HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	北海道豊平川における野生サケの産卵環境の変化と個体群存続可能性の評価
Author(s)	有賀, 望
Degree Grantor	北海道大学
Degree Name	博士(農学)
Dissertation Number	乙第7189号
Issue Date	2023-12-25
DOI	https://doi.org/10.14943/doctoral.r7189
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/91200
Type	doctoral thesis
File Information	Aruga_Nozomi.pdf

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

北海道豊平川における野生サケの産卵環境の変化と個体群存続可能性の評価

Changes in spawning habitat and evaluation of population viability of wild chum salmon in the Toyohira River, Hokkaido.

有賀　望

目次

第 1 章　序論 1

第 2 章　豊平川の地形とサケの記録 4

1. 河川地形の変遷 4

1) 古来の豊平川扇状地の地形 4

2) 河川改修後の地形 6

2. サケの記録 8

1) 古来のサケの遡上記録と増殖事業 8

2) 1979 年以降の放流数と遡上数 9

第 3 章　野生魚の割合と個体群特性について 12

1. はじめに 12

2. 調査方法 16

1) 標識放流 16

2) 回帰親魚の由来と年齢組成の把握 16

3) 回帰親魚総数の推定 17

4) 年齢別由来別の回帰親魚数の推定 17

5) 野生稚魚の初期生存率の推定 18

6) 回帰親魚の繁殖特性の比較 19

3. 結果 19

1) 回帰親魚の由来と総数.....19

2) 野生魚の初期生存率と個体群増加率 20

3) 回帰親魚の繁殖特性の比較 23

4. 考察.....26

1) 野生個体群の特性.....26

2) 野生個体群の存続可能性 30

第 4 章　河川地形とサケの産卵環境、卵の生存率との関係について 33

1. はじめに 33

2. 調査方法 38

1) 河床地形と産卵床の分布 38

2) 環境測定と埋設卵実験.....40

3) 野生稚魚降下数の推定と卵から稚魚までの初期生存率 43

3. 結果.....49

1) サケが産卵に用いる豊平川の河床地形の構成.....49

2) 埋設卵実験による卵の死亡率、環境因子と遡上時期との関係 52

3) 野生稚魚降下数の推定と卵から稚魚までの初期生存率 56

4. 考察.....58

第 5 章　河川地形の経年変化とサケ産卵環境への影響 65

1. はじめに 65

2. 調査方法 68
1) 河川地形の数値化 68
2) 産卵床数の算出方法 72
3) 統計解析方法 72
3. 結果 73
1) 地形因子の経年変化 73
2) 河川地形の特徴と産卵床数との関係 77
3) サケ産卵床数の経年変化 81
4. 考察 83
1) 豊平川の河川地形の経年変化 83
2) 地形の特徴と産卵床との関係 84
3) 河川地形の変化がサケの自然再生産に与える影響 85
第 6 章　総合討論 88
1. 河川地形と産卵環境の改善 88
2. 放流魚の順応的管理と野生魚の個体群増加率 96
3. 豊平川のサケの未来像 103
第 7 章　結論 106
謝辞 110
引用文献 112

第 1 章　序論

人間の活動は、世界的に遺伝的多様性、種多様性、生態系多様性など、生物多様性を驚異的な速度で劣化させている（Cardinale et al. 2012）。国連生物多様性条約第 15 回締約国会議（COP15）では、生物多様性なくして持続可能な開発はないとして、2030 年までに地球上の陸域、海洋・沿岸域、内陸水域の 30%を保護するという合意がなされた。近年、都市部においてもヒトと野生生物の共存が注目されている（Gehrt et al. 2009, Jokimaki et al. 2011; Thatcher et al. 2020; Wookey 2022）。そのためには、都市が生物多様性に与える影響と、都市の生物多様性が人間に与える影響の両方を理解する必要がある（Zari 2018）。

太平洋サケ属（*Oncorhynchus* spp.）は、外洋での成長期には人為的な影響を受けにくいが、産卵から稚魚が海に下るまでの間は河川環境が生存に大きな影響を与えるため、淡水への回帰期には人為的な影響を受けやすい。都市部の河川における太平洋岸サケ属成魚の回帰と稚魚の降下は、特に人間活動の影響を受ける。例えば、米国サンフランシスコ、米国シアトル、カナダバンクーバーなど、太平洋サケが遡上する人口の多い都市では、河川への汚染物質の流入により、産卵前の死亡率が高いことが報告されている（Feist et al. 2011; Scholz et al. 2011; Spromberg et al. 2016 ）。

日本のサケ *Oncorhynchus keta* は、20 世紀後半に沿岸漁獲量が大幅に増加した。海洋環境の好転、沖合漁業の終了、河川水質向上の影響も考えられるものの、基本的には人工ふ化放流事業の成果と考えられている（Morita et al. 2006）。しかし、近年、ふ化放流事業が生物多様性や野生魚の再生産能力に与える負の

影響が指摘されるようになり（原田 2004; Myers et al. 2006; 荒木 2009）、さらに、平成 24 年に策定された生物多様性国家戦略 2012−2020 では、さけ・ます増殖事業を推進するうえで、野生魚との共存可能な増殖技術を開発することが明記されており、自然再生産を利用したサケ資源保全への取り組みが議論され始めている（鈴木 2008; 森田ほか 2013a; Morita 2014; Sahashi & Morita 2022）。北海道の河川において自然産卵するサケの存在は、近年注目されており、その分布域や個体数のほか、遡上親魚や降海稚魚に占める野生魚（自然産卵由来の魚）の割合が調べられている（森田ほか 2013b; Miyakoshi et al. 2012; 宮腰ほか 2011; 宮腰ほか 2012; さけます・内水面水産試験場 2012）。

サケ科魚類であるニジマスで野生魚と放流魚の自然界における適応度の違いが示されるなど（Araki et al. 2008）、存続可能なサケ個体群維持のために自然産卵由来の野生サケの重要性が指摘されるようになった（森田 2020）。北海道では、河川の水質の向上や、魚道整備などの河川事業、効率的なふ化事業のための捕獲河川の集約化などの好機も重なり、広範囲で自然産卵するサケが見られるようになった（鈴木 1999; 宮腰ほか 2011）。190 万人都市である札幌市内を流れる豊平川には、古来よりサケが遡上していたが、その個体数が一度は大きく減少した。しかし、再びサケを呼び戻そうという大きな市民運動が起こり、まだ法的に市民放流が認められていなかった時代にサケの放流を再開し、まとまった個体数のサケが遡上するようになった（有賀ほか 2019）。

これまでの研究で、豊平川では放流によりサケが再導入され、自然産卵による野生魚が生存していることはわかっていたが、回帰親魚における野生魚の割合や自然産卵から生まれた次の世代の増加率は明らかではなかった。また、一

般的にサケは遡上時期によって産卵環境が変化することが報告されているが、都市河川における遡上時期による産卵場所の地形的特性や卵の生存率は不明であった。さらに、都市河川の地形の経年変化がサケの自然産卵に与える影響についてはわかっていない。そこで、本研究では、豊平川における野生サケ個体群の存続可能性を調べ、都市河川におけるサケの保全対策とその課題について提言することを目的とした。第 2 章では、豊平川の河川地形の変遷とサケの遡上記録の推移を示した。第 3 章では、豊平川における野生魚と放流魚の割合を述べ、野生個体群の特性を考察した。第 4 章では、豊平川の地形とサケの産卵環境、卵の生存率を遡上時期による違いとともに明らかにした。第 5 章では、河川地形の経年変化がサケの産卵環境に与える影響について評価した。そして、第 6 章の総合討論では、豊平川における野生サケ個体群の存続可能性を考察し、将来に向けて都市河川におけるサケの保全対策とその課題について提言をまとめた。

なお、本研究の内容を投稿論文として発表した学会誌（公益財団法人日本水産学会、Springer Nature、応用生態工学会）からの許可を得て、文章や図表を使用している。

第 2 章　豊平川の地形とサケの記録

1. 河川地形の変遷

1) 古来の豊平川扇状地の地形

調査対象は、北海道石狩川の支流で、石狩平野の南西部に位置し、札幌市内を南北に流れる豊平川である（Fig. 2-1）。中流域には約 8 ㎞に及ぶ扇状地（豊平扇状地）が形成され、1920 年ころの地形図からは、扇頂部から扇端部にかけて、地形の凹凸が数多く見られ、複雑な網状流路が発達し、川幅が 700 m もあったことがわかる（長岡ほか 2017）。

また、扇端部には地下水を源とする泉池が現れ、多数の小河川を形成していた。この泉池は、アイヌ語で清水がわいてできる池または沼で魚が多く入るところの意味がある“メム”と呼ばれる（知里 1984）。メム周辺の地質は 10 m 以上の礫質土で、地盤標高が低いことから、扇状地礫層が賦存する豊富な地下水が湧水の起源であったと考えられるが、1960 年頃には枯れた湧水が多かった（長岡 2017）。

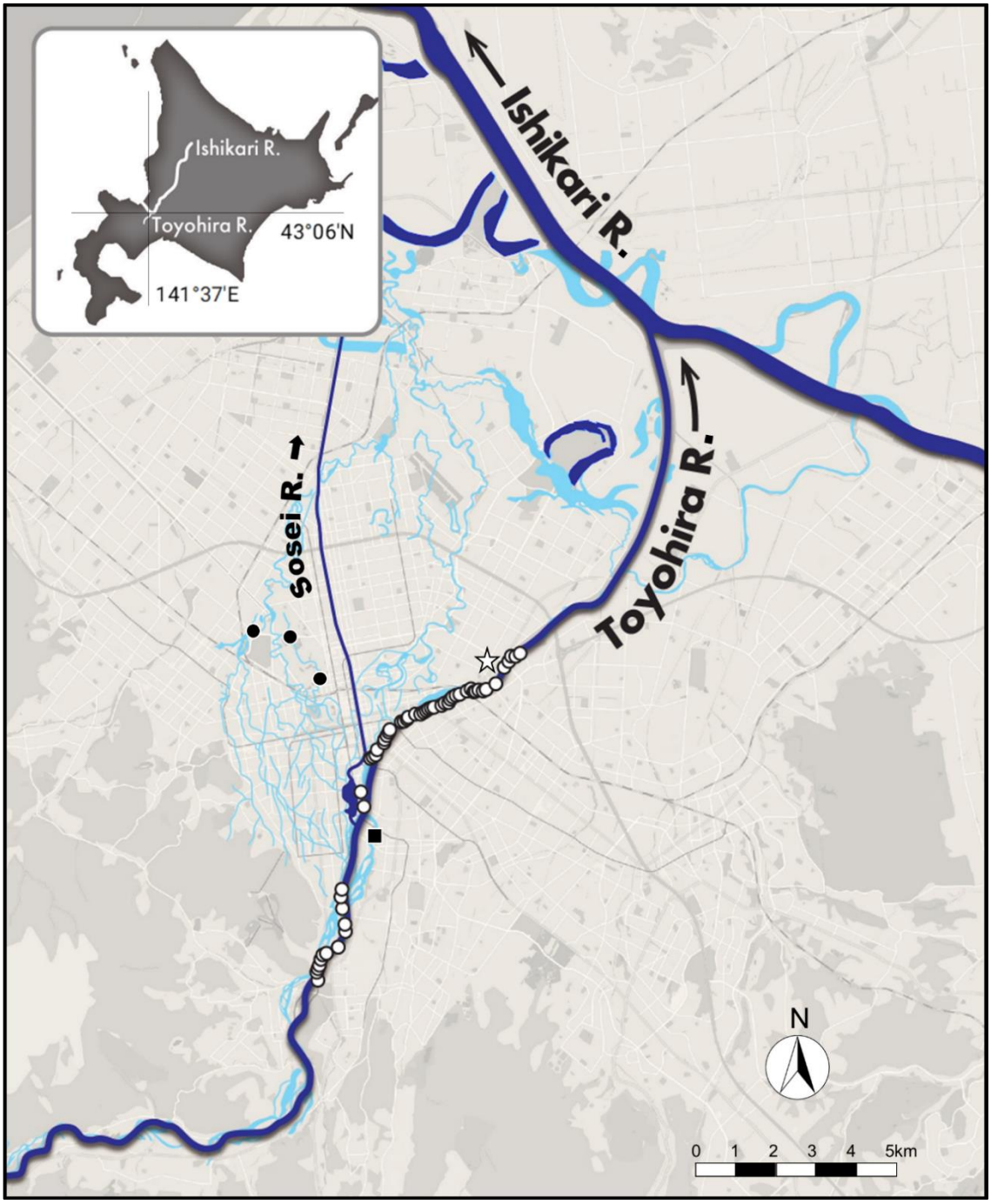

Fig. 2-1 Location map of the study site. Dark blue indicates current river channel, light blue indicates old stream channels and white circles indicate the distribution of recent salmon spawning redds. ● indicates the location where stationary fishing gear was excavated, ■ represents the site of salmon hatching and release projects, and the discharge on Fig. 2-2 is recorded at the Kariki point indicated by a star symbol.

2) 河川改修後の地形

現在の豊平川は、全長 72.5 km、流域面積は 902.4 km^2 で、石狩川との合流点はショートカットにより河口から 17.5 km の位置となり、本来より下流に移動した。札幌市街地の河床勾配は 1/150−1/300 で、人口 190 万人以上が住む都市を流れる河川としては急勾配である。19 世紀後半以降、頻発する洪水を抑制するために堤防や護岸が作られた（工藤ほか 2012）。川幅は、約 100 年の間で 130−280 m に狭められた（石田 2002）。河川改修後の河川構造は、両岸が堤防に挟まれ、氾濫原は高水敷に整備され、野球場やサイクリングロードとして利用されている。また、中流域の低水敷には交互砂礫堆が形成され、二次流路やワンドが見られる。豊平川の流量は、2003 年から 2020 年にかけて大きな変化はなかった（Fig. 2-2）。

この区間の河床は、沖積土砂に由来する砂礫が厚さ約 50m 堆積しており、JR 鉄道橋が豊平川に架かる標高 6 m 付近では、地下水の湧出が確認されている（阪田ほか 2011）。

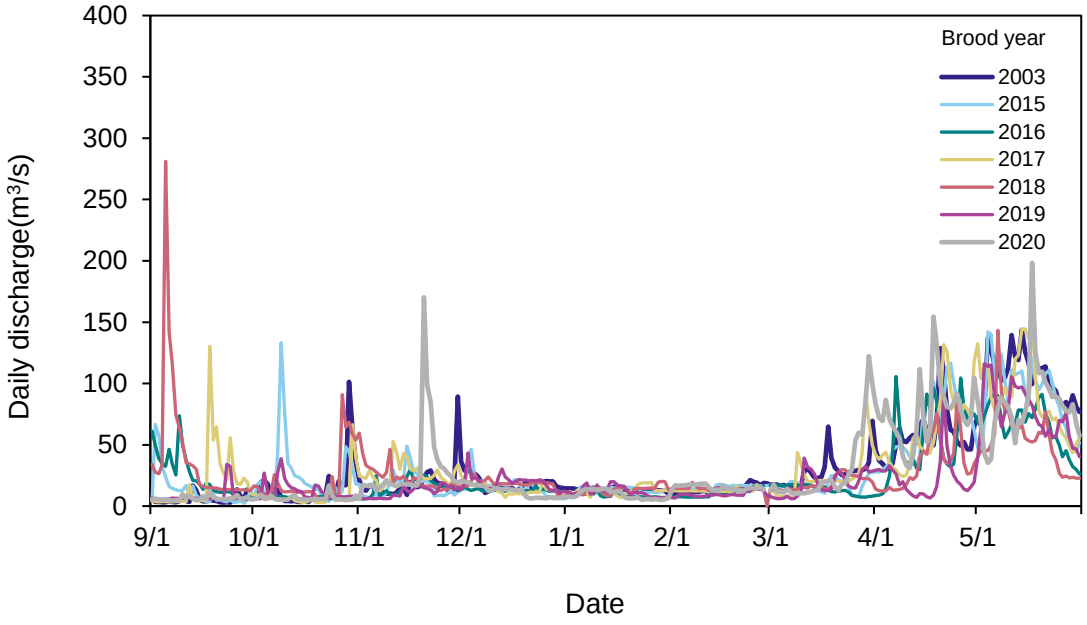

Fig. 2-2 The daily discharge data recorded at Kariki point on the Toyohira River in Japan (refer to Fig. 2-1) during the investigation period of this study, which included the buried-egg experiment in 2003, the out-migrating fry trap from 2015 to 2019, and the spawning redd distribution with respect to geomorphic units in 2020, are presented for each brood year. The river discharge data were obtained from the Water Information System of the Ministry of Land, Infrastructure, Transport, and Tourism (http://www1.river.go.jp).

2. サケの記録

1) 古来のサケの遡上記録と増殖事業

石狩川流域では、上川盆地、千歳川上流域、豊平川扇状地が主なサケの産卵域であり、上川盆地と豊平川は 9 月−10 月の前期群、千歳川は 12 月−1 月を盛期とする後期群が多かった（瀬川 2005）。豊平川流域では、メムから流れ出る小河川の一つであるサクシュコトニ川の擦文文化の集落遺跡から、サケ科魚類の骨やサケを捕獲するための定置漁具が出土している（Fig. 2-1: 北海道大学埋蔵文化財調査室 1986; 2013; 札幌市教育委員会編 2001）。開拓使の時代から石狩川河口では、地引網によるサケの捕獲が盛んに行われており、豊平川流域ではサケの資源を保護するための対策が試みられていた。1878 年から 1879 年には、メムを利用したサケの人工ふ化試験が実施された。また、1882 年から 1887 年にかけては、豊平川でのサケの捕獲を禁止し、産卵場を保護する種川として指定されていた（北海道さけ・ますふ化放流事業百年史編さん委員会 1988）。

昭和 4 年度の鮭鱒孵化事業報告（北海道庁 1930−1931）には、豊平川鮭採卵試験の結果が記されている。1937 年から 1953 年にかけては、豊平川でサケのふ化放流事業が行われ（Fig. 2-1）、最大 3000 尾以上のサケが捕獲され、最大 50 万尾の稚魚が放流された（Fig. 2-3）。しかし、地下水が減り、ふ化用水が確保できなくなったこと（森田 2022）、また、札幌市の人口増加に下水道の整備が伴わず、水質悪化が進んだため（冨田 1978）、増殖事業は中止となった。その後、20 年以上、正式なサケの遡上記録がなく、急速な都市化に伴う水質の悪化や河川工作物の建設によって、サケ

がほとんど遡上しなくなったと考えられている。

2) 1979 年以降の放流数と遡上数

1970 年代に入り、札幌市内では下水道が急速整備され、豊平川の水質は改善した（冨田 1978）。水質が改善されたことを受け、再び豊平川にサケを呼び戻そうという市民によるカムバックサーモン運動が起こり、1979 年にサケ稚魚の大量放流が再開し、本格的なサケの遡上が蘇ったと一般的には理解されている（Fig. 2-3）。なぜならば、サケ科魚類は、母川回帰性が高いため、一度遡上が途絶えると、環境の整備だけでは回復しないと考えられているからだ。しかし、1981 年に約 30 年ぶりに回帰が確認されたサケには、1979 年に放流された 3 年魚より年齢が高いサケが含まれていた（森田 2015）。このことは、豊平川や豊平川水系の支流で細々と個体群が維持されていたか、石狩川水系からの迷入魚であった可能性もあり、豊平川水系のサケが完全に絶滅したかどうかは、1960 年代から 1970 年代にかけて調査が行われていなかったため、わからない。

1979 年から 1982 年までの放流魚は、千歳川で捕獲した親魚から採卵したもので、1983 年から 1985 年まではほぼ豊平川で捕獲された親魚が用いられた（Fig. 2-3）。しかし、豊平川には捕獲施設がなく、計画的な親魚の確保が難しいことから、千歳川産の親魚も用いられ、1999 年以降はほぼ 100%千歳川産のサケ親魚を用いて採卵し、豊平川に放流している。

1984 年に札幌市豊平川さけ科学館（以下、さけ科学館）が開館し、1985 年には自然産卵が確認された（小宮山ほか 1990）。さけ科学館で

は、1990 年以降、産卵床の位置情報と個数を確認する調査を継続している。産卵床調査では、産卵範囲を踏査し、産卵床の位置を記録していた。1990 年から 2010 年までは、白地図に産卵床を記入して記録し、2011 年以降は、携帯型全地球測位システム（Garmin GPS MAP62SJ）を用いた。豊平川における近年のサケの産卵範囲は、石狩川合流点から 10 から 21 km 上流の区間であるが（Fig. 2-1）、1990 年から 1993 年までは下流の約 4.1 km 区間で、1994 年以降は魚道の設置により徐々に上流に延び、1999 年以降は約 11 km 区間に広がった（岡本 2000）。

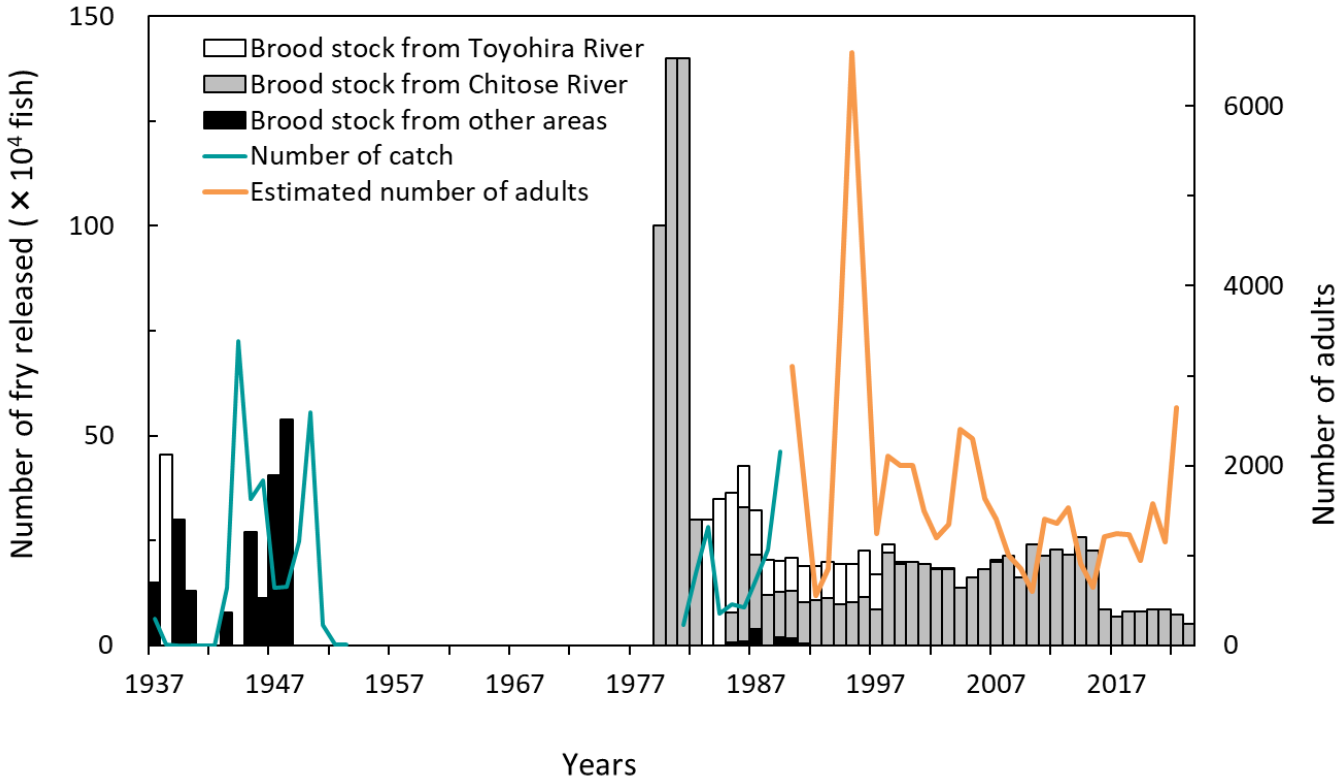

Fig. 2-3 Long-term changes in the number of chum salmon *Oncorhynchus keta* fry released (bars) and number of returning adults (lines) in the Toyohira River. The broodstocks were derived from the Toyohira River, the Chitose River, and other areas such as the Izari River, the Ishikari River, the Sea of Japan, or the Pacific Ocean. Until 1989, the number of returning adults were obtained using the number of captures; thereafter, it was estimated from the number of spawning redds. There is no survey for the period 1955-1978.

第 3 章　野生魚の割合と個体群特性について

1. はじめに

カムバックサーモン運動が始まった 1978 年には、豊平川にはサケの産卵環境はなく、自然産卵は困難ではないかという意見が多かったが、親魚の遡上が確認されるようになった 1981 年以降は、例年 500−1,000 床（最大 3,221 床）のサケ産卵床が確認されるようになった（岡本ほか 1994; 岡本ほか 1996; 岡本ほか 1998; 岡本 2000）。現在の豊平川では、人工ふ化したサケの放流稚魚と自然産卵に由来した野生稚魚が混在しており、回帰した親魚群にも両者が含まれるが、これらを外見から識別することが困難であった。そのため、放流魚と野生魚の繁殖特性の違いや、自然産卵に由来する野生魚の稚魚期の生存率、回帰状況等は明らかにされていない。また、豊平川と同じ石狩川水系の支流である千歳川では大規模放流が行われており、千歳川に由来する迷入魚が豊平川に存在する可能性がある。このように、豊平川には、豊平川で自然産卵によって生まれた野生魚、豊平川から放流された放流魚、および千歳川から放流された迷入魚が混在していると考えられる（Fig. 3-1）。

本章研究では、人工ふ化した放流稚魚の全数に標識を付けることにより、豊平川に遡上するサケのうち、野生魚と放流魚の特徴およびその割合、さらに近隣の大規模ふ化場からの迷入魚の割合を明らかにするとともに、野生魚の初期生存率とある年級の自然産卵親魚から次の世代の親魚となった割合を個体群増加率として算出し、自然産卵に基づく個体群の存続可能性を考察した。調査地は、豊平川中流域の五輪大橋から環状北大橋までの約 10.8 km と、真駒内川下

流域の 1 号橋から豊平川合流点までの約 3.6 km の範囲において、豊平川を Sc.UU1 から Sc.11 までの 18 区間、真駒内川を Sc.MN とする計 19 区間に区分して解析した(Fig. 3-2)。

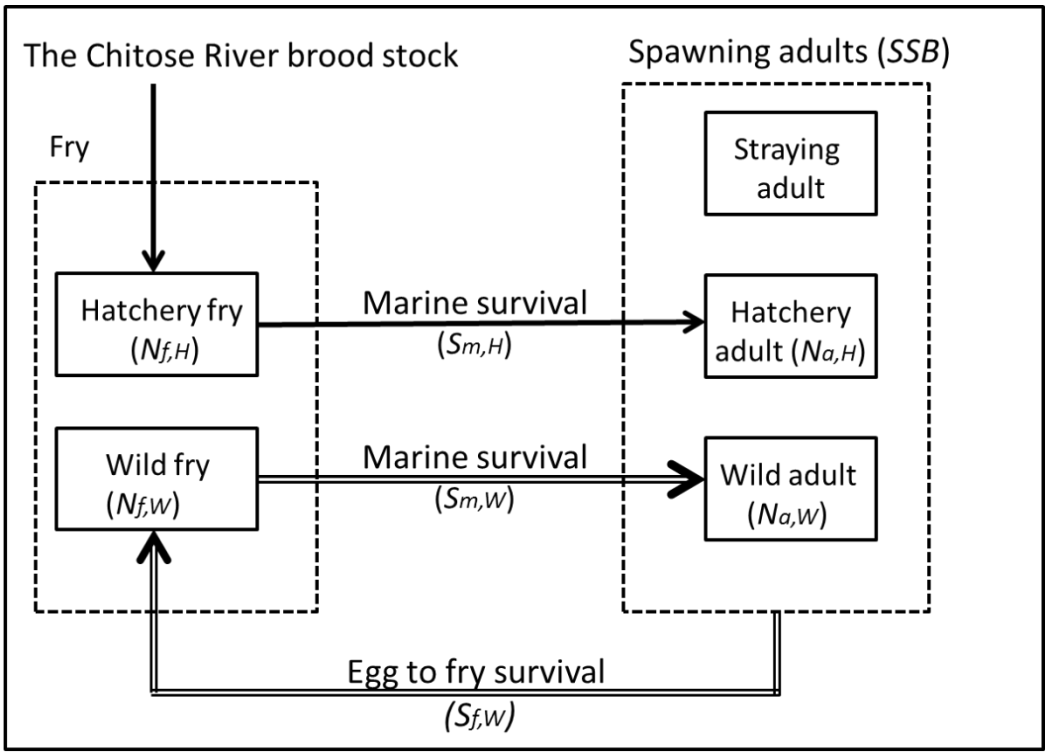

Fig. 3-1 Schematic of the chum salmon Oncorhynchus keta life cycle in the Toyohira River after 1981. The hatchery-reared fry stocked into the system were derived primarily from the Chitose River. Adult salmon were allowed to spawn naturally in the Toyohira River. The number of spawning adults (*SSB*) includes hatchery, naturally-spawned wild and stray origins. Population growth rate (R0) is explained by the double line from SSB to wild fry and then to wild adults.

