

九州北東部におけるアマゴの保全に関する研究*

木本圭輔

Studies on the conservation of the red-spotted masu salmon *Oncorhynchus masou ishikawae* in northeastern Kyushu, southern Japan

KEISUKE KIMOTO

Abstract

Chapter 1. Introduction

The red-spotted masu salmon *Oncorhynchus masou ishikawae* is an endemic subspecies of *O. masou* in Japan, originally distributed in the Pacific coastal region of western Honshu Island, Shikoku Island, and in some rivers of northeastern Kyushu Island flowing into the Seto Inland Sea. This species is highly valued as a fishing resource for its beautiful appearance and delicate taste. In Kyushu, it is found as a fluvial form in mountain streams. This form is known to show a restricted movement within a stream, and such sedentary behavior has been suggested to cause a restricted gene flow between populations and to lead to local adaptations. Since the 1970s, stocking of hatchery-reared salmonids including red-spotted masu salmon has been intensively conducted throughout Japan to prevent their exhaustion caused by overfishing. However, recent studies have shown that such stocking into Japanese streams may result in introgression of poorly adapted genes into indigenous populations, and this may lead to breakdown of local adaptations. Therefore, stocking should not be performed for a long-term conservation of wild salmonids, but necessary for their short-term utilization. To achieve both conservation and utilization of salmonids in mountain streams, “zoning” is considered to be effective, where both hatchery-reared fish stocking and fishing regulations are properly applied to water zones classified according to the condition of natural reproduction and the presence or absence of indigenous salmonids populations. This study was conducted to clarify the natural reproduction and indigenous status of red-spotted masu salmon in order to implement “zoning” into the Ogata River and its tributary, the Kohbaru Stream (16.4 km in length), in the upper Ono River, Taketa City, Oita Prefecture, northeastern Kyushu, southern Japan.

Chapter 2. Longitudinal changes in fish assemblage

Longitudinal changes in fish assemblage were investigated in the study area, in October 2003, and February and August 2004. A total of 18,015 individuals (14 species/subspecies representing 7 families) were recorded at 15 stations, by observers using snorkels. A major fish community transition was apparent from headwater stations with a simple assemblage dominated by red-spotted masu salmon and Chinese minnow *Phoxinus oxycephalus*, to downstream stations with more complex assemblages dominated by cyprinid fishes, such as Japanese dace *Tribolodon hakonensis* and dark chub *Candidia temminckii*. Multivariate analyses separated the 15 stations into three groups: headwater stations with a salmon/minnow -dominated assemblage (415–820 m altitude), a transition zone with a dace/chub/minnow-dominated assemblage (260–397 m), and downstream stations with a cyprinid-dominated assemblage (232–255 m). The fish assemblage structures were considered to be influenced by longitudinal environmental gradients, being significantly correlated with six environmental variables (topographic type and altitude, and stream gradient, mean wetted width, discharge and minimum daily mean water temperature) showing monotonic changes over the length of the stream investigated. On the other hand, cyprinid population densities did not show such changes, but declined within the transition zone downstream from erosion-control dams, suggesting that such densities were affected by smaller spatial scale factors, including dam-induced habitat degradation.

Chapter 3. Longitudinal distribution of newly emerged fry of red-spotted masu salmon

The longitudinal distribution of newly emerged fry and post-fry of red-spotted masu salmon was investigated by snorkeling in

* 本報告は広島大学審査学位論文を基本とし、その一部を改変した。

14 consecutive sections of the study area. In two surveys, conducted at intervals of 11–32 days from January to April 2005, the densities of newly emerged fry were greatest in the four most upstream sections but remained very low in the six most downstream sections, the skewed distribution being stable. The densities of post-fry individuals were also greatest in the four most upstream sections, showing significant seasonal correlations (October 2003, February and August 2004). Furthermore, the density of newly emerged fry from January to April 2005 was significantly correlated with that of post-fry individuals in August 2004. On the bases of these and earlier reports, it was concluded that red-spotted masu salmon fry in mountain streams of Kyushu Island stay near the spawning redd, at least until they attain the parr stage.

Chapter 4. Habitat use by newly emerged fry of red-spotted masu salmon

The habitat use of newly-emerged fry of red-spotted masu salmon was studied on a channel-unit scale in the Ogata River, from January to March in 2007–2009. Fry abundance was investigated by snorkeling along both banks and the habitat components (channel-unit type, water depth, velocity, vegetation cover, width-depth ratio and distance from spawning redds) assessed in 56 consecutive sections of the lower distribution area of the species in the river. The number of fry per section was positively associated with channel-unit type near the riffles but negatively related to water depth near the banks and distance from spawning redds. Fry were strongly associated with channel-units near the riffles in their lower distribution area, probably because of the profitable microhabitat (low water-velocity habitats adjacent to a fast current, thereby ensuring high energy efficiency, were common in the upper distribution area but were restricted to the marginal area of riffles in the lower area). It is also suggested that fry moved downstream from profitable channel units which lacked profitable microhabitat. Therefore, for maintaining sustainable reproduction and effective stock enhancement of the species in the lower distribution area, it is important to create profitable microhabitats within channel-units near the riffles, thereby balancing the abundance of fry with the carrying capacity of suitable habitats.

Chapter 5. Genetic structure of the red-spotted masu salmon

The genetic structure of two fluvial forms of the red-spotted masu salmon, amago (ordinary form) and iwame (markless form), collected from two headwater streams, the Kohbaru Stream and its tributary, the Hakiai Stream, was examined using mtDNA to identify whether they were indigenous to the streams. The Hakiai Stream consists of two tributaries, Mennotsura-dani and Manryo-dani. The iwame population occurs only in Mennotsura-dani, and since 1970, fishing has been prohibited for the iwame and amago populations in most locations of Mennotsura-dani and Manryo-dani, respectively. One haplotype (Hap-1) was shared by three isolated populations examined: it was fixed (100%) in the iwame population from Mennotsura-dani and dominant (90.5%) in the amago population from the upper Kohbaru Stream, but was infrequent (10.0%) in the amago population from Manryo-dani. Hap-1 was also frequent in the samples of amago fry caught in the Kohbaru Stream. Based on these results and the long persistence of the iwame population in Mennotsura-dani, both the iwame population in Mennotsura-dani and the amago population in the upper Kohbaru Stream are considered to be indigenous, whereas the amago population in Manryo-dani appears to have been mostly replaced by hatchery-reared fish informally stocked in the upper location.

Chapter 6. Conclusion

From the results stated in the previous chapters, the current status of red-spotted masu salmon in the study area is considered as follows: (i) they may be adversely influenced by dam-induced habitat degradations within and below the transition zone (Chapter 2), (ii) their natural reproduction is active above the transition zone while inactive within and below the zone (Chapter 3), and (iii) their indigenous population exists in the uppermost Kohbaru Stream (Chapter 5). Based on these results, the Oita Prefectural Government proposed a “zoning” plan consisting of four parts: (i) prohibition of stocking and fishing in the uppermost location of the Kohbaru Stream, (ii) removal of the upstream boundary of a fishing-prohibited area in the Hakiai Stream, (iii) approval of stocking and fishing below the fishing-prohibited area of the two streams, and (iv) creating suitable habitats for newly-emerged fry within and below the transition zone in order to maintain sustainable reproduction and effective stock enhancement of the species (Chapter 4). This plan was agreed by a committee whose members were the staff of the Onogawa Fisheries Cooperative, those of the Taketa Municipal Government, representatives of a local fishing group, and local residents of Taketa City. Since 2009, the conservation of red-spotted masu salmon in these streams has been successfully implemented.

目 次

第1章 緒 言	4
第2章 流程に沿った魚類群集の変化	7
材料と方法	
結 果	
考 察	
第3章 アマゴ浮上稚魚の流程分布	14
材料と方法	
結 果	
考 察	
第4章 アマゴ浮上稚魚の生息場所利用	22
材料と方法	
結 果	
考 察	
第5章 アマゴ個体群の遺伝的構造	31
材料と方法	
結 果	
考 察	
第6章 総合考察	38
要 約	42
謝 辞	44
引用文献	44
付 録	51

第1章 緒言

アマゴ *Oncorhynchus masou ishikawae* (Figs. 1-1, 1-2) はサケ科に属する日本固有の亜種であり、神奈川県以西の本州太平洋岸，四国全域，九州の瀬戸内海流入河川に自然分布する。¹⁾ 本亜種は遡河回遊魚であり，本州には降海型個体群であるサツキマスがみられるが，²⁾ 分布南限域である九州には河川内で生活史を完結する河川型個体群だけが生息する。^{3, 4)} 一方，アマゴが生息しない北海道から九州に至る国内の広い範囲には，基亜種であるサクラマス（河川型はヤマメ）*Oncorhynchus masou masou* が生息する。¹⁾ 近年，アマゴは他の河川性サケ科魚類と同様に，砂防ダムの設置，河畔林の伐採，水質汚染等による生息環境の悪化，⁵⁻⁷⁾ 漁業・遊漁による乱獲等により減少している。^{2, 8)}

アマゴは食材としての価値や美しい姿態のために漁業・遊漁における利用価値が高く，³⁾ 多くの生息河川において内水面漁業協同組合の漁業権対象魚種になっている。⁹⁾ 他方，内水面の水産動物の資源量は海面に比べて少なく，乱獲によって容易に枯渇するため，漁業法では漁業権の免許を受けた内水面漁業協同組合に対して，漁業権魚種を積極的に増殖する義務を課している。⁹⁾ アマゴを含む在来サケ科魚類では，種苗生産技術が確立された1970年代以降，おもに養殖魚の放流によって増殖義務が履行され，資源の維持・増殖に効果を上げてきた。¹⁰⁾

一方，サケ科魚類では様々な形質に関して局所適応の存在が報告されており，¹¹⁻¹⁶⁾ 放流された養殖魚は，野生個体群の中に適応的でない遺伝子を流入させ，異系交配弱勢や局所適応の崩壊をもたらす可能性が指摘されている。^{12, 17, 18)} 養殖魚の放流が長期にわたり全国的規模で実施された結果，現在では，アマゴを含む国内の河川性サケ科魚類の在来個体群（放流された養殖魚と交配していない地付きの個体群）は絶滅の危機にあり，自然滝やダムで隔離された河川源流部だけに残存する。¹⁹⁻²¹⁾ また，外部形態が類似するアマゴとヤマメでは，自然分布域が十分に考慮されずに放流が行われたため，現在では両亜種の分布が著しく乱れている。²⁻³⁾ さらに，放流された養殖魚は，競争を通じて野生のサケ科魚類の成長・生残を低下させる。²²⁾ このように養殖魚の放流は，アマゴを含む野生の河川性サケ科魚類の存続に悪影響を与える可能性が明らかになってきたことから，長期的な個体群の維持のためには実施すべきでないと考えられる。しかし，内水面資源の脆弱性を考慮すると，漁業・遊漁による短期的な利用のためには放流が必要である。

近年，河川性サケ科魚類の保全と利用の両立を図るための方法として，ゾーニングによる漁場管理が注目されている。^{8, 23-25)} ゾーニングとは，在来個体群の生息水域

と自然再生産の実態に基づいて河川を区分し，それぞれの水域の自然条件と社会条件に合わせて放流と漁業・遊漁管理手法を使い分けるといった考え方である。⁸⁾ 本研究



Fig. 1-1. Two fluvial forms of the red-spotted masu salmon *Oncorhynchus masou ishikawae*, amago (top; 142 mm in fork length) and iwame (bottom; 179 mm in fork length), captured by bait fishing from the uppermost location of the Kohbaru Stream in September 2007 and the Mennotsura-dani of the Hakiai Stream in February 2008, respectively.



Fig. 1-2. Newly emerged fry of red-spotted masu salmon captured by dip nets from the Kohbaru Stream in March 2004 (top; 25.9 mm in fork length) and photographed underwater in February 2006 (middle) and 2007 (bottom), respectively.

は、ゾーニング管理を現場に導入する社会実験として水産庁栽培養殖課が2003–2007年度に実施した「健全な内水面生態系復元推進委託事業」のうち「渓流域管理体制構築事業」を大分県が受託し、当時の大分県海洋水産研究センター内水面研究所（2003–2004年度）と大分県農林水産研究センター水産試験場内水面研究所（2005–2007年度）に所属していた筆者らが実施したものである。

本研究に先立ち、大分県内の内水面漁業協同組合を対象にアンケートを行い、在来アマゴ个体群の存否を尋ねたところ、唯一、大野川水系の支流である神原川の源流部に生息する可能性が示された。^{*1} 大野川水系は九州におけるアマゴの自然分布域の南限であり、¹⁾ その源を阿蘇外輪山および久住山に発し、大分県の中央部を北流して瀬戸内海（別府湾）に注ぐ、流路延長128 km、流域面積1,455 km²、平均流量300万 t/日の県内最大の河川である。²⁶⁾ 本水系に属する神原川は、大分県、宮崎県、熊本県の県境に位置する祖母山（標高1,756 m）の北斜面に発し、約5 km下流で祖母山の北東斜面に水源をもつ波木合川と合流したのち、約5 km北流して緒方川に合流する（Fig. 1-3）。緒方川は竹田市を北東方向に流れ、約7 km下流で支流十角川と合流したのち、東流して河口から52 km地点の大野川に合流する。神原川と緒方川では、在来サケ科魚類の種苗生産技術の確立以前からアマゴの自然分布が確認されている。²⁷⁾ 隣接支流の波木合川源流部（メンノツラ谷）には、アマゴの無斑型であるイワメ（Fig. 1-1）が生息している。²⁸⁾ 本研究では、神原川と緒方川のアマゴ生息域全体を網羅するため、河口から70 km地点となる十角川との合流点から神原川との合流点までの緒方川、緒方川との合流点から魚類生息上限²⁷⁾ ^{*2}である五合目滝（落差11 m）までの神原川、および支流波木合川の一部区間を調査対象水域とした（Fig. 1-3）。本調査水域は河川源流部から扇状地に及ぶため（流程長約16.4 km）、その景観は流程に沿って大きな変化を示す。^{29,30)} 下流端の標高は約230 mで、周辺の河床勾配は1%前後、河川形態型³¹⁾はBb型を示し、両岸は開けて水田に利用されている。緒方川の沿岸には湧水群が点在し、調査水域下流側の水温に影響を与えている。緒方川との合流点より上流の神原川流域は「神原溪谷」と呼ばれ、河川形態型はAa-Bb移行型を示し、両岸が迫って溪谷の様相を呈する。神原川と波木合川の合流点の標高は約400 mで、これより上流では河床勾配が大きく、河川形態型がAa型を示す典型的な山地溪流となる。この水域には自然滝が見られるほか、場所によっては多数の砂防ダム等が設置されている。上流端の標高は約820 m、

付近の河床勾配は約20%である。筆者らは、本調査水域にゾーニング管理を導入するために在来アマゴ个体群の生息水域と自然再生産の実態等を調べた。調査結果に基づいて作成されたゾーニング案は、地元住民、大野川漁業協同組合、遊漁者、地元行政（竹田市）等を構成員とする委員会で協議され、最終的に在来个体群保全のための禁漁区が設置された。³²⁾ 本博士論文は、ゾーニング案を作成するために実施した複数の研究成果を取り纏めたものであり、本章（第1章）を含む6章から構成される。

本調査水域のように、源流部から扇状地にかけて大きな環境の変化が見られる場所では、上流側のサケ科魚類を中心とする魚類群集から下流側のコイ科魚類を中心とする群集への移行が生じることが知られている。^{33,34)} また、群集の移行が生じる水域（移行帯）では、構成種が各々の分布の周縁部に生息しているため、環境変化に対する感受性が高いと指摘されている。³⁵⁻³⁷⁾ ゾーニング管理は、対象魚種の自然再生産の実態に基づいて行われるが、⁸⁾ 自然再生産を含むサケ科魚類の生活史全般は、こうした大きな空間スケールの環境勾配に大きく規定されると考えられる。第2章では、生息域全体にわたるアマゴの流程分布の特徴を把握するため、流程に沿った魚類群集の変化と環境変量との関係を調べた。

第3章では、本調査水域におけるアマゴの自然再生産の実態を把握するため、全流程の潜水目視により浮上稚魚（Fig. 1-2）の流程分布を調べた。また、アマゴ浮上稚魚と幼魚期以降の個体の流程分布を比較し、両者の関係に基づいて浮上稚魚の移動様式についても考察した。

第4章では、第3章で自然再生産が低調と推定された下流側水域で、自然再生産や増殖を促進するための基礎的知見を得ることを目的に、流路単位スケール³⁸⁾における浮上稚魚の生息場所利用を調べた。本章はゾーニング導入後の対策として実施した。

第5章では、在来アマゴ个体群の生息水域を特定するため、漁業協同組合へのアンケート調査で指摘された神原川源流部のアマゴ个体群に加え、隣接支流波木合川メンノツラ谷のイワメ个体群および波木合川まんりょう谷のアマゴ个体群の遺伝的構造をmtDNAにより解析した。

第6章は総合考察として、各章の内容を九州北東部におけるアマゴの保全という目的に沿って改めて評価、解釈するとともに、各章で個別に得られた結果の関連性を検討し、本調査水域におけるアマゴ保全策の全体像を導出した。なお、本論文の内容の一部は、木本ら³⁹⁻⁴¹⁾およびKimoto *et al.*⁴²⁾によって学術雑誌にすでに公刊されている。

*1 徳光俊二（内水面漁業協同組合に対する放流履歴の聞き取り調査；大分県海洋水産研究センター内水面研究所）、未発表（1999）

*2 木本ら、未発表（2006）

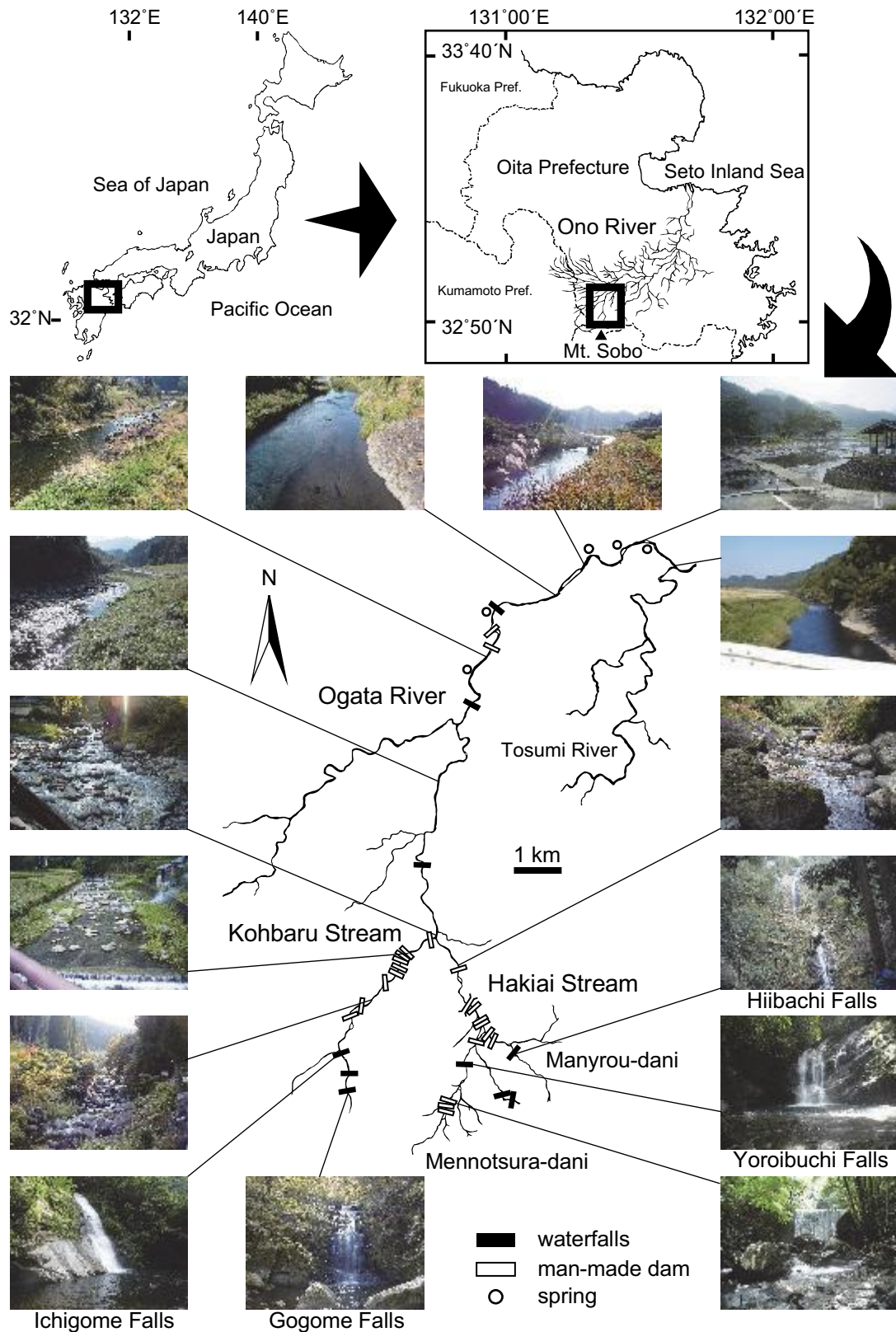


Fig. 1-3. Map and landscapes of the Ogata River and its tributaries, the Kohbaru and the Hakiyai streams, northeastern Kyushu Island, Japan.

第2章 流程に沿った魚類群集の変化

河川上流域を含む流程に沿った魚類群集の変化については多くの研究があり、^{33, 34, 36, 37, 43)} いずれも上流側のサケ科魚類を中心とする群集から下流側のコイ科魚類等を中心とする群集への移行 (**transition**) を報告している。魚類群集の移行は、水温や地形といった比較的大きな空間スケールにおける物理環境の変化に対応して生じる。^{33-35, 44)} そのため魚類群集の移行は、環境勾配の大きな山地河川における一般的な群集変化の様式として知られている。^{33, 34)} 日本の河川は大陸の河川に比べて急勾配であることから、⁴⁵⁾ 群集の移行は国内においても一般的な群集変化の様式であると考えられる。一方、河川環境の人為改変によって流況が変化すると、群集構成種の流程分布が変化し、魚類群集の移行様式が失われることが報告されている。^{36, 37)} 一般的に、河川の上流域と下流域では種間関係や群集の形成・維持機構が異なっており、^{46, 47)} 特にサケ科魚類を中心とする群集からコイ科魚類等を中心とする群集への移行が生じる水域 (移行帯: **transition zone**)³³⁾ では、構成種が各々の分布の周縁部に生息しているため、環境改変に対する感受性が高いと指摘されて

いる。³⁵⁻³⁷⁾ したがって、流程に沿った魚類群集の変化を調べ記載することは、今後の人為改変の影響を評価するためにも、⁴⁸⁾ 地域の生態系保全や特定種の持続的利用⁴⁹⁾ を図るためにも役立つと考えられる。

本研究は、アマゴが自然分布¹⁾ する九州北東部の河川上流域において、流程に沿った魚類群集の変化様式を明らかにすることを目的に実施した。そのために、潜水目視観察による魚類群集データを用いて多変量解析による群集の分類・序列化を行うとともに、流程に沿った魚類群集の変化に影響を与える環境要因を人為改変の影響とともに推定・考察した。

材料と方法

調査場所と調査点

本研究では、大野川水系緒方川と十角川の合流点から、神原川の魚類生息上限である五合目の滝²⁷⁾ までの約16.4 kmの範囲を調査水域とし、下流から上流に向けて15の調査点 (St. 1-15) を設けた (Fig. 2-1)。このうち St. 11 は、神原川との合流点から約820 m上流の波木合川 (堰堤の直下) の調査点とした。各調査点間の距離は0.7-2.1 km (平均値 ± 標準偏差 = 1.2 ± 0.4 km) で、各調査点の

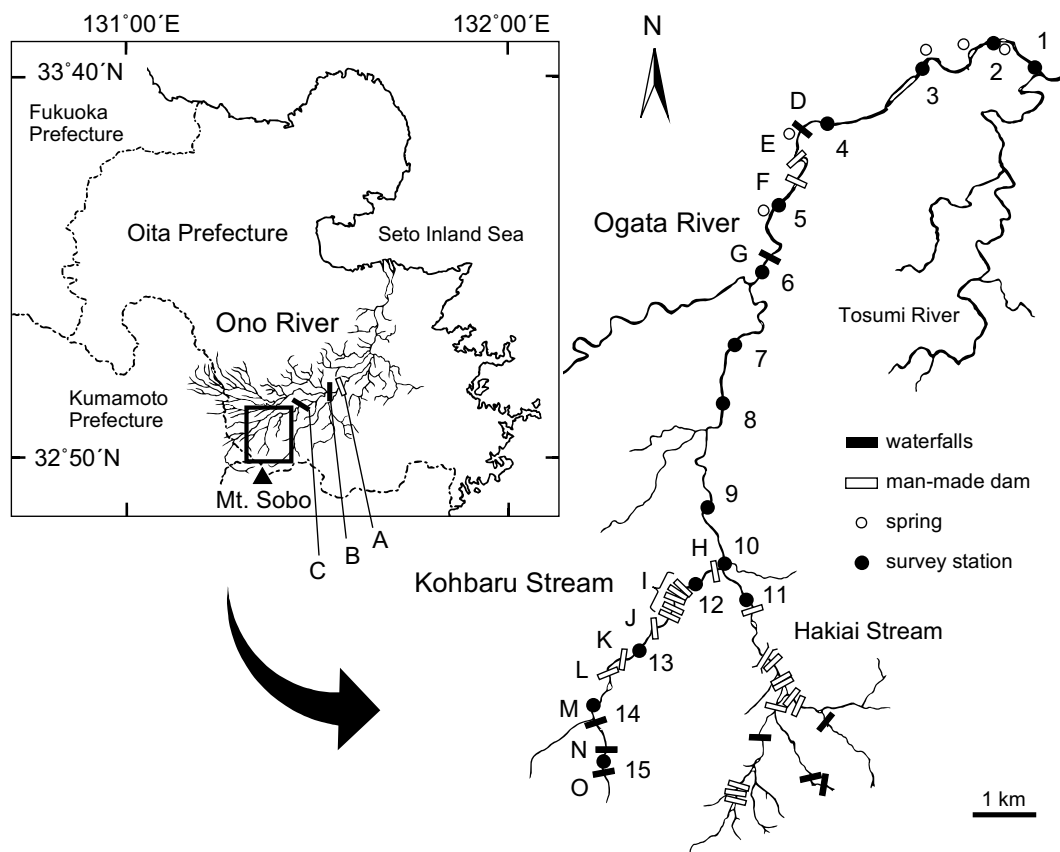


Fig. 2-1. Stations established in the Ogata River and its tributaries (Kohbaru and Hakiai streams) (right) in northeastern Kyushu Island (left). Numerals and capital letters (A-O) indicate survey stations and dams/falls, respectively.

Table 2-1. Dams and falls present below (A–C) and within (D–O) the survey area of the Ogata River and its tributaries (Kohbaru and Hakiai streams). Only dams of height > 1 m indicated.

Symbol	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O
Name	Kawabe	Tinda	Harajiri	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ichigome	Sangome	Gogome
Falls / Dam	Dam	Falls	Falls	Falls	Dam	Dam	Falls	Dam	Dam (5)	Dam	Dam	Dam	Falls	Falls	Falls
DFRM (km)*	47	51	61	74.6	74.7	75.4	76.6	82.3	82.9-83.4	83.8	84.4	84.7	85.6	86	86.3
DF St. 1 (km)**	-23	-19	-9	4.6	4.7	5.4	6.6	12.3	12.9-13.4	13.8	14.4	14.7	15.6	16	16.3
Height (m)	8.4	20	20	5.6	1.1	1.4	11	1.4	1.0-1.4	2.9	5.2	8.9	16	17	11
Fish way***	+				-	-		-	-	-	-	-			

* DFRM: Distance from river mouth.

** DF St. 1 (km): Distance from St.1 (km).

*** Presence (+) or absence (-) of fish way

流路長は瀬・淵構造を少なくとも一つずつ含む 42–146 m (94 ± 37 m) である。本調査水域の下流側および水域内にある滝とダム（落差 1 m 以上のみ抜粋）の位置と特徴を Fig. 2-1 と Table 2-1 に示した。本調査水域の下流 23, 19 および 9 km 地点にはそれぞれダム A と滝 B および C があり、通し回遊魚は進入できないが、大野川漁業協同組合によりアユ *Plecoglossus altivelis altivelis* とアマゴの稚魚がそれぞれ St. 1–4 と St. 1–10 を中心に毎年放流されている。また、職業的な漁業は行われていないが、漁協組合員によるアユ漁のほか、遊魚を含むアマゴ釣りが放流域を中心に行われている。^{*3} 各調査点の特徴を記すと、St. 1–4 の河川形態型³¹⁾ は Bb 型で、周囲は開けて水田に利用されていた。付近に 5 つの湧水群（水温約 14–17°C）があり（Fig. 2-1）、約 0.35–0.46 m³/s が緒方川に流入している。⁵⁰⁾ St. 5–10 は Aa-Bb 移行型を示し、St. 6–9 では両岸斜面が迫って渓谷の景観を示した。St. 11–15 は Aa 型で、St. 13 から上流で河床勾配が大きい。河川の人為改変はおもに St. 6–13 で見られた。このうち St. 6–10 の改変は左岸道路沿いの護岸であり、流路内に工事がおおよぶ場所は限られたが、St. 10 直上の堰堤 H–J の神原川の区間では、流路内に達する護岸が両岸にみられた。特に St. 12 から J までの区間は小規模な堰堤群 I が設置され（Fig. 2-1）、本調査水域の中で最も人為改変の大きい場所であった。一方、波木合川の St. 10–11 では標高、河床勾配、水温等の環境変量が神原川の St. 10–12 とほぼ同じであったが（後述；Table 2-2）、改変は右岸道路沿いの一部の護岸工事に限られ、魚類の移動を阻害する構造はなかった（Fig. 2-1）。

環境調査

群集変化と環境要因の関係を調べるため、以下の 6 つの環境変量を求めた（Table 2-2）。各調査点の標高を縮尺

1/5000 の地図から読み取るとともに、隣接調査点の標高差を調査点間の距離で除して、上流側調査点の河床勾配とした。また、2004 年 3 月に全調査水域の流路長約 100 m 毎に水面幅を測定し、隣接調査点間の平均値を上流側調査点の平均水面幅（以下、水面幅）とした。St. 1 では両変量が得られないため、以下の解析では St. 2 と同じ値を用いた。また、各調査点で流れの安定した場所に測定断面を設け、携帯プロペラ式流速計（3631 型、横河電機）を用いて 1 点法⁵¹⁾ により流量を測定した。2003 年 8 月–2004 年 10 月には、各調査点の岩や橋脚に水温データロガー（StowAway TidbiT Temp Logger, Onset Computer 社）を設置して 1 時間毎の水温を記録し、水温記録から日平均水温を求めて、期間内の日平均最高水温、同最低水温（以下、最高・最低水温）を抽出した。

潜水目視観察

河川の魚類群集組成は、魚類の季節的な移動や希少種の発見率が低いこと等により変動する可能性が指摘されている。⁴⁸⁾ 本研究では正確な群集組成を把握するために、秋期（2003 年 10 月 21–29 日）、冬期（2004 年 2 月 2–10 日）、夏期（2004 年 8 月 6–24 日、ただし降雨による濁りのため St. 15 のみ 10 月 6 日）に、各調査点に生息するすべての魚種を対象に潜水目視観察を行った。潜水目視観察を用いた理由は、多くの調査点に身長を超える水深の淵があり、他の方法では調査が困難であったためである。^{34, 52)} 河川工事等の散発的な濁りを除くと本調査水域は清澄であり、潜水目視観察に適した水質を有していた。³²⁾ 観察方法は木本ら³⁹⁾ のとおりであり、確認された魚種別個体数を 5 cm 幅の全長階級別に野帳に記録した。なお、カマツカ *Pseudogobio esocinus esocinus* やヨシノボリ属魚類 *Rhinogobius* sp. 等の底生性魚類は河床の砂や礫中に隠れる性質があるが、河床を掘り返した場

*3 大野川漁業協同組合、私信。

合には他種の発見率が低下すると考えられたため、隠れていない個体だけを計数した。ヨシノボリ属魚類、シマドジョウ属魚類 *Cobitis* sp., フナ属魚類 *Carassius* sp.は、潜水目視観察による正確な種同定が困難なため属までの分類とし、それぞれ1種として扱った。また、アマゴとヤマメの浮上稚魚は、両種を外部形態から区別できなかったため、以下の解析から除外した。形態が類似するタカハヤ *Phoxinus oxycephalus*, ウグイ *Tribolodon hakonensis*, カワムツ *Candidia temminckii*, オイカワ *Opsariichthys platypus* の稚魚についても、正確を期すために、全長 5 cm 以下のデータを解析から除いた。得られた個体数データは、各調査点の水表面積で除して 100 m²あたりの魚種別個体群密度に変換して比較・分析に供した。学名と標準和名は中坊⁵³⁾に従った。

群集解析

流程に沿った魚類群集構造を把握するため、各調査点の魚類群集について、調査時期別にクラスター分析と非計量多次元尺度構成法 (NMDS) による序列化を行った。魚種別個体群密度に対して Oksanen *et al.*⁵⁴⁾が推奨する平方根変換と Wisconsin double standardization を施したのち、調査点間で Bray-Curtis 非類似度行列を算出して両分析に供した。クラスター分析では、統計ソフト R⁵⁵⁾ の関数 *hclust* を用いて、非類似度行列から群平均法により共表形距離行列 (cophenetic distance matrix) を算出して樹状図を作成した。NMDS による序列化には R の *vegan* パッケージ⁵⁴⁾ から関数 *metaMDS* を用いて各調査点を二次元平面上に配置した。NMDS は、各調査点を非類似度行列内の順位に基づいて非線形的に平面上に配置するため、線形性の仮定が困難な生態学データの序列化に適している。⁵⁶⁾ 非類似度行列に対する両分析の適合度の指標として共表形相関係数とストレス値を求めた。前者は非類似

度行列と共表形距離行列の相関を表し、0-1 の範囲で大きいほど非類似度に対する樹状図の適合度が高い。⁵⁷⁾ 後者は非類似度の順位と序列化された点間距離の順位の相関を表し、⁵⁶⁾ 0-1 の範囲で小さいほど非類似度に対する NMDS の適合度が高い。⁵⁸⁾ また、群集構造と各魚種の間係を調べるため、関数 *wascore* を用いて、序列化された各調査点の座標に対する各魚種の重心を算出し NMDS 平面上に配置した。さらに、関数 *envfit* を用いて、各調査点と上記 6 つの環境変数および河川形態型との関係を調べた。量的変数である 6 つの環境変数は、序列化された各調査点の座標の線形結合として表し、NMDS 平面上にベクトルとして射影した。ベクトルの方向は各環境変数の増加速度が最も大きな方向を示し、長さは各調査点の座標との相関の高さを表す。一方、質的変数である河川形態型は、各調査点の座標に対する重心として NMDS 平面上に示した。⁵⁶⁾ 序列化された各調査点に対する各環境変数の適合度について、環境変量の並べ替え検定 (10,000 回) を実施し、有意性を判定した。⁵⁶⁾ 上記のほか、すべての統計解析は統計ソフト R、およびこれをベースとしたフリー統計ソフト EZR⁵⁹⁾ で実施し、統計検定の有意水準は 0.05 とした。

結果

調査水域の環境

測定した 6 つの環境変数のうち、5 変数が流程に沿った勾配を示した。すなわち、標高と河床勾配は上流方向、水面幅、流量、最低水温は下流方向に有意に増加した (Spearman の順位相関係数、対調査点番号、順に $r_s = 1.0, 0.93, -0.84, -0.98, -0.90$, すべて $P < 0.001$; Table 2-2)。一方、最高水温は湧水の流入により St. 1-4 で低下し、調査点番号と有意な相関を示さなかった ($r_s = -0.36, P$

Table 2-2. Environmental data for 15 stations in the Ogata River and its tributaries (Kohbaru and Hakiai streams). Station 11 was located in the Hakiai Stream 820 m upstream from its confluence with the Kohbaru Stream.

