

## 日本系サケの生物学的特性

斎藤 寿彦<sup>\*1</sup>・岡本 康孝<sup>\*1\*2</sup>・佐々木 系<sup>\*1\*3</sup>

### Biological characteristics of chum salmon in Japan

Toshihiko SAITO<sup>\*1</sup>, Yasutaka OKAMOTO<sup>\*1\*2</sup>, and Kei SASAKI<sup>\*1\*3</sup>

**Abstract:** To clarify the regional differences in biological characteristics of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, inhabiting the northern Japan, the number of adult returns (coastal and river catches), peak of upriver migration (PUM), coastal sea surface temperature at the PUM, fork length of age 4 adults, age at maturity, egg diameter and fecundity of age 4 females were examined, on the basis of data collected in seven regions of northern Japan during the summer-winter of fiscal year 1994-2008. All biological characteristics showed clear differences among the regions or between some pairs of the ones, and some characteristics of river stocks appeared to change along latitudinal gradients. Particularly, the PUM, fork length, age at maturity, and egg diameter in river stocks along the Sea of Japan coast exhibited an abrupt change at the boundary of the Tsugaru Strait. In Hokkaido, the PUM was earlier as compared with previous observations made before 1960s, which probably resulted from artificial alterations of the run timing in many stocks. Consequently, the advanced PUM enforced fish to experience higher sea temperatures during their spawning migration. Egg diameter, standardized by grand mean of fish length of each stock, demonstrated a decreasing trend over the study period, although it was undeniable that a problem of the dataset might cause an apparent trend. Although some artificial alterations were recognized in biological characteristics of chum salmon stocks, this study demonstrated that regionally distinguishable traits are still present over the wide range of stocks in Japan.

**Key words:** life-history trait, latitudinal gradient, regional difference, river stock, artificial propagation

サケ *Oncorhynchus keta* は冬から初春にかけて河川で生まれ、浮上後、河川の融雪増水期の頃にピークに降海する。全てのサケは遡河回遊型 (anadromy) の生活史を持ち、サクラマス *O. masou* のように河川残留型の個体が出現することはない。サケの祖先が、いつ、どの地域に出現したのかについては諸説あり、統一的な見解は未だに存在しない。今から200万年ほど前の更新世の時代にサルモ *Salmo* 属が日本海周辺で

隔離されてサケ *Oncorhynchus* 属に分化し、日本海から太平洋へと分布域を拡大したとする仮説 (Neave, 1958) がある一方で、北アメリカ西部においてサケ属魚類とされる化石が発見されていることを論拠に、少なくとも600万年前の中新世の時代にはサケ属魚類が存在していたとする見方もある (Stearly and Smith, 1993)。サケ属7種の系統関係についても様々な系統仮説が提唱されているが、いくつかの共通点が認め

2014年11月14日受理 (Received on November 14, 2014)

<sup>\*1</sup> 独立行政法人水産総合研究センター北海道水産研究所 〒062-0922 札幌市豊平区中の島2条2丁目 (Hokkaido National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062-0922, Japan)

<sup>\*2</sup> 現在所属: 水産総合研究センター北海道水産研究所天塩さけます事業所 〒098-2243 北海道中川郡美深町西3条南4丁目1番地1 (Hokkaido National Fisheries Research Institute, Teshio Field Station, West3-South4 Bifuka, Nakagawa-gun, Hokkaido 098-2243, Japan)

<sup>\*3</sup> 現在所属: 水産総合研究センター東北水産研究所沿岸漁業資源研究センター 〒027-0097 岩手県宮古市崎山4-9-1 (Present address: Tohoku National Fisheries Research Institute, Stock Enhancement and Aquaculture Division, 4-9-1 Sakiyama, Miyako, Iwate 027-0097, Japan)

られる。石黒・西田(2004)によれば、サケはカラフトマス *O. gorbusha* と近縁で、これにベニザケ *O. nerka* を加えた3種が単系統を形成すること、ギンザケ *O. kisutch* とマスノスケ *O. tshawytscha* が近縁で単系統を示し、これが前述したサケなどのグループと姉妹群関係にあること、ニジマス *O. mykiss* とサクラマスはサケ属魚類の系統関係では基部に近いところで分岐したことなどである。しかし、ニジマスとサクラマスの相互関係や分岐順序について一定の見解は得られていない。

降海した日本系サケは、生まれた川(母川)周辺の沿岸域に滞留しながら成長し、尾又長7~8cmほどに成長すると陸地沿いの沿岸域を北上し始め(眞山ら, 1982; 入江, 1990), 7月下旬から8月上旬頃までに日本沿岸域から離岸し、オホーツク海へと移動する(Ueno and Ishida, 1996)。その後、西部北太平洋、ベーリング海、アラスカ湾などを1~7年かけて索餌回遊した後、成熟したサケは秋から冬にかけて再び日本沿岸域へ来遊し、母川に回帰して産卵するとその一生を終える(浦和, 2000)。つまり、サケは再生産の場を河川に残しつつ、卵から降海するまでの数ヶ月と産卵のための僅かな時間を河川で過ごす他は、体成長のために多くの時間を海洋で過ごす生活史を進化の過程で獲得してきた。

サケの生活史は、個体の発生・成長速度、降海・回遊のタイミング、淡水や海洋での成長様式、成熟時期(成熟年齢)、そ上・産卵のタイミング、繁殖投資(卵サイズおよび孕卵数)、寿命などといった、様々な特性の連続で構成される。これら個々の特性は生活史形質(life-history traits)と呼ばれており、生活史形質には地域ごと、あるいは河川ごとに変異と多様性が存在する(例えば Salo, 1991; Quinn, 2005)。この生活史形質の変異と多様性の形成と維持には、サケが一生のうちで僅かな時間を過ごすに過ぎない河川での生活が、極めて重大な役割を果たしている。サケの「母川回帰性」ならびに母川や沿岸域などの生息環境への「適応」が、自然選択を通じて生活史形質を鑄造しているためである(Beacham and Murray, 1987)。

個々の生活史形質は互いに独立して進化してきたのではなく、いわばパッケージとして個体の適応度(子孫の残しやすさ)を最適化する方向で進化してきたと考えられる。太平洋サケ属魚類 *Oncorhynchus* spp. のそ上・産卵時期は遺伝的支配を強く受けている生活史形質であり(Quinn, 2005), 多くの特に低緯度地域に生息する淡水魚類のように、餌環境や水質、気象条件、僅かな水温や日長の変化によって産卵時期が影響されることはない(Wootton, 1998)。これは、母川か

ら遠く離れた海洋で成熟がはじまる太平洋サケ属魚類では、産卵数ヶ月前の海洋生活期に産卵場の環境を把握することは困難であるため、個々の河川集団が進化の過程で経験した長期的、平均的な産卵環境に適応してきた結果と考えられている(Quinn and Adams, 1996)。例えば、サケには夏サケと秋サケという、そ上・産卵時期の異なる系統が存在し、親魚の体サイズ、成熟年齢、孕卵数、卵サイズ、産卵場所選択といった様々な生活史形質に違いが存在する(Sano, 1966)。また、秋サケに限っても、そ上・産卵時期の早い群と遅い群では同様の変異が知られている(Salo, 1991)。一般に、サケの産卵時期は秋から冬にかけて4~5ヶ月に及ぶことも珍しくないのに対して、翌年の稚魚の降海時期はより短い期間に集中する傾向がある(Beacham and Murray, 1986)。これは、サケが産卵場所および産卵時期に適した生活史形質を進化させることで、子の浮上・降海タイミングを生残に適した時期にある程度収斂させていることを意味する。すなわち、サケの生活史形質に認められる変異と多様性は、サケが様々な河川環境に適応してきた帰結であると言える。

そ上・産卵時期が遺伝的な影響を強く受けるというサケの生物学的特性は、サケのふ化放流事業が盛んになると、意図的・非意図的にそ上・産卵時期の改変をひき起すことにも繋がった。例えば、1888年からサケのふ化放流がおこなわれている北海道の石狩川水系では、従来、前期(10月)と後期(12月以降)にそ上盛期が認められていたが、1937年頃から後期群が激減し、1939年以降は前期のそ上盛期のみが顕在化したという(大屋, 1954a)。石狩川の後期群減少については、河川改修の影響(大屋, 1954a)、春季の灌漑取水に伴う後期群稚魚の減耗(菊地, 1955)のほか、親魚の捕獲・採卵時期の変化(菊地, 1955)が指摘されている。また、岩手県のサケ資源は、11月下旬~12月中旬に来遊が集中する後期偏重型の資源構造を持つが(宇部, 1992)、漁期の平準化と肉質の良い資源造成を目的に、北海道卵の移植等によって早期群(10月までに海面で漁獲されるサケ)の増産が図られた(小川, 2010)。その結果、1970年頃には全漁獲量の8%に過ぎなかった早期群が1990年代には23%まで増加し、漁獲盛期も3旬早くなった(小川, 2010)。このような人為的な産卵時期の改変は、岩手県のみならず、以前は北海道から本州まで広範囲で行われており、サケ種卵移植の記録は平成8(1996)年度まで確認することができる(水産庁北海道さけ・ますふ化場, 1997)。その後、遺伝的多様性および系群に配慮したふ化放流の実践や野生集団の重要性が指摘されるようになり(長澤, 1992; 帰山・眞山, 1996)、広域的な移植は控えられるようになっ

たが、近隣地域の移植は現在も続いている (Morita *et al.*, 2006)。また、移植を伴わなくとも、人間側の都合で時期別の採卵割合をコントロールすることも行われている。その結果、サケのそ上・産卵時期は、各河川のサケが本来有していた姿からかけ離れることになった (眞山, 1986)。つまり、進化の過程で鑄造されてきた様々な生活史形質の変異と多様性が、人為的に改変されてきた可能性が高い。

ところが、日本系サケの集団遺伝学的構造をマイクロサテライトDNAで調べた最近の研究によると、日本には7つのサケ地域個体群 (オホーツク, 北海道日本海, 根室, えりも以東, えりも以西, 本州太平洋および本州日本海) が存在することが明らかにされた (Beacham *et al.*, 2008)。さらに、一部のサケ河川集団では過去の移植放流の影響が認められるものの、日本のサケは他の環太平洋サケ集団と比べても高い遺伝的多様性を維持しているという (Sato *et al.*, 2004; Beacham *et al.*, 2008)。一般に、淡水魚類や遡河性魚類の遺伝的多様性には緯度ラインが存在し、高緯度地域の集団において遺伝的多様性は減少傾向を示す (Bernatchez and Wilson, 1998; Hesselman *et al.*, 2013)。日本のサケは本種の自然分布の南限域に位置するために他の高緯度地域のサケ集団よりも高い遺伝的多様性を保持している可能性も否定できない。しかしながら、日本でサケの人工ふ化放流が開始されて130年以上が経過してもなお地域個体群が存在するという事実は、それぞれの地域に適したサケが失われていない可能性を示唆する。

これまで日本系サケの生活史形質を扱った学術論文として、アジア系サケに関する総説 (Sano, 1966)、北海道サケ河川集団間における漁獲時期、そ上時期、形態、卵サイズおよび孕卵数、年齢等を記載した論文 (佐野・久保, 1946, 1947; 三原ら, 1951; 大屋, 1954b; 渡辺, 1955; 佐野, 1959; Kaeriyama, 1989, 眞山・浦和, 1990; Kaeriyama and Edpalina, 2004)、本州サケ河川集団のそ上時期を議論した論文 (Okazaki, 1982) などが知られている。また、水産庁北海道さけ・ますふ化場 (現, 独立行政法人水産総合研究センター北海道区水産研究所: 以下, 北水研) では、1994年度から2008年度まで Salmon Database を発行し、このなかで日本系サケ・マス類の沿岸漁獲数、河川捕獲数、年齢組成、卵径および孕卵数などのデータを掲載してきた。しかし、Salmon Database は北海道から本州までのデータを網羅しているものの、データベースという性質上、単年度ごとのデータ集として編纂されており、地域ごと、あるいは河川ごとの生活史形質の比較が十分行われてはこなかった。また、北

海道のスケ河川集団について、かつては盛んに研究が行われていたが、多くは1960年以前の、数年間の観察に基づくものであり、資源が高水準になった1990年以降の状況について、まとめたものは存在しない。すなわち、本州を含めた日本系サケ全体について、生活史形質の特徴を俯瞰し、地域特性を議論した研究はこれまで皆無であった。

長らく、日本のサケ来遊資源の大部分は人工ふ化放流起源であると言われてきた (Kaeriyama, 1989; Mayama and Ishida, 2003)。最近になり、北海道においてサケが自然再生産している河川が多数存在することが報告され (Miyakoshi *et al.*, 2012)、自然再生産由来のサケがある程度来遊資源の中に存在することが推察される。しかし、北水研等が実施する耳石温度標識の回収結果をみても (北水研, 未発表)、依然ふ化放流由来のサケが来遊資源の大きな割合を占めることは疑いない。ふ化放流により資源造成を図る以上、資源に人為的なインパクトを与えてしまうリスクはゼロにはならないが、リスクを軽減し、悪影響が生じた場合には迅速に対応することが望まれる。そのためには、遺伝的特性のみならず、日本系サケの生物学的特性について現状を把握し、定期的に過去との比較を行うことが必要である。特に、地球温暖化等の環境変化が水産生物に与える影響が懸念される現在 (独立行政法人水産総合研究センター, 2009)、分布南限域に生息する日本系サケ (Salo, 1991) が、環境変化にどのように応答するのかをモニターすることは、種の保全と持続的な利用を図るために我が国が担うべき重要な役割であると考えられる。今後、温暖化が進行すれば、サケの分布域が大きく変化することも予想されるが (石田, 2009)、このときふ化放流などの人為的営みがサケの分布域の消失に拍車をかけることがあってはならない。

本研究では、日本系サケ資源が高水準に達した1990年代半ばから2000年代の時期を中心に、漁業資源造成のためふ化放流が実施されている茨城県ならびに石川県以北のサケ集団について、沿岸および河川への来遊時期、体サイズ、成熟年齢、卵径、孕卵数などの生活史形質の諸特性をとりまとめた。また、これら生活史特性について地域間比較を行ない、地域的な特徴を明らかにすることを目的とした。

## 試料と方法

旧水産庁北海道さけ・ますふ化場 (その後組織改編に伴い、水産庁さけます資源管理センター, 独立行政法人さけます資源管理センター, 独立行政法人さ

けますセンターと変遷し、2011年4月より現在の北水研に統合)では、1994年度から2006年度まで、日本系サケの資源動態ならびに繁殖形質に関するデータを単年度ごとにSalmon Database「資源生物モニタリング編」として発刊してきた。このデータベース集では、水系単位の旬別河川捕獲数、漁業協同組合単位の沿岸漁獲数および漁獲重量、主要な水系の年齢組成および繁殖形質(卵径および孕卵数)といった情報が公表されている。これらSalmon Databaseに掲載される内容は、旧水産庁北海道さけ・ますふ化場に端を発する組織が自ら収集したデータのみならず、道県の行政および試験研究機関、独立行政法人水産総合研究センター東北水産研究所、同日本海区水産研究所が収集したデータも用いられている。そのため、冊子体としてのSalmon Databaseは2006年度までの発刊で終了しているものの、その後も2008年度までのデータは電子媒体としてこれら関係組織間で情報共有が図られている(2012年3月現在)。また、サケの年齢査定には、背鰭後端から尻鰭前端までの体側で、かつ側線付近の上下数列の鱗を使って調べられることが一般的であるが、通常、採鱗とあわせて魚体測定(性別、尾叉長および体重)が行われる。そのため、Salmon Databaseに常時掲載されている訳ではないが、年齢査定時に採鱗が行われた個体では、魚体測定データも存在している場合が多い。本研究では、これらSalmon Databaseのために収集されてきたデータを用いて、総漁獲数(沿岸漁獲数と河川捕獲数の合計)、沿岸漁獲数、河川捕獲数、回帰親魚の尾叉長、成熟年齢、卵径および孕卵数について、地域および河川ごとの特徴、経年変化を調べた。

本研究で扱う「地域」とは、北海道の5海区(括弧内は略記)―オホーツク海区(OH)、北日本海区(SJ)、根室海区(NE)、えりも以東海区(EP)およびえりも以西海区(WP)―と、本州の2地域(同、略記)―本州太平洋(HP)および本州日本海(HSJ)―の合計7区分とした(Fig. 1)。これらの地域区分は、Beacham *et al.* (2008) が遺伝的手法により明らかにした日本系サケの地域個体群にほぼ一致する。本研究では、上記のサケ生活史形質について地域的な特徴を記載することが目的のひとつであるが、その一方でサケは母川回帰性を持つゆえに、再生産(人工ふ化放流)は水系を基本単位として捉えるべき事象である。個々の水系に生息するサケの特性を無視し、地域ごとに平均化することは、個々の水系の環境に適応してきた生活史形質の変異と多様性の姿を覆い隠してしまう危険性がある。そのため、いくつかの生活史形質については、個々の水系における観測値を当該河川の河口位置(緯度)に沿ってグラフ化し、環境の緯度傾度に応じ

て生活史形質がどのように変化するかを調べた。1994～2008年度までにSalmon Databaseに何らかのデータが掲載された水系は全国で257水系に及ぶ(Fig. 1, Appendix)。そこで、これら水系の河口位置(緯度および経度)を、国土地理院の電子国土Webシステム(<http://portal.cyberjapan.jp/>)で調べて水系ごとの分析に用いた(Appendix)。なお、環境の緯度傾度と生活史形質の比較では、緯度の違いに対応した生活史形質の変化をより明瞭に把握する目的で、前述7地域別の比較ではなく海域別の比較、すなわち、オホーツク海(OHおよびNE)、太平洋(EP, WPおよびHP)、日本海(SJおよびHSJ)の比較を行った。以下、項目別に記載内容および分析方法について説明する。

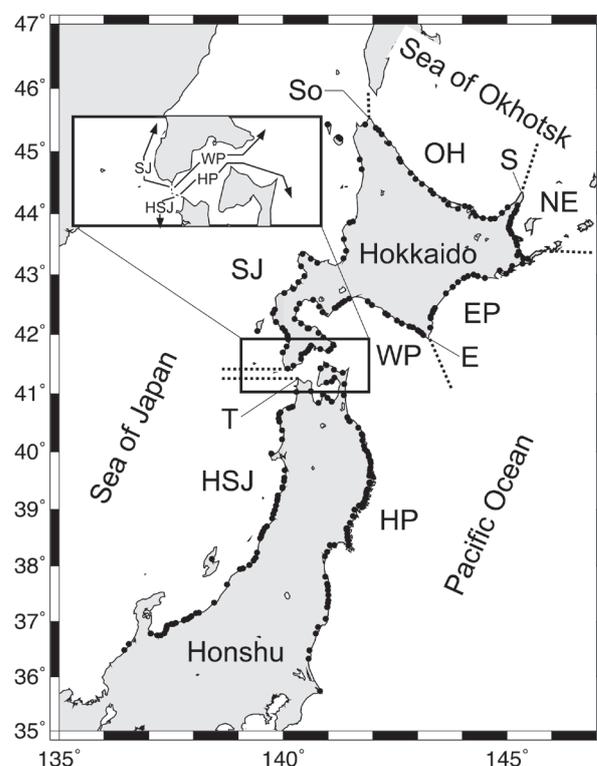


Fig. 1. Map showing regional boundaries (dashed lines) and locations of river mouth (filled circles) in which chum salmon stocks were examined in this study. Details of the river-mouth locations are shown in Appendix. Abbreviations of the regions are as follows: OH, Okhotsk region; SJ, Sea of Japan region; NE, Nemuro region; EP, East Hokkaido Pacific region; WP, West Hokkaido Pacific region; HP, Honshu Pacific region; HSJ, Honshu Sea of Japan region. The abbreviations, So, S, E, and T, indicate the Soya Strait, the Shiretoko Peninsula, the Erimo Peninsula, and Tappi Peninsula, respectively.