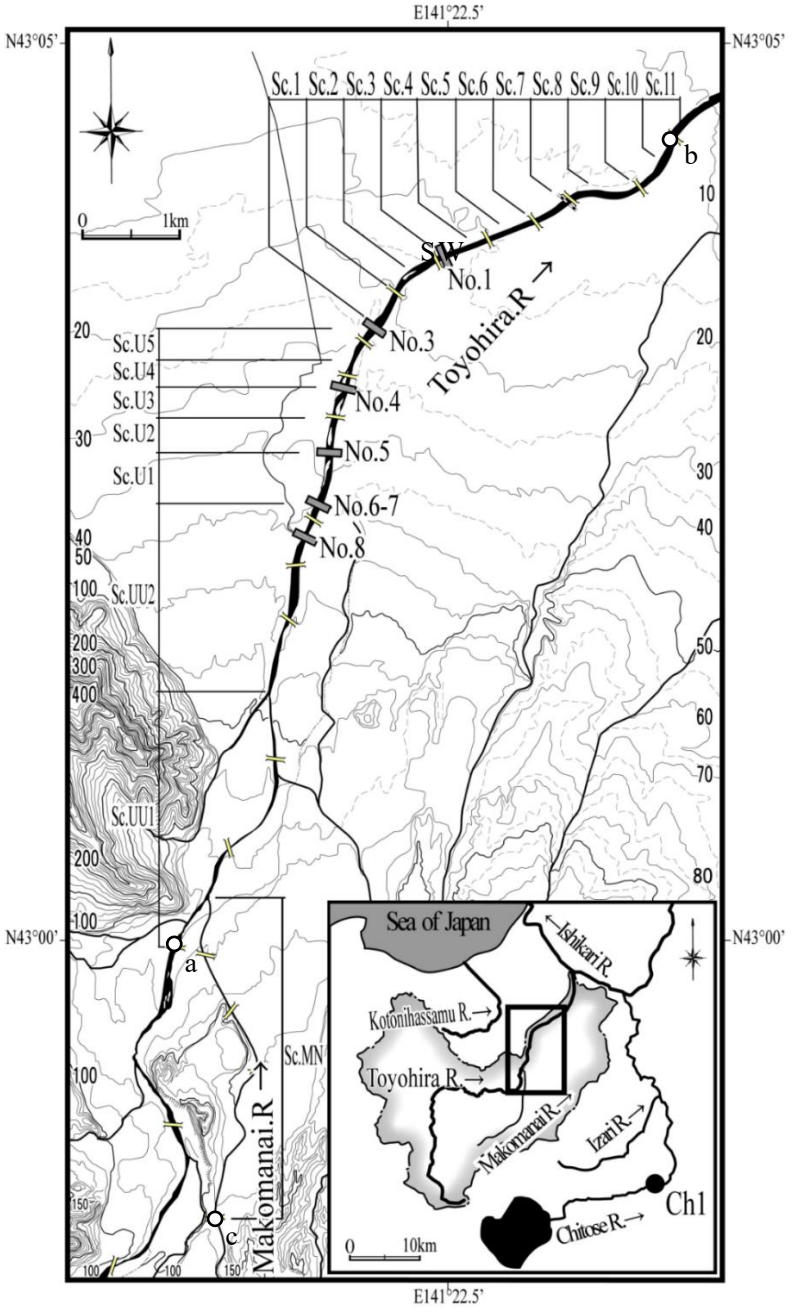

Fig. 3-2 Map of the Toyohira River which runs through Sapporo, the prefectural capital of Hokkaido, Japan. There is a national hatchery on the Chitose River where hatchery broodstock were collected at Ch 1. We divided our study site into 19 sections, extending from Makomanai-ohashi (a) to Kanjyokita-ohashi (b) along the Toyohira River, and from Makomanai River No. 1 Bridge (c) to the confluence of Toyohira River (designated as Sc. MN, Sc. UU1–Sc. 11). The gray boxes (No. 1 to No. 8) represent groundsills that were constructed to protect the riverbed from degrading. Fish passage facilities were installed at these groundsills for salmon to pass. "SW" represents the locations where spring water is visible from the embankment.

2. 調査方法

1) 標識放流

豊平川に標識放流したサケ稚魚は、石狩川水系千歳川（Fig. 3-2 の Ch1）で 2003−2006 年に捕獲した親魚をさけ科学館まで活魚輸送して人工採卵・授精し、さけ科学館でふ化後に給餌飼育した 138,000−202,700 尾（合計 686,300 尾）である。これら全ての稚魚に脂鰭切除標識を付け、採卵翌年の 3 月上旬–5 月上旬に放流した。サケ科魚類の脂鰭は、切除後もほとんど再生せず、生存率に大きく影響しないことから（Petersson et al. 2014）、外部標識部位として古くから用いられている。標識作業は、放流日の当日または数日前に行った。放流場所は、河川水温が低い 3 月上旬には湧水が比較的多い平和大橋付近（Sc.6）とし、水温が高くなる 4 月中旬以降は、飼育施設に近い真駒内川（Sc.MN）とした。

2) 回帰親魚の由来と年齢組成の把握

回帰親魚の標識の確認は、2003−2006 年級群が 3 年魚−6 年魚で回帰する 2006−2012 年の産卵期に、豊平川に遡上し繁殖を終えた死亡魚を、河川内で採集して実施した。採集期間は各年の 9 月下旬から翌年 1 月中旬までとし、採集範囲は、死亡魚が流下することを考慮して、産卵場所とその下流約 700 m の範囲とした（Fig. 3-2 の Sc.MN–Sc.11）。採集魚の全数について、脂鰭切除標識の有無、雌雄、尾叉長を調べ、鱗を用いて年齢査定した。

豊平川と同じ石狩川水系の支流である千歳川では、毎年約 3,000 万尾のサケ稚魚が放流されている（社団法人日本海さけ・ます増殖事業協会 2012）。サケは高い母川回帰性を有するが、母川以外の河川への迷入魚が数%存在すると指

摘されていることから（Hendry et al. 2004）、豊平川の 100 倍以上のサケが放流・回帰する千歳川に由来する迷入魚は、豊平川において無視できない個体数に及ぶ可能性がある。2008−2012 年に採集した回帰親魚については、千歳川由来の全放流魚に施されている耳石温度標識を利用し、脂鰭を有する個体の耳石の採取を行い、千歳川の放流魚であるかどうか判別を行った。耳石温度標識の確認は旧水産総合研究センター北海道区水産研究所が行った。

3) 回帰親魚総数の推定

2003−2012 年の 9 月下旬から翌年 1 月上旬に、Sc.UU1−Sc.11 および Sc.MN の 19 区間を定期的に調査し、メスのサケが形成した産卵床を確認した。メス 1 尾が一つの産卵床を形成すると考え、t 年の産卵期に確認された産卵床数(Rt)を産卵したメスの親魚数、性比を 1 : 1 と仮定し、t 年産卵期の総回帰親魚数（$SSBt$）を式（3.1）により推定した。

$$SSBt = 2Rt \tag{3.1}$$

なお、Rt は t 年の産卵期に確認された産卵床数の単純な合計値であるが、調査間隔が産卵床の判別可能な期間と同一であるため、さけ類の遡上数推定に汎用される Area-Under-the-Curve(AUC)法（Hilborn et al. 1999）と同一の推定値が得られる。

4) 年齢別由来別の回帰親魚数の推定

脂鰭切除による標識魚は豊平川の放流魚とし、耳石温度標識による標識魚を千歳川からの迷入魚とし、脂鰭切除及び耳石温度標識が確認されなかった無標識魚は自然産卵由来の野生魚と仮定した。ここで、t 年の産卵期に採集した親

魚で i 年魚の豊平川の放流魚（脂鰭切除標識魚）の割合を $p_{H,i,t}$、千歳川からの迷入魚（耳石温度標識魚）の割合を $p_{S,i,t}$、野生魚（無標識魚）の割合 $p_{W,i,t}$ とする。なお、t 年の産卵期について、年齢別由来別の割合は式（3.2）のような関係にある。

$$\sum_{i=3}^{6} p_{H,i,t} + \sum_{i=3}^{6} p_{W,i,t} + \sum_{i=3}^{6} p_{S,i,t} = 1 \tag{3.2}$$

t 年級に由来する回帰親魚数は、t+3 年の 3 年魚、t+4 年の 4 年魚、t+5 年の 5 年魚、t+6 年の 6 年魚の回帰数から求められる。つまり、t 年級の放流魚の回帰親魚数 $N_{a,H,t}$ は式（3.3）、

$$\begin{aligned} N_{a,H,t} &= SSB_{t+3} \times p_{H,3,t+3} + SSB_{t+4} \times p_{H,4,t+4} + SSB_{t+5} \times p_{H,5,t+5} + SSB_{t+6} \times p_{H,6,t+6} \\ &= \sum_{i=3}^{6} SSB_{t+i} \times p_{H,i,t+i} \end{aligned} \tag{3.3}$$

t 年級の野生魚の回帰親魚数は式（3.4）、

$$\begin{aligned} N_{a,W,t} &= SSB_{t+3} \times p_{W,3,t+3} + SSB_{t+4} \times p_{W,4,t+4} + SSB_{t+5} \times p_{W,5,t+5} + SSB_{t+6} \times p_{W,6,t+6} \\ &= \sum_{i=3}^{6} SSB_{t+i} \times p_{W,i,t+i} \end{aligned} \tag{3.4}$$

と算出した。

5) 野生稚魚の初期生存率の推定

$N_{f,H,t}$ を t 年級の放流稚魚数、$N_{f,W,t}$ を t 年級の自然産卵由来の野生稚魚数とすると、放流稚魚の河川回帰率（$S_{m,H,t}$）、自然産卵に基づく野生稚魚の河川回帰率（$S_{m,W,t}$）は式（3.5）と（3.6）のように示される。

$$S_{m,H,t} = N_{a,H,t} / N_{f,H,t} \tag{3.5}$$

$$S_{m,W,t} = N_{a,W,t} / N_{f,W,t} \tag{3.6}$$

なお、河川回帰率（S_m）は、降海するタイミングまで育った稚魚（体重 0.2–1.0 g）が海洋生活期を経て母川に回帰する確率で、海洋での漁獲死亡を含めた海洋生存率、および生まれた川に回帰する母川選択率を乗じた割合を意味する。

ここで、放流稚魚と野生稚魚で河川回帰率が等しい（$S_{m,H,t} = S_{m,W,t}$）と仮定すれば、豊平川産サケの平均孕卵数を 2,881 粒として（小宮山ほか 1990）、t 年級の自然再生産に基づく卵から稚魚までの生存率（$S_{f,W,t}$）を次の式（3.7）ように推定することができる。

$$S_{f,W,t} = N_{a,W,t} / (SSB_t / 2 \times 2881 \times S_{m,H,t}) \quad (3.7)$$

6) 回帰親魚の繁殖特性の比較

放流魚と野生魚の繁殖特性を比較するため、年級群ごとに平均成熟年齢、平均尾叉長、繁殖時期を求めた。平均成熟年齢は、2006−2012 年の回帰親魚調査で採集した 2003−2006 年級群の 3 年魚−7 年魚を対象とした。尾叉長については、年齢別に 20 個体以上の測定値が得られた 3 年魚−5 年魚を対象として年齢別平均値を求めた。繁殖時期は死亡魚が採集された調査月とし、主群である 4 年魚の繁殖時期を月単位で把握した。統計分析は、長谷川ほか（2013） がサケの成熟年齢・サイズを放流魚—野生魚間で比較した際に用いた一般線型モデル（General Linear Model: GLM）を用いて、放流魚と野生魚の平均成熟年齢、年齢別尾叉長、繁殖時期に差があるか否か統計検定を行った。

3. 結果

1) 回帰親魚の由来と総数

2006−2012 年に 77 尾−292 尾（合計 1,309 尾）の親魚を採集し、年齢別に由来を調べた。調査対象となった 2003−2006 年級群に起因する放流魚は 173 尾、野生魚は 408 尾、千歳川からの迷入魚は 2 尾であった（Table 3-1）。全ての年齢において野生魚の割合が高く、高齢になるほどその比率は大きかった。耳石温度標識を確認した 2008 年から 2012 年までの間で、千歳川から放流された迷入魚と確認されたのは、333 尾中 2 尾（0.6%）であり、いずれも 2008 年に遡上したオスであった。

2006−2012 年は、調査年毎に 302−815 箇所（平均 591 箇所/年）の産卵床が確認され、総回帰親魚数は 600−1,640 尾（平均 1,187 尾/年）と推定された（Table 3-1）。標識放流を実施した年級群の由来別の回帰親魚数を計算した結果、放流魚は 180−450 尾、野生魚は 262−1,408 尾と推定され、野生魚の割合は 59.2−75.8%であった（Table 3-2）。なお、2006−2007 年は耳石温度標識を確認していないため、野生魚と推定された個体数に若干の迷入魚が含まれる可能性はあるが、迷入率は非常に小さいため無視できる範囲とした。

2) 野生魚の初期生存率と個体群増加率

放流魚の河川回帰率（$S_{m,H}$）は 0.09−0.33%で、野生魚の河川回帰率も放流魚と同等であると仮定すると、自然産卵による卵から稚魚までの生存率は 7.5−22.2%、平均 12.6%と推定された（Table 3-2）。

自然再生産に基づく個体群増加率（R_0）は、0.16−1.04 と算出され、1 を上回ったのは自然産卵親魚数（*SSB*）がもっとも少なかった 2003 年級群のみであった（Table 3-2）。

Table 3-1 Statistics of the estimated number of returning adults, number of carcasses collected, and the number of chum salmon *Oncorhynchus keta* carcasses identified as hatchery, wild, or strays from the Chitose River hatchery within the same watershed based on fin clipping and otolith thermal marking for the brood years 2003-2006 in the Toyohira River.

Sampling year	Estimated number of spawning adults (*SSB*)	Number of carcasses collected	Hatchery chum salmon (2003–2006 brood years)				Wild chum salmon (2003–2006 brood years)				Straying chum salmon (2003–2006 brood years)			
			Age3	Age4	Age5	Age6	Age3	Age4	Age5	Age6	Age3	Age4	Age5	Age6
2006	1640	227	11	-	-	-	23	-	-	-	n.e.	-	-	-
2007	1450	252	5	56	-	-	5	150	-	-	n.e.	n.e.	-	-
2008	1000	125	1	29	6	-	1	40	46	-	1	1	0	-
2009	850	77	4	20	6	0	1	29	16	1	0	0	0	0
2010	600	94	-	13	10	1	-	18	44	1	-	0	0	0
2011	1410	292	-	-	11	0	-	-	27	5	-	-	0	0
2012	1360	242	-	-	-	0	-	-	-	1	-	-	-	0

n.e.: Not examined, -: Not applicable because brood years do not include the period 2003-2006.

Table 3-2 Estimated demographic variables for wild and hatchery chum salmon *Oncorhynchus keta* in each brood year in the Toyohira River

Brood year	Number of spawning adults (*SSB*) including both wild and hatchery origin	Wild chum salmon				Hatchery chum salmon		
		Egg to fry survival rate ($S_{f,W}$)	Number of returning adults ($N_{a,W}$)	Proportion of wild adults	Population growth rate (R_0)	Number of fry released ($N_{f,H}$)	Number of returning adults ($N_{a,H}$)	Marine survival rate ($S_{m,H}$)
2003	1350	22.2%	1408	75.8%	1.04	138000	450	0.33%
2004	2400	7.5%	532	61.5%	0.22	163000	333	0.20%
2005	2300	11.9%	633	68.4%	0.28	182600	293	0.16%
2006	1640	12.5%	262	59.2%	0.16	202700	180	0.09%
Average	1923	12.6%	709	66.2%	0.32	171575	314	0.18%

The mean survival rate and population growth rate were calculated using the geometric mean. Wild fish survival from egg to fry ($S_{f,W}$) was calculated by assuming that the marine survival rates were similar between wild and hatchery salmon.

3) 回帰親魚の繁殖特性の比較

成熟年齢は、年級群による違いに加えて、放流魚と野生魚で有意差が認められ、年級毎の平均成熟年齢は、放流魚は 3.9−4.2 年魚、野生魚は 4.2−4.5 年魚であり、野生魚の方が高齢で回帰していた（年級: $F_{3,600}$ = 17.3, P < 0.001, 放流野生間: $F_{1,600}$ = 18.0, P < 0.001, Fig. 3-3）。

親魚の尾叉長は、年齢や年級、性別による違い（雄の方が大きい）は認められたが、年級毎の平均尾叉長は、放流魚は 64.2−66.9 cm、野生魚は 64.0−68.6 cm であり、野生魚と放流魚で有意差は検出されなかった（年齢: $F_{2,562}$ = 44.3, P < 0.001, 年級: $F_{3,562}$ = 3.12, P = 0.026, 性別: $F_{1,562}$ = 29.0, P < 0.001, 放流野生間: $F_{1,562}$ = 0.24, P = 0.625）。

4 年魚の繁殖時期を比較すると、年級や性別（雄の方が早い）の違いに加えて、野生魚と放流魚で有意差が認められた（年級: $F_{3,340}$ = 16.1, P < 0.001, 性別: $F_{1,340}$ = 4.92, P = 0.027, 放流野生間: $F_{1,340}$ = 15.1, P < 0.001 ）。繁殖時期は野生魚の方が放流魚よりも早い傾向にあり、野生魚は約 60%の個体が 10 月までに繁殖を終えるのに対し、放流魚は翌年 1 月にかけて幅広い期間で繁殖した（Fig. 3-3）。

産卵床は流程内で集中して分布する傾向が認められ、9−11 月の前期群は上流部の産卵場も利用するのに対し、12−1 月の後期群は下流部の産卵場を集中的に利用した（Fig. 3-4）。下流部の産卵場付近には、護岸から湧き出る湧水が観察され、水温が下がる 12−1 月には産卵床が集中分布しており、豊平川では後期群の産卵場は限られていた。

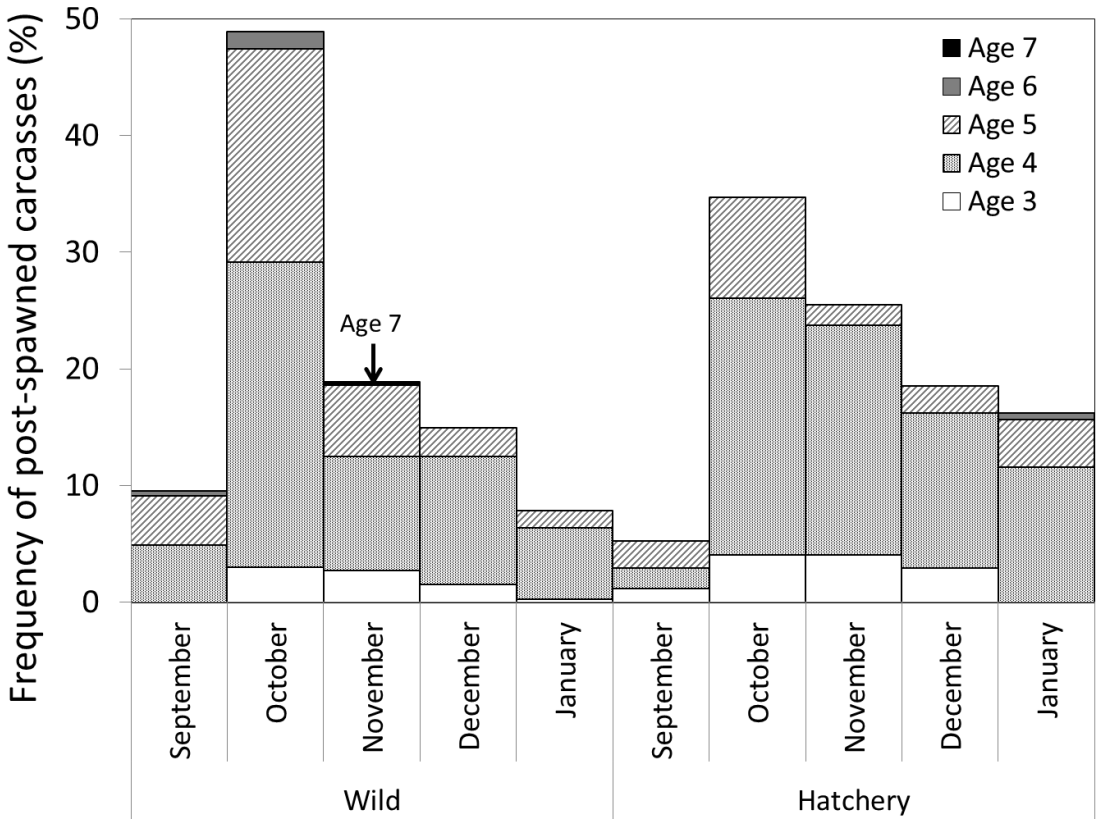

Fig. 3-3 Spawning season timing distribution for wild and hatchery chum salmon *Oncorhynchus keta* (data combined) in the Toyohira River for 2003–2006 brood years.

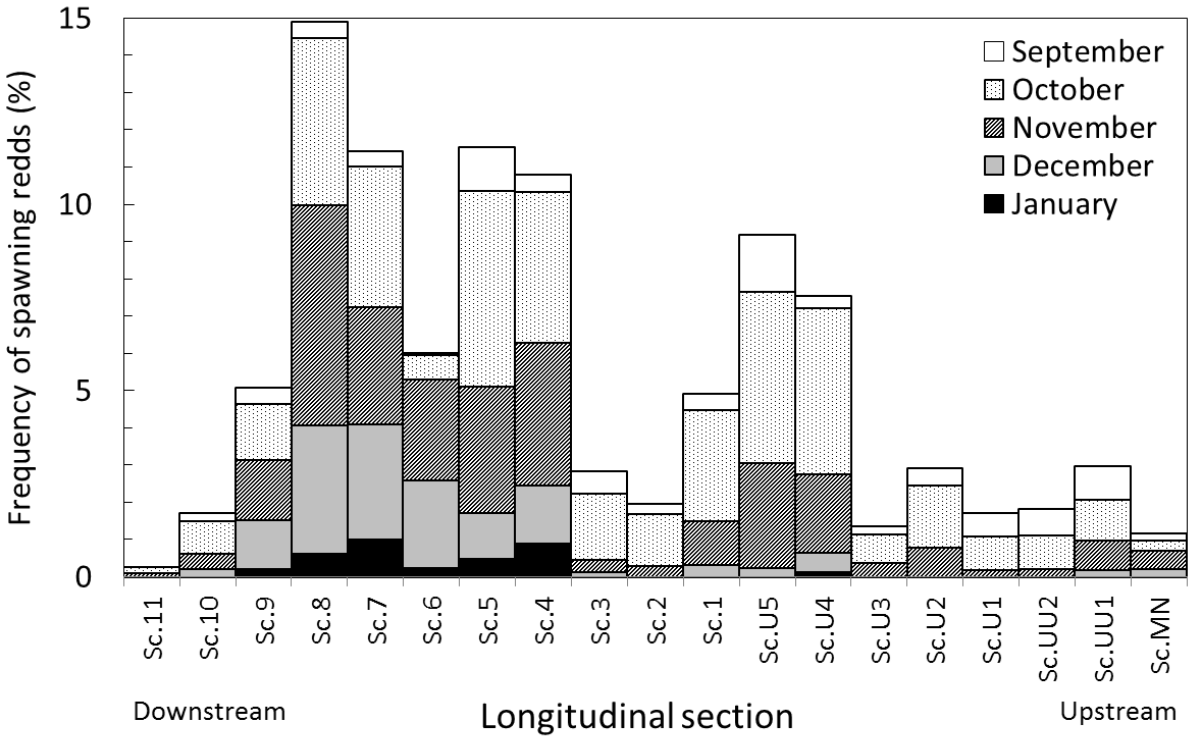

Fig. 3-4 Longitudinal distribution of chum salmon *Oncorhynchus keta* redds in each survey section and month in the Toyohira River between 2003 and 2012.

4. 考察

1) 野生個体群の特性

豊平川に回帰するサケ親魚のうち野生魚の比率は 59.2−75.8%と推定され、いずれの年級においても放流魚より高かった。大規模なふ化放流事業が行われている千歳川からの迷入魚も 0.6%と非常に少なく、豊平川に遡上するサケの大部分は、豊平川で自然産卵によって生まれた野生魚であると考えられた。2004 年 3 月－5 月に豊平川で実施した降海稚魚のトラップ調査において、自然産卵由来の無標識の稚魚が 75.2%（n = 230）を占めており（鈴木俊哉、水産研究・教育機構、未発表）、稚魚の時点でも多くの野生魚が確認されている。さらに、その割合は同じ年級群の回帰親魚に占める野生魚の割合と一致した（2003 年級群の回帰親魚に占める野生魚割合 = 75.8%）。ここでは、豊平川におけるサケ野生個体群の特性とその存続可能性を考察する。

1981 年から復活した豊平川のサケの自然産卵は、2009 年で 7 世代を超え、放流魚と野生魚の間には、成熟年齢や繁殖時期に相違が認められた。サケの自然産卵に必要な条件にはこれまで湧水の存在が指摘されており（佐野 1959; 小林 1968）、湧水の豊富な千歳川においては 12 月以降の遡上魚に占める野生魚の割合が高い（森田ほか 2013）。ところが、豊平川では、野生魚の割合が 10 月に最も高かった。これは、冬期間の水温が千歳川に比べて低くなる豊平川においては（Fig. 3-5a）、後期群の稚魚は浮上・降海のタイミングが遅れるため、前期群の稚魚の方が生き残りやすい可能性が考えられる。遡上が途絶える以前の昭和初期（1929–1930 年）の

記録には、豊平川のサケ遡上時期は10月初旬–11月中旬までと記されており（北海道庁 1930−1931）、元来の豊平川のサケ個体群は、千歳川の個体群とは異なり、前期産卵群が中心であった。また、豊平川に遡上した4年魚のサケの卵サイズは、千歳川のサケよりも大きいことも報告されている（岡本 2001）。人工ふ化放流を継続して行うと、稚魚期の餌が豊富な人工環境下に適応するように、卵サイズが小型化する可能性が指摘されており（Heath et al. 2003）、日本の人工ふ化放流河川においても卵サイズが経年的に小型化する傾向が認められている（Hasegawa et al. 2021）。豊平川には、豊平川の環境に適応した野生魚個体群が定着しており、千歳川とは異なる性質を持つと考えられる。

同じサケ属の事例として、北米のワシントン湖に移殖されたベニザケ *Oncorhynchus nerka* や南半球のニュージーランドに移殖されたマスノスケ *Oncorhynchus tshawytscha* では、新たな環境に対して数世代で適応進化を遂げたことが明らかとなっている（Hendry et al. 2000; Kinnison et al. 2011）。このように移殖されたサケ属魚類であっても、個体群増加率を高めるように、新たな環境に適応進化する能力がある。現在、豊平川に遡上するサケの起源は千歳川由来の移殖魚であると考えられるが、豊平川においても、移殖放流を継続して実施することは、野生魚の新たな環境への適応を鈍化させる可能性がある。

一般に、放流魚の適応度は野生魚よりも劣る傾向にあるほか（Araki et al. 2008; Araki & Schmid 2010）、野生魚の河川回帰率が放流魚より高くなる事例は日本のサケにおいても報告されている（春日井 2011）。特に豊平川

の放流魚のように、他河川由来の稚魚を移殖放流する場合は、放流魚の適応度が低い傾向にあり、放流が野生魚の適応度を低下させることが懸念されている（Araki et al. 2008; Araki & Schmid 2010）。さらに、放流魚が野生魚に与える影響として、遺伝的多様性の喪失、病気の伝播、人工環境下に適応した個体に選択が働く「家魚化」の弊害などが指摘されている（原田 2004; Stevens 1998; Levin et al. 2001）。これらのことを踏まえ、豊平川におけるサケ野生個体群を保全していく必要がある。

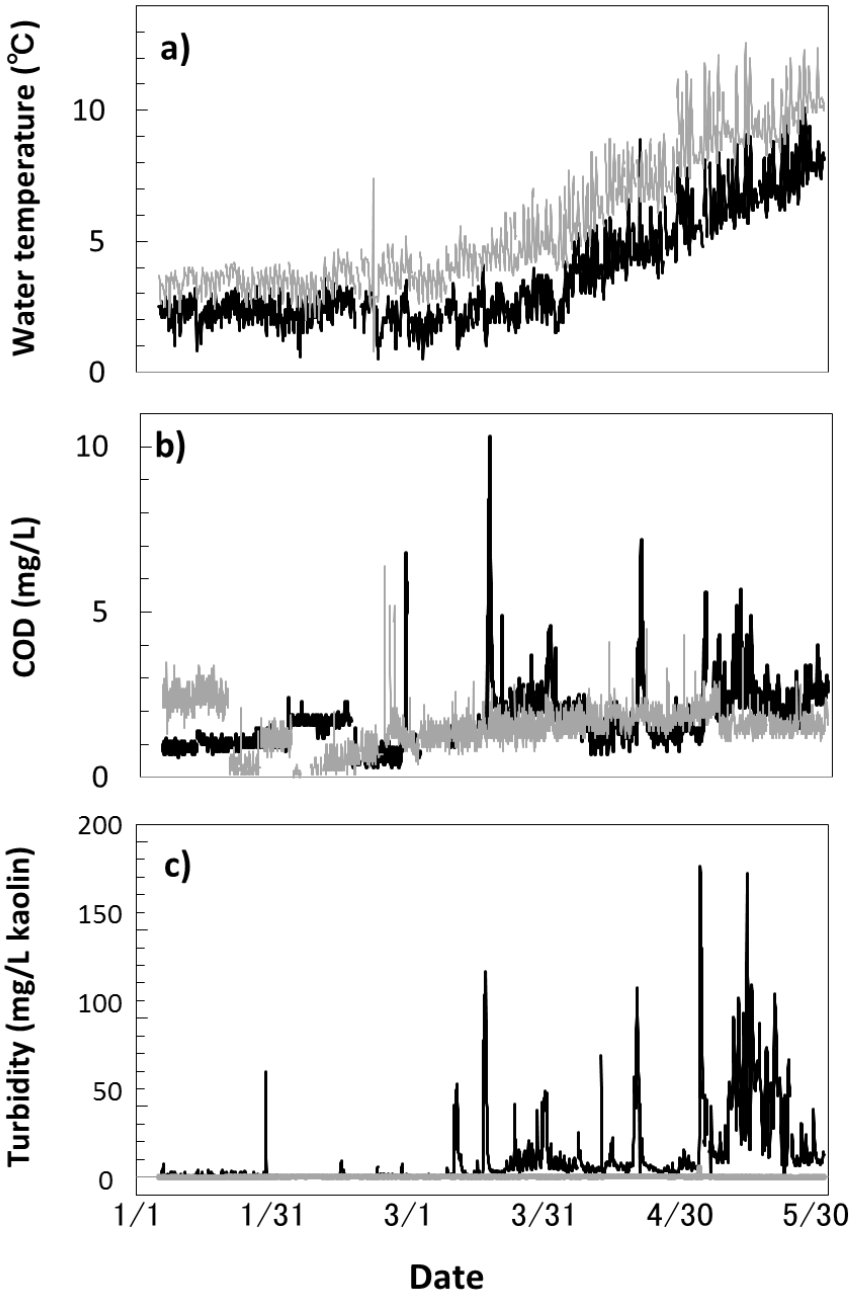

Fig. 3-5 Water temperature (°C), COD (mg/L), and turbidity (mg/L kaolin) in the Toyohira River (black line) and the Chitose River (gray line) between January and May, 2004. Data were obtained from the Water Information System released by the Ministry of Land, Infrastructure and Transport, Japan. Water quality was surveyed at Sc.U1 in the Toyohira River and at Ch 1 in the Chitose River in Fig. 3-2.

