

イワナの稚魚の個性に見られる生息地間変異

長谷川稜太^{1,4}・山田寛之²・石原千晶³・和田 哲³

¹ 〒041-8611 北海道函館市港町3-1-1 北海道大学水産学部

² 〒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

³ 〒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研究所海洋生物学講座

⁴ 現住所：〒060-0810 札幌市北区北10条西5丁目 北海道大学大学院環境科学院

(2019年7月24日受付；2019年12月16日改訂；2019年12月16日受理；2020年2月28日J-STAGE 早期公開)

キーワード：イワナ稚魚, 堰堤, 個性, 行動シンドローム, 生息地間比較

魚類学雑誌
Japanese Journal of
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2020

Ryota Hasegawa*, Hiroyuki Yamada, Chiaki Ishihara and Satoshi Wada. 2020. Personality differences in white-spotted char fry evident between habitats. *Japan. J. Ichthyol.*, 67(1): 11-24. DOI: 10.11369/jji.19-021.

Abstract Animal personality, defined as consistent individual differences in behavior across time and/or context, has been associated with individual dispersal tendencies in some species. White-spotted char (*Salvelinus leucomaenis*) populations, often found in above-dam watersheds in Japanese mountain streams, the dams preventing continuous distribution with lower stream reaches, were subject of a behavioral study comparing above-dam and open-stream behavior of fry. Fries were collected from an above-dam area and two open-stream areas within the Kame River system (southern Hokkaido), and personality quantified by measuring a suite of behaviors, such being repeated two-month later. Above-dam fry showed a shorter swimming duration against a novel object and mirror than open-stream fry. The latency time to catch food in above-dam fry tended to be longer than that of the latter. Swimming duration against a novel object and mirror were significantly correlated when data for both groups combined, but not so when data for each group were analyzed independently. These results suggest that personality traits in white-spotted char fry would be shaped by natural selection acting on each habitat, resulting in differing adaptive personality traits.

*Corresponding author: Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University, N10W5, Sapporo, Hokkaido 060-0810, Japan (e-mail: ryotahase344922@eis.hokudai.ac.jp)

動物の行動にみられる個体差は、古くから行動生態学や動物心理学の分野で人々の注目を集め、研究されてきた(片野, 1991; Gosling, 2001)。近年、行動生態学では、動物の複数の行動にみられる統合的な個体差を動物の個性(personality)とみなした研究が多くの動物で行われるようになってきている。個性は、時間や状況によらず、個体内で一貫した行動の傾向と定義されており(Dall et al., 2004)、一般に、リスクをとる傾向(大胆さ)・探索性・攻撃性・社会性・活動性の5つの個性形質に分類され、研究されている(Réale et al., 2007)。また、これらの個性形質

の間に認められる相関は行動シンドローム(behavioral syndrome)と呼ばれている(Sih et al., 2004)。動物の個性や行動シンドロームは、哺乳類(Gosling, 1998; Boon et al., 2008; Greenberg and Holekamp, 2017)、鳥類(Dingemanse et al., 2003; Holtmann et al., 2017)、両生類(Sih et al., 2003; Urszán et al., 2015)、魚類(Coleman and Wilson, 1998; Church and Grant, 2018)、昆虫類(Monceau et al., 2017; Rudin et al., 2018)など多くの分類群で広く知られている。例えば、ヨーロピアンパーチ *Perca fluviatilis* には、一貫して活動性が高い個体とそうでない個体があり、これらの個体間には、

成長や繁殖投資量, そして利用する餌生物にも違いがあることが報告されている (Nakayama et al., 2017). また, カワマス *Salvelinus fontinalis* では, 新奇環境で「大胆に」振舞う個体は, そうでない個体に比べて学習能力が低いことが示唆されている (White et al., 2017).

鳥類や魚類の研究では, 個性や行動シンドロームが個体の分散傾向に影響していることが指摘されている (Duckworth and Badayev, 2007; Cote et al., 2010; Wolf and Weissling, 2012; Myles-Gonzalez et al., 2015). 例えば, ムジルリツグミ *Sialia currucoides* では, 縄張りに侵入した他種に対して攻撃的に振舞うオスは, 分散傾向が高いことが知られている (Duckworth and Badayev, 2007). また, ハゼ科の一種である *Neogobius melanostomus* では, 隠れ家から新奇環境に出るまでの時間が短い「大胆な」個体は, 分散傾向が高いことが実験的に検証されている (Myles-Gonzalez et al., 2015). しかし, 個性や行動シンドロームと分散傾向の関係は, わずかに数種で検証されているのが現状である (Cote et al., 2010).

イワナ *Salvelinus leucomaenis* は北日本に広く生息する河川性魚類であり, 一生を河川で過ごす残留型と河川と海を回遊する降海型という2種類の生活史を持つ (Yamamoto et al., 1999; Morita, 2001). 北海道の河川では, 残留型と降海型が同所的に生息し (森田・森田, 2007), 大多数のメスと一部のオスが降海型になることが知られている (山本ほか, 1996; Yamamoto et al., 1999). また, このような本種の生活史や個体群構造には, 堰堤などの人工物の設置が影響を与えることが報告されている (Morita et al., 2000; Morita and Yamamoto, 2002). イワナは小さな滝などの階段状の地形を遡上する遊泳力をもつが, その能力にも上限があるため, 高低差の大きな堰堤によって河川が分断されると, 堰堤下流から堰堤上流への移動が強く妨げられる (Yamamoto et al., 2004). このような堰堤の設置によって形成された局所個体群は, メスが残留型として成熟・産卵することによって存続している (森田・森田, 2007).

堰堤上流における稚魚の行動は, 堰堤下流や堰堤の存在しない支流における稚魚の行動とは異なることが複数の研究で報告されている. 例えば堰堤上流のイワナの稚魚は, 堰堤下流の本種の稚魚と比較して, 下流側へ分散する傾向が低い (Morita and Yamamoto, 2001). また, 堰堤上流の稚魚は, 堰堤が存在しない支流の稚魚に比べて河川床を離

れる傾向が低い (山田ほか, 2019). これらの先行研究から, 堰堤上流には, 堰堤の存在しない支流や堰堤下流に比べて, 消極的な個性を持つ個体の生息頻度が高いと予想される. また, 複数の個性形質において消極的な傾向が認められた場合, それらは行動シンドロームとして検出されることが期待される. しかし, これまでに堰堤が個性に与える影響, さらに単一水系規模の小さな地理的スケールで, 個性や行動シンドロームの生息地間変異があることを確かめた研究は著者らが知る限りない. そこで本研究は, 堰堤上流のイワナの稚魚の行動を, 堰堤が存在しない支流における稚魚の行動と比較して, (1) 稚魚には個性, すなわち個体ごとに一貫した行動傾向があるのか, (2) 一貫した複数の行動間には相関関係 (行動シンドローム) が認められるのか, (3) その個性や行動シンドロームには堰堤の有無による生息地間変異があるのかを検証する.

材料と方法

採集と飼育 2018年の4月1日から5月8日にかけて, 北海道南部の渡島半島南西部に位置する木古内町の亀川の支流で, イワナの稚魚の採集を行った (Fig. 1). 亀川本流には複数の支流が流入しているため, 堰堤によって隔離された一支流 (以下, 隔離群: 41°44'2"N, 140°30'0"E) と堰堤が存在しない二支流 (開放A群: 41°44'50"N, 140°28'41"E; 開放B群: 41°44'41"N, 140°28'58"E) を調査地とした (Fig. 1). 各調査地で, 川岸の植物や落ち葉が溜まっている場所をタモ網ですくい, 採集した稚

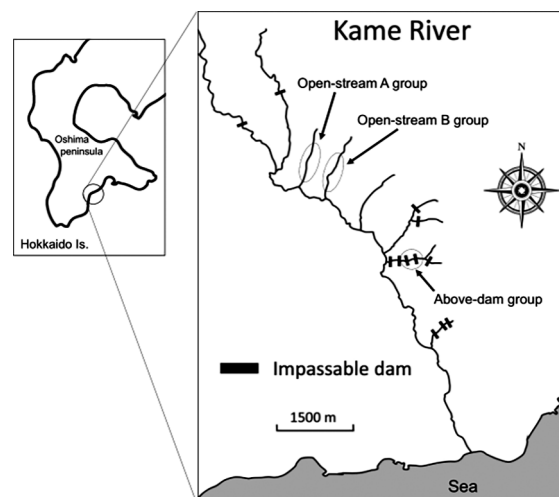


Fig. 1. Location of Kame river and sampling sites.

魚をポリエチレン製の蓋付バケツ（容量 20 L）に收容した。採集された全個体を、北海道大学函館キャンパスの先端環境制御実験棟に持ち帰り、5°C の恒温室に收容した。採集個体数は隔離群で 70 個体、開放 A 群で 65 個体、開放 B 群で 64 個体であった。ただし、これらの採集個体数の中には、飼育期間中や実験期間中に死亡した個体や、予備実験に使用したために以下の実験には使用しなかった個体などが含まれる。実際に実験に使用した個体数は隔離群で 63 個体、開放 A 群で 60 個体、開放 B 群で 63 個体であった。

恒温室では、各個体を透明なプラスチックカップ（275 ml）に 1 個体ずつ入れて、実験期間終了（後述の「個性の評価」から「体長計測」）まで飼育した。なお、これらのカップの底面には大磯砂利（粒径約 1 cm 以下）を敷きつめ、個体識別のために、全てのカップに ID 番号を付けた。飼育期間中は、2 日に一度アカムシを給餌し、1 週間に一度、飼育水の約半分を交換した。また、飼育および実験には採集地から汲んできた河川水を 5°C に調温してから飼育水として使用した。恒温室内の光条件については、蛍光灯の照明がついている午前 8 時から午後 8 時までを明期とし、蛍光灯が消灯している時間を暗期とした（12L : 12D）。そして以下の実験項目を全て明期に行った。

個性の評価 複数の行動項目から各個体の個性を評価するために、以下の 5 つの項目を同一個体について測定した。項目 1. 新奇環境に移動させた直後の摂餌反応の測定、項目 2. 通常時の摂餌反応の測定、項目 3. 捕食リスクがある状況での摂餌反応の測定、項目 4. 鏡に対する反応、項目 5. 新奇物体に対する反応。なお、項目 4 は攻撃性の指標、1, 2, 3, および 5 はリスクをとる傾向（大胆さ）の指標とされている（Conrad et al., 2011 ; Höjesjö et al., 2011 ; Vaz-Serrano et al., 2011 ; Wilson and Stevens, 2005）。

まず、大磯砂利を敷いたプラスチック容器（13.4 × 9.7 × 6.6 cm ; 水深 3.5 cm）に、上述したプラスチックカップから 1 個体ずつ稚魚を入れた後（詳細は後述の「項目 1. 新奇環境に移動させた直後の摂餌反応の測定」を参照）、同じプラスチック容器で 1 から 5 までの項目が完了するまで飼育した。各項目で与えた刺激が次の項目に及ぼす影響を避けるために、1 から 5 までの各項目を約 48 時間の間隔を空けて行った。また、外部からの刺激を最小限にするため、容器の開口部に全体の約 3 分の 2 を覆う蓋をかぶせて飼育し、各項目の直

前に静かに外した。さらに、稚魚が隣接したプラスチック容器の個体を見ることができないように、プラスチック容器の側面には深さの約 3 分の 2 を覆う黒いビニールテープを巻いた。1 週間に一度、飼育水の約半分を交換した。本実験は、5 月 4 日から 8 月 15 日の期間に 1 個体ずつ行われた。

実験群間で実験日の偏りが起こらないよう、項目 1 から 5 を実施する際には、隔離群と開放 A, B 群からそれぞれ一部の個体をランダムに選出したグループを新たに作成した。このグループごとに、同一日程で 1 から 5 までの各項目を実施した。また、項目 3 から 5 で与えた刺激の順番が各個体の行動に及ぼす影響によって、結果が偏る危険性を避けるために、グループごとに実施項目の順番を変えた。

項目 1. 新奇環境に移動させた直後の摂餌反応の測定 プラスチックカップからプラスチック容器に稚魚を移して 1 分間静置し、稚魚をプラスチック容器に馴致させた。その後、餌（アカムシ）をピンセットで各個体の鼻先に落下させ、餌に接触するまでの時間（1st-Latency ; 秒）をストップウォッチで計時した。ただし、観察時間中に稚魚が餌への反応を示さなかった場合は、観察開始から 120 秒が経過した時点で観察を打ち切った。容器内には与えた餌をそのまま放置し、観察後も摂餌しなかった場合は飼育水を交換する際に取り除いた。この項目に用いた個体数は、隔離群で 63 個体、開放 A 群で 60 個体、開放 B 群で 63 個体であった。

項目 2. 通常時の摂餌反応の測定 項目 1 が終了してから、2 日に一度の頻度で計 4 回、項目 1 と同様にピンセットで稚魚の鼻先に餌を落下させ、餌に接触するまでの時間（2nd-5th-Latency ; 秒）をストップウォッチで計時した。稚魚が餌に反応しなかった場合、120 秒で観察を打ち切った。容器内には与えた餌をそのまま放置し、観察後も摂餌しなかった場合は飼育水を交換する際に取り除いた。この項目に用いた個体数は、隔離群で 52 個体、開放 A 群で 56 個体、開放 B 群で 60 個体であった。

項目 3. 捕食リスクがある状況での摂餌反応の測定 プラスチック容器の上で、カメラ用三脚にデジタルカメラ（STYLUS TG-4, OLYMPUS）を取り付けた装置を前後にスライドさせるように二往復させて、捕食者の影を模した刺激を稚魚に与えた。そして、この刺激を与えた 15 秒後に稚魚の鼻先にピンセットを使って餌を落下させ、餌に接

触するまでの時間 (Predator-Latency; 秒) をストップウォッチで計時した. 稚魚が餌に反応しなかった場合, 120 秒で観察を打ち切った. 容器内には与えた餌をそのまま放置し, 観察後も摂餌しなかった場合は飼育水を交換する際に取り除いた. この項目に用いた個体数は, 隔離群で 49 個体, 開放 A 群で 54 個体, 開放 B 群で 60 個体であった.

項目 4. 鏡に対する反応 稚魚の鼻先 1–2 cm の範囲に鏡 (8.9 × 8.9 cm) を静かに設置し, 鏡に対する反応を 5 分間動画で記録した. 動画再生による行動観察では, 水中に鏡を入れてから初めて鏡に接触するまでの時間 (Mirror-Latency; 秒) と鏡から 6.7 cm 以内の距離 (プラスチック容器の縦の長さの半分の長さ) で鏡に向かって遊泳した時間 (Mirror-Time; 秒) の 2 項目を記録した. この項目に用いた個体数は, 隔離群で 49 個体, 開放 A 群で 51 個体, 開放 B 群で 58 個体であった.

項目 5. 新奇物体に対する反応 ビニール製の赤い円柱状の物体 (直径 5 mm, 高さ 5 mm) を先端に取り付けた竹ひご以下, [新奇物体 (novel object); Fig. 2] を用いて稚魚の反応を観察した. 新奇物体の先端部分が, 稚魚の鼻先 1–3 mm の範囲内に来ようように静かに設置して, 新奇物体に対する反応を 5 分間動画で記録した. 動画再生による行動観察では, 水中に新奇物体を入れてから初めて新奇物体に接触するまでの時間 (Novel-Latency; 秒), 新奇物体に接触した回数 (Novel-Count), 新奇物体から半径 1 cm 以内の範囲で新奇物体に向かって遊泳した合計時間 (Novel-Time; 秒) の 3 項目を記録した. この項目に用いた個体数は, 項目 4 と同じである.

時間経過に伴う行動の一貫性の確認 時間が経

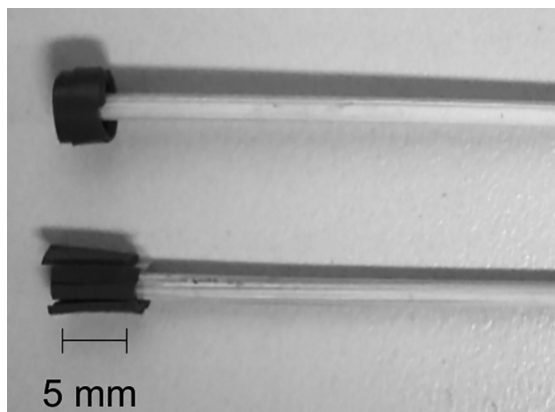


Fig. 2. Photograph of novel objects. Upper object used in the first trial, lower object in second trial.

過しても, 各個体の行動の傾向が一貫しているかどうか確かめるため, 項目 1 から 5 を約 2 ヶ月後に再度繰り返した. 新奇物体の先端には, 項目 5 で使用したものと異なる形状のものを取り付けた (Fig. 2). ただし, 色や材質, 大きさは変化させなかった.

野外環境を模した水槽における行動観察 個性と野外での遊泳行動の関係を精査するため, 野外環境を模した水槽を用いた行動観察を行った. 行動観察には, 二つの仕切りによって中央に観察区画を設けた水槽 (60 × 20 × 25 cm; 水深 21 cm) を使用し, 観察区画内には, 稚魚が隠れられるようなシェルター (18.8 × 10.2 × 6.4 cm) を設けた (Fig. 3). 行動観察の前日に, 全ての個体に給餌した. 行動観察は, 7 月 14 日から 7 月 18 日と 7 月 28 日から 8 月 3 日の期間に行われた.

プラスチックカップから水槽の観察区画へ 1 匹ずつ稚魚を移して, 20 分間稚魚の行動を動画で記録した. 動画再生による行動観察では, 水底から体を離して遊泳する合計時間 (遊泳時間; 秒), 水底に胸鰭を押し付けて動かなかった合計時間 (着底時間; 秒), シェルター内に隠れていた合計時間 (隠れ時間; 秒), 水底や観察区側面の仕切りをつつく行動 (摂餌行動回数) を記録した. この項目に用いた個体数は, 隔離群で 32 個体, 開放 A 群で 33 個体, 開放 B 群で 46 個体であった.

体長計測 イワナの稚魚の行動には体長が影響する可能性がある (上野ほか, 2009; 山田ほか, 2019). そこで, 本研究でも稚魚の体長計測を行った. 計測板と撮影台を用いて, イワナの稚魚の左側面を同じ距離・角度から撮影した. 得られた画像データを画像解析ソフト Image J (National Institute of Health, USA) で解析し, 尾叉長を測定した. 尾叉長計測は全ての実験が終了した後である 8 月 7 日から 8 月 8 日と, 8 月 16 日から 8 月 17 日の期間に行われた. なお, 実験期間中に死亡した一部の個体についても計測を行った.

統計解析 隔離群と開放群は尾叉長組成が異なっており, 隔離群の平均尾叉長 (25.8 ± 7.99 SD, mm) は開放 A・B 群の平均尾叉長 (28.9 ± 5.49 SD, mm) よりも有意に小さかった (Welch's *t*-test; *t* = -3.10, *P* = 0.002). そのため, 解析は尾叉長を考慮して行なった.

項目 1 および 3 における摂餌反応 (1st-Latency, Predator-Latency) の測定では, 観察終了時までには餌に接触しなかった例が含まれる. そこでこれらのデータ解析には, Cox の比例ハザードモデル

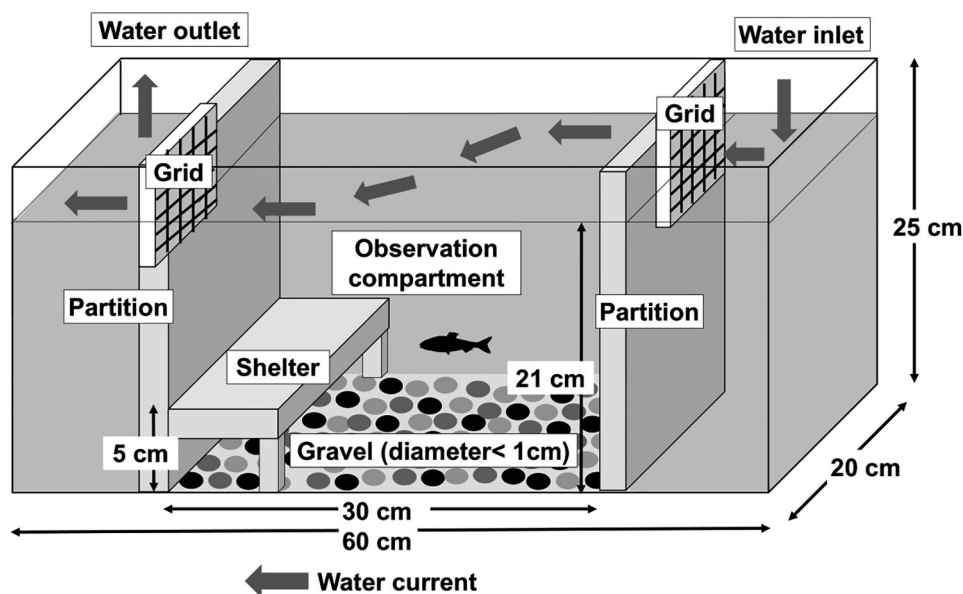


Fig. 3. Schematic illustration of the observation tank. Shelter was provided at the bottom left of the observation compartment.

(Cox's proportional hazard model) を用いた (Cox, 1972). 稚魚が餌に接触するまでの時間を実験群間で比較するため、応答変数には、餌に接触するまでの時間 (秒) を、説明変数には、(1) 尾叉長、(2) 実験群 (隔離群・開放 A 群・開放 B 群) および (3) 尾叉長と実験群の交互作用を用いた。尾叉長と実験群の交互作用項については、交互作用項に有意な影響が認められる場合のみ交互作用項を含めたモデルで解析を行った。なお、1 から 3 の全ての項目で、大多数の個体が 10 秒以内に餌に接触したため、餌に接触するまでに 10 秒以上かかった時点で打ち切りデータとして扱った。

項目 2 で測定した摂餌反応 (2nd-5th-Latency) にも、観察終了時までに餌に接触しなかった例が含まれている。また、この摂餌反応は、同一個体で異なる実験日に計 4 回観察した。そこでこれらのデータ解析には、ランダム変数として実験日と個体を設定した Cox の比例ハザード混合モデル (Cox's proportional hazard mixed model) を用いた。稚魚が餌に接触するまでの時間を実験群間で比較するため、応答変数には、餌に接触するまでの時間 (秒) を、説明変数には、(1) 尾叉長、(2) 実験群 (隔離群・開放 A 群・開放 B 群) および (3) 尾叉長と実験群の交互作用を用いた。交互作用項の検討および、打ち切りデータの扱いに関しては、上述した手順で行った。

鏡および新奇物体に接触するまでの時間 (Mirror-

Latency, Novel-Latency) のデータにも、観察終了時までに鏡や新奇物体に接触しなかった例が含まれる。そのため、これらのデータについても Cox の比例ハザードモデルで解析した。鏡および新奇物体に接触するまでの時間を実験群間で比較するため、応答変数には、これらの行動の測定値 (秒) を、説明変数には、(1) 尾叉長、(2) 実験群 (隔離群・開放 A 群・開放 B 群) および (3) 尾叉長と実験群の交互作用を用いた。なお、5 分間 (300 秒間) で接触が観察されなかった時点で打ち切りデータとした。交互作用項の検討に関しては、上述した手順で行った。

新奇物体に対する接触回数 (Novel-Count) と行動観察における摂餌行動回数については、観察時間内で行動が観察されなかった個体が多いため、ゼロ切断モデル (hurdle model) を用いて解析した。ここではそれぞれの行動回数が 0 か 1 以上かを示す部分に二項分布を、誤差構造としてロジットリンク関数を適用し、回数が 1 回以上のデータに関しては負の二項分布を誤差構造として対数リンク関数を適用した。尾叉長と実験群を説明変数として、交互作用項の検討に関しては上述した手順で行った。

鏡あるいは新奇物体を提示した実験における遊泳時間 (Mirror-Time, Novel-Time)、行動観察における遊泳時間・着底時間・隠れ時間を、実験群間で比較する際には、応答変数を各行動の測定値

(秒)として、(1) 尾叉長、(2) 実験群 (隔離群・開放 A 群・開放 B 群)、(3) 尾叉長と実験群の交互作用を説明変数とした一般化線形モデル (generalized linear model, GLM) を用いて解析した。尾叉長と実験群の交互作用項については、交互作用項を含めたモデルと、含めないモデルとの間で尤度比検定を行い、有意差が認められた場合のみ、交互作用項を含めたモデルで解析を行った。応答変数の誤差構造は正規分布とした。

各個体の個性および行動シンドロームを検証するため、鏡あるいは新奇物体に対する行動観察で測定した各行動間、ならびに 1 回目と 2 回目の行動間の相関関係を、II 型の回帰分析 (standardized major axis, SMA) により解析した。打ち切りデータを含む餌に接触するまでの時間 (1st-Latency, 2nd-5th-Latency, Predator-Latency), Mirror-Latency, Novel-Latency, および回数データである Novel-Count, 摂餌行動回数に関しては解析を行わなかった。

全ての統計解析には、統計ソフト R (version 3.2.4; R Core Team, 2017) を使用した。Cox の比例ハザードモデルにはパッケージ survival (version 2.41-3; Therneau and Lumley, 2018) を、Cox の比例ハザード混合モデルにはパッケージ coxme (Therneau and Therneau, 2018) を、ゼロ切断モデルには、パッケージ pscl (version 1.4.9; Jackman, 2015) を、そして II 型の回帰分析にはパッケージ smatr (version 3.4-8; Warton et al., 2018) を用いた。

結 果

摂餌反応の測定 新奇環境に移動させた直後の餌に接触するまでの時間 (1st-Latency) は、尾叉長が長い個体ほど有意に長く (Cox's proportional hazard model, 尾叉長: $Z = -3.944, P < 0.001$), 隔離群の 1st-Latency は、開放 A, B 群に比べて長い傾向があったものの、有意差は認められなかった (隔離群 vs. 開放 A 群: $Z = 1.817, P = 0.069$; 隔離群 vs. 開放 B 群: $Z = 1.555, P = 0.120$; Fig. 4a). この結果は、いずれの開放群に比べて、隔離群はリスクをとる傾向が低いことを示唆する。また、通常時の餌に接触するまでの時間 (2nd-5th-Latency) では、開放 B 群で、尾叉長の交互作用に有意な影響が認められ、隔離群では、尾叉長が長い個体ほど、有意に長い時間で餌に接触したが ($Z = -0.94, P < 0.001$), 開放 B 群ではその傾向が逆転した (開放 B 群の交互作用: $Z = 1.960, P = 0.049$; Fig. 4b). 捕食リスクがある状況での餌への反応

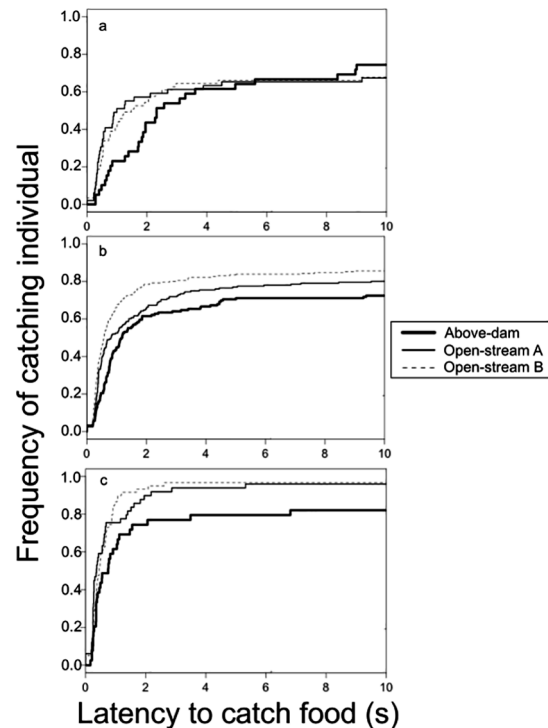


Fig. 4. Cumulative frequencies of *Salvelinus leucomaenis* fry captures in three experimental groups for each observational condition: (a) for the first time after transferal to experimental tank (i.e., novel environment), (b) 2-5 days after first capture, and (c) following artificial stimulus to imitate a predator.

(Predator-Latency) では、隔離群と開放 A, B 群の間で有意差はなかったものの (隔離群 vs. 開放 A 群: $Z = 1.554, P = 0.120$; 隔離群 vs. 開放 B 群: $Z = 1.691, P = 0.091$; Fig. 4c), 打ち切りデータとなった個体の頻度は隔離群で多い傾向があった (Fig. 4c). また、尾叉長が長い個体ほど、餌に接触するまでの時間が有意に短かった ($Z = 3.074, P = 0.002$). これらの結果からも、隔離群はいずれの開放群に比べて、リスクをとる傾向が低いことが示唆された。

鏡および新奇物体に対する反応 隔離群における鏡に向かって遊泳した時間 (Mirror-Time) は、開放 A, B 群より有意に短く (Table 1; Fig. 5), また、尾叉長が長い個体ほど、Mirror-Time は有意に短かった (Table 1). 鏡に接触するまでの時間 (Mirror-Latency) では、開放 A 群と尾叉長の交互作用に有意な影響が認められ (Table 2), 開放 A 群は隔離群に比べ、尾叉長が長い個体ほど Mirror-Latency が短くなる傾向があった (Table 2). これらの結果から、隔離群はいずれの開放群に比

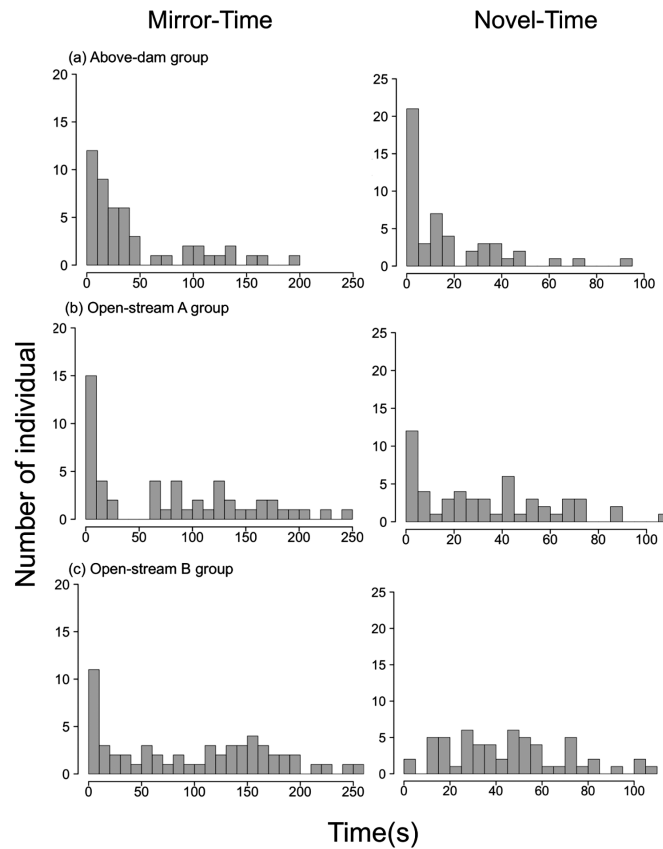


Fig. 5. Comparison of Mirror-Time and Novel-Time among three groups.

Table 1. Results of a generalized linear model (GLM) and a hurdle model (Hurdle) for each behavioral trait in novel object test and mirror test

	Estimate	SE	t	P
Novel-Time				
Intercept	50.747	11.786	4.306	< 0.001
Fork length	-1.040	0.315	-3.299	0.001
Group (Above-dam vs. Open-stream A)	23.976	5.182	4.627	< 0.001
Group (Above-dam vs. Open-stream B)	35.135	5.025	6.992	< 0.001
Novel-Count				
Intercept	2.226	0.487	4.572	< 0.001
Fork length	-0.021	0.013	-1.631	0.103
Group (Above-dam vs. Open-stream A)	1.229	0.200	6.158	< 0.001
Group (Above-dam vs. Open-stream B)	1.381	0.194	7.133	< 0.001
Log (theta)	0.697	0.175	3.980	< 0.001
Mirror-Time				
Intercept	112.384	33.833	3.322	0.001
Fork length	-2.000	0.904	-2.212	0.029
Group (Above-dam vs. Open-stream A)	44.907	14.845	3.025	0.003
Group (Above-dam vs. Open-stream B)	66.331	14.473	4.583	< 0.001

Response variable - each behavioral trait; explanatory variables - group and fork length

“Above-dam group” set as baseline for determination of any significant differences of Open-stream A and Open-stream B groups

Error distribution considered as normal distribution of Novel-Time and Mirror-Time, and negative binomial distribution of Novel-Count

Table 2. Results of analysis with Cox's proportional hazard model for differences in Novel-Latency and Mirror-Latency among the three groups

	Coefficient	SE	Z	P
Novel-Latency (s)				
Fork length	0.022	0.014	1.517	0.129
Group (Above-dam vs. Open-stream A)	0.468	0.246	1.899	0.058
Group (Above-dam vs. Open-stream B)	0.968	0.239	4.053	< 0.001
Mirror-Latency (s)				
Fork length	-0.020	0.025	-0.785	0.432
Group (Above-dam vs. Open-stream A)	3.749	1.492	2.512	0.012
Group (Above-dam vs. Open-stream B)	-0.597	1.954	-0.305	0.760
Fork length × Open-stream A	-0.098	0.041	-2.416	0.016
Fork length × Open-stream B	0.026	0.051	0.506	0.613

Response variable - Novel-Latency or Mirror-Latency; explanatory variables - group and fork length

"Above-dam group" set as baseline for determination of any significant differences of Open-stream A and Open-stream B groups

SE indicates standard error of the coefficient

Table 3. Results of generalized linear model (GLM) and hurdle model (Hurdle) for observations of each behavioral trait

Behavioral trait		Estimate	SE	t	P
Swimming time	Intercept	396.786	256.932	1.544	0.126
	Fork length	-6.220	6.818	-0.912	0.364
	Group (Above-dam vs. Open-stream A)	-866.059	403.418	-2.147	0.034
	Group (Above-dam vs. Open-stream B)	-208.730	559.042	-0.373	0.710
	Fork length × Open-stream A	31.296	10.639	2.942	0.004
	Fork length × Open-stream B	15.413	14.454	1.066	0.289
Settlement time	Intercept	439.291	272.632	1.611	0.110
	Fork length	13.106	7.234	1.812	0.073
	Group (Above-dam vs. Open-stream A)	1233.817	428.069	2.882	0.005
	Group (Above-dam vs. Open-stream B)	1064.093	593.202	1.794	0.076
	Fork length × Open-stream A	-40.251	11.289	-3.566	< 0.001
	Fork length × Open-stream B	-38.610	15.337	-2.517	0.013
Hiding time	Intercept	363.923	169.39	2.148	0.034
	Fork length	-6.886	4.495	-1.532	0.129
	Group (Above-dam vs. Open-stream A)	-64.976	265.966	-1.372	0.173
	Group (Above-dam vs. Open-stream B)	-855.363	368.565	-2.321	0.022
	Fork length × Open-stream A	8.906	7.014	1.270	0.207
	Fork length × Open-stream B	23.197	9.529	2.434	0.017
Number of foraging activities	Intercept	3.764	0.814	4.621	< 0.001
	Fork length	-0.052	0.022	-2.324	0.020
	Group (Above-dam vs. Open-stream A)	0.427	0.321	1.330	0.184
	Group (Above-dam vs. Open-stream B)	0.775	0.299	2.592	0.010
	Log (theta)	0.019	0.235	0.082	0.934

Response variable - each behavioral trait; explanatory variables - group and fork length

"Above-dam group" set as baseline for determination of any significant differences of Open-stream A and Open-stream B groups

Error distribution considered as normal distribution of swimming, settlement and hiding times, and negative binomial distribution in number of foraging activities

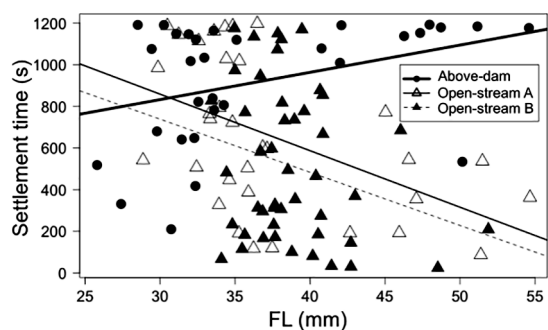


Fig. 6. Relationship between settlement time in behavioral observation tank and fork length among three fry groups, analyzed by generalized linear model (GLM). FL indicates fork length. Closed circles, and open and closed triangles indicate individuals of above-dam group, open-stream A group and open-stream B group, respectively.

べて攻撃性が低いことが示唆された。

新奇物体に向かって遊泳した時間 (Novel-Time) は、隔離群がいずれの開放群より有意に短く (Table 1; Fig. 5), 新奇物体に接触した回数 (Novel-Count) も隔離群がいずれの開放群より有意に少なかった (Table 1). 隔離群では 85% の個体で接触回数が 10 回以下だったのに対し, 開放群における 10 回以下の個体の割合は 34% で, 106 個体中 31 個体が新奇物体に 20 回以上接触し, さらに 3 個体は 50 回以上接触した. Novel-Latency は, 隔離群が開放 B 群より有意に長かった (Table 2). また, 統計的な有意差は認められなかったものの, 開放 A 群における Novel-Latency は, 隔離群に比べて短い傾向があった (Table 2). 尾叉長は Novel-Time のみに有意な影響を及ぼしており, 尾叉長が長い個体ほど Novel-Time は有意に短かった (Table 1). これらの結果から, 隔離群はいずれの開放群に比べてリスクをとる傾向が低いことが示唆された。

行動観察 遊泳時間では, 開放 A 群と尾叉長の交互作用に有意な影響が認められた (Table 3). 開放 B 群では開放 A 群と同様の傾向が認められたが, 統計的に有意な影響は認められなかった (Table 3). 着底時間では, 開放 A 群と開放 B 群の両方で, 尾叉長との交互作用に有意な影響が認められた (Table 3; Fig. 6). 隔離群では, 尾叉長と着底時間の回帰式における傾きが正であり, 大型個体ほど着底時間が長かったが, 開放 A, B 群では回帰式の傾きは負であり, 大型個体ほど着底時間が短かった (Table 3; Fig. 6). その結果, 尾叉長が 40 mm 以上の隔離群の個体は, 開放 A, B

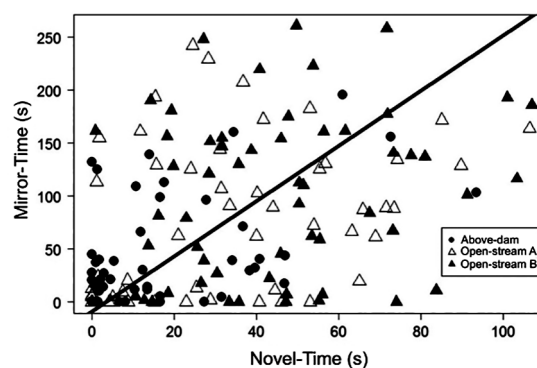


Fig. 7. Relationship between Mirror-Time and Novel-Time, analyzed by type II regression analysis. Closed circles, and open and closed triangles indicate individuals of above-dam group, open-stream A group and open-stream B group, respectively. Solid line represents regression line.

群の個体に比べて着底時間が長かった (Fig. 6). 隠れ時間では, 開放 B 群と尾叉長の交互作用に有意な影響が認められた (Table 3). 隔離群では尾叉長が長い個体ほど, 隠れ時間がより短くなる傾向が認められたが, 開放 B 群では, その傾向が逆転した (Table 3). 摂餌行動回数は隔離群で開放 B 群より有意に少なく, 隔離群と開放 A 群の間に有意差はなかった (Table 3). また, 尾叉長が長い個体ほど, 摂餌行動回数は有意に少なかった (Table 3).

各行動間の相関関係 全個体を用いた解析の結果, Novel-Time と Mirror-Time の間に有意な正の相関関係が認められた (Table 4; Fig. 7). また遊泳時間と Novel-Time, 遊泳時間と Mirror-Time のそれぞれの間にも, 有意な正の相関関係が認められた (Table 4).

実験群ごとで解析した結果, 隔離群と開放 A 群において, Novel-Time と Mirror-Time の間に, 有意な正の相関関係が認められた (Table 4). また, 遊泳時間と Novel-Time, および遊泳時間と Mirror-Time の相関関係を実験群ごとで解析した結果, 開放 B 群における遊泳時間と Novel-Time, 遊泳時間と Mirror-Time の間に, 有意な正の相関関係が認められた (Table 4).

時間経過後の行動の一貫性 全個体を用いた解析の結果, Novel-Time では, 有意な正の相関関係が認められた (Table 5). また統計的に有意ではなかったものの, Mirror-Time においても, 正の相関関係が認められた (Table 5). 実験群ごとの解析では, 隔離群の Mirror-Time でのみ, 有意な正の相関関係が認められた (Table 5).

Table 4. Results of type II regression analysis between two behavioral traits

Group	Variable 1	Variable 2	<i>r</i>	elevation	slope	<i>P</i>
All individuals	Novel-Time (s)	Mirror-Time (s)	0.411	-9.006	2.608	< 0.001
	Novel-Time (s)	Swimming time (s)	0.284	-22.170	12.769	0.003
	Mirror-Time (s)	Swimming time (s)	0.276	24.748	4.850	0.003
Above-dam	Novel-Time (s)	Mirror-Time (s)	0.467	3.881	2.415	< 0.001
	Novel-Time (s)	Swimming time (s)	-0.061	346.435	-11.249	0.735
	Mirror-Time (s)	Swimming time (s)	0.185	-22.312	3.903	0.302
Open-stream A	Novel-Time (s)	Mirror-Time (s)	0.373	-10.347	2.619	0.006
	Novel-Time (s)	Swimming time (s)	-0.118	920.111	-11.566	0.513
	Mirror-Time (s)	Swimming time (s)	-0.097	884.695	-4.800	0.584
Open-stream B	Novel-Time (s)	Mirror-Time (s)	0.209	-32.848	2.973	0.118
	Novel-Time (s)	Swimming time (s)	0.318	-78.879	13.81	0.033
	Mirror-Time (s)	Swimming time (s)	0.322	98.517	4.489	0.031

Table 5. Behavioral consistency for each behavioral trait in the two trials, analyzed by type II regression

Group	Trial 1	Trial 2	<i>r</i>	elevation	slope	<i>P</i>
All individuals	Novel-Time (s)	Novel-Time (s)	0.257	-0.086	1.379	0.003
	Mirror-Time (s)	Mirror-Time (s)	0.168	7.351	1.185	0.052
Above-dam	Novel-Time (s)	Novel-Time (s)	0.265	0.827	0.981	0.136
	Mirror-Time (s)	Mirror-Time (s)	0.484	10.070	1.153	0.003
Open-stream A	Novel-Time (s)	Novel-Time (s)	0.020	-6.933	1.347	0.897
	Mirror-Time (s)	Mirror-Time (s)	-0.074	149.149	-1.164	0.625
Open-stream B	Novel-Time (s)	Novel-Time (s)	0.259	9.857	1.346	0.061
	Mirror-Time (s)	Mirror-Time (s)	0.122	9.941	1.202	0.379

考 察

堰堤によって隔離された一支流（隔離群）と堰堤が存在しない二支流（開放 A, B 群）で採集されたイワナの稚魚における複数の行動を、全群の個体を対象として解析した結果、Novel-Time では、1 回目と 2 回目の測定値の間に有意な正の相関関係が認められ、Mirror-Time では有意ではなかったものの正の相関が認められた。これらの結果は、個体ごとに時間的に一貫した行動の傾向、すなわち個性があることを示唆する。さらに Mirror-Time と Novel-Time の間には有意な正の相関関係が認められた。この結果は、行動シンドロームがあることを表す。同様の結果はブラウントラウト *Salmo trutta* (Adriaenssens and Johnson, 2013) やイトヨ *Gasterosteus aculeatus* (King et al., 2013) でも報告されている。さらにカワムツ *Nipponocypris temminckii* では、個体ごとに一貫した行動の傾向があり、それが年齢や状況に依らないことも報告されている (Katano, 1987)。

堰堤の有無による個性・行動シンドロームの生息地間変異 隔離群と開放 A 群および B 群の行動を比較した結果、Mirror-Time および Novel-Time は、隔離群でいずれの開放群に比べて有意に短く、Novel-Count は隔離群で有意に少なかった。また、Mirror-Latency および Novel-Latency は、隔離群で開放群に比べて長い傾向があり、餌に接触するまでの時間は、基本的に隔離群で長い傾向があった。これらの結果から、イワナの稚魚には堰堤の有無による個性の生息地間変異があることが示唆され、さらに、隔離群の稚魚は、分散傾向の低さに関連した消極的な個性や行動シンドロームを備えていることが示唆される。イワナの個性や行動シンドロームに明瞭な生息地間変異が見られることを報告した研究は、著者らが知る限り初めてである。

隔離群で消極的な個性を持つ個体の頻度が高かった要因として、稚魚期の種内競争が考えられる。堰堤上流では、残留型によって個体群が存続しているが、本研究で対象とした開放支流や堰堤下流には、海で大きく成長した降海型のメスが廻

上し、繁殖に参加する。本種の孕卵数は体長に応じて累乗関数的に増加するため、降海型メスの孕卵数は残留型メスのそれに比べ、非常に多くなる (Morita and Takashima, 1998)。実際に、堰堤下流は堰堤上流に比べて、稚魚期の密度がはるかに高く、堰堤上流の約5倍であることが知られている (Morita et al., 2000)。したがって、開放群は隔離群に比べて、稚魚間の餌や縄張りをめぐる競争が激しいと考えられる。そのような環境では積極的な個体の方が有利であり、開放群では積極的な個体の適応度はそうでない個体に比べて高いのかもしれない。実際に、餌に接触するまでの時間は基本的にいずれの開放群でも短い傾向があり、攻撃性の指標とされている鏡に対する反応では、いずれの開放群でも Mirror-Time が長い傾向があった。これらの結果は開放群で、餌や縄張りをめぐる競争において積極的に行動する個体の頻度が高い可能性を示唆する。また、他のサケ科魚類でも、降海型が回帰する個体群と回帰しない個体群における稚魚期の密度の違いが、競争の度合いの違いを引き起こす可能性が、複数の研究で指摘されている (Elliott and Hurley, 1998; Bohlin et al., 2001)。

一方、隔離群では、積極的に行動する個体の方が捕食されやすく、適応度が低い可能性もある。一般に集団で生活する動物では、集団サイズの増大に伴い、個体あたりの被捕食率が低くなる「薄め効果」が見られる (Davies et al., 2012)。薄め効果は、稚魚の密度が高い開放群で、強く働くと考えられるが、稚魚の密度が低い隔離群では薄め効果が弱いため、積極的に行動する個体は捕食される確率が高く、慎重に行動する個体の適応度が相対的に高まると考えられる。実際に、有意差は認められなかったものの、隔離群の Predator-Latency は開放群より長い傾向があり、10秒以上かかる個体が多かった。また、リスクをとる傾向の指標とされている新奇物体に対する反応でも、隔離群では Novel-Time が有意に短く、Novel-Latency は長い傾向があったことも、この可能性を示唆する。

本研究では、行動観察における個別の行動でも生息地間変異が認められた。隔離群の個体は、開放群に比べて着底時間が長く、摂餌行動回数も有意に少なかった。本種を含むサケ科魚類は、高低差がある堰堤や自然滝の上流から一度流下してしまうと、上流へ復帰することができない。そのため、堰堤や自然滝の上流の隔離個体群は、流下しにくい傾向を持つ個体で構成されていることが示唆されている (Northcote, 1981; Morita and Yamamoto,

2001)。また、山田ほか (2019) は、堰堤上流の隔離個体群におけるイワナの稚魚は、着底時間が長く、摂餌行動回数も少ないことを報告しており、これは、流下を防ぐ適応ではないかと指摘している。本研究で観察された、隔離群の遊泳時間の短さや摂餌行動回数の少なさも、堰堤上流からの偶発的な流下を防ぐ適応であることが考えられる。本研究において、全群の個体を対象とした解析では、遊泳時間が短い個体は、鏡や新奇物体に対して反応した時間が短い傾向があった。積極的に行動する個体は、偶発的な流下の影響を受けやすいため、堰堤上流には消極的に行動する個体が留まりやすいのかもしれない。

一方で、本研究で明らかになった生息地間変異は、自然淘汰による稚魚の適応ではなく、遺伝的浮動などの偶然のプロセスによって形成された可能性がある。さらに本研究では、野外で浮上してから数週間経過したと考えられる稚魚を採集し、実験を行ったため、本研究で観察された行動は、浮上した後に獲得された表現型可塑性である可能性も考えられる。本種の稚魚における個性や行動シンドローム、行動の生息地間変異については、さらなる検証が必要だろう。

尾叉長や他の要因の考慮の必要性 本研究では複数の行動で、尾叉長の有意な影響が認められた。Mirror-Time および Novel-Time は尾叉長が長い個体ほど有意に短かった。また、1st-Latency は尾叉長が長い個体ほど有意に長く、Predator-Latency は尾叉長が長い個体ほど有意に短かった。これらの結果は、個体の体サイズや生育段階に応じて、個性形質が変化する可能性を示唆する。イワナでは「釣られやすさ」に個体差があり、オスや体サイズが大きい個体、そして高齢の個体ほど釣られた回数が多かったことが報告されている (Tsuboi and Morita, 2004)。「釣られやすさ」はしばしばリスクをとる傾向や探索性といった個性形質と相関することが報告されているため (Wilson et al. 2011; Härkönen et al., 2014)、これらの知見は、性や体サイズ、そして年齢が個性に影響をおよぼす可能性を示唆する。本研究で検出された尾叉長に伴う個性の変化も、尾叉長自体や日齢といった要因に起因していたのかもしれない。実際に、他の動物でも体サイズや生育段階に伴って個性形質が変化する可能性が示唆されている (Keller et al., 2017; Sakai, 2018)。また、ここまで隔離群と開放群の比較を行ってきたが、複数の行動で開放A群とB群の間にも違いが認められた。こうした

違いは、本研究で定量化できていない物理環境や捕食圧などの他の自然淘汰に起因して生じた可能性がある。個性や行動シンドロームについては、個体ごとの特性や物理環境など、幅広い要因も考慮した慎重な検証が必要だろう。

謝 辞

本研究を行うにあたり、北海道大学水産学部海洋生物学講座の為近昌美技術補助員、北海道大学地球環境科学研究所の小泉逸郎准教授には、研究計画から論文執筆まで、有益なご助言を頂いた。北海道大学環境科学院の大久保祐作氏には、統計解析に関して有益なご指摘を頂いた。厚く御礼申し上げる。また、サンプリングにご協力頂いた守村肇氏、東大聖氏、そして、様々な場面で貴重な意見や指摘を頂いた動物生態学研究室の皆様にも深く感謝する。最後に、原稿の改訂にあたり、有益なご指摘とご助言を頂いた編集委員、英文を校閲して頂いた Graham S. Hardy 氏、および2名の匿名査読者にも深謝いたします。

引用文献

- Adriaenssens, B. and J. I. Johnsson. 2013. Natural selection, plasticity and the emergence of a behavioural syndrome in the wild. *Ecol. Lett.*, 16: 47–55.
- Bell, A. M. 2005. Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *J. Evolution. Biol.*, 18: 464–473.
- Bohlin, T., J. Pettersson and E. Degerman. 2001. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost. *J. Anim. Ecol.*, 70: 112–121.
- Boon, A. K., D. Réale and S. Boutin. 2008. Personality, habitat use, and their consequences for survival in North American red squirrels *Tamiasciurus hudsonicus*. *Oikos*, 117: 1321–1328.
- Church, K. D. and J. W. Grant. 2018. Does increasing habitat complexity favour particular personality types of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*? *Anim. Behav.*, 135: 139–146.
- Coleman, K. and D. S. Wilson. 1998. Shyness and boldness in pumpkinseed sunfish: individual differences are context-specific. *Anim. Behav.*, 56: 927–936.
- Conrad, J. L., K. L. Weinersmith, T. Brodin, J. B. Saltz and A. Sih. 2011. Behavioural syndromes in fishes: a review with implications for ecology and fisheries management. *J. Fish Biol.*, 78: 395–435.
- Cote, J., J. Clobert, T. Brodin, S. Fogarty and A. Sih. 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 365: 4065–4076.
- Cox, D. R. 1972. Regression models and life tables. *J. Roy. Stat. Soc. B. Met.*, 34: 187–202.
- Dall, S. R., A. I. Houston and J. M. McNamara. 2004. The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecol. Lett.*, 7: 734–739.
- Davies, N. B., J. R. Krebs and S. A. West. 2012. An introduction to behavioural ecology. Blackwell Scientific Publication, London, 520 pp.
- Dingemanse, N. J., C. Both, A. J. Van Noordwijk, A. L. Rutten and P. J. Drent. 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proc. R. Soc. B*, 270: 741–747.
- Duckworth, R. A. and A. V. Badyaev. 2007. Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 104: 15017–15022.
- Elliott, J. M. and M. A. Hurley. 1998. Population regulation in adult, but not juvenile, resident trout (*Salmo trutta*) in a Lake District stream. *J. Anim. Ecol.*, 280–286.
- Gosling, S. D. 1998. Personality dimensions in spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *J. Comp. Psychol.*, 112: 107–118.
- Gosling, S. D. 2001. From mice to men: what can we learn about personality from animal research? *Pol. Psychol. Bull.*, 127: 45–86.
- Greenberg, J. R. and K. E. Holekamp. 2017. Human disturbance affects personality development in a wild carnivore. *Anim. Behav.*, 132: 303–312.
- Härkönen, L., P. Hyvärinen, J. Paappanen and A. Vainikka. 2014. Explorative behavior increases vulnerability to angling in hatchery-reared brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 71: 1900–1909.
- Höjesjö, J., B. Adriaenssens, T. Bohlin, C. Jönsson, I. Hellström and J. I. Johnsson. 2011. Behavioural syndromes in juvenile brown trout (*Salmo trutta*); life history, family variation and performance in the wild. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 65: 1801–1810.
- Holtmann, B., E. S. Santos, C. E. Lara and S. Nakagawa. 2017. Personality-matching habitat choice, rather than behavioural plasticity, is a likely driver of a phenotype–environment covariance. *Proc. R. Soc. B*, 284: 20170943.
- 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.
- Katano, O. 1987. Social structure of the dark chub, *Zacco temminckii*, in a small pond in relation to individual differences. *Physiol. Ecol. Japan*, 24: 1–132.
- 片野修. 1991. 個性の生態学—動物の個性から群集

