクラマス親魚をダム上流の産卵場に遡上させるだけでなく、降海するサクラマス幼魚（スマルト）を魚道に導くための様々な工夫がなされている⁸⁾。北辰ダムに魚道を建設する場合は参考になるかもしれない。

本研究が目指した作業仮説の検証は、北辰ダムのイトウの一部が海に下って大きく成長していることを示すことではなかった。ダム放水口下流の導流堤に毎春押し寄せ、そこで行く手を阻まれるイトウ親魚が北辰ダム湖（の流入河川）で誕生した個体であり、彼らがダム上流に母川回帰する途上にあることを示すことであった。この仮説検証には、導流堤でイトウを捕獲してその耳石を分析する必要がある。しかし1メートル前後のイトウを犠牲にしてまで生態解明に用いることは許されない。これらのイトウが流域のどこかで再生産することもなく、メタ個体群の維持に貢献しないとしてもそれは難しい。北辰ダム下流にやってくるイトウが海から遡上した個体であり、ダム上流の母川を目指して回帰する途上にあることは間違いない。これについてはサブテーマ2-2、イトウの母川回帰性の章でさらに詳しく考察する。

謝 辞

耳石試料の研磨など前処理はマリノリサーチ株式会社が実施した。現地調査機器の手配などを北海道さけます・内水面水産試験場の卜部浩一氏に協力いただいた。東京大学 白井厚太郎准教授には同位体分析に用いる標準試料を提供いただいた。ここに記して謝意を表したい。なお本研究は「稚内市と国立研究開発法人国立環境研究所との連携・協力に関する協定書（平成28年3月8日）」のもと稚内市の協力を得て実施した。

引 用 文 献

- 1) Fukushima M, Kameyama S, Kaneko M, Nakao K, Steel A (2007) Modelling the effects of dams on freshwater fish distributions in Hokkaido, Japan. *Freshwater Biology* 52: 1511-1524.
- 2) Quinn TP, Bond MH, Brenkman SJ, Paradis R, Peters RJ (2017) Re-awakening dormant life history variation: stable isotopes indicate anadromy in bull trout following dam removal on the Elwha River, Washington. *Environ Biol Fish* 100: 1659-1671.
- 3) Samarasin P, Shuter BJ, Rodd FH (2017) After 100 years: hydroelectric dam-induced life-history divergence and population genetic changes in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Conserv Genet* 18: 1449-1462.
- 4) Fukushima M, Shimazaki H, Rand PS, Kaeriyama M (2011) Reconstructing Sakhalin taimen *Parahucho perryi* historical distribution and identifying causes for local extinctions. *Trans Am Fish Soc* 140: 1-13.
- 5) Kalish JM (1990) Use of otolith microchemistry to distinguish the progeny of sympatric anadromous and non-anadromous salmonids. *Fishery Bulletin* 88: 657-666.
- 6) 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 Sci* 77: 313-320.
- 7) Honda K, Arai T, Takahashi N, Miyashita K (2010) 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. *Ichthyol Res* 57: 416-421.
- 8) 二階堂司・斎藤 源・藤田光則・青山裕俊 (2003) 美利河ダム魚道における降河魚対策施設の検討. *ダム工学* 13 (3) : 152-162.

2.4 サブテーマ2-2 イトウの繰り返し産卵行動と母川回帰

2.4.1 はじめに

サケ科魚類に母川回帰性の本能が備わっていることは古くから知られている。事実、彼らの特殊な能力がはじめて記されたのは1653年にイギリスで出版されたアイザック・ウォルトンによる釣魚大全（原題『The Compleat Angler』）であると言われる。北日本にも生息するサケは一回産卵の生活史を送るため、母川への回帰は生涯に一度しか行わない。しかしイトウやイワナなどの多回産卵するサケ科魚類では、海と母川との往復を生涯に何度も繰り返す生活を送る。母川回帰することで、個体レベルでは繁殖のパートナーを見つける確率が高まるうえ、子孫を残すための良好な環境も保証されるというメリットがある。また個体群レベルではその環境に適応した生活史戦略を進化させることが可能となる。さらに種レベルでは、繁殖成功率を増大させて個体数を増し、生息分布を広げて繁栄できるメリットにつながる¹⁾。多回産卵性のサケ科魚類は産卵に伴う遡上と降海のタイミング、あるいは産卵の頻度などを調節することで生涯を通じての繁殖成功率、言い換えれば残せる子孫の数を最大化させてきた^{2,3,4)}。同じ河川、あるいは同じ産卵場に母川回帰することは多くのサケ科魚類—例えばブルックトラウト、北極イワナ、オシヨロコマ、レイクトラウト、ブラウントラウト、大西洋サケ、ニジマス（とその降海型であるスチールヘッド）、カットスロートトラウトなど—で報告されている。しかし産卵回帰のスケジュール（毎年産卵するのか隔年なのかなど）、空間スケールや位置精度などについてはほとんど理解されていない。本研究で扱うサケ科魚類イトウについてはそもそも母川回帰するかどうかもわかっていない。

イトウはこれまでも紹介してきたとおり、日本在来のサケ科魚類で、唯一春に産卵する多回産卵性の魚類である。そして個体群の多くは海（または汽水域）と川を行き来する溯河回遊性の生活史を送る。初めて降海する年齢は個体ごとに大きくばらつき2歳から10歳以上と報告されている⁵⁾。イトウの回遊行動や母川回帰性がこれまで研究されてこなかったのは、サケ・マスのような水産資源でないこと、成熟年齢が極めて遅く母川回帰の結果が出るまでに年月を要すること、そして絶滅危惧種であり使用できる調査法に限られることなどが背景にある。母川回帰性は繁殖の適応度を向上させるが、その一方で回遊経路が何らかの理由（ダム建設や自然災害など）で断たれた場合に、この性質がかえってあだとなりかねない。母川回帰性の強い種や個体群ほど母川以外の支流で産卵しない。母川にたどり着けなければ再生産に寄与しない可能性があることはサブテーマ2-1で見えてきたとおりである。

本章では、イトウの繰り返し産卵と母川回帰について2016-2019の足掛け4年間にわたり実施したPITタグを用いた調査結果を報告する。本調査の具体的な目的は、1)産卵遡上したイトウ親魚の生物学的（体サイズ、性比など）また行動学的（回遊速度、タイミング、産卵後の捕食行動など）データを取得すること、2)繰り返し産卵する個体の割合を求めること、3)（繰り返し産卵した個体について）各支流への母川回帰率を見積もること、そして4)繰り返し産卵率と母川回帰率がどのような要因で説明されるかを解析することである。そして調査からわかった回遊行動、産卵生態と本種の保全との関係について考察する。なお、いうまでもなく母川は本来「生まれた川」を意味する言葉である。本研究では、成熟した個体が2年連続して同一の支流に産卵回帰した場合に「母川回帰」という言葉を便宜的に用いるが、その個体はその支流で生まれたかどうかは問題としない。本研究のアプローチではその問いに答えることはできない。ちなみに、母川以外の支流に繰り返し産卵回帰するサケ科魚類はこれまでに報告された例はない。

2.4.2 方法

2.4.2.1 調査河川

調査河川は猿払川最大支流の狩別川（流域面積83 km²）である（図20）。狩別川は猿払川の河口付近で海潟湖のポロ沼に流入する。流域一帯は標高300-400 mのなだらかな宗谷丘陵の一部をなす。猿払川水系のイトウは溯河回遊性の生活史を送る。狩別川には例年300から400個体ほどのイトウ親魚が遡上し産卵を行うことがモニタリング調査からわかっている⁶⁾。