2) 野生個体群の存続可能性

豊平川の放流魚の河川回帰率は0.18%（0.09−0.33%）で、千歳川から放流された同一年級群の河川回帰率が 0.17%（0.11−0.25%）であるため（北水研 未発表)、両河川から降海したサケ稚魚の海洋生存率は同程度であると考えられる。一方、豊平川における野生魚の卵から稚魚までの生存率は平均 12.6%と推定され、千歳川で推定されている 20%よりも低い値であった（森田ほか 2013)。本章では、放流稚魚と野生稚魚で河川回帰率が等しいと仮定し、野生魚の初期生存率を推定した。しかし、一般には野生魚の方が放流魚よりも生存率が高いと指摘されており（春日井 2011; Jonsson et al. 2003; Beamish et al. 2012; Melnychuk et al. 2014)、その場合には、豊平川の野生魚の初期生存率はさらに低い可能性もある。豊平川に遡上した親魚と千歳川に遡上した親魚から人工採卵した種卵が浮上するまでの生存率の比較では、両者に大きな差は認められず、豊平川で自然産卵している親魚や卵が質的に劣っている可能性は低い（豊平川採卵群の生存率、1992−1996 年級：83.5−91.6%、平均 88.8%、千歳川採卵群の生存率 1992−1996 年級：63.6−92.8%、平均 80.8%、さけ科学館未発表資料)。これまでの調査で、豊平川におけるサケの産卵環境は、水深、流速、産室の深さにおいて、北海道の他の自然産卵河川で行われた調査結果と同等に保たれており、産卵床内の砂礫の組成も含め、サケの生育に適した環境であった（有賀・鈴木 2009)。また、豊平川の自然環境下における発眼卵から浮上までの生存率は約 73%と良好であった（有賀・鈴木 2009)。しかし、稚魚が河川内で成育する 3 月から 5 月の COD が、サケ科魚類の生息する環境

基準として環境省が定めている 3mg/L を超えることが頻繁に生じており（Fig. 3-5b; COD > 3mg/L の観測頻度、豊平川 11.5%、千歳川 0.4%）、濁度も豊平川の方が千歳川よりもはるかに高い（Fig. 3-5c）ことから、豊平川の水質環境は現在でも良好であるとは言えない。千歳川は湧水が豊富で水量・水質共に安定している一方で、都市を流れる豊平川は、市街地からの排雪が河川敷に堆積され、雪解けと共に融雪剤等を含む汚染された排水が川に流れ込む。濁水はサケ科魚類の稚仔魚の生存に影響を与えることが知られており（Robertis et al. 2003; 山下ほか 2007; Yamada & Nakamura 2009）、豊平川における融雪出水期の水質悪化が、自然産卵によって浮上する稚魚の生存率や採餌効率を悪化させている可能性が考えられる。また、野生のサケ稚魚が採餌行動を行う微生息環境は流速が 10cm/s 以下の岸辺の緩流域であるとされるが（長谷川ほか 2011）、護岸がなされている豊平川ではそのような環境は多くない。これらの都市河川特有の問題が、豊平川のサケにおける卵から稚魚までの生存率を制限する要因と考えられる。

野生魚の個体群増加率（R_0）は 0.32（0.16–1.04）で、2003 年級以外は $R_0 < 1$ であった（Table 3-2）。産卵親魚数が 1,350 尾と少なかった 2003 年級の個体群増加率（R_0）が 1.04 であったのに対し、産卵親魚数が 1,640–2,400 尾の年級では、個体群増加率（R_0）は 0.16–0.28 と低かった。また、個体群増加率が高い 2003 年級では、卵から稚魚までの生存率が 22.2%と推定され、千歳川の 20%と同等の高い生存率であった。遡上数が多い年には、サケの個体群密度が高くなるため、産卵適地にサケが集中し、既に形成された産卵床を他個体が掘り返すなどによる密度効果が働いている可能

性がある。つまり、放流魚を導入することで豊平川の環境収容力以上の親魚が回帰し、サケの産卵に適した環境が充分にないため、個体群増加率（R_0）が 1 以下になった可能性がある。一方、個体群増加率は海洋における生存率、すなわち河川回帰率にも左右され、その河川回帰率も常に一定ではない。調査対象となった 2003–2006 年級の 4 カ年は、豊平川の放流魚の回帰親魚数および河川回帰率が連続して減少していたほか、近郊の千歳川の河川回帰率も特に低かった年級群であった（千歳放流魚の河川回帰率 2003–2006 年級: 0.11–0.25%, 平均 0.17%, 2001, 2002, 2007, 2008 年級: 0.46–1.27%, 平均 0.79%, 水産資源研究所未発表資料）。仮に、河川回帰率が良かった年級（0.79%）を想定した場合は、豊平川の野生魚の個体群増加率（R_0）は平均で 1.4 と計算され、自然産卵だけでも個体群が維持できる数値であった。つまり、今回調査を実施した 2003–2006 年級は、海洋生活期中の死亡率（漁獲死亡を含む）が特に高かったために $R_0 < 1$ となった可能性もある。

また、豊平川と同じく札幌の市街地を流れる、新川水系の琴似発寒川では、河川への公式な放流記録がないのにもかかわらず、毎年ほぼ同じ時期に 140–1,000 尾以上のサケが遡上し、自然産卵が継続して行われている（高山ほか 1996）。新川の河口近辺においてもサケ定置網漁は行われており、漁獲圧の影響を受けたとしても、札幌の市街地を流れる河川で自然産卵によって個体群が維持できていることから、豊平川においても野生サケ個体群が存続できる可能性はあると考えられる。ただし、豊平川の野生魚に対する漁獲割合は不明であり、今後明らかにする必要があるだろう。

第 4 章　河川地形とサケの産卵環境、卵の生存率との関係について

1. はじめに

太平洋サケ属の産卵場所は、河川地形と密接な関係があることが知られている（Montgomery et al. 1999; Hanrahan 2007; Mouw et al. 2014）。河川水の河床への浸透、砂礫層を通って湧出する河床間隙水、地下水が湧き出る流路など、様々な環境要因がサケの産卵する場所と関係がある。産卵環境の違いにより、太平洋サケ属の間で産卵場所や遡上時期にばらつきが生まれる（Geist et al. 2002）。同一河川における産卵時期の違いに基づく遺伝的分化（時間による隔離）が、古くから最も一般的とされてきた異所的分化（距離による隔離）と同様に重要であることが広く認識されるようになった（Hendry & Day 2005, Braga-Silva & Galetti 2015）。産卵環境の多様性は、最適な産卵時期の違いをもたらし、結果として多様な遡上時期を持つ個体群が形成される。アラスカのユーコン川とロシアのアムール川では、夏遡上と秋遡上の遡上時期の異なる 2 つのサケの個体群がいることがよく知られている。夏遡上のサケは夏に川に入り、川の下流域で産卵する傾向があり、秋遡上のサケは秋に川に入り、一般的に地下水が湧出する場所で産卵する（Olsen et al. 2008）。多様な繁殖時期を持つ個体群が存在することで、個体群の安定性が向上し（ポートフォリオ効果）、回復力が高まる可能性が高い（Schindler et al. 2010）。

洪水対策の河川改修や都市の利水は、河川の地形や流量を変化させ、それによってサケの産卵環境に影響を与えていると考えられる。サケの産

卵環境に関するこれまでの研究は、アラスカやカムチャッカ半島などの大流域の自然河川で行われており（Leman 1993; Mouw et al. 2014）、都市部の河川を対象とした研究はほとんどない。さらに、大都市の河川に生息するサケは、産卵を終える前に死亡することが多い（Feist et al. 2011; Scholz et al. 2011; Spromberg et al. 2016）。河川改修によって直線化された河川は、蛇行や網状流路が発達する自然河川よりも均質な環境となるため、多様な個体群構造が生態系の安定に寄与するというポートフォリオ効果が機能しにくい可能性がある。また、人工的に環境を変化させた都市河川は、ある特定の遡上時期のグループにとって好ましい産卵環境が提供できない可能性がある。これらの仮説を明らかにするためには、親魚の産卵環境だけでなく、これまで都市河川ではほとんど明らかにされてこなかった卵の死亡率や卵から稚魚までの生存率についても検討する必要がある。このような調査は、都市河川における野生サケの保護計画を策定するために必要であり、ひいては都市部における野生生物と人間の対立を調整するための戦略にも貢献するものと考えられる。都市の自然が提供する生態系サービスは、都市住民の心身の健康を支えるものでもある（Coutts & Hahn 2015; Banerjee et al. 2021）。

1980 年代以降、豊平川を含む日本の河川の水質が大幅に改善されたため（Morita et al. 2006）、本章研究では、河川改修によって生息環境が劣化した河川地形に着目し、札幌市を流れる豊平川において、サケが産卵する河床地形、産卵床の環境要因、卵の死亡率を遡上時期（前期・後期）との関係で明らかにすることを目的とした。そこで、3 つの異なる野外調査

のデータを用いた。河床地形と河床間隙水の流れを用いて地形単位を定義し、サケが産卵床を形成する河床地形が遡上時期によって異なるか検討した。埋設卵実験による卵の死亡率は、産卵環境との関係から検討した。さらに、トラップ調査より降下稚魚数を推定し、卵から稚魚までの初期生存率を算出した。大都市を流れる豊平川の地形は、河川改修により河道幅が狭まり、直線化が進み、かつて、網状流路が発達していたころに比べて二次流路は減少した。二次流路は、冬季に本流よりも水温が高くなる（Swale et al. 1986）。また、都市化（舗装材による雨の浸透の減少、地下水の過剰使用、地下鉄の整備など）により、地下水位は大きく低下している。そのため、仮説として二次水路の暖かい地下水の浸透（Mouw et al. 2014）に依存する後期群のサケは、都市河川でより影響を受けている可能性がある。本章研究では、調査結果をもとに、都市河川における野生サケ個体群の存続のために重要となる要因を考察し、今後の保全対策のあり方を提示する。

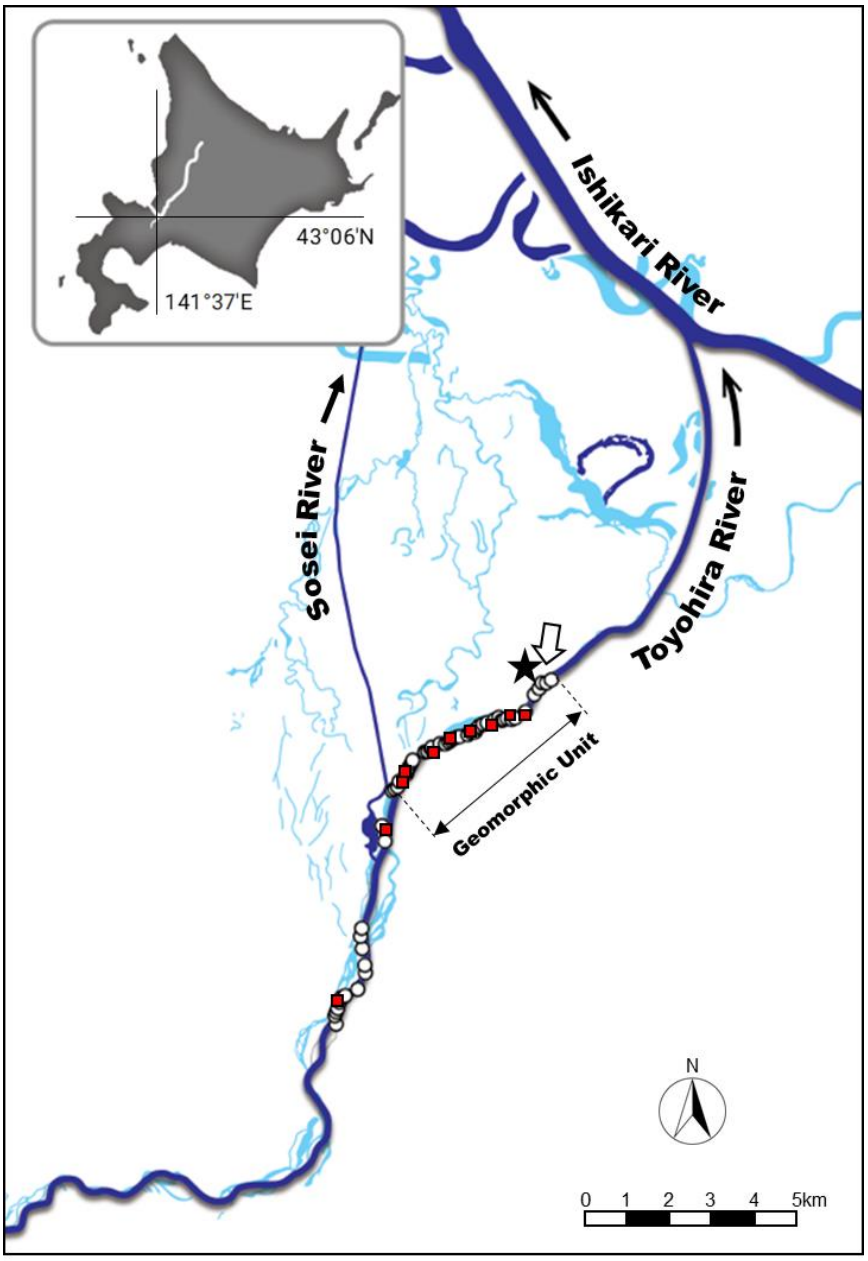

Fig. 4-1 Map showing the current, straightened channel of the Toyohira River (dark blue), Hokkaido, Japan, and the likely configuration of the river's meandering or braided channels circa 1900 (light blue) (sources: Geospatial Information Authority of Japan [1918, 2021]; Sapporo City History Editorial Board [1953]; and The Japan Map Center [1995]). Dashed lines mark the study area of the geomorphic units; red squares denote locations in the buried-egg experiment; open arrows show the locations of fry out-migration traps; and open circles signify the spawning redds of chum salmon in 2020. The thinner dark blue line labeled the Sosei River is an artificially excavated waterway created in the 1870s. The discharge volumes on Fig. 2-2 is recorded at the Kariki point indicated by a star symbol.

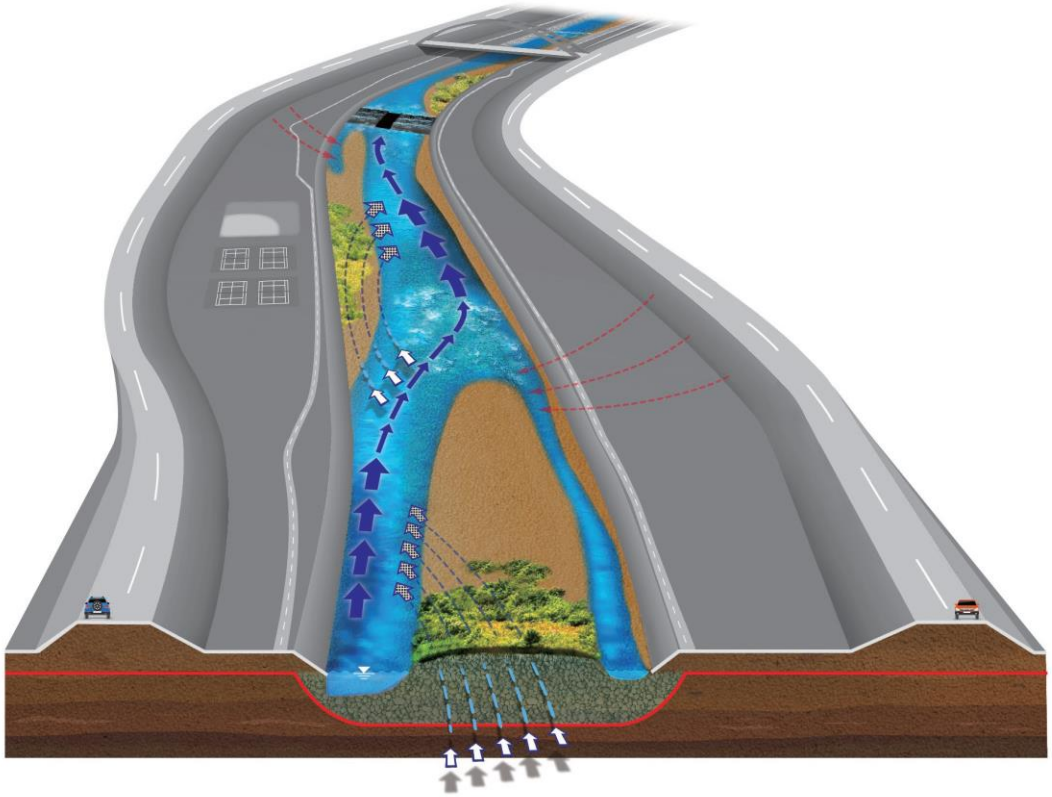

Fig. 4-2 Schematic diagram of the Toyohira River riverbed and floodplain geomorphology in the metropolitan area (Sapporo city), depicting hyporheic and groundwater flows (modified from Geist & Dauble [1998]; Tonia [2005]). The riverbed is demarcated into two distinct zones: the floodplain, which is utilized for human activity, and the low-flow channel, where river water flows between revetments during normal water levels. The channel was divided into riffles (thin blue arrows) and pools (thick blue arrows); there is a downwelling zone upstream of gravel bars (open arrows), with hyporheic flows through the gravel bar (dashed blue lines), and an upwelling zone downstream or to the side of gravel bars (gray arrows). Because the groundwater level was higher than the lowest riverbed elevation, groundwater would seep into the secondary channels (dashed red arrows). A series of groundsills (parallel black lines) have been constructed across the riverbed.

2. 調査方法

1) 河床地形と産卵床の分布

河床地形区分は、豊平川においてサケの産卵床の約 80%が分布する合流点の上流 11.45-14.95 km（標高 5.4-27 m）の範囲で実施した（Fig. 4-1）。産卵床のデータは、2020 年 9 月 29 日から 2021 年 1 月 6 日まで位置情報を解析に用いた。河川の地形単位は、主に河道の瀬と淵の連続によって定義されている（Leopold et al. 1964; Montgomery & Buffington 1997; Hanrahan 2007）。サケの産卵環境へ及ぼす要因を考慮し、ユニットの分類には、河床間隙水（Brunke & Gonser 1997; Tonia & Buffington 2011）および本流から分岐する二次流路の存在（Mouw et al. 2014）も含めた。そして、航空写真と現地調査により、砂礫堆、瀬、淵、二次流路、砂礫堆沿いの河床間隙水の浸透域、砂礫堆沿いの河床間隙水の湧出域、人工構造物の 7 つの地形単位に分類した（Fig. 4-2）。

砂礫堆は、サケの産卵時期の水位より比高が高く、裸地または植生に覆われている。瀬は、一般的に流速が速く、水深は比較的浅い場所である。淵は、水流が遅く、水深が深い場所であり、通常、2 つの瀬の間に位置する。二次流路は、本流から分岐し、主流路とおおむね平行に流れ、下流で再び主流路に合流する小規模な分流である（Moir & Pasternack 2008; Wohl et al 2016）。調査地は扇状地の扇端部に位置し、周囲の地下水位が河川水よりも高く、地下水の湧出があり、二次流路は本流よりも地下水の影響を強く受けている（有賀ほか 2014）。砂礫堆の上流側では河床間隙水の浸透が見られ、下流側では河床間隙水の湧出が起こる（Brunke &

Gonser 1997, Tonia & Buffington 2011, Zhou & Endreny 2013)。太平洋サケ属が産卵する地形と河床間隙水との関係を指摘する研究があることから（Geist & Dauble 1998, Greig et al. 2007, Mouw et al. 2014)、砂礫堆沿いの河床間隙水の浸透域と、砂礫堆沿いの河床間隙水の湧出域を区分した。また、人工構造物は、床止工と付随する護床工を示す。

QGIS ソフトウェア（バージョン 3.20.3）を用いて、地形単位と産卵床の位置を重ね合わせた結果、河床の 41.4%が水面より高い砂礫堆で覆われており、サケが産卵に利用できなかったため、水域のみを解析に用いた。

産卵に利用できる地形単位と実際に産卵に利用された地形単位との違いを前期群と後期群の遡上時期を考慮し、ボンフェローニ補正を加えたカイ二乗検定を実施した。この検定では、(1）産卵床は、河床地形に関係なく、利用可能な地形単位にランダムに形成される、(2）前期群と後期群が産卵に利用した地形単位に差はないという、帰無仮説を検証した。さらに、多項ロジスティック回帰分析を用いて、産卵床が形成された地形単位の構成が、遡上時期によって変化するかどうかを分析した。

産卵床調査は、サケの遡上期間である 9 月下旬から 1 月上旬の間に約 14 日おきに実施した。なお、サケの産卵床調査では、見落とし、見間違い、二重カウントなどの誤差が生じる可能性がある。しかし、豊平川では通常、可能な限り徹底的に調査し、熟練した調査員が毎回調査を行うため、誤差は最小限に抑えられると考えられる。また、日本のサケは、アムール川の夏遡上のサケや秋遡上のサケのように生物学的に区分できる集団とは異なるが、日本では前期群や後期群などの遡上時期別に分けた管理がなされて

おり（Kitada 2014; Abe et al. 2019）、北米でも明瞭に分けられなくても便宜的に遡上時期別に分析している研究があることから（Beacham 1984）、本研究においても、11 月 15 日までに産卵したもの前期群、それ以降に産卵したものを後期群として解析した。また、サケの産卵床調査と並行して、産卵後のサケの死体を回収し、尾叉長の計測および鱗から年齢を査定した。

2) 環境測定と埋設卵実験

発眼卵から孵化までと、発眼卵から浮上までの死亡率と、産卵床の環境要因を明らかにするため、人工授精した卵を産卵床内に埋める埋設卵実験を行った。埋設卵実験を実施した場所は Fig. 4-1 に示した通りである。ここで用いたデータは、有賀・鈴木 （2009）で発表されたもので、遡上時期を考慮し、前期群と後期群に細分化した。この実験では、さけ科学館で採卵した受精卵を使用した。前期群の実験には 2003 年 10 月 8 日にメス 2 尾、オス 2 尾から人工授精した卵を用い、後期群の実験には 2003 年 12 月 10 日にメス 4 尾、オス 2 尾から人工授精した卵を使用した。受精卵は発眼期まで孵化槽で飼育し、その後、豊平川の同年の産卵床内へ埋設した。

発眼卵は、1 箱に 200 粒ずつ Whitlock-Vibert ボックスに入れ、自然産卵された卵が見つかる深さに埋めた。Whitlock-Vibert ボックスは、プラスチック製で、スリットや穴が開けられており、通水性がよい。ボックスの構造は、2 段に仕切られ、上段に発眼卵を収容すると、ふ化後の仔魚は下段に移動する仕組みとなっており、稚魚まで成育すると、自らボックスの外に泳ぎ出ることができる。埋設作業は、前期群は 2003 年 11 月 5 日に、

後期群は2004年1月5日から7日にかけて実施した。埋設する産卵床は、それぞれの時期に産卵床が多く形成された場所からランダムに5ヶ所ずつ選ばれ、各産卵床に6個のWhitlock-Vibertボックスを埋めた。合計で10床×6箱×200粒の卵を埋設した。なお、1つの産卵床に埋設した6箱のうち、3箱はふ化時に回収し、死卵数を数えた。残りの3箱は、稚魚が逃げないように透水性があり空間を確保できる（稚魚の生存に影響しない）ネットで覆い、稚魚の浮上時期まで埋めておき、回収後、死んだ個体（卵と稚仔魚）の数を数えた。発眼から浮上までの過程には、ふ化までも含まれる。発眼から浮上までの実験において、前期群の1つの産卵床が凍結し、後期群の1つの産卵床でWhitlock-Vibertボックスが流失したため、これらのデータは得られなかった。

発眼卵からふ化までと、発眼卵から浮上までに死亡した個体を計数した。Whitlock-Vibertボックスを引き上げるタイミングは、同じ場所で観測していた水温データから、積算温度を算出して求めた。前期群と後期群では、孵化までと浮上までの時間が異なっていた。前期群は、発眼卵埋没後52日目に孵化までの死亡数を数え、卵埋没後144日目に浮上までの死亡数を数えた。一方で、後期群は、同様に81−83日後、158−160日後に死亡数を数えた。このように、孵化と浮上までの時間（日数）が2つの遡上群で異なるのは、産卵床の水温の違いにより、各成育段階までに必要な積算温度（孵化まで400−600℃、浮上まで700−1,000℃）に影響を与えたためと考えられる（Salo 1991）。死亡率は、発見された死卵や稚仔魚の個体数を埋めた卵の数（200粒）で割ったものであるが、途中に腐敗・溶解や形状の

崩れによって発見できないものがあった可能性があるため、死亡率は過小評価された可能性がある。

Whitlock-Vibert ボックスを埋設した 10 か所の産卵床の環境因子は、水深、流速、Fredle 指数（透水性を示す指標）、冬期間の河床内最高水温（1/1−1/20）を指標として用いた。水深（cm）は、盛り上がった産卵床の最も高いところから水面までの高さとして測定した。流速（cm/s）は、プロペラ風速計を用いて各産卵床直上で 10 回測定し、その平均値を使用した。産卵床の堆積物は、シャベルを用いて縦横 25 cm、深さ 20 cm 採取し、0.25 mm メッシュのふるいを用いて粒度分析した。粒度分布から産卵床の適性を示す指標である Fredle 指数を算出した（Lotspeich & Everest 1981; Rubin & Glimsäter 1996; Dumas & Marty 2006; Iida et al. 2017）。産卵床内水温は、データロガー（StowAway TBI32-20+50, Onset 社）を各産卵床の卵が埋設されている深さに埋め、1 時間間隔で測定した。解析では 2004 年 1 月 1 日から 20 日までに記録した最高値を冬の最高河床温度として使用した。また、河川の平均水温が 3℃を下回る期間（2003 年 12 月 26 日から 2004 年 3 月 25 日まで）を冬期と定義した。