**総漁獲数** 水産生物の資源水準を評価する場合、過去20年以上の漁獲数の推移などから判断することが一般的となっている（例えば、水産庁；<http://abchan.job.affrc.go.jp/>）。ふ化放流事業によって資源が造成されている日本系サケの場合、長期的な資源水準の変遷には放流数が密接に関係している可能性がある。日本系サケの放流数は1970年代半ばから急激に増加し、1980年代前半に18～21億尾ほどに達すると、それ以降現在まではほぼ一定に維持されている（北水研；[http://salmon.fra.affrc.go.jp/zousyoku/ok\\_relret.htm](http://salmon.fra.affrc.go.jp/zousyoku/ok_relret.htm)）。そのため、長期的な日本系サケ資源の変遷を把握することを目的に、総漁獲数（沿岸漁獲数と河川捕獲数の合計）については放流数が急激に増加した1970年代と、放流数が一定になった1980年から2010年までを地域別にとりまとめた。Salmon Databaseが発刊されていなかった1993年以前の総漁獲数は、水産庁北海道さけ・ますふ化場の事業成績書（昭和45～平成5年度）を参照した。2009および2010年度の総漁獲数は一部地域で確定値になっていないため、2012年2月末時点で入手可能な最新の速報値（北水研；<http://salmon.fra.affrc.go.jp/zousyoku/H23salmon/h23salmon.htm>）を使用した。また、来遊資源の変動傾向を把握するために、総漁獲数を構成する沿岸漁獲数と河川捕獲数ごとに、1970～2000年代までの変動係数を、年代別、地域別に算出した。生物資源の経時的変動を示す指標には様々な方法が知られており（Gaston and McArdle, 1994）、経時的なトレンドの影響を除去した上で変動を議論（すなわち、経時的トレンド周辺における変動を議論）することもあるが、本研究では各年代の経時的なトレンドを除去せずに変動係数を算出した。なお、本研究で扱っている総漁獲数とは、これまで我が国のサケマス類を扱った研究論文や報告書などで用いられてきた「来遊数」と同じ意味である。しかし最近の研究により、これまで人工ふ化放流魚が大半と考えられてきた日本系サケにも野生魚が含まることが明らかになってきた（森田ら, 2013）。また、人工ふ化放流事業のためにウライ等の捕獲施設で親魚の捕獲が実施されていない河川でもサケの自然産卵は確認されているが（Miyakoshi *et al.*, 2012）、本研究で扱った河川捕獲数には非捕獲河川における野生魚の情報は含まれていない。このような最近の知見から、総回帰資源数を意味する「来遊数」に代わり、本研究では総漁獲数という用語を用いた。

**沿岸漁獲数** 地域ごとの平均的な沿岸漁獲数の推移を把握するために、1994～2008年度までの旬別沿岸漁獲数の平均値および標準偏差を算出した。

**河川捕獲数** 地域ごとの平均的な河川捕獲数の推移を把握するために、1994～2008年度までの旬別河川捕

獲数の平均値および標準偏差を算出した。また、水系ごとに、各年度の河川捕獲数が当該年度の全河川捕獲数の50%に到達する旬を「50%河川そ上時期」として求め、最頻値と範囲（最早旬～最晩旬）を調べた。本研究では、この「50%河川そ上時期」を河川そ上の盛期として扱った。一般に、河川での捕獲はウライや捕魚車（インディアン水車）といった捕獲施設で行われることが多いが、捕獲効率を考慮してこれら捕獲施設はそ上盛期を中心に設置される（森田ら, 2013）。そのため、ここでの河川捕獲数には、捕獲施設の稼働期間外のそ上初期や晩期にそ上する傾向のある野生魚（森田ら, 2013）の捕獲数は反映されていない可能性がある。また、各水系の50%河川そ上時期が観察されたときの沿岸表面海水温（以下、SST）を把握し、そ上盛期における表面海水温を地域ごとに集計した。具体的には、各水系の河口位置（緯度・経度、Appendix 参照）と気象庁の旬平均海水温のデータベース（NEAR-GOOS Regional Real Time Data Base；<http://goos.kishou.go.jp/>）から、河口に最も近い海域における当該年、当該旬のSSTを抽出した。なお、今回使った旬平均SSTは、緯度・経度1度メッシュごとに編纂されているため、水系によっては河口近傍のSSTが陸地として処理されているケースがあった。その場合、その水系はSSTの集計から除外した。

**体サイズ** 回帰したサケ親魚の体サイズを、地域ごと、回帰年ごとに把握するために、回帰魚の主体となる4年魚の尾叉長について雌雄別の平均値と標準偏差を算出した。ただし、本州の水系については魚体測定データが1999年度以降しか存在しないため、1999～2008年に4年魚として回帰したサケの尾叉長データを計算に用いた。水系別の体サイズの特徴を明らかにするために、雌雄別の4年魚の尾叉長および標準偏差を各水系の河口緯度に対してグラフ化した。

**成熟年齢** 年度別、水系別の年齢組成が調査されている河川集団を対象に、年齢組成を当該年度の全河川捕獲数に引き延ばすことにより、年齢別の河川捕獲数を算出した。この計算は、雌雄別の年齢組成が公表されるようになった1998年度以降を対象に、雌雄別を実施した。日本系サケの回帰年齢は2～8年魚と幅があるが、同一年級群に着目した場合、7年魚以上の高齢魚の出現は極めて少ない（Saito and Nagasawa, 2009）。そこで本研究では、水系別、雌雄別に2～6年魚までの年齢別河川捕獲を年級群ごとに集計し、2～6年魚の河川捕獲数が全て算出された年級群についてのみ成熟年齢を計算した。すなわち、成熟年齢の計算対象となる年級群は、1998年度に2年魚として回帰した1996年級群から、2008年度に6年魚として回帰し

た2002年級群までとなる。具体的な成熟年齢の算出には、以下の計算式を用いた。

$$\text{Age}_{ijk} = (2 \times R_{2ijk} + 3 \times R_{3ijk} + \dots + 6 \times R_{6ijk}) / \sum_{a=2}^6 R_{aijk}$$

ここで、 $\text{Age}_{ijk}$ は水系*i*における年級群*j*の雌雄*k*（ただし、*k*はオスあるいはメス）の平均成熟年齢を、 $R_{aijk}$ は水系*i*の年級群*j*に属する雌雄*k*のうち*a*年魚（ただし、*a*=2~6）として河川で捕獲された尾数（河川捕獲数）をそれぞれ表わす。

算出した水系別、年級群別、雌雄別の成熟年齢から、地域ごとの平均成熟年齢を1996~2002年級群についてまとめるとともに、水系ごとの成熟年齢の平均値と標準偏差を各水系の河口緯度に対してグラフ化した。

**繁殖形質** Salmon Database「資源生物モニタリング」では、繁殖形質としてメス親魚の卵径および孕卵数が日本各地の水系で調べられてきた。繁殖形質の調査では、供試魚の尾叉長と体重が測定され、年齢査定のために採鱗が行われた後に卵の全重量（以下、GW）が1g単位で計測された。孕卵数は直接法もしくは間接法で算出されている。直接法とは、供試魚の卵数全てを数える方法であり、間接法とは、個体ごとに一部の卵（300粒前後）を抽出して重量GW<sub>p</sub>（1g単位）を測定し、抽出した卵の総数N<sub>p</sub>を計数したのちにN<sub>p</sub>×GW/GW<sub>p</sub>から孕卵数を算出する方法である。卵径は容積法あるいはスケール法により算出されている。容積法とは、採集した卵を1時間吸水させたのち、抽出した卵N個の表面に付着した水分を取り除いて既知の量の水の入ったメスシリンダーに入れて体積の増加分Vを測定し、 $2\{3(V/N)/4\pi\}^{1/3}$ によって平均直径（mm）を算出する方法である。スケール法とは、1列に並べた10粒程度の卵の長さから平均卵径を算定する方法であり、通常この操作を30回以上実施し、その平均値を卵径として用いる。

卵径および孕卵数は、ともに個体の体サイズの影響を受けやすい形質であることが知られており（Beacham, 2010）、これらの形質の経年変化等を比較する場合、経年的に変化する体サイズの影響を統計学的に制御する必要が指摘されている。本研究では既往の文献に従い、以下の計算式を使って繁殖形質の観測値を標準化した（Beacham, 2010）。

$$E_s = E_o (L_m / L_o)^b$$

$E_s$ および $E_o$ は、標準化および観測された個体の繁殖形質値（卵径もしくは孕卵数）を、 $L_m$ は当該水系の個体群におけるメスの平均尾叉長を、 $L_o$ は観測された個体の尾叉長を、そして*b*は水系ごとにLog *e* ( $L_o$ )に対してLog *e* ( $E_o$ )を回帰させた時の傾きをそれぞ

れ表わす。傾き*b*が統計学的に有意と見なされなかった場合、その水系の測定値は分析から除外した。本研究では、主群である4年魚についてのみ分析を行い、各水系の*L<sub>m</sub>*は繁殖形質調査に供された全ての4年魚の平均値（水系ごとの平均値）を用いた。なお、Salmon Databaseとして収集されてきたデータセットには、入力ミスもしくは繁殖形質調査に相応しくない個体を測定したと思われる測定データが含まれていた。繁殖形質調査に相応しくない個体とは、例えば供試魚として測定される以前に既に放卵したことが疑われるような魚であり、そのような個体の孕卵数は極端に少なくなっていた。

そこで、これらの外れ値を取り除くために、全水系の供試魚についてLog *e* ( $L_o$ )に対してLog *e* ( $E_o$ )を回帰させ、その回帰直線からの標準残差（平均0、標準偏差1）が絶対値で3を超えた個体のデータは、外れ値として本研究の解析から除外した。

**統計学的分析** 本研究の目的は、生活史形質に地域的な違いが認められるかどうかを検討することにある。そこで、50%河川そ上時期のときの沿岸SST、4年魚の平均尾叉長、成熟年齢、卵径および孕卵数について、次の一般線形モデル（General linear model: GLM）で、地域、年（あるいは年級）、性別、水系の違いに起因する効果を評価した。

$$\text{Obs}_{ijklm} = \mu + \text{Region}_i + \text{Year}_j + \text{Sex}_k + \text{River}_{(i)l} + e_{ijklm}$$

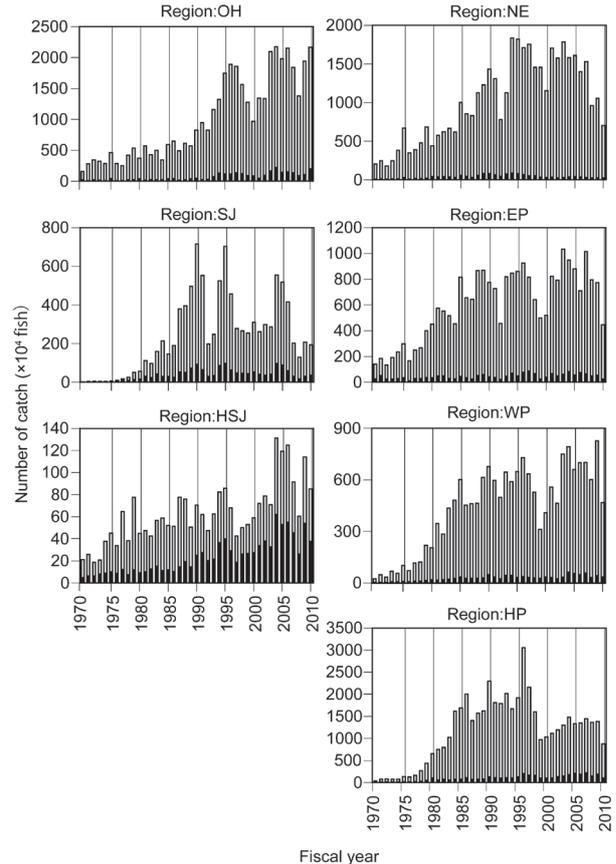
$\text{Obs}_{ijklm}$ は上記の生活史形質のいずれかの観測値、 $\mu$ は当該生活史形質の平均値、 $\text{Region}_i$ は地域（*i*=OH~HSJの7地域）、 $\text{Year}_j$ は年度（あるいは年級群）（*j*=1994~2008、年級群の場合は*j*=1996~2002）、 $\text{Sex}_k$ は性別（*k*=オス又はメス）、 $\text{River}_{(i)l}$ は水系（水系*l*は生活史形質により異なる）、 $e_{ijklm}$ はグループ*ijklm*における*m*番目の観測値の誤差をそれぞれ表わす。なお、水系は地域ごとに選定されていること、年によって調査水系が異なることなどの理由から、水系を独立した変数として扱うのではなく、より上位の変数である地域の入れ子になったモデルを構築した。 $\text{River}_{(i)l}$ の添字（*i*）*l*は、この変数が地域の入れ子になっていることを意味する。全ての変数は固定要因として扱い、変数間の交互作用は検討しなかった。また、 $\text{Year}_j$ はカテゴリカル型の変数として扱った。本解析の結果、地域の効果が認められた場合にはBonferroniの修正による多重比較を実施し、当該生活史形質に関してどの地域間に違いが認められるのかを検討した。なお、卵径および孕卵数はメス特有の形質であることから、上記のGLM分析において性別（ $\text{Sex}_k$ ）の変数はモデルから除外した。

50%河川そ上時期, 平均尾又長, 成熟年齢, 卵径および孕卵数が, 各水系の緯度の違いに応じて変遷しているのかを調べるために, オホーツク海 (OHおよびNE), 太平洋 (EP, WPおよびHP), 日本海 (SJおよびHSJ) の3海域別に, 各水系の平均値と緯度との関係をSpearmanの順位相関で調べた。同様の相関分析 (Pearsonの相関分析あるいはSpearmanの順位相関分析) を雌雄間でも行ない, 緯度に応じた変化が雌雄で同じ傾向を示すのかを検討した。また, 地域ごとに生活史形質の年変化 (年度もしくは年級群) について, 雌雄の変動が類似のパターンを示すか否かについても相関分析で検討した。さらに, 生活史形質の経年値と年度あるいは年級群との間でSpearmanの順位相関を行うことにより, 経年的な増加あるいは減少トレンドの有無を判定した。この分析で有意な傾向が確認された場合には, 上記GLMのYear変数のパラメータ推定値についても経年トレンドの有無を調べた。このパラメータ推定値は, 他の要因 (Region, Sex, River) の影響を統計学的に制御したときのYear変数の効果を推定したものであることから, Year変数のパラメータ推定値に統計学的に有意な増加もしくは減少傾向が確認された場合, 日本系サケ全体で当該生活史形質に経年的なトレンドが存在する可能性を示唆する。

全ての統計解析は両側検定で行ない, 帰無仮説が棄却される限界値 (有意水準  $\alpha$ ) は0.05とした。本研究の統計解析はSPSS Statistics (バージョン17.0, エス・ピー・エス・エス株式会社, 東京) およびそのオプション (Advanced Statistics) を用いて行った。

## 結果

**総漁獲数, 沿岸漁獲数および河川捕獲数** 日本各地のサケ総漁獲数は1970年代半ばから1980年代にかけて急激に増加し, 2000年代まで高い来遊水準を維持してきた (Fig. 2)。しかし, 地域ごとにみると, 総漁獲数には大きな地域間格差が存在している。1970~2010年の総漁獲数を比較すると, 地域的に総漁獲数が多いのはオホーツク海区 (OH), 根室海区 (NE) そして本州太平洋 (HP) であり, この3地域で全国総漁獲数の62.8~76.8%を占めていた。本州太平洋の総漁獲数は, 1980~1998年度まで1994年度を除いて全国で最も多かった (1994年は2番目)。しかし, 1999年に総漁獲数が971万尾まで大きく落ち込むと, それ以降1000万~1500万尾の水準で比較安定していたが, 2011年には876万尾まで減少した。2000年代に最も総漁獲数が多かったのはオホーツク海区であり, この間, 全国の総漁獲数の21.8~31.4%を占めていたが, 2010年度に



**Fig. 2.** Number of adult returns of chum salmon during 1970 and 2010 in Japan. Open and black bars represent coastal catch and river catch, respectively. Abbreviations of the regions are shown in Fig. 1.

は43.9%まで割合が増加した。一方, 日本海側の北日本海区 (SJ) および本州日本海 (HSJ) は総漁獲数の少ない地域であり, 1980年代以降ではそれぞれ全国6番目および7番目になる年が多かった。しかし, 2004年度以降, 本州日本海の総漁獲数は80万尾を越える年度が多くなっており, 以前よりも総漁獲数は増加傾向を示している。北日本海区では, 2004~2006年度まで総漁獲数が増加した時期があったものの, 2007年以降総漁獲数が低迷している。

全ての地域で, 総漁獲数の大きな部分は沿岸漁獲によるものであった。総漁獲数に占める河川捕獲数の割合が最も大きな地域は本州日本海であり, 1990年代以降の河川捕獲数の割合は34.6~52.0%であった。北日本海区も比較的河川捕獲の割合が高く, 1990年以降その割合は11.6~18.7%で推移した。本州太平洋における河川捕獲の割合は1990年代には平均7.0% (範囲5.4~10.4%) であったのに対して, 2000年代は平均12.4% (範囲9.7~15.4%) になっており, 河川捕獲の割合が増

加した。その他の地域では、来遊資源水準の低かった1970年代には河川捕獲割合の高い年度が散見されたものの、1980年代以降では概ね10%未満であった。

沿岸漁獲および河川捕獲の変動係数を年代別に比較すると、いずれの地域においても、資源水準が急激に増加した1970年代の変動係数が大きくなっていた (Table 1)。そして資源が高水準に達した1990年代および2000年代には、多くの地域で変動係数は小さくなる傾向を示した。特に、本州太平洋では2000年代の沿岸漁獲数の変動係数が小さくなっており、漁獲の年変動が小さかったことが窺える。

旬別の平均漁獲数の推移をみると、各地域の漁獲時期の特性に地理的な共通点が見受けられた (Fig. 3)。オホーツク海区、根室海区、えりも以東海区および北日本海区では、漁獲のピークが9月下旬～10月上旬と早いものに対して、同じ北海道のえりも以西海区では、比較的漁獲数のまとまる時期が9月下旬から11月上旬頃まで長期にわたっており、他の4海区のように明瞭なピークが観察されなかった。本州太平洋では、11月下旬に沿岸漁獲のピークが認められた。一方、本州日本海では、11月中～下旬に最も漁獲が多くなったが、それ以前の10月下旬にも小さなピークがみられた。

旬別の平均河川捕獲数から、北海道のオホーツク海区、根室海区、えりも以東海区および北日本海区では、捕獲の盛期は10月であることが窺えた (Fig. 4)。これらの地域では、11月にはいと河川捕獲数が急激に減少しているが、その傾向は北日本海区で顕著であった。これら4地域とは対照的に、えりも以西海区では河川捕獲の盛期が11月に形成されていた。一方、本州では、北海道の5地域よりも河川捕獲時期がさらに遅かった。本州太平洋では、河川捕獲数が11～12月にか

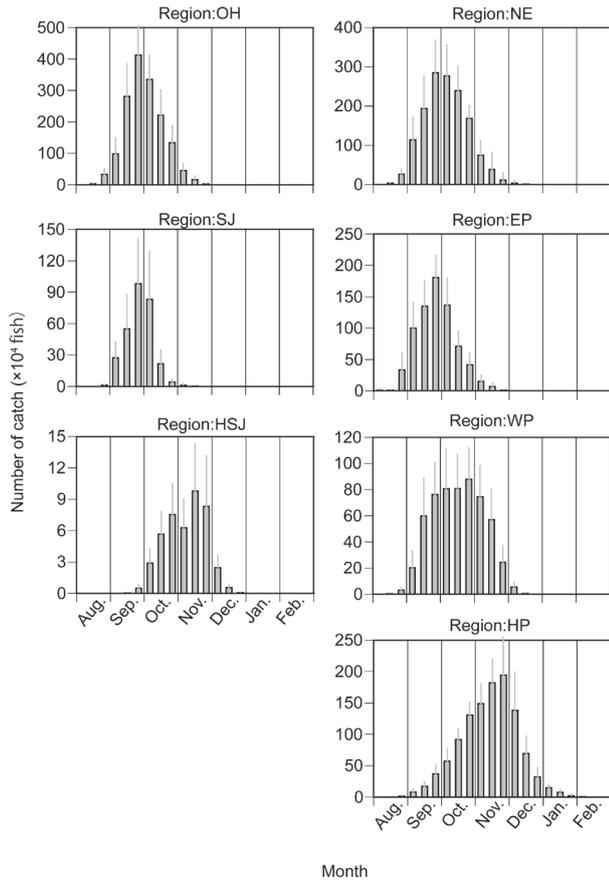
けて多く、捕獲ピークは12月上～中旬であった。本州日本海では、12月上旬の河川捕獲数が最も多かったが、11月上旬にも河川捕獲がやや突出していた。

**河川そ上ピーク** 各水系の50%河川そ上時期を、水系河口の緯度に対してプロットしたところ、いくつかの特徴を捉えることができた (Fig. 5)。オホーツク海側 (OHおよびNE) では、50%河川そ上時期のモードと緯度との間に、雌雄とも有意な相関は観察されなかった (Table 2)。しかし、Fig. 5をみると、知床半島突端の緯度 (北緯44°20'41.2") と同等の河口緯度を持つ水系ではそ上時期が遅く、この緯度から高緯度側あるいは低緯度側に離れるに従って50%河川そ上時期が早くなっている可能性が考えられた。そこで、知床半島突端の緯度と最も河口緯度が近かった藻別川 (北緯44°19'40.1") を境界に、データセットを分離し、再度50%河川そ上時期と緯度との関係进行分析した。その結果、藻別川河口の緯度よりも低緯度に位置する水系では、雌雄ともに50%河川そ上時期と緯度の間に有意な相関は認められなかったが (Spearmanの順位相関: [メス]  $\rho = -0.056$ ,  $n=26$ ,  $p>0.05$ ; [オス]  $\rho = 0.269$ ,  $n=26$ ,  $p>0.05$ )、高緯度側に位置する水系では両者に有意な負の相関がみられた (Spearmanの順位相関: [メス]  $\rho = -0.767$ ,  $n=11$ ,  $p<0.01$ ; [オス]  $\rho = -0.757$ ,  $n=11$ ,  $p<0.01$ )。すなわち、オホーツク海側において、藻別川よりも高緯度に河口を持つ水系では河川そ上時期が早くなる傾向があることが示唆された。

太平洋側についても同様な分析を行ったところ、雌雄とも50%そ上時期のモードと河口緯度には有意な負の相関がみられた (Table 2)。太平洋側の水系で最もそ上時期が遅いのは岩手県の津軽石川 (河口緯度: 北緯39°35'15.3") であり、最も遅かった50%河川そ上時

**Table 1.** Coefficient of variation (CV) for coastal and river catches of chum salmon in northern Japan during 1970 and 2010. The abbreviations of regions are shown in Fig. 1.

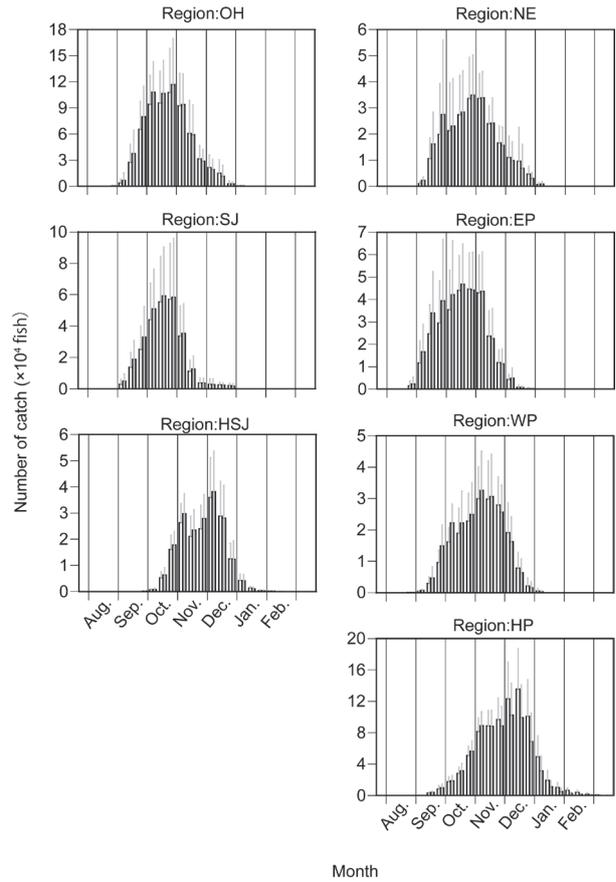
|               | Period | Region             |      |                   |      |               |      |      |
|---------------|--------|--------------------|------|-------------------|------|---------------|------|------|
|               |        | Sea of Japan coast |      | Okhotsk Sea coast |      | Pacific coast |      |      |
|               |        | HSJ                | SJ   | OH                | NE   | EP            | WP   | HP   |
| River catch   | 1970s  | 0.29               | 0.85 | 0.49              | 0.39 | 0.36          | 0.53 | 0.49 |
|               | 1980s  | 0.24               | 0.47 | 0.37              | 0.34 | 0.30          | 0.24 | 0.19 |
|               | 1990s  | 0.25               | 0.41 | 0.47              | 0.28 | 0.42          | 0.23 | 0.27 |
|               | 2000s  | 0.30               | 0.53 | 0.39              | 0.17 | 0.22          | 0.30 | 0.26 |
| Coastal catch | 1970s  | 0.58               | 1.44 | 0.33              | 0.48 | 0.40          | 0.68 | 0.88 |
|               | 1980s  | 0.24               | 0.70 | 0.21              | 0.33 | 0.26          | 0.30 | 0.38 |
|               | 1990s  | 0.26               | 0.43 | 0.28              | 0.25 | 0.22          | 0.21 | 0.29 |
|               | 2000s  | 0.31               | 0.42 | 0.24              | 0.20 | 0.19          | 0.22 | 0.10 |



**Fig. 3.** Mean coastal catches of chum salmon by regions in the period of fiscal year 1994-2008. Bars indicate standard deviations. Abbreviations of the regions are shown in Fig. 1.

