

知床半島におけるオシロコマの 食性に関する生態学的研究

2017 年

山本 敦也

目次

要約.....	1
第1章 緒論.....	7
図表.....	15
第2章 生態、特に食性の季節変化.....	19
第1節 目的.....	20
第2節 材料および方法.....	21
第1項 調査地.....	21
第2項 消化管内容物および形態諸項目.....	22
第3節 結果.....	24
第1項 オショロコマの生態に関する季節変化.....	24
第2項 餌生物・食性の季節変化.....	25
第4節 考察.....	27
第1項 オショロコマの生態に関する季節変化.....	27
第2項 餌生物・食性の季節変化.....	29
図表.....	32
第3章 餌の選択性.....	40
第1節 目的.....	41
第2節 材料および方法.....	42
第1項 調査地.....	42
第2項 消化管内容物、流下動物、底生動物.....	44
第3項 餌生物選択指数.....	45
第3節 結果.....	47
第1項 消化管内容物.....	47
第2項 流下動物.....	48
第3項 底生動物.....	49
第4項 餌の選択性.....	51
第4節 考察.....	52
第1項 消化管内容物.....	52
第2項 流下動物.....	53
第3項 底生動物.....	54
第4項 選択指数の適用.....	56

第5項 餌の選択性	56
図表.....	58
第4章 個体群内順位と栄養状態	78
第1節 目的	79
第2節 材料および方法	81
第1項 調査地	81
第2項 供試材料	82
第3項 食性および生態	82
第4項 組織切片作成法	83
第5項 脂質含量測定法	84
第6項 核酸、タンパク質量測定法	84
第3節 結果	85
第1項 食性および生態	85
第2項 形態学的栄養状態	87
第3項 組織学的栄養状態	89
第4節 脂質含量	90
第5項 核酸量、タンパク質量	93
第4節 考察	95
第1項 食性および生態	95
第2項 形態学的栄養状態	98
第3項 組織学的栄養状態	100
第4節 脂質含量から見た栄養状態	101
第5項 核酸、タンパク質量から見た栄養状態	104
図表.....	107
第5章 総合考察	146
図表.....	154
謝辞.....	155
Summary	156
引用文献.....	163
付表.....	173

要約

1. 緒論

河川生態系は流域全体を含む景観の構成要素であり、隣接する生態系およびその変化から強い影響を受けることが知られている。特に、人間活動に起因した河川生態系の改変はしばしば陸域生態系との連環にも影響し、その結果、希少生物の減少あるいは絶滅を誘発する。換言すると、河川生態系の状態を把握することはその流域全体の環境状態を推測する上で有効な手段となりえることから、近年はその生態系の理解に注目が向けられている。

知床半島は 2005 年に豊かでかつ特異な生態系が評価され世界自然遺産へ登録された。登録推薦理由の主要部は、海域－陸域生態系間の物質輸送などの相互作用が顕著なことで、両生態系の生物多様性の豊かさであった。このような豊かでかつ特異な生態系の主要な構成要素の一つとして知床半島の流域があり、海と森を繋ぐ知床の河川生態系の理解は知床の生態系の理解に大きく貢献するはずである。

亜寒帯の河川生態系において捕食－被食の観点から最も重要な動物はサケ科魚類である。サケ科イワナ属のオシヨロコマは、知床半島で唯一常時広範囲に生息する淡水魚である。本種は降海することなく常に河川内に留まることから、海と森を繋ぐ河川生態系の中心的な役割を担っており、知床半島を代表する淡水魚と考えられる。例えば、本種は知床半島の河川生態系の食物網においてシマフクロウ等の主要な餌となる等重要な役割も果たしている。また、オシヨロコマの産卵環境は上流域に限られるなど生息地面積要求性が高いアンブレラ種であると推測され、本種の生態を理解することは知床の環境保全を考える上で重要な知見をもたらし得る。

しかしながら、オシヨロコマの生息環境、生態、およびそれらに関する問題についての情報は断片的であり、十分に理解されているとは言えない状況にある。

そこで本研究では、河川性のサケ科魚類としてオシヨロコマが単独で生息する知床の河川において、本種の詳細な食性を解明した(第 2 章)。次に、オシヨロコマの個体群内の順位関係と食性との関係を解明することを目的とし、本種の食性と天然餌料に対する選択性を調べた(第 3 章)。さらに、個体群内の順位関係と栄養状態との関係を解明するために形態学的、組織学的、生理学的な観点からの栄養状態と個体群内順位との関係を調べた(第 4 章)。最後に、第 4 章までの結果から食性と個体群内順位の成立過程について総合的に考察し、知床半島の景観的な観点からの環境状況について論じた(第 5 章)。

2. 生態、特に食性の季節的变化

オシヨロコマ本来の食性を知るために、知床半島内の河川において単独で生息するオシヨロコマについて、食性を中心とした生態の季節変化を明らかにし、本種の基礎的な生態的知見を得ることを目的に季節的な食性および生態を調査した。

6 月から 10 月の間に各月 1 回、知床半島基部に位置する斜里川水系幾品川と忠類川の上流域に設けた調査区間で釣りによって得たサンプルを使用した。消化管内容物の観察から、餌生物として 18 目 43 科のうち 25 種類が同定可能であった。食性は両河川通じて 6、7 月は

Ephemeroptera 幼虫、Trichoptera 幼虫、8 月、9 月は主に陸生昆虫、10 月は Plecoptera 成虫、Diptera 幼虫であった。このことから同属のイワナ(アメマス)と同様にオシヨロコマは選択的な採餌を行わず、季節的な餌の存在状態によって摂餌対象種を変えていると思われた。また、幾品川においては、8 月の陸生昆虫の消化管内容物中に占める割合が高かったことから、同河川は河畔林が豊かであると推測された。忠類川においては、8 月の Diamesinae(ヤマユスリカ亜科)幼虫の割合が高かったことから、幾品川に比べ、流れが緩やかでよりユスリカの生育に適した環境であると考えられた。さらに、オシヨロコマはその形態的特徴などから、主に底生生物を摂餌していると考えられてきたが、調査期間を通じて陸生昆虫の占める割合が高かったことから、知床半島では常時河川に生息するサケ科魚類が本種のみであるためヤマメやアメマス等に摂餌を阻害されることがなく陸生昆虫を多く摂餌していたものと思われた。

3. 餌の選択性

前章でオシヨロコマの胃内容物の季節変化からその餌生物に対する選択性が低い可能性を指摘したが、環境中の餌生物の分布密度を除外したために推測にとどまった。よって本章では、胃内容物採取と同時に流下、底生動物を定量的に採取し、選択指数の適用について検討した。また、本種の食性を知る上では異なる環境下への選択指数の適用も必要となるため、知床半島内の 2 河川について調査を行い選択指数の適用を試みた。

2000 年 7 月 28 日、2002 年 7 月 27 日に知床半島内の幾品川、忠類川において、釣りにより採取したオシヨロコマの胃内容物と、流下動物として流下ネットを朝、昼、夕にそれぞれ 6 ネットを 1 時間しかけ、平均濾水量から算出したものを用い、底生動物として早瀬、平瀬、淵にてコドラート付きサーバーネットを用いて 25 × 25 cm の採集を各 2 回行い、調査区域内の早瀬、平瀬、淵の分布状況から平均密度を求めたものを用いた。選択指数には Ivlev (1955)、Jacobs (1974)、Strauss (1979)、Chesson (1978) の各式を用い、胃内容物、流下動物、底生動物各目の分類群に対し適用した。

オシヨロコマの胃内容物から餌生物として 11 目 32 科のうち 11 種、流下動物として 19 目 36 科のうち 36 種、底生動物として 5 目 20 科のうち 22 種が種まで同定された。選択指数について、Ivlev、Jacobs、及び Strauss の式では環境中の餌生物の構成比が変化すると、ある種の餌生物のとり得る選択指数が相対的に制限を受けることから、流下動物と底生動物、調査地点間及び、季節等の差異によって、比較が不適切であると考えられた。Ivlev 及び Jacobs の式では、餌生物が環境中には存在したが胃内容物中に存在しなかった場合とその逆の場合では指数が極端な値(-1 または 1)を示し、Chesson の式では 0 であった。一方、Strauss 及び Chesson の式を併用した結果、個体数、重量において明らかな選択性を示したのは幾品川の底生 Ephemeroptera に対する負の値と忠類川の底生 Trichoptera に対する正の値であった。よって、オシヨロコマは流下動物に対しては選択性を示さず、ランダム摂餌を行っているが、底生動物に対して選択性を示すと考えられた。前章では、オシヨロコマが季節変化に合わせその季節に個体数が多く摂餌しやすい餌生物を摂餌していたことから、餌生物に対する選択性が低

いことを予測したが、流下動物に対しては今回の結果からも同様の結論が得られた。

今回の研究では、選択指数の適用を分類上、餌生物の目の段階までにとどめたが、より正確なオショロコマの摂餌環境を知るには、餌生物の種によって好む環境が異なるため、より細かい分類レベルへ適用するのが望ましいと考えられた。なお、マス類では種内、異種間の順位関係から胃内容物に差が生じるとの報告があり、体サイズ、年齢別に比較検討することが必要と思われた。

4. 個体群内順位と栄養状態

河川性のサケ科魚類は個体群内で順位関係が生じ、食性に違いがあることが知られている。また、体サイズと個体群内の順位との間に密接な関係があることも知られている。更に、前章で知床半島の河川に生息するオショロコマにも食性に違いがあることがわかった。このことから個体群内の順位が栄養状態に影響を与えていると考えられた。そこで本章では、オショロコマの栄養状態を形態学的、組織学的、生理学的な観点から調べ、体サイズの違いが栄養状態に与える影響を知ることを目的とした。

2004年5月～10月の各月1回、ペレケ川において電気漁具を用いて捕獲、氷冷して持ち帰り分析まで-85℃で保存した。形態学的な栄養状態の指標として肥満度、肝重指数、腸長／標準体長比、組織学的な指標として腸壁の円柱上皮細胞長、生理学的な指標として肝臓の脂質含有率(トリグリセライド、リン脂質)と核酸量、タンパク質量を使用した。標準体長、体重、肝重量、消化管内容物重量、腸長から肥満度、胃充満度、肝重指数、腸長／体長比を算出した。腸の前部と後部について通常のパラフィン包埋法により連続組織切片を作成し、ヘマトキシリン、エオシン 2 重染色を施し、光学顕微鏡下で円柱上皮細胞長を計測した。脂質の定量には市販の試薬キットを使用し、核酸の定量には中野(1985)による STS 変法、タンパク質の測定には Lowry 法(Lowry et al. 1951)を用いた。

形態学的な栄養状態として、肥満度と肝重指数は5月から肥満度は7月、肝重指数は8月にかけてそれぞれ徐々に減少し9月に最高値を示した後、10月には再び減少した。生殖腺指数は5月、6月に低い値を示した後、8月、9月に高い値を示し10月に減少した。腸長／標準体長比は5月から10月まで徐々に減少した。これらのうち標準体長との間に有意な正の相関が認められたのは7月、8月の生殖腺指数、5月、6月の肝重指数、7月の腸長／標準体長比だけであった。生殖腺指数の変化からオショロコマの産卵時期の最盛期は9月中であったことが考えられた。また、肥満度および肝重指数が生殖腺指数の変化と似た傾向を示したことから、これらの指標は成熟と強く関係していることが考えられた。組織学的な栄養状態としては、腸前部と腸後部の円柱上皮細胞長は6月に最高値、8月に最低値を示した腸前部に対し、腸後部はそれとは逆に6月に最低値、9月に最高値を示した。腸後部の円柱上皮細胞長の変化が形態学的な栄養状態の指標と似た傾向を示したことから、腸後部が栄養状態の良い指標になると考えられた。組織 1g あたりのトリグリセライド(以下 TG)、リン脂質(PL)含有率はともに5月から7月まで徐々に減少し、9月に最高値を示し10月に急激に減少した。肥満度、比肝重値、腸長／体長比と TG、PL 含有率との間に相関は見られなかった。体サイズと TG、PL 含有率の間にも相関は見られなかった。両脂質に関して、生殖腺の発達の影響を強く受ける形態学的

な栄養状態の指標と似た季節変化の傾向を示したことから、脂質含有率も成熟の影響を受けることが考えられた。組織 1g あたりの DNA 量に大きな変化は見られず、タンパク質/DNA 比は 5 月から 8 月まで増加し、9 月、10 月と低い値を示した。また、RNA/DNA 比は 9 月を除き 5 月から 10 月にかけて減少した。これらの値と尾叉長の間には相関関係が認められなかったことから、相対的な細胞の大きさやタンパク質合成の活発さから表される栄養状態と個体群内の優劣順位とに関係なく、主に産卵などによって変動すると考えられた。

各栄養状態の指標とされるものと体サイズの間には明らかな相関がみられるものはなかった。このことと、ほとんどの指標が生殖腺指数と似た傾向を示したことから、栄養状態は成熟に強く影響を受けることが推測された。優位な個体はより栄養価の高い餌を食し栄養状態が良好であると考えられたが、今回の結果は体サイズとそれぞれの指標との間に明らかな傾向は見られなかった。このことから、優位個体はより栄養価の高い餌をとるために必然的に定位場所の流速は早くなることが考えられ、消費エネルギーも多くなる。一方劣位個体は群れをなして淵内を回遊するため消費エネルギーは少ないことが予想され、結果的に優位個体と劣位個体でエネルギー収支の差がなくなると思われる。また、余剰なエネルギーを体内に蓄えるのではなく、成長に使用していることが考えられた。摂餌をする際に最終的には体長が決定的な要因となることが多い。特に今回の結果でトリグリセライド含有率が 6 月から 9 月にかけて非常に狭い範囲に集中した。このことから体内に蓄えるエネルギーは個体群内の順位に関係なく一定であり、それ以上に摂取したエネルギーは成長に使われていることが考えられた。

5. 総合考察

本研究では、知床におけるオショロコマを対象にして河川環境を評価すること、河川生態系と森林生態系の連環を探ること、さらに本種の保全方法の提言を最終的な目標とし、オショロコマの食性に関する生態学的研究を行った。

幾品川と忠類川に生息する河川残留型のサケ科魚類はオショロコマ 1 種であり、稀にサクラマス幼魚が混生する程度と考えられた。よって、本調査区域では、他のサケ科魚類とオショロコマの間に競合が生じることはなく、オショロコマ本来の食性を示しているものと考えられた。

本種の食性は胃内容物中の優占種が 6 月の *Ephemeroptera nymph* から 10 月の *Diptera larva* ヘシフトするといった季節的な変動から、ある時期において、個体数が多く摂餌しやすいものを摂餌していることが推測され、選択性の調査から *Trichoptera larva* に正の選択性があり、他の水生昆虫には負の選択性を示すことがわかった。このことからオショロコマの食性は、春期には生息量、羽化量が多い、*Ephemeroptera nymph* 等の水生昆虫を主に摂餌し、夏期には流量が多い陸生昆虫を主に摂餌し、秋期には他の水生昆虫の生息量が羽化により低くなるため 1 年中生息量の変わらない *Chironomidae* (ユスリカ科) を主に摂餌するというように変動することがわかった。選択性の結果は、7 月のサンプルを使用したことから水生昆虫である *Trichoptera larva* に正の選択性を示したと考えられた。しかし、マイクロハビタット内の個体順位を考えると今回の結果に見られる選択性は、社会的に劣位な個体が *Trichoptera larva* を選択

的に摂餌していた結果とも考えられる。そのため、より詳細なオショロコマの食性を把握するためには、本種においても体サイズ等による解析が必要と思われた。また、本研究では餌の選択性を示すために、餌の選択指数の式として代表的な Ivlev (1961)、Jacobs (1974)、Chesson (1978)、Strauss (1979) の 4 つの指数を用いた。これらの式は優れている点もあるが、欠点も存在する。今後、さらにオショロコマの食性、餌の選択性に関する研究を続けていくためには、これらの式の改良または新たな関係式を考案することが必要であると思われた。

個体群内の順位と栄養状態に関する調査は異なる河川で行ったが、産卵時期に関しては同様の結果が得られた。また、消化管内容物に関して、Ephemeroptera、Plecoptera、Trichoptera の 3 目の摂餌率が低かった。このことと、9 月の消化管内容物からカラフトマスの産卵状況を考慮するとペレケ川の底生動物相の多様性が低いことが推測された。底生動物量の調査並びに底生動物相の多様性の調査を行う必要があると思われた。

形態学的栄養状態の指標の肥満度と肝重指数、組織学的指標の腸壁の円柱上皮細胞長、生理学的指標のトリグリセライド、リン脂質含有率から、おおむね 5 月から徐々に減少し、7 月から 8 月に最低値を示した後、9 月に最高値を示し 10 月に再び減少するといった傾向が見られたが、これらの間に相関がみられたものは少なかった。特に腸長／標準体長比は 5 月から 10 月にかけて減少傾向を示すなどその他の栄養状態の指標が示した季節的な変動を示さず、異なる傾向を示した。

形態学的な栄養状態の指標として肥満度、肝重指数、腸長／標準体長比、組織学的な指標として腸壁の円柱上皮細胞長、生理学的な指標として脂質含量と標準体長、年齢の間に有意な相関がみられることは少なかった。優位な個体はより栄養価の高い餌を食することが考えられたが、本研究では標準体長や年齢とそれぞれの指標との間に明らかな傾向は見られなかった。しかし、現実には大型個体はほとんどが優位な個体であると考えられ、このことは今回使用した指標が主にエネルギーの蓄積量を表す指標であることが要因であると考えられた。体内に蓄えるエネルギーは個体群内の順位に関係なく一定であり、それ以上接種したエネルギーは成長に使用していることが考えられた。

以上のことから、多くのオショロコマは淵に多く生息する Trichoptera を好むが、季節に応じてその他の水生昆虫はもとより陸生昆虫やカラフトマス卵等様々な種類の餌生物が必要であることがわかった。これらの餌生物の供給が可能な環境を考えると、急流箇所を好む Ephemeroptera や流速の遅い箇所を好む Trichoptera が必要とする河川内の瀬と淵の連続構造だけでなく、クモやアリ等の陸生無脊椎動物が河川内に落下するために河畔林が発達し河道を覆い、オショロコマの主な生息箇所である上流域までカラフトマスが遡上な環境であり、河川生態系の保全だけでは収まらず景観的な観点での保全が必要と思われる。この観点から見ると本研究を行った知床半島の河川のオショロコマの生息環境は良好であると考えられる。しかしながら、約 40% の知床半島の河川には人工構造物が存在し、そのうちの 18 箇所の構造物について改良が施されているが、未だに多くの未改修の構造物が存在することから、早急の改修が望まれる。また、特に世界自然遺産区域外の知床半島の河川では多くの場合、道路

が河川を横断している。橋架のため橋の前後には数十 m に渡り護岸が必要となり河畔からの陸生無脊椎動物の供給量が減少すると考えられる以外に、河川内へのアプローチのしやすさから釣り人による乱獲も懸念されている。世界自然遺産内の河川だけでなく、遺産外の知床半島の河川への配慮も必要と考えられる。

第 1 章 緒論

河川生態系は、流域全体を含む生態学的な景観(landscape)の構成要素であり、隣接する生態系およびその変化から強い影響を受けることが知られている(Hynes, 1975)。特に、河川に隣接した陸上や河岸で行われる人間活動による影響は短期間でも大きなインパクトを与え、例えば地下水の組み上げ、水路化、ダム建設、森林伐採、水質汚染、生物学的な侵略、温暖化等の多様な人為的な因子によって河川生態系は容易に変化する(Allan & Castillo, 2007; Williamsonら, 2008; Fauschら, 2010)。換言すると、河川生態系の状態を把握することは、その流域全体の環境状態を推測する上で有効な指標となると考えられ、特に近年は生態系および生物多様性の保全などの観点から、河川生態系の理解に注目が向けられている。

知床半島は2005年に豊かでかつ特異な生態系が評価され、国内で3例目として世界自然遺産への登録が推薦され、承認された。その際の推薦理由の主要部は、海域—陸域生態系間の物質輸送などの相互作用が顕著なこと、両生態系の絶滅危惧種を含む生物多様性の豊かさであった(IUCN, 2005)。例えば、ヒグマ *Ursus arctos* やシマフクロウ *Ketupa blakistoni*、オジロワシ *Haliaeetus albicilla*、オオワシ *Haliaeetus pelagicus* といった貴重な野生動物の生息地であり、その他の動植物においても南方種と北方種が混在するその独特の生物多様性等が高い評価を得た(Fig. 1-1,.)。このような豊かでかつ特異な生態系を構成する主要な成分として知床半島の流域があり、海と森を繋ぐ知床の河川生態系の理解は知床の生態系の理解に大きく貢献するはずである。しかしながら、知床の世界自然遺産登録の際には、IUCN より河川生態系と陸域生態系の連環については十分に把握されていないことが指摘されていた(山

中・村上, 2013)。

サケ科魚類は亜寒帯の河川生態系を駆動する主要な動物であり、古くから河川生態系および河川生態系と陸域生態系の連環を理解する上で重要視されてきた(Kawaguchi & Nakano, 2001; Nakano & Murakami, 2001; Nakano ら, 1999)。例えば、日本において広く知られているシロザケ *Oncorhynchus keta* やカラフトマス *O. gorbuscha* 等のようなサケ科魚類の多くは河川で孵化した後、降海型(sea run form)として海へ下り、海で成長した後に河川に遡上し繁殖活動を行う、いわゆる遡河性回遊の生活史を送る(McPhail, 1961; Armstrong & Morrow, 1980)。このような降海型のサケ科魚類は、海洋で蓄えた窒素やリン等を含む栄養塩を相対的に貧栄養である河川生態系へ輸送することに貢献している(埴山・越野, 2013)。サケ科魚類の中には一生を河川内で過ごす河川残留型(river resident form)も存在し、例えば日本ではサクラマス *O. masou masou* に対するヤマメ、サツキマス *O. masou ishikawae* に対するアマゴ等が挙げられる。これらは食う—食われる(predator-prey interaction)の関係を通して河川生態系の生物多様性および河川生態系と陸域生態系を繋ぐ役割を有している(川村, 2013)。したがって、河川生態系を理解する上で対象とする河川に生息するサケ科魚類の生態、特に食性を理解することは重要な意義を持つ。

サケ科イワナ属魚類は小河川や大河川、湖や海等幅広い生活域を持つことが知られており(Dunham ら, 2008)、その多様な生態および生活史特性は周囲の環境と複雑な因果関係を有していると考えられる。イワナ属の一種であるオシヨロコマ *Salvelinus malma* は環太平洋の北部

から北極圏まで広く分布する寒帯および亜寒帯性の魚類である(Photo 1-1)。北海道は本種の分布の南限となっており(宮地ら, 1976; Yamamoto ら, 2014)、特に知床半島や大雪山系などの山間部の限られた場所に主に生息している(Fig. 1-2)。北海道のオショロコマの生活史に関しては、希に知床半島の河川から降海型が出現するが(疋田, 1962; 石城, 1967; 前川, 1973; 斉藤・杉若, 1984; Komiyama ら, 1982; Umatani ら, 2008; Morita ら, 2009)、そのほとんどが河川残留型であり(中田, 1991; 下田, 2003)、河川残留型の生活史を持つ個体は本来の分布域に対し少なく貴重な存在である。

知床半島におけるオショロコマは、河口から源流部まで広く分布し、他に広範囲に生息する淡水魚は他に生息しなく、その生活史において常に河川内に留まることから海と森を繋ぐ河川生態系の中心的な役割を担っており、知床半島を代表する淡水魚である(小宮山, 2003)。加えて、本種は北海道河川生態系の食物網において重要な役割も果たしていると考えられる。例えば、知床半島にはレッドデータブック(環境省, 1998)による絶滅危惧 IA 類(CE; Critically Endangered、従来の絶滅危惧種)に分類されるシマフクロウが生息し(Takenaka, 1998)、このシマフクロウの主な餌は魚類とされている(早矢仕, 1993)。シマフクロウの天然餌料に対する研究は少ないが、知床半島の魚類相はオショロコマが優占することから(小宮山, 1982; 小宮山, 2003)、知床半島のシマフクロウがオショロコマを主食にしていることが考えられる。そのため、シマフクロウを保護する手段の一つとして餌の確保があげられ、オショロコマを含めた河川環境全体としての保護が必要である。オショロコマは、河川流域といった生息地面積要求性が

高く、その種の生存を保障することによって多くの種の生存が確保されと考えられるアンブレラ種(umbrella species)である可能性がある(鷲谷・矢原, 1996)。そのため、オショロコマの状態を把握することにより、河川の状態を把握することができ、さらには景観レベルでの環境の評価が可能と考えられる。しかしながら、オショロコマの生息環境、生態、およびそれらに関する問題については十分に理解されているとは言えない状況にある。

オショロコマの生息環境に関する問題および本種の保全については、断片的ながらも様々な視点から報告されている。オショロコマは、在来種のアメマス *S. leucomaenis* や(石城, 1988; 佐藤, 1998; 谷口ら, 2000)、移入種であるニジマス *O. mykiss* やブラウントラウト *Salmo trutta* にその生息域を侵されてきていること(青山, 1997; 森田ら, 2003; 山本・桑原, 2005; 山本, 2009; Sahashi & Morita, 2016)、森林の開発が進んでいる場所や遊漁者が本種の生息河川に入りやすい河川では生息密度が低いこと(下田ら, 1993; 鷹見ら, 1995)、地球温暖化による水温の上昇により知床半島のオショロコマがアメマスに置き換わることが予想されること(北野ら, 1995; Nakano ら, 1996)などから本種の保護が必要とされている(田中, 1994; Fausch ら, 2010)。また、知床半島内の河川には 63 河川中 26 河川にダムや堰堤などの人工構造物が存在し(高橋, 1981)、近年そのうちの 18 箇所の構造物について改良が施されているが(Nakamura & Komiyama, 2009)、未だに多くの未改修の構造物が存在することから遡上の阻害(中野ら, 1995)、生息密度の低下(豊島ら, 1996)、遺伝的ホモ化の進行による多様性の喪失(前川・高橋, 1999)等の影響があるといわれている(Nakamura & Komiyama, 2009)。これらのことから本

種は環境省レッドデータブック(環境省, 1999)で準絶滅危惧種(NT; Near Threatened)、および北海道版レッドデータブック(北海道, 2002)では希少種(R; Rare、NTと同じランク)で指定され、さらにレッドデータブックよりも近年の動向を素早く反映する環境省レッドリストにおいて絶滅危惧Ⅱ類(VU; vulnerable)においても指定されている(環境省, 2015)。しかし、日本におけるオショロコマの研究は降海型の本種が然別湖でストックされることによって生じた亜種のミヤベイワナ *Salvelinus malma miyabei* に関する記載がほとんどであり(犬飼・佐藤, 1943; 羽田・富田, 1949; 久保, 1967; 木村, 1976; Behnke, 1972; Yoshiyasu, 1973; 前川, 1977a; 前川, 1977b など)、河川残留型に対する研究は少なく、乏しいオショロコマの情報の中でも特に残留型の生態は知られていない点が多い。

オショロコマに関わるこれらの諸問題を考える際に必要なことは、その種が他種との競争がない場合における資源を利用できる幅である基本ニッチ(fundamental niche)を把握することである。その基本ニッチの把握には、まず本種の食性を明らかにする必要がある。先にも述べたが、知床半島の河川では一部の河川を除き河川性のサケ科魚類としてオショロコマのみが生息している(小宮山, 1982; 小宮山, 2003)。アメマスと本種が同所的に生息する場合、アメマスの存在によってオショロコマの食性がオショロコマのみで生息する場合に比べ底生動物を利用する割合が高くなることが知られている(石城, 1988; 佐藤, 1998; 谷口ら, 2000)。主に昆虫食の河川性のサケ科魚類にとって水面付近に定位することはより好まれる陸生の落下昆虫を摂餌するのに有利であるため、オショロコマとアメマスの間に順位争いが生じた際にオショロコ

マは劣位になることが予想される。そのため本種の基本的な食性を知るには他魚種の影響を排除する必要があり、混生域ではなく本種が単独で生息する河川での食性の調査が重要であると考えられる。しかしながら、本種の純粋な食性に関する報告は極めて少なく、特に数ヶ月にわたる食性の季節変化に至っては不明である。さらに、天然餌料に対する選択性についての情報もなく、河川残留型のサケ科魚類において、サクラマス *Oncorhynchus masou* 幼魚を除き、栄養状態についての研究はされていないため、関連情報さえも得られない状況にある。河川残留型のサケ科魚類はマイクロハビタット内において摂餌のために定位する場所等を巡って争いが起こり、順位関係が生ずることが知られている (Nakano, 1995a; Nakano & Furukawa-Tanaka, 1994; Nakano ら, 1992)。順位関係の成立には様々な要因が考えられるが、体サイズが順位関係の成立の大きな要因であるとされてきた (古川, 1978; 名越, 1980; Nakano, 1994; Nakano, 1995b; Nakano ら, 1991)。しかし、具体的な順位の成立過程については解明されておらず、マイクロハビタット内の順位成立について脂質含量などの生化学的な栄養状態を用いて説明することは、今まで経験的に考えられていたことを科学的に証明されるべきであろう。また、個体群内において餌や定位場所を巡って争いが起こり、優位個体と劣位個体とに分かれた際のそれぞれの栄養状態を知ることが、将来的に本種の増殖を考えるとときに栄養状態の目安と成り得、給餌量や劣位個体の衰弱状況を把握する指標となる。

そこで本研究では、知床におけるオショロコマを対象にして河川環境を評価すること、河川生態系と陸域生態系の連環を探ること、さらに本種の保全方法の提言を最終的な目標とし、

調査を実施した。まず、河川性のサケ科魚類としてオシヨロコマが単独で生息する知床の河川において、本種の詳細な食性を解明した(第 2 章)。次に、オシヨロコマの個体群内の順位関係と食性との関係を解明することを目的とし、本種の食性と天然餌料に対する選択性を調べた(第 3 章)。さらに、個体群内の順位関係と栄養状態との関係を解明するために形態学的、組織学的、さらに生理学的な観点からの栄養状態と食性の関係を調べた(第 4 章)。最後に、第 4 章までの結果から食性と個体群内順位の成立過程について総合的な考察を行った(第 5 章)。なお、オシヨロコマの分類についてはカムチャッカ半島およびアラスカの北部から北方に分布する北方型を *S. malma*、サハリン、北海道等のオホーツク海南部とアラスカより南方の北アメリカに生息する南方型を *S. curilus* の 2 種に分ける説や(Esin, 2015)、サハリン、北海道、クurlル諸島近辺のアジア側の南方集団を 1 亜種 *S. malma krascheninnikovi*、アラスカ近辺のアメリカ側の南方集団を 1 亜種 *S. malma lordi*、北方系の基亜種 *S. malma malma* の 3 亜種に分けるといった様々な説(Behnke ら, 1984; Dunham ら, 2008)がありその分類について定まっていない。近年の遺伝学的研究から北海道産のオシヨロコマは南方系の集団の一部であると考えられるが(Fig. 1-3, Yamamoto ら, 2014)、その遺伝的差異について十分に隔離が起こっていないと考えられ(Oleinik ら, 2013)、本研究では従来の分類に従いオシヨロコマ(*Salvelinus malma*)として扱った。

図表



(adapted from MOE web site)

Fig. 1-1. The relationships between organisms in Shiritoko Peninsula.

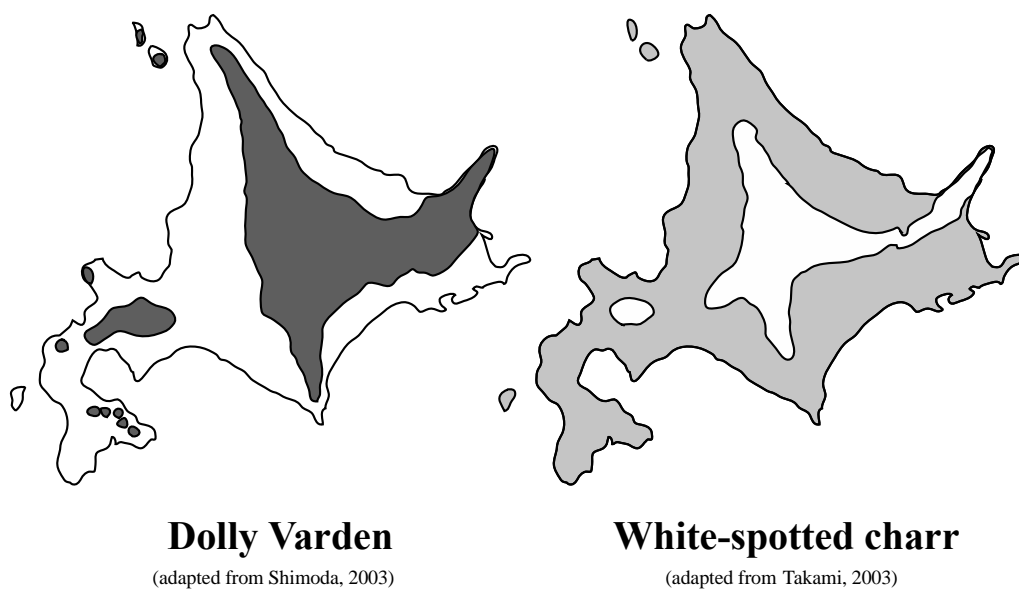
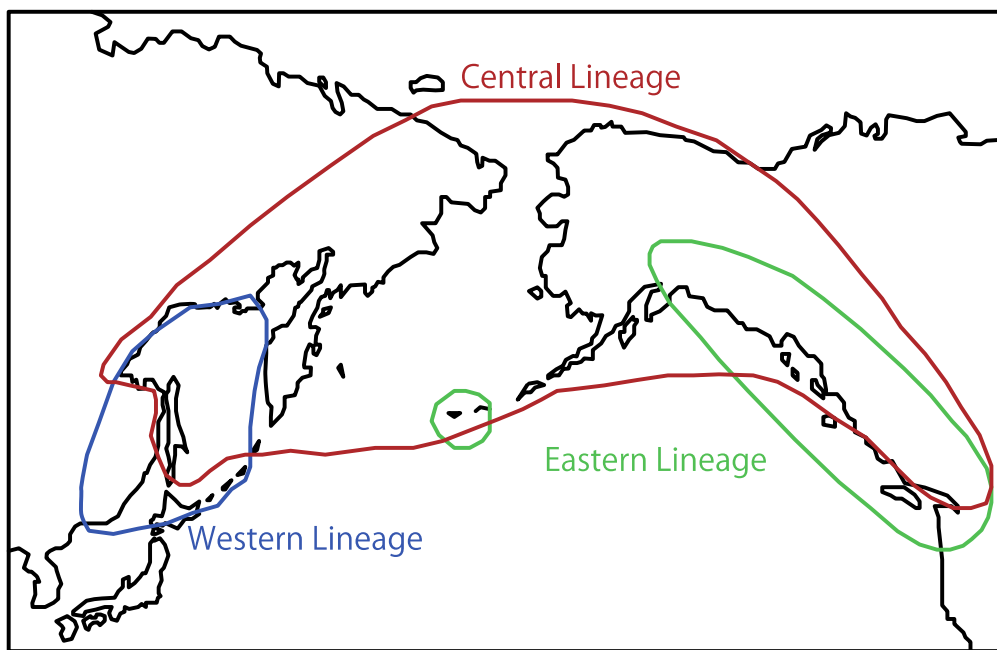


Fig. 1-2. Distributions of Dolly Varden and white-spotted charr in Hokkaido.



(adapted from Yamamoto et al., 2014)

Fig. 1-3. Geographic distributions of the three genetic lineages of Dolly Varden.



Photo 1-1. The Dolly Varden char (*Salvelinus malma*). A; river resident form, B; sea run form.

第 2 章 生態、特に食性の季節変化

第1節 目的

日本においてオショロコマは、主に山間部や知床半島などごく限られた自然環境で生息しており、全長 30 cm 程度までしか成長しないことから(大島, 1938; 石田, 1942; Okada, 1960; 宮地ら, 1976; 中田, 1991)、漁業対象種とされていない。そのため、本種の北海道における生態等の詳細は、降海型のオショロコマが然別湖でストックされることによって生じた亜種のミヤベイワナ(*S. malma miyabei*)に関する報告(犬飼・佐藤, 1943; 羽田・富田, 1949; 久保, 1967; 木村, 1976; Behnke, 1972; Yoshiyasu, 1973; 前川, 1977a; 前川, 1977b など)に集中し、本種の生態等については解明されていない点が多い。

知床半島幌別川で行われた年 1 回程度の食性に関する調査では、餌生物中の陸生動物の割合が約 20% 程度とされており、残りの約 80% は水生昆虫との報告がなされている(北野・中野, 1991)。しかし、前川(1977b)、石城(1984)および Ishigaki(1987)によると、本種がアメマスやヤマメ(*Oncorhynchus masou masou*)と同所的に生息する場合に比べ、オショロコマ以外のサケ科魚類が生息しない河川では、オショロコマの食性が陸生昆虫に依存する傾向が強くなると言われている。従って、同種以外では常に河川に生息するサケ科魚類がいない知床半島(小宮山, 1981)にもこのことが当てはまると考えられた。また、北野・中野(1991)の報告は調査回数が少ないことや、陸生昆虫の羽化が集中する夏期(名越ら, 1988; Kawaguchi & Nakano, 2001)に調査が行われていないことが餌生物中に陸生昆虫が占める割合が低いことと関係していると考えられた。

本章では、知床半島内の河川において単独で生息するオショロコマについて食性を中心とした生態の季節変化を明らかにし、本種の基礎的な生態的知見を得ることを目的とした。

第2節 材料および方法

第1項 調査地

調査は北海道斜里町の斜里川水系幾品川と標津町の忠類川の上流部で行った(Fig. 2-1)。幾品川は、流程約 15 km の河川で、斜里町市街地の約 5 km 南側で合流し猿間川となり、さらにその下流約 3 km で斜里川と合流し、斜里川となってオホーツク海へ流れ込んでいる。一方の忠類川は流程約 20 km の河川で根室海峡へ流れ込んでいる。また、両河川ともに斜里町と標津町を結ぶ根北峠周辺を水源としている。調査区域は両河川ともに海拔約 300 m 付近の淵と瀬の数がほぼ同じになる約 300 m² の区間で、幾品川を Area 1、忠類川を Area 2 とした。両エリアともに川幅 5-8 m で、可児(1944)による河川形態の分布によると山地溪流型(Aa 型)であった。河畔林は両エリアともにケヤマハンノキ(*Alnus hirsuta*)が優占していたが、Area 1 では他にヤナギ類(*Salix* spp.)が多く見られたのに対し、Area 2 ではエゾマツ(*Picea jezoensis*)、トドマツ(*Abies sachalinensis*)が多く見られた。また、Area 1 を含む幾品川上流域では、河畔林がそのまま斜里岳、海別岳に続いていたが、Area 2 を含む忠類川上流域では、河畔林の左岸側は斜里岳へ続いているものの、右岸側には所々に伐採跡や放棄された耕作地跡等が見ら

れた。

幾品川の以久科 10 号橋(猿間川との合流地点より約 3 km上流)付近には落差約 6 m(3 m×2 段)の落差工(魚道あり)を確認しており、小宮山(1982)はこの落差工が魚類の上流への移動の妨げになっているとしている。忠類川においても河口から約 10 km 上流に滝が確認されており、シロザケ(*Onchorhynchus keta*)、カラフトマス(*O. gorbuscha*)およびサクラマス(*O. masou masou*)の遡上期にこれらの魚種が Area 2 において見られなかったことから、この滝の遡上は不可能であるか、または遡上しても調査区域までの遡上はなく、今回の調査において大型サケ属(*Onchorhynchus*)魚類の存在によるオショロコマの食性の変化はないものとした。調査中に採捕あるいは確認された魚類はオショロコマ以外では8月に忠類川 Area 2 で採捕されたサクラマス幼魚(ヤマメ)1尾のみであった。なお、このサクラマス幼魚は体長 12 cm 前後でスモルト化(銀毛化)していた。

第 2 項 消化管内容物および形態諸項目

2000 年 6 月 18 日から 10 月 28 日の間、各月 1 回(6/18、7/28、8/28、9/30、10/28)の計 5 回 Area 1 および Area 2 にてフライフィッシングによって得たオショロコマ(1 回の調査で 1 エリアにつき 30 尾ずつ)を使用した。採捕したオショロコマはただちに 10%ホルマリン溶液で固定した後、研究室に持ち帰り、標準体長、体重を計測したのち解剖して消化管と生殖腺を取り出し、消化管重量、消化管内容物重量、生殖腺重量を計測した。消化管内容物重量は、切開する前の消化管重量から内容物を取り出した消化管重量を差し引いて算出した。さらに、体重と

消化管内容物重量、体重と標準体長、体重と生殖腺指数よりそれぞれ、肥満度、生殖腺指数および胃充満度を算出した。各式を以下に示す。

$$CF (\%) = BW (g) / (SL (cm))^3 \times 1000$$

$$GSI (\%) = GW (g) / BW (g) \times 100$$

$$ISF (\%) = SCW (g) / BW (g) \times 100$$

ただし、CF (condition factor) = 肥満度、GSI (gonad index) = 生殖腺指数、ISF (index of stomach fullness) = 胃充満度、BW (body weight) = 体重、SL (standard length) = 標準体長、GW (gonad weight) = 生殖腺重量、SCW (stomach content weight) = 消化管内容物重量とした。

取り出した消化管中の餌生物は 5%ホルマリン溶液で固定し、肉眼および実体顕微鏡下でできる限り種まで同定し、種類毎に個体数および湿重量を測定した。なお、カゲロウ目の亜成虫 (subimago または dun、脱皮途中も含む) やカワゲラ目やユスリカ科等の陸上生活を行う水生昆虫の成虫は陸生動物に、トビケラ目や水生ハエ目の蛹 (pupa) は水生動物として計測した。

餌生物の分類は、水生昆虫については河合 (1985) にしたがったが、カゲロウ目幼虫の一部については御勢による一連の報告 (御勢, 1979a-1981)、丸山・高井 (2000) に、ユスリカ科幼

虫については北川(1986)に、広翅目や扁翅目の幼虫は津田(1962)に、水生昆虫の成虫や陸生昆虫については平嶋ら(1989)にしたがった。

第3節 結果

第1項 オショロコマの生態に関する季節変化

2000年6月18日から同年10月28日までの各月1回の調査で1エリア30尾×(Area 1 + Area 2)×5回=300尾のオショロコマを得た。各計測項目の結果はTable 2-1, Table 2-2に示した。

採捕されたオショロコマの体長組成の変化をFig. 2-2に示した。両エリアともに8月に最大値(Area 1; 220.5 mm、Area 2; 178.2 mm)を記録し、10月に最小値(Area 1; 90.4 mm、Area 2; 86.2 mm)を記録した。標準体長 200 mm を越える大型個体は8月にArea 1で採捕された1尾だけであった。モードはArea 1では121 - 130 mmにみられ、Area 2では131 - 140 mmにみられた。

得られたオショロコマの平均肥満度の変化をFig. 2-3に示した。Area 1のオスでは調査期間内を通じて18.0 - 18.5%の値を示し、明らかなピークは見られなかった。また、最小値は9月に見られた。メスでは6月、7月に17.7 - 17.8%の低い値を示した後、8月に19.3%まで増加し、その後9月に18.2%まで減少し、10月に再び19.0%に増加した。

Area 2 のオスでは、6 月、7 月に 18.2 - 18.1%の値を示した後、9 月の 19.4%まで増加し、10 月に 18.5%まで減少した。メスもオスと同様の変化を示し、6 月、7 月には 17.8 - 17.7%の低値を示し、その後 9 月の 20.0%まで増加し、10 月の 18.9%まで減少した。

得られたオシヨロコマのなかから生殖腺が確認でき、かつ雌雄の判断が可能な個体の平均生殖腺指数の変化を Fig. 2-4 に示した。Area 1 のオスでは 0.10 - 0.93%の間で変動し、ピークが 8 月と 9 月にまたがっていた。最小値は 6 月に、最大値 0.93%は 9 月に見られた。メスでは 0.77 - 2.95%の間で変動し、6 月、7 月は低い値 (0.77、1.20%) を示した後、9 月の最高値 5.12%まで増加し、10 月では 3.37%まで減少した。

Area 2 のオスでは 0.11 - 0.74%の間で変動した。最高値は 8 月、最小値は 6 月に記録した。メスでは Area 1 と同様に 6 月の最小値 0.47%から 9 月の最大値 3.58%まで増加し、10 月には 1.85%まで減少した。

得られたオシヨロコマの平均胃充満度の変化を Fig. 2-5 に示した。両エリアとも 6 月 (Area 1: オス; 2.92%、メス; 3.19%、Area 2: オス; 3.67%、メス; 3.30%) から 10 月 (Area 1: オス; 1.63%、メス; 1.25%、Area 2: オス; 2.27%、メス; 2.10%) に向け減少傾向が見られた。ただし、Area 1 のオスでは一時的に 7 月の 2.31%から 8 月の 3.42%へ増加し、9 月には再び 2.13%へ減少した。

第 2 項 餌生物・食性の季節変化

得られたオシヨロコマの消化管内容物から出現した餌生物は 18 目 49 科で、そのうち 24 種

までの同定が可能であった。出現種のリストは Appendix T1, T2 に示した。

両エリアにおけるオショロコマ 1 尾当たりの餌生物個体数と湿重量の変化を Fig. 2-6 に示した。Area 1 の餌生物個体数は、6 月の 24.7 個体/魚から 8 月の 12.5 個体/魚まで減少し、その後、10 月の 28.4 個体/魚まで増加した。湿重量は、6 月の 427.6 mg/魚から 7 月の 231.4 mg/魚まで減少し、8 月には再び 424.1 mg/魚まで増加し、その後 10 月の 162.6 mg/魚まで減少した。Area 2 における個体数は 6 月の 23.3 個体/魚から 7 月の 12.0 個体/魚まで減少したが、8 月には 28.3 個体/魚へと増加し、9 月に一端、20.0 個体/魚まで減少したが、10 月には再び 28.5 個体/魚へと増加した。湿重量は 6 月の 438.0 mg/魚から 8 月の 182.7 mg/魚まで減少し、9 月に 357.5 mg/魚へ増加したが、10 月には 219.9 mg/魚まで減少した。両エリア間では、6 月、7 月、9 月、10 月は同じような傾向を示したが、8 月は、Area 1 では個体数が少なく湿重量が多かったが、Area 2 では個体数と湿重量が逆転していた。

餌生物の分類群別個体数組成の変化を Fig. 2-7 に示した。Area 1 では Ephemeroptera nymph(カゲロウ目若虫)が 6 月と 8 月にそれぞれ 23.0%、21.4%を示して優占し、7 月、9 月、10 月には Diptera larva(ハエ目幼虫)がそれぞれ 43.6%、18.8%、61.2%で優占した。Area 2 では、Trichoptera larva(トビケラ目幼虫)が 6 月、7 月にそれぞれ 41.4%、39.1%で優占し、8 月、9 月、10 月に Diptera larva がそれぞれ 28.5%、25.1%47.0%で優占した。

調査期間中の水生動物の餌生物に占めた割合は、Area 1 では 6 月、7 月、8 月、10 月はそれぞれ 53.4%、68.1%、56.6%、69.6%と過半数を占めたが、9 月には 33.7%と半数を下回っ

た。また、Area 2 では 6 月、7 月に 73.8%、76.6%と高い値を示した後、8 月、9 月、10 月にそれぞれ 58.1%、60.8%、56.7%と過半数を示したが 6 月、7 月に比べやや低い値となった。

餌生物の分類群別湿重量組成の変化を Fig. 2-8 に示した。Area 1 では 6 月、7 月には Trichoptera larva がそれぞれ 35.7%、29.3%と重量で優占し、8 月は Coleoptera (コウチュウ目) が 31.8%で、9 月には Lepidoptera (チョウ目) が 23.0%で優占し、10 月には Trichoptera が 37.4%で再び優占した。Area 2 においては、6 月、7 月は Area 1 と同じく Trichoptera larva がそれぞれ 42.6%、73.0%で優占したが、8 月には Hymenoptera (ハチ目) が 29.0%で、9 月、10 月には Plecoptera imago (カワゲラ目成虫) がそれぞれ 61.0%、48.0%で優占した。

調査期間中に水生動物の餌生物中に占めた割合は、Area 1 では 6 月、7 月に 45.9%、45.6%と半数近くを占めたが、8 月、9 月には 18.0%、19.9%と低い値を示し、再び 10 月に 53.7%となった。Area 2 においては 6 月、7 月には 81.3%、82.8%と非常に高い値を示したが、8 月には 46.2%と半数以下となり、9 月、10 月には 19.9%、24.1%と低い値を示した。

第 4 節 考察

第 1 項 オショロコマの生態に関する季節変化

オショロコマの体長組成が両エリアともに 7 月から 10 月にかけて標準体長 180 mmを越える大型個体の出現率が減少していることは (Fig. 2-2)、同時期の調査中に釣り人の確認をしてい

ることから釣りにより釣獲されたものと考えられた。

肥満度が Area 1 のオスを除き 6 月、7 月に 17.7 - 18.2%と低く 8 月から 10 月に 18.9 - 20.0%と相対的に高い値を示したことと (Fig. 2-3)、生殖腺指数の変化において (Fig. 2-4)、メスのピークが両エリアともに 9 月に記録 (Area 1; 2.95%、Area 2; 3.58%) したことから両エリアの産卵は調査日である 9 月 30 日頃から 10 月 28 日までに盛期を迎えたと考えられた。宮地ら (1976) や中田 (1991) は、本種の産卵盛期は 10 月中旬とされており、今回の研究からも同様の結果が得られた。

また、Area 2 ではオスの生殖腺指数のピークが 8 月 (0.74%) に迎えたのに対し、Area 1 では 9 月 (0.93%) に迎えたこと、10 月のメスの値が Area 2 の 1.85%に対し、Area 1 ではより高い値 (3.37%) を示したことから、Area 1 での産卵の盛期は、Area 2 の産卵の盛期より若干遅いものと考えられた。この理由として、忠類川は斜里岳の南斜面を流れており、幾品川は北斜面を流れていることの地理的な差異と考えられた。

胃充満度が Area 1 のオスの 8 月 (3.42%) をのぞいて 6 月から 10 月へかけて減少傾向が見られた。解剖中、発達した卵巣卵を持つメスの消化管の内容物は空胃や明らかに少なかったことから、産卵および生殖腺の発達が関係しているものと考えられた。本州におけるイワナ、ヤマメの報告 (加藤, 1989; 加藤, 1992a) から同様の結果が得られている。ただし、水生昆虫の羽化が主に 5 月から 6 月であり、また、陸生昆虫の羽化期が夏期に集中していることから、1 月にはオシヨロコマの周囲に生息する水生昆虫や陸生昆虫の生息密度が一時的に低下し、

年を通して重量は少ないが個体数の多いユスリカにシフトしたために ISF が 6 月から 10 月にかけて減少したとも思われる。また、8 月の Area 1 のオスで一時的に ISF が増加したことも、忠類川上流域に比べ、幾品川上流域の河畔林の状態が陸生昆虫とくに *Carabus arboreus* (エゾクロナガオサムシ) のような大型の地表徘徊性甲虫に適していると考えられるので、それら羽化に伴い ISF が増加したとも考えられる。

第 2 項 餌生物・食性の季節変化

今回の Area 1 での調査で餌生物中出现した Ephemeroptera nymph (カゲロウ目幼虫) の *Drunella basalis* (オオマダラカゲロウ)、*D. trispina* (ミツトゲマダラカゲロウ)、*Epeorus uenoi* (ウエノヒラタカゲロウ)、*E. latifolium* (エルモンヒラタカゲロウ)、*E. ikanonis* (ナミヒラタカゲロウ) の 5 種は同河川でおこなわれたカゲロウ目幼生の分布調査でも生息が確認されている(井尻、1979)。*Drunella* (トゲマダラカゲロウ属) は溪流から中流・下流まで広く分布し、ゴミや落ち葉の下を棲み家にしており、*Epeorus* (ヒラタカゲロウ属) は山地溪流の比較的激流を好むと言われている(川合, 1985)。Area 1 は、河川上流部に設けたことから、*Epeorus* が出現したことは当然だが、*Drunella* の好むゴミ等は少ないと思われ、*Drunella* の棲み家は落ち葉であったと可能性が高い。つまり、それだけ棲み家となる落ち葉などの堆積があったと想像され、それは河畔林から供給されるものであろう。

北野・中野(1991)は、オショロコマの消化管内容物として、水生昆虫は科まで、陸生昆虫は目まで同定を行い、8 目 13 科が出現したが、そのうち Hydroptilidae (ヒメトビケラ科)を除く全て

の科および目が本調査でも出現した。その他に本調査では、Leptophlebiidae (トビイロカゲロウ科)、Ephemeridae (モンカゲロウ科) Perlidae (カワゲラ科)、Nemouridae (オナシカワゲラ科)、Limnephilidae (エグリトビケラ科)、Polycentropodidae (イワトビケラ科)、Hydro-psychidae (シマトビケラ科)、Phryganeidae (トビケラ科)、Stenopsychidae (ヒゲナガカワトビケラ科)、Blepharoceridae (アミカ科)、Planipennia (アミメカゲロウ目) が出現した。北野・中野の報告 (1991) は知床半島北側の中程にある幌別川で調査が行われたことから、今回の両エリアよりも河川環境が厳しく、今回の結果より出現種の属する科の数が少なかったことが考えられる。しかし、河畔林が豊富なため、調査を陸生昆虫の羽化が集中する夏期に行えば違う結果が得られた可能性がある。さらに、属までの同定は、より詳細な河川環境を知るためには必要と思われた。

本州に於けるイワナ (アメマス) の場合、水生昆虫は主に 6 月に羽化し、それと同時にイワナは主な餌生物を Ephemeroptera nymph および Diptera larva から陸生動物や Trichoptera larva に変わることが知られており (加藤, 1992a; Honma ら, 1972)、今回の結果からオショロコマの場合も本州のイワナと同じように餌生物の対象を変えていたものと思われる。

イワナの食性は、主に流下動物で、イワナ自体が選択して摂餌することはなく、餌の存在状態 (流下、底質中) によって利用していると考えられている (加藤 1992b)。また、流下昆虫に含まれる昆虫の中で、陸生昆虫が大部分を占める場合 (JPF ユーラップ川グループ, 1973; Johnson & Ringer, 1980) および出現しても割合が低い場合 (真山, 1992; 北野ら, 1993) がある

ことが知られている。このような流下昆虫組成の違いは河川周辺の森林環境が大きく影響していると考えられており、川幅の狭い溪流部では陸生昆虫の供給が多く(Furukawa-Tanaka, 1985)、開けた明るい河川では水生昆虫、とくに *Diptera* の *Chironomidae* (ユスリカ)、*Ephemeroptera*, *Trichoptera* が多いと言われる(真山, 1992)。

8月の陸生昆虫の出現率がArea 2よりArea 1が高かったことおよび、8月の*Diptera* larvaの出現率がArea 1よりArea 2が高かったことは、Area 1はArea 2に比べ河川周辺の森林環境が豊かであり、Area 2はArea 1に比べ河川周辺がより広がって明るかったことが関係しているであろう。すなわち、幾品川および忠類川上流域の植生の優占種はケヤマハンノキであるが、その他に幾品川上流域はヤナギ類、忠類川上流域はエゾマツやトドマツが多く見られた。これらのことが今回の調査においてもオシヨロコマもイワナと同様に、選択しつつ摂餌しているとは思われず、餌の存在状態によって利用する餌生物を変えていると考えられた。

得られたサンプルの中には明らかに特定の昆虫(例えば、ニンギョウトビケラ属 *Goera* spp.)を偏食していたものがあつたことから、オシヨロコマの食性は主に非選択的であるが、少数のある特定の昆虫に対しては選択性を示すと推察される。底生動物相や流下昆虫組成の調査を加えて、オシヨロコマの餌生物に対する選択性の有無やその強度について検討する必要があると結論付けられた。

図表

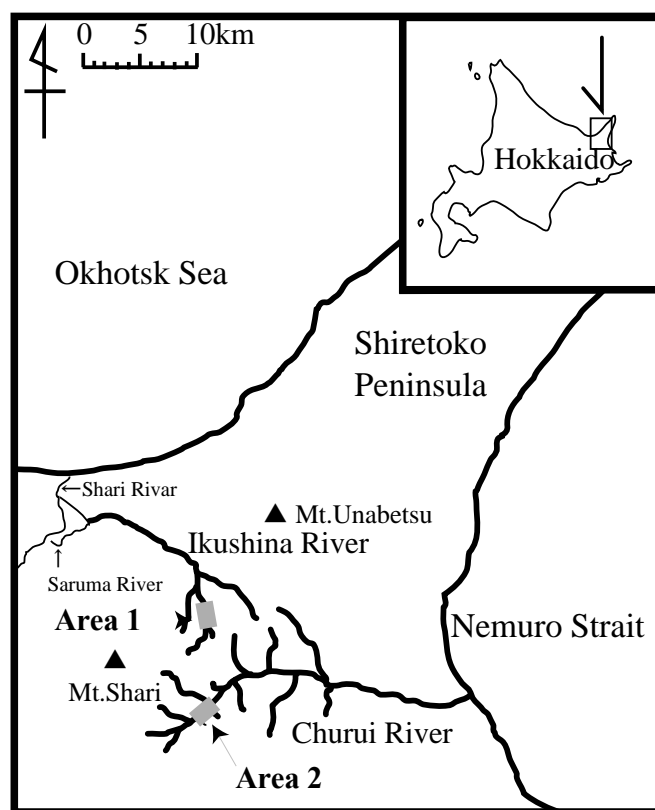


Fig. 2-1. Map showing sampling areas in the Ikushina and the Churui rivers.

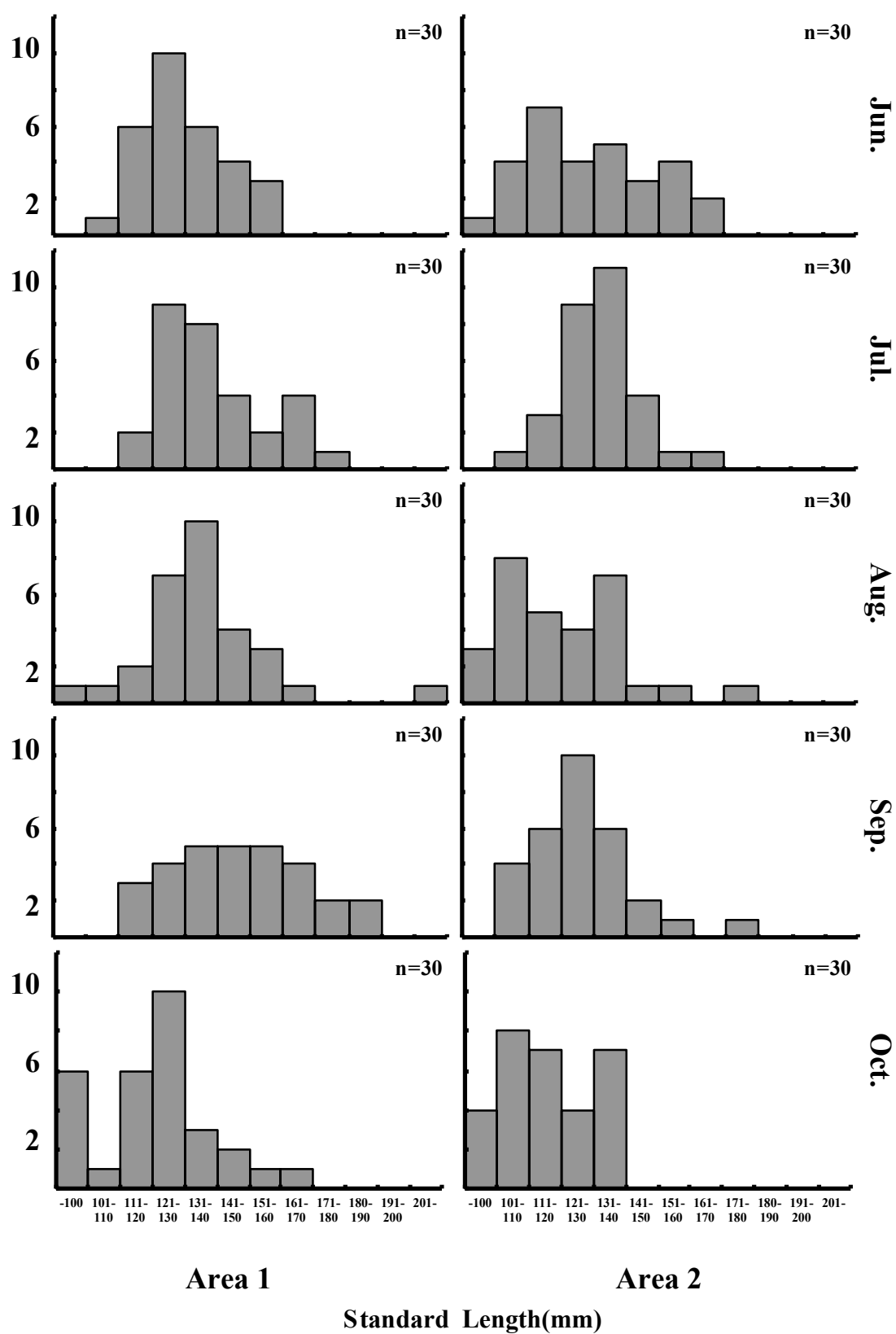


Fig. 2-2. Standard length distributions on Dolly Varden collected from the Ikushina (Area1) and the Churui (Area2) rivers from 18 June to 31 October, 2000.