前期群と後期群の産卵床における環境変数の差は、ガウス分布を用いた一般線形モデル（GLM）を用いて検定した。環境パラメータは主成分分析により集約した。2 つの遡上時期グループ間の死卵数は、一般線形混合モデル（GLMM）を用いて検定した。埋設卵実験の解析は、誤差を負の二項分布、産卵床をランダム効果として用いた以下の GLMM でおこなった（式 4.1）。

$$Number\ of\ dead\ eggs \sim Run\ time + Stage \quad (4.1)$$

ここで、Run time（early-run or late-run）および Stage（hatched or emergenced）はカテゴリー変数である。

または、遡上時期の効果を環境変数に置き換えた場合は、式（4.2）となる。

$$Number\ of\ dead\ eggs \sim PC1 + PC2 + Stage \quad (4.2)$$

ここで、PC1 と PC2 は環境変数を分析した主成分スコア（連続変数）である。

3) 野生稚魚降下数の推定と卵から稚魚までの初期生存率

自然産卵により生まれた稚魚の降下数を推定するために、稚魚トラップ調査を実施した。なお、前期群と後期群の稚魚は、降下するタイミングが同じであるため、遡上時期ごとの稚魚に区別はできない。2016 から 2020 年の 3 月 9 日から 5 月 10 日にかけて、平均 7.3 日（1−14 日）の間隔で産卵区間の最下流端に稚魚トラップを設置した（Fig. 4-1）。サケの稚魚が主に降下する時間帯として報告されている先行研究に基づき（小林 1953; Hoar 1958; Ali et al. 1959; Hasegawa & Takahashi 2013）、稚魚トラップの設置は、日没後 30 分から最大 3 時間 30 分までとした。2016 年と 2017 年は、900 cm^2 の面積の網（長さ 30cm、幅 30 cm、メッシュサイズ 3 mm）

を用いて、降下する稚魚を捕獲した。捕獲回数は 14−24 回で、1 分間の捕獲の後に数分間のインターバルがあり、合計 70 分以上の捕獲時間とした。2018 年から 2020 年に使用した稚魚トラップは、5 mm プラスチックメッシュ製で面積 2,150−2,500 cm^2（縦 50 cm、横 43−50 cm）を、護岸沿いに流すように設置した。トラップ時間は、流入するゴミの量によって異なるが、トラップ 1 回あたり 3−37 分であった。トラップは、1 晩に少なくとも 3 回、合計 30 分以上行った。

トラップ調査時の流速と流量から濾水率を求め、（4.3）−（4.5）の式を用いて単位時間当たりの稚魚の降下数を推定した 。

濾水量(m^3) = 流速(m/s) × 網断面積 (m^2)　（4.3）

濾水率 = 濾水量(m^3/s) / 流量(m^3/s)　（4.4）

単位時間当たりの稚魚の降下推定数（尾） = CPUE / 濾水率　（4.5）

なお、CPUE は努力量で、ここでは捕獲数（尾）を調査時間（分）で割り求めた。河川流量データは、国土交通省の水資源情報システム（http://www1.river.go.jp）より入手した。

また、2018 年 3 月 30 日−31 日に実施した 24 時間連続トラップよる降下稚魚調査（有賀ほか 2019）の結果を用いて、日降下稚魚数を外挿した。調査日の 1 時間当たりの降下数は 1 日の総降下数の 22.8−32.3%を占める（Table 4-1）。このことから、日降下稚魚数は、式（4.6）で推定した。

日降下稚魚数 ＝ 1 時間あたりの稚魚の捕獲数 ／ [（観測時間に対応する 24 時間連続調査時の 1 時間あたりの捕獲数） ／ （24 時間連続調査の総捕

獲数)］ (4.6)

また、シーズン全体の降下稚魚は、調査日の日降下稚魚数を AUC 法（Area Under the Curve）より積算して推定した（Hilborn et al. 1999)。AUC 法には不確実性が伴うが、調査日の間は直線的に降下稚魚数が変化すると仮定して、数年間の降下稚魚数を推定した。

解析には、自然産卵で生まれた野生サケの稚魚のみを使用した。上流から放流された人工ふ化放流魚も一部捕獲されたが、ほとんどの放流魚は人工給餌によりサイズが大きく（50 mm 以上)、容易に識別できた。野生魚のサイズ分布と重なる範囲の個体については、放流魚に施標した耳石温度標識を確認して野生魚を識別した。このため 2016 年から 2019 年は、68−159 尾/年の稚魚から耳石を採取した。2020 年は、体長でほぼ識別できたため、耳石温度標識を確認した個体は、16 尾（10.2%）のみだった。

河川に産卵された総産卵数は、各年級の産卵床数にメス 1 尾の平均卵数を乗じることで推定した（Table 4-2)。平均卵数は、岡本（2001）に従い、各年のメスの平均叉長をもとに推定した（式 4.7)。

総産卵数 ＝ 産卵床数 × 1 メスあたりの平均卵数 (4.7)

同一年級群の総産卵数から降下稚魚までの生存率を初期生存率とし、自然産卵による再生産の多寡を評価した。初期生存率は、サケの自然繁殖を評価する上で有用な指標である。なお、野生魚の卵は産卵中に減耗することが想定されるため（例：流失、捕食、掘り起こし、未受精)、メスの卵

がすべて産卵床で存在するとは仮定していない。

産卵床数と降下稚魚数との関係は、産卵床の総数に加え、前期群と後期群のそれぞれの産卵床数についてもピアソンの相関分析で関係を分析した。

Table 4-1 Summary of the 24-h trap survey of out-migrating fry, conducted on March 30–31, 2018 (after Aruga et al. [2019]). The gray zone indicates the time period from sunset to sunrise (17:58–5:19). The number of fish captured per unit effort (CPUE: number/hour) was determined for every hour based on at least 15 min of trapping. The total number of out-migrating fry per hour was estimated from the filtration rate based on the flow velocity at the mouth of the trap net and the flow rate of the Toyohira River at the time of the survey. The number of out-migrating fry captured per hour ranged from 0 to 4,283, for an estimated total of 12,690 fry per day. Because the number of out-migrating fry per hour during the trapping time of this study (beginning 30 min after sunset to at most 3.5 h after sunset) accounted for 22.8%–32.3% of the overall daily number of out-migrating fry, the number of out-migrating fry per day during the study period was estimated from the observed number of fry per hour divided by the average percentage of out-migrating fry per hour in the 24-h monitoring period.

Time	CPUE	Rate of water filtration	Estimated number of out-migrating fry per hour
13:00	0	0.0053	0
14:00	0	0.0052	0
15:00	0	0.0053	0
16:00	4	0.0052	774
17:00	0	0.0055	0
18:00	0	0.0054	0
19:00	20	0.0051	3,910
20:00	22	0.0051	4,283
21:00	3	0.0059	480
22:00	7	0.0058	1,144
23:00	0	0.0063	0
0:00	0	0.0068	0
1:00	0	0.0065	0
2:00	0	0.0065	0
3:00	4	0.0068	588
4:00	4	0.0068	588
5:00	4	0.0066	602
6:00	0	0.0067	0
7:00	0	0.0061	0
8:00	0	0.0070	0
9:00	2	0.0062	322
10:00	0	0.0066	0
11:00	0	0.0073	0
12:00	0	0.0075	0
Total	70		12,690

Table 4-2 Summary of the total number of redds counted in the study reach, the average number of eggs per redd, estimated total number of eggs produced, estimated number of wild fry migrating, and the egg-to-fry survival rate, for chum salmon in the Toyohira River, Japan, from 2015 to 2019.

Brood year	Number of redds	Average number of eggs (95% CI)	Estimated total number of eggs produced	Estimated number of wild fry migrating	Egg-to-fry survival rate (%)
2015	824	2,831 (2,762–2,900)	2,332,772	373,345	16.0
2016	605	3,162 (3,094–3,231)	1,913,296	456,907	23.9
2017	626	2,949 (2,874–3,025)	1,846,267	112,338	6.1
2018	616	2,821 (2,737–2,906)	1,737,787	132,322	7.6
2019	497	2,834 (2,741–2,926)	1,408,271	140,570	10.0

3. 結果

1) サケが産卵に用いる豊平川の河床地形の構成

サケの産卵床が形成された河床地形は、産卵に利用できる河床地形の割合とは有意に異なっていた（$\chi 2 = 429.86$, df = 5, $p < 0.01$; Fig. 4-3）。また、前期群と後期群との間で産卵に利用される河川地形は有意に異なっていた（$\chi 2 = 38.59$, df = 5, $p < 0.005$）。調査区間における河床地形の面積割合は、瀬（31%）、砂礫堆沿いの河床間隙水の流出域（22%）、淵（19%）、二次流路（13%）、砂礫堆沿いの湧出域（11%）であった。砂礫堆沿いの湧出域が占める割合は地形全体の 22%にも関わらず、前期群の産卵床の60%以上が形成されていた。次に産卵床が多く作られていた河床地形は二次流路で、後期群が選択的に利用していた。遡上時期によって利用される河床地形が変化していた（多項ロジスティック回帰モデル、$\chi 2 = 52.18$, df = 5, $p < 0.001$; Fig. 4-4）。前期群のサケは、主に砂礫堆沿いの湧出域で産卵し、後期群は砂礫堆沿いの湧出域と同じくらい二次流路で産卵していた。したがって、二次流路は前期群より後期群に選択的に利用されていた。

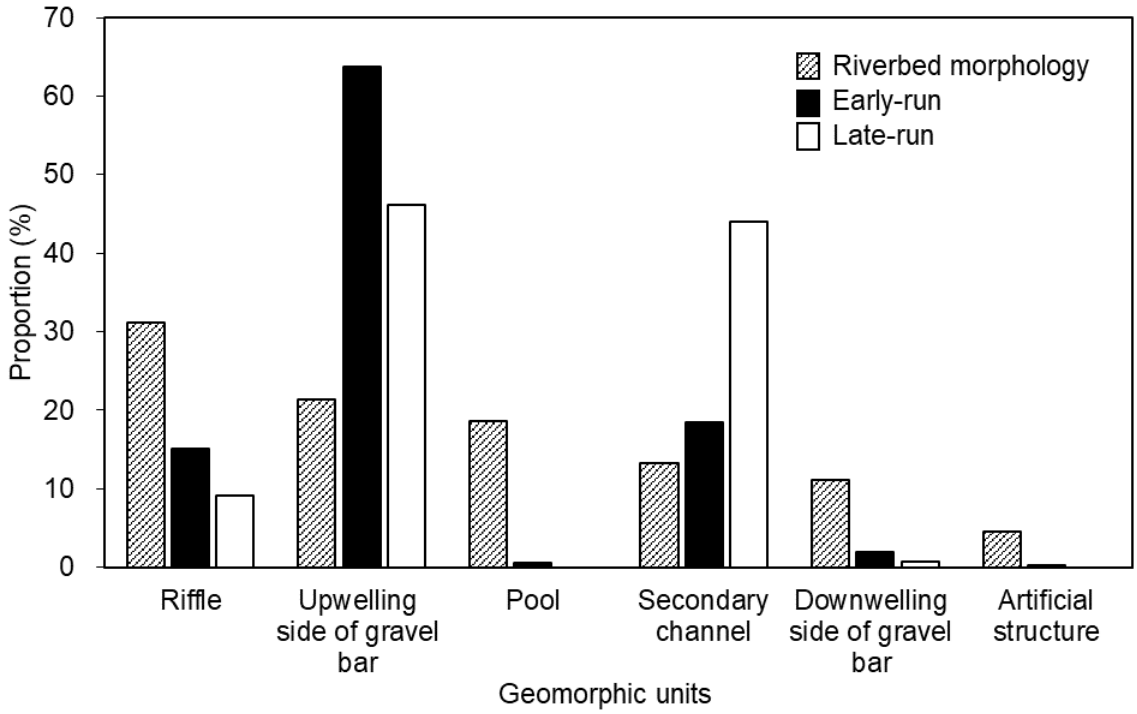

Fig. 4-3 Proportion of the geomorphic units available for spawning chum salmon (hatched bars, n = 1,665 total units) and the units where salmon built redds (early-run group: filled bars, n = 518 redds; late-run group: open bars, n = 132 redds).

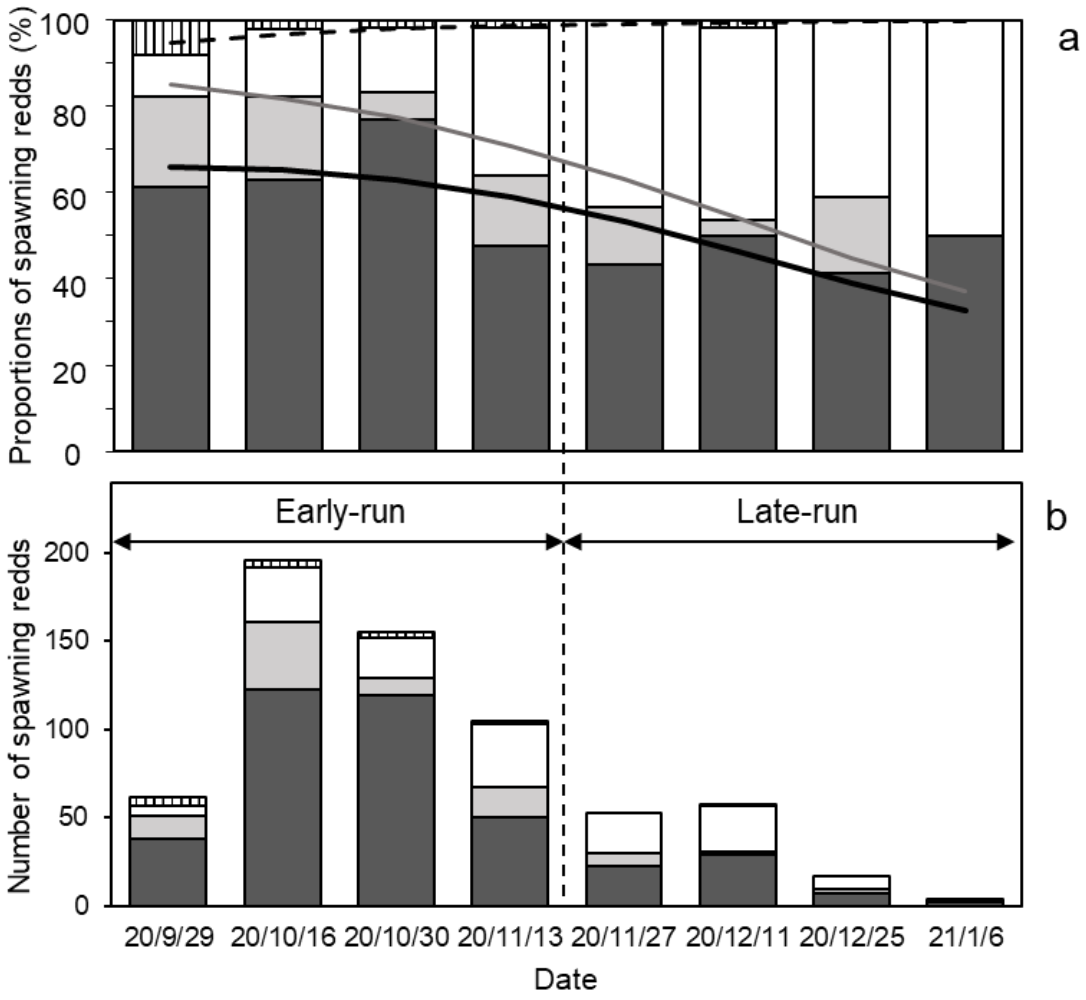

Fig. 4-4 The proportion (**a**) and numbers (**b**) of chum salmon spawning redds by geomorphic unit, as recorded in each survey that was conducted over one spawning season, from September 2020 to January 2021. The geomorphic units suitable for chum salmon to spawn were categorized as: upwelling zone of gravel bars (dark gray), riffles (light gray), secondary channels (unfilled), or other morphology (vertical stripes). Fitted logistic regressions show the accumulated probability for the habitats: upwelling zone of gravel bars (solid black line), riffles (solid grey line), and secondary channels (dashed black line).

2) 埋設卵実験による卵の死亡率、環境因子と遡上時期との関係

卵の死亡数は、発眼卵からふ化までと発眼卵から浮上までの成育段階に関係なく、前期群と後期群の産卵床で有意に差があった（$\chi 2 = 67.93$, df = 1, $p < 0.001$; Table 4-3）。また、冬期の河床内最高水温は、後期群の産卵床では、前期群と比較して有意に高かった（$F_{1,8} = 8.541$, $p = 0.019$; Table 4-3, Table 4-4）。

環境変数を主成分分析した結果、固有値が 1 より大きい主成分は PC1 と PC2 であり、分散はそれぞれ 56.0%と 27.5%で、合わせて 83.5%を表していた。第 1 主成分得点（PC1）は冬期間の河床内最高水温と負の相関、水深・流速と正の相関を示し、PC2 は粒径組成に基づく透水性の指標である Fredle 指数と正の相関を示した（Table 4-3）。死卵数は PC1 と負の相関があり（$\chi 2 = 6.60$, df = 1, $p = 0.010$; Fig. 4-5）、PC2 とは相関が見られなかった（$\chi 2 = 0.44$, df = 1, $p = 0.507$）（Table 4-3）。

Table 4-3 Inter-spawning group comparison of environmental variables (mean ± SD) and numbers of dead eggs by run-times of chum salmon in the Toyohira River, Japan (The original data is presented in Table 4-4). The number of dead eggs reported from the buried-egg experiment is the number of dead eggs per 200 eggs initially buried, with the corresponding mortality rate (%) in parentheses. The loadings of each environmental factor on PC1 and PC2 (with eigenvalues of >1.0), the proportion of each PC's account variability (%), and the results of each GLMM model are shown.

Variable	Early-run	Late-run			Factor loading	
					PC1 (56.0%)	PC2 (27.5%)
Environmental variables			*F*	*p*-value		
Flow velocity (cm/s)	31.0 ±11.5	22.0 ± 19.7	0.776	0.404	0.756	−0.339
Water depth (cm)	32.9 ± 5.6	23.2 ± 12.8	2.382	0.161	0.965	0.054
Fredle index	11.3 ± 8.6	9.4 ± 2.2	0.233	0.642	−0.046	0.947
Maximum riverbed temperature during winter (°C)	2.7 ± 0.8	5.5 ± 1.9	8.541	0.019	−0.857	−0.289
Number of dead eggs						
Egg to hatching stage	11.1 ± 3.3 (5.6%)	25.0 ± 7.9 (12.5%)				
Egg to emergence stage	4.8 ± 6.4 (2.4%)	58.7 ± 31.1 (29.4%)				
Model			χ^2	*p*-value		
RunTime model: Dead eggs ~ RunTime + Stage						
RunTime			67.93	<0.001		
Stage			0.66	0.418		
PC model: Dead eggs ~ PCs + Stage						
PC1			6.60	0.010		
PC2			0.44	0.507		
Stage			0.25	0.616		

Table 4-4 Environmental variables and the number of dead eggs for each spawning redd in the buried egg experiment, with 200 eggs initially buried in each box, by different run-times, for chum salmon in the Toyohira River, Japan.
n.d. = no data

	Early-run group					Late-run group				
Parameter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Environmental parameter										
Flow velocity (cm/s)	29.6	17.8	30.5	27.7	49.6	13.6	24.1	19.1	53.4	0.0
Water depth (cm)	37.3	35.7	29.0	25.0	37.3	26.5	34.0	8.0	36.0	11.5
Fredle index	3.7	14.5	24.9	5.9	7.4	9.1	11.5	7.3	7.2	11.7
Maximum riverbed temperature during winter (°C)	1.3	3.0	2.8	3.1	3.5	5.1	2.8	7.9	4.9	6.7
Number of dead eggs										
Egg-to-hatching stage	11.0	8.0	13.3	11.7	11.7	24.0	24.3	24.3	33.7	18.7
±SD	4.4	1.7	4.2	2.9	2.1	5.0	8.5	5.1	10.1	6.0
Egg-to-fry stage	n.d.	3.3	12.0	1.3	2.7	53.0	37.0	60.3	n.d.	84.3
±SD	–	1.5	10.4	0.6	2.1	40.4	5.6	39.8	–	18.0

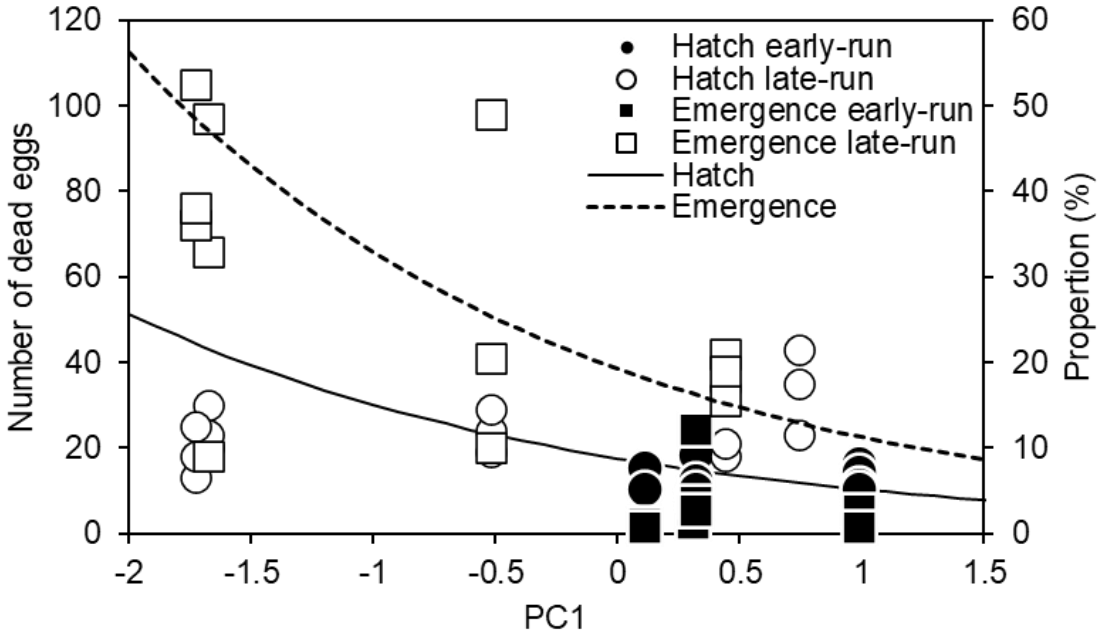

Fig. 4-5 Relationship between the principal component score (PC1) and the numbers of dead eggs in the buried-egg experiment (per 200 eggs) at the end of the egg-to-hatch stage (solid line, filled circles: early-run group; filled squares: late-run group), and at the end of the egg-to-emergence stage (dashed line, open circles: early-run group; open squares: late-run group). Regression lines are from the GLMM in Table 4-3.

3) 野生稚魚降下数の推定と卵から稚魚までの初期生存率

2015 年から 2019 年までの調査では、毎年平均 634 か所（範囲 497−824）の産卵床が形成され、総産卵数は年間平均 180 万個と推定された（Table 4-2）。稚魚トラップ調査から、推定稚魚降下数は 112,000−457,000 尾の稚魚がと推定され、初期生存率は 6.1−23.9%であった（Table 4-2）。また、産卵床の総数と推定稚魚降下数には相関がなかった（r = 0.438, p = 0.461; Fig. 4-6）。しかし、産卵床数を前期群と後期群に分けて解析すると、前期群の産卵床数と稚魚降下数には有意な正の相関が見られ、後期群との間では相関は見られなかった（前期群 r = 0.994, p < 0.001, 後期群 r = -0.015, p = 0.982; Fig. 4-6）。したがって、豊平川における自然再生産には前期群が大きく貢献していることが示唆された。

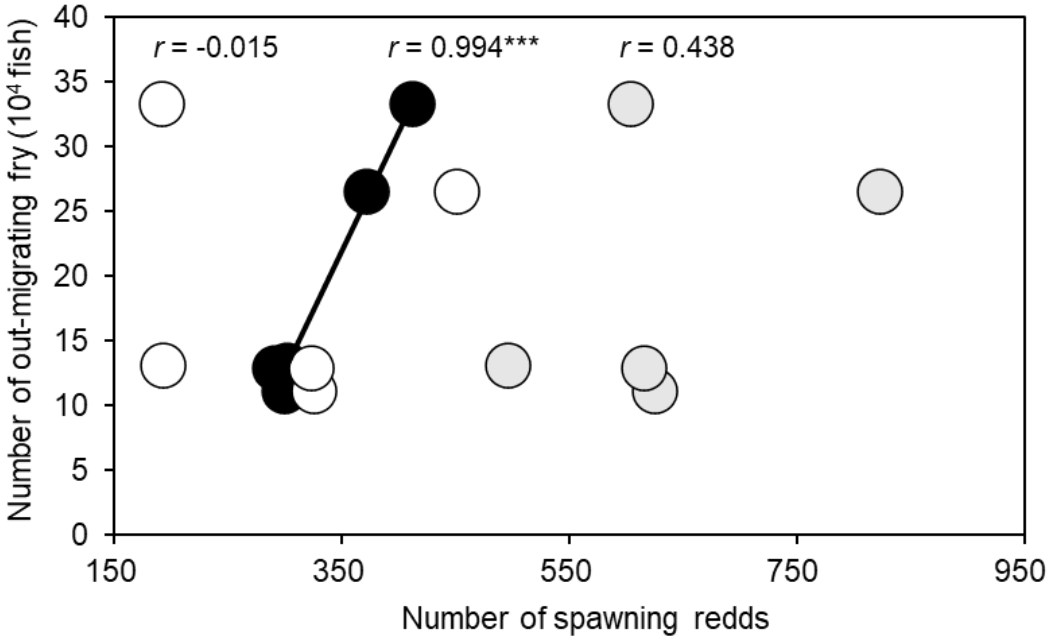

Fig. 4-6 Relationships between the total number of chum salmon spawning redds (gray circles), the number of spawning redds of the early-run group (filled circles), the number of spawning redds of the late-run group (open circles), and the estimated total number of out-migrating fry. A liner regression line is shown for a significant relationship. *r* is the Pearson's correlation coefficients for the early-run, the late-run, and the total spawning redds. Asterisk denotes significance at $p < 0.001$.