期はメスが1月上旬，オスが12月下旬であった。Fig. 5では，津軽石川近傍の水系を頂点に，それよりも高緯度あるいは低緯度に位置する水系において，河川その上のピークが早まる傾向が窺えた。そこで，先ほどと同様に津軽石川を境界にデータセットを分離して再分析した。太平洋側では，津軽石川よりも高緯度に位置する水系において50%河川そ上時期と緯度には有意な負の相関がみられ（Spearmanの順位相関：[メス]  $\rho = -0.632$ ,  $n=81$ ,  $p < 0.01$ ；[オス]  $\rho = -0.623$ ,  $n=81$ ,  $p < 0.01$ ），反対に津軽石川よりも低緯度に位置する水系では両者に有意な正の相関が存在した（Spearmanの順位相関：[メス]  $\rho = 0.619$ ,  $n=47$ ,  $p < 0.01$ ；[オス]  $\rho = 0.493$ ,  $n=47$ ,  $p < 0.05$ ）。つまり，太平洋側では津軽石川付近の河川そ上時期が最も遅く，それよりも高緯度もしくは低緯度に向かうに連れてそ上時期は早くなる傾向が認められた。

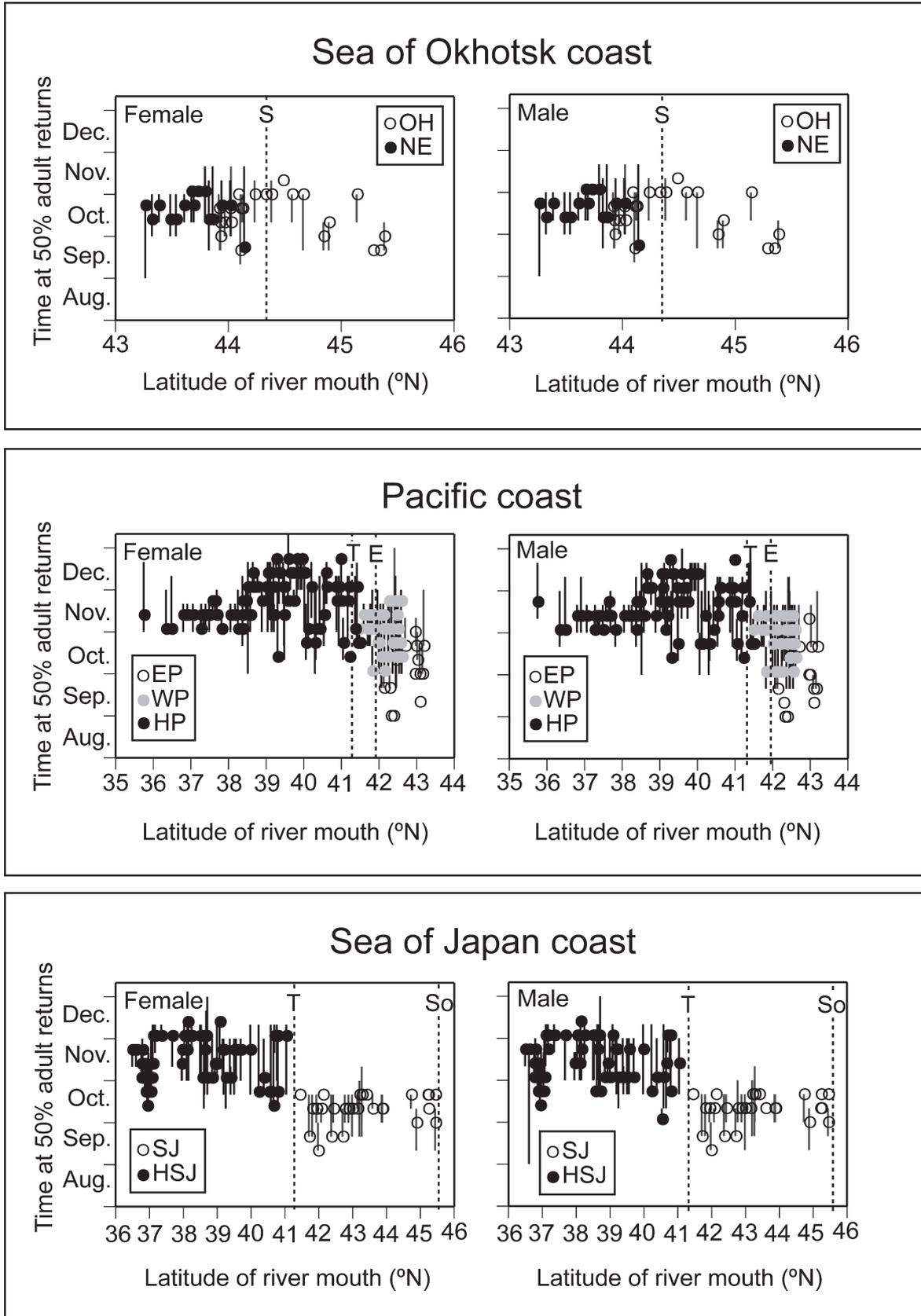
日本海側でも，河川の50%そ上時期と水系の河口緯



**Fig. 4.** Mean river catches of chum salmon by regions in the period of fiscal year 1994-2008. Open and shaded bars show female and male, respectively. Bars indicate standard deviations. Abbreviations of the regions are shown in Fig. 1.

度には有意な負の相関が認められた（Table 2）。日本海側の場合，太平洋側のように，特定の水系においてそ上時期が最も遅く，その水系から離れるに従ってそ上時期が早くなるような傾向は認められなかった。しかしFig. 5から，本州の竜飛岬（Fig. 5の破線T，北緯41°15'40.2"）を境界に，それよりも高緯度側（北日本海区に相当）と低緯度側（本州日本海に相当）において，50%河川そ上時期が極めて明瞭に異なることが明らかになった。

Fig. 5に示した水系ごとの50%河川そ上時期について，雌雄間で相関分析を行った結果，いずれの海域においても有意な正の相関が得られた（Spearmanの順位相関：[オホーツク海]  $\rho = 0.859$ ,  $n=37$ ,  $p < 0.01$ ；[太平洋]  $\rho = 0.932$ ,  $n=128$ ,  $p < 0.01$ ；[日本海]  $\rho = 0.946$ ,  $n=92$ ,  $p < 0.01$ ）。このことから，緯度傾度に伴うそ上時期の変化は雌雄間で同じような傾向を示すと考えられた。



**Fig. 5.** The relationship between latitude of river mouth and time of 50% adult chum salmon returning to the natal river. Abbreviations of the regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1. Bars indicate ranges of the 50% adult returns during 1994 and 2008. Abbreviations (S, E, T, and So) designate geographical names (see Fig. 1).

**Table 2.** Correlations between biological characteristics of chum salmon and latitudes of river months.

| Coastal areas<br>(and<br>corresponding<br>chum<br>populations) | sex    | Correlations<br>between peaks of<br>upriver migration<br>and river-mouth<br>latitudes |          | Correlations<br>between fork<br>lengths of age<br>4 fish and river-<br>mouth latitudes |          | Correlations<br>between age at<br>maturity and river-<br>mouth latitudes |          | Correlations<br>between egg<br>diameters and<br>river-mouth<br>latitudes |          | Correlations<br>between<br>fecundities and<br>river-mouth<br>latitudes |          |
|----------------------------------------------------------------|--------|---------------------------------------------------------------------------------------|----------|----------------------------------------------------------------------------------------|----------|--------------------------------------------------------------------------|----------|--------------------------------------------------------------------------|----------|------------------------------------------------------------------------|----------|
|                                                                |        | Coefficient                                                                           | <i>n</i> | Coefficient                                                                            | <i>n</i> | Coefficient                                                              | <i>n</i> | Coefficient                                                              | <i>n</i> | Coefficient                                                            | <i>n</i> |
| Sea of Okhotsk                                                 | Male   | 0.084                                                                                 | 37       | 0.247                                                                                  | 26       | 0.385                                                                    | 13       | –                                                                        | –        | –                                                                      | –        |
|                                                                | Female | -0.056                                                                                | 37       | <u>0.537</u>                                                                           | 27       | <u>0.555</u>                                                             | 13       | 0.516                                                                    | 13       | <u>0.569</u>                                                           | 14       |
| Pacific Ocean                                                  | Male   | <u>0.568</u>                                                                          | 128      | -0.213                                                                                 | 66       | <u>0.603</u>                                                             | 46       | –                                                                        | –        | –                                                                      | –        |
|                                                                | Female | <u>0.535</u>                                                                          | 128      | <u>0.561</u>                                                                           | 66       | <u>0.519</u>                                                             | 46       | 0.188                                                                    | 20       | 0.150                                                                  | 22       |
| Sea of Japan                                                   | Male   | <u>0.547</u>                                                                          | 92       | <u>0.542</u>                                                                           | 52       | <u>0.598</u>                                                             | 37       | –                                                                        | –        | –                                                                      | –        |
|                                                                | Female | <u>0.538</u>                                                                          | 92       | <u>0.499</u>                                                                           | 52       | <u>0.670</u>                                                             | 40       | -0.343                                                                   | 17       | 0.205                                                                  | 18       |

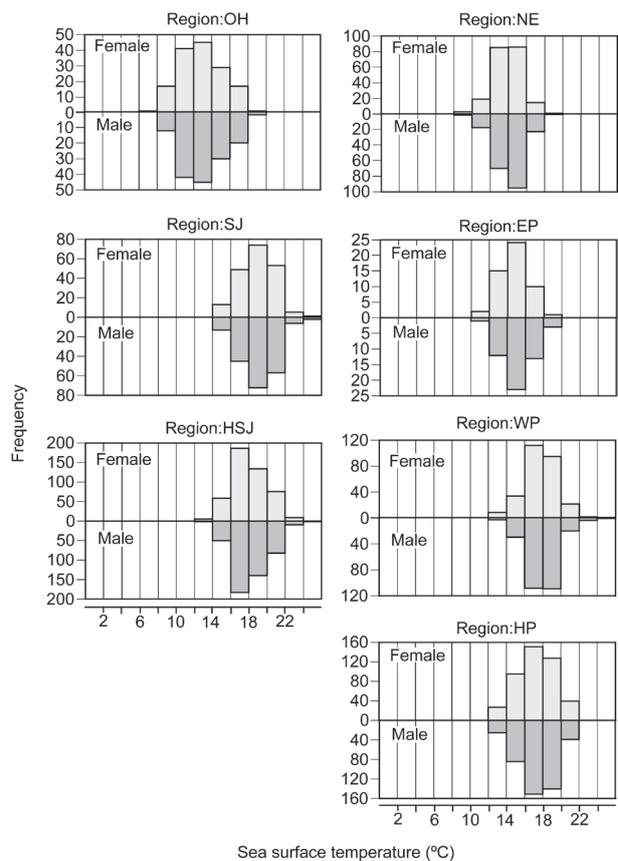
Values underlined by thin lines and double lines indicate  $p < 0.05$  and  $p < 0.01$ , respectively.

**そ上盛期の沿岸表面海水温** 地域ごとに、各水系、各年度の50%河川そ上時期が観測された旬の沿岸水温 (SST) をヒストグラムにまとめた (Fig. 6)。1994～2008年度に観測された、各地域のSST平均値 ± 標準偏差は、オホーツク海区のメスおよびオスで  $12.8 \pm 2.3^\circ\text{C}$  と  $13.0 \pm 2.2^\circ\text{C}$ 、北日本海区のメスおよびオスで  $18.7 \pm 1.8^\circ\text{C}$  と  $18.8 \pm 1.9^\circ\text{C}$ 、根室海区のメスおよびオスで  $13.6 \pm 1.7^\circ\text{C}$  と  $13.9 \pm 1.7^\circ\text{C}$ 、えりも以東海区のメスおよびオスで  $14.7 \pm 1.7^\circ\text{C}$  と  $15.0 \pm 1.8^\circ\text{C}$ 、えりも以西海区のメスおよびオスで  $17.6 \pm 1.7^\circ\text{C}$  と  $17.9 \pm 1.6^\circ\text{C}$ 、本州太平洋のメスおよびオスで  $17.2 \pm 2.0^\circ\text{C}$  と  $17.4 \pm 2.0^\circ\text{C}$ 、そして本州日本海のメスおよびオスで  $18.0 \pm 1.9^\circ\text{C}$  と  $18.3 \pm 2.0^\circ\text{C}$  であった。GLMによる分析の結果、各地域の50%河川そ上時の沿岸SSTには違いが認められた (Table 3)。多重比較を行ったところ、えりも以西海区と本州太平洋、北日本海区と本州日本海との間には有意差 ( $p > 0.05$ ) が検出されなかったものの、その他の地域の組み合わせでは全て有意差がみられた ( $p < 0.05$ )。また、雌雄による違いも検出され、オスのほうがメスよりも50%河川そ上時に経験した沿岸SSTは高かった。

**4年魚の体サイズ** GLMによる分析の結果、4年魚の尾叉長は地域ごとに違いが認められた (Table 3)。モデルから推定された各地域の平均尾叉長 (95% Wald信頼区間) は、オホーツク海区が  $65.5$  ( $65.4 \sim 65.6$ ) cm、北日本海区が  $66.3$  ( $66.1 \sim 66.5$ ) cm、根室海区が  $65.0$  ( $64.8 \sim 65.2$ ) cm、えりも以東海区が  $66.0$  ( $65.9 \sim 66.0$ ) cm、えりも以西海区が  $67.0$  ( $66.9 \sim 67.2$ ) cm、本州太平洋が  $68.2$  ( $68.1 \sim 68.2$ ) cm、そして本州日本海が  $68.7$  ( $68.7 \sim 68.8$ ) cm であった。多重比較の結果、全ての地域の組み合わせで統計学的に有意な違いが検出された ( $p < 0.05$ )。すなわち、本州日本海のサケが最も大きく、根室海区のサケが最も小さかった。また、

雌雄差も有意であり (Table 3)、オスがメスよりも大きかった。

各水系の平均尾叉長と水系の河口緯度との関係を見たところ (Fig. 7)、オホーツク海のメス、太平洋のメスおよび日本海の雌雄において、両者に順位相関が認められた (Table 2)。すなわち、オホーツク海のメス



**Fig. 6.** Histograms of sea surface temperatures in the vicinity of river mouths at the time when 50% adult chum salmon returned to natal rivers during fiscal year 1994 and 2008.

では、高緯度に向かうにつれて尾叉長が大きくなる傾向があるのに対して、太平洋のメスおよび日本海の雌雄では、低緯度に向かうにつれて尾叉長が大型になる傾向があった。特に日本海では、先の河川そ上時期と同様に、本州の竜飛岬 (Fig. 7の破線T, 北緯41°15'40.2") を境界に、それよりも高緯度側 (北日本海区に相当) と低緯度側 (本州日本海に相当) では、雌雄とも尾叉長に極めて明瞭な違いが認められた。Fig. 7に示した海域ごとに、水系ごとの平均尾叉長について雌雄間で相関分析を行った結果、いずれの海域でも両者には有意な正の相関が認められた (Pearsonの相関

分析: [オホーツク海]  $r=0.893$ ,  $n=26$ ,  $p<0.01$ ; [太平洋]  $r=0.763$ ,  $n=66$ ,  $p<0.01$ ; [日本海]  $r=0.894$ ,  $n=52$ ,  $p<0.01$ )。

地域ごとに4年魚の平均尾叉長の経年変化を調べた結果 (Fig. 8), 北海道では5地域の雌雄, 全ての組み合わせにおいて有意な正の相関がみられた (Table 4)。本州の2地域では、同一地域内の雌雄には有意な正の相関が認められたものの、本州日本海のオスと本州太平洋の雌雄の間には有意な相関はみられなかった (Table 4)。本州太平洋と本州日本海のメスでは、平均尾叉長の経年変化に有意な正の相関が検出され

**Table 3.** Results of GLM analyses for (1) coastal sea surface temperature at the peak of upriver migration of adult chum salmon (Coastal SST), (2) fork length of age 4 chum salmon (FL), (3) age at maturity, (4) egg diameter and (5) fecundity of age 4 chum salmon in Japan.

| Dependent variable | Independent variable | Wald chi-square statistic | d.f. | <i>p</i> -value |
|--------------------|----------------------|---------------------------|------|-----------------|
| Coastal SST        | Intercept            | 105059.15                 | 1    | <0.01           |
|                    | Region               | 3362.04                   | 6    | <0.01           |
|                    | Year                 | 322.25                    | 14   | <0.01           |
|                    | Sex                  | 22.68                     | 1    | <0.01           |
|                    | River (Region)       | 3464.85                   | 138  | <0.01           |
| FL                 | Intercept            | 6770670.73                | 1    | <0.01           |
|                    | Region               | 6092.84                   | 6    | <0.01           |
|                    | Year                 | 24134.65                  | 14   | <0.01           |
|                    | Sex                  | 18099.16                  | 1    | <0.01           |
|                    | River (Region)       | 23328.13                  | 139  | <0.01           |
| Age at maturity    | Intercept            | 381856.91                 | 1    | <0.01           |
|                    | Region               | 659.38                    | 6    | <0.01           |
|                    | Year                 | 59.24                     | 6    | <0.01           |
|                    | Sex                  | 58.83                     | 1    | <0.01           |
|                    | River (Region)       | 959.38                    | 92   | <0.01           |
| Egg diameter       | Intercept            | 5970444.84                | 1    | <0.01           |
|                    | Region               | 3614.05                   | 6    | <0.01           |
|                    | Year                 | 946.76                    | 14   | <0.01           |
|                    | Sex                  | -                         | -    | -               |
|                    | River (Region)       | 3823.99                   | 43   | <0.01           |
| Fecundity          | Intercept            | 368393.72                 | 1    | <0.01           |
|                    | Region               | 2339.52                   | 6    | <0.01           |
|                    | Year                 | 386.26                    | 14   | <0.01           |
|                    | Sex                  | -                         | -    | -               |
|                    | River (Region)       | 1834.32                   | 47   | <0.01           |

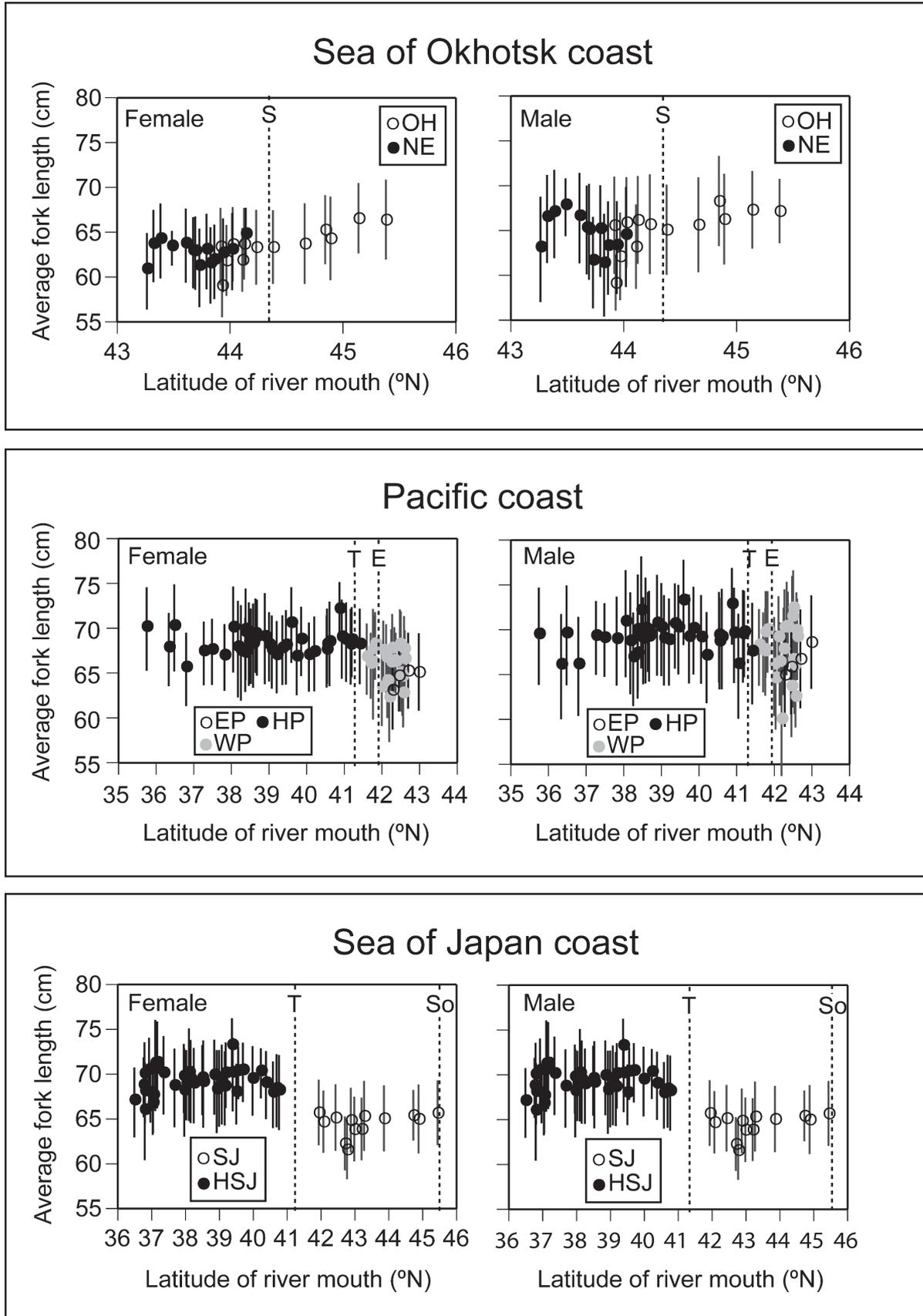


Fig. 7. The relationship between latitude of river mouth and fork length of age 4 chum salmon. Abbreviations of the regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1. Bars indicate standard deviations. Abbreviations (S, E, T, and So) designate geographical names (see Fig. 1).

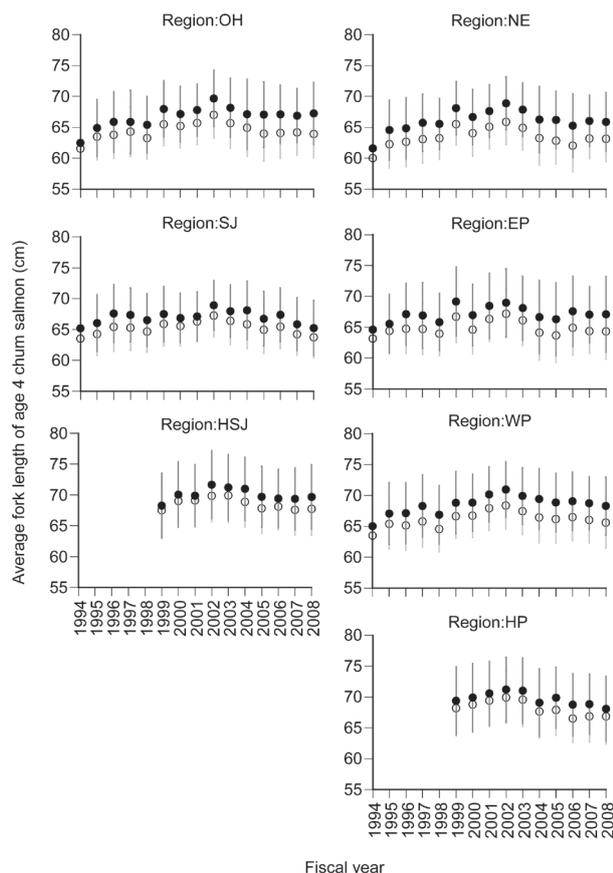


Fig. 8. Average fork length of age 4 chum salmon in the seven regions of Japan during fiscal year 1994 and 2008. Open and filled circles indicate female and male, respectively. Abbreviations of the regions are shown in Fig. 1.