Station	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
DF St. 1 (km)*	0.0	1.0	2.3	3.8	5.9	7.0	8.8	10.0	11.4	12.2	13.0	12.9	14.2	15.3	16.3	
Survey area (m ²)	2,263	2,567	1,573	650	999	688	929	751	883	1,090	491	745	473	479	411	
Topographic type**	Bb	Bb	Bb	Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa	Aa	Aa	Aa	Aa	
Altitude (m)	232	238	255	260	284	296	325	342	384	397	414	416	486	604	820	
Gradient (%)		0.60	1.35	0.32	1.14	1.14	1.62	1.43	2.86	1.69	2.11	2.65	5.35	10.8	21.1	
Mean wetted width (m)		21.2	20.6	22.9	12.2	10.4	15.2	13.4	12.2	16.7	7.8	8.9	10.3	9.1	7.1	
Discharge (m ³ /s)	2.81	2.13	2.33	1.95	1.04	0.75	0.32	0.35	0.19	0.13	0.09	0.05	0.06	0.08	0.02	
DMWT (°C)***	Minimum	10.2	10.4	10.1	10.8	7.1	5.4	5.6	5.6	3.9	4.1	4.4	5.4	5.1	2.6	0.2
	Maximum	20.3	20.6	20.8	20.5	21.5	23.6	21.6	21.4	22.2	22.0	19.8	20.7	18.8	19.1	18.2

* DF St. 1 (km): Distance from St.1 (km).

** Topographic types follow Kani (1978).

*** DMWT: Daily mean water temperature.

Table 2-3. Number of fish species and individuals observed by snorkelers at 15 stations in the Ogata River and its tributaries (Kohbaru and Hakiiai streams) in October 2003 (top), February 2004 (middle) and August 2004 (bottom)*. Newly emerged fry of *O. masou ishikawae* and *O. masou masou*, and individuals < 5 cm in total length of non-benthic cyprinid fish species (*P. oxycephalus*, *T. hakonensis*, *C. temminckii*, and *O. platypus*) not included. Fishes arranged in order of upper limits of distribution ranges.

Station	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Total
October 2003																
<i>Oncorhynchus masou ishikawae</i>		3		4	11	4	23	11	9	18	8	17	36	24	35	203
<i>Phoxinus oxycephalus</i>	344	675	812	84	345	50	27	112	45	58	21	230	40	63		2,906
<i>Tribolodon hakonensis</i>	267	405	186		3	106	105	219	24	64	9					1,388
<i>Candidia temminckii</i>	450	170	523		15	4	28	150	52	60		14				1,466
<i>Odontobutis obscura</i>	1		2		1	3										7
<i>Pseudogobio esocinus esocinus</i>	1	1				5	1	4								12
<i>Rhinogobius</i> sp.	23	17	60	7												107
<i>Opsariichthys platypus</i>	25	226	25													276
<i>Cobitis</i> sp.		22														22
<i>Oncorhynchus masou masou</i>							1		1	1						3
<i>Anguilla japonica</i>			1													1
Number of species	7	8	7	3	5	6	6	5	5	5	3	3	2	2	1	11
Number of individuals	1,111	1,519	1,609	95	375	172	185	496	131	201	38	261	76	87	35	6,391
February 2004																
<i>Oncorhynchus masou ishikawae</i>									2	1	1	6	21	13	9	53
<i>Phoxinus oxycephalus</i>	134	44	61	2	14	1					2	59	38	5		360
<i>Tribolodon hakonensis</i>		11	11			17		24	3	36		2	1			105
<i>Candidia temminckii</i>	55	50	12				3	2			1	1				124
<i>Odontobutis obscura</i>	1	2	1													4
<i>Pseudogobio esocinus esocinus</i>	1	4														5
<i>Rhinogobius</i> sp.	10	153	112													275
<i>Opsariichthys platypus</i>			5													5
<i>Oncorhynchus masou masou</i>										1						1
<i>Cyprinus carpio</i>								1								1
Number of species	5	6	6	1	1	2	1	3	2	3	3	4	3	2	1	10
Number of individuals	201	264	202	2	14	18	3	27	5	38	4	68	60	18	9	933
August 2004																
<i>Oncorhynchus masou ishikawae</i>			13	6	2	8	38	18	10	14	23	51	68	58	68	377
<i>Phoxinus oxycephalus</i>	575	650	1114	566	1,000	820	272	195	58	54	114	306	325	53		6,102
<i>Tribolodon hakonensis</i>	164	20	154	128	25	8	58	133	56	25	5	5				781
<i>Candidia temminckii</i>	38	615	489			50	62	85	62	17		2				1,420
<i>Odontobutis obscura</i>	11	11	7	2	5	1		23	1							61
<i>Pseudogobio esocinus esocinus</i>	9	2	4	2	31	116	76	131								371
<i>Rhinogobius</i> sp.	441	460	391	3												1,295
<i>Opsariichthys platypus</i>	18	5	12													35
<i>Cobitis</i> sp.	10	172	1													183
<i>Plecoglossus altivelis altivelis</i>	2	23	20	13												58
<i>Oncorhynchus masou masou</i>			1		1					3						5
<i>Cyprinus carpio</i>			1					1								2
<i>Carassius</i> sp.		1														1
Number of species	9	10	12	7	6	6	5	7	5	5	3	4	2	2	1	13
Number of individuals	1,268	1,959	2,207	720	1,064	1,003	506	586	187	113	142	364	393	111	68	10,691

*Survey at St. 15 conducted in October 2004 due to low water visibility from late August to late September in 2004.

=0.18)。以上のことから、標高、河床勾配は上流方向、水面幅、流量、最低水温は下流方向に単調増加する環境変数であり、最高水温は流程に沿った変化を示さない変数といえる。

魚種別流程分布

すべての調査で、ウナギ目ウナギ科1種、コイ目コイ科7種、ドジョウ科1種、サケ目アユ科1種、サケ科2亜種、スズキ目ドンコ科1種、ハゼ科1種の4目7科14種(亜種を含む)が確認され、総確認個体数は18,015個体であった(Tables 2-3)。確認個体数はタカハヤ(9,368個体, 52.0%)、カワムツ(3,010個体, 16.7%)、ウグイ(2,274個体, 12.6%)、ヨシノボリ類(1,677個体, 9.3%)、アマゴ(633個体, 3.5%)の順に多かった。魚種別流程分布の違いにより、各調査点の魚類群集は、上流側のサケ科魚類を中心とした群集から下流側のコイ科魚類中心の群集へと移行した(Tables 2-3)。すなわち、アマゴはSt. 2-15で確認され、上流側ではタカハヤと共存したが、下流側ではより多くのコイ科魚類等と共存していた。アマゴに次いで上流で確認された魚種はタカハヤでありSt. 1-14で見られた。以下ウグイがSt. 1-13、カワムツがSt. 1-12、ドンコ *Odontobutis obscura* がSt. 1-9、カマツカがSt. 1-8、ヨシノボリ属魚類がSt. 1-4、オイカワとシマド

ジョウ属魚類がSt. 1-3で確認された。夏期には放流されたアユがSt. 1-4で見られた。ヤマメ、コイ *Cyprinus carpio*、フナ属魚類、ニホンウナギ *Anguilla japonica* は離散した調査点で1-9個体が見られた。

種数と個体群密度の流程変化

各調査点の確認種数と総個体群密度は秋期と夏期に下流方向に単調に増加した(Spearmanの順位相関係数、種数： $r_s = 0.86, 0.95$ 、ともに $P < 0.001$ ；個体群密度： $r_s = 0.61, 0.60$ 、ともに $P < 0.05$)。一方、生息範囲が広く生息量が多かったアマゴ、タカハヤ、カワムツ、ウグイ、およびその他の魚種別に個体群密度をみると(Fig. 2-2)、すべての季節でアマゴが下流方向に単調減少($r_s = -0.89$ – -0.94 、すべて $P < 0.001$)、カワムツが単調増加($r_s = 0.56$ – 0.60 、すべて $P < 0.05$)、その他の魚種が単調増加し(秋期と夏期： $r_s = 0.89$ – 0.92 、ともに $P < 0.001$ ；冬期： $r_s = 0.60$ 、 $P < 0.05$)、ウグイは秋期と夏期に単調増加したが(秋期： $r_s = 0.63$ 、 $P < 0.05$ ；夏期： $r_s = 0.69$ 、 $P < 0.001$)、タカハヤの個体群密度はすべての季節で流程に沿った変化を示さなかった($r_s = 0.16$ – 0.50 、 $P = 0.06$ – 0.51)。タカハヤの個体群密度は二峰型を示し(Fig. 2-2)、秋期と冬期にSt. 6-11で低く、夏期にSt. 7-10で低かった。また、St. 4-5ではウグイとカワムツの個体群密度が局所的に低く、タ

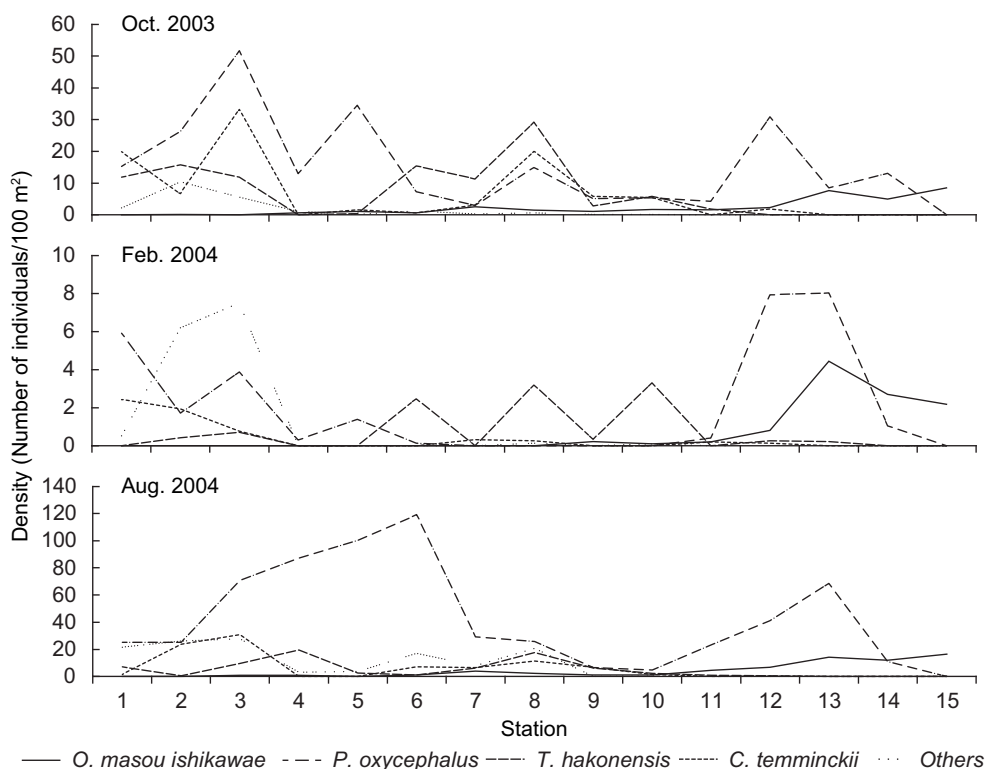


Fig. 2-2. Longitudinal changes in population densities of four dominant fishes (*Oncorhynchus masou ishikawae*, *Phoxinus oxycephalus*, *Candidia temminckii* and *Tribolodon hakonensis*) and other fish species in the Ogata River and its tributaries (Kohbaru and Hakiyai streams) in October 2003 (top), February 2004 (middle) and August 2004 (bottom).

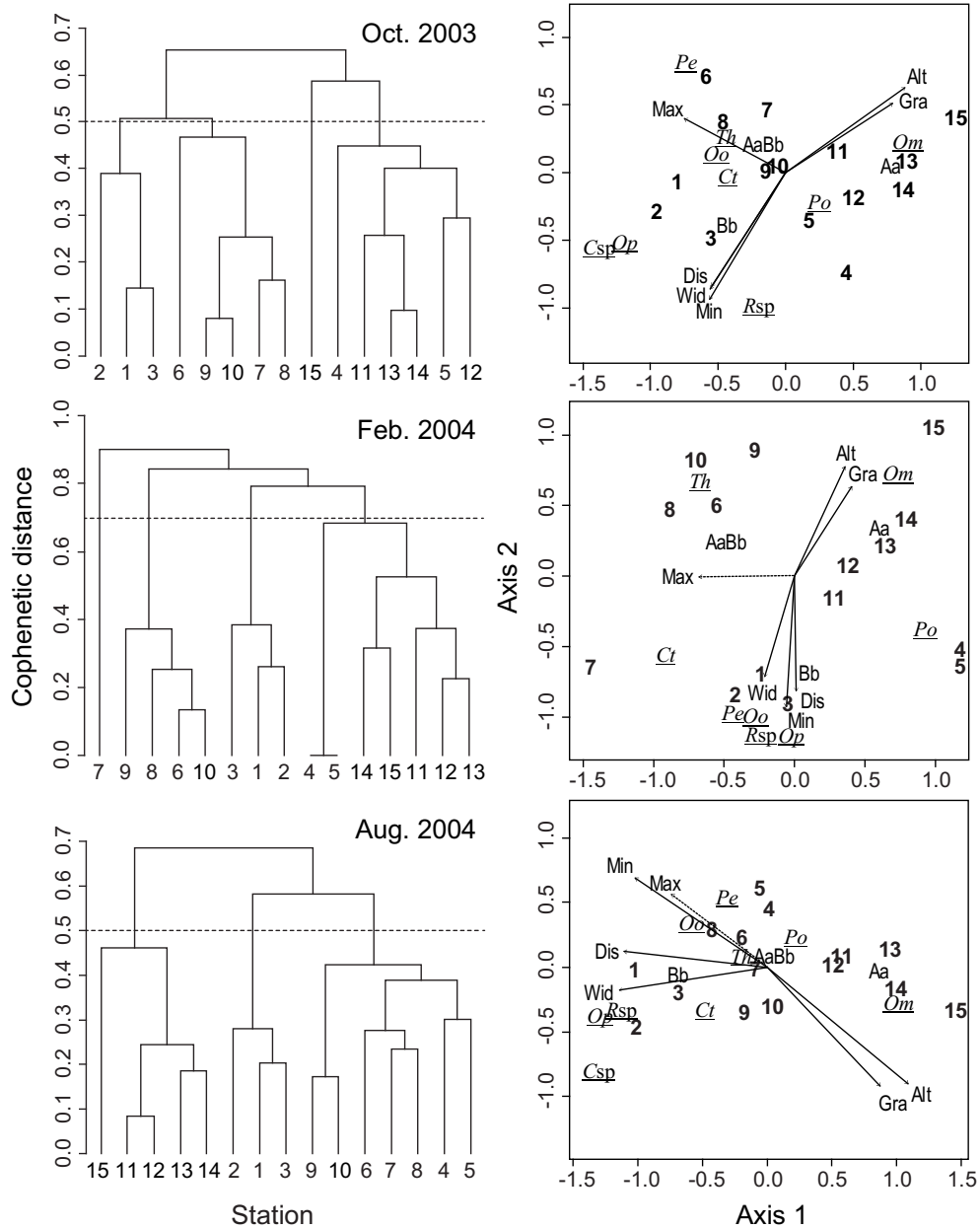


Fig. 2-3. Dendrograms and ordination plots resulting from cluster analysis and non-metric multidimensional scaling (NMDS) of fish assemblage structures among 15 stations in the Ogata River and its tributaries (Kohbaru and Hakiai streams) in October 2003 (top), February 2004 (middle) and August 2004 (bottom). In dendrograms, dotted lines indicate cophenetic distances classifying 15 fish assemblages into three or four clusters. In NMDS plots, numerals, italic and roman letters represent survey stations, fish species (*Om*: *Oncorhynchus masou ishikawae*, *Po*: *Phoxinus oxycephalus*, *Th*: *Tribolodon hakonensis*, *Ct*: *Candidia temminckii*, *Pe*: *Pseudogobius esocinus esocinus*, *Oo*: *Odontobutis obscura*, *Rsp*: *Rhinogonius* sp., *Csp*: *Cobitis* sp.) and environmental variables (Aa, AaBb, and Bb: topographic types [based on Kani (1978)], Alt: altitude, Gra: gradient, Wid: mean wetted width, Dis: discharge, Min: minimum DMWT [daily mean water temperature], Max: maximum DMWT), respectively. Fish species and topographic types are plotted as centroids with respect to site scores. Vectors indicate directions of increasing environmental gradients and strength of their correlations with site scores. Solid and dotted lines of vectors indicate significant ($P < 0.05$) or non-significant relationships with site scores based on random permutation tests (10,000 iterations).

カハヤが優占していた (Fig. 2-2)。

群集の分類と序列化

本解析では、散発的に確認されたヤマメ、コイ、フナ属魚類、ニホンウナギ、および明らかな放流魚であるアユのデータを除いた。クラスター分析では、魚種別流程分布と個体群密度を反映した結果が得られた。すなわち、秋期と夏期に共表形距離 0.5、冬期に 0.7 で樹状図を切断すると、各調査点の魚類群集はほぼ St. 1-3, 6-10, 11-15 の 3 群に分類され、St. 4-5 は調査時期により異なるクラスターに属した (Fig. 2-3)。共表形相関係数は秋期、冬期、夏期の順に 0.87, 0.76, 0.82 と 1 に近い値を示した。NMDS でもクラスター分析と同様に、St. 1-3, 4-5, 6-10, 11-15 がそれぞれ近い位置に配置された (Fig. 2-3)。ストレス値は秋期、冬期、夏期の順に 0.09, 0.12, 0.09 と、高い適合度を示した。NMDS 平面上の各魚種の重心は、魚種別流程分布と個体群密度を反映し、すべての季節でアマゴが St. 11-15、タカハヤが St. 11-15 と 4-5 の間、ウグイが St. 6-10、カワムツが St. 1-3 と St. 6-10 の間、ヨシノボリ類、オイカワ、シマドジョウ属魚類が St. 1-3 付近に配置された。カマツカとドンコの重心は、秋期と夏期に St. 6-10、冬期に St. 1-3 付近に位置した。以上をまとめると、本調査水域の魚類群集はアマゴとタカハヤを中心とした群集 (St. 11-15)、ウグイとカワムツを中心とした群集 (St. 6-10)、タカハヤを中心とした群集 (St. 4-5)、多数のコイ科魚類とヨシノボリ属魚類を中心とした群集 (St. 1-3) の 4 群に分類・序列化されたといえる。さらに St. 4-5 と 6-10 は、下流方向に単調減少するアマゴの分布域下流部および下流側で増加する複数の魚種の分布上限を含むことから、^{35, 37)} ともに St. 1-3 と 11-15 の群集の移行帯に相当するといえる。

魚類群集と環境変量

最高水温以外の環境変量は、すべての季節で序列化された各調査点と有意な適合を示した (Fig. 2-3)。河川形態型の重心はすべての季節を通じて Aa 型が St. 11-15、Aa-Bb 移行型が St. 6-10、Bb 型が St. 1-3 付近に位置した。標高と河床勾配のベクトルはすべての季節で St. 6-10 と 11-15 の間、流量と水面幅はすべての季節で St. 1-3 を指した。最低水温は、秋期と冬期に St. 1-3、夏期に St. 6-10 を指した。一方、最高水温は秋期に有意な適合を示し、ベクトルは St. 6-10 を指した。なお、冬期と夏期の適合は有意ではなかったが ($P = 0.083, 0.052$)、同様に St. 6-10 を指した。

考 察

魚種別流程分布と移動障壁

クラスター分析および非計量多次元尺度構成法による解析から、本調査水域の魚類群集は 4 群に分類・序列化された。ただし、本調査水域には魚種の移動障壁になり得る堰堤や滝が多数存在していた (Fig. 2-1)。各魚種の流程分布と群集の分類・序列化がともに移動障壁で決定される場合には、群集構造と環境要因の関連を考察する意味はなくなる。そこで、まず各魚種の流程分布と群集の分類・序列化、および移動障壁の関係について考察する。流程分布の上限がダムや滝の位置と一致した魚種はタカハヤ、ウグイ、カワムツ、ヨシノボリ属魚類であった。タカハヤは St. 1-14 で見られたが (Tables 2-3)、滝 M の上流側に分布しないことから、*4 滝 M が移動障壁といえる (Fig. 2-1)。しかし、滝 M の上流側の St. 15 は、冬期と夏期に St. 11-14 と同じクラスターに属し、秋期にも同クラスターと最も近い枝を構成したことから (Fig. 2-3)、滝 M による分類・序列化に対する影響は少ないと考えられた。ウグイとカワムツの流程分布の上限はそれぞれ St. 13, 12 であった (Tables 2-3)。神原川の St. 12 から堰堤 J までの区間は、複数の堰堤が密集した、本調査水域の中で最も人為的改変が進んだ場所であり (Fig. 2-1)、これらの堰堤群が両種の移動障壁になった可能性がある。しかし、神原川の St. 12 とほぼ同じ環境変量をもつ波木合川の St. 11 では (Table 2-2)、下流側に魚種の移動障壁がないにもかかわらず、両種の個体群密度は St. 12 と同様に低く (Fig. 2-2)、両調査点はすべての季節で同じクラスター (St. 11-15) に含まれた。このことは、両種の分布上限を St. 12-13 に制限する要因が、少なくともダムや堰堤による移動障壁だけではないことを示している。河川魚類群集における下流方向への種数の増加要因には、一次生産の増加、⁶⁰⁾ 生息場所の多様性の増加、⁶¹⁾ 生息場所サイズの増大 ³³⁾ 等が知られている。波木合川の St. 11 と神原川の St. 12 では多くの環境変量が類似していたが、両調査点と St. 10 の間では、河川形態型が Aa 型から Aa-Bb 移行型に変化し、河床勾配が減少、平均水面幅は増加した (Table 2-2)。Inoue, Nunokawa⁶²⁾ は、エゾウグイ *Tribolodon sachalinensis* の生息量が、下流ほど増加する岸寄りの流速の遅い部分の面積比と正の相関を示すと報告している。したがって、本調査水域でカワムツとウグイの分布を制限する要因は、生息場所のサイズと多様性である可能性が考えられた。ヨシノボリ属魚類は St. 1-4 で見られ St. 5 で確認されなかったため (Tables 2-3)、滝 D、堰堤 E、F のいずれかが移動障壁と考えられた (Fig. 2-1)。しかし、これらを挟んで連続する St. 4, 5 は常に同じクラスターに含まれた。以上のこ

*4 木本ら、未発表 (2004)

とから、本研究における魚類群集の分類・序列化は、移動障壁以外の要因を反映していると考えられる。

魚類群集変化の環境要因

上・下流方向に単調変化するすべての環境変量が、序列化された調査点に対して有意な適合を示したことから（Fig. 2-3）、本調査水域の魚類群集構造は流程に沿った環境勾配に強く規定されていると考えられた。この結果は、サケ科魚類を中心とする群集からコイ科魚類を中心とする群集への移行が、水温や地形といった大きな空間スケールの環境勾配に規定されるとした報告^{33, 35, 44}と一致している。一方、最高水温は、サケ科魚類を中心とする群集からコイ科魚類を中心とする群集への移行における重要な要因であるが、^{33, 37, 43, 45, 63}本研究では秋期以外に有意な適合を示さなかった。河川水温は一般に下流方向に上昇するが、⁶⁰本調査水域では湧水の流入により下流部で低く中流部で高かった（Table 2-2）。また、本解析に用いた *envfit* 関数は、環境変量と序列化された調査点の間に線形関係を仮定している。⁵⁴このため、最高水温は調査点群に適合しにくかったと考えられる。ただし、最高水温のベクトルは、すべての季節で St. 11-15 から St. 6-10 の方向を指しており（Fig. 2-3）、アマゴの個体群密度はこの方向に減少していた（Fig. 2-2）。したがって、本調査水域においても、最高水温はサケ科魚類を中心とした群集からコイ科魚類を中心とした群集の変化に関与していると考えられた。

魚種別個体群密度と環境要因

本研究では、環境変量のほか、確認種数や多くの魚種別個体群密度も流程に沿った単調な変化を示したが、タカハヤの個体群密度は流程に沿った変化を示さず、St. 6-11 で低い二峰型の流程分布を示した。また、ウグイとカワムツの個体群密度は下流方向に単調増加したが、St. 4-5 で局所的に低い値を示した（Fig. 2-2）。本研究では、これらの密度変化に対応する環境変量は得られなかった。流程に沿った魚類群集の変化のうち、サケ科魚類を中心とする群集からコイ科魚類を中心とする群集への移行には、水温や地形といった大きな空間スケールの環境勾配が重要な働きを示すが、より小さな空間スケールでは、それらとは別の物理・生物的要因が働くことが知られている。^{34, 44, 62}したがって、これらの魚種の個体群密度の変化には、本研究で測定した環境変量以外の要因が関与していると考えられた。一方、これらの調査点は、魚類群集構造からいずれも移行帯と推定された。移行帯では、構成種が分布の周縁部に生息するため、環境変化に対する感受性が高いと指摘されている。³⁵⁻³⁷本調査水域で推定された移行帯の上流側には堰堤群が存在していたことから（Fig. 2-1）、タカハヤ、ウグイ、カワムツの個体群

密度は人為改変の影響を受けている可能性も考えられる。また、Aarts, Nienhuis³⁶は、堰堤による人為改変が進んだ移行帯では、特にニッチ幅の狭いサケ科魚類等の保全が困難で切迫した問題であると指摘している。本調査水域ではアマゴは下流方向に単調減少し、確認された流程（St. 2-15 : 15.2 km）の7割以上（St. 2-10 : 11.2 km）が移行帯を含む下流側水域に存在した。また、他魚種と異なり、本調査水域より下流の大野川では確認されていないことから、⁶⁴本調査水域の移行帯ではアマゴの保全にも注意を払う必要があると考えられる。本調査水域におけるアマゴ個体群密度の制限要因は、最高水温、河川形態等々の地形条件、遊漁による釣獲等と推定される。³⁹しかし、堰堤の下流側で生じる河川地形の変化や河床の低下、⁶⁵河床の露盤化⁶⁶等は、水深、流速、河床材料等の変化を伴って魚類の生息場所を劣化させると考えられることから、人為改変はアマゴの下流方向の減少にも関与している可能性が考えられた。以上のことから、河川上流域における魚類群集の変化様式を明らかにし、特に移行帯において小さな空間スケールで水深、流速、河床材料等の環境変量を調べることは、今後の人為改変の影響評価、地域の生態系保全、特定種の持続的利用等を図る上で重要と考えられる。

第3章 アマゴ浮上稚魚の流程分布

近年、サケ科魚類の在来個体群の保全と漁業・遊漁による利用の両立を図るために、溪流魚場のゾーニング管理が日本各地で試みられている。^{8, 23, 25}ゾーニング管理では、在来個体群の分布パターンと自然再生産の実態に基づいて漁場別に異なる管理手法が適用されるため、⁸対象魚種の生活史を通じた移動および自然再生産の実態等の生態学的知見を把握する必要がある。自然再生産の実態は、産卵床や浮上稚魚の分布等に基づいて把握することが可能であり、イワナ *Salvelinus leucomaenis*,⁶⁷ サクラマス、⁶⁸ ビワマス *Oncorhynchus masou subsp.*,⁶⁹ タイセイヨウサケ *Salmo salar* とブラウントラウト *Salmo trutta*⁷⁰ 等で報告がある。アマゴやヤマメの河川型個体群は大きな河川内移動をせず、産卵場所とそれ以外の生活場所が近接する可能性が指摘されていることから、^{71, 72}その再生産の実態を把握するためには生息域全体を含むスケールの調査が必要と考えられる。また、アマゴの産卵場所が生活場所と近接するならば、産卵床、浮上稚魚および成魚の分布パターンの間には何らかの関係があると予想されるが、それらの関係は不明である。さらに、アマゴの浮上稚魚は成長に伴って微生息場所を変化させることが知られるが、⁷³浮上直後の移動に関する知見はない。

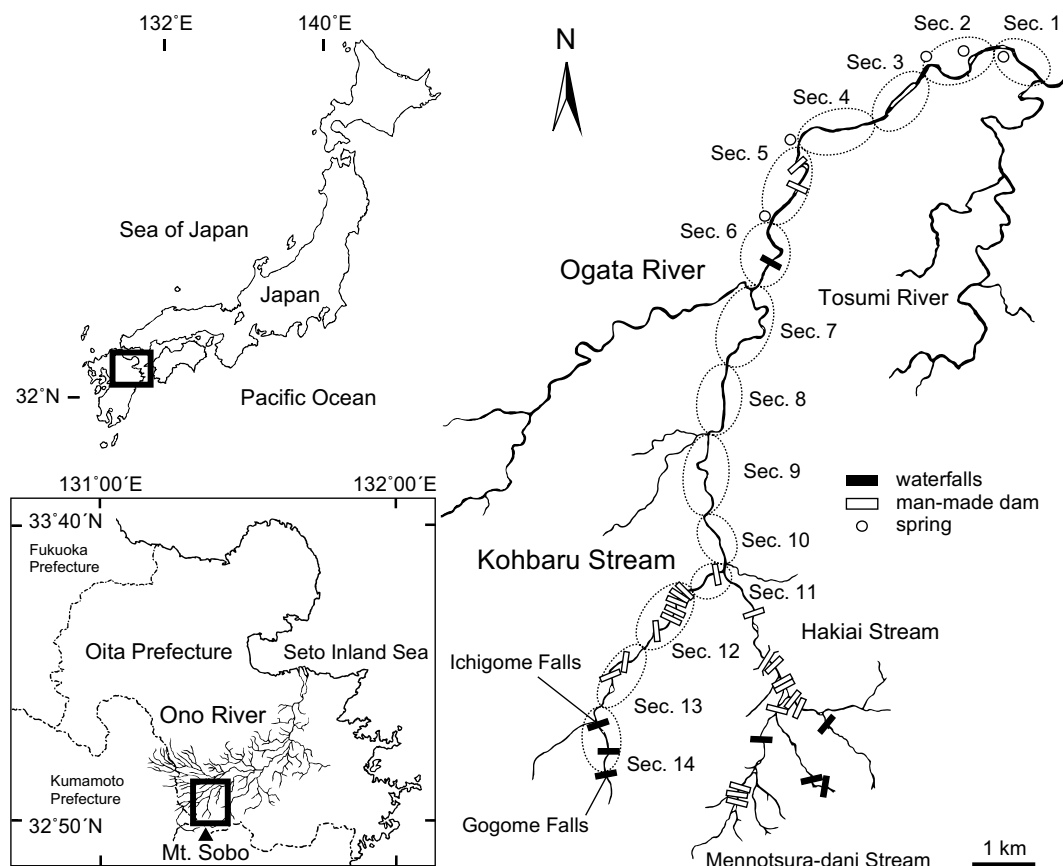


Fig. 3-1. Sections established in the Ogata River and its tributaries (Kohbaru and Hakiai streams), northeastern Kyushu Island, Japan.