4. 考察

都市の河川においてサケが産卵する河床地形と、産卵環境および卵の死亡率、および自然再生産との関連性を遡上時期によって検討した。サケの産卵床は、ある特定の河床地形に集中しており、サケが産卵のために特定の河川地形を選択していることが示唆された。また、前期群と後期群で産卵床が形成される河床地形の傾向が異なり、前期群は砂礫堆沿いの河床間隙水の湧出域、後期群は地下水が染み出す二次流路の選択割合が増えることが示された。埋設卵実験では、前期群の卵の死亡率が低かった一方で、後期群では死亡率が高かった。冬期の河床内最高水温が高い後期群の産卵床で、卵の死亡率が高かった。このことから、現在の豊平川では、前期群の自然再生産が野生稚魚の生産に最も寄与していることが推測された。このように、人間活動による制約が強く、単調な河川形態を示す大都市圏の河川では、野生のサケは、時空間的に変化する環境を巧みに利用して自然繁殖し、より多様度の高い個体群を維持していることがわかる。

本調査地では、河床地形の 40%以上がサケの産卵時期に水の浸からない砂礫堆で、サケが産卵に利用できない河川地形だった。これは、直線化した河道内では流路変動が少なく、澪筋が固定化することにより、河床の攪乱頻度が減り、砂礫堆が樹林化する都市河川の現状を反映していると考えられる（有賀ほか 2021）。前期群が河床間隙水の伏流水、後期群は湧水の影響を受ける地形を選ぶ傾向は、既存の研究と同様であった（Leman 1993; Mouw et al. 2014）。しかし、豊平川では全体の 6 割の産卵床が砂礫堆沿いの河床間隙水の湧出域に集中し、選択的に利用されていたのに対し、

Leman（1993）では伏流水の湧出域での産卵は 30−40%にとどまり、湧水の影響を受ける場所での産卵の方が多かった。この違いは、Leman（1993）が対象としたカムチャッカ川は、地下水の水温が年間を通じて 4−5℃と低いことや、溶存酸素量が高いことに起因していると考えられる。地下水の影響を受ける地形の産卵床では、夏遡上のサケがベストなタイミングでふ化することができ、初期生存率が高くなる可能性がある。

これまでサケの産卵と河川地形との関係が研究された多くの河川は、川幅が数キロに及ぶ大河で、大きな蛇行が続き、網状流路が発達した氾濫原や豊富な地下水が湧水する二次流路が形成されるような自然河川が多かった（Leman 1993; Mouw et al. 2014）。それに比べ豊平川は、扇状地河川で河床勾配が急峻で、都市を流れる河川であるため洪水対策として堤防が作られ、氾濫原は野球場やサイクリングロードに利用するため常時水が流れる河道は低水護岸で区切られ、さらに川幅が狭まり、これまでの研究された河川地形と大きく異なる。河川水は、砂礫堆の上流部で河床内へ浸透し、砂礫堆の中を通り抜け、河床間隙水となって砂礫堆の下流部から湧出することが知られているが（Tonia & Buffinglon 2011）、急勾配の豊平川では、溶存酸素濃度が高い河川水が河床内に浸透してから、速い流速で河床内を通過することにより、溶存酸素濃度が高い状態のまま砂礫堆沿いから湧出していると考えられる。さらに、砂礫堆を通過して湧出した河床間隙水は、冬期間の水温が河川水より高くなり、サケの卵の成長を促進する条件となる（Geist et al. 2002）。これらのことから、豊平川において砂礫堆沿いの河床間隙水の湧出域は、サケの産卵に適した環境であると考えられる。

二次流路は、二番目に多くの産卵床が形成され、特に後期群が二次流路を選択する傾向があった。豊平川において、前期群も後期群もサケが主に産卵する場所は、扇端部にあたり、地下水位が最低河床高よりも高く、低水護岸から染み出す地下水がみられる（有賀ほか 2021; Negishi et al. unpublished)。たとえば、2005 年 2 月 24 日に護岸の染み出しから観測した地下水の温度は 10.2℃、河川水温は 0.8℃であった（有賀未発表データ)。地下水位が高い河川では、地下水の湧出により二次流路の冬期水温が高くなることがある（Mouw et al.2014)。豊平川のサケの産卵期間は 9 月下旬から 1 月上旬までの約 4 ヶ月間と長いが、稚魚が沿岸で生存するためには、春の 3 月から 5 月の限られた期間（約 1 ヶ月間）で降下する必要がある（Morita & Nakashima 2015, 飯田ほか 2018)。 冬期に水温の高い場所で産卵された卵は、他の場所の卵よりも速い発達速度を示すことができる（Leman 1993; Webb & McLay 1996; Lisi et al. 2013)。豊平川では、このような後期群の産卵環境への適応により後期群の稚魚が前期群の稚魚とほぼ同じ時期に降下することができると考えられる。このことは、河床地形と水文環境の相互作用によって、サケの産卵時期に影響を与える不均一な水温環境が作り出されることを示唆している（Lisi et al. 2013)。産卵時期に遺伝性があることは知られているが（Morita 2018)、産卵時期の違いに合わせて産卵場所の選択性にも遺伝性があるのかもしれない。二次流路の平面的な面積割合は大きくないが、かつて豊平川扇状地で見られた湧水起源の小河川がほぼなくなってしましまった現代においては貴重な環境であり、冬期に水温が高い河川地形が存在することで、狭められた川幅で限

られた環境となった都市河川においても異なる遡上時期の自然再生産が維持されているのかもしれない。

埋設卵実験では、水深が浅く、流速が遅く、冬の水温が高い環境で、卵の死亡率が増える傾向にあった。サケの卵は、河床から深さ 20 cm 程度の深さに埋まっているが（Burner 1951; Smith 1973; 有賀・鈴木 2009）、浅い水深の環境で産卵した卵は、水位変動によって産卵床が水面に出て、卵の死亡率が増す危険性が高い。また、流れの速い河床では、河床の広い範囲に高濃度の溶存酸素が発生することが知られている（Cardenas et al. 2016）。卵の生存率は河床間隙水の溶存酸素濃度に大きく依存するため（Rubin & Glimsäter 1996; Malcolm et al. 2003）、速い流速はおそらく卵の死亡率を低下させると考えられる。一方で、地下水の溶存酸素濃度は低い傾向にあり（Fraser & Williams 1998; Winter et al. 1998）、このことが卵の高い死亡率に寄与した可能性がある。卵や仔魚の酸素消費量は、発育段階、水温、および溶存酸素量によって変化する（Greig et al. 2007）。ふ化から浮上までの酸素消費量が増えるため（Peterson & Quinn 1996）、溶存酸素量が少ないと死亡する危険性が高まる。二次流路に染み出す地下水の溶存酸素量が低いことが、卵の死亡率に影響した可能性がある。PC1 と死亡率との関係は有意であったが、同じ PC1 の値でも後期群の方が卵の死亡率は比較的高かった。豊平川の湧水は他の河川と比べて低い溶存酸素量に加えて、水質汚染を示唆する高い電気伝導度が報告されている（宋媛媛 2017）。このような地下水の水質が、総合的に卵の死亡率を高めている可能性がある。後期群は、卵の死亡リスクがあるにもかかわらず、水温の高

い二次流路で産卵しており、これは卵の死亡率と孵化後の稚魚の死亡率のトレードオフで説明できると考えられる。稚魚が降下するタイミングはその後の生存率に影響するため（Morita & Nakashima 2015）、後期群は水温が高い場所で産卵し、浮上するまでの時間を早める必要がある。降下するタイミングが遅ければ、（たとえ稚魚まで生存したとしても）、海で生存する可能性は低くなる。したがって、後期群が現在産卵している場所は、後期群にとって最も適応度の高い環境であると考えられる。言い換えれば、冬期の高い水温の産卵環境（仔魚の成長を早める）を選ぶことには、低い溶存酸素の環境（卵の死亡率が高まるリスク）を伴うというトレードオフがあり、それに加えて豊平川では地下水が汚染された水質であるというデメリットを含んでいると言えるであろう。したがって、本章研究で検討した環境要因だけでは、卵の死亡率のすべてを説明できるものではなかった。

本章研究では、礫層の透水性の指標である Fredle 指数を示す PC2 と卵の死亡数との間に関係は見られなかった。サケの卵や仔魚は Fredle 指数が 4.8 未満になると急激に増加することが明らかとなっている（鈴木 2008）。埋設卵実験のサイトは、すべてサケが産卵床を形成した場所であり、平均 Fredle 指数は 4.8 以上で十分な透水性が保たれていたため、卵の死亡率上昇の指標として検出されなかったと考えられる。

本章研究における稚魚降下数の推定は精度が高いとは言えず、より正確に日降下稚魚数を推定するためには、複数年にわたり、降下時期の異なるタイミングで 24 時間連続調査を実施する必要があるが、労力的に実現不可能であった。しかし、稚魚が降下する時間帯は、日没後数時間だとする

先行研究が多かったことから（小林 1953; Hoar 1958; Ali et al. 1959; Hasegawa & Takahashi 2013）、1 回の 24 時間連続調査から得られた推定値は、全体の結果に大きな誤差をもたらすものではなかったと考えている。本章研究で推定された降下稚魚数には、かなりの不確実性が含まれる可能性があるが、都市河川における野生稚魚の再生産効率を推定する上で貴重である。

豊平川における卵から稚魚までの平均生存率は 12.7%と推定された（ただし、推定精度は高くないかもしれない）。この割合は、第 3 章の結果と同様に、都市化に伴う河川改修の影響が少ない千歳川（同約 20%）よりも低かった（森田ほか 2013）。豊平川に代表される都市河川では、卵から稚魚までの初期生存率が低くなることが予想される。初期生存率が低くなる要因の一つに、埋設卵実験で証明された後期群の死亡率の高いことが考えられ、その結果、降下稚魚数の年変動は、全体の産卵床数ではなく、前期群の産卵床数としか相関がなかったと推定している。

これまでの河川地形とサケの産卵に関する先行研究の多くは、アラスカやカムチャッカ半島の河川で実施され、自然蛇行する礫床河川で実施されたものである。これらの水系には、主流路のほかに出水時に流路とつながる分流や、二次流路があり、後期群は地下水の影響を強く受ける二次流路を主に選択していた（Leman 1993; Mouw et al.2014）。 かつての豊平川は、網状流路が発達し、湧水を起源とした小河川が多数あり、河川沿いの遺跡からサケの骨やサケ捕獲用の漁具が発見されていることから（天野 2009）、後期群のサケが自然産卵する環境が豊富にあったことが示唆されている。

しかし、1920 年代に入ると、札幌市の都市化に伴い、地下水を水源とする小河川は姿を消し（石田 2002）、豊平川の堤防が作られ、河道を固定化する低水護岸の建設が始まった（工藤ほか 2012）。1920 年代には、すでにサケの遡上ピークは 10 月上旬から 11 月中旬となっていたことから（北海道庁 1929）、豊平川のサケ個体群は主に前期群によって構成され、後期群は地下水が染み出す二次流路の限られた条件の下で産卵するようになったと考えられる。現在、豊平川における野生魚の自然再生産は前期群に依存しており、砂礫堆沿いの湧出域が重要な産卵に重要な河床地形である。豊平川では、都市化に伴い、後期群の野生サケ個体群が減少しているが、多様な生活史の形質が維持され、ポートフォリオ効果を高めるためには、後期群を回復させることは必要である（Schindler et al. 2010）。

現在の豊平川における野生サケ個体群は、流速が速く、水深が深く、冬期の最高水温が低く（地下水の影響が少ない）、このため初期生存率が高い、砂礫堆沿いの湧出域に主に産卵する前期群によって維持されていると結論づけた。このような環境は、河川改修された都市河川においても維持されており、特に前期群にとって重要である。二次流路は地下水の影響を受けやすく初期生存率が低いが、冬期の水温が高くなるため、後期群の稚魚が適時に降下するための生息場所として重要である。大都市の流域におけるこれらの河川地形の特徴が、野生サケの個体群の多様性を維持する上で重要であると考える。

第 5 章　河川地形の経年変化とサケ産卵環境への影響

1. はじめに

1990 年代には、サケの遡上障害となっていた床止めに魚道が整備され、産卵範囲が広がった（岡本 2000）。豊平川には捕獲施設がないため、遡上したサケはすべて自然産卵し、2021 年で 10 世代目の野生魚が世代交代を繰り返し、年間約 1,000 尾の遡上数のうち 7 割にあたる約 700 尾が自然産卵由来の野生魚と推定された（有賀ほか 2014）。

豊平川は、1871 年に開拓使が置かれてから 140 年という地形学的には短い期間で、原野から大都市を流れる川へと変貌した（田中ほか 2009）。かつては、扇状地に礫が堆積し、伏流や分流が多い網状流路のため、平常時は水位が低く、河原が広がっていた。度重なる氾濫を受けて市街地を守るために 1928 年に本格的な堤防が作られ、新水路が掘削されたことにより、氾濫形態は大きく変化した（田中ほか 2009）。さらに、豊平川本流には、治水・利水の目的から、上流域に大小複数のダムが建設され、中流域には河床高を維持するために多くの床止めが設置された。豊平川上流は、平均河床勾配が 1/30 以上の急勾配で、土石流発生の危険性が高い地域として、豊平川直轄砂防事業として砂防ダムや床固工などの砂防施設が数多く計画され（小林ほか 1981）、建設された。市街地の高水敷は野球場やサイクリングロードなど高度に利用され、河道が改変したことが指摘されている（工藤ほか 2012）。

サケの産卵が多く見られる場所では、近年の約 10 年程度において、景

観的な変化が見られる（Fig. 5-1）。サケの自然産卵には、湧水、流速、水深、粒径などの地形要因が大きく影響することが知られている（佐野・長沢 1958; 小林 1968; 鈴木 1999; Geist et al. 2002; 有賀・鈴木 2009）。そのため、前述した地形変化は、サケの産卵環境に影響を与えてきた可能性がある。しかしながら、サケが自然産卵する河川で、河川地形の変遷に着目し、地形変化がサケの自然産卵に与える影響を明らかにした研究はこれまでなかった。そこで、本章研究では、都市河川である豊平川において、サケの遡上が回復した 1980 年代以降の河川地形の変化を調べ、河川地形の変化がサケの産卵環境へもたらす影響について検証することを目的とした。

Fig. 5-1 Toyohira River from Azuma Bridge (KP13.0 square symbol in Fig. 5-2), 2006 and 2015. White arrows indicate the flow direction of the river. In 2015 the water surface is narrower, the bar is wider, trees have grown, and riparian vegetation has developed. The red circles indicate the approximate position of the spawning redd confirmed in each year. Spawning redds were distributed widely in channel in 2006, whereas they were concentrated in a limited area in 2015.

2. 調査方法

1) 河川地形の数値化

調査範囲は、河口から約 30 km から 40 km 上流に位置し、北海道開発局の管理 KP（距離標：石狩川合流点からの距離 km）で、KP10.6 から KP21.4 までとした（Fig. 5-2）。この区間は、さけ科学館で継続的に調査しているサケの産卵範囲（岡本 2000）と同様である。サケの産卵場所を規定する要因の一つとして、湧水が影響することは古くから知られており（小林 1968; 卜部 2016）、豊平川においても湧水の有無によりサケが産卵する時期や産卵場所が変わることが報告されている（岡本 2000; 鈴木 2008）。豊平川では、KP18.5 から KP15.0 までが地下への河川水の浸透が大きい区間、その上下流は湧水が河川へ湧出する区間であることから（田中ほか 2009）、KP18.5 から KP15.0 までを中流区間、KP10.6 から KP14.8 を下流区間、KP18.6 から KP21.4 を上流区間とした。解析は以上の 3 つの区間に分けて実施した。

河川の横断形状は、河川を管理する北海道開発局による KP200 m 毎の定期横断地形測量データ（北海道開発局提供）のうち、1988 年、1995 年、2001 年、2006 年、2011 年、2015 年の 6 年分の測量結果を用いた。河床粒径は、1 km ごとに調査されている河床材料調査（北海道開発局提供）のうち、定期横断測量年に近い 1992 年、1995 年、2001 年、2006 年、2011 年、2016 年の平均粒径を用い、定期横断地形測量データと対応するように、キロメーターポスト間については、調査年と測線（KP）が近いデータを用いて補完した。なお、ここでは河川地形の経年変化を評価

するために平均粒径データを用いており、サケの産卵床の粒径変化は評価しない。流量は、国土交通省水文水質データベースより、1981 年から 2014 年までの年最大流量と、サケの産卵期にあたる 9 月から 1 月までの平均流量を算出した。

河川地形の変化を表現する項目として、定期横断地形測量データより各測量年の各 KP（Fig. 5-2）において、以下の 8 項目を算出した（Fig. 5-3）。（a）最深河床高、（b）平均河床高（通常水が流れる低水路の平均の高さ）、（c）平均粒径、（d）低水路内の比高差（最低と最高の標高差）を算出した。さらに、サケ産卵期の平均水位を河川の断面形状や縦断勾配の変化を考慮した不等流計算※1により求め、（e）水面幅を算出した。また、最深河床を澪筋（みおすじ）と呼び、その位置が横断方向に移動した距離を（f）澪筋移動距離として横断ごとに算出し、サケ産卵期の水位における（g）分流数（e で水面幅を算出した流路の合計）を求めた。さらに、湧水の多さの指標として、田中ほか（2009）に示された豊平扇状地の水位等高線（Fig. 5-2）より、各 KP の地下水位を読み取り、最深河床高との差を（h）地下水位差とした。

※1 連続式から流速を流量と流水断面積で表し、エネルギー勾配についてのマニング式を用いて運動方程式をつくり、流れを射流としてこの式を差分手法を用いた近似計算によって下流側の水位を算出し、水面形を計算した。

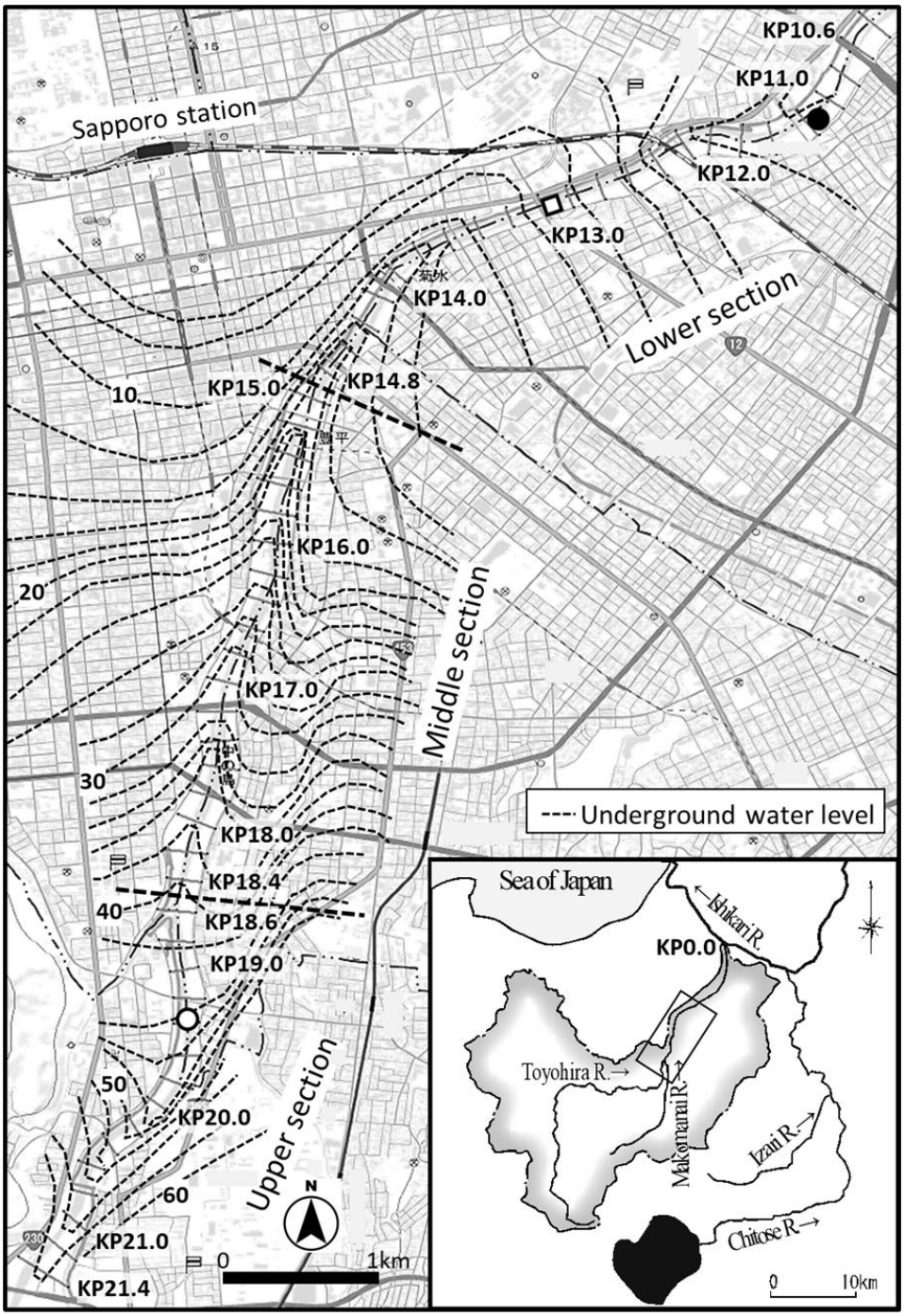

Fig. 5-2 Location of the Toyohira River. Broken lines depict groundwater level isolines of Tanaka et al. (2009). Small lines within the river represent periodic cross-sectional profile survey sites which are provided every 0.2 km. KP = kilometer post, which represents the distance from the Toyohira River mouth. Study reaches are divided into upper (KP21.4–18.6), middle (18.4–15.0) and lower (KP14.8–10.6) sections. Closed and open circles indicate Kariki and Moiwa observatories for river water level, respectively; the open square indicates Azuma Bridge, from where images in Fig. 5-1 were taken.

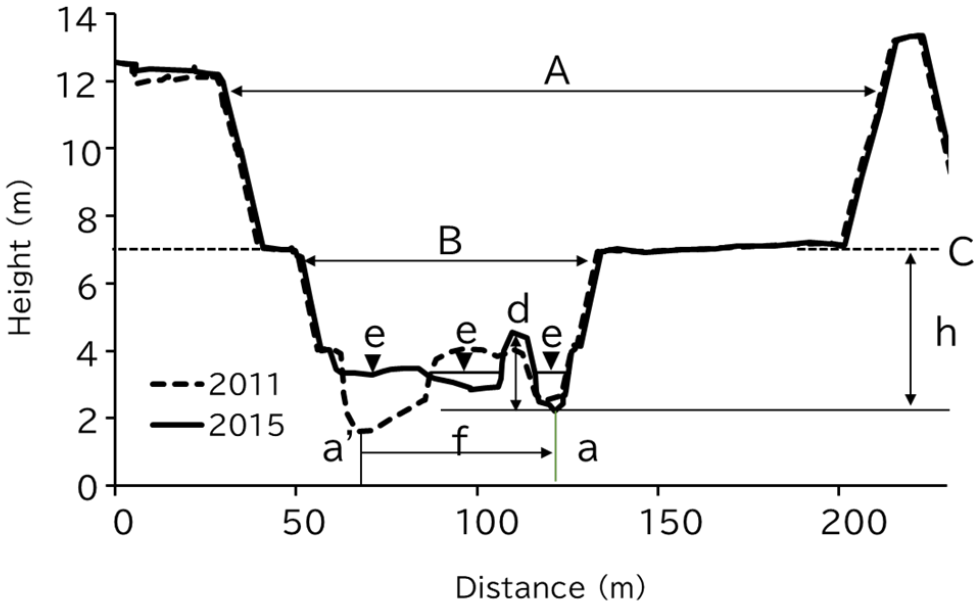

Fig. 5-3 Schematic illustration of Toyohira River riverbed cross section and topographic factors: a, deepest riverbed elevation; a', previous deepest riverbed elevation; b, average bed height in low-water channel (B); d, elevation gaps between lowest and highest riverbed of low-water channel (B); e, water surface width during salmon spawning season; f, thalweg migration distance; g, number of river channels during salmon spawning season (e); h, differences in lowest riverbed elevation and groundwater level; A, channel width; B, low-water channel width; C, groundwater level.

2) 産卵床数の算出方法

産卵床数は、さけ科学館が 1990 年以降継続している産卵床調査結果を用いた。KP 毎の産卵床数として、各 KP の前後 100 m、合計 200 m の範囲の産卵床数合計値を用いた。サケ産卵床数は、海洋での生存率の多寡に起因する遡上数の年変動を考慮して、測量年の前年から翌年の 3 年間の合計とした。

3) 統計解析方法

3-1 地形因子の経年変化

河川地形の経年変化を検出するため、(a) 最深河床高変化量、(b) 平均河床高変化量、(f) 澪筋移動距離、(e) サケ産卵期の水面幅、(c) 平均粒径、(d) 低水路の比高差、(g) 産卵期水位における分流数、(h) 地下水位差を従属変数（目的変数）とし、一般線形混合モデルを用いて調べた。なお、澪筋移動距離と河床粒径は、正規化するために対数変換を行った。そして、独立変数（説明変数）には、測量年（Year）およびセクション（Section）を用いた。なお、測量年は連続変数として扱った。さらに、それぞれのセクションで定期計測が実施されている横断 KP の影響をランダム効果として加えた。また、セクションによって経年変化の動向が異なるか検討するため、セクションと測量年の交互作用（Section×Year）も考慮した（式 5.1）。

$$Y = \beta 1 + \beta 2 \times Year + Section_j + Section_j \times Year + KP_i(Section_j) \qquad (5.1)$$

3-2 河川地形の特徴と産卵床数との関係

次に、河床高変化量、澪筋移動距離、サケ産卵期の水面幅、平均粒径、低水路の比高差、分流数、地下水位差、平均粒径を年別に KP ごとに計算し、固有値 1 以上の主成分を抽出した。さらに、抽出された主成分の主成分得点と産卵床数を Spearman の順位相関係数を用いて検討した。

全ての統計解析は、IBM SPSS Statistics バージョン 24 を用いておこなった。

3. 結果

1) 地形因子の経年変化

分析した地形因子のほとんどが、経年的に変化する傾向にあり、またその変化は区間によっても異なる傾向があった（Fig. 5-4, Table 5-1）。最深河床高変化量（Fig. 5-4A）、平均河床高変化量（Fig. 5-4B）ともに、年々負の方向に大きくなる傾向にあり、上流区間の河床低下が顕著だった。平均粒径は、年々大きくなる傾向にあり、上流区間と中流区間の増加が大きかった（Fig. 5-4C）。低水路の比高差は年々増加する傾向で、上流区間と下流区間で差が大きくなっていた（Fig. 5-4D）。サケ産卵期の水面幅は、区間にかかわらず減少する傾向で、下流区間では 1988 年に比べて 15m も狭くなっていた（Fig. 5-4E）。澪筋移動距離は、区間ごとに差は見られなかったが、徐々に移動量が減少する澪筋の固定化の傾向がみられた（Fig. 5-4F）。分流数は、下流区間が多く、大きな経年変化は見られなかった（Fig. 5-4G）。地下水位差は、下流区間では変化が見られなかったが、上

流区間と中流区間では増加した（Fig. 5-4H）。 なお、本章研究で示した河川地形の経年変化の分析は、年数が少なかったために自己相関の影響を考慮しておらず、長期的な経年変化として解釈するには注意が必要である。

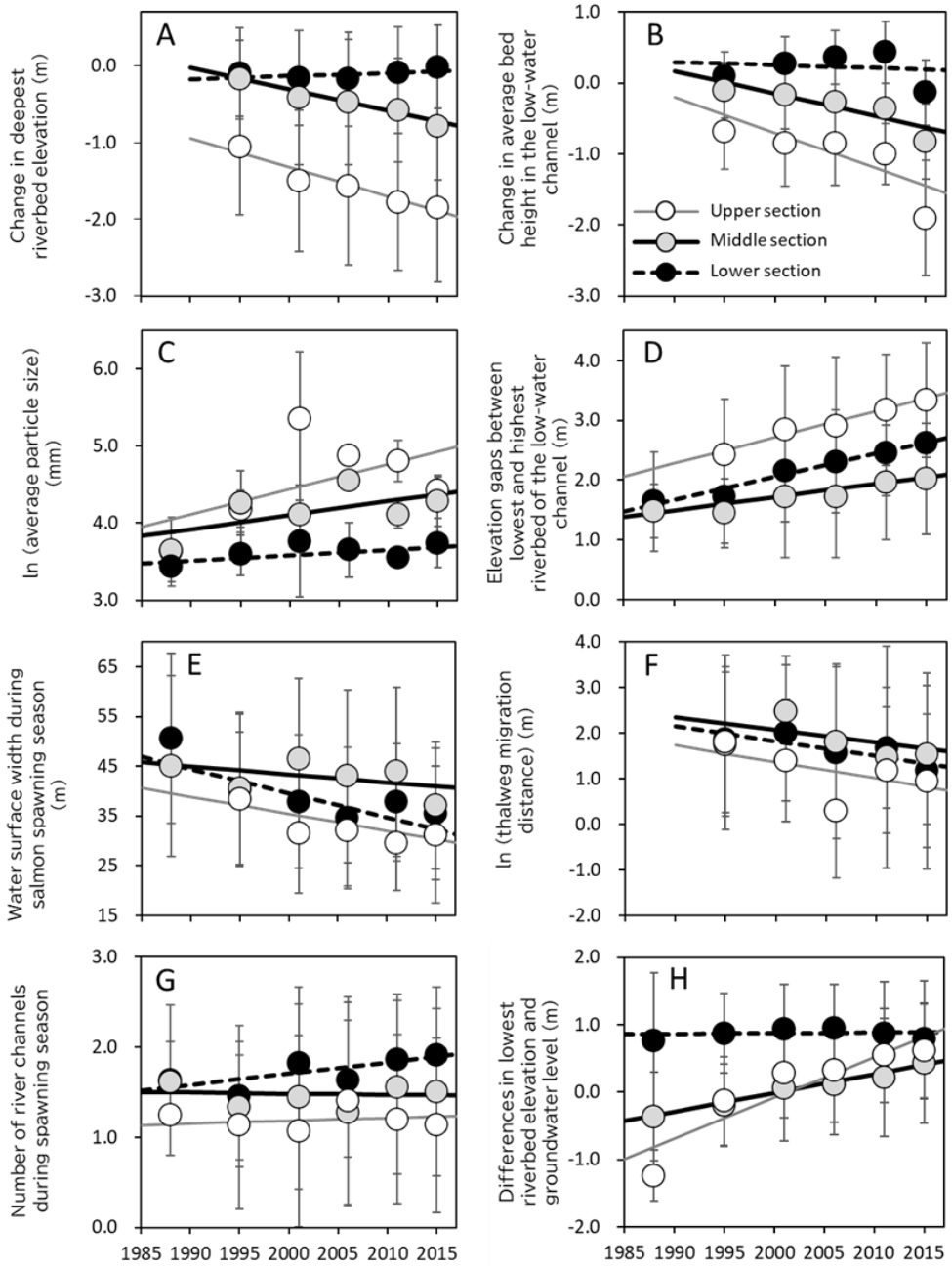

Fig. 5-4 Temporal changes in topographic factors analyzed by General linear mixed model (GLMM), 1988–2015. Open, gray, and closed circles denote average topographic factor values in upper, middle, and lower Toyohira River sections, respectively. Error bars indicate standard deviation. Change in deepest riverbed elevation (A), change in average bed height in the low-water channel (B), average particle size (C), elevation gaps between lowest and highest riverbed of low-water channel (D), water surface width during salmon spawning season (E), thalweg migration distance (F), number of river channels (G), and differences in lowest riverbed elevation and groundwater level (H). Average particle size (C) and channel fluctuation in distance (F) are log10-transformed for analysis.

Table 5-1 Statistical summaries of GLMM models used to evaluate temporal trends in topographic factors in Toyohira River.