た (Table 4)。北海道と本州の比較では、本州太平洋のメスが北日本海のおスおよびえりも以東のおスとの間でそれぞれ無相関、本州太平洋のおスがえりも以東海区のおスと無相関、本州日本海のおスが根室海区の雌雄、えりも以東海区の雌雄とおのおの無相関であった (Table 4)。また、本州日本海のおスは、えりも以西海区のおスとのみ有意な正の相関が認められたが、その他、北海道各地域の雌雄とは全て無相関であった (Table 4)。

1994~2008年度 (本州については1999~2008年度) の期間について、4年魚の平均尾叉長に経年的なトレンドが存在するか否かを検討した結果、オホーツク海区のおス (Spearmanの順位相関:  $\rho=0.521, n=15, p<0.05$ )、えりも以西海区のおス (Spearmanの順位相関:  $\rho=0.571, n=15, p<0.05$ ) では正の順位相関が認められたのに対して、本州太平洋の雌雄それぞれでは負の順位相関が検出された (Spearmanの順位相関: [本州太平洋メス]  $\rho=-0.721, n=10, p<0.05$ ; [本州太平洋おス]  $\rho=-0.673, n=10, p<0.05$ )。このように、一部地域の平均尾叉長に経年的な増加もしくは減少トレンドがみられたが、GLMのYear変数のパラメータ推定値には経年的なトレンドは検出されなかった (Spearmanの相関分析:  $\rho=0.411, n=15, p>0.05$ )。

**成熟年齢** GLMによる分析の結果、1996~2002年級群の成熟年齢は地域により異なっていた (Table 3)。モデルから推定された各地域の平均成熟年齢 (95% Wald信頼区間) は、オホーツク海区が4.43 (4.40~4.46)

Table 4. Correlations among mean fork lengths of age 4 chum salmon in the seven regions of Japan during 1994 and 2008. The abbreviations of regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1. "M" and "F" indicate male and female, respectively.

|     |   | OH           |              | SJ           |              | NE           |              | EP           |              | WP           |              | HP           |              | HSJ          |   |
|-----|---|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|---|
|     |   | M            | F            | M            | F            | M            | F            | M            | F            | M            | F            | M            | F            | M            | F |
| OH  | M | -            |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |   |
|     | F | <u>0.934</u> | -            |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |   |
| SJ  | M | <u>0.666</u> | <u>0.769</u> | -            |              |              |              |              |              |              |              |              |              |              |   |
|     | F | <u>0.769</u> | <u>0.889</u> | <u>0.943</u> | -            |              |              |              |              |              |              |              |              |              |   |
| NE  | M | <u>0.949</u> | <u>0.954</u> | <u>0.674</u> | <u>0.800</u> | -            |              |              |              |              |              |              |              |              |   |
|     | F | <u>0.875</u> | <u>0.933</u> | <u>0.640</u> | <u>0.792</u> | <u>0.973</u> | -            |              |              |              |              |              |              |              |   |
| EP  | M | <u>0.885</u> | <u>0.881</u> | <u>0.661</u> | <u>0.786</u> | <u>0.875</u> | <u>0.870</u> | -            |              |              |              |              |              |              |   |
|     | F | <u>0.767</u> | <u>0.863</u> | <u>0.678</u> | <u>0.820</u> | <u>0.820</u> | <u>0.868</u> | <u>0.924</u> | -            |              |              |              |              |              |   |
| WP  | M | <u>0.951</u> | <u>0.931</u> | <u>0.686</u> | <u>0.799</u> | <u>0.902</u> | <u>0.811</u> | <u>0.817</u> | <u>0.722</u> | -            |              |              |              |              |   |
|     | F | <u>0.919</u> | <u>0.957</u> | <u>0.698</u> | <u>0.850</u> | <u>0.900</u> | <u>0.845</u> | <u>0.846</u> | <u>0.817</u> | <u>0.971</u> | -            |              |              |              |   |
| HP  | M | <u>0.724</u> | <u>0.818</u> | <u>0.683</u> | <u>0.834</u> | <u>0.801</u> | <u>0.727</u> | 0.490        | 0.646        | <u>0.836</u> | <u>0.894</u> | -            |              |              |   |
|     | F | <u>0.755</u> | <u>0.889</u> | 0.628        | <u>0.815</u> | <u>0.881</u> | <u>0.853</u> | 0.555        | <u>0.701</u> | <u>0.790</u> | <u>0.880</u> | <u>0.949</u> | -            |              |   |
| HSJ | M | 0.516        | 0.535        | 0.577        | 0.538        | 0.346        | 0.254        | -0.004       | 0.174        | <u>0.716</u> | 0.557        | 0.585        | 0.559        | -            |   |
|     | F | <u>0.633</u> | <u>0.764</u> | <u>0.694</u> | <u>0.783</u> | 0.586        | 0.534        | 0.318        | 0.493        | <u>0.835</u> | <u>0.817</u> | <u>0.810</u> | <u>0.814</u> | <u>0.868</u> | - |

Values underlined by thin lines and double lines indicate  $p < 0.05$  and  $p < 0.01$ , respectively.

歳, 北日本海区が 4.22 (4.18~4.25) 歳, 根室海区が 4.28 (4.24~4.32) 歳, えりも以東海区が 4.46 (4.41~4.51) 歳, えりも以西海区が 4.29 (4.26~4.32) 歳, 本州太平洋が 4.18 (4.16~4.20) 歳, そして本州日本海が 3.99 (3.96~4.01) 歳であった。多重比較の結果, 成熟年齢は以下の地域の組み合わせでは違いがみられなかった ( $p>0.05$ ): オホーツク海区とえりも以東海区, 北日本海区と根室海区, 北日本海区とえりも以西海区, 北日本海区と本州太平洋, 根室海区とえりも以西海区。その他の組み合わせでは全て統計学的に有意に異なった ( $p<0.05$ )。特に, 本州日本海はいずれの地域の成熟年齢とも違っており ( $p<0.05$ ), もっとも若齢であった。

海域別に, 各水系の平均成熟年齢と水系の河口緯度との関係をみたところ (Fig. 9), オホーツク海ではメスの成熟年齢と河口緯度との間に有意な正の順位相関がみられたが, オスの成熟年齢にはそのような傾向は検出されなかった (Table 2)。太平洋では, 雌雄ともに成熟年齢は河口緯度と有意な正の相関を示していた (Table 2)。日本海でも, 雌雄の成熟年齢は河口緯度と有意な正の相関関係が認められた (Table 2)。成熟年齢の緯度傾度に応じた変化は, いずれの海域でも雌雄間で有意な正の相関を示したことから (Pearson の相関分析: [オホーツク海]  $r=0.875$ ,  $n=13$ ,  $p<0.01$ ; [太平洋]  $r=0.888$ ,  $n=46$ ,  $p<0.01$ ; [日本海]  $r=0.833$ ,  $n=37$ ,  $p<0.01$ ), 緯度傾度に伴う成熟年齢の変化には雌雄による応答の違いは存在しないことが示唆された。

成熟年齢における 1996~2002 年級群の変動パターン (Fig. 10) は, 本州日本海を除く 6 地域では雌雄間に有意な正の相関がみられた (Table 5)。地域間の比較では, 以下の組み合わせにおいて成熟年齢の年級群変動パターンに有意な正の相関が認められた (Table 5): オホーツク海区メスとえりも以西海区メス, 北日本海区メスとえりも以西海区メス, 北日本海区メスとえりも以西海区オス, 北日本海区オスとえりも以西海区オス。いずれの地域の雌雄とも, 1996~2002 年級群において成熟年齢に増加もしくは減少トレンドは認められなかった (Spearman の順位相関分析:  $\rho = -0.679 \sim 0.643$ ,  $n=7$ ,  $p>0.05$ )。

**4 年魚の繁殖形質** GLM による分析の結果, 各水系の平均尾又長で補正した後の卵径は, 地域間で有意に異なっていた (Table 3)。モデルから推定された各地域の平均卵径 (95% Wald 信頼区間) は, オホーツク海区が 7.77 (7.76~7.79) mm, 北日本海区が 7.44 (7.43~7.46) mm, 根室海区が 7.66 (7.64~7.67) mm, えりも以東海区が 7.99 (7.97~8.01) mm, えりも以西海区が 7.86 (7.85~7.88) mm, 本州太平洋が 7.98 (7.97~8.00) mm, そして本州日本海が 7.77 (7.75~7.78) mm であっ

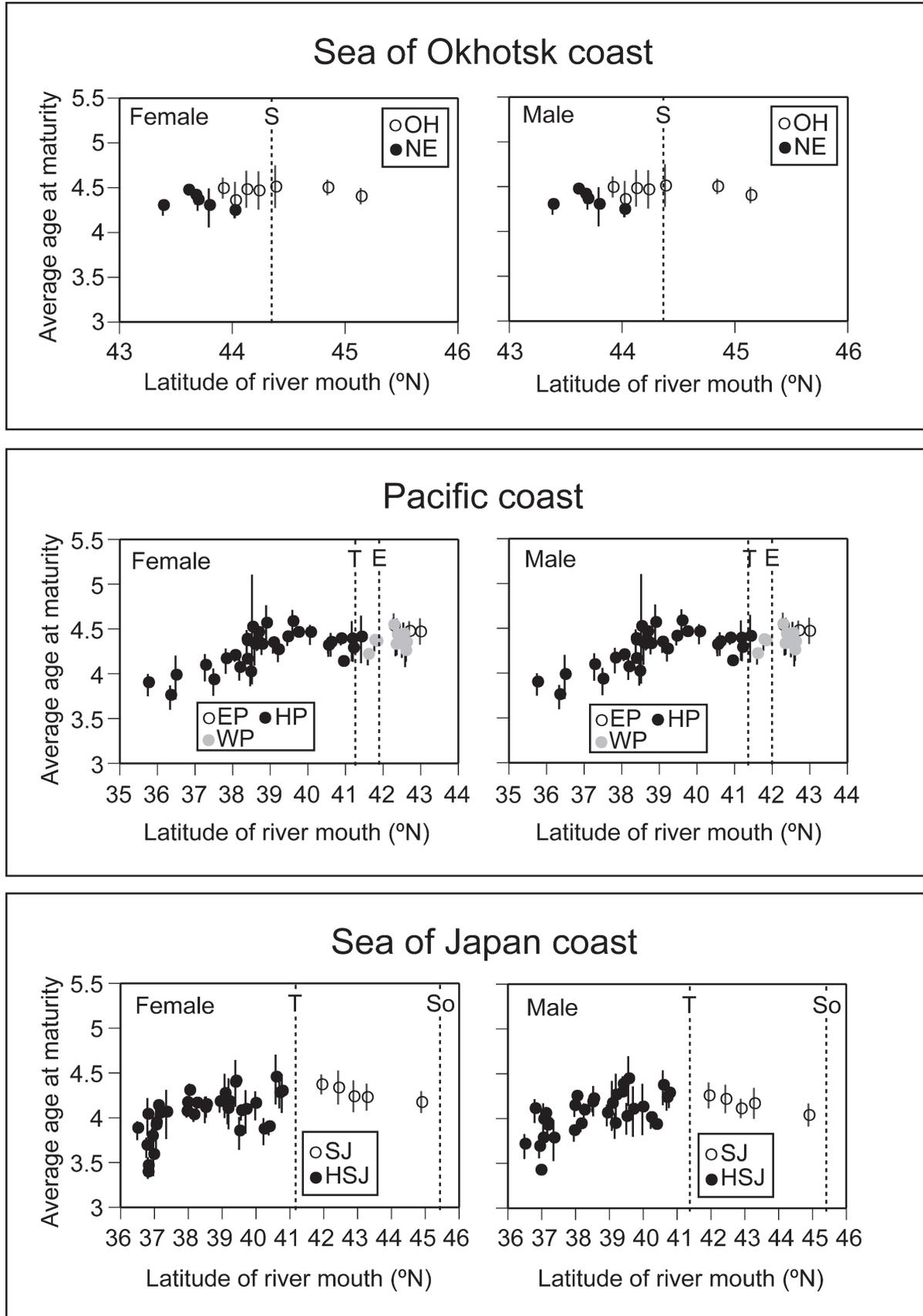
た。多重比較の結果, オホーツク海区と本州日本海, えりも以東海区と本州太平洋, それぞれの卵径には統計学的に有意な違いはみられなかったが ( $p>0.05$ ), その他の地域の組み合わせは全て有意差が検出された ( $p<0.05$ )。

GLM で分析した結果, 各水系の平均尾又長で補正した 4 年魚の孕卵数も地域ごとに違いがみられた (Table 3)。モデルから推定された各地域の平均孕卵数 (95% Wald 信頼区間) は, オホーツク海区が 2622 (2602~2641) 粒, 北日本海区が 3085 (3063~3107) 粒, 根室海区が 2512 (2493~2532) 粒, えりも以東海区が 2803 (2776~2830) 粒, えりも以西海区が 2897 (2875~2919) 粒, 本州太平洋が 2838 (2818~2858) 粒, そして本州日本海が 2963 (2942~2983) 粒であった。多重比較によれば, えりも以東海区と本州太平洋において統計学的な有意差は認められず ( $p>0.05$ ), その他, 全ての地域の組み合わせでは平均孕卵数に地域差がみられた ( $p<0.05$ )。

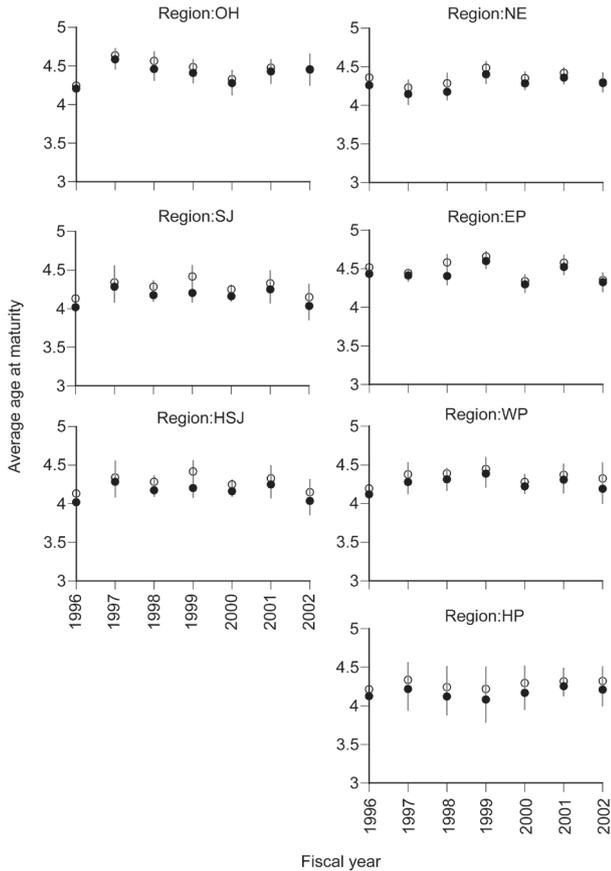
海域別に, 各水系の平均卵径と水系の河口緯度との関係を調べたところ (Fig. 11), いずれの海域においても両者に統計学的に有意な順位相関はみられなかった (Table 2)。同様の分析を各水系の平均孕卵数についても行ったところ (Fig. 11), オホーツク海では平均孕卵数と河口緯度との間に有意な正の順位相関が観察されたが, 太平洋および日本海では無相関であった (Table 2)。

1994~2008 年度について卵径の経年変化を地域間で比較すると (Fig. 12), オホーツク海区と北日本海区, 根室海区とえりも以東海区, 本州太平洋と本州日本海の組み合わせについてのみ, 両地域の経年変化に正の相関がみられた (Table 6(a))。また, 根室海区およびえりも以東海区では, 平均卵径が経年的に増加傾向を示したが (Spearman の順位相関分析: [根室海区]  $\rho = 0.700$ ,  $n=15$ ,  $p<0.01$ ; [えりも以東海区]  $\rho = 0.682$ ,  $n=15$ ,  $p<0.01$ ), 本州太平洋および本州日本海では, 経年的な減少傾向が認められた (Spearman の順位相関分析: [本州太平洋]  $\rho = -0.636$ ,  $n=15$ ,  $p<0.05$ ; [本州日本海]  $\rho = -0.632$ ,  $n=15$ ,  $p<0.05$ )。GLM における Year 変数の推定パラメータ値について経年変化を調べたところ, パラメータ値と年度の間には統計学的に有意な負の順位相関が検出された (Spearman の順位相関分析:  $\rho = -0.779$ ,  $n=15$ ,  $p<0.01$ )。

孕卵数についても, 地域間で経年変化を比較したところ (Fig. 13), 次の地域の組み合わせにおいて, 有意な正の相関がみられた (Table 6(b)): オホーツク海区と根室海区, オホーツク海区とえりも以西海区, オホーツク海区と本州太平洋, オホーツク海区と本



**Fig. 9.** The relationship between latitude of river mouth and average age at maturity of 1996-2002 brood-year chum salmon. Abbreviations of the regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1. Bars indicate standard deviations. Abbreviations (S, E, T, and So) designate geographical names (see Fig. 1).



**Fig. 10.** Average age at maturity of 1996-2002 brood-year chum salmon. Open and filled circles show female and male, respectively. Bars indicate standard deviations. Abbreviations of the regions are shown in Fig. 1.

州日本海, 北日本海区とえりも以西海区, 北日本海区と本州太平洋, 北日本海区と本州日本海, えりも以西海区と本州太平洋, えりも以西海区と本州日本海, 本州太平洋と本州日本海。さらに, 1994~2008年度の孕卵数について経年トレンドの有無を検討した結果, オホーツク海区 (Spearmanの順位相関分析:  $\rho = 0.843, n=15, p<0.01$ ), 北日本海区 (Spearmanの順位相関分析:  $\rho = 0.739, n=15, p<0.01$ ), えりも以西海区 (Spearmanの順位相関分析:  $\rho = 0.771, n=15, p<0.01$ ), 本州太平洋 (Spearmanの順位相関分析:  $\rho = 0.639, n=15, p<0.05$ ), および本州日本海 (Spearmanの順位相関分析:  $\rho = 0.729, n=15, p<0.01$ ) において, 増加傾向が検出された。GLMのYear変数について推定されたパラメータ値を用いて経年トレンドを調べた結果, パラメータ値と年度の間に関連は認められなかった (Spearmanの順位相関分析:  $\rho = 0.486, n=15, p>0.05$ )。

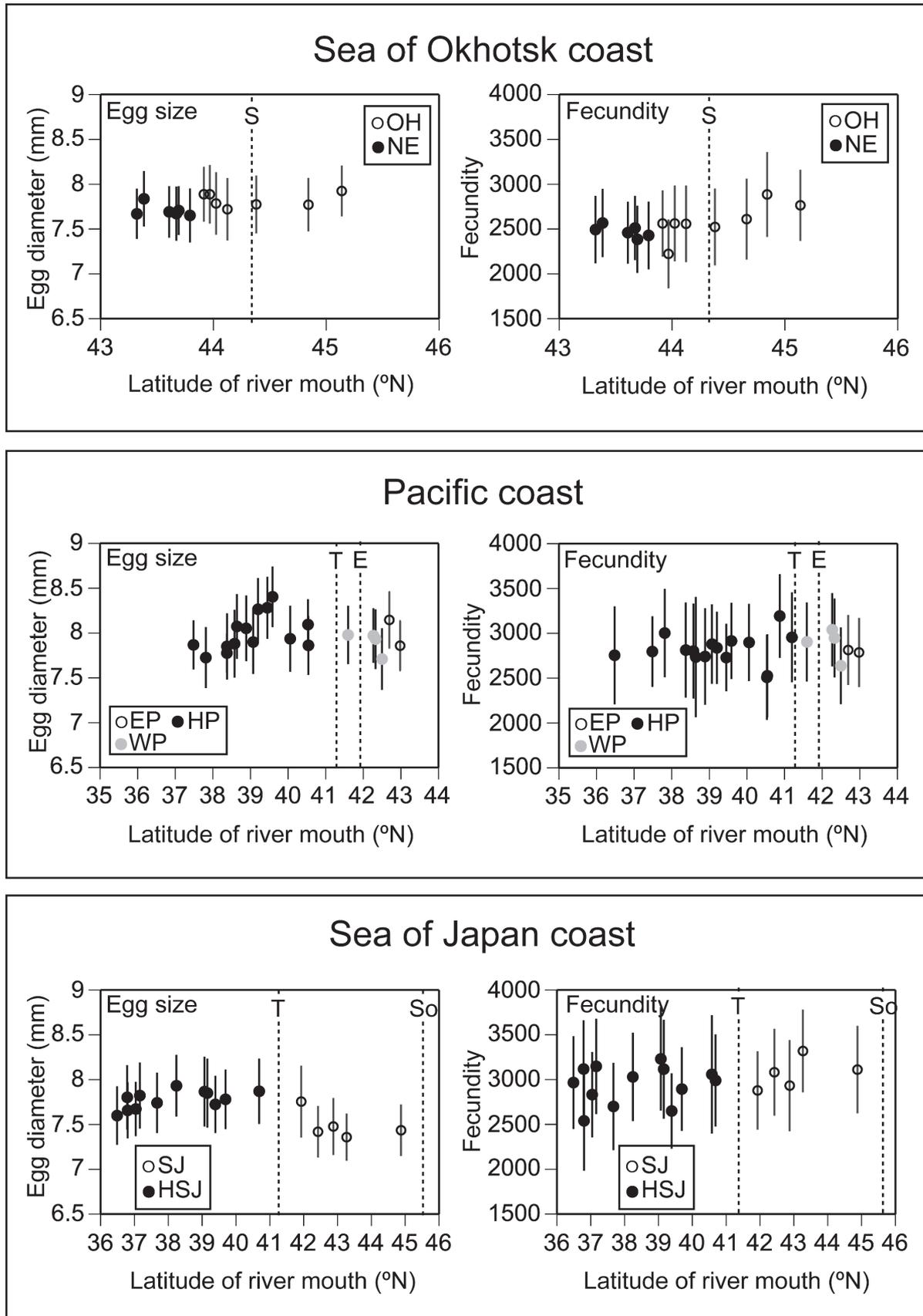
考 察

本研究では, 日本系サケの総漁獲数 (沿岸漁獲数および河川捕獲数), 河川そ上時期とそ上盛期の沿岸表面海水温, 4年魚の体サイズ, 成熟年齢, 4年魚の繁殖形質について, 日本7地域別にその特徴の記載と地域間比較を定量的に行った (Table 7)。今回の研究で想定した地域分けは, Beacham *et al.* (2008) で示された遺伝的な地域個体群にほぼ一致したものである。この遺伝的な違いに反映するかのよう, 本研究