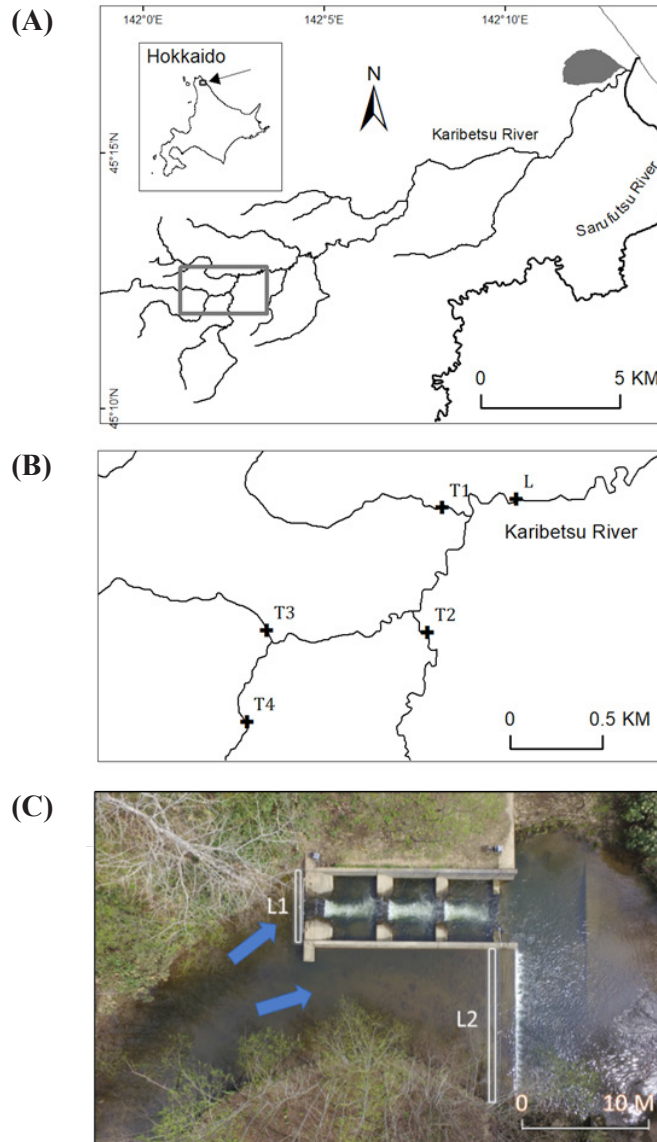


図 20 調査河川である狩別川 (A)、PIT 受信サイト付近の拡大図 (B)、イトウを標識放流したサイト L の空中写真 (C)。アンテナ L1 と L2 と魚道の位置関係を示す。

2.4.2.2 イトウ親魚の捕獲と PIT タグの装着

狩別川上流に建設された治山ダムの魚道（長さ 15 m、幅 5 m、図 20C）を通過して上流へ産卵遡上するイトウ親魚を 2016 年から 2018 年までの 3 シーズン、投網で捕獲し標識放流を行った。この魚類採捕地点（以後、サイト L と呼ぶ）は猿払川河口から 22 km 上流に位置し、イトウの産卵場はほぼこれより上流の本流と支流に分布する。捕獲されたイトウは 30 ppm のオイゲノール（FA100、DS ファーマアニマルヘルス、大阪）で麻酔をかけて鎮静化させて尾叉長（FL）を測定し、体色からオスメスを判定した。PIT タグ（全長 23 mm）は背びれの付け根付近の体皮直下にメスで切り込みを入れて挿入した（図 21）。ただし 2016 年だけは PIT タグを内蔵したダートタグと呼ばれる外部標識を装着し、2017 年、2018 年にはこれとは別の外部標識（Floy タグ）を装着した。ダートタグと Floy タグには固有な番号と連絡先の電話番号を記した。イトウの計測とタグの装着は魚体への負担を最小限に抑えるために迅速に行い、また酸欠を防止するためにポンプで新鮮な河川水を口から常時流し込んだ（図 22）。タグ装着後、直ちに治山ダム上流に設置したケージに移し、麻酔からの回復を待つ自力で遊泳できるようになってから放流した。魚類採捕は北海道水産林務部より特別採捕許可証を取得、また狩別川上流域への立ち入りに関しては北海道森林管理局宗谷森林管理署から入林許可を取得した。釣り人や漁師から標識魚に関する情報提供を依頼するため、猿払村内の道の駅などにポスターを貼らせていただいた。

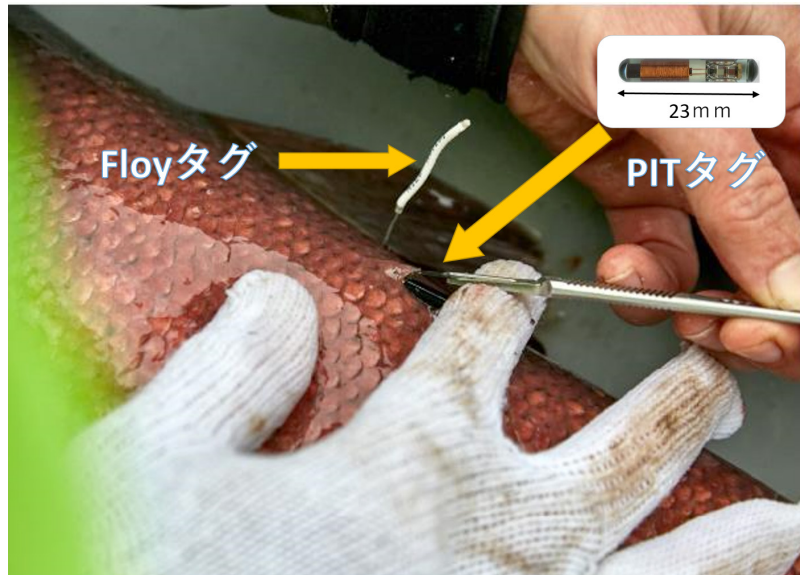


図 21 捕獲したイトウに装着した2種類の標識（PIT タグと Floy タグ）



図 22 魚体計測とタグ装着

2.4.2.3 PIT タグ受信システム

サイト L で PIT タグを装着したイトウを追跡するため特別川上流域の産卵河川を網羅するように合計 5 か所に受信システムを配備した（図 20）。サイト L に設けた受信システムには 2 つのアンテナ（L1 と L2）を横並びに配置した。L1 は魚道の上流端に設置され、海から遡上するイトウ親魚と産卵後の降河魚をこれで検出した。治山ダムの越流部にもうひとつのアンテナ L2 を設置し、産卵後に降河するイトウを検出した。サイト L から上流で特別川は大きく 4 本の支流に枝分かれする（ただしそのうち 1 本は「本流」である）。各支流に 1 か所ずつ受信システムを設置し、それぞれアンテナ T1、T2、T3、T4 を配置した（図 20、表 6）。アンテナはプラスチックにシールドされた直径 3 mm 程度の銅線で、これをプラスチック製の管に通して剛性を持たせ、その状態で河道いっばいにループ状に固定した。アンテナ両端はチューナーに接続し、そのチューナーを受信機（HDX リーダー、Oregon RFID 社、米国オレゴン州ポートランド）に接続した（図 23）。受信機の電源には 12 V のディープサイクルバッテリーを用いた。タグが装着された標識魚はアンテナのループの内側で数 10 cm 以内に近づいた時に最も感度よく検出されたが、ループ外側を魚が通過した場合でも距離が近ければ検出は可能であった。これらの受信システムはイトウの産卵期をカバーするように 2018 年 4 月 13 日か

ら5月8日まで、そしてまた翌2019年4月11日から5月12日まで、それぞれ約1か月間で稼働させた。アンテナのメンテナンス(流木の除去など)とバッテリー交換はこれらの期間毎日行い、サイト間の移動にはスノーモービルを使用した。

PIT タグ受信システムによるタグの検出効率は次のように推定した。魚道の上流出口に設置したL1については、このアンテナで検出したイトウの全個体数をすべてのアンテナ(L1、L2、T1-T4)で検出したイトウの全数で除した値を検出率とした。降河魚しか検出できないL2に関して検出率を推定することは不可能であった。支流に設けたT1 - T4の4つのアンテナに関しては、各アンテナによって偶数回検出された魚の数を、回数に関係なくそのアンテナが検出したすべてのイトウの数(より実際の遡上数に近い)で除した値を検出率とした。支流のアンテナは検出漏れがなければ、各個体につき遡上時と降河時を合わせて偶数回(多くは2回)検出する。

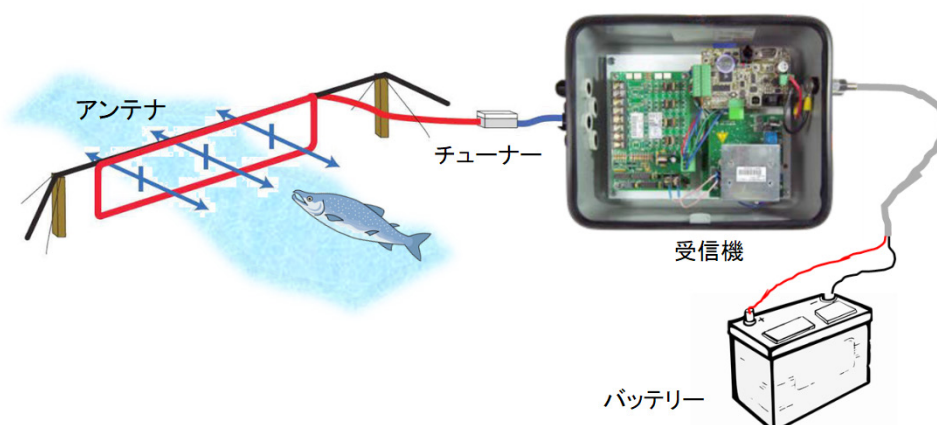


図 23 PIT タグ受信システムのイメージ。PIT タグを装着されたイトウがアンテナに近づくと受信機に信号が受信されメモリーにその時刻が記録される。

表 6 PIT タグ受信サイトの概要。距離は流路沿いにサイトLから測定した(サイトLは河口から22 km 上流にある)。

サイト	河道幅(m)	標高(m)	集水域面積(km ²)	距離(m)
L	17.6	25	24.72	0
T1	6.7	28	6.50	792
T2	8.4	32	8.78	1603
T3	3.7	38	2.96	2895
T4	5.9	43	5.83	3526