- へ. 京都大学学術出版会, 京都. 286 pp.
- Kelleher, S. R., A. J. Silla, N. J. Dingemanse and P. G. Byrne. 2017. Body size predicts between-individual differences in exploration behaviour in the southern corroboree frog. *Anim. Behav.*, 129: 161–170.
- King, A. J., I. Fürtbauer, D. Mamuneas, C. James and A. Manica. 2013. Sex-differences and temporal consistency in stickleback fish boldness. *PLoS ONE*, 8: 81116.
- Monceau, K., J. Moreau, J. Richet, Y. Moret, S. Motreuil and F. X. Dechaume-Moncharmont. 2017. Larval personality does not predict adult personality in a holometabolous insect. *Biol. J. Linn. Soc.*, 120: 869–878.
- Morita, K. 2001. The growth history of anadromous white-spotted charr in northern Japan: a comparison between river and sea life. *J. Fish Biol.*, 59: 1556–1565.
- 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 Y. Takashima. 1998. Effect of female size on fecundity and egg size in white-spotted charr: comparison between sea-run and resident forms. *J. Fish Biol.*, 53: 1140–1142.
- Morita, K. and S. Yamamoto. 2001. Contrasts in movement behavior of juvenile white-spotted charr between stocks above and below a dam. *Fish. Sci.*, 67: 179–181.
- Morita, K. and S. Yamamoto. 2002. Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations. *Conserv. Biol.*, 16: 1318–1323.
- Morita, K., S. Yamamoto and N. Hoshino. 2000. Extreme life history change of white-spotted char (*Salvelinus leucomaenis*) after damming. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 57: 1300–1306.
- Myles-Gonzalez, E., G. Burness, S. Yavno, A. Rooke and M. G. Fox. 2015. To boldly go where no goby has gone before: boldness, dispersal tendency, and metabolism at the invasion front. *Behav. Ecol.*, 26: 1083–1090.
- Nakayama, S., T. Rapp and R. Arlinghaus. 2017. Fast-slow life history is correlated with individual differences in movements and prey selection in an aquatic predator in the wild. *J. Anim. Ecol.*, 86: 192–201.
- Northcote, T. G. 1981. Juvenile current response, growth and maturity of above and below waterfall stocks of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Fish Biol.*, 18: 741–751.
- R Core Team. 2017. R: a language and environment for statistical computing. R. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria: <https://www.r-project.org>.
- Réale, D., S. M. Reader, D. Sol, P. T. McDougall and N. J. Dingemanse. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol. Rev.*, 82: 291–318.
- Rudin, F. S., J. L. Tomkins and L. W. Simmons. 2018. The effects of the social environment and physical disturbance on personality traits. *Anim. Behav.*, 138: 109–121.
- Sakai, O. 2018. Comparison of personality between juveniles and adults in clonal gecko species. *J. Ethol.*, 36: 221–228.
- Sih, A., A. Bell and J. C. Johnson. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends Ecol. Evol.*, 19: 372–378.
- Sih, A., L. B. Kats and E. F. Maurer. 2003. Behavioural correlations across situations and the evolution of antipredator behaviour in a sunfish-salamander system. *Anim. Behav.*, 65: 29–44.
- Therneau, T. and T. Lumley. 2018. Package 'survival': Survival Analysis. <http://cran.nexr.com/web/packages/survival/index.html>.
- Therneau, T. M. and M. T. M. Therneau. 2018. Package 'coxme': Mixed Effects Cox Models. <https://cran.r-project.org/web/packages/coxme/index.html>.
- Tsuboi, J. and K. Morita. 2004. Selectivity effects on wild white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) during a catch and release fishery. *Fish. Res.*, 69: 229–238.
- 上野岳彦・田中友樹・丸山隆. 2009. 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*, 75: 802–809.
- Urszán, T. J., J. Török, A. Hettyey, L. Z. Garamszegi and G. Herczeg. 2015. Behavioural consistency and life history of *Rana dalmatina* tadpoles. *Oecologia*, 178: 129–140.
- Vaz-Serrano, J., M. L. Ruiz-Gomez, H. M. GjØen, P. V. Skov, F. A. Huntingford, Ø. Øverli and E. Höglund. 2011. Consistent boldness behaviour in early emerging fry of domesticated Atlantic salmon (*Salmo salar*): decoupling of behavioural and physiological traits of the proactive stress coping style. *Physiol. Behav.*, 103: 359–364.
- Warton, D., R. Duursma, D. Falster, S. Taskinen and M. R. Duursma. 2018. Package 'smatr': (Standardised) Major Axis Estimation and Testing Routines. <https://cran.r-project.org/web/packages/smatr/index.html>.
- White, S. L., T. Wagner, C. Gowan and V. A. Braithwaite. 2017. Can personality predict individual differences in brook trout spatial learning ability? *Behav. Process.*, 141: 220–228.
- Wilson, A. D. and E. D. Stevens. 2005. Consistency in context-specific measures of shyness and boldness in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Ethology*, 111: 849–862.
- Wilson, A. D., T. R. Binder, K. P. McGrath, S. J. Cooke and J. G. J. Godin. 2011. Capture technique and fish personality: angling targets timid bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 68: 749–757.
- Wolf, M. and F. J. Weissing. 2012. Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.*, 27: 452–461.
- 山田寛之・榎本尊・和田哲. 2019. 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. 魚類学雑誌, 66: 221–225.
- 山本祥一郎・高橋芳明・北野聡・後藤晃. 1996. 北海道南部の河川におけるアメマスの河川残留型雌. 魚類学雑誌, 43: 101–104.
- Yamamoto, S., K. Morita and A. Goto. 1999. Geographic variations in life-history characteristics of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*). Can. J. Zool., 77: 871–878.
- Yamamoto, S., K. Morita, I. Koizumi and K. Maekawa. 2004. Genetic differentiation of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) populations after habitat fragmentation: spatial-temporal changes in gene frequencies. Conserv. Genet., 5: 529–538.