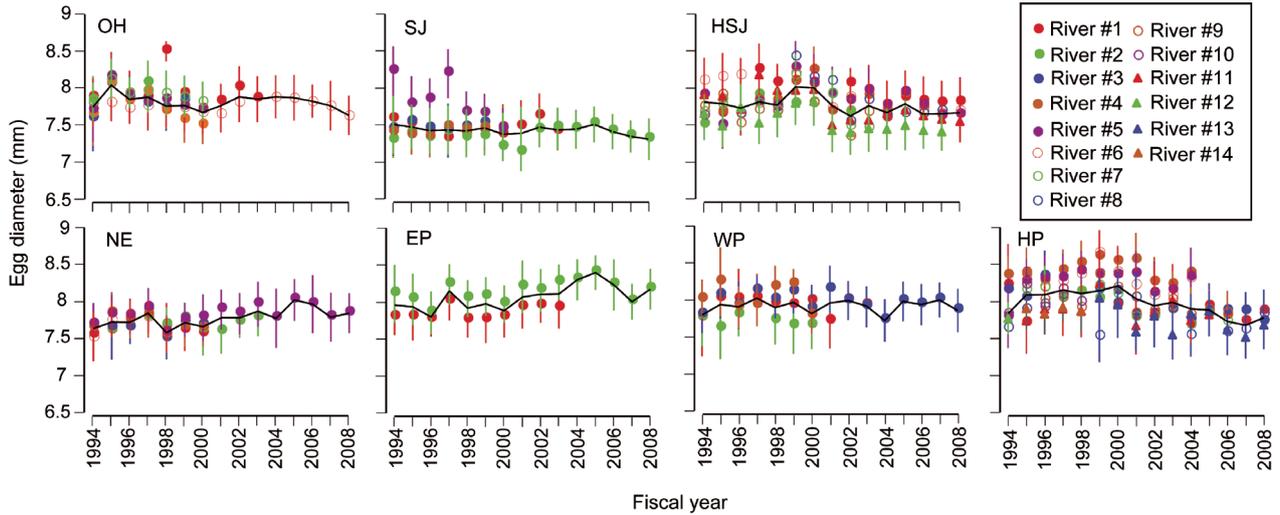
**Table 5.** Correlations among mean age at maturity of chum salmon in the seven regions of Japan. The abbreviations of regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1. “M” and “F” indicate male and female, respectively.

|     |   | OH           |              | SJ           |              | NE           |        | EP           |        | WP           |        | HP           |        | HSJ   |   |
|-----|---|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------|--------------|--------|--------------|--------|--------------|--------|-------|---|
|     |   | M            | F            | M            | F            | M            | F      | M            | F      | M            | F      | M            | F      | M     | F |
| OH  | M | -            |              |              |              |              |        |              |        |              |        |              |        |       |   |
|     | F | <u>0.968</u> | -            |              |              |              |        |              |        |              |        |              |        |       |   |
| SJ  | M | 0.621        | 0.714        | -            |              |              |        |              |        |              |        |              |        |       |   |
|     | F | 0.502        | 0.627        | <u>0.879</u> | -            |              |        |              |        |              |        |              |        |       |   |
| NE  | M | -0.347       | -0.368       | -0.077       | 0.233        | -            |        |              |        |              |        |              |        |       |   |
|     | F | -0.429       | -0.367       | 0.027        | 0.370        | <u>0.931</u> | -      |              |        |              |        |              |        |       |   |
| EP  | M | 0.112        | 0.208        | 0.400        | 0.667        | 0.539        | 0.705  | -            |        |              |        |              |        |       |   |
|     | F | 0.063        | 0.226        | 0.319        | 0.575        | 0.327        | 0.570  | <u>0.905</u> | -      |              |        |              |        |       |   |
| WP  | M | 0.552        | 0.681        | <u>0.766</u> | <u>0.942</u> | 0.273        | 0.375  | 0.640        | 0.626  | -            |        |              |        |       |   |
|     | F | 0.747        | <u>0.822</u> | 0.700        | <u>0.852</u> | 0.165        | 0.189  | 0.537        | 0.507  | <u>0.951</u> | -      |              |        |       |   |
| HP  | M | 0.405        | 0.248        | 0.279        | -0.101       | -0.128       | -0.353 | -0.274       | -0.450 | -0.156       | -0.044 | -            |        |       |   |
|     | F | 0.571        | 0.415        | 0.366        | 0.016        | -0.231       | -0.483 | -0.417       | -0.608 | -0.035       | 0.117  | <u>0.913</u> | -      |       |   |
| HSJ | M | -0.061       | -0.043       | 0.029        | 0.158        | 0.016        | 0.188  | 0.584        | 0.458  | -0.028       | -0.059 | -0.302       | -0.410 | -     |   |
|     | F | -0.459       | -0.451       | 0.014        | 0.181        | 0.647        | 0.751  | 0.685        | 0.463  | 0.011        | -0.160 | -0.126       | -0.366 | 0.654 | - |

Values underlined by thin lines and double lines indicate  $p < 0.05$  and  $p < 0.01$ , respectively.



**Fig. 11.** The relationship between latitude of river mouth and reproductive traits of age 4 chum salmon. Abbreviations of the regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1. Bars indicate standard deviations. Abbreviations (S, E, T, and So) designate geographical names (see Fig. 1).



**Fig. 12.** Average egg diameter of age 4 chum salmon during fiscal year 1994 and 2008. Abbreviations (OH, SJ, HSJ, NE, EP, WP, and HP) denote the seven regions of Japan (see, Fig. 1). Each symbol shows the mean value of river stock: OH, #1 Shari River, #2 Mokoto R., #3 Abashiri R., #4 Tokoro R., #5 Shokotsu R., #6 Tokushibetsu R., #7 Tonbetsu R.; SJ, #1 Teshio R., #2 Ishikari R., #3 Shiribetsu R., #4 Toshibetsu R., #5 Assabu R.; HSJ, #1 Oirase R., #2 Omono R., #3 Koyoshi R., #4 Kawabukuro R., #5 Gakko R., #6 Miomote R., #7 Shinano R., #8 Nadachi R., #9 Himekawa R., #10 Hayatsuki R., #11 Shogawa R., #12 Tedoru R.; NE, #1 Kunbetsu R., #2 Ichani R., #3 Shibetsu R., #4 Tohoro R., #5 Nishibetsu R., #6 Furen R.; EP, #1 Kushiro R., #2 Tokachi R.; WP, Shizunai R., #2 Shikiu R., #3 Yurappu R., #4 Shiriuchi R.; HP, #1 Mabechi R., #2 Niida R., #3 Akka R., #4 Tsugaruishi R., #5 Orikasa R., #6 Katagishi R., #7 Sakari R., #8 Kitakami R., #9 Kesenuma-okawa R., #10 Mitobe R., #11 Naruse R., #12 Takagi R., #13 Uda R., #14 Ukedo R.. Each river location is shown in Appendix. Lines demonstrate regional means of egg diameter. Bars indicate standard deviations.

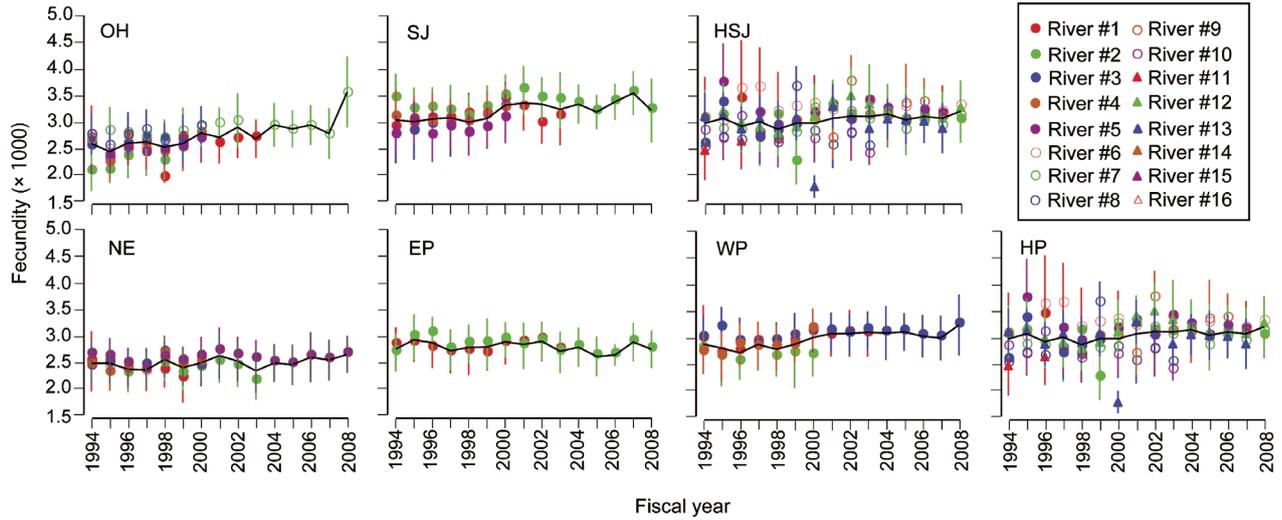
**Table 6.** Correlations among (a) mean egg diameters or (b) mean fecundity of age 4 chum salmon in the seven regions of Japan. The abbreviations of regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1.

| (a) Egg diameter |              |       |              |        |        |              |     |
|------------------|--------------|-------|--------------|--------|--------|--------------|-----|
|                  | OH           | SJ    | NE           | EP     | WP     | HP           | HSJ |
| OH               | –            |       |              |        |        |              |     |
| SJ               | <u>0.611</u> | –     |              |        |        |              |     |
| NE               | 0.220        | 0.004 | –            |        |        |              |     |
| EP               | 0.159        | 0.126 | <u>0.812</u> | –      |        |              |     |
| WP               | 0.277        | 0.037 | 0.386        | 0.046  | –      |              |     |
| HP               | 0.153        | 0.202 | -0.466       | -0.483 | 0.053  | –            |     |
| HSJ              | -0.210       | 0.199 | -0.371       | -0.389 | -0.054 | <u>0.703</u> | –   |

| (b) Fecundity |              |              |       |        |              |              |     |
|---------------|--------------|--------------|-------|--------|--------------|--------------|-----|
|               | OH           | SJ           | NE    | EP     | WP           | HP           | HSJ |
| OH            | –            |              |       |        |              |              |     |
| SJ            | 0.462        | –            |       |        |              |              |     |
| NE            | <u>0.543</u> | 0.429        | –     |        |              |              |     |
| EP            | -0.268       | 0.065        | 0.072 | –      |              |              |     |
| WP            | <u>0.803</u> | <u>0.651</u> | 0.436 | -0.330 | –            |              |     |
| HP            | <u>0.538</u> | <u>0.721</u> | 0.512 | 0.338  | <u>0.552</u> | –            |     |
| HSJ           | <u>0.719</u> | <u>0.568</u> | 0.372 | -0.139 | <u>0.820</u> | <u>0.516</u> | –   |

Values underlined by thin lines and double lines indicate  $p < 0.05$  and  $p < 0.01$ , respectively.



**Fig. 13.** Average fecundity of age 4 chum salmon during fiscal year 1994 and 2008. Abbreviations (OH, SJ, HSJ, NE, EP, WP, and HP) denote the seven regions of Japan (see, Fig. 1). Each symbol shows the mean value of river stock: OH, #1 Shari River, #2 Mokoto R., #3 Abashiri R., #4 Tokoro R., #5 Shokotsu R., #6 Horonai R., #7 Tokushibetu R., #8 Tonbetsu R.; SJ, #1 Teshio R., #2 Ishikari R., #3 Shiribetsu R., #4 Toshibetsu R., #5 Assabu R.; HSJ, #1 Sazanai R., #2 Oirase R., #3 Omono R., #4 Koyoshi R., #5 Kawabukuro R., #6 Gakko R., #7 Miomote R., #8 Shinano R., #9 Nadachi R., #10 Himekawa R., #11 Hayatsuki R., #12 Shogawa R., #13 Tedoru R.; NE, #1 Kunbetsu R., #2 Ichani R., #3 Shibetsu R., #4 Tohoro R., #5 Nishibetsu R., #6 Furen R.; EP, #1 Kushiro R., #2 Tokachi R.; WP, Shizunai R., #2 Shikiu R., #3 Yurappu R., #4 Shiriuchi R.; HP, #1 Mabechi R., #2 Niida R., #3 Kawauchi R., #4 Noheji R., #5 Akka R., #6 Tsugaruishi R., #7 Orikasa R., #8 Katagishi R., #9 Sakarigawa R., #10 Kitakami R., #11 Kesenuma-okawa R., #12 Mitobe R., #13 Naruse R., #14 Uda R., #15 Ukedo R., #16 Hitachikuji R.. Each river location is shown in Appendix. Lines demonstrate regional means of fecundity. Bars indicate standard deviations.

**Table 7.** Observed biological characteristics of chum salmon in Japan during 1994 and 2008. Abbreviations of the regions are shown in Fig. 1.

|                                              | Region                   |            |                   |           |               |           |           |
|----------------------------------------------|--------------------------|------------|-------------------|-----------|---------------|-----------|-----------|
|                                              | Sea of Japan coast       |            | Okhotsk Sea coast |           | Pacific coast |           |           |
|                                              | HSJ                      | SJ         | OH                | NE        | EP            | WP        | HP        |
| Proportion of adult returns (%) <sup>a</sup> | 1.2                      | 5.5        | 25.2              | 23.5      | 12.2          | 9.2       | 23.2      |
| Peak of upriver migration (PUM) <sup>b</sup> | Late Oct. /<br>Late Nov. | Early Oct. | Late Oct.         | Mid. Oct. | Mid. Oct.     | Late Oct. | Late Nov. |
| Coastal SST at the PUM (°C) <sup>c</sup>     | 18.4                     | 18.3       | 12.6              | 13.4      | 14.1          | 17.7      | 17.5      |
| Fork length at age 4 (cm) <sup>c</sup>       | 68.7                     | 66.3       | 65.5              | 65.0      | 66.0          | 67.0      | 68.2      |
| Age at maturity <sup>c</sup>                 | 3.99                     | 4.22       | 4.43              | 4.28      | 4.46          | 4.29      | 4.18      |
| Standardized egg diameter (mm) <sup>c</sup>  | 7.77                     | 7.44       | 7.77              | 7.66      | 7.99          | 7.86      | 7.98      |
| Standardized fecundity <sup>c</sup>          | 2963                     | 3085       | 2622              | 2512      | 2803          | 2897      | 2838      |

a, Proportion of average number of adult returns in each region to total adult returns of Japan.

b, Mode of observed time of 50% adult returns in each region.

c, The values were estimated from the GLM analyses shown in Table 3.

で扱った生活史形質の全てにおいて、多くの地域間比較で統計学的な違いが認められた。このことは、130年以上に及ぶ我が国の人工ふ化放流事業の歴史のなかで、かつて広域的な移植放流が実践されてきたにもかかわらず、地域的な遺伝的特性とその表現型である生活史形質が今日まで存在することを示唆する、極めて重要な知見といえる。

日本系サケが飛躍的に増加し始めた1970年代半ば以降、日本系サケの生物学的・生態学的特性について、地域別の記載や地域間比較が行われてきたのは、遺伝的特性 (Okazaki, 1982; Beacham *et al.*, 2008)、回帰率変動に代表される資源状態 (Kaeriyama, 1989; Saito and Nagasawa, 2009; Saito *et al.*, 2011)、河川そ上時期 (Okazaki, 1982)、および降海後の沿岸滞泳期におけるサケ幼稚魚の出現時期、分布、成長、食性など (入江, 1990; Mayama and Ishida, 2003; 関, 2005)、一部の特性に限られる。1970年代以前には、北海道の主な水系あるいは地域 (海区) ごとに、漁獲時期、河川そ上盛期、親魚の形態、回帰親魚の体サイズ、年齢組成、雌雄比 (佐野・久保, 1946, 1947; 三原ら, 1951; 大屋, 1954b; 佐野, 1959)、そして繁殖形質 (渡辺, 1955; 佐野, 1959) について詳細な記録が存在し、これら当時の研究に基づく生物学的特性の違いや沿岸域における回帰親魚の標識放流試験などから、地域系群の分類まで試みられている (佐野, 1951, 1959)。本研究で扱った全国7地域別の生活史形質の様々な特性は、日本系サケ資源が高水準に達した1990年代半ばから2000年代にかけて観測されたものであり、過去の知見との対比が可能であるのみならず、将来の日本系サケとの比較にも活用できるベンチマークになり得るであろう。

日本系サケの資源は、かつて様々な著者によってその時々の資源状態が報告されてきた (例えば、佐野・久保, 1946, 1947; 三原ら, 1951; 佐野, 1959; Kobayashi, 1980; Kaeriyama, 1989; Hiroi, 1998; Kaeriyama, 1998; Kaeriyama, 1999; Kaeriyama and Edpalina, 2004; Morita *et al.*, 2006; Saito and Nagasawa, 2009)。本研究では、1970~2010年度までの40年あまりの総漁獲数を全国7地域別にみてきたが、各地域から放流されるサケ幼稚魚の種苗数は1980年代初めからほぼ一定に維持されてきたにもかかわらず (北水研; [http://salmon.fra.affrc.go.jp/zousyoku/ok\\_relret.htm](http://salmon.fra.affrc.go.jp/zousyoku/ok_relret.htm))、総漁獲数には大きな地域差が存在することが改めて確認された。三原ら (1951) は、北海道でふ化放流事業が開始された1888年から1950年までの道内各地における沿岸漁獲数および河川捕獲数を詳細に記録に残しているが、このなかで既に「太平洋東部根室、オホーツク海

方面で (沿岸漁獲が) 多く太平洋西部及び日本海は少ない」と指摘しており、地域的な漁獲の多寡に関する傾向は、昔から現在まで大きく変わっていない可能性がある。漁獲数に地域間格差が生じる原因として、放流後の減耗が各地で異なるためであるとする報告がある (Saito and Nagasawa, 2009; Saito *et al.*, 2011)。事実、全国7地域におけるサケの回帰率は地域によって違っており、最も総漁獲数の少ない本州日本海では1976~1998年級群の平均回帰率が0.3%であり、最も回帰率の高い根室海区の5.9%に比べて20分の1あまりとなっている (Saito and Nagasawa, 2009)。もっとも、Saito and Nagasawa (2009) では、各地域の沿岸域で漁獲されたサケが当該地域の河川由来であるという仮定のもと、ある地域で漁獲されたサケの年齢別漁獲数を、当該地域の河川にそ上したサケの年齢組成から算出し、沿岸漁獲数と河川捕獲数を年級群ごとに合算、それを当該地域、当該年級群の放流数で除することにより回帰率が計算されている。そのため、沿岸漁獲に他地域起源のサケが無視できない量含まれている場合、回帰率は過大評価していることになる (Saito *et al.*, 2010)。1990年代後半から北水研のふ化場を中心に放流種苗の全数に耳石温度標識が施標され、放流河川への回帰状況が調査されている。このような標識放流の回帰状況が明らかになれば、今後、地域ごとの生残状況 (回帰率) の違いがより正確に評価できるようになるものと期待される。

総漁獲数に占める河川捕獲数の割合をみると、資源水準の低い本州日本海が1990年代以降も34.6~52.0%と突出しており、次に同じ日本海側の北日本海区の11.6~18.7%が続いた。1990年代後半に資源量が減少した本州太平洋では、1990年代の平均7.0%から2000年代には平均12.4%まで上昇していた。その他の地域では、河川捕獲数の割合は概ね10%未満であった。このように、資源の少ない地域では、総漁獲数に対する河川捕獲数の割合は高くなる傾向が認められた。三原ら (1951) によれば、時期は不明ながら北海道の総漁獲数が300万尾前後の時代には、沿岸漁獲数と河川捕獲数の比は約80:20であったという。現在、河川捕獲の主な目的は再生産用の種卵を確保することにある。総漁獲数に対して圧倒的に沿岸漁獲数が多い地域では、仮に来遊資源が低迷しても沿岸漁業を規制する等の対策を講じることにより、一定数の河川捕獲 (すなわち、放流用の種苗) を確保することが可能と考えられる。しかし、資源水準の低い地域では、沿岸の漁業規制による河川捕獲数の確保は漁業へのダメージも大きいために漁業規制の実施そのものが困難であるのみならず、効果も限定的になることが予想される。したがっ

て、低資源地域において資源を安定的に維持するためには、再生産に必要な河川捕獲数を安定的に確保できるだけの資源水準を持続し続けることが重要であると考えられる。

漁業資源の安定化は、人工ふ化放流事業で資源造成を図る日本系サケにおいて、達成されるべき主要な目的のひとつである。1970～2000年代までの沿岸漁獲および河川捕獲の変動係数をみると、資源が急増した1970年代の変動係数が大きく、資源が高水準に達した1990年代および2000年代には多くの地域で変動係数が小さくなる傾向を示した (Table 1)。つまり、一定数の種苗放流を実践しながら高水準の資源を維持している現在、歴史的にみれば資源はより安定していると言えるのかもしれない。しかし、2000年代に入って、これまで認められなかったような資源変動パターンが観察されるようになってきた。例えば、根室海区からえりも以西海区、そしてえりも以西海区にかけての北海道の太平洋を中心、サケの回帰率が1998年級群以降、カラフトマスのように隔年変動しており、これら地域の漁獲数が不安定化している (斎藤・渡邊, 2012; Saito *et al.*, 2012)。かつて、オホーツク海区と根室海区のサケ回帰率は類似の変動パターンを呈していたが (Saito and Nagasawa, 2009)、2000年代に入って、毎年の総漁獲数はオホーツク海区が比較的堅調に高水準を維持しているのに対して、根室海区では漸減傾向が認められる (Fig. 2)。さらに、2011年3月11日に発生した東日本大震災の影響で、岩手県、宮城県、および福島県のふ化場を中心に甚大な被害が発生しており、2010年級群以降の本州太平洋側のサケ放流は、それ以前と全く状況が異なっており、その回帰動向が注目されている。そのため、今後も日本各地のサケ資源動向に注視し、資源の安定維持に資する対策を講じる必要がある。

河川そ上時期は、過去の知見と最も比較しやすい特性のひとつである。本研究では、各水系の河川捕獲数 (全数) のうち、50%がそ上した旬を「50%河川そ上時期」 (河川そ上の盛期) と定義した。また、地域別に1994～2008年度の旬平均河川捕獲数をFig. 4としてまとめた。既往の知見から、北海道の主要河川の河川そ上時期をみると、かつて石狩川 (北日本海区) や西別川 (根室海区) では、10～11月にそ上盛期を持つ前期群と、12月から1月にそ上盛期を持つ後期群という、そ上時期の異なる群が存在していた (佐野・久保, 1946, 1947)。現在の石狩川や西別川では、12月以降に河川捕獲される魚は存在するものの、盛期といえるほどの数量がまとまって確認される状況ではない。そのひとつの要因として、河川捕獲が遅くとも12

月中旬で終了してしまうため、それ以降にそ上してきた個体の数量を正確に把握できていない可能性がある。しかし、現在の時期別の採卵状況を考慮しても、12月以降の遅い時期に河川そ上のピークが形成されるような資源構造にはなっていないと考えられる。本研究で集計した結果、北海道では、えりも以西海区を除く4地域で、河川そ上の盛期が10月中であった。一方、えりも以西海区の水系では10月下旬から11月にかけてそ上の山が形成されていた (Fig. 4)。えりも以西海区における河川そ上時期が11月に盛期を迎えることについて、大屋 (1954b) は北海道の他地域とは異なる本海区の特徴として指摘している。本研究で確認されたえりも以西海区の河川捕獲盛期についても、過去の本海域の特徴をある程度反映したものであることが推察される。かつて、北海道におけるサケの河川捕獲数は水系ごとに異なった特徴を呈していたようであるが (大屋, 1954b)、現在の河川捕獲状況は10月にそ上盛期を迎える水系が多くなっている (Fig. 4)。したがって、以前よりもそ上盛期の時期が早く、かつ、水系ごとの河川そ上盛期が均一化している可能性が示唆される。これは、漁業資源として利用しやすい時期の資源造成 (種卵確保) を図ってきた帰結と考えられる (眞山, 1986)。

本州の河川そ上時期は、太平洋側および日本海側ともに北海道よりも更に遅い (Figs. 4, 5)。また、本州日本海では、12月の河川そ上ピークに加えて、11月上旬にもそ上の山が存在していた (Fig. 4)。この前半のそ上のピークは、移植放流によって定着したそ上群であると考えられている (Beacham *et al.*, 2008)。実際、本州日本海の月光川 (山形県) では、10月そ上群と11月そ上群との間でマイクロサテライト DNAを用いた分析から、遺伝的相違が確認されており、アロザイム分析によるモニタリング結果でも、本州日本海側では石狩川 (北日本海区) からの移植群が定着していることが確認されているという (Beacham *et al.*, 2008)。本州太平洋には、河川そ上盛期が最も遅い津軽石川 (岩手県) があり、1994～2008年度における本水系のそ上盛期は12月上旬～1月上旬であった。本州太平洋の遺伝的特性は日本のなかでも特に特異的であり (Beacham *et al.*, 2008)、Okazaki (1982) もアロザイム分析で同様の指摘を行うとともに、本州のサケ地域個体群にみられた遺伝的特性とそ上時期との関連を考察している。

本研究では、各水系のそ上盛期と当該水系の河口緯度との関連を地域別に検討した (Fig. 5)。その結果、緯度傾度に沿ったそ上時期の変遷が認められた。オホーツク海側では、オホーツク海側の中間付近に位置

する藻別川よりも高緯度に向かうにつれて、そ上時期が早まる傾向がみられた。太平洋側では、最もそ上時期の遅い津軽石川周辺を基点に、それよりも高緯度もしくは低緯度に行くに従ってそ上盛期は早くなった。一方、日本海側では、津軽海峡を境界として北日本海区と本州日本海でそ上盛期が極めて明瞭に異なっていた。待鳥 (1978) は、本州日本海沿岸河川におけるサケのそ上時期について、昭和45 (1970) 年から昭和49 (1974) 年の河川捕獲数を用いて、山形県と新潟県の県境付近の河川を変曲点としてそれよりも北および南の河川でそ上時期が早まることに言及し、さらに本州太平洋側については、本研究の太平洋側で観察されたことと類似の現象 (本州太平洋側では岩手県南部付近に河川そ上の変曲点が存在すること) を指摘している。このような緯度に伴うそ上時期の変化は、稚魚の降海時期を最適化するために形成されてきた可能性があるという (待鳥, 1978)。本研究では、本州日本海のそ上時期について、待鳥 (1978) が指摘した山形県と新潟県境付近を変局点とする緯度傾度に沿った変化は認められなかった (Fig. 5)。待鳥 (1978) が調べた1970年代半ばまでの時期と、本研究が扱った1990年代半ばから2000年代にかけての時期で、本州日本海のサケそ上時期に違いが認められるようになった理由と、そ上時期の変化 (すなわち産卵時期の変化) が子世代の降海時期に与える影響について、更なる研究が必要かもしれない。

そ上盛期における沿岸SSTは各地域で異なっており (Fig. 6)、対馬暖流の影響を受ける日本海において、平均18.0~18.8°Cという高い水温を経験していることが明らかになった。これらの地域の沿岸SSTは他の地域のサケが経験した沿岸SSTよりも統計学的に有意に高かったことから、日本海側のサケ個体群は最も高水温に適応した特性を持つことが推察される。反対に、オホーツク海に面したオホーツク海区および根室海区のサケ個体群では、河川そ上盛期の沿岸SSTが12.8~13.9°Cと最も低かった。三原ら (1951) よれば、かつての北海道における河川捕獲は、水温16°C位から始まり、13~8°Cの頃までが最盛期となっていた一方で、沿岸漁獲は8月初旬の水温20°Cから始まり、水温低下とともに漁獲が多くなり13~10°Cのときに最も多かったという。佐野 (1959) も北海道各地の最盛漁期の水温を報告しているが、地域による違いはあるもののその範囲は4~13°Cであった。現在のサケのそ上時期は人為的に改変されてきたため、本来各水系のサケ個体群が経験していた回遊時の水温よりも、高めの水温を経験している可能性が考えられる。回帰時の経験水温が、親魚の生残や再生産にどのような影響を及ぼし

ているのか明らかでないが、高水温下での回遊は個体のエネルギー消費に密接に関わるため (Brett, 1995)、各地域個体群において高水温に対する応答様式に差異があるのか、今後の研究が待たれる分野である。

人為的にそ上・産卵時期が改変されてきた日本系サケに対して、海外のサケマス類の個体群では、河川水温の上昇や流量変化に伴い、そ上時期が早期化する事例が報告されており (Quinn and Adams, 1996; Crozier *et al.*, 2008; Kovach *et al.*, 2012)、これはそ上時期の高水温を避けるための進化的な変化と考えられている (Kovach *et al.*, 2012)。その一方で、北米のベニザケ個体群のそ上・産卵時期を調べた研究によれば、そ上時の水温が19°Cを超えるような高水温を経験する個体群では、水温ピークを迎える前に河川にそ上し、産卵まで数ヶ月を過ごす個体群と、水温ピークを過ぎてから河川にそ上する個体群とが存在するという (Hodgson and Quinn, 2002)。そのため、人為的なそ上・産卵時期の改変のみならず、気候変動に伴う河川水温の上昇などの影響でも、日本系サケのそ上・産卵時期が今後変化する可能性がある。しかし、その変化が海外の事例のように早期化に向かうのか、それとも日本系サケにとってより高水温の影響を受けにくいと思われる晩期化に向かうのか、非常に興味あるところである。

4年魚の尾叉長にも、地域的な差異が認められた。地域ごとの比較では、本州日本海のサケが最も大きく (平均尾叉長68.7 cm)、本州太平洋 (同, 68.2 cm)、えりも以西海区 (同, 67.0 cm)、そしてえりも以東海区 (同, 66.0 cm) が続き、太平洋沿岸だけに着目すると、地域を南から北へ向かうに従って平均尾叉長が小さくなっていった。一方、今回の分析で最も尾叉長が小さかった地域は根室海区 (同, 65.0 cm) であり、続いてオホーツク海区 (同, 65.5 cm)、北日本海区 (同, 66.3 cm) の順で大きくなっていった。サケの平均体サイズは、アジア側および北米側ともに、北から南へ向かうに連れて大型化する傾向がある (Salo, 1991)。日本系サケの回遊経路は十分には解明されていないものの、過去に沿岸域で行われた回帰親魚の標識放流—再捕試験の結果から、日本系サケの産卵回帰時の回遊経路は、千島列島沿いから北海道オホーツク海沿岸を通り宗谷海峡を通過して日本海沿岸に入る経路 (ルート1) と、本邦太平洋沿岸を南下する経路 (ルート2) の2つが知られている (大屋, 1954b; 佐野1959; 長谷川ら2004; 小林, 2009)。この回帰親魚の回遊経路を考慮した場合、ルート1において最も上手に位置する根室海区の体サイズが一番小さく、ルートを進むにつれて体サイズが大型化していることがわかる。もう

一方のルート2の場合にも、えりも以東海区からえりも以西海区、そして本州太平洋に向かうにつれて体サイズは大型化しており、両ルートに共通の特徴が認められる。なお、本州日本海に回帰するサケは、過去の標識放流試験から、ルート1を経る個体が多いものの、ルート2から津軽海峡を抜けて本州日本海側へ入る個体も存在することが示唆されている（長谷川ら、2004）。いずれのルートを通るにせよ、本州日本海のサケは産卵回遊経路の一番下手に位置する地域個体群ということになる。

しかしながら、各水系の平均尾又長と水系の河口緯度の関係をみると、緯度傾度に応じた体サイズの変化は先に指摘した地域ごとの平均値の比較のように明瞭ではなかった（Fig. 7）。低緯度に向かうに従って雌雄ともに平均尾又長が大型化したのは日本海側のみであり、太平洋側およびオホーツク海側では、メスの平均尾又長のみが各水系の河口緯度と有意な相関を示し、オスでは両者に有意な正の相関を認めなかった。しかし、各海域ともに雌雄間の比較では高値の相関係数（ $r=0.763\sim 0.894$ ）を観察していることから、基本的に緯度傾度に伴う体サイズの変化は雌雄間で同じような傾向を示しており、各水系におけるオスの平均値のばらつきがメスよりも大きかったこと（Fig. 7参照）が、オスにおいて無相関となった一因と考えられる。

1994～2008年度までの各地域の4年魚尾又長の経年変化は、北海道ではいずれの地域でも同じような変動パターンを示していたが（Fig. 8, Table 4）、本州の雌雄間および本州と北海道間の雌雄の比較では、一部経年変化に不一致も認められた。特に、本州日本海オスにおける平均尾又長の経年変化は、同地域のメスおよびえりも以西海区のオスとは経年変動が同調していた以外には、他のどの地域の経年変動とも無相関であった。一般に、太平洋サケ属魚類の体サイズの変動には、沖合海域の環境収容力が関係しており、北太平洋の資源量が急増した1970年代半ばから1990年代にかけて環太平洋に生息する多くの個体群で体サイズの小型化が観察されている（Ishida *et al.*, 1993；Bigler *et al.*, 1996；Helle and Fukuwaka, 2009）。日本系サケについても、資源量増加に伴う体サイズの小型化、高齢化など、同様の報告が存在する（Kaeriyama, 1989, 1998, 1999；Kaeriyama and Edpalina, 2004；Yatsu and Kaeriyama, 2005）。これら過去の知見から考察すると、各地域の平均尾又長が類似の経年変動を示すことは十分理解でき、経年変動が異なる原因を明らかにするほうが難しい。しかし、Fig. 8をみると、いずれの地域でも2002年度に回帰した魚で平均尾又長が大きくなっており、それ以降低下傾向を示していることから、経

年変化の大凡の傾向は似ていると判断できよう。今回の分析では、データセットの都合上、本州については1999年以降の尾又長データしか利用できなかった。このように北海道に比べて短い時系列データしか使えなかったことが、本州の経年変動比較で無相関が多く観察された一因かもしれない。

各地域の成熟年齢にも地域的な違いは認められた。しかし、GLMによる分析後の多重比較では、成熟年齢に違いが認められない地域のペア（オホーツク海区とえりも以東海区、北日本海区と根室海区、北日本海区とえりも以西海区、北日本海区と本州太平洋、根室海区とえりも以西海区）も観察された。これら成熟年齢に違いが見られない地域のペアについて、なぜ成熟年齢に違いが認められなかったのか、何らかの生物学的解釈を行うことは難しかった。一方、本州日本海の成熟年齢は3.99歳と計算され、他地域の成熟年齢が全て4歳以上であったのと比較して特徴的であった。前述の平均尾又長の産卵回帰経路に伴う変化と同様に、太平洋側を通るルート2では、経路末端に位置する本州太平洋（4.18歳）および本州日本海（3.99歳）が最も若齢で、えりも以西海区（4.29歳）、えりも以東海区（4.46歳）と経路の上手に向かうにつれて高齢化していた。しかし、千島列島付近からオホーツク海沿岸そして日本海へ向かうルート1では、根室海区（年齢4.28歳）がオホーツク海区（年齢4.43歳）よりも若齢になっており、平均尾又長に見られたような産卵回遊経路に沿った変化は認められなかった。

海域別の成熟年齢は、オホーツク海側のオスを除き、各水系の河口緯度との間で統計的に有意な順位相関を示し、オホーツク海側のメスでは高緯度になるにつれて（日本海に近づくにつれて）高齢化、太平洋および日本海では雌雄ともに低緯度になると若齢化する傾向がみられた（Fig. 9, Table 2）。サケの成熟サイズおよび成熟年齢の決定には、沖合海域における成長の良否が密接に関係しており、成長が良い個体は若齢（小型）で成熟する（Morita *et al.*, 2005；Morita and Fukuwaka, 2007）。そのため、体サイズが大型になる（つまり、成長が早い）本州日本海や本州太平洋では、成熟年齢が若齢傾向を示すことが推察される。

1996～2002年級群までの7年間について、成熟年齢の経年変動パターンを地域間で比較した結果では（Fig. 10, Table 5）、一部地域の組み合わせについてのみ、経年変動パターンに類似性が確認された（オホーツク海区メスとえりも以西海区メス、北日本海区メスとえりも以西海区の雌雄、北日本海区オスとえりも以西海区オス）。このように、成熟年齢の経年変動パターンには、北日本海区とえりも以西海区でやや類似

の傾向がみられたが、なぜ両地域間で経年変動が似たのか、その理由はよく分からない。成熟年齢の比較では、GLM後の多重比較においても、違いが認められた地域の組み合わせに明瞭な理由付けをすることができなかった。本研究では、同一水系における同一年級群の河川回帰尾数が2～6年魚まで揃った年級群についてのみ、成熟年齢の計算が行われた。つまり、2～6年魚が回帰する5年間について、毎年同一水系で年齢組成調査が実施されない限り、成熟年齢は計算できないことになる。多くの地域で、主要な水系（主に河川系上の多い水系）では、毎年、年齢組成調査が実施される傾向があったものの、その他については年によって調査水系が異なっていた。したがって、地域ごとに平均成熟年齢を計算しようとする場合、用いられる水系および水系の数は年級群によって異なる結果となった。このようなデータセットの不均一性が、生物学的意味付けを困難にしているひとつの原因かもしれない。また、相関分析等で地域間比較や経年変動比較を行う場合、1996～2002年級群までの7年間（すなわち、 $n=7$ ）というのは、データセットとして短すぎた可能性もある。

サケ4年魚の繁殖形質（卵径および孕卵数）について、各水系の平均尾叉長で補正した後の値をGLMにより分析した結果、地域間の違いが認められなかったのは、卵径ではオホーツク海区と本州日本海、えりも以東海区と本州太平洋の2ペア、孕卵数ではえりも以東海区と本州太平洋の1ペアであった。その他の地域の組合せでは、卵径および孕卵数ともに全ての地域間で統計学的な違いが認められた。したがって、繁殖形質についても地域的な差異が存在するものと考えられる。

各水系の河口緯度と卵径の関係では、いずれの海域でも両者に相関関係はみられなかった（Fig. 11, Table 2）。一方、河口緯度と孕卵数の関係では、オホーツク海において高緯度になるのに従って孕卵数が増加する傾向が見られた。Salo (1991) は、サケに関する総説のなかで、アジア側のサケでは、卵径が北に位置する個体群よりも南に位置する個体群で大きいことを指摘している。また、孕卵数については、一般的に南の個体群よりも北の個体群で多くなる傾向があるという。本研究では、オホーツク海に面したサケ個体群の孕卵数について、Salo (1991) の指摘と同様の現象を認めたことになる。なお、ここに挙げなかった海域では、水系の河口緯度に伴う卵径、孕卵数の増減傾向は確認されなかった。ここで1つの疑問が生じる。メス親魚の繁殖投資量がほぼ一定であると仮定するならば、オホーツク海側の個体群では、高緯度地域にお

いて孕卵数が増加するにつれて、卵容量の減少（すなわち卵径の小型化）が予想される。ところが、オホーツク海における卵径と河口緯度の順位相関係数は  $\rho = 0.516$  であり、統計学的に有意な相関係数ではないが、むしろ高緯度地域で卵サイズが大型化する傾向を示していた。このような現象に対する解釈として、地域によって繁殖へむけるエネルギー量、すなわち繁殖投資量が違っている可能性が考えられる。あるいは、孕卵数を測定した時点における個体の成熟状態が影響していた可能性も否定できない。多くの水系では、人工ふ化放流事業のために採卵を行う時に繁殖形質調査が行われている。すなわち、河川もしくは蓄養池で十分成熟した（つまり、排卵した）個体からサンプリングを実施している。したがって、仮にその個体が一部の卵を既に放卵した後だったとしても、それを評価することはできない。実際、Salmon Databaseに集められていたデータでは、極端に孕卵数の少ない個体も見られており、本研究において孕卵数の外れ値として除外した284個体の内訳をみると、孕卵数1,000粒以下が57個体、同1,000～2,000粒が195個体、2,000～3,000粒が0個体、そして3,000粒以上が32個体となっており、除外した個体で最も孕卵数が少なかったのは僅か116粒であった。今回、尾叉長と孕卵数の回帰分析の残差から外れ値を決定したが、この方法で孕卵数の少ない個体（既に放卵した可能性のある個体）を完璧に除去することができた保証はない。したがって、特に孕卵数の評価については、個体のサンプリング条件をより厳密に定める必要があるだろう。

1994～2008年度について、地域ごとに卵径および孕卵数の経年変動を比較した結果（Fig. 12, Table 6）、卵径では類似の経年変動を示した地域がオホーツク海区と北日本海区、根室海区とえりも以東海区、本州太平洋と本州日本海の3ペアのみだったのに対して、孕卵数では類似の経年変動を示した地域の組合せは10ペアに及んだ（オホーツク海区と根室海区、オホーツク海区とえりも以西海区、オホーツク海区と本州太平洋、オホーツク海区と本州日本海、北日本海区とえりも以西海区、北日本海区と本州太平洋、北日本海区と本州日本海、えりも以西海区と本州太平洋、えりも以西海区と本州日本海、本州太平洋と本州日本海）。したがって、卵径の経年変動よりも孕卵数の経年変動のほうが、より広域で変動パターンが同調する傾向にあるのかもしれない。卵サイズは子のふ化時の体サイズに影響する要因であり、大型卵から生まれた仔魚は小型卵から生まれた仔魚に比べて、体サイズが大きく、より大きな卵黄嚢を持ち（Salo, 1991）、この卵サイズに依存した体サイズの違いは、浮上した稚魚まで

継続する (Beacham *et al.*, 1985)。また一般に、サケ科魚類の稚魚では、体サイズがその後の生残にも影響する (Einum and Fleming, 1999)。つまり、卵サイズの年変動が大きくなると、子の生残の年変動が大きくなってしまいうため、各水系に適応した卵サイズは年変動の幅が小さく、結果として広域で年変動が同調しにくいものかもしれない。その一方で、卵サイズと孕卵数にはトレードオフの関係が成立するため、繁殖に投資できるエネルギーが成長や環境によって年変動する場合 (Quinn *et al.*, 2011)、その影響は孕卵数の年変動となって現れやすいと考えられる。その結果、孕卵数の経年変動は、より広い地域で同調した可能性が考えられる。Fleming and Gross (1990) も、ある環境下で卵サイズが比較的一定なのに対して、孕卵数は繁殖投資量に応じて変化すること指摘している。

本研究では、日本系サケ4年魚の卵径および孕卵数に、経年的な増加あるいは減少傾向(経年トレンド)があることを示した。卵径では、根室海区およびえりも以東海区において増加傾向が、反対に、本州太平洋および本州日本海では減少傾向がそれぞれ認められた。孕卵数についても、増加傾向を示したのは、オホーツク海区、北日本海区、えりも以西海区、本州太平洋、および本州日本海の5地域に及んだ。卵径について、地域により全く逆の経年トレンドが観察された理由はよく分からないが、GLMのYear変数の推定パラメータ値と年度の間には、統計学的に有意な負の相関が検出された。このことは、地域や水系といった卵径の変動に影響する可能性のある要因を統計学的に制御した後でも、年変動には減少傾向が認められることを示唆する。さらに孕卵数に関するGLMでも、統計学的には有意でないものの、Year変数の推定パラメータ値と年度との間に  $\rho = 0.486$  という順位相関が存在した。すなわち、孕卵数については、地域や水系の影響を統計学的に除去した後において、どちらかという増加傾向がみられることを意味する。卵径と孕卵数に逆の経年トレンドを捉えた本研究の結果は、両者にトレードオフの関係が存在するという生活史戦略の理論にも符合する。

北米を中心に、人工ふ化放流が太平洋サケ属魚類の卵サイズに及ぼす影響が検討されており、ふ化放流事業がギンザケでは卵サイズの大型化に、またマスノスケでは小型化にそれぞれ影響したという報告がある (Fleming and Gross, 1990; Heath *et al.*, 2003)。しかし、これらの研究に対する反証も存在し、ギンザケやマスノスケの卵サイズに人工ふ化放流が影響した証拠は認められないという報告もある (Beacham, 2010)。人工ふ化放流がサケ属魚類の繁殖形質に影響するメカニ

ムとして、自然の産卵床では礫サイズが卵サイズの制限要因となっているが、その制限からふ化場では解放されるために卵サイズが大型化するという説、あるいは、ふ化場の飼育環境が天然よりも穏やかであるため、生残の期待できる大きな子(すなわち、大型卵)を生む必要がなくなり、その結果、孕卵数が増加するという説などがある (Beacham, 2010)。メカニズムは異なるものの、どちらの説にも共通するのは、人工ふ化事業がふ化場の環境に合致した上記のような特性を持つ個体を非意図的に選択することで、繁殖形質の遺伝的特性が人為的に変化してしまう点である。日本は北太平洋でも人工ふ化放流が盛んな地域であり、その歴史は130年以上昔に遡る。本研究で扱った水系も、人工ふ化放流が実施されているものばかりである。そのような状況で繁殖形質に経年トレンドが検出された意味は極めて大きい。しかし、繁殖形質を調査している水系は、1994~2008年度の間いずれの地域でも減少しており (Figs. 12, 13)、調査された水系の減少に伴って、ある特定水系の観測値が年平均値の算出に強く影響するようになった可能性も否定できない。これが見かけ上、経年トレンドの発生に関与していることも考えられる。日本系サケの繁殖形質において、経年トレンドが存在するか否かをより厳密に評価するためには、先に述べた供試魚の成熟状態を揃えると同時に、サンプリングする水系を年によって大きく変えず、毎年同様なモニタリングを継続することが重要である。

本研究では、生活史形質における雌雄比較も実施した。その結果、多くの地域において、河川そ上盛期の沿岸SSTはオスのほうがメスよりも高く、尾叉長はオスがメスよりも大型であり、成熟年齢はオスがメスよりも若齢であるという結果を得た。これらの性差は、オスのほうがメスよりも早く産卵場に出現すること、性淘汰を通じてオスがメスよりも大型に進化したこと、そして、オスのほうがメスよりも成熟年齢にバリエーションがある一方で、メスは繁殖投資量(孕卵数)を確保するために極端な小型(若齢)魚が出現しにくいこと等の理由 (Salo, 1991; Quinn, 2005) により説明可能である。その一方で、各生活史形質の変化にみられた水系の河口緯度に応じた変化や、地域ごとの経年変化は、雌雄間で類似した変動様式を示した。したがって、おのおの生活史形質に認められる性差を維持しつつ、各水系あるいは各地域の雌雄は、環境変動に対して類似の応答をしていることが推察された。

本研究では、日本系サケの生活史形質について全国7地域の特徴を捉えることができたが、そのなかでも特に本州日本海のサケ個体群の特異性が顕著であった。これまで、資源変動パターンが日本海に位置する