Dependent variables	Independent variables		
Topographic factors	Year	Section	Section × Year
(a) Change in deepest riverbed elevation	$F_{1,209} = 39.4$ $P < 0.001$	$F_{2,209} = 16.2$ $P < 0.001$	$F_{2,209} = 16.6$ $P < 0.001$
(b) Change in average bed height in low-water channel	$F_{1,209} = 100.3$ $P < 0.001$	$F_{2,209} = 21.7$ $P < 0.001$	$F_{2,209} = 22.2$ $P < 0.001$
(c) ln (average particle size)	$F_{1,272} = 52.8$ $P < 0.001$	$F_{2,272} = 7.4$ $P = 0.001$	$F_{2,272} = 7.7$ $P = 0.001$
(d) Elevation gaps between lowest and highest riverbed of low-water channel	$F_{1,257} = 79.4$ $P < 0.001$	$F_{2,257} = 3.0$ $P = 0.054$	$F_{2,257} = 3.1$ $P = 0.048$
(e) Water surface width during salmon spawning season	$F_{1,257} = 19.1$ $P < 0.001$	$F_{2,257} = 2.5$ $P = 0.090$	$F_{2,257} = 2.4$ $P = 0.088$
(f) ln (thalweg migration distance)	$F_{1,210} = 5.4$ $P = 0.022$	$F_{2,210} = 0.03$ $P = 0.971$	$F_{2,210} = 0.032$ $P = 0.969$
(g) Number of river channels during spawning season	$F_{1,257} = 1.5$ $P = 0.223$	$F_{2,257} = 1.5$ $P = 0.217$	$F_{2,257} = 1.6$ $P = 0.209$
(h) Differences in lowest riverbed elevation and groundwater level	$F_{1,270} = 121.1$ $P < 0.001$	$F_{2,270} = 40.3$ $P < 0.001$	$F_{2,270} = 39.8$ $P < 0.001$

2) 河川地形の特徴と産卵床数との関係

地形因子のパラメータからは、2 つの主成分が抽出された（Table 5-2）。PC1 は、パラメータとした地形データ 8 つの 37%を説明し、PC2 が 21%を説明し、累積で 58%を説明した。PC1 は、最深河床高変化量、平均河床高変化量、産卵期の水面幅、分流数、澪筋移動距離、地下水位差に正の相関があり、低水路の比高差と平均粒径に負の相関が見られた。一方、PC2 は、地下水位差と低水路の比高差、産卵期の分流数、平均河床高変化量に正の相関、平均粒径と産卵期の水面幅に負の相関があった。

PC1 の主成分得点は、経年的に減少する傾向にあり、特に上流区間の減少が大きかった（Fig. 5-5A）。一方、PC2 の主成分得点は、いずれの区間でも若干増加する傾向にあった（Fig. 5-5B）。

次に、主成分分析で得られた地形因子の主成分と産卵床数との相関分析を行った。PC1 と PC2 は、共に産卵床数と相関係数は低いながらも統計的に有意な正の相関があった （Fig. 5-6）。

Table 5-2 Principal component coefficients. Correlation coefficient between principal component score and topographic parameters.

Topographic factor	Principal component 1	Principal component 2	Temporal change
(a) Change in deepest riverbed elevation	**+0.915**	+0.033	−
(b) Change in average riverbed elevation	**+0.763**	+0.328	−
(c) ln (average particle size)	−0.514	**−0.709**	+
(d) Elevation gaps between lowest and highest riverbed of low-water channel	**−0.704**	+0.448	+
(e) Water surface width during salmon spawning season	+0.582	−0.448	−
(f) ln (thalweg migration distance)	+0.315	+0.055	−
(g) Number of channels during spawning season	+0.488	+0.376	constant

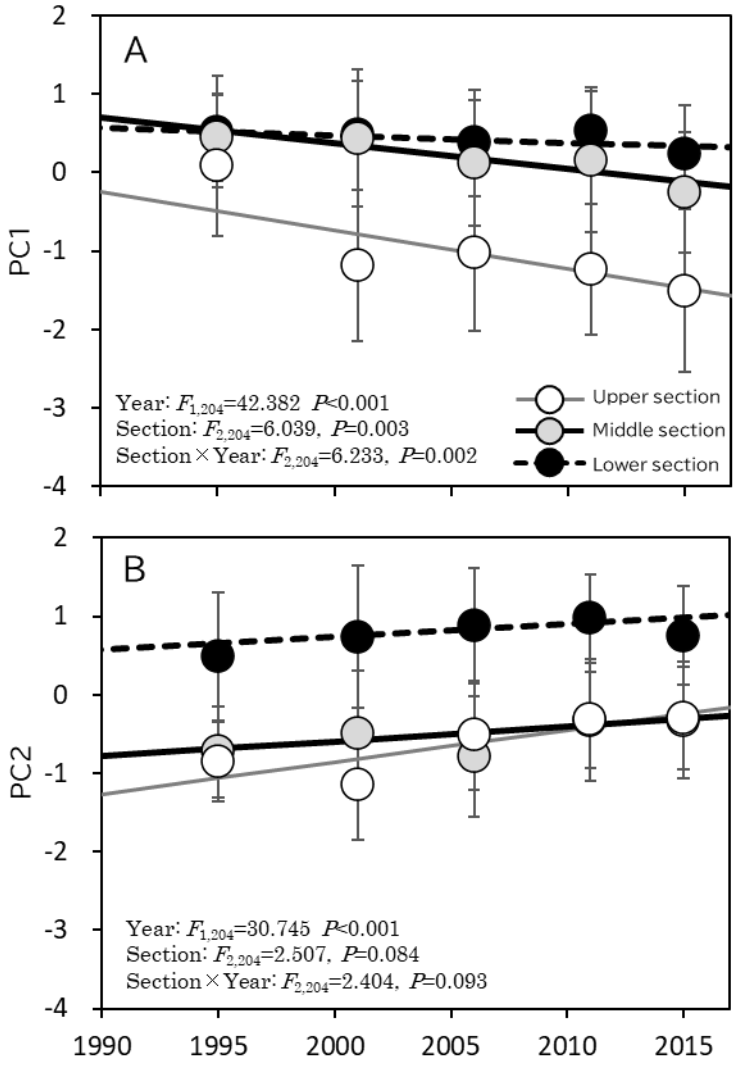

Fig. 5-5 Temporal changes in principal component coefficients factors analyzed by General linear mixed model (GLMM), 1995–2015. Open, gray, and closed circles denote average PC1 (A) and PC2 (B) values in upper, middle, and lower Toyohira River sections, respectively. Error bars indicate standard deviation.

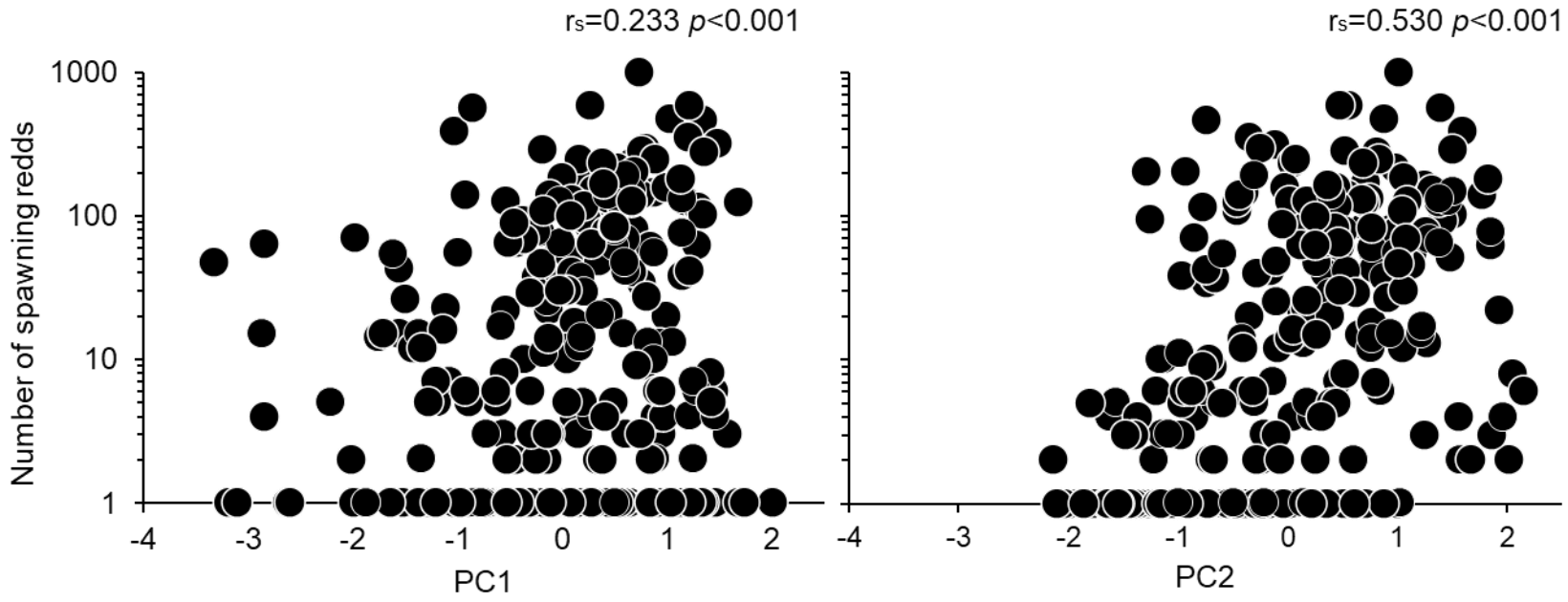

Fig. 5-6 Relationship between PC1 or PC2 and number of spawning redds. Vertical axes are logarithmic scales.

3) サケ産卵床数の経年変化

豊平川における区間ごとのサケ産卵床数（測量年前後を含む 3 年間の合計）を Fig. 5-7 に示した。産卵床数は、1994−1996 年が 6,800 個と多く、それ以外の年は 1,600 個から 2,600 個であった。いずれの年においても、ほとんどが下流区間に集中していた。 2010 年以降に上流区間で産卵床が分布するようになり、2014−2016 年はその数も多くなった。

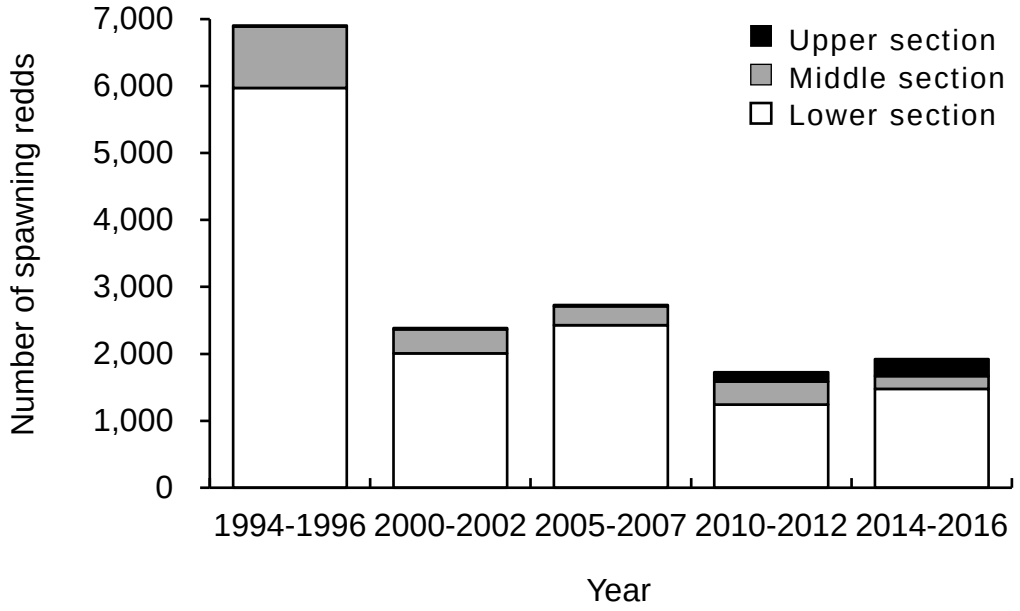

Fig. 5-7 Numbers of spawning redds were summed 3 years (the year of cross-sectional survey and before and after the survey year). Closed, gray, and open denote upper, middle, and lower Toyohira River sections, respectively.

4. 考察

1) 豊平川の河川地形の経年変化

河川地形の経年変化として顕著に現れていた河床低下と河床材料の粗粒化は、洪水調節の役割のため建設された貯水ダムと、支川に整備された多くの治山・砂防ダム（工藤ほか 2012）の影響だと考えられる。ダムは土砂を捕捉するため、ダムの下流では河床が低下し、砂礫の粗粒化が起こる（中村 2013)。また、 貯水ダムは流量調整により、洪水攪乱の規模と頻度を減少させる（中村 2013)。 水衝部の保護のために連続して作られた左右岸の低水護岸は （工藤ほか 2012)、 澪筋の固定化をもたらした。 局所的な河床洗堀も報告されており（工藤ほか 2012)、護岸による河道の固定化と流水の集中が、河床に加わる掃流力を増加させていると考えられる（中村 2013)。

一方で、下流区間の平均河床高が 1995 年から 2011 年にかけて上昇していることは、下流区間が豊平川扇状地の扇端部にあたり、河川勾配が緩くなるためと考えられる。下流区間に運ばれた土砂は低水路に均一に堆積せず、大規模出水時に局所的に堆積し、砂礫堆が頻繁に攪乱を受けないことで樹林化が起こる。その後の出水では流速が遅くなる樹林内に細粒土砂が堆積し、徐々に河床の比高差が大きくなるため、澪筋の移動距離はさらに減少し、 サケ産卵期の水面幅が減少したと考えられる。

2011 年は、戦後最大の流量を記録した 1981 年（1417 ㎥/s）に次ぐ出水（ピーク流量 1,090 ㎥/s）が発生したが、2011 年に大きな変化を示してい

たのは、平均河床高のみであった（Fig. 5-4B）。過去 34 年間で 2 番目に大きな出水規模でも流路変動が起きなかったことは、本来扇状地で頻繁に起こる横断的な攪乱を受けにくい河川地形に変化したことを示している。本来、網状流路が発達する河床では、年に数回の洪水で冠水する地形面は砂礫堆となるが （Nakamura et al. 2007）、豊平川では、澪筋の固定化が進行し、流路変動により砂礫堆が形を変えながら移動するような攪乱は起こらなくなったと考えられる。

2) 地形の特徴と産卵床との関係

本章研究において解析した地形因子のうち、PC1 は河床低下が起こらず、低水路の比高差は小さく、水面幅は広い。また、分流数が多く、河床材料は粗粒化していない地形を表していたため、砂礫が移動するような低水路内の攪乱の起こりやすさを示す指標と考えられた。一方、 PC2 は、地下水位が最深河床高よりも高く、河床材料が粗粒化していない地形を示しており、湧水の出やすさを表していると考えられた。

河川地形と産卵床との関係は単純ではなく、サケの生活史の中で、海洋環境や沿岸漁獲の影響も受けるため、産卵環境と個体数変動の関係は必ずしも明瞭にならないと考えられるが、その上で、河川地形と産卵床数の関係を考察する。PC1 は、弱いながらも産卵床数と相関が見られた。 砂礫が移動するような低水路内の攪乱の起こりやすい地形は、扇状地に特有な浸透・伏流・湧昇流の水の流れが維持されやすく、サケの産卵床の形成にとっては重要な要素である（Geist & Dauble 1998）。また、砂礫堆の移動

により河床間隙域の透水性が上がり、卵から稚魚までの生存率も上がるため（鈴木 2008）、PC1 はサケの産卵に適した指標と考えられる。また、湧水の出やすさの指標となる PC2 も産卵床数と相関があった。サケは、湧水が豊富な場所を選んで産卵床を形成することが知られており（小林 1968）、豊平川においても特に遅い時期に遡上するサケは、より湧水が多い場所を選ぶことが知られていることから（岡本 2000; 鈴木 2008）、PC2 も産卵適地を示していると考えられた。なお、これらの指標だけで産卵床数の多寡を説明することはできず、他の物理環境や生物的要因も大きく影響するが、統計的に有意であったこれらの主成分が、産卵適地を表す指標の一つとして有効であると考えられた。

3) 河川地形の変化がサケの自然再生産に与える影響

上流区間では、2010 年以降サケの産卵床が増えていた。上流区間は、PC1 の経年変化は大きなマイナス傾向であったが、PC2 はプラス方向に変化していた。上流区間では河床低下が進み、地下水の標高が最深河床高より高くなり、湧水が湧出しやすい状況に変化した。上流区間は地質的には砂礫層が下流に比べて薄いため、地下水の流入量は少ないが（田中ほか 2009）、相対的な地下水位が年々上昇することで、湧水の影響を受けやすくなったと考えられる。上流区間においては、河床低下に伴い基岩が露出した場所には産卵床は形成されなくなったが（有賀 2015）、扇状地堆積物が残る河床では、湧水の影響が大きくなり、新たな産卵環境として利用されるようになったと考えられる。河床低下は、砂礫が移動するような低水

路内の攪乱頻度を低下させ、サケの産卵環境に負の影響を与える一方、湧水量が増えることでプラスの効果にもなることも示唆された。

一方で、サケの産卵床数と相関のあったPC1の主成分得点は、経年的に負の方向に推移していた。また、PC1 に寄与した地形因子は、すべて産卵に適した環境とは逆の方向へ経年変化していた。たとえば、河床高の変化量はプラスであった方がPC1の得点が大きく、サケの産卵床が多くなるが、河床高の経年トレンドはマイナスであった。水面幅はプラスであった方がPC1 の得点が大きく、サケの産卵床が多くなるが、水面幅の経年トレンドはマイナスであった。サケの産卵に適した立地環境は、水深 20−30 cm、流速 10−40 cm/s であると言われているが（有賀・鈴木 2009）、河床地形の変化により比高差が大きくなると流路幅が狭まり、サケの産卵に適した環境は減る。澪筋の移動には、攪乱頻度を高め、河床礫の移動を促進する役割がある（Li et al. 2017）。たとえ重機により人為的に河床を耕起するような攪乱であっても、環境が改善されてサケの産卵が集中することが観察されており（有賀未発表）、 現状の低水路内の攪乱が起こりにくい傾向は、サケの自然再生産に負の影響を及ぼしている。

産卵適地ではない場所での自然産卵は、稚魚の生存率を低下させ、次の世代の野生魚の個体数に影響を及ぼす懸念がある。たとえば、1980 年代の豊平川では、産卵床内の卵の生存率も平均98.3%と高かった（小宮山ほか 1990）が、バイパートボックスを用いて 2003 年に実施した生存率調査では、ふ化から浮上までの生存率は 83%（中央値）、産卵床によっては生存率が 14%というきわめて低い値を示す産卵環境も見られた（有賀・鈴木

2009)。サケ科魚類の卵は河床間隙水域で生育するが（笠原 2013)、産卵床を構成する礫の間隙に微細な濁水粒子が入り込み蓄積した場合、河床間隙域の透水性が低下し、サケ科魚類の産卵環境に悪影響を与える（Yamada & Nakamura 2009; Platts et al. 1989)。豊平川では融雪時の濁水が問題になっており（有賀ほか 2014)、河川地形の変化に伴う砂礫移動の減少が河川間隙水域の広がりや透水性を変え、卵の生存率にも影響した可能性も考えられる。また、 産卵に適した環境の減少は、産卵前の死亡個体の増加（小宮山ほか 1990）や、産卵適地における密度増加による卵の掘り返しにもつながり、卵の生存率の低下を招く原因になると考えられる。1980 年代から 2000 年代にかけて、 砂礫が移動するような低水路内の攪乱頻度が低下したため、豊平川のサケ初期生存率に影響を与えた可能性がある。

第 6 章　総合討論

1. 河川地形と産卵環境の改善

河川地形と産卵床との関係は単純ではない。たとえ産卵環境が劣悪でも、母川回帰してきたサケ親魚は、どこかで産卵すると思われる。そのため、そのことが回帰数に影響するのは 4−5 年後である。また、稚魚の生存率は海洋環境に大きく左右され、親魚の生存率は沿岸域の漁獲死亡（およそ 8 割が漁獲される）に大きな影響を受ける。これらの複合的な要因に影響され、産卵環境と個体数変動の関係は必ずしも明瞭にならないと考えられるが、その上で、豊平川の河川地形と産卵環境について考察した。

豊平川におけるサケの産卵範囲では、1993 年までは下流の床止工に魚道が設置されておらず、サケの産卵範囲は約 4.1 ㎞であったが、1994 年から 1998 年にかけて順次魚道が設置され、1999 年以降は産卵範囲が約 11.0 km となり、2.6 倍に広がった（岡本 2000）。魚道整備後も床止めの改修や、魚道の機能不全などの課題があるが、平成 9 年の河川法改正により「河川環境の整備と保全」が目標に追加されたことから、今後、再び完全に遡上できなくなる可能性は低いだろう。

サケが産卵に利用する河床地形は、砂礫堆の下流側で河床間隙水が砂礫堆を通過し、湧出する場所で、特に前期群が砂礫堆沿いの湧出域に多く産卵する傾向があった。前期群の卵の生存率が高かったことから、前期群が産卵する場所の存続は、サケの再生産効率を高める上でも重要となると考えられる。豊平川でサケが産卵する範囲は、交互砂州が連なる河床形態で

あることから、都市河川においても維持されやすい地形で、このことはサケの存続にとっては有利である。しかし、1988 年以降の河床横断形状には経年的な変化が見られ、河床低下、河床材料の粗粒化、比高差の拡大、サケ産卵期の水面幅の減少、澪筋の固定化が起こっていた。近年では、2011 年にピーク流量が 1000 ㎥/s を超える出水が発生したが、流路変動などの地形変化が起こらず、澪筋の固定化が進行し、砂礫が移動するような低水路内の攪乱頻度はさらに低下したと考えられる（Fig. 6-1）。サケの産卵床は、砂礫が移動するような低水路内の攪乱の起こりやすさを示す指標と相関がみられ、このような攪乱頻度の低下は、サケの産卵環境を悪化させていた。

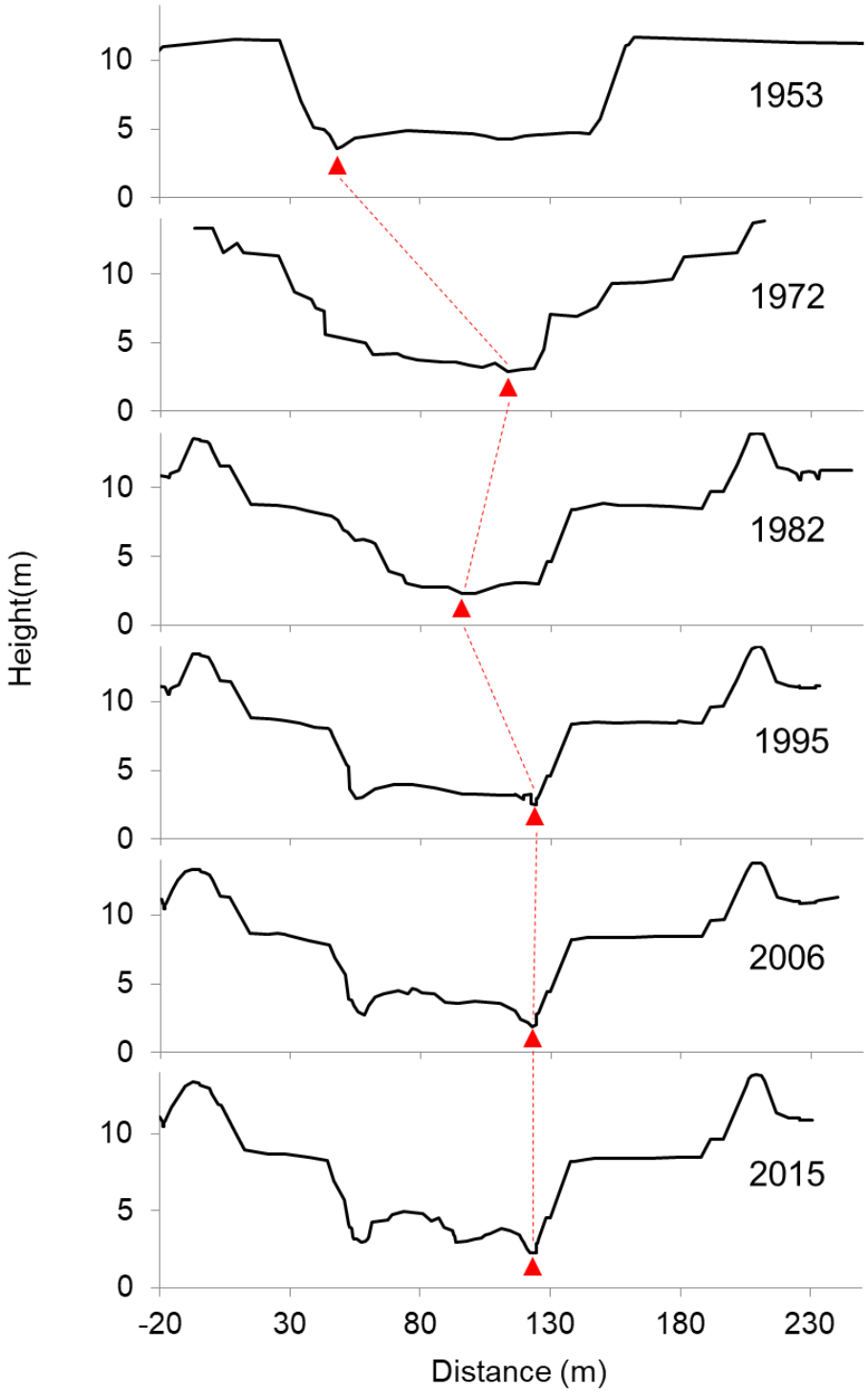

Fig. 6-1 Diagram illustrating the cross-sectional changes of the Toyohira River from 1953 to 2015 at 11.0 KP. The red arrows indicate the thalweg of each channel.

