

<総説>

遡河魚：サケ *Oncorhynchus keta* が繋ぐ 海域と陸域の生態系の物質循環

永井 信*, 丸谷靖幸**, 小谷亜由美***, 鄭 峻介****, 大石侑香*****

**An anadromous fish, salmon: *Oncorhynchus keta* bridged the biogeochemical cycle
between marine and terrestrial ecosystems**

NAGAI Shin*, Yasuyuki MARUYA**, Ayumi KOTANI***, Shunsuke TEI****, Yuka OISHI*****

*Earth Surface System Research Center, Research Institute for Global Change, Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology (JAMSTEC), 3173-25 Showa-machi, Kanazawa-ku, Yokohama 236-0001, Japan

**Graduate School of Engineering, Kyushu University, 744 Motoooka, Nishi-ku, Fukuoka 819-0395, Japan

***Graduate School of Bioagricultural Sciences, Nagoya University, Furo-cho, Chikusa-ku, Nagoya 464-8601, Japan

****Forestry and Forest Products Research Institute; 1 Matsunosato, Tsukuba, Ibaraki 305-8687, Japan

*****Graduate School of Intercultural Studies, Kobe University; 1-2-1, Tsurukabuto, Nada-ku, Kobe 657-8501, Japan

Abstract

The anadromous fish, chum salmon (*Oncorhynchus keta*) plays a principal role in the biogeochemical cycle of marine and terrestrial ecosystems (e.g., by the transfer of nitrogen and phosphorus). In this study, we reviewed previous studies on the life history of chum salmon, the dynamics of mother-river migration and the biogeochemical cycle. We also reviewed open-access long-term observation data of chum salmon distribution and abundance. Based on this knowledge, we discussed how chum salmon links the biogeochemical cycle of marine and terrestrial ecosystems and the influence that human activities and climate change may have on this system in the future. We proposed the introduction of three viewpoints to improve our understanding of the relationships between anadromous fishes and both human activities and climate change (past, present, and future): (1) ethnographic and sociological, (2) hydrometeorological, and (3) dendroclimatological.

Keywords: Anthropogenic activities; biogeochemical cycle; climate change; open-access data; chum salmon (*Oncorhynchus keta*)

*国立研究開発法人海洋研究開発機構 地球環境部門 地球表層システム研究センター 〒236-0001 神奈川県横浜市金沢区昭和町 3173-25

**九州大学 大学院工学研究院環境社会部門 〒819-0395 福岡市西区元岡 744

***名古屋大学 大学院生命農学研究科 〒464-8601 名古屋市千種区不老町

****国立研究開発法人森林研究・整備機構 森林総合研究所 〒305-8687 茨城県つくば市松の里 1

*****神戸大学 大学院国際文化学研究科 〒657-8501 神戸市灘区鶴甲 1-2-1

1. はじめに

遡河魚（サケ・アユなど）は、海域と陸域の生態系の物質循環（窒素・リンなど）を繋ぐ主役である^{1), 2), 3), 4), 5), 6), 7), 8)}。例えば、サケ（*Oncorhynchus keta*）の遡上は、ベーリング海・オホーツク海・日本海・北太平洋に注ぐ河川及び、我が国の約 370 の河川（島根県神戸川以北の日本海側と茨城県利根川以北の太平洋側）にみられ^{9), 10)}、捕食により動物（ヒグマや鳥など）の栄養として直接的に、死骸や糞の分解により土壌の栄養塩として間接的に、窒素やリンを陸域の生態系へ還元している^{1), 2), 5), 6), 10), 11)}。土壌中の栄養塩は、最終的に植物の成長に利用される⁸⁾。このとき、植物の成長速度は土壌中の栄養塩濃度と深い関係性がある¹²⁾。栄養塩濃度が高い土壌では、植物が生産的であり、その結果として植食動物が多く生息し、動物からの糞尿が土壌へ還元される。これに対して、栄養塩濃度が低い土壌では、植生の密度が低く、植食動物の生息数も少ないため、土壌への栄養塩の還元量・速度が遅くなり、陸域生態系が貧弱になるという負のフィードバックが存在する^{12), 13), 14), 15), 16), 17)}。

近年の気候変動（広域スケールでの大気循環の変化や海水面温度の上昇など）や人間活動（乱獲など生態系破壊と、種苗放流や環境・漁業規制など生態系保全）は、遡河魚の生息範囲や生息数の（正負の）変化を引き起こしている^{6), 18), 19), 20), 21), 22), 23)}。その結果、物質循環の観点から見て、陸域の生態系に大きな影響を及ぼす可能性が危惧される。例えば、知床半島では、遡河魚（サケやマス）の栄養が陸域に還元されていることが炭素・窒素安定同位体比の解析により示された^{3), 4), 7)}。これは沿岸域周辺においてクマや鳥類が遡河魚を捕食し、陸域に運ぶという物質循環が存在するためである。今後、気候変動や人間活動の影響により遡河魚の減少が継続する場合、陸域への物質還元量も総じて減少し、その結果、陸域から海域へ流出する栄養塩が減少するという負のスパイラルが生じる可能性が考えられる。したがって、気候変動や人間活動下における、海域と陸域の生態系の物質循環の変動を理解するためには、海域から陸域への物質運搬を担う遡河魚の時空間動態を明らかにすることが重要な課題となる。

北半球を代表する遡河魚であるサケに関する既往研究は、生活史^{24), 25), 26), 27), 28), 29), 30), 31)}・遡上生態^{32), 33), 34), 35), 36), 37), 38), 39), 40)}・種苗放流^{41), 42), 43)}・成魚の回帰率^{44), 45), 46)}・気候変動による影響^{6), 18), 19), 20)}・来遊/回帰動態^{47), 48), 49)}・来遊予測⁵⁰⁾・資源管理^{9), 20), 23), 51), 52), 53), 54), 55)}・母川回帰機構^{56), 57)}・生理^{58), 59)}・野生魚と放流魚の比較^{60), 61), 62), 63)}・遺伝的特徴^{64), 65)}など多岐にわたる課題を対象とした。しかしながら、物質循環の視座に立った既往研究は限定的である^{3), 4), 5), 6), 7), 8), 10), 66)}。

そこで本稿は、日本系サケを対象に、第一に、海域と陸域の生態系の物質循環の理解の深化に繋がる、サケの河川への遡上数と遡上時期の時間変化及び、サケを介した物質循環に関する観測データと知見をまとめる。このとき、利便性を重要視するため、オープンアクセスデータが入手可能な千歳川と利根川に着目する。以上の結果を踏まえ、第二に、今後の方向性に関する将来展望を議論する。

2. 日本系サケの生活史

日本系のサケの生活史は、次の 10 段階にまとめられる^{24), 67)}。

(1) 秋～冬にかけてサケは河川を遡上し、捕獲されない場合、湧水域など通水性の良い河床の砂礫を掘って産卵する。捕獲された場合、ふ化場において卵が取り出され、人工授精が行われる。

(2) 野生の場合、稚魚の降海は、産卵床から稚魚が脱出し始める 3 月ごろに始まり、6 月下旬ごろまで続く。河川及び年ごとの変動は見られるが、盛期は雪解け時期にあたる 4 月中旬～5 月上旬の間であり、水温が 5～8℃の時期である。人工飼育された場合、尾叉長：50 mm 前後の稚魚が 3～5 月に河川へ放流される。

(3) 稚魚は、数日～10 日をかけて降海し、河口域や沿岸域に群遊し成長する。

(4) 尾叉長：70～80 mm 前後に成長した稚魚は遊泳能力が向上し、距岸 20～30 km 以内の沿岸域の北上移動を開始する。

(5) 稚魚は 7 月末ごろまでに日本沿岸域を離岸し、夏～秋にかけてオホーツク海において生息し、尾叉長：200～280 mm 程度まで成長する。

(6) オホーツク海の海水面温度（SST）が 5℃以下に低下した 11 月に、稚魚はオホーツク海から西部北太

平洋へと南下し、SST が 4~8℃の海域で最初の越冬をむかえる。

(7) 翌年 6 月に、若齢魚（海洋年齢 1 年魚）は北上し、アリューシャン列島から中部ベーリング海の内海盆付近にかけて生息し、尾叉長：360~390 mm 程度まで成長する。

(8) 若齢魚は水温が低下する 11 月頃までにベーリング海を離脱し、水温が 4~7℃であるアラスカ湾の海域において二度目の越冬をむかえる。

(9) その後、ベーリング海（索餌海域）とアラスカ湾（越冬海域）の間を季節的に移動する。

(10) 成熟した 2~8 年生のサケは、ベーリング海を経由して、母川へ回帰する。このうち、4 年魚（海洋年齢 3 年魚）が最も多い⁶⁷⁾。

3. 日本系サケの河川への遡上動態

3.1 遡上数

1868~2016 年まで長期継続的なデータが公開されている^{68), 69)}、石狩川におけるサケの捕獲数の時間変化を Fig.1 に示した。ただし、1946 年までは、河口漁獲数と河川の捕獲数を示す。1880 年代までは 100 万尾を超えていた捕獲数は、その後急激に減少し、1920 年代には 10 万尾を下回った。その後、1960~1970 年代において、捕獲数は急激に減少した。これらの要因は、無秩序な乱獲・河川の直行化やダム化・水質汚染が原因であると考えられている⁶⁾。1951 年に発効した水産資源保護法による内水面におけるサケの漁獲禁止⁷⁰⁾・1956 年に発効した「北大西洋の公海における漁業に関する日本国とソヴィエト社会主義共和国連邦との間の条約」による漁業規制・1989 年の国連での「大規模公海流し網禁止決議」の採択及び、1993 年に発効した「北太平洋における遡河性魚類の系群の保全のための条約 (NPAFC 条約)」による北太平洋における沖合さけ/ます漁業の公海域での操業の完全禁止・2016 年 1 月以降のロシア 200 海里水域内で行われてきたロシア及び日本のさけ/ます流し網漁業の全面的な禁止により漁業規制が行われた⁷¹⁾。その結果、現在では、サケは日本沿岸域で漁獲されている⁷¹⁾。森田 (2017)⁷²⁾は、北海道の 10 河川において、河川回帰率（河川捕獲数を放流数で除したもの）と回帰率（河川捕獲数と沿岸漁獲数の和を放流数で除したもの）には、正の相関関係が認められることを報告した。この事実は、沿岸漁獲がある場合においてもサケの河川への遡上数の年々変動は、生存したサケの個体数の年々変動を相対的に示している可能性を示唆する。すなわち、生存したサケの個体数が多い（少ない）年は、サケの河川への遡上数が多い（少ない）と言える。