北日本海区と本州日本海で同調しないことが報告されているが (Saito and Nagasawa, 2009), 同上時期, 体サイズ, 成熟年齢, 繁殖形質についても両地域は異質であり, これらの形質は津軽海峡を隔てて明瞭に異なっていた。本州日本海は, 資源水準が日本で最も低い地域であり, 沿岸漁業資源としてのサケの重要度は多獲地帯の北海道や本州太平洋の北部に比べれば高くないのかもしれない。事実, 当該地域のふ化場は老朽化, ふ化場職員の高齢化, 後継者不足が懸念されている (社団法人本州鮭鱒増殖振興会, 1996)。しかし, これらの地域個体群はサケ分布域の最南限域に位置しており (Salo, 1991), 最も高水温の環境に適応した形質を持つ可能性が高い。さらに, サケ属魚類が日本海周辺で分化し, 日本海から太平洋へと分布域を拡大していったとする仮説 (Neave, 1958) は, 環太平洋のサケ集団のミトコンドリアDNAを調べた結果からも支持されており, 環日本海で誕生したサケがロシア地域を経て北米地域にその分布域を徐々に広げて行ったことが推察されるという (阿部・佐藤, 2009)。すなわち, 日本海のサケ地域個体群は歴史的にも古く, ユニークな集団である可能性が考えられる。漁業資源としての関心の低さから, これら地域個体群の存続が危機に瀕することのないよう配慮するとともに, 生物学的モニタリングを着実に継続し, 本地域個体群の状態を監視していくことが極めて重要である。また, 本研究ではふ化放流が実施されている水系を対象に生活史特性を俯瞰してきたが, 自然再生産により維持されているサケ個体群の存在も次第に明らかになってきた (Miyakoshi *et al.*, 2012)。人工ふ化放流魚との比較を可能にし, 人工ふ化放流事業に伴うリスク軽減を検討するためにも, 今後, 自然再生産個体群を対象にした生物学的なモニタリングを展開していく必要があると考える。

## 謝 辞

本研究で使用したデータは, Salmon Databaseとして1994年以降, 全国の主要な沿岸漁業組合および水系単位で収集されてきたものである。調査にご協力いただいた北海道および本州各県の行政ならびに試験研究機関, 漁業協同組合ならびにふ化放流事業の実施団体の皆様にお礼申し上げます。また, データの収集およびデータベースの編纂作業にあたられた旧水産庁北海道さけ・ますふ化場 (現, 北海道区水産研究所さけます資源部), 東北区水産研究所, 日本海区水産研究所の職員諸氏にお礼申し上げます。Salmon Databaseで収集された各水系の河口位置の編集作業では, 水産総合研

究センター北海道区水産研究所さけます資源部所属の金子薫氏にご協力いただいた。また, 本稿に対して2名の査読者から有益なご指摘およびご助言をいただいたことに感謝申し上げます。

## 文 献

- 阿部周一, 佐藤俊平, 2009: サケ類のゲノム生物学と資源の遺伝的管理. 「サケ学入門—自然史・水産・分化」(阿部周一 編著), 北海道大学出版会, 札幌, pp. 101-117.
- Beacham T. D., 2010: Revisiting trends in the evolution of egg size in hatchery-enhanced populations of Chinook salmon from British Columbia. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **139**, 579-585.
- Beacham T. D., and Murray C. B., 1986: Comparative developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from the Fraser River, British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 252-262.
- Beacham T. D., and Murray C. B., 1987: Adaptive variation in body size, age, morphology, egg size, and developmental biology of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 244-261.
- Beacham T. D., Withler F. C., and Morley R. B., 1985: Effect of egg size on incubation time and alevin and fry size in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) and coho salmon (*O. kisutch*). *Can. J. Zool.*, **63**, 847-850.
- Beacham T. D., Sato S., Urawa S., Le K. D., and Metklo M., 2008: Population structure and stock identification of chum salmon *Oncorhynchus keta* from Japan determined by microsatellite DNA variation. *Fish. Sci.*, **74**, 983-994.
- Bernatchez L., and Wilson C. C., 1998: Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes. *Mol. Ecol.*, **7**, 431-452.
- Bigler B. S., Welch D. W., and Helle J. H., 1996: A review of size trends among North Pacific salmon (*Oncorhynchus spp.*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **53**, 455-465.
- Brett J. R., 1995: Energetics, in "Physiological Ecology of Pacific Salmon" (ed. by Groot C., Margolis L., and Clarke W. C.), UBC Press, Vancouver, pp. 3-68.
- Crozier L. G., Hendry A. P., Lawsom P. W., Quinn T.

- P., Mantua N. J., Battin J., Shaw R. G., and Huey R. B., 2008: Potential responses to climate change in organisms with complex life histories: evolution and plasticity in Pacific salmon. *Evol. Appl.*, **1**, 252-270.
- 独立行政法人水産総合研究センター, 2009: 地球温暖化とさかな. 成山堂書店, 東京, 184 pp.
- Einum S., and Fleming I. A., 1999: Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proc. R. Soc. Lond. B*, **266**, 2095-2100.
- Fleming I. A., and Gross M. R., 1990: Latitudinal clines: A trade-off between egg number and size in Pacific salmon. *Ecology*, **71**: 1-11.
- Gaston K. J., and McArdle B. H., 1994: The temporal variability of animal abundances: measures, methods and patterns. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **345**, 335-358.
- 長谷川英一, 奈良和俊, 広井 修, 2004: 親魚標識放流結果を利用した網揚げ規制効果の見積もり方法についての考察. さけ・ます資源管理センター技術情報, **170**, 17-49.
- Hasselman D. J., Ricard D., and Bentzen P., 2013: Genetic diversity and differentiation in a wide ranging anadromous fish, American shad (*Alosa sapidissima*), is correlated with latitude. *Mol. Ecol.*, **22**, 1558-1573.
- Heath D. D., Heath J. W., Bryden C. A., Johnson R. M., and Fox C. W., 2003: Rapid evolution of egg size in captive salmon. *Science*, **299**, 1738-1740.
- Helle J. H., and Fukuwaka M., 2009: Body size of maturing chum salmon in relation to sea surface temperatures in the eastern Bering Sea. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **5**, 303-319.
- Hiroi O., 1998: Historical trends of salmon fisheries and stock conditions in Japan. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **1**, 23-27.
- Hodgson S., and Quinn T. P., 2002: The timing of adult sockeye salmon migration into fresh water: adaptations by populations to prevailing thermal regimes. *Can. J. Zool.*, **80**, 542-555.
- 入江隆彦, 1990: 海洋生活初期のサケ稚魚の回遊に関する生態学的研究. 西水研研報, **68**, 1-142.
- 石田行正, 2009: サケの分布はどこに?—回遊魚への影響—. 「地球温暖化とさかな」(独立行政法人水産総合研究センター編), 成山堂書店, 東京, pp. 48-58.
- Ishida Y., Ito S., Kaeriyama M., McKinnell S., and Nagasawa K., 1993. Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**, 290-295.
- 石黒直哉, 西田 陸, 2004: サケ・マス類の系統と進化. 「サケ・マスの生態と進化」(前川光司 編), 文一総合出版, 東京, pp. 15-41.
- Kaeriyama M., 1989: Aspects of salmon ranching in Japan. *Physiol. Ecol. Japan*, **1**, 625-638.
- Kaeriyama M., 1998: Dynamics of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, populations released from Hokkaido, Japan. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **1**, 90-102.
- Kaeriyama M., 1999: Hatchery programmes and stock management of salmonid populations in Japan, in "Stock Enhancement and Sea Ranching" (ed. by Howell B. R., Moksness E., and Svåsand T.), Blackwell Science, Oxford, pp. 153-167.
- 帰山雅秀, 眞山 紘, 1996: 野生産サケの復活をめざして. 魚と卵, **165**, 41-52.
- Kaeriyama M., and Edpalina R. R., 2004: Evaluation of the biological interaction between wild and hatchery population for sustainable fisheries management of Pacific salmon, in "Stock Enhancement and Sea Ranching Developments, Pitfalls and Opportunities" (ed. by Leber K. M., Kitada S., Blankenship H. L., and Svåsand T.), Blackwell, Oxford, pp. 247-259.
- 帰山雅秀, 浦和茂彦, 1990: 北日本におけるサケ科魚類の幽門垂数. 北海道さけ・ますふ研報, **44**, 1-9.
- 菊地覚助, 1955: 石狩川鮭遡上盛期の変遷について. 魚と卵, **50**, 6-11.
- Kobayashi T., 1980: Salmon Propagation in Japan, in "Salmon Ranching" (ed. by Thorpe J. E.), Academic Press, London, pp. 91-107.
- 小林哲夫, 2009: 日本サケ・マス増殖史. 北海道大学出版会, 札幌, 310 pp.
- Kovach R. P., Gharrett A. J., and Tallmon D. A., 2012: Genetic change for earlier migration timing in a pink salmon population. *Proc. R. Soc. B*, **279**, 3870-3878.
- 待鳥精治, 1978: 本州日本海沿岸地方のシロザケ増殖と水温問題. さけとます, **20**, 6-23.
- 眞山 紘, 1986: そ上・産卵時期から見たサケ属魚類の種特性. 大槌臨界研究センター報告, **12**, 119-

- 121.
- 眞山 紘, 加藤 守, 関 二郎, 清水幾太郎, 1982: 石狩川産鮭の生態調査 — I 1979年春放流稚魚の降海移動と沿岸帯での分布回遊. 北海道さけ・ますふ研報, **36**, 1-17.
- Mayama H., and Ishida Y., 2003: Japanese studies on the early ocean life of juvenile salmon. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **3**, 41-67.
- 三原健夫, 伊藤 繁, 蜂谷俊雄, 市川美代枝, 1951: 北海道に於ける鮭鱒漁況の変動に関する研究 (第1報) (鮭の漁況について). 北海道さけ・ますふ研報, **6**, 27-133.
- Miyakoshi Y., Urabe H., Saneyoshi H., Aoyama T., Sakamoto H., Ando D., Ksugai K., Mishima Y., Takada M., and Nagata M., 2012: The occurrence and run timing of naturally spawning chum salmon in northern Japan. *Environ. Biol. Fish.*, **94**, 197-206.
- Morita K., and Fukuwaka M., 2007: Why age and size at maturity have changed in Pacific salmon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **335**, 289-294.
- Morita K., Morita S. H., Fukuwaka M., Matsuda H., 2005. Rule of age and size at maturity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*): implications of recent trends among *Oncorhynchus* spp. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **62**, 2752-2759.
- 森田健太郎, 高橋 悟, 大熊一正, 永沢 亨, 2013: 人工ふ化放流河川におけるサケ野生魚の割合推定. 日水誌, **79**, 206-213.
- Morita K., Saito T., Miyakoshi Y., Fukuwaka M., Nagasawa T., and Kaeriyama M., 2006: A review of Pacific salmon hatchery programmes on Hokkaido Island, Japan. *ICES J. Mar. Sci.*, **63**, 1353-1363.
- 長澤和也, 1992: 「人工増殖されたサケ・マス類と天然サケ・マス類の生物学的相互作用に関する国際シンポジウム」に参加して. 魚と卵, 161, 55-58.
- Neave F., 1958: The origin and speciation of *Oncorhynchus*. *Trans. Royal. Soc. Can.*, **52** (series 3), 25-39.
- 小川 元, 2010: シロザケ: 増殖事業が抱える問題と将来像. 日水誌, **76**, 250-251.
- Okazaki T., 1982: Geographical distribution of allelic variations of enzymes in chum salmon *Oncorhynchus keta*, river populations of Japan and the effects of transplantation. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, **48**, 1525-1535.
- 大屋善延, 1954a: 石狩川鮭遡上盛期の変遷について. 魚と卵 **47**, 19-23.
- 大屋善延, 1954b: 河川間の鮭遡上形態の類似性について. 北海道さけ・ますふ研報, **9**, 113-125.
- Quinn T. P., 2005: The Behavior and Ecology of Pacific Salmon & Trout. American Fisheries Society, Bethesda, 378 pp.
- Quinn T. P., and Adams D. J., 1996: Environmental changes affecting the migratory timing of American shad and sockeye salmon. *Ecology*, **77**, 1151-1162.
- Quinn T. P., Seamons T. R., Vollestad L. A., and Duffy E., 2011: Effects of growth and reproductive history on the egg size-fecundity trade-off in steelhead. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **140**, 45-51.
- Saito T., Shimizu I., Seki J., Kaga T., Hasegawa E., Saito H., and Nagasawa K., 2010: Can research on the early marine life stage of juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta* forecast returns of adult salmon? A case study from eastern Hokkaido, Japan. *Fish. Sci.*, **76**, 909-920.
- Saito T., and Nagasawa K., 2009: Regional synchrony in return rates of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Japan in relation to coastal temperature and size at release. *Fish. Res.*, **95**, 14-27.
- Saito T., Watanabe K., Sasaki K., Kogarumai S., and Morita S. H., 2012: Cyclic fluctuations in chum salmon abundance along the Pacific coast of Hokkaido, Japan. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Tech. Rep.*, **8**, 36-37.
- Saito T., Kaga T., Hasegawa E., and Nagasawa K., 2011: Effects of juvenile size at release and early marine growth on adult return rates for Hokkaido chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in relation to sea surface temperature. *Fish. Oceanogr.*, **20**, 278-293.
- 斎藤寿彦, 渡邊久爾, 2012. サケ (シロザケ) 日本系. 「平成23年度国際漁業資源の現況」(水産庁・独立行政法人水産総合研究センター編). <http://kokushi.job.affrc.go.jp/>, 7 pp.
- Salo E. O., 1991: Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*), in "Pacific Salmon Life Histories" (ed. by Groot C. and Margolis L.), UBC Press, Vancouver, pp. 231-309.
- 佐野誠三, 1951: 日本近海産鮭の系統と回帰性. 北海道さけ・ますふ研報, **6**, 1-10.
- 佐野誠三, 1959: 北日本産サケ属の生態と蕃殖について.

- て. 北海道さけ・ますふ研報, **14**, 21-90.
- Sano S., 1966: 3. Chum salmon in the Far East, in "Salmon of the North Pacific Ocean - Part III. A review of the life history of north Pacific salmon" *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, **18**, 41-57.
- 佐野誠三, 久保達郎, 1946: 北海道各河川遡上鮭 (*O. keta*) の生態調査 1. 北海道さけ・ますふ研報, **1**, 1-11.
- 佐野誠三, 久保達郎, 1947: 北海道各河川遡上鮭 (*O. keta*) の生態調査 2. 北海道さけ・ますふ研報, **2**, 51-58.
- Sato S., Kojima H., Ando J., Ando H., Wilmot R. L., Seeb L. W., Efremov V., LeClair L., Buchholz W., Jin D. H., Urawa S., Kaeriyama M., Urano A., and Abe S., 2004: Genetic population structure of chum salmon in the Pacific Rime inferred from mitochondrial DNA sequence variation. *Environ. Biol. Fish.*, **69**, 37-50.
- 関 二郎, 2005: 北海道太平洋沿岸域におけるサケ幼稚魚の摂餌特性と餌料環境に関する研究. さけ・ます資源管理センター研究報告, **7**, 1-104.
- 社団法人本州鮭鱒振興会, 1996: 本州鮭鱒四十年史. 135 pp.
- Stearley R. F., and Smith G. R., 1993: Phylogeny of the Pacific Trouts and Salmon (*Oncorhynchus* and genera of the family Salmonidae. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **122**, 1-33.
- 水産庁北海道さけ・ますふ化場, 1997: 平成8年度事業成績書. 132 pp.
- 宇部 稔, 1992: 岩手県を中心とした本州高家費用沿岸におけるサケの増殖と資源動態. 北海道さけ・ますふ化場技術情報, **161**, 17-27.
- Ueno, Y., and Ishida Y., 1996: Summer distribution and migration routes of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) originating from rivers in Japan. *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish.*, **33**, 139-147.
- 浦和茂彦, 2000: 日本系サケの回遊経路と今後の研究課題. さけ・ます資源管理センターニュース, **5**, 3-9.
- 渡辺宗重, 1955: 北海道産鮭の卵に関する二・三の観察 特に卵の大きさより見たる鮭の系統について. 北海道さけ・ますふ研報, **10**, 7-20.
- Wootton R. J., 1998: Ecology of Teleost Fishes Second edition. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 386 pp.
- Yatsu A., and Kaeriyama M., 2005: Linkages between coastal and open-ocean habitats and dynamics of Japanese stocks of chum salmon and Japanese sardine. *Deep Sea Res. II* **52**, 727-737.

**Appendix.** River-mouth locations of rivers where the data of chum salmon were used in this study. The abbreviations of regions (OH, SJ, NE, EP, WP, HP and HSJ) are shown in Fig. 1.

| No. | Region | River name            | Latitude<br>Longitude         | No. | Region | River name         | Latitude<br>Longitude         |
|-----|--------|-----------------------|-------------------------------|-----|--------|--------------------|-------------------------------|
| 1   | OH     | Iwaobetsu River       | 44°6'29.4"N<br>145°2'31.3"E   | 26  | SJ     | Osawa R.           | 45°26'0.0"N<br>141°1'1.5"E    |
| 2   | OH     | Onnebetsu R.          | 44°0'45.6"N<br>144°55'0.8"E   | 27  | SJ     | Masuhoro R.        | 45°26'12.7"N<br>141°51'38.6"E |
| 3   | OH     | Okushibetsu R.        | 43°55'26.0"N<br>144°45'9.3"E  | 28  | SJ     | Teshio R.          | 44°52'44.8"N<br>141°44'20.4"E |
| 4   | OH     | Shari R.              | 43°55'1.4"N<br>144°39'33.2"E  | 29  | SJ     | Enbetsu R.         | 44°43'17.1"N<br>141°46'53.5"E |
| 5   | OH     | Yanbetsu R.           | 43°55'42.3"N<br>144°29'31.1"E | 30  | SJ     | Nobusha R.         | 43°52'34.0"N<br>141°35'1.1"E  |
| 6   | OH     | Mokoto R.             | 43°58'4.9"N<br>144°19'41.6"E  | 31  | SJ     | Shokanbetsu R.     | 43°51'19.8"N<br>141°30'35.9"E |
| 7   | OH     | Abashiri R.           | 44°1'23.6"N<br>144°16'40.6"E  | 32  | SJ     | Hamamasu R.        | 43°34'59.9"N<br>141°23'4.7"E  |
| 8   | OH     | Notori Lake           | 44°6'15.8"N<br>144°11'15.2"E  | 33  | SJ     | Atsuta R.          | 43°23'48.4"N<br>141°25'50.4"E |
| 9   | OH     | Tokoro R.             | 44°7'25.6"N<br>144°4'52.6"E   | 34  | SJ     | Ishikari R.        | 43°16'11.1"N<br>141°22'17.6"E |
| 10  | OH     | Saromabetsu R.        | 44°5'6.9"N<br>143°56'5.6"E    | 35  | SJ     | Yoichi R.          | 43°11'42.2"N<br>140°47'29.0"E |
| 11  | OH     | Yubetsu R.            | 44°13'53.8"N<br>143°37'12.1"E | 36  | SJ     | Furubira R.        | 43°15'46.9"N<br>140°38'46.2"E |
| 12  | OH     | Mobetsu R.            | 44°19'40.1"N<br>143°22'42.6"E | 37  | SJ     | Furuu R.           | 43°8'26.5"N<br>140°25'51.2"E  |
| 13  | OH     | Shokotsu R.           | 44°22'47.5"N<br>143°19'20.2"E | 38  | SJ     | Nozuka R.          | 42°58'50.3"N<br>140°30'6.9"E  |
| 14  | OH     | Okoppe R.             | 44°28'54.5"N<br>143°7'55.4"E  | 39  | SJ     | Shiribetsu R.      | 42°52'42.1"N<br>140°21'50.9"E |
| 15  | OH     | Oumu R.               | 44°33'47.3"N<br>142°59'11.8"E | 40  | SJ     | Shubuto R.         | 42°46'0.3"N<br>140°15'20.5"E  |
| 16  | OH     | Horonai R.            | 44°39'38.1"N<br>142°52'33.3"E | 41  | SJ     | Tomarigawa R.      | 42°42'5.6"N<br>140°3'25.7"E   |
| 17  | OH     | Tokushibetsu R.       | 44°50'33.0"N<br>142°39'27.5"E | 42  | SJ     | Toshibetsu R.      | 42°25'29.3"N<br>139°50'36.8"E |
| 18  | OH     | Kitami-horobetsu R.   | 44°53'20.9"N<br>142°37'25.8"E | 43  | SJ     | Raruishi R.        | 42°21'49.9"N<br>139°48'8.9"E  |
| 19  | OH     | Tonbetsu R.           | 45°8'14.5"N<br>142°23'14.8"E  | 44  | SJ     | Ken-ichi R.        | 42°7'6.2"N<br>140°0'53.1"E    |
| 20  | OH     | Saruhutsu R.          | 45°16'52.8"N<br>142°13'41.6"E | 45  | SJ     | Ainumanai R.       | 42°4'3.3"N<br>140°4'5.2"E     |
| 21  | OH     | Onishibetsu R.        | 45°20'35.3"N<br>142°9'44.2"E  | 46  | SJ     | Hiyama-himekawa R. | 41°58'24.3"N<br>140°7'58.2"E  |
| 22  | OH     | Chiraiabetsu R.       | 45°22'47.0"N<br>142°5'31.0"E  | 47  | SJ     | Assabu R.          | 41°55'18.2"N<br>140°8'25.3"E  |
| 23  | SJ     | Higashinodottomari R. | 45°13'48.5"N<br>141°15'53.8"E | 48  | SJ     | Amano R.           | 41°48'17.3"N<br>140°6'30.0"E  |
| 24  | SJ     | Kotobukigawa R.       | 45°13'21.2"N<br>141°17'6.8"E  | 49  | SJ     | Ishizaki R.        | 41°42'21.1"N<br>140°1'22.9"E  |
| 25  | SJ     | Asahi R.              | 45°11'33.0"N<br>141°19'7.5"E  | 50  | SJ     | Oyobe R.           | 41°25'50.6"N<br>140°7'41.2"E  |