後期群は、地下水の湧出により冬期の水温が高くなる場所を選択する傾向にある。かつては、札幌扇状地に浸透した地下水が扇端部から湧出し、メム起源の小河川が無数にあったことが古地図から判別できる。また、網状流路が発達し、川幅が広く、数多くの二次流路が形成されていた。1000 年以上前の遺跡からは、小河川でサケの捕獲設備やサケの歯や骨が出土しており、古来の豊平川流域では、後期群が自然産卵する環境は、現在と全く異なり、後期群に適した産卵環境は豊富にあったと推測できる。現在は、メムは消失し、湧水起源の小河川で自然再生産する個体の復元は難しい。一方で、豊平川の扇端部からは地下水の湧出が見られ（Negishi et al. unpublished）、流速の遅い二次流路では、冬期に水温が高い環境がある。しかし、河川改修により川幅が狭まったことにより、かつての地形と比較して二次流路の数は大幅に減少した。さらに、地下水は、札幌扇状地に降った雨が起源となっているが（Song et al. unpublished）、都市化に伴い、扇状地面の多くはコンクリートやアスファルトに覆われ、雨水が浸透する面積が減少した。地下水を汲み上げて利用することや、地下鉄やトンネルの埋設による地下水脈の分断が地下水の環境を変化させることも考えられる。また、融雪剤の散布や洗浄液の排水など、人為的な汚水が扇状地内に浸透している。その結果、豊平川の地下水位が低下したり（国土交通省水文水質データベース http://www1.river.go.jp/）、河川に湧出する地下水の水質汚染による卵の生存率の低さが指摘されている（山下祥平 2021）。地下水への依存度が高まる後期群にとって、都市河川の湧水の水質や水量の環境が好転し、後期群に有利となる環境変化はあまり望めない。

その一方で、上流区間では河床低下により、地下水位が最低河床高より高くなり、地下水が湧出しやすくなった場所が一部であり、地形の経年変化がプラスに働く場合もあることが確認された。

日本の大河川の改修では、低水路、高水敷、堤防敷からなる複断面河道が採用され、平坦な高水敷となり、多様な河川地形は失われ、生物の生息場や物質循環に作用する氾濫原の生態的機能が劣化していることが指摘されている（赤坂卓美 2019）。高水敷の高さは、おおむね 2−3 年に 1 回程度冠水する高さになっていることが多いとされるが（永山 2019）、豊平川ではそのような頻度で高水敷に水が浸かることはない。これは、低水護岸の高さが豊水流量期間の水位より高く、高水敷が冠水しにくいよう管理されているからである。1973 年以降、約 50 年の間で 3 番目に大きな出水であった 2011 年の大規模出水では、高水敷が冠水した。洪水後の調査で、帯工群より上流部では局所的に河床洗堀が進み、最大 1.67 m の最深河床高の低下がみられた（工藤ほか 2012）。また、下流域では 1 m 以上の堆積が確認されるなど、局所的な洗堀と堆積が見られた（工藤ほか 2012）。河床変動計算を用いたシミュレーションでは、4 日間（約 90 時間）の出水時間のうち、高水敷が冠水していたのは、10 時間程度で、冠水範囲も河道内氾濫原の一部であった（有賀 2021）。また、流量のピーク時には水深が 4−5 m に急激に深くなり、流速は 2 倍以上に速くなり、深さ約 60 cm までの砂礫が洗堀され、減水時に堆積が起きる結果であった。増水時に川幅が広がらず、水深と流速が増える構造となっているため、局所的な洗堀と堆積が起きており、この現状は、サケの産卵環境の悪化以外にも、河床低下や

砂礫堆の発達による樹林化など、河川管理の上でも課題となっている。

豊平川の野生サケを増やす取り組みをしている札幌ワイルドサーモンプロジェクト（SWSP）では、河川管理者と連携し、二次流路の復元や、水面幅の確保によるサケの産卵環境改善を 2015 年から始め、成果を上げている（渡辺 2016; 有賀ほか 2019a)。また、近年頻発する水害・土砂災害を踏まえ、豊平川においても、河道掘削や河道内樹木の管理が進められており （国土交通省北海道開発局 2020)、これにより、低水路内の比高差が軽減され、自然産卵による初期生存率が高まり、一時的にサケにとって産卵環境が好転すると考えられる。しかし、経年的な河川地形の変化をもたらしていると考えられる原因は根本的に変わらないため、砂礫堆は攪乱を受けず、ヤナギ類が侵入し、河畔林が形成される十年後には再び今の状態に戻ることが予想される。

サケの産卵環境を存続させるには、河川地形を整備するだけでなく、本来の扇状地の自然河川で起こるように、洪水攪乱による河床堆積物の移動と流路変動があることが必要となる。しかし、豊平川を含む日本の多くの河川では、貯水ダムによる流量調節、砂防ダム・砂利採取による土砂供給減少で、現状は固定化、樹林化していることが課題となっている（Takahashi & Nakamura 2011; Nakamura et al. 2017; 有賀ほか 2021)。これらの問題を解決するためには、自然流況や土砂流況の復元（Nakamura et al. 2017)、河道設計の見直しが必要であると考える。河川地形学・水理学の分野では、同一勾配の水路で川幅水深比が大きくなると、砂州非発生→交互砂州→複列砂州→網状砂州と河床形態が変化することが知られてい

る（萱場 2013）。現在の豊平川の低水路幅を広げる、または、低水護岸の高さを下げ増水時に高水敷に水が流れ流速を遅くすることで、固定化する傾向にある澪筋と砂礫堆を解消させる効果が見込めのではないかと考える。一方で、都市河川では、自由な洪水攪乱と流路変動を許容することはできず、 サケの産卵環境を維持するために攪乱頻度を上げることは容易ではない。堤防で狭められた豊平川の河床を網状流路が発達していた時代に戻すことは現実的ではないが、高水敷は公園ではなく、河川の一部である。例えば、高水敷の一部に二次流路やワンドの地形を復元し、後期群の産卵場所や稚魚の生息環境を増やすことで氾濫原の生態的機能が改善し、さらに、河川管理の上でも問題となっている局所的な侵食や堆積傾向を緩和させることに寄与することも期待できる。また、上流からの土砂供給がほとんどなくなってしまった現在は、河川工事で取り除かれる土砂を上流域に還元する取り組みも進められているが、現在の投入量は洪水時の流出量とつり合いがとれていない。もっと積極的な土砂の投入により河道内の流路変動が起こりやすくなり、砂礫堆の堆積傾向と澪筋の侵食という二極化を緩和させることに寄与するのではないかと考える。豊平川のサケはその歴史を背景に、 治水、利水、環境のバランスを保った河川を目指すための貴重な環境アイコンであり（有賀ほか 2019b）、‘動く河床砂礫’の実現が今後の目標である。

豊平川では、地下水が湧出し河床間隙水に影響を及ぼす区間が下流に多く、地下水の有無で冬期間の水温の違いからサケ稚魚が浮上するタイミングが変わることが示された（Negishi et al. unpublished）。本研究では、後

期群の産卵床がより地下水の影響が高い場所に形成されていた。地下水の水質や溶存酸素濃度は、卵の生育には負の影響を与えていたが、地下水が湧出することは、産卵期間が長く保たれている要因でもあった。後期群のサケは、その割合は多くないが、希少猛禽類の餌になるなど、生態系の機能として重要である（植田ほか 1999、鎌内ほか 2012）。さらに、豊平川の野生サケ個体群の遺伝的多様性と生態系機能を維持するためには、後期群の産卵環境の保全と造成が必要である。都市における地下水には、水位の低下、水質汚染、水脈の分断などの問題が挙げられるが、断片的な情報しかなく、包括的な地下水の保全対策が十分に行われているとは言えない。目に見えない環境の変化も生き物には影響を及ぼしている可能性があり、サケの産卵環境には、地下水の保全は重要な要素である。

サケの資源は、河川・支流ごとに成熟年齢や回帰時期が異なるという種内の多様性が存在することで安定すると言われるが（Schindler et al. 2010）、かつて、豊平川水系のサケが産卵していた湧き出た泉（メム）起源のサクシュコトニ川や伏籠川（藤田 1988、天野 2009）はすでに消失し、後期群の大規模な産卵環境の復元は困難である。一方で、真駒内川、厚別川、山鼻川、精進川、月寒川などの豊平川支流でも、魚道の整備が進んだことによりサケの遡上や産卵が広がった（さけ科学館確認）。現在の豊平川の河川地形では、前期群の生存率が高い砂礫堆沿いの湧出域が安定的に維持されやすい河川地形となっているが、支流は、地形や地質の違いにより豊平川とは異なる河川環境であり、今後、サケの自然産卵が繰り返されることにより、その支流の環境に適した個体群が定着することが期待でき

る。環境が異なる支流の個体群が増えることは、豊平川流域のサケ個体群の存続可能性を高めることに繋がるかもしれない。

2. 放流魚の順応的管理と野生魚の個体群増加率

豊平川におけるサケの自然産卵は、1985 年以降、毎年確認されていることから、2021 年までに 10 世代が自然再生産を繰り返している計算となる。放流魚と野生魚の間には、成熟年齢や繁殖時期に相違が認められ、豊平川に遡上したサケの卵サイズは、千歳川のサケよりも大きいことも報告されていることから、豊平川には、豊平川の環境に適応した野生魚個体群が定着しており、千歳川とは異なる性質を持つと考えられる。しかし、1979 年以降、毎年、稚魚放流が継続されていることから、野生個体群は、放流による影響を受け続けている。本研究において、2003−2006 年級の野生魚割合は 59.2–75.8%であったことが明らかとなったが、その割合は豊平川における野生個体群の存続において十分に高い割合なのだろうか？孵化放流が野生のサケに与える潜在的な影響については、近年数多く調べられてきた（McMillan et al. 2023）。一般的に、放流魚は野生魚よりも相対的な適応度が低いことが指摘されている（Milot et al. 2013; Christie et al. 2014; Bouchard et al. 2022）。海洋環境が悪い時の密度効果（Nickelson 1986; Emlen et al. 1990）や、放流魚によって野生魚の生産性が低下し、適応度が下がること （Chilcote 2003; Araki et al. 2007; Chilcote et al. 2011; Christie et al. 2012）、また、放流を中止した後、個体数が増加し、野生個体群が回復した事例も報告されている（Kim et al 2018）。

そこで、豊平川ではサケの野生魚割合を増やすことを目的に、直近 5 年間の平均遡上数が 1000 尾以上だった場合は放流数を減らす、サケ稚魚放流の順応的管理を提言し（森田・有賀 2017）、2015 年級から開始した。順応的管理では、放流魚に耳石温度標識が施標されており、産卵床調査の際に採取した耳石の標識確認から野生魚割合がモニタリングされている。2022 年秋までに、2015 年級から 2017 年級が親魚となって回帰した（2017 年級は 5 年魚まで、2018 年級は 4 年魚まで）。有賀（2022）に 2022 年度のモニタリング結果を追加して再集計したところ、年級ごとの回帰数は変動が大きく、2000 年級以降では 445 尾−2841 尾と 6 倍も差があるが、2015 年級以降の回帰数に、放流数を大幅に減らした影響はみられなかった（Fig. 6-2）。放流数が平均 17 万尾だった 2003 年級−2006 年級と、放流数が約 8 万尾に減った 2015 年級−2018 年級との間で、野生魚と放流魚との関係の変化を比較すると、2003 年級−2006 年級の野生魚割合は平均 66.0%（59.3−75.8%）であったのに対し、放流数を減らした 2015 年級−2017 年級は平均 70.0%（63.5−74.9%）で、大幅な増加はみられなかった。放流数は半減したにもかかわらず、野生魚割合が顕著な増加が見られなかった理由の一つに、放流魚の河川回帰率が向上したことにあったと考えられる（順応的管理前：平均 0.17%（0.09−0.31%）、順応的管理後：平均 0.42%（0.33−0.65%））。河川回帰率は、放流魚の平均体重と相関が見られ（r = 0.818、p < 0.05）、平均放流日が遅いほど河川回帰率が高くなる傾向が見られた（r = 0.659、 p = 0.155）。放流数を減らしたことで飼育密度が減り、放流魚の平均体重が増えたと考えられる。順応的管理後は、市民放流が多

い4月中旬−5月上旬にほとんどを放流するようになった。放流数を減少させたことによって、放流魚の生存率が上がったのかもしれない。市民放流を続ける今の順応的管理では、野生魚割合をさらに増やす対策としては十分ではないと考える。

一方で、放流が豊平川の野生サケ個体群の維持に貢献する側面もあることがわかった。豊平川における後期群は、生存率が低いにもかかわらず、一定数の遡上があるのは、後期群の放流魚割合が増えることが影響している。豊平川では、後期群の稚魚が降下する時期に、市民放流を続けているため、後期群の親魚に放流魚が多く、さらに自然産卵による野生魚の生存率は低いため、後期群は放流魚割合が高くなる。放流魚は、自然産卵による生存率が低い後期群の維持に貢献している側面があった。

次に、豊平川の野生個体群が自然産卵のみで、個体群が維持できる水準にあるかを考察する。個体群増加率から推定した現在の豊平川の環境収容力は、1105 尾であった（Fig. 6-3）。1000 尾以上の遡上数は、札幌市内の河川では最も多いが、野生個体群のみで再生産している札幌市内の中小河川と比較し、豊平川の河床幅、産卵範囲を考慮すると、もっと大きな規模の個体群の環境収容力が望めると考える。現状では、遡上数が多い年には、産卵に適した地形にサケの産卵床が集中してしまい、卵が掘り返されたり、適していない環境で産卵せざるを得ない個体の子孫が淘汰され、初期生存率が下がっていることが考えられる。今後、産卵環境の改善が進み、稚魚までの生存率が高まることで、遡上数と個体群増加率の回帰直線が全体的に上昇して環境収容力が増えることが期待される（Fig. 6-3 の破線）。また、

個体群増加率は、野生魚割合と正の相関があり（$r = 0.881$、$p < 0.01$、Fig. 6-4）、Sahashi & Morita（2022）においても同様の結果が得られていることから、遡上数が多いことだけではなく、野生魚の親魚が増えることで、次世代の野生個体群が増加することにつながることが示唆された。野生個体数の健全度合いを示す指標として Kim et al（2018）で用いられた Recruit / Spawner は、沿岸に回帰したサケの個体数を次の世代となり産卵のために遡上したサケの数で割っており、豊平川で同様に算出すると中央値 2.09（0.70−5.62）となり、沿岸域への回帰までの個体群増加率は 1.0 を超えていた。日本では、海でのサケの漁獲圧がおおむね 8 割から 9 割と非常に高く、石狩川水系の千歳川に遡上するサケは 77%が沿岸の定置網で漁獲されている（森田 2017）。豊平川に回帰するサケも、増殖河川である千歳川に遡上するサケに混ざり石狩湾の定置網に漁獲されている。千歳川と同じ漁獲圧だと仮定すると、豊平川に遡上するサケの 4 倍以上が海で漁獲されていると考えられる。今後、川での産卵環境の改善のみでなく、定置網での漁獲圧を見直し、野生個体群の保全に配慮した漁獲が行われることも必要だと考える。

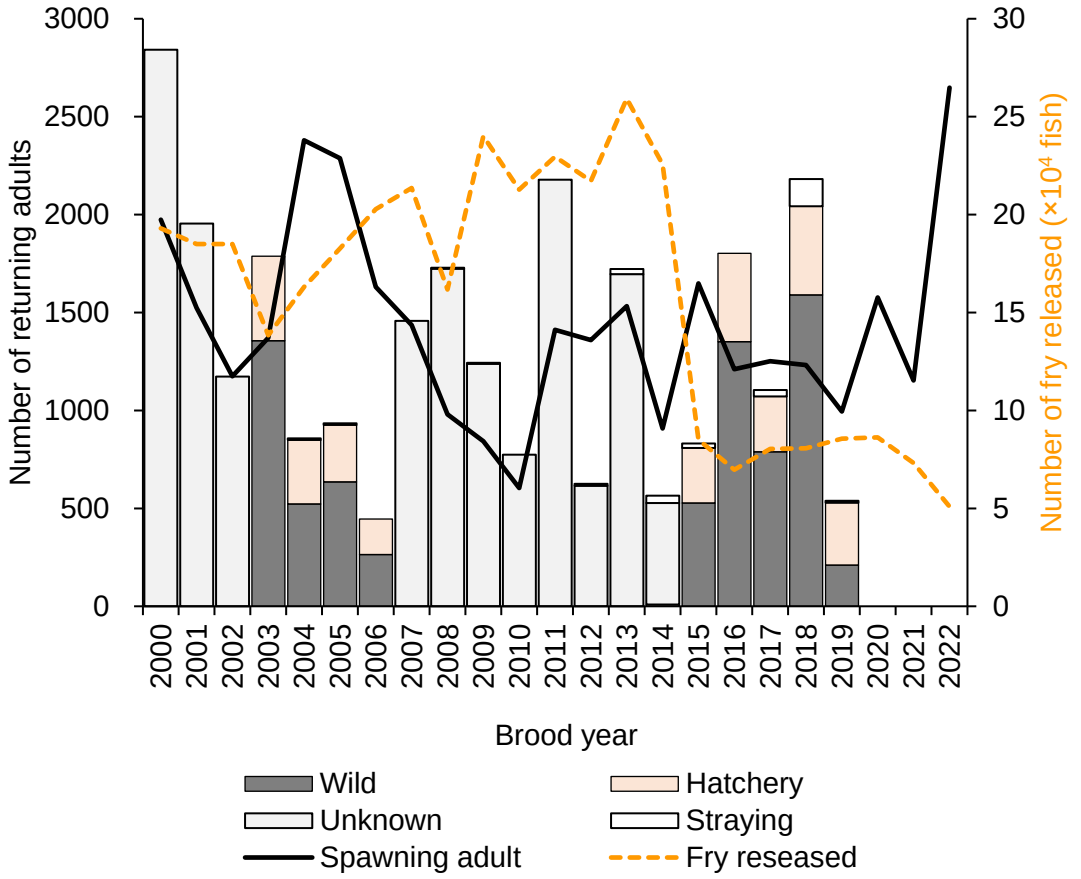

Fig. 6-2 Relationship between number of fry released, number of returning adults, and the proportion of wild/hatchery per brood year. Data aggregation utilized age 3 to age 6 for brood years 2000-2016, age 3 to age 5 for 2017 brood year, and age 3 to age 4 for 2018 brood year. The categories include wild fish (naturally spawned in the Toyohira River), hatchery fish (fry released from the Toyohira River), and stray fish (fish released from rivers other than the Toyohira River). Figure adapted from Aruga (2022) with results up to the 2022 brood year.

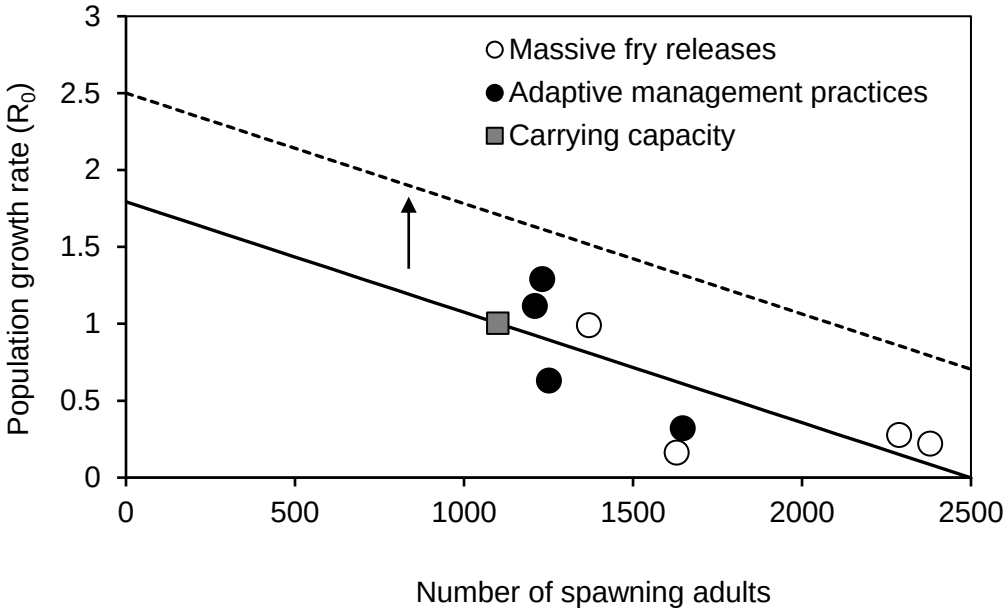

Fig. 6-3 Relationship between the number of spawning adults and population growth rate (R_0). The regression line $R_0 = 1.0$ represents the current carrying capacity. The desired future trend is for this regression line to change in the direction of the dashed line.

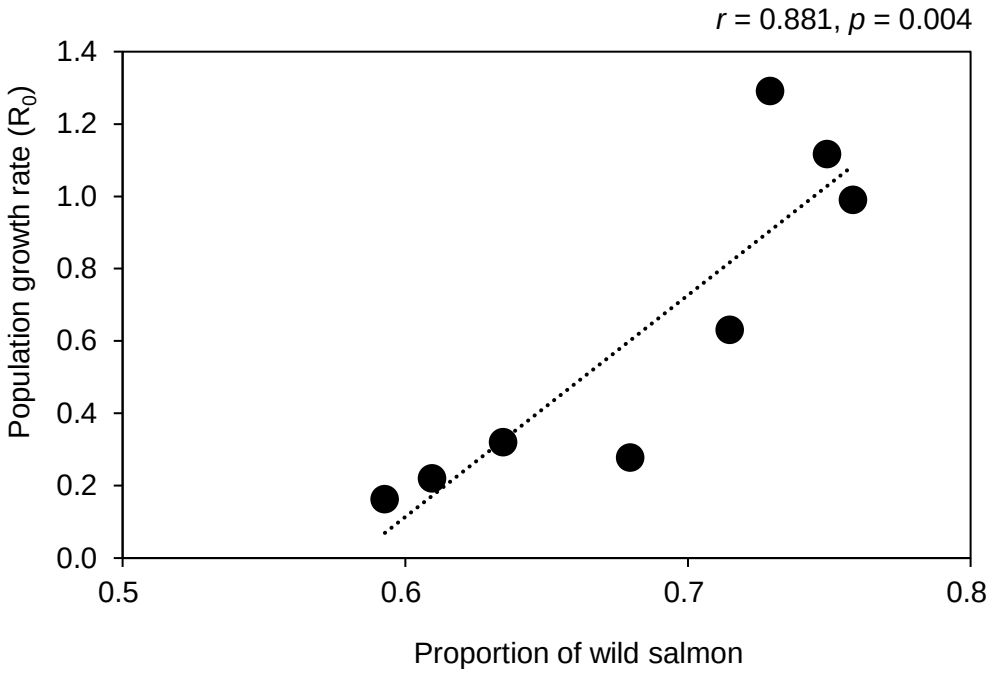

Fig. 6-4 Relationship between the proportion of wild salmon in the spawning ground and the population growth rate (R_0) of the brood year.

3. 豊平川のサケの未来像

豊平川におけるサケの放流事業は、現在、岐路に立っている。豊平川におけるサケ個体群は、カムバックサーモン運動による放流がきっかけで個体群が回復したが、野生魚の定着が確認されている現在において、将来的には自然産卵によってサケの回帰が維持されることが理想と述べられている（札幌市 2013）。また、北米では存続可能なサケ資源管理のために放流魚と野生魚を融和させた融和方策が主流となっており、放流に用いる種親の野生魚割合を増やし、PNI（proportionate natural influence）指標値を 0.5 以上にすることで、自然選択が支配する遺伝的性質を有するサケ個体群にすることが望ましいとしている（森田 2020）。しかし、豊平川に放流する稚魚は、大半が放流魚由来の千歳川に遡上した親魚を用いるため PNI ≒0 であり、さらに、石狩川水系内での移殖放流となっている。豊平川における大きな課題は、生物多様性保全にはマイナスの効果となる稚魚放流が、環境教育の一環として続けられていることである。サケの孵化放流が個体群の存続性に負の影響を与えていることは、様々な研究から明らかになる中、豊平川における稚魚放流は続けるべきなのだろうか？

一方で、豊平川の放流事業は、採卵実習や体験放流などの市民放流にかかわるもののみに減らしており、野生魚保全のために放流を中止した場合、市民がサケと触れ合う機会がなくなり、サケへの関心や理解が失われるリスクもある。札幌市内には、サケの卵を稚魚まで育てるサーモンスクールに参加する小学校から高校までの学校がある。これらの学校では、サケの飼育にとどまらず、川でのサケの遡上観察や出前授業などのサケ学習も実

施しており、子供たちのサケへの理解と愛着につながっていることが感じられる。「自然を守りたいと思う気持ちは、知ること、理解すること、好きになることから生まれる。だから知るきっかけはとても大事なんだ。」と Kingfisher Interpretive Centre（カナダ）でサケの保全活動を実施した Neil Brookes 氏は述べていた。サケの放流に代わる市民がサケを身近に感じられる仕組みづくりが、今は必要である。

今後、末長く野生サケ個体群が存続していくためには、市民がサケと関わるサケ文化の浸透が重要であると考える。2014 年に発足した「札幌ワイルドサーモンプロジェクト Sapporo Wild Salmon Project（SWSP）」は、野生サケを保全する NGO で、豊平川での保全活動は、一般市民や河川管理者、企業などの支持も徐々に増えてきている。例えば、道與建設株式会社によるサケの産卵環境を復元する地域貢献活動は、2018 年から継続しており、河川管理者の協力を受け、二次流路の復元など産卵環境の改善に取り組んでいる。これは、局所的な対策だが、二次流路には多くの後期群の産卵床が形成され、初期生存率の改善に寄与しているほか（有賀ほか 2019a）、土木工事を担う企業に環境保全への意識を高めてもらう機会となっている。また、ライオン株式会社は、全国すべての事業所で生物多様性保全活動への支援を行なっており、札幌オフィスでは 2018 年から SWSP の活動を支援している。大企業が活動を応援してくれることは、他企業の SWSP への関心と信頼につながっている。さらに、株式会社サンセリテ札幌と日本薬品株式会社は、サケの軟骨から有効成分を抽出し、サプリメントを製造・販売している企業で、サケから恩恵を受けながら商品作りをし

ているため、地域の環境保全に協力したいと、2023 年から SWSP の活動を支援している。全国に利用者を抱える通販企業と連携することで、札幌だけにとどまらず、全国へ SWSP の理念を周知させる機会を得た。2015 年から継続している市民参加型のサケ調査「みんなでサケさがそ！」には、40−160 件/年の情報が寄せられ、参加人数や地域に広がりが出て、毎年、サケの観察と投稿をする市民も増えている（佐橋ほか 2020）。都市河川は、人間活動の影響を大きく受けるため、そこに暮らす市民の意識が高まることで、野生サケの保全が進むと考える。

サケは環境アイコンとなり、河川管理者、研究者、企業、市民、行政をつなぎ、共通した認識を持ちやすくさせる。一つの種の保全活動や思想が、生息環境を作る地形の保全につながり、生態系全体の保全を考えることにつながる。環境保全の考え方は、科学的知見の進歩や状況の変化により、時代とともに変化してするものである。今を生きる我々が、自分たちが知りえる科学的知見を活用し、合意形成を図りながら保全活動を進めることは重要である。豊平川においては、サケが野生生物として存続できるために、自然産卵の障害となる河川環境の改善と、放流による影響の軽減が重要になると考える。将来的には、人の手を加えなくても、サケが豊平川に分布し続けられ、札幌市民がそのことを誇りに思い、見守り続けられることが望ましいと考えている。

第 7 章　結論

本研究では、大都市を流れる豊平川において、野生サケ個体群の存続可能性を考察し、将来に向けて都市河川におけるサケの保全対策とその課題について検討した。まず、サケの野生魚と放流魚の割合を調べ、野生個体群の特性を考察し、次に、河川地形とサケの産卵環境、卵の生存率を遡上時期による違いとともに明らかにし、最後に、河川地形の経年変化がサケの産卵環境に与える影響について評価した。

豊平川に遡上するサケの大部分は、豊平川で自然産卵によって生まれた野生魚であることが明らかとなり、放流魚と野生魚の間には、成熟年齢や繁殖時期に相違が認められたことから、豊平川の環境に適応した野生魚個体群が定着していると考えられた。野生魚は前期群に産卵する割合が高いのに対し、放流魚は後期群までの幅広い期間に遡上していた。現在は、豊平川の環境に適応した野生魚個体群が定着していると考えられたが、現在の自然産卵に基づく個体群増加率は平均 0.63 で、自然産卵で個体群が減らない値を大きく下回った。また、個体群増加率が 1.0 となり定常状態に達する環境収容力は 1105 尾と推定され、豊平川の河川規模に鑑みると環境収容力は大きくないことが示唆された。

サケの産卵床が形成される河川地形は、産卵に利用できる河川地形の割合とは異なっており、前期群のサケは主に砂礫堆沿いの湧出域で産卵し、後期群は二次流路を選択的に利用していた。前期群の産卵環境は、流速が速く、水深が深く、冬期間の河床内最高水温が低い（地下水の影響が少ない）ため、卵の生存率を向上させていると考えられた。一方で、後期群

は、稚魚が適切なタイミングで降下できるように、地下水の影響が大きい冬期間の水温が高い場所で産卵するが、地下水の溶存酸素量が河川水よりも低いことや、都市の汚染された水質が卵の生存率を低下させていると考えられる。後期群が現在産卵している場所は、仔魚の成長を早めるメリットと、卵の死亡率が高まるリスクという条件のトレードオフにあり、二次流路は後期群にとって最も適応度の高い環境であると考えられる。豊平川における野生サケ個体群の存続には、前期群が多く産卵する砂礫堆沿いの湧出域の保全が不可欠であると言える。多様な生活史の形質を維持し、個体群構造の多様性を高めるためには、生存率は低いが後期群が多く産卵する二次流路の環境も重要である。

豊平川の河川地形の経年変化は、本来、網状流路が発達する河床で形成される年に数回の頻度で冠水する砂礫堆は形成されず、澪筋の固定化が進行し、砂礫が移動するような攪乱は低下した。サケの産卵床数は、河床低下が起こらず、低水路の比高差が小さく、水面幅が広く、分流が多い地形因子、つまり攪乱の起こりやすい指標と相関がみられた。しかし、豊平川の河川地形は、攪乱の起こりやすさとは逆の方向へ経年的に変化していた。また、産卵床数は、河床材料が粗粒化しておらず、湧水の出やすさの指標とも相関がみられた。上流域では、河床低下が進み地下水の標高が最深河床高より高くなり、湧水が湧出しやすい状況に変化した。河床低下は、低水路内の攪乱頻度を低下させ、サケの産卵環境に負の影響を与える。

豊平川の自然産卵における卵から稚魚までの初期生存率が低くなる要因の一つに、後期群の死亡率の高いことが考えられた。水質汚染や稚魚の採餌効率の悪化といった都市河川特有の問題が、初期生存率を制限する要因として考えられた。今後、産卵環境の改善が進み、稚魚までの初期生存率が高まることで、遡上数と個体群増加率の回帰直線が全体的に上昇し、環境収容力がアップすることが期待される。

豊平川の野生サケを増やす取り組みをしている札幌ワイルドサーモンプロジェクトでは、自然産卵による生存率を高めるために、二次流路を復元して後期群の産卵環境を保全したり、比高差が拡大した砂礫堆を切り下げ、砂礫堆沿いの産卵適地を復元させる試みに河川管理者と連携して取り組んでいる。一方で、サケの産卵環境を持続させるためには、河川地形を整備するだけではなく、本来の扇状地の自然河川で起こるように、洪水攪乱による河床堆積物の移動と流路変動があることが必要となる。さらに、支流での遡上阻害の解消や産卵環境の改善は個体群に多様性をもたらし、豊平川流域のサケ個体群の安定的な存続につながることが期待される。

豊平川では野生魚割合を高めるために、2016 年から放流数の順応的管理を開始し、放流数を半数以下に減少させたが、現時点では野生魚割合に大きな変化は見られない。放流数を減らしたことで、放流魚の生存率が上がった可能性があり、市民放流を続ける現在の順応的管理は、野生魚割合をさらに増やす対策としては十分とは言えない。豊平川ではカムバックサーモン運動による放流がきっかけで大規模なサケ個体群が回復したが、生物多様性保全の観点から、今後は放流の在り方の見直が求められている。

野生魚割合は、個体群増加率と正の相関がみられたことから、今後、さらに野生魚割合を増加させることが、豊平川の野生個体群の存続に重要だと考える。

謝辞

博士論文をまとめるにあたり、多くの方々から励ましと御協力をいただいた。北海道大学大学院農学研究院の中村太士教授には、研究プロジェクト誘っていただき、共同研究へのご指導と博士論文を書く機会をいただいた。学生時代から長年にわたり、温かくご指導くださり、とても感謝している。また、東京大学大気海洋研究所の森田健太郎教授には、豊平川で数多くのフィールドワークに協力していただき、サケ科魚類の生態について様々な知見を教えていただいた。また、論文を投稿する後押しをしてくださり、本研究のすべての投稿論文の共著になってご指導くださり、心から感謝している。北海道大学大学院農学研究院の山田孝教授には、博士論文の副査を引き受けていただき、地形に関する建設的な助言を数多くしていただいた。

豊平川での産卵床調査の基本は、元さけ科学館館長の岡本康寿氏にご指導いただいた。また、野生魚の調査に着手できたのは、当時北海道区水産研究所におられた鈴木俊哉氏（国立研究開発法人水産研究・教育機構　水産技術研究所南勢拠点長）に共同研究のきっかけを作っていただいたからであった。毎年のモニタリング調査には、さけ科学館職員の小原聡氏（元職員）、佐藤信洋氏、中村慎吾氏、水産資源研究所の大熊一正氏（元職員）、水本寛基氏をはじめ、歴代のさけ科学館スタッフやボランティアにご協力いただいた。

また、投稿論文の共著者となっていただいた札幌ワイルドサーモンプロジェクトの渡辺恵三氏、植田和俊氏、有賀誠氏、藤井和也氏、折戸聖氏に

は、フィールドワークを始め、過去の調査結果のデータ化、図化、シミュレーション、解析など多岐にわたり、協力していただくとともに、日々、温かい応援をしていただいた。北海道大学大学院の根岸淳二郎准教授と株式会社北海道技術コンサルタントの岩瀬晴夫氏には、地下水に関するご助言をいただいた。室蘭工業大学大学院の中津川誠教授には、豊平川の流況の経年変化の表現について、アドバイスをしていただいた。富山県立大学の久加朋子准教授と国立研究開発法人土木研究所寒地土木研究所の川村里実主任研究員には、本研究に関連した豊平川の河床変動プロセスの解明において多大なご協力をいただいた。163 工房の田中宏美氏には作図にご協力いただいた。愛媛大学の井上幹生教授、北海道立総合研究機構の卜部浩一研究主幹には、博士論文の書き方と心得についてご教授いただき、応援していただいた。さらに、札幌ワイルドサーモンプロジェクトのメンバーには、豊平川に野生のサケを増やすことに賛同していただき、一緒に活動を進めていただいている。

最後に、研究するきっかけを作ってくれた両親、家庭で様々な協力をしてくれた夫と子供たち、さらに、放課後の子供たちの面倒を見てくださったどんぐり児童育成会の中村久美子先生には、とても感謝している。

皆様のご協力がなければ、博士論文を書くことはできなかった。応援し、支えてくださったすべての皆様に、心から感謝申し上げる。

この研究が、将来のサケの保全の一助になれば幸いである。

引用文献

第 1 章

Araki H, Berejikian BA, Ford MJ, Blouin MS (2008) Fitness of hatchery-reared salmonids in the wild. Evolutionary Applications 1: 342-355.