2.4.2.4 データ解析

2018年のイトウ捕獲時に、前年(2017)また前々年(2016)に捕獲してタグを装着したイトウを4尾再捕獲した。この間の体長FLの平均成長速度は 24.7 ± 1.3 mm/年と計算された。2016年または2017年に捕獲したが2018年に再捕獲されなかったイトウについては、この成長速度から見積もった成長量を加味して2018年時点の体長を推定した。2018年と2019年に連続して狩別川上流に産卵回帰したイトウを「繰り返し産卵魚」と定義した。具体的には、2年連続して5か所の受信システムのいずれかによって検出されたイトウは、(狩別川という)河川スケールで繰り返し産卵を行ったと判断される。一方、繰り返し産卵しなかったイトウの中には、その年に成熟しなかった個体、狩別川以外の河川(特に猿払川本流など)に迷入してそこで産卵した個体、あるいは2018年の産卵後に死亡した個体などが含まれるが、その内訳はわからない(注:狩別川上流以外に受信システムは設置していない)。狩別川上流の4本の支流間の動き(回遊)に注目した支流スケールの解析を行うため、2年連続同じ支流を選択し産卵したものを母川回帰(魚)、また異なる支流で産卵したものを迷入(魚)と定義した。ただしイトウ親魚はシーズン中に複数の支流に産卵遡上する

ことも考えられ、母川回帰と迷入を一義的に決められないことから、いくつかのシナリオに分けて考える必要がある。すなわち 2018 年に最初に産卵遡上した支流に翌 2019 年に再び最初に遡上した場合を母川回帰とみなす FF (first-first) シナリオがまず考えられる。そして 2018 年に最初に遡上した支流に翌年最後に遡上した場合に母川回帰とみなす FL (first-last) シナリオもある (注: 体長を示す FL=Fork Length とは別)。同様に LF シナリオ、LL シナリオが考えられる。なお、この支流スケールの行動解析には、河川スケールで繰り返し産卵を行ったイトウのみが対象となる。カイ二乗検定により各支流への母川回帰率の有意性を検定した。

河川スケールの繰り返し産卵率また支流スケールの母川回帰率を説明するロジスティック回帰モデルを想定し、前者は狩別川上流に 2 年連続してイトウが回帰したか (1)、しなかったか (0) を従属変数に、後者はイトウが 2 年連続して同じ支流で産卵したか (1)、異なる支流で産卵したか (0) を従属変数とした。独立変数には生物学的・行動学的変数として体長 (FL)、雌雄、遡上した順番 (2018 年の産卵遡上時にサイト L で検出された順番)、遡上した支流数 (2018 年に産卵遡上した支流の総数) を用意し、流域環境要因として各支流の流域面積 (集水域)、距離 (サイト L からの支流の受信システムまでの距離)、標高 (受信システムの標高)、親魚数 (2018 年の支流ごとの標識魚の遡上数) の 4 変数を用意した。流域環境要因は 4 つの支流に固有に与えられる変数であるため、支流スケールの母川回帰率を説明するモデルでのみ説明変数の候補とした。この中で距離と標高は有意な相関 ($r=0.994, p=0.006$) を示したが、他の 2 つの変数の組み合わせ間に相関はなかった。ステップワイズによる変数選択を行い、有限修正後の赤池情報量規準 (AIC) を最小とするモデルを選んだ。2018 年と 2019 年の遡上と降河のタイミングはスピアマンの順位相関を求めて両者の関係を調べた。

2.4.3 結果

2.4.3.1 産卵遡上の特徴とタグの検出結果

2016 - 2018 年の 3 シーズンに PIT タグを装着したイトウの数は 16 尾 (2016)、17 尾 (2017)、90 尾 (2018) であった (表 7)。捕獲数が最も多かった 2018 年のデータによると、捕獲したイトウの体長 FL の平均と標準偏差はメスが 779 ± 93 mm (範囲 571-991 mm)、オスが 726 ± 139 mm (範囲 487-1036 mm) でありオスのほうが体長にばらつきがみられた。またメス: オス比は 1 : 0.84 とわずかにメスが多かった。

表 7 3 年間に PIT タグを装着したイトウの数と、このうち 2018 年と 2019 年に産卵回帰したイトウの数

年	標識した魚	産卵回帰した魚	
		2018 年	2019 年
2016	16	6	4
2017	17	9	11
2018	90	90 ^a	61
合計	123	105	76

a: 2018 年にはじめて回帰したイトウ 90 尾にはすべて PIT タグを装着

2019 年の春、4 月 21 日から 5 月 5 日までの期間に合計 76 尾のイトウ標識魚がサイト L を上流に向けて遡上し PIT 受信システムによって検出された (図 24)。大部分のイトウ (65 尾) は 5.6 ± 2.0 日後 (メス) また 10.4 ± 2.4 日後 (オス) に同じサイト L を通過して下流に下り、その後まもなくして降海したと思われる (降海のタイミングは後述)。残りの 11 尾のイトウが受信システムの撤収後に下ったのか、降河しないで上流域にとどまったのか、あるいは死亡したのかについては定かでない。多くのイトウ親魚はこの間に 1 本の支流のみに遡上して産卵を行ったが、2 本の支流に遡上したイトウも全体の 12.4% (2018) また 14.5% (2019) と少なからず観察された (図 25)。複数支流に遡上するイトウはメスよりもオスに多く、2019 年には 2 尾のオス (2.6%) が 3 本の支流に遡上した。一方、2018 年にはサイト L を通過して上流に向かったイトウのうち 9 尾についてはいずれの支流の受信システムでもその後検知されることがなかった。また 2019 年にもそのようなイトウが 2 尾いた。これらの個体はサイト L より上流かつ支流のアンテナより下流の区間が産卵した可能性もある。