本研究は、大野川水系緒方川と支流神原川において、アマゴの自然再生産の実態を明らかにすることを目的とした。そのために、流域スケールにおける浮上稚魚の流程分布を潜水目視観察により明らかにするとともに、幼魚期以降の個体の流程分布との比較を行い、それらの流程分布の関係に基づいて、特に本種の生活史初期における移動様式について議論を行う。

材料と方法

調査場所

本研究では、緒方川と十角川の合流点（基準点）から神原川のアマゴ生息上限である五合目の滝までの約 16.4 km を調査水域として、おもに流況が変化する地点を境に 14 調査区に分けた (Fig. 3-1)。各調査区の長さは、アマゴ浮上稚魚の潜水目視に要する時間を考慮して 1 km 前後 (0.73–1.80 km ; 平均 ± 標準偏差 = 1.17 ± 0.28 km) とした。サケ科魚類成魚の遡上は落差 1 m 以上の滝や堰

堤等で阻害されることが知られているが、⁷⁴⁾ 本調査水域には落差 11–17 m の自然滝が Sec. 6 に 1 ヶ所、Sec. 14 に 3 ヶ所存在し、落差 1 m 以上の堰堤等が Sec. 5, 11, 12, 13 にそれぞれ 2 基、1 基、6 基、2 基設置されている (Fig. 3-1)。アマゴの放流は Sec. 11 を中心に毎年行われているが、最上流部の Sec. 14 には公的な放流記録はない。^{*5}

生息環境

各調査区の河川形態型³¹⁾ は Sec. 1–4 で Bb 型、Sec. 5–10 で Aa-Bb 移行型、Sec. 11–14 で Aa 型であった (Table 3-1)。縮尺 1/5000 の地図から算出した河床勾配は Sec. 1–11 で 3%未満、Sec. 12–14 で 5.3–21.1%であった。基準点から約 100 m 間隔で測定した水面幅から求めた平均水面幅は、Sec. 1–3 で約 20 m、Sec. 14 で約 7 m であった。2003 年 8 月–2005 年 4 月に水温データロガー (StowAway TidbiT Temp Logger, Onset Computer) により記録された 1 時間毎の水温データに基づく日平均最高水温は Sec. 1–3 で 20°C 台、Sec. 4–10 で 21–24°C、Sec. 12–14 で 20°C 未満、同最

*5 大野川漁業協同組合、私信

低水温は Sec. 1-3 で 9.5°C 前後, Sec. 4-13 で 3-7°C, Sec. 14 では 0.2°C であった (Table 3-1)。Sec. 1-5 には湧水群 (約 15°C) が存在するため, Sec. 1-3 の最高-最低水温差は小さかった。各調査区内の流れの安定した場所に測定断面を設定し, 携帯プロペラ式流速計 (3631 型, 横河電機) を用いた 1 点法 (水面幅の 10-15% に分割した測定断面の面積に 60% 水深の流速を乗じる)⁵¹⁾ で求めた流量は, Sec. 1-4 で約 2.0 m³/s, Sec. 14 では 0.02 m³/s であった (Table 3-1)。

アマゴ浮上稚魚の分布調査

本論文では, 久保⁷⁵⁾ によるサクラマス⁷⁶⁾ の発育段階区分を参考に, 浅く流速が遅い岸近くの場所を利用する全長約 5 cm までの個体を浮上稚魚 (newly emerged fry), 水深が深く流速が大きな流心部へ移動する全長約 5 cm 以降の個体をすべて幼魚期以降の個体 (post-fry) として区別した。本調査では, 2004 年秋に産卵された年級群のアマゴ浮上稚魚を対象に, 調査水域の全行程 (16.4 km) において潜水目視調査を行った。ただし, 調査水域の上・下流で水温差が大きい (Table 3-1), 産卵床からのアマゴ稚魚の浮上の目安である積算温度が約 800°C に達する時期 (以下, 浮上日)⁷⁶⁾ が調査区ごとに異なると予想された。そこで, 調査前年の水温データと 2004 年 2-3 月に行った予備的な潜水目視調査の結果^{*6)} から浮上時期を推定した。アマゴの産卵日を 2003 年 11 月 1 日と仮定すると, 各調査区の浮上日は下流ほど早く (Sec. 1 : 同年

12 月末), 上流ほど遅い (Sec. 14 : 2004 年 4 月初旬) と推定された。実際に予備的潜水目視調査では, 推定浮上日に同調して浮上稚魚がみられ, 水温の高い Sec. 1-4 では浮上日から 1 ヶ月以内に稚魚が幼魚まで発育する可能性が示された。^{*6)} 以上のことから, 調査は推定浮上日から 1 ヶ月以内に下流側から上流側へ進めることとし, 2005 年 1 月 7 日-3 月 28 日に第 1 回調査を行った。また, アマゴ稚魚の浮上日は産卵日の違いや発生の個体差により変動するとともに, 幼魚期に達した個体から順に流心部へ移動するため,⁷³⁾ 各調査区の浮上稚魚数は浮上日以降増加したのち減少すると予想された。さらに, 浮上直後のアマゴ稚魚がどの程度移動するのかわからなかった。したがって, 自然再生産の実態および浮上稚魚の移動様式を把握するためには, 浮上稚魚数の多い時期に合わせた複数回の調査が必要であることから, 1 回目の調査から 11-32 日の間隔をおいて, 同年 1 月 21 日-4 月 15 日に 2 回目の調査を実施した (Fig. 3-2)。調査が 1 日で終わらなかった場合には 3-5 日後に未了部分の調査を行った。上記日程の日中 (9-17 時) に, 水中メガネ, シュノーケル, ドライスーツ等を着用した調査者 2 名が各調査区の下流側から静かに潜水し, 両岸沿いに上流方向へ進みながら浮上稚魚を目視計数した。水面幅が約 10 m 以上の調査区 (Sec. 1-10) では河道中央部にもう 1 名の調査者を配した。潜水目視は, 岸沿いの流速が遅い場所, 水深が約 1 m 以浅の場所, 植物や岩の下等, アマゴやサクラマスの浮上稚魚が分布する場所^{73, 77)} を中心に行い, 流

Table 3-1. Environmental data for 14 sections of the Ogata River and its tributary, the Kohbaru Stream, in northeastern Kyushu Island, Japan, established for the investigation of longitudinal distribution of red-spotted masu salmon.

Section	Base Point	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Topographic type*	Bb	Bb	Bb	Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa-Bb	Aa	Aa	Aa	Aa	
Section length (km)		1.01	1.29	1.00	1.45	1.19	1.04	1.80	1.20	1.46	0.78	0.73	1.31	1.10	1.02
Mean wetted width (m)		21.2	20.6	26.0	11.8	14.6	10.4	15.2	13.4	12.2	16.7	8.9	10.3	9.1	7.1
Section area (ha)		2.14	2.67	2.60	1.71	1.73	1.08	2.72	1.61	1.77	1.30	0.65	1.35	1.00	0.73
Survey area (m ²)**		2,263	2,567	1,573	650	999	688	929	751	883	1,090	745	473	479	411
Altitude (m)***	232	238	255	258	273	284	296	325	342	384	397	416	486	604	820
Gradient (%)		0.6	1.3	0.3	1.0	0.9	1.1	1.6	1.4	2.9	1.7	2.6	5.3	10.8	21.1
Discharge (m ³ /s)		2.81	2.13	2.33	1.95	1.04	0.75	0.32	0.35	0.19	0.13	0.05	0.06	0.08	0.02
DMWT (°C)**** Max.	20.3	20.6	20.8	20.5	22.9	21.5	23.6	21.6	21.4	22.2	22.0	20.7	18.8	19.1	18.2
Min.	9.8	9.9	9.4	9.6	6.6	7.0	5.4	5.6	5.5	3.9	3.8	5.4	4.5	2.6	0.2
Difference	10.5	10.7	11.4	10.9	16.2	14.5	18.1	16.0	16.0	18.2	18.2	15.3	14.4	16.5	18.1

* Topographic types follow Kani (1978).

** Post-fry of red-spotted masu salmon counted in these areas.

*** At the upper end of each section.

**** DMWT: Daily mean water temperature.

*6) 木本ら, 未発表 (2004)

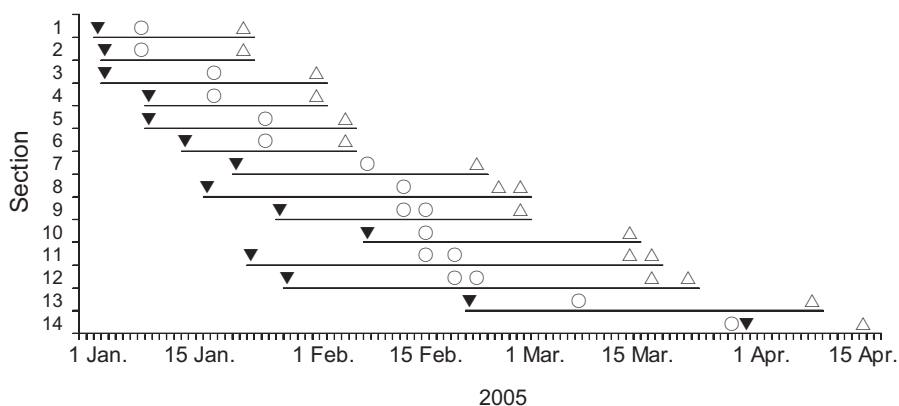


Fig. 3-2. Survey schedule to clarify the longitudinal distribution of newly emerged fry of red-spotted masu salmon in 14 sections in the Ogata River and its tributary, the Kohbaru Stream, from January to April in 2005. Closed inverted triangles: estimated dates when cumulative water temperature reached 800°C from November 1, 2004 (Fry of red-spotted masu salmon have been reported to emerge from the spawning redd at 800°C). Open circles: first survey dates; open triangles: second survey dates; two surveys were conducted for each section at intervals of 11–32 days.

速の速い河道中央部や約 1 m 以深の層では実施しなかった。水深約 20 cm を下回る浅い場所では、深い場所から浅い場所を見通すなどして水中の視界を確保した。石や植物等で視界が遮られる場合は、小枝等で不可視部位を刺激して浮上稚魚を逃避させ、視認した。以上の方法で、1 または複数個体が定位する地点ごとに、できる限り正確に浮上稚魚の全個体数を計数した。アマゴ浮上稚魚の遊泳力の弱さや高い視認性のため、目視の効率は高いとみなし、本研究では目視計数の誤差を無視することとした。

調査者は、浮上稚魚の定位点から陸上の記録者に個体数を知らせ、記録者は縮尺 1/2500 の地図上にそれらを記録した。調査終了後に、地図上の基準点から定位点までの距離をキルビメーターで測定するとともに、確認された浮上稚魚数を各調査区の水表面積 (Table 3-1) で除して、100 m² あたりの個体数密度を算出した。なお、大野川漁業協同組合と複数の釣り団体は、本調査期間に当該水域で稚魚を放流しておらず、*7 また確認された浮上稚魚は一般的に放流される幼魚 (全長 5 cm 以上) に比べ小さい (2.5–5 cm) ことから、すべて自然再生産されたアマゴとみなした。

幼魚期以降のアマゴの分布調査

2003 年 10 月 21–29 日 (秋期), 2004 年 2 月 2–10 日 (冬期), 2004 年 8 月 6–24 日 (夏期; 降雨のため Sec. 14 は 10 月 6 日) の日中 (9–17 時) に、各調査区内に少なくとも瀬と淵を一つずつ含む流路長 42–146 m (93.8 ± 36.7 m) の調査範囲を設け、幼魚期以降のアマゴの潜水目視

調査を行った。これらの調査範囲は、第 2 章⁴⁰⁾ の調査点のうち St. 1–10 と St. 12–15 と同じ場所である。流路長、上・下流端と中間点の 3 ヲ所の水面幅の平均値から算出した各調査範囲の水表面積は 411–2,567 m² (1,035 ± 658 m²) であった (Table 3-1)。流況差による目視率の差異を最小化するため、水面幅が約 5 m 以下の場所では 1 名、5–10 m では 2 名、約 10 m 以上では 3 名が、水中メガネ、シュノーケル、ドライスーツ等を着用して観察した。1 名の調査では、流路中に岩石等がある場合は身を隠しながら、ない場合は岸沿いに上流方向へ移動しながら対岸を見渡して流路全体を観察した。2 名以上では、水面幅をほぼ均等に調査人数に割り当て、全員が上流方向へ移動しながら進行方向の右側を目視し、右岸の調査者は左側も観察した。⁵²⁾ いずれの場合も、下流側から静かに潜水し、観察中は急激な動きを避け、アマゴに察知されないよう注意を払った。2 名以上の観察の終了時には、各自の観察水域内のアマゴの移出入を確認した。アマゴの個体数を 5 cm 幅の全長階級別に記録し、各調査範囲で得られた個体数を水表面積で除して 100 m² あたりの個体数密度を算出した。また、各全長階級の中央値と個体数から各調査区の平均全長と分散を求めた。冬期には一部の調査区で浮上稚魚を認めたが、上記の浮上稚魚分布調査との混同を避けるためデータに含めなかった。

統計解析

各調査区のアマゴ浮上稚魚の個体数密度、幼魚期以降の個体数密度および全長分布について、Jonckheere-Terpstra 検定により流程に沿った傾向を調べ

*7 大野川漁業協同組合、私信

Table 3-2. Number of individuals and densities of newly emerged fry of red-spotted masu salmon observed in 14 sections (16.4 km surveyed) in the Ogata River and its tributary, the Kohbaru Stream, in the first (7 January to 28 March) and second (21 January to 17 April) surveys in 2005.

		Section														Total
Survey		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
Number of Individuals	first	0	4	9	7	54	0	48	52	40	67	179	428	152	334	1,374
	second	1	31	35	7	48	0	68	67	70	42	64	311	390	342	1,476
Density (per 100 m ²)	first	0	0.01	0.03	0.04	0.31	0	0.18	0.32	0.23	0.51	2.77	3.18	1.53	4.59	0.60
	second	0.005	0.12	0.13	0.04	0.28	0	0.25	0.42	0.39	0.32	0.99	2.31	3.92	4.70	0.64

た。また、2回の調査で得た浮上稚魚の流程分布、3季節の幼魚期以降の個体の流程分布、および浮上稚魚と幼魚期以降の個体の流程分布の相関を Spearman の順位相関係数で評価した。有意水準は 0.05 とし、幼魚期以降の個体の流程分布に関する 3 回の相関分析では、Bonferroni 補正した有意水準 (0.017) を用いた。すべての解析は統計ソフト R⁵⁵⁾ をベースとしたフリー統計ソフト EZR⁵⁹⁾ で行った。

結果

アマゴ浮上稚魚の流程分布

浮上稚魚は岸沿いの浅い緩流部、植物や岩の下等に多くみられ、2回の調査で確認されたアマゴ浮上稚魚の総個体数は、それぞれ 1,374 個体と 1,476 個体であった (Table 3-2, Fig. 3-3)。両調査における各調査区の個体数は、Sec. 2, 3, 13 および Sec. 11, 12 においてやや異なる。

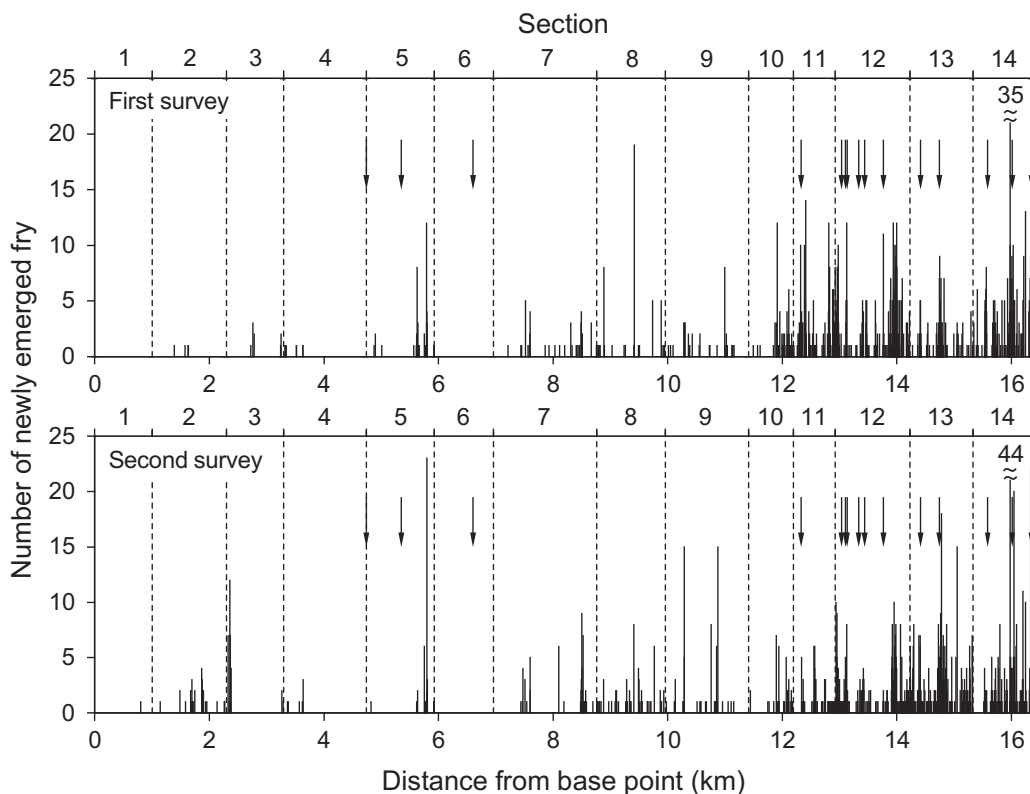


Fig. 3-3. Longitudinal distribution of newly emerged fry of red-spotted masu salmon observed in a 16.4 km stretch of the Ogata River and its tributary, the Kohbaru Stream, in the first (top) and second (bottom) surveys, conducted from 7 January to 28 March 2005 and from 21 January to 17 April 2005, respectively (see Fig. 3-2). Fry counted by snorkelers moving upstream (Sections 1–14). Arrows in Sec. 6 and 14 indicate locations of water falls of height >10 m, and others, man-made dams of height > 1 m.

Table 3-3. Total length distribution of red-spotted masu salmon observed in 14 sections (ca. 100 m surveyed in each) in the Ogata River and its tributary, the Kohbaru Stream, in 2003 and 2004.

Total length (cm)	Section														Total
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
21–29 October 2003															
5.0–9.9									1		3	13	3	6	26
10.0–14.9					3		7	3	7	15	11	9	12	11	78
15.0–19.9		3		4	5	4	15	7	1	3	2	12	4	10	70
20.0–24.9					2		1	1			1	2	5	3	15
25.0–29.9					1									5	6
Subtotal	0	3	0	4	11	4	23	11	9	18	17	36	24	35	195
Mean		17.5		17.5	18.0	17.5	16.2	16.6	12.0	13.3	12.8	12.9	14.8	16.1	
Variance		0.0		0.0	22.3	0.0	7.3	9.1	6.3	3.7	14.0	23.4	23.9	40.5	
2–10 February 2004															
5.0–9.9															0
10.0–14.9												6			6
15.0–19.9									2	1	6	11	12	6	38
20.0–24.9												4	1	3	8
25.0–29.9															0
Subtotal	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	6	21	13	9	52
Mean								17.5	17.5	17.5	17.0	17.9	19.2	17.7	
Variance								0.0	0.0	0.0	12.3	1.9	6.3	6.8	
6–24 August 2004															
5.0–9.9						1	7	3	4	8	34	15	28	46	146
10.0–14.9			2	2	1	2	19	11	5	5	11	31	18	11	118
15.0–19.9			9	4	1	5	11	3	1	1	1	15	8	6	65
20.0–24.9			2				1					6	3	4	16
25.0–29.9												1		1	2
Subtotal	0	0	13	6	2	8	38	17	10	14	46	68	57	68	347
Mean			17.5	15.8	15.0	15.0	13.3	12.5	11.0	10.0	8.9	13.6	11.3	10.4	
Variance			8.3	6.7	12.5	14.3	14.2	9.4	11.4	10.6	6.3	22.3	19.9	24.1	
Total	0	3	13	10	13	12	61	28	21	33	69	125	94	112	594

*Survey of Section 14 conducted on 6 October 2004 because of water discoloration from late August to late September 2004.

っていたが (Table 3-2), 各調査区の個体数密度は第1回調査で 0–4.59 個体/100 m² (1.0 ± 1.5 個体/100 m²), 第2回で 0–4.70 個体/100 m² (1.0 ± 1.6 個体/100 m²) の範囲にあり, 両調査間で有意な差はみられなかった (Wilcoxon の符号付き順位和検定, $V = 32$, $P = 0.61$; Table 3-2)。また, 各調査区の個体数密度は両調査間で有意な正の相関を示した (Spearman の順位相関係数, $r_s = 0.95$, $P < 0.001$)。両調査とも上流部の Sec. 11–14 で個体数密度が高く (第1回と第2回の平均値: 1.88–4.64 個体/100 m²), かつ連続的に浮上稚魚が確認された (Table 3-2, Fig. 3-3)。一方, Sec. 1, Sec. 4 の上流側 (約 1.1 km), Sec. 5 の下流側 (約 0.6 km) および Sec. 6 では, 2回の調査とも浮上稚魚がほとんど確認されなかった (Fig. 3-3)。Sec. 7–10 の個体数

密度は上流部よりやや低く (0.21–0.42 個体/100 m²), Sec. 5 では狭い範囲 (約 0.3 km) でのみ局所的に浮上稚魚が確認された (0.29 個体/100 m²)。Sec. 2–4 の個体数密度は極めて低かった (0.04–0.08 個体/100 m²)。各調査区の個体数密度は上流ほど高い傾向を示した (Jonckheere-Terpstra 検定, 第1回: $J = 81.5$, $P < 0.001$; 第2回: $J = 80$, $P < 0.001$)。

幼魚期以降のアマゴの流程分布

幼魚期以降のアマゴは Sec. 1 を除く 13 調査区で確認され, 個体数は夏期に多く, 冬期に少なかった (Tables 3-3)。各調査区の個体数密度は上流側の Sec. 11–14 で高く (秋期: 2.3–8.5 個体/100 m²; 冬期: 0.8–4.4 個体/100 m²; 夏

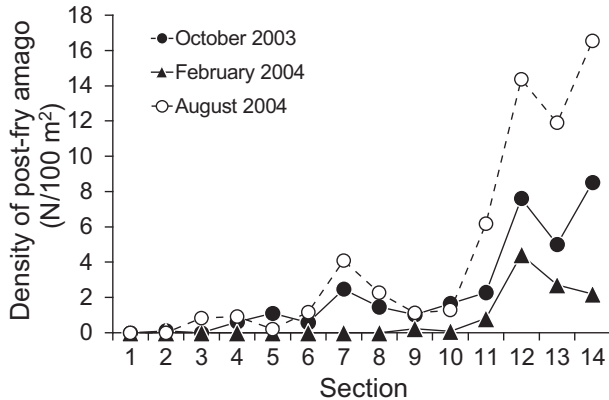


Fig. 3-4. Longitudinal changes in density of post-fry of red-spotted masu salmon in 14 sections established in the Ogata River and its tributary, the Kohbaru Stream, in October 2003, February 2004 and August 2004. Fish counted by snorkelers for ca. 100 m in each section.

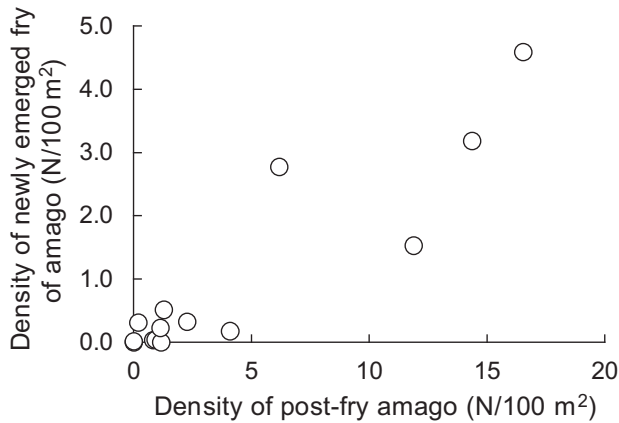


Fig. 3-5. Relationship between density of newly emerged fry (surveyed from 7 January to 28 March, 2005) and that of post-fry of red-spotted masu salmon (density assessed in August 2004) in 14 sections established in the Ogata River and its tributary, the Kohbaru Stream.

期：6.2–16.5 個体/100 m²；Fig. 3-4），上流ほど高い傾向を示した（Jonckheere-Terpstra 検定，秋期： $J=80.5$ ， $P<0.001$ ；冬期： $J=73$ ， $P<0.01$ ；夏期： $J=81.5$ ， $P<0.001$ ）。ただし，Sec. 7 では秋期と夏期に比較的高い密度が観察された（秋期：2.5 個体/100 m²；夏期：4.1 個体/100 m²；Fig. 3-4）。また，各調査区の個体数密度は異なる季節間で有意な正の相関を示した（秋期と冬期： $rs=0.75$ ， $P=0.002$ ；冬期と夏期： $rs=0.76$ ， $P=0.002$ ；秋期と夏期： $rs=0.92$ ， $P<0.001$ ；Fig. 3-4）。調査区間の全長には秋期と夏期に有意な差がみられ（Kruskal-Wallis 検定，秋期： $df=11$ ， $\chi^2=32.7$ ， $P<0.001$ ；冬期： $df=6$ ， $\chi^2=4.3$ ， $P=0.63$ ；夏期： $df=11$ ， $\chi^2=85.6$ ， $P<0.001$ ），平均全長は上流側ほど小さい傾向を示した（Jonckheere-Terpstra 検定，秋期： $J=17.5$ ， $P=0.03$ ；夏期： $J=10.5$ ， $P<0.01$ ；Table

3-3）。また，各調査区における全長の分散は秋期で有意に異なっており（Fligner-Killeen 検定，秋期： $df=11$ ， $\chi^2=42.3$ ， $P<0.001$ ；冬期： $df=6$ ， $\chi^2=10.4$ ， $P=0.11$ ；夏期： $df=11$ ， $\chi^2=17.1$ ， $P=0.11$ ），すべての調査で上流ほど大きい傾向があった（Jonckheere-Terpstra 検定，秋期： $J=185.5$ ， $P<0.001$ ；冬期： $J=118.5$ ， $P<0.001$ ；夏期： $J=177$ ， $P<0.001$ ）。

幼魚期以降の個体と浮上稚魚の流程分布の関係

2004年8月における各調査区の幼魚期以降のアマゴ個体数密度と，翌年1–4月における浮上稚魚の個体数密度の間には，有意な正の相関が認められた（Fig. 3-5；幼魚期以降のアマゴと第1回調査の浮上稚魚： $rs=0.82$ ， $P<0.001$ ；幼魚期以降のアマゴと第2回調査の浮上稚魚： $rs=0.80$ ， $P<0.001$ ）。

考 察

本研究は，アマゴの南限付近の個体群において，浮上稚魚および幼魚期以降の個体数密度が調査期間を通じて上流側ほど高く，両者の流程分布パターンは一致した傾向を示すことを明らかにした。また，浮上稚魚の密度が2回の調査間で大きな差を示さなかったことから，本調査は稚魚の浮上盛期に実施され，その流程分布の実態を概ね把握することができたと考えられる。以下では，両者の流程分布の成立要因とそれらが一致する理由について考察したのち，各調査区における自然再生産の評価およびその助長の方法について検討する。

幼魚期以降のアマゴの流程分布成立要因

阪田⁷⁸⁾は，九州の山地溪流におけるヤマメの生息密度が，早瀬と淵の連続形態の割合および河床勾配と正の相関を示すことを報告し，その理由として，早瀬と淵の連続形態がもたらす水中の白泡や河床の岩や流木が外敵からのかくれ場所として機能すること，淵頭が餌となる流下動物の最も効率的な供給点となることに言及している。また，Inoue *et al.*⁷⁹⁾は，北海道におけるサクラマス幼魚の生息を制限する要因が夏期の最高水温および水中の倒流木，河岸部のえぐれや植生等のカバーの量であることを報告しており，後者がサクラマスの生息密度を規定する理由として，カバーが好適な採餌場所，被食リスクの軽減，個体間干渉の緩和作用等をもたらす，環境収容力を高めることを指摘している。本調査地において個体数密度が高かったSec. 11–14の物理環境条件は，河川形態型がAa型で河床勾配が大きく（2.6–21.1%），最高水温が20℃以下であり，上記の報告が示す環境条件と一致していた（Table 3-1）。本研究ではカバーや流下動物に関する定量的調査を実施していないが，Sec. 11–14はAa

型の河川形態型を示すとともに下流側の調査区に比べ豊かな河畔林を伴っており、*⁸ かくれ場所となる水中の岩やえぐれ、およびアマゴの重要な餌生物である陸生昆虫類⁷³⁾が相対的に豊富であると考えられる。これらのことから、本調査水域における幼魚期以降のアマゴの流程分布は、最高水温のほか、河川形態型や河床勾配および河畔林といった地形条件がもたらす環境収容力により規定されていると考えられる。

アマゴ浮上稚魚の流程分布の決定要因

サケ科魚類の浮上稚魚の流程分布は、産卵床の位置と浮上稚魚の移動様式が相互に影響して形成されと考えられる。⁷⁰⁾ 本調査水域における産卵床の流程分布は明らかではないが、本州のアマゴと九州のヤマメでは標識再捕調査により強い定住性が認められ、産卵場所と生活場所が近接する可能性が示されている。^{71, 72)} また、九州のアマゴとイワメでも同様の調査から定住性が確認されている。^{80, 81)} このうち、近藤、竹下⁸¹⁾の調査地は、本調査水域に流入する波木合川の upstream であり (Fig. 3-1)、河川形態型 (Aa 型)、河床勾配 (9–15%)、最高水温 (20°C 以下) は Sec. 11–14 の物理環境条件と類似している。さらに、徳光⁸⁰⁾ は Aa-Bb 移行型で河床勾配が小さい (2.9–3.2%) 調査地でもアマゴの高い定住性を報告している。本調査で見られた幼魚期以降のアマゴの流程分布の安定性 (Fig. 3-4) は、それらの移動が少ないことを反映するものと考えられる。これらのことから、本調査水域のアマゴも強い定住性を有し、その産卵床は幼魚期以降の個体の生活場所付近に形成され、産卵床の流程分布は幼魚期以降の個体の流程分布と類似する可能性が高いと推察される。