荒木仁志（2009）DNA 親子鑑定法を用いた種苗放流魚の自然繁殖力に関する保全遺伝学的考察. 水産育種 39: 31–35.

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－学術情報特集　北日本の環境アイコン「サケ」の保全活動を考える. 日本生態学会誌 69: 229-237.

Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, Hooper DU, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace G, Tilman D, Wardle DA, Kinzig AP, Daily GC, Loreau M, Grace J, Larigauderie A, Srivastava DS, Naeem S (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature 486:59-67. http://dx.doi.org/10.1038/nature11148

Feist EB, Buhle ER, Arnold P, Davis JW, Scholz NL (2011) Landscape ecotoxicology of Coho Salmon spawner mortality in urban streams. PLoS ONE 6:e23424. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023424

Gehrt SD, Anchor C, White LA (2009) Home range and landscape use of coyotes in a metropolitan landscape: conflict or coexistence? J Mammal 90:1045-1057. https://doi.org/10.1644/08-MAMM-A-277.1

原田泰志（2004）種苗放流の野生集団への影響. 「ワシントン条約付属書掲載基準と水産資源の持続可能な利用」松田裕之, 矢原徹一, 石井信夫, 金子与止男編　自然資源保全協会 67–87.

Jokimaki J, Jokimaki MLK, Suhonen J, Clergeau P, Pautasso M, Fernandez-Jiricic E (2011) Merging wildlife community ecology with animal behavioral ecology for a better urban landscape planning. Landscape

Urban Plan 100:383-385. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2011.02.001

宮腰靖之, 卜部浩一, 安藤大成, 實吉隼人, 青山智哉, 坂本博幸, 春日井潔, 永田光博（2011）北海道におけるサケ自然産卵個体群の分布.北水試研報 80: 51-64.

宮腰靖之, 卜部浩一, 安藤大成（2012）都市近郊河川で観察されたサケとサクラマスの産卵床密度（短報）. 北水試研究報告 81: 141–143.

Miyakoshi Y, Urabe H, Saneyoshi H, Aoyama T, Sakamoto H, Ando D, Kasugai K, Mishima Y, Takada M, Nagata M (2012) The occurrence and run timing of naturally spawning chum salmon in the northern Japan. Environ. Biol. Fish. 94: 197–206.

Morita K (2014) Japanese wild salmon research: toward a reconciliation between hatchery and wild salmon management. NPAFC Newsletter 35: 4–14.

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 86: 180–183.

Morita K, Saito T, Miyakoshi Y, Fukuwaka M A, Nagasawa T, Kaeriyama M (2006) A review of Pacific salmon hatchery programmes on Hokkaido Island, Japan. ICES J Mar Sci 63:1353-1363. https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.03.024

森田健太郎, 平間美信, 宮内康行, 高橋悟, 大貫努, 大熊一正（2013a）北海道千歳川におけるサケの自然再生産効率. 日本水産学会誌 79: 718–720.

森田健太郎, 高橋 悟, 大熊一正, 永沢亨（2013b）人工ふ化放流河川における サケ野生魚の割合推定-ふ化放流河川におけるサケ野生魚. 日本水産学会誌 79: 206–213.

Myers RA, Levin SA, Lande R, James FC, Murdoch WW, Paine RT (2006) Hatcheries and endangered salmon. Science 303: 1980.

Sahashi G, Morita K (2022) Wild genes boost the survival of captive-bred individuals in the wild. Frontiers in ecology and the environment 20: 217-221. https://doi.org/10.1002/fee.2457

さけます・内水面水産試験場（2012）サケ自然再生産効果に関する研究 平成 22 年度道総研さけます・内水面水産試験場事業報告書 36–37.

Scholz NL, Myers MS, McCarthy SG, Labenia JS, McIntyre JK, Ylitalo MG, Rhodes DL, Laetz AC, Stehr MC, French LB (2011) Recurrent die-offs of adult coho salmon returning to spawn in Puget Sound lowland urban streams. PLoS ONE 6:e28013. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028013

Spromberg JA, Baldwin DH, Damm SE, McIntyre JK, Huff M, Sloan CA, Anulacion BF, Davis JW, Scholz NL (2016) Coho salmon spawner mortality in western US urban watersheds: bioinfiltration prevents lethal storm water impacts. J Appl Ecol 53:398-407. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12534

鈴木俊哉（1999）遊楽部川におけるサケの自然産卵環境調査. さけ・ます資源管理センターニュース 4:1-4.

鈴木俊哉（2008） 自然再生産を利用したサケ資源保全への取り組み.SALMON 情報 2: 3-5.

Thatcher HR, Downs CT, Koyama NF (2020) Understanding foraging flexibility in urban vervet monkeys, Chlorocebus pygerythrus, for the benefit of human-wildlife coexistence. Urban Ecosyst 23:1349-1357. http://doi.org/10.1007/s11252-020-01014-1

Wookey OA (2022) Human-wildlife coexistence in the urban domain: promoting welfare through effective management, responsibility and

the recognition of mutual interest. Human/Animal Relationships in Transformation 317-338. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-030-85277-1_15

Zari MP (2018) The importance of urban biodiversity – an ecosystem services approach. Biodiversity International Journal 2:357-360. http://dx.doi.org/10.15406/bij.2018.02.00087

第 2 章

Abe TK, Kitagawa T, Makiguchi Y (2019) Chum salmon migrating upriver adjust to environmental temperatures through metabolic compensation. J Exp Biol 222:jeb186189. https://doi.org/10.1242/jeb.186189

Beacham TD (1984) Age and morphology of chum salmon in southern British Columbia. T Am Fish Soc 113:727-736. https://doi.org/10.1577/1548-8659(1984)113<727:AAMOCS>2.0.CO;2

知里真志保（1984）地名アイヌ語小辞典. 北海道出版企画センター, 札幌.

工藤拓也, 小西英敏, 金谷将志（2012） 豊平川における河道変遷と平成 23 年出水後の河道状況について. 平成 23 年度技術研究発表会要旨.

石田享平（2002）如何にダムは造られしか. 北海道開発土木研究所月報 588 3-5.

北海道大学埋蔵文化財調査室（1986）サクシュコトニ川遺跡 1･2.北海道大学, 札幌.

北海道大学埋蔵文化財調査室（2013）北海道大学埋蔵文化財調査室ニュースレター第 16 号.

北海道さけ・ますふ化放流事業百年史編さん委員会 1988「北海道鮭鱒ふ化放流事業百年史」北海道農文協, 札幌.

Kitada S (2014) Japanese chum salmon stock enhancement: current perspective and future challenges. Fisheries Sci 80:237–249. http://doi.org/10.1007/s12562-013-0692-8

小宮山英重・堀本宏・小原聡（1990）豊平川におけるシロザケの河川回帰率とその自然産卵環境.北海道の自然と生物 2:1-7.

長岡大輔, 古沢仁, 重野聖之, 丸谷薫, 池田隆司（2017）札幌市の市制開始期における詳細地形と水文環境.地図 55:1-9.

森田健太郎（2015）放流が再開される前後の豊平川のサケの記録とその当時のさけの資源状況について.札幌ワイルドサーモンプロジェクトニュースレター 第 2 号:4-17.

森田健太郎（2022）札幌ワイルドサーモンプロジェクト～都会でもサケがサケらしく暮らせますように～. Ocean Newsletter,521:4-5.

岡本康寿（2000） 豊平川におけるシロザケ産卵床の分布（1998,1999 年度）-魚道の設置による分布状況の変化-.札幌市豊平川さけ科学館館報 第 12 号:20-31.

阪田義隆, 伊藤和伯, 磯崎真一, 池田隆司（2011）不攪乱試料から導出される扇状地堆積物の透水係数分布モデル.地盤工学ジャーナル,6:109-119.

札幌市教育委員会編（2001）K39 遺跡跡第 6 次調査.

瀬川拓郎（2005）アイヌ・エコシステムの考古学.北海道出版企画センター.

北海道庁（1930－1931）昭和 4 年度-昭和 5 年度 鮭鱒孵化事業報告.

冨田辰三（1978） 豊平川の利用-水質. さっぽろ文庫 4 豊平川　札幌市教育委員会編北海道新聞社 194–209.

第 3 章

Araki H, Berejikian BA, Ford MJ, Blouin MS (2008) Fitness of hatchery-reared salmonids in the wild. Evolutionary Applications 1: 342-355.

Araki H, Schmid C (2010) Is hatchery stocking a help or harm? Evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys. Aquaculture 308: S2–S11

有賀望, 鈴木俊哉（2009）豊平川のサケ産卵床における環境条件と浮上までの生残率.SALMON 情報 3: 3-5.

Beamish RJ, Sweeting RM, Neville CM, Lange KL, Beacham TD, Preikshot, D (2012) Wild chinook salmon survive better than hatchery salmon in a period of poor production. Environ. Biol. Fishes 4: 135–148.

原田泰志（2004）種苗放流の野生集団への影響. 「ワシントン条約付属書掲載基準と水産資源の持続可能な利用」松田裕之, 矢原徹一, 石井信夫, 金子与止男編　自然資源保全協会 67–87.

長谷川功, 大熊 一正, 大貫 努（2011）河川におけるサケとサクラマスの稚魚の定位点選択. 日本水産学会誌 77: 1095-1097.

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－放流魚間比較. 日本水産学会誌 79: 657–665.

Hasegawa, K, Okamoto, Y, Morita, K (2021). Temporal trends in geographic clines of chum salmon reproductive traits associated with global warming and hatchery programmes. Ecological Solutions and Evidence, 2(4), e12107. https://doi.org/10.1002/2688-8319.12107

Heath DD, Heath JW, Bryden CA, Johnson RM, Fox CW (2003) Rapid evolution of egg size in captive salmon. Science 299: 1738–1740.

Hendry AP, Wenburg JK, Bentzen P, Volk EC, Quinn TP (2000) Rapid evolution of reproductive isolation in the wild: evidence from

Hendry AP, Castric V, Kinnison MT, Quinn TP (2004) The evolution of philopatry and dispersal:homing versus straying in salmonids. In: Hendry AP, Srearns SC (eds). Evolution Illuminated: Salmon and Their Relatives. Oxford University Press, New York 52–91.

Hilborn R, Bue BG, Sharr S (1999) Estimating spawning escapements from periodic counts: a comparison of methods. Can J Fish Aquat Sci 56:888–896. https://doi.org/10.1139/f99-013

北海道庁（1930-1931）昭和 4 年度−昭和 5 年度 鮭鱒孵化事業報告. 札幌.

Jonsson N, Jonsson B, Hansen LP (2003) The marine survival and growth of wild and hatchery-reared Atlantic salmon. J. Appl. Ecol. 40: 900–911.

春日井潔（2011）自然産卵するサケの回帰. 試験研究は今 684: 1.

Kinnison MT, Quinn TP, Unwin MJ (2011) Correlated contemporary evolution of life history traits in New Zealand Chinook salmon, Oncorhynchus tshawytscha. Heredity 106: 448–459.

小林哲夫（1968）サケとカラフトマスの産卵環境.北海道さけ・ますふ化場研究報告 22: 7-13.

小宮山英重, 堀本宏, 小原聡（1990）豊平川におけるシロザケの河川回帰率とその自然産卵環境. 北海道の自然と生物 2: 1-7.

Levin PS, Zavel RW(2001) Williams JG. The road to extinction is paved with good intension: negative association of fish hatcheries with threatened salmon. Proc. R. Soc. Lond. B 268: 1153–1158.

Melnychuk MC, Korman J, Hausch S, Welch DW, McCubbing DJ, Walters

CJ (2014) Marine survival difference between wild and hatchery-reared steelhead trout determined during early downstream migration. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 71: 831-846.

森田健太郎, 平間美信, 宮内康行, 高橋　悟, 大貫　努, 大熊一正（2013） 北海道千歳川におけるサケの自然再生産効率. 日水誌 2013 79: 718-720.

岡本康寿, 小原聡, 佐藤信洋（1994）豊平川におけるシロザケの遡上、自然産卵の状況. 札幌市豊平川さけ科学館館報 6: 36–39.

岡本康寿, 小原聡, 佐藤信洋（1996）豊平川におけるシロザケ親魚の遡上、自然産卵の状況（1994・1995 年度）. 札幌市豊平川さけ科学館館報 8: 38–54.

岡本康寿, 小原聡, 佐藤信洋, 高山肇（1998）豊平川におけるシロザケ産卵床の分布（1997 年度）. 札幌市豊平川さけ科学館館報 10: 31–38.

岡本康寿（2000） 豊平川におけるシロザケ産卵床の分布(1998,1999 年度)-魚道の設置による分布状況の変化-. 札幌市豊平川さけ科学館館報第 12 号:20-31.

岡本康寿（2001）豊平川におけるシロザケ孵化放流事業の記録（1979–2000 年）および親魚と卵の形質値について. 札幌市豊平川さけ科学館館報 13: 32–46.

Petersson E, Rask J, Ragnarsson B, Karlsson L, Persson J (2014) Effects of fin-clipping regarding adult return rates in hatchery-reared brown trout. Aquaculture 422–423: 249–252.

Robertis AD, Ryer CH, Veloza A, Brodeur RD (2003) Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 60: 1517–1526.

佐野誠三（1959）北日本産サケ属の生態と蕃殖について. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 14: 21–90.

社団法人日本海さけ・ます増殖事業協会（2012） 第 6 事業年度事業報告. 千歳.

Stevens WK（1998）野生対孵化場育ち.「恋のかけひきはグッピーに学べ」（ニコラス･ウェイド編）翔泳社, 東京. 114–122.

高山肇, 岡本康寿, 小原聡, 佐藤信洋（1996）札幌市内の小河川, 新川水系琴似発寒川におけるシロザケ *Oncorhynchus keta* 個体群の生態学的研究 1 河川回帰数, 産卵時期, 性比. 札幌市豊平川さけ科学館館報 8: 55–61.

Yamada H, Nakamura F (2009) Effects of fine sediment accumulation on the redd environment and the survival rate of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) embryos. Landscape and Ecological Engineering 5: 169-181.

山下彰司, 矢部浩規, 村上泰啓（2007）濁水が魚類に与える影響. 寒地土木研究所月報 647: 32–42.

第 4 章

Ali MA, Hoar WS (1959) Retinal responses of pink salmon associated with its downstream migration. Nature 184:106-107. http://dx.doi.org/10.1038/184106a0

天野哲也（2009）サクシュコトニ河畔の暮らし、サケ類とアイヌ民族の関わり. サケ学入門 （阿部周一編）北海道大学出版会 185−202.

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* の野生個体群存

続可能性の評価. 日本水産学会誌 80:946-955. https://doi.org/10.2331/suisan.80.946

有賀望, 森田健太郎, 植田和俊, 藤井和也, 荒木仁志, 水本寛基, 渡辺恵三, 向井徹, 本多健太郎, 佐橋玄記, 有賀誠, 丸山緑, 西野正史, 山真雅之, 大熊一正（2019）豊平川におけるサケ稚魚降下状況の調査について（2018 年）. 札幌市豊平川さけ科学館研究報告 2018:23-32.

有賀望, 森田健太郎, 有賀誠, 植田和俊, 渡辺恵三, 中村太士（2021）大都市を流れる豊平川における河川地形の経年変化とサケ産卵環境への影響について. 応用生態工学 23:295-307. http://dx.doi.org/10.3825/ece.20-00025

有賀望, 鈴木俊哉（2009）豊平川のサケ産卵床における環境条件と浮上までの生残率. SALMON 情報 3:3-5.

Banerjee S, Banerjee A, Palit D (2021) Ecosystem services and impact of industrial pollution on urban health: evidence from Durgapur, West Bengal, India. Environ Monit Assess 193:744. http://dx.doi.org/10.1007/s10661-021-09526-9

Braga-Silva A, Galetti PM Jr (2015) Evidence of isolation by time in freshwater migratory fish *Prochilodus costatus* (Characiformes, Prochilodontidae). Hydrobiologia 765:159–167. http://dx.doi.org/10.1007/s10750-015-2409-8

Brunke M, Gonser T (1997) The ecological significance of exchange processes between rivers and groundwater. Freshwater Biol 37:1-33. https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1997.00143.x

Burner CJ (1951) Characteristics of spawning nests of Columbia River salmon. U.S. Fish and Wildlife Service Fishery Bulletin 61:97-110

Cardenas MB, Ford AE, Kaufman MH, Kessler AJ, Cook LM (2016)

Hyporheic flow and dissolved oxygen distribution in fish nests: The effects of open channel velocity, permeability patterns, and groundwater upwelling. J Geophy Res–Biogeo 121:3113-3130. https://doi.org/10.1002/2016JG003381

Coutts C, Hahn M (2015) Green infrastructure, ecosystem services, and human health. Int J Env Res Pub He 12:9768-9798. http://dx.doi.org/10.3390/ijerph120809768

Dumas J, Marty S (2006) A new method to evaluate egg-to-fry survival in salmonids, trials with Atlantic salmon. J Fish Biol 68:284-304. http://dx.doi.org/10.1111/j.0022-1112.2006.00907.x

Feist EB, Buhle ER, Arnold P, Davis JW, Scholz NL (2011) Landscape ecotoxicology of Coho Salmon spawner mortality in urban streams. PLoS ONE 6:e23424. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023424

Fraser BG, Williams DD (1998) Seasonal boundary dynamics of a groundwater/surface-water ecotone. Ecology 79:2019–2031. https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[2019:SBDOAG]2.0.CO;2

Geist DR, Dauble DD (1998) Redd site selection and spawning habitat use by fall Chinook Salmon: the importance of geomorphic features in large rivers. Environ Manage 22:655-669. http://dx.doi.org/10.1007/s002679900137

Geist DR, Hanrahan TP, Arntzen EV, McMichael GA, Murray CJ, Chien YJ (2002) Physicochemical characteristics of the hyporheic zone affect redd site selection by Chum Salmon and fall Chinook Salmon in the Columbia River. N Am J Fish Manage 22:1077-1085. https://doi.org/10.1577/1548-8675(2002)022<1077:PCOTHZ>2.0.CO;2

Greig SM, Sear DA, Carling PA (2007) A review of factors influencing the availability of dissolved oxygen to incubating salmonid embryos. Hydrol Process 21:323-334. https://doi.org/10.1002/hyp.6188

Hanrahan TP (2007) Bedform morphology of salmon spawning areas in a

large gravel-bed river. Geomorphology 86:529–536. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2006.09.017

Hasegawa K, Takahashi S (2013) Microscale environment along the seaward route of stocked chum salmon fry. T Am Fish Soc 142:1232-1237. https://doi.org/10.1080/00028487.2013.804006

Hendry AP, Day T (2005) Population structure attributable to reproductive time: isolation by time and adaptation by time. Mol Ecol 14:901-916. http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02480.x

Hilborn R, Bue BG, Sharr S (1999) Estimating spawning escapements from periodic counts: a comparison of methods. Can J Fish Aquat Sci 56:888–896. https://doi.org/10.1139/f99-013

Hoar WS (1958) The evolution of migratory behaviour among juvenile salmon of the genus *Oncorhynchus*. Journal of the Fisheries Board of Canada 15:391-428. https://doi.org/10.1139/f58-020

北海道庁（1929）昭和 2 年度鮭鱒孵化事業報告. 札幌.

Iida M, Imai S, Katayama S (2017) Effect of riverbed conditions on survival of planted eyed eggs in chum salmon *Oncorhynchus keta*. Fisheries Sci 83:291-300. http://doi.org/10.1007/s12562-016-1052-2

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 66: 137-140. https://doi.org/10.11233/aquaculturesci.66.137

石田享平（2002）如何にダムは造られしか. 北海道開発土木研究所月報 588 3-5.

小林哲夫（1953）さけ稚魚の生態調査（3）さけ稚魚の降下について考察 1. 孵化場試験報告 8: 81-85.

工藤拓也, 小西英敏, 金谷将志（2012） 豊平川における河道変遷と平成 23

年出水後の河道状況について. 平成 23 年度技術研究発表会要旨.

Leman VN (1993) Spawning site of Chum Salmon, *Oncorhynchus keta*: microhydrological regime and viability of progeny in redds (Kamchatka River Basin). Journal of Ichthyology 33:104-117

Leopold LB, Wolman MG, Miller JP (1964) Fluvial Processes in Geomorphology. Freeman, San Francisco, CA 522 pp

Lisi PJ, Schindler DE, Bentley KT, Pess GR (2013) Association between geomorphic attributes of watersheds, water temperature, and salmon spawn timing in Alaskan streams. Geomorphology 185:78-86. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2012.12.013

Lotspeich FB, Everest FH (1981) A new method for reporting and interpreting textural composition of spawning gravel. U.S. Forest Service Research Note PNW-369

Malcolm IA, Youngson AF, Soulsby C (2003) Survival of salmonid eggs in a degraded gravel-bed stream: effects of groundwater-surface water interactions. River Res Appl 19:303-316. https://doi.org/10.1002/rra.706

Moir HJ and Pasternack GB (2008) Relationships between mesoscale morphological units, stream hydraulics and Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha)* spawning habitat on the Lower Yuba River, California. Geomorphology 100:527-548. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2008.02.001

Montgomery DR, Buffington JM (1997) Channel-reach morphology in mountain drainage basins. Geol Soc Am Bull, 109:596–611. https://doi.org/10.1130/0016-7606(1997)109<0596:CRMIMD>2.3.CO;2

Montgomery DR, Beamer EB, Pess GR, Quinn TP (1999) Channel type and salmonid spawning distribution and abundance. Can J Fish Aquat Sci 56:377–387. https://doi.org/10.1139/f98-181

Morita K (2018) Earlier migration timing of salmonids: an adaptation to climate change or maladaptation to the fishery? Can J Fish Aquat Sci 76:475-479. https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0078

Morita K, Nagashima A (2015) Temperature seasonality during fry out-migration influences the survival of hatchery-reared chum salmon *Oncorhynchus keta*. J Fish Biol 87:1111-1117. https://doi.org/10.1111/jfb.12767

Morita K, Saito T, Miyakoshi Y, Fukuwaka M A, Nagasawa T, Kaeriyama M (2006) A review of Pacific salmon hatchery programmes on Hokkaido Island, Japan. ICES J Mar Sci 63:1353-1363. https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2006.03.024

森田健太郎, 平間美信, 宮内康行, 高橋　悟, 大貫　努, 大熊一正（2013）北海道千歳川におけるサケの自然再生産効率. 日水誌 79: 718-720. https://doi.org/10.2331/suisan.79.718

Mouw JEB, Tappenbeck TH, Stanford JA (2014) Spawning tactics of summer chum salmon *Oncorhynchus keta* in relation to channel complexity and hyporheic exchange. Environ Biol Fish 97:1095–1107. http://doi.org/10.1007/s10641-013-0200-0

Olsen JB, Flannery BG, Beacham TD, Bromaghin JF, Crane PA, Lean CF, Dunmall KM, Wenburg JK (2008) The influence of hydrographic structure and seasonal run timing on genetic diversity and isolation-by-distance in chum salmon (*Oncorhynchus keta*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 65:2026–2042. https://doi.org/10.1139/F08-108

Peterson NP, Quinn TP (1996) Spatial and temporal variation in dissolved oxygen in natural egg pockets of chum salmon, in Kennedy Creek, Washington. J Fish Biol 48:131-143. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01424.x

Rubin JF, Glimsäter C (1996) Egg-to-fry survival of the sea trout in some

streams of Gotland. J Fish Biol 48:585–606. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01454.x

Salo EO (1991) Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*). Pacific salmon life histories. UBC Press, 233-309

Sapporo City History Editorial Board (1953) Sapporo Fan Area Old River Map, History of Sapporo City Politics and Administration. Sapporo City, Japan.

Schindler DE, Hilborn R, Chasco B, Boartright CP, Quinn TP, Rogers LA, Webster MS (2010) Population diversity and the portfolio effect in an exploited species. Nature 465:609-612. http://doi.org/10.1038/nature09060

Scholz NL, Myers MS, McCarthy SG, Labenia JS, McIntyre JK, Ylitalo MG, Rhodes DL, Laetz AC, Stehr MC, French LB (2011) Recurrent die-offs of adult coho salmon returning to spawn in Puget Sound lowland urban streams. PLoS ONE 6:e28013. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028013

Smith AK (1973) Development and application of spawning velocity and depth criteria for Oregon salmonids. T Am Fish Soc 102:312-316. https://doi.org/10.1577/1548-8659(1973)102<312:DAAOSV>2.0.CO;2

宋媛媛（2017）河床間隙湧出水が河川河畔生態系に及ぼす影響　北海道大学環境科学院修士論文.

Spromberg JA, Baldwin DH, Damm SE, McIntyre JK, Huff M, Sloan CA, Anulacion BF, Davis JW, Scholz NL (2016) Coho salmon spawner mortality in western US urban watersheds: bioinfiltration prevents lethal storm water impacts. J Appl Ecol 53:398-407. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12534

鈴木俊哉（2008）自然再生産を利用したサケ資源保全への取り組み. SALMON 情報 2: 3-5.

Swales S, Lauzier RB, Levings CD (1986) Winter habitat preferences of juvenile salmonids in two interior rivers in British Columbia. Can J Zool 64: 1506-1514. https://doi.org/10.1139/z86-225

The Geospatial Information Authority of Japan (1918) Topographic map at 1/25,000 scale.

The Geospatial Information Authority of Japan (2021) Flood Control Topographic Classification Map.

The Japan Map Center (1995) Sapporo in Maps 1, circa 1896. Midorikawa Map Printing Co.

Tonia D (2005) Interaction between river morphology and intra-gravel flow paths within the hyporheic zone, PhD dissertation, 129 pp, Univ. of Idaho, Boise

Tonia D, Buffington JM (2011) Effects of stream discharge, alluvial depth and bar amplitude on hyporheic flow in pