魚類学雑誌 66(2):221–225
DOI: 10.11369/jji.18–040
2019 年 11 月 5 日発行

記録・調査報告　*Note*

北海道南部亀川に生息するイワナの稚魚における行動・形態の支流間比較

山田寛之・榎本　尊・和田　哲

〒 041–8611　北海道函館市港町 3–1–1　北海道大学大学院水産科学院海洋生物学講座

（2018 年 10 月 9 日受付；2019 年 4 月 10 日改訂；2019 年 4 月 10 日受理；2019 年 7 月 9 日 J–STAGE 早期公開）

キーワード：イワナ稚魚 , 行動比較 , 形態比較

魚類学雑誌
Japanese Journal of Ichthyology
© The Ichthyological Society of Japan 2019

Hiroyuki Yamada*, Takashi Enomoto and Satoshi Wada. 2019. Behavioral and morphological comparisons of newly emerged white-spotted char, *Salvelinus leucomaenis*, in two tributaries of the Kame River, southern Hokkaido, Japan. Japan. J. Ichthyol., 66(2): 221–225. DOI: 10.11369/jji.18-040.

Abstract　Many local populations of white–spotted char (*Salvelinus leucomaenis*), a widespread Far East Asian species, persist in above–dam areas, even when erosion control dams prevent continuing upstream movement of individuals. Four morphological characters (dorsal fin height, body depth, caudal peduncle depth, and eye diameter) and two behavioral traits (settlement time and number of foraging actions) of *S. leucomaenis* fry were compared between two tributaries, one above an erosion control dam and the other an unrestricted stream. Dorsal fin height and caudal peduncle depth were smaller, and settlement time during daytime longer in the above–dam fry, which also showed less frequent foraging behavior than unrestricted stream fry during nighttime, suggesting that the former had unsuitable morphology for swimming and a lower wondering tendency. These characteristics may ultimately aid survival of the above–dam population.

**Corresponding author: Graduate School of Fisheries Science, Hokkaido University, Minato, Hakodate, Hokkaido 041–8611, Japan (e-mail: amenouo107@eis.hokudai.ac.jp)*

サケ科魚類の下流方向への移動は，降海などによる能動的な移動以外に，増水などによる受動的な流下によって生じることがある（Harvey, 1987；Sato, 2006）．とくに，稚魚が活動を始める時期に増水が発生する地域では，遊泳力の低い稚魚が受動的に流下してしまうことが多い（Jowett and Richardson, 1989）．そのため，サケ科魚類の多くの種で，流下リスクが大きい環境では，稚魚が受動的な流下を防ぐ行動や形態を示すと予想される．

イワナ *Salvelinus leucomaenis* は日本の渓流域に広く分布するサケ科魚類であり，一生を河川で過ごす残留型と，河川で数年間生活したあとで降海する降海型という 2 種類の生活史型をもつ（森田・森田，2007）．また本種では，孵化した支流を当歳魚の育成場として利用することも知られている（久保田ほか，2001）．したがって，流速の速い支流で孵化した稚魚ほど，支流からの流出を防ぐため，受動的な流下を防ぐ行動や形態を可塑的に示すと考えられる．一方，北海道では雪解けによる増水が毎年起こるため，稚魚が流下するリスクが高い．しかし本地域では，本種が遡上できない高さをもつ堰堤の上流域にも局所個体群が散在する．このような局所個体群では，堰堤上流から流下すると元の生息地に復帰できないため，受動的な流下を防ぐ行動や形態が自然淘汰により急速に進化する可能性が示唆される（Morita and Yamamoto, 2001）．生態学的に重要な形質にみられる急速な進化は，多くの分類群で報告されている（Thompson, 1998；Grant and Grant, 2002；Hairston et al., 2005）．

本研究は，北海道のイワナにおいて，稚魚の行動と形態が，流下を防ぐ表現型可塑性及び適応進化を示すという仮説の予察的知見を得るために，本種が遡上できない高さの堰堤によって隔離されているが流速の遅い支流と，堰堤はないが流速の速い支流で採集された稚魚の行動および形態を比較した．

材料と方法

採集と飼育条件　2017 年 4 月下旬から 5 月上旬にかけて北海道南部に位置する渡島半島南西部の松前半島東部を流れる亀川の支流（隔離支流：41°44'2″N ; 140°30'3″E, 開放支流：41°45'10″N ; 140°28'5″E）で，それぞれ 33，38 個体の稚魚を手網によって採集した（Fig. 1）．隔離支流とは，本種が遡上できない堰堤によって隔離された支流であり，開放支流は堰堤のない支流である．ただし，本研究で調査した隔離支流群には，2002 年に 20 個体の開放流域由来の成熟雌が放流されているため（Yamamoto et al., 2006），両群間の遺伝的分化の程度は小さい可能性がある．また，平常時（2018 年 11 月 24 日）の測定では，開放支流の流速の方が約 2 倍速かった（Table 1）．

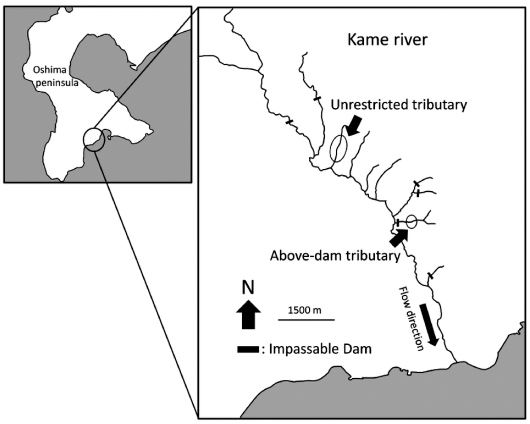

Fig. 1. Location of Kame river and sampling sites in above-dam and unrestricted tributaries in southern Hokkaido, Japan.

行動観察及び形態測定のために，稚魚を研究室に持ち帰り，5°C の恒温室に収容した．その後，番号の付いたプラスチック製透明カップに稚魚を 1 個体ずつ入れて飼育し，2017 年 5 月 10 日から 6 月 1 日の期間に行動観察を，7 月 28，29 日に形態計測を行った．恒温室内の光条件は 12L : 12D であり，午前 8 時から午後 8 時までの蛍光灯の照明による明期と，それ以外の時間の暗期に分けられていた．

行動観察　行動観察は，Fig. 2 に模式的に示した水槽で行われた．野外では夜間に河床との視認性が損なわれ，偶発的な流下が発生すると考えられる（Hoar, 1958；永田，2002）．そこで私達は，明期と暗期の 2 条件で稚魚の行動を 10 分間撮影した．その動画を観察し，水底に胸鰭を押しつけて着底していた時間（着底行動時間）と水底や側面をつつく行動（摂餌行動回数）を記録した．なお，暗期の行動観察では，行動撮影可能な最小限の照度で赤色灯を利用した．

形態計測　形態測定を行うために，全個体を 1 個体ずつ計測板に載せて撮影し，画像解析フリーソフト Image J（National Institute of Health, USA）を利用して尾叉長，背鰭長，体高，尾柄高，眼径を測定した（Fig. 3）．

Table 1. Summary of environmental factors in the above-dam and unrestricted tributaries

Environmental factors	Mean ± SD (Range)	
	Above-dam tributary (N = 15)	Unrestricted tributary (N = 15)
Water velocity[a] (cm/sec)	21.1 ± 13.9 (3–46)	38.6 ± 16.5 (17–65)
River width (cm)	146.7 ± 48.1 (60–230)	137.7 ± 44.1 (100–260)
River depth (cm)	13.2 ± 8.5 (7–40)	12.1 ± 2.2 (7 – 16)
Water flow[b] (m^3/sec)	0.03 ± 0.02 (0.01–0.06)	0.06 ± 0.03 (0.02–0.12)
Substrate score[c]	2.65 ± 0.74 (N = 10)	2.97 ± 0.50 (N = 10)

Environmental factors measured at 15 points at each sampling site on November 24, 2018 (adjacent points 5m apart). a: Water velocity 5 cm above river bed measured by electromagnetic flow meter (AEM1-D; ALEC electronics Co., LTD.). b: Water flow calculated as Water velocity × River width × River depth. Substrate data taken from 10 quadrates (40 × 40 cm) (adjacent quadrats 5m apart) at each sampling site. c: Substrate size class (> 10 cm; 10 cm – 5 cm; 5 cm – 1 cm; and < 1cm) means ± SD calculated from percentage by weight.

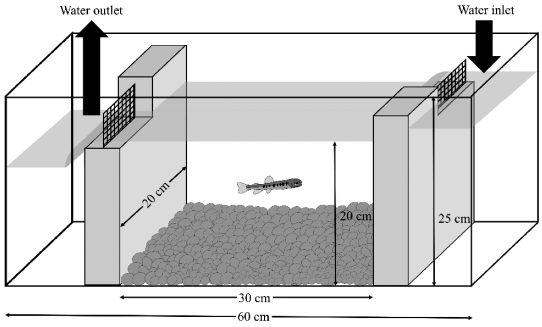

Fig. 2. Experimental tank schematic. Juvenile behavior recorded in central compartment.

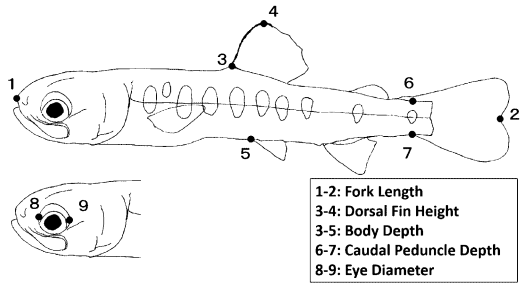

Fig. 3. Measurement points for morphometric comparisons. All measurements point-to-point.

統計解析　背鰭長，体高，尾柄高，眼径をそれぞれ応答変数として，尾叉長と支流群（隔離支流群，開放支流群）を説明変数とした一般化線形モデル（GLM）によって，尾叉長の影響を考慮した上で稚魚の形態を支流群間で比較した．応答変数の誤差分布には正規分布を適用した．着底行動時間の支流群間比較では，群間の違いを Mann-Whitney の U 検定により検定した．摂餌行動回数の比較には，説明変数を尾叉長と支流群としたゼロ切断モデル（hurdle model）を用いた．このゼロ切断モデルの解析において，摂餌行動の有無の部分のモデル（zero model）については，二項分布を誤差構造としてロジットリンク関数を，摂餌行動回数が 1 回以上のデータの部分のモデル（count model）には負の二項分布を誤差構造として対数リンク関数をそれぞれ適用した．以上の解析にはフリーソフト R を用いて（R Core Team, 2015），ゼロ切断モデルにはパッケージ pscl を用いた（Jackman et al., 2015）．

結果と考察

隔離支流群における日中の着底行動時間は，開放支流群より有意に長かった（Mann-Whitney *U* test：$U = 225$, $P < 0.001$；Fig. 4）．しかし，夜間の着底行動時間では 2 群間の有意差は認められなかった（Mann-Whitney *U* test：$U = 461.5$, $P = 0.125$）．日中の摂餌行動回数では 2 群間の有意差は認められなかったが（hurdle model, zero model：$Z = 1.107$, $P = 0.268$, count model：$Z = -0.894$, $P = 0.371$），夜間の摂餌行動回数では隔離支流群の方が開放支流群よりも有意に少なかった（hurdle model, zero model：$Z = -0.598$, $P = 0.550$, count model：$Z = -2.402$, $P = 0.016$；Fig. 4）．隔離支流群の平均尾叉長（28.0 ± 2.5 SD, mm）は開放支流群（30.6 ± 2.3 SD, mm）よりも小さかった（Welch's *t*–test：$t = -4.27$, $P < 0.001$）．開放支流群の背鰭長，尾柄高は隔離支流群よりも有意に大きかった（GLM：背鰭長：$t = -5.64$, $P < 0.001$, 尾柄高：$t = -3.96$, $P < 0.001$；Fig. 5）．2 支流群の眼径，体高に有意差はなかった（GLM：体高：$t = -1.10$, $P = 0.28$, 眼径：$t = 0.30$, $P = 0.77$）．

本研究で支流群間変異が認められた形質は，それぞれ流下を防ぐ形質であることが示唆される．まず，本研究の調査地とした開放支流の平均流速は隔離支流の約 2 倍速かったので，本種の大きな背鰭長と尾柄高にも，遊泳能力を高めて流下を防ぐ効果があるかもしれない．イワナと同属のカワマスでは，流速の速い環境で飼育すると稚魚の尾柄高が可塑的に肥大化することが報告されている（Imre et al., 2002）．また，サケ科魚類の稚魚は，夜間に河川床を視認できなくなるために流下することが知られている（Hoar, 1958；前川，1977；Nagata et al., 1994；永田，2002）．本研究の結果から，隔離支流群の稚魚は日中には河川床を離れず，偶発的に早瀬に紛れ込み流下してしまうリスクの低い行動をとっていると考えられ，夜間にも受動的な流下を防ぐ行動をとっていることが示唆される．

一方，本研究で観察された支流間変異が生活史型の違いと関連している可能性もある．隔離支流群は堰堤によって隔離されていたため降海型の回帰がなく，残留型だけで構成される個体群だが，開放支流群では降海型と残留型が混在していると考えられる．降海型にとって能動的な降河は必須の行動だが，残留型にとっては必須ではない．そのため，降海型が混在する開放支流では降河に必要な遊泳能力をもつ個体が多いのかもしれない．

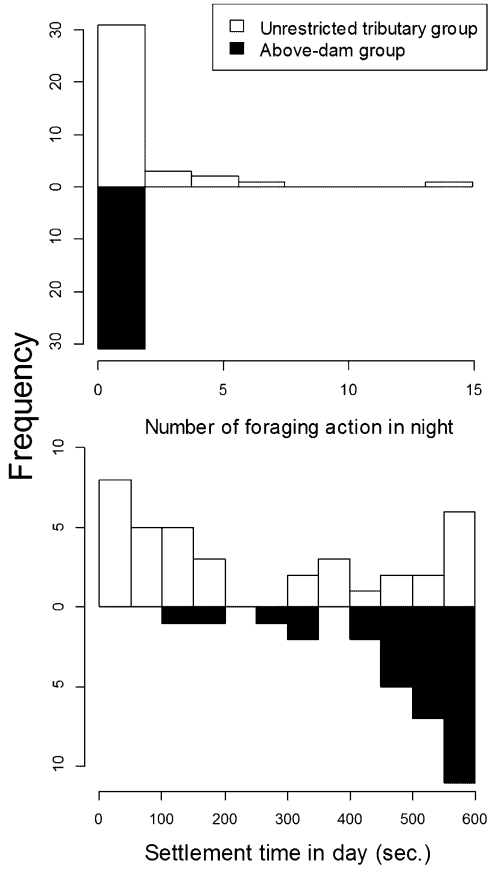

Fig. 4. Comparison of foraging behavior (upper) and settlement times (below) between above-dam (solid bars) and unrestricted (open bars) *S. leucomaenis* fry.

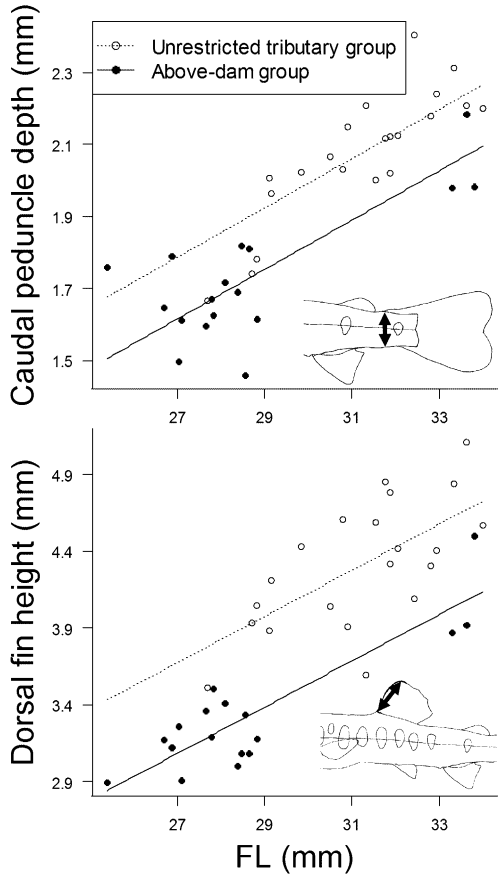

Fig. 5. Linear relationships between fork length (FL), and caudal peduncle depth (upper) and dorsal fin height (below) in *S. leucomaenis* fry (solid and open bars indicate above-dam fry and unrestricted fry, respectively).

実際に，サケ科魚類の降海型の回帰しない個体群と回帰する個体群では，稚魚の攻撃行動（Lahti et al., 2001），生息場所選択（Morinville et al., 2006），そして体形が異なることが報告されている（Morinville and Rasmussen, 2008）．最後に，形態，行動の支流間変異は，成長段階に起因する違いかもしれない．サケ科魚類の稚魚は仔魚期から幼魚期に掛けて形態が変化し，発育に伴って浮上し遊泳及び摂餌するようになることが知られている（前川，1977）．開放支流群の尾叉長は，隔離支流群よりも大きかった．この違いは両群の生活史型の違いを反映した違いかもしれないが，開放支流群の孵化時期の方が早く，同じ生活史型であっても遊泳能力の発達した成長段階へと進んでいた可能性がある．