浮上稚魚の移動様式に関して、サクラマスとタイセイヨウサケの発眼卵の放流実験では、浮上稚魚が上流へはほとんど移動せず、産卵床付近に留まるか下流方向へ移動すると報告されている。^{82–84)} しかし、本調査地ではアマゴの浮上稚魚と幼魚期以降の個体の流程分布が一致する傾向を示した。上で考察したように、もしアマゴの産卵床と幼魚期以降の個体の流程分布が一致するならば、この浮上稚魚と幼魚期以降の個体の流程分布の一致は、浮上直後のアマゴ稚魚が産卵床付近に留まることで成立したものと推察される。また、11–32 日の間隔をおいた 2 回の調査を通じて浮上稚魚の流程分布が変化しなかったこと、特にほとんど稚魚が見られない約 1 km にわたる流程が複数、安定して存在したことは、浮上稚魚が約 1 ヶ月間、各調査区の長さ (約 1 km) を超えるような大きな移動をしない可能性を示唆する。

自然再生産の評価とゾーニング管理

ゾーニング管理では、在来個体群の保全を図るために、在来個体群の分布パターンと自然再生産の実態に基づいて漁場別に異なる遊漁管理および放流手法が適用される。^{8, 25)} 中村⁸⁾のゾーニング管理の指針によれば、在来個体群が分布し、自然再生産が良好な水域では、在来個体群の保全のために種苗放流を実施せず、禁漁とする。また、在来個体群が存在しない、または養殖種苗等の非在来個体と混合している水域では遊漁を行い、自然再生産が良好であれば、形態や生態がより天然魚に近い個体の増殖を期待して発眼卵や稚魚の放流が推奨されるが、自然再生産が低調な場所では稚魚または成魚の放流が適用される。上で推察されたように、アマゴの産卵床と浮上稚魚の流程分布が類似し、また場所間で孵化率や初期生残率に大きな違いがないとすれば、本調査水域におけるアマゴの自然再生産は浮上稚魚の流程分布 (Table 3-2) から評価することが可能であり、上流側の Sec. 11–14 で良好、それより下流側で低調だと評価される。また、上流側調査区ほど幼魚期以降のアマゴの個体数密度が高く、また平均全長が小さく、その分散が大きい傾向は、上流側ほど水温が低いために当歳魚の成長が遅いことによる可能性があるほか、上流側の個体群が、相対的に多数の若齢魚および多様な年級群を含むことを示す可能性があり、上流側で安定した自然再生産が行われていることを反映しているのかもしれない。本調査地における在来個体群の生息区間は明らかでないが (第 5 章で推定)、再生産の流程パターンに基づいてゾーニング管理を行うとすると、上流側の Sec. 11–14 では再生産が良好と考えられるため、発眼卵放流または放流をしない選択が、一方、Sec. 11 より下流側では不調と評価されるために、遊漁を維持しようとするれば、稚魚または成魚の放流が推奨される。⁸⁾

自然再生産の助長

Sec. 11 より下流側で再生産が低調であった原因の一つは、幼魚期以降の個体の流程分布から判断して、アマゴの親魚数がそもそも少なかったためと考えられる。本調査地における幼魚期以降のアマゴの生息は、水温および河川形態等の物理環境条件がもたらす環境収容力に規定されると考えられるが、下流側にも局所的に個体数密度の高い調査区 (Sec. 7) が存在したことから、下流側水域の個体数密度の低さは、これらの環境要因だけでは説明できない。一方、下流側 (特に Sec. 1–6) では遊漁者が入漁しやすいため、釣獲圧が高い⁹⁾ことが指摘されて

*8 木本ら、未発表 (2005)

*9 吉野哲也氏 (遊漁団体 33 クラブ)、私信

いる。漁獲制限により親魚数を増加させることは、自然再生産の助長を図る一つの選択肢であるといえよう。下流側の調査区には、浮上稚魚の個体数密度が局所的に高い水域が複数存在した。特に Sec. 5 の上流側（約 0.3 km）では浮上稚魚が高密度に確認されたが、その上・下流約 1 km の範囲には浮上稚魚がほとんど見られなかった（Fig. 3-3）。浮上稚魚が確認されない水域には岩盤の河床（Sec. 4 の上流側）、トロ（Sec. 6）、堰堤直下におけるアーマ化および露盤化⁶⁶した河床（Sec. 5 の下流側）が見られたが、高密度水域には礫の堆積した平瀬が見られた。^{*10}このような場所はアマゴの産卵適地でもあり、産卵適地の不足が下流側水域全体の自然再生産を制限している可能性がある。近年、イワナでは人工産卵場を造成して自然再生産を助長する試みが行われている。⁸⁵この方法は、特に河川工作物の建設等で産卵適地が減少した小支流において個体間の重複産卵による再生産の阻害を回避する目的で実施されているが、産卵場に礫を敷くことにより、河床材料が不足した水域でも自然再生産を助長できるかもしれない。ただし、分布南限付近のアマゴで産卵場所と浮上稚魚の生息場所が近接する可能性を考慮すると、人工産卵場の造成に加え、30 cm 以下の水深と 20 cm/s 以下の表層流速、⁷³ 20 cm/s 以下の底面流速と多量の水の中植生や倒木⁷⁷といったアマゴやサクラマス等の浮上稚魚が好む物理的環境を同時に供給する必要がある。

本調査では、多数の堰堤等で分断された Sec. 12-13 において、浮上稚魚の個体数密度が高い値を示した。河川工作物は、短期的には個体の移動を制限して上流側における回遊性魚類の絶滅をもたらすほか、⁸⁶ 中・長期的には砂礫の移動の制限により、上流側では砂礫の堆積、下流側では流失が進行し、産卵場所や稚魚の生息場所等をもたらす河川環境の多様性が失われることが知られる。^{5, 66} 一方、定住性を示す魚類に対してはこれらの悪影響が比較的小さいほか、⁸⁶ 工作物下流側の河床の露盤化は工作物設置後の時間経過に従って進行することが知られている。⁶⁶ 本調査水域のアマゴは河川型個体群であり定住性が高いと考えられること、また Sec. 12-13 に存在する 2 つの大きな砂防ダムが比較的最近（1972 年と 1995 年）竣工したことから、調査実施時点では、当該水域のアマゴの自然再生産に対する分断化の影響は少なかったものと考えられる。しかし、河川工作物により小集団化された隔離個体群において、長期的には、個体数変動の確率性や遺伝的劣化によって絶滅確率が高まることが指摘されており、⁸⁷ 定住性が高いとされる河川型のイワナとアマゴにおいても、砂防堰堤で分断された隔離個体群が絶滅する事例が報告されている。⁸⁸ また、近年、人工

種苗の放流により全国的に減少しているサケ科魚類の在来個体群は、堰堤等の上流側に隔離個体群の状態で見息している場合が多く、⁸⁹ 同様に絶滅の可能性が危惧されている。^{19, 20} 在来個体群の絶滅を回避するためには、その遺伝的多様性と独自性が同時に確保される必要があることから、在来個体群間における個体の移植や非在来個体の除去等、遺伝学的情報に基づいた個体群管理を実施することが提案されている。^{19, 21} 本調査水域においても、堰堤等で分断された隔離個体群が存在すること、特に最上流部の Sec. 14 には公的な放流記録がなく、在来個体群が生息する可能性が考えられることから、^{*11} 今後は、在来個体群の探索を含む遺伝的構造の現状把握やモニタリングを行い、遺伝学的情報を蓄積する必要がある。

今後の課題

本研究では、浮上直後のアマゴ稚魚が産卵床付近に留まる可能性を示唆したが、数種のサケ科魚類では、浮上稚魚の一部が様々な程度（0.1-2.0 km）で密度依存的に流下することが知られ、^{70, 82} 移動による被食リスクと移動先で得られる高成長はトレードオフの関係にあるという。^{83, 84} 本研究では、河川型アマゴ個体群の生息場所全体を対象に流域スケールの調査を行い、各調査区の長さを約 1 km としたため、それ以下のスケールにおける浮上稚魚の移動を検出していない。浮上稚魚期に密度依存的な移動が生じるとすれば、環境収容力に比して過剰な発眼卵や稚魚が放流された場合には、それらの放流効果が低下するだけでなく、天然の浮上稚魚の生残にも悪影響を与える可能性が考えられる。今後は、より細かいスケールの調査を行い、アマゴ浮上稚魚におけるより詳細な移動様式を把握する必要がある。

第4章 アマゴ浮上稚魚の生息場所利用

近年、河川性サケ科魚類の保全と利用の両立を図るために、ゾーニングによる漁場管理が日本各地で試みられている。⁸⁹ この手法では、放流された養殖魚との交雑を免れて生息域の最上流部に生息する在来個体群を探索し、禁漁等によって積極的に保全する^{20, 42, 89} ほか、在来個体群生息水域では原則として放流が禁止される。一方、放流された養殖魚との交雑が見られる生息域の下流側では漁獲と遊漁が可能であり、放流による増殖が容認されるが、河川環境や対象魚種の状況および地元住民や遊漁者の意向等により、無放流から成魚放流まで様々な選択肢がある。⁸⁹ 特に自然再生産が可能な場所では、無放流、

*10 木本ら、未発表（2005）

*11 大野川漁業協同組合、私信

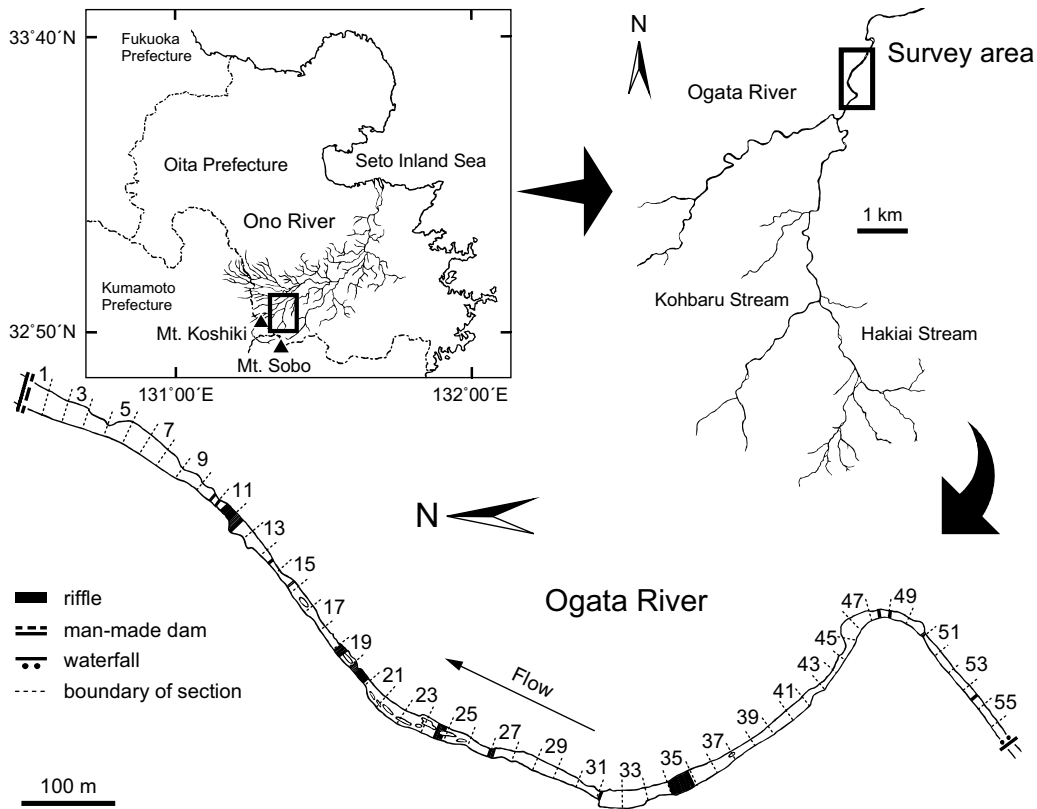


Fig. 4-1. Map and location of study sites in the Ogata River, northeastern Kyushu Island, Japan.

人工産卵場の造成,⁸⁵⁾ 発眼卵放流,⁹⁰⁾ 親魚放流⁹¹⁾等の手法が考えられ、これらは浮上後の稚魚の生育を自然環境にゆだねる点で共通している。ただし、源流部より下流側の峡谷から扇状地にかけては、上流側に建設された砂防ダムにより土砂供給が制限され、護岸や床固工等による河川改修が進み、自然環境が悪化していることが知られている。^{6, 7)} また一般的に、下流側は上流側よりも最高水温が高く、⁶⁰⁾ 近年の温暖化傾向を考慮すると、⁹²⁾ 河川性サケ科魚類の生息域下流側における保護や増殖は、上流部よりも困難で切迫した問題といえる。³⁶⁾ これらの増殖手法を効果的に機能させるためには、対象魚種の下流側水域において、浮上稚魚の生息場所利用に関する知見を収集することが必要である。⁹³⁾

サケ科魚類の浮上稚魚の生息場所利用について、国内ではアマゴ⁷³⁾、サクラマス⁷⁷⁾に関する報告があり、ともに浅く流速が小さい岸沿いの場所を利用することが知られている。ただし、これらの研究は河川の上流域で行われており、生息場所の特徴は、微生物場所スケール³⁸⁾における浮上稚魚の定位点の環境として表されている。ある場所や空間スケールで検出された魚類と環境要因の関係を、別の場所や空間スケールに拡張することは不適当な場合がある。^{94, 95)} また、微生物場所スケールの研究では、魚類の定位点における水深や流速が明らかになる

が、^{79, 96)} そうした微生物場所を河川内でどう配置すべきかについては、より上位のスケールの情報が必要である。⁹⁷⁾ 第3章³⁹⁾では、神原川と緒方川でアマゴ浮上稚魚の流程分布を調べ、生息域の下流側で、浮上稚魚が数百メートル規模で不連続に分布することを示した。これは、生息域下流側における浮上稚魚の分布決定に、微生物場所スケールとは異なる、大きな空間スケールの環境要因が関与することを示唆する。

本研究は、大野川水系緒方川のアマゴ生息域下流側において、流路単位スケールにおける浮上稚魚の生息場所利用を明らかにすることを目的とした。そのために、潜水目視観察によりアマゴ浮上稚魚の分布を調べ、環境変量との関係を一般化線形混合モデル (GLMM) により解析した。ただし、河川性サケ科魚類の加入量は年変動が大きく、^{98, 99)} サクラマスとタイセイヨウサケ *Salmo salar* の浮上稚魚では密度依存的な移動が報告されていることから、⁸²⁻⁸⁴⁾ 加入量によっては稚魚が移動する可能性が考えられる。移動中の稚魚は、本来は利用しない不適当な場所に定位する可能性があるため、1回の観察に基づく推定は誤った結論を生む危険性が考えられる。そこで、本研究では複数年、複数回にわたって調査を行い、年ごとに浮上稚魚個体数と相関する環境要因を推定したのち、全体に共通する要因を考察した。

材料と方法

調査場所と調査区画

大野川水系緒方川は、大分県竹田市の越敷岳（標高1,060 m）から発し、約12 km 東流して祖母山（1,756 m）に水源を持つ支流神原川と合流したのち、約25 km 北東方向に流下し、河口から約52 km 地点の大野川に流入する。本研究では、神原川との合流点から約1,800 m 下流の取水堰堤（落差約1.4 m、魚道なし）を基点とし、約1,400 m 上流の自然滝（落差約11 m）までを調査水域とした（Fig. 4-1）。河川形態型³¹⁾はAa-Bb移行型、標高は280–290 m、河床勾配は0.7%（1/140）であり、アマゴ以外にタカハヤ *Phoxinus oxycephalus*、ウグイ *Tribolodon hakonensis*、カワムツ *Candidia temminckii* が多く生息する。⁴⁰⁾ 調査期間中、本調査水域でアマゴ稚魚は放流されなかった。2007年1月に、調査水域の沿岸に基点から25 m おきにラッカースプレーで番号を記して標点とし、標点で区切られた25 m の流路を1区画（section）として56個の区画（合計1,400 m）を設けた。各区画は、基点から上流方向に番号を付して区画1から区画56とした。1区画の長さを25 m とした理由は、一般的に各流路単位（瀬、淵等）の長さが平均水面幅以上であり、¹⁰⁰⁾ 国内の河川中流域では約1.5–3.5倍であること、¹⁰¹⁾ および本調査水域の平均水面幅が12.7 m であったことによる（Table 4-1）。本調査水域の景観は区画37付近を境に上・下流側で異なり、上流側では両岸が切り立ち水深が大きい河道狭窄部（ゴルジュ）の景観を示した（Fig. 4-1、付録1）。

環境変量の測定

2007年4月に各標点で水面幅、最大水深、左右岸沿いの水深（以下、沿岸水深）と流速を測定した。最大水深は、流路を横切りながら箱尺または錘付きロープで測定した。沿岸水深と流速は、アマゴやサクラマスの上流稚魚が岸沿いの場所を好む^{73, 77)} ことから、水際から約40 cm の位置で測定した。なお、深い場所では携帯プロペラ式流速計（3631型、横河電機）による測定が不可能であったため、アマゴおよびサクラマスの上流稚魚で報告されている定位水深（約20 cm）^{73, 77, 102)} を参考に、40 cm 未満の水深では60%水深、40 cm 以上では水面から24 cm の流速を測定した。また、水面の白波立ちに基づいて、^{31, 100)} 調査水域内に14個の早瀬（riffle）を特定し（Fig. 4-1）、流路長と中央部の最大水深を測定した。これらは調査期間を通じて同じ位置に存在したが、2008年秋に区画50の上流端（1,250m 標点）に新しい早瀬が1つ現れたため（Fig. 4-1）、付近の環境変量を測定した。各区画の上・下流側標点の環境変量を平均し、区画の水面幅、最大水深、左右岸別の沿岸水深、流速とした。早瀬を含む区画では最大水深の算出に早瀬中央部の水深を含めた。また、水中および水面から約20 cm 以内の高さにある水際の陸生・水生植物植生の流路方向の長さを区画ごとに測定し、流路長で除して左右岸別の植物被度とした。植物体が1–数本の場合の植物被度は1%とした。各環境変量の数値をTable 4-1、付録1に示した。

調査区画の分類

区画の設定時に、水面の波立ち、流速、水深に基づいて、^{31, 100, 101, 103, 104)} 調査水域内に以下の3種類の流路単

Table 4-1. Environmental characteristics of 56 sections (25 m long each) surveyed in the Ogata River. B/H: Width-depth ratio; DFR: distance from spawning redds.

Environmental variables		mean ± SD	Range
Depth (m)	Right	0.64 ± 0.77	0.05 – 3.42
	Left	0.79 ± 0.94	0.05 – 3.84
Velocity (cm/s)	Right	21.8 ± 29.7	0.06 – 134
	Left	10.8 ± 16.2	0.06 – 89.1
Vegetation cover (%)	Right	0.05 ± 0.12	0.00 – 0.68
	Left	0.22 ± 0.40	0.00 – 1.00
Wetted width (m)*		12.7 ± 6.01	2.63 – 32.0
Maximum depth (m)*		1.65 ± 1.09	0.29 – 4.55
B/H*		12.7 ± 10.9	1.12 – 59.5
DFR (m)	2007	213 ± 163	0 – 600
	2008	222 ± 157	0 – 600
	2009	235 ± 175	0 – 650

*Wetted width and maximum depth were not used for generalized linear mixed model due to multicollinearity but used for calculating the width-depth ratios (B/H).

位を特定した。早瀬 (riffle)：白波が立ち流速が大きく水深が小さい；淵 (pool)：水面が波立たず流速が小さく水深が大きい；平瀬 (glide)：淵から早瀬への移行部分であり、波立ちが小さく水深が小さい。ただし、本研究では流路単位の境界と無関係に標点を設定したため、各区画が複数の流路単位を含む場合があった。また、流路単位間に明確な境界を定めることは本質的に困難である。^{31, 100, 104)}そこで、以下の基準により各区画を平瀬 (G: glide), 平瀬-早瀬 (GR: glide-riffle), 早瀬 (R: riffle), 早瀬-淵 (RP: riffle-pool), 淵 (P: pool), 淵-平瀬 (PG: pool-glide) の 6 種類に分けた。まず、早瀬を含む区画について、早瀬が区画全体または中央にある場合を早瀬 (R), 下流側に偏る場合を平瀬-早瀬 (GR), 上流側に偏る場合を早瀬-淵 (RP) とした。次に、上記のうち 2 種類の区画 (R, GR) のいずれかと下流側で接する区画を早瀬-淵 (RP) とし、上記 3 種類の区画 (GR, R, RP) のいずれかと上流側で接する区画のうち、水面が波立たない区画を淵 (P), しわのような小波が立つ^{31, 45)}区画を平瀬 (G), 下流方向に淵から平瀬に変化する区画を淵-平瀬 (PG) とした。さらに、平瀬 (G) と上流側で接する区画を同じ基準で淵 (P), 平瀬 (G), 淵-平瀬 (PG) に分け、それ以外をすべて淵 (P) とした。この結果、2 区画が平瀬, 4 区画が平瀬-早瀬, 5 区画が早瀬, 11 区画が早瀬-淵, 29 区画が淵, 5 区画が淵-平瀬に分類された (付録 1)。なお、区画 50 と 51 は、2008 年秋期に新しい早瀬が出現する前は淵、その後はそれぞれ早瀬-淵, 淵-平瀬とした。

産卵調査

稚魚の分布調査を行う前年 (2006-2008 年) の 10 月初旬-12 月上旬に、調査水域を踏査してアマゴの産卵状況を調べた。河川型ヤマメの雌個体は産卵に 3-4 日間を要することから、¹⁰⁵⁾調査頻度はほぼ 3 日に 1 回とした。調査は陸上からの肉眼観察とし、底質表面の土砂や藻類等が除かれ周囲より明るく変色した河床部分をアマゴの産卵床とみなし 1/2,500 の地図上に記録した。アマゴの産卵場所と浮上稚魚の生息場所との位置関係を調べるため、すべての区画の中心から上流側の最寄りの産卵床を含む区画の中心までの距離を求め、産卵床からの距離とした。調査水域内で上流側に産卵床が確認されなかった区画については、調査水域上流端の自然滝から 100 m 上流にある平瀬を、最も近い産卵場所と仮定して距離を算出した。この平瀬と自然滝の間の区間は勾配が大きく、アマゴの産卵は不可能である。^{*12)}この平瀬では産卵床の有無を調査していないため、上流側に産卵床が確認され

なかった区画の産卵床からの距離は過小評価になる可能性がある。ただし、これらの区画の稚魚個体数は少なかったため (後述)、解析への影響は少ないと判断した。

潜水目視観察

2007-2009 年の 1-3 月に複数回の潜水目視観察を行い、アマゴ浮上稚魚の分布を調べた。本研究では、久保⁷⁵⁾を参考に、浅く流速が小さい岸沿いの場所を利用する全長 5-6cm までの個体を浮上稚魚と定義した。2007 年には観察可能期間を把握するために 1 月初旬から 3 月下旬に 1 回/週の頻度で 11 回の調査を行い、浮上稚魚が当該期間内に観察されることを確認した。一方、同年 3 月末に早瀬流心部に生息していた稚魚の全長は 4.7-8.3 (6.5 ± 1.0) cm であり ($n = 17$; 全長測定後にすべて放流), ^{*13)}この時期に、水深と流速が大きな流心部への微生物場所変化^{73, 77, 102)}が生じると推定された。したがって、2008 年と 2009 年の調査も 1-3 月に実施し、前者では 1 回/月の頻度で 3 回、後者では 1 月に 1 回、2-3 月に各 2 回の計 5 回とした。調査は日中 (9-16 時) に行い、水中メガネ、シュノーケル、ドライスーツ等を着用した調査者 2 名が調査水域の下流端から両岸に分かれて潜水し、それぞれ岸に沿って上流方向へ移動しながら浮上稚魚を計数した。観察はアマゴやサクラマス等の浮上稚魚が分布する岸沿いの場所^{73, 77)}を中心に実施した。水深約 20 cm 以下の浅い場所では、深い場所から見通すなどして水中の視界を確保した。石や植物等で視界が遮られる場合は、小枝等で不可視部位を刺激して稚魚を逃避させ視認した。以上の方法で視認した稚魚の全個体数を計数した。各調査者は浮上稚魚の定位点から陸上の記録者 1 名に確認個体数を知らせ、記録者は標点を参照して縮尺 1/2,500 の地図上に個体数を記録した。これらの稚魚個体数を各調査区画の左右岸別に集計して 112 個のデータセットとし、以下の解析に供した。また、2008-2009 年の潜水目視観察時には、目盛付き塩ビ管 (約 1 m) を用いて浮上稚魚定位点の全水深 (以下、定位水深) を 1 cm 単位で測定した。定位水深が 1 m 以上の場合は、調査者の身長や沿岸水深の測定結果から 0.1 m 単位で水深を推定した。複数個体の定位点では、集団の中心部分の水深を測定して各個体の値とした。さらに、2007 年 3 月には、浮上稚魚の生息数が多い 3 区画 (後述) で定位点の 60% 水深の流速を測定した。

統計解析

2008-2009 年のアマゴ浮上稚魚の定位水深について、

*12 木本ら、未発表 (2008)

*13 木本ら、未発表 (2007)

Jonckheere-Terpstra 検定により経時変化の傾向を調べた。各調査日の定位水深に差がないとする帰無仮説に対し、単調増加または単調減少の傾向を対立仮説として検定を行った。⁵⁹⁾ アマゴ浮上稚魚の生息場所利用と関連する環境要因を推定するため、各区画の左右岸別の稚魚個体数を応答変数、各区画の流路単位タイプ (G, GR, R, RP, P, PG) と環境変量 (水面幅, 最大水深, 左右岸別の沿岸水深, 流速, 植物被度, および産卵床からの距離) を説明変数として、一般化線形混合モデル (GLMM)^{106, 107)} を構築した。浮上稚魚個体数の分散はほぼすべての調査日で平均を上回り、ポアソン分布を仮定した場合には過分散となったため、応答変数の確率分布に負の二項分布を仮定した。¹⁰⁸⁾ 分析に先立ち、量的変数である 6 つの環境変量について総当たりでピアソンの積率相関係数を求めたところ、最大水深と沿岸水深の間で高い相関が検出された ($r = 0.62$)。そこで、水面幅を最大水深で除した値を川幅水深比 (B/H) として説明変数に加え、最大水深と水面幅を除去した。川幅水深比は流路単位の形態と密接に関連することが知られている。¹⁰⁹⁾ また、カテゴリカル変数である流路単位タイプはダミー変数としてモデルに組み込まれた。各流路単位タイプの係数の推定精度を向上させるため、¹¹⁰⁾ 最も区画数の多い淵 (P) を参照カテゴリーとした。これにより淵の係数はゼロとなり、他の流路単位タイプの係数は淵に対する重みとして表される。解析は調査年ごとに調査日のデータをプールして行い、各調査日をランダム効果とした。すべての説明変数の線形結合によるモデルをベースとして、説明変数の総当たりの組み合わせでモデルを構築し、AIC (赤池情報量基準) が最小のモデルをベストモデルとして選択した。¹¹¹⁾ 浮上稚魚個体数と環境要因の関係は、ベストモデルに加え、ベストモデルとの AIC 差 (ΔAIC) が 2 未満のモデルをすべて考慮して推定した。¹¹²⁾ 以上の解析は統計ソフト R,⁵⁵⁾ およびこれをベースとしたフリー統計ソフト EZR⁵⁹⁾ で行い、有意水準を 0.05 とした。

結 果

産卵床と浮上稚魚の分布

産卵床は 2006 年秋に 4 区画 (16, 23, 33, 36), 2007 年秋に 3 区画 (12, 21, 36), 2008 年秋に 3 区画 (27, 36, 51) で確認され、各区画の流路単位タイプは淵-平瀬 (区画 16, 23, 36, 51), 平瀬-早瀬 (区画 12, 27), 平瀬 (区画 21), 淵 (区画 33) であった (Fig. 4-2)。各区画の産卵床からの距離は 0-650 m (3 年間の平均値 \pm 標準偏差 = 223 ± 165 m) と計算された (Table 4-1)。調査日ごとのアマゴ浮上稚魚の個体数は 2007 年に 50-730 個体, 2008 年に 5-70 個体, 2009 年に 60-575 個体と変動したが、調査年内では 1 月末-2 月中旬に極大に達する共通

の経時変化を示した (Fig. 4-2)。左右岸の区画あたりの稚魚個体数は 2007 年に 0-111 個体, 2008 年に 0-12 個体, 2009 年に 0-185 個体であった (Fig. 4-2)。浮上稚魚の分布パターンは年ごとに異なり, 2007-2008 年には下流側から中央部 (それぞれ区画 9-33 と区画 16-32), 2009 年には河道狭窄部を含む上流側 (区画 35-50) で個体数が多かった。浮上稚魚の定位水深は, 2008 年に 0.07-0.6 m の範囲にあり経時的に有意に増加したが (Jonckheere-Terpstra 検定 [対立仮説: 単調増加], $JT = 1,526$, $P = 0.003$), 2009 年には 0.03-4.0 m と広範囲におよび経時的に有意に減少した (Jonckheere-Terpstra 検定 [対立仮説: 単調減少], $JT = 387,813$, $P = 0.023$; Table 4-2)。2007 年 3 月に区画 10 (早瀬-淵), 11 (早瀬), 26 (早瀬-淵) で測定した定位点の流速は $0.7-19.7 (9.4 \pm 9.6)$ cm/s, 水深は 12-18 (14.3 ± 0.3) cm であった。

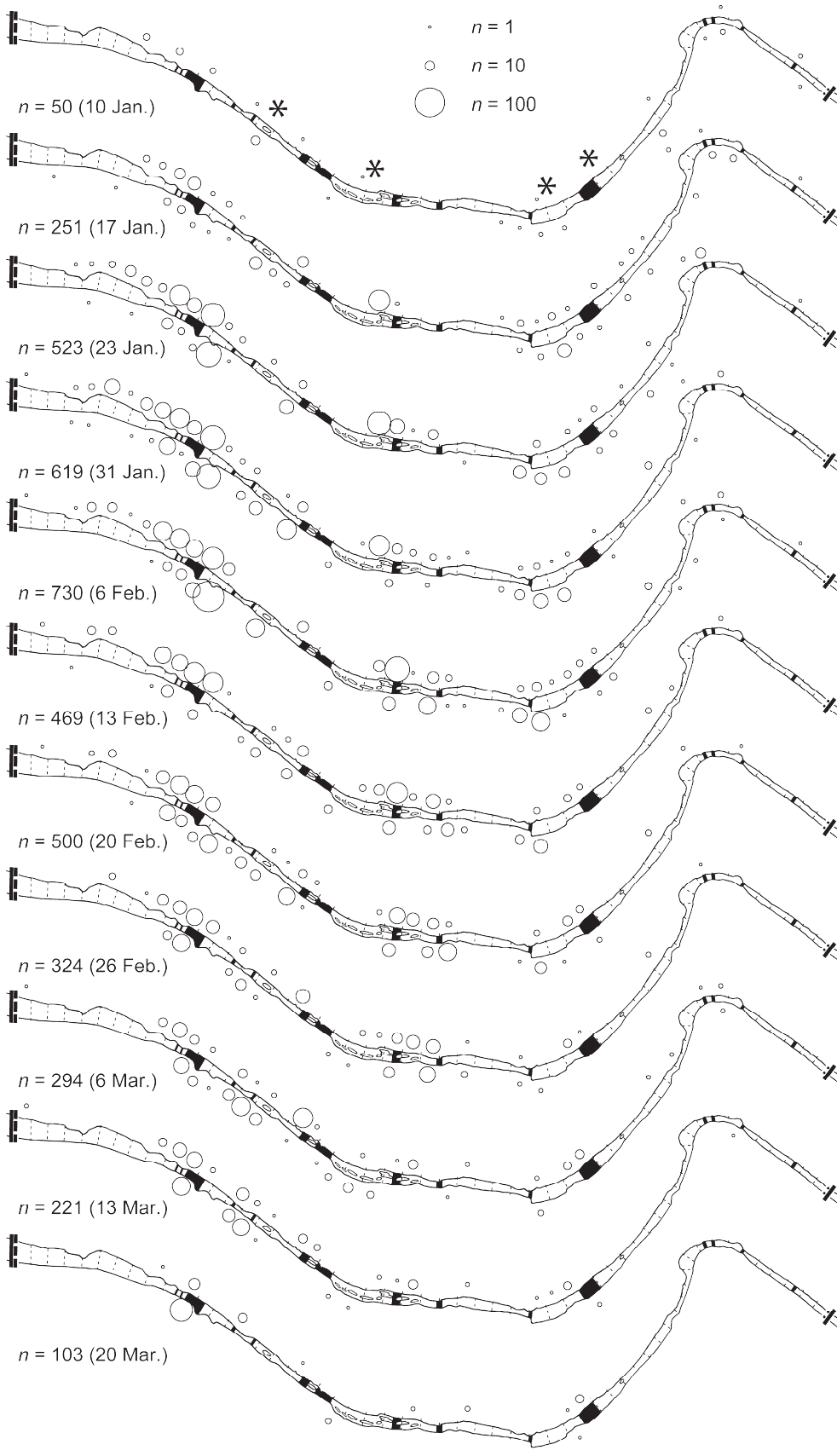
Table 4-2. Water depth at focal points of newly emerged fry of red-spotted masu salmon in the Ogata River from January to March in 2008 and 2009