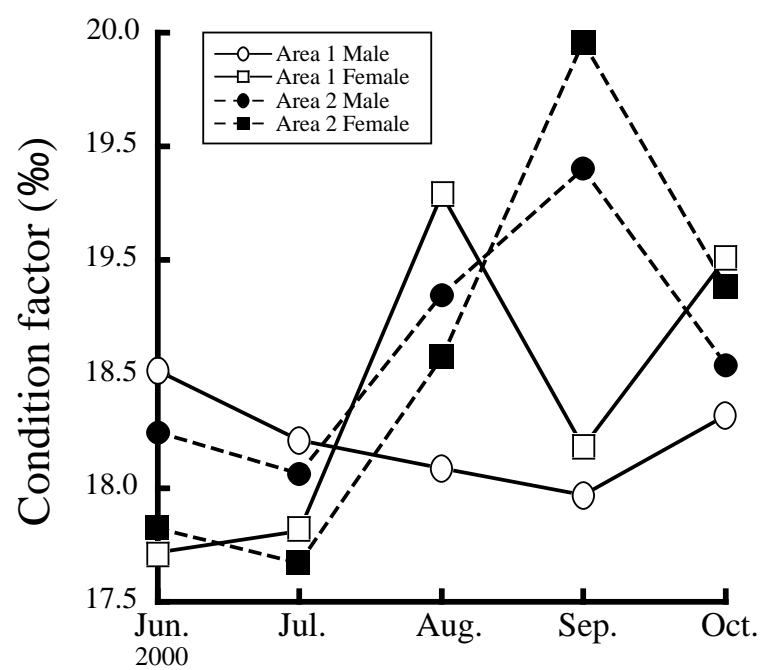


Fig. 2-3. Monthly changes of the condition factor (‰) on the DollyVarden collected from the Ikushina (Area 1) and the Churui (Area 2) rivers.

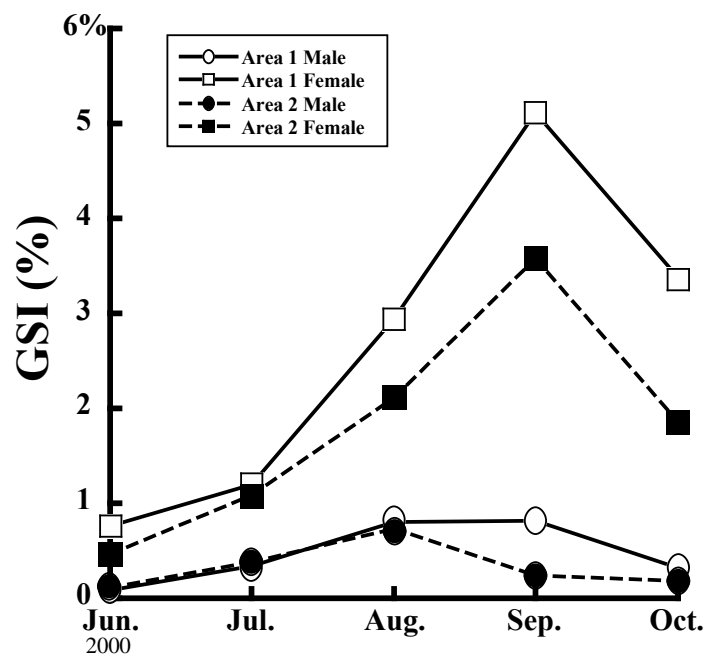


Fig. 2-4. Monthly changes of the gonad somatic index (GSI) on the Dolly Varden collected from the Ikushina (Area 1) and the Churui (Area 2) rivers.

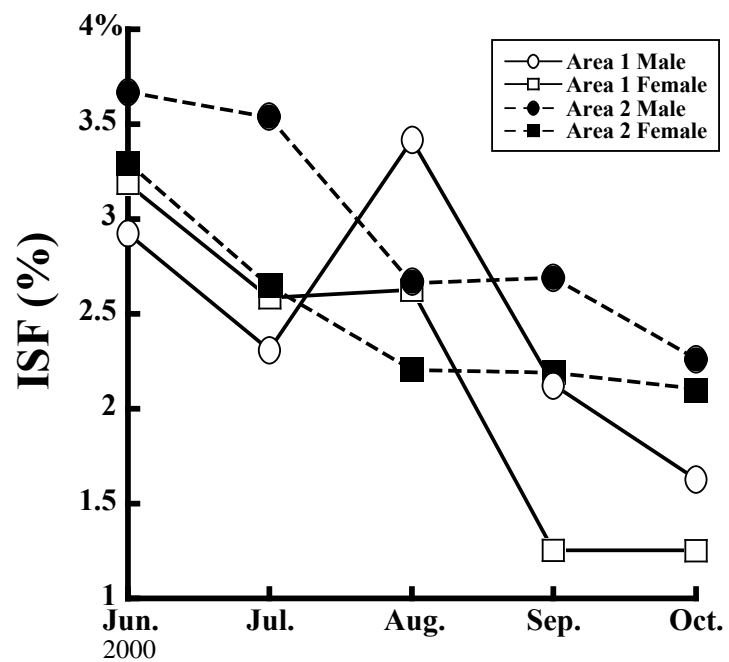


Fig. 2-5. Monthly changes of the index of stomach fullness (ISF) on the Dolly Varden collected from the Ikushina (Area 1) and the Churui (Area 2) rivers.

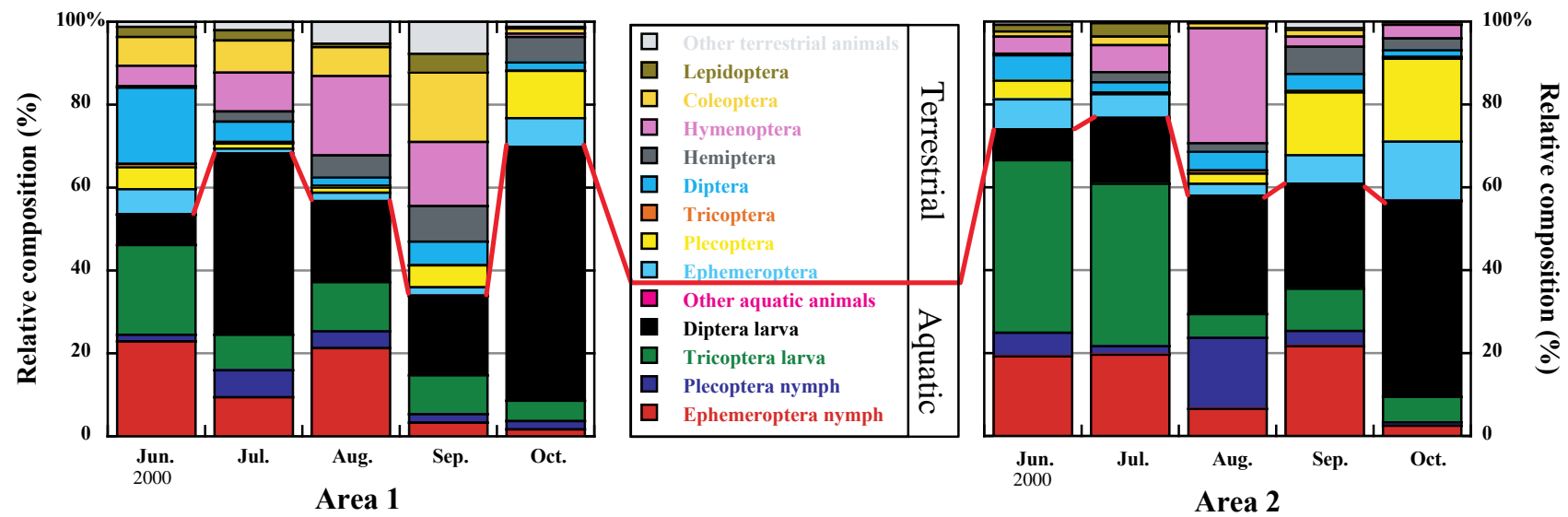


Fig. 2-6. Monthly changes in the individual ratio prey in the stomachcontent per fish in the Ikushina (Area 1) and the Churui (Area 2) rivers.

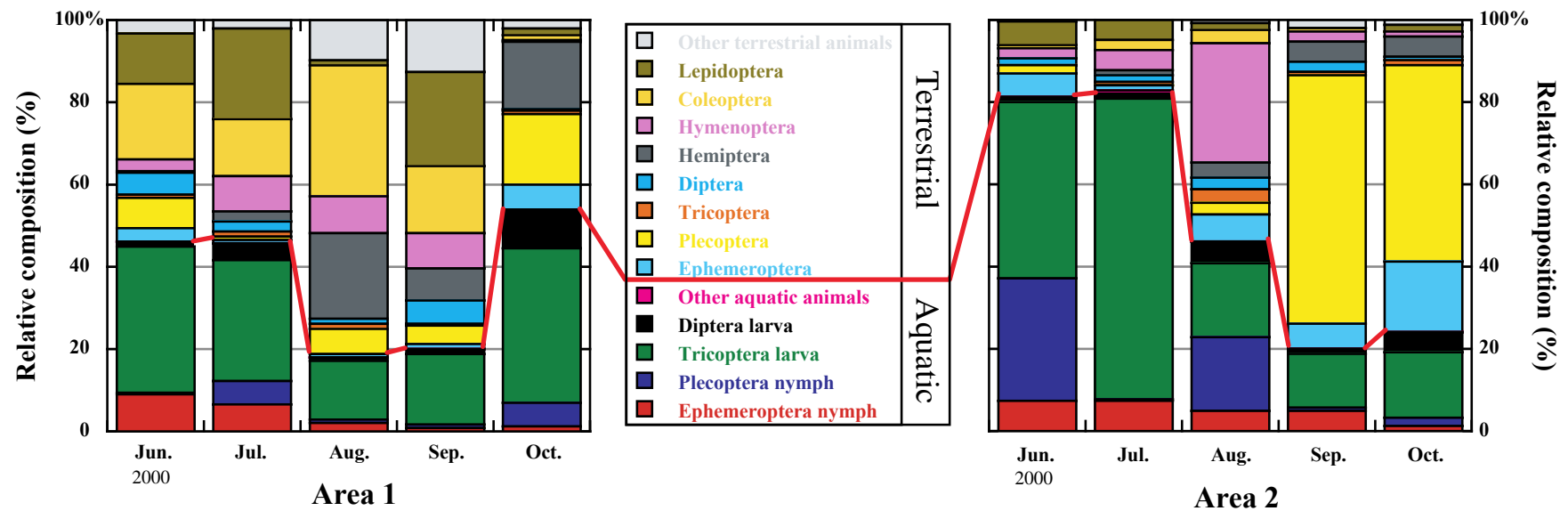


Fig. 2-7. Monthly changes in the wet weight ratio prey in the stomach content per fish in the Ikushina (Area 1) and the Churui (Area 2) rivers.

Table 2-1 The measured values of Dolly Varden collected from the Ikushina River (Area 1).

Date	Standerd Length (mm)	Body Weight (g)	Stomach Weight (g)	Stomach Content Weight (g)	Gonad Weight (g)	n
	mean±SE	mean±SE	mean±SE	mean±SE	mean±SE	
18, June	130.16±2.33	40.29±2.08	2.02±0.16	1.43±0.15	0.25±0.08	30
28, July	138.48±2.87	49.51±3.16	2.80±0.19	1.16±0.08	0.71±0.10	30
28, August	137.29±3.90	50.91±4.57	2.61±0.27	1.66±0.33	1.81±0.33	30
30, September	147.55±3.77	60.94±4.49	2.26±0.21	1.23±0.31	2.54±0.56	30
28, October	121.22±3.42	35.13±2.78	1.40±0.12	0.58±0.11	1.53±0.45	30

Table 2-2 The measured values of Dolly Varden collected from the Churui River (Area 2).

Date	Standerd Length (mm)	Body Weight (g)	Stomach Weight (g)	Stomach Content Weight (g)	Gonad Weight (g)	n
	mean±SE	mean±SE	mean±SE	mean±SE	mean±SE	
18, June	129.74±3.58	41.75±3.29	3.87±0.37	2.37±0.20	0.24±0.05	30
28, July	132.29±2.31	42.40±2.30	3.81±0.27	2.49±0.15	0.73±0.12	30
28, August	121.54±3.46	36.42±3.70	2.84±0.31	1.93±0.18	1.33±0.30	30
30, September	127.26±2.79	42.17±3.09	3.12±0.25	2.07±0.16	1.58±0.40	30
28, October	115.51±2.80	30.21±2.10	2.08±0.16	1.45±0.11	1.12±0.38	30

第 3 章 餌の選択性

第1節 目的

知床半島内の幾品川および忠類川の2河川におけるオショロコマの食性に関しては第2章で明らかにした。その結果、更に餌生物に対する選択性について究明するためには、河川に分布する流下動物あるいは底生動物と食性を併せて検討する必要があると結論付けられた。しかし、第2章では、オショロコマの消化管内容物から食性の季節変化を調査し、それが同属のイワナ(アメマス)と同様であることを明らかにした。しかしながら、調査河川に生息する流下動物相や底生動物相およびそれらのバイオマスの把握を行っていないため、消化管内容物のみの調査となり、餌選択性の問題は推測にとどまっていた。そこで本章では2002年に改めて同河川で採集した試料によってこの点を解明した。

魚類の餌の選択性を明らかにする研究では、Ivlev (1961) の Ivlev's food electivity index (E) を用いるのが一般的であるが(例えば Honda, 1992; 柳井ら, 1996; Toledo ら, 1997), 佐原 (1987) は、環境中や消化管内容物中に稀にしか見られない餌生物の場合、 E の値はサンプリング時の影響を大きく受け、環境中や消化管内容物中のわずかな値の変化で大きく変動すること、さらに、河川間や季節間の比較のように場所や時間を変えて選択性を比較する場合、環境中での餌生物の相対量が変化し、 E が同じ値であっても E の比較は意味を持たなくなってしまうことを指摘している。そのため、Jacobs (1974)、Chesson (1978) および Strauss (1979) 等の E の代わりとなる餌の選択性を示す指数がいくつか提案されているが、いずれも E の持つ欠点を部分的には解消しているが、いずれも欠点を持っていないわけではない (Lechowicz, 1982)。

そのため本研究では、これらの代表的な式を単独で用いるのではなく、複数の式を併用することによって、それぞれの持つ欠点を補え、さらに河川間や季節間での比較が可能になると考えた。

以上のことから、本章では、オショロコマの天然餌料に対する選択性を明かし、さらに、選択指数の適用について 4 種の選択指数を比較検討し、異なる河川への適用について考察した。また、河川工作物の存在する河川と存在しない河川において各調査を行うことで河川工作物による流下動物相および底生動物相に対する直接的な影響とオショロコマに対する間接的な影響について考察した。

第 2 節 材料および方法

第 1 項 調査地

調査は第 2 章で食性の調査を行った北海道斜里町の斜里川水系幾品川と標津町の忠類川の上流部で行った (Fig. 2-1)。幾品川は、流程約 15 km の河川で、斜里町市街地の約 5 km 南側で合流し猿間川となり、さらにその下流約 3 km で斜里川と合流し、斜里川となってオホーツク海へ流れ込んでいる。忠類川は流程約 20 km の河川で根室海峡へ流れ込んでいる。また、両河川ともに斜里町と標津町を結ぶ根北峠周辺を水源としている。調査区域は両河川ともに海拔約 300 m 付近の淵と瀬の数がほぼ同じになる約 300 m² の区間で、幾品川を Area 1、忠

類川を Area 2 とした。両エリアともに川幅 5-8 m で、可児(1944)による河川形態の分布によると山地溪流型(Aa 型)であった。河畔林は両エリアともにケヤマハンノキ(*Alnus hirsuta*)が優占していたが、Area 1 では他にヤナギ類(*Salix* spp.)が多く見られたのに対し、Area 2 ではエゾマツ(*Picea jezoensis*)およびトドマツ(*Abies sachalinensis*)が多く見られた。また、Area 1 を含む幾品川上流域では、河畔林がそのまま斜里岳や海別岳に続いていたが、Area 2 を含む忠類川上流域では、河畔林の左岸側は斜里岳へ続いているものの、右岸側には所々に伐採跡や放棄された耕作地跡等が見られた。

さらに、幾品川の以久科 10 号橋(猿間川との合流地点より約 3 km 上流)付近に落差約 6 m (3 m×2 段)の落差工(魚道あり)を確認しており、小宮山(1982)はこの落差工が魚類の上流への移動の妨げになっているとしている。忠類川においても河口から約 10 km 上流に滝が確認されており、シロザケ(*Onchorhynchus keta*)やカラフトマス(*O. gorbuscha*)およびサクラマス(*O. masou masou*)の遡上期にこれらの魚種が Area 2 において見られなかったことから、この滝の遡上は不可能であるか、または遡上しても調査区域までの遡上はなく、今回の調査において大型サケ属(*Onchorhynchus*)魚類の存在によるオシヨロコマの食性の変化はないものとした。調査中に採捕あるいは確認された魚類はオシヨロコマ以外では 8 月に忠類川 Area 2 で採捕されたサクラマス幼魚(ヤマメ)1 尾のみであった。なお、このサクラマス幼魚は体長 12 cm 前後でスモルト化(銀毛化)していた。前川(1977b)、石城(1984)および Ishigaki(1987)によると、本種がアメマスやヤマメ(*Oncorhynchus masou masou*)と同所的に生息する場合に比べ、オシヨロ

コマ以外のサケ科魚類が生息しない河川では、オシヨロコマの食性が陸生昆虫に依存する傾向が強くなると言われており、同所的に他のサケ科魚類が生息することで食性に影響に変化が現れることが知られている(石城 1984)。しかし、調査期間中にオシヨロコマ以外に確認されたサケ科魚類はこの 1 尾であったことからオシヨロコマの食性に影響を与えることはないものとした。

第 2 項 消化管内容物、流下動物、底生動物

調査は 2002 年 7 月 28 日に Area 1 および Area 2 にて同時に行い、消化管内容物の調査のための試料は午後(13:30-16:30)の間にフライフィッシングにより得たオシヨロコマ 30 尾ずつ(計 60 尾)の消化管内容物を用いた。取り出した消化管中の餌生物は 10%ホルマリン溶液で固定し、肉眼および実体顕微鏡下でできる限り種まで同定し、分類群毎に個体数および湿重量を測定した。なお、カゲロウ目の亜成虫(subimago または dun、脱皮途中も含む)や水生昆虫の成虫は陸上生活をすることから陸生動物に、トビケラ目や水生ハエ目の蛹(pupa)は水生動物として計測した。餌生物の同定は前章と同様に行った。

流下動物は、朝(6:00-7:00)、昼(11:30-12:30)、夕(17:00-18:00)に各エリア内で一番面積の広い淵の淵頭とその淵に続く早瀬の中間地点に流下物用サーバネット(自作、方形 25×25 cm、幅 90 cm、0.3 mm メッシュ、Fig. 3-1)を 3 ネットずつ、計 6 ネットを使用して 1 時間の採集を行った(Fig. 3-2, Fig. 3-3)。

河川内に生息する動物の分布は河川内の流速分布に強く依存するため(例えば、津田, 1962;

水野・御勢, 1972; 沖野, 2002)、広井電気式流速計(三映測量器製)を用いて流速を測定した。

採集中に流下ネットを通過する濾水量は、ネット枠の水中部分の面積と設置面積の中心の流速から算出した。流速は設置直後と取り上げ直前の 2 回計測し、その平均値を用いた。なお、今回の研究では、流下物の調査を日中に限って行った。水生昆虫や陸生動物の流下は 20 時から 4 時までの間に多くなることが知られている(Furukawa-Tanaka, 1992; 柳井ら, 1996; Miyasaka & Nakano, 1999)。しかし、調査区域はヒグマの生息地であり、斜里町水産林務課の指導もあり夜間の調査を行わなかった。調査河川の流速分布については Fig. 3-2, Fig. 3-3 にまとめた。

底生動物は、午前中(8:00-11:00)にコドラート付きサーバネット(離合社製、方形 25×25 cm、幅 90 cm、0.3 mm メッシュ、Fig. 3-4)を用いて、早瀬、平瀬、淵にて 2 回、計 6 回ずつ行った(Fig. 3-2, Fig. 3-3)。さらに、調査エリア内の早瀬、平瀬、淵の分布状況と面積を巻き尺と目測により計測した。得られた流下動物と底生動物は、ただちに 5%ホルマリン溶液で固定し、実験室に持ち帰り、ソーティング作業後、種類毎に個体数と湿重量を計測した。同定の方法は消化管内容物調査と同様に行った。

第 3 項 餌生物選択指数

使用した選択指数は、佐原(1987)による代表的な Ivlev(1961)、Jacobs(1974)、Chesson(1978)、Strauss(1979)の各指数を用いた(Table 3-1)。各指数には、消化管内容物の値として、得られたすべての消化管内容物から 1 尾当たりの餌生物の個体数(個体/魚)と重量(mg/魚)に換算したものを使用した。流下動物の値としては得られた流下動物を各ネット毎の濾水量から単位流量当たりの

個体数(個体/m³)と重量(mg/m³)に換算し、さらにそれら1日分、計18ネットの平均値を使用した。

これは、鈴木(1993)からこの時期のオシロコマの消化速度が、2000年に行った調査で得た水温と消化管内容物の重量から、以下の式により消化に24時間を要すると推定したためである。

$$\text{消化時間} = \text{消化管内容物量} / \text{消化係数}$$

底生動物の値としては得られた底生動物を各ネット毎に単位面積当たりの個体数(個体/m²)と重量(mg/m²)に換算し、両エリア内の早瀬、平瀬、淵の区分にしたがい(Fig. 3-2, Fig. 3-3)、各区分の面積を乗じた区間内全体の生息量を使用した。

Ivlev の E の長所として、選択性が正の時は $0 < E \leq 1$ 、負の時は $-1 \leq E < 0$ と分かりやすいことが挙げられる。また、短所として、環境中や消化管内容物中に稀にしか存在しない生物の場合、サンプリング時の影響が大きく、わずかな誤差で E の値が大きく変わってしまうこと、河川間や季節間などで比較する場合、ある種の生物の環境中での相対量に変化してしまうため、比較が意味を持たなくなってしまうことがある。

Jacobs の D では、長所としては、選択性の範囲が Ivlev の E と同じく分かりやすいこと、さらに、ある種の餌生物の環境中の相対量に変化しても、河川間や季節間などでの比較が可能であることが挙げられる。短所としては、餌生物が3種を越えると式がなりたたなくなり、 E の値と同じになることが挙げられた。

Chesson の α では、長所としては、ある種の餌生物の環境中の相対量が変化しても、河川間や季節間などでの比較が可能であることがあげられた。短所としては Ivlev の E と同じく、サンプリング時に稀な餌生物に対する影響が大きいこと、正の範囲が $1/n < \alpha \leq 1$ 、負の範囲が $\alpha < 1/n$ と分かり難いことが挙げられる。

Strauss の L では、長所として Ivlev の E や Jacobs の D と同じく、正負の範囲が分かりやすいこと、環境中に稀に出現する餌生物に対するサンプリング時の影響が少ないことが挙げられる。短所として、 E と同じく河川間や季節間などの比較が意味を持たなくなってしまうことが挙げられる。

なお、各指数の r_i には消化管内容物中に占めるある種 (i) の割合、 p_i には流下または底生動物中に占めるある種 (i) の割合とした。

第3節 結果

第1項 消化管内容物

2002 年 7 月 28 日の調査において両エリアでオショロコマ 30 尾ずつ、合計 60 尾を得た。得られたオショロコマの消化管内容物から 11 目 32 科の餌生物が出現し、その内 11 種までが同定可能であった (Appendix T3)。

Area 1 では、全ての種類を含めて 17.4 個体/魚、231.4 mg/魚を摂餌していた。個体数では、

Diptera (ハエ目) の Diamesinae spp. larva (ヤマユスリカ亜科幼虫) が 7.3 個体/魚で優占し、重量では Lepidoptera larva (チョウ目幼虫) が 49.2 mg/魚で優占した。Area 2 では全ての種類を含めて 12.1 個体/魚、224.8 mg/魚摂餌していた。個体数、湿重量ともに *Brachycentrus* spp. larva (カクスイトビケラ属幼虫) が 3.0 個体/魚、112.3 mg/魚で優占した。

消化管内容物中の餌生物を分類群別に個体数組成で見ると (Fig. 3-5)、Area 1 では Diptera larva (ハエ目幼虫) が 45.0% で優占し、Area 2 では 39.2% で Trichoptera larva (トビケラ目幼虫) が優占した。水生動物が餌生物中に占める割合は、Area 1 が 68.1%、Area 2 が 76.6% でともに高い値を示した。

消化管内容物中の餌生物を分類群別に湿重量組成で見ると (Fig.3-5)、Area 1、Area 2 ともに Trichoptera larva (トビケラ目幼虫) がそれぞれ 29.0%、73.0% で優占した。水生動物が消化管内容物中の餌生物に占める割合は、Area 1 が 45.6% と半数を下回り、Area 2 では 82.8% と非常に高い値を示した。

第2項 流下動物

流下動物は 19 目 39 科にわたり、そのうち 35 種が種までの同定が可能であった。各測定値は Appendix T4 に、Area 1 に出現した流下動物のリストを Appendix T5 に、Area 2 に出現した流下動物のリストを Appendix T6 に示した。

得られた流下物から取り出した流下動物の個体数と湿重量を時間別に Fig. 3-6 に示した。

Area 1 では昼 (11:30-12:30) の間が個体数、湿重量ともに 317.2 個体/m³、338.4 mg/m³ で多く、

朝(6:00-7:00)と夕(17:00-18:00)はそれぞれ 196.92 個体/m³、221.3 mg/m³、158.42 個体/m³、160.4 mg/m³と少なかった。Area 2 では個体数、湿重量ともに朝がそれぞれ 172.6 個体/m³、259.7 mg/m³と多く、昼に 116.8 個体/m³、207.4 mg/m³と減少した後、夕方には個体数は 112.7 個体/m³と変化が見られなかったが、湿重量は 228.5 mg/m³と増加した。

得られた流下動物を分類群別に個体数比で見ると(Fig. 3-7)、Area 1 では朝、昼夕全ての時間帯においてDiptera larvaがそれぞれ63.9%、74.4%、70.9%で優占した。Area 2 でも全ての時間帯でDiptera larvaがそれぞれ、57.0%、71.8%、55.5%で優占した。流下動物中に占める水生動物の割合はArea 1 では78.4% - 87.4%の間で変動し、Area 2 では83.9% - 87.8%の間で変動した。

得られた流下動物を分類群別に湿重量比でみると(Fig. 3-8)、Area 1 では個体数比と同じくDiptera larvaが朝から巡に32.3%、44.6%、39.2%と個体数比より低い値ではあるが優占した。Area 2 では朝はArea 1 と同じくDiptera larvaが32.5%で優占したが、昼にはLepidopteraとDiptera larvaがそれぞれ31.2%、31.1%とほぼ同じ割合であった。夕にはColeopteraが25.2%で優占した。流下動物中に占める水生動物の割合はArea 1 では、66.7% - 70.5%の間でいずれも過半数をしめたが、Area 2 では朝に62.6%と過半数をしめたが、昼、夕にはそれぞれ44.0%、40.8%と半数を下回った。

第3項 底生動物

底生動物は7目20科にわたり、そのうち25種が種まで同定可能であった。Area 1 に出現し

た底生動物のリストを Appendix T7 に Area 2 に出現した底生動物のリストを Appendix T8 に示した。

得られた底生動物の 1 m² 当たりの個体数、湿重量を区分別に Fig. 3-9 に示した。Area 1 では早瀬 (rapid) で 1,184 個体/m²、7,376 mg/m²、平瀬 (riffle) で 3,024 個体/m²、19,536 mg/m²、淵で 768 個体/m²、2,440 mg/m²であった。Area 2 では早瀬で 2,080 個体/m²、20,944 mg/m²、平瀬で 2,744 個体/m²、13,944 mg/m²、淵で 640 個体/m²、2,712 mg/m²であった。Area 2 の湿重量をのぞき、平瀬で生息密度が高く、淵では低かった。

得られた底生動物を分類群別に個体数組成で見ると (Fig.3-10)、Area 1 では、早瀬と淵では Diptera larva がそれぞれ 45.4%、45.8% で優占したが、平瀬では Ephemeroptera nymph と Diptera larva がそれぞれ 43.4%、42.9% であった。Area 2 では、早瀬では 53.1% で Ephemeroptera nymph が、平瀬では 55.1% で Diptera larva が、淵では 40.0% で Plecoptera nymph がそれぞれ優占した。

得られた底生動物を分類群別に湿重量組成で見ると (Fig. 3-11)、Area 1 では Diptera larva が早瀬と淵でそれぞれ 34.5%、45.6% で優占し、平瀬では 54.0% で Trichoptera larva が優占した。Area 2 では、早瀬と平瀬で Plecoptera nymph がそれぞれ 53.4%、50.6% で優占し、淵では Trichoptera larva が 56.6% で優占した。なお、Trichoptera larva は早瀬では見られなかった。

第4項 餌の選択性

オショロコマの消化管内容物と、流下動物、底生動物を用いてそれぞれの個体数比および湿重量比を上記の4指数に適用した。Ivlevの E やJacobsの D では、餌生物が環境中には存在したが消化管内容物中に存在しなかった場合とその逆の場合では指数が極端な値(-1または1)を示し、Chessonの α では0であった。この傾向は、陸生由来の流下動物(=落下動物)に多かった。

流下動物に対して、個体数比を用いて上記の各式に適用した結果、Area 1ではTrichoptera larvaに全ての式で正の選択性が認められ、Diptera larvaには負の選択性が認められた(Fig. 3-12)。Area 2においてもArea 1と同様に、Trichoptera larvaに正の、Diptera larvaには負の選択性が認められた(Fig. 3-13)。

流下動物に対して、湿重量比を用いて上記の各式に適用した結果、Area 1ではTrichoptera larvaとHymenoptera(ハチ目)に全ての式で正の選択性が認められた(Fig. 3-14)。Area 2においてもTrichoptera larvaとHymenoptera(ハチ目)に全ての式で正の選択性が認められ、Plecoptera nymphとDiptera larvaには負の選択性が認められた(Fig. 3-15)。

底生動物に対して、個体数比を用いて上記の各指数に適用した結果、Area 1ではTrichoptera larvaにのみ正の選択性を示し、他は全て負の選択性であった(Fig. 3-16)。Area 2においても同様の結果が得られた(Fig. 3-17)。

底生動物に対して、湿重量比を用いて上記の各指数に適用した結果、Area 1ではDiptera larvaにのみ正の選択性を示し、Ephemeroptera nymphとTrichoptera larvaには負の選択性を

示し、Plecoptera nymph にはランダム摂餌をしていた (Fig. 3-18)。Area 2 では Trichoptera larva に正の選択性を示し、他は全て負の選択性を示した (Fig. 3-19)。

第 4 節 考察

第 1 項 消化管内容物

オショロコマ 1 尾当たりの消化管内容物中の餌生物の個体数および湿重量ともに Area 2 の値より Area 1 の値が高かった (Table 3-1)。また、Coleoptera の個体数が Area 1 では 1.33 個体であったのに対し、Area 2 では 0.23 個体であった。Coleoptera は河畔林から落下して供給されることから、Area 1 の河畔林が豊かであったと考えられた。分類群別に個体数比、湿重量比をみると (Fig.3-5)、Area 2 では Trichoptera larva が優占していた。このケースにおける Trichoptera は *Brachycentrus* (カクスイトビケラ属) で占められていた。*Brachycentrus* は携巢性のトビケラで落下する葉を主食とし、落ち葉の堆積する淵 (特に淵尻) に多く生息する (津田, 1962; 川合, 1985)。このことから、Area 2 でオショロコマを採集する際に淵で多くの個体を採集したため、今回のような結果になったと考えられた。しかし、種内での社会的な優劣関係から、劣位個体は淵尻で回遊しながら底生のトビケラ目幼虫を摂食することから (Nakano & Furukawa-Tanaka, 1994; Nakano, 1995a)、今回の材料としたオショロコマが社会的に劣位であったため Trichoptera larva を多く摂食していたとも考えられる。

第2項 流下動物

本研究の結果からは19目39科35種が同定できた(Appendix T5, T6)。このうち、*Epeorus latifolium*(エルモンヒラタカゲロウ)、*Epeorus ikanonis*(ナミヒラタカゲロウ)、*Cinygma hirasana*(ミヤマタニガワカゲロウ)、*Drunella cryptomeria*(ヨシノマダラカゲロウ)、*Megarcys ochracea*(オオアミメカワゲラ)、*Alloperla bimaculata*(フタモンミドリカワゲラ)、*Alloperla sapporensis*(エゾミドリカワゲラ)、*Rhyacophila kisoensis*(キノナガレトビケラ)、*Neoseverinia crassicornis*(オオカクツツトビケラ)、*Pseudostenophylax ondakensis*(オンダケトビケラ)の10種は両エリアに共通して出現した。これら10種は御勢(1982)が提唱した汚水生物系列による水質汚濁階級ではいずれも貧腐水性(os)に属しており、両エリアは貧腐水性水域であったと考えられる。ただし、水生生物による水質判定法は、Panntle und Buch 法、Bech-Tsuda 法、Chabdlar 生物スコア法および BMWP スコア法などがあり(林, 1998)、より詳細な水質分析を行うには、これらの方法による解析も必要となる。

各時間帯による流下動物の個体数と湿重量の変化では(Fig. 3-6)、Area 1 では昼に流下量が多く、朝と夕には流下量が少なく、Area 2 では朝に流下量が多く、昼と夕には少なかった。本研究では、ヒグマの生息地であるため、行政の指導もあり夜間の調査を行わなかったが、夏期において水生昆虫や陸生昆虫の流下量は20時から4時までの深夜に多く流下することが知られている(Furukawa-Tanaka, 1992; 柳井ら, 1996; Miyasaka & Nakano, 1999)。Area 2 の結果は、朝に流下量が多いことから、深夜に流下量が多く日中は流下量が少なくなる上記の現象があてはまるが、Area 1 の結果には該当しない。しかし、川に沿って林が連なる場合と草

原の場合において、林が続く場合に陸生昆虫の流下量が多くなること(Kawaguchi & Nakano, 2001)、河畔林がケヤマハンノキやヤナギ類の場合とトドマツ等の場合では陸生昆虫の落下量が大きくかわることが知られている(長坂ら, 1990; 柳井・寺澤, 1992; 長坂ら, 1996)。今回の両エリアの河畔林が、優占種はケヤマハンノキで共通であるが、その他にみられた種が Area 1 ではヤナギ類、Area 2 ではマツ類と伐採跡等の草地が見られたことから、Area 1 では河畔林からの落下昆虫の供給が多かったため、昼にも流下昆虫量が多かったものと考えられた。ネットの設置時間別、分類群別に個体数比、湿重量比では(Fig. 3-7, Fig. 3-8)、Area 2 の夕の Coleoptera を除いた全てで Diptera larva が優占した。この Diptera larva は主に Diamesinae (ヤマユスリカ亜科) で占められていた。このことから、Diamesinae は流水性のユスリカであるため(津田, 1962; 川合, 1985)、流下量が多く、個体数が多いと推測された。

第3項 底生動物

今回の結果からは7目23科25種の底生動物が同定できた。このうち、幾品川で行われたカゲロウ目幼生の分布に関する報告(井尻, 1979)で出現した *Drunella trispina* (ミツトゲマダラカゲロウ)、*D. cryptomeria* (ヨシノマダラカゲロウ)、*Epeorus latifolium* (エルモンヒラタカゲロウ)、*Cinygma hirasana* (ミヤマタニガワカゲロウ)の4種は今回と重複して出現した。また、上記4種に *Baetis florens* (フローレンスコカゲロウ)、*Drunella kohonoae* (フタマタマダラカゲロウ)、*Megarcys ochracea* (オオアミメカワゲラ)、*Alloperla bimaculata* (フタモンミドリカワゲラ)、*Rhyacophila kisoensis* (キノナガレトビケラ)、*Pseudostenophylax ondakensis* (オンダケトビケラ)

の 5 種を加えた計 9 種は両エリアに共通して出現した。これらの 9 種の内、*Epeorus latifolium* と *Alloperla bimaculata* は道東地域で行われた水生底生動物の調査(川合, 1964; 川合, 1966; 帰山, 1976; 桑原ら, 1993)でも河川の上流域から中流域で出現しており、道東地域における河川上流域、中流域に共通の種と考えられた。なお、上記の 9 種は汚水生物系列(御勢, 1982)による水質汚濁階級では貧腐水性(os)に属する種であるため両エリアは貧腐水性水域であると考えられた。

また、区分毎の個体数と湿重量では(Fig. 3-9)、Area 2 の湿重量を除き riffle(平瀬)で生息量が多い結果となった。一般に水生昆虫の生息量は早瀬>平瀬>淵となることが知られており(津田, 1962; 川合, 1985)、今回の結果とは異なる。このことは、河川上流域においては平瀬の分布域が少なく(可児, 1944)、区分決定の際の計測の誤差によるものと考えられた。区分毎に個体数比と湿重量比を見た結果(Fig. 3-10, Fig. 3-11)、Area 2 の淵で Trichoptera の占める割合が、早瀬や平瀬に比べ高い。これはトビケラ目の中でも大型な *Pseudostenophylax ondakensis* (オンダケトビケラ)が多く出現したためであるが、*Pseudostenophylax ondakensis* のような携巢性のトビケラは落ち葉などを食料とすることから(津田, 1962; 川合, 1985)、それらが集まって堆積する淵に分布が集中するためと思われる。Area 2 の早瀬において個体数比で Ephemeroptera が、湿重量比で Plecoptera が優占したが、中型で軽い Heptageniidae(ヒラタカゲロウ科)や大型で重い Perlodidae(アミメカワゲラ科)によるものと考えられる。この 2 つの科は早瀬に生息するのに適しヒラタカゲロウ科は体が扁平し、アミメカワゲラ科は石にしがみつくと強

力な脚力を有する(津田, 1962; 川合, 1985)。よって、Area 2 に関しては、一般的な早瀬、平瀬、淵の水生昆虫の生息状況と同様の結果が得られたが、Area 1 に関してはそのことが該当しない結果であった。これは底生動物用サーバネットの設置場所、回数によるための誤差と思われた。

第 4 項 選択指数の適用

Ivlev、Jacobs および Strauss の選択指数では環境中の餌生物の構成比が変化するとある種の餌生物のとり得る選択指数が相対的に制限を受けることから、調査地点間および季節等の差異によって流下動物と底生動物の比較が不適切であると考えられる。Ivlev および Jacobs の指数では、餌生物が環境中には存在したが消化管内容物中に存在しなかった場合とその逆の場合では指数が極端な値(-1 または 1)を示し、Chesson の式では 0 であった。そのため、環境中に稀に存在する餌生物に対するサンプリング時の影響が少ない Strauss の式と、環境中の餌生物の構成比が変化しても河川間や季節間等で比較が可能な Chesson の式を併用することで互いの欠点を補えるのではないかと考えられた。

第 5 項 餌の選択性

上記の選択指数の適用を検討した結果から Strauss と Chesson の式に注目して選択指数を適用した結果を見ると(Fig. 3-12, Fig. 3-13, Fig. 3-15)、両エリアを通じて個体数、湿重量とも

に同じ結果が得られたのは底生の *Trichoptera larva* に対する正の値だけであった。また、*Hemiptera* (カメムシ目)、*Hymenoptera* (ハチ目)、*Coleoptera* (コウチュウ目) 等の陸生由来の流下昆虫には、流下物用サーバネットの設置時間や設置場所等のサンプリング時の影響は考慮しなければならないものの正の選択性を示すと考えられた。底生動物に対する選択性では (Fig. 3-16, Fig. 3-17, Fig. 3-18, Fig. 3-19)、Area 1 の湿重量比を元に算出した結果 (Fig. 3-18) 以外では *Trichoptera larva* に強い正の選択性を示し、*Ephemeroptera nymph* や *Plecoptera nymph*、*Diptera larva* には負の選択性を示した。

これらのことから、オショロコマは *Trichoptera larva* が流下した際に好んで摂食するものと考えられ、流下する頻度の少ない陸生昆虫に対しても流下した際には好んで摂食するものと考えられた。

オショロコマと同じサケ科魚類に属するニジマスに今回使用した Chesson の式を用いて餌の選択性を示した報告では (Nakano ら, 1999)、陸生昆虫に強い正の選択性 (0.80、ランダム摂餌 = 0.33) を示し、水生昆虫には強い負の選択性 (0.04) を示した。ニジマスなどの *Oncorhynchus* (サケ属) は形態的な特徴からオショロコマなどの *Salvelinus* (イワナ属) よりも遊泳力が優れているため (石城, 1984)、オショロコマは陸生昆虫が流下した際に、好んで摂食するが、発見から摂餌までに要する時間がニジマスより長く、流下した陸生昆虫を摂食する機会を逃すことが多いと考えられた。

图表

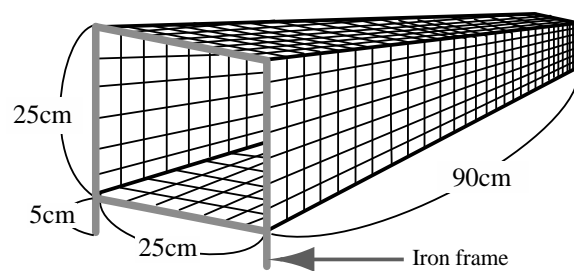


Fig. 3-1. Surbernet for the drifting animals (Square 25×25×90cm, 0.3mm mesh) using this study.

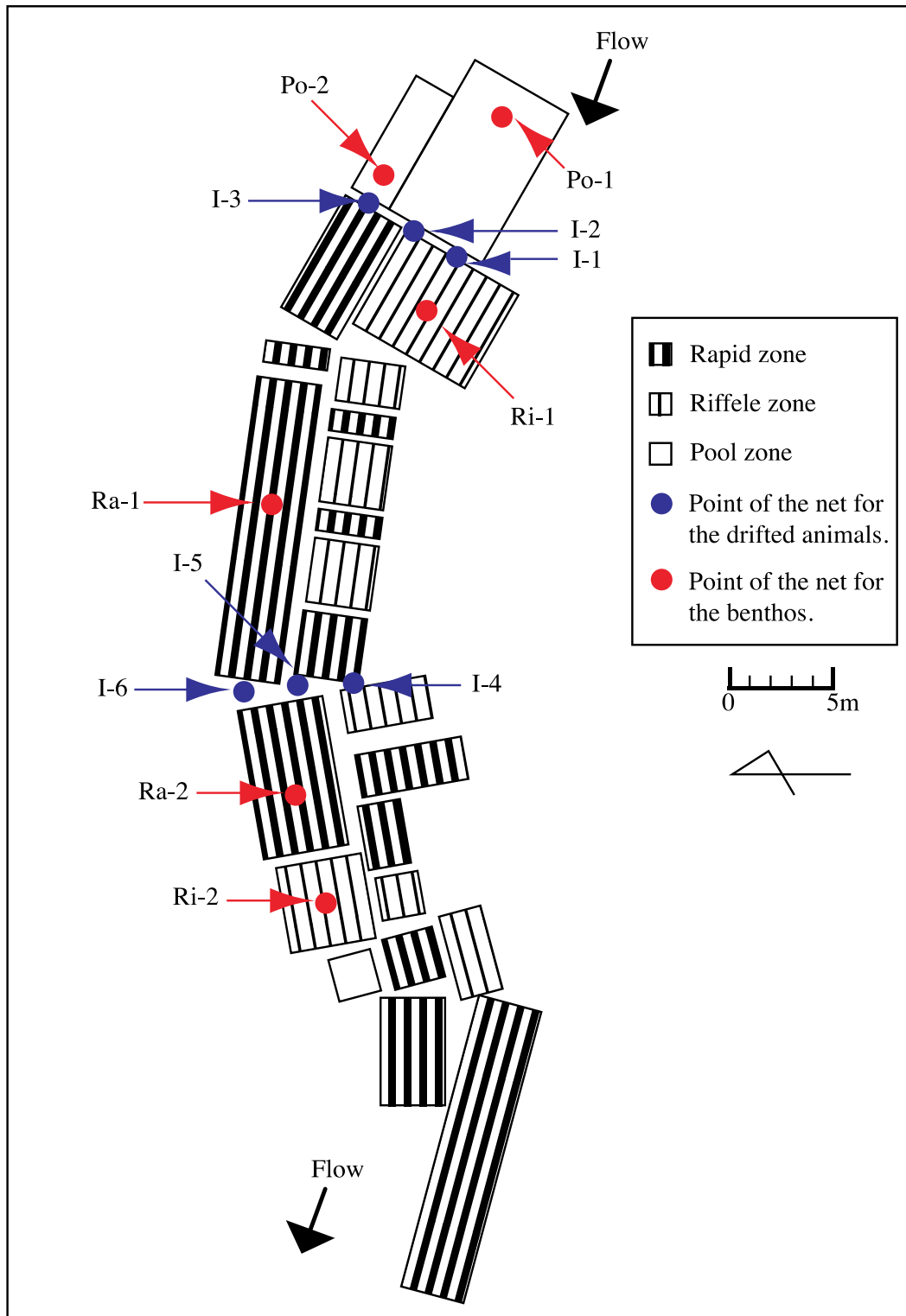


Fig. 3-2. Sampling points and distribution of river flow velocity in the Ikushina River (Area 1).

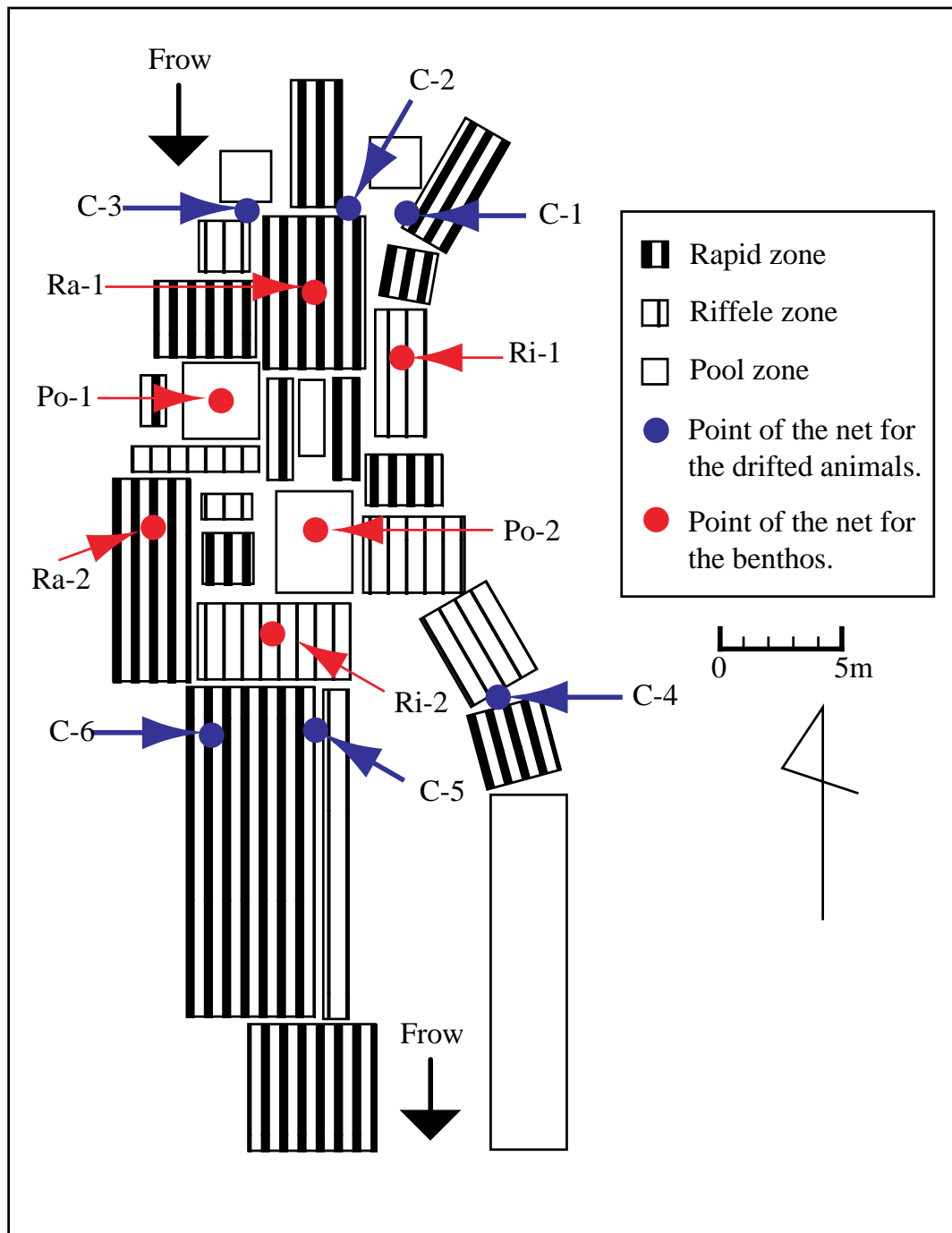


Fig. 3-3. Sampling points and distribution of river flow velocity in the Churui River (Area 2).

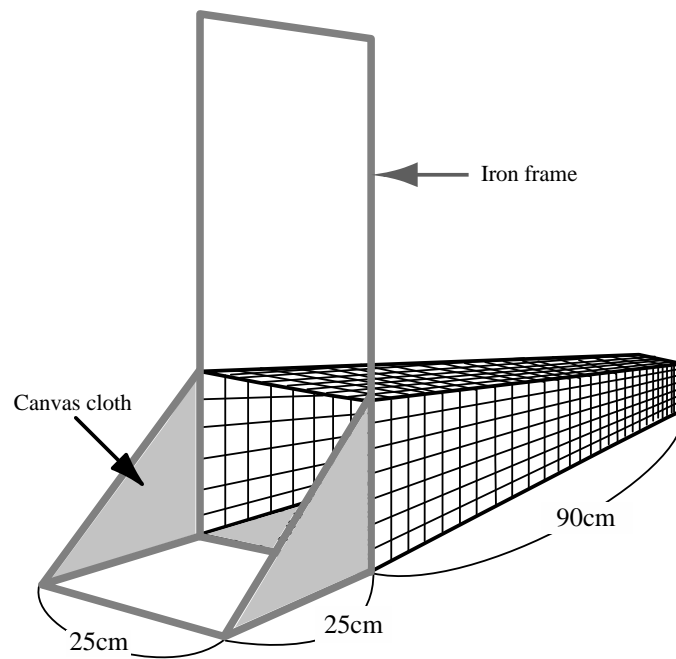


Fig. 3-4. Surbernet for the benthos with quadrat (Rigo Co. Ltd., Square 25×25×90cm, 0.3mm mesh) using this study.

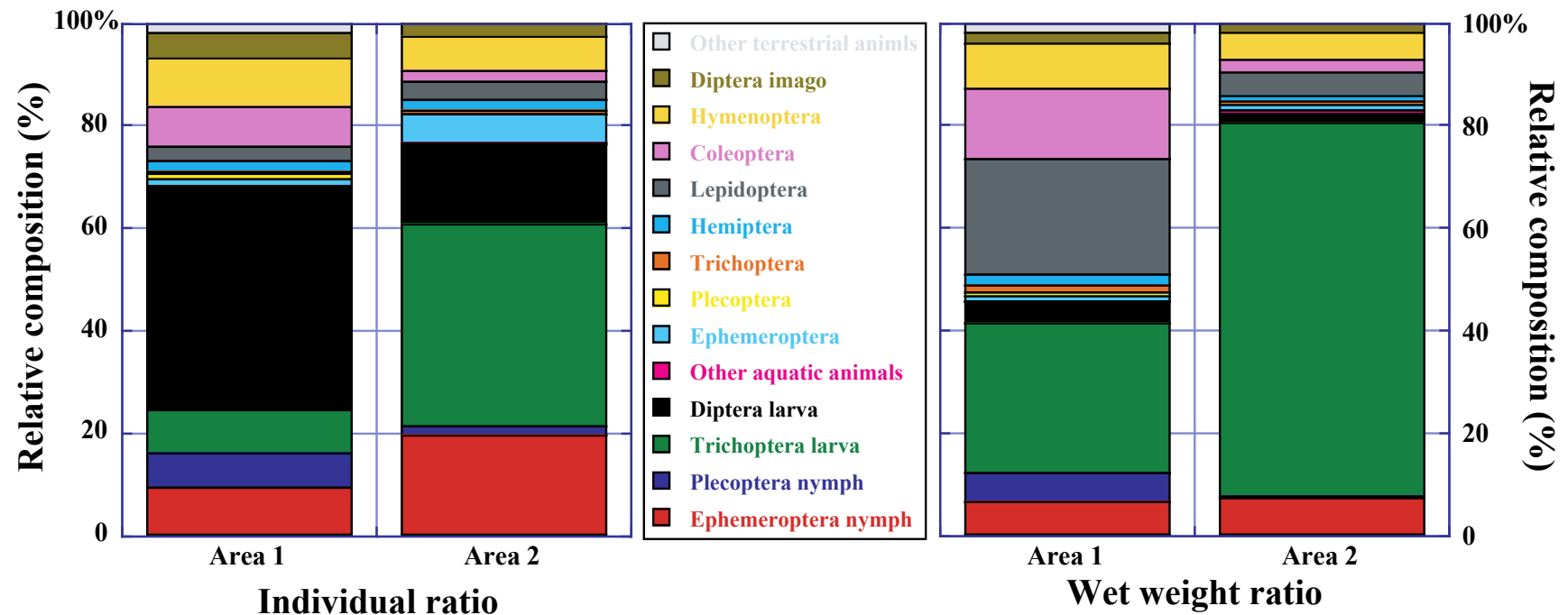


Fig. 3-5. The individual ratio(left) and the wet weight ratio(right) of prey in the stomach content per fish in the Ikushina(Area 1) and the Churui(Area 2) rivers.

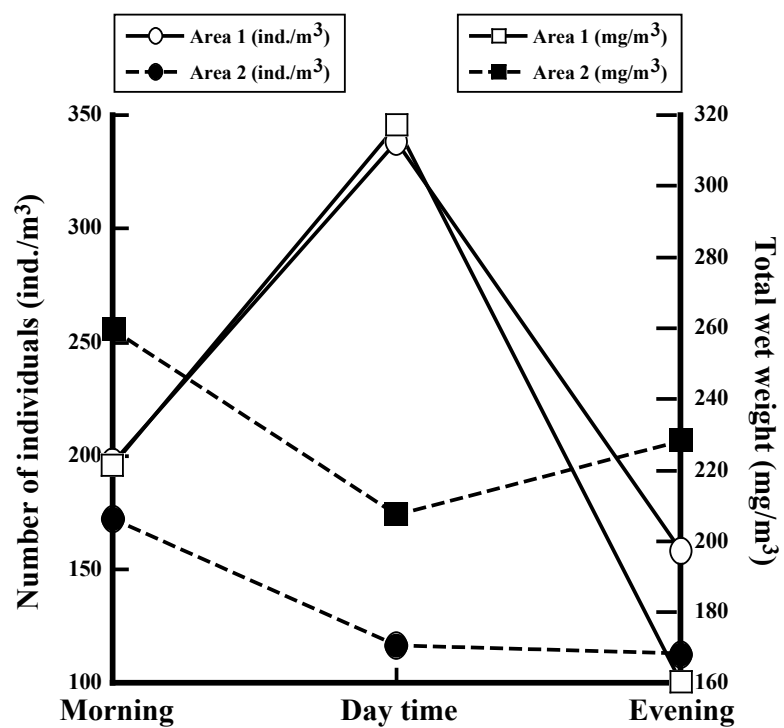


Fig. 3-6. Daily changes of number of individuals and total wet weight of the drifting animals in the Ikushina(Area 1) and the Churui(Area 2) rivers.

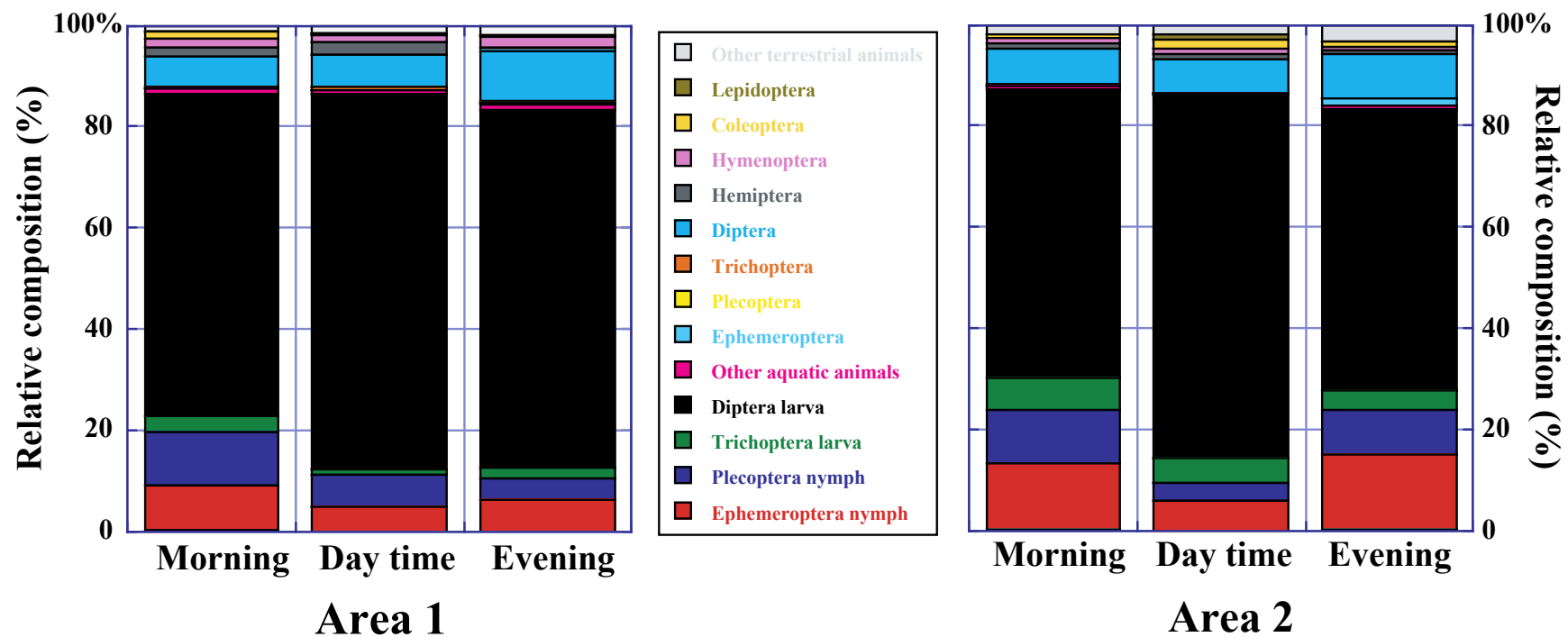


Fig. 3-7. Daily changes in the individual ratio prey in the drifted animals per a cube meter in the Ikushina(Area 1) and the Churui(Area 2) rivers.

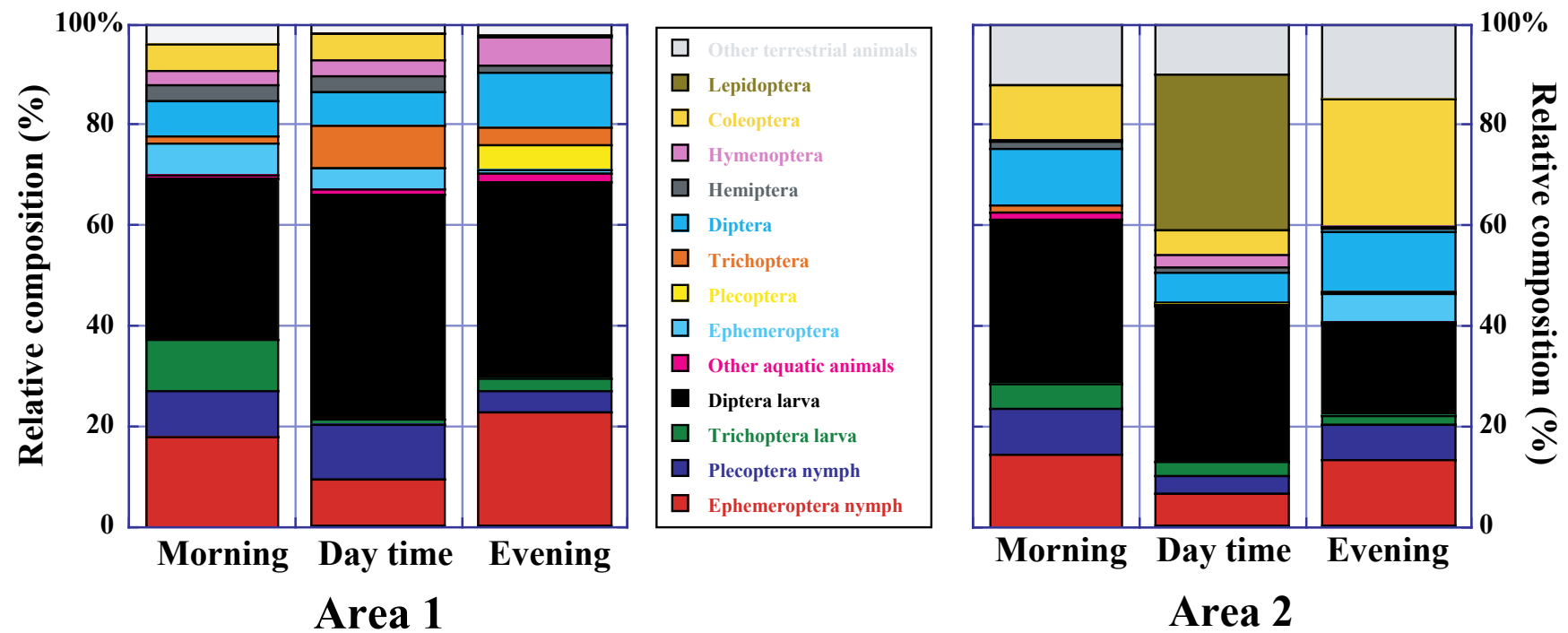


Fig. 3-8. Daily changes in the wet weight ratio prey in the drifted things per a cube meter in the IKushina(Area 1) and the Churui(Area 2) rivers.