一方、資源管理を目的とした種苗放流に関して、栃木県と茨城県の一部を流域とする那珂川では、1876 年に日本で初めて人工ふ化放流が行われ⁶⁷⁾、1888 年に官営千歳中央孵化場の建設後、民間のふ化場が次々と建設され、人工ふ化放流事業が盛んに行われるようになった^{6), 67), 73)}。けれども、サケの河川への遡上数が急激に増加した時期は、人工孵化放流事業が軌道にのった 1980 年代以降であった⁶⁾。現在では、国・県・民間レベルのサケ・マス類の保護増殖事業所が、日本海側では福井県以北、太平洋側では埼玉県以北に分布している^{2), 74)}。1989~2012 年における、サケの回帰率（各年級群の 2~6 年魚の来遊数合計値をその年級群の放流数で除した割合）は、北海道では 1.5~6%程度、本州太平洋側では 1~4%程度、本州日本海側では 1%未満であった⁶⁷⁾。また近年では、北海道の多くの河川でサケが自然再生産され^{6), 65)}、野生魚の河川への遡上も確認されている^{23), 51), 62), 75)}。

10 年スケールでのサケの個体数の増減は、海洋と大気の相互作用系の変動の一つである太平洋十年規模振動 (PDO: Pacific Decadal Oscillation; 北緯 20 度以北における海水面偏差の経験的直交関数の第一モードの時間係数として定義される) の中長期的な変化 (気候レジームのシフト) により生じた^{6), 76)}。その要因は次の 6 段階により説明される^{6), 76)}。

(1) PDO が正のとき、海面気圧は北太平洋高緯度で低くなり、サケが生息するベーリング海において冬季にアリューシャン低気圧が強まる。

(2) 冬の嵐が活発になると海水の鉛直混合が強まり、底層の栄養塩が表層に拡散する。また、低気圧の反時計回りの渦により南方から移流した湿潤な暖気は海水を後退させ、表層水温を上昇させる。

(3) これらの結果、ベーリング海東部における生物生産力が高まる。

(4) 一方、アラスカ湾では、冬季の強いアリューシャン低気圧により偏西風が強まり、亜寒帯海流の勢力が増大する。

(5) その結果、続流であるアラスカ海流が強まり、アラスカ湾岸における大量の栄養塩（河川を介して肥沃な陸域から流出される）がアラスカ湾全体へと拡散する。加えて、南方からの暖気と暖水は、アラスカ湾の表層水温の SST を高める。

(6) その結果、アラスカ湾全体の生物生産力が高まる^{6), 76)}。

PDO によるレジームシフトは、1924/25 年・1947/48 年・1975/76 年に生じ、サケの個体数の増減に大きな影響を及ぼした。とくに、1975/76 年のレジームシフトは、サケの個体数を著しく増加させた^{6), 76)}。しかしながら、1998 年以降、レジームシフトが生じ、サケの個体数は減少に転じた^{6), 76)}。つまり、サケの個体数は、PDO がプラスに転じると増加し、PDO がマイナスに転じると減少した^{6), 76)}。また、近年では、サケの稚魚の放流数は、1980 年以降ほぼ一定であるにも関わらず（日本全体で 200 億尾前後⁶⁷⁾）、サケの河川への遡上数や沿岸漁獲数の減少が続いている⁶⁷⁾。種苗放流の技術がある程度安定した近年では、放流直後だけではなく、沖合生活期や回帰時期における海洋の環境変化が生存率を下げる因子となる可能性も指摘されている⁷⁷⁾。

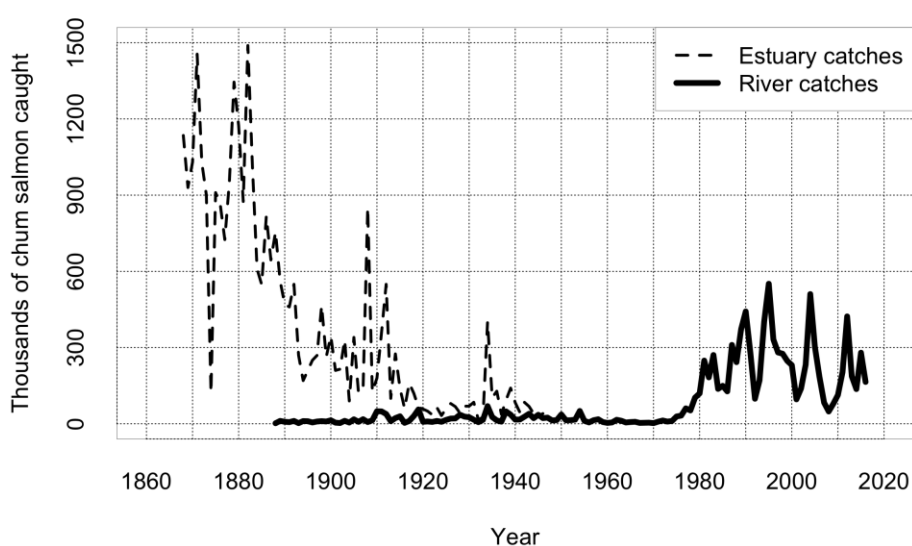


Fig.1 Year-to-year variability of the number of chum salmon caught in the Ishikari River, Hokkaido.

3.2 遡上時期

サケの河川への遡上時期は、大まかには、緯度の傾度に沿って空間的な特徴を示すことが知られている^{32), 33), 36), 39), 64)}。サケが 50%遡上した時期に関して、オホーツク海では、知床半島突端の緯度と河口緯度が最も近い藻別川（北緯 41°20' 付近）を境として、北に向かって 11 月から 10 月へと徐々に早くなった。太平洋側では、北緯 39°35' 付近（岩手県の津軽石川の河口）を境として、北に向かって 12 月から 10 月へと徐々に早くなり、南に向かって 12 月から 11 月へと徐々に早くなった。日本海側では、緯度に沿った傾度は見られず、北緯 41°16' 付近（本州の竜飛岬）を境として、北は 9 月または 10 月頃、南は 10 月から 12 月頃にそれぞれ分布した。太平洋側と日本海側ともに、河口緯度が同程度の河川間であっても、最大 2 ヶ月程度の差が見られた³⁹⁾。これらの空間的な特徴は、親魚の遡上後の産卵と稚魚の降海の生活史において、稚魚の生存率を最も高くするために、遺伝的に獲得された可能性が指摘されている³³⁾。高橋（2013）⁷⁸⁾は、北海道の複数の河川を対象に、サケの採卵期とサケの河川への遡上期には、相関関係があることを耳石温度標識魚の調査により明らかにした。すなわち、サケの親魚は、採卵された時期を目指して母川に遡上している可能性が指摘された。

サケの河川への遡上数の時間変化には、2 つの極値（前期群と後期群）を示す河川があることが知られている^{6), 62)}。これは、各河川における固有系群（野生魚）と他の河川からの移植系群（放流魚）の遡上時期の違いを示している^{6), 62)}。また、種苗放流以前には、サケの河川への遡上数の時間変化には 2 つの極値（前期群と後期群）が見られたが、種苗放流以後は、後期群の遡上数が減少した河川もあった^{6), 33) 73)}。

4. 千歳川と利根川における遡上動態

千歳川と利根川において、長期的に毎日観測されたサケの累積遡上数の時間変化と、ロジスティック関数(式1)による回帰曲線を **Fig.2** と **Fig.3** にそれぞれ示した。

$$y = Asym / (1 + \exp((xmid - x) / scale)) \quad \text{式 (1)}$$

式(1)の *scale* は、累積遡上数の傾きに、*xmid* は、遡上時期の早晩に、*Asym* は、年間累積遡上数にそれぞれ関わる。千歳川と利根川へ遡上するサケの個体数の観測データは、サケのふるさと千歳水族館(北緯42°49'58.9", 東経141°39'32.8"; 北海道千歳市⁷⁹⁾)と独立行政法人水資源機構 利根導水総合事業所(北緯36°11'23.0", 東経139°28'23.6"; 埼玉県行田市^{80), 81)})において取得され、ウェブサイト上においてそれぞれ公開されている。筆者らが知る限り、サケの河川への遡上数の毎日の長期的な観測データは、上述の2地点に限定される。