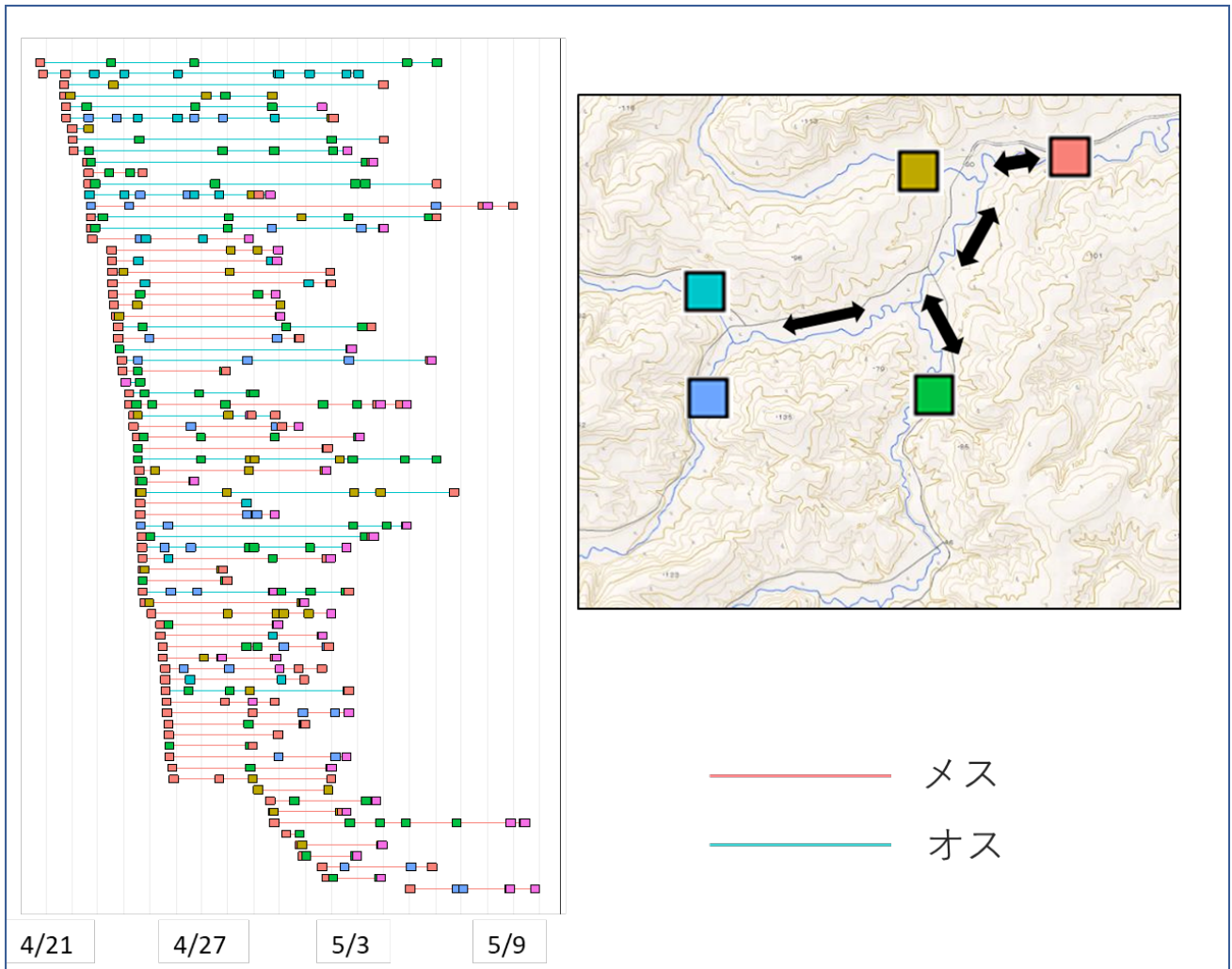


図 24 PIT タグが装着されたイトウの回遊行動履歴 (2019)。受信システムで検出された個体から順にその後の受信状況をライン上に示した。ライン左端がサイト L (赤) から開始していない個体はこのサイトでの検出に失敗したことを意味する。

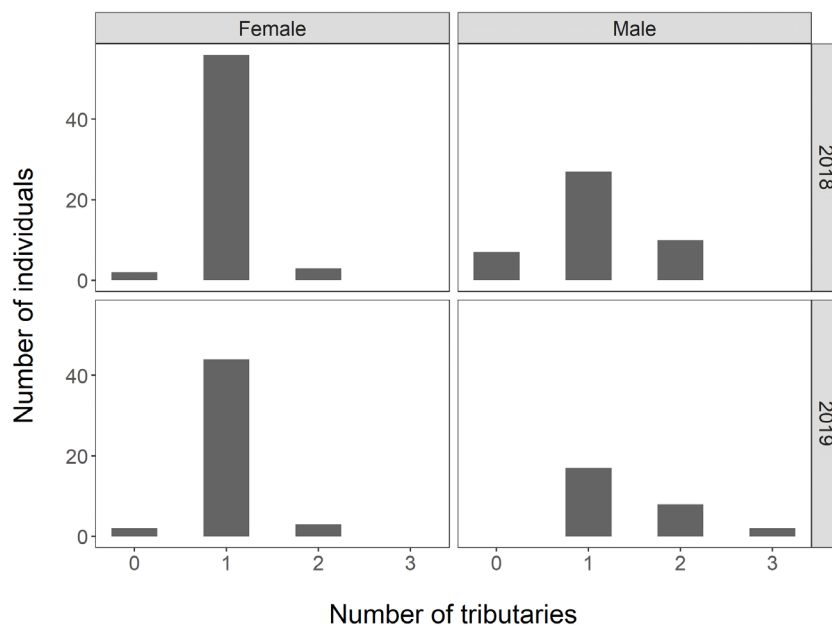


図 25 PIT タグが装着されたイトウが産卵遡上した支流数。
上段：2018、下段：2019、左：メス、右：オス

各アンテナによるイトウの検出率はL1が88.2%、支流のアンテナがそれぞれ88.9% (T1)、93.3% (T2)、100% (T3)、100% (T4)であった。L1の検出率が他と比べて低かったのは、サイトLが本流のため流量が多く、増水時に一部の標識魚がアンテナから遠いところを通過したためであると思われる。

2.4.3.2 河川スケールの繰り返し産卵

2019年に産卵回帰し受信システムで検出された76尾のイトウのうち73尾については前年の2018年にも狩別川に回帰していた。この年、合計105尾のイトウに標識を装着したことから(表7)、2年連続の繰り返し産卵率は69.5% (=73/105)と計算される。残りの3尾のイトウはいずれもオスで、2017年にタグを装着されたものであるが2018年には回帰していない。よってサンプル数は少ないが17.6% (=3/17)は隔年で産卵したことになる。繰り返し産卵したかどうかを説明するモデルの変数選択結果を示す(表8)。

表8 イトウの繰り返し産卵率を説明するモデルの変数選択プロセス。kはパラメーター数、 w_i はAkaike weight

モデル	k	AIC _c	ΔAIC	w_i
1 ^a	1	131.16	10.1	0
1 + Sex	2	125.24	4.18	0.08
1 + Sex + FL	3	122.84	1.78	0.27
1 + Sex + FL + Tributary	4	121.06	0	0.65

a: 1はY切片

AICを最小にしたモデルのパラメーター推定値は以下のとおりとなった。

$$\text{logit (繰り返し産卵率)} = -3.349 + 0.005 \text{ FL} - 1.076 \text{ Sex} + 0.964 \text{ Tributary}$$

FLは体長(尾叉長)、Sexは雌雄、Tributaryは支流数(前年の産卵期に各々のイトウが遡上した支流の数)である。このモデルのFL ($p=0.021$)とSex ($p=0.022$)はともに5%の有意水準を下回り、Tributary ($p=0.057$)はわずかに上回った。このモデルによると、比較的大きな個体、そしてオスよりメスの方が繰り返し産卵する傾向が強く、また前年に複数の支流に遡上したイトウほどその傾向が強いことがわかる(図26)。雌雄の差ではメスの繰り返し産卵率が80.3%であったのに対し、オスのそれは54.5%と大きくメスが上回った。

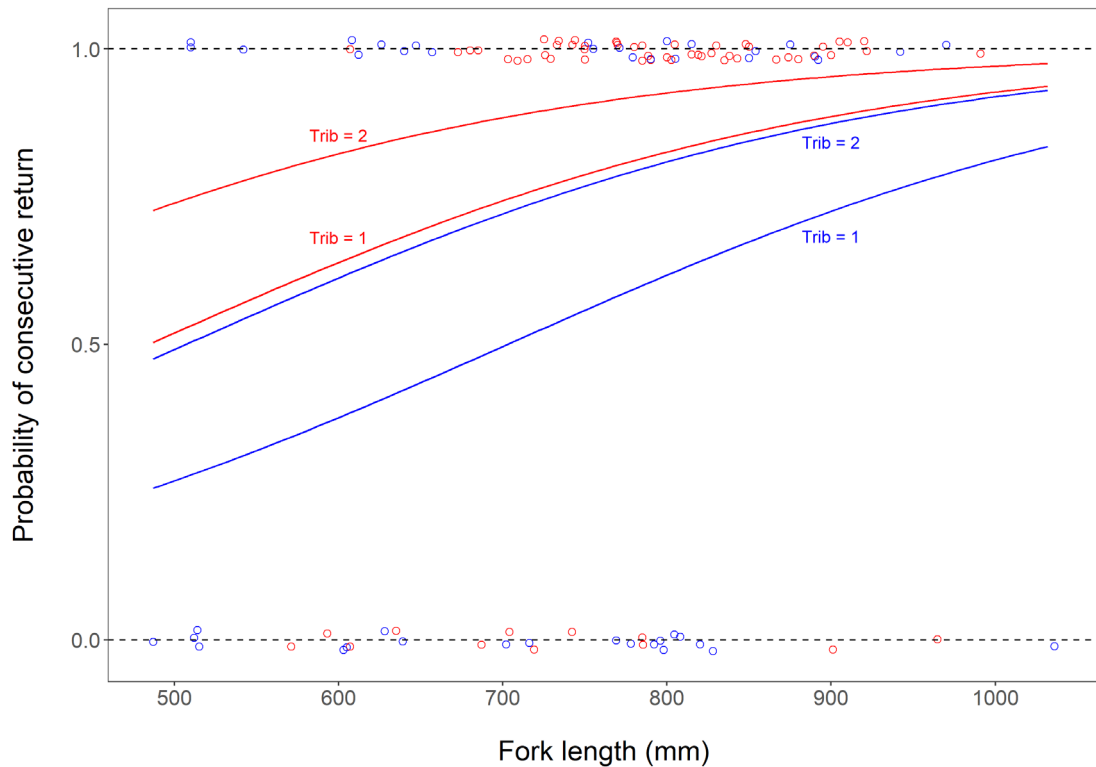


図 26 2018 - 2019 年に繰り返し産卵したイトウ (Probability=1) とそうでないイトウ (Probability=0) の体長 (ポイント)。モデルから推定される繰り返し産卵率と体長との関係を 2018 年に遡上した支流数が 1 つのもの (Trib = 1) と 2 つのもの (Trib = 2) とに分けてロジスティック回帰曲線を描いた (ライン)。赤のポイントとラインはメス、青はオスのイトウ。ポイントは重複を避けるため上下にばらつかせてある。

2.4.3.3 支流スケールの母川回帰

繰り返し産卵した 73 尾のイトウのうち 67 尾については、2018 年、2019 年の両年に産卵遡上した支流を突き止められた。これらの個体の回遊履歴から、支流への母川回帰率はシナリオごとに 0.687 (FF)、0.701 (FL)、0.746 (LF)、0.761 (LL) と求められた。ここから先のデータ解析は LL シナリオに基づいて行うこととする (その理由は後述)。支流別の母川回帰率は 0.867 (T1)、0.824 (T2)、0.500 (T3)、0.625 (T4) となり (表 9)、いずれもランダムに遡上したと仮定した回帰率 (それぞれ 0.254, 0.463, 0.104, 0.179) よりも有意に高い値となった。比較的大きな支流である T1 や T2 に遡上したイトウの母川回帰率が高い傾向がみられた。

表 9 2018 年に 4 つの支流に産卵遡上したイトウが 2019 年にどの支流に産卵遡上したかを示す集計結果。LL シナリオに基づく。

サイト	T1	T2	T3	T4	2018 年の合計
T1	13	0	1	1	15
T2	3	28	0	3	34
T3	0	2	5	3	10
T4	1	1	1	5	8
2019 年の合計	17	31	7	12	67

支流スケールの母川回帰率は 2018 年の各支流への遡上数が最も説明力が高く ($p=0.008$)、これを説明変数とするモデルの AIC が最小となった (表 9)。2018 年により多くのイトウ親魚が産卵遡上した支流の 2019 年の母川回帰率が高かったことを意味している。モデルのパラメーター推定値は以下のとおりとなった。

$$\text{logit (母川回帰率)} = -0.44 + 0.08 \text{ Spawner}$$

Spawner は 2018 年に各支流に産卵遡上した親魚数である (表 9 の右端の数字)。

表9 イトウの母川回帰率を説明するモデルの変数選択プロセス。k はパラメーター数、 w_i は Akaike weight

モデル	k	AIC _c	ΔAIC	w_i
1	1	75.72	6.73	0.03
1 + Spawner	2	68.99	0	0.97

2.4.3.4 産卵遡上と降河のタイミング

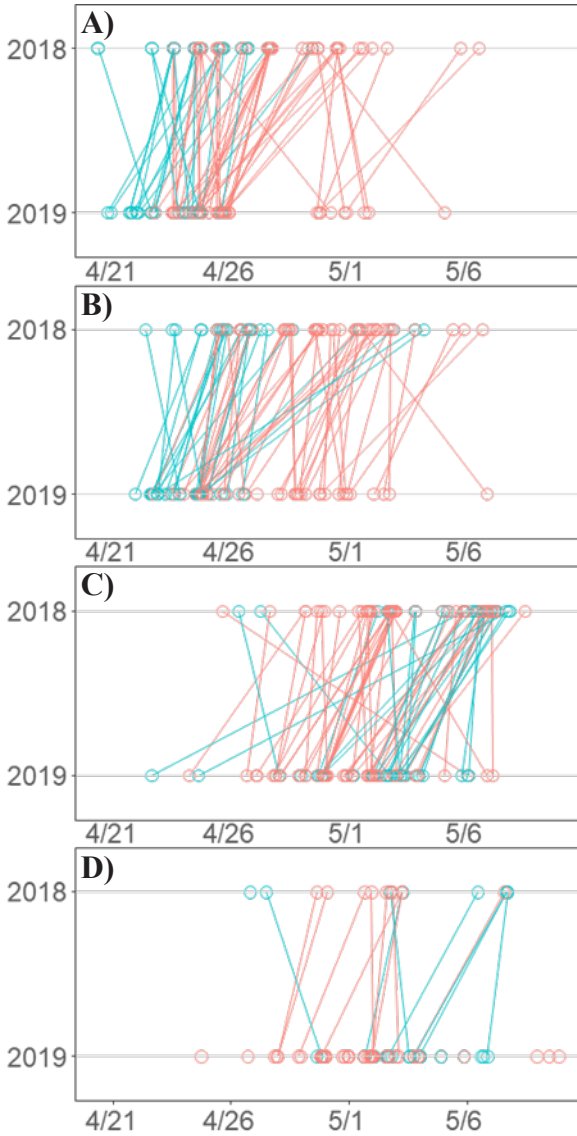


図27 2018年と2019年に産卵遡上した個体がサイトLに到着したタイミング (A)、いずれかの支流に到着したタイミング (B)、産卵後にその支流を去って降河したタイミング (C)、さらにサイトLを去ったタイミング (D)。いずれも同一個体をラインで結んだ。

図24からもわかるように、産卵遡上はオスの個体から先に開始され、数日遅れてメスがサイトLに遡上してくる (図27A)。2018年に早く遡上した個体は2019年も早く、遅く遡上した個体は翌年も遅く遡上する傾向があり、順位相関 ρ は 0.574 ($p=0.000, n=63$) と有意な関係にあった。サイトLから上流の支流に到着するタイミングはさらに相関が高く ($\rho=0.616, p=0.000, n=67$)、年をまたいでも同じような順番で同一個体が産卵したことがわかる (図27B)。この2年で順番があまり変わらないのは産卵後の支流を去る降河のタイミングについてもいえる ($\rho=0.472, p=0.000, n=67$; 図27C)。しかし興味深いことに、降河するときはオスではなくメスになった。これが上述したようにメスの産卵期間が平均 10.4日とオスの 5.6日の2倍近いことの説明でもある。さらに下ってサイトLを通過するタイミングもほぼ同様である ($\rho=0.785, p=0.000, n=16$; 図27D)。このステージでサンプル数 (ライン数) が少ないのは2018年のPIT受信システムの運用を産卵期が完全に終了する前に停止したことによる。

遡上と降河のタイミングについて時間帯を集計した結果が図28である。遡上時はメスもオスも午後の夕暮れの時間帯 18:00 前後にピークがあり、日没後に遡上する個体はほとんどなかった (A)。一方、降河は主に夜間に行われ日中に降河する個体はほとんどなかった (B)。

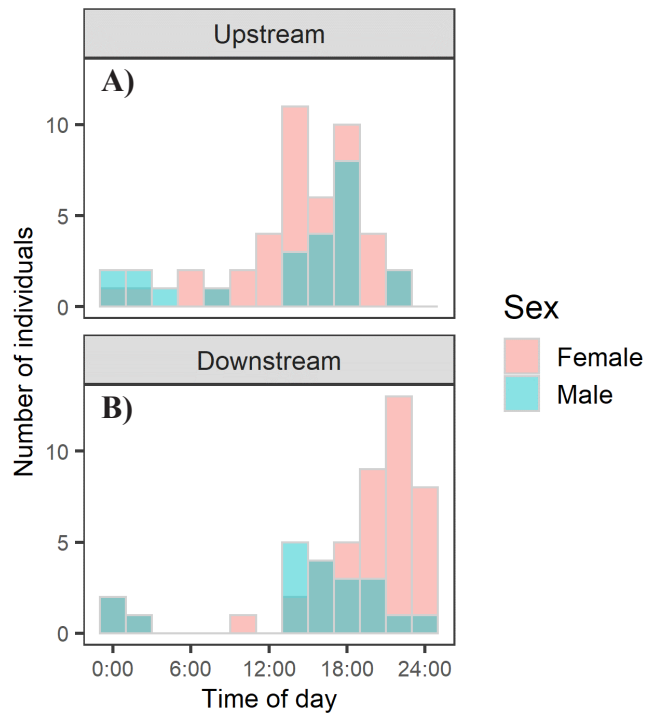


図 28 サイト L を産卵遡上するイトウと、産卵後と同じサイトを降河する時刻のヒストグラム。赤はメス、青はオスの個体。2019 年の受信記録より。

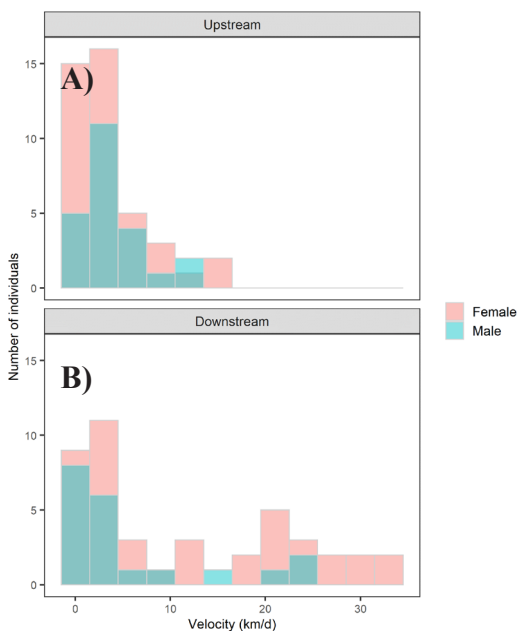


図 29 サイト L と支流の受信サイトとの間の遡上時 (A) と降河時 (B) の移動速度のヒストグラム。赤はメス、青はオスの個体。2019 年の受信記録より。