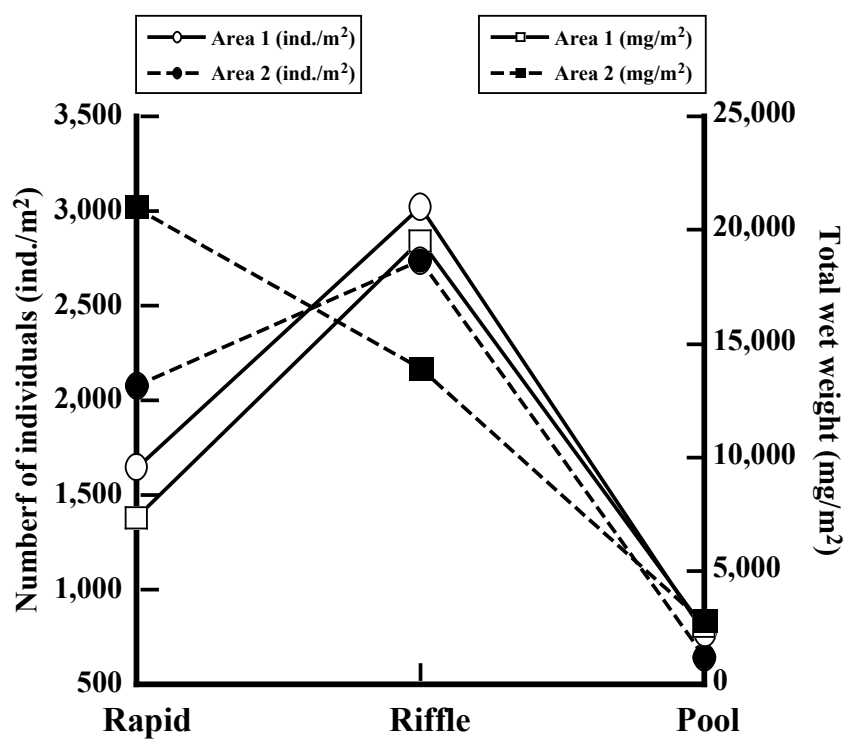


Fig. 3-9. Difference between the number of individuals and the wet weight by the zone in the Ikushina (Area 1) and the Churui (Area 2) rivers.

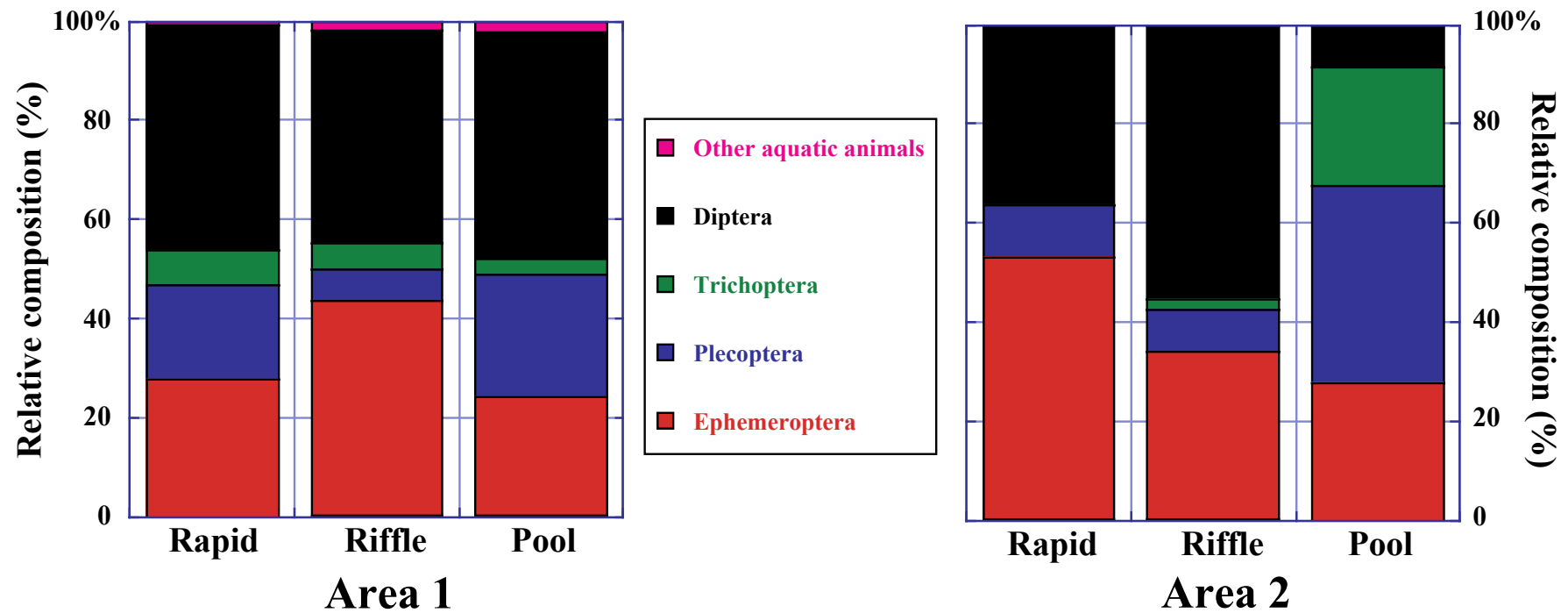


Fig. 3-10. The individual ratio prey of the benthos of evry zone per a square m in the Ikushina(Area 1) and the Churui(Area 2) rivers.

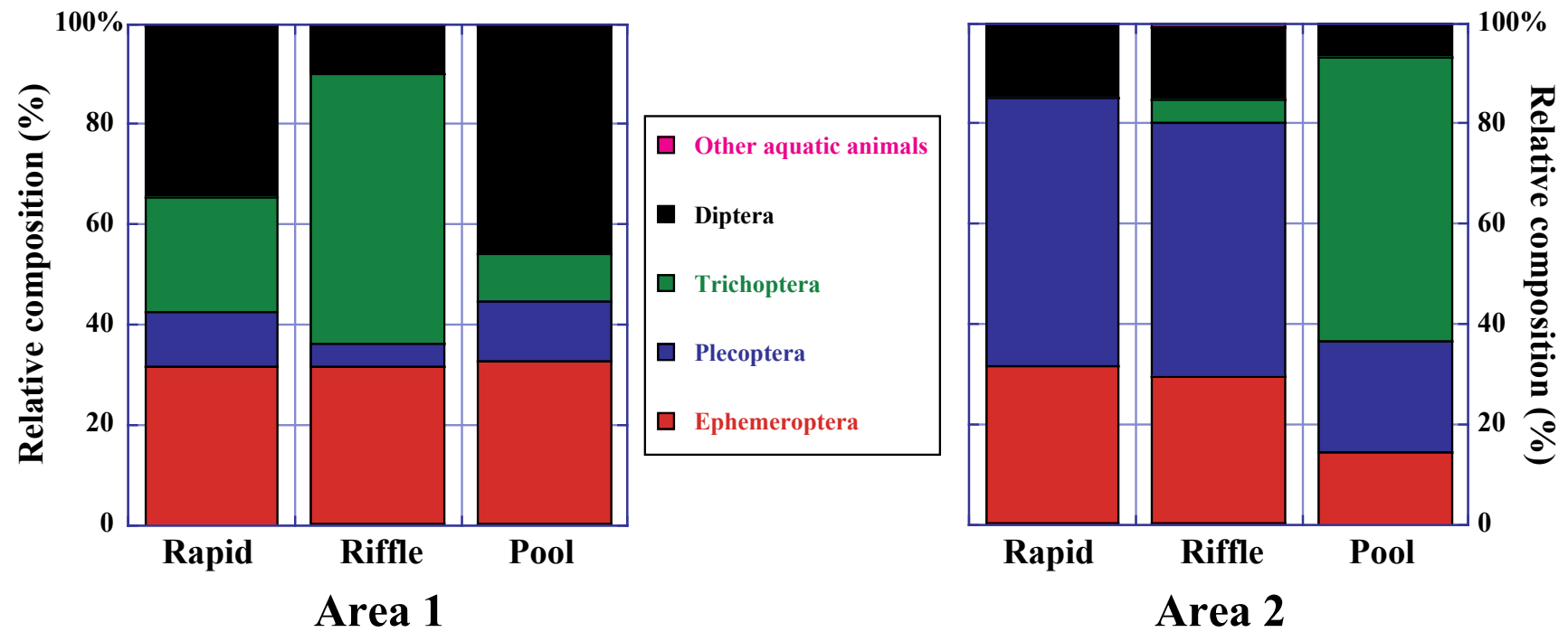


Fig. 3-11. The wet weight ratio prey of the benthos of the every zone per a square m in the Ikushina(Area 1) and the Churui(Area 2) rivers.

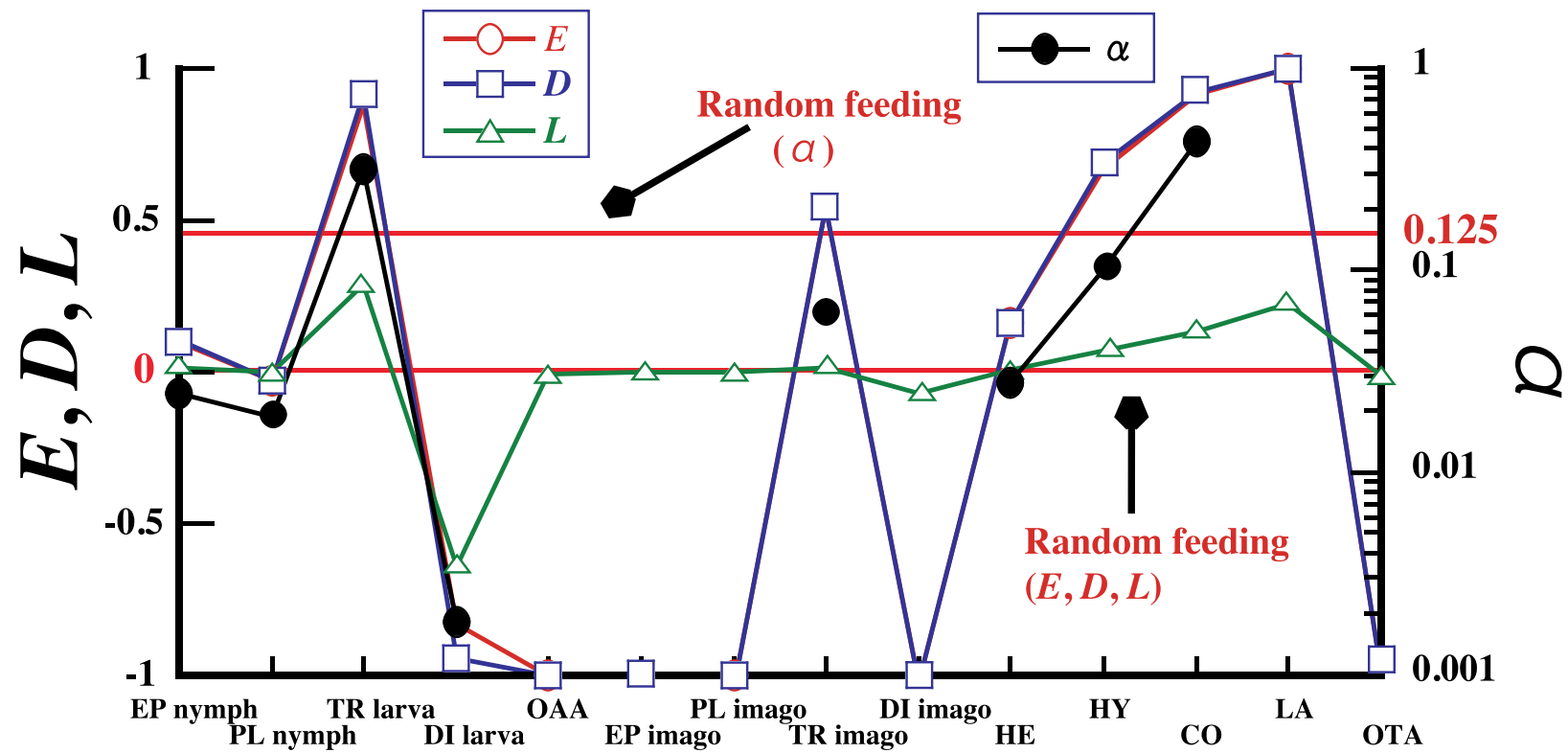


Fig.3-12. The feeding selection indices of the population by each equation for the drifting animal in the Ikushina River (Area 1). EP ; Ephemeroptera, PL ; Plecoptera, TR ; Trichoptera, DI ; Diptera, OAA ; Other aquatic animals, HE ; Hemiptera, HY ; Hymenoptera, CO ; Coleoptera, LA ; Lapidoptera, OTA ; Other terrestrial animals.

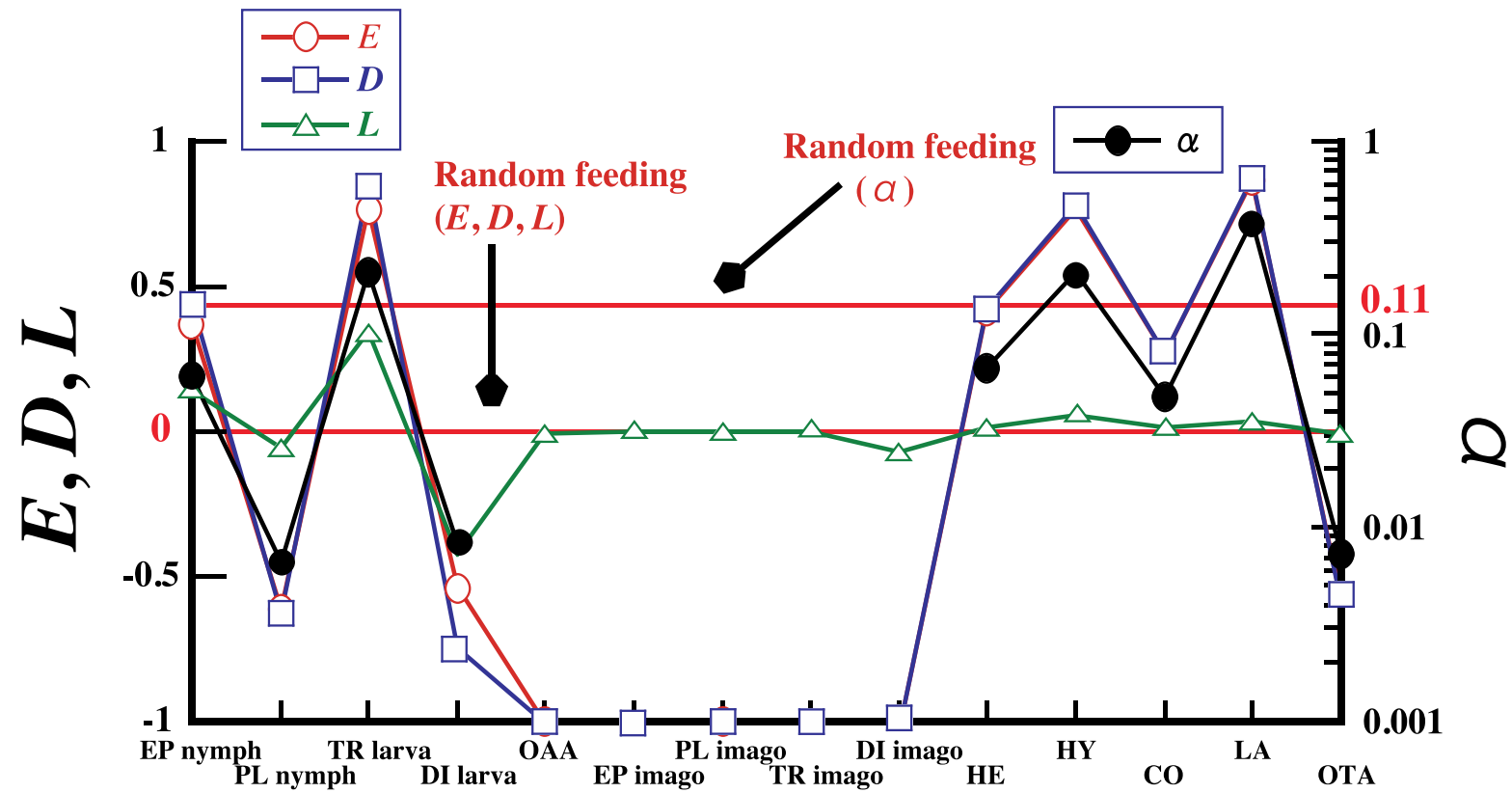


Fig. 3-13. The feeding selection indices of the population by each equation for the drifting animal in the Churui River (Area 2). EP ; Ephemeroptera, PL ; Plecoptera, TR ; Trichoptera, DI ; Diptera, OAA ; Other aquatic animals, HE ; Hemiptera, HY ; Hymenoptera, CO ; Coleoptera, LA ; Lapidoptera, OTA ; Other terrestrial animals.

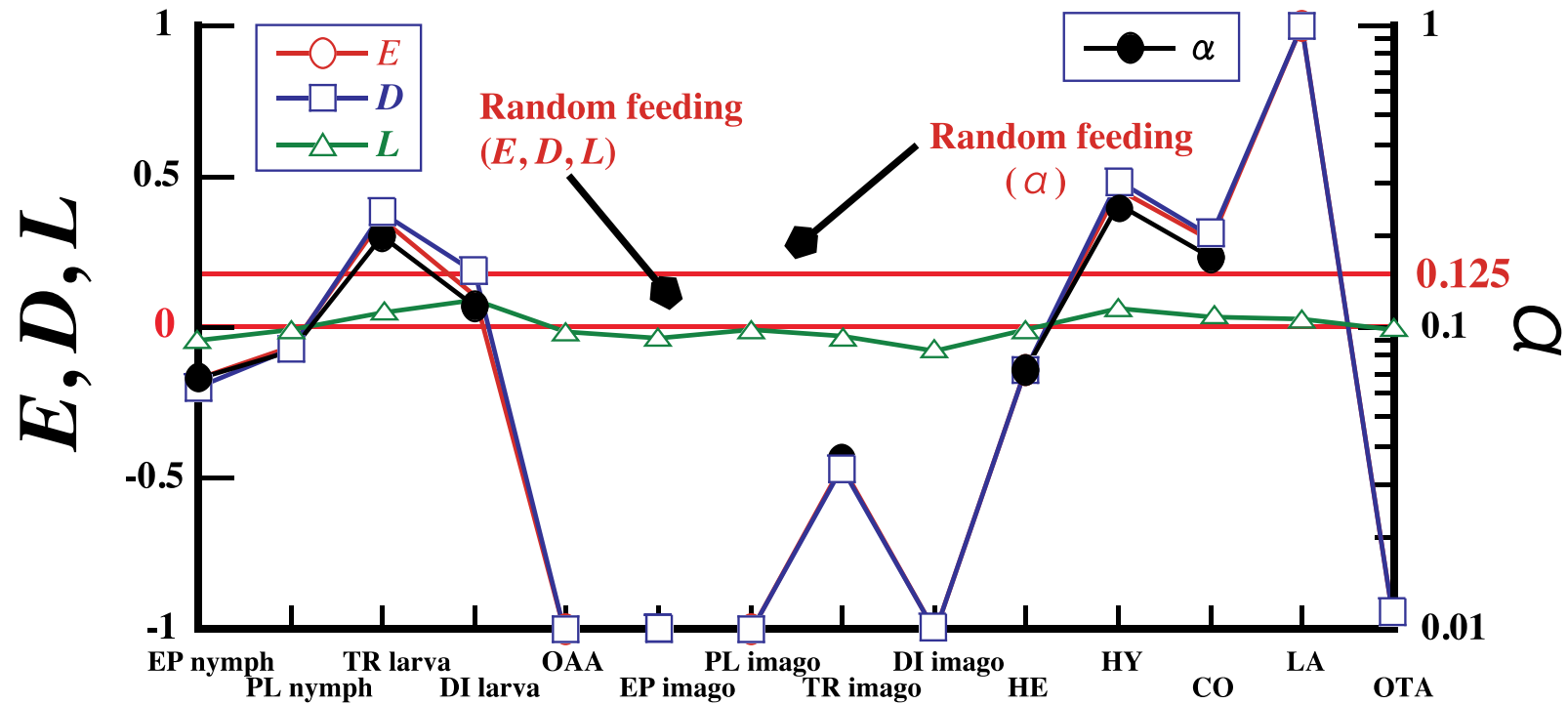


Fig. 3-14. The feeding selection indices of the wet weight by each equation for the drifting animal in the Ikushina River (Area 1). EP ; Ephemeroptera, PL ; Plecoptera, TR ; Trichoptera, DI ; Diptera, OAA ; Other aquatic animals, HE ; Hemiptera, HY ; Hymenoptera, CO ; Coleoptera, LA ; Lapidoptera, OTA ; Other terrestrial animals.

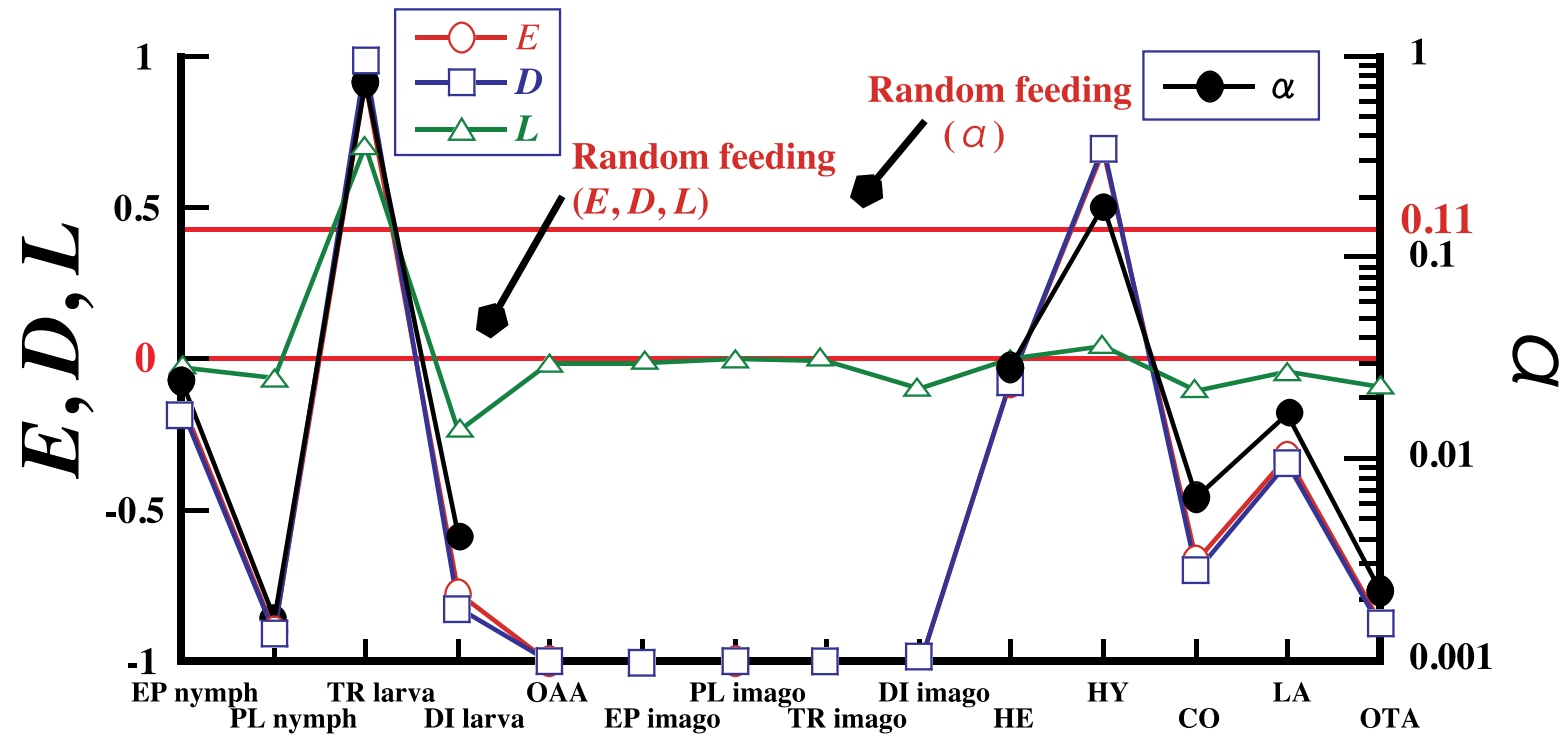


Fig. 3-15 The feeding selection indices of the wet weight by each equation for the drifting animal in the Churui River (Area 2). EP ; Ephemeroptera, PL ; Plecoptera, TR ; Trichoptera, DI ; Diptera, OAA ; Other aquatic animals, HE ; Hemiptera, HY ; Hymenoptera, CO ; Coleoptera, LA ; Lapidoptera, OTA ; Other terrestrial animals.

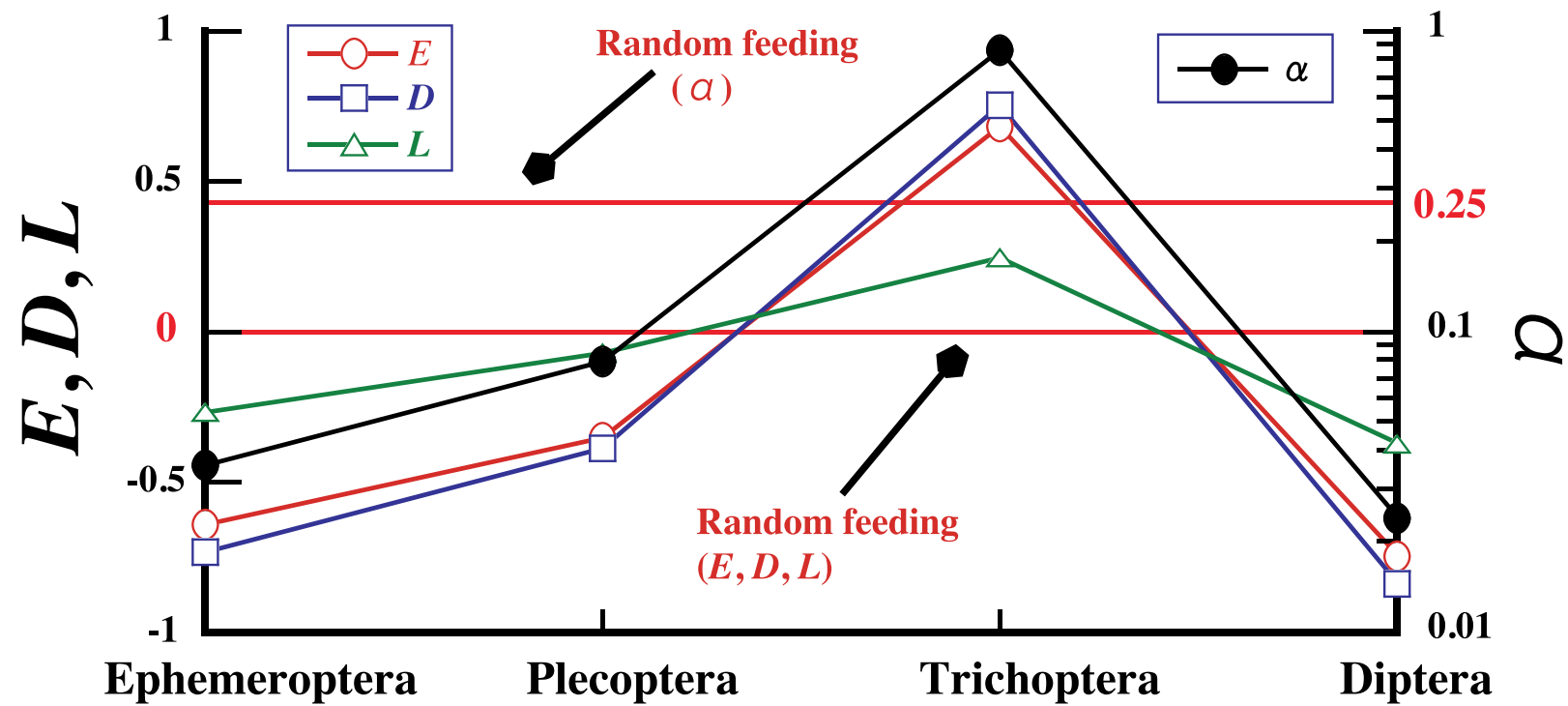


Fig. 3-16. The feeding selection indices of the population by each equation for the benthos in the Ikushina River (Area 1).

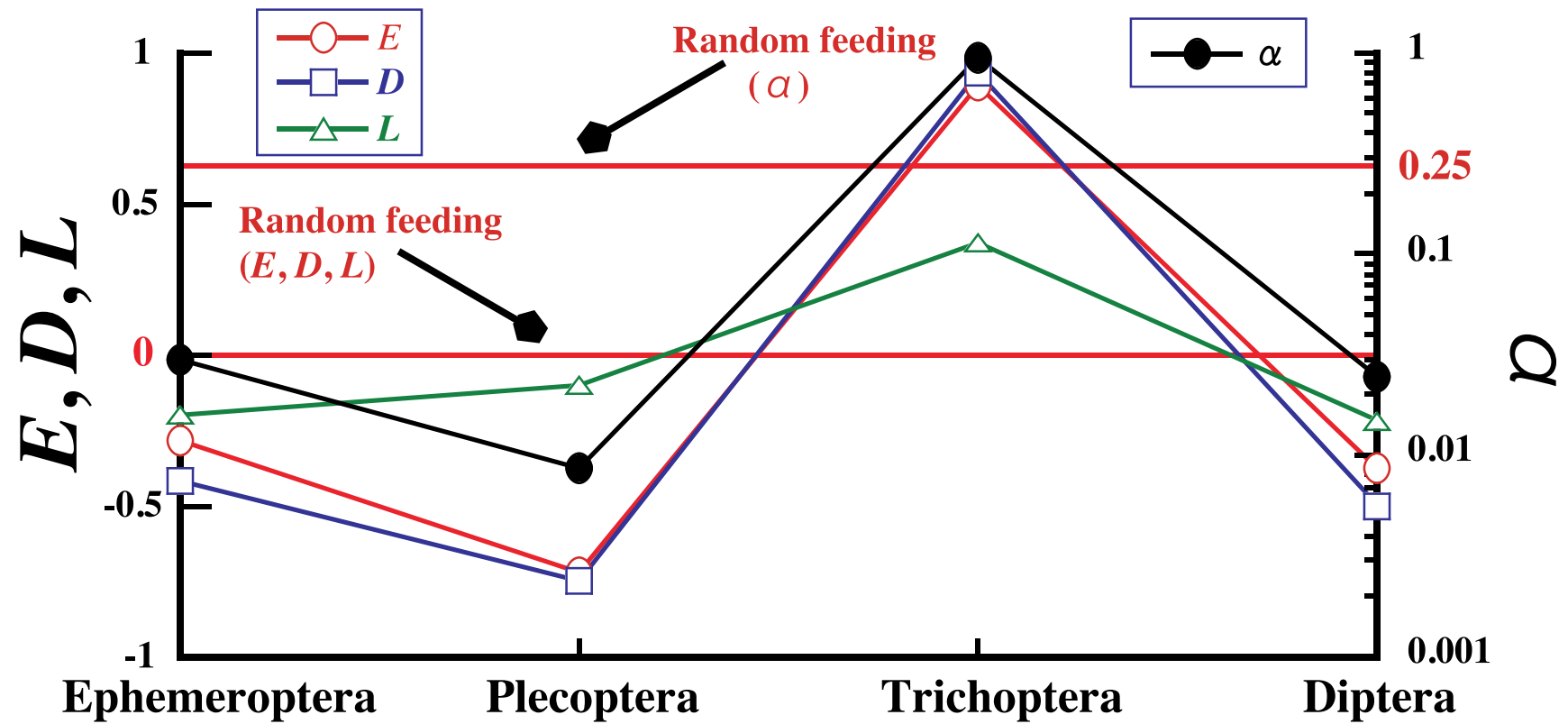


Fig. 3-17. The feeding selection indices of the population by each equation for the benthos in the Churui River (Area 2).

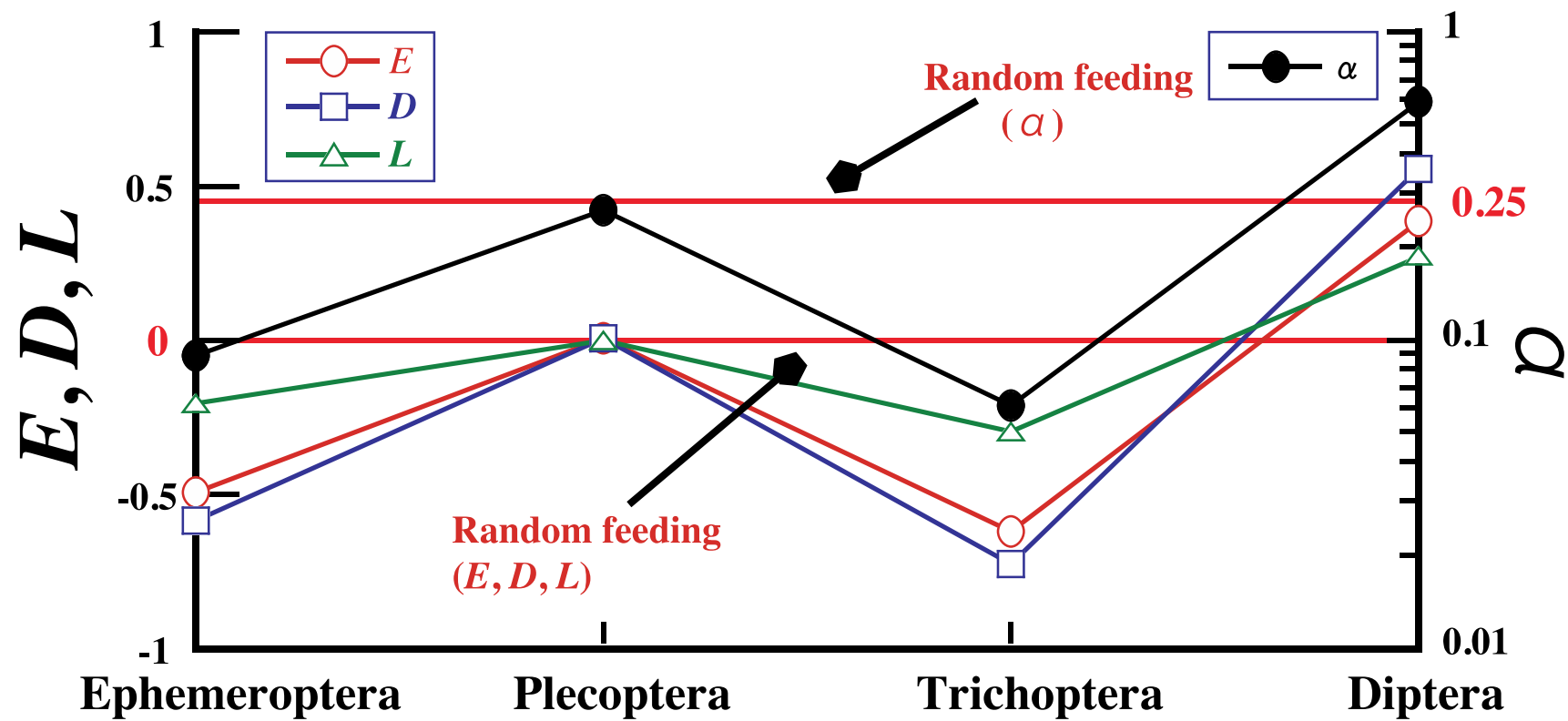


Fig. 3-18. The feeding selection indices of the wet weight by each equation for the benthos in the Ikushina River (Area 1).

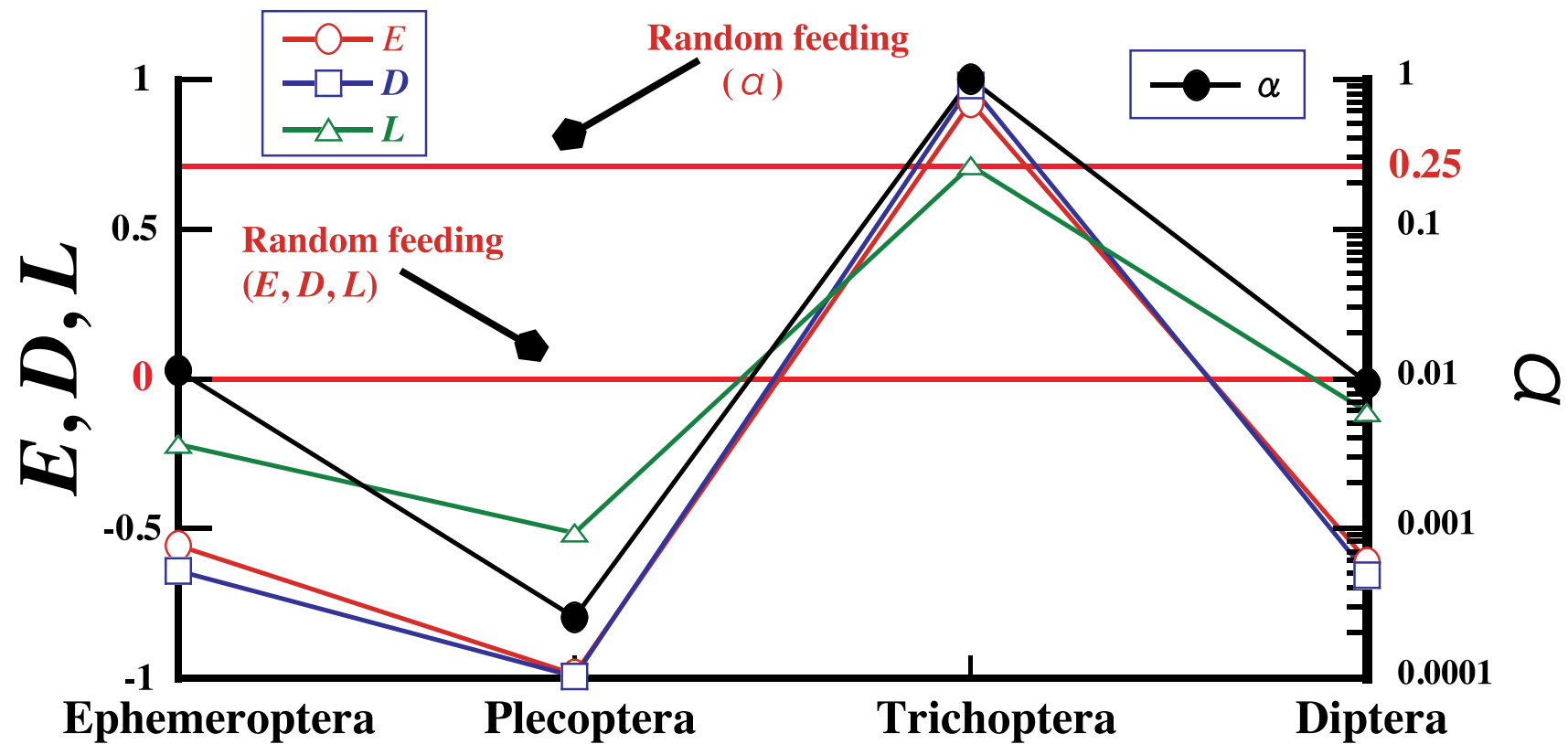


Fig. 3-19. The feeding selection indices of the wet weight by each equation for the benthos in the Churui River (Area 2).

Table 3-1. Each feeding selection index using this study.

Name	Equation	Range of positive	Range of negative	Merit	Demerit	References
Ivlev's food electivity index	$E_i = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i}$	$0 < E_i \leq 1$	$-1 \leq E_i < 0$	It is easy to be understood.	The effect in the sampling is the greater. The comparison is the difficulty.	Ivlev, 1961
Jacobs's selection index	$D_i = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i - 2r_i p_i}$	$0 < D_i \leq 1$	$-1 \leq D_i < 0$	It is easy to be understood.	N is not consistent in over of three.	Jacobs, 1974
Chesson's selectivity index	$\alpha_i = \frac{r_i / p_i}{\sum_i (r_i / p_i)}$	$\frac{1}{n} < \alpha_i \leq 1$	$\alpha_i < \frac{1}{n}$	It is not affected, even if the relative amount of a food changes.	The effect in the sampling is the greater.	Chesson, 1978
Linear food selection index	$L_i = r_i - p_i$	$0 < L_i \leq 1$	$-1 \leq L_i < 0$	It is easy to be understood. There are small effects in the sampling.	The comparison is the difficulty.	Strauss, 1979

However, r_i shows the proportion of some species (i) occupied in stomach contents, and p_i shows the proportion of some species (i) occupied for in the drifting animal or in the benthos.

第 4 章 個体群内順位と栄養状態

第1節 目的

オシロコマやアメマス(イワナ、*Salvelinus leucomaenis*)、ヤマメ(サクラマス幼魚、*Oncorhynchus masou*)などの河川性サケ科魚類は、単独または混生にかかわらずマイクロハビタット内において摂餌のために定位する場所等を巡って争いが起こり、順位関係が生ずることが知られている(Nakano, 1995a; Nakano & Furukawa-Tanaka, 1994; Nakano ら, 1992)。順位関係の成立には様々な要因が考えられるが、体サイズが順位関係の成立の大きな要因であるとされてきた(古川, 1978; 名越, 1980; Nakano, 1994; Nakano, 1995b; Nakano ら, 1991)。同所的にサケ科魚類が生息する場合、その中で個体間に順位が生じ、食性に影響を与えることが知られている(Nakano *et al.*, 1992; Nakano & Tanaka, 1994)。しかし、具体的な順位の成立課程については解明されていない。

魚類においてその栄養状態はいくつかの器官や成分から推察することができる。例えば、栄養状態の良さは腸壁の円柱上皮細胞が長さに反映することが知られている(McLees & Moon, 1989)。また、ニザダイの仲間(*Acanthurus nigrofusus*)の場合、腸長/体長比が摂食中には3.0、2~3日の絶食で1.4と約1/2まで低くなる(岩井, 1991; Montgomery & Pollak, 1998)。一方、脂質の内、特にトリグリセライドとリン脂質は運動エネルギーの貯蔵物質、細胞膜の成分として重要であり(里見, 1969; Larry, 1987; 示野ら, 1996)、これらの含有量を栄養状態の指標とすることが可能である(太田ら, 1974; 笠原ら, 1993; Zenitani, 1995; 野村ら, 2002)。現在までに、魚類の発育段階初期において、栄養状態を知るための指標として脂質

含量を用いた研究は多くされてきた(例えば、鈴木ら, 1994; 東, 1996; 隼野ら, 1999; 虎尾, 2001)。しかし、サケ科魚類の成魚に対する研究はシロザケ(*Oncorhynchus keta*)やカラフトマス(*O. gorbuscha*)に関するもので(坂田ら, 1985)、河川性のサケ科魚類についての研究はない。

魚類の組織中の核酸(DNA および RNA)とタンパク質の含有量、RNA/DNA 比、Protein/DNA 比は栄養状態などの生理的な活性によって変動することが知られており(里見, 1969; 中野ら, 1985; 福田ら, 1986a; 福田ら, 1986b; Folkvord & Moksness, 1995)、栄養状態を示す指標になり得ると言われている(Buckley, 1984; Bulow, 1987)。

第 3 章でオシヨロコマの天然餌料に対する餌の選択性について明らかにしたが、餌を選択することによる影響について検討する必要があると思われた。そこで本章では、形態学、組織学、生理学の観点からオシヨロコマの栄養状態を調べ、個体群内順位決定の第 1 要因と考えられる体長または年齢および食性と栄養状態を比較することによって、個体群内の順位が栄養状態に与える影響について考察した。また、カラフトマスの場合、トリグリセライドは海水適応能の獲得の際に消費され、リン脂質は逆に増加することが知られている(太田・山田, 1974; Wedemeyer ら, 1980; 坂田ら, 1985; Takeuchi, 1990; 笠原ら, 1993)。本研究での調査河川は過去に降海型のオシヨロコマの採捕が確認されており(馬谷, 2002; 小宮山, 2003)、今回の調査でトリグリセライドが減少し、リン脂質が増加した個体の出現が見られれば、知床半島内の河川におけるオシヨロコマの生活史の解明の糸口となることが予想された。

第2節 材料および方法

第1項 調査地

個体群内の順位と栄養状態の関係を明らかにするとともに、オシヨロコマの生活史の解明を考慮したため本研究ではペレケ川で調査を行った。調査は北海道斜里町のペレケ川で行った(Fig. 4-1)。ペレケ川は流程約 10 km、約 7 km の河川でオホーツク海へ流れ込んでいる。河口から 100 m ほどは、両岸にブロックで護岸が施され、河床も 20 m 間隔で落差工(床固工)が見られた。河口から約 100 m 地点から 1 号砂防ダムまではコンクリートによる 3 面護岸が施されており、幅約 2 m の魚道状であった。さらに、数 10 m 間隔に落差工と溜まりが配置されていた。河床は、落差工下の溜まり部分にレキなどの堆積が見られたが、魚道状の流路はコンクリートがむき出しになっていた。オシヨロコマの採捕は河口から第 1 砂防ダムと第 2 砂防ダム直下までの区間(約 1.3 km)で行った。ただし、第 1 砂防ダムより下流、河口までの区間では放流されたと思われるサクラマス幼魚が多数生息することが知られているため(馬谷, 2002)、同所的に他魚種と生息することによりオシヨロコマの生態に影響が生じていることが予想された。また、1 号砂防ダムには魚道が設置されているが、馬谷(2002)によるとオシヨロコマに関してこの魚道の利用率は低いものと推測している。しかし、今回の調査期間中に 1 号砂防ダム上流でカラフトマス(稚魚および親魚)を確認したことから魚類の遡上は不可能ではないものとした。一方、

2 号ダムには魚道が設置されておらず魚類の遡上が不可能であること、ヒグマの出没の可能性があり行政からの指導があったことから今回の調査区間から除外した。

第 2 項 供試材料

2004 年 5 月 28 日から同年 10 月 31 日までの間に毎月 1 回、ペレケ川河口から第 1 砂防ダムと第 2 砂防ダム直下までの区間(約 1.3 km)内で計 89 個体を電気漁具(エレクトリックショッカー、Smith Root 社、10-b 型)とタモ網および投網、補足的に釣りにより採取し、現場にて標準体長、尾叉長、体重を測定し、氷冷して研究室に持ち帰り、分析まで-85℃で保存した。

第 3 項 食性および生態

保存していたオシロコマを解凍後、開腹し消化管を取り出し、内容物を含んだ消化管の重量を mg 単位で計測し、消化管内容物を取り出した後に空の消化管重量を計測してそれらの差から消化管内容物重量を算出した。その後、腸管を幽門垂直後から切り離し、そこから肛門までの長さを腸管長として 0.1 mm 単位で測定した。また、開腹時に肝臓重量、生殖腺重量を mg 単位で計測した。

得られた標準体長と体重から肥満度を、標準体長と腸管長から腸長／標準体長比を、体重と肝臓重量から肝重指数を、体重と消化管内容物重量から胃充満度を、体重と生殖腺重量から生殖腺指数を求めた。各式を以下に示す。

$$\text{肥満度 (CF, \%)} = \text{体重 (g)} / (\text{体長 (cm)})^3 \times 1000$$

$$\text{腸長／標準体長比 (IL/SL ratio)} = \text{腸長 (cm)} / \text{標準体長 (cm)}$$

$$\text{肝重指数 (LSI, \%)} = \text{肝臓重量 (g)} / \text{体重 (g)} \times 100$$

$$\text{胃充満度 (ISF, \%)} = \text{消化管内容物重量 (g)} / \text{体重 (g)} \times 100$$

$$\text{生殖腺指数 (GSI, \%)} = \text{生殖腺重量 (g)} / \text{体重 (g)} \times 100$$

さらに、各個体について、解剖時に原則として左側の耳石を採取し、Heiser (1966)の方法に従って耳石の不透明帯の数を計数し(Plate 4-1)、さらに、背鰭後方と側線の間付近の鱗を約 20 枚採取し、Nakamura ら(1998)の方法によって鱗の透明帯を計数し、年齢を推定した。

解剖し、取り出した消化管中の餌生物は 10%ホルマリン溶液で固定し、肉眼および実体顕微鏡下でできる限り種まで同定し、分類群毎に個体数および湿重量を測定した。なお、カゲロウ目の亜成虫(subimago または dun、脱皮途中も含む)や水生昆虫の成虫は陸上生活をすることから陸生動物に、トビケラ目や水生ハエ目の蛹(pupa)は水生動物として計測した。餌生物の同定、分類は第 2 章と同様に行った。

第 4 項 組織切片作成法

魚類の腸管には小腸(small intestine)や大腸(large intestine)といった区別はないが、しばしば十二指腸(duodenum)、中腸(mid-gut)および直腸(rectum)の 3 部位に区別される場合や腸前部(anterior intestine)および腸後部(posterior intestine)の 2 部位に区別される(小栗, 1977)。これら

に明瞭な区別はないが組織の構造が異なることが予想されたため、保存していたオショロコマを解凍後、内容物を取り出した腸管を3等分し、幽門垂側を腸前部、肛門側を腸後部としてそれぞれブアン氏液で固定した。その後、通常のパラフィン包埋法により 5 μ m の連続組織切片を作成し、デラフィールドのヘマトキシリン-エオシン 2 重染色を施した。その後、光学顕微鏡下で腸前部と腸後部についてそれぞれ円柱上皮細胞の長さを任意に3カ所測定し(Plate 4.2)、その平均値を円柱上皮細胞長として使用した。

第5項 脂質含量測定法

脂質含量、すなわち脂質クラスとしてトリグリセライド(TG)とリン脂質(PL)について分析した。分析に際して-85℃で保存していたオショロコマを解凍後、解剖し、肝臓約 200 mg を取り出しエタノール-エーテル混合液(3:1, v/v)と共に 1,000 rpm で 30 秒間ホモジナイズし、これを 2,500 rpm で 20 分間円心分離し、その上澄み液を採取し分析に供した。トリグリセライド、リン脂質の測定は和光純薬工業株式会社製の試薬キット、それぞれトリグリセライドEテストワコー、リン脂質Cテストワコーを用いて測定した。

第6項 核酸、タンパク質量測定法

オショロコマを解剖後、筋肉約 500 mg を 0.25 M sucrose-1 mM EDTA-20 mM Tris-HCl(pH 7.5)溶液を入れたマイクロチューブに入れ、-85℃で実験まで保存した。核酸の抽出および定量は、中野(1988)によるSTS変法に、タンパク質量の測定は、Lowry法(Lowryら, 1951)によ

って行い、それぞれ組織 1 g 当たりの含有量あるいは含有率に換算して分析に使用した。

第 3 節 結果

第 1 項 食性および生態

各月における魚体を計測した平均値を Table 4-1 に示した。標準体長(SL)は 5 月から 8 月まで 13.7-14.4 cm の間で変動し、9 月に 15.5 cm と高い値を示したが、10 月には 14.8 cm と減少した。体重(BW)も標準体長と同様な傾向を示し、5 月から 8 月まで 42.9-52.2 g の間で変動し、9 月に 71.8 g と高い値を示し 10 月に 58.5 g と減少した。標準体長および体重に有意な季節変動は見られなかった(Kruskal-Wallis 検定、標準体長: $H = 2.5$, $p = 0.78$ 、体重: $H = 5.0$, $p = 0.42$)。胃充満度(ISF)は 5 月と 9 月がそれぞれ 6.1、6.3%と高く、ついで 6 月、7 月がそれぞれ 3.7、3.9%を示し、8 月と 10 月はそれぞれ 2.7、1.5%と低い値を示した。胃充満度には有意な季節変動が見られた(Kruskal-Wallis 検定、 $H = 31.1$, $p < 0.001$)。

各月におけるオシヨロコマの体長組成を Fig. 4-2 に示した。すべての月において 10 cm 未満の個体は得られなかった。モードは 5 月の 10.0 - 11.9 cm を除くすべての月で 12.0 - 13.9 cm に見られた。また、5 月、6 月および 8 月には 16.0 - 17.9 cm にもピークが見られた。

Heiser (1966) および Nakamura ら (1998) の方法によって耳石の不透明帯の数および鱗の透明体の数を解析して求めた推定年齢から、各月におけるオシヨロコマの年齢組成を Fig. 4-3 に

示した。すべての月で当歳魚(0+)は見られなかった。また10月の5歳魚(5+、1尾のみ)が最高齢であった。すべての月において2歳魚(2+)にモードが見られた。

各月におけるオショロコマの消化管内容物のリストおよび1尾当たりの餌生物の個体数と湿重量を Appendix T9 に示した。水生昆虫として、9目16科12種が同定され、陸生昆虫として12目6科2種が同定された。各月の合計餌生物個体数は5月が109.4 個体/魚と最も高く、6月には17.5 個体/魚と急激に減少し、さらに8月の3.7 個体/魚まで低下し、その後10月の63.7 個体/魚まで増加した。これを湿重量で見ると、5月の499.9 mg/魚から6月から8月まで88.6 mg/魚から175.3 mg/魚の間で変動した後9月には1,919.3 mg/魚と急激に増加し、10月には再び76.9 mg/魚と低値を示した。

各月における食性の内容を見ると、5月の餌生物個体数は90.6 個体/魚(82.9%)で *Diamesinae* spp. larva(ヤマユスリカ亜科幼虫)が、餌生物湿重量では170 mg/魚(34.0%)で *Lepidoptera* larva(チョウ目、陸生)がそれぞれ優占した。6月の個体数は *Gammaridea*(ヨコエビ亜目)が5.3 個体/魚(30.2%)、次いで *Diamesinae* larva が4.9 個体/魚(27.9%)とこの2つの分類群が半数以上を占めた。湿重量では *Lepidoptera* larva が22.9 mg/魚(25.8%)、*Gammaridea* が22.5 mg/魚(25.4%)、*Glossosoma* spp.(ヤマトビケラ属、幼虫)が18.7 mg/魚(21.1%)を示し、この3分類群が大半を占めた。7月の個体数は *Goera* spp.(ニンギョウトビケラ属、幼虫)が2.8 個体/魚(31.3%)で優占したが *Formicidae*(アリ科)も1.5 個体/魚(17.2%)と多かった。湿重量でも個体数と同様に *Goera* spp.が92.4 mg/魚(52.7%)で優占した。8月

の個体数は *Goera* spp. が 2.0 個体/魚 (53.6%) で、湿重量では魚卵 (調査時の状況からカラフトマス、*Oncorhynchus gorbusha* のものと思われる) が 65.8 mg/魚 (64.3%)、*Goera* spp. が 28.6 mg/魚 (27.9%) でこの 2 分類群が大半を占めた。9 月は個体数、湿重量ともに魚卵が 17.6 個体/魚 (95.8%)、1,909.3 mg/魚 (99.5%) で優占した。10 月は個体数、湿重量ともに *Diamesinae* spp. Larva が 61.7 個体/魚 (96.9%)、33.2 mg/魚 (43.2%) で優占したが湿重量では魚卵も 19.1 mg/魚 (24.8%) と高い値を示した。

各月における餌生物 1 個体当たりの湿重量の変化を Fig. 4-4 に示した。5 月、6 月はそれぞれ 4.6、5.0 mg/個体と約 5 mg を維持し、7 月に 19.5 mg/個体、8 月に 27.7 mg/個体と増加した後、9 月には 104.3 mg/個体と急激に増加し、10 月は 1.2 mg/個体と急激に減少した。

第 2 項 形態学的栄養状態

肥満度 (CF)、生殖腺指数 (GSI)、肝重指数 (LSI) および腸長/体長比 (IL/SL ratio) の季節変化を Fig. 4-5 に示した。肥満度は 5 月の 16.1 ± 1.3 (平均 \pm 標準偏差)% から 7 月の 15.0 ± 1.4 % まで減少し、8 月に 15.1 ± 1.7 % とやや上昇した後、9 月に 16.9 ± 1.1 % と最高値を示し、10 月には 16.0 ± 1.3 % へと減少した。生殖腺指数は 5、6 月に 0.56 ± 0.42 、 0.53 ± 0.28 % と低い値を示した後、8 月の 2.91 ± 1.91 % まで増加が見られ、9 月は 2.82 ± 2.61 % と高い値を維持し、10 月に 2.30 ± 3.41 % と減少した。肝重指数は 5 月の 1.69 ± 0.35 % から 8 月の 1.31 ± 0.41 % まで徐々に減少し、9 月に 2.22 ± 0.47 % と最高値を示した後、10 月には 1.36 ± 0.34 % と低い値を示した。腸長/標準体長比は 5 月の 0.55 ± 0.05 から 6 月の 0.57 ± 0.07 へ増加が見

られたが以降は8月に若干の増加が見られたが10月の 0.49 ± 0.04 まで減少傾向が見られた。

肥満度、生殖腺指数、肝重指数および腸長／体長比にはいずれも有意差が見られた (Kruskal-Wallis 検定、肥満度: $H = 16.9$, $p = 0.003$ 、生殖腺指数: $H = 39.1$, $p < 0.001$ 、肝重指数: $H = 29.8$, $p < 0.001$ 、腸長／体長比: $H = 25.7$, $p < 0.001$)。肥満度では9月に比べ7月と8月が有意に低く (Dunn 法、7月; $Q = 3.242$, $p < 0.05$ 、8月; $Q = 3.494$, $p < 0.01$)、生殖腺指数では8月と9月はそれぞれ5月と6月に比べ有意に高かった (8月－5月; $Q = 4.564$, $p < 0.001$ 、8月－6月; $Q = 4.673$, $p < 0.001$ 、9月－5月; $Q = 4.027$, $p < 0.001$ 、9月－6月; $Q = 4.123$, $p < 0.001$)。肝重指数では9月に比べ、6月 (Dunn 法、 $Q = 3.058$, $p < 0.05$)、7月 ($Q = 3.612$, $p < 0.001$)、8月 ($Q = 4.552$, $p < 0.001$)、10月 ($Q = 4.399$, $p < 0.001$) が有意に低かった。腸長／体長比では5月に比べ10月が有意に低く ($Q = 3.598$, $p < 0.01$)、6月に比べ8月 ($Q = 3.159$, $p < 0.05$) と10月 ($Q = 4.295$, $p < 0.001$) が有意に低かった。

標準体長と肥満度との関係を Fig. 4-6 に示した。調査期間を通じて標準体長と肥満度との間に有意な相関は認められなかった。標準体長と生殖腺指数との関係を Fig. 4-7 に示した。標準体長と生殖腺指数との間には7月に $r = 0.72$ ($p = 0.012$) と強い相関がみられ、8月に $r = 0.66$ ($p = 0.007$) と相関関係がみられた。他の月には有意な相関は認められなかった。標準体長と肝重指数との関係を Fig. 4-8 に示した。標準体長と肝重指数との間には5月と6月にそれぞれ $r = 0.60$ ($p = 0.013$)、 0.62 ($p = 0.008$) と相関関係がみられたが、以降の月では有意な相関は認められなかった。標準体長と腸長／標準体長比との関係を Fig. 4-9 に示した。標準体

長と腸長／標準体長比の間には 7 月に $r = 0.73$ ($p = 0.011$) と強い相関がみられたがその他の月では有意な相関はみられなかった。

第 3 項 組織学的栄養状態

腸前部 (anterior intestine)、腸後部 (posterior intestine) と腸前部、腸後部の平均の円柱上皮細胞長の季節変化を Fig. 4-10 に示した。腸前部は 5 月の 66.2 ± 24.9 (平均 \pm 標準偏差) μm から 6 月の $75.3 \pm 50.0 \mu\text{m}$ へいったん増加し、その後 8 月の $41.6 \pm 20.7 \mu\text{m}$ まで減少し、再び 10 月の $72.7 \pm 43.4 \mu\text{m}$ まで増加した。これらの変化には有意差が見られ (Kruskal-Wallis 検定、 $H = 14.30$, $p = 0.012$)、特に 8 月は 5 月に比べ有意に低かった (Dunn 法、 $Q = 3.357$, $p < 0.05$)。腸後部は 5 月、6 月とそれぞれ 44.0 ± 10.4 , $35.8 \pm 6.2 \mu\text{m}$ と低い値を示した後、7 月の $68.6 \pm 14.9 \mu\text{m}$ まで増加し、その後 9 月の $72.2 \pm 16.4 \mu\text{m}$ まで僅かに上昇したが、10 月には $67.3 \pm 28.5 \mu\text{m}$ へ下降した。これらの変化には有意差が見られ (Kruskal-Wallis 検定、 $H = 41.28$, $p < 0.001$)、特に 9 月は 5 月、6 月に比べ有意に高く (Dunn 法、5 月 ; $Q = 3.386$, $p < 0.05$ 、6 月 ; $Q = 4.845$, $p < 0.001$)、7 月は 5 月、6 月に比べ有意に高く (Dunn 法、5 月 ; $Q = 2.989$, $p < 0.05$ 、6 月 ; $Q = 4.344$, $p < 0.001$)、8 月と 10 月はそれぞれ 6 月に比べ高かった (Dunn 法、8 月 ; $Q = 4.086$, $p < 0.001$ 、10 月 ; $Q = 4.328$, $p < 0.001$)。なお、5 月、6 月、8 月の腸前部の円柱上皮細胞長と腸後部の円柱上皮細胞長との間に有意な差がみられた (Mann-Whitney の U 検定、5 月 : $U = 23.0$, $p < 0.001$ 、6 月 : $U = 30.0$, $p < 0.001$ 、7 月 : $U = 31.0$, $p = 0.17$ 、8 月 : $U = 29.0$, $p < 0.001$ 、9 月 : $U = 48.5$, $p = 0.20$ 、10 月 : $U = 72.5$, $p = 0.58$)。腸前部と腸後部の円柱上皮細胞

長の平均では5月の55.1 μm から7月の63.8 μm まで増加したが、8月に55.6 μm へ一時減少し再び10月の70.0 μm まで増加した。これらの変動に有意差は見られなかった (Kruskal-Wallis 検定、 $H = 6.24$, $p = 0.28$)

標準体長と腸前部の円柱上皮細胞長との関係を Fig. 4-11 に示した。標準体長と腸前部の円柱上皮細胞長の間には5月に $r = 0.69$ ($p = 0.009$) の相関関係が認められたが、以降の月に関しては有意な相関は認められなかった。標準体長と腸後部の円柱上皮細胞長の間には8月と10月にそれぞれ $r = 0.85$ ($p < 0.001$)、 0.75 ($p = 0.002$) の強い相関が認められた (Fig. 4-12)。その他の月には有意な相関はみられなかった。

第4節 脂質含量

オシロコマの肝臓1g当たりのトリグリセライド含有量(湿重量)のヒストグラムを Fig. 4-13 に示した。5月は40-45 mg/湿重量組織から45-50 mg/湿重量組織、図中ではまとめてあるが50-55 mg/湿重量組織の段階がそれぞれ3個体と最頻値を示した。6月から8月まで40-45 mg/湿重量組織にモードがみられたが6、7月はすべての個体がこの範囲に収まった。9、10月はモードが45-50 mg/湿重量組織に移ったが10月では20-25 mg/湿重量組織に別なピークがみられ、25-40 mg/湿重量組織の範囲に入る個体はみられなかった。

オシロコマの肝臓1g当たりのリン脂質含有量(湿重量)のヒストグラムを Fig. 4-14 に示した。5月から7月まではピークが25-30 mg/湿重量組織にみられた。8月には30-35 mg/湿重量組織、9月には35-40 mg/湿重量組織へとシフトしたが10月には10-15、20-25 mg/湿重量組織の

2 つにモードがみられた。

オシヨロコマの肝臓中のトリグリセライド含有率の季節変化を Fig. 4-15 に示した。5 月に 4.55 ± 1.41 (平均 \pm 標準偏差) % と最高値を示した後、6 月に $4.25 \pm 0.09\%$ 、7 月に $4.23 \pm 0.12\%$ と減少し、8 月の $4.45 \pm 0.18\%$ 、9 月の $4.52 \pm 0.20\%$ と増加傾向を見せたが 10 月には $3.74 \pm 1.28\%$ と大幅に減少した。これらの月間には有意な季節変動が認められ (Kruskal-Wallis 検定、 $H = 18.2$, $p < 0.002$)、9 月は 7 月 (Dunn 法、 $Q = 3.107$, $p < 0.05$)、10 月 ($Q = 2.989$, $p < 0.05$) に比べ有意に高かった。

オシヨロコマの肝臓中のリン脂質含有率の季節変化を Fig. 4.16 に示した。5 月の 3.14 ± 1.46 (平均 \pm 標準偏差) % から 7 月の $2.65 \pm 0.39\%$ へ減少した後、9 月に最高値 $3.85 \pm 0.45\%$ を示したが 10 月には最低値 $2.28 \pm 0.90\%$ へ減少した。これらの月間には有意な季節変動が認められ (Kruskal-Wallis 検定、 $H = 32.1$, $p < 0.001$)、9 月は他の全ての月に比べ有意に高かった (Dunn 法、5 月 ; $Q = 3.470$, $p < 0.001$ 、6 月 ; $Q = 3.487$, $p < 0.01$ 、7 月 ; $Q = 4.137$, $p < 0.001$ 、8 月 ; $Q = 3.108$, $p < 0.05$ 、10 月 ; $Q = 5.387$, $p < 0.001$)。

10 月のサンプルについて各個体の形態的な測定値とトリグリセライド、リン脂質の測定データを Table 4.2 に示した。トリグリセライド含有率が低い個体群 (サンプル No.101-106) はリン脂質含有率も低く、トリグリセライド、リン脂質それぞれ高い個体群との間に有意差がみられたが (Mann-Whitney の U 検定、いずれも $U = 0$, $p < 0.001$)、トリグリセライドおよびリン脂質の低い群と高い群の間にその他の項目では有意差はみられなかった (標準体長: $U = 16.5$, $p = 0.11$ 、

体重: $U = 14.0$, $p = 0.06$ 、胃充満度: $U = 30.0$, $p = 0.81$ 、肥満度: $U = 21.0$, $p = 0.26$ 、生殖腺指数: $U = 21.0$, $p = 0.26$ 、肝重指数: $U = 22.0$, $p = 0.30$ 、腸長／標準体長比: $U = 26.0$, $p = 0.52$)。

個体群内の順位と生理学的栄養状態の関係を調べるために標準体長と脂質含有率の関係を求めた。標準体長とトリグリセライド含有率の関係を Fig. 4-17 に、標準体長とリン脂質含有率の関係を Fig. 4-18 に示した。調査期間を通して標準体長とトリグリセライド含有率、リン脂質含有率の間には有意な相関はみられなかった。

オシヨロコマの成魚に対して脂質含有率が栄養状態を表しているかをみるために形態学的な栄養状態の指標とされるものと脂質含有率の関係を求めた。肥満度とトリグリセライド含有率の関係を Fig. 4-19 に、肥満度とリン脂質含有率の関係を Fig. 4-20 に示した。調査期間を通じて肥満度とトリグリセライド含有率、リン脂質含有率との間に有意な相関は認められなかった。

肝重指数とトリグリセライド含有率、肝重指数とリン脂質含有率の関係をそれぞれ Figs. 4-21, 4-22 に示した。調査期間を通じて肝重指数と脂質含有率(トリグリセライド、リン脂質)の間に有意な相関はみられなかった。腸長／標準体長比とトリグリセライド含有率、リン脂質含有率の関係をそれぞれ Figs. 4-23, 4-24 に示した。調査期間を通して腸長／標準体長比とトリグリセライド含有率、リン脂質含有率の間に有意な相関は認められなかった。生殖腺指数とトリグリセライド含有率の関係を Fig. 4-25 に示した。7 月に $r=0.66$ ($p = 0.027$) と相関関係が認められたが、その他の月では有意な相関はみられなかった。生殖腺指数とリン脂質の関係を Fig. 4-26 に示

した。7月に $r=-0.73$ ($p=0.011$)と強い負の相関がみられたが、その他の月で有意な相関は認められなかった。

オシロコマの成魚に対して脂質含有率が栄養状態を表しているかをみるために組織学的な栄養状態の指標とされるものと脂質含有率の関係を求めた。腸前部における円柱上皮細胞長とトリグリセライド含有率との関係を Fig. 4-27 に、リン脂質含有率との関係を Fig. 4-28 に示した。トリグリセライド、リン脂質含有率と腸前部の円柱上皮細胞長の間に相関はみられなかった。腸後部における円柱上皮細胞長とトリグリセライド含有率との関係を Fig. 4-29 に、リン脂質含有率との関係を Fig. 4-30 に示した。トリグリセライド、リン脂質含有率と腸後部の円柱上皮細胞長の間に相関は見られなかった。

第5項 核酸量、タンパク質量

筋肉 1 g あたりの RNA 量は 5 月の $1,754 \pm 249$ (平均 \pm 標準偏差) $\mu\text{g/g}$ から 8 月の $1,056 \pm 101\mu\text{g/g}$ まで徐々に減少した後、9 月に $1,615 \pm 277\mu\text{g/g}$ と急増したが、10 月には $944 \pm 289\mu\text{g/g}$ と急減した (Fig. 4-31)。DNA 量は 7 月の値 ($314 \pm 21.4\mu\text{g/g}$) を除き、5 月の $356 \pm 24.4\mu\text{g/g}$ から 10 月の $448 \pm 18.6\mu\text{g/g}$ まで増加傾向がみられた。タンパク質量も DNA 量と同様の傾向を示し、7 月の値 ($156.7 \pm 19.7 \text{ mg/g}$) を除き、5 月の $132.8 \pm 35.2 \text{ mg/g}$ から 10 月の $197.2 \pm 38.8 \text{ mg/g}$ まで増加傾向がみられた。RNA/DNA 比は 5 月の 4.9 ± 0.6 から 8 月の 2.9 ± 0.4 まで徐々に減少した後、9 月には一時的に 3.9 ± 0.7 を示したが、10 月には再び 2.1 ± 0.6 と減少した (Fig. 4-32)。タンパク質/DNA 比は 5 月の 373 ± 96.0 から 7 月の 500 ± 64.0 まで増

加したが、8月には 489 ± 102.4 とほぼ停滞し、9月、10月はそれぞれ 438 ± 87.2 、 441 ± 91.6 と7月、8月に比べやや低い値で停滞した。これらの変動は月間で有意に異なり (Kruskal-Wallis 検定、RNA 量; $H = 61.6$, $p < 0.001$ 、DNA 量; $H = 60.6$, $p < 0.001$ 、タンパク質量; $H = 25.1$, $p < 0.001$ 、RNA/DNA 比; $H = 64.6$, $p < 0.001$ 、タンパク質/DNA 比; $H = 18.2$, $p < 0.002$)、RNA 量では5月に比べ7月、8月、10月が有意に低く (Dunn 法、7月; $Q = 3.847$, $p < 0.01$ 、8月; $Q = 5.183$, $p < 0.001$ 、10月; $Q = 5.624$, $p < 0.001$)、6月に比べ7月、8月、10月が有意に低く (7月; $Q = 3.189$, $p < 0.05$ 、8月; $Q = 4.497$, $p < 0.001$ 、10月; $Q = 4.936$, $p < 0.001$)、9月に比べ7月、8月、10月が有意に低かった (7月; $Q = 3.006$, $p < 0.05$ 、8月; $Q = 4.187$, $p < 0.001$ 、10月; $Q = 4.577$, $p < 0.001$)。DNA 量では9月が5月、6月、7月に比べ有意に高く (5月; $Q = 3.077$, $p < 0.05$ 、6月; $Q = 3.164$, $p < 0.05$ 、7月; $Q = 4.818$, $p < 0.001$)、10月は5月、6月、7月、8月に比べ有意に高かった (5月; $Q = 4.972$, $p < 0.001$ 、6月; $Q = 5.098$, $p < 0.001$ 、7月; $Q = 6.608$, $p < 0.001$ 、8月; $Q = 4.552$, $p < 0.001$)。タンパク質量では5月が9月と10月に比べ有意に低かった (9月; $Q = 3.278$, $p < 0.05$ 、10月; $Q = 4.534$, $p < 0.001$)。RNA/DNA 比では5月に比べ7月、8月、10月が有意に低く (7月; $Q = 2.990$, $p < 0.05$ 、8月; $Q = 4.995$, $p < 0.001$ 、10月; $Q = 6.736$, $p < 0.001$)、6月に比べ8月、10月が有意に低く (8月; $Q = 4.197$, $p < 0.001$ 、10月; $Q = 5.975$, $p < 0.001$)、9月に比べ10月が有意に低かった ($Q = 4.027$, $p < 0.001$)。タンパク質/DNA 比では5月に比べ7月、8月が有意に高かった (7月; $Q = 3.614$, $p < 0.01$ 、8月; $Q = 3.405$, $p < 0.01$)。

標準体長と DNA 量との関係を Fig. 4-33 に示した。有意な相関関係が見られたのは 9 月 ($r = -0.681$, $p = 0.010$) のみであった。体サイズとタンパク質含有量では 10 月 ($r = 0.737$) に強い相関が見られたが、その他の月に有意な相関は見られなかった。標準体長と RNA 量にはどの月にも有意な相関関係は見られなかった。

標準体長と RNA/DNA 比およびタンパク質/DNA 比との関係を Figs. 4-34, 4-35 に示した。標準体長と RNA/DNA 比にはどの月にも有意な相関は見られず、標準体長とタンパク質/DNA 比には 5 月 ($r = 0.708$, $p = 0.002$) と 10 月 ($r = 0.790$, $p < 0.001$) に強い相関が見られたが、その他の月に有意な相関は見られなかった。

第 4 節 考察

第 1 項 食性および生態

各月における形態計測値の結果は生殖腺指数を除き 9 月が高い値を示した。生殖腺指数の変化が 8 月にピークを迎えたこと、10 月には生殖腺指数が下降したこと、さらに、肥満度と肝重指数のピークが 9 月にあること等から、ペレケ川でのオショロコマの産卵期が 8 月末から 10 月末までで、産卵盛期は 9 月であると考えられた。このことは、知床半島基部の幾品川、忠類川のオショロコマの産卵期の結果と一致する(第 2 章参照)。体長組成において 20.0 cm を越える大型個体は 7 月、9 月、10 月に出現した。このことと生殖腺指数から導き出された産卵期を考察すると、これらの大型個体は繁殖に参加、もしくは越冬のために遡上した個体と思われる。

ペレケ川では以前から降海型個体の出現することが知られている(馬谷, 2002; 小宮山, 2003)。馬谷(私信)はペレケ川で降海型個体が出現する要因の 1 つとして、砂防ダムおよび下流域の護岸の存在を挙げている。すなわち、ダムにより河川勾配が少なくなることによって、淵が浅くなり、早瀬が少なくなる。その結果、ダムより下流の河川形態型は可児(1944)による Aa 型の河川ではなく、Ab 型に近くなり、その結果、水温の上昇が起こる。しかし、第 2 砂防ダムに魚道が設置されていないことから上流へ避難することが難しくなる。河川内にとどまるとしても下流域はコンクリートによる護岸が施されており、環境収容量は低い。これらのことからやむを得ず海へ降海すると考察している。日本において学術的に貴重な降海型オシヨロコマ(前川, 1977a)の降海メカニズムが人為的な要因によるものであるとするならば、今後、北海道、特に知床半島内の河川におけるオシヨロコマの降海機構を解明し、生活史の人為的な影響を知ることは重要な課題と思われた。

今回の調査でオシヨロコマの胃内容物から水生、陸生を合わせ 14 目 22 科 13 種が同定可能であった。このうち、*Drunella cryptomeria*(ヨシノマダラカゲロウ)、*Alloperla bimaculata*(フタモンミドリカワゲラ)の 2 種は御勢(1982)の汚水生物系列による水質汚濁階級では貧腐水性(os)に属しており今回の調査区間は貧腐水性域であったことが考えられた。

月毎に餌生物を個体数でみると、5 月は Diamesinae(ヤマユスリカ亜科)、6 月は Gammaridea(ヨコエビ亜目)と Diamesinae、7 月は Goera(ニンギョウトビケラ属)と Formicidae(アリ科)、8 月は Goera、9 月は魚卵(カラフトマス)、10 月は Diamesinae となった。第 2 章で述

べたが、5月と10月に *Diamesinae* が多く摂餌される傾向は河畔が開けている場合が多く、さらに出現種が少なくなることが知られている(青山, 1992)。今回の河川においても、主な調査区間が2基のダムの間であり、河岸にダム建設用の仮設道路跡があったことから同様のことが考えられる。また、9月と10月に魚卵(カラフトマス卵)が優占したが、9月はほぼ消化管内容物は魚卵で占められていた。第2章で調査を行った第1砂防ダム上ではサケ、マスが遡上不可能と思われ、これらの遡上河川ではこの時期に餌を魚卵に依存していることが明らかとなった。しかし、本調査時において河床にカラフトマス卵(死卵)が散乱しているのを多数確認された。本来、カラフトマスやサクラマス、シロザケなどは30から80 cmの河床を掘って産卵床を作り産卵を行うのが一般的であり(小宮山, 2003)、正常に産卵を行ったのであれば河床に卵が散乱していることはあり得ない。この原因として、まず第1に、産卵を行うために遡上してきたが良好な産卵場が見つからず産卵場を探す途中で卵が成熟しきってしまい産卵床を掘らずに産卵してしまったことが考えられる。次に、ヒグマ、あるいは密猟者などに襲われた際に成熟しきっていたため排卵してしまったことが考えられる。事実、調査中に河原にヒグマの食べ残しと思われる残骸が見られた。しかしながら、残骸の数(数個体)に比べ広範囲で河床に散らばっているカラフトマス卵を目撃したことからこのことによる影響は少ないだろう。他の要因として河床の攪乱が考えられるが、調査期間を通じて水位の上下は確認されたものの、流路が変わることはなく、また、上流にも砂防ダムがあることから、この影響は考えにくい。従って、今回の調査区間で広範囲にカラフトマス卵が河床に産卵していたことは、カラフトマスの産卵に適する場所

が少ないために生じたと結論づけた。3 面護岸の施された河川におけるニジマスの場合においてもこの時期カラフトマス卵を好んで摂餌していることが知られ(山本, 2009)、同位体による研究からもこの時期のカラフトマス卵の重要性が示唆されている(Koshino ら, 2012)。9 月から冬に向けて餌となる水生昆虫等が減少することが知られており(加藤, 1992b)、この時期の河川残留型のサケ科魚類にとって重要な餌となっていると推察される。また、7 月、8 月を除き Ephemeroptera(カゲロウ目)、Plecoptera(カワゲラ目)および Trichoptera(トビケラ目)の合計摂餌率が第2章の結果(幾品川—Area 1、Jun.;46.3, Jul.;24.5, Aug.;37.1, Sep.;14.9, Oct.;8.4%、忠類川—Area 2、66.4, 60.6, 29.3, 35.7, 9.5%)に比べ低かった(ペレケ川、21.8, 56.6, 69.6, 3.3, 1.0%)。今回の河川で底生動物の調査は行っていないが、砂防ダムの影響による水温の上昇、河床の攪乱が少ないことによる河床の安定などによって底生動物相がクライマックスに近く、オショロコマの餌となる水生昆虫相の多様性が低いことが考えられた。

第2項 形態学的栄養状態

肥満度と肝重指数はともに5月から8月にかけて徐々に減少し9月に急激に高い値を示した後、10月に再び減少するといった似た傾向を示した。生殖腺指数は5月から徐々に上昇し8月にピークを迎え10月にかけて徐々に減少した。この結果と、第2章の結果を合わせて総合的に考察すると、オショロコマの産卵期が9月に最盛期を迎えたこと推測された。また、腸長／標準体長比は5月から10月にかけて多少の上下はあるが減少傾向が見られ、栄養状態の変化が推察される。特に6月の0.57と10月の0.49との間で推移しており大きな変動はなかつ

たが、大まかな傾向として5月、6月は摂餌が活発であり、10月にかけて徐々に摂餌活性が下がるということが推測された。これは雪解け水が治まり始めた5月ころは水温も低く、また、水生昆虫も羽化直前であり量的に豊富なことが予想されること、冬期の飢餓からの早急な回復が必要であると推測されることから活発に摂餌を行い、7月、8月になると、水温の上昇により活性が下がることによって摂餌量も減少する。さらに9月、10月になると産卵期となるため、特に成熟した雌は摂餌を行わないことから(山本, 未発表)、摂餌量は低いことが予想され、以上のことから、今回腸長／標準体長比が示した様な経過をたどることが示唆された。

標準体長と肥満度、生殖腺指数、肝重指数および腸長／標準体長比の関係を調べた結果、標準体長と肥満度の間に有意な相関はみられず、生殖腺指数に対しては7月、8月に、肝重指数に対しては5月、6月に、腸長／標準体長比に対しては7月に有意な相関がみられた。また、推定年齢と肥満度、生殖腺指数、肝重指数および腸長／標準体長比の関係を調べた結果、推定年齢と肥満度の間には10月に、生殖腺指数に対しては5、7月に、腸長／標準体長比に対しては5、7月に有意な相関がみられ、推定年齢と肝重指数の間に有意な相関はみられなかった。標準体長および推定年齢は個体群内の順位において密接な関係があると考えられることから(古川, 1978; 名越, 1980; Nakano, 1994; Nakano, 1995b; Nakano ら, 1991)、優位な個体、つまり体サイズが大きい、年齢が高い個体は栄養状態が良好であることが予想されたが、今回の結果からは、標準体長および推定年齢と形態学的な栄養状態の指標との間に明らかな相関関係を確認することはできなかった。ただし、いくつかの組み合わせ

で優位な相関関係がみられた月があった。今回の調査において各月のサンプル数は 20 個体未満であるため、相関について過小評価している可能性も考えられることから、今後、サンプル数の増加、人工構造物のない自然河川での調査などが必要と思われた。

第 3 項 組織学的栄養状態

腸前部および腸後部の平均円柱上皮細胞長の季節変化 (Fig. 4-10) で 5 月、6 月、8 月に腸前部と腸後部の円柱上皮細胞長の間に有意差がみられた。魚類の腸管には小腸 (small intestine) や大腸 (large intestine) といった区別はないが、しばしば十二指腸 (duodenum)、中腸 (mid-gut) および直腸 (rectum) の 3 部位あるいは腸前部 (anterior intestine) と腸後部 (posterior intestine) の 2 部位に区別される (小栗, 1977)。今回の結果でオショロコマの場合、腸前部と腸後部で円柱上皮細胞長が異なったことから腸前部と腸後部で機能が異なることが推察された。現段階ではどちらが栄養状態をより顕著に反映するのかわからないため、腸前部の円柱上皮細胞長と腸後部の円柱上皮細胞長を平均して考えると、5 月の $55.1\mu\text{m}$ から 7 月の $63.8\mu\text{m}$ まで増加したが、8 月に $55.6\mu\text{m}$ へ一時減少し再び 10 月の $70.0\mu\text{m}$ まで増加する傾向を示した。この事実と消化管内容物および消化管内容物量の結果合わせて考察すると、5 月は雪解け水の影響もあり、摂餌量が多いが水量が多いため定位するためのエネルギーを平水時より多く消費することが考えられた。8 月に一時低値を示すことは、オショロコマの適水温が $6\text{ }^{\circ}\text{C}$ から $13\text{ }^{\circ}\text{C}$ であるのに対し (中田, 1991; 下田, 2003)、調査時の水温が下田 (2003) による限界水温 $16\text{ }^{\circ}\text{C}$ を上回る $17.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ であったため、水温の上昇に伴う活性の低下が考えられた。

9月、10月に高い値を示したことは、9月の消化管内容物がカラフトマス卵(個体数で95.8%、湿重量で99.5%)で占められていたことから、栄養価の高い魚卵を多く摂餌することにより栄養状態が良好になっていたことが推測された。

標準体長と腸前部円柱上皮細胞長の間には5月に高い相関関係が認められ、その他の月に相関はみられなかった。また年齢と腸前部円柱上皮細胞長の間には全く相関がみられなかった。一方、標準体長と腸後部円柱上皮細胞長、年齢と腸後部円柱上皮細胞長の間には共に8月と10月に相関がみられた。これらのことから、古川(1978)や名越(1980)、Nakano(1994)、Nakano(1995b)およびNakanoら(1991)が指摘しているように、本種においても体サイズにより個体群内の順位が決まり、優位個体はより栄養状態が良いものとする、腸前部よりも腸後部の円柱上皮細胞長がより栄養状態を反映すると考えられた。

第4節 脂質含量から見た栄養状態

各月における肝臓1g当たりのトリグリセライド組成(Fig. 4-13)で6、7および8月とモードが40-45 mg/湿重量組織にあったものが9月にはわずかながらも上昇し、10月には25 mg/湿重量組織以下の群と40-50 mg/湿重量組織の2群に分かれた。また、リン脂質組成の変化(Fig. 4-14)では5月から7月まで25-30 mg/湿重量組織にあったモードが8月、9月には緩やかに上昇していき、10月に再び減少したことは、トリグリセライド含有量とリン脂質含有量は共に似た傾向を示したことを意味する。10月のトリグリセライド含有量が25 mg/湿重量組織以下の群と40-50 mg/湿重量組織の2群に分かれた。これらの一連の結果は成熟や産卵に関係するものと

考えられたが、この 2 群間の生殖腺指数に有意な差は認められなかった。また、標準体長、体重、胃充満度、肥満度、腸長／標準体長比についてもこの 2 群間に有意な差はみられなかった。このことは他の栄養状態を示す指標に関係なくトリグリセライドが減った個体がいたと考えられ、サクラマス幼魚の場合(太田・山田, 1974)と同様に海水適応能の獲得、つまりスモルト化に伴ってトリグリセライドを消費したと考えられた。

トリグリセライド含有率、リン脂質含有率の季節変化では、トリグリセライド、リン脂質含有率ともに同じ傾向を示した(Fig. 4-15, Fig. 4-16)。知床半島にはカラフトマスが 8 月中旬頃から遡上し始め、8 月末から 9 月下旬に産卵する(小宮山, 2003)。この時期のオショロコマは消化管内容物がカラフトマスの卵でしめられておりカラフトマス卵を飽食した結果、9 月のトリグリセライド、リン脂質含有率が高い値を示したものと考えられた。また、5 月からトリグリセライド、リン脂質含有率が減少傾向を示したのは、5 月はオショロコマ 1 尾当たりの餌生物個体数と湿重量が高く 8 月に向け減少したことと関係があると思われた。

トリグリセライドは運動エネルギーの貯蔵物質、リン脂質は細胞膜の成分として重要なものであり(里見, 1969; Larry, 1987; 示野ら, 1996)、また、サクラマス幼魚の場合、海水適応能の獲得、つまりスモルト化(銀毛化)に伴いトリグリセライドが減少し、リン脂質が増加することが知られている(太田・山田, 1974)。しかし、今回の 10 月の各測定値をみると(Table 4-2)、トリグリセライド含有率が低い個体はリン脂質含有率も有意に低い値を示した。また、これらの 2 つの群間で肥満度、生殖腺指数、肝重指数、腸長／標準体長比、標準体長、体重に有意な差がみ

られなかったことから、スモルト化によるトリグリセライド含有率の減少や成熟や産卵のための消費等と異なる要因があると考えられた。

各月において標準体長および年齢とトリグリセライドおよびリン脂質含有率の間に有意な相関はみられなかった。トリグリセライドはエネルギーの貯蔵物質であり、リン脂質は細胞膜の成分である(里見, 1969; Larry, 1987; 示野ら, 1996)。また、標準体長や年齢は個体群内の順位に関係する(古川, 1978; 名越, 1980; Nakano, 1994; Nakano, 1995b; Nakano ら, 1991)。従って、これらの間に相関がみられなかったことから個体群内の順位の高低に関わらず、オシヨロコマが体内に蓄えるエネルギー量は一定であること推察された。個体群内順位が高い個体は大型の陸生昆虫の様な栄養価の高い餌を摂餌する機会が多くても、摂餌に都合の良い場所を確保するために攻撃行動などでエネルギーの消費が大きいものと予想された。また、余剰なエネルギーは蓄えるのではなく成長を優先させることも考えられた。

肥満度、肝重指数および腸長／標準体長比とトリグリセライドまたはリン脂質含有率の間に有意な相関はみられなかった。また、生殖腺指数についても 7 月にのみ相関がみられたにすぎなかった。肥満度、肝重指数、腸長／標準体長比は栄養状態の指標であり、トリグリセライド、リン脂質も栄養状態の指標であることから、これらの間に正の相関がみられることが予想されたが、今回の結果からそれを支持する結果は得られなかった。北海道立水産孵化場の虎尾(私信)によると、サクラマス幼魚の場合、天然魚の脂質含量についてスモルト化個体を除く河川残留型個体の中で個体差がみられることは少ないとしている。これらのことからオシヨロコマ等

の河川残留型のサケ科魚類の成魚について栄養状態の指標としてトリグリセライド、リン脂質を用いて栄養状態を評価する際に誤差が生じることが考えられた。しかし、今回の 10 月のデータから 2 群に分かれることが分かった。栄養状態の指標としてではなく、海水適応能の獲得等他の要因が考えられることから今後さらなる解析が必要と思われた。

第 5 項 核酸、タンパク質量から見た栄養状態

魚類の成長は細胞数増大と細胞肥大化という 2 つの側面を持ち(中野, 1991)、単位組織量当たりの DNA 量は相対的な細胞数の指標になる(虎尾, 2001)。また、タンパク質/DNA 比は相対的な細胞の大きさを示し、さらに、RNA/DNA 比はタンパク質合成の活発さの指標となる(Bulow, 1987)。従って、これらの形質から生理的な栄養状態を推定することが可能である(中野, 1991)。本調査の結果からオショロコマでは 5 月から 7 月にかけて単位組織量当たりの DNA 量は停滞し変化はみられなかった。また、RNA/DNA 比は大幅に減少した。これは夏期に高水温によりタンパク質合成の活性が下がり、この時期にタンパク質合成が不活発になると考えられた。そのため細胞数には変化がなかったと考えられる。その後、8 月から 10 月にかけては DNA 量が緩やかに増加し、RNA/DNA 比は 8 月から 9 月にかけて急激な増加が見られた。このことは、細胞数の増加を示すと考えられる。一方、タンパク質/DNA 比は 5 月がほかの月に比べて低い値でとどまっていることから、細胞の大きさは相対的に小さいことを示しているが、5 月から 7 月にかけて増加し、その後一定の数値を示し、9 月には緩やかに減少したが 10 月には緩やかに増加した。すなわち、5 月から 7 月にかけて細胞が肥大し、以降はその大きさ

を一定期間維持し、9 月には細胞が若干小さくなるが 10 月には再び肥大していたと考えられた。また、ペレケ川におけるオショロコマは 5 月から 10 月にかけてタンパク質含有量が増加していることから栄養状態が良好であると考えられ、RNA/DNA 比が 7 月、8 月、10 月と数値が低いことから水温の変化による影響を受けていると考えられた。

各月の尾叉長と DNA 量、RNA 量、タンパク質含有量、RNA/DNA 比およびタンパク質/DNA 比との関係において、尾叉長と DNA 量の 9 月、尾叉長とタンパク質含有量の 10 月、尾叉長とタンパク質/DNA 比の 5 月と 10 月に有意な相関が見られたが、他の月ではそれらの間に有意な相関は見られなかったことから、尾叉長との間の関係は一定ではなく、様々な状況や状態に応じて変化することが示唆された。また、各月の肥満度と DNA 量、RNA 量、タンパク質含有量、RNA/DNA 比およびタンパク質/DNA 比との関係において、肥満度と RNA 量の 6 月と 10 月、肥満度と DNA 量の 10 月、肥満度とタンパク質含有量の 9 月、肥満度と RNA/DNA 量の 9 月と 10 月、肥満度とタンパク質/DNA 比の 9 月に有意な相関が見られたが、その他の月に有意な相関は見られなかったことから、形態学的な栄養状態と生理学的な栄養状態は必ずしも一致しないものと考えられた。従って、今回使用した生理学的な手法は栄養状態を知る一般的な指標ではあるが、オショロコマの体サイズと肥満度が生理学的な栄養状態に与える影響は無いと思われる。このことから大型個体は摂餌に有利な場所を優占し、栄養価の高い陸生昆虫等を多く採取するが、その体サイズが大きいためその維持や縄張り維持のための攻撃行動、成熟するためなどにエネルギーを多く消費すると考えられる。一方、オショロコマの小

型個体は流れのゆるい淵を回遊しながら摂食することや、産卵に参加しないことからエネルギー消費が少ないと考えられ、その結果エネルギー収支として差が少なくなる(北野・中野, 1991)。従って、今回の結果において体サイズおよび肥満度と DNA 量、RNA 量、タンパク質含有量、RNA/DNA 比およびタンパク質/DNA 比との間に一定の傾向が見られなかったと考えられた。

以上のことからペレケ川のオシロコマは5月から7月にかけて細胞が大きくなるが、それに伴い夏期の高水温により影響を受けタンパク質合成の活性が低下し、細胞がある大きさに達するとタンパク質の合成が再び活発化すると考えられた。つまり、春期には冬期の飢餓状態から回復するために細胞が肥大し、夏期の高水温に体が耐えるための栄養を蓄え、夏期に細胞は一定の大きさまでに育つが、水温上昇の影響を受け一定の大きさを保つ。秋期には水温が安定し栄養状態も良好なので、一時的に細胞は大きくなり細胞の数も増加し、冬期の飢餓、水温の低下に体が耐えるために栄養の蓄えを行うと考えられた。

図表

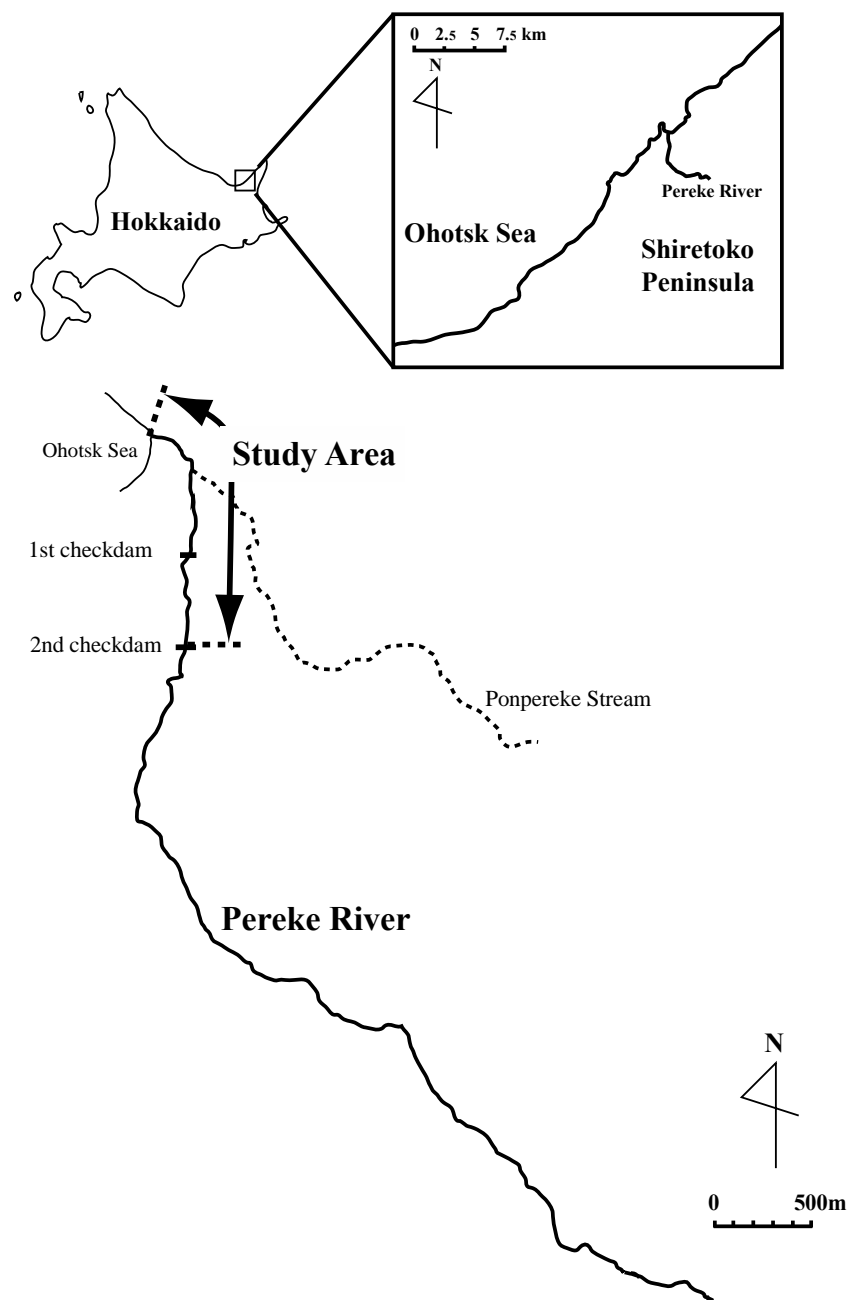


Fig. 4-1. The map showing location of Pereke River and the study area.

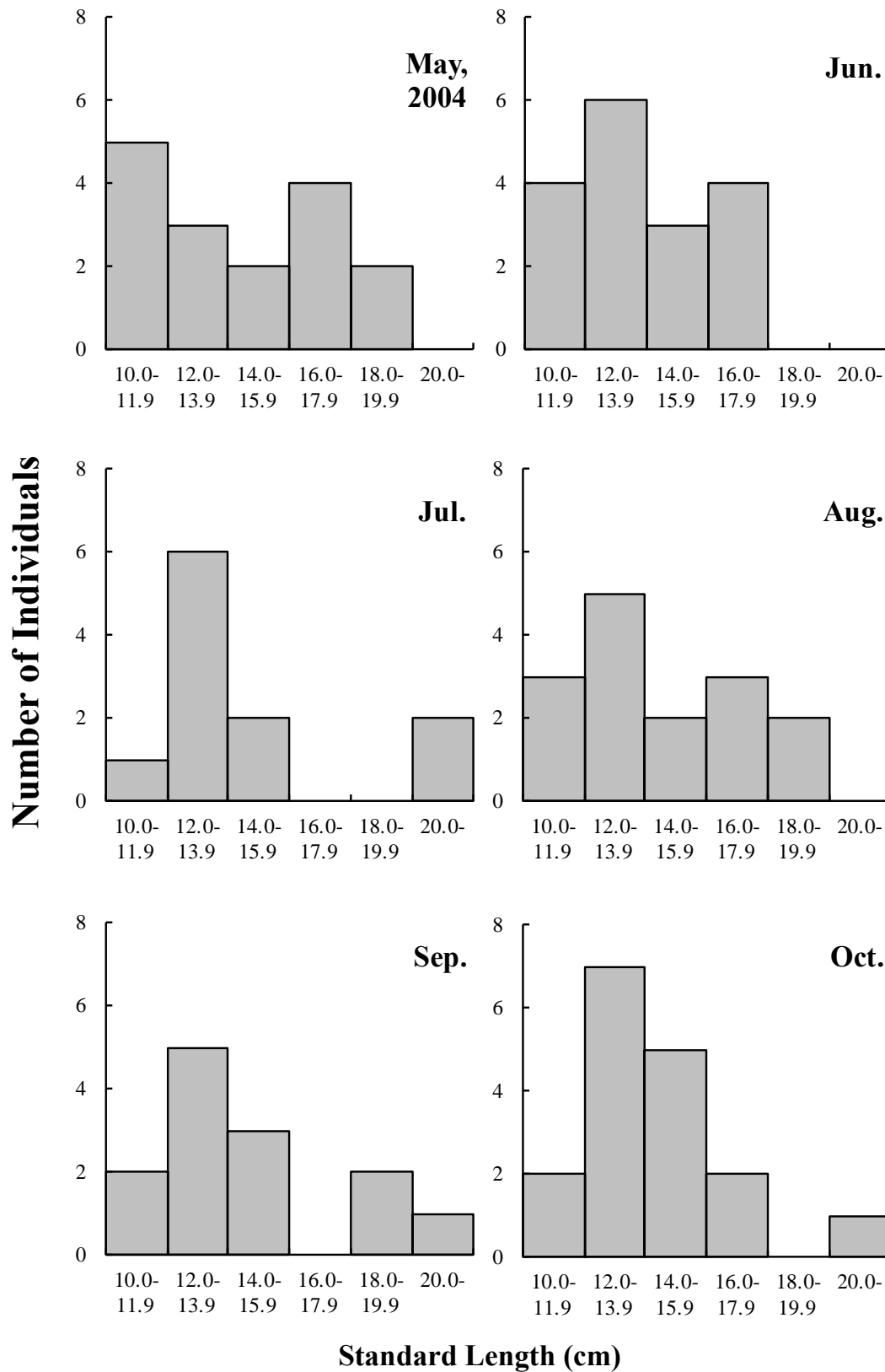


Fig. 4-2 Standard length distributions of Dolly Varden collected from Pereke River from May to October, 2004.

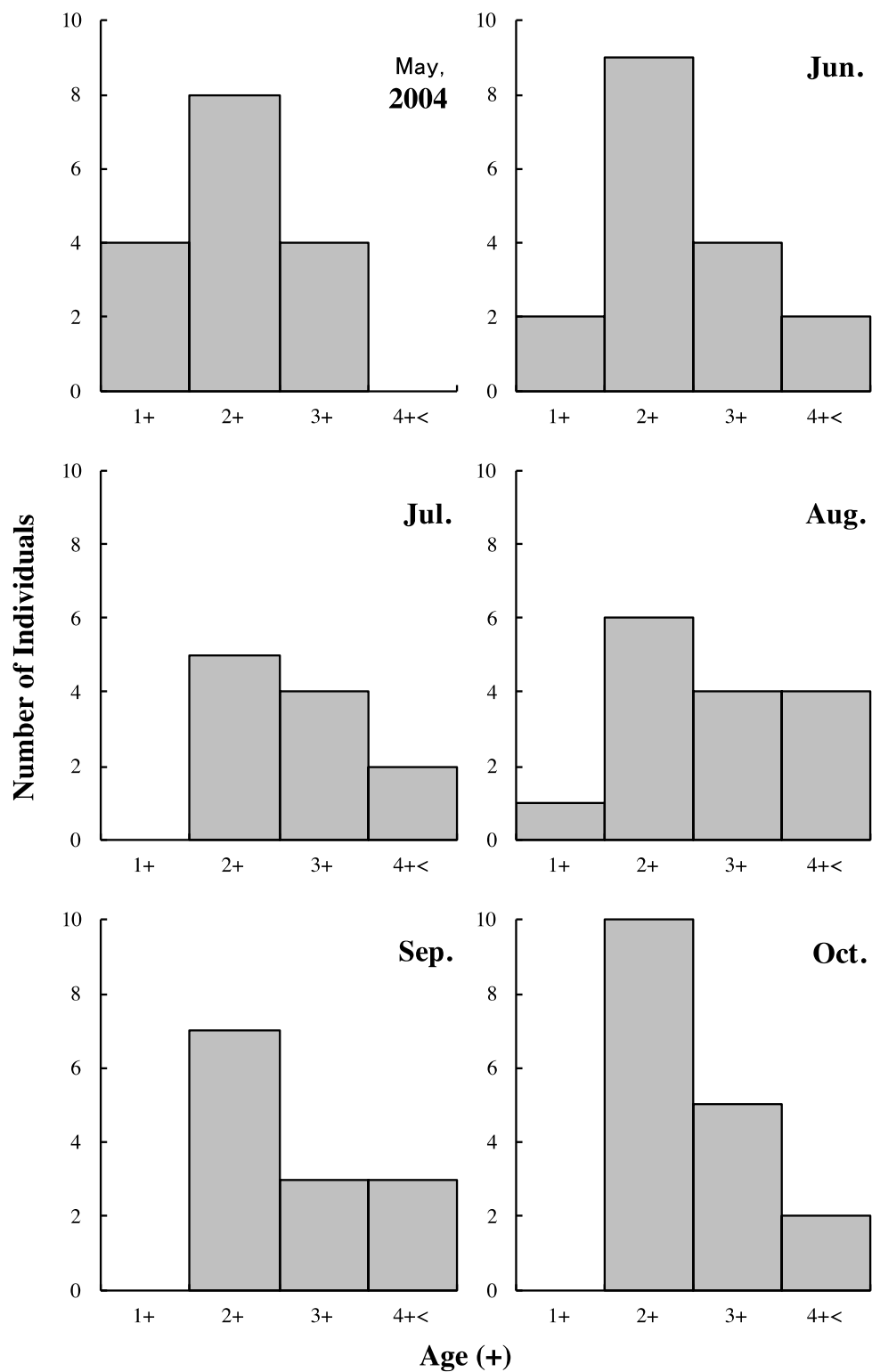


Fig. 4-3 Age (+) distributions of Dolly Varden collected from Pereke River from May to October, 2004

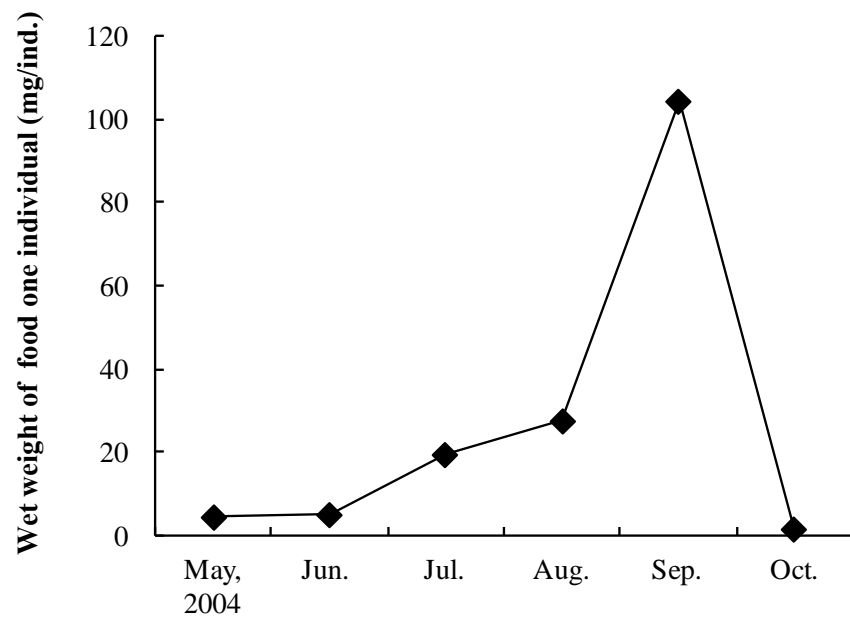


Fig. 4-4 Seasonal changes of wet weight of food one individual.

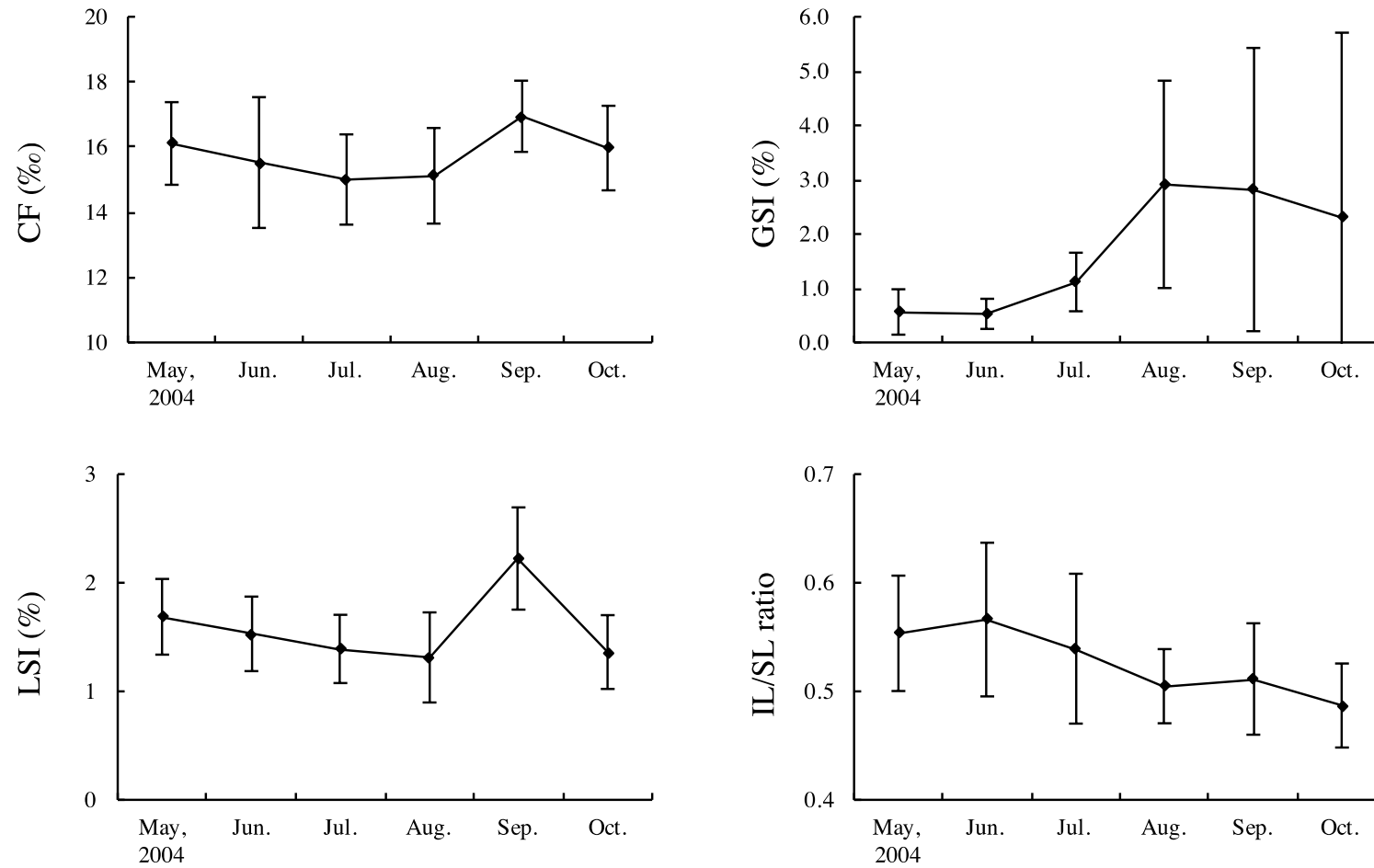


Fig. 4-5 Seasonal changes of condition factor (CF,%), gonad index (GSI,%), liver weight index (LSI, %) and intestine length / standard length ratio on the Dolly Varden collected from Pereke River. The error bar shows the standard deviation.

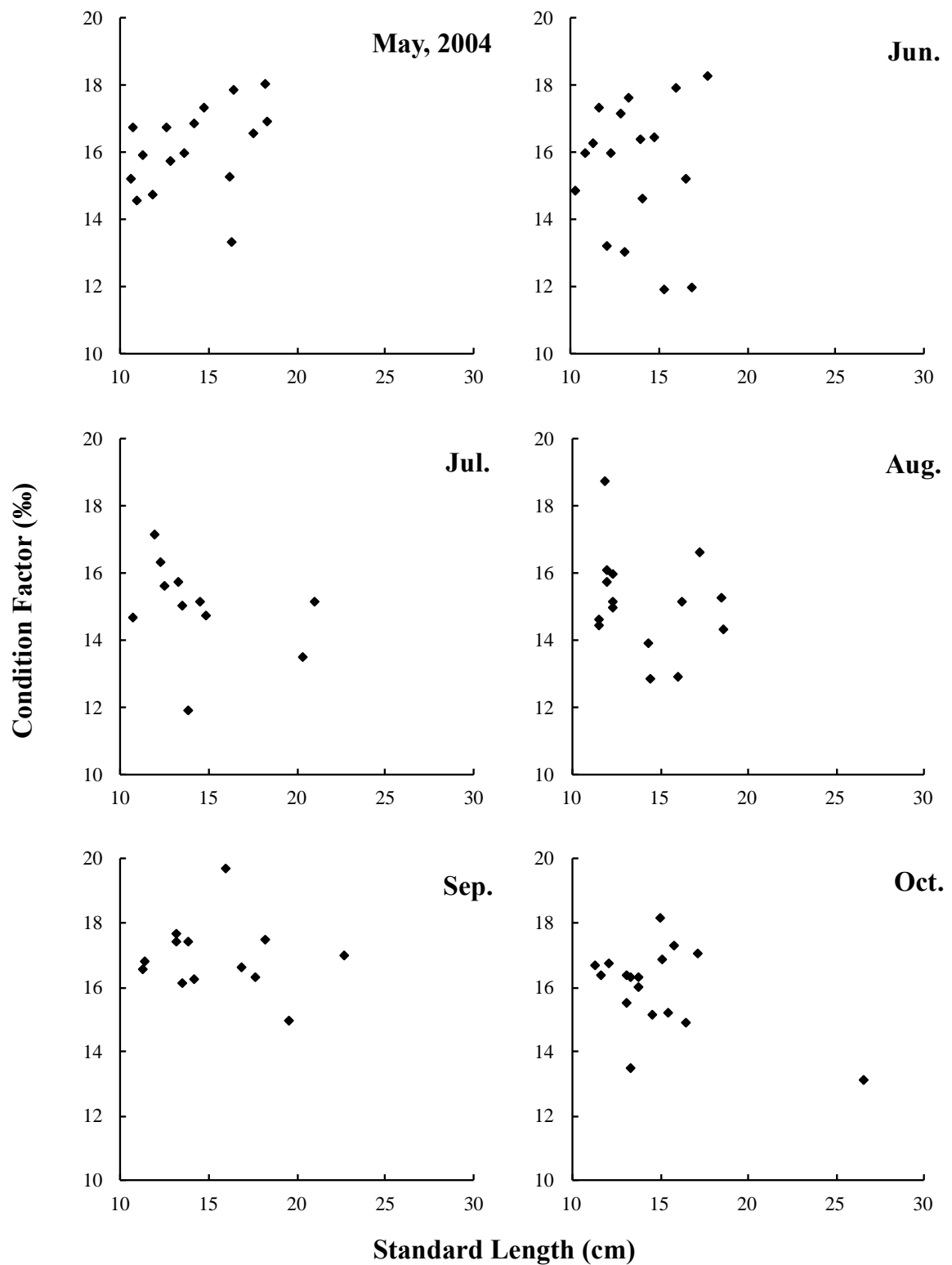


Fig. 4-6 The relationship between standard length and condition factor in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

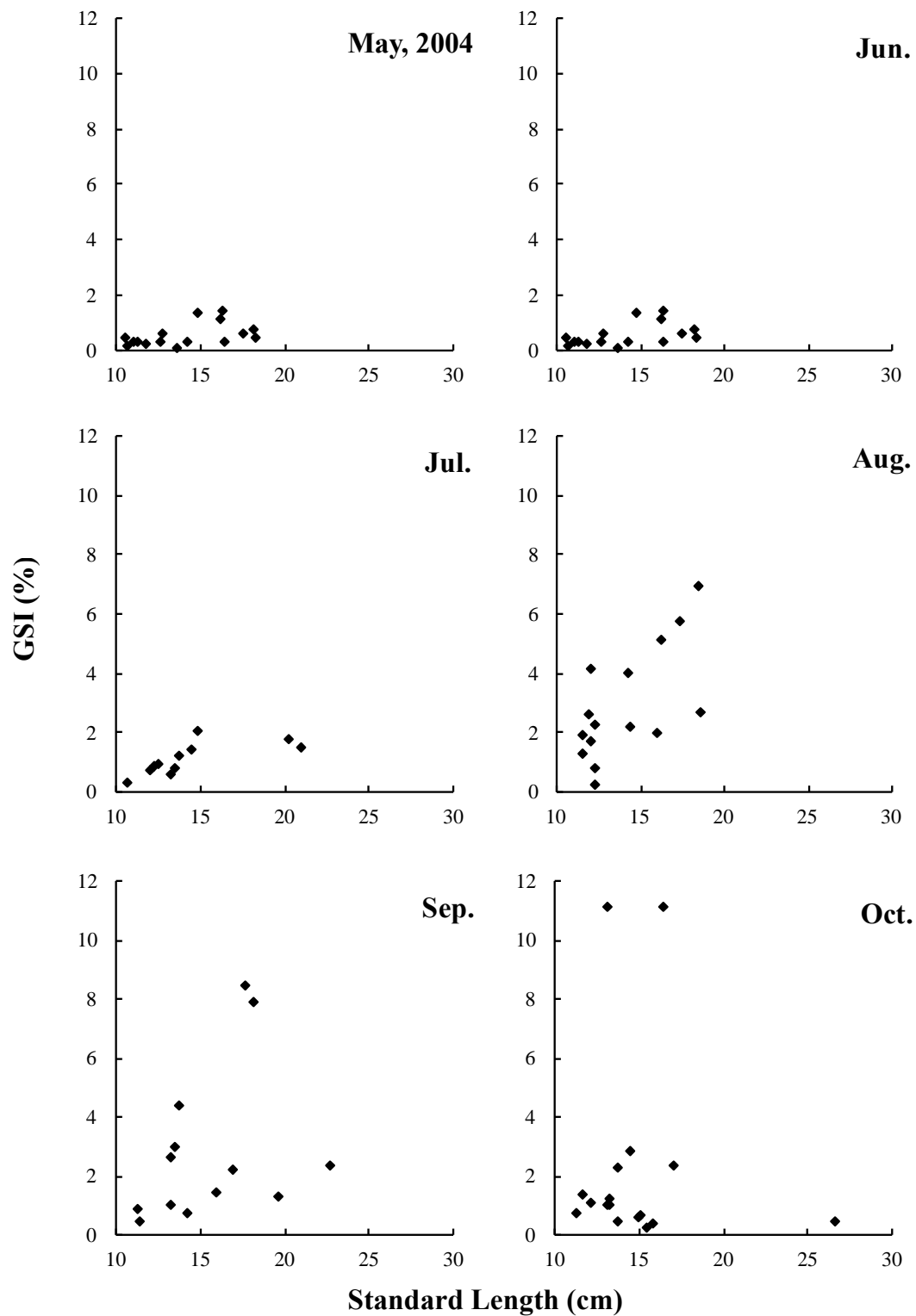


Fig. 4-7 The relationship between standard length and gonad index in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

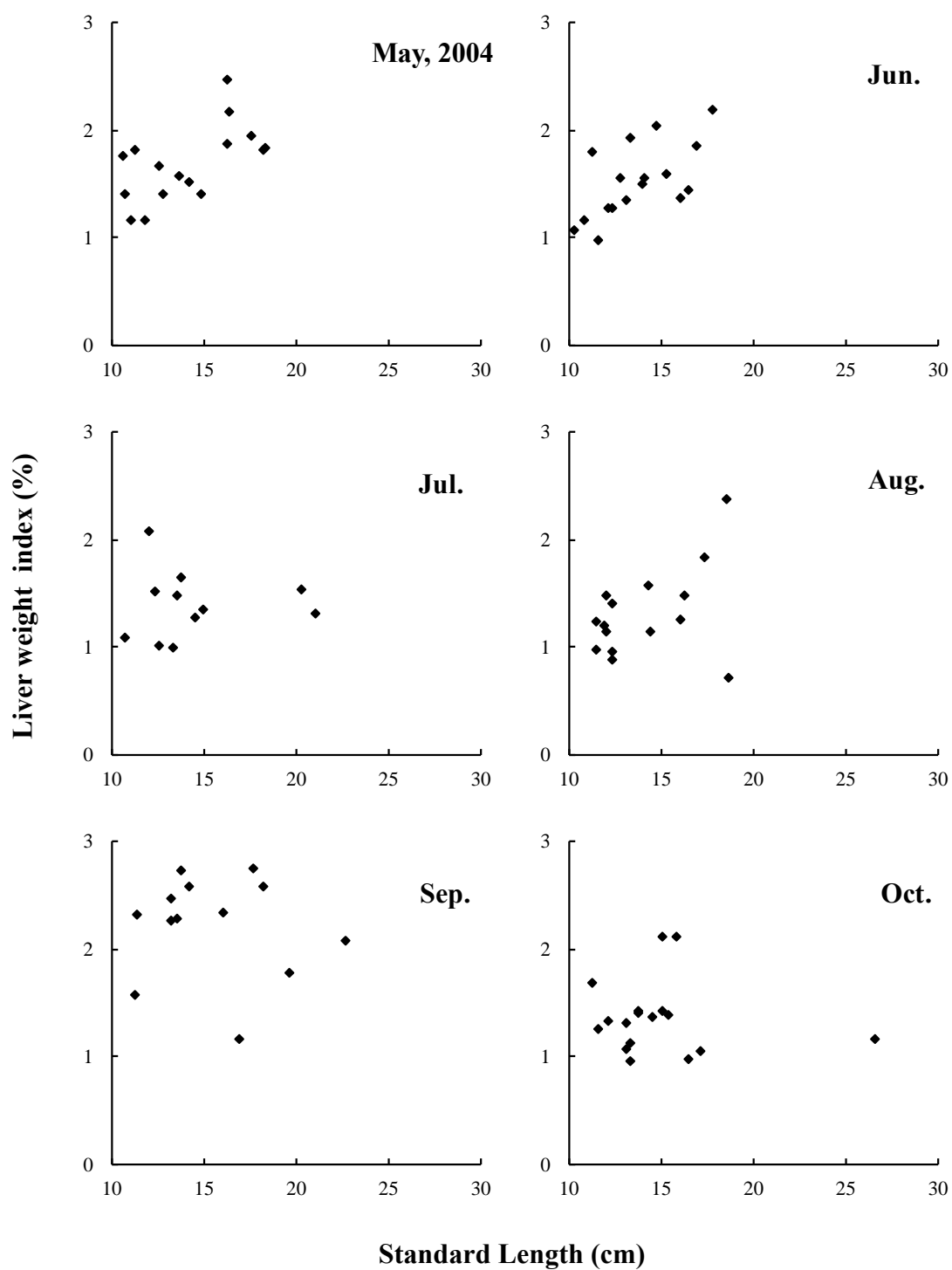


Fig. 4-8. The relationship between standard length and liver weight index in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

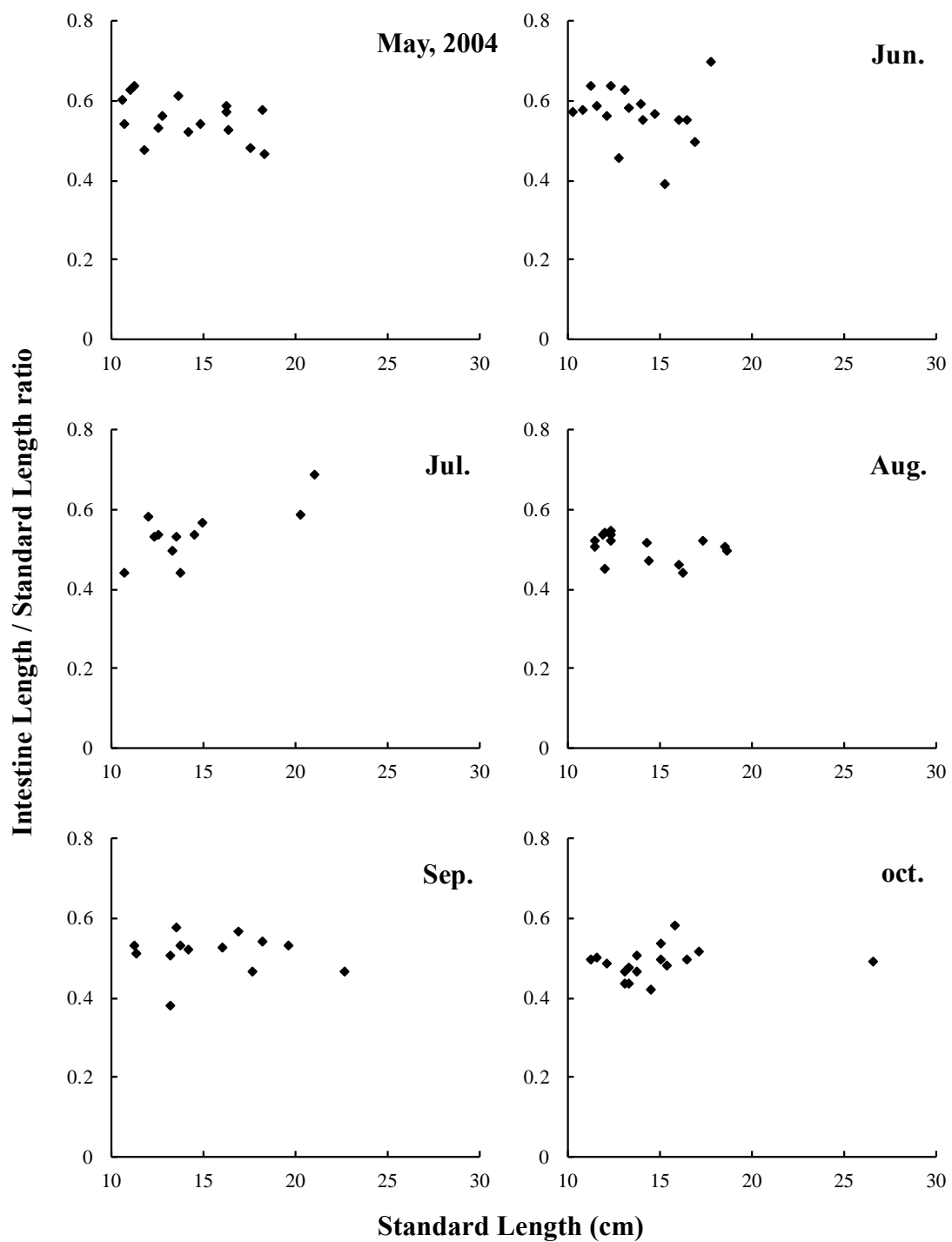


Fig. 4-9 The relationships between standard length and intestine length in the each month on the Dolly Varden collecte from the Pereke River.