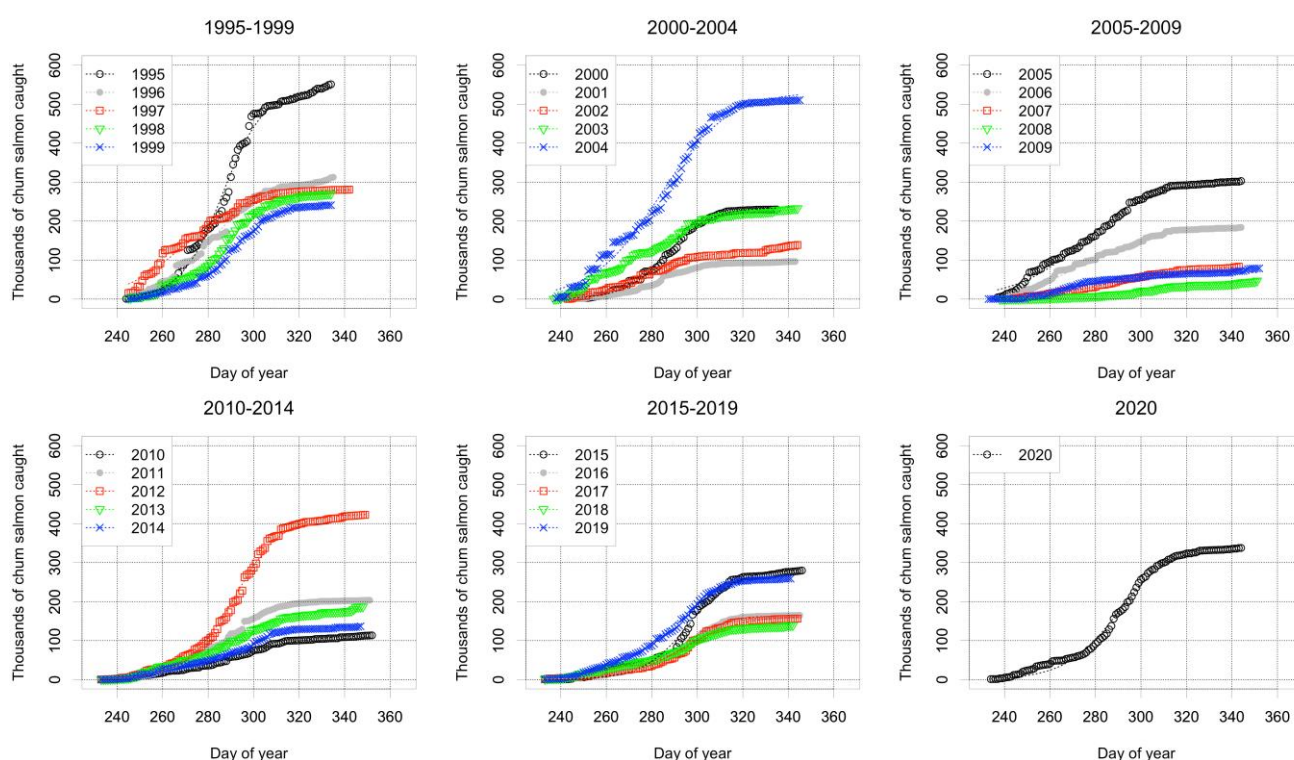


Fig.2 Time series of the cumulative number of chum salmon caught in the Chitose River in each year from 1995 to 2020. The open circles, solid circles, open squares, open triangles, and crosses showed actual observed data and the dotted lines show approximated curves by logistic regression functions, respectively. The analysis was conducted by using a statistic free software: R ver. 3.6.2⁸²⁾.

遡上数の時間変化には、千歳川では10月(Day of year[1月1日からの通算日]274~304[閏年:275~305])に、利根川では11月(Day of year 305~334[閏年:306~335])に、それぞれ極値があり、年間累積遡上数と遡上時期(累積遡上数の時系列の傾き)には年ごとの特徴がみられた(**Figs.2,3**)。利根川における年間遡上数は、千歳川における年間遡上数の4%程度とかなり少なかった(**Figs.2,3**)。千歳川では、1920~1930年代における遡上数の時間変化には、2つの極値(前期群と後期群)が見られ、前期群と比べて後期群の遡上数が多かった。これに対して、1990年代以降では、遡上する個体数のほとんどが前期群(遡上盛期は10月)で占められ、後期群はかなり少なかった⁶⁾。また、後期群(11月下旬~12月中旬)は野生魚で占められ、その割合は全体の2%~34%(2001~2014年)であった^{23), 51), 62), 75)}。Morita(2014)⁷⁵⁾は、1927~1928年では、野生魚が前期群として、放流魚が後期群として河川へ遡上したが、2008~2012年では、放流魚が前期群と

して、野生魚が後期群として河川へ遡上した（放流魚と野生魚の遡上時期が逆転した）可能性を指摘している。一方、利根川では、1987～1995 年における、遡上数の時間変化の極値は、11 月中旬～12 月上旬にみられた⁸³⁾。

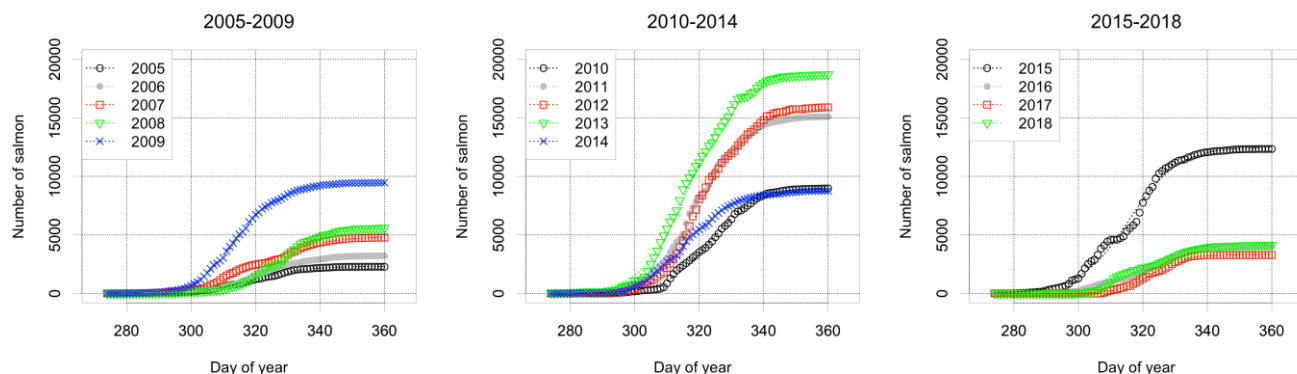


Fig.3 Time series of the cumulative number of chum salmon caught in the Tone River from 2005 to 2018. The open circles, solid circles, open squares, open triangles, and crosses showed actual observed data and the dotted lines show approximated curves by logistic regression functions, respectively. The analysis was conducted by using a statistic free software: R ver. 3.6.2⁸²⁾.

千歳川と利根川におけるサケの累積遡上数の時間変化の特徴を調査するため、全ての年におけるロジスティック回帰曲線の 3 つのパラメーターに対して、クラスター分析を施し、その結果をデンドログラムとして **Fig.4** と **Fig.5** にそれぞれ可視化した。「クラスター分析とは、観測値の集合を、観測値間の類似度に基づき、いわゆる「似た者同士」の部分集合に分類する手法である」⁸²⁾。遡上時期の早晩・累積遡上数の大小・年間累積遡上数の大小の特徴に関連して、6 つのグループに分類した。全体的な傾向としては、遡上時期が早く（遅く）、累積遡上数の時系列の傾きが大きい（小さい）年は、年間累積遡上数が多い（少ない）という特徴が見られた。

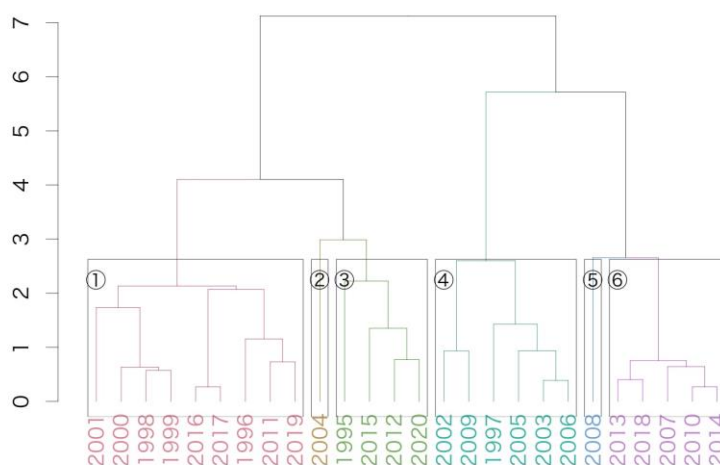


Fig.4 Dendrogram of the cluster analysis for of the three parameters (*Asym*, *xmid*, *scale*) for explaining the approximated curves of the cumulative number of chum salmon caught in the Chitose River from 1995 to 2020. The rectangles show the six groups identified by the cluster analysis. We standardized each parameter (average = 0 and standard deviation = 1) and then applied the Ward method for the cluster analysis. The analysis was conducted by using the “dplyr” and “dendextend” packages statistic free software: R ver. 3.6.2⁸²⁾.