## Appendix. Continued.

| No. | Region | River name       | Latitude<br>Longitude         | No. | Region | River name          | Latitude<br>Longitude         |
|-----|--------|------------------|-------------------------------|-----|--------|---------------------|-------------------------------|
| 51  | NE     | Rusa R.          | 44°8'19.6"N<br>145°15'53.8"E  | 77  | EP     | Komonbetsu R.       | 42°24'39.8"N<br>143°23'8.2"E  |
| 52  | NE     | Rausu R.         | 44°1'6.3"N<br>145°11'38.1"E   | 78  | EP     | Toyoni R.           | 42°22'36.2"N<br>143°21'46.4"E |
| 53  | NE     | Shunkarikotan R. | 43°56'18.4"N<br>145°7'35.1"E  | 79  | EP     | Rakko R.            | 42°18'44.2"N<br>143°19'35.0"E |
| 54  | NE     | Uebetsu R.       | 43°51'38.5"N<br>145°5'54.6"E  | 80  | EP     | Hiroo R.            | 42°16'50.6"N<br>143°19'9.0"E  |
| 55  | NE     | Motosakimui R.   | 43°49'33.5"N<br>145°5'9.3"E   | 81  | EP     | Saruru R.           | 42°7'27.7"N<br>143°19'0.7"E   |
| 56  | NE     | Kunbetsu R.      | 43°47'32.0"N<br>145°3'48.8"E  | 82  | WP     | Utabethu R.         | 41°59'44.0"N<br>143°9'41.1"E  |
| 57  | NE     | Churui R.        | 43°43'39.0"N<br>145°5'28.8"E  | 83  | WP     | Nikanbetsu R.       | 42°3'43.7"N<br>143°4'0.7"E    |
| 58  | NE     | Ichani R.        | 43°41'32.9"N<br>145°6'56.7"E  | 84  | WP     | Hidaka-horobetsu R. | 42°8'23.2"N<br>142°50'44.2"E  |
| 59  | NE     | Shibetsu R.      | 43°40'19.1"N<br>145°7'47.9"E  | 85  | WP     | Motoura R.          | 42°11'32.4"N<br>142°40'49.0"E |
| 60  | NE     | Tohoro R.        | 43°36'28.0"N<br>145°11'54.3"E | 86  | WP     | Mitsuishi R.        | 42°14'40.4"N<br>142°34'11.3"E |
| 61  | NE     | Shunbetsu R.     | 43°32'6.5"N<br>145°14'16.5"E  | 87  | WP     | Shizunai R.         | 42°19'44.3"N<br>142°22'2.8"E  |
| 62  | NE     | Tokotan R.       | 43°29'5.4"N<br>145°15'3.1"E   | 88  | WP     | Niikappu R.         | 42°21'41.8"N<br>142°18'17.1"E |
| 63  | NE     | Nishibetsu R.    | 43°23'2.9"N<br>145°17'25.5"E  | 89  | WP     | Saru R.             | 42°30'7.8"N<br>142°0'33.0"E   |
| 64  | NE     | Furen R.         | 43°19'16.5"N<br>145°15'5.4"E  | 90  | WP     | Mukawa R.           | 42°33'35.8"N<br>141°55'10.2"E |
| 65  | NE     | Bettouga R.      | 43°15'47.4"N<br>145°23'18.8"E | 91  | WP     | Nishitappu R.       | 42°36'19.7"N<br>141°30'11.9"E |
| 66  | EP     | Charabetsu R.    | 43°10'57.5"N<br>145°22'16.0"E | 92  | WP     | Shiraoi R.          | 42°32'17.2"N<br>141°20'31.9"E |
| 67  | EP     | Horoto R.        | 43°8'42.3"N<br>145°8'49.2"E   | 93  | WP     | Shikiu R.           | 42°29'49.8"N<br>141°16'19.2"E |
| 68  | EP     | Shinkawa R.      | 43°4'45.6"N<br>145°6'20.4"E   | 94  | WP     | Ayoro R.            | 42°27'16.8"N<br>141°12'26.4"E |
| 69  | EP     | Mochirippu R.    | 43°1'1.6"N<br>145°0'31.3"E    | 95  | WP     | Noboribetsu R.      | 42°26'50.8"N<br>141°10'43.0"E |
| 70  | EP     | Bekanbeushi R.   | 43°4'29.9"N<br>144°51'36.0"E  | 96  | WP     | Osaru R.            | 42°28'23.7"N<br>140°50'10.4"E |
| 71  | EP     | Chorobetsu R.    | 42°57'4.0"N<br>144°31'55.6"E  | 97  | WP     | Nukibetsu R.        | 42°35'6.5"N<br>140°42'2.8"E   |
| 72  | EP     | Kushiro R.       | 42°59'50.6"N<br>144°21'28.3"E | 98  | WP     | Oshamanbe R.        | 42°31'20.3"N<br>140°23'23.3"E |
| 73  | EP     | Charo R.         | 42°56'49.5"N<br>144°3'57.3"E  | 99  | WP     | Kunnui R.           | 42°25'55.2"N<br>140°19'22.2"E |
| 74  | EP     | Tokachi R.       | 42°41'33.8"N<br>143°39'50.8"E | 100 | WP     | Yurappu R.          | 42°16'7.0"N<br>140°16'48.2"E  |
| 75  | EP     | Rekifune R.      | 42°26'53.2"N<br>143°24'44.8"E | 101 | WP     | Torisaki R.         | 42°6'39.1"N<br>140°34'8.0"E   |
| 76  | EP     | Monbetsu R.      | 42°25'4.6"N<br>143°23'27.4"E  | 102 | WP     | Oshironai R.        | 42°6'45.2"N<br>140°36'12.7"E  |

## Appendix. Continued.

| No. | Region | River name            | Latitude<br>Longitude         | No. | Region | River name     | Latitude<br>Longitude         |
|-----|--------|-----------------------|-------------------------------|-----|--------|----------------|-------------------------------|
| 103 | WP     | Shikabe R.            | 42°2'8.0"N<br>140°49'13.5"E   | 129 | HP     | Noheji R.      | 40°52'17.3"N<br>141°6'54.8"E  |
| 104 | WP     | Ofune R.              | 41°57'24.1"N<br>140°55'46.7"E | 130 | HP     | Nonai R.       | 40°50'57.6"N<br>140°48'51.0"E |
| 105 | WP     | Yajiri R.             | 41°50'16.6"N<br>141°8'38.1"E  | 131 | HP     | Shimizu R.     | 40°55'49.0"N<br>141°1'2.8"E   |
| 106 | WP     | Shirikishinai R.      | 41°45'35.5"N<br>141°5'3.8"E   | 132 | HP     | Kanita R.      | 41°2'44.0"N<br>140°38'43.0"E  |
| 107 | WP     | Haraki R.             | 41°43'40.9"N<br>141°2'14.5"E  | 133 | HP     | Kawajiri R.    | 40°25'18.1"N<br>141°42'25.0"E |
| 108 | WP     | Shiodomari R.         | 41°45'34.9"N<br>140°51'19.5"E | 134 | HP     | Uge R.         | 40°18'55.1"N<br>141°46'57.6"E |
| 109 | WP     | Ono R.                | 41°49'12.4"N<br>140°39'11.4"E | 135 | HP     | Kouge R.       | 40°17'45.5"N<br>141°47'42.2"E |
| 110 | WP     | Hekirichi R.          | 41°49'10.3"N<br>140°39'2.4"E  | 136 | HP     | Iwate-kuji R.  | 40°12'5.8"N<br>141°47'56.7"E  |
| 111 | WP     | Moheji R.             | 41°45'56.8"N<br>140°36'30.6"E | 137 | HP     | Ube R.         | 40°6'51.5"N<br>141°49'47.3"E  |
| 112 | WP     | Daitobetsu R.         | 41°44'14.8"N<br>140°34'53.7"E | 138 | HP     | Akka R.        | 40°3'22.4"N<br>141°51'1.8"E   |
| 113 | WP     | Kamekawa R.           | 41°42'5.5"N<br>140°30'59.3"E  | 139 | HP     | Fudai R.       | 40°0'55.8"N<br>141°53'57.3"E  |
| 114 | WP     | Shiriuchi R.          | 41°35'41.9"N<br>140°25'42.9"E | 140 | HP     | Aketo R.       | 39°56'45.5"N<br>141°56'44.2"E |
| 115 | WP     | Fukushima R.          | 41°28'49.4"N<br>140°15'32.8"E | 141 | HP     | Matsumae R.    | 39°55'1.8"N<br>141°56'28.2"E  |
| 116 | HP     | Higashidori-oiippe R. | 41°10'2.6"N<br>141°23'25.2"E  | 142 | HP     | Omoto R.       | 39°51'4.3"N<br>141°58'30.4"E  |
| 117 | HP     | Rokkasho-oiippe R.    | 40°58'28.7"N<br>141°23'10.4"E | 143 | HP     | Settai R.      | 39°48'44.0"N<br>141°59'1.4"E  |
| 118 | HP     | Oirase R.             | 40°36'15.3"N<br>141°27'47.6"E | 144 | HP     | Taro R.        | 39°44'4.2"N<br>141°58'26.4"E  |
| 119 | HP     | Gonohe R.             | 40°35'18.8"N<br>141°28'14.4"E | 145 | HP     | Onappe R.      | 39°41'27.6"N<br>141°58'2.9"E  |
| 120 | HP     | Mabechi R.            | 40°32'28.5"N<br>141°30'23.2"E | 146 | HP     | Hei R.         | 39°38'20.5"N<br>141°57'52.2"E |
| 121 | HP     | Niida R.              | 40°31'49.8"N<br>141°31'23.4"E | 147 | HP     | Tsugaruishi R. | 39°35'15.3"N<br>141°56'54.6"E |
| 122 | HP     | Noushi R.             | 41°21'48.1"N<br>141°21'20.0"E | 148 | HP     | Omoe R.        | 39°34'35.8"N<br>142°1'43.4"E  |
| 123 | HP     | Ohata R.              | 41°24'42.0"N<br>141°10'0.2"E  | 149 | HP     | Iwate-osawa R. | 39°28'52.3"N<br>141°58'18.0"E |
| 124 | HP     | Ikokuma R.            | 41°29'19.7"N<br>140°59'49.0"E | 150 | HP     | Sekiguchi R.   | 39°28'24.7"N<br>141°57'18.8"E |
| 125 | HP     | Kozai R.              | 41°26'1.2"N<br>140°51'50.8"E  | 151 | HP     | Orikasa R.     | 39°26'57.2"N<br>141°57'48.8"E |
| 126 | HP     | Kawauchi R.           | 41°11'47.5"N<br>140°59'28.6"E | 152 | HP     | Otsuchi R.     | 39°21'20.0"N<br>141°54'39.2"E |
| 127 | HP     | Nagashita R.          | 41°12'48.5"N<br>141°6'49.2"E  | 153 | HP     | Kozuchi R.     | 39°21'16.1"N<br>141°54'34.6"E |
| 128 | HP     | Nagasawa R.           | 40°59'44.1"N<br>140°54'56.2"E | 154 | HP     | Unozumai R.    | 39°19'57.0"N<br>141°53'50.6"E |

## Appendix. Continued.

| No. | Region | River name        | Latitude<br>Longitude         | No. | Region | River name      | Latitude<br>Longitude         |
|-----|--------|-------------------|-------------------------------|-----|--------|-----------------|-------------------------------|
| 155 | HP     | Mizuumi R.        | 39°18'4.2"N<br>141°53'15.2"E  | 181 | HP     | Niida R.        | 37°38'17.3"N<br>141°1'27.2"E  |
| 156 | HP     | Kassi R.          | 39°16'2.8"N<br>141°53'7.4"E   | 182 | HP     | Odaka R.        | 37°34'12.5"N<br>141°1'33.6"E  |
| 157 | HP     | Katagishi R.      | 39°12'6.3"N<br>141°51'53.0"E  | 183 | HP     | Ukedo R.        | 37°29'3.7"N<br>141°2'26.9"E   |
| 158 | HP     | Kumano R.         | 39°11'30.5"N<br>141°52'1.0"E  | 184 | HP     | Kumakawa R.     | 37°23'8.6"N<br>141°2'3.2"E    |
| 159 | HP     | Yoshihama R.      | 39°8'42.0"N<br>141°50'10.6"E  | 177 | HP     | Natori R.       | 38°10'26.5"N<br>140°57'43.8"E |
| 160 | HP     | Urahama R.        | 39°6'52.9"N<br>141°48'52.0"E  | 178 | HP     | Abukuma R.      | 38°2'49.3"N<br>140°55'18.6"E  |
| 161 | HP     | Ryori R.          | 39°2'35.8"N<br>141°47'47.8"E  | 179 | HP     | Uta R.          | 37°48'47.0"N<br>140°58'19.5"E |
| 162 | HP     | Sakarigawa R.     | 39°4'15.5"N<br>141°43'30.6"E  | 180 | HP     | Mano R.         | 37°41'10.0"N<br>141°0'50.8"E  |
| 163 | HP     | Iwate-kesen R.    | 39°0'0.3"N<br>141°37'28.6"E   | 181 | HP     | Niida R.        | 37°38'17.3"N<br>141°1'27.2"E  |
| 164 | HP     | Kitakami R.       | 38°32'49.3"N<br>141°25'24.6"E | 182 | HP     | Odaka R.        | 37°34'12.5"N<br>141°1'33.6"E  |
| 165 | HP     | Kesenuma-okawa R. | 38°53'9.0"N<br>141°35'25.6"E  | 183 | HP     | Ukedo R.        | 37°29'3.7"N<br>141°2'26.9"E   |
| 166 | HP     | Tuya R.           | 38°46'4.6"N<br>141°30'48.6"E  | 184 | HP     | Kumakawa R.     | 37°23'8.6"N<br>141°2'3.2"E    |
| 167 | HP     | Hachiman R.       | 38°40'27.1"N<br>141°26'52.6"E | 185 | HP     | Tomioka R.      | 37°20'20.9"N<br>141°1'40.0"E  |
| 168 | HP     | Mizujiri R.       | 38°40'23.8"N<br>141°26'37.6"E | 186 | HP     | Ide R.          | 37°16'33.2"N<br>141°1'4.8"E   |
| 169 | HP     | Oritate R.        | 38°38'47.5"N<br>141°26'27.8"E | 187 | HP     | Kido R.         | 37°15'49.5"N<br>141°0'54.8"E  |
| 170 | HP     | Mitobe R.         | 38°38'22.7"N<br>141°27'28.2"E | 188 | HP     | Natsui R.       | 37°3'15.2"N<br>140°58'28.8"E  |
| 171 | HP     | Ohara R.          | 38°30'48.9"N<br>141°27'51.4"E | 189 | HP     | Samegawa R.     | 36°54'15.5"N<br>140°48'41.6"E |
| 172 | HP     | Igano R.          | 38°27'49.6"N<br>141°28'35.2"E | 190 | HP     | Okita R.        | 36°47'42.5"N<br>140°45'23.0"E |
| 173 | HP     | Ushirogawa R.     | 38°22'4.9"N<br>141°29'15.8"E  | 191 | HP     | Hitachi-kuji R. | 36°28'50.7"N<br>140°37'1.4"E  |
| 174 | HP     | Naruse R.         | 38°22'33.0"N<br>141°10'29.8"E | 192 | HP     | Naka R.         | 36°20'10.5"N<br>140°35'41.8"E |
| 175 | HP     | Takagi R.         | 38°22'24.8"N<br>141°4'18.6"E  | 185 | HP     | Tomioka R.      | 37°20'20.9"N<br>141°1'40.0"E  |
| 176 | HP     | Nanakita R.       | 38°15'7.3"N<br>141°0'45.2"E   | 186 | HP     | Ide R.          | 37°16'33.2"N<br>141°1'4.8"E   |
| 177 | HP     | Natori R.         | 38°10'26.5"N<br>140°57'43.8"E | 187 | HP     | Kido R.         | 37°15'49.5"N<br>141°0'54.8"E  |
| 178 | HP     | Abukuma R.        | 38°2'49.3"N<br>140°55'18.6"E  | 188 | HP     | Natsui R.       | 37°3'15.2"N<br>140°58'28.8"E  |
| 179 | HP     | Uta R.            | 37°48'47.0"N<br>140°58'19.5"E | 189 | HP     | Samegawa R.     | 36°54'15.5"N<br>140°48'41.6"E |
| 180 | HP     | Mano R.           | 37°41'10.0"N<br>141°0'50.8"E  | 190 | HP     | Okita R.        | 36°47'42.5"N<br>140°45'23.0"E |

## Appendix. Continued.

| No. | Region | River name        | Latitude<br>Longitude         | No. | Region | River name           | Latitude<br>Longitude         |
|-----|--------|-------------------|-------------------------------|-----|--------|----------------------|-------------------------------|
| 191 | HP     | Hitachi-kuji R.   | 36°28'50.7"N<br>140°37'1.4"E  | 217 | HSJ    | Sanze R.             | 38°42'25.5"N<br>139°39'42.8"E |
| 192 | HP     | Naka R.           | 36°20'10.5"N<br>140°35'41.8"E | 218 | HSJ    | Ira R.               | 38°40'19.4"N<br>139°36'54.8"E |
| 193 | HP     | Tone R.           | 35°44'42.4"N<br>140°51'3.4"E  | 219 | HSJ    | Atsumi R.            | 38°37'17.9"N<br>139°35'4.8"E  |
| 194 | HSJ    | Iwaki R.          | 41°2'12.2"N<br>140°19'19.4"E  | 220 | HSJ    | Shonai-oguni R.      | 38°36'22.1"N<br>139°34'27.6"E |
| 195 | HSJ    | Narusawa R.       | 40°47'16.8"N<br>140°14'17.6"E | 221 | HSJ    | Nezugaseki R.        | 38°33'35.5"N<br>139°32'53.3"E |
| 196 | HSJ    | Nakamura R.       | 40°46'45.6"N<br>140°13'14.0"E | 222 | HSJ    | Sanpoku-okawa R.     | 38°31'11.4"N<br>139°32'2.8"E  |
| 197 | HSJ    | Aomori-akaishi R. | 40°45'35.6"N<br>140°9'25.8"E  | 223 | HSJ    | Katsugi R.           | 38°29'27.3"N<br>139°30'51.0"E |
| 198 | HSJ    | Oirase R.         | 40°41'14.7"N<br>139°57'58.6"E | 224 | HSJ    | Miomote R.           | 38°14'34.3"N<br>139°26'54.6"E |
| 199 | HSJ    | Azuma R.          | 40°39'19.8"N<br>139°56'13.5"E | 225 | HSJ    | Arakawa R.           | 38°9'1.3"N<br>139°24'31.0"E   |
| 200 | HSJ    | Sazanai R.        | 40°34'41.8"N<br>139°55'33.6"E | 226 | HSJ    | Tainai R.            | 38°6'1.6"N<br>139°22'4.8"E    |
| 201 | HSJ    | Omine R.          | 40°31'44.7"N<br>139°56'47.2"E | 227 | HSJ    | Kaji R.              | 38°1'24.6"N<br>139°16'40.8"E  |
| 202 | HSJ    | Mase R.           | 40°22'33.1"N<br>140°0'28.6"E  | 228 | HSJ    | Agano R.             | 37°57'41.5"N<br>139°7'47.0"E  |
| 203 | HSJ    | Yoneshiro R.      | 40°13'17.6"N<br>140°0'13.4"E  | 229 | HSJ    | Shinano R.           | 37°56'49.4"N<br>139°3'58.2"E  |
| 204 | HSJ    | Nomura R.         | 39°58'29.2"N<br>139°45'57.0"E | 230 | HSJ    | Shinano R. (Chuetsu) | 37°40'1.1"N<br>138°46'32.0"E  |
| 205 | HSJ    | Omono R.          | 39°41'29.0"N<br>140°3'35.4"E  | 231 | HSJ    | Tanne R.             | 37°20'49.8"N<br>138°29'14.0"E |
| 206 | HSJ    | Kimigano R.       | 39°33'16.4"N<br>140°3'13.6"E  | 232 | HSJ    | Tsubakigawa R.       | 38°7'29.6"N<br>138°26'25.5"E  |
| 207 | HSJ    | Akita-koromo R.   | 39°29'54.6"N<br>140°2'42.2"E  | 233 | HSJ    | Kuwatori R.          | 37°9'49.6"N<br>138°8'47.3"E   |
| 208 | HSJ    | Koyoshi R.        | 39°23'25.8"N<br>140°0'49.6"E  | 234 | HSJ    | Nadachi R.           | 37°9'39.7"N<br>138°5'6.2"E    |
| 209 | HSJ    | Nishime R.        | 39°22'22.1"N<br>140°0'37.0"E  | 235 | HSJ    | Nou R.               | 37°6'5.0"N<br>137°58'50.4"E   |
| 210 | HSJ    | Akita-akaishi R.  | 39°14'54.3"N<br>139°54'51.2"E | 236 | HSJ    | Konoura R.           | 37°5'29.5"N<br>137°58'2.6"E   |
| 211 | HSJ    | Naso R.           | 39°11'11.5"N<br>139°54'17.2"E | 237 | HSJ    | Hayakawa R.          | 37°3'39.1"N<br>137°54'44.4"E  |
| 212 | HSJ    | Kawabukuro R.     | 39°9'21.4"N<br>139°53'41.3"E  | 238 | HSJ    | Umikawa R.           | 37°3'8.2"N<br>137°53'4.4"E    |
| 213 | HSJ    | Gakko R.          | 39°4'15.5"N<br>139°52'13.4"E  | 239 | HSJ    | Himekawa R.          | 37°2'24.8"N<br>137°49'51.0"E  |
| 214 | HSJ    | Nikko R.          | 38°59'29.5"N<br>139°50'33.6"E | 240 | HSJ    | Toumi R.             | 37°1'46.7"N<br>137°48'38.0"E  |
| 215 | HSJ    | Mogami R.         | 38°55'23.8"N<br>139°48'34.4"E | 233 | HSJ    | Kuwatori R.          | 37°9'49.6"N<br>138°8'47.3"E   |
| 216 | HSJ    | Akagawa R.        | 38°50'46.4"N<br>139°46'57.2"E | 234 | HSJ    | Nadachi R.           | 37°9'39.7"N<br>138°5'6.2"E    |

## Appendix. Continued.

| No. | Region | River name   | Latitude<br>Longitude         |
|-----|--------|--------------|-------------------------------|
| 235 | HSJ    | Nou R.       | 37°6'5.0"N<br>137°58'50.4"E   |
| 236 | HSJ    | Konoura R.   | 37°5'29.5"N<br>137°58'2.6"E   |
| 237 | HSJ    | Hayakawa R.  | 37°3'39.1"N<br>137°54'44.4"E  |
| 238 | HSJ    | Umikawa R.   | 37°3'8.2"N<br>137°53'4.4"E    |
| 239 | HSJ    | Himekawa R.  | 37°2'24.8"N<br>137°49'51.0"E  |
| 240 | HSJ    | Toumi R.     | 37°1'46.7"N<br>137°48'38.0"E  |
| 241 | HSJ    | Sakaigawa R. | 36°58'46.9"N<br>137°38'7.0"E  |
| 242 | HSJ    | Sasagawa R.  | 36°57'51.2"N<br>137°34'28.2"E |
| 243 | HSJ    | Ogawa R.     | 36°57'39.4"N<br>137°32'31.6"E |
| 244 | HSJ    | Irikawa R.   | 36°57'35.5"N<br>137°31'52.8"E |
| 245 | HSJ    | Hiraso R.    | 36°55'50.5"N<br>137°26'8.7"E  |
| 246 | HSJ    | Kurobe R.    | 36°55'12.7"N<br>137°25'26.5"E |
| 247 | HSJ    | Takahashi R. | 36°52'52.9"N<br>137°25'7.6"E  |
| 248 | HSJ    | Kurose R.    | 36°51'49.4"N<br>137°24'46.2"E |
| 249 | HSJ    | Katakai R.   | 36°51'33.8"N<br>137°24'32.6"E |
| 250 | HSJ    | Fuse R.      | 36°51'33.8"N<br>137°24'32.6"E |
| 251 | HSJ    | Hayatsuki R. | 36°48'2.0"N<br>137°22'55.6"E  |
| 252 | HSJ    | Jouganji R.  | 36°45'24.5"N<br>137°17'42.6"E |
| 253 | HSJ    | Jinzu R.     | 36°45'34.0"N<br>137°13'19.4"E |
| 254 | HSJ    | Shogawa R.   | 36°47'17.7"N<br>137°4'21.2"E  |
| 255 | HSJ    | Oyabe R.     | 36°47'39.0"N<br>137°4'5.0"E   |
| 256 | HSJ    | Saigawa R.   | 36°36'5.6"N<br>136°35'9.8"E   |
| 257 | HSJ    | Tedori R.    | 36°29'18.2"N<br>136°28'47.4"E |