	Date	mean \pm SD (m)	Range (m)
2008	17 Jan.	0.21 \pm 0.13	0.08 - 0.42
	15 Feb.	0.20 \pm 0.11	0.07 - 0.60
	11 Mar.	0.29 \pm 0.14	0.07 - 0.55
2009	14 Jan.	0.48 \pm 0.77	0.05 - 4.00
	10 Feb.	0.50 \pm 0.49	0.04 - 4.00
	15 Feb.	0.30 \pm 0.29	0.03 - 4.00
	2 Mar.	0.38 \pm 0.28	0.08 - 2.00
	17 Mar.	0.37 \pm 0.30	0.10 - 2.00

浮上稚魚個体数と環境要因の関係

調査年ごとのベストモデルと ΔAIC が 2 未満のモデルを Table 4-3 に示した。アマゴ浮上稚魚の個体数と有意な相関を持つ環境要因 (係数の推定値の 95%信頼区間に 0 が含まれない) として, 2007 年にはすべてのモデルにおいて平瀬-早瀬と早瀬-淵の流路単位タイプ, 沿岸水深, 川幅水深比, 産卵床からの距離が選択された。2008 年にはすべてのモデルで産卵床からの距離が有意な相関を示したほか, 流路単位タイプが選択されたモデルでは平瀬-早瀬と早瀬-淵の流路単位タイプが有意な相関を示した。2009 年にはすべてのモデルにおいて平瀬の流路単位タイプ, 沿岸水深, 流速, 産卵床からの距離が選択された。有意な相関が見られた変数のうち, 平瀬-早瀬, 早瀬-淵の流路単位タイプと川幅水深比の係数の符号は正, 平瀬の流路単位タイプ, 沿岸水深, 流速, 産卵床からの距離では負であった。各調査年における流路単位タイプの係数の平均値 (2007 年: 0.57 ± 0.37 ; 2008 年: 0.93 ± 0.56 ; 2009 年: -0.08 ± 0.68) は有意に異なり (一元配置分散分

(a) 2007



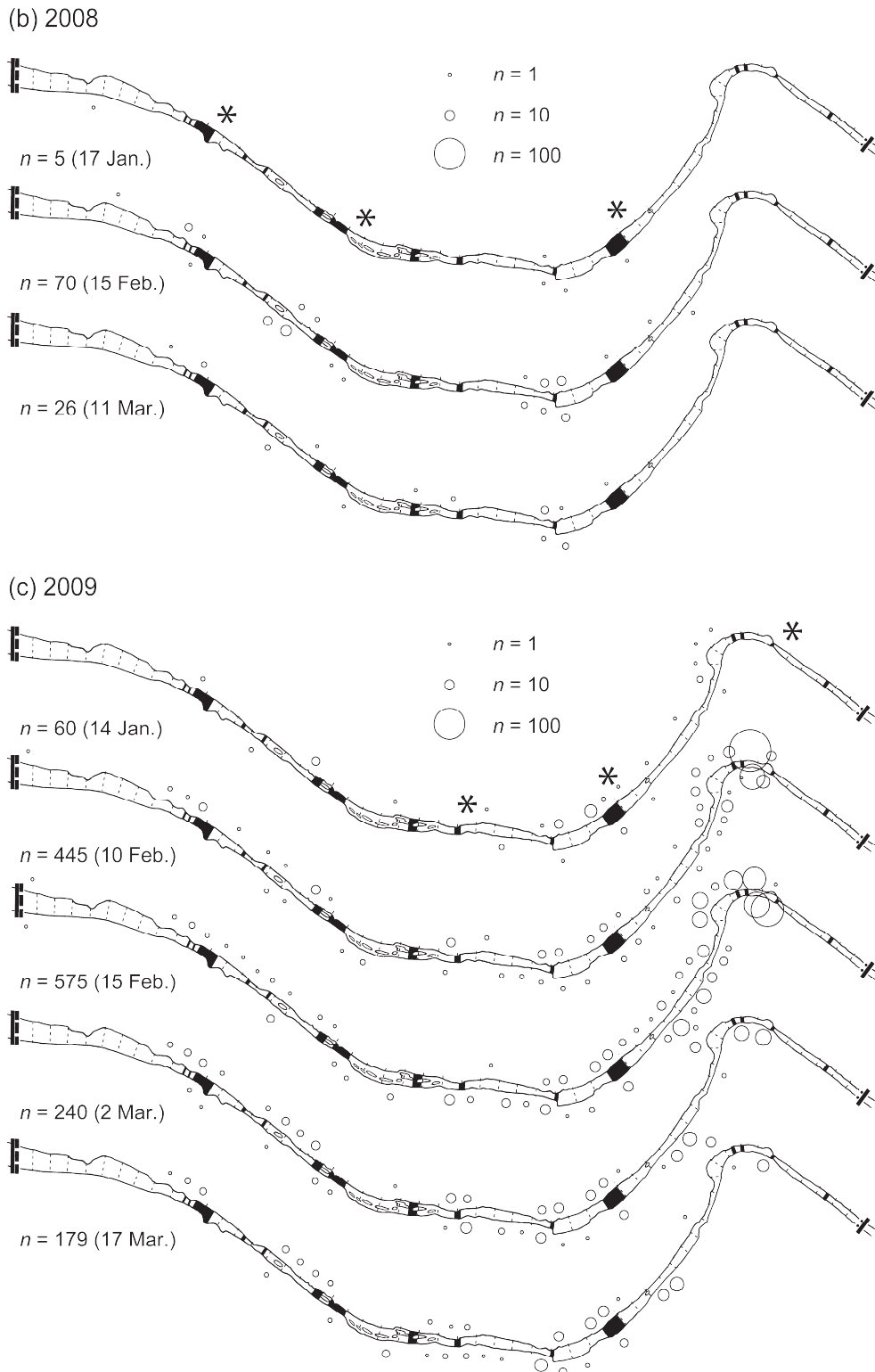


Fig. 4-2. Longitudinal distribution of newly-emerged fry of red-spotted masu salmon in a 1,400 m stretch of the Ogata River based (a) on 11 weekly snorkeling surveys from 10 January to 20 March in 2007, (b) on three snorkeling surveys each on 17 January, 15 February, and 11 March in 2008, and (c) five snorkeling surveys each on 14 January, 10 and 15 February, 2 and 17 March in 2009. Fry were counted by divers moving upstream. Open circles represent number of fry observed along both banks. Asterisks show locations of spawning redds. Other notations as in Fig. 4-1.

Table 4-3. Coefficient estimates and Wald statistics (in parentheses) from the generalized linear mixed model fit to abundance of newly-emerged fry of red-spotted masu salmon in the Ogata River from January to March in 2007–2009. Best model and models with $\Delta AIC < 2$ shown in ascending order of AIC by year. Bold values indicate coefficient estimates in which 95% confidence intervals do not include zero. CU: channel-unit; G: glide; GR: glide-riffle; R: riffle; RP: riffle-pool; PG: pool-glide; Cover: vegetation cover; B/H: width-depth ratio; DFR: distance from spawning redds

Model	AIC	Intercept	CU-G	CU-GR	CU-R	CU-RP	CU-PG	Depth	Velocity	Cover	B/H	DFR
2007												
1	3663.9	0.72** (2.76)	0.28 (0.94)	0.91*** (4.76)	0.41 (1.81)	1.14*** (6.89)	0.31 (1.43)	-0.34*** (-3.43)	0.004 (-1.51)		0.03*** (5.00)	-0.002*** (-3.85)
2	3664.3	0.72** (2.76)	0.16 (0.55)	0.82*** (4.49)	0.26 (1.28)	1.05*** (6.75)	0.25 (1.18)	-0.37*** (-3.68)			0.03*** (5.23)	-0.002*** (-3.95)
3	3665.8	0.73** (2.77)	0.27 (0.89)	0.90*** (4.57)	0.41 (1.81)	1.13*** (6.74)	0.30 (1.40)	-0.34*** (-3.43)	0.004 (-1.54)	-0.05 (-0.27)	0.03*** (4.89)	-0.002*** (-3.84)
2008												
1	339.5	-0.36 (-0.85)										-0.006*** (-3.92)
2	339.6	-0.12 (-0.26)							-0.009 (-1.26)			-0.006*** (-4.13)
3	340.7	-0.28 (-0.65)						-0.22 (-0.87)				-0.005*** (-3.67)
4	340.8	0.07 (0.14)							-0.011 (-1.47)	-0.47 (-0.91)		-0.007*** (-4.22)
5	341.0	-0.86 (-1.44)	0.92 (1.10)	1.23* (2.07)	1.09 (1.81)	1.12* (2.34)	-0.08 (-0.10)		-0.016* (-1.98)			-0.005** (-2.91)
6	341.0	-0.50 (-0.76)	0.86 (1.03)	1.57* (2.46)	1.48* (2.24)	1.14* (2.39)	-0.03 (-0.03)		-0.020* (-2.25)		-0.02 (-1.34)	-0.005** (-3.12)
7	341.2	-0.08 (-0.18)						-0.16 (-0.65)	-0.008 (-1.14)			-0.006*** (-3.81)
8	341.3	-0.30 (-0.67)								-0.22 (-0.44)		-0.006*** (-3.91)
2009												
1	1695.1	1.98*** (7.16)	-1.28* (-2.14)	0.28 (1.09)	0.49 (1.91)	0.13 (0.65)	-0.34 (-1.34)	-0.54*** (-4.40)	-0.008* (-2.29)			-0.004*** (-6.95)
2	1695.4	2.09*** (7.16)	-1.24* (-2.08)	0.47 (1.61)	0.66* (2.30)	0.20 (0.95)	-0.24 (-0.89)	-0.61*** (-4.45)	-0.008* (-2.39)		-0.01 (-1.29)	-0.003*** (-6.36)
3	1696.5	2.01*** (7.18)	-1.29* (-2.17)	0.27 (1.07)	0.53* (2.02)	0.13 (0.61)	-0.32 (-1.24)	-0.55*** (-4.45)	-0.008* (-2.39)	-0.20 (-0.78)		-0.004*** (-6.86)
4	1697.1	2.10*** (7.17)	-1.26* (-2.11)	0.45 (1.53)	0.67* (2.32)	0.19 (0.89)	-0.23 (-0.87)	-0.62*** (-4.47)	-0.009* (-2.44)	-0.12 (-0.48)	-0.01 (-1.14)	-0.003*** (-6.34)

Significance level: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

析, $P < 0.001$), 2009年には, 2007年と2008年に比べ有意に低い値を示した (Tukey法による多重比較: 2007年と2008年, $P = 0.28$; 2007年と2009年, $P = 0.004$; 2008年と2009年, $P < 0.001$).

考 察

アマゴ浮上稚魚個体数と関連する環境要因

本研究により, アマゴ生息域下流側において浮上稚魚の個体数と強く相関する流路単位スケールの環境要因は, 流路単位タイプ, 沿岸水深, 産卵床からの距離であることが明らかになった。流路単位タイプでは, 早瀬周辺の区画, 特に平瀬-早瀬と早瀬-淵が2007年と2008年に高

い相関を示した（Table 4-3）。係数の符号が正であったことから、これらの区画では参照カテゴリーである淵に比べ浮上稚魚が多かったといえる。両区画は早瀬を含むか早瀬に接するため、アマゴやサクラマス等の浮上稚魚で報告されている微生物場所スケール（定位点）における小さな流速域の利用^{73, 77)}と矛盾するよう見える。ただし、タイセイヨウサケでは過小な流速が避けられ、¹¹³⁾流速が過小な定位点の個体は移動しやすい。¹¹⁴⁾また、複数の空間スケールでサケ科魚類の生息場所を調べた研究では、定位点の流速は小さいが、より上位のスケールでは大きな流速を持つ場所に近接すると報告されている。^{96, 97)}そのような微生物場所は、速い流れに近接した川岸や早瀬内部の、植物植生や石などの水流の遮へい物付近に位置し、^{96, 115)}定位した稚魚に対して、流下餌生物の捕食機会の増大と遊泳エネルギーの節約をもたらし、最大のエネルギー効率を与える。¹¹⁶⁾本調査水域でも、早瀬周辺の区画で測定した稚魚の定位点の流速は既報^{73, 77, 102)}の範囲内にあった。以上のことから、流路単位スケールにおける早瀬周辺の区画の利用は、微生物場所スケールにおける小さな流速域の利用と矛盾せず、むしろ、好適な微生物場所である「速い流れに近い緩流部分」^{96, 97)}が実現されるために必要な前提条件⁹³⁾と捉えることができる。

次に、沿岸水深の係数の符号は負であったことから、沿岸水深が浅い区画ほどアマゴ浮上稚魚が多かったといえる（Table 4-3）。小さな水深は、サケ科魚類の浮上稚魚の微生物場所の特徴としてよく知られており、^{73, 77, 115)}本研究においても、流路単位スケールで沿岸水深の浅い区画は、アマゴ浮上稚魚に小さな水深の微生物場所を提供したと考えられる。

産卵床からの距離は、考慮したすべてのモデルでアマゴ浮上稚魚個体数と有意な相関を示したことから（Table 4-3）、稚魚個体数と最も密接な関係を持つ環境要因と考えられた。係数の符号が負であったことは、産卵床からの距離が近い区画ほどアマゴ浮上稚魚が多かったことを示している（Table 4-3）。サケ科魚類の浮上稚魚が産卵床付近に多いことは、カットスロートトラウト、⁹⁶⁾タイセイヨウサケ^{70, 117)}等で報告がある。浮上稚魚が産卵床付近に多い理由は、低い遊泳能力^{115, 118)}のためとも考えられるが、水流による受動的な流下は、遊泳能力と無関係に可能であることから、^{83, 84)}タイセイヨウサケでは移動によって好適な微生物場所に到達できる保証がないため、または他種および同種高齢魚による被食リスクが大きいため、稚魚は産卵床付近から移動しないと推測されている。^{70, 83, 84)}これに関して、アマゴやヤマメの産卵床が平瀬や淵尻に形成されること、^{105, 119, 120)}河川の中・下流域では平瀬の下流側に早瀬が位置すること^{31, 45, 101)}を考慮すると、アマゴ生息域下流側では、産卵床の下流側

に早瀬が存在することが示唆される。本調査水域でも、アマゴの産卵床は平瀬周辺で確認されたことから（Fig. 4-2）、浮上稚魚は受動的な流下によって早瀬を通過できると考えられるが、多くの稚魚は産卵床に近い区画や早瀬周辺の区画で確認された（Table 4-3）。これは低い遊泳能力や受動的な流下以外の要因を示唆するものである。本研究では、他魚種または同種高齢魚によるアマゴ浮上稚魚の捕食を調査していないが、サクラマス（ヤマメ）の浮上稚魚では複数の報告があり、^{121, 122)}本調査水域にはアマゴ高齢魚が生息していた。^{39, 40)}したがって、アマゴ生息域下流側の浮上稚魚も、飢餓や被食を避けるために産卵床付近に留まっている可能性が考えられる。

生息場所利用の年変動要因

アマゴ浮上稚魚の個体数と相関する環境要因は、産卵床からの距離以外では調査年ごとに異なった（Table 4-3）。沿岸水深は2008年に有意な相関を示さなかったが、検討したすべてのモデルで係数の符号が負であったことから（Table 4-3）、2008年の浮上稚魚も他の年と同様に沿岸水深の浅い区画を利用したと考えられる。流路単位タイプでは、2007-2008年には早瀬周辺の区画が浮上稚魚個体数と有意な正の相関を示したが、2009年には平瀬の流路単位タイプで有意な負の相関が見られ、流路単位タイプの係数の平均値は他の年より有意に低かった（Table 4-3）。流路単位タイプの係数が参照カテゴリーである淵に対する重みであることを考慮すると、これらのことは2009年の浮上稚魚が他の年に比べ淵に多かったことを示すものである。実際に、2009年に浮上稚魚が多く見られた上流側の16区画（35-50）のうち11区画（37-47）は淵であった（付録1）。

ただし、区画37-47の稚魚個体数は2-3月にかけて急減していた（Fig. 4-2）。また、サケ科魚類の浮上稚魚の定位水深は成長に伴い増大することが知られ、^{73, 77, 102)}本研究でも2008年には同様の傾向が見られたが、2009年にはむしろ初期に大きく経時的に低下した（Table 4-2）。これは、大きな定位水深を示す区画37-47（付録1）に分布していた稚魚が2-3月にかけて減少したためと考えられる（Fig. 4-2）。本研究では稚魚を個体識別していないため、区画37-47で見られなくなった個体の行方は分からないが、カットスロートトラウトの浮上稚魚は、縁辺部が切り立ち水深が大きい流路では、好適な生息場所に達するまで流下すると推測されている。¹¹⁵⁾本調査水域でも、区画37から上流側は両岸が切り立ち水深が大きな河道狭窄部の景観を示すことから（付録1）、2009年2月に区画37-47で確認された稚魚は、3月にかけて下流方向に移動した可能性が考えられる。

同様に、2009年2-3月には区画48-50でも稚魚個体数が急減した（Fig. 4-2）。これらの区画の流路単位タイプ

は多くの稚魚が利用すると予測された早瀬-淵と平瀬-早瀬であったが、この場所は河道狭窄部であるため川岸が狭く、岩盤が露出し、植物被度が低かった（付録1）。川岸の石や植物植生は大きな流速を低減して緩流部分を生成するため、サケ科魚類の浮上稚魚の微生物場所条件として重要であることが知られている。^{77, 115, 123)} さらに、この調査年には区画 51 より上流でアマゴ浮上稚魚が確認されなかったことから（Fig. 4-2）、2009年2-3月に区画48-50で見られた稚魚の急減は、微生物場所条件の不適合による稚魚の流下によって生じたと推定された。これらの推定が正しければ、2009年の稚魚に見られた淵を利用する傾向は、移動中の個体を観測したために検出されたと考えられる。

アマゴ生息域下流側における浮上稚魚の保全

河川の上流域では、アマゴやサクラマス等の浮上稚魚は、流路単位スケールの生息場所として平瀬⁷⁵⁾ または淵⁷³⁾ を利用すると報告されており、本研究で見られた早瀬周辺の流路単位タイプを利用する傾向とは異なっている。カットスロートトラウトでは、浮上稚魚の好適な微生物場所の条件は、上位スケールの地形条件等が異なる水域間でも共通しており、各々の水域内に異なる形で成立すると指摘されている。⁹⁶⁾ 本調査水域のアマゴ浮上稚魚の微生物場所条件（定位点の水深と流速）も、流下移動が推定された2009年を除くと、上流域におけるアマゴやサクラマスの浮上稚魚^{73, 77)} と同様であった（Table 4-2）。既報^{96, 97)} が示すように、サケ科魚類の浮上稚魚にとって好適な微生物場所が「速い流れに近い緩流部分」であるとすると、流路単位スケールにおける上・下流間の生息場所利用の違いは、好適な微生物場所の配置が両者で異なるために生じると考えられる。つまり、上流から下流にかけては、水面幅の増加に伴って岸から流心部までの距離が増加するほか、河床勾配の低下に伴い淵の延長が全体に占める比率が増加し、早瀬と平瀬では減少する。¹⁰¹⁾ そのため、岸沿いに多く見られる浅く流速の小さな微生物場所の候補地のうち、速い流れに近い場所は、上流側では遍在するが下流側では早瀬周辺に局在すると予想される。したがって、アマゴ浮上稚魚の流路単位タイプにおける上・下流間の生息場所利用の違いは、流程に沿って変化する大きな空間スケールの環境勾配に由来し、早瀬周辺の流路単位タイプの利用は、アマゴ生息域下流側に特有の現象であると考えられる。

以上のことから、アマゴ生息域下流側で浮上稚魚の保全や増殖を図るためには、まず、瀬・淵構造の保全が必要と考えられる。アマゴ生息域下流側を含む峡谷から扇状地にかけては、上流側の砂防ダムによる土砂供給の制限、⁶⁾ 護岸や床固工等による河道の固定⁷⁾ 等により、瀬・淵構造が消失する。瀬・淵構造は浮上稚魚の生息場所だ

けでなく、繁殖を含むサケ科魚類の生活全般を規定することから、⁵⁾ すべての保全対策の基本とすべきである。次に、既報^{70, 83, 84)} で推測されるように、流下移動により浮上稚魚の飢餓や被食リスクが高まるならば、流下を回避する必要があると考えられる。カットスロートトラウト浮上稚魚の流下は好適な微生物場所の不足により生じるとされ、¹¹⁵⁾ 本調査水域でも同様の流下が推定された（Fig. 4-2）。したがってアマゴ生息域下流側では、早瀬周辺の流路単位タイプ内の浅い場所に、大きな流速を低減する石や植物植生を整備し「速い流れに近い緩流部分」^{96, 97)} を生成することが重要といえる。最後に、サケ科魚類の浮上稚魚の流下移動は密度依存的に生じることから、⁸²⁻⁸⁴⁾ 生息場所の環境収容力と個体群密度のバランスを考慮する必要があると考えられる。特に、人工産卵場の造成、⁸⁵⁾ 発眼卵放流、⁹⁰⁾ 親魚放流⁹¹⁾ といった、浮上後の稚魚の生育を自然環境にゆだねる手法では、野生もしくは野生に近い状態の稚魚が確実かつ大量に得られるが、それに見合った浮上稚魚の生息場所が必要になると予想される。今後は、稚魚の添加量と好適な微生物場所の存在量の関係について、定量的な評価を行う必要がある。

第5章 アマゴ個体群の遺伝的構造

アマゴはサケ科に属する日本固有の亜種であり、本州太平洋岸、四国全域、九州の瀬戸内海流入河川に自然分布する。¹⁾ 本亜種の河川型個体群には、パーマーク、黒点、朱点を欠く無斑型のイワメが存在することが知られている。²⁸⁾ わが国では、1970年代以降、資源増殖のための養殖魚の放流が盛んに行われてきた。¹⁰⁾ そのため現在では、遺伝的に純粋なアマゴ個体群は滝やダムによって隔離された源流部だけに生息することが報告されている。¹⁹⁾ アマゴの分布南西端である九州では、ほぼすべてのアマゴが河川型個体群として河川上流域に生息している。³⁾ それら河川型個体群は河川内で大きく移動しないことが知られており、⁷¹⁾ その高い定住性は個体群間の遺伝的交流を制限するとともに、¹²⁴⁾ 局所適応をもたらすと予想される。^{12, 13, 16)} 養殖魚の放流は、野生個体群の中に適応的でない遺伝子を流入させ、異系交配弱勢^{17, 18)} や局所適応の崩壊¹²⁾ をもたらす可能性がある。したがって、九州のアマゴに関しては、予防的リスク管理の観点から在来個体群を探し出して保護する必要がある。

近年の研究では、アマゴを含む河川性サケ科魚類の在来個体群は、おもに放流履歴と放流魚の上流方向への移動制限（滝やダム）の位置、⁸⁹⁾ および放流がなされていない隣接した複数の個体群間における遺伝子型の一貫性や遺伝子型頻度の比較から推定できることが報告されて

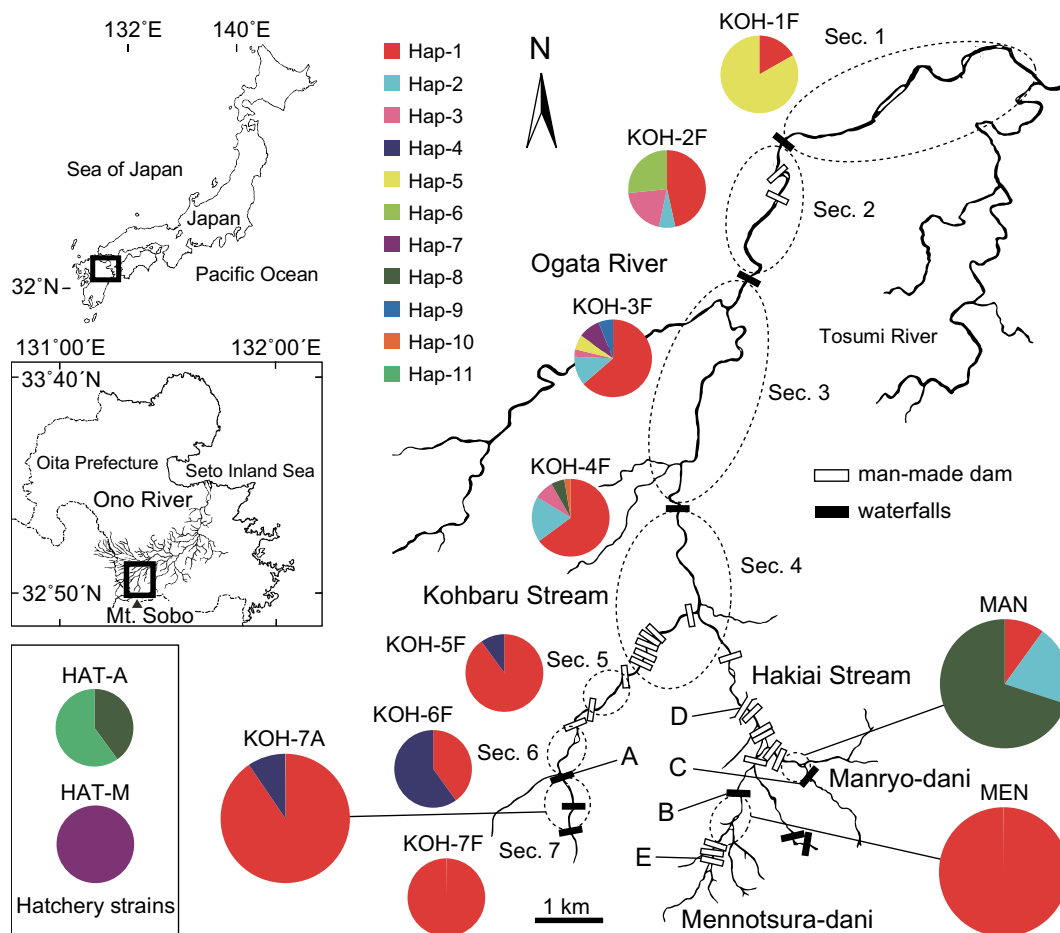


Fig. 5-1. Map of sampling sections with pie diagrams showing the distribution of mtDNA haplotype frequencies among amago and iwame populations in the Ogata River and its tributaries, the Kohbaru and the Hakiyai streams, northeastern Kyushu, Japan. Sampling sections are circled with broken lines. Capital letters (A–E) indicate falls (A: Ichigome Falls, B: Yoroibuchi Falls, C: Hiibachi Falls), a bridge (D: Shirouzu Bridge), and an erosion control dam (E). No fishing has been allowed since 1970 from the Shirouzu Bridge (D) to the uppermost dam (E) in Mennotsura-dani and from the junction with Mennotsura-dani to Hiibachi Falls (C) in Manryo-dani. For details of samples, see Table 5-1.

いる)。^{19, 20, 21)} 大分県の多くの瀬戸内海流入河川上流部にはアマゴが生息しているが、放流の影響を受けていないと考えられるアマゴ個体群は、大野川水系の一支流、神原川の最上流部だけに生息する可能性が示されている (Fig. 5-1)。^{*14} この水域は漁業・遊漁について開放されているが、神原川の隣接支流である波木合川には、イワメおよびアマゴ保護のための禁漁区が設けられている。イワメは当初、波木合川のメンノツラ谷に生息する新種のサケ科魚類として報告された。²⁸⁾ その後、本州と四国から6つのイワメ個体群が、通常のアマゴあるいはヤマメとともに発見されている。^{3, 125)} 現在、イワメはアマゴ

との交配実験^{126, 127)}に基づき、同所的に生息する通常のアマゴあるいはヤマメの無斑型突然変異体と考えられている。^{3, 128)} 波木合川メンノツラ谷のイワメ個体群は、隣接するまんりょう谷のアマゴとともに1966年に大分県の天然記念物に指定され、1970年からは生息地が禁漁になっている。しかし、まんりょう谷では1990年代に遊漁者が非公式にアマゴを放流したとの情報がある。^{*15} 神原川に生息するアマゴについて、これまで複数の研究³⁹⁻⁴¹⁾が行われてきたが、アマゴの遺伝的構造やイワメとの遺伝的關係については情報が無い。

*14 徳光俊二(内水面漁業協同組合に対する放流履歴の聞き取り調査;大分県海洋水産研究センター内水面研究所), 未発表(1999)

*15 竹田市内の地元住民, 私信

本研究では、大野川水系神原川の在来アマゴ個体群を特定するため、神原川と波木合川に生息する3つのアマゴ個体群（イワメ1個体群を含む）の遺伝的構造をmtDNAにより解析した。また、在来個体群の推定結果を検証するため、神原川全体で採集した稚魚とまんりょう谷に放流されたと予想される養魚場の系統についても調査した。これらの結果に基づき、当該水域の在来アマゴ個体群の保全手法を提案した。

材料と方法

調査場所

本研究では、緒方川と神原川のアマゴ生息域³⁹⁾である緒方川と十角川の合流点から五合目滝までの区間を調査対象水域とし、魚類の移動制限となる滝やダムの位置に基づいて7つの連続した調査区を設定した（Section 1-7, Fig. 5-1）。神原川と緒方川では、これまで禁漁措置がとられたことはない。漁協による公式な放流は、神原川と支流波木合川の合流点より下流側では毎年行われているが、神原川の最上流部（Section 7, Fig. 5-1）では実施されていない。^{*16} また、本調査水域より上流には魚類が生息していない。²⁷⁾ ^{*17} メンノツラ谷とまんりょう谷

はともに波木合川の支流であり（Fig. 5-1）、波木合川の白水橋からメンノツラ谷最上流部の砂防ダムまでの区間、およびメンノツラ谷とまんりょう谷の合流点からヒーバチの滝までの区間は1970年から禁漁になっている。メンノツラ谷にはイワメが生息しており、その生息上限は鎧淵の滝（落差16 m）から400 m上流の淵までであったが、1998年5月に生息域上流端のイワメ浮上稚魚47個体が520 m上流に移植放流され生息域が拡大された。¹²⁹⁾ メンノツラ谷の鎧淵の滝より下流側では、イワメはアマゴと共存しており、メンノツラ谷以外の波木合川全体にはアマゴが生息している。⁸¹⁾ 聞き取り調査では、まんりょう谷のヒーバチの滝の上流側に1990年代に養殖魚の非公式な放流がなされたとの情報が得られている。^{*15}

供試魚の採集

神原川では、2005年9月に最上流部のSection 7（Fig. 5-1）においてアマゴ63個体（KOH-7Aと表記、以下同様）を餌釣りにより採捕した（Table 5-1）。Section 7の流程は約1 kmであり、一合目滝（落差16 m）によって下流側調査区から完全に隔離されている。この調査区の集団サイズは、2005年9月時点で500個体以下と推定された。^{*18} また、大野川漁業協同組合によるアマゴ稚魚の放流が行

Table 5-1. Specimens of amago and iwame (*Oncorhynchus masou ishikawae*) and masu salmon (*O. masou masou*) used in this study

	Locality	Abbreviation	Date	n	FL (mm)	Species and status of samples
Kohbaru Stream	Section 1	KOH-1F	Feb. 2004	6	30-48	Newly-emerged amago fry*
	Section 2	KOH-2F	Feb. 2004	15	29-42	Newly-emerged amago fry*
	Section 3	KOH-3F	Feb. 2004	33	27-40	Newly-emerged amago fry*
	Section 4	KOH-4F	Feb. 2004	37	25-42	Newly-emerged amago fry*
	Section 5	KOH-5F	Feb. 2004	10	26-35	Newly-emerged amago fry
	Section 6	KOH-6F	Feb.-Mar. 2004	10	28-33	Newly-emerged amago fry
	Section 7	KOH-7F	Feb.-Mar. 2004	10	23-31	Newly-emerged amago fry, unstocked**
	Section 7	KOH-7A	Sep. 2005	63	70-227	Amago, unstocked**
Hakiai Stream	Mennotsura-dani	MEN	Mar.-Jun. 2005	10	100-225	Iwame, fishing prohibited since 1970
			Feb. 2008	13	136-324	Iwame, fishing prohibited since 1970
	Manryou-dani	MAN	Mar. 2007	20	93-235	Amago, fishing prohibited since 1970***
Hatchery		HAT-A	May 2008	10	154-196	Amago
		HAT-M	May 2008	10	160-185	Masu salmon

* Amago have been annually stocked into Section 1-4 by the Onogawa Fisheries Cooperative (OFC).

** No amago have been stocked into Section 7 (OFC staff, personal communication).

*** Some amago produced by a hatchery were stocked in the 1990s (local residents, personal communication).

*15 竹田市内の地元住民，私信

*16 大野川漁業協同組合，私信

*17 木本ら，未発表（2006）

*18 木本ら，未発表（2005）

われる前の2004年2-3月には、Section 1-7 (Fig. 5-1)においてアマゴ浮上稚魚121個体(KOH-1F-7F)をたも網で採集した。兄弟稚魚の採集を可能な限り回避するため、調査区1kmにつき10個体、一つの群れからは1個体を限度として採集を行った。

波木合川のメンノツラ谷では、2005年3-6月に鯉淵の滝より上流側の本来の生息域でイワメ10個体を、2008年2月に移植放流区間からイワメ13個体を餌釣りにより採捕した(合計23個体: MEN)。採捕区間の行程は約1kmで、鯉淵の滝により下流側水域と完全に隔離されている。鯉淵の滝より上流側のイワメの集団サイズは、2005年6月と2008年5月とともに約500個体と推定された。¹³⁰⁾

波木合川のまんりょう谷では、2007年3月にメンノツラ谷との合流点から200m上流の堰堤からヒーバチの滝までの区間でアマゴ20個体(MAN)を餌釣りにより採捕した。採捕区間の行程長は約1kmで、まんりょう谷とメンノツラ谷の合流点の上流側に位置する砂防ダムによって下流側水域から隔離されている。まんりょう谷のアマゴの集団サイズに関する情報はない。

2008年5月には、1990年代にまんりょう谷に放流された養殖魚を生産したと推定される大分県内の1養魚場が保持するアマゴ系統(HAT-A)とヤマメ系統(HAT-M)から、それぞれ10個体を採取した。この養魚場では、HAT-AとHAT-Mの2系統だけが斑紋形質の美しさ(パターン、小黒点、朱小点の数、形態、配置等)に基づいて20年以上にわたり選抜育種されてきた。ヤマメは北川水系(大分県の最南端に位置し太平洋西側に流入)源流部で採捕された個体に由来するが、アマゴの由来は不明である。

稚魚以外の採捕魚は、釣獲後に2-フェノキシエタノールで麻酔して尾叉長を測定し、脂鱗または尾鱗の一部を切除して99.5%エチルアルコールに保存するとともに、麻酔から回復したのち釣獲場所に放流した。稚魚は採集後に研究室に持ち帰り、麻酔して尾叉長を測定したのち、全魚体を99.5%エチルアルコール中に保存した。すべての試料は分析まで-30°Cで保存した。

遺伝子分析

供試試料からDNeasy Tissue Kit (Qiagen, Hilden, Germany)を用いて全DNAを抽出した。Kawamura *et al.*¹⁹⁾に従い、シトクローム b から12S rRNA (tRNA-Thr, tRNA-Pro, 調節領域およびtRNA-Pheを含む)までの約2.0 kbのDNA断片(D-loop領域)、および16S rRNAからtRNA-Met (tRNA-Leu, NADH subunit 1 領域, tRNA-Ile およびtRNA-Glnを含む)までの約2.0 kbのDNA断片(ND1領域)をPCRにより増幅した。プライマーセットは、D-loop領域についてCB3R-L (5'-CAY ATY MAR CCM GAA TGR TAT TT-3')と12SAR-H (5'-ATA RTR

GGG TAT CTA ATC CYA GTT-3')、¹³¹⁾ ND1領域については5'-ACC CCG CCT GTT TAC CAA AAA CAT-3'と5'-GGT ATG AGC CCG ATA GCT TA-3'¹³²⁾を用いた。PCR反応液は1倍濃度のGeneAmp PCR Gold Buffer, 0.1 mMのdNTPs, 2 mMのMgCl₂, 0.5 μMの各プライマー, 0.5 UのAmpliAq Gold DNA polymerase (Applied Biosystems), 12.5 μlの滅菌蒸留水および10-50 ngの抽出DNAを混合した20 μlの系とし、PCR反応条件は、GeneAmp PCR System 2720 (Applied Biosystems, Foster City, CA, USA)を用いて、95°Cで10分間の初期熱変性後、熱変性95°C/30秒、アニーリング55°C/30秒、伸長反応72°C/2分間のサイクルを35回繰り返したのち、最終伸長反応を72°C/10分間とした。得られたPCR産物の長さを電気泳動により確認したのち、以下の16種類の制限酵素を用いてPCR-RFLP分析を行った; Aci I, Afa I, Alu I, Bst UI, Cfr 13I, Dde I, Hae III, Hha I, Hinc II, Hinf I, Hsp 92II, Mbo I, Msp I, Scr FI, Taq I および Tsp EI (New England Biolabs, Beverly, MA, USA; Promega, Madison, WI, USA; Takara Shuzo, Kyoto, Japan; Toyobo, Tokyo, Japan)。各試料のPCR産物5-10 μlに対して、各制限酵素を説明書に従い作用させた。消化後のDNA断片は、3% NuSieve 3:1 アガロース (Lonza, Basel, Switzerland)を用いて50 V/1.5時間の電気泳動により分離し、臭化エチジウムで染色したのち、紫外線照明下で撮影した。制限酵素ごとに得られたDNA断片長のパターン(付録2)をすべて統合してmtDNAハプロタイプを定義した(付録3)。さらに、PCR-RFLPで得られたすべてのハプロタイプについてダイレクトシーケンスにより塩基配列を決定した。各PCR産物はillustra ExoProStar (GE Healthcare)で精製し、PCR-RFLPと同じプライマーセットを用いてBigDye Terminator v3.1 Cycle Sequencing KitによりABI PRISM 3130xl Genetic Analyzer (Applied Biosystems)で反応を行った。塩基配列はCLUSTAL W¹³³⁾を用いてアラインメントしたのち、Kawamura *et al.*¹⁹⁾が古座川のアマゴについて報告した塩基配列(GenBank accession nos. AB236731 for D-loop and AB236732 for ND1)と比較した。本研究で得られたハプロタイプ(Hap-1; 後述)はジーンバンクに登録した(GenBank under accession nos. LC055411 for D-loop and LC055412 for ND1)。

遺伝学的解析

すべてのmtDNAハプロタイプ間の系統関係を調べるため、コンピューター・プログラムTCS version 1.21¹³⁴⁾を用いてハプロタイプ・ネットワーク(95%統計的最節約ネットワーク)を構築した。各集団内の遺伝的多様性の指標として、ハプロタイプ数、ハプロタイプ多様度(h)、¹³⁵⁾塩基多様度(π)¹³⁵⁾をARLEQUIN version 3.5¹³⁶⁾を用いて定量化した。集団間の遺伝的多様性は、3つの隔離

Table 5-2. Variable nucleotide positions of D-loop and ND1 regions of mtDNA haplotypes detected from two amago populations, one iwame population, seven amago fry populations, and hatchery populations of amago and masu salmon. Dots indicate identity with Hap-1.

Haplotype	Position																						
	D-loop region (1,944bp)					ND1 region (1,963bp)																	
	Cb		tRNA Pro	Control region		12S rRNA		16S rRNA		tRNA Leu	ND1												
	1	1		*		*				*	*	*		*									
	9	0	0		2	6	1	2	3		1	1	1	4	6	6	6	7	9				
	2	4	6	2	3	9	2	6	3	1	8	8		5	0	4	4	7	4	7	8	8	0
	1	9	8	6	8	9	3	0	5	0	1	1	6	4	5	1	7	7	5	2	4	3	3
Hap-1	G	T	G	A	G	G	T	G	G	G	A	A	G	C	A	G	T	A	G	G	A	T	A
Hap-2	A	.	A	G	T	.	.	A	A	.	G	G
Hap-3	A	.	G	A
Hap-4	A	.	A	A	G	T	.	.	A	A	.	G	G
Hap-5**	C	.	.	.	G	.	.	A	C	.	C	.	.	A	G	G	.
Hap-6	A	C	.	.	G	G	.	.	.	T	.	.	A	.	G	G	.
Hap-7	.	.	.	G	.	A	G	G	.	A	.	.	.
Hap-8	A	G	G	.	.	.	T	.	.	A	.	G	G	.
Hap-9	A	C	A	G	T	.	.	A	A	.	G	G
Hap-10	T	G	.	A	A
Hap-11	A	G	T	.	.	A	.	G	G	.

* Transversion

** An insertion (82bp) was observed in D-loop control region (between 838-839bp).

集団 (KOH-7A, MEN および MAN) だけについて調べ、浮上稚魚の集団 (KOH-1F-7F) については family effect が予想されたため、分析を実施しなかった。¹³⁷⁾ 遺伝的多様性の指標として、3つの隔離集団間の Φ_{ST} (Φ -statistics)¹³⁸⁾ を ARLEQUIN により算出し、10,000回の並べ替え検定により有意性の判定を行った。また、集団間のハプロタイプ頻度の差異を ARLEQUIN の正確確率検定¹³⁹⁾により調べ、10,000回の de-memorization step を含む 100,000回のマルコフ連鎖サンプリングによる有意性判定を行った。

結 果

ハプロタイプの特徴と分布

すべての供試魚 (247 個体) について、mtDNA の D-loop 領域と ND1 領域の PCR-RFLP から得られた多型パターン (付録 2) を統合した結果、11 種類のハプロタイプが得られた (以後、Hap-1-11 と表記; Table 5-2, 付録 3)。D-loop 領域では DNA 長の多型が見られ、Hap-1-4 と Hap-6-11 は 1,944-bp であったが、Hap-5 では調節領域の 839 番目塩基の位置に 82-bp の挿入があり、DNA 長は 2,026-bp であった。ND1 領域では、本研究で検出されたハプロタイプ間に DNA 長多型はみられなかった。得ら

れた 11 種類のハプロタイプ間の塩基配列の差異は $0.53 \pm 0.29\%$ (平均値 \pm 標準偏差) であった。D-loop 領域には転位が 8 か所、転換が 2 か所あり、ND1 領域には転位が 9 か所、転換が 4 か所認められた (Table 5-2)。Hap-1 は 3つの隔離集団で共有され、メンノツラ谷のイワメ個体群 (MEN) で固定 (100%)、神原川のアマゴ個体群 (KOH-7A) で優占したが (90.5%)、まわりょう谷のアマゴ個体群 (MAN) では少なかった (10.0%; Fig. 5-1, Table 5-3)。アマゴ個体群 KOH-7A では、Hap-4 が少数 (9.5%) みられた。一方、アマゴ個体群 MAN では養魚場のアマゴ系統 (HAT-A) にみられる Hap-8 が優占し (70.0%)、Hap-2 (20.0%) がこれに次いだ。Hap-1 はすべての稚魚個体群 (KOH-1F-7F) にも共有され、すべてのハプロタイプ中で最も高い頻度 (62.8%) を示すとともに、最上流部の個体群 KOH-7F では単一であった。Hap-1 以外のハプロタイプのうち 8 種類 (Hap-2-3, Hap-5-10) は、大野川漁業協同組合により毎年公式な放流がなされている調査水域の中流から下流側 (Section 1-4) の個体群 (KOH-1F-4F) から得られたが (Table 5-3)、Hap-4 は上流側 (Section 5-6) の個体群 (KOH-5F-6F) だけから得られた。養魚場の系統のうち、アマゴ (HAT-A) では Hap-8 と Hap-11 がそれぞれ 40.0% と 60.0% 検出されたのに対し、ヤマメ (HAT-M) では Hap-7 だけが得られた。

Table 5-3. Haplotype distribution, number of haplotypes, haplotype diversity (h), and nucleotide diversity (p) of two amago populations (KOH-7A, MAN), one iwame population (MEN), seven amago fry populations (KOH-1F–7F), and hatchery strains of amago (HAT-A) and masu salmon (HAT-M).

Population	Number of samples	Number of individuals with haplotypes											Number of haplotypes	Haplotype diversity $h \pm SD$	Nucleotide diversity $\pi \pm SD$		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11					
KOH-1F*	6	1				5									2	0.333 ± 0.215	0.0011 ± 0.0007
KOH-2F*	15	7	1	3			4								4	0.714 ± 0.081	0.0011 ± 0.0007
KOH-3F*	33	21	4	1		2		3		2					6	0.581 ± 0.094	0.0035 ± 0.0018
KOH-4F*	37	24	7	3					2		1				5	0.548 ± 0.083	0.0009 ± 0.0005
KOH-5F*	10	9			1										2	0.200 ± 0.154	0.0005 ± 0.0003
KOH-6F*	10	4			6										2	0.533 ± 0.095	0.0012 ± 0.0007
KOH-7F*	10	10													1	0.000 ± 0.000	0.0000 ± 0.0000
KOH-7A	63	57			6										2	0.175 ± 0.060	0.0004 ± 0.0003
MEN	23	23													1	0.000 ± 0.000	0.0000 ± 0.0000
MAN	20	2	4							14					3	0.484 ± 0.113	0.0006 ± 0.0004
HAT-A	10							4			6				2	0.533 ± 0.095	0.0001 ± 0.0001
HAT-M	10								10						1	0.000 ± 0.000	0.0000 ± 0.0000

* Newly emerged fry

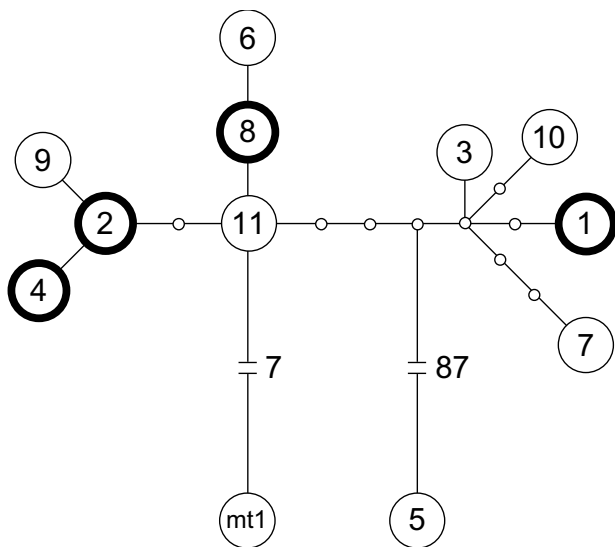


Fig. 5-2. The most parsimonious network of mtDNA haplotypes detected from two amago populations, one iwame population, seven populations of amago fry from the Kohbaru and Hakiai streams, and hatchery populations of amago and masu salmon. Numeral in each circle corresponds to the haplotype number in Fig. 5-1 and Tables 5-2 and 5-3, and mt1 represents the haplotype previously observed in amago by Kawamura et al. (2007). Circles surrounded by heavy lines represent the haplotypes detected from the three isolated populations. Small circles indicate missing haplotypes.

Hap-7 と Hap-8 は、それぞれ稚魚個体群 (KOH-3F–4F) でも確認された (Table 5-3)。ハプロタイプネットワーク

では、神原川のアマゴ個体群 (KOH-7A) と波木合川のイワメ個体群 (MEN) で頻度の高い Hap-1 は、2つのアマゴの隔離個体群 (KOH-7A と MAN) で確認された3つのハプロタイプ (Hap-2, Hap-4, Hap-8) と7–9塩基の置換で隔てられた (Fig. 5-2)。養魚場のアマゴ (HAT-A) から得られた Hap-8 と Hap-11 の差は1塩基であった。

集団内および集団間の遺伝的多様性

ハプロタイプ多様度と塩基多様度はそれぞれ0–0.714, 0–0.0035の範囲にあった (Table 5-3)。ハプロタイプ多様度は、公式な放流がある水域 (Section 2–4) のアマゴ浮上稚魚個体群 (KOH-F2–F4) と非公式な放流が疑われるまんりょう谷のアマゴ個体群 (MAN) で高かった。塩基多様度は、大きく異なるハプロタイプを含む稚魚の個体群 (KOH-3Fにおける Hap-5 と他のハプロタイプ, KOH-6Fにおける Hap-4 と他のハプロタイプ) で高かった。3つの隔離個体群 (KOH-7A, MEN および MAN) 全体の Φ_{ST} は高い値を示した ($\Phi_{ST} = 0.65, P < 0.001$)。3個体群の組み合わせのうち、まんりょう谷のアマゴ個体群 (MAN) と他の個体群との組み合わせでは、 Φ_{ST} 値は有意に0と異なっていたが ($\Phi_{ST} = 0.715–0.838, P < 0.001$; Table 5-4), 神原川のアマゴ個体群 (KOH-7A) とメンノツラ谷のイワメ (MEN) の組み合わせでは95%信頼区間に0が含まれた ($\Phi_{ST} = 0.039, P = 0.182$)。ハプロタイプ頻度についても KOH-7A と MEN の間では有意な差がみられなかったが ($P = 0.186$), 他の組み合わせでは有意な差が確認された ($P < 0.001$)。

Table 5-4. Estimated pairwise Φ_{ST} (below diagonal) and P -value of the pairwise exact test of population differentiation (above diagonal) among three isolated populations (i.e., two amago populations [KOH-7A, MAN] and one iwame population [MEN]).

Population	KOH-7A	MEN	MAN
KOH-7A		0.186	< 0.001
MEN	0.039		< 0.001
MAN	0.715*	0.838*	

Φ_{ST} overall value = 0.650 ($P < 0.0001$).

* $P < 0.0001$

考 察

在来個体群の特定

本研究で得られた mtDNA ハプロタイプ Hap-1 は、これまで放流が行われなかったと予想される波木合川メンノツラ谷のイワメ個体群 (MEN) で固定し、神原川のアマゴ個体群 (KOH-7A) で優占していた。さらに、Hap-1 はすべてのアマゴ浮上稚魚個体群 (KOH-1F-7F) にもみられ最も高い頻度を示したが、養魚場のアマゴからは全く検出されなかった (Table 5-3)。これらの結果から、Hap-1 は神原川と波木合川に生息するアマゴの在来のハプロタイプであると考えられる。もし仮に、過去に養魚場のアマゴがイワメ個体群 (MEN) 生息域に放流され、イワメと交配していたと仮定すると、養魚場のアマゴは多くの場合通常の体色を持つと考えられることから、放流の痕跡がイワメ個体群中におけるアマゴの出現やアマゴの頻度増加として残ると考えられる。しかし実際には、イワメは記載された 1961 年²⁸⁾ 以来存続しており、特に最近の少なくとも 20 年間は鑑淵の滝の上流側で単独生息域を形成している。^{81, 129)} これらのことは、メンノツラ谷のイワメ個体群 (MEN) が在来のハプロタイプを保持していること、すなわち、在来個体群であることを強く示唆する。この推論が正しければ、同じ Hap-1 が優占していた神原川のアマゴ個体群 (KOH-7A) も、在来個体群であると考えられることができる。

一方、まんりょう谷のアマゴ (MAN) では、養魚場のアマゴ (HAT-A) にみられた Hap-8 が優占していた (Fig. 5-1, Table 5-3)。他水域での先行研究^{19, 20)} で指摘されているとおり、大分県内でも、多くの養魚場において複数の河川や養魚場に由来する系統が養殖されている。^{*19)} しかし、本研究で調査した養魚場では、2つの系統 (HAT-A と HAT-M) だけが体色や斑紋形質の美しさに基づいて 20 年以上にわたり選抜育種されている。このうちのアマ

ゴ系統 (HAT-A) が、1990 年代にまんりょう谷に放流されたと考えられることから、本研究で 2008 年に採取したアマゴ系統 (HAT-A) の個体は、放流された当時のハプロタイプを保持していると期待される。また、HAT-A からは 2つのハプロタイプ (Hap-8 と Hap-11) が得られたが、両者の違いはわずか 1 塩基の置換であった。これらの mtDNA 分析結果から、まんりょう谷のアマゴ個体群 (MAN) の大部分は、非公式に放流された養魚場のアマゴ系統に置き換わったものと考えられる。しかし、個体群 MAN はヒーバチの滝より下流側で採捕された個体で形成されており、まんりょう谷に生息するすべてのアマゴ個体群を代表するものではない。養殖魚の非公式な放流はヒーバチの滝より上流側で行われたものの、アマゴ河川型個体群の高い定住性^{71, 81)} を考慮すると、滝で隔離されたとどこか別の場所に在来魚が生息している可能性は否定できない。

保全単位

河川性サケ科魚類の在来個体群は、ダムや自然滝で隔離された狭い源流域に生息することが多く、しばしば低い遺伝的多様性と高い近交弱勢のリスクを示す。^{20, 124)} 本研究においても、放流が行われていないと予想された 2つの隔離集団 (KOH-7A と MEN) は、放流が行われている水域の集団に比べ低い遺伝的多様性を示した (Table 5-3)。これは、遺伝子流動の制限や隔離された生息地の小さな環境収容力によってもたらされたと考えられる。¹⁹⁻²¹⁾ これらの遺伝的な脅威を緩和するための方法として、保全単位内部の分集団間における在来魚の移植が提案されている。^{19, 21, 140)} 一方、各分集団が局所適応している場合には、中立遺伝マーカーにおける遺伝的構造の不在のみに基づいて分集団間で移植を行うと、異系交配弱勢が生じる可能性が指摘されている。¹⁴¹⁾ したがって、保全単位の決定は遺伝的、形態学的、生態学的な特徴に基づき慎重に行われる必要がある。^{12, 142)} 波木合川メンノツラ谷のイワメ個体群 (MEN) と神原川のアマゴ個体群 (KOH-7A) は、mtDNA 分析では統計学的に区別することができなかったが (Table 5-4)、両者は体色において完全に異なっており、この体色の違いには核 DNA における遺伝的基盤が存在することが実験から明らかである。^{126, 127)} さらに、近藤、竹下⁸¹⁾ はメンノツラ谷ではイワメの産卵期が同所的に生息するアマゴより遅れることを報告している (ただし Kano *et al.*¹²⁸⁾ も参照)。データが示されていないものの、同様の指摘はイワメを天然記念物に指定する際の申請書類¹⁴³⁾ にも記述されている。したがって、波木合川メンノツラ谷のイワメ個体群 (MEN)

*19 木本ら、未発表 (2008)

と神原川のアマゴ個体群（KOH-7A）は、それぞれ独立した単位として保全すべきと考えられる。

保全の提案と実践

波木合川まんりょう谷のアマゴ個体群（MAN）は、ヒーバチの滝の下流側の禁漁区に生息しており、遊漁者による非公式な放流は1990年代に滝の上流側で行われた。養殖魚が放流された理由は、禁漁区の上限であるヒーバチの滝より上流側では遊漁が可能であるためと考えられ、⁸¹⁾ まんりょう谷のアマゴ個体群（MAN）は、滝の上流側から流下してきた養殖魚の遺伝子浸透を受けたと考えられる。もし同様の放流がメンノツラ谷の禁漁区の上限（最上流部の砂防堰堤）より上流側でなされた場合には、放流地点から流下してきたアマゴとの交配によって、イワメ個体群は消滅する可能性も考えられる。したがって、波木合川メンノツラ谷のイワメ個体群（MEN）とまんりょう谷のアマゴ個体群（MAN）を保全するためには、大野川漁業協同組合と大分県の規則で設定されている禁漁区の上限を撤廃し、さらに放流を禁止することが必要である。

神原川のアマゴ個体群（KOH-7A）は、これまで推論してきたとおり、神原川上流域における在来個体群であると考えられる。また、九州において極めて希少な在来アマゴ個体群の一つであるとともに、メンノツラ谷のイワメ個体群（MEN）と最も緊密な関係にあるアマゴ個体群と予想されることから、アマゴ個体群 KOH-7A は保全する必要があると考えられる。こうした著しい独自性にもかかわらず、本研究が行われるまで KOH-7A は漁業・遊漁に開放されてきた。

本研究結果に基づき、大分県は大野川漁業協同組合、竹田市、地元遊漁者団体等に対して以下の3つの提案を行った：1) 波木合川における禁漁区上限の撤廃、2) 同河川の禁漁区における放流の禁止、3) 神原川の一合目滝より上流全域における漁業・遊漁および放流の禁止。これらの提案は受け入れられ、2009年から実践された（詳細を第6章 総合考察で記述する）。

第6章 総合考察

本研究では、九州北東部におけるアマゴの保全を図るため、大分県大野川水系緒方川とその支流、神原川と波木合川を対象水域として、生息域全体にわたるアマゴの流程分布の特徴を把握するための魚類群集解析（第2章）、自然再生産の実態を把握するための浮上稚魚分布調査（第3章）、自然再生産の促進に必要な知見を把握するための浮上稚魚の生息場所利用調査（第4章）、そして在来アマゴ個体群の生息水域を特定するための遺伝構造分析

（第5章）を実施した。

本章では、各章の内容を九州北東部におけるアマゴの保全という目的に沿って改めて評価、解釈するとともに、各章で個別に得られた結果の関連性を検討することで、本調査水域におけるアマゴ保全策の全体像を導出することを目的とする。さらに、今後の課題や成果の活用についても考察する。

流程に沿った魚類群集の変化

第2章では、大野川水系緒方川とその支流、神原川と波木合川において生息魚類の潜水目視観察を実施し、4目7科14種（亜種を含む）を確認した。また、魚類群集は上流側のアマゴとタカハヤが優占する単純な組成から、下流側のウグイやカワムツ等のコイ科魚類が優占するより複雑な組成へと移行し、この変化は流程に沿って単調な変化を示す大きな空間スケールの環境勾配（標高、河床勾配、水面幅、流量、水温）と相関することを明らかにした。一方、コイ科魚類の個体群密度は単調な変化を示さず、特にタカハヤの個体群密度は、アマゴ・タカハヤを中心とする上流側の群集からコイ科魚類を中心とする下流側の群集への移行帯（transition zone）³³⁾ において著しく低かった。移行帯の上流側には堰堤群が存在していたことから、移行帯では人為改変の悪影響が生じている可能性が考えられる⁴⁰⁾。

魚類群集の移行帯で環境の人為改変の悪影響が生じる可能性を考慮することは、九州北東部においてアマゴの保全を図る上で非常に重要と考えられる。なぜならアマゴは冷水性魚類であり、^{3, 45)} 河川水温は一般に下流方向に上昇するため、⁶⁰⁾ 九州を含む西日本でアマゴ個体群密度が下流方向に低下することは、仮に人為改変の悪影響による現象であったとしても、環境勾配に沿った自然現象と区別することが難しいためである。特に本調査水域では、アマゴの生息域の7割以上が移行帯を含む下流側水域に存在したことから、移行帯と人為改変の関係は重要である。アマゴ個体群密度の下流方向への低下要因を自然現象と人為改変の影響に分離するためには、人為改変を受けていないアマゴの生息河川において、個体群密度の流程変化様式を明らかにする必要がある。しかし、源流部から扇状地にかけては河床勾配や河川形態型等が急激に変化すること、³⁰⁾ 河川の砂防工事が源流部から扇状地までの溪流で行われること、⁶⁾ そして国内の河川にはすでに夥しい数の砂防ダムが建設されていること^{39, 40, 87, 88)} を考慮すると、西日本の多くの河川において魚類群集の移行帯は砂防ダム群の直下に位置するものと考えられる。したがって、アマゴの個体群密度の流程変化を調べることによって移行帯における人為改変の影響を推定することは、現時点では困難と思われる。

一方、多くのコイ科魚類を含む温水魚は広温性であり、

その生息量は水温以外の要因にも強く規定されることから、⁴⁵⁾ コイ科魚類の個体群密度の流程変化を調べて移行帯における人為改変の影響を推定することは有用と考えられる。本研究では、タカハヤ、ウグイ、カワムツの個体群密度の流程変化は、移行帯内部において、水温や地形といった大きな空間スケールの環境勾配と一致しなかった。移行帯内部の魚類生息量は、より小さな空間スケールの要因に規定されることから、^{34, 44, 62)} これらの魚種の個体群密度と水深、流速、河床材料等の環境変数の関係を調べることが推奨される。さらに、小さな空間スケールでは、魚類の生息量は物理環境よりも種間競争等の生物間相互作用に強く影響を受けることが知られている。⁴⁴⁾ 特にタカハヤは、アマゴ、カワムツ、ウグイ等と共存した場合には種間関係で最下位となり、不利な場所で生活する。^{45, 144, 145)} 人為改変の影響は、種間関係を通じてもっとも順位の低いタカハヤの生息量に顕著に反映される可能性も考えられることから、タカハヤの生息量は、移行帯における人為改変の影響を推定する上で特に有用な指標になる可能性が考えられる。

また、緒方川の下流側にはシマドジョウ属魚類が生息していた。本研究では潜水目視観察を行ったため属までの分類としたが、先行研究では、緒方川のシマドジョウ属は、隣接する大分川水系のシマドジョウ類とともにシマドジョウ（4倍体）*Cobitis biwae* に同定されている。^{146, 147)} 筆者らも、2013年11月にSt. 1-2 (Fig. 2-1)においてシマドジョウ属魚類をタモ網で採集し、胸鰭基部骨質盤の形状等⁵³⁾に基づきシマドジョウ（4倍体）であることを確認した。^{*20)} シマドジョウ（4倍体）は、中国・四国地方の瀬戸内側西部地域に広く分布するが、九州では大分川水系と大野川水系だけから報告されており、¹⁴⁷⁾ ギギ *Pseudobagrus nudiceps*¹⁴⁸⁻¹⁵⁰⁾ やドンコ¹⁵¹⁾ の地理的分布および遺伝的類縁性ととともに、これら地域と九州北東部河川の深い生物地理学的関わりを示す。¹⁴⁷⁾ このことは、第5章で明らかになった神原川の在来アマゴ個体群の系統関係を考察する上で、今後、中国・四国地方の瀬戸内側西部地域のアマゴ個体群との関係を考慮する必要があることを示している。

アマゴ浮上稚魚の流程分布

第3章では、全調査水域（16.3 km）の潜水目視観察によりアマゴ浮上稚魚の流程分布を調べ、個体群密度は上流側で高く下流側で低いことを明らかにした。また、浮上稚魚の分布の偏りは約1ヶ月間変化せず、幼魚期以降

のアマゴの個体群密度と有意な相関を示した。これらの結果と、幼魚期以降のアマゴで報告されている高い定住性を考慮すると、アマゴ浮上稚魚は少なくとも約1か月間、産卵床付近に留まるものと考えられた³⁹⁾。

下流側で浮上稚魚の個体群密度が低い理由として、第3章では高い釣獲圧による親魚数の不足と、下流側で岩盤河床やトロの地形が多いことによる産卵適地の不足を指摘した。一方、第2章の魚類群集の変化様式を考慮すると、浮上稚魚の個体群密度が低い場所は、魚類群集の移行帯を含む下流側水域と一致する。このことは、第2章で考察した人為改変の影響が、下流側水域におけるアマゴ浮上稚魚の個体群密度低下にも関与する可能性を示している。砂防ダムは上流から下流した土砂を捕捉して下流への土砂供給を制限することから、⁶⁾ 下流側では河川地形の変化や河床の低下、⁶⁵⁾ 河床の露盤化⁶⁶⁾が生じ、水深、流速、河床材料等の変化を伴ってアマゴの産卵場所を劣化させている可能性も考えられる。国内では、多くの砂防ダムが1970年代以降に建設され、⁸⁷⁾ 砂防ダムによる河床の露盤化は設置後の時間経過に伴って進行することが知られている。⁶⁶⁾ 本調査水域の下流側（例えばSec. 2）では、2回の調査を通じてほとんど浮上稚魚が確認されなかったが、1970年代にはアマゴの産卵行動が頻繁に観察されていた。^{*21)} このことは、砂防ダムによる産卵環境の劣化が、設置後30~40年を経て顕在化したことを示すのかもしれない。

また、第5章で行ったアマゴ浮上稚魚のmtDNAハプロタイプ分析により、毎年養殖魚が放流されている下流側水域には、非在来個体が生息している可能性が示された。⁴²⁾ これまで、サケ科魚類の様々な形質に関して局所適応の存在が報告され、放流された環境に対する養殖魚の適応度は在来個体より低いことが予想されている。¹¹⁻¹⁶⁾ アマゴの再生産に関して局所適応の存在を示す報告はないが、神原川のアマゴ生息上限（木村、1959；木本ほか、未発表²⁷⁾、^{*22)}である五合目の滝（落差11 m）の滝壺では、アマゴ、ヤマメの河川型個体群にとって良好な産卵場所とされる平瀬^{105, 119)}がほぼ存在しないにもかかわらず、2004-2010年4月には常に浮上稚魚が確認された。^{*23)} 滝壺の端や底部では、放卵・放精は未確認ながらアマゴの産卵行動が観察されることから、^{*23)} 最上流部のアマゴは下流側とは異なる環境でも産卵するものと考えられる。これが局所適応に相当するかどうかは、移植実験（common garden experiments）等により明らかにする必要があるものの、^{12, 14)} アマゴの再生産に関する形質

*20 木本ら、未発表（2013）

*21 足立徹信氏（養魚場 命水苑）、私信

*22 木本ら、未発表（2006）

*23 木本ら、未発表（2010）

においても、局所適応が存在する可能性を示すものである。したがって、下流側水域におけるアマゴの自然再生産の低下は、非適応的な養殖魚の放流によってもたらされた可能性も考慮するべきと思われる。

アマゴ浮上稚魚の生息場所利用

第4章では、アマゴ生息域の下流側で、流路単位スケールにおける浮上稚魚の生息場所利用を調べるため、緒方川の1.4 km 区間で複数年にわたる潜水目視観察を行った。浮上稚魚数は、早瀬周辺の流路単位タイプと有意な正の相関、沿岸水深および産卵床からの距離と有意な負の相関を示した。早瀬周辺の流路単位タイプを利用する傾向は下流側水域に特有であり、これは、高いエネルギー効率をもたらす好適な微生物場所（速い流れに近い緩流部分）が、上流側では遍在するが、下流側では早瀬付近に局在するためと考えられた。ただし、流路単位スケールでこれらの条件が満たされていても、微生物場所スケールの環境条件が不十分な場所では、浮上稚魚が下流方向に移動する可能性が示された。以上のことから、アマゴ生息域下流側において浮上稚魚の保全や増殖を図るためには、早瀬周辺の流路単位タイプの内部に好適な微生物場所を整備すること、環境収容力と稚魚の増殖量のバランスを考慮することが重要と考えられる。⁴¹⁾

本研究では、2009年の1-3月に河道狭窄部（区画35-50）で確認された浮上稚魚が下流方向に移動したと推定された。本研究はアマゴの自然産卵に由来する浮上稚魚を対象とし、受精卵や発眼卵に対する標識を行わなかったため、厳密には、確認された浮上稚魚がどの産卵床に由来するのかわからない。しかし、サケ科魚類の浮上稚魚が産卵床付近に留まるか下流方向に移動すると推定されていること、^{82, 83, 114, 115)} 2009年の調査期間中には区画51より上流でアマゴ浮上稚魚が確認されなかったことを考慮すると、河道狭窄部の浮上稚魚の大部分は、2008年秋に区画51に形成された産卵床に由来する可能性が高いと考えられる。区画51の産卵床は、2008年に区画50の上流端に出現した新しい早瀬の上流側にある平瀬部分に形成されていた。この場所は、2008年3月には最大水深1.7 mの淵であったが、2008年の秋までの間に、礫が大量に堆積することで早瀬に変化した。流路全体を埋めた粒径5 cm前後の礫により、早瀬の上流端の水深は約0.2 mと浅くなり、河床は調査者の足が20-30 cm沈むほど柔らかく、アマゴの産卵場として優れていたと推測される。^{*24} このように、突然現れた早瀬の上流側で実際にアマゴが産卵したことを考慮すると、本調査水域では、人工産卵場造成等⁸⁵⁾によって産卵に好適な環境を整備

することで、自然産卵を誘発できると考えられる。ただし、中村⁸⁵⁾による人工産卵場造成手法は、イワナが産卵する小支流を対象として開発された技術である。アマゴやヤマメは、イワナに比べて河川の本流で産卵する傾向が強いことから、¹²⁰⁾ 今後は、本調査水域のような河川の本流においても、人工産卵場の造成技術を開発する必要があると考えられる。

第4章では、これらの浮上稚魚が流下した直接的原因として、浮上した場所に早い流れを緩和する石や植生等の構造がなかったことを挙げた。この推定が正しいと仮定すると、アマゴ浮上稚魚が流下移動するかどうかは、浮上稚魚の問題ではなく、親魚の産卵場所選択に規定されることになる。タイセイヨウサケで予測されるように、サケ科魚類浮上稚魚の流下移動が適応度を下げる行動^{79, 83, 84)}であるなら、親魚の産卵場所選択には稚魚の流下移動を回避する機構が存在するかもしれない。しかし、サケ科魚類の産卵場所選択に関して、浮上稚魚の生息場所が基準になるという報告はない。^{105, 119, 120, 152-154)} 仮に、アマゴの産卵場所選択では、本来的に浮上稚魚の生息場所が考慮されないとすると、浮上稚魚の流下移動は、産卵床下流側の環境に問題があるために生じるといえる。本調査水域は、人為改変の影響が推定された魚類群集の移行帯内部に位置することから（第2章）、産卵床下流側の環境が劣化していた可能性も考えられる。また、2008年に区画50の上流端に出現した新しい早瀬は、2009年秋には礫の流失により消滅していた。^{*25} このような一時的な早瀬や人工産卵場では、長期間にわたって存在している自然の早瀬とは周辺の環境（植物植生や石の堆積等）が異なるのかもしれない。この場合には、第4章で推定されたとおり、産卵床下流側の早瀬付近に早い流れを緩和する岩や植生等の構造を造成することが有用である。他方、浮上稚魚の生息場所が産卵場所の選択基準になるとすれば、その場所に産卵した親魚の行動に問題があることになる。第5章で示したように、本調査水域では養殖魚が放流されていることから、⁴²⁾ 非適応的な放流個体が産卵していた可能性も考えられる。この場合にも、上記と同様に生息場所の造成は有効であるが、長期的には、この場に適応した在来個体による自然再生産を促進すべきと考えられる。今後は、アマゴ親魚の産卵場所選択と浮上稚魚の生息場所の関係を調べる必要があるだろう。

アマゴ個体群の遺伝的構造

第5章では、神原川と支流波木合川に生息する3つのアマゴ隔離個体群（神原川源流部のアマゴ、波木合川まんりょう谷のアマゴ、波木合川メンノツラ谷のイワメ）

*24 木本ら、未発表（2008）

*25 木本ら、未発表（2009）

の遺伝的構造を mtDNA 分析により調べた。得られた 11 種類のハプロタイプのうち Hap-1 はすべての隔離個体群に見られ、イワメで固定 (100%)、神原川源流部のアマゴで優占したほか (90.5%)、神原川全体で採集したアマゴの浮上稚魚でも優占していた (62.8%)。一方、まんりょう谷のアマゴでは Hap-1 は少なく (10.0%)、過去に放流されたと推定される養魚場のアマゴのハプロタイプが優占していた。以上の結果から、神原川源流部のアマゴとメンノツラ谷のイワメは在来個体群であり、まんりょう谷のアマゴは養殖魚にほぼ置換されていると推測された。これらに基づいて 3 隔離個体群それぞれを単位とする保全案を提案し、漁業関連規則を改正した。⁴²⁾

神原川源流部の漁業関連規則の改正では、一合目滝から上流全域において漁業・遊漁および放流を禁止としたが、一合目滝から上流のアマゴ個体群には、非在来と予想されるハプロタイプ (Hap-4) を持つ個体が混在 (9.5%) していた。一合目滝の上流には三合目滝 (落差 10 m) と五合目滝 (落差 11 m) があり、Hap-4 は一合目滝と三合目滝の間だけで検出された。したがって、厳密な在来個体群生息水域は三合目滝より上流といえるが、三合目滝は登山道から離れているため密漁の監視が困難と予想された。一方、一合目滝は林道から近く、滝口付近には祖母山の登山客用の駐車場が整備されているため、監視が行いやすい。これらの理由により、一合目滝から上流全域を保全対象水域とした。

Hap-4 は浮上稚魚からも検出されたが、他のハプロタイプと異なり、一合目滝から約 1.5 km 下流までの狭い範囲に見られ、一合目滝の直下で最も高い頻度 (60%) を示した。こうした限られた分布と一合目滝のそばに 1990 年代まで養魚場が稼働していたこと^{*26} を考慮すると、Hap-4 はこの養魚場の飼育魚に由来する可能性が高いと考えられる。本研究では、非在来と予想される Hap-4 を含めた保全案が、大野川漁業協同組合、竹田市、地元遊漁者団体等に了承され、禁漁区が設置された。³²⁾ 今後は、禁漁区内における Hap-4 の動態をモニタリングする必要がある。

神原川の源流部は、これまで禁漁の対象に指定されることがなく、しかも上記のとおり下流端に車道や駐車場が敷設されていることを考慮すると、放流の影響をほとんど受けていなかったことは奇跡的な幸運といえる。今後は、大分県内の他河川に加えて、生物地理学的関わりが推定される中国・四国地方の瀬戸内側西部地域に生息するアマゴについても遺伝学的な解析を行い、系統的な位置付けを明らかにする必要があるだろう。一方、これまでに和歌山県古座川¹⁹⁾ と高知県奈半利川¹⁵⁵⁾ から在来ア

マゴ個体群が報告されており、本研究は前者と同じ mtDNA の領域を解析したため結果の比較が可能であったが、後者とは領域が異なったため比較できなかった。本研究と Kawamura *et al.*¹⁹⁾ で解析した領域 (D-loop と ND1) は、塩基配列の決定が困難であり、あまり使い勝手の良い解析部位とはいえない。^{*27} 今後、国内の在来アマゴ個体群のデータベースを構築する場合には、岡部、小松¹⁵⁵⁾ が用いた領域 (ND5 と Cb) も考慮すべきと考えられる。

波木合川まんりょう谷のアマゴ個体群がほぼ養殖魚に置換された可能性が示されたことから、神原川源流部のアマゴ個体群は、単に大野川水系の一支流の在来アマゴ個体群であるだけでなく、イワメと最も近い関係にあるアマゴ個体群として希少性が高いと考えられる。本研究では、在来個体群を推定するために mtDNA の情報だけを用いたが、今後、アマゴとイワメの遺伝的関係を明らかにするためには、さらに情報量の多いマイクロサテライトや AFLP 等、核 DNA を用いた解析を実施する必要がある。^{19-21, 156)} 一方、Kano *et al.*¹²⁵⁾ は国内のイワメ個体群の現状を調べ、これまでに報告された 7 個体群のうち、4 個体群は大量の養殖魚の放流や自然災害等でほぼ絶滅したこと、安定的な個体群は本調査水域のメンノツラ谷と三重県員弁川の三国谷だけに存在することを報告している。ただし、員弁川のイワメは単独生息域を持たずアマゴと共存していること、¹²⁸⁾ 2007 年に天然記念物に指定された後も遊漁に開放されていること¹²⁵⁾ から、養殖されたアマゴがイワメ生息域に放流され、在来のアマゴやイワメと交雑する、または交雑した可能性を排除できない。養殖魚との交雑が進めば、員弁川のイワメとアマゴの遺伝的関係、さらには大野川のイワメとの遺伝的関係を調べることは極めて困難になることから、員弁川のイワメ個体群の早急な遺伝的構造の調査と公的な禁漁措置が望まれる。

結 論

以上をまとめると、第 2 章 (流程に沿った魚類群集の変化) と第 5 章 (アマゴ個体群の遺伝的構造) は、それぞれ個別の結果を示しながら、第 3 章 (アマゴ浮上稚魚の流程分布) と第 4 章 (アマゴ浮上稚魚の生息場所利用) で見られた下流側水域における浮上稚魚の分布の制限要因として、それぞれ人為的影響 (第 2 章) と養殖魚の放流の影響 (第 5 章) を示唆する構造になっている。しかし、現時点では、これらが真に自然再生産の制限要因であるか否かを明らかにすることは困難である。それは、比較対照すべき砂防ダムや放流の影響がない河川

*26 足立徹信氏 (養魚場 命水苑), 私信

*27 米加田 徹 (国立研究開発法人水産総合研究センター増養殖研究所), 私信

が存在しないためであり、また、それらの影響が生じる前の神原川や緒方川の状態が定量的な情報として残っていないためでもある。ただし、定性的な情報では、本調査水域の最下流部でアマゴの自然産卵が頻繁に見られていたことから、両要因が何らかの悪影響を与えている可能性は否定できない。

以上から、本調査水域のアマゴ個体群の現状として以下の結論が得られた。

- 1) 移行帯を含む下流側水域は、人為改変の悪影響を受けている可能性がある。
- 2) アマゴ生息域の7割以上は、移行帯を含む下流側水域に含まれる。
- 3) アマゴの自然再生産は移行帯より上流で良好、その下流では低調である。
- 4) 在来アマゴ個体群は神原川の一合目滝より上流と波木合川のメンノツラ谷（イワメ）に生息している。
- 5) まんりょう谷では、ヒーバチの滝の下流側はほぼ養殖魚にほぼ置き換わっているが、滝の上流側には在来アマゴ個体群が生息している可能性がある。
- 6) 移行帯を含む下流側水域には非在来のアマゴが生息している可能性がある。

これらに基づき、保全方法（ゾーニング管理）として以下が導出された。

- 1) 神原川の一合目滝から上流全域において、漁業と遊漁および放流を禁止。
- 2) 波木合川の現行禁漁区の上限を撤廃し、白水橋から上流全域において、漁業と遊漁および放流を禁止。
- 3) 両禁漁区より下流側では漁業と遊漁および放流を可能とする。
- 4) ただし、移行帯を含む下流側水域では、人為改変や放流の影響によりアマゴの自然再生産が阻害されている可能性があるため、浮上稚魚の生息場所整備や放流の見直しにより、自然再生産の促進を試みる必要がある。

筆者らは、これらのゾーニング案の導入の可否を、地元住民、大野川漁業協同組合、遊漁者、地元行政（竹田市）等で組織した委員会において協議した。協議内容の詳細は木本³²⁾に譲るが、結論としてこれらの案は受け入れられた。このうち、1)は大野川漁業協同組合の規則（漁業権行使規則と遊漁規則）の新設を、2)は大野川漁業協同組合の規則と大分県の漁業調整規則の改正・新設を必要とした。関係者の努力により、大野川漁業協同組合の規則は2008年7月23日付、大分県の漁業調整規則は2009年10月16日付で変更された。

現在、このようにして改正・新設された漁業関連規則に基づき、大野川においてイワメを含むアマゴの保全が実施されている（Fig. 6-1）。



Fig. 6-1. A billboard notifying the fishing and stocking-prohibited area above Ichigome Falls of the Kohbaru Stream. This area was established in July 2008 on the basis of this study.

要約

第1章 緒言

アマゴ *Oncorhynchus masou ishikawae* はサケ科に属する日本固有の亜種であり、神奈川県以西の本州太平洋岸、四国全域、九州の瀬戸内海流入河川に自然分布する。分布南限域である九州には河川型個体群だけが生息している。アマゴを含む在来サケ科魚類では、種苗生産技術が確立された1970年代以降、おもに養殖魚の放流によって資源の維持・増殖がなされ、効果を上げてきた。しかし近年、放流された養殖魚が野生個体群の中に適応的でない遺伝子を流入させ、異系交配弱勢や局所適応の崩壊をもたらす可能性が明らかにされている。また、養殖魚の放流が長期にわたり継続された結果、アマゴを含む国内の河川性サケ科魚類の在来個体群は絶滅の危機にあり、自然滝やダムで隔離された河川源流部だけに残存している。このように、放流はアマゴを含む野生の河川性サケ科魚類の存続に悪影響を与える可能性が高いことから、長期的な個体群の保全のためには実施すべきでないが、漁業・遊漁による短期的な利用のためには必要である。近年、河川性サケ科魚類の保全と利用の両立を図るための方法として、在来個体群の生息水域と自然再生産の実態に基づいて河川を区分し、水域ごとに放流と漁業・遊漁管理手法を使い分けるゾーニングが注目されている。本研究では、在来アマゴ個体群が生息する可能性の高い大分県大野川水系神原川と支流波木合川の一部区間および神原川が流入する緒方川の上流側区間を調査対象水域として、ゾーニング管理を導入するために必要な知見を得るために、以下の4つの調査を実施した。

第2章 流程に沿った魚類群集の変化

大野川水系緒方川と支流神原川および波木合川に約 1 km おきに設けた 15 の調査点において、2003 年 10 月、2004 年 2 月と 8 月に生息魚類の潜水目視観察を行い、魚類群集組成の流程に沿った変化様式を調べた。すべての調査で 4 目 7 科 14 種（亜種を含む）が確認され、総確認個体数は 18,015 個体であった。魚類群集は、上流側調査点のアマゴとタカハヤが優占する単純な組成から、下流側調査点のウグイやカワムツ等のコイ科魚類が優占するより複雑な組成へと明確に移行した。多変量解析の結果、15 の調査点はアマゴとタカハヤが優占する上流側調査点（標高 415–820 m）、ウグイ、カワムツ、タカハヤが優占する移行帯の調査点（260–397 m）およびコイ科魚類とヨシノボリ類が優占する下流側調査点（232–255 m）の 3 つのグループに分類された。さらに、これらの群集組成の変化様式は、調査水域の流程（16.3 km）に沿って単調な変化を示す 6 つの環境変量（河川形態型、標高、河床勾配、平均水面幅、流量および日平均最低水温）と有意に相関していたことから、流程に沿った環境勾配に大きく規定されるものと考えられた。一方、コイ科魚類、特にタカハヤの個体群密度は流程に沿った単調な変化を示さず、砂防堰堤下流側の移行帯で減少していた。こうした魚種別の個体群密度の変化は、人為改変による生息環境の悪化を含む、より小さな空間スケールの環境要因に規定されるものと考えられる。

第3章 アマゴ浮上稚魚の流程分布

大野川水系緒方川と支流神原川に設けた 14 の調査区間（総延長 16.3 km）において、2005 年 1–4 月に 2 回（11–32 日間隔）の潜水目視観察を行い、アマゴ浮上稚魚の流程分布を調べた。浮上稚魚の個体群密度は上流側の 4 調査区間で高かったが下流側 6 調査区間では著しく低く、流程分布の偏りは 2 回の調査を通じて変化しなかった。また、2003 年 10 月、2004 年 2 月および 8 月に調べた幼魚期以降の個体群密度も上流側が高く、季節ごとに有意な相関を示した。さらに、2005 年 1–4 月における浮上稚魚の個体群密度と、2004 年 8 月における幼魚期以降の個体群密度は有意な相関を示した。これらの結果と、既報が指摘するアマゴの河川型個体群における生活場所と産卵場所の近接を考慮すると、九州の河川上流域では、アマゴ浮上稚魚は少なくとも約 1 か月間、産卵床付近に留まるものと考えられる。

第4章 アマゴ浮上稚魚の生息場所利用

アマゴ生息域の下流側である大野川水系緒方川の 1.4 km 区間において、流路単位スケールにおける浮上稚魚の生息場所利用様式を調べた。2007–2009 年の 1–3 月にそれぞれ 11、3、5 回の潜水目視観察を行い、連続した

56 区画（各 25 m）の両岸に沿って浮上稚魚数を計数するとともに、各区画の環境変量（流路単位タイプ、産卵床からの距離、川幅水深比および左右岸の水深、流速、植生被度）を測定した。浮上稚魚数は、早瀬周辺の流路単位タイプと有意な正の相関、沿岸水深および産卵床からの距離と有意な負の相関を示した。このうち、早瀬周辺の流路単位タイプを利用する傾向は下流側水域に特有であった。これは、浮上稚魚に高いエネルギー効率をもたらす好適な微生息場所（速い流れに近い緩流部分）が、上流側では遍在するが、下流側では早瀬付近に局在するためと考えられる。一方、流路単位スケールでこれらの条件が満たされていても、微生息場所スケールの環境条件が不十分な場所では、浮上稚魚が下流方向に移動する可能性が示された。以上のことから、アマゴ生息域下流側において浮上稚魚の保全や増殖を図るためには、早瀬周辺の流路単位タイプの内部に好適な微生息場所を整備することが重要と考慮されることが重要と考えられる。

第5章 アマゴ個体群の遺伝的構造

大野川水系支流神原川の最上流部に生息するアマゴの 3 隔離個体群（無斑型のイワメを含む）を保全するため、mtDNA を用いて遺伝的構造を調べた。神原川支流波木合川のメンノツラ谷にはイワメが生息し、隣接するまんりょう谷のアマゴとともに生息域の大部分が禁漁であるが、後者では 1990 年代に禁漁区の上流側で非公式な養殖魚の放流が行われたとの情報がある。一方、神原川源流部は開放されているが、これまで大野川漁業協同組合による公式な放流記録はない。得られた 11 種類のハプロタイプのうち Hap-1 は、すべての隔離個体群に見られ、イワメで固定（100%）、神原川源流部のアマゴで優占（90.5%）したほか、神原川全体で採集したアマゴ浮上稚魚でも優占していた（62.8%）。一方、まんりょう谷のアマゴでは Hap-1 は少なく（10.0%）、過去に放流されたと推定される養殖魚のアマゴのハプロタイプが優占（70%）していた。これらの遺伝的構造とイワメ個体群の現在までの存続を考慮すると、メンノツラ谷のイワメと神原川源流部のアマゴは在来個体群であるが、まんりょう谷のアマゴは禁漁区の上流側で放流された養殖魚にほぼ置換されたと推測された。これらに基づいて 3 隔離個体群各々を単位とする保全案を作成し、漁業関連規則を改正した。

第6章 総合考察

第 2 章（流程に沿った魚類群集の変化）と第 5 章（アマゴ個体群の遺伝的構造）は、それぞれ個別の結果を示しながら、第 3 章（アマゴ浮上稚魚の流程分布）と第 4 章（アマゴ浮上稚魚の生息場所利用）で見られた下流側水域における浮上稚魚の分布の制限要因として、それぞ

れ人為改変の影響（第2章）と養殖魚の放流の影響（第5章）を示唆している。各章の結果から、本調査水域のアマゴ個体群の現状として以下の結論が得られた；1) 移行帯を含む下流側水域は、人為改変の悪影響を受けている可能性がある。2) アマゴ生息域の7割以上は移行帯を含む下流側水域に含まれる。3) アマゴの自然再生産は移行帯より上流で良好、その下流では低調である。4) 在来アマゴ個体群は神原川の一合目滝より上流と波木合川のメノツラ谷（イワメ）に生息している。5) まんりょう谷では、ヒーバチの滝の下流側はほぼ養殖魚にほぼ置き換わっているが、滝の上流側には在来個体群が生息している可能性がある。6) 移行帯を含む下流側水域には、非在来個体が生息している可能性がある。これらの実態に基づき、保全（ゾーニング）方法として以下が導出された；1) 神原川の一合目滝から上流全域において漁業、遊漁、放流を禁止。2) 波木合川の現行禁漁区の上限を撤廃し、白水橋から上流全域において漁業、遊漁、放流を禁止。3) 両禁漁区より下流側では漁業と遊漁および放流を可能とする。4) 移行帯では、浮上稚魚の生息場所整備や放流の見直しにより、自然再生産の促進を試みる必要がある。

これらのゾーニング案は、地元住民、大野川漁業協同組合、遊漁者、地元行政（竹田市）等で組織した委員会に受け入れられた。2009年までに漁業関連規則が改正され、現在、本研究結果に基づくアマゴの保全が実施されている。

謝 辞

広島大学大学院生物圏科学研究科の長澤和也教授は、本論文に多くの適切なお助言を下さり心から感謝の意を表す。また、本論文に有益なお助言を下された同研究科の河合幸一郎教授、坂井陽一教授、海野徹也准教授に感謝する。

本研究の多くの野外調査は、当時の大分県農林水産研究センター水産試験場内水面研究所におられた景平真明氏、畔地和久氏、福田祐一氏のご協力がなければ遂行することはできなかった。また、当時の内水面研究所の岩本郁生氏と猿渡実氏、当時の大分県水産振興課の三浦慎一氏は、野外調査を手伝って下さった。元大分大学名誉教授の故吉田正雄博士には、終始懇切なお指導と励ましをいただいた。当時九州大学の近藤卓哉博士は、研究方針に関する的確なお指導とともに野外調査を手伝って下さった。九州大学水産実験所の鬼倉徳雄博士にはデータ解析方法をご指導いただいた。三重大学の河村功一博士、栃木県水産試験場の久保田仁志博士、滋賀県水産試験場の亀甲武志博士は、遺伝子解析手法に関してご教授下さ

った。独立行政法人水産総合研究センター養殖研究所の中村智幸博士には、現地でのゾーニング導入についてご指導いただいた。大野川漁業協同組合の倉野脩生氏、阿南俊弘氏、首藤誠一氏、「釣具センター竹田」代表の高井潔氏、遊漁団体「33Club」の吉野哲也氏、および三田昇氏は、禁漁区設置に関するご意見を下さった。釣具店「Walker」代表の安部俊弘氏、養魚場「命水苑」代表の足立徹信氏には、調査期間中のアマゴ稚魚の放流に関して便宜を図っていただいた。大野川漁業協同組合の佐用壽元代表理事組合長は、漁業権行使規則と遊漁規則の改正に英断を下された。当時大分県漁業管理課の伊東恭二郎氏には、漁業調整規則の改正で大変お世話になった。伊東氏のご支援がなければ、波木合川のイワメ禁漁区の上限撤廃は実現しなかった。G-グローブ代表の江口一生氏には、調査期間中のドライスーツの補修について大変お世話になった。大分県農林水産研究指導センター水産研究部の福田穰博士、吉岡宗祐氏、高野順子氏は、筆者の博士号取得をご支援下さった。これらの方々に心よりお礼申し上げる。

引用文献

- 1) 大島正満. 九州に於けるヤマメとアマゴの分布. 動物学雑誌 1957; 66: 21-24.
- 2) 中野 繁, 田口茂男, 柴田勇治, 古川哲夫. サツキマス・アマゴ. 「日本の淡水魚」(川那部浩哉, 水野信彦編) 山と溪谷社, 東京. 1993; 169-179.
- 3) Kimura S. The yamame, land-locked masu salmon of Kyushu Island, Japan. *Physiol. Ecol. Japan, Spec.* 1989; 1: 77-92.
- 4) 前川光司, 中野 繁. 遡河回遊から河川生活へ. 「川と海を回遊する淡水魚—生活史と進化—」(後藤 晃, 塚本勝巳, 前川光司編) 東海大学出版会, 東京. 1994; 206-220.
- 5) 前川光司. 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) 東京大学出版会, 東京. 2000; 89-105.
- 6) 高橋剛一郎. 溪流における砂防工事. 「溪流生態砂防学」(太田猛彦, 高橋剛一郎編), 東京大学出版会, 東京. 2000; 41-50.
- 7) Yoshimura C, Omura T, Furumai H, Tockner K. Present state of rivers and streams in Japan. *River Res. Appl.* 2005; 21: 93-112.
- 8) 中村智幸. 溪流釣り場のゾーニング管理. 「守る・増やす溪流魚」(中村智幸, 飯田 遥編) 農山漁村文化協会, 東京. 2009; 47-56.
- 9) 飯田 遥, 中村智幸. 漁協の役割と釣り人の義務. 「守

- る・増やす溪流魚」(中村智幸, 飯田 遥編) 農山漁村文化協会, 東京. 2009; 35–40.
- 10) 立川 互, 本荘鉄夫. 河川放流. 「養鱒の研究」(全国湖沼河川養殖研究会養鱒部会編), 緑書房, 東京. 1976; 123–137.
- 11) Taylor EB. A review of local adaptation in Salmonidae, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon. *Aquaculture*, 1991; **98**: 185–207.
- 12) Garcia de Leaniz C, Fleming IA, Einum S, Verspoor E, Jordan WC, Consuegra S, Aubin-Horth N, Lajus D, Letcher BH, Youngson AF, Webb JH, Vøllestad LA, Villanueva B, Ferguson A, Quinn TP. A critical review of adaptive genetic variation in Atlantic salmon: implications for conservation. *Biol. Rev.* 2007; **82**: 173–211.
- 13) Kikko T, Harada Y, Takeuchi D, Kai Y. Interpopulation variation in egg size of fluvial white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis*. *Fish. Sci.* 2008; **74**: 935–937.
- 14) Fraser DJ, Weir LK, Bernatchez L, Hansen MM, Taylor EB. Extent and scale of local adaptation in salmonid fishes: review and meta-analysis. *Heredity*. 2011; **106**: 404–420.
- 15) Primmer CR. Genetics of local adaptation in salmonid fishes. *Heredity*. 2011; **106**: 401–403.
- 16) Drinan DP, Zale AV, Webb MA, Taper ML, Shepard BB, Kalinowski ST. Evidence of local adaptation in Westslope Cutthroat Trout. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 2012; **141**, 872–880.
- 17) Miller LM, Close T, Kapuscinski AR. Lower fitness of hatchery and hybrid rainbow trout compared to naturalized populations in Lake Superior tributaries. *Mol. Ecol.* 2004; **13**: 3379–3388.
- 18) Tymchuk WE, Sundström LF, Devlin RH. Growth and survival trade-offs and outbreeding depression in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Evolution*. 2007; **61**: 1225–1237.
- 19) Kawamura K, Kubota M, Furukawa M, Harada Y. The genetic structure of endangered indigenous populations of the amago salmon, *Oncorhynchus masou ishikawae*, in Japan. *Conserv. Genet.* 2007; **8**: 1163–1176.
- 20) Kubota H, Doi T, Yamamoto S, Watanabe S. Genetic identification of native populations of fluvial white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* in the upper Tone River drainage. *Fish. Sci.* 2007; **73**: 270–284.
- 21) Sato T, Demise T, Kubota H, Nagoshi M, Watanabe K. Hybridization, isolation, and low genetic diversity of Kirikuchi char, the southernmost populations of the genus *Salvelinus*. *Trans. Am. Fish. Soc.* 2010; **139**: 1758–1774.
- 22) Nakamura T, Doi T. Do stocked hatchery-reared juveniles ecologically suppress wild juveniles in *Salvelinus leucomaenis*? *J. Fish Biol.* 2014; **84**: 1289–1299.
- 23) 加藤憲司. 「ヤマメ・アマゴ, その生態と釣り」つり人社, 東京. 1990.
- 24) 山本 聡. 「イワナ, その生態と釣り」つり人社, 東京. 1991.
- 25) 木村清朗. 溪流魚の適正な利用と増殖のために. 「イワナ, ヤマメ, アマゴの増殖と管理」(木村清朗監修), 全国内水面漁業協同組合連合会, 東京. 2004; 243–252.
- 26) 志賀史光, 川野田実夫. 大野川水系の水質. 「大野川: 自然・社会・教育」(大分大学教育学部編) 大分大学教育学部, 大分. 1977; 62–87.
- 27) 木村清朗. 祖母・傾山群のエノハ. 「祖母大崩山群」(加藤数功・立石敏雄編), しんつくし山岳会, 福岡. 1959; 109–119.
- 28) Kimura S, Nakamura M. A new salmonid fish, *Oncorhynchus iwame* sp. nov., obtained from Kyushu, Japan. *Bull. Biogeogr. Soc. Japan*, 1961; **22**: 69–74.
- 29) 高橋剛一郎, 太田猛彦. 溪流環境の物理的構造. 「溪流生態砂防学」(太田猛彦, 高橋剛一郎編), 東京大学出版会, 東京. 2000; 7–16.
- 30) 萱場祐一. 河川地形の特徴とその分類. 「河川生態学」(川那部浩哉, 水野信彦監修, 中村太士編) 講談社, 東京. 2013; 13–33.
- 31) 可児藤吉. 溪流棲昆虫の生態. 「可児藤吉全集, 全一卷, 普及版」思索社, 東京. 1978; 3–91.
- 32) 木本圭輔. 天然再生産力が低く種苗放流が不可欠な溪流域におけるゾーニング導入に際しての課題把握. 「溪流域管理体制構築事業報告書」(独立行政法人水産総合研究センター中央水産研究所編) 水産庁, 東京. 2008; 69–91.
- 33) Rahel FJ, Hubert WA. Fish assemblages and habitat gradients in a Rocky Mountain–Great Plains stream: biotic zonation and additive patterns of community change. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1991; **120**: 319–332.
- 34) Torgersen CE, Baxter CV, Li HW, McIntosh BA. Landscape influences on longitudinal patterns of river fishes: spatially continuous analysis of fish-habitat relationships. *Am. Fish. Soc. Symp.* 2006; **48**: 473–492.
- 35) Naiman RJ, Décamps H, Pastor J, Johnston CA. The potential importance of boundaries to fluvial ecosystems. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 1988; **7**: 289–306.
- 36) Aarts BGW, Nienhuis PH. Fish zonation and guilds as the basis for assessment of ecological integrity of large rivers. *Hydrobiologia*. 2003; **500**: 157–178.
- 37) Lasne E, Bergerot B, Lek S, Laffaille P. Fish zonation and indicator species for the evaluation of the ecological status of rivers: example of the Loire basin (France). *River Res. Appl.* 2007; **23**: 1–14.