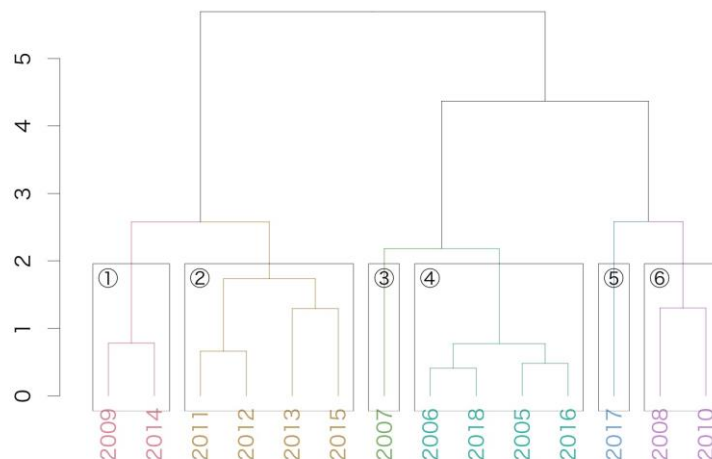


Fig.5 Dendrogram of the cluster analysis for of the three parameters (*Asym*, *xmid*, *scale*) for explaining the approximated curves of the cumulative number of chum salmon caught in the Tone River from 2005 to 2018. The rectangles show the six groups identified by the cluster analysis. We standardized each parameter (average = 0 and standard deviation = 1) and then applied the Ward method for the cluster analysis. The analysis was conducted by using the “dplyr” and “dendextend” packages statistic free software: R ver. 3.6.2⁸²⁾.

遡上時期の要因を調査するため、石狩地方沿岸及び、茨城県南部沿岸における SST の 8～11 月のそれぞれ平均値と遡上時期の早晩を説明するパラメータ：*xmid* のスピアマンの順位相関係数 ρ を計算した。日々の SST は、札幌管区気象台及び、東京管区気象台のウェブサイト上において公開されており^{84), 85)}、本研究では、月平均値を計算した。その結果、千歳川では 9 月 ($\rho = 0.58, p < 0.01, N=26$ ；遡上数の極値の 1 ヶ月前)、利根川では 9 月 ($\rho = 0.52, p = 0.059, N=14$ ；遡上数の極値の 2 ヶ月前) にそれぞれ最も高い正の相関関係を示した。9 月及び、河川への遡上の極値の月の月平均 SST は、千歳川では 19.2～24.3℃と 15.7～19.4℃(10 月)と、利根川では 21.6～25.5℃と 16.4～20.7℃(11 月)にそれぞれ分布した。遡上数の極値の月における月平均 SST の値は、既往研究で報告されている次の値とほぼ一致した。サケの河川への遡上時期における沿岸の SST の平均値は、オホーツク海区では約 13℃、北日本海区では約 19℃、根室海区で約 14℃、えりも以東海区で約 15℃、えりも以西海区で約 18℃、本州太平洋で約 17℃、本州日本海で約 18℃であった³⁹⁾。また、千歳川におけるサケの遡上最盛期の河川水温は、10～15℃(1927～1941 年⁸⁶⁾)、前期群で 10～11℃であった³⁶⁾。以上の事実は、沿岸の SST が例年と比べて高い(低い)年は、河川への遡上時期が例年と比べて遅れる(早まる)可能性を示唆する。地球温暖化にともなう SST の上昇により⁷⁶⁾、サケの河川への遡上時期が晩期化するのかもしれない。一方、沿岸漁業は、サケの河川への遡上時期を早期化させる要因になった可能性が指摘されている²¹⁾。また、サケの河川への遡上時期の年々変動の要因として、来遊群の年齢組成の偏り・河川水量の変化(遡上時期における増水の有無)・時化による沿岸サケ定置漁業の操業状態の変化³²⁾・放流場所から河口までの距離⁴⁸⁾が指摘されている。今後、長期継続的な観測に基づいた、サケの河川への遡上に関するプロセスの統合的な理解が強く求められる。

サケの生活史において、初期発育段階、とくに降海した直後と海洋での最初の越冬期の死亡率が極めて高いことが報告されている^{6), 19), 30), 44), 76), 87)}。オホーツク東部地区において、沿岸水温がはじめて 8℃に到達する時期もしくは、沿岸水温が 13℃を超える日が早いほど、サケの回帰率が高くなる傾向が示された⁴⁴⁾。森田(2017)⁷²⁾は、北海道の伊茶仁川において、サケの稚魚の降海期における適温範囲の日数が多く、降海期間の温度差が小さいほど、サケの回帰率が高かったことを報告した。また、流域の土地利用による河川水質の変化がサケの稚魚の生存率に影響を及ぼしている可能性が指摘されている⁶⁶⁾。一方、地球温暖化によりサケの最適水温と適水温の分布が変化することにより、サケの生存率が低下する可能性が指摘されている。北海道オホーツク沿岸域における 7 月の SST と北海道系のサケの回帰率の対応関係には、最適水温：12.5℃

以下では正の相関、最適水温以上では負の相関がみられた^{6), 19)}。以上の事実は、春の沿岸域の SST とサケの河川への年間累積遡上数には、何らかの相関関係がみられる可能性を示唆する。

しかしながら、本研究では、相関関係は見られなかった。この理由は次のように考えられる。河川へ遡上するサケは、2～8 年魚から構成される^{38), 41), 49), 50), 62), 73), 77)}。このため、河川への遡上数が最も多いと推測される 4 年魚^{41), 49), 50), 73), 77)}の降海時期にあたる 3 年前の春の沿岸域の SST とサケの河川への累積遡上数の相関係数の計算では、降海時期の環境による影響を十分に説明できない。一方、サケの成長と生存率には、10 年規模のスケールでの大気と海洋の相互作用系である PDO や回遊域（オホーツク海やアラスカ湾）における SST の時空間分布の変動による影響を受ける可能性が指摘されている^{6), 9), 19), 76)}。今後、サケの生存に関するプロセスの統合的な理解が強く求められる。

5. サケを介した物質循環

海と陸の生態系を繋ぐ物質循環、特に遡河性魚類であるサケに着目した既往研究の多くは炭素・窒素安定同位体比が利用されており^{88), 89)}、サケによる海起源物質（Marine-derived nutrients: MDN）の循環について検討されている。安定同位体比を利用した解析結果によると、河川で死んだサケが分解され、biofilm を介して土壌やリターや植物を経由し、サケ類の栄養を水生昆虫が摂取するといった物質循環が河畔域において存在することが明らかにされている^{90), 91), 92), 93), 94)}。また、例えば北海道などでは、サケを捕食していないヒグマと比べて、サケを捕食するヒグマの炭素・窒素安定同位体比は高く、海鳥類（オオワシやオジロワシなど）でも同様な傾向がみられることが明らかになった^{10), 95), 96)}。そのため、クマや海鳥類は、流域へ MDN を運ぶ運搬者を担っていると考えられる。

ただし、流域は陸域生態系（例えば、植物）と海域生態系（例えば、サケなどの魚類）の各々の影響を受ける。そのため、陸起源及び、海起源の物質循環に対する寄与率を検討する必要がある。既往研究では、知床の羅臼川流域を対象に、安定同位体比を利用して、ある対象（ここでは流域）への 2 つの物質（ここでは陸域生態系と海域生態系）の混合割合を推定できる「2 起源モデル」により、窒素と炭素の寄与率が評価された^{3), 4), 7)}（式 2～式 5）。なお、3 種の餌候補の動植物の炭素・窒素安定同位体比を利用した「3 起源モデル」も広く用いられている^{97), 98)}。

$$\delta^{15}\text{N}_{\text{MIX}} = f_{\text{SN}} \delta^{15}\text{N}_{\text{S}} + f_{\text{LN}} \delta^{15}\text{N}_{\text{L}} \quad \text{式(2)}$$

$$1 = f_{\text{SN}} + f_{\text{LN}} \quad \text{式(3)}$$

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{MIX}} = f_{\text{SC}} \delta^{13}\text{C}_{\text{S}} + f_{\text{LC}} \delta^{13}\text{C}_{\text{L}} \quad \text{式(4)}$$

$$1 = f_{\text{SC}} + f_{\text{LC}} \quad \text{式(5)}$$

このとき、 $\delta^{15}\text{N}_{\text{MIX}}$ ：採泥地点の細粒土砂の $\delta^{15}\text{N}$ 、 f_{SN} ：同化する海起源（ここではサケ）の窒素の寄与率、 f_{LN} ：同化する陸起源（ここでは流域に存在する植生の葉）の窒素の寄与率、 $\delta^{15}\text{N}_{\text{S}}$ ：海起源（ここではサケ）の $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{15}\text{N}_{\text{L}}$ ：陸起源（ここでは流域に存在する植生の葉）の $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{MIX}}$ ：採泥地点の細粒土砂の $\delta^{13}\text{C}$ 、 f_{SC} ：同化する海起源（ここではサケ）の炭素の寄与率、 f_{LC} ：同化する陸起源（ここでは流域に存在する植生の葉）の炭素の寄与率、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{S}}$ ：海起源（ここではサケ）の $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{L}}$ ：陸起源（ここでは流域に存在する植生の葉）の $\delta^{13}\text{C}$ である。

なお、Abliz ほか（2011, 2012）^{3), 4)}や Nakayama et al. (2018)⁷⁾では、海起源の代表としてサケの身、陸起源の代表として流域に存在する陸上植物の葉の平均値を採用し、流域の表層土壌に対する「2 起源モデル」を構築した。また、Abliz ほか（2011, 2012）^{3), 4)}や Nakayama et al. (2018)⁷⁾が対象とする細粒土砂は、動物の採餌に伴う濃縮効果を見逃すことができるため、濃縮係数を考慮する必要がなく、陸起源および海起源による寄与率を推定することが可能となる。