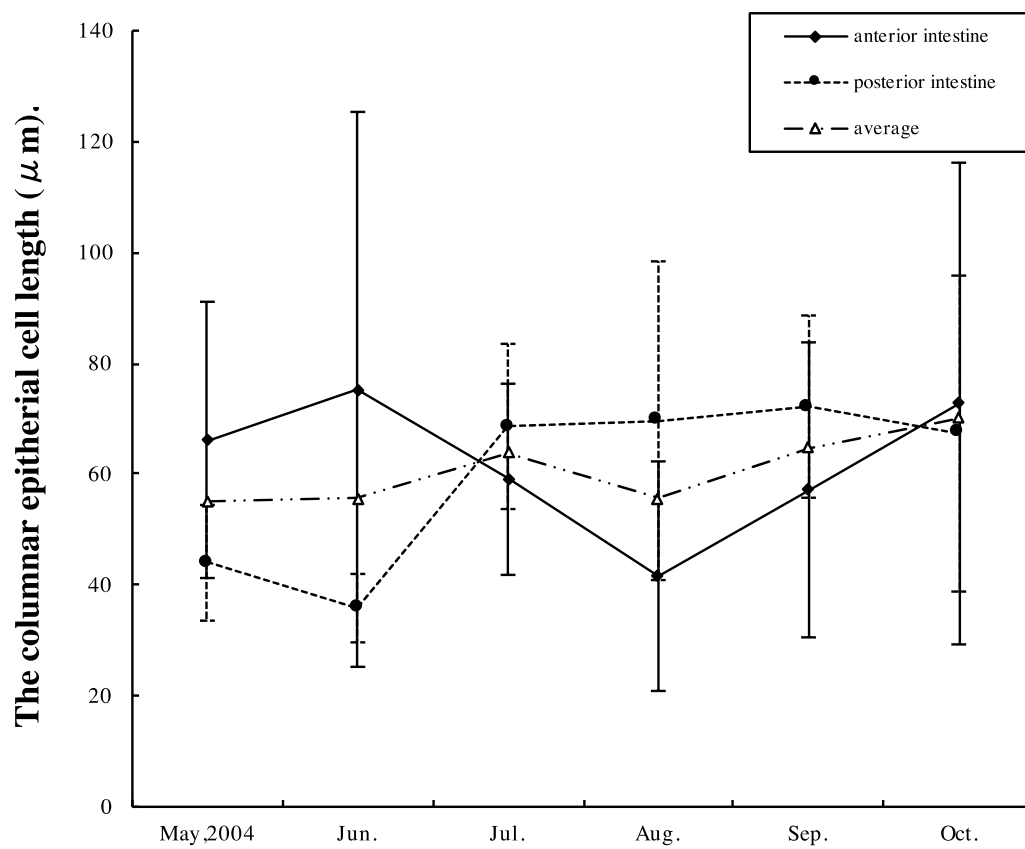


Fig. 4-10. Seasonal changes of the columnar epithelial cell length in anterior and posterior intestine of Dolly Varden collected from the Pereke River. The error bar shows the standard deviation.

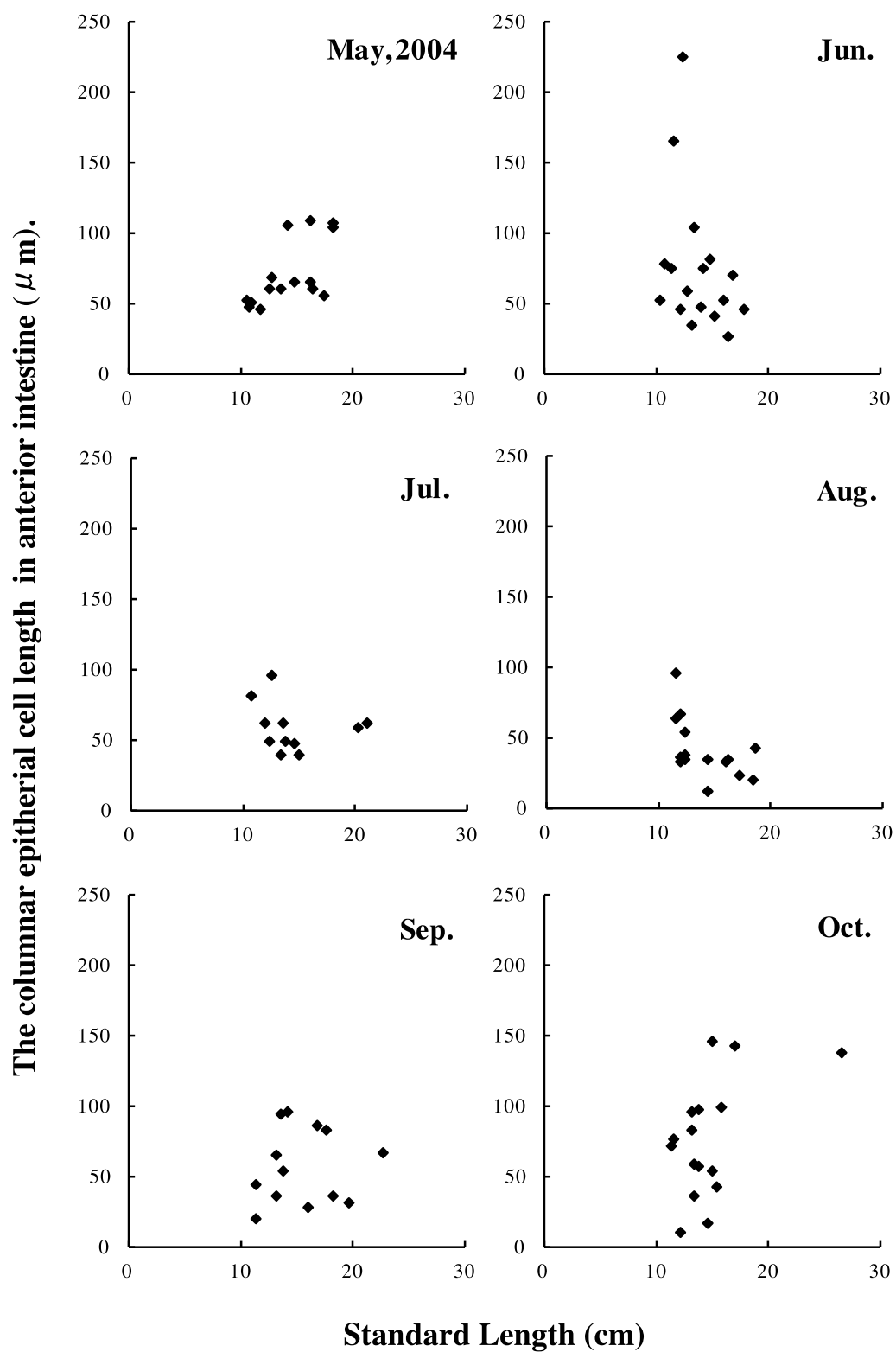


Fig. 4-11. The relationship between standard length and columnar epithelial cell length in anterior intestine in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

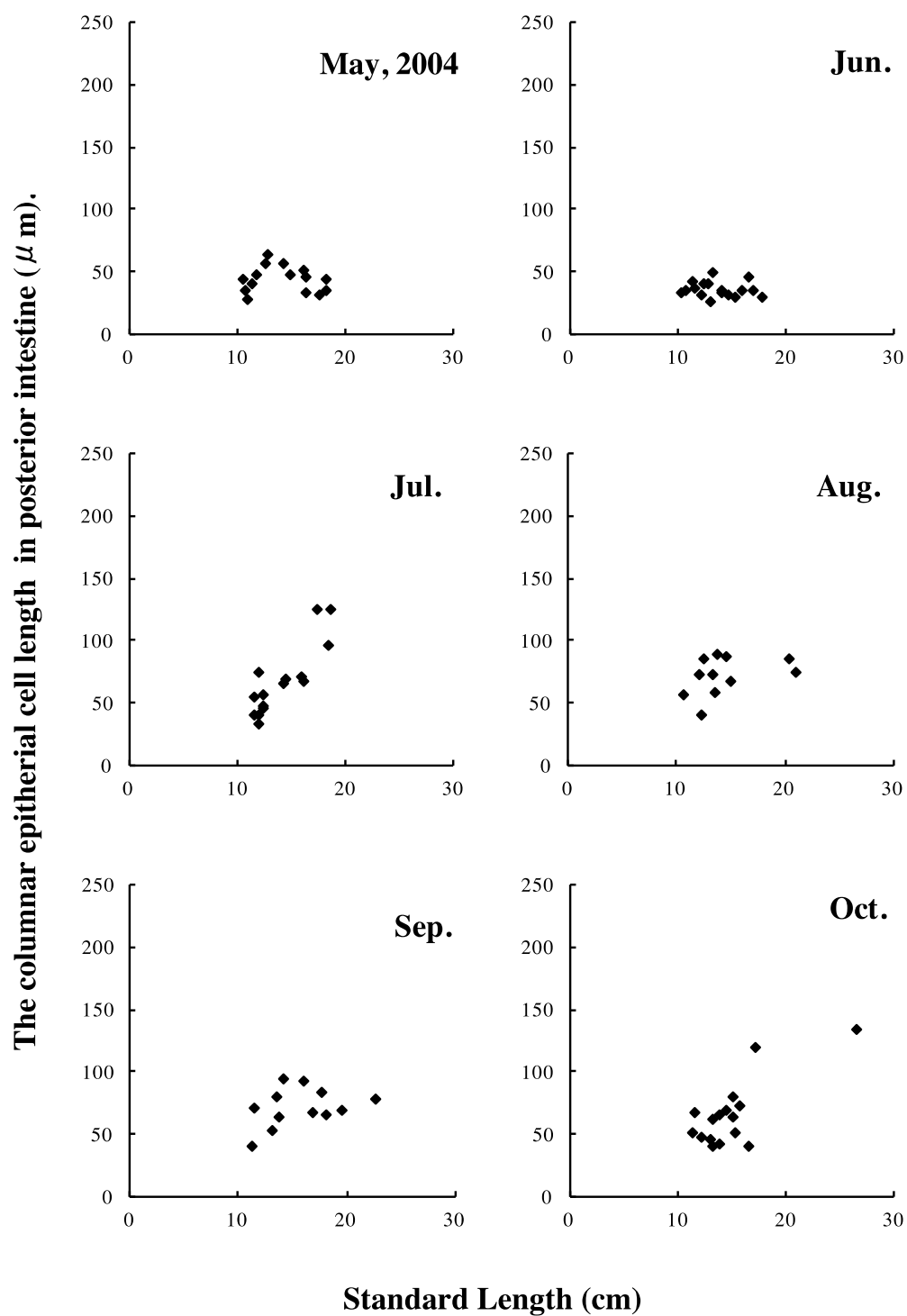


Fig. 4-12. The relationship between standard length and columnar epithelial cell length in postterior intestine in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

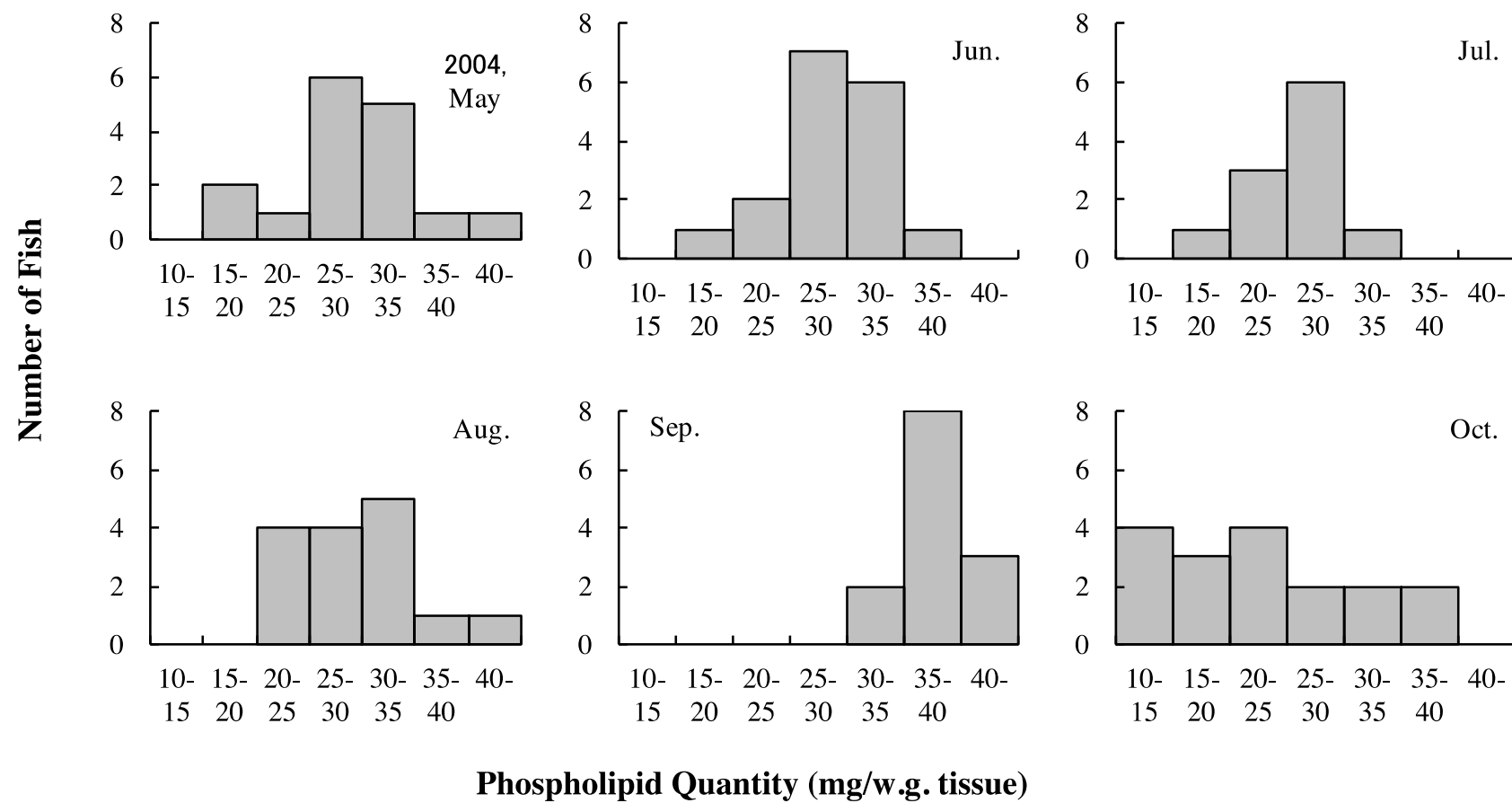


Fig. 4-14 The histogram of phospholipid quantity(mg/w.g. tissue) in the each month.

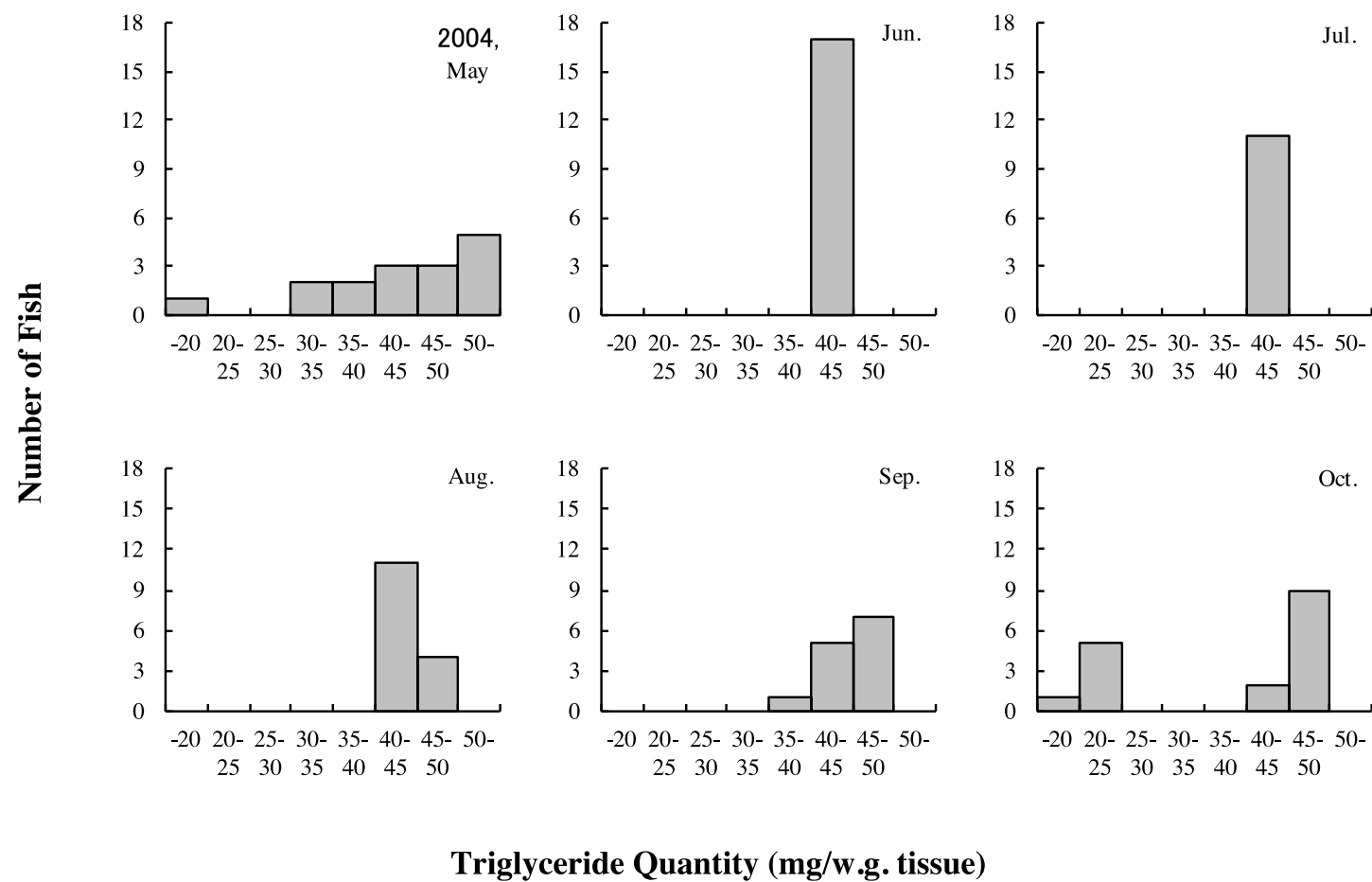


Fig. 4-13 The histogram of triglyceride quantity(mg/w.g. tissue) in the each month.

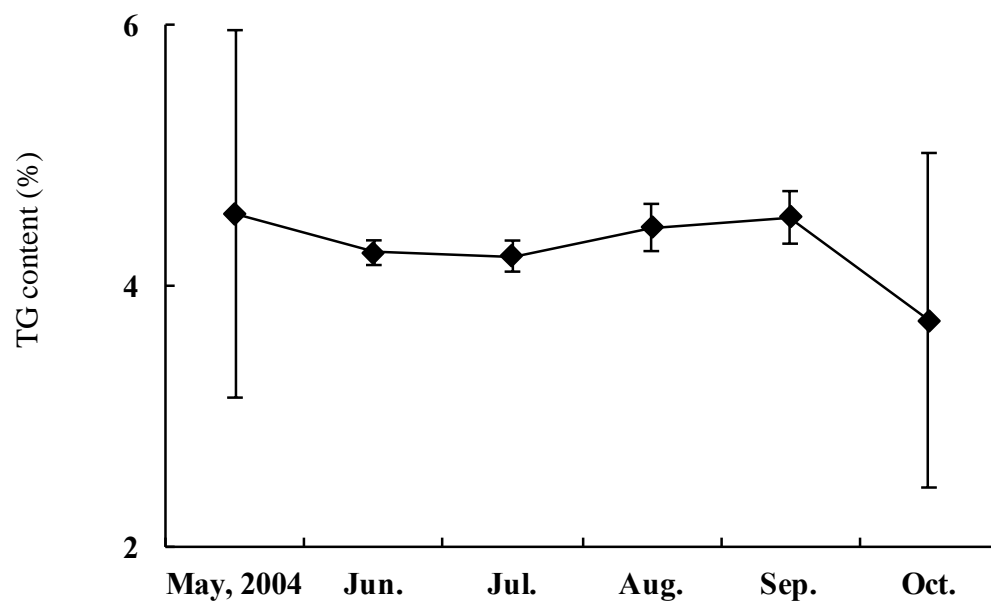


Fig. 4-15. Seasonal change of phospholipid content (%) of Dolly Varden. Error bar shows standard deviation

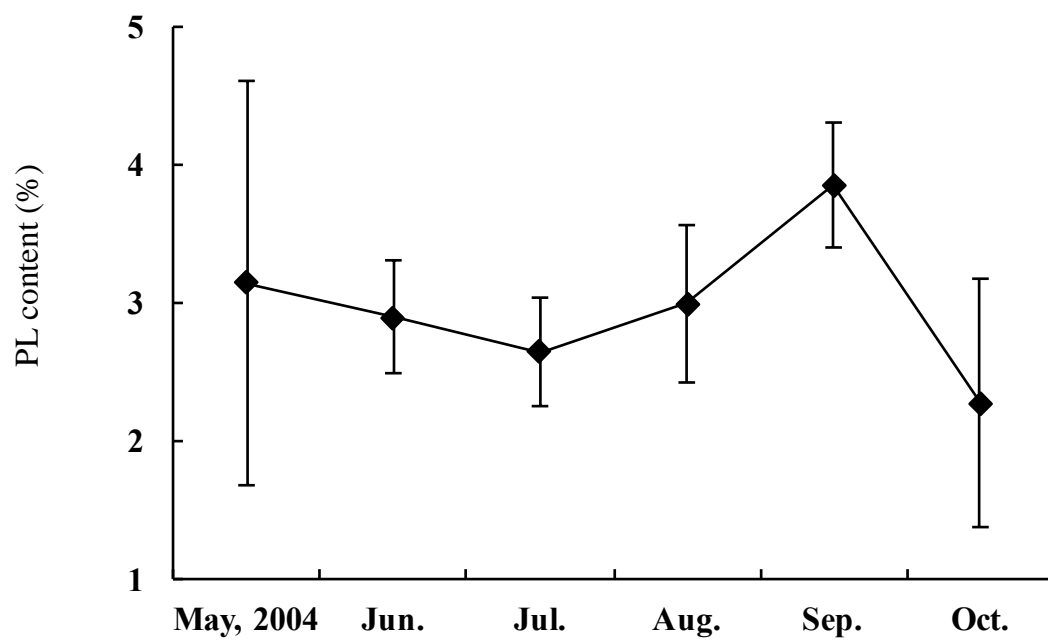


Fig. 4-16. Seasonal change of triglyceride content (%) of Dolly Varden. Error bar shows standard deviation

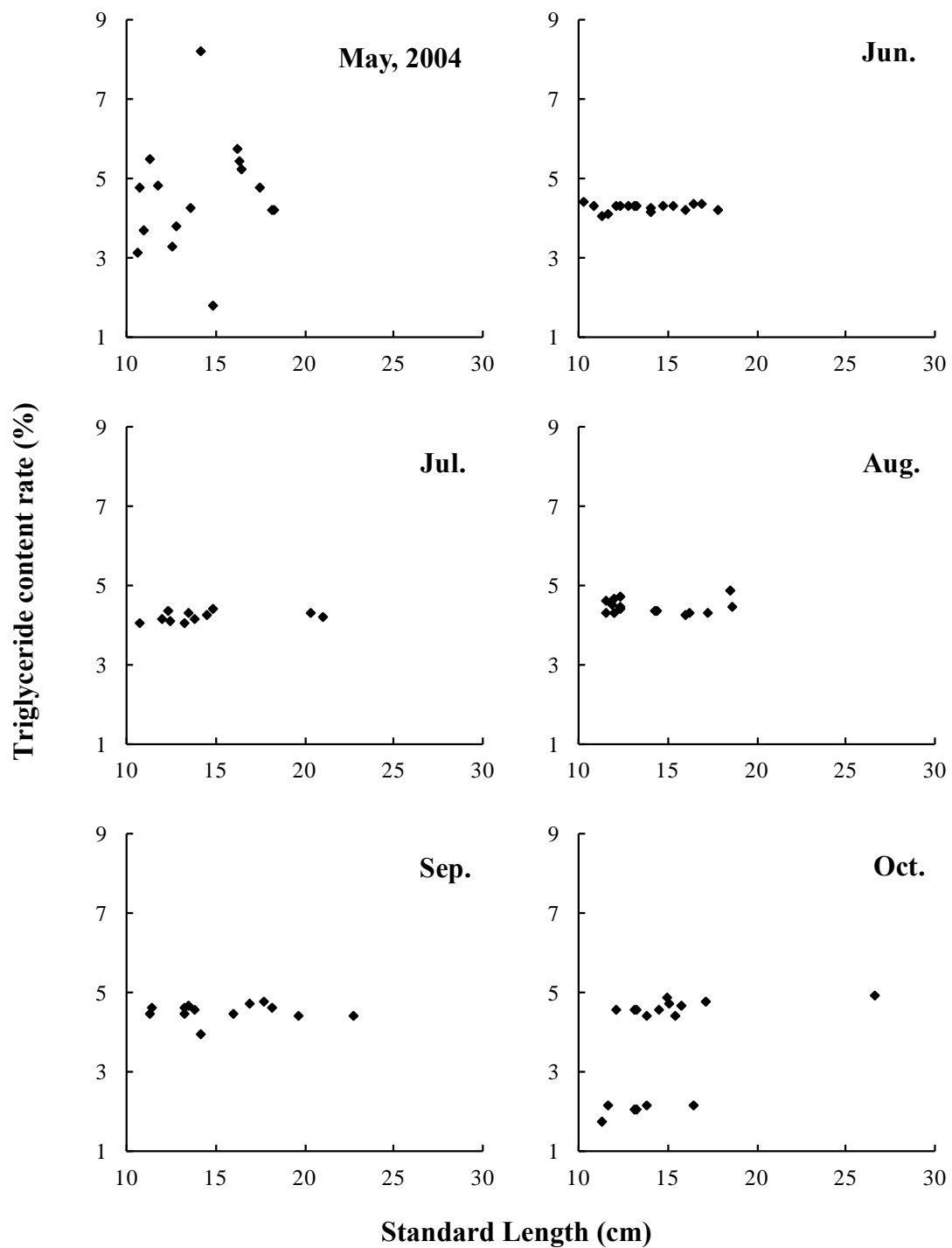


Fig. 4-17 The relationship between standard length and triglyceride content rate (%) in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

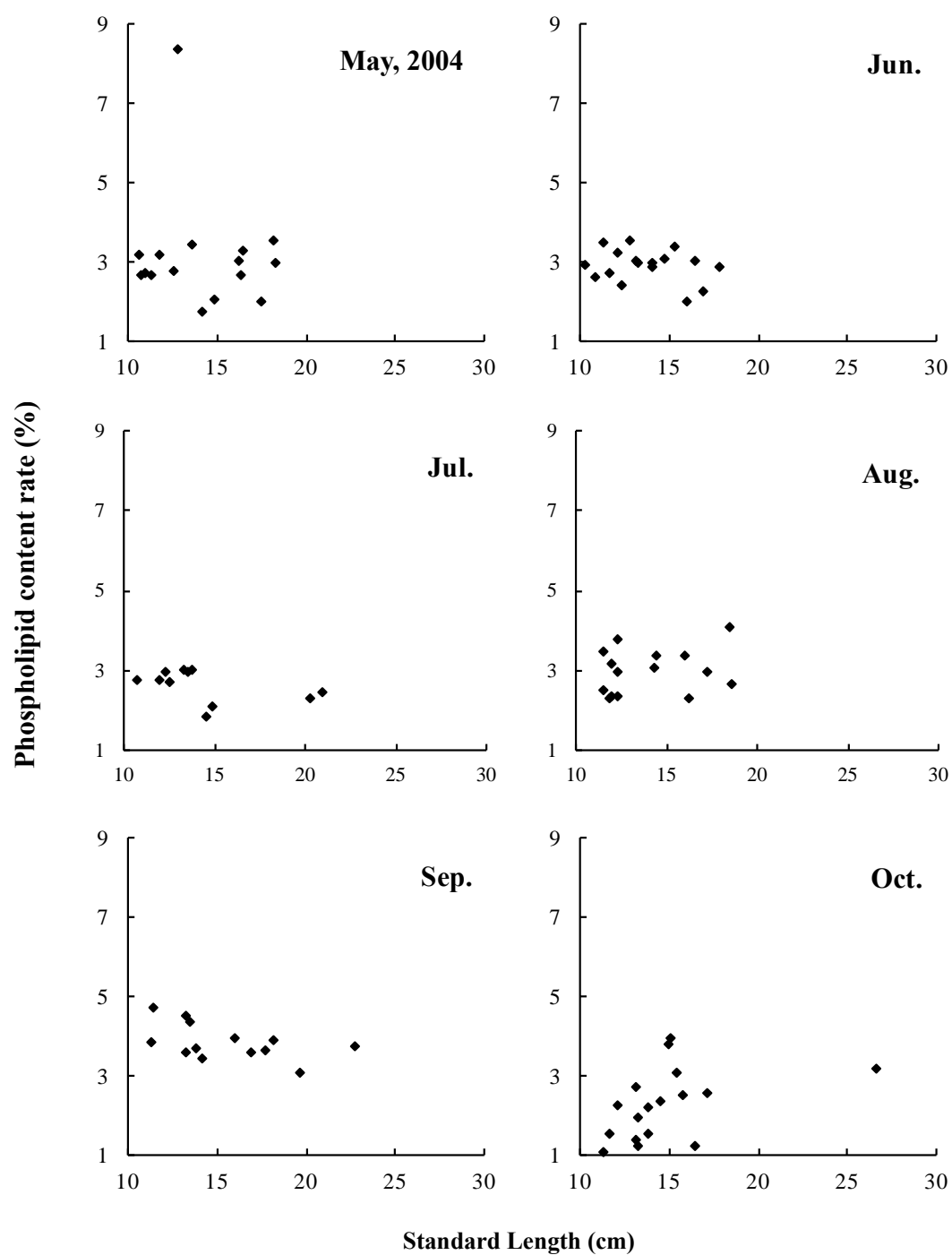


Fig. 4-18 The relationship between standard length and phospholipid content rate (%) in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

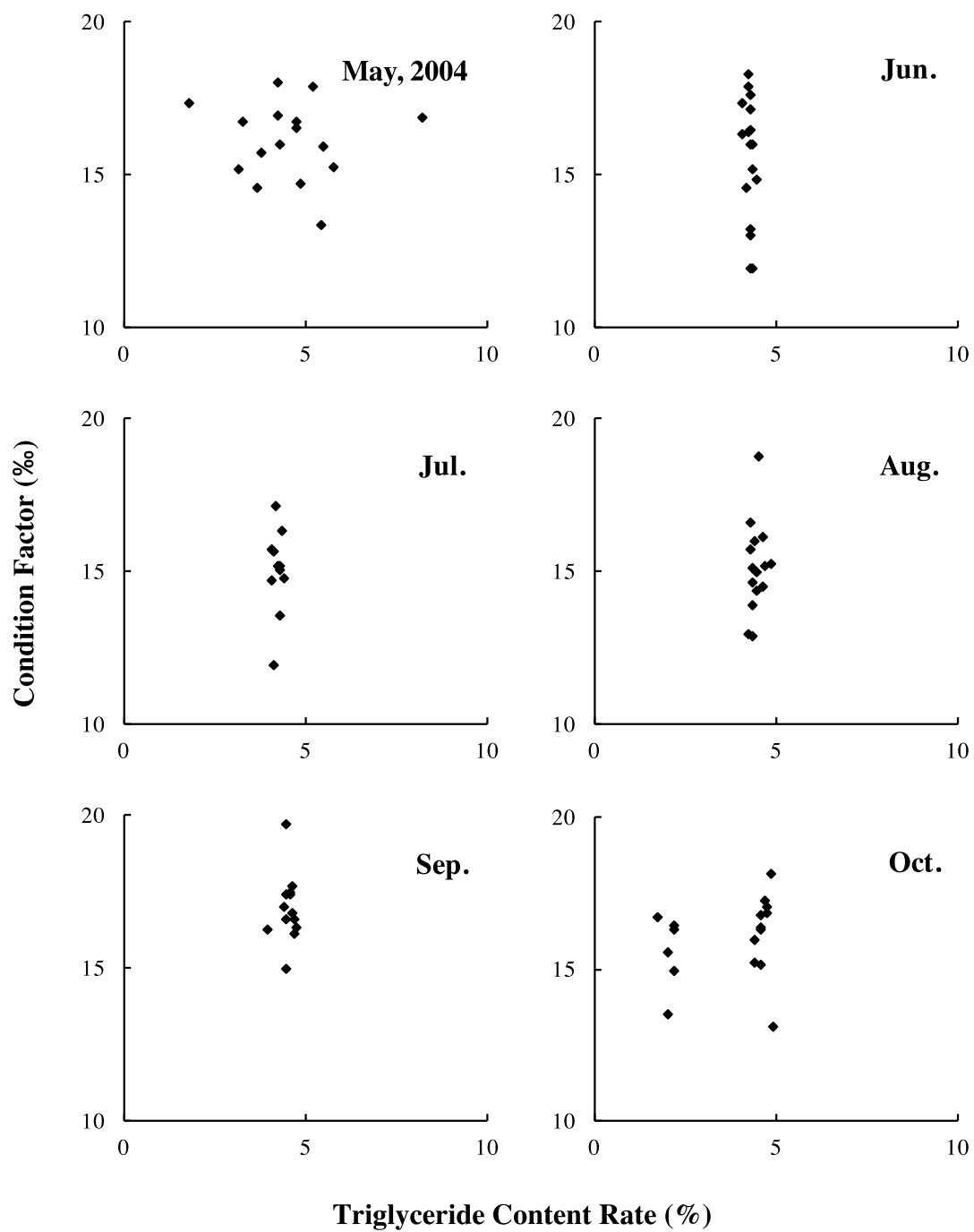


Fig. 4-19 The relationship triglyceride content rate and condition factor (%) in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

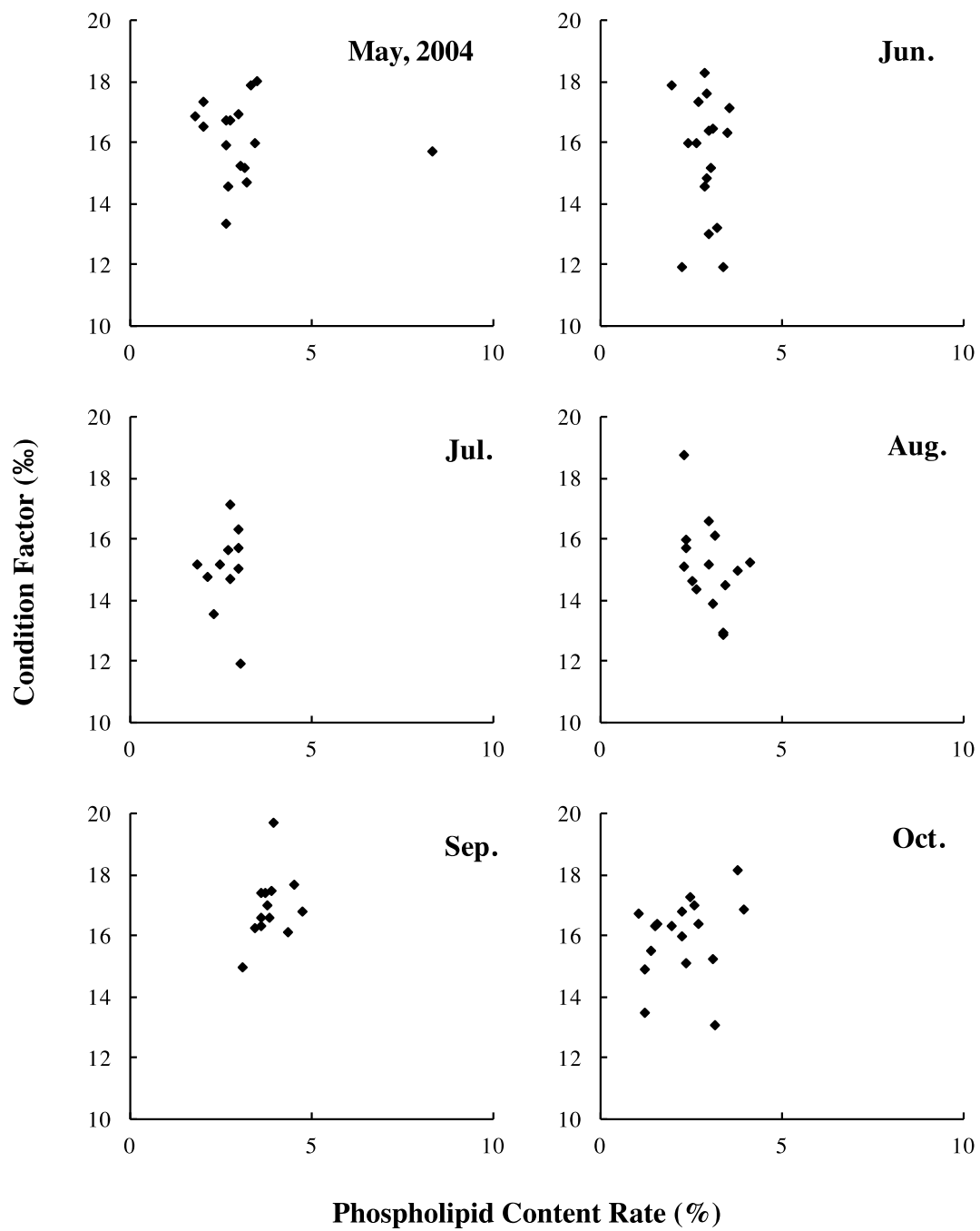


Fig. 4-20. The relationship phospholipid content rate and condition factor (%) in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

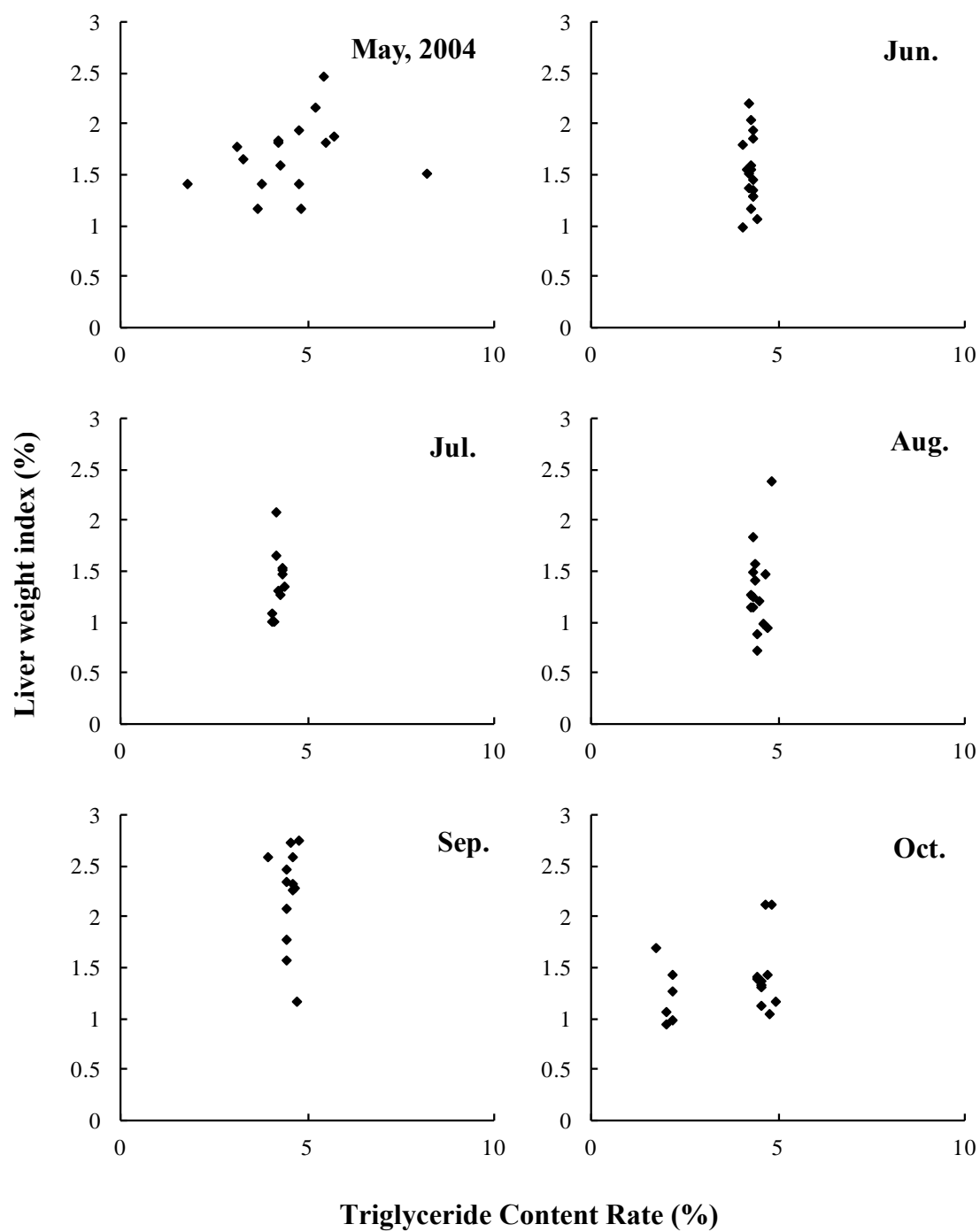


Fig. 4-21 The relationship triglyceride content rate and liver weight index (%) in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

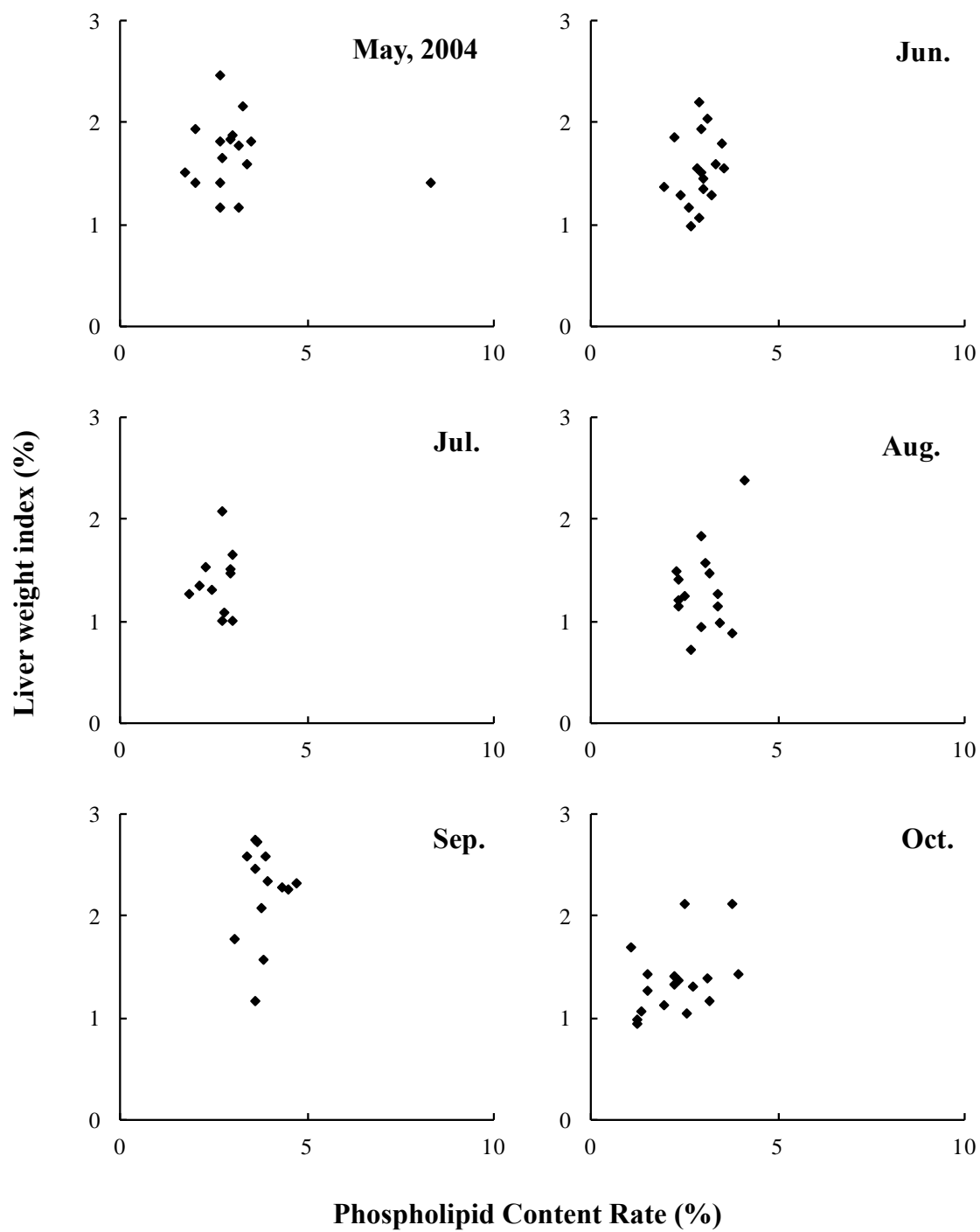


Fig. 4-22 The relationship phospholipid content rate and liver weight index (%) in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

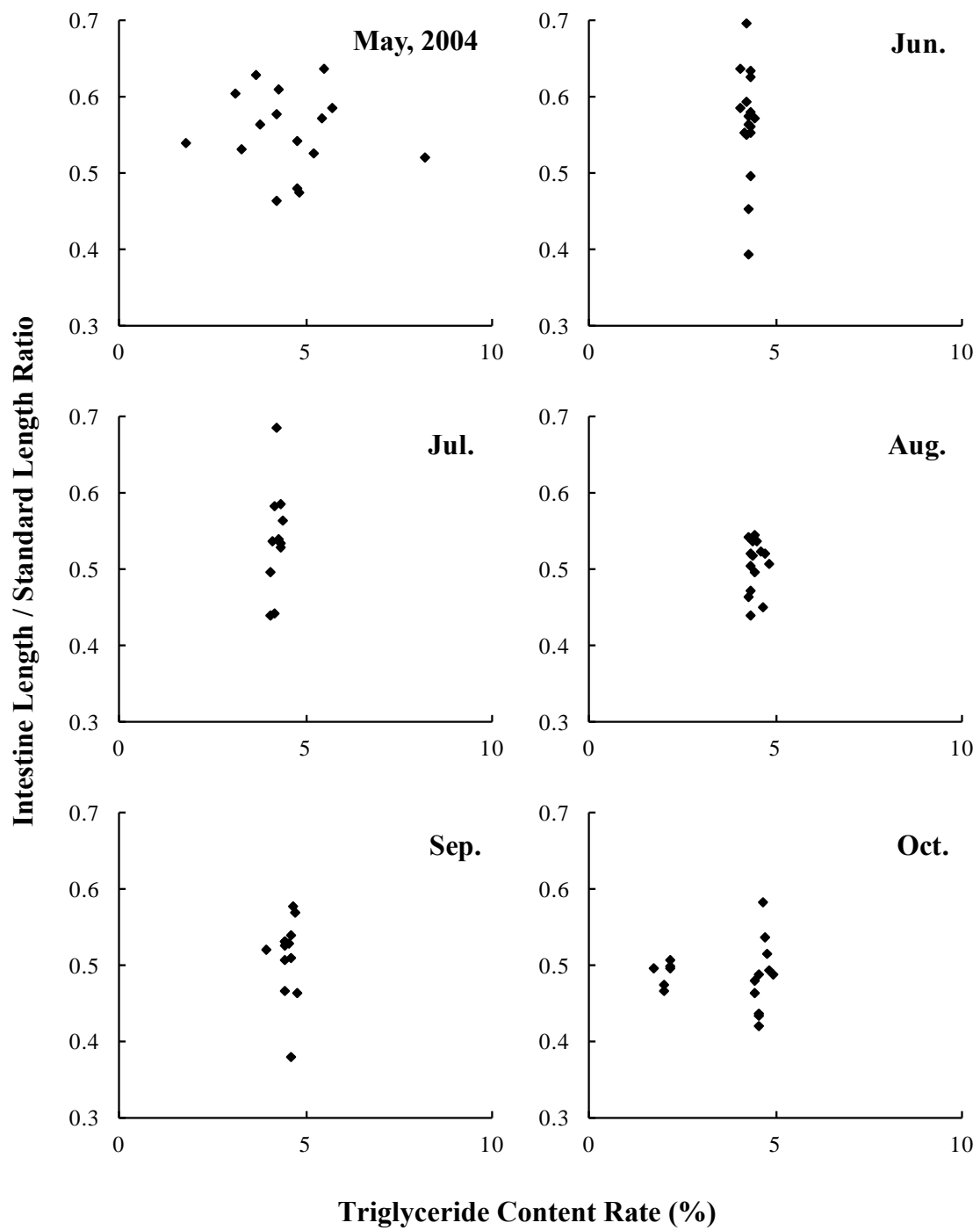


Fig. 4-23 The relationship triglyceride content rate and intestine length / standard length ratio in the eachmonth on the Dolly Varden collected from Pereke River.

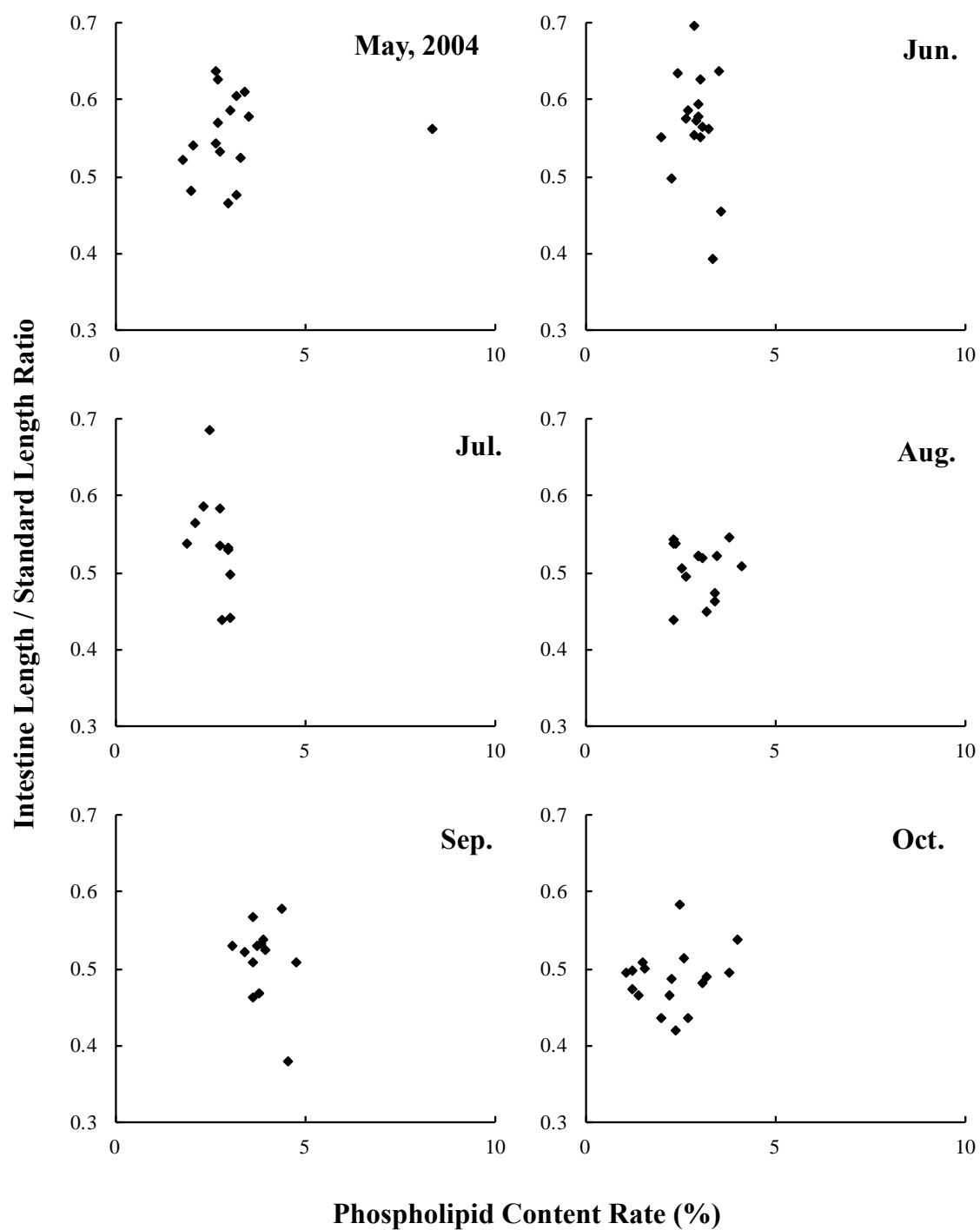


Fig. 4-24 The relationship phospholipid content rate and intestine length / standard length ratio in the eachmonth on the Dolly Varden collected from Pereke River.

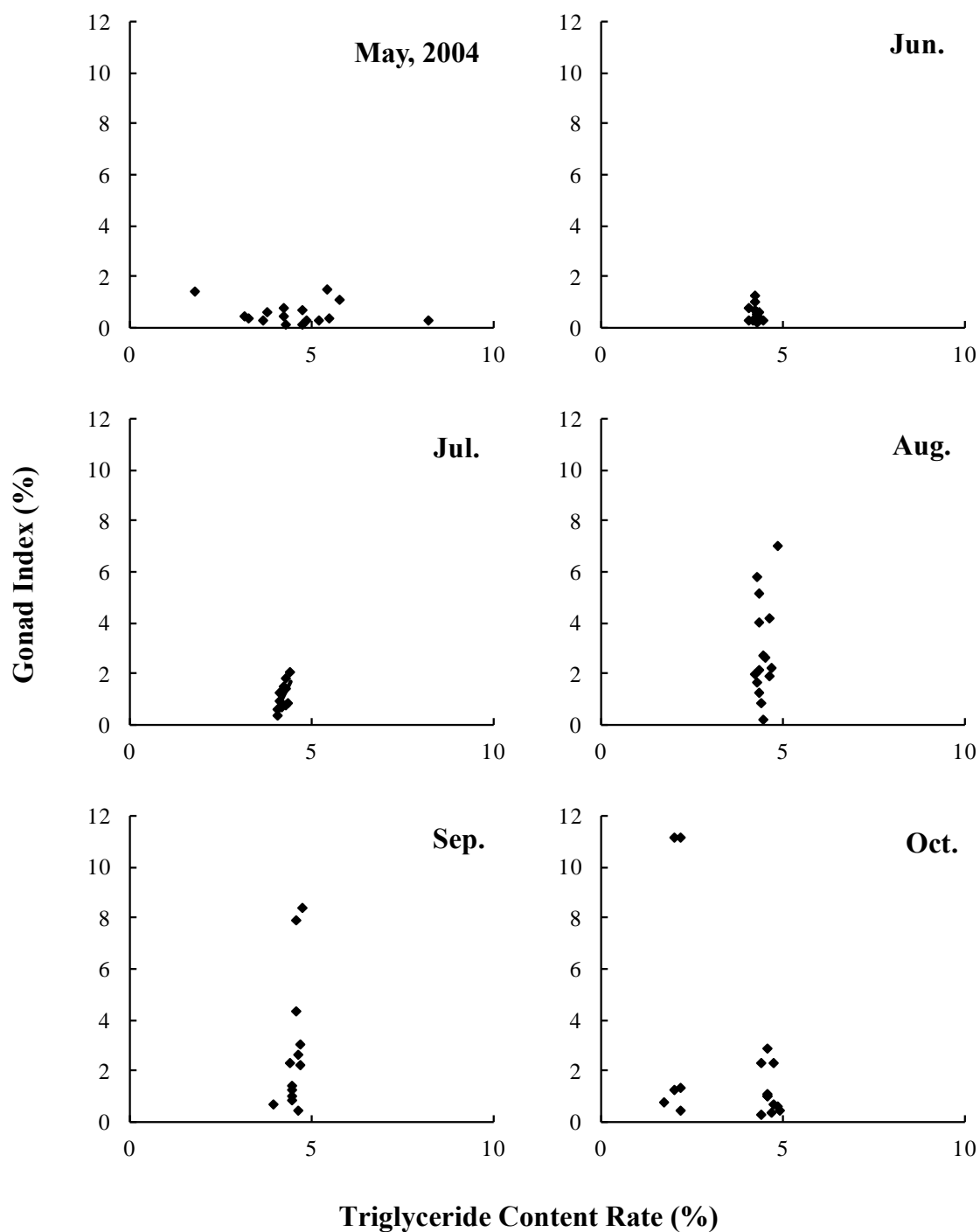


Fig. 4-25 The relationship triglyceride content rate and gonad index (%) in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

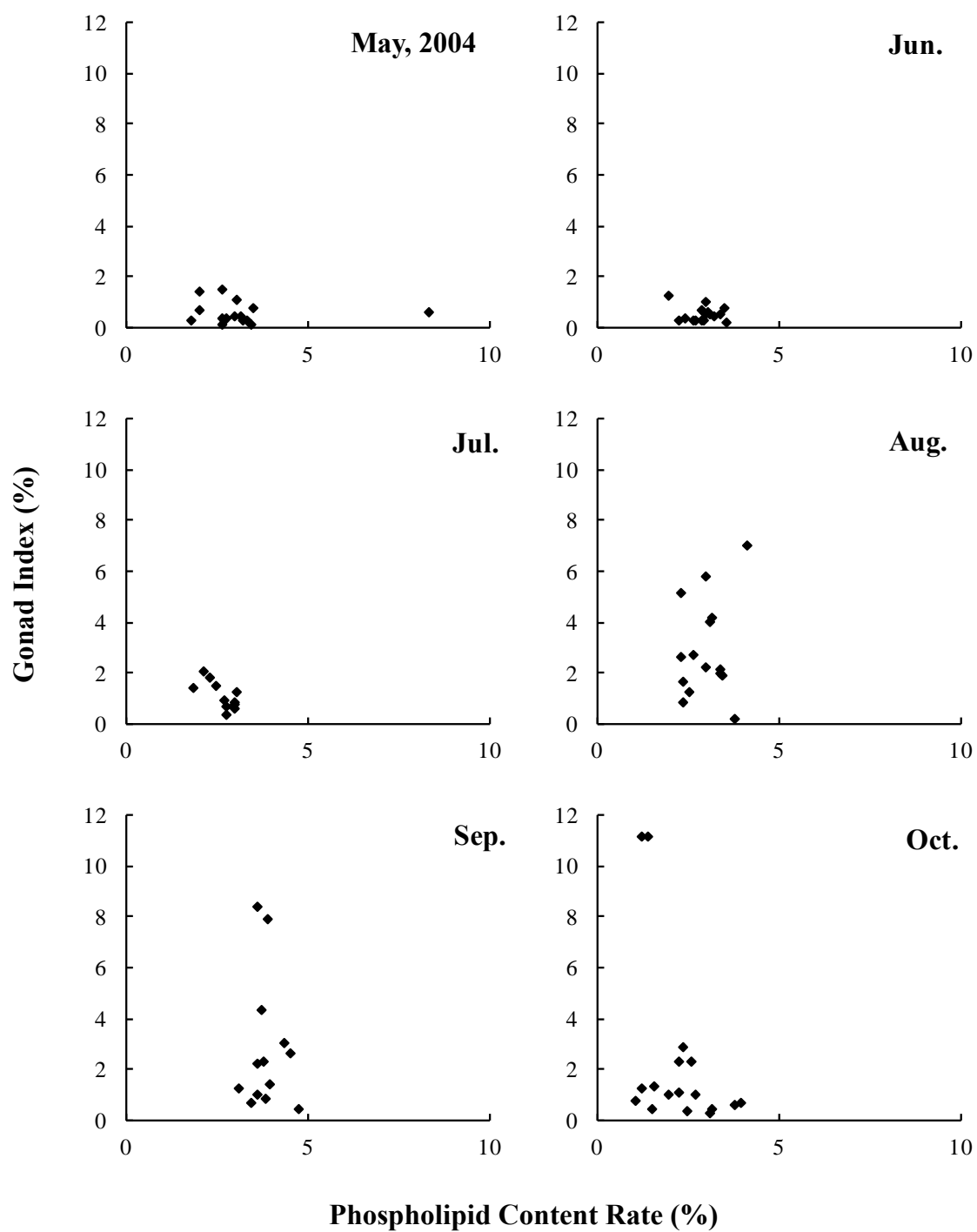


Fig. 4-26 The relationship phospholipid content rate and gonad index (%) in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

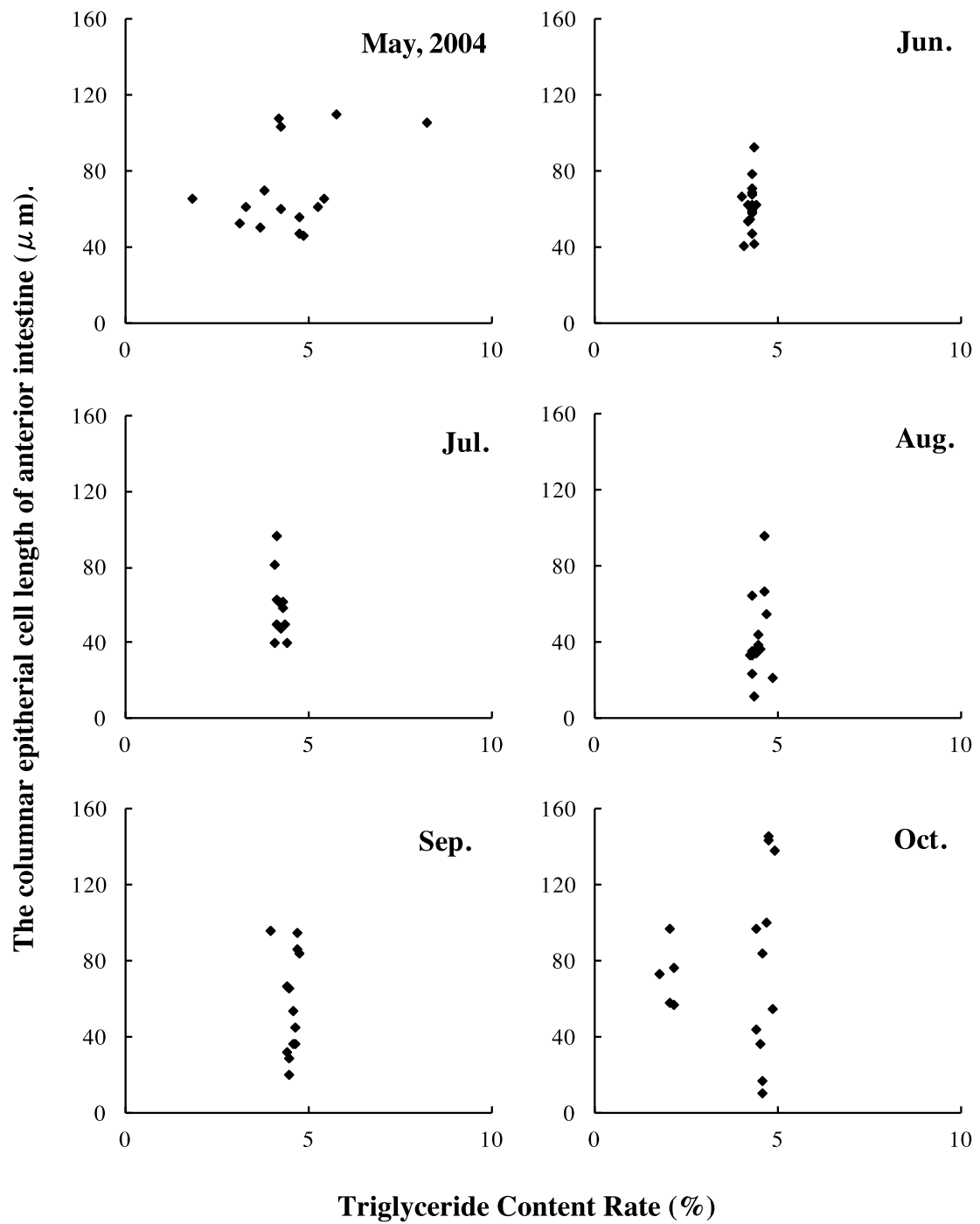


Fig. 4-27 The relationship triglyceride content rate and columnar epithelial cell length of anterior intestine in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

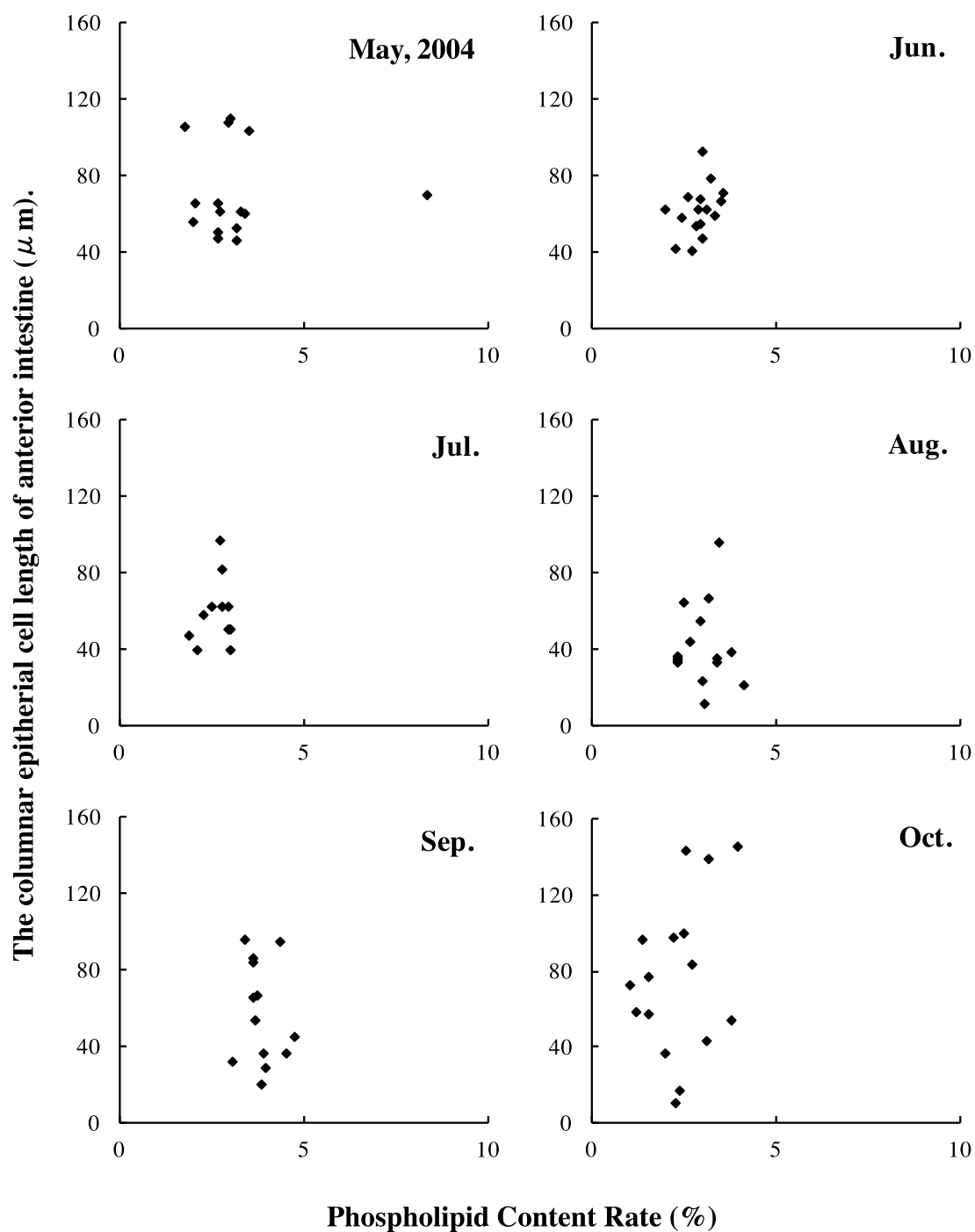


Fig. 4-28 The relationship phospholipid content rate and columnar epithelial cell length of anterior intestine in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

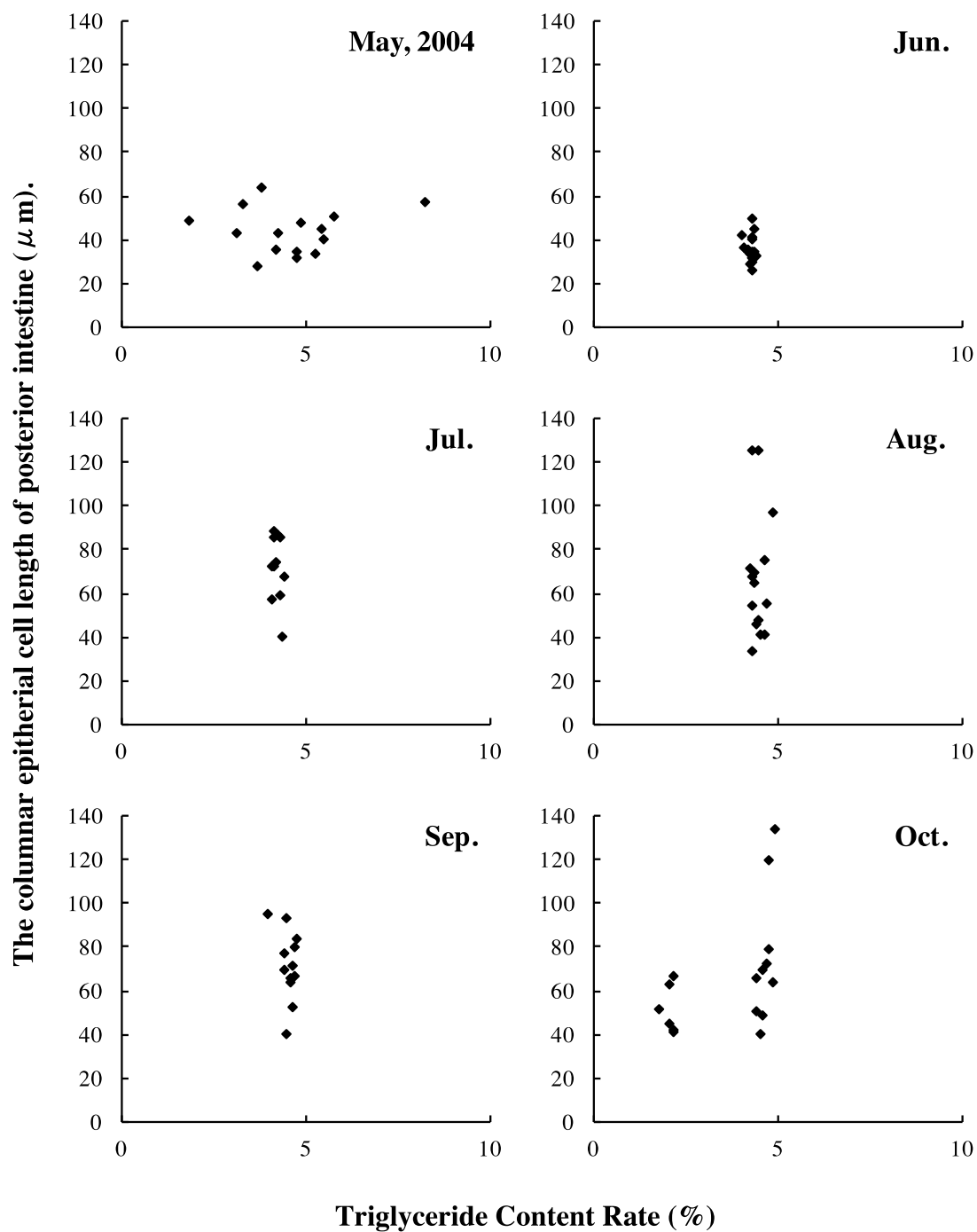


Fig. 4-29 The relationship triglyceride content rate and columnar epithelial cell length of posterior intestine in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

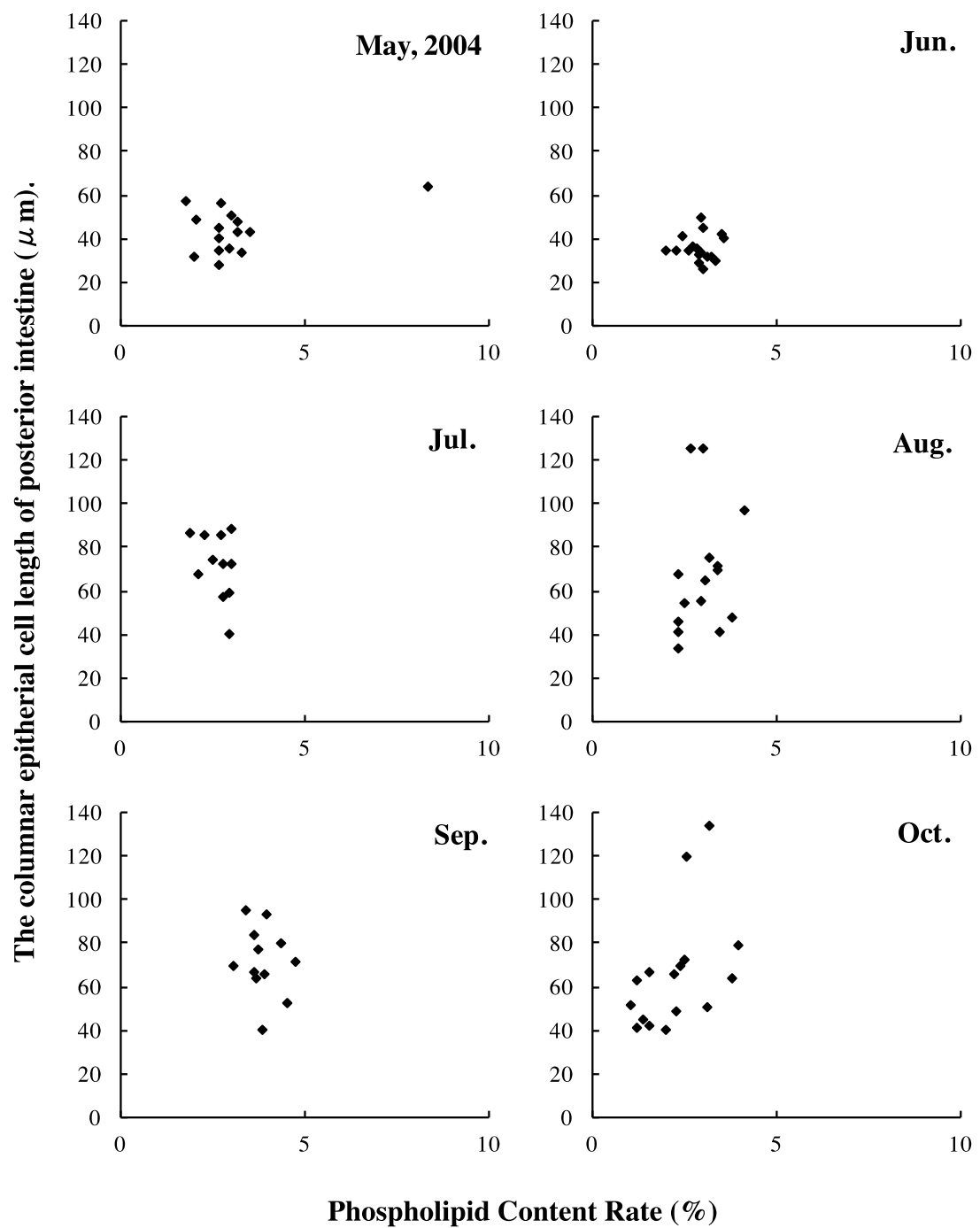


Fig. 4-30 The relationship phospholipid content rate and columnar epithelial cell length of posterior intestine in the each month on the Dolly Varden collected from Pereke River.

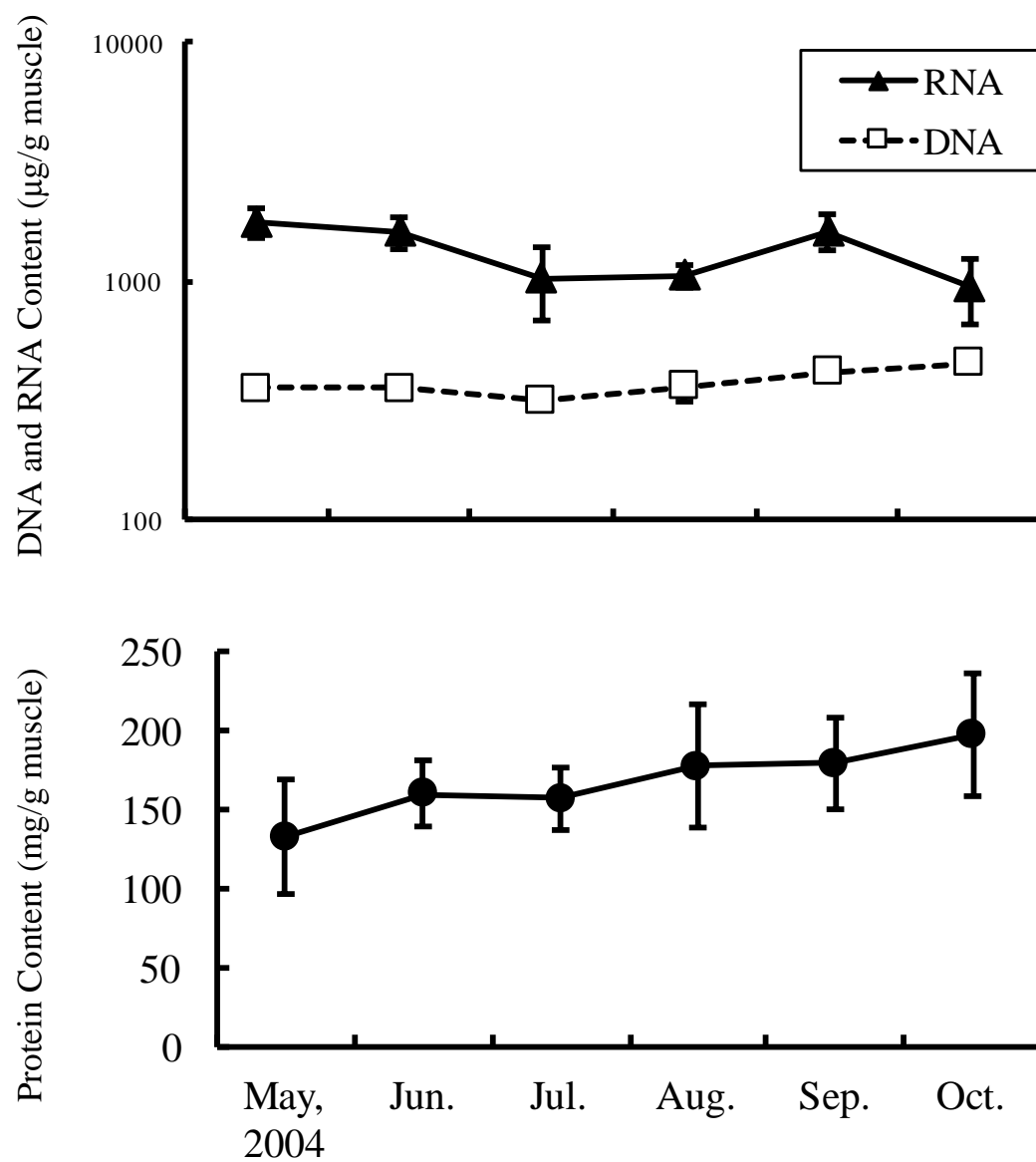


Fig. 4-31 Seasonal changes of DNA, RNA and Protein content in the muscle of Dolly Varden charr collected from the Pereke River in Shiretoko Peninsula, Hokkaido.

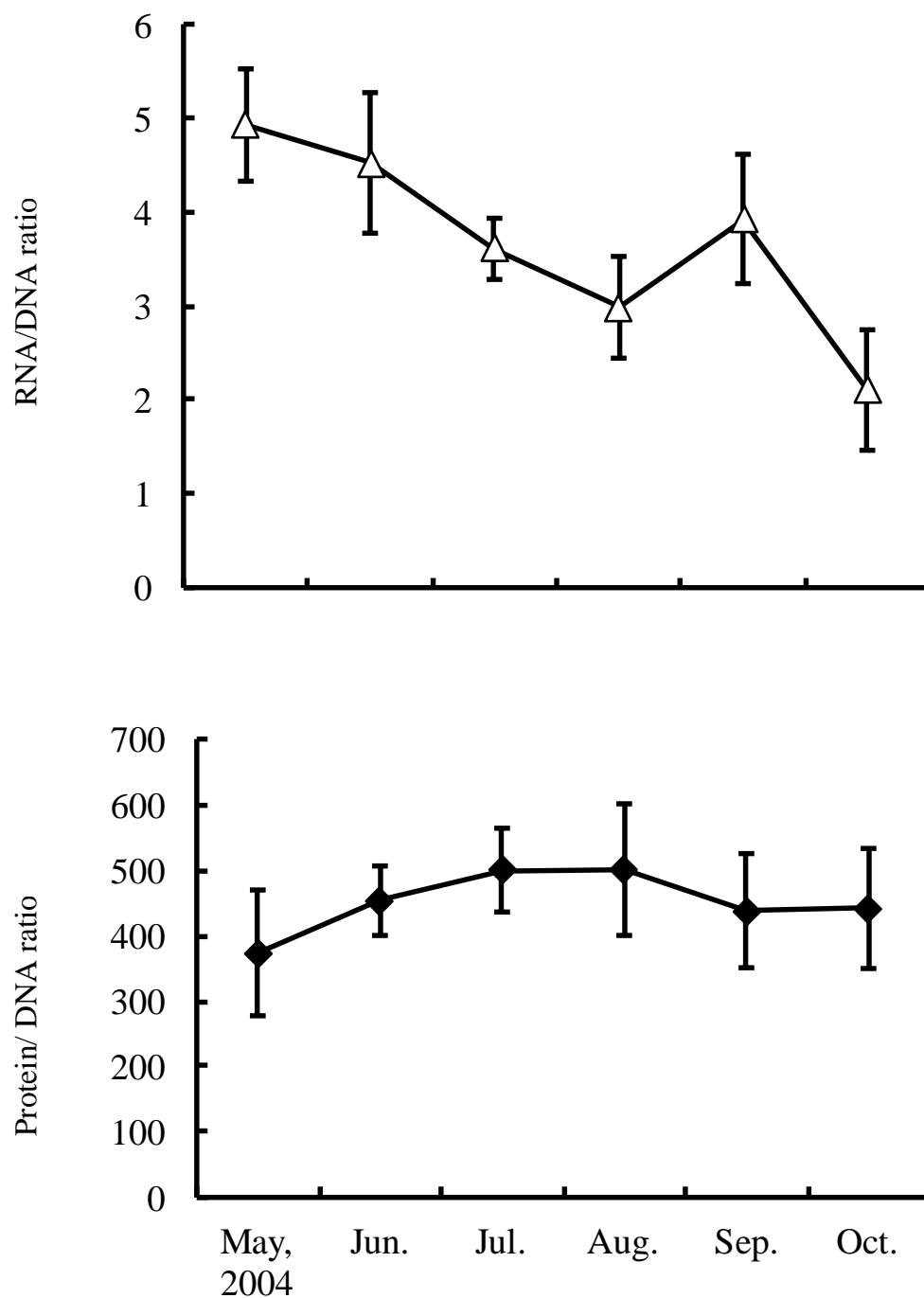


Fig. 4-32 Seasonal changes of RNA/DNA and Protein/DNA ratios of Dolly Varden char collected from the Pereke River in Shiretoko Peninsula, Hokkaido.

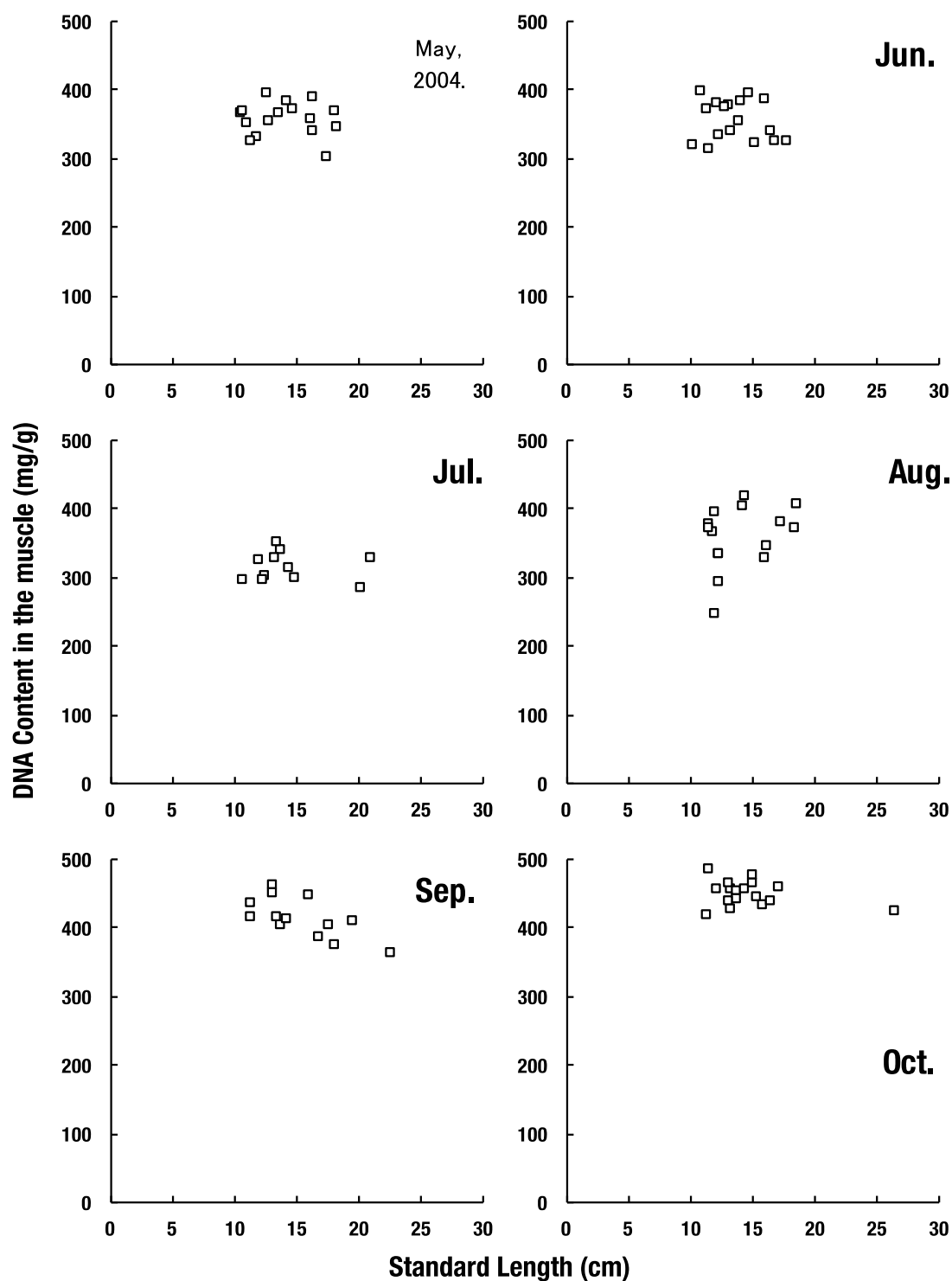


Fig. 4-33. The correlation of standard length and DNA content in the muscle of the Dolly Varden charr collected from the Pereke river.

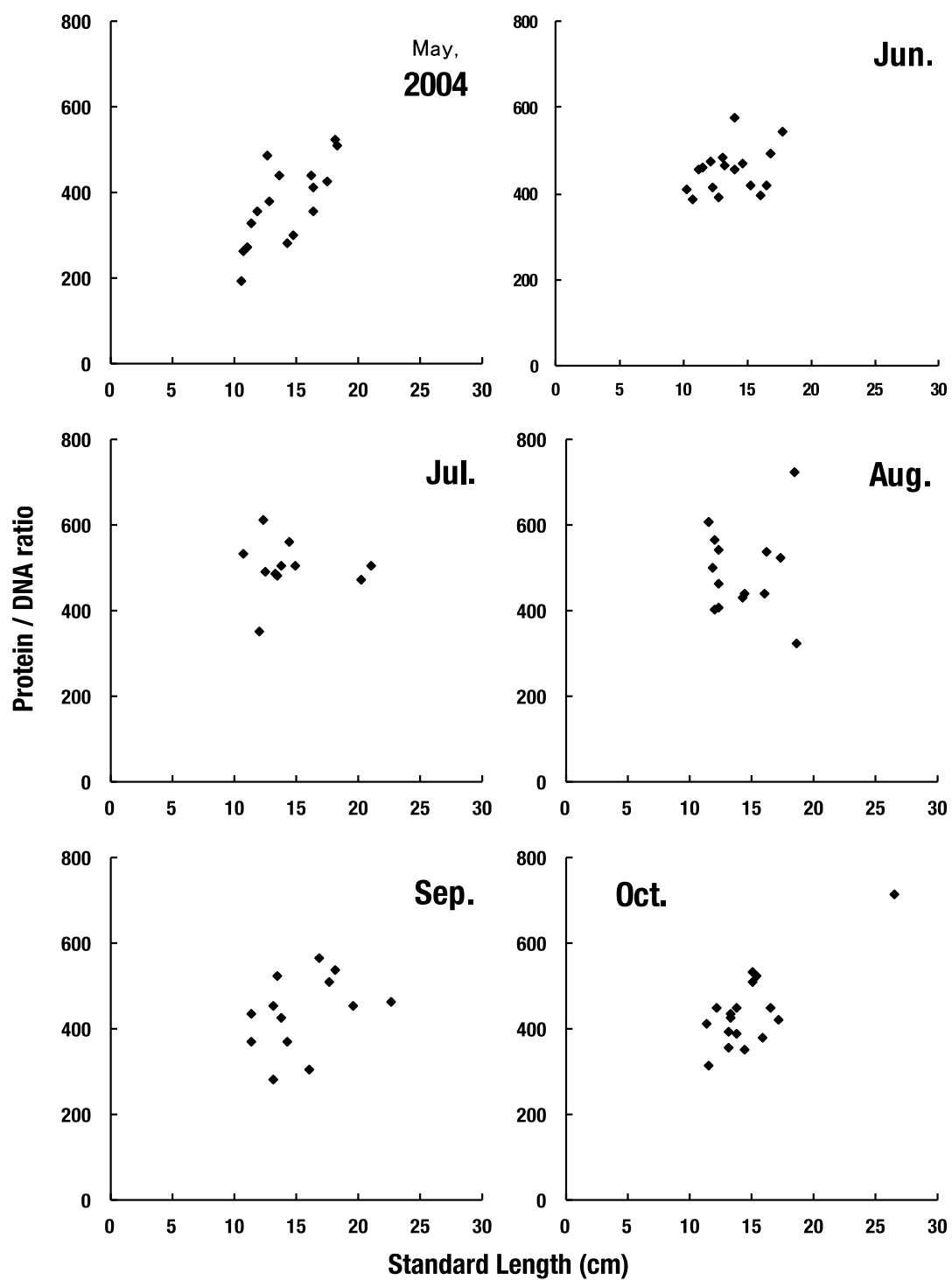


Fig. 4-34. The correlation of standard length and protein/DNA ratio of the Dolly Varden charr collected from the Pereke river.

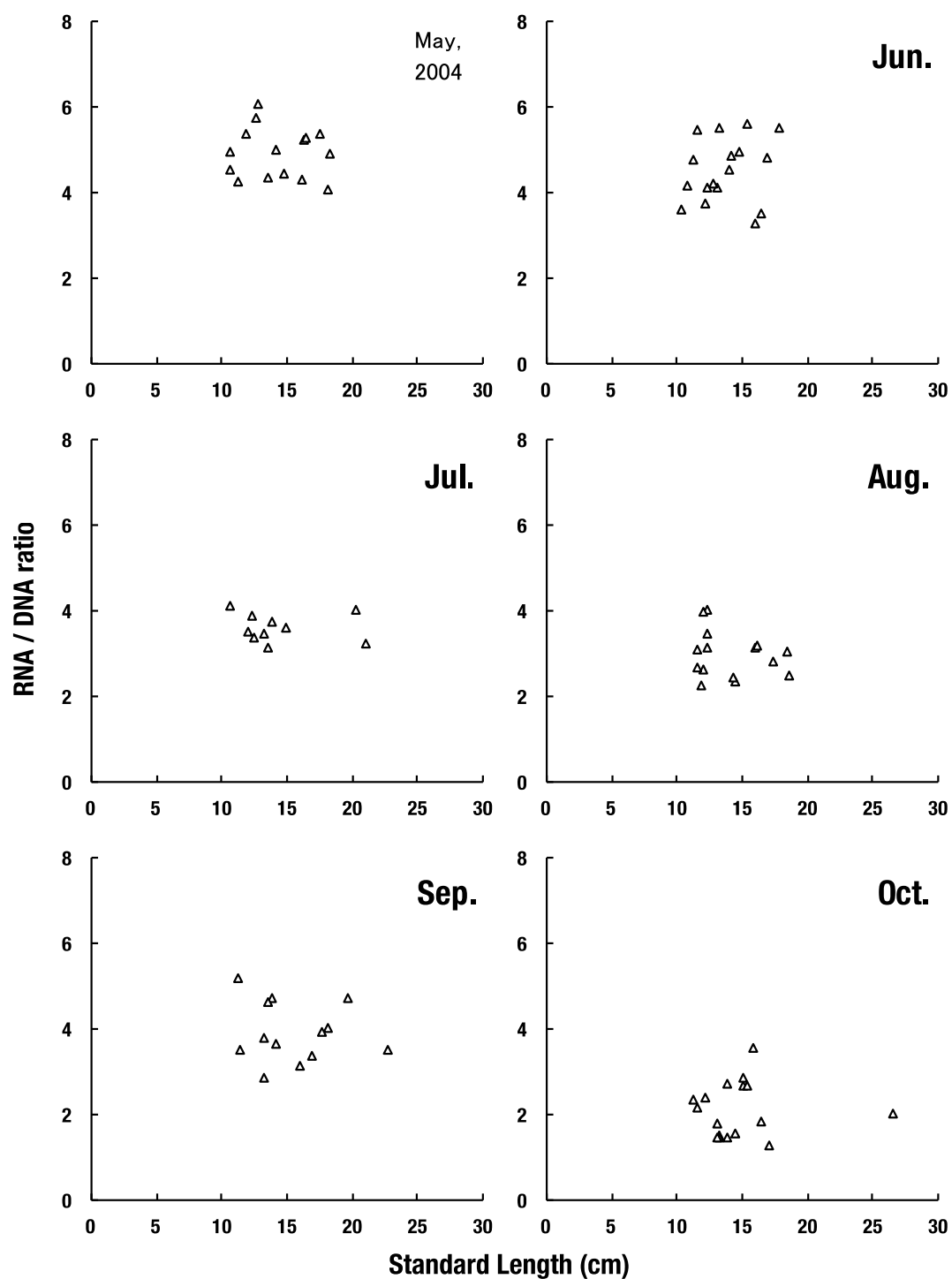


Fig. 4-35. The correlation of standard length and RNA/DNA ratio of the Dolly Varden charr collected from the Pereke river.

Table 4-1. Measured result of the Dolly Varden collected from Pereke River

Month	SL(cm)	BW(g)	ISF	CF	GSI	n
May, 2004	14.1±2.7	52.2±30.4	6.1±2.6	16.1±1.3	0.6±0.4	16
Jun.	13.7±2.2	42.9±22.6	3.7±1.7	15.5±2.0	0.5±0.3	17
Jul.	14.4±3.3	51.1±38.8	3.9±3.0	15.0±1.4	1.1±0.5	11
Aug.	14.1±2.6	45.8±26.3	2.7±2.5	15.1±1.5	2.9±1.9	15
Sep.	15.5±3.4	71.5±48.5	6.3±3.0	16.9±1.1	2.8±2.6	13
Oct.	14.8±3.5	58.5±51.4	1.5±1.2	16.0±1.3	2.3±3.4	17

(Mean ± SD: SL; standard length, BW; body weight
ISF; index of stomach fullness, CF; condition factor
GSI; gonad index)

Table 4-2. The morphological data of Dolly Varden collected from the Pereke River in October 30, 2004

No.	SL (cm)	BW (g)	sex	age	CF (‰)	GSI (%)	LSI (%)	IL/SL ratio	TG (%)	PL (%)
91	17.1	85.1	M	3	17.0	2.32	1.05	0.52	4.8	2.6
92	15.8	68.1	F	4	17.3	0.39	2.12	0.58	4.7	2.5
93	13.3	38.4	M	2	16.3	1.04	1.13	0.44	4.5	2.0
94	13.8	42.0	M	2	16.0	2.31	1.40	0.46	4.4	2.2
95	14.5	46.1	M	3	15.1	2.85	1.37	0.42	4.6	2.4
96	12.1	29.7	F	2	16.8	1.10	1.33	0.49	4.6	2.3
97	13.1	36.8	M	2	16.4	1.03	1.31	0.44	4.6	2.7
98	15.1	58.0	F	2	16.8	0.69	1.42	0.54	4.7	4.0
99	15.0	61.2	F	2	18.1	0.61	2.11	0.49	4.9	3.8
100	15.4	55.6	M	3	15.2	0.26	1.38	0.48	4.4	3.1
101	11.3	24.1	F	2	16.7	0.73	1.69	0.50	1.8	1.1
102	11.6	25.6	F	2	16.4	1.35	1.26	0.50	2.2	1.5
103	13.3	31.7	M	3	13.5	1.23	0.95	0.47	2.0	1.2
104	16.5	67.0	F	3	14.9	11.12	0.98	0.50	2.2	1.2
105	13.8	42.8	F	2	16.3	0.42	1.43	0.51	2.2	1.5
106	13.1	34.9	F	2	15.5	11.16	1.07	0.47	2.0	1.4
107	26.6	246.7	F	5	13.1	0.47	1.16	0.49	4.9	3.2

(SL; Standard Length(cm), BW; Body Weight(g), CF; Condition Factor(‰), GSI; Gonad Index(%),
LSI; Liver Index(%), IL; Intestine Length , TG; Triglyceride, PL; Phospholipid)



Photo 4-1. The otolith of Dolly Varden charr(3+). Arrows show the opaque band.

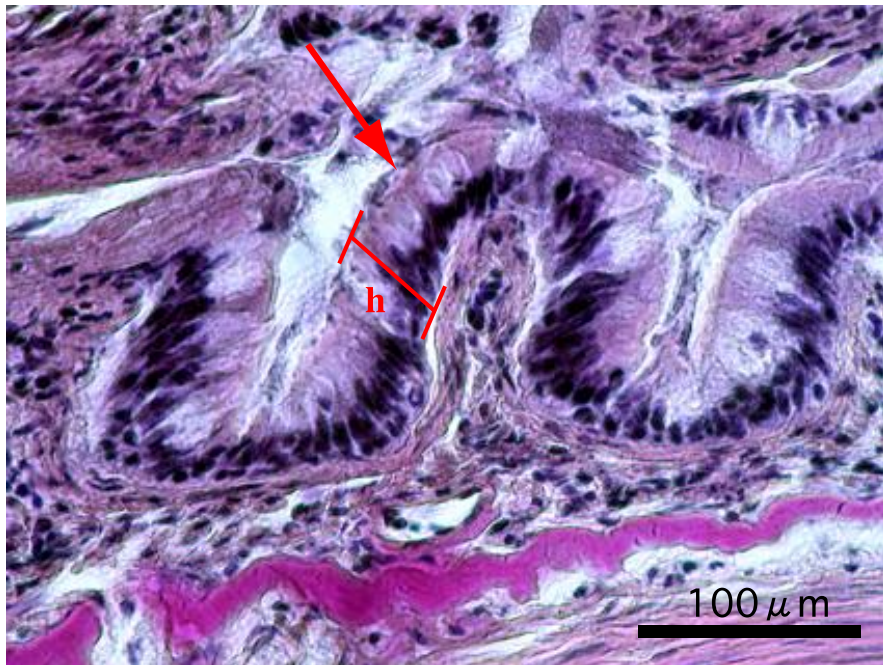


Photo 4-2. Arrow shows the columnar epithelial cell. The height of the cell (h) were measured.

第 5 章 総合考察

河川生態系は森林生態系等の陸域生態系と海洋生態系を繋ぐ重要な役目を担っているが（柳井，2013）、水は集約して流れる性質のため周囲の環境の変化の影響を受けやすく（Hynes, 1975）、河川生態系の状態は周辺の景観を強く反映するものと考えられる。そのため、生態系および生物多様性の保全などの観点から、河川生態系の理解に注目が向けられている。知床半島は海と森の繋がりや生物多様性の高さのために世界自然遺産に登録されたが（川口・中村，2013）、陸域生態系と海洋生態系を繋いでいるのは河川生態系であり、河川生態系の理解は知床の生態系の理解に大きく貢献するはずである。その河川生態系の中で周年、広範囲に生息するのはオショロコマのみであるため（小宮山，2003）、知床の河川生態系を代表する種であり、オショロコマの状態はその河川環境を反映していると考えられるが、オショロコマの詳細な生態は知られていない点が多い。そこで本研究では、知床におけるオショロコマを対象にして河川環境を評価すること、河川生態系と陸域生態系の連環を探ること、さらに本種の保全方法の提言を最終的な目標とし、調査を実施した。

本研究で行った食性調査では、オショロコマ本来の食性を明らかにすることで、河川生態系と森林生態系の連結が推察された。本種の食性は胃内容物中の優占種が6月の *Ephemeroptera nymph* (カゲロウ目若虫) から10月の *Diptera larva* (ハエ目幼虫) へシフトするといった季節的な変動から、ある時期において、個体数が多く摂餌しやすいものを摂餌していることが推測され、選択性の調査から *Trichoptera larva* (トビケラ目幼虫) に正の選択性があり、他の水生昆虫には負の選択性を示すと結論づけられた。

本研究の結果、オショロコマの食性は、Ishigaki (1987) が報告したように単純に陸生昆虫に依存するものではなく、北野・中野 (1991) が報告したように水生昆虫に依存するものではないということが明らかになった。春期には生息量や羽化量の豊富な *Ephemeroptera nymph* 等の水生昆虫を主に摂餌し、夏期には流下量が多い陸生昆虫を主に摂餌し、秋期には他の水生昆虫の生息量が羽化により低くなるため 1 年中生息量の変わらない *Chironomidae* (ユスリカ科) を主に摂餌するというように変動していた。しかし、アマゴでの報告 (古川, 1978; 名越, 1980; Nakano ら, 1991; Nakano, 1994; Nakano, 1995b) では同種内でも社会的に優位な大型 (高齢) 魚と劣位な小型 (当歳) 魚の間で流下昆虫および落下した陸生昆虫の捕食に有利な水面表面付近や、流下動物が集まりやすく摂食しやすい淵頭の優占をめぐって攻撃行動がみられ、大型魚が水面表面や淵頭を占め、陸生昆虫を主に捕食することが知られている。オショロコマも、アマゴと同じ河川環境の厳しい渓流域の狭い淵に生息することから、同様の現象が起こっていると推測され、今回の結果に見られた餌生物に対する選択性は、社会的に劣位な個体が *Trichoptera larva* を選択的に摂餌していた結果を反映したものとも考えられる。そのため、より詳細なオショロコマの食性を把握するためには、体サイズを考慮した解析が必要であると言える。さらに、複数種のサケ科魚類が同所的に生息する場合においても優劣関係から食性に変化が生じるとされているため (石城, 1984; Nakano ら, 1992; Nakano and Furukawa-Tanaka, 1994; Nakano, 1995a)、オショロコマとアメマスまたはヤマメが同所的に生息する河川においても今回と同様の調査を実施する意義は大きいだろう。

本研究では餌の選択性を示すために、餌の選択指数の式として代表的な Ivlev (1961)、Jacobs (1974)、Chesson (1978)、Strauss (1979) の 4 つの指標を用いた。本研究により、これらの指標のそれぞれの利点と欠点が明確になり目的に応じて使い分ける必要性を示した。今後、さらにオショロコマの食性および餌の選択性に関する研究を発展させるためには、これらの指標の改良または新たな指標を考案することが必要である。

個体群内の順位と栄養状態に関する調査は異なる河川で行ったが、産卵時期に関しては同様の結果が得られた。また、消化管内容物に関して、Ephemeroptera、Plecoptera、Trichoptera の 3 目の摂餌率が低く、9 月の消化管内容物からカラフトマスの産卵状況を考慮した結果、本調査地であるペレケ川の河川環境が良好ではないことが推測された。この結果は、オショロコマの栄養状態が河川環境を推測する指標となり得ることを示すものである。

本研究により、オショロコマの繁殖に関する行動の一端が明らかになり、特に、繁殖行動に参加するためかあるいは越冬のための遡上が推察された。ペレケ川の降海型オショロコマに関して耳石に含まれる微量元素の割合、すなわち Sr/Ca 比を解析した結果、スモルト化していると思われる個体のほとんどは淡水と汽水を行き来していることが示唆されている (Umatani ら, 2008)。オショロコマは海水適応能が高いことが知られており (杉山, 2002)、ペレケ川のオショロコマにとって降海型、あるいは両側回遊型の生活史を送ることは選択肢の一つとして自然選択により残ったものと思われる。この生活史は人為的な影響を受けた可能性が高く (馬谷, 私信)、少なくとも、オショロコマ本来の生活史を保全するためには第 2 砂防ダムの魚道の設置等

の対処が必要だろう。

ペレケ川でのオシヨロコマの食性は *Diamesinae* (ヤマユスリカ亜科)、*Goera* spp. (ニンギョウトビケラ属)、カラフトマス卵の 3 種類が調査期間の大半を占めており、これは幾品川および忠類川における結果と大きく異なった。青山 (1992) によると河畔が大きく開けた河川において *Chironomidae* (ユスリカ科) が多く出現するとしている。今回の主な調査域は砂防ダムの間にあり河畔にはダム建設用と思われる仮設道路跡が草むらとして残っており、青山 (1992) の見解と一致する。*Diamesinae* は 5 月、6 月、10 月に多く出現した。10 月は他の水生昆虫量が低下することが知られており (加藤, 1992b; Honma ら, 1972)、幾品川および忠類川で行った調査においても *Diamesinae* が優占しており、ペレケ川においても同様の結果であった。しかし、幾品川および忠類川の場合、6 月は *Ephemeroptera* (カゲロウ目) 幼虫や *Trichoptera* (トビケラ目) 幼虫が多く摂餌されており、ペレケ川の結果と異なった。従って、オシヨロコマの食性はそれぞれの生息する河川環境を反映することがこの結果からも支持された。また、*Goera* (ヤマトビケラ属) は未記載種が多く、その生態がよく知られておらず、餌生物の生態の解明は河川環境の理解をより深めるはずである。また、オシヨロコマはカラフトマス卵も多数捕食していたが、砂防ダムの間ではカラフトマスの産卵に適していないためにこの時期のオシヨロコマに多く捕食された結果と考えられた。これらのことからペレケ川の底生動物相の多様性が低いことが推測された。この調査では底生動物量の調査は行わなかったが、底生動物の多様性が低い場合、僅かな河川環境の変化で底生動物に大きな影響が起こり、それらの捕食者であるオシヨロコマ個体

群の存続に影響することは十分に考えられる。そのため、河川環境の保全およびオショロコマの保護に際しては、底生動物量の調査並びに底生動物相の多様性の調査を行う必要が大きいと言える。

本研究においてオショロコマの栄養状態を組織学的、および生理学的に調べることによりその栄養状態から本種の生息する食物環境や摂餌生態を推察することができた。形態学的な栄養状態の指標として肥満度、肝重指数、腸長／標準体長比、組織学的な指標として腸壁の円柱上皮細胞長、生理学的な指標として脂質含量と標準体長、年齢の間に有意な相関がみられることは少なかった。アマゴの場合、個体群内で優位な個体は摂餌に際し有利な場所を占拠し、劣位な個体は淵内を群れて回遊しながらトビケラ目幼虫などの底生動物を主に摂餌することが知られており(古川, 1978; 名越, 1980; Nakano ら, 1991; Nakano, 1994; Nakano, 1995b)、オショロコマの場合においても優位な個体はより栄養価の高い餌を食することが考えられたが、今回の結果は標準体長や年齢とそれぞれの指標との間に明らかな傾向は見られなかった。しかし、行動的視点から推測すれば、大型個体はほとんどが優位な個体であると考えられ、このことは今回使用した指標が主にエネルギーの蓄積量を表す指標であることが要因であると考えられた。その要因の一つとして、摂取エネルギーに対する消費エネルギーの収支が挙げられる。すなわち、優位個体は大型の陸生落下昆虫が集まる場所(主に淵頭)に定位することから(Nakano, 1994)、必然的にその定位場所の流速は早くなることが考えられ、結果、消費エネルギーも多くなる。一方劣位個体は群れをなして流れの緩い淵内を回遊するため消

費エネルギーは少ないことが予想される。結果体内に残る余剰なエネルギーは優位個体と劣位個体で大差がなくなる。また、余剰なエネルギーを体内に蓄えるのではなく、成長に使用していることが考えられる。すなわち、前述したが摂餌をする際に個体群内で競争が起こると最終的には体長が決定的な要因となることが多く(古川, 1978)、体長が大きいことはそれだけで優位に立てる機会が多くなることを示唆する。特に今回の結果でトリグリセライド含有率が 6 月から 9 月にかけて非常に狭い範囲に集中したことから、体内に蓄えるエネルギーは個体群内の順位に関係なく一定であり、それ以上摂取したエネルギーは成長に使用していることが考えられた。

本研究により、オショロコマは既報告よりも遥かに多様な餌生物を捕食しており、水生昆虫はもとより陸生昆虫やカラフトマス卵等様々な種類の餌生物が必要であることが明らかとなった。これらの餌生物の供給が可能な環境を考えると、急流箇所を好む *Ephemeroptera* や流速の遅い箇所を好む *Trichoptera* が必要とする河川内の瀬と淵の連続構造だけでなく、クモやアリ等の陸生無脊椎動物が河川内に落下するために河畔林が発達し河道を覆い、オショロコマの主な生息箇所である上流域までカラフトマスが遡上な環境であり、河川生態系の保全だけでは収まらず景観的な観点での保全が必要と思われる。この観点から見ると本研究を行った知床半島の河川のオショロコマの生息環境は良好であると考えられる。換言すれば、良好な河川環境が残されているためにオショロコマ個体群が知床半島で維持されていると推察できる。しかしながら、約 40%の知床半島の河川には人工構造物が存在し(高橋, 1981)、そのうちの約

25%の構造物について改良が施されているが(Fig. 5-1., 桑原, 2005; Nakamura and Komiyama, 2009)、未だに多くの未改修の構造物が存在することから、早急の改修が望ましいだろう。また、特に世界自然遺産区域外の知床半島の河川では多くの場合、道路が河川を横断しており、橋架のため橋の前後には数十mに渡り護岸が必要となる。この護岸は、陸域生態系からの供給である河畔からの陸生無脊椎動物の量を減少させると考えられる。さらに、河川内へのアプローチのしやすさから釣り人による乱獲も懸念されている(下田ら, 1993)。

本研究によりオショロコマの食性を明らかにした結果、オショロコマの生息を介して自然状態が維持された河川環境の重要性および陸域生態系との連結の重要性も強く推察された。知床における本種個体群は世界的な分布から見ると南限にあたり、本種の保全を通して知床の河川環境を評価することも可能だろう。また、世界自然遺産内の河川だけでなく、遺産区域外の知床半島の河川環境の保全に対しても本研究の成果は寄与するものと考ええる。

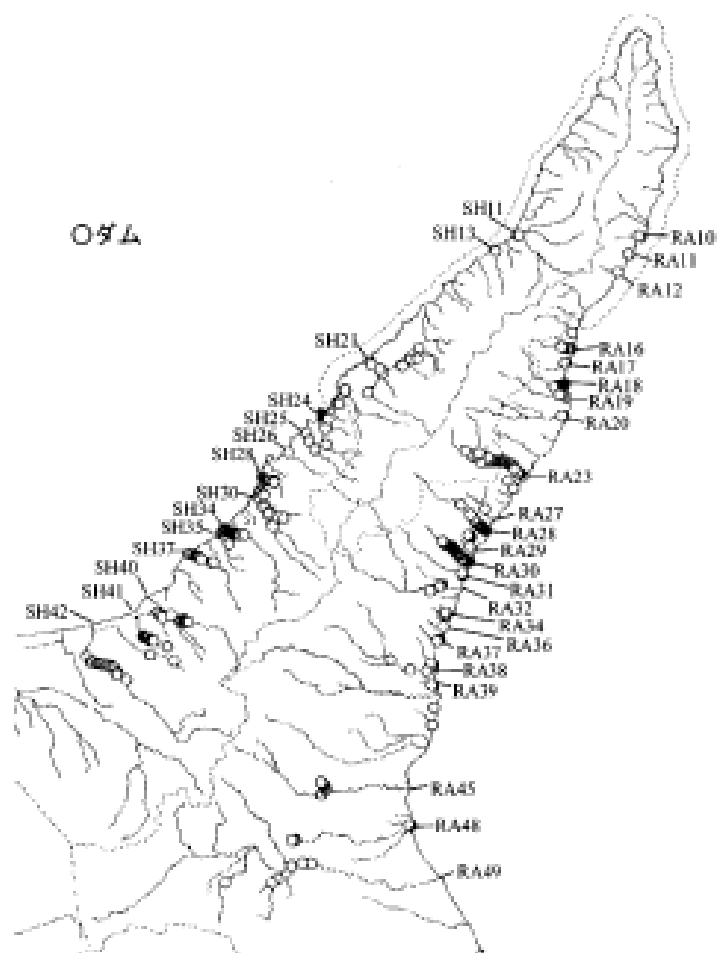


Fig. 5-1. Location of artificial dam in the Shiretoko Peninsula
(modified from Kuwahara *et al.*, 2005)

謝辞

本論文の作成にあたり、研究全般にわたって終始ご指導賜った東京農業大学水産増殖学研究室千葉 晋教授に御礼申し上げます。また同大学水圏環境学研究室塩本明弘教授、同大学水産資源管理学研究室小林万里教授には論文を校閲して頂き、非常に有益な助言を頂きました。深く感謝申し上げます。

東京農業大学桑原連名誉教授、元東京農業大学故鈴木淳志教授、元東京農業大学山中薫講師には本研究の基礎となる知識や手法など御享受頂いた。北海道立総合研究機構さけ・ます内水面水産試験場道東センターの虎尾充氏には脂質および核酸の定量法をはじめとして研究を進める上で多くの有益な助言を頂いた。日高管内さけ・ます増殖事業協会の鷹見達也氏並びに標津サーモン科学館の市村政樹館長にはオショロコマの生態に関して貴重なご意見を頂いた。また、元東京農業大学水野眞教授には顕微鏡写真の撮影等ご指導頂いた。さらに、調査を遂行する上で斜里町林務水産課森高志氏並びに斜里町立知床博物館の内田暁友学芸員には便宜を図って頂いた。同大学水圏資源学研究室に所属していた馬谷佳幸氏には降海型のオショロコマについて貴重な御意見を頂いた。知床アルパ株式会社の笠井文考博士ならびに美幌博物館の町田善康学芸員、釧路市博物館の野本和宏学芸員には知床の自然環境やサケ科魚類の生態について有益なご意見を頂いた。また、院生時代を過ごした平成 12～17 年度の東京農業大学生物生産学科水圏資源学研究室および水圏環境学研究室の院生、学部生、平成 18 年からの東京農業大学アクアバイオ学科水産資源管理学研究室在籍中に同研究室に所属していた院生、学部生および NPO 法人北の海の動物センターの関係諸氏には調査、実験などご協力頂いた。特に、脂質含量については宇佐見兼司氏、核酸、タンパク質については前田久志氏の努力によるところが大きい。ここに記して感謝申し上げます。

最後に、本研究を纏めるのはもとより公私に限らず多岐にわたりご指導頂いた三重大学生物資源学研究科の金岩稔准教授と本研究を成し遂げるまで多大な支援をして頂いた両親に深く感謝の意を表して謝辞とする。

Ecological study on the feeding habits of Dolly Varden charr *Salvelinus malma*
in the Shiretoko Peninsula, Hokkaido

Atsuya Yamamoto

Summary

Chapter 1

River ecosystems closely interact with land ecosystems via various ecological processes, such as predator–prey interactions and nutrient cycling (Hynes, 1975). Additionally, river ecosystems are easily altered by many stressors such as natural and anthropogenic disturbances (Williamson et al., 2008; Fausch et al., 2010). Because of the sensitivity of rivers to other environments, they often reflect conditions of the whole ecosystem that have positive and negative interactions with the rivers. Therefore, studies on the ecological functions of rivers have been rapidly increasing in recent years, and the management of rivers is one of the major challenges in nature conservation.

In 2005, the Shiretoko Peninsula was registered as the third Japanese World Natural Heritage site because of its rich natural biological resources and unique ecosystem, in particular interactions that occur in this area between river and terrestrial ecosystems as well as the presence of precious wild animals, such as brown bears (*Ursus arctos*) and Blakiston's fish owl (*Ketupa blakistoni*). Rivers are one of the main elements of the rich and unique landscape of Shiretoko, and a greater understanding of the river ecosystem would contribute to understanding the whole ecosystem of the Shiretoko landscape. However, IUCN pointed out that while they recognized the value of Shiretoko, there was little information available regarding its river ecosystems.

Fish belonging to the family Salmonidae drive ecological processes of river ecosystems in subarctic areas. A salmonid fish, the Dolly Varden charr (*Salvelinus malma*), is the only freshwater fish living in the rivers of the peninsula and it is widely distributed from upper reaches to estuaries. The Dolly Varden charr are, therefore, responsible for connecting the ocean and the forest. Additionally, they play an important role as the major feed for Blakiston's fish owls in the river ecosystem food network of the peninsula. The Dolly Varden seems to be an umbrella species requiring a broad range of environments, including a spawning environment in the upper reach area; this makes it a symbol for the environmental conservation of the Shiretoko Peninsula.

By understanding the conditions of the Dolly Varden charr it is possible to estimate the state of a river, potentially leading to a greater understanding of the Shiretoko

Peninsula landscape. However, only limited information is available on the habitat, ecology, and problems related to the Dolly Varden charr.

In this study, we characterized the feeding habits of the Dolly Varden charr in detail in the rivers of the Shiretoko Peninsula (Chapter 2). Next, to clarify the relationship between the hierarchy within the population and feeding habits of the Dolly Varden charr, the selectivity for natural prey was investigated (Chapter 3). Furthermore, various nutritional conditions were examined to clarify the relationship between the hierarchy within the population and nutritional conditions (Chapter 4). Finally, we comprehensively examined the relationship between food quality and hierarchy using the results of the previous chapters to understand the environment of the Shiretoko Peninsula as a landscape (Chapter 5).

Chapter 2

Seasonal changes in feeding habits and ecology were investigated to obtain basic ecological knowledge of the Dolly Varden charr that lives in the Shiretoko Peninsula rivers.

The Dolly Varden charr were captured once a month between June and October 2000 from a survey section in the upper reaches of the Ikushina and Churui rivers located at the base of the Shiretoko Peninsula, and the stomach contents were examined. Prey species of 18 orders and 43 families appeared in the stomach contents, 25 of which were identified. In both rivers, the main prey species were Ephemeroptera nymphs and Trichoptera larvae in June and July, terrestrial insects in August and September, and Plecoptera adults and Diptera larvae in October. This suggested that, like the white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis*, of the same genus, the Dolly Varden charr did not feed selectively and instead fed on a range of prey species at different times. In the Ikushina River in August, the percentage of terrestrial insects in the stomach contents was particularly high, suggesting that the river was rich in riparian forests. Conversely, in the Churui River in August, the ratio of Diamesinae larvae was high, indicating that the environment is more suitable for the growth of midge larvae such as Diamesinae larvae because of the slower flow rate relative to the Ikushina River. The Dolly Varden charr was thought to mainly feed on benthic animals, though the proportion of terrestrial insects in stomach contents was high throughout the study period. This may be because of the absence of other salmonid fishes such as river residential cherry salmon, *Oncorhynchus masou masou*, and/or white-spotted charr in the Shiretoko Peninsula that would usually compete for these terrestrial insects.

Chapter 3

While the previous chapter discussed how seasonal changes in the stomach contents of the Dolly Varden charr indicated its low selectivity for prey, it did not take into consideration the density of prey species in the environment. In this chapter, therefore, four selectivity indices were applied using the stomach contents of the Dolly Varden charr captured simultaneously, and the drifting or benthic animals were quantitatively sampled to clarify the prey selectivity of the charr.

The survey was conducted on July 28, 2000, and July 27, 2002, in the Ikushina River and the Churui River in the Shiretoko Peninsula. The Dolly Varden charr were collected by electric fishing or fishing while drifting animals were sampled with six nets in the morning, during the day, and in the evening for 1 hour and the converted into density per cubic meter from the drainage volume. The benthic animals were collected twice each at rapid, riffle, and pool using a Surber net with a quadrant of 25×25 cm and were converted from the distribution within a rapid, riffle, or pool in the survey area to the average density of the whole survey section. Ivlev (1955), Jacobs (1974), Strauss (1979), and Chesson (1978) were used as selection indices. Prey species of 32 families appeared in the stomach contents of the Dolly Varden charr while 36 families of drifting animals were found in the drifting samples, and 20 families of benthic animal appeared in the benthic samples. For selection indices, Ivlev, Jacobs, and Strauss equations were judged to be inappropriate for comparison given the different environments of the survey areas. Combined use of the Strauss and Chesson equations showed a negative selection for the benthic Ephemeroptera nymphs in the Ikushina River and a positive selection for the benthic Trichoptera larvae in the Churui River. From this, it was hypothesized that the Dolly Varden charr were randomly feeding on drifting animals but selectively feeding on benthic animals. In the previous chapter, it was predicted that the selectivity of the charr to the prey species was low; the results of this chapter suggest that that same is true for the drifting animals.

In this study, the prey species were classified by order and applied to the selection indices. However, because the behavioral pattern of species in the same order do differ, the selection indices would be ideally applied at the species level. Additionally, there were reports that the differences in stomach contents were caused by interspecific and/or intraspecific hierarchy in river residential salmonids, making it necessary to analyze body size in relation to hierarchy.

Chapter 4

Hierarchies are known to occur within populations of river salmonids, with these

hierarchies causing differences in the feeding habits of the salmonids. Relationships between body size and hierarchy have also been reported to occur within populations. In the previous chapter, differences were observed in the feeding habits of the Dolly Varden charr in the Shiretoko Peninsula, suggesting that hierarchy influenced nutritional conditions. In this chapter, therefore, the author investigated various nutritional conditions of the Dolly Varden charr to determine the influence of differences in body size on nutritional condition.

Every month from May to October 2004, the Dolly Varden charr were captured on the Pereke River in the Shiretoko Peninsula by electric fishing and stored at -85°C until analysis. Condition factor, liver weight index, and intestinal/standard length ratio were used as indicators of morphological nutritional condition, while the columnar epithelial cell length of the intestinal wall was used as an indicator of histological nutritional condition, and the lipid contents (triglyceride and phospholipid) in liver and amount of nucleic acid or protein in muscle were used as indicators of physiological nutritional condition. Based on the standard length, body weight, liver weight, stomach content weight, and gut length, the condition factor, index of stomach fullness, liver weight index, and intestinal length/standard length ratio were calculated. Continuous tissue sections were prepared for the anterior and posterior portion of the intestines using an ordinary paraffin embedding method, hematoxylin-eosin staining was performed, and the columnar epithelial cell length was measured under an optical microscope. Commercially available reagent kits were used for quantitative determination of lipids, including STS variant by Nakano (1985) for nucleic acid quantification and the Lowry method (Lowry et al., 1951) for protein measurement.

Condition factor and liver weight index gradually decreased from May, showed the highest value in September, and then decreased again in October. The gonad somatic index showed low values in May and June, followed by high values in August and September before declining in October. The intestinal length/standard length ratio gradually decreased from May to October. There were few positive correlations between these indicators and standard length. From the seasonal change in the gonad somatic index, it appeared that the peak in Dolly Varden charr spawning was in September. Additionally, since the condition factor and liver weight index showed a similar change to the change in the gonad somatic index, these indices were considered to be related to maturation. The columnar epithelial cell length in the anterior intestine showed the highest value in June and the lowest value in August, whereas the cell length in the posterior intestine showed the lowest value in June and the highest value in September. Since the change in the cell length in the posterior intestine showed a similar pattern to

that of the morphological nutritional condition, it was thought that the cell length in the posterior intestine was a good indicator of nutritional condition. Both triglyceride and phospholipid content gradually decreased from May to July, showed the highest value in September, and sharply decreased in October. There was no correlation between condition factor, liver weight index intestine length/standard length ratio, and both lipids; there was also no correlation between body size and both lipids. Since both lipid changes showed seasonal changes similar to the morphological nutritional indicator, lipid content was also considered to be affected by maturation. No significant change was observed in the amount of DNA, with the protein/DNA ratio increasing from May to August and low in September and October. In addition, the RNA/DNA ratio decreased from May to October except for September. No correlation was found between these values and the body size. These results suggest that there is no relationship between nutritional conditions such as cell size, protein synthesis activity, and hierarchy and that the physiological nutritional condition fluctuates with maturation.

There was no clear correlation between indicators of various nutritional conditions and body size. Furthermore, since most indicators showed a seasonal pattern similar to the gonad somatic index, it was hypothesized that nutritional condition was strongly influenced by maturation. The dominant individuals were initially thought to have a better nutritional condition because they fed on a more nutritious diet, but these results show no clear relationship between body size and each indicator. One explanation may be that surplus energy was not stored in the body but was consumed for growth. The range of the triglyceride content in this study was very narrow from June to September. This suggests that the energy stored in the body is constant regardless of body size and that surplus energy may be used for growth.

Chapter 5

The only river residential salmonid inhabiting the Ikushina River and the Churui River was the Dolly Varden charr. As there was, therefore, no competition between other salmonid fishes and the Dolly Varden charr in this investigation area, it was considered to represent the basic feeding habits of the Dolly Varden charr.

Seasonal changes in the feeding habits of the Dolly Varden charr were observed, such as their feeding mainly on Ephemeroptera nymphs in June and Diptera larvae in October. It was hypothesized that the Dolly Varden charr were feeding on prey that was easier to feed on at specific times. From the investigation of selectivity, it was found that the Dolly Varden charr showed positive selection for Trichoptera larvae. In other words, as

Ephemeroptera mainly emerges in spring there was a large biomass of their nymphs before emergence that the Dolly Varden charr then fed on. In summer, the activity of terrestrial insects increases including the number of dives they make to the river, allowing the Dolly Varden charr to feed on them. In autumn, the Dolly Varden charr fed on midge larvae because the biomass of other aquatic insects was low. The selectivity result was considered to show positive selection for Trichoptera larvae as a result of using the July sample. However, considering the hierarchy in the population, the selectivity seen in this study may be caused by the feeding of subordinate individuals on Trichoptera larvae. Therefore, to more clearly characterize the feeding habits of the Dolly Varden charr, it was necessary to analyze these results in relation to body size. In this study, Ivlev (1961), Jacobs (1974), Chesson (1978), and Strauss (1979) were used as bait selection indices. Although these equations are superior, there were also disadvantages in their use. To study selectivity for bait and not only the Dolly Varden charr, it appears that improvements need to be devised for these equations or a new formula developed.

While it was initially thought that dominant individuals ate a more nutritious diet, in this study there was little correlation between morphological or physiological nutritional conditions and standard length. However, in reality, large individuals are considered to be dominant individuals. This discrepancy is likely to be because the indicators used in this study are mainly indicative of the accumulated amount of energy. From this, the energy stored in the body is considered to be constant irrespective of hierarchy, and surplus energy is thought to be used for growth.

Taken together, these results suggest that many Dolly Varden charr prefer the Trichoptera larvae that are abundant in pools; depending on the season; however, other prey species, such as terrestrial insects, salmon eggs, and other aquatic insects, were also needed. To supply these prey species to the Dolly Varden charr the environment of the river, such as rapids or pools; the environment of the developed riparian forest where terrestrial invertebrates such as spiders or ants can fall into the river; and the environment where the pink salmon swim in the upper reaches and spawn need to be considered. Consequently, it seems necessary to preserve these environments from not only the perspective of the river ecosystem but also the entire landscape. From this perspective, the habitat environment of the rivers of the Shiretoko Peninsula examined in this study appeared to be good. However, approximately 40% of the rivers in the Peninsula have artificial structures installed, with only approximately 25% of the structures improved. As there are still many unmodified structures, urgent improvement is needed. Many roads also cross these rivers, particularly those rivers that occur outside

the world natural heritage area. Revetments are, therefore, necessary upstream and downstream of the bridge that, in addition to reducing the supply of prey species down the river, may allow overfishing by anglers by increasing the ease of approach to these rivers. It is, therefore, necessary to consider not only the rivers in the world natural heritage site but also those outside it.

引用文献

- Allan, J. D. and M. M. Castillo, 2007. Stream Ecology: Structure and function of running waters. Springer, Dordrecht, 436pp.
- 青山智哉, 1997. 降海型アメマス の日本海における長距離移動. 北海道立水産孵化場研究報告, 51: 63-65.
- Armstrong, R. H. and J. E. Morrow, 1980. The dolly varden charr, *Salvelinus malma*. 99-140pp. "Charrs" (edited by Balon, E. K.), Dr W. Junk bv Publishers, Hague, 928pp.
- 東 照雄, 1996. 秋季オホーツク海および北西太平洋に分布するシロザケ・カラフトマス幼魚の成長・栄養状態に関する考察. さけ・ます調査報告, 41: 147-174.
- Behnke, R. J., 1972. The systematics of salmonid fishes of recently glaciated lakes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 29: 639-671.
- Behnke, R. J., 1984. Organizing the diversity of the Arctic charr complex. In: *Biology of the Arctic charr*. Edited by Johnson, L. and Burns, B. L., Manitoba Press, Winnipeg. 3-21pp.
- Buckley, L. J., 1984. RNA-DNA ratio: an index of larval fish growth in the sea. *Marine Biology*, 80: 291-298.
- Bulow, E. J., 1987. RNA-DNA ratio as indicators of growth in fish: a review. "the age and growth of fish" (ed. By R. C. Summerfelt and G. E. Hall), Iowa state University Press, Ames, Iowa, 45-64pp.
- Chesson, P. L., 1978. Measuring preference in selective predation. *Ecology*, 59: 211-215.
- Dunham, C. Baxter, K. Fausch, W. Fredenberg, S. Kitano, I. Koizumi, K. Morita, T. Nakamura, B. Rieman, K. Savvaitova, J. Stanford, E. Taylor and S. Yamamoto, 2008. Evolution, ecology, and conservation of Dolly Varden, white spotted char, and bull trout. *Fisheries*, 33(11): 537-550.
- Esin, E. V., Sorokin Y. V. and Metal'nikova, 2015. Biology of residen Dolly Varden trout *Salvelinus malma* (Salmonidae) from a river with increased natural concentration of toxicants and suspension (Eastern Volcanic Belt of Kamchatka). *Journal of Ichthyology*, 54: 68-77.
- Fausch, K. D., C. V. Baxter and M. Murakami, 2010. Multiple stressors in north temperate streams: lessons from linked forest-stream ecosystems in northern Japan. *Freshwater Biology*, 55: 120-134.
- Folkvord, A. and E. Moksness, 1995. RNA/DNA ratios and growth of herring larvae. *Marine Ecology Progress Series*, 121: 311-312.
- 福田雅明・矢野 豊・中野 広・杉本元彦, 1986. クロガシラカレイ稚仔魚の成長に伴うタンパク質量と核酸量の変化. 日本水産学会誌, 52: 951-955.
- 福田雅明・中野 広・山本和久, 1986. ニシンの発育初期における体成分の変化. 北大水産彙報, 37: 30-37.

- 古川哲夫, 1978. イワナとアマゴの空間利用と棲みわけ. アニマ, 62: 17-23.
- Furukawa-Tanaka, T., 1985. The ecology of salmonid fishes in Japanese mountain streams. 1. Food condition and feeding habit of Japanese charr, *Salvelinus leucomaenis* (Pallas). *Japanese Journal of Ecology*, 35: 481-504.
- Furukawa-Tanaka, T., 1992. Optional feeding position for stream fishes in relation to invertebrate drift. *Humans and Nature*, 1: 63-81.
- 御勢久右衛門, 1979a. 日本産カゲロウ類(1). 海洋と生物, 1: 38-44.
- 御勢久右衛門, 1979b. 日本産カゲロウ類(2). 海洋と生物, 2: 40-45.
- 御勢久右衛門, 1979c. 日本産カゲロウ類(3). 海洋と生物, 3: 58-60.
- 御勢久右衛門, 1979d. 日本産カゲロウ類(4). 海洋と生物, 4: 43-47.
- 御勢久右衛門, 1979e. 日本産カゲロウ類(5). 海洋と生物, 5: 51-53.
- 御勢久右衛門, 1980a. 日本産カゲロウ類(6). 海洋と生物, 6: 76-79.
- 御勢久右衛門, 1980b. 日本産カゲロウ類(7). 海洋と生物, 7: 122-123.
- 御勢久右衛門, 1980c. 日本産カゲロウ類(8). 海洋と生物, 8: 211-215.
- 御勢久右衛門, 1980d. 日本産カゲロウ類(9). 海洋と生物, 9: 286-288.
- 御勢久右衛門, 1980e. 日本産カゲロウ類(10). 海洋と生物, 10: 366-368.
- 御勢久右衛門, 1980f. 日本産カゲロウ類(11). 海洋と生物, 11: 454-457.
- 御勢久右衛門, 1981. 日本産カゲロウ類(12). 海洋と生物, 12: 59-62.
- 御勢久右衛門, 1982. 自然水域における肉眼的底生動物の環境指標性について. 環境科学研究報告集, B-121-R12-10, 実験水路による底生動物の環境指標性の研究: 9-16.
- 羽田良禾・富田光政, 1949. 湖沼プランクトンと魚類との関係. I. 然別湖のオシロコマ. 生物, 4: 21-26.
- 隼野寛史・永田光博・宮腰靖之, 1999. 北海道北部増幌川におけるサクラマス幼魚の秋季放流実験 1. サイズの異なる 4 群の栄養状態と冬季の生存率. 北海道水産孵化場研報, 53: 39-47.
- 林 宏昭, 1998. 藻琴川の底生動物の分布に関する調査研究. 東京農業大学生物産業学部卒業論文, 54pp.
- 早矢仕有子, 1997. シマフクロウ *Ketupa blakistoni* における保全生物学的研究. 北海道大学博士論文, 142pp.
- Heiser, D. W., 1966. Age and growth of anadromous Dolly Varden char *Salvelinus malma* (Walbaum) in Eva Creek, Baranof Island, southeastern Alaska. *Alaska Department Fish and Game, Research. Report*, 5: 29p.
- 疋田豊彦, 1962. 北海道東部河川に遡上したオシロコマについて, 北海道立水産孵化場研究報告, 17: 59-63.
- 平嶋義宏・森本 桂・多田内 修, 1989. 昆虫分類学. 川島書店, 東京, 597pp.
- 北海道, 2002. 北海道の希少野生生物 北海道レッドデータブック 2001.

<http://rdb.hokkaido-ies.go.jp/>

- Honda, H., 1992. Feeding selection in the marbled sole, *Limanda yokohamae*. *Tohoku Journal of Agricultural Research*, 43: 33-42.
- Honma, Y., N. Hokari and E. Tamura, 1972. Studies on Japanese Chars of the Genus *Salvelinus*-IV. The Food of *S. leucomaenis*, *Jap. J. Ichthyology*, 19(4): 255-262.
- Hynes, H. B. N., 1975. The stream and its valley. *Internatinal Vereinigung fur theoretische und angewandte Limnologie, Verhandlungen*, 19: 1-15.
- 井尻憲司, 1979. 幾品川におけるカゲロウ目幼生の分布, 知床博物館研究報告, 1: 11-14.
- 犬飼哲夫・佐藤信一, 1943. 然別湖に於けるミヤベイワナ (*Salvelinus miyabei* Oshima) の産卵習性に就いて. *動物学雑誌*, 55: 78-79.
- 石田壽老, 1942. 樺太のオシヨロコマ (2) オシヨロコとカラフトイワナ. *動物学雑誌*, 54(11): 431-439.
- 石城謙吉, 1967. 東北海道伊茶仁川に遡上したオシヨロコマについて, *日本生物地理学会会報*, 24: 37-43.
- 石城謙吉, 1984. イワナの謎を追う, 岩波新書, 東京, 216pp.
- Ishigaki, K., 1987, Studies on the Biology in the Early Stages of Two Types of Chars in Hokkaido. *Res. Bull. College Experiment Forests*, 44(3): 1121-1141.
- 石城謙吉, 1988. 北方圏の魚たち, 北海道の淡水魚編, 南限に生きるイワナ. *北方圏*, 62: 103-106.
- Ivlev, V. S., 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale University Press, New Haven, 41-115pp.
- 岩井 保, 1991. 魚学概論第二版. 恒星社厚生閣, 東京, 183pp.
- IUCN, 2005. World heritage outlook, Conserving our natural wonder, Shiretoko. http://www.worldheritageoutlook.iucn.org/search-sites/-/wdpaid/en/902482?p_p_auth=rVuYfC0y (最終アクセス 2017 年 1 月 11 日)
- Jacobs, J., 1974. Quantitative measurements of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia*, 14: 413-417.
- Johnson, J. H. and Ringler, N. H., 1980. Diets of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*) relative to prey availability. *Canadian Journal of Zoology*, 58: 553-558.
- JPF ユーラップ川グループ, 1973. ユーラップ川の生物群集の生産力に関する研究. JPF ユーラップ川グループ, 49pp.
- 帰山雅秀, 1976. ヌップク川における水生動物の生態学的研究. 北海道サケ・マス孵化場研究報告, 245: 75-85.
- 帰山雅秀・越野陽介, 2013. サケは海川森連環のかけはしーサケが陸域生態系を豊かにする. サケ学大全 (帰山雅秀・永田光博・中川大介編), 北海道大学出版会, 札幌, 43-46pp.

- 可児藤吉, 1944. 溪流性昆虫の生態学, 可児藤吉全集. 思索社, 東京, 3-91pp.
- 環境庁, 1998. レッドリスト 鳥類. http://www.biodic.go.jp/rdb/rdb_f.html (最終アクセス 2017 年 1 月 11 日)
- 環境庁, 1999. レッドリスト 淡水魚類. http://www.biodic.go.jp/rdb/rdb_f.html (最終アクセス 2017 年 1 月 11 日)
- 笠原 昇・佐々木義隆・培 翼・中野 広, 1993. 成長に伴うカラフトマス卵および仔, 稚魚の海水適応能の発達と脂質クラス成分の変化. 北海道水産孵化場研報, 47: 21-26.
- 加藤文男, 1989. 福井県の河川に生息するヤマメの生活史. 福井市立郷土自然科学博物館研究報告, 36: 87-106.
- 加藤文男, 1992a. 九頭竜川水系のイワナの形態と生態. 日本海域研究所報告, 24: 35-48.
- 加藤文男, 1992b. 長良川・揖斐川水系のイワナの形態と生態に関する知見. 水産増殖, 40(2): 145-152.
- 河口洋一・中村太士, 2013. 河川生態系の復元. 河川生態学(中村太士編), 講談社, 東京, 297-319pp.
- Kawaguchi, Y. and S. Nakano, 2001. Contribution of terrestrial invertebrates to the annual resource budget for salmonids in forest and grassland reaches of a headwater stream. *Freshwater Biology*, 46: 303-316.
- 川合禎次, 1964. 北海道常呂川の水棲動物相, とくにパルプ廃水がそれにおよぼす影響について. 陸水学雑誌, 25: 15-22.
- 川合禎次, 1966. 十勝川水系の水生昆虫調査. 北海道サケ・マス孵化場研究報告, 20: 65-81.
- 川合禎次(編), 1985. 日本産水生昆虫検索図説. 東海大学出版会, 東京, 409pp.
- 川村 博, 森のサケ、サクラマスは人と生きるサケ. サケ学大全(帰山雅秀・永田光博・中川大介編), 北海道大学出版会, 札幌, 59-62pp.
- 木村清朗, 1976. ミヤベイワナとその仔・稚魚. 九大農学芸誌, 30: 191-197.
- 北川礼澄, 1986. 指標生物シリーズ 1, ユスリカ. 山海堂, 東京, 96pp.
- 北野文明・中野 繁・前川光司・小野有五, 1995. 河川型オショロコマの流程分布に対する水温の影響および地球温暖化による生息空間の縮小予測. 野生生物保護, 1: 1-11.
- 北野 誠・中野 繁, 1991. 知床半島, 幌別川水系におけるオショロコマ(*Salvelinus malma*)の成長, 性成熟および食性. 知床博物館研究報告, 13: 1-11.
- 北野 聡・中野 繁・井上幹生・下田和孝・山本祥一郎, 1993. 北海道幌内川において自然繁殖したニジマスの採餌および繁殖生態. 日本水産学会誌, 59(11): 1837-1843.
- 小宮山英重, 1981. 知床半島の河川の淡水魚相とその特徴, 知床半島の自然生態系総合調査報告(動物編). 北海道, 4-19pp.
- 小宮山英重, 1982. 斜里川水系の淡水魚相. 知床博物館研究報告, 4: 29-35.
- 小宮山英重, 2003. 知床の淡水魚. しれとこライブラリー4 知床の魚類, p10-141. 北海道新聞社, 札幌.

- Komiyama, E., N. Ohtaishi. and K. Maekawa, 1982. Occurrence of a Sea-run Type of the Dolly Varden in the Shiretoko Peninsula, Hokkaido. *Japanese Journal of Ichthyology*, 29: 298-302.
- 久保達郎, 1967. 北海道然別湖産のオシヨロコマ *Salvelinus malma* に関する生態学的並びに生理学的研究. 北海道サケ・マス孵化場研究報告, 21: 11-33.
- 桑原禎知・高橋剛一郎・山中正美, 2005. 知床における河川情報の整理に関する試み-ダムのリスト. 知床博物館研究報告, 26: 1-8.
- 桑原 連・川野雅弘・山中 薫, 1993. 網走川本支流・周辺河川の底生動物とその分布状況. 網走市郷土博物館友の会, モヨロ, 32: 3-21.
- Larry, G. S., 1987. ライフサイエンス基礎生化学, 第13章 脂質と生体膜(駒野徹・中澤淳・中澤晶子・酒井充・森田潤司共訳), p213-225. 化学同人, 京都.
- Lechowicz, M. J., 1982. The sampling characteristics of electivity indices. *Oecologia*, 52: 22-33.
- Lowry, O. H., N. J. Rosenberough, A. R. Farr and R. J. Randall, 1951. Protein measurement with folin phenol reagent. *Journal of Biological Chemistry*, 192: 265-275.
- 前川光司, 1973. 知床地方で採集した降海期のオシヨロコマについて. 魚類学雑誌, 24: 49-56.
- 前川光司, 1977a. 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.
- 前川光司, 1977b. 然別湖産イワナの変異性に関する研究Ⅲ, オシヨロコマ *Salvelinus malma* の地理的変異と然別湖産イワナの形態的特徴. 魚類学雑誌, 24: 49-56.
- 前川光司・高橋剛一郎, 1997. 溪流魚と砂防工事. 砂防学会誌, 50: 61-66.
- 丸井博紀・高井幹夫, 2000. 原色川虫図鑑. 全国農村教育協会, 東京, 244pp.
- 松尾英樹, 1993. 河川型オシヨロコマにおける産卵床および産卵行動に関する研究. 東京農業大学卒業論文, 74p.
- 真山 紘, 1992. サクラマス *Onchorhynchus masou* (Brevoort)の淡水域の生活および資源培養に関する研究. 北海道さけマス孵化場研究報告, 46: 1-156.
- McLees, J. M. and T. W. Moon, 1989. Seasonal changes in the intestinal mucosa of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum), from Passamaquoddy Bay, New Brunswick. *Journal of Fish Biology*, 35: 381-393.
- McPail, J. D., 1961. A systematic study of the *Salvelinus alpinus* complex in north America. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 18: 793-816.
- Miyasaka, H. and S. Nakano, 1999. Effects of drift- and benthic-foraging fish on the drift dispersal of three species of mayfly nymphs in a Japanese stream. *Oecologia*, 118: 99-106.
- 宮地伝三朗・川那部浩哉・水野信彦, 1976. 原色日本淡水魚図鑑, 保育社, 東京, 1-462pp.

- 水野信彦・御勢久右衛門, 1972. 河川の生態学. 築地書館, 東京, 245pp.
- Montgomery, W. L. and P. E. Pollak, 1998. Gut anatomy and pH in a red sea surgeonfish, *Acanthurus nigrofusus*. *Marine Ecology Progress Series*, 44: 7-13.
- 森田健太郎・岸 大弼・坪井潤一・森田晶子・新井崇臣, 2003. 北海道知床半島の小河川に生息するニジマスとブラウンマス. 知床博物館研究報告, 24: 17-26.
- Morita, K.S. Morita, M. Furukawa and T. Nagasawa, 2009. Offshore Dolly Varden charr (*Salvelinus malma*) in the North Pacific. *Environmental Biology of Fishes*, 86: 451-456.
- 長坂 有・斉藤新一郎・成田俊司, 1990. 厚田川における河畔林の昆虫類-魚類への餌資源供給の視点から-. 日林北支論, 38: 224-226.
- 長坂 有・柳井清治・佐藤弘和, 1996. 河畔林から川への落下昆虫とサクラマスの胃内容物の比較検討. 北海道立林業試験場研究報告, 33: 70-77.
- 名越 誠, 1980. 三重県平倉川におけるアマゴ(*Oncorhynchus rhodurus*)の体の大きさと食物の関係. 魚類学雑誌, 26(4): 342-350.
- 名越 誠・中野 繁・徳田幸憲, 1988. 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, 54(1): 33-38.
- Nakamura, T., M. Takashi and S. Watanabe, 1998. Validity of age determination in the fluvial Japanese charr *Salvelinus leucomaenis* by scale reading. *Fisheries Science*, 64: 385-387.
- Nakamura, F. and E. Komiyama, 2009. A challenge to dam improvement for the protection of both salmon and human livelihood in Shiretoko, Japan's third natural heritage site. *Landscape Ecological Engineering and Springer*, 6: 143-152.
- 中野 広, 1988. 海産魚類初期生活史研究の手法 13. 仔稚魚研究のための核酸の定量法. 海洋と生物, 54: 23-26.
- 中野 広, 1991. 生体成分の生化学的分析. 魚類の初期発育(田中 克編), 恒星社厚生閣, 東京, pp.83-96.
- 中野 広・安藤義秀・白旗総一郎, 1985. 成長にともなうサケ稚魚の酸性フォスターゼ活性, 総蛋白質, RNA および DNA 量の変化. 北水研報告, 50: 11-77.
- Nakano, S., 1994. Variation in agonistic encounters in a dominance hierarchy of freely interacting red-spotted masu salmon(*Oncorhynchus masou ishikawai*), *Ecology of Freshwater Fish*, 3: 153-158.
- Nakano, S., 1995a. Competitive interactions for foraging microhabitats in a size-structured interspecific dominance hierarchy of two sympatric stream salmonids in a natural habitat. *Canadian Journal of Zoology*, 73: 1845-1854.
- Nakano, S., 1995b. Individual differences in resource use, growth and emigration under the influence of a dominance hierarchy in fluvial red-spotted masu salmon in a natural habitat. *Journal of Animal Ecology*, 64: 75-84.
- Nakano, S., K. D. Fausch, T. Furukawa-Tanaka, K. Maekawa and H. Kawanabe, 1992. Resource

- utilization by bull char and cutthroat trout in a mountain stream in Montana, U.S.A.. *Japanese Journal of Ichthyology*, 39: 211-217.
- Nakano, S. and T. Furukawa-Tanaka, 1994. Intra- and Interspecific dominance hierarchies and variation in foraging tactics of two species of stream dwelling chars. *Ecological Research*, 9: 9-20.
- 中野 繁・井上幹生・桑原禎知・豊島照雄・北條 元・藤戸永志・杉山 弘・奥山 悟・笹賀一郎, 1995. 北海道大学手塩・中川地方演習林および隣接地域における淡水魚類相と治山・砂防ダムが分布に及ぼす影響. 北海道大学農学部演習林研究報告, 52: 95-109.
- Nakano, S., T. Kachi and M. Nagoshi, 1991. Individual growth variation of red-spotted masu salmon, *Oncorhynchus masou rhodurus*, in a mountain stream. *Japanese Journal of Ichthyology*, 38: 263-270.
- Nakano, S., Y. Kawaguchi, Y. Taniguchi, H. Miyasaka, Y. Shibata, H. Urabe and N. Kuhara, 1999. Selective foraging on terrestrial invertebrates by rainbow trout in a forested headwater stream in northern Japan. *Ecological Research*, 14: 351-360.
- Nakano, S., F. Kitano and K. Maekawa, 1996. Potential fragmentation and loss of thermal habitats for charrs in the Japanese archipelago due to climatic warming. *Freshwater Biology*, 36: 711-722.
- Nakano, S., H. Miyasaka and N. Kuhara, 1999. Terrestrial-aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web. *Ecology*, 80: 2435-2441.
- Nakano, S. and M. Murakami, 2001. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98: 166-170.
- 中田 淳, 1991. オショロコマ, 北のさかなたち. 長澤和也・鳥澤 雅(編), 北日本海洋センター, 札幌, 46-49pp.
- 野村哲一・浦和茂彦・福若雅章・東屋和範, 2002. 脂質分析によるさけ・ます類の栄養状態に関する調査. サケ・マス資源管理センター・北海道区水産研究所報告, 53-59.
- 小栗幹郎, 1977. 第四章 消化と吸収, 魚類生理学概論(田村保編), p84-103. 恒星社厚生閣, 東京.
- Okada, Y., 1960. Studies of the freshwater fishes of Japan. Part 2. *Journal of Faculty of Fisheries, Prefectural University of Mie*, 4: 328-332.
- 沖野外輝夫, 2002. 新・生態学への招待、河川の生態学. 共立出版株式会社, 東京, 132pp.
- Oleinik, A. G., L. A. Skurikhina and VI. A. Brykov, 2013. Population genetic structure of northern Dolly Varden char *Salvelinus malma malma* in Asia and North America. *Russian Journal of Genetics*, 47: 1456-1467.
- 大島正満, 1938. 本邦産イハナに関する研究(2). 植物及び動物, 6(10): 1669-1674.

- 太田 亨・山田 実, 1974. サクラマスの脂質—Ⅲ. 降海時期における河川残留型および降海型サクラマス幼魚の脂質組成. 日本水産学会誌, 40: 707-713.
- 佐原雄二, 1987. UPBIOLOGY, 魚の採餌行動. 東京大学出版会, 東京, 118pp.
- 斉藤條二・杉若圭一, 1984. 暑寒別川に遡上したオシロコマについて. 水産孵化場研報, 39: 123-126.
- 坂田澄雄・中野 広・安藤義秀・白旗総一郎, 1985. 成長にともなうサケ稚魚のグリコーゲンと脂質含量の変化. 北水研報告, 50: 79-82.
- 里見至弘, 1969. コイ稚魚の体成分(核酸, リン脂質, 全磷, 水分)に及ぼす飽食と絶食の影響. 淡水研報, 19: 47-72.
- 佐藤成史, 1998. 瀬戸際の渓魚たち. つり人社, 東京, 284pp.
- 示野貞夫・四方崇文, 1996. 魚類の栄養状態とその調節, (4) 給餌量に対する代謝応答. 水産の研究, 15: 47-51.
- 下田和孝, 2003. 24—オシロコマ, 新北のさかなたち(上田吉幸・前田圭司・嶋田 宏・鷹見達也編), 北海道新聞社, 札幌, 122-125pp.
- 下田和孝・中野 繁・北野 聡・井上幹生・小野有五, 1993. 知床半島における河川魚類群集の現状—特に人間活動の影響を中心に—. 北海道大学大学院地球環境科学研究科紀要, 6: 17-27.
- Strauss, R. E., 1979. Reliability estimates for Ivlev's electivity index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection. *Transactions of the American Fisheries Society*, 108: 344-352.
- 杉山央祐, 2002. 知床半島河川の降海型オシロコマの海水適応能に関する研究. 東京農業大学卒業論文, 49p.
- 鈴木満平・山下倫明・藤田盛人・菊池 弘・中野 広・R. Ordonio, 1994. 仔稚魚脂質の微量分析法. 中央水研報, 6: 1-7.
- 鈴木俊哉, 1993. サケ科魚類の消化速度. 北海道サケ・マス孵化場研究報告, 47: 101-107.
- 高橋剛一郎, 1981. 知床半島における河川工事・河川工作物と魚類の保護について. 知床半島自然生態系総合調査報告書・動物編(大秦司紀之編), p28-42.
- 鷹見達也, 2003. 23—アメマス. 新北のさかなたち(上田吉幸・前田圭司・嶋田 宏・鷹見達也編), 北海道新聞社, 札幌, 118-121pp.
- 鷹見達也・新谷康二・坂本博幸・田中寿雄, 1995. 北海道におけるオシロコマの生息状況. 魚と水, 32: 5-10.
- Takenaka, T., 1998. Distribution, Habitat Environment, and Reasons for Reduction of the Endangered Blakiston's Fish Owl in Hokkaido, Japan. 北海道大学博士論文. 112pp.
- Takeuchi, T., J. Sampekalo, T. Nomura and T. Watanabe, 1990. Lipid contents and classes in gill of masu Salmon, *Oncorhynchus masou*, during parr-smolt transformation. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56: 1527.

- 田中寿雄, 1994. 淡水魚類. 水産庁(編), 日本の希少な野生水生生物に関する基礎資料 (1), (社)水産資源保護協会, 東京, 414-423pp.
- 谷口義則・岸 大弼・三宅 洋・河口洋一・岩田智也・三橋弘宗・野崎健太郎・村上正志・西川 絢子・加藤千佳・中野 繁, 2000. 知床半島の河川におけるオショロコマおよびサクラマス の個体群の現状. 知床博物館研究報告, 21: 43-50.
- Toledo, D. J., S. N. Golez, M. Doi and A. Ohno, 1997. Food selection of early grouper, *Ephinephelus coioides*, larvae reared by the semi-intensive method. *Suisanzoshoku*, 45: 327-337.
- 虎尾 充, 2001. 網走湖産ワカサギ, *Hypomesus nipponensis* の生活史に関する発育段階的研究. 東京農業大学博士論文, 145pp.
- 豊島照雄・中野 繁・井上幹生・小野有五・倉茂良匡, 1996. コンクリート化された河川流路に おける微生物場所の再造成に対する魚類個体群の反応. 日本生態学会誌, 46: 9-20.
- 津田松苗, 1962. 水生昆虫学. 北隆館, 東京, 269pp.
- 馬谷佳幸, 2002. ペレケ川におけるオショロコマの移動と成長について. 東京農業大学卒業 論文, 94pp.
- Umatani, Y., T. Arai and K. Maekawa, 2008. Variation in migratory history of Dolly Varden in a stream with an artificial dam in the Shiretoko Peninsula, Hokkaido, Japan. *Environmental Biology of Fishes*, 83: 37-44.
- 鷺谷いづみ・矢原徹一, 1996. 保全生態学入門. 文一総合出版, 東京, 271pp.
- Wedemeyer, G. A., R. L. Saunders and W. C. Clarke, 1980. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous Salmonids. *Marine Fisheries Review*, 1-14.
- Williamson C. E., W. Dodds, T. K. Kratz and M.E. Palmer, 2008. Lakes and streams as sentinels of environmental change in terrestrial and atmospheric processes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6: 247-254.
- 山本敦也, 2009. 知床半島の小河川におけるニジマスの分布状況と食性. 野生生物保護, 11: 19-28.
- 山本敦也・桑原 蓮, 2002. 幾品川および忠類川におけるオショロコマ (*Salvelinus malma*) の 食性. 知床博物館研究報告, 23: 21-30.
- 山本敦也・桑原 蓮, 2004. 幾品川と忠類川におけるオショロコマの天然餌料に対する選択性 (2002). 知床博物館研究報告, 25: 43-54.
- Yamamoto, S., K. Maekawa, K. Morita, P. A. Crane and A. G. OLeinik, 2014. Phylogeography of the Salmonid fish, Dolly Varden *Salvelinus malma*: multiple glacial refugia in the North Pacific Rim. *Zoological Science*, 31: 660-670.
- 山中正美・村上隆弘, 2013. 知床世界自然遺産地域の管理. オホーツクの生態系とその保全 (桜井泰憲・大島慶一郎・大泰司紀之編), 北海道大学出版会, 札幌, 417-424pp.

- 柳井清治, 2013. 森林域と河口・沿岸生態系とのつながり. 河川生態学(中村太士編), 講談社, 東京, 215-228pp.
- 柳井清治・寺澤和彦・永田光博, 1996. 北海道南部山地溪流における流下昆虫の動態とサクラマス幼魚 (*Onchorhynchus masou* Brevoort) の摂餌生態. 北海道林業試験場研究報告, 33: 44-59.
- 柳井清治・寺澤和彦, 1992. 道南小河川における底生・流下・落下昆虫量の季節変化-林相の異なる4つの河畔林における比較-. 日林北支論, 40: 199-201.
- Yoshiyasu, K., 1973. Starch-gel electrophoresis of hemoglobins of freshwater salmonid fishes in northeast Japan. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 39: 449-459.
- Zenitani, H., 1995. Analysis of lipid components for determining the nutritional condition of sardine larvae *Sardinops melanostictus*. *Fisheries Science*, 61: 725-726.

附表

Appendix T1. List of stomach content in the Dolly Varden collected from Ikushina River (Area 1)

SPECIES		DATE		Jun.		Jul.		Aug.		Sep.		Oct.	
				ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
Aquatic animals													
EPHEMEROPTERA nymph													
Baetidae,	Baetis spp.	1.33	4.23	0.33	0.80	0.80	1.07	0.37	1.33	0.07	0.47		
	Cloeon spp.	0.07	0.53			0.07	0.40						
	Pseudocloeon spp.	0.60	2.87			0.10	0.33						
	Centroptilum spp.	0.03	0.47										
	other	1.43	4.20	0.80	2.90	1.03	1.20	0.10	0.40	0.27	0.87		
Ephemerellidae,	Drunella kohonoae	0.60	5.23	0.03	1.33	0.13	1.10						
	Drunella basalis	0.03	1.50	0.03	1.33	0.03	0.23			0.07	0.43		
	Drunella trispina			0.07	2.30								
	Drunella sp.	0.20	1.70					0.03	0.10				
	Cincticostella nigra	0.03	0.77			0.03	0.23						
	other	0.10	0.87			0.07	0.90						
Heptageniidae,	Epeorus latifolium	0.03	1.97	0.07	1.77	0.23	2.10						
	Epeorus ikanonis	0.03	0.20										
	Epeorus uenoi							0.10	0.20				
	Epeorus spp.	0.17	1.70	0.07	0.00	0.03	0.00						
	other	1.07	12.23	0.20	1.20	0.03	0.27						
Leptophlebiidae,	Paraleptophlebia westoni	0.03	0.10										
	Paraleptophlebia spp.	0.03	0.20			0.07	0.07	0.00	0.57				
Ephemeridae,	Ephemera strigata			0.03	3.37								
PLECOPTERA nymph													
Nemouridae,	Nemoura spp.	0.30	0.57	0.57	0.80			0.23	0.80	0.23	0.00		
Perlodidae,	Megarcys ochracea			0.07	8.80	0.03	1.13	0.00	1.70	0.03	0.63		
	Isoperla nipponica					0.10	0.00						
	Isoperla spp.	0.03	0.27	0.33	2.60	0.07	1.53	0.03	0.03				
	other			0.07	0.93	0.13	1.37			0.20	8.63		
Perlidae,	spp.			0.03	0.17	0.10	0.80	0.07	1.57	0.17	0.23		
others				0.07	0.00	0.07	0.10	0.07	0.03	0.03	0.00		
TRICHOPTERA larva													
Glossosomatidae,	Glossosoma sp.	0.73	60.77	0.37	33.57	0.73	1.97	0.27	6.70	0.03	0.07		
	other			0.00	0.03			0.03	0.00				
Brachycentridae,	Brachycentrus sp.	2.27	28.37	0.30	12.27	0.23	9.87	0.97	51.43	0.53	2.40		
	Micrasema sp.	0.03	0.23					0.03	0.07	0.03	0.00		
Lepidostomatidae,	Goerodes sp.	0.17	3.43	0.40	10.77			0.07	0.33	0.17	0.73		
Odontoceridae,	Perissoneura sp.			0.17	0.00			0.00	0.67				
Limnephilidae,	Nothopsyche sp.	0.07	1.13	0.07	0.53	0.03	37.00			0.03	55.67		
	Uenoa sp.	1.27	9.47	0.03	9.00					0.00	0.80		
	Goera sp.	0.07	28.43			0.03	7.73	0.03	4.67				
Leptoceridae,	Setodes sp.	0.17	5.70										
Rhyacophilidae,	Rhyacophila retracta	0.27	9.50	0.07	0.17	0.13	2.63	0.13	0.60	0.13	0.27		
	Rhyacophila hokkaidensis	0.03	0.37	0.03	0.37	0.03	0.50	0.07	0.57	0.03	0.27		
	Rhyacophila kawamurae					0.07	0.37						
	Rhyacophila spp.	0.27	3.43	0.03	0.20	0.07	0.27	0.10	0.27	0.23	0.37		
Hydropsychidae,	spp.	0.20	1.50			0.03	0.13						
Stenopsychidae,	Stenopsyche marmorata	0.03	0.43	0.03	0.83			0.03	0.03				
Polycentropodidae,	sp.									0.10	0.13		
Phryganeidae,	sp.									0.00	0.07		
other				0.00	0.13	0.07	0.13						

Appendix T1. Continued

SPECIES		DATE		Jun.		Jul.		Aug.		Sep.		Oct.	
				ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
DIPTERA larva and pupa													
Chironomidae,	Diamesinae, spp.			1.17	1.37	7.30	8.17	1.93	2.17	2.47	3.57	14.07	9.77
	Diamesinae, spp. (P)			0.10	0.13	0.07	0.13			0.03	0.00	0.17	0.13
Tipulidae	spp.			0.23	1.10	0.23	1.10	0.23	0.40	0.77	0.53	3.13	5.27
	spp. (P)			0.17	0.83	0.17	0.70			0.03	0.07	0.07	0.07
Blepharoceridae,	sp.			0.17	0.80								
Simuliidae,	spp.			0.23	1.00	0.07	0.17	0.20	0.50	0.23	0.63	0.13	0.20
Other aquatic animals													
COLEOPTERA,	Colymbetinae, sp. larva							0.03	0.03				
Terrestrial animals													
EPHEMEROPTERA imago and subimago													
Baetidae,	<i>Baetis</i> (S)			0.17	3.13	0.03	0.00					0.17	1.37
	<i>Cloeon dipterum</i>			0.03	0.87								
	<i>Cloeon</i> spp.			0.17	0.40			0.00	0.07				
	<i>Pseudocloeon japonica</i>			0.47	2.30			0.20	0.00			0.03	0.00
	<i>Pseudocloeon</i> spp.			0.23	0.83			0.00	0.30			0.00	0.17
	<i>Pseudocloeon</i> spp. (S)			0.03	0.27	0.03	0.10					0.50	2.57
	other			0.07	0.80	0.03	0.17					0.20	0.90
	other (S)			0.30	3.37	0.10	2.07			0.20	1.47	0.63	3.33
Ephemerellidae,	sp. (S)			0.03	0.53								
Heptageniidae,	<i>Rhithrogena</i> sp.											0.03	0.07
	<i>Rhithrogena</i> sp. (S)											0.17	0.70
Siphonuridae,	<i>Ameletus</i> sp.											0.03	0.27
Isonychiidae,	<i>Isonychia japonica</i>							0.03	1.13				
other				0.03	0.80			0.03	1.57	0.03	0.43		
other (S)				0.07	0.87	0.03	0.00			0.20	3.60	0.20	0.67
PLECOPTERA imago													
Nemouridae,	<i>Nemoura</i> spp.			1.00	16.87	0.17	1.27			0.37	1.33	2.97	24.37
Perlodidae,	<i>Megarcys ochracea</i>							0.10	24.23	0.07	5.97		
	<i>Isoperla nipponica</i>					0.03	0.50			0.50	10.03	0.13	2.50
	<i>Isoperla</i> spp.											0.03	0.20
	other			0.20	9.37			0.03	1.10			0.10	0.80
Perlidae,	spp.			0.07	0.60	0.00	0.17						
Taeniopterygidae,	sp.			0.03	0.03					0.00	0.07		
other				0.03	4.73								
TRICHOPTERA imago													
Stenopsychidae,	<i>Stenopsyche marmorata</i>							0.03	5.20				
other				0.13	3.70	0.10	2.77	0.03	0.23	0.03	1.43	0.10	1.60
DIPTERA imago													
Chironomidae,	Diamesinae spp.			3.53	7.27	0.30	0.43	0.07	3.10	0.20	0.30	0.13	0.17
Tipulidae,	spp.			0.37	6.97	0.27	3.63	0.10	2.37	0.17	3.90	0.10	0.53
Culicidae,	spp.			0.03	0.30								
Brachycera	spp.			0.40	7.07	0.07	0.40	0.10	0.47	0.33	15.83		
	spp. larva			0.07	0.47					0.30	1.03		
HYMENOPTERA													
Apocrita,	Agriotypidae, spp.							0.03	0.63	0.07	0.20		
	Formicidae, spp.			0.73	6.63	0.70	6.47	1.70	14.73	0.23	1.43	0.03	0.03
	other			0.43	5.37	0.97	13.27	0.60	22.10	2.57	32.77	0.20	0.60

Appendix T1. Continued

SPECIES		DATE		Jun.		Jul.		Aug.		Sep.		Oct.	
				ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
HEMIPTERA													
Homoptera,	Cicadidae, sp.			0.03	0.00			0.03	65.67				
	Psyllidae, spp.			0.07	0.23	0.13	0.53	0.30	7.20	0.83	3.27	1.40	8.47
Heteroptea,	Gymnocerata, spp.							0.20	13.27	0.20	15.63	0.07	13.70
	other			0.03	0.80	0.23	5.00	0.10	2.17	0.53	10.93	0.33	3.97
COLEOPTERA													
	Staphylinidae, spp.			0.10	0.17	0.03	0.03	0.07	2.27	0.30	0.90	0.03	0.03
	Carabidae, spp.			0.17	18.87	0.47	20.43	0.10	91.83	0.30	3.20		
	Chrysomelidae, spp.			0.07	0.80	0.17	3.07	0.43	18.27	1.73	44.60		
	Silphidae, <i>Xylodrepa sexcarinata</i>			0.07	15.37			0.03	6.33				
	Curculionidae, spp.			0.03	0.43	0.10	2.27	0.03	0.30	0.20	9.63		
	Harpalidae, <i>Lebidia octoguttata</i>							0.03	2.20				
	other					0.03	0.77						
	Cerambycidae, <i>Leptura ochraceofasciata</i>							0.03	9.77				
	other									0.03	0.20		
	Attelabidae, <i>Byetiscus congener</i>									0.03	0.60		
	Elateridae, sp.									0.03	0.10		
	other			0.70	24.97	0.43	1.93	0.13	3.83	0.10	0.20	0.10	0.13
	other larva			0.70	17.77	0.10	3.90			0.30	2.67	0.23	1.90
LEPIDOPTERA													
	spp.					0.23	2.27	0.10	2.73	0.40	72.83		
	spp. larva			0.57	52.97	0.23	49.20	0.03	2.60	0.40	15.93	0.07	2.73
Other terrestrial animals													
DERMAPTERA,	Psalididae, spp.					0.00	0.63	0.13	8.83	0.40	31.07		
ORTHOPTERA,	Locustidae, spp.			0.03	0.40			0.03	10.03				
ARANEAE,	spp.			0.23	2.70	0.33	3.70	0.40	6.73	1.03	17.20	0.30	1.43
OLIGOCHAETA,	Neoligochaeta, spp.			0.03	10.37			0.03	16.27			0.03	1.57
GASTROPODA,	Stylommatophora, spp.			0.03	0.60			0.03	0.07				
DIPLOPODA,	CHILOGNATHA, spp.									0.03	0.40	0.03	0.37
Total (ind./fish, mg/fish)				25.27	427.57	17.43	231.40	12.30	424.13	18.40	386.03	28.30	162.60

(P ; pupa, S ; subimago)

Appendix T2. List of stomach content in the Dolly Varden collected from Churui River (Area 2)

SPECIES		DATE		Jun.		Jul.		Aug.		Sep.		Oct.	
		ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
Aquatic animals													
EPHEMEROPTERA nymph													
Baetidae,	<i>Baetis</i> spp.	0.83	4.43	0.37	1.60	0.07	0.20	1.30	5.80	0.27	1.27		
	<i>Cloeon</i> spp.	0.03	0.00										
	<i>Pseudocloeon</i> spp.	0.23	1.07	0.03	0.13	0.03	0.23						
	<i>Centropilum</i> sp.	0.00	0.60										
	others	2.07	12.20	0.77	1.33	1.17	3.37	2.67	9.83	0.43	1.37		
Ephemerellidae,	<i>Drunella kohonoae</i>	0.30	3.50	0.20	1.83								
	<i>Drunella basalis</i>			0.07	1.90								
	<i>Drunella trispina</i>	0.33	4.67	0.30	6.13			0.03	0.20				
	<i>Drunella</i> spp.	0.03	0.80	0.03	0.77								
	others	0.37	2.70	0.03	0.07	0.03	0.43						
Heptageniidae,	<i>Epeorus latifolium</i>			0.07	0.90								
	<i>Epeorus uenoi</i>	0.07	0.27	0.07	0.60	0.13	1.23						
	<i>Epeorus</i> spp.					0.07	0.00	0.03	0.00				
	others	0.27	1.17	0.33	1.13	0.40	3.63	0.30	1.83	0.03	0.03		
Leptophlebiidae,	<i>Paraleptophlebia</i> sp.			0.10	0.10								
PLECOPTERA nymph													
Nemouridae,	<i>Nemoura</i> spp.	0.23	0.70	0.07	0.10	4.10	9.87	0.33	1.00				
Perlodidae,	<i>Megarcys ochracea</i>	0.73	106.50			0.10	15.70					0.03	2.87
	<i>Isoperla nipponica</i>					0.07	0.00					0.07	0.20
	<i>Isoperla</i> spp.	0.10	0.23	0.07	0.30	0.03	1.93	0.03	0.13				
	others	0.07	1.00	0.10	0.33	0.23	1.17	0.00	0.97	0.13	0.77		
Perlidae,	<i>Kamimuria</i> sp.					0.10	2.87						
	others					0.03	0.73	0.03	0.03	0.03	0.20		
others		0.20	23.00			0.17	0.57	0.27	1.10				
TRICHOPTERA larva													
Glossosomatidae,	<i>Glossosoma</i> spp.	4.53	95.47	0.57	15.83	1.10	25.17	1.43	29.50	1.30	34.53		
Brachycentridae,	<i>Brachycentrus</i> spp.	3.70	64.13	3.00	112.33	0.03	1.83						
	<i>Micrasema</i> sp.	0.03	0.00										
Lepidostomatidae,	<i>Goerodes</i> spp.	0.03	1.83	0.57	11.03	0.03	1.40						
Limnephilidae,	<i>Nothopsyche</i> sp.									0.07	0.00		
	<i>Uenoa</i> spp.	0.10	0.87					0.03	0.20				
	<i>Goera</i> spp.	0.17	3.17	0.20	12.23			0.13	8.47				
Leptoceridae,	<i>Setodes</i> spp.	0.20	8.80					0.20	3.30				
Rhyacophilidae,	<i>Rhyacophila retracta</i>	0.13	3.33	0.13	0.40	0.23	2.60	0.13	2.73	0.07	0.43		
	<i>Rhyacophila hokkaidensis</i>					0.10	0.83	0.13	2.33				
	<i>Rhyacophila</i> spp.	0.10	1.93	0.07	0.13	0.07	0.73	0.03	0.07	0.33	0.47		
Hydropsychidae,	spp.	0.20	1.10							0.03	0.10		
Stenopsychidae,	<i>Stenopsyche marmorata</i>	0.07	5.20	0.17	11.97								
others		0.47	0.93	0.03	0.10					0.03	0.00		

Appendix T2. Continued

SPECIES		DATE		Jun.		Jul.		Aug.		Sep.		Oct.	
				ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
DIPTERA larva and pupa													
Chironomidae,	Diamesinae, spp.			0.87	0.87	1.70	2.70	7.73	9.03	3.53	2.33	12.00	8.00
	Diamesinae, spp (P)			0.03	0.07	0.07	0.03	0.43	0.50	0.13	0.23	0.13	0.10
Tipulidae,	spp.			0.33	0.80	0.07	0.17			1.40	1.20	2.00	2.57
	spp. (P)			0.40	1.57	0.07	0.23	0.13	1.10			0.03	0.03
Blepharoceridae,				0.50	4.73	0.00	0.30						
Simuliidae,				0.03	0.13	0.13	0.20	0.33	0.80	0.07	0.07		
Other aquatic animals													
MEGALOPTERA,	Corydalidae, sp.					0.03	1.50						
PLANIPENNIA,	Osmyliidae, sp.							0.07	0.07				
ISOPODA,	<i>Ligidium japonicum</i>											0.03	0.27
Terrestrial animals													
EPHEMEROPTERA imago and subimago													
Baetidae,	<i>Baetis</i> spp.			0.03	0.20	0.07	0.17					0.33	2.23
	<i>Baetis</i> spp. (S)			0.07	0.47	0.10	1.77			0.07	0.60	0.23	2.80
	<i>Cloeon dipterum</i>											0.03	0.60
	<i>Pseudocloeon japonica</i>			0.10	0.00			0.37	0.00			0.10	0.00
	<i>Pseudocloeon</i> spp.			0.03	1.07			0.00	0.77			0.00	0.63
	<i>Pseudocloeon</i> spp. (S)			0.07	0.47	0.03	0.20						
	other			0.03	0.00	0.03	0.03			0.03	0.37	1.27	6.83
	other (S)			1.30	17.80	0.43	0.00	0.23	5.37	0.63	3.77	1.43	14.20
Ephemerellidae,	<i>Serratella rufa</i>											0.27	0.93
	sp. (S)					0.00	0.03						
Heptageniidae,	sp. (S)											0.03	1.23
Siphonuridae,	<i>Siphonurus</i> spp.			0.00	2.70					0.13	4.47		
	<i>Siphonurus</i> spp. (S)					0.03	0.77	0.07	3.33	0.03	0.37		
Isonychiidae,	<i>Isonychia japonica</i>							0.03	1.23				
other										0.07	1.70	0.33	1.27
other (S)				0.10	1.70			0.03	0.80	0.40	10.60	0.23	6.90
PLECOPTERA imago													
Nemouridae,	<i>Nemoura</i> sp.			0.83	6.03			0.60	2.67	0.90	4.33	3.67	20.97
Perlodidae,	<i>Megarcys ochracea</i>			0.03	0.00			0.07	1.10	1.13	199.27	0.47	59.87
	<i>Isoperla nipponica</i>									0.70	11.30	1.27	9.70
	<i>Isoperla</i> spp.							0.07	1.80	0.20	1.23	0.07	0.13
	others			0.03	2.00			0.03	0.00	0.07	0.57	0.23	12.93
Taeniopterygidae,	sp.			0.03	0.03								
Perlidae,	sp.											0.20	0.93
others				0.10	1.60								
TRICHOPTERA imago													

Appendix T2. Continued

SPECIES		DATE		Jun.		Jul.		Aug.		Sep.		Oct.	
				ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
DIPTERA imago													
Chironomidae,	Diamesinae, spp.			0.57	1.10			0.03	0.07	0.23	0.60	0.23	0.43
Tipulidae,	spp.			0.33	2.67	0.13	0.83	0.50	2.33	0.10	0.30		
Culicidae,	spp.			0.03	0.03								
Brachycera	spp.			0.13	1.70	0.03	3.33	0.07	0.57	0.17	7.63	0.10	1.23
	spp. larva							0.13	0.43	0.20	1.13	0.03	0.33
HYMENOPTERA													
Apocrita,	Agriotypidae, spp.							7.30	47.07	0.20	2.00		
	Formicidae, spp.			0.17	0.67	0.10	0.40	0.10	0.67	0.03	0.10	0.00	0.17
	other			0.80	8.53	0.70	10.73	0.40	5.13	0.27	5.80	0.93	2.60
HEMIPTERA													
Homoptera,	Psyllidae, spp.			0.03	0.10	0.17	0.47	0.20	0.47	0.53	5.27	0.40	3.13
	other			0.03	0.03	0.07	0.70	0.33	5.10	0.73	10.77	0.43	7.10
Heteroptea,	Gymnocerata, spp.					0.03	0.87	0.03	1.17	0.03	1.23		
COLEOPTERA													
Staphylinidae,	spp.			0.03	0.07			0.03	0.03			0.03	0.03
Carabidae,	spp.			0.03	0.30			0.10	1.53				
Chrysomelidae,	spp.							0.10	3.37	0.07	1.47		
Cerambycidae,	sp.					0.03	2.37						
others				0.10	1.40	0.10	2.10	0.03	0.17	0.03	0.07	0.03	0.10
other larvae				0.13	2.87	0.10	1.60	0.07	0.60	0.23	1.30		
LEPIDOPTERA													
	spp.			0.07	4.07								
	spp. larva			0.27	21.63	0.43	10.57	0.10	3.13	0.10	1.27	0.07	3.53
Other terrestrial animals													
DERMAPTERA,	Psalididae, spp.							0.03	1.57	0.07	3.73		
ODONATA,	sp.											0.03	2.33
ARANEAE,	sp.			0.23	1.03	0.03	0.17	0.03	0.03	0.20	2.67	0.10	0.57
DIPLOPODA,	CHILOGNATHA, spp.									0.03	0.37		
Total (ind./fish, mg/fish)				23.50	438.03	12.10	224.77	28.30	182.73	19.90	357.50	29.77	219.93

(P ; pupa, S ; subimago)

Appendix T3. List of stomach content in the Dolly Varden collected from the Ikushina(Area 1) and the Churui(Area 2) rivers in 28 July, 2002.