本研究では，イワナの稚魚における流下を防ぐ形質の表現型可塑性と適応進化に関する予察的知見として，一部の行動及び形態形質に支流間変異があることを実証した．しかし，それらの普遍性を検証し，さらに各形質における流下リスク軽減の機能を検証するためには，さらなる調査や実験が必要である．

謝　　辞

本研究の実験計画，統計解析，論文執筆に関して有益な指導や助言を与えてくださった石原（安田）千晶助教，松野昌美技術補助員，河川環境調査を手伝ってくださった宮下倭麻氏，そして研究計画に関して貴重な意見や指摘をしてくださった海洋生物学講座動物生態学研究室の皆様に感謝申し上げます．最後に，原稿の改訂にあたり有益な指摘，助言をいただいた編集委員及び 2 名の匿名査読者にも深謝いたします．

引 用 文 献

Grant, P. R. and B. R. Grant. 2002. Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. Science, 296: 707–711.

Hairston Jr, N. G., S. P. Ellner, M. A. Geber, T. Yoshida and J. A. Fox. 2005. Rapid evolution and the convergence of ecological and evolutionary time. Ecol Lett., 8: 1114–1127.

Harvey, B. C. 1987. Susceptibility of young–of–the–year fishes to downstream displacement by flooding. Trans. Am. Fish. Soc., 116: 851–855.

Hoar, W. S. 1958. The evolution of migratory behavior among juvenile salmon of the genus *Oncorhynchus*. J. Fish. Res. Board Can., 15: 391–428.

Imre, I., R. L. McLaughlin and D. L. G. Noakes. 2002. Phenotypic plasticity in Brook charr: changes in caudal fin induced by water flow. J. Fish Biol., 61: 1171–1181.

Jackman, S. 2015. pscl: Classes and methods for R developed in the Political Science Computational Laboratory, Stanford University. Department of Political Science, Stanford University. Stanford, California. R package version 1.4.9., URL http://pscl.stanford.edu/.

Jowett, I. G. and J. Richardson. 1989. Effects of a severe flood on instream habitat and trout populations in seven New Zealand rivers. *N.Z. J. Marine Freshwater Res*., 23: 11–17.

久保田仁志・中村智幸・丸山　隆・渡邊精一．2001．小支流におけるイワナ，ヤマメ当歳魚の生息数，移動分散および成長．日本水産学会誌，67: 703–709.

Lahti, K., A. Laurila, K. Enberg and J. Piironen. 2001. Variation in aggressive behaviour and growth rate between populations and migratory forms in the brown trout, *Salmo trutta*. Anim. Behav., 62: 935–944.

前川光司．1977．然別湖産イワナの変異性に関する研究　I．発育と稚魚期の生活史．日本生態学会誌，27: 91–102.

Morinville, G. R. and J. B. Rasmussen. 2006. Does life–history variability in salmonids affect habitat use by juveniles? A comparison among streams open and closed to anadromy. J. Anim. Ecol., 75: 693–704.

Morinville, G. R. and J. B. Rasmussen. 2008. Distinguishing between juvenile anadromous and resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) using morphology. Env. Biol. Fish., 81: 171–184.

森田健太郎・森田晶子．2007．イワナ（サケ科魚類）の生活史二型と個体群過程．日本生態学会誌，57: 13–24.

Morita, K. and S. Yamamoto. 2001. Contrasts in movement behavior of juvenile white–spotted charr between stocks above and below a dam. Fisheries Sci., 67: 179–181.

永田光博．2002．サクラマス稚魚の浮上後の移動分散に関する生態学的研究．北海道立水産孵化場研究報告，56: 1–87.

Nagata, M., M. Nakajima and M. Fujiwara. 1994. Dispersal of wild domestic masu salmon fry (*Oncorhynchus masou*) in an artificial channel. J. Fish Biol., 45: 99–109.

R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria., URL: https://www.R–project.org/.

Sato, T. 2006. Dramatic decline in population abundance of *Salvelinus leucomaenis* after a severe flood and debris flow in a high gradient stream. J. Fish Biol., 69: 1849–1854.

Thompson, J. N. 1998. Rapid evolution as an ecological process. Trends Ecol. Evol., 13: 329–332.

Yamamoto, S., K. Maekawa, T. Tamate, I. Koizumi, K. Hasegawa and H. Kubota. 2006. Genetic evaluation of translocation in artificially isolated populations of white–spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*). Fisheries Res., 78: 352–358.