産卵遡上時は流れに逆らって移動すること、しかも融雪増水によって河川流量が多く流速も早いことから、イトウの遡上速度はメス・オスともにほとんどが 10 km/日以下のペースであった (図 29A)。しかし産卵後は河川の流れも加わって降河速度は速くなり、特にメスの個体では 30 km/日を超える速度も記録された (図 29B)。

これまでに合わせて 16 尾のイトウの標識魚についての情報が釣り人から寄せられている (2016 年:2 尾、2017 年:3 尾、2018 年:9 尾、2019 年:2 尾)。これらのイトウはすべて猿払川河口周辺、中でも狩別川と猿払川が合流するあたりで釣獲されたものが多く、もっとも遠隔な採捕地点は河口から数キロほど南東のオホーツク海岸である。16 尾はすべて釣獲後にリリース (再放流) されている。釣獲の時期は大きく初夏 (6 月) と秋 (11 月) に分かれたが、5 月の最終週あたりに釣獲されたイトウも多い (No. 8、9、10、15)。しかもこれらのイトウはすべて釣獲される 3 週間ほど前に狩別川支流の PIT 受信システムで検出されていることから、産卵後に速やかに河口周辺に降河し捕食行動を開始したことがうかがえる (イトウをはじめサケ科魚類は産卵期間中にいっ

さい餌をとらない)。2018 年以前に釣獲された 14 尾のイトウのうち、8 尾のイトウは釣獲後に狩別川上流に産卵遡上している。2016 年に釣獲された 2 尾がその後に消息を絶ったのは、おそらく PIT タグの脱落によると考えられる。これらの PIT タグは外部標識に内蔵するタイプであり、2017 年以降に採用した体内埋め込み方式と比べて脱落しやすい問題があった。

2.4.4 考察

2.4.4.1 狩別川への繰り返し産卵

狩別川のイトウの69.5%が2年連続して産卵遡上するという繰り返し産卵率は極めて高く、他の多回産卵性サケ科魚類と比べても際立って大きい。米国カリフォルニア州サクラメント川上流の孵化場で産卵したスチールヘッドの41%が翌年も同じ孵化場に回帰したことがある⁷⁾。しかし北米大陸太平洋岸のスチールヘッドの繰り返し産卵率は一般に10%以下と見積もられることが多い^{8,9)}。ブラウントラウトでは25.7%が1年後に繰り返し産卵し、10.6%がその翌年、つまり隔年で産卵したと報じられている¹⁰⁾。また大西洋サケの繰り返し産卵率は平均11%とされている¹¹⁾。カナダ・ケベック州のブルックトラウトでは42.8%の個体が繰り返し産卵し¹²⁾、ノルウェーの小河川に海から産卵遡上するシートラウト（降海性のブラウントラウト）は唯一本研究の値に近い60%という繰り返し産卵率を示した⁴⁾。狩別川のイトウが抜きんでて高い割合で繰り返し産卵を行ったのには大きく2つの理由が考えられる。ひとつは狩別川のイトウが本種の世界的分布の中でも比較的南限に近い個体群であること。緯度が高くなるにつれ水温が低下し日照時間も短くなるために生物生産は低下する。多回産卵性のサケ科魚類も、そのような環境下で産卵後に体力、エネルギーを十分に回復し、翌年までに再び性成熟して産卵を繰り返すことは難しい。もう一つの理由は狩別川の河川規模が小さく、河口からわずか25 - 30 kmで産卵場に到達できることと、加えて親魚が餌の豊富な海（汽水域）で成熟して産卵直前まで餌をとり続けられること、さらに産卵後は速やかに河川を下って汽水域に戻ることである（図30）。いずれも産卵に伴うエネルギー消費（回遊、産卵、オス同士のメスをめぐる戦いなど）の抑制と速やかな体力回復を促し、繰り返し産卵を選択する生活史戦略を有利なものとする¹³⁾。

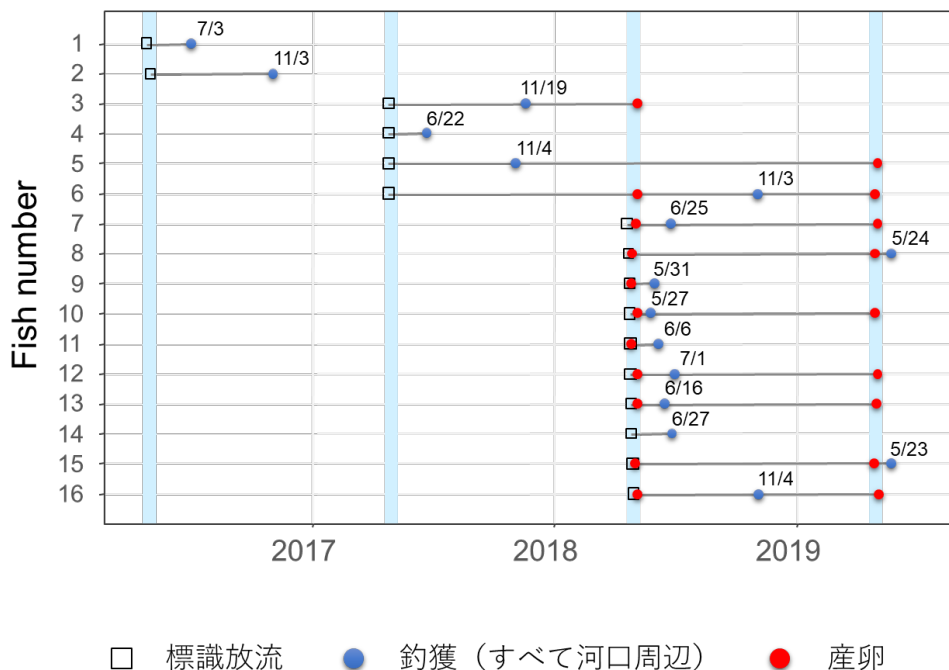


図30 釣り人に釣獲され情報提供のあったイトウ標識魚の行動履歴。標識放流、釣獲、産卵の3つのタイミングを示す。日付は釣獲された日。帯状の影（水色）はおよそのイトウ産卵期

繰り返し産卵したイトウはオスよりも圧倒的にメスの方が多かった。この傾向はイトウ以外でも多回産卵性のサケ科魚類全般に共通してみられる。オスの方がメスより産卵場に長く居座り、より多くのメスとつがいになろうとオス同士で激しく戦うことで、より多くのエネルギーを消費することの影響が大きい⁸⁾。本研究でもイトウのオスの産卵場での平均滞在期間（10.4日）はメスのそれ（5.6日）の2倍に近い。産卵場では水流が少ないため水深が浅く（魚体が水面から出るほど浅い）、河床勾配がきついため移動に伴うエネルギー消費も大きい。体力を消耗した個体が猛禽類や大型ほ乳動物に捕食されるリスクも、オスのサケ科魚類のほうがメスより高いと考えられる。2年連続でなく隔年で産卵

した3個体がすべてオスのイトウであったことも、オスの体力回復に1年以上を要することの表れであるかもしれない。

本研究では、イトウの繰り返し産卵率が体長の大きな親魚ほど高い傾向にあった。体長が小さいと産卵後に猛禽類や海獣類に捕食されやすく死亡率が高い⁴⁾。また産卵後のスチールヘッドの場合、体脂肪はほとんど消費し、筋肉中のタンパク質をしばらくエネルギー源とすることになるのだが、体長の大きな個体ほどタンパク質の残存量が多いという報告もある¹³⁾。小型のスチールヘッド⁹⁾やシートトラウト⁴⁾が大型個体と比べて隔年で産卵する傾向の強いことが報じられている。しかしその反対に、大西洋サケ³⁾や北極イワナ²⁾では大きな個体ほど繰り返し産卵せず、1年おきに産卵する傾向が強くなるという。

イトウの繰り返し産卵率に影響を与える要因としてもうひとつモデルに選択された変数が支流数、つまり各々のイトウ親魚が前年の産卵期中に遡上した支流の数であった。具体的には、2018年に1本の支流で産卵した個体よりも2本の支流に産卵遡上した個体の方が、翌2019年に再び産卵回帰する確率が高かったことを意味する。前述したように、大きな個体ほど繰り返し産卵したという結果と合わせて考えると、ある程度高齢で、経験豊かであり、狩別川の産卵河川をよく知るイトウほど、他の河川（猿払川本流など）に迷うことなく確実に狩別川に繰り返し産卵できたとも解釈できる。サケ科魚類の母川回帰のメカニズムとして最も有力な嗅覚刷り込み仮説¹⁴⁾がある。産卵河川の匂いのもととなるとされるアミノ酸などの化学物質に、より多くの支流に産卵遡上することで、より確実に脳に記憶される可能性はないだろうか。サケ科魚類に嗅覚刷り込みがなされるのは、稚魚期、特に海洋生活に移行するための銀毛変態期に限られると一般に考えられており、成熟した産卵親魚が母川回帰して再び嗅覚刷り込みを強化するという研究報告は存在しない。ただし、嗅覚刷り込みと密接に関係する甲状腺ホルモン的一种であるサイロキシンが、銀毛変態期の河川降河中だけではなく産卵親魚が河口域で母川に遡上するタイミング、さらにその後、河川上流で本流から支流に入るタイミングでも、その分泌が促されることが報じられている¹⁵⁾。

2.4.4.2 支流への母川回帰と迷入

支流スケールの母川回帰率は支流ごとに50%から87%の値を示し、これまでに多回産卵性のサケ科魚類に関して報じられた値を大きく上回った。特にメスのイトウはその多くがわずかに1本の支流に正しく母川回帰したことから、母川を正しく認識する能力は極めて高いといえる。母川回帰率を4つのシナリオに分けて計算したが、その中でLLシナリオの母川回帰率が支流全体でみると最も高くなった。これは個々のイトウ親魚が2018年と2019年とも「シーズン最後に産卵遡上した支流」が一致したかどうかを母川回帰の判定基準とするシナリオである。サケ科魚類も時には母川ではない間違った支流に迷入することもあるが、嗅覚を頼りに軌道を修正しつつ最後は正しい支流に戻ってくるという行動様式は実際にカットスロートトラウトで報告されている¹⁶⁾。これらのことからLLシナリオを採用したのは妥当と判断される。

支流スケールのイトウの母川回帰を最もよく説明した変数は、2018年にそれぞれの支流に遡上した親魚数であった。つまり、2018年の遡上数の多い支流に2019年に遡上したイトウほど正しく母川回帰していた。言い換えると、2018年に遡上数の多かった支流ほど母川回帰率が高かった。卵から孵化したイトウの稚魚は初夏に河床礫の隙間から浮上し、その後、1年から2年は本流に下ることなく産卵河川で過ごす。したがって、ある年に親魚の遡上数が多い支流は、翌年のイトウ稚魚の生息数も多くなる。そしてイトウ稚魚の多く生息する支流からは、稚魚から分泌される物質も多く流下し、(前年にその支流で卵を産んだ)彼らの親魚を再びその支流に呼び寄せる作用があるかもしれない。このように考えると、嗅覚刷り込み仮説とは対極にあるフェロモン仮説¹⁷⁾がよく当てはまる。ただし、注意しなければならないのは、4つの支流のサイズ(流域面積)にばらつきがあり(表6)、正しく母川回帰したイトウの多かった支流(T1とT2)が、比較的大きな支流であったという点である。流域面積が大きくなると、実際に産卵を行う支流はT1やT2の中のさらに小さな支流となる可能性がある。したがってT1やT2に2年連続回帰したとしても、その中で産卵河川は実際には年ごとに異なっていた可能性もあり、遡上数と母川回帰率との関係を正しく評価することは厳密には難しい。

謝 辞

猿払イトウの会ならびに猿払イトウ保全協議会（共に小山内浩一氏が代表）に現地調査に際し多大な協力をいただいた。ここに謝意を表したい。

引 用 文 献

- 1) Leggett WC (1977) The ecology of fish migrations. *Annu Rev Ecol Syst* 8: 285-308.
- 2) Dutil JD (1986) Energetic constraints and spawning interval in the anadromous Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Copeia* 1986(4): 945-955.
- 3) Jonsson N, Hansen LP, Jonsson B (1991) Variation in age, size and repeat spawning of adult Atlantic salmon in relation to river discharge. *J Anim Ecol* 60: 937-947.
- 4) Haraldstad T, Höglund E, Kroglund F, Lamberg A, Olsen EM, Haugen TO (2018) Condition-dependent skipped spawning in anadromous brown trout (*Salmo trutta*). *Can J Fish Aquat Sci* 75: 2313-2319.
- 5) Fukushima M, Harada C, Yamakawa A, Iizuka T (2019) Anadromy sustained in the artificially land-locked population of Sakhalin taimen in northern Japan. *Environ Biol Fish* 102(9): 1219-1230.
- 6) Rand PS, Fukushima M (2014) Estimating the size of the spawning population and evaluating environmental controls on migration for a critically endangered Asian salmonid, Sakhalin taimen. *Global Ecology and Conservation* 2: 214-225.
- 7) Null RE, Niemela KS, Hamelberg SF (2013) Post-spawn migrations of hatchery-origin *Oncorhynchus mykiss* kelts in the Central Valley of California. *Environ Biol Fish* 96: 341-353.
- 8) Leider SA, Chilcote MW, Loch JJ (1986) Comparative life history characteristics of hatchery and wild steelhead trout (*Salmo gairdneri*) of summer and winter races in the Kalama River, Washington. *Can J Fish Aquat Sci* 43: 1398-1409.
- 9) Keefer ML, Wertheimer RH, Evans AF, Boggs CT, Peery CA (2008) Iteroparity in Columbia River summer-run steelhead (*Oncorhynchus mykiss*): implications for conservation. *Can J Fish Aquat Sci* 65: 2592-2605.
- 10) Tilzey RDJ (1977) Repeat homing of brown trout (*Salmo trutta*) in Lake Eucumbene, New South Wales, Australia. *J Fish Res Board Can* 34: 1085-1094.
- 11) Fleming IA (1998) Pattern and variability in the breeding system of Atlantic salmon (*Salmo salar*), with comparisons to other salmonids. *Can J Fish Aquat Sci* 55 (Suppl 1): 59-76.
- 12) O'Connor JF, Power G (1973) Homing of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in Matamek Lake, Quebec. *J Fish Res Board Can* 30: 1012-1014.
- 13) Penney ZL, Moffitt CM (2014) Proximate composition and energy density of stream-maturing adult steelhead during upstream migration, sexual maturity, and kelt emigration. *Trans Am Fish Soc* 143: 399-413.
- 14) Hasler AD, Wisby WJ (1951) Discrimination of stream odors by fishes and its relation to parent stream behavior. *Am Nat* 85: 223-238.
- 15) Youngson AF (1989) Thyroid hormones in migrating Atlantic salmon. *Aquaculture* 82: 319-327.
- 16) McCleave JD (1967) Homing and orientation of cutthroat trout (*Salmo clarki*) in Yellowstone Lake, with special reference to olfaction and vision. *J Fish Res Board Can* 24(10): 2011-2044.
- 17) Nordeng H (1971) Is the local orientation of anadromous fishes determined by pheromones? *Nature* 233: 411-413.

2.5 おわりに

本研究は北海道を対象とし、なかでも道北の宗谷地方にある猿払村を大きく取り上げた。イトウで有名な猿払村ではあるが、この村で最も有名な生き物は何かといえ、それは実はイトウではなくホタテ貝である。猿払のホタテ生産量は日本一であり、国内はおろか海外に加工ホタテを輸出するほどにまでその漁業を成長させ、成功を取めたことで知られる。その結果、日本最北の村、猿払村の住民の平均所得は東京都港区や千代田区に肩を並べるほど高く、2014年以降では全国の市区町村の中で10位を下回る年はない。「猿払村の奇跡」と呼ばれるこの目覚ましい経済発展の背景に、計画的な稚貝放流、徹底した資源管理、また村を挙げての資金調達や販路開拓などがあったことは知られている。しかしもう一つ忘れてはならない理由があると考えている。その理由は一言でいえば猿払村が自然豊かであることだ。村は猿払川、猿骨川、鬼志別川、知来別川という4つの河川流域から構成され、全流域の8割が山林、原野、湿原などの手付かずの自然である。そして村の3割は国内大手の製紙会社である王子製紙が所有する社有林であるが、王子製紙は猿払川下流に「王子の森」と呼ばれ研究教育を目的として一般開放されている1,400 haの森林を持つ。さらに2010年には猿払イトウ保全協議会の設立に合わせて自社の持つ猿払川の河畔林と中流域の猿払原野を含む2,660 haの土地を環境保全林として設立させた。これら自然豊かな森から供給される栄養塩や微量元素を海の植物プランクトンが取り込み、植物プランクトンによる高い一次生産が日本一のホタテ生産量を支えているのではないだろうか（宗谷地方を含むオホーツク海沿岸では流水によって運び込まれる栄養塩も無視できない）。場所は違うが宮城県三陸海岸、気仙沼でカキ養殖を営んでいた畠山重篤は森と海とのつながりがカキの養殖にかけがえのないこと、河川源流部にある森林の保全が海の生産力を高めることを90年代から提唱してきた。「森は海の恋人」を合言葉にした畠山らによる森づくりの活動は全国的な支持を受けるまでに発展した。猿払に話を戻すと、この地域を流れる川でも、森から栄養が運び出されて海に恵みを与えていることは想像に難くない。そして何よりも本研究が明らかにしたように、この地域に道内有数の多様な淡水魚類群集がみられるのも、またイトウが数多く生息できるのも、実は豊かな森と森里川海のつながりが守られてきたからではないだろうか。生態系サービスは生態学者が好んで使う用語で、この報告書の中でも何度か使用している。一般人には馴染みの薄い、理解しにくい言葉であって、同じことは「生物多様性」についてもいえるかもしれない。しかし、豊かな自然、多様な生き物、そして住民の高所得との間に関係がある、少なくともその可能性があると考えれば、これらの生態学用語を身近に感じられるだろうし、将来にわたって守るべきものと認識できるのではないだろうか。