梶山と南川（2008）⁹⁰⁾は、知床半島に生息する動植物の炭素・窒素安定同位体比を測定し、栄養レベル（式 (6)）により MDN の輸送範囲について調査した。その結果、近年、知床半島に治山ダムが多数占有したため、サケが上流域まで遡上することができず、海域からの栄養塩の輸送が下流域に集中したことを示した。

$$TL_{ij} = (\delta_i - \delta_j) / \varepsilon \quad \text{式(6)}$$

ここで、 ε ：濃縮係数（ $\delta^{13}\text{C}=1.5\text{‰}$ ， $\delta^{15}\text{N}=3.3\text{‰}$ ）， δ_i および δ_j は種（食物または動物） i および種（食物または動物） j の安定同位体比である。

これに対して、羅臼川流域では、サケが遡上することが出来ない砂防ダムよりも上流域であっても、下流域において海起源の寄与率が高く検出された地点と同程度の値を示す地点が複数存在することが確認された^{3), 4), 7)}。また、Nakayama et al. (2018)⁷⁾では、「2 起源モデル」による寄与率といった定性的な検討に加え、流出解析モデルと C-Q 式（河川の栄養塩濃度と河川流量の関係式、ここでは栄養塩濃度として窒素を用いている）を組み合わせた陸域から海域への物質流出量の推定及び、羅臼川で実施されているウライによる捕獲尾数に捕捉率を考慮した年平均遡上数を用いることにより、海域と陸域の間の物質循環を定量的に明らかにした。なお、サケの捕捉率は、ウライ設置期間と撤去後の 2 期間に赤外線カメラを設置し、平均通過尾数をそれぞれ測定・比較することにより計算された⁷⁾。

これまでの多くの流域物質循環に関する既往研究では、流域からの物質流出量の推定と予測に着目した、陸域から海域へ一方での検討（例えば、⁹⁹⁾）や、陸上生態系における鉛直 1 次元の炭素・窒素循環に関する検討（例えば、¹⁰⁰⁾）が主であった。しかしながら、これらの検討では、近年の気候変動、人口減少及び、少子高齢化といった社会変化に伴う土地利用土地被覆変化などの影響を踏まえた流域環境を十分に評価・予測できていない。今後、陸域から海域へ一方の物質流出だけではなく、陸域と海域間の相互作用を考慮した物質循環を安定同位体比や流出解析、サケの遡上数といった様々な情報を有機的に統合する研究の発展が強く求められる。

6. 将来展望

本稿において例示したように、サケの河川への遡上を含めた生活史は、気候変動と人間活動の影響を大きく受けている。これは、遡河魚：サケが繋ぐ海域と陸域の生態系の物質循環に関する理解を深めるためには、気候変動と人間活動下における、人とサケの関わりの過去—現在—未来の時間変化を長期的に解明することの重要性を示唆する。そこで、本稿は、今後の新たな方向性として、(1) 民族誌・社会学的、(2) 水文・気象学的、(3) 年輪気候学的な 3 つの視座の導入を提案したい。具体的には、次のようにまとめられる。

(1) 民族誌・社会学的な視座の導入

遡河魚と人間活動の関わりは、数万年スケールでの長い歴史がある。豊富な遡河魚の存在は、人類が寒冷地へ適応し、生活域を広げる一つの要因となった¹⁰¹⁾。現在でもこれらの地域では、遡河魚の漁獲は、生活に必要な生業である^{22), 102), 103), 104), 105), 106)}。我が国でも、先住民アイヌの人々の食・生活・信仰は、サケと密接に結びついている^{107), 108)}。しかしながら、資本家による商業漁撈の登場は、乱獲による資源の減少と、先住民と商業漁業者や資源管理行政などとの間に軋轢を生んだ^{22), 106)}。一方、サケの消費は、形態的（加熱から生食へ）かつ、地理的（北半球高緯度から熱帯や南半球へ）にみて世界中へと拡大している^{71), 109)}。以上の事実は、ある地域及び、全球スケールでの遡河魚と人間活動の関わりの変化が、個々の流域におけるローカルな物質循環に大きな影響を及ぼす可能性を示唆する。これを評価するためには、まず、各地の人々がいかに物質循環とその変化を認識し対処してきたか、また人々がいかに地域の物質循環に影響を与えてきたかを明らかにする必要がある。そして、そのような民族誌・社会学的な視座に立ったアプローチと観測データに基づいた自然科学的なアプローチを統合し、遡河魚と人間活動の関わりを長い時間スケールで分析することで、地域と全球（広域）の相互関係の理解が可能になる。

(2) 水文・気象学的な視座の導入

流域での気温や降水量の変化は、流域水循環の諸過程と生物応答を介して海域と陸域の生態系物質循環に影響を及ぼす。陸域からの流出は、直接的には降水や蒸発散の増減に対する応答であるが、間接的には気候変動に対する植生の応答や流域環境の変化を反映したものとなる¹¹⁰⁾。とくに気温上昇に起因すると考えられる雲量や蒸発散の増加、極端な降水現象の頻発を含む水循環の極端化^{111), 112)}に対する生態系の応答は、

即時的な応答から数年のタイムラグを持つ応答まで様々な時間スケールで複合的に生じ、炭素・栄養塩などの物質循環を変容させる（例えば、¹¹²⁾、¹¹³⁾）。とりわけ、水循環の諸過程が雪氷や凍土の影響を強く受ける高緯度域では、例えば、凍土融解に伴う地形や地中環境の変化は、地表水域や流出経路の分布とその季節性を変化させる（例えば、¹¹⁴⁾）。降雪の増減と春の気温変動は、融雪洪水の規模や季節性を変化させる。その結果、河川への栄養塩の流出や炭素収支が変化する¹¹⁵⁾。また、気候変動や陸域環境の変化に伴う植生変化の例として、ツンドラや河畔域の低灌木化は¹¹⁶⁾、樹木成長に伴うリター生産と地表植生の食物連鎖の活性化により生態系の物質循環を加速化させた¹¹⁰⁾。一方、森林や灌木域の湿地化は、メタンガスの放出により炭素循環を変化させた（例えば、¹¹⁷⁾）。これらの事実は、気候変動と人間活動下における、遡河魚が繋ぐ海域と陸域の生態系の物質循環の時空間変化の理解を深めるための基盤情報として、流域全体を対象とした水文・気象学的な観測データと知見の集約と統合的な解釈の重要性を示唆する。

(3) 年輪気候学的な視座の導入

樹木年輪は古気候・環境を適切に記録した代理データであり、気候変動や水・物質循環を科学的な観測史前に遡って精査することが可能である¹¹⁸⁾。陸域と海域の物質循環において、熊による捕食を介したサケの栄養塩施肥による正の効果が沿岸流域の樹木年輪幅・窒素安定同位体比 ($\delta^{15}\text{N}$) に記録されている¹¹⁹⁾、¹²⁰⁾。この事実は、陸域と海洋間の相互作用を考慮した栄養塩循環を数十～数百年スケールで復元できる可能性を示唆する¹²¹⁾。加えて、樹木年輪は、過去の気候変動の復元や¹²²⁾、¹²³⁾、気候変動に対する陸域生態系の応答の評価を可能とする¹²⁴⁾、¹²⁵⁾。さらには、暦年代による樹木年輪の年代決定は、その復元値と古文書記録などの相互比較を可能とし¹²⁶⁾、その結果、歴史学・社会科学的視座との融合を比較的容易にする長所に期待が持てる。樹木年輪気候学的な視座の導入は、現在生じている環境変化が、陸域生態系、さらには陸域と海洋間の相互作用を考慮した物質循環に対してどのような影響を及ぼすのかを予測する上で有用であり、気候変動—物質循環—社会変遷の間に存在する規則性を見出すことが期待される。

上述の 3 つの視座に立った、遡河魚が繋ぐ海域と陸域の生態系の物質循環の見通し (**Fig.6**) を具現化する研究が強く求められる。

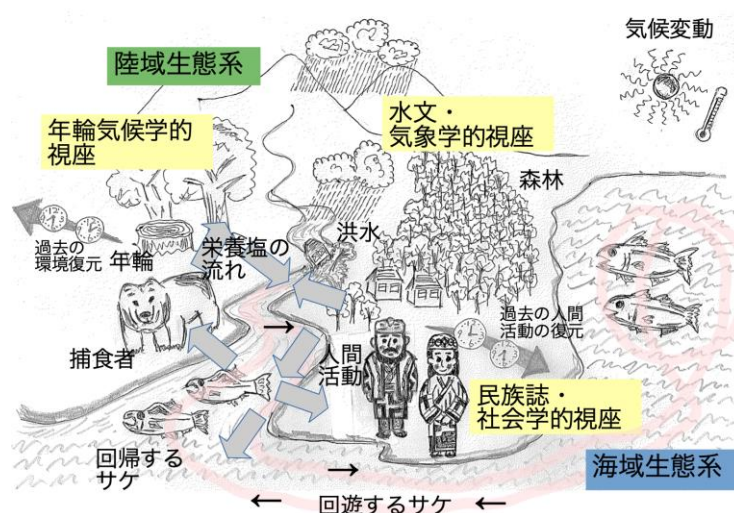


Fig.6 Prospect of biochemical cycle studies between marine and terrestrial ecosystems bridged by an anadromous fish, salmon.