- 38) Frissell CA, Liss WJ, Warren CE, Hurley MD. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environ. Manage.* 1986; **10**: 199–214.
- 39) 木本圭輔, 景平真明, 畔地和久, 福田祐一, 長澤和也. 九州の一溪流におけるアマゴ浮上稚魚の流程分布. *魚類学雑誌* 2013; **60**: 15–26.
- 40) 木本圭輔, 景平真明, 畔地和久, 長澤和也. 九州北東部の河川上流域における流程に沿った魚類群集の変化. *魚類学雑誌* 2015; **62**: 1–12.
- 41) 木本圭輔, 景平真明, 畔地和久, 長澤和也. 九州北東部河川のアマゴ生息域下流側における浮上稚魚の生息場所利用. *魚類学雑誌* 2015; **62**: 107–119.
- 42) Kimoto K, Mekata T, Takahashi H, Nagasawa K. Genetic structure of the amago and iwame forms of the red-spotted masu salmon *Oncorhynchus masou ishikawae* in the upper Ono River, northeastern Kyushu, southern Japan. *Aquacult. Sci.* 2015; **63**: 299–309.
- 43) Mercado-Silva N, Lyons J, Díaz-Pardo E, Navarrete S, Gutiérrez-Hernández A. Environmental factors associated with fish assemblage patterns in a high gradient river of the Gulf of Mexico slope. *Rev. Mex. Biodiv.* 2012; **83**: 117–128.
- 44) Jackson D A, Peres-Neto PR, Olden JD. What controls who is where in freshwater fish communities—the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2001; **58**: 157–170.
- 45) 水野信彦, 御勢久右衛門. 「河川の生態学, 補訂版」築地書館, 東京. 2000.
- 46) Fagan WF, Cantrell RS, Cosner C. How habitat edges change species interactions. *Am. Nat.* 1999; **153**: 165–182.
- 47) 井上幹生. 魚類. 「河川生態学」(川那部浩哉, 水野信彦監修, 中村太士編) 講談社, 東京. 2013; 123–144.
- 48) 淀 太我, 山下剛司, 佐土哲也, 武村 泉, 木村清志. 三重県志摩地方の河川魚類相. *魚類学雑誌* 2001; **48**: 27–40.
- 49) 片野 修, 中村智幸, 山本祥一郎, 阿部信一郎. 長野県浦野川における魚類の種組成と食物関係. *日本水産学会誌* 2004; **70**: 902–909.
- 50) 島野安雄, 戸次文夫. 大分県の名水—男池湧水・竹田湧水群・白山川. 「名水を科学する」(日本地下水学会編), 技報堂出版, 東京. 1994; 262–276.
- 51) 中村俊六. 流況調査. 「河川生態環境工学」(玉井信行, 水野信彦, 中村俊六編) 東京大学出版会, 東京. 1997; 244–251.
- 52) Thurow RF. *Underwater methods for study of salmonids in the Intermountain West*. general technical report INT-GTR-307, USDA Forest Service, Intermountain Research Station, Ogden, Utah, USA. 1994.
- 53) 中坊徹次(編). 「日本産魚類検索—全種の同定—(第3版)」東海大学出版会, 秦野. 2013.
- 54) Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens H, Wagner H. Package 'vegan'. Community ecology package Version 2.0-10. 2013. <http://vegan.r-forge-project.org>. (accessed 23 Dec. 2013)
- 55) R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2005. <http://www.R-project.org>. (accessed 4 Feb. 2013)
- 56) Oksanen J. Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. 2013. <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>. (accessed 14 Sep. 2013).
- 57) Oksanen J. Cluster analysis: tutorial with R. University of Oulu, Oulu. 2014. <http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/sessio3res.pdf>. (accessed 28 Jan. 2014).
- 58) 金 明哲. 「R によるデータサイエンス—データ解析の基礎から最新手法まで」森北出版, 東京. 2007.
- 59) 神田善伸. 「EZR でやさしく学ぶ統計学～EBM の実践から臨床研究まで～」中外医学社, 東京, 2012.
- 60) Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1980; **37**: 130–137.
- 61) Schlosser IJ. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecol. Monogr.* 1982; **52**: 395–414.
- 62) Inoue M, Nunokawa M. Effects of longitudinal variations in stream habitat structure on fish abundance: an analysis based on subunit-scale habitat classification. *Freshwater Biol.* 2002; **47**: 1594–1607.
- 63) Taniguchi Y, Rahel FJ, Novinger DC, Gerow KG. Temperature mediation of competitive interactions among three fish species that replace each other along longitudinal stream gradients. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1998; **55**: 1894–1901.
- 64) 環境庁. 大分県(4)大野川. 「第3回自然環境保全基礎調査河川調査報告書, 九州・沖縄版」大蔵省印刷局, 東京. 1987; 43–64.
- 65) 佐川志朗, 中村太士. 河川改修と魚類の保全. 「野生動物保護の事典」(野生生物保護学会編) 朝倉書店, 東京. 2010; 268–279.
- 66) 中村智幸. 鬼怒川の黒部ダム下流における河床の露盤化. 土木学会論文集 B1 (水工学) 2011; **67**: 54–59.
- 67) 中村智幸, 徳田幸憲, 高橋剛一郎. 人工産卵河川におけるイワナの産卵と当歳魚の動態. 応用生態工学

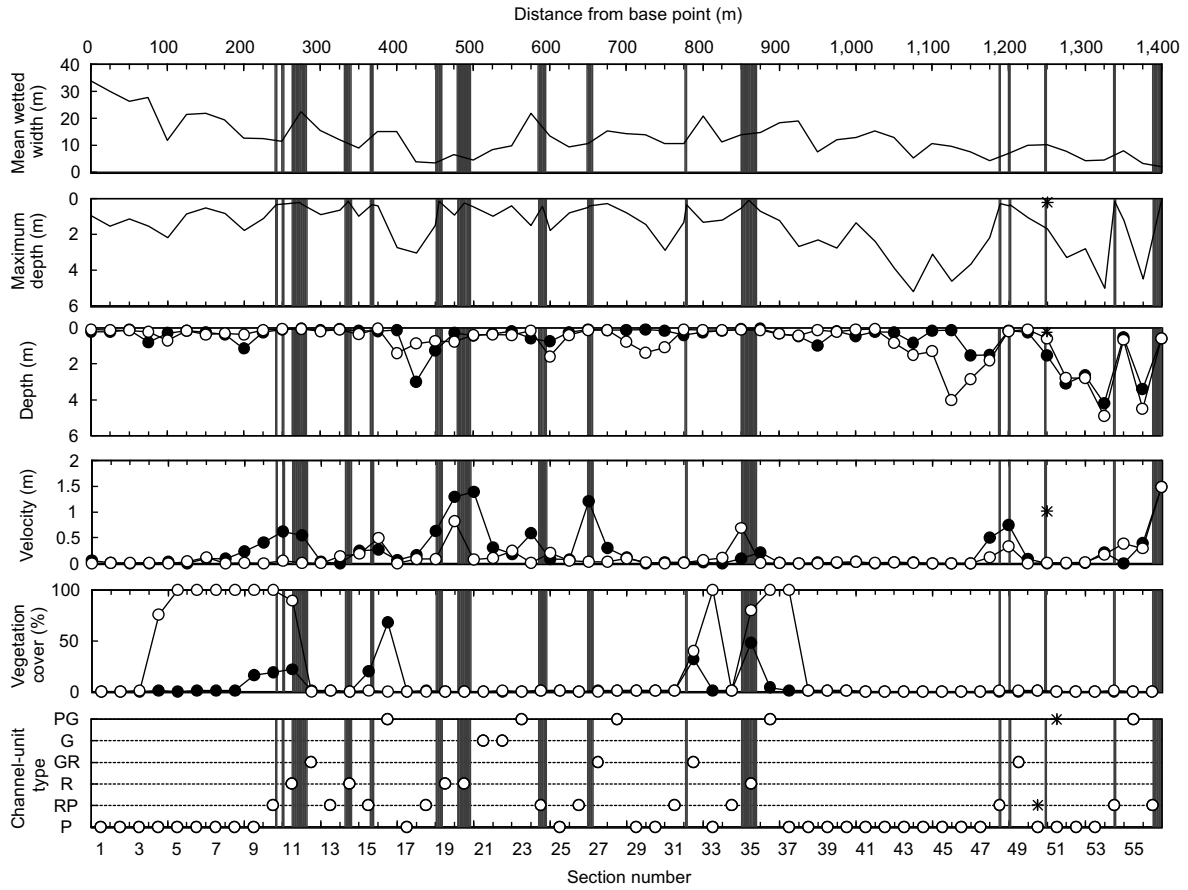
- 2009; **12**: 1–12.
- 68) 杉若圭一, 竹内勝巳, 鈴木研一, 永田光博, 宮本真人, 川村洋司. 厚田川におけるサクラマス産卵床の分布と構造. 北海道立水産孵化場研究報告 1999; **53**: 11–28.
- 69) 尾田昌紀. 琵琶湖流入河川姉川におけるビワマスの産卵と稚魚の浮上—温暖化に伴う河川水温上昇の影響解析—. 応用生態工学 2011; **13**: 149–154.
- 70) Foldvik A, Finstad AG, Einum S. Relating juvenile spatial distribution to breeding patterns in anadromous salmonid populations. *J. Anim. Ecol.* 2010; **79**: 501–509.
- 71) Nakano S, Kachi T, Nagoshi M. Restricted movement of the fluvial form of red-spotted masu salmon, *Oncorhynchus masou rhodurus*, in a mountain stream, central Japan. *Japan. J. Ichthyol.* 1990; **37**: 158–163.
- 72) Sakata K, Kondou T, Takeshita N, Nakazono A, Kimura S. Movement of the fluvial form of masu salmon, *Oncorhynchus masou masou*, in a mountain stream in Kyushu, Japan. *Fish. Sci.* 2005; **71**: 333–341.
- 73) 名越 誠, 中野 繁, 徳田幸憲. 渓流域におけるアマゴの成長に伴う生息場所および食物利用の変化. 日本水産学会誌 1988; **54**: 33–38.
- 74) 高橋剛一郎. 溪流環境の保全に関する砂防学的研究. 北海道大学農学部演習林研究報告, 1988; **45**: 371–453.
- 75) 久保達郎. 北海道のサクラマスの生活史に関する研究. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1980; **34**: 1–95.
- 76) 本荘鉄夫. アマゴの増養殖に関する基礎的研究. 岐阜県水産試験場研究報告 1977; **22**: 1–103.
- 77) Nagata M, Yanai S. Changes in habitat use and preference by newly emerged masu salmon fry, *Oncorhynchus masou*, in Hokkaido streams. *Fish. Sci.* 2002; **68** (Suppl. 1): 45–48.
- 78) 阪田和弘. 球磨川流域におけるヤマメ生息密度と河床形態との関係. 水産増殖 1993; **41**: 27–33.
- 79) Inoue M, Nakano S, Nakamura F. Juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) abundance and stream habitat relationships in northern Japan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1997; **54**: 1331–1341.
- 80) 徳光俊二. 大分県. 「イワナ, ヤマメ, アマゴの増殖と管理—有用資源生態系管理手法開発事業報告書—」(木村清朗監修) 全国内水面漁業協同組合連合会, 東京. 2004; 221–236.
- 81) 近藤卓哉, 竹下直彦. イワメの生態—移動, 成長および産卵. 「希少淡水魚の現在と未来—積極的保全のシナリオ—」(片野 修, 森 誠一編), 信山社, 東京. 2005; 232–239.
- 82) Nagata M. Ecological studies on the dispersal of newly emerged masu salmon fry, *Oncorhynchus masou*. *Sci. Rep. Hokkaido Hatchery.* 2002; **56**: 1–87.
- 83) Einum S, Robertsen G, Nislow KH, McKelvey S, Armstrong JD. The spatial scale of density-dependent growth and implications for dispersal from nests in juvenile Atlantic salmon. *Oecologia.* 2011; **165**: 959–969.
- 84) Einum S, Finstad AG, Robertsen G, Nislow KH, McKelvey S, Armstrong JD. Natal movement in juvenile Atlantic salmon: a body size-dependent strategy? *Popul. Ecol.* 2012; **54**: 285–294.
- 85) 中村智幸. 人工産卵場におけるイワナの産卵と産着卵のふ化. 日本水産学会誌 1999; **65**: 434–440.
- 86) 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. 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 1995; **52**: 95–109.
- 87) 森田健太郎, 山本祥一郎. ダム構築による河川分断化がもたらすもの—川は森と海をつなぐ道—. 「サケ・マスの生態と進化」(前川光司編) 文一総合出版, 東京. 2004; 281–312.
- 88) 遠藤辰典, 坪井潤一, 岩田智也. 河川工作物がイワナとアマゴの個体群存続に及ぼす影響. 保全生態学研究 2006; **11**: 4–12.
- 89) 中村智幸. 聞き取り調査によるイワナ在来個体群の生息分布推定. 砂防学会誌 2001; **53**: 3–9.
- 90) 武居 薫. 発眼卵放流の方法. 「守る・増やす溪流魚」(中村智幸・飯田 遥編), 農山漁村文化協会, 東京. 2009; 66–71.
- 91) 徳原哲也, 岸 大弼, 原 徹, 熊崎 博. 河川放流した養殖アマゴ成熟親魚の産卵床立地条件と卵の発眼率. 日本水産学会誌 2010; **76**: 370–374.
- 92) 谷口義則, 中野 繁. 地球温暖化と局所的環境攪乱が淡水魚類群集に及ぼす複合的影響: メカニズム, 予測そして波及効果. 陸水学雑誌 2000; **61**: 79–94.
- 93) Kramer DL, Rangeley RW, Chapman LJ. Habitat selection: patterns of spatial distribution from behavioural decisions. In: Godin J-GJ (eds). *Behavioural ecology of teleost fishes*. Oxford University Press, Oxford. 1997; 37–80.
- 94) Fausch KD, Hawkes CL, Parsons MG. *Models that predict standing crop of stream fish from habitat variables: 1950–85*. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-213. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland, OR, USA. 1988.
- 95) 中村太士. 野外科学におけるスケール論: 時空間問題の整理. 北海道大学農学部演習林研究報告 1989; **46**: 287–313.
- 96) Bozek MA, Rahel FJ. Assessing habitat requirements of young Colorado River cutthroat trout by use of

- macrohabitat and microhabitat analyses. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1991; **120**: 571–581.
- 97) Inoue M, Nakano S. Habitat structure along channel-unit sequences for juvenile salmon: a subunit-based analysis of in-stream landscape. *Freshwater Biol.* 1999; **42**: 597–608.
- 98) Nakano S, Nagoshi M. Density regulation and growth of a redspot masu-trout, *Oncorhynchus rhodurus*, in a mountain stream. *Physiol. Ecol. Japan*, 1985; **22**: 1–16.
- 99) 久保田仁志, 中村智幸, 丸山 隆, 渡邊精一. 小支流におけるイワナ, ヤマメ当歳魚の生息数, 移動分散および成長. 日本水産学会誌 2001; **67**: 703–709.
- 100) Bisson PA, Buffington JM, Montgomery DR. Valley segments, stream reaches, and channel units. In Hauer FR, Lamberti GA (eds). *Methods in stream ecology (2nd edition)*. Academic Press, London. 2006; 23–50.
- 101) 萱場祐一, 千葉武生, 力山 基, 尾澤卓思. 中小河川中流域における魚類生息場所の分布と構造. 河川技術論文集 2003; **9**: 421–426.
- 102) 若林 輝, 中村智幸, 久保田仁志, 丸山 隆. 中禅寺湖流入河川に生息するサケ科魚類2種の当歳魚の生息環境. 魚類学雑誌 2003; **50**: 123–130.
- 103) Bisson PA, Nielson JL, Palmason RA, Grove LE. A system of naming habitat types in small streams, with examples of habitat utilization by salmonids during low streamflow. In: Armantrout NB (eds). *Acquisition and utilization of aquatic habitat inventory information*. Proceedings of a symposium, Portland, OR, USA. 1982; 62–73.
- 104) 萱場祐一, 千葉武生, 力山 基, 河口洋一, 尾澤卓思. ハビタットアセスメントにおける河道内微地形の把握手法に関する研究. 河川技術論文集 2002; **8**: 191–196.
- 105) 木村清朗. ヤマメの産卵習性について. 魚類学雑誌 1972; **19**: 111–119.
- 106) Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, Geange SW, Poulsen JR, Stevens MHH, White JSS. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 2009; **24**: 127–135.
- 107) Bolker B, Skaug H, Magnusson A, Nielsen A. Getting started with the glmmADMB package. 2012. glmmadmb.r-forge.r-project.org/glmmADMB.pdf. (accessed 17 Mar. 2015)
- 108) 粕谷英一. 離散的データと過分散. 「R で学ぶデータサイエンス10 一般化線形モデル」(金 明哲編) 共立出版, 東京. 2012; 81–102.
- 109) 萱場祐一, 岡田智幸, 佐々木良浩, 小川鶴蔵, 北谷啓幸, 高木茂知, 林 尚. 現地観測に基づく砂鉄川における魚類生息場所の把握と予測. 河川技術論文集 2003; **9**: 433–438.
- 110) 西内 啓. 「統計学が最強の学問である [実践編]」ダイヤモンド社, 東京. 2014.
- 111) Barton K. Package ‘MuMIn’: multi-model inference. R package version 1.13. 4. 2015. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>. (accessed 17 Mar. 2015)
- 112) Burnham KP, Anderson DR. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, second ed.* Springer, New York. 2002.
- 113) Girard IL, Grant JWA, Steingrímsson SÓ. Foraging, growth, and loss rate of young-of-the year Atlantic salmon (*Salmo salar*) in relation to habitat use in Catamaran Brook, New Brunswick. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2004; **61**: 2339–2349.
- 114) Steingrímsson SÓ, Grant JWA. Patterns and correlates of movement and site fidelity in individually tagged young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2003; **60**: 193–202.
- 115) Moore KMS, Gregory SV. Response of young-of-the-year cutthroat trout to manipulation of habitat structure in a small stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1988; **117**: 162–170.
- 116) Fausch KD. Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain. *Can. J. Zool.* 1984; **62**: 441–451.
- 117) Teichert MAK, Foldvik A, Forseth T, Ugedal O, Einum S, Finstad AG, Hedger RD, Bellier E. Effects of spawning distribution on juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) density and growth. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2011; **68**: 43–50.
- 118) 真山 紘. サクラマス *Oncorhynchus masou* (Brevoort) の淡水域の生活および資源培養に関する研究. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1992; **46**: 1–156.
- 119) 白石芳一, 鈴木喜三郎, 玉田五郎. 三重県馬野川のアマゴに関する水産生物学的研究. 第二報. 産卵習性に関する研究. 淡水区水産研究所研究資料 1957; **14**: 1–17.
- 120) 中村智幸. 鬼怒川上流におけるイワナ, ヤマメの産卵床の立地条件の比較. 日本水産学会誌 1999; **65**: 427–433.
- 121) 真山 紘. 千歳川におけるサクラマス幼魚およびブラウトラウトによる浮上期サクラマス稚魚の捕食. さけ・ます資源管理センター研究報告 1999; **2**: 21–27.
- 122) 上野岳彦, 田中友樹, 丸山 隆. 小支流におけるイワナ, ヤマメ稚魚の定位点, 行動圏および摂餌頻度に対する両種成魚の影響. 日本水産学会誌 2009; **75**: 802–809.
- 123) 兵藤則行, 関 泰夫, 塚本勝巳, 大矢真知子, 大久

- 保久直. 加治川における抽水植物群落の生態的価値. 新潟県内水面水産試験場調査研究報告 1992; **18**: 1–20.
- 124) Yamamoto S, Morita K, Koizumi I, Maekawa K. Genetic differentiation of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) populations after habitat fragmentation: spatial-temporal changes in gene frequencies. *Conserv. Genet.* 2004; **5**: 529–538.
- 125) Kano Y, Kondou T, Shimizu Y. Present status and conservation of the markless forms of stream-resident masu salmon *Oncorhynchus masou* (the so-called ‘iwame’) in Japanese mountain streams. *Ichthyol. Res.* 2010; **57**: 78–84.
- 126) 山内 晃. イワメの人工孵化とイワメ×アマゴの交配実験を終わって. 「淡水魚増刊 ヤマメ・アマゴ特集」(木村英造編) 財団法人淡水魚保護協会, 大阪. 1982; 119–124.
- 127) 徳光俊二. 淡水生物増殖技術開発事業 イワメとアマゴの交配. 平成 14 年度大分県海洋水産研究センター内水面研究所事業報告 2003; 12–13.
- 128) Kano Y, Shimizu Y, Kondou K. Sympatric, simultaneous, and random mating between markless trout (iwame; *Oncorhynchus iwame*) and red-spotted masu salmon (amago; *Oncorhynchus masou ishikawae*). *Zool. Sci.* 2006; **23**: 71–77.
- 129) 景平真明, 徳光俊二. 未生息上流域へのイワメの移植放流効果. 大分県海洋水産研究センター調査研究報告 2003; **4**: 71–76.
- 130) 景平真明. 淡水生物増殖技術開発事業 (2) イワメの生息状況調査. 平成 20 年度大分県農林水産研究センター水産試験場事業報告 2009; 328–331.
- 131) Palumbi S, Martin A, Romano S, McMillan WO, Stice L, Grabowski G. *The Simple Fool’s Guide to PCR. Version 2.* University of Hawaii Zoology Department, Honolulu, Hawaii. 1991.
- 132) Hall HJ, Nawrocki LW. A rapid method for detecting mitochondrial DNA variations in the brown trout, *Salmo trutta*. *J. Fish Biol.* 1995; **46**: 360–364.
- 133) Thompson JD, Higgins DG, Gibson TJ. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res.* 1994; **22**: 4673–4680.
- 134) Clement M, Posada D, Crandall KA. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Mol. Ecol.* 2000; **9**: 1657–1659. (accessed 30 Nov. 2014)
- 135) 根井正利. 「分子進化遺伝学」培風館, 東京. 1990.
- 136) Excoffier L, Lischer HE. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol. Ecol. Resour.* 2010; **10**: 564–567. (accessed 1 Jan. 2015)
- 137) Nielsen EE, Hansen MM, Bach LA. Looking for a needle in a haystack: discovery of indigenous Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in stocked populations. *Conserv. Genet.* 2001; **2**: 219–232.
- 138) Excoffier L, Smouse PE, Quattro M. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics.* 1992; **131**: 479–491.
- 139) Raymond M, Rousset F. An exact test for population differentiation. *Evolution.* 1995; **49**: 1280–1283.
- 140) Kanaiwa M, Harada Y. Theoretical study of fitness reduction in stream-dwelling fish by the fixation of slightly harmful mutations under habitat fragmentation. *J. Agric. Sci., Tokyo Univ. Agric.* 2010; **55**: 10–18.
- 141) Stockwell CA, Hendry AP, Kinnison MT. Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* 2003; **18**: 94–101.
- 142) Crandall KA, Bininda-Emonds OR, Mace GM, Wayne RK. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* 2000; **15**: 290–295.
- 143) 田島敏行. 天然記念物「祖母山系陸封魚イワメ」指定申請書. 竹田市, 大分. 1965.
- 144) 板井隆彦. 奈良県高見川のアブラハヤ属 (*Phoxinus*) 魚類の 2 型—その形態的生態的特徴について. 静岡女子大学研究紀要 1976; **10**: 201–220.
- 145) 板井隆彦. 静岡県瀬戸川水系におけるアブラハヤ属 (*Phoxinus*) 魚類の 2 型—I. 流れに沿った分布について. 静岡女子大学研究紀要 1979; **13**: 153–175.
- 146) 高濱秀樹, 飛瀬麻美, 松尾敏生, 江藤竜治, 石田 淳. 大分県の河川に生息するシマドジョウ *Cobitis biwae* とヤマトシマドジョウ *Cobitis matsubarai* の地理的分布. 大分大学教育福祉科学部研究紀要 2006; **28**: 155–160.
- 147) 北川えみ, 中島 淳, 星野和夫, 北川忠生. 九州北東部におけるシマドジョウ属魚類の分布パターンとその成立過程に関する考察. 魚類学雑誌 2009; **56**: 7–19.
- 148) Mizoiri S, Takeshita N, Kimura S, Tabeta O. Geographical distributions of two bagrid catfishes in Kyushu, Japan. *Suisanzoshoku.* 1997; **45**: 497–503.
- 149) Watanabe K. Parsimony analysis of the distribution pattern of Japanese primary freshwater fishes, and its application to the distribution of the bagrid catfishes. *Ichthyol. Res.* 1998; **45**: 259–270.
- 150) Watanabe K, Nishida M. Genetic population structure of Japanese bagrid catfishes. *Ichthyol. Res.* 2003; **50**: 140–148.
- 151) Sakai H, Yamamoto C, Iwata A. Genetic divergence, variation and zoogeography of a freshwater goby,

- Odontobutius obscura*. *Ichthyol. Res.* 1998; **45**: 363–376.
- 152) Geist DR, Dauble DD. Redd site selection and spawning habitat use by fall chinook salmon: the importance of geomorphic features in large rivers. *Environ. Manage.* 1998; **22**: 655–669.
- 153) Mull KE, Wilzbach MA. Selection of spawning sites by coho salmon in a northern California stream. *N. Am. J. Fish. Manage.* 2007; **27**: 1343–1354.
- 154) McRae CJ, Warren KD, Shrimpton J. Spawning site selection in interior Fraser River coho salmon *Oncorhynchus kisutch*: an imperiled population of anadromous salmon from a snow-dominated watershed. *Endang. Species Res.* 2012; **16**: 249–260.
- 155) 岡部正也, 小松章博. 高知県奈半利川水系における在来アマゴの識別と個体群構造の推定. *水産増殖* 2012; **60**: 89–97.
- 156) Kikko T, Kai Y, Kuwahara M, Nakayama K. Genetic diversity and population structure of white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis*, in the Lake Biwa water system inferred from AFLP analysis. *Ichthyol. Res.* 2008; **55**: 141–147.

付録



Appendix 1. Environmental variables measured every 25 m (boundaries of 56 sections) and channel-unit type of each section defined based on positional relationship with riffles in a 1,400 m stretch of the Ogata River. Closed and open circles in depth, velocity, and vegetation cover indicate variables along right and left banks, respectively. Asterisks in maximum depth, depth, velocity, and channel-unit type show values found after emergence of a riffle between the section 50 and 51 in 2009. Shadows plotted vertically in each graphic chart indicate locations of riffles.

Appendix 2. Approximate size in base pairs (bp) of fragment patterns observed in D-loop (a) and ND1 (b) regions of mtDNA by PCR-RFLP. Fragments smaller than 80bp in size were not scored due to their low visibility. Fragment patterns observed in each enzyme were alphabetically labeled and combined for each individual to define composite haplotype patterns (see Appendix 3).

(a)											(b)											
Restriction enzyme		Restriction morph and fragment size (bp)									Restriction enzyme		Restriction morph and fragment size (bp)									
<i>Aci</i> I											<i>Aci</i> I											
A	1260				250	190	190	130			A	780	260	220	210	140	130	80				
B	1260			330		190	190	130			B	780	400		220	210		130	80			
C	1260			330	250	190																
D		790	440		250	190	190	130														
<i>Afa</i> I											<i>Afa</i> I											
A	750	610	420	100							A	680	290	270	230	230	150	80				
<i>Alu</i> I											<i>Alu</i> I											
A		310	280	240	240	200	170	100			A	550	450	260	180	170	160	90				
B	320	310	280	240		200	170	100														
<i>Bst</i> UI											<i>Bst</i> UI											
A	1250		590	190							A	1250	430	260	90							
B	1250	670		190																		
<i>Cfr</i> 13I											<i>Cfr</i> 13I											
A			490	430	330	310		220	180		A	540	410	270		220	150	130	120	90		
B		500	490			310		220	180		B	540	410	270	240	220	150				90	
C	850			430		310		220	180													
D			490	430	330		300	220	180													
<i>Dde</i> I											<i>Dde</i> I											
A		790	240	210	180		130	120	80		A	500	390		250	210		190	180	170	90	
B		790	240	210	180	170		120	80		B		390	340	250	210		190	180	170	90	
C	900		240	210	180		130	120	80		C	500	390		250	210	200			170	90	
D		790	240	210		170	130	120	80													
<i>Hae</i> III											<i>Hae</i> III											
A		1480		250	180						A		610	610			210	200		130	120	90
B	1600			250	180						B		610		500	240		200	190		120	90
C		1480	290	250	180						C	740	610					200	190		120	90
<i>Hha</i> I											<i>Hha</i> I											
A	860	620		360	140						A	510	410	370	320	300	110					
B	860	620		360	140	90																
C	860	620	380	360	140																	
<i>Hinc</i> II											<i>Hinc</i> II											
A		1930									A	1930										
B		2020																				
<i>Hinf</i> I											<i>Hinf</i> I											
A		840	410	250		210	170	110			A	990	510	510								
B	950		410	250		210	170	110														
C		840	410	250	220		170	110														
<i>Hsp</i> 92II											<i>Hsp</i> 92II											
A	630		500	480	390						A	1310	370	330								
B	630	560	500		390																	
<i>Mbo</i> I											<i>Mbo</i> I											
A		850	570		220	160		100			A	580	310	250	220	200	180	90	80	80		
B	1110		570			160		100														
C		850	570	240	220		110															
D		850	570	240	220	160		100														
<i>Msp</i> I											<i>Msp</i> I											
A	630		430		370		210	160	120		A	690	540	440	180	120						
B	630		430			250	210	160	120	120												
C	630	520			370		210	160	120													
D	640		430	390	370		210	160	120													
<i>Scr</i> FI											<i>Scr</i> FI											
A	920		230	220	150	110					A		540	520	380	270	190	180				
B	920	240	230	220		110					B	1090			380	270	190	180				
<i>Taq</i> I											<i>Taq</i> I											
A	950	570		330		150					A	660	510	420	210	120	90					
B	950	570	420			150																
C	950	570		330	170		140															
<i>Tsp</i> EI											<i>Tsp</i> EI											
A	600	550		250	210		170	90			A	420		220	220	200	160	160	150	90	80	
B	600		370	250	210	180	170	90			B	420	230	220	220	200	160	160	150	90	80	

Appendix 3. Composite haplotypes of mtDNA (D-loop and ND1 regions) based on PCR-RFLP. Capital letters indicate fragment patterns observed in each enzyme (see Appendix 2).

Region	Enzyme	Hap-1	Hap-2	Hap-3	Hap-4	Hap-5	Hap-6	Hap-7	Hap-8	Hap-9	Hap-10	Hap-11
D-loop	<i>Aci</i> I	A	A	A	A	B	C	D	A	A	A	A
	<i>Afa</i> I	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	<i>Alu</i> I	A	A	A	A	B	A	A	A	A	A	A
	<i>Bst</i> UI	A	A	A	A	B	A	A	A	A	A	A
	<i>Cfr</i> 13I	A	A	A	A	B	A	C	A	A	A	D
	<i>Dde</i> I	A	A	A	B	C	A	A	A	A	A	D
	<i>Hae</i> III	A	A	A	A	B	A	A	A	A	A	C
	<i>Hha</i> I	A	A	A	A	B	A	A	A	A	A	C
	<i>Hinc</i> II	A	A	A	A	B	A	A	A	A	A	A
	<i>Hinf</i> I	A	A	A	A	B	A	A	A	A	A	C
	<i>Hsp</i> 92II	A	A	A	A	B	A	A	A	A	A	A
	<i>Mbo</i> I	A	B	A	B	C	A	A	A	B	A	D
	<i>Msp</i> I	A	A	A	A	C	A	A	A	B	A	D
	<i>Scr</i> FI	A	A	A	A	B	A	A	A	A	A	A
	<i>Taq</i> I	A	A	A	A	B	A	A	A	A	A	C
	<i>Tsp</i> EI	A	A	A	B	A	A	A	A	A	A	A
ND1	<i>Aci</i> I	B	A	B	A	B	A	B	A	A	B	A
	<i>Afa</i> I	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	<i>Alu</i> I	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	<i>Bst</i> UI	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	<i>Cfr</i> 13I	B	A	B	A	B	A	B	A	A	B	A
	<i>Dde</i> I	A	B	A	B	A	A	A	A	B	C	A
	<i>Hae</i> III	B	A	C	A	C	A	C	A	A	C	A
	<i>Hha</i> I	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	<i>Hinc</i> II	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	<i>Hinf</i> I	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	<i>Hsp</i> 92II	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	<i>Mbo</i> I	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	<i>Msp</i> I	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	<i>Scr</i> FI	A	A	A	A	B	A	A	A	A	A	A
	<i>Taq</i> I	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A
	<i>Tsp</i> EI	A	A	A	A	A	A	B	A	A	A	A