本研究が扱ったのは、あくまで森里川海のつながりのごく一面に過ぎない。その中で「つながり」を分断する要因として河川横断工作物を取り上げた。しかしこの工作物は、規模、用途、施工主体と管理者などあらゆる面において多種多様である。山地溪流に設置される小さな治山ダムと、稚内市の3万人を超す住民に飲料水を供給するダムとでは河川横断工作物ではあっても事情はまったく変わってくる。しかし飲料水源池もまた豊かな森によって涵養される生態系サービスであることを考えれば、少なくともダム流入河川の河畔林、集水域の森林はこれからも人の手によって守られていくであろうし、イトウもしばらくはこのダム湖で暮らし続けてゆけるであろう。願わくは“イトウも”ではなく、イトウを保全し水源確保と未来永劫両立させる希少種保全・生物多様性保全への積極的な取り組みを稚内市には期待したいし、それを支える地元の協議会活動や研究がこれからも活発に継続されることを願う次第である。

[資 料]

1 研究の組織と研究課題の構成

1.1 研究の組織

[A 研究担当者]

生物・生態系環境研究センター	
生態系機能評価研究室	福島路生
環境ゲノム科学研究推進室	中嶋信美
環境計測研究センター	
基盤計測科学研究室	山川 茜

(注) 所属は年度終了時点のもの。

[B 協力研究者]

荒木仁志	(北海道大学・教授)	(平成 29 ～令和元年度)
飯塚 毅	(東京大学・准教授)	(平成 29 ～令和元年度)
Peter S. Rand	(Prince William Sound Science Center, Alaska, USA, Research ecologist)	(平成 29 ～令和元年度)
速水将人	(北海道立総合研究機構 林業試験場・研究職員)	(平成 30 ～令和元年度)
石山信雄	(同試験場・研究職員)	(平成 30 ～令和元年度)
長坂晶子	(同試験場・研究主幹)	(平成 30 ～令和元年度)
長坂 有	(同試験場・主任主査)	(平成 30 ～令和元年度)
小野 理	(北海道立総合研究機構 エネルギー・環境・地質研究所・研究主幹)	(平成 30 ～令和元年度)
水本寛基	(北海道大学・学術研究員)	(平成 30 ～令和元年度)
神戸 崇	(北海道大学・学術研究員)	(平成 30 ～令和元年度)

1.2 研究課題と担当者

サブテーマ 1 - 1 河川横断工作物の改良効果と環境 DNA の可能性

速水将人*、福島路生、荒木仁志*、中嶋信美

サブテーマ 1 - 2 環境 DNA から明らかとなった北海道の淡水魚類相

福島路生、荒木仁志*、中嶋信美

サブテーマ 2 - 1 耳石からわかるイトウの回遊行動とダムの影響

福島路生、山川 茜、飯塚 毅*

サブテーマ 2 - 2 イトウの繰り返し産卵行動と母川回帰

福島路生、P.S. Rand*

(注) *協力研究者

2 研究成果発表一覧

2.1 誌上発表

<雑誌>

発表者・(刊年)・題目・掲載誌・巻(号)・頁

福島路生 (2018) 猿払イトウ保全協議会で取り組むカルバートの問題. 北方林業 69: 141-145.

Fukushima M, Harada C, Yamakawa A, Iizuka T (2019) Anadromy sustained in the artificially land-locked population of Sakhalin taimen in northern Japan. *Environmental Biology of Fishes* 102: 1219-1230.

Fukushima M, Rand PS (2021) High rates of consecutive spawning and precise homing in Sakhalin taimen (*Parahucho perryi*). *Environmental Biology of Fishes*, DOI: 10.1007/s10641-021-01052-4

Hiroki M, Tomioka N, Murata T, Imai A, Jutagate T, Preecha C, Phomikong P, Fukushima M (2020) Primary production estimated for large lakes and reservoirs in the Mekong River Basin. *Science of the Total Environment* 747 <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141133>.

Mizumoto H, Urabe H, Kanbe T, Fukushima M, Araki H (2017) Establishing an environmental DNA method to detect and estimate the biomass of Sakhalin taimen, a critically endangered Asian salmonid. *Limnology* 19: 219-227.

2.2 口頭発表

発表者・(暦年)・題目・学会等名称・予稿集名・頁

福島路生, 富岡典子, 広木幹也, Jutagate T (2018) メコン川のダム開発と生態系サービスのゆくえ. 日本生態学会第 65 回全国大会企画集会「21 世紀のダム建設ブームと、生物多様性保全に向けた取り組み」2018 年 3 月, 札幌.

福島路生, 原田智代, 山川 茜, 飯塚 毅 (2019) 耳石の Sr 安定同位体比が明らかにした溯河回遊性を失わないダム湖のイトウ. 第 66 回日本生態学会神戸大会, 2019 年 3 月, 神戸.

福島路生 (2019) ようやく見えてきたイトウの生態. 猿払イトウ保全協議会設立 10 周年記念講演会 in 東京, 2019 年 11 月, 東京.

Fukushima M (2019) Fish migrations and the effects of dams in Japan and Asia. Prince William Sound Science Center, Seminar, August 2019, Cordova, Alaska, USA.

速水将人, 長坂晶子, 長坂 有, 福島路生, 下田和孝, 卜部浩一, 川村洋司, 小野 理, 中嶋信美, 水本寛基, 荒木仁志 (2019) 治山ダムの魚道設置や切り下げによる魚類の応答と魚類相の変化. 第 66 回日本生態学会神戸大会, 2019 年 3 月, 神戸.

八柳 哲, 神戸 崇, 水本寛基, 福島路生, 中嶋信美, 荒木仁志 (2020) 環境 DNA により推定された純淡水魚フクドジョウの分布傾向と系統地理. 日本進化学会第 22 回オンライン大会ーリモートで魅せる進化学の異分野協奏ー, 2020 年 9 月.

Yatsuyanagi T, Kanbe T, Mizumoto H, Fukushima M, Nakajima N, Araki H (2020) MiFish metabarcoding characterizes haplotypes and phylogeography of Siberian stone loach in Hokkaido. The 3rd Annual Meeting of the eDNA Society, Nov. 14-16, 2020.

3 北海道河川の環境 DNA による魚類相の推定結果

以下、在来淡水魚の結果を別表 1 (1-1 から 1-4 に分割) に、外来淡水魚の結果を別表 2 (2-1 と 2-2 に分割) に示す。DNA が検出された分類群を 1 で示し、検出されなかった分類群は空欄とした。なお、イトウとエゾホトケについては本文を参照のこと。

別表 1-1 環境 DNA が検出した在来淡水魚 (オシヨコマナイ川から時前川までの全在来魚)

別表 1-2 環境 DNA が検出した在来淡水魚 (松法川から折戸川までの全在来魚)

別表 1-3 環境 DNA が検出した在来淡水魚 (歴舟川から厚別川までの全在来魚)

別表 1-4 環境 DNA が検出した在来淡水魚 (沙流川から知利別川までの全在来魚)

別表 2-1 環境 DNA が検出した外来淡水魚 (オシヨコマナイ川から千舞別川までの全外来魚)

別表 2-2 環境 DNA が検出した外来淡水魚 (牛舎川から知利別川までの全外来魚)

国立環境研究所研究プロジェクト報告 第138号
NIES Research Project Report, No.138

(SR - 138 - 2020)

回遊魚を指標とした森里川海のつながりと自然共生
(所内公募型提案研究)
平成29～令和元年度
Migratory fish species as a measure of habitat connectivity
FY2017～2019

令和3年3月26日発行

編集 国立環境研究所 編集分科会

発行 国立研究開発法人 国立環境研究所

〒305-8506 茨城県つくば市小野川16番2

E-mail: pub@nies.go.jp

Published by the National Institute for Environmental Studies

16-2 Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305-8506 Japan

March 2021

組版 株式会社 イセブ

〒305-0005 茨城県つくば市天久保2丁目11-20

無断転載を禁じます

国立環境研究所の刊行物は以下の URL からご覧いただけます。
<https://www.nies.go.jp/kanko/index.html>