謝辞

サケの毎日の遡上数の観測データを長期継続的に公開している、サケのふるさと千歳水族館と独立行政法人水資源機構 利根導水総合事業所及び、サケに関する情報やコメントを頂いた、北海道大学 北方生物圏フィールド科学センター 雨龍研究林 森田健太郎博士に感謝の意を表する。本研究は、JSPS 科研費 (JP21H05178) の一環として行われた。記して感謝の意を表する。

参考・引用文献

- 1) 上田宏 (2003) : 森林とサケの関わり, 日林北支論, Vol.51, pp.1-7.
- 2) 野原精一, 佐竹研一 (2004) : 溪流-森林系の物質移動と鮭の遡上, 地球環境, Vol.9, No.1, pp.61-74.
- 3) Aynur Abliz, 中山恵介, 丸谷靖幸, 桑江朝比呂, 岡田知也, 石田哲也 (2011) : 安定同位体比による知床ラウス川を通じた海起源栄養塩の流域内分布, 土木学会論文集 B1(水工学), Vol.67, No.4, pp.I_1303-I_1308.
- 4) Aynur Abliz, 中山恵介, 丸谷靖幸, 井上徹教, 桑江朝比呂, 舘山一孝, 岡田知也, 加藤淳子, 石田哲也 (2012) : 知床を対象とした海陸の栄養塩循環機構の解明, 土木学会論文集 B1(水工学), Vol.68, No.4, pp.I_721-I_726.
- 5) 柳井清治, 河内香織, 伊藤絹子 (2006) : 北海道東部河川におけるシロザケの死骸が森林|河川生態系に及ぼす影響, 応用生態工学, Vol.9, No.2, pp.167-178.
- 6) 帰山雅秀 (2018) : サケ学への誘い, 北海道大学出版会, pp.194.
- 7) Nakayama, K., Maruya, Y., Matsumoto, Kei., Komai, K., Kuwae, T. (2018): Nitrogen fluxes between the ocean and a river basin using stable isotope analysis, Estuarine, Coastal and Shelf Science, Vol.212, pp.286-293.
- 8) Walsh, J.C., Pendray, J.E., Godwin, S.C., Artelle, K.A., Kindsvater, H.K., Field, R.D., Harding, J.N., Swain, N.R., Reynolds, J.D. (2020): Relationships between Pacific salmon and aquatic and terrestrial ecosystems: implications for ecosystem-based management, Ecology, Vol.101, No.9, e03060. 10.1002/ecy. 3060.
- 9) 永沢享 (2015) : サケ資源の現状, 水研センター研報, Vol.39, pp.3-7.
- 10) Hilderbrand, G.V., Farley, S.D., Robbins, C.T., Hanley, T.A., Titus, K., Servheen, C. (1996): Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears, Can. J. Zool., Vol.74, pp.2080-2088.
- 11) 菊池基弘 (2013) : サケがもたらす海の恵み—サケの生活史と海洋起源物質の輸送について—, 日本海水学会誌, Vol.67, No.2, pp.101-103.
- 12) Chapin, F.S., III. (1991): Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use, pp.67-88 in Mooney, H.A., Winner, W.E., Pell, E.J., editors. Response of Plants to Multiple Stresses, Academic Press, San Diego.
- 13) Ruess, R.W., McNaughton, S.J. (1987): Grazing and the Dynamics of Nutrient and Energy Regulated Microbial Processes in the Serengeti grasslands, Oikos, Vol.49, pp.101-110.
- 14) Pastor, J., Naiman, R.J., Dewey, B., McInnes, P. (1988): Moose, microbes, and the boreal forest, BioScience, Vol.38, pp.770-777.
- 15) Northup, R.R., Yu, Z., Dahgdren, R.A., Vogt, K.A. (1995): Polyphenol control of nitrogen release from pine litter, Nature, Vol.377, pp.227-229.
- 16) Frank, D.A. (2006): Large herbivores in heterogeneous grass land ecosystems, pp.326-347 in K. Danell, R. Bergstrom, P. Duncan, J. Pastor, editors. Large Mammalian Herbivores, Ecosystem Dynamics, and Conservation. Cambridge University Press, Cambridge.
- 17) Pastor, J., Cohen, Y., Hobbs, N.T. (2006): The roles of large herbivores in ecosystem nutrient cycles, pp.289-325 in Danell, K. editor. Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation, Cambridge University Press, Cambridge.
- 18) 帰山雅秀 (2008) : 気候変動とサケ属魚類バイオマス変動シナリオ, 日本水産学会誌, Vol.74, No.5, pp.876-879.
- 19) 帰山雅秀, 荒木仁志, 宮下和士, 永田光博, 佐々木義隆, 浦和茂彦 (2018) : 気候変動下における日本系サケの持続可能な保全管理のあり方とその研究課題, 海洋生物, Vol.40, No.5, pp.459-465.
- 20) 帰山雅秀 (2019) : サケ属魚類の持続可能な資源管理にむけた生態学的研究, 日本水産学会誌, Vol.85(3), pp.266-275.
- 21) Morita, K. (2019): Earlier migration timing of salmonids: an adaptation to climate change or maladaptation to the fishery?, Can. J. Fish. Aquat. Sci., Vol.76, pp.475-479.
- 22) 大石侑香 (2019) : 社会・環境適応におけるハンティの内水面漁撈の柔軟性, 北海道立北方民族博物館研究紀要, Vol.28, pp.33-44.

- 23) 森田健太郎 (2020) : サケを食べながら守り続けるために, 日本水産学会誌, Vol.86, No.3, pp.180-183.
- 24) 小林哲夫 (1978) : 沿岸帯泳期におけるサケ・マス幼魚期の生態, 第8回北洋研究シンポジウム, pp.39-44.
- 25) 藤原正夢, 大橋徹, 生田哲郎 (1983) : 南限域における天然サケの産卵および降海回遊と水温の関係について, 京都海洋センター研報, Vol.7, pp.1-8.
- 26) 帰山雅秀 (2006) : サケ科魚類の生活史戦略と個体群動態に関する研究, 日本水産学会誌, Vol.72, No.4, pp.628-631.
- 27) 田子泰彦 (2008) : 神通川におけるサケ稚魚の降海終期と大きさ, 富山県水産試験場研究報告, No.19, pp.19-28.
- 28) 浦和茂彦 (2015) : 日本系サケの海洋における分布と回遊, 水研センター研報, Vol.39, pp.9-19.
- 29) 安藤大成, 下田和孝, 隼野寛史, 宮腰靖之 (2016) : サケの雄親の回帰年齢が稚魚の初期成長に影響する可能性, 日本水産学会誌, Vol.82, No.3, pp.298-305.
- 30) 春日井潔 (2018) : 北海道沿岸における環境変動がサケ幼稚魚の移動と生存に及ぼす影響, 日本水産学会誌, Vol.84, No.5, pp.927.
- 31) 本多健太郎, 川上達也, 斎藤寿彦 (2018) : サケ幼稚魚の成長特性からみた生残条件, 日本水産学会誌, Vol.84, No.5, pp.929.
- 32) 田中哲彦 (1969) : 捕獲数 (最近 15 カ年 : 29 年~43 年) からみたサケの河川そ上傾向について, 魚と卵 : さけ・ます資源管理センター技術情報, Vol.129, pp.1-7.
- 33) 能勢幸雄 (1970) : サケの遡上生態と品種改良, 化学と生物, Vol.8, No.12, pp.738-744.
- 34) 乙部弘隆, 都木靖彰, 矢保綾子 (2000) : 三陸沿岸へ回帰したサケの遡上に至るまでの行動と海象・気象との関係, 日本水産学会誌, Vol.66, No.4, pp.705-712.
- 35) 中村智幸, 尾田紀夫 (2005) : 農業水路における魚類遡上の日周性および降雨との関係, 水産増殖, Vol.54, No.3, pp.349-354.
- 36) 加藤文男 (2006) : 福井県河川に遡上するサケの形態と生態, 資源の保全, 福井市自然史博物館研究報告, Vol.53, pp.73-81.
- 37) 有賀誠, 津田裕一, 藤岡紘, 本多健太郎, 光永靖, 三原孝二, 宮下和士 (2009) : 石狩川におけるシロザケ *Oncorhynchus keta* の遡上行動-テレメトリーシステムの利用-, 応用生態工学, Vol.12, No.2, pp.119-130.
- 38) 宮腰靖之, 安藤大成, 藤原真, 虎尾充, 隼野寛史, ト部浩一 (2013) : 北海道オホーツク海側の河川に遡上したサケの魚体サイズの特徴, 北水試研報, Vol.84, pp.21-29.
- 39) 斎藤寿彦, 岡本康孝, 佐々木系 (2015) : 日本系サケの生物学的特性, 水研センター研報, Vol.39, pp.85-120.
- 40) 渡辺徹嗣, 辻盛生, 鈴木正貴, 樋川満 (2017) : 北上川水系中津川における サケ (*Oncorhynchus keta*) の遡上と産卵環境の評価, 総合政策, Vol.18, No.2, pp.77-87.
- 41) 高橋悟, 長谷川功, 伊藤洋満, 伴真俊, 宮内康行 (2016) : 温度・餌環境が異なる河川に放流されたサケ稚魚の成長比較, 日本水産学会誌, Vol.82, No.4, pp.559-568.
- 42) 宮腰靖之, 藤原真, 安藤大成, 永田光博 (2016) : 北海道東部の河川と海中に放流したサケの回帰と河川遡上率, 北水試研報, Vol.89, pp.9-15.
- 43) 佐々木北斗 (2018) : 豊平川を降下するサケ *Oncorhynchus keta* 稚魚の捕獲調査について, 札幌市豊平川さけ科学館研究報告 2017 年度, pp.14-22.
- 44) 宮腰靖之, 永田光博, 齊藤誠一 (2007) : 衛星リモートセンシングにより観測したオホーツク海東部地区の春季の沿岸水温とサケの回帰率との関係, 北海道立水産孵化場研究報告, Vol.6, pp.1-10.
- 45) 宮腰靖之, 藤原真, 安藤大成, 永田光博 (2016) : 北海道東部の河川と海中に放流したサケの回帰と河川遡上率, 北水試研報, Vol.89, pp.9-15.
- 46) 飯田真也, 伴真俊, 野口大悟, 宮内康行, 片山知史 (2018) : 山形県月光川において異なる時期に放流したサケ *Oncorhynchus keta* の回帰率比較, 水産増殖, Vol.66, No.2, pp.137-140.
- 47) 三浦巖 (1965) : 標津川 : 稚魚の標識放流と回帰傾向, 魚と卵 : さけ・ます資源管理センター技術情

- 報, Vol.110, pp.7-10.
- 48) 春日井潔, 佐々木義隆 (2016): 根室管内におけるサケの放流場所と河川回帰の関係, 北水試研報, Vol.89, pp.17-21.
 - 49) 白石一成, 上田賢一, 野知里優希 (2019): 宮城県におけるサケの来遊と河川捕獲の動向, 宮城水産研報, Vol.19, pp.27-35.
 - 50) 佐藤美智男, 鈴木俊二, 鈴木馨 (2001): 秋サケ来遊の予測手法について, 福島水試研報, Vol.10, pp.27-38.
 - 51) 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, Vol.79, No.2, pp.206-213.
 - 52) 有賀望, 森田健太郎, 鈴木俊哉, 佐藤信洋, 岡本康寿, 大熊一正 (2014): 大都市を流れる豊平川におけるサケ *Oncorhynchus keta* 野生個体群の存続可能性の評価, Vol.80, No.6, pp.946-955.
 - 53) 宮腰靖之 (2018): 北海道におけるサケの資源動態, 日本水産学会誌, Vol.84, No.5, pp.924.
 - 54) 有賀望, 森田健太郎, 岡本康寿 (2019): 都市における野生サケと人との共生を目指して, 日本生態学会誌, Vol.69, pp.229-237.
 - 55) Morita, K., Fukuwaka, M. (2020): Intra- and interspecific density-dependent growth and maturation of Pacific salmon in the Bering Sea, Ecol. Res., Vol.35, pp.106-112.
 - 56) 上田宏 (2005): サケ科魚類の母川回帰機構に関する生理・生態学的研究, 日本水産学会誌, Vol.71, No.3, pp.282-285.
 - 57) 上田宏 (2018): 太平洋サケの母川記銘・回帰機構に関する研究, 日本水産学会誌, Vol.84, No.4, pp.590-602.
 - 58) 深田陽久 (2005): サケ科魚類成長ホルモンの作用機構に関する研究, 日本水産学会誌, Vol.71, No.4, pp.519-522.
 - 59) 金戸悠梨子, 片山知史, 飯田真也 (2017): サケの耳石と鱗による年齢査定法の検討, 日本水産学会誌, Vol.83, No.5, pp.758-763.
 - 60) 長谷川功, 森田健太郎, 岡本康孝, 大熊一正 (2013): 人工ふ化放流河川におけるサケの成熟年齢・サイズの野生魚一放流魚間比較, Vol.79, No.4, pp.657-665.
 - 61) 秦玉雪, 永井愛梨, 工藤秀明, 帰山雅秀 (2013): 遊楽部川のサケ *Oncorhynchus keta* における野生魚と孵化場魚の安定同位体比について, 日本水産学会誌, Vol.79, No.5, pp.872-874.
 - 62) 森田健太郎, 大熊一正 (2015): サケ: ふ化事業の陰で生き長らえてきた野生魚の存在とその保全, 魚類学雑誌, Vol.62, No.2, 189-195.
 - 63) 森田健太郎, 福澤博明, 鈴木健吾 (2019): 北海道千歳川におけるサケ野生魚と放流魚の回帰率の比較, 水産技術, Vol.11, No.1, pp.9-14.
 - 64) Okazaki, T. (1982): Geographical distribution of allelic variations of enzymes in chum salmon *Oncorhynchus keta*, river populations of Japan and the effects of transplantation, Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries, Vol.48, No.11, pp.1525-1535.
 - 65) 佐藤俊平, 森田健太郎 (2019): 北海道におけるサケ野生魚の遺伝的特徴, 日本生態学会誌, Vol.69, pp.209-217.
 - 66) 佐々木章晴 (2019): 北海道根室海区におけるサケ増殖河川の流域土地利用と河川水質との関連, 環境情報科学 学術研究論文集, Vol.33, pp.253-258.
 - 67) 水産庁 水産研究・教育機構 (2020): 令和元年度 国際漁業資源の現況, 62 サケ(シロザケ)日本系, pp.62-1-62-7.
 - 68) 北海道さけ・ますふ化放流百年記念事業協賛会(1988): 北海道鮭鱒ふ化放流事業百年史 統計編, pp.432, http://salmon.fra.affrc.go.jp/kankobutu/hsh100theyear_stat.pdf (参照: 2021/10/12) .
 - 69) 国立研究開発法人水産研究・教育機構 北海道区水産研究所 (2021): さけます情報, <http://salmon.fra.affrc.go.jp/zousyoku/sakemasu.html> (参照: 2021/10/12) .
 - 70) e-GOV 法令検索 (2020): <https://elaws.e-gov.go.jp/document?lawid=326AC1000000313> (参照: 2021/10/12) .
 - 71) 水産庁 水産研究・教育機構 (2020): 令和元年度 国際漁業資源の現況, 60 さけ・ます類漁業と資源

調査（総説），pp.60-1-60-7.

- 72) 森田健太郎（2017）：季節の遅れや進み具合とサケの回帰率の関係，SALMON 情報，Vol.11, pp.6-7.
- 73) 福澤博明，鈴木栄治，坂上哲也，伴真俊，伊藤洋満，中島歩，山田直佳（2020）：石狩川上流域サケ稚魚大規模放流から 10 年，SALMON 情報，Vol.14, pp.15-20.
- 74) 国立研究開発法人水産研究・教育機構 北海道区水産研究所（2017）：増殖河川とふ化場マップ（平成 29 年度），http://salmon.fra.affrc.go.jp/zousyoku/map/rvr_hy_map.html（参照：2021/10/12）.
- 75) Morita, K. (2014): Japanese wild salmon research: toward a reconciliation between hatchery and wild salmon management, NPAFC Newsletter, Vol.35, pp.4-14.
- 76) 帰山雅秀，秦玉雪（2014）：気候変動とサケ資源，北日本漁業，Vol.42, pp.1-12.
- 77) 永沢享（2010）：サケの来有数変動，SALMON 情報，Vol.4, pp.3-5.
- 78) 高橋悟（2013）：サケの採卵時期の違いによる親魚の回帰時期と回帰年齢，SALMON 情報，Vol.7, pp.16-19.
- 79) サケのふるさと千歳水族館（2020）：サケ捕獲情報，<https://chitose-aq.jp/data/captureinformation.html>（参照：2021/10/12）.
- 80) 独立行政法人 水資源機構 利根導水総合事業所（2005）：アユ／サケの遡上データ，https://warp.da.ndl.go.jp/info:ndljp/pid/239812/www.water.go.jp/kanto/tone/08sojyo_data/sojyo_main.html（参照：2021/10/12）.
- 81) 独立行政法人 水資源機構 利根導水総合事業所（2021）：アユ／サケの遡上データ，<https://www.water.go.jp/kanto/tone/water/fish-data/>（参照：2021/10/12）.
- 82) 山本義郎，藤野友和，久保田貴文（2017）：R によるデータマイニング入門，オーム社，pp.230.
- 83) 田中繁雄，鈴木邦雄（2000）：利根川におけるサケの放流効果，埼玉県水産試験場研究報告，Vol.58, pp.6-12.
- 84) 札幌管区气象台（2021）：沿岸域の海面水温情報（北海道），<https://www.jma-net.go.jp/sapporo/kaiyou/engan/engan.html>（参照：2021/10/12）.
- 85) 東京管区气象台（2021）：沿岸域の海面水温情報（関東・東海・北陸周辺），<https://www.data.jma.go.jp/tokyo/shosai/umi/kaiyou/sst/index.html>（参照：2021/10/12）.
- 86) 三原健夫（1958）：北海道に於ける鮭漁期の沿岸水温と河川水温について，水産増殖，Vol.5(4), pp.40-45.
- 87) 森田健太郎（2015）：水温に左右されるサケ科魚類の生活～地球温暖化の影響を考えるために～，SALMON 情報，Vol.9, pp.3-11.
- 88) Kaeriyama, M. (2004): Evaluation of carrying capacity of Pacific salmon in the North pacific Ocean for ecosystem-based sustainable conservation management, NPAFC Tech. Rep., Vol.5, pp.1-4.
- 89) Kaeriyama, M., Nakamura, M., Edpalina, R., Bower, J.R., Yamaguchi, H., Walker, R.V., Myers, K.W. (2004): Change in feeding ecology and trophic dynamics of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central Gulf of Alaska in relation to climate events, Fish. Oceanogr., Vol.13, pp.197-207.
- 90) Bilby, R.E., Fransen, B.R., Bisson, P.A. (1996): Incorporation of nitrogen and carbon from spawning coho salmon into the trophic system of small streams: evidence from stable isotopes, *ibid.*, Vol.53, pp.164-173.
- 91) Hocking, M.D., Reimchen, T.E. (2002): Salmon-derived nitrogen in terrestrial invertebrates from coniferous forests of the Pacific Northwest, BMC Ecology, Vol.2, pp.14.
- 92) Ito, T. (2003): Indirect effect of salmon carcasses on growth of a freshwater amphipod, *Jesogammarus jesoensis* (Gammaridea): An experimental study, Ecol. Res., Vol.18, pp.81-89.
- 93) Minakawa, N., Gara, R.I. (2003): Effects of chum salmon red excavation on benthic communities in a stream in the Pacific Northwest, Trans. Amer. Fish. Soc., Vol.132, pp.598-604.
- 94) Nakajima, M., Ito, T. (2003): Aquatic animal colonization of chum salmon carcasses in Hokkaido, Northern Japan, Amer. Fish. Soc. Sympo., Vol.34, p.89-97.
- 95) Hilderbrand, G.V., Schwartz, C.C., Robbins, C.T., Jacoby, M.E., Hanley, T.A., Arthur, S.M., Servheen, C. (1999): The importance of meat, particularly salmon, to body size, population productivity, and conservation of North