SPECIES		DATE		Area 1		Area 2	
				ind.	mg	ind.	mg
Aquatic animals							
EPHEMEROPTERA nymph							
Baetidae,	Baetis spp.	0.33	0.80	0.37	1.60		
	Pseudocloeon spp.			0.03	0.13		
	other	0.80	2.90	0.77	1.33		
Ephemerellidae,	Drunella kohonoae	0.03	1.33	0.20	1.83		
	Drunella basalis	0.03	1.33	0.07	1.90		
	Drunella trispina	0.07	2.30	0.30	6.13		
	Drunella sp.			0.03	0.77		
	other			0.03	0.07		
Heptageniidae,	Epeorus latifolium	0.07	1.77	0.07	0.90		
	Epeorus uenoi			0.07	0.60		
	Epeorus spp.	0.07	0.00				
	other	0.20	1.20	0.33	1.13		
Leptophlebiidae,	Paraleptophlebia spp.			0.10	0.10		
Ephemeridae,	Ephemera strigata	0.03	3.37				
PLECOPTERA nymph							
Nemouridae,	Nemoura spp.	0.57	0.80	0.07	0.10		
Perlodidae,	Megarcys ochracea	0.07	8.80				
	Isoperla spp.	0.33	2.60	0.07	0.30		
	other	0.07	0.93	0.10	0.33		
Perlidae,	spp.	0.03	0.17				
others		0.07	0.00				
TRICHOPTERA larva							
Glossosomatidae,	Glossosoma sp.	0.37	33.57	0.57	15.83		
	other	0.00	0.03				
Brachycentridae,	Brachycentrus sp.	0.30	12.27	3.00	112.33		
Lepidostomatidae,	Goerodes sp.	0.40	10.77	0.57	11.03		
Odontoceridae,	Perissoneura sp.	0.17	0.00				
Limnephilidae,	Nothopsyche sp.	0.07	0.53				
	Uenoa sp.	0.03	9.00				
	Goera sp.			0.20	12.23		

Appendix T3. Continued

SPECIES		DATE	Area 1		Area 2	
			ind.	mg	ind.	mg
TRICHOPTERA Contined.						
Rhyacophilidae,	<i>Rhyacophila retracta</i>		0.07	0.17	0.13	0.40
	<i>Rhyacophila hokkaidensis</i>		0.03	0.37		
	<i>Rhyacophila</i> spp.		0.03	0.20	0.07	0.13
Stenopsychidae,	<i>Stenopsyche marmorata</i>		0.03	0.83	0.17	11.97
other			0.00	0.13	0.03	0.10
DIPTERA larva and pupa						
Chironomidae,	Diamesinae, spp.		7.30	8.17	1.70	2.70
	Diamesinae, spp. (P)		0.07	0.13	0.07	0.03
Tipulidae	spp.		0.23	1.10	0.07	0.17
	spp. (P)		0.17	0.70	0.07	0.23
Blepharoceridae,	sp.				0.00	0.30
Simuliidae,	spp.		0.07	0.17	0.13	0.20
Other aquatic animals						
MEGALOPTERA,	Corydalidae, sp.				0.03	1.50
Terrestrial animals						
EPHEMEROPTERA imago and subimago						
Baetidae,	<i>Baetis</i> spp.				0.07	0.17
Baetidae,	<i>Baetis</i> spp.(S)		0.03	0.00	0.10	1.77
	<i>Pseudocloeon</i> spp. (S)		0.03	0.10	0.03	0.20
	other		0.03	0.17	0.03	0.03
	other (S)		0.10	2.07	0.43	0.00
Ephemerellidae,	sp. (S)				0.00	0.03
Siphonuridae,	<i>Siphonurus</i> spp. (S)				0.03	0.77
other (S)			0.03	0.00		
PLECOPTERA imago						
Nemouridae,	<i>Nemoura</i> spp.		0.17	1.27		
Perlodidae,	<i>Isoperla nipponica</i>		0.03	0.50		
Perlidae,	spp.		0.00	0.17		
TRICHOPTERA imago						
other			0.10	2.77	0.07	1.27

Appendix T3. Continued

SPECIES		DATE		Area 1		Area 2	
				ind.	mg	ind.	mg
DIPTERA imago							
Chironomidae,	Diamesinae spp.			0.30	0.43		
Tipulidae,	spp.			0.27	3.63	0.13	0.83
Brachycera	spp.			0.07	0.40	0.03	3.33
HYMENOPTERA							
Apocrita,	Formicidae, spp.			0.70	6.47	0.10	0.40
	other			0.97	13.27	0.70	10.73
HEMIPTERA							
Homoptera,	Cicadidae, sp.					0.07	0.70
	Psyllidae, spp.			0.13	0.53	0.17	0.47
Heteroptea,	Gymnocerata, spp.					0.03	0.87
	other			0.23	5.00		
COLEOPTERA							
Staphylinidae,	spp.			0.03	0.03		
Carabidae,	spp.			0.47	20.43		
Chrysomelidae,	spp.			0.17	3.07		
Curculionidae,	spp.			0.10	2.27		
Harpalidae,	other			0.03	0.77		
	other					0.03	2.37
other				0.43	1.93	0.10	2.10
other larva				0.10	3.90	0.10	1.60
LEPIDOPTERA							
	spp.			0.23	2.27		
	spp. larva			0.23	49.20	0.43	10.57
Other terrestrial animals							
DERMAPTERA,	Psallidae, spp.			0.00	0.63		
ARANEAE,	spp.			0.33	3.70	0.03	0.17
Total (ind./fish, mg/fish)				17.43	231.40	12.10	224.77

(P ; pupa, S ; subimago)

Appendix T4-1. Physical environments in the Ikushina River(Area 1)

Items Time	Temp.(°C)	Water Temp. (°C)	Weather	Net	Velocity (m/sec)	Depth (cm)	Size (cm ²)	Volume (m ³ /h)
morning 6:00-7:00	20.0	9.5	clear	Im-1	0.39	18	325	4.51
				Im-2	0.30	18	325	3.47
				Im-3	0.28	20	375	3.83
				Im-4	0.69	20	375	9.31
				Im-5	0.43	16	275	4.28
				Im-6	0.41	24	475	6.99
day time 11:30-12:00	22.2	11.0	clear	Id-1	0.44	16	275	4.32
				Id-2	0.31	8	75	0.85
				Id-3	0.25	24	475	4.34
				Id-4	0.66	13	200	4.76
				Id-5	0.45	15	250	4.07
				Id-6	0.34	22	425	5.19
evening 17:00-18:00	19.0	10.5	cloudy	Ie-1	0.42	15	250	3.79
				Ie-2	0.26	16	275	2.58
				Ie-3	0.35	24	475	5.97
				Ie-4	0.77	16	275	7.65
				Ie-5	0.49	13	200	3.54
				Ie-6	0.36	20	375	4.83

Appendix T4-2. Physical environments in the Churui River(Area 2)

Items Time	Temp. (°C)	Water Temp. (°C)	Weather	Net	Velocity (m/sec)	Depth (cm)	Size (cm ²)	Volume (m ³ /h)
morning 6:00-7:00	20.9	6.9	clear	Cm-1	0.43	20	375	5.99
				Cm-2	0.64	18	325	7.52
				Cm-3	0.46	13	200	3.30
				Cm-4	0.45	10	125	2.04
				Cm-5	0.42	26	525	7.97
				Cm-6	0.48	28	575	9.82
day time 11:30-12:00	17.1	7.1	clear	Cd-1	0.52	20	375	7.04
				Cd-2	0.72	17	300	7.81
				Cd-3	0.54	15	250	4.88
				Cd-4	0.29	10	125	1.30
				Cd-5	0.55	27	550	10.90
				Cd-6	0.64	25	500	11.49
evening 17:00-18:00	18.9	7.0	cloudy	Ce-1	0.50	18	325	5.88
				Ce-2	0.87	23	450	14.04
				Ce-3	0.47	22	425	7.18
				Ce-4	0.32	10	125	1.44
				Ce-5	0.47	27	550	9.29

Appendix T5-1. List of drafting animals collected from the Ikushina River (Area 1) on the mornig of 28 July,2002

Net		6:00-7:00											
		Im-1		Im-2		Im-3		Im-4		Im-5		Im-6	
Species		ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
Aquatic animals													
EPHEMEROPTERA													
Heptageniidae,	<i>Epeorus latifolium</i>							0.3	2.0				
	<i>Epeorus ikanonis</i>												
	<i>Cinygma hirasana</i>	0.4	0.2	0.3	0.3	0.5	0.3	1.1	0.3	1.6	1.6	0.1	0.1
Baetidae,	<i>Baetis totsukawensis</i>											0.6	2.4
	<i>Baetis florens</i>					0.5	3.7						
	<i>Baetis sahoensis</i>	0.2	0.2										
	<i>Baetis</i> spp.	0.4	0.2	0.3	0.6	0.5	0.5	1.2	3.2	0.7	1.6		
	<i>Pseudocloeon</i> spp.			0.6	0.3			0.3	0.1			0.3	0.3
Leptophlebiidae,	<i>Paraleptophlebia chocolata</i>	0.4	0.7	0.9	0.6								
	<i>Paraleptophlebia</i> spp.					0.3	0.5	0.8	1.0	1.9	2.8		
Ephemereillidae,	<i>Drunella cryptomeria</i>					0.8	1.3	0.9	3.4				
	<i>Drunella trispina</i>												
	<i>Drunella kohonoae</i>							0.2	0.2	0.9	2.8	0.1	0.1
	<i>Drunella</i> sp.												
	<i>Ephemerella ezoensis</i>					0.3	7.8						
PLECOPTERA													
Nemouridae,	<i>Nemoura</i> spp.	1.1	1.6			1.8	2.6	0.8	0.6	0.2	0.2		
	<i>Protonemura</i> spp.	0.2	0.2	1.4	1.2	9.7	7.6	1.4	1.6	2.1	1.6	0.9	0.6
	<i>Amphinemura</i> spp.											0.1	0.6
Perlodidae,	<i>Megarcys ochracea</i>							0.1	0.6			0.1	1.3
	<i>Isoperla</i> sp.												
Chloroperlidae,	<i>Alloperla bimaculata</i>					0.8	0.3						
	<i>Alloperla sapporensis</i>												
TRICHOPTERA													
Rhyacophilidae,	<i>Rhyacophila hokkaidensis</i>					0.3	8.6	0.1	3.4				
	<i>Rhyacophila shikotsuensis</i>							0.1	0.1				
	<i>Rhyacophila kawamurae</i>					0.3	0.3						
	<i>Rhyacophila kisoensis?</i>	0.4	0.7	0.9	0.6			1.5	2.6	1.6	1.6	0.7	0.3
Lepidostomatidae,	<i>Neoseverinia crassicornis</i>												
Polycentropodidae,	sp.												
Glossosomatidae,	<i>Glossosoma</i> sp.									0.2	0.2		
Brachycentridae,	<i>Brachycentrus americanus</i>					0.3	3.7						
Psychomyiidae,	sp.												
Limnephilidae,	<i>Pseudostenophylax ondakensis</i>												
DIPTERA													
Chironomidae,	Diamesinae, spp.	5.1	3.1	12.1	5.5	20.4	9.4	23.9	12.0	21.9	9.6	18.9	4.1
	Diamesinae, spp. (P)	0.4	0.2	0.6	0.3	1.3	1.0	1.3	1.2	1.2	0.7	1.6	0.9
Simuliidae,	spp.	2.9	1.8	1.4	0.6	1.8	0.8	1.4	1.5	3.7	2.3		
Tipulidae,	spp.			0.3	0.3	0.5	5.0	0.5	2.7	1.2	3.3		
	spp. (P)	0.2	2.2					0.1	1.0				
Psychodidae,	spp.			0.6	0.3								
	spp. (P)												
Culicidae,	spp.	0.7	0.7			0.3	0.3						
	spp. (P)	0.2	0.2			1.3	0.5						
Dixidae,	sp.												
Nymphomyiidae,	<i>Nymphomyia</i> sp.												
Deuterophlebiidae,	sp.												

Appendix T5-1. Continued

Net		6:00-7:00											
		Im-1		Im-2		Im-3		Im-4		Im-5		Im-6	
		ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
Species													
COLEOPTERA													
Haliplidae,	sp.												
Dryopidae,	sp.	0.4	0.2									0.1	0.3
	sp. larva												
Elmidae,	sp.												
	sp. larva												
	larva	0.2	0.2	0.6	0.3							0.3	0.3
Other aquatic animals													
HEMIPTERA,	<i>Anisops ogasawarensis</i>												
PLANIPENNIA,	Osmylidae, larva												
ARHYNCHOBELLA,	<i>Erpobdella</i> sp.					0.3	0.3	0.3	1.0	0.2	0.7		
TURBELLARIA,	sp.												
Terrestrial animals													
EPHEMEROPTERA													
Heptageniidae,	<i>Epeorus latifolium</i> (S)							0.1	6.3				
Baetidae,	<i>Baetis</i> sp. (S)												
Leptophlebiidae,	<i>Paraleptophlebia</i> sp. (S)												
Ephemerellidae,	sp.									0.2	7.5		
PLECOPTERA													
Perlidae,	<i>Acroneuria stigmatica</i>												
TRICHOPTERA													
Rhyacophilidae,	sp.					0.3	2.4						
	sp. (P)												
Lepidostomatidae,	<i>Neoseverinia crassicornis</i> (P)			0.3	1.2								
Glossosomatidae,	<i>Glossosoma</i> sp.												
DIPTERA													
Chironomidae,	Diamesinae, spp.	2.9	1.3	0.6	0.3	1.3	1.3	1.3	1.3		0.5	0.6	0.9
Simuliidae,	spp.	0.9	2.9							0.2	0.5		
Tipulidae,	spp.												
Bibionidae,	sp.												
Culicidae,													
Brachycera,	spp.	3.1	1.6					0.2	2.6	0.2	0.9		
	spp. larva							0.2	0.1				
other								0.1	1.3				
HEMIPTERA													
Heteroptera,	spp.											0.3	1.1
Homoptera,	spp.	1.1	2.7	1.4	2.3			0.4	0.4	0.2	0.5	0.1	0.3
HYMENOPTERA													
Apocrita,	Formicoidea, sp.			0.3	3.7								
	other	1.3	0.4	1.2	0.6			0.1	0.2	0.5	0.9	0.3	0.4

Appendix T5-1. Continued

Net Species		6:00-7:00											
		Im-1		Im-2		Im-3		Im-4		Im-5		Im-6	
		ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
COLEOPTERA													
Staphylinodae,	spp.	0.4	2.4										
Curculionidae,	spp.	0.2	2.7					0.2	0.2				
Attelabidae,	sp.									0.2	4.7		
Elateridae,	sp.												
Chrysomelidae,	sp. larva												
Coccinellidae,	larva												
other imago								0.1	0.2				
other larva				0.3	0.3			0.2	0.2	0.5	0.5		
Other terrestrial animals													
DERMAPTERA,	SP.					0.3	0.5						
ARANEAE,	SPP.	0.7	1.1					0.1	0.2			0.1	0.1
ACARI,	SPP.							0.2	0.1				
COLLEMBORA,	sp.	0.2	0.2										
Unknown eggs													
Unknown egg lumps													
Total (ind./m³, mg/m³)		24.4	27.7	23.9	19.0	43.6	58.5	39.7	53.1	39.9	48.8	25.3	14.2

(S : subimago, P : pupa)

Appendix T5-2. List of drafting animals collected from the Ikushina River (Area 1) on the day time of 28 July, 2002

Net		11:30-12:30											
		Id-1		Id-2		Id-3		Id-4		Id-5		Id-6	
Species		ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
Aquatic animals													
EPHEMEROPTERA													
Heptageniidae,	<i>Epeorus latifolium</i>												
	<i>Epeorus ikanonis</i>			1.2	2.4								
	<i>Cinygma hirasana</i>			1.2	1.2	0.5	0.2	1.0	0.8	1.0	0.5	0.4	0.2
Baetidae,	<i>Baetis totsukawensis</i>												
	<i>Baetis florens</i>												
	<i>Baetis sahoensis</i>							1.0	6.1				
	<i>Baetis</i> spp.			1.2	2.4	0.2	0.2	0.2	0.6	1.0	0.5	0.8	0.2
	<i>Pseudocloeon</i> spp.												
Leptophlebiidae,	<i>Paraleptophlebia chocolata</i>												
	<i>Paraleptophlebia</i> spp.	0.7	0.9					1.3	0.6	0.7	0.5		0.0
Ephemereilidae,	<i>Drunella cryptomeria</i>	0.5	0.7	1.2	1.2					1.0	3.2	0.2	0.2
	<i>Drunella trispina</i>												
	<i>Drunella kohonoae</i>							0.2	7.1				
	<i>Drunella</i> sp.					0.2	0.2						
	<i>Ephemerella ezoensis</i>												
PLECOPTERA													
Nemouridae,	<i>Nemoura</i> spp.	0.5	0.5	1.2	1.2	0.2	0.5	1.5	0.4	1.7	3.9	0.2	0.2
	<i>Protonemura</i> spp.	0.7	0.5	5.9	3.5			2.1	1.0	5.2	4.4	0.8	0.4
	<i>Amphinemura</i> spp.												
Perlodidae,	<i>Megarcys ochracea</i>									0.2	2.2		
	<i>Isoperla</i> sp.									1.0	14.8		
Chloroperlidae,	<i>Alloperla bimaculata</i>												
	<i>Alloperla sapporensis</i>							0.4	0.4				
TRICHOPTERA													
Rhyacophilidae,	<i>Rhyacophila hokkaidensis</i>												
	<i>Rhyacophila shikotsuensis</i>												
	<i>Rhyacophila kawamurae</i>												
	<i>Rhyacophila kisoensis</i> ?	1.4	1.4			0.2	0.2	0.4	0.4	0.5	1.2		
Lepidostomatidae,	<i>Neoseverinia crassicornis</i>												
Polycentropodidae,	sp.							0.2	0.2				
Glossosomatidae,	<i>Glossosoma</i> sp.							0.2	0.2				
Brachycentridae,	<i>Brachycentrus americanus</i>												
Psychomyiidae,	sp.	0.2	0.2										
Limnephilidae,	<i>Pseudostenophylax ondakensis</i>					0.2	0.2	0.2	0.2				
DIPTERA													
Chironomidae,	Diamesinae, spp.	25.9	7.2	76.5	41.2	10.8	3.7	39.3	19.5	27.0	12.5	15.0	5.8
	Diamesinae, spp. (P)	2.8	2.3	8.2	5.9	0.9	0.5	1.5	1.9	1.5	0.5	3.5	1.5
Simuliidae,	spp.	3.0	1.8	9.4	8.2	3.0	8.3	5.5	1.9	4.9	3.2	2.5	1.0
Tipulidae,	spp.	0.5	0.5	1.2	1.2			0.8	2.9	0.7	1.2	0.4	0.2
	spp. (P)							0.4	2.5			0.2	1.7
Psychodidae,	spp.							0.4	0.2	0.7	0.2	0.2	0.2
	spp. (P)									0.2	0.5		
Culicidae,	spp.							0.6	0.2				
	spp. (P)			3.5	2.4	0.5	0.2						
Dixidae,	sp.											0.2	0.2
Nymphomyiidae,	<i>Nymphomyia</i> sp.											0.2	0.2
Deuterophlebiidae,	sp.												

Appendix T5-2. Continued

Net		11:30-12:30																			
		Id-1		Id-2		Id-3		Id-4		Id-5		Id-6									
		ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg								
Species																					
COLEOPTERA																					
Haliplidae,	sp.																				
Dryopidae,	sp.																				
	sp. larva	0.5	0.7																		
Elmidae,	sp.																				
	sp. larva																				
	larva																				
Other aquatic animals																					
HEMIPTERA,	<i>Anisops ogasawarensis</i>											0.2	1.0								
PLANIPENNIA,	Osmylidae, larva																				
ARHYNCHOBDELLAE,	<i>Erpobdella</i> sp.																				
TURBELLARIA,	sp.																				
Terrestrial animals																					
EPHEMEROPTERA																					
Heptageniidae,	<i>Epeorus latifolium</i> (S)																				
Baetidae,	<i>Baetis</i> sp. (S)																				
Leptophlebiidae,	<i>Paraleptophlebia</i> sp. (S)	0.5	12.9																		
Ephemerellidae,	sp.																				
PLECOPTERA																					
Perlidae,	<i>Acroneuria stigmatica</i>																				
TRICHOPTERA																					
Rhyacophilidae,	sp.											1.0	14.9	0.8	7.5						
	sp. (P)											0.2	1.7	0.2	2.7						
Lepidostomatidae,	<i>Neoseverinia crassicornis</i> (P)																				
Glossosomatidae,	<i>Glossosoma</i> sp.																				
DIPTERA																					
Chironomidae,	Diamesinae, spp.	0.5	0.2	5.9	4.7	4.6	2.5	2.7	0.8	2.2	2.2	1.3	1.5								
Simuliidae,	spp.											2.1	1.2	0.4	0.4	0.2	0.2				
Tipulidae,	spp.											0.2	1.4				0.2	1.2			
Bibionidae,	sp.																				
Culicidae,																					
Brachycera,	spp.	0.2	2.5											0.5	0.9			0.2	1.5		
	spp. larva																				
other																					
HEMIPTERA																					
Heteroptera,	spp.											0.2	0.2			0.2	1.2	0.8	0.8		
Homoptera,	spp.	1.2	1.8	1.2	1.2	2.1	3.0	0.4	0.8	1.0	0.7	0.4	0.2								
HYMENOPTERA																					
Apocrita,	Formicoidea, sp.											0.2	0.9	0.4	1.5						
	other	0.2	0.2											2.8	0.9	0.6	5.5	0.2	0.2	0.4	0.2

Appendix T5-2. Continued

Net Species		11:30-12:30											
		Id-1		Id-2		Id-3		Id-4		Id-5		Id-6	
		ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
COLEOPTERA													
Staphylinodae, spp.						0.2	0.2	0.2	0.2				
Curculionidae, spp.													
Attelabidae, sp.													
Elateridae, sp.		0.2	12.9										
Chrysomelidae, sp. larva		0.2	0.5							0.2	3.4		
Coccinellidae, larva						0.2	0.2						
other imago													
other larva													
Other terrestrial animals													
DERMAPTERA, SP.													
ARANEAE, SPP.						0.2	0.5	0.2	0.8				
ACARI, SPP.		0.2	0.2	1.2	1.2		0.0	1.3	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
COLLEMBORA, sp.						0.2	0.2			0.5	0.2		
Unknown eggs								0.2	0.2				
Unknown egg lumps		0.5	0.7					0.2	0.6			0.2	0.2
Total (ind./m³, mg/m³)		40.2	48.8	118.9	77.7	31.3	27.2	65.5	75.4	53.1	62.9	29.3	25.2

(S : subimago, P : pupa)

Appendix T5-3. List of drafting animals collected from the Ikushina River (Area 1) on the evening of 28 July, 2002

Net Species		17:00-18:00											
		Ie-1		Ie-2		Ie-3		Ie-4		Ie-5		Ie-6	
		ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
Aquatic animals													
EPHEMEROPTERA													
Heptageniidae,	<i>Epeorus latifolium</i>			0.4	8.9					0.6	17.2		
	<i>Epeorus ikanonis</i>												
	<i>Cinygma hirasana</i>			0.4	0.4	0.3	0.2	1.0	0.5	0.8	0.3	0.2	0.2
Baetidae,	<i>Baetis totsukawensis</i>												
	<i>Baetis florens</i>												
	<i>Baetis sahoensis</i>							0.1	1.0				
	<i>Baetis</i> spp.	0.3	0.3					0.5	0.8	0.8	0.3		
	<i>Pseudocloeon</i> spp.	0.5	0.3			0.2	0.2						
Leptophlebiidae,	<i>Paraleptophlebia chocolata</i>												
	<i>Paraleptophlebia</i> spp.	0.3	0.3	0.8	1.9			0.5	0.5				
Ephemerellidae,	<i>Drunella cryptomeria</i>	0.5	0.3							0.6	0.6		
	<i>Drunella trispina</i>					0.2	0.2						
	<i>Drunella kohonoae</i>			0.4	1.2								
	<i>Drunella</i> sp.							0.1	0.1				
	<i>Ephemerella ezoensis</i>	0.3	1.1										
PLECOPTERA													
Nemouridae,	<i>Nemoura</i> spp.	0.3	0.3					0.5	0.4	0.8	2.3		
	<i>Protonemura</i> spp.	0.5	0.3	0.8	0.8	0.2	0.2	0.8	0.3	1.7	1.1	0.8	1.2
	<i>Amphinemura</i> spp.												
Perlodidae,	<i>Megarcys ochracea</i>												
	<i>Isoperla</i> sp.												
Chloroperlidae,	<i>Alloperla bimaculata</i>												
	<i>Alloperla sapporensis</i>												
TRICHOPTERA													
Rhyacophilidae,	<i>Rhyacophila hokkaidensis</i>												
	<i>Rhyacophila shikotsuensis</i>												
	<i>Rhyacophila kawamurae</i>												
	<i>Rhyacophila kisoensis</i> ?	0.3	0.5					0.3	0.8	1.4	1.4	0.6	0.4
Lepidostomatidae,	<i>Neoseverinia crassicornis</i>							0.1	0.1				
Polycentropodidae,	sp.									0.6	0.6		
Glossosomatidae,	<i>Glossosoma</i> sp.							0.1	0.1				
Brachycentridae,	<i>Brachycentrus americanus</i>												
Psychomyiidae,	sp.												
Limnephilidae,	<i>Pseudostenophylax ondakensis</i>												
DIPTERA													
Chironomidae,	Diamesinae, spp.	13.5	5.8	13.2	5.0	7.7	2.3	15.0	8.6	17.5	9.3	15.5	11.6
	Diamesinae, spp. (P)	1.1	1.1	1.5	1.9	3.0	1.0	2.6	2.1	2.8	1.7	1.7	1.7
Simuliidae,	spp.	2.4	0.5	1.9	0.4	1.3	0.5	1.4	0.8	3.7	2.0	3.7	1.7
Tipulidae,	spp.	0.3	0.3			0.3	0.2	0.3	0.5			0.2	0.2
	spp. (P)									0.3	2.3		
Psychodidae,	spp.					0.2	0.2	0.5	0.3	0.6	0.6		
	spp. (P)												
Culicidae,	spp.												
	spp. (P)												
Dixidae,	sp.												
Nymphomyiidae,	<i>Nymphomyia</i> sp.												
Deuterophlebiidae,	sp.							0.1	0.4				

Appendix T5-3. Continued

Net Species			17:00-18:00											
			Ie-1		Ie-2		Ie-3		Ie-4		Ie-5		Ie-6	
			ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
COLEOPTERA														
Haliplidae,	sp.		0.3	1.1										
Dryopidae,	sp.						0.3	0.5					0.2	0.2
	sp. larva								0.3	0.3				
Elmidae,	sp.													
	sp. larva													
	larva		0.3	0.3	0.4	0.4			0.1	0.1				
Other aquatic animals														
HEMIPTERA,	<i>Anisops ogasawarensis</i>													
PLANIPENNIA,	Osmylidae, larva													
ARHYNCHOBDELLAE,	<i>Erpobdella</i> sp.												0.2	0.6
TURBELLARIA,	sp.				0.4	1.5								
Terrestrial animals														
EPHEMEROPTERA														
Heptageniidae,	<i>Epeorus latifolium</i> (S)													
Baetidae,	<i>Baetis</i> sp. (S)										0.3	0.8		
Leptophlebiidae,	<i>Paraleptophlebia</i> sp. (S)													
Ephemerellidae,	sp.		0.3	0.3										
PLECOPTERA														
Perlidae,	<i>Acroneuria stigmatica</i>								0.1	8.0				
TRICHOPTERA														
Rhyacophilidae,	sp.													
	sp. (P)													
Lepidostomatidae,	<i>Neoseverinia crassicornis</i> (P)		0.3	4.2										
Glossosomatidae,	<i>Glossosoma</i> sp.		0.3	1.3										
DIPTERA														
Chironomidae,	Diamesinae, spp.		1.8	1.6	1.5	1.5	3.2	2.2	1.2	1.7	2.8	1.7	1.7	1.9
Simuliidae,	spp.						0.5	0.3			0.6	0.6	0.6	0.2
Tipulidae,	spp.								0.1	1.0				
Bibionidae,	sp.		0.3	0.3										
Culicidae,							0.2	0.2						
Brachycera,	spp.				0.4	1.9			0.1	1.2	0.3	0.8	0.2	0.2
	spp. larva													
other														
HEMIPTERA														
Heteroptera,	spp.													
Homoptera,	spp.						0.2	1.0	0.1	0.3	0.3	0.3	0.4	0.6
HYMENOPTERA														
Apocrita,	Formicoidea, sp.		0.3	2.9							0.6	4.5		
	other		0.5	0.3	0.4	0.4	1.3	1.0	0.3	0.1				

Appendix T5-3. Continued

Net Species	17:00-18:00											
	Ie-1		Ie-2		Ie-3		Ie-4		Ie-5		Ie-6	
	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
COLEOPTERA												
Staphylinidae, spp.												
Curculionidae, spp.												
Attelabidae, sp.												
Elateridae, sp.												
Chrysomelidae, sp. larva					0.2	0.2					0.2	0.2
Coccinellidae, larva												
other imago									0.3	0.3	0.0	
other larva												
Other terrestrial animals												
DERMAPTERA, SP.												
ARANEAE, SPP.											0.2	0.4
ACARI, SPP.	0.5	0.3	1.2	0.4			0.3	0.1				
COLLEMBOLA, sp.					0.2	0.2						
Unknown eggs												
Unknown egg lumps												
Total (ind./m³, mg/m³)	24.8	23.2	23.6	26.7	19.4	10.4	26.8	30.2	37.3	48.6	26.5	21.3

(S : subimago, P : pupa)

Appendix T6-1. List of the drafting animals collected from the Churui River (Area 2) on the morning of 28 July, 2002

Net Species		6:00-7:00											
		Cm-1		Cm-2		Cm-3		Cm-4		Cm-5		Cm-6	
		ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
Aquatic animals													
EPHEMEROPTERA nymph													
Heptageniidae,	<i>Epeorus latifolium</i>							0.5	3.9	0.1	0.9	0.2	2.0
	<i>Epeorus curvatulus</i>	0.2	2.3										
	<i>Epeorus ikanonis</i>	0.2	3.2									0.2	2.6
	<i>Epeorus</i> spp.							1.0	0.5	0.1	0.4	0.2	0.5
	<i>Cinygma hirasana</i>	0.2	0.2	0.4	0.1	0.3	0.3	3.9	3.9	3.3	3.1	1.7	1.2
Baetidae,	<i>Baetis</i> spp.	0.7	1.5	0.5	1.6	0.3	0.6			0.3	0.6	1.4	3.2
	<i>Pseudocloeon</i> spp.	0.2	0.2	0.7	0.7	0.3	0.3	2.4	1.0	0.6	0.3	1.9	0.9
Leptophlebiidae,	<i>Paraleptophlebia westoni</i>												
	<i>Paraleptophlebia</i> spp.							1.0	0.5	0.3	0.1	0.1	0.2
Ephemereillidae,	<i>Drunella cryptomeria</i>												
PLECOPTERA larva													
Nemouridae,	<i>Nemoura</i> spp.	0.3	0.5	0.3	0.4			5.4	5.9	1.1	1.4	0.6	0.1
	<i>Protonemura</i> spp.	0.2	0.5	0.8	1.3	0.3	0.6	4.4	2.0	1.0	2.6	1.3	0.2
Leuctridae,	<i>Phopalopsole</i> sp.					0.3	0.3					0.2	1.0
Perlodidae,	<i>Megarcys ochracea</i>												
	<i>Isoperla</i> sp.			0.1	0.9								
Chloroperlidae,	<i>Alloperla bimaculata</i>	0.2	0.3	0.1	0.1	0.6	1.2			0.5	1.5	0.2	2.9
	<i>Alloperla sapporensis</i>												
	<i>Sweltsa abdominalis</i>												
TRICHOPTERA larva													
Rhyacophilidae,	<i>Rhyacophila</i> sp. RK									0.1	4.4		
	<i>Rhyacophila</i> sp. RA												
	<i>Rhyacophila kisoensis</i> ?	0.7	0.5	0.3	0.1	0.6	0.3	5.4	4.4	2.3	1.6	0.7	0.5
Lepidostomatidae,	<i>Neoseverinia crassicornis</i>			0.1	0.1								
Glossosomatidae,	<i>Glossosoma</i> sp.	0.2	0.2			0.3	0.3						
Limnephilidae,	<i>Pseudostenophylax ondakensis</i>			0.1	0.1								
	<i>Hydatophylax soldatovi</i>									0.1	0.8		
DIPTERA larva and pupa													
Chironomidae,	Diamesinae, spp.	11.7	7.0	7.3	4.7	8.8	6.1	34.3	34.3	9.8	6.6	12.5	11.4
	Diamesinae, spp. (P)	0.8	0.8	0.4	0.4	0.6	0.6	1.0	1.0	0.3	0.4	0.2	0.2
Simuliidae,	spp.	1.3	0.7	1.6	0.8	2.4	1.5	2.4	2.0	0.4	0.3	1.5	0.6
Tipulidae,	spp.									0.6	4.6		
	spp. (P)												
Blepharoceridae,	sp.			0.1	0.3	0.3	0.3						
COLEOPTERA													
Dryopidae,	sp.												
	sp. larva			0.4	0.4					0.3	0.6	0.1	0.2
	other larva	0.2	2.5			0.3	0.3						
Other Aquatic Animals													
ARHYNCHOBDELLA,	<i>Erpobdella</i> sp.									0.1	0.5		
GORDIOIDA,	sp.							0.5	6.4			0.1	0.7
TURBELLARIA,	sp.												

Appendix T6-1. Continued

Net		6:00-7:00					
		Cm-1	Cm-2	Cm-3	Cm-4	Cm-5	Cm-6
Species		ind. mg	ind. mg	ind. mg	ind. mg	ind. mg	ind. mg
Terrestrial animals							
EPHEMEROPTERA imago and subimago							
Heptageniidae,	sp.						
Baetidae,	sp.						
	sp. (S)						
PLECOPTERA imago							
Nemouridae,	sp.						
Chloroperlidae,	<i>Alloperla sapporensis</i>						
TRICHOPTERA imago							
Rhyacophilidae,	sp.			0.3 2.1			
Limnacentropodidae,	sp.	0.2 1.5					
DIPTERA imago							
Nematocera,	Diamesinae, spp.	1.2 1.3	2.0 3.3	2.4 2.4	2.9 1.5	0.3 0.3	0.7 0.8
	Simuliidae, spp.	0.2 0.2	0.5 0.4	0.3 1.2			
	Tipulidae, spp.		0.1 0.7	0.6 7.9			0.1 0.2
Brachycera,	spp.	0.3 2.7	0.4 4.8	0.6 1.8			
HEMIPTERA							
Heteroptera,	spp.			0.3 1.5			
Homoptera,	spp.	0.7 0.8			0.4 0.6		0.3 0.2
HYMENOPTERA							
Apocrita,	Formicoidea, sp.						
	other	0.5 0.2	0.1 0.1	0.9 0.3			0.1 0.5
COLEOPTERA							
Staphylinidae,	spp.	0.2 0.2	0.1 0.1				
Chrysomelidae,	sp. larva				0.1 1.4		
Coccinellidae,	sp. larva						
Scarabaeidae,	<i>Gnorimus viridiopacus</i>						
other		0.2 20.6	0.1 0.2				0.1 0.4
other larva			0.3 1.6				
LAPIDOPTERA							
imago							
larva							
Other terrestrial animals							
DERMAPTERA,	Psalididae, sp.	0.0	4.3				
ORTHOPTERA,	<i>Acrydium japonicum</i>						
COLLEMBOLA,	spp.	0.2 0.2	0.1 0.1		1.0 1.0		
ANANEAE,	spp.	0.3 0.2	0.1 0.3	0.3 0.3		0.1 0.1	
ACARI,	spp.						
OPILIONES,	sp.						
NEOGASTROPODA,	sp.			0.3 15.7			
Unknown egg lumps			0.3 5.9				
Total (ind./m³, mg/m³)		20.7 48.2	17.6 33.9	21.5 46.0	66.1 68.1	22.1 33.1	24.6 30.6

(S : subimago, P : pupa)

Appendix T6-2 List of the drafting animals collected from the Churui River (Area 2) on the day time
of 28 July, 2002

Net		11:30-12:30											
		Cd-1		Cd-2		Cd-3		Cd-4		Cd-5		Cd-6	
Species		ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
Aquatic animals													
EPHEMEROPTERA nymph													
Heptageniidae,	<i>Epeorus latifolium</i>												
	<i>Epeorus curvatus</i>									0.1	0.4		
	<i>Epeorus ikanonis</i>			0.1	5.2								
	<i>Epeorus</i> spp.							0.8	0.8			0.1	0.2
	<i>Cinygma hirasana</i>	0.3	0.4	0.4	0.4	0.2	0.2			0.2	0.1	1.7	1.4
Baetidae,	<i>Baetis</i> spp.	0.3	1.0	0.3	0.6	0.2	0.4			0.3	1.0	0.1	0.2
	<i>Pseudocloeon</i> spp.	0.1	0.1	0.3	0.3							0.9	0.3
Leptophlebiidae,	<i>Paraleptophlebia westoni</i>											0.1	0.3
	<i>Paraleptophlebia</i> spp.					0.2	0.2					0.3	0.1
Ephemereillidae,	<i>Drunella cryptomeria</i>												
PLECOPTERA larva													
Nemouridae,	<i>Nemoura</i> spp.	0.1	0.3	0.1	0.3			0.8	1.5	0.1	0.1	1.0	1.5
	<i>Protonemura</i> spp.	0.3	0.4	0.3	0.4	0.4	0.6			0.3	0.3	0.3	0.3
Leuctridae,	<i>Phopalopsola</i> sp.												
Perlodidae,	<i>Megarcys ochracea</i>												
	<i>Isoperla</i> sp.												
Chloroperlidae,	<i>Alloperla bimaculata</i>									0.3	0.6	0.3	0.7
	<i>Alloperla sapporensis</i>												
	<i>Sweltsa abdominalis</i>												
TRICHOPTERA larva													
Rhyacophilidae,	<i>Rhyacophila</i> sp. RK												
	<i>Rhyacophila</i> sp. RA											0.1	3.3
	<i>Rhyacophila kisoensis</i> ?	0.6	0.3	0.4	0.3	0.4	1.0	2.3	3.1	0.4	0.2	1.7	1.0
Lepidostomatidae,	<i>Neoseverinia crassicornis</i>												
Glossosomatidae,	<i>Glossosoma</i> sp.												
Limnephilidae,	<i>Pseudostenophylax ondakensis</i>												
	<i>Hydatophylax soldatovi</i>												
DIPTERA larva and pupa													
Chironomidae,	<i>Diamesinae</i> , spp.	5.7	3.7	5.9	4.4	3.7	1.6	42.3	32.3	5.6	3.4	9.9	9.7
	<i>Diamesinae</i> , spp. (P)			0.1	0.1			2.3	0.8	0.6	0.2	0.7	0.5
Simuliidae,	spp.	0.7	0.3	0.4	0.1	0.4	0.2	3.1	0.8	0.9	0.4	0.5	0.2
Tipulidae,	spp.			0.1	0.4			0.8	3.8			0.2	1.7
	spp. (P)												
Blepharoceridae,	sp.												
COLEOPTERA													
Dryopidae,	sp.	0.1	0.1									0.1	0.2
	sp. larva												
other larva										0.1	0.1	0.1	0.1
Other Aquatic Animals													
ARHYNCHOBDELLAE,	<i>Erpobdella</i> sp.												
GORDIOIDA,	sp.												
TURBELLARIA,	sp.												

Appendix T6-2. Continued

Net Species	11:30-12:30											
	Cd-1		Cd-2		Cd-3		Cd-4		Cd-5		Cd-6	
	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
Terrestrial animals												
EPHEMEROPTERA imago and subimago												
Heptageniidae, sp.												
Baetidae, sp.												
sp. (S)												
PLECOPTERA imago												
Nemouridae, sp.											0.1	0.3
Chloroperlidae, <i>Alloperla sapporensis</i>												
TRICHOPTERA imago												
Rhyacophilidae, sp.			0.1	0.9								
Limnocoentropodidae, sp.												
DIPTERA imago												
Nematocera, Diamesinae, spp.	0.3	0.1	0.4	0.4	1.6	1.6	1.5	1.5	0.3	0.2	0.6	0.3
Simuliidae, spp.	0.6	1.0	0.1	0.1			0.8	0.8	0.5	0.6	0.2	0.3
Tipulidae, spp.									0.2	1.7	0.3	1.8
Brachycera, spp.	0.1	1.6									0.2	0.2
HEMIPTERA												
Heteroptera, spp.												
Homoptera, spp.	0.3	0.7	0.1	0.4			0.8	0.8			0.3	0.8
HYMENOPTERA												
Apocrita, Formicoidea, sp.												
other	0.1	0.1	0.4	0.5	0.2	0.2			0.1	0.1	0.2	3.7
COLEOPTERA												
Staphylinidae, spp.	0.1	0.1									0.2	0.5
Chrysomelidae, sp. larva									0.1	0.1		
Coccinellidae, sp. larva	0.3	0.3										
Scarabaeidae, <i>Gnorimus subopacus</i>												
other			0.3	1.8			0.8	6.2				
other larva			0.3	0.3	0.2	0.8						
LAPIDOPTERA												
imago	0.1	0.3	0.1	7.6								
larva							0.8	56.9				
Other terrestrial animals												
DERMAPTERA, Psalididae, sp.												
ORTHOPTERA, <i>Acrydium japonicum</i>												
COLLEMBOLA, spp.							0.8	0.8	0.2	0.1		
ANANEAE, spp.	0.1	0.4			0.2	0.2						
ACARI, spp.	0.1	0.1										
OPILIONES, sp.	0.1	4.4										
NEOGASTROPODA, sp.												
Unknown egg lumps												
							0.8	14.6				
Total (ind./m³, mg/m³)												
	10.7	15.9	10.1	24.3	7.8	7.2	58.5	####	10.0	9.4	19.8	29.3

(S : subimago, P : pupa)

Appendix T6-3. List of the drafting animals collected from the Churui River (Area 2) on the evening of 28 July, 2002

Net		17:00-18:00											
		Ce-1		Ce-2		Ce-3		Ce-4		Ce-5		Ce-6	
Species		ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
Aquatic animals													
EPHEMEROPTERA nymph													
Heptageniidae,	<i>Epeorus latifolium</i>					0.1	6.8					0.1	0.3
	<i>Epeorus curvatulus</i>					0.1	0.1	0.7	6.3				
	<i>Epeorus ikanonis</i>												
	<i>Epeorus</i> spp.					0.1	0.1						
	<i>Cinygma hirasana</i>	0.2	0.3	0.6	0.8	2.6	2.8	2.8	2.8	0.8	0.8	0.2	0.3
Baetidae,	<i>Baetis</i> spp.	0.3	0.3	0.2	0.4	0.4	0.8	0.7	0.7	0.4	1.2	0.2	0.4
	<i>Pseudocloeon</i> spp.	0.2	0.2	0.1	0.2	1.3	1.3	2.8	1.4	0.5	0.6	0.2	0.2
Leptophlebiidae,	<i>Paraleptophlebia westoni</i>												
	<i>Paraleptophlebia</i> spp.					0.1	0.1	0.7	0.7				
Ephemereillidae,	<i>Drunella cryptomeria</i>					0.1	0.4			0.1	0.1		
PLECOPTERA larva													
Nemouridae,	<i>Nemoura</i> spp.	0.2	0.2	0.4	0.5	1.4	2.1	0.7	0.7	0.3	0.5	0.2	0.2
	<i>Protonemura</i> spp.	0.9	0.9	0.2	0.6	1.0	1.4	2.8	3.5	0.1	0.1	0.1	0.2
Leuctridae,	<i>Phopalopsale</i> sp.					0.1	0.1						
Perlodidae,	<i>Megarcys ochracea</i>					0.1	1.8			0.1	0.3		
	<i>Isoperla</i> sp.												
Chloroperlidae,	<i>Alloperla bimaculata</i>			0.1	0.2	0.7	1.1						
	<i>Alloperla sapporensis</i>			0.2	0.4								
	<i>Sweltsa abdominalis</i>					0.4	0.8						
TRICHOPTERA larva													
Rhyacophilidae,	<i>Rhyacophila</i> sp. RK												
	<i>Rhyacophila</i> sp. RA												
	<i>Rhyacophila kisoensis</i> ?	0.2	0.2	0.5	0.6	2.5	2.0	1.4	1.4				
Lepidostomatidae,	<i>Neoseverinia crassicornis</i>												
Glossosomatidae,	<i>Glossosoma</i> sp.												
Limnephilidae,	<i>Pseudostenophylax ondakensis</i>												
	<i>Hydatophylax soldatovi</i>												
DIPTERA larva and pupa													
Chironomidae,	Diamesinae, spp.	3.7	2.0	8.5	5.6	9.3	7.2	24.3	12.5	7.8	5.9	1.5	1.1
	Diamesinae, spp. (P)	0.2	0.2	0.3	0.2	0.6	0.7	0.7	0.7	0.2	0.1	0.2	0.3
Simuliidae,	spp.	0.2	0.2	1.0	0.5	0.3	0.1	2.8	1.4	0.2	0.3	0.1	0.2
Tipulidae,	spp.					0.4	2.0						
	spp. (P)					0.1	0.4						
Blepharoceridae,	sp.									0.1	0.3		
COLEOPTERA													
Dryopidae,	sp.												
	sp. larva			0.1	0.2	0.3	0.3			0.3	0.5		
other larva													
Other Aquatic Animals													
ARHYNCHOBDELLAE,	<i>Erpobdella</i> sp.												
GORDIOIDA,	sp.												
TURBELLARIA,	sp.					0.3	0.8						

Appendix T6-3. Continued

Net Species	17:00-18:00											
	Ce-1		Ce-2		Ce-3		Ce-4		Ce-5		Ce-6	
	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg	ind.	mg
Terrestrial animals												
EPHEMEROPTERA imago and subimago												
Heptageniidae, sp.									0.1	2.9		
Baetidae, sp.							0.7	6.3				
sp. (S)							0.7	2.8	0.1	0.4		
PLECOPTERA imago												
Nemouridae, sp.												
Chloroperlidae, <i>Alloperla sapporensis</i>									0.1	1.3		
TRICHOPTERA imago												
Rhyacophilidae, sp.												
Limnacentropodidae, sp.												
DIPTERA imago												
Nematocera, Diamesinae, spp.	1.2	1.4	0.4	0.8	0.1	0.1	3.5	5.6	1.7	2.8	0.2	0.2
Simuliidae, spp.									0.2	0.3	0.1	0.1
Tipulidae, spp.			0.1	0.6					0.1	0.4		
Brachycera, spp.	0.2	1.0	0.1	1.1	0.1	0.4	1.4	4.9	0.6	7.9		
HEMIPTERA												
Heteroptera, spp.												
Homoptera, spp.			0.1	0.1					0.4	1.4	0.1	0.1
HYMENOPTERA												
Apocrita, Formicoidea, sp.											0.1	0.2
other			0.1	0.1	0.4	0.1			0.2	0.2	0.1	0.1
COLEOPTERA												
Staphylinidae, spp.			0.1	0.1								
Chrysomelidae, sp. larva					0.3	0.3						
Coccinellidae, sp. larva									0.1	0.2		
Scarabaeidae, <i>Gnorimus subopacus</i>									0.1	55.4		
other									0.3	0.6		
other larva					0.3	0.8					0.1	0.1
LAPIDOPTERA												
imago												
larva												
Other terrestrial animals												
DERMAPTERA, Psalididae, sp.												
ORTHOPTERA, <i>Acrydium japonicum</i>											0.1	4.2
COLLEMBOLA, spp.												
ANANEAE, spp.							0.7	1.4	0.1	0.1		
ACARI, spp.					0.1	0.1	2.1	0.7	0.1	0.1		
OPILIONES, sp.											0.1	0.1
NEOGASTROPODA, sp.												
Unknown egg lumps					0.1	26.9						
Total (ind./m³, mg/m³)	7.3	6.8	13.2	12.9	24.1	62.3	49.4	53.5	15.4	85.0	3.4	8.0

(S : subimago, P : pupa)

Appendix T7. List of the benthos collected from the Ikushina River (Area 1) on 28 July, 2002

Net		Rapid		Riffle		Pool	
		1	2	3	4	5	6
SPECIES		ind. mg	ind. mg	ind. mg	ind. mg	ind. mg	ind. mg
Ephemeroptera							
Heptageniidae,	<i>Epeorus latifolium</i>	7 133		29 321	37 138		2 17
	<i>Cinygma hirasana</i>	19 8	3 1	8 4	13 6		1 5
Baetidae,	<i>Baetis florens</i>	7 38		2 8		1 6	12 47
	<i>Baetis</i> spp.	8 1		10 17	2 1		1 1
	<i>Pseudocloeon</i> spp.	1 1					
Leptophlebiidae,	<i>Paraleptophlebia westoni</i>	4 2		7 65			
	<i>Paraleptophlebia</i> spp.	1 1		30 6	10 25	1 1	2 5
Ephemerellidae,	<i>Drunella cryptomeria</i>	6 15		7 8	7 32	2 15	1 2
	<i>Drunella trispina</i>	1 91			1 87		
	<i>Drunella kohonoae</i>			1 50			
Plecoptera							
Nemouridae,	<i>Nemoura</i> spp.	5 8	1 1	3 3	4 5	1 1	2 3
	<i>Protonemura</i> spp.	22 22		6 3			13 15
	<i>Amphinemura</i> spp.						1 2
Leuctridae,	<i>Phopalopsale</i> sp.	1 2					
Perlodidae,	<i>Megarcys ochracea</i>	7 56	2 8	3 46	4 41		1 5
Chloroperlidae,	<i>Alloperla bimaculata</i>	1 4		1 3	3 5	3 1	3 10
Perlidae,	<i>Acroneuria stigmatica</i>			1 8			
Trichoptera							
Rhyacophilidae,	<i>Rhyacophila hokkaidensis</i>	2 53		3 99	1 44		1 9
	<i>Rhyacophila</i> sp. RL		1 24				
	<i>Rhyacophila</i> sp. RA		1 3	5 19			
	<i>Rhyacophila kisoensis</i> ?	2 8	2 1		3 4		
	sp.	1 1					
Polycentropodidae,							
Glossosomatidae,	<i>Glossosoma</i> sp.		1 1	1 28			
	<i>Glossosoma</i> sp. (P)			1 38			
Limnephilidae,	<i>Eobrachycentrus</i> sp.		2 15		1 6		1 8
	<i>Eobrachycentrus</i> sp. (P)		1 93				
	<i>Neophylax ussuriensis</i> (P)				3 73		
	<i>Pseudostenophylax ondakensis</i>					1 12	
Hydropsychidae,	<i>Hydropsyche</i> sp.		1 10				
Stenopsychidae,	<i>Stenopsyche marmorata</i>			2 1007			
Diptera							
Chironomidae,	Diamesinae, spp.	76 295	16 19	57 93	99 136	3 1	28 24
	Diamesinae, spp. (P)			2 1	1 1		
Simuliidae,	spp.	1 4		1 1			9 11
Tipulidae,	spp.			2 6		2 92	1 1
	spp. (P)						1 10
Coleoptera							
Dytiscidae,	Colymbetinae, sp.			1 1	1 1		
other larva		1 2					
Acari,	spp.	1 1		3 2			2 1
Arhynchobdellae,	<i>Erpobdella</i> sp.			2 1			
Total (ind./625cm², mg/625cm²)		174 746	31 176	188 1838	190 605	14 129	82 176
(P : pupa)							

Appendix T8. List of the benthos collected from the Churui River (Area 2) on 28 July, 2002

SPECIES \ Net		Rapid		Rifle		Pool	
		1 ind. mg	2 ind. mg	3 ind. mg	4 ind. mg	5 ind. mg	6 ind. mg
Ephemeroptera							
Heptageniidae,	<i>Epeorus latifolium</i>	9 155	5 111	20 248	3 90		
	<i>Epeorus curvatulus</i>	8 59	16 142	1 3	1		
	<i>Epeorus ikanonis</i>	3 18	11 141		5		
	<i>Epeorus</i> spp.			23 37	1 1		
	<i>Cinygma hirasana</i>	15 15	12 14	23 31	15 25	18 34	
Baetidae,	<i>Baetis florens</i>	4 20					
	<i>Baetis sahoensis</i>						2 9
	<i>Baetis</i> spp.	15 24	28 53	3 9	13 40		
	<i>Pseudocloeon japonica</i>		6 17				
	<i>Pseudocloeon</i> spp.		4 18	3 1	6 8		
Ephemerellidae,	<i>Drunella cryptomeria</i>	1 2			4 16	2 5	
	<i>Drunella kohonoae</i>	1 36					
Plecoptera							
Nemouridae,	<i>Nemoura</i> spp.	1 4	1 1	10 12	2 3	15 25	4 8
	<i>Protonemura</i> spp.	8 19	5 9		4 12		
Leuctridae,	<i>Phopalopsale</i> sp.					1 3	1 24
Perlodidae,	<i>Megarcys ochracea</i>	9 1332	1 22	1 5	9 839		
	<i>Isoperla</i> sp.			3 6			
Chloroperlidae,	<i>Alloperla bimaculata</i>	1 10			1 5	4 12	7 4
	<i>Alloperla sapporensis</i>		1 1				
Trichoptera							
Rhyacophilidae,	<i>Rhyacophila</i> sp. RK				1 17		
	<i>Rhyacophila kisoensis</i> ?				2 3		
Limnephilidae,	<i>Pseudostenophylax ondakensis</i>				4 62	3 52	15 121
	<i>Pseudostenophylax ondakensis</i> (P)					1 19	
Diptera							
Chironomidae,	Diamesinae, spp.	24 32	5 2	56 72	125 153	4 16	3 7
	Diamesinae, spp. (P)				2 2		
Simuliidae,	spp.		56 309	1 1			
Tipulidae,	spp.			2 10	3 15		
Blepharoceridae,	sp.		10 52				
Arhynchobdellae,	<i>Erpobdella</i> sp.				1 12		
Total (ind./625cm², mg/625cm²)		99 1726	161 892	146 435	197 1308	48 166	32 173

(P : pupa)

Appendix T9. List of stomach content in the Dolly Varden collected from Pereke River

Species		May		Jun.		Jul.	
		ind./fish(%)	mg/fish(%)	ind./fish(%)	mg/fish(%)	ind./fish(%)	mg/fish(%)
Aquatic Insects							
Ephemeroptera							
Heptageniidae,	<i>Ecdyonurus</i> sp.	0.1 (0.1)	0.3 (0.1)				
	others	2.1 (1.9)	22.3 (4.5)	0.1 (0.7)	2.4 (2.7)	0.3 (3.0)	1.4 (0.8)
Baetidae,	<i>Baetis</i> spp.	1.5 (1.4)	7.1 (1.4)	1.8 (10.1)	4.6 (5.2)	1.2 (13.1)	1.3 (0.7)
Ephemerellidae,	<i>Drunella cryptomeria</i>	0.1 (0.1)	0.1 (0.0)	0.1 (0.7)	0.4 (0.5)	0.1 (1.0)	0.3 (0.2)
	<i>Drunella</i> sp.			0.1 (0.3)	0.2 (0.3)		
Leptophlebiidae,	<i>Paraleptophlebia</i> sp.	0.1 (0.1)	0.2 (0.0)				
Ephemeridae,	<i>Ephemera japonica</i>	0.1 (0.1)	2.0 (0.4)			0.1 (1.0)	2.5 (1.5)
Plecoptera							
Nemouridae,	<i>Nemoura</i> spp.	1.5 (1.4)	8.4 (1.7)	0.1 (0.3)	0.4 (0.5)		
	<i>Amphinemoura</i> sp.	0.8 (0.7)	2.8 (0.6)				
	<i>Protonemoura</i> spp.	0.1 (0.1)	0.1 (0.0)				
Chloroperlidae,	<i>Alloperla bimaculata</i>					0.1 (1.0)	0.7 (0.4)
	others	0.3 (0.3)	3.9 (0.8)				
Perlodidae,	<i>Isoperla</i> sp.						
Trichoptera							
Hydropsychidae,		0.2 (0.2)	0.3 (0.1)	0.2 (1.0)	0.4 (0.4)		
Rhyacophilidae,	<i>Rhyacophila</i> spp.	0.1 (0.1)	0.6 (0.1)				
Glossosomatidae,	<i>Glossosoma</i> spp.	0.9 (0.9)	31.2 (6.2)	1.4 (7.7)	18.7 (21.1)	0.5 (5.1)	1.9 (1.1)
Limnephilidae,	<i>Goera</i> spp.	1.3 (1.2)	76.3 (15.3)	0.1 (0.3)	0.4 (0.4)	2.8 (31.3)	92.4 (52.7)
Brachycentridae,	<i>Brachycentrus americanus</i>	0.1 (0.1)	1.8 (0.4)	0.1 (0.3)	0.7 (0.8)		
	<i>Micrasema</i> sp.			0.1 (0.3)	0.3 (0.3)	0.1 (1.0)	0.4 (0.2)
Diptera							
Tipulidae,		1.8 (1.6)	50.1 (10.0)	0.1 (0.7)	0.1 (0.1)		
Simuliidae,		0.4 (0.4)	0.5 (0.1)				
Chironomidae,	Diamesinae	90.6 (82.9)	53.9 (10.8)	4.9 (27.9)	2.3 (2.6)	0.5 (6.1)	0.5 (0.3)
Neuroptera	<i>Protohermes grandis</i>	0.3 (0.2)	25.4 (5.1)				
Hemiptera						0.5 (5.1)	7.5 (4.3)
Coleoptera	larva	0.3 (0.2)	1.7 (0.3)			0.3 (3.0)	0.3 (0.2)
Hymenoptera						0.1 (1.0)	0.5 (0.3)
Gammaridea		0.4 (0.3)	11.8 (2.4)	5.3 (30.2)	22.5 (25.4)		
Fish eggs (<i>Onchorhynchus gorbuscha</i>)							
Terrestrial animals							
Ephemeroptera	imago	0.1 (0.1)	2.5 (0.5)	0.1 (0.7)	1.7 (1.9)		
Plecoptera	imago					0.2 (2.0)	1.5 (0.8)
Trichoptera	imago			0.1 (0.3)	1.9 (2.1)	0.1 (1.0)	0.6 (0.4)
Diptera							
Chironomidae,	imago	0.1 (0.1)	0.3 (0.1)	2.5 (14.1)	1.7 (1.9)		
other	imago	0.1 (0.1)	0.9 (0.2)				
	larva	0.3 (0.2)	0.3 (0.1)	0.1 (0.3)	0.1 (0.1)		
Hemiptera	imago			0.1 (0.3)	0.5 (0.5)		
Coleoptera							
Chrysomelidae,	<i>Gastrolina peltoides</i>			0.1 (0.3)	0.9 (1.1)		
Cantharidae,	<i>Themus cyanipennis</i>					0.1 (1.0)	8.6 (4.9)
Carabidae,				0.1 (0.7)	2.5 (2.8)	0.2 (2.0)	14.1 (8.0)
Staphylinidae,				0.1 (0.3)	1.1 (1.3)		
other	larva	0.2 (0.2)	5.6 (1.1)			0.3 (3.0)	15.6 (8.9)
Hymenoptera							
Formicidae,		2.3 (2.1)	18.1 (3.6)	0.2 (1.0)	1.9 (2.2)	1.5 (17.2)	21.5 (12.3)
other	imago	0.1 (0.1)	1.3 (0.3)				
Lepidoptera	larva	3.5 (3.2)	170.1 (34.0)	0.2 (1.3)	22.9 (25.8)		
Collembola		0.1 (0.1)	0.3 (0.1)				
Diplopoda						0.1 (1.0)	3.3 (1.9)
Araneae						0.1 (1.0)	0.5 (0.3)
Total		109.4	499.9	17.5	88.6	9.0	175.3

Appendix T9. Continued

Species		Aug.		Sep.		Oct.	
		ind./fish(%)	mg/fish(%)	ind./fish(%)	mg/fish(%)	ind./fish(%)	mg/fish(%)
Aquatic Insects							
Ephemeroptera							
Heptageniidae,	<i>Ecdyonurus</i> sp.						
	others	0.1 (1.8)	0.4 (0.4)				
Baetidae,	<i>Baetis</i> spp.	0.2 (5.4)	0.7 (0.7)	0.1 (0.4)	0.2 (0.0)		
Ephemerellidae,	<i>Drunella cryptomeria</i>						
	<i>Drunella</i> sp.						
Leptophlebiidae,	<i>Paraleptophlebia</i> sp.						
Ephemeridae,	<i>Ephemera japonica</i>			0.3 (1.7)	8.2 (0.4)	0.2 (0.3)	4.2 (5.5)
Plecoptera							
Nemouridae,	<i>Nemoura</i> spp.					0.1 (0.1)	0.1 (0.2)
	<i>Amphinemoura</i> sp.						
	<i>Protonemoura</i> spp.	0.1 (1.8)	0.1 (0.1)				
Chloroperlidae,	<i>Alloperla bimaculata</i>						
	others						
Perlodidae,	<i>Isoperla</i> sp.			0.2 (0.8)	0.8 (0.0)		
Trichoptera							
Hydropsychidae,		0.1 (1.8)	0.4 (0.4)			0.1 (0.2)	0.8 (1.0)
Rhyacophilidae,	<i>Rhyacophila</i> spp.	0.1 (1.8)	0.1 (0.1)			0.1 (0.1)	0.2 (0.3)
Glossosomatidae,	<i>Glossosoma</i> spp.	0.1 (3.6)	4.4 (4.3)			0.1 (0.2)	1.5 (1.9)
Limnephilidae,	<i>Goera</i> spp.	2.0 (53.6)	28.6 (27.9)			0.1 (0.2)	0.8 (1.0)
Brachycentridae,	<i>Brachycentrus americanus</i>			0.1 (0.4)	0.6 (0.0)		
	<i>Micrasema</i> sp.						
Diptera							
Tipulidae,				0.2 (0.8)	0.3 (0.0)	0.2 (0.4)	0.5 (0.6)
Simuliidae,							
Chironomidae,	Diametinae	0.3 (7.1)	0.2 (0.2)			61.7 (96.9)	33.2 (43.2)
Neuroptera	<i>Protohermes grandis</i>					0.1 (0.2)	11.1 (14.4)
Hemiptera						0.2 (0.3)	2.5 (3.3)
Coleoptera	larva						
Hymenoptera							
Gammaridea							
Fish eggs (<i>Onchorhynchus gorbuscha</i>)		0.6 (16.1)	65.8 (64.3)	17.6 (95.8)	1909.3 (99.5)	0.5 (0.7)	19.1 (24.8)
Terrestrial animals							
Ephemeroptera	imago						
Plecoptera	imago						
Trichoptera	imago						
Diptera							
Chironomidae,	imago						
other	imago					0.1 (0.1)	1.2 (1.6)
	larva						
Hemiptera	imago						
Coleoptera							
Chrysomelidae,	<i>Gastrolina peltoides</i>						
Cantharidae,	<i>Themus cyanipennis</i>						
Carabidae,							
Staphylinidae,							
other	larva						
Hymenoptera							
Formicidae,		0.3 (7.1)	1.7 (1.7)			0.1 (0.2)	1.0 (1.3)
other	imago						
Lipidptera	larva						
Collembola						0.1 (0.1)	0.2 (0.2)
Diplopoda							
Araneae						0.1 (0.2)	0.5 (0.7)
Total		3.7	102.4	18.4	1919.3	63.7	76.9