- American brown bears, *Can. J. Zool.*, Vol.77, pp.132-138.
- 96) 帰山雅秀, 南川雅男 (2008): 遡河性魚類による陸域生態系への物質輸送 (pp.110-123), 安定同位体スコープで覗く海洋生物の生態—アサリからクジラまで, 富永修・高井則之編, 恒星社厚生閣.
 - 97) Kuwae, T., Beninger, P.G., Decottignies, P., Mathot, K.J., Lund, D.R., Elner, R.W. (2008): Biofilm grazing in a higher vertebrate: the Western Sandpiper, *Calidris mauri*, *Ecology*, Vol.89, pp.599-606.
 - 98) Phillips, D.L., Gregg, J.W. (2001): Uncertainty in source partitioning using stable isotope, *Oecologia*, Vol.127, pp.171-179.
 - 99) Ohnishi, T., Yoshino, J., Hiramatsu, K., Somura, H. (2020): Developing a hydro-chemical model of Ise Bay watersheds and the evaluation of climate change impacts on discharge and nitrate-nitrogen loads, *Limnology*, Vol.21, pp.465-486.
 - 100) Ito, A. (2010): Changing ecophysiological processes and carbon budget in East Asia ecosystems under near-future changes in climate: implications for long-term monitoring from a process-based model. *Journal of Plant Research*, Vol.123, pp.577-588.
 - 101) 佐々木忠郎 (2012): 人類のシベリア進出 多様な生存・適応戦略, 「極寒のシベリアに生きる—トナカイと氷と先住民」 高倉浩樹編, 新泉社, pp.30-48.
 - 102) 岸上伸啓編 (2005): 世界の食文化-20 極北, 農山漁村文化協会, pp.250.
 - 103) 渡部裕 (2015): 伝統的資源利用のあり方からみたカムチャツカ先住民社会と政治・経済体制との関係, 北海道立北方民族博物館研究紀要, Vol.24, pp.1-22.
 - 104) 永山ゆかり, 長崎郁編 (2016): シベリア先住民の食卓, 東海大学出版部, pp.206.
 - 105) 長谷川功 (2017): アムール川訪問記, *SALMON 情報*, Vol.11, pp.26-29.
 - 106) 近藤祉秋 (2019): 内陸アラスカ・クスコクィム川上流域におけるサケ漁撈史と現代的課題, 北海道立北方民族博物館研究紀要, Vol.28, pp.7-31.
 - 107) 齋藤玲子, 渡部裕 (1998): アイヌ社会とサケ, 北方における漁撈と文化変容の関係: サケをめぐる文化, 北海道立北方民族博物館編 (北方民族文化シンポジウム報告, 第12回), pp.37-44.
 - 108) 畑井朝子 (2006): 北海道の食材と食文化, *日本食生活学会誌*, Vol.16, No.4, pp.296-301.
 - 109) 山下東子 (2019): サケ・サーモンに関する国内外の消費傾向の変化に関する研究, *地域漁業研究*, Vol.59, No.2, pp.89-96.
 - 110) Wrona, F. J., Johansson, M., Culp, J. M., Jenkins, A., Mård, J., Myers-Smith, I. H., Prowse, T. D., Vincent, W. F., Wookey, P. A. (2016): Transitions in Arctic ecosystems: Ecological implications of a changing hydrological regime, *J. Geophys. Res. Biogeosci.*, Vol.121, pp.650-674.
 - 111) Huntington, T.G. (2006): Evidence for intensification of the global water cycle: Review and synthesis. *Journal of Hydrology*, Vol.319, pp.83-95.
 - 112) Knapp, A.K., Beier, C., Briske, D.D., Classen, A.T., Luo, Y., Reichstein, M., Smith, M.D., Smith, S.D., Bell, J.E., Fay, P.A., Heisler, J.L., Leavitt, S.W., Sherry, R., Smith, B., Weng, E. (2008): Consequences of More Extreme Precipitation Regimes for Terrestrial Ecosystems, *BioScience*, Vol. 58, No. 9, pp. 811-821.
 - 113) Frank, D., Reichstein, M., Bahn, M., Thonicke, K., Frank, D., Mahecha, M.D., Smith, P., van der Velde, M., Vicca, S., Babst, F., Beer, C., Buchmann, N., Canadell, J.G., Ciais, P., Cramer, W., Ibrom, A., Miglietta, F., Poulter, B., Rammig, A., Seneviratne, S.I., Walz, A., Wattenbach, M., Zavalala, M.A., Zscheischler, L. (2015): Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts, *Glob. Change Biol.*, Vol. 21, pp. 2861-2880.
 - 114) Bring, A., Fedorova, I., Dibike, Y., Hinzman, L., Mård, J., Mernild, S.H., Prowse, T., Semenova, O., Stuefer, S. L., Woo M.-K. (2016): Arctic terrestrial hydrology: A synthesis of processes, regional effects, and research challenges, *J. Geophys. Res. Biogeosci.*, Vol.121, pp.621-649.
 - 115) O'Donnell J., Douglas, T., Barker, A., Guo L. (2019): Changing Biogeochemical Cycles of Organic Carbon, Nitrogen, Phosphorus, and Trace Elements in Arctic Rivers. Yang, D., Kane, D.L. (Ed) *Arctic Hydrology, Permafrost and Ecosystems*. Springer, pp.315-346.
 - 116) Myers-Smith I.H., Forbes B.C., Wilking M., Hallinger M., Lantz T., Blok D., Tape K.D., Macias-Fauria M., Ute

- Sass-Klaassen, Lévesque E. (2011): Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environ. Res. Lett.* Vol.6, 045509. doi: 10.1088/1748-9326/6/4/045509.
- 117) McGuire, A. D., Chapin III, F. S., Walsh, J. E., Wirth C. (2006): Integrated regional changes in Arctic climate feedbacks: Implications for the global climate system, *Annu. Rev. Environ. Resour.*, Vol.31, pp.61-91.
- 118) 小林修 (2007) : 樹木年輪による子以降復元の方法と世界の研究動向, *低温科学*, Vol.65, pp.43-48.
- 119) Reimchen, T.E., Fox, C.H. (2013): Fine-scale spatiotemporal influences of salmon on growth and nitrogen signatures of Sitka spruce tree rings. *BMC Ecol.*, Vol.13, 38. doi:10.1186/1472-6785-13-38.
- 120) Starheim, C.C.A., Smith, D.J., Prowse, T.D. (2013): Multi-century reconstructions of Pacific salmon abundance from climate-sensitive tree rings in west central British Columbia, Canada. *Ecohydrology*, Vol.6, pp.228-240.
- 121) Reimchen, T.E., Arbella, E. (2019): Influence of spawning salmon on tree-ring width, isotopic nitrogen, and total nitrogen in old-growth Sitka spruce from coastal British Columbia. *Can. J. For. Res.*, Vol.49, pp.1078-1086.
- 122) D'Arrigo, R., Jacoby, G.C. (1993): Secular trends in high northern latitude temperature reconstructions based on tree-rings, *Clim. Change*, Vol.25, pp.163-177.
- 123) PAGES 2k Consortium. (2013): Continental-scale temperature variability during the past two millennia. *Nat. Geosci.*, Vol.6, pp.339-346.
- 124) Tei, S, Sugimoto, A, Yonenobu, H, Matsuura, Y, Osawa, A, Sato, H, Fujunuma, J, Maximov, T.C. (2017): Tree-ring analysis and modeling approaches yield contrary response of circumboreal forest productivity to climate change, *Global Change Biology*, Vol.23, pp.5179-5188.
- 125) Tei, S, Sugimoto, A, Yonenobu, H., Kotani, A., Maximov, T.C. (2019): Effects of extreme drought and wet events for tree mortality: Insights from tree-ring width and carbon isotope ratio in a Siberian larch forest, *Ecohydrology*, 12e2143, <https://doi.org/10.1002/eco.2143>.
- 126) Ohyama, M., Yonenobu, H., Choi, J.N., Park, W.K., Hanzawa, M., Suzuki, M. (2013): Reconstruction of northeast Asia spring temperature 1784-1990. *Clim. Past*, Vol.9, pp.261-266.

(原稿受付 2021 年 7 月 28 日 原稿受理 2021 年 10 月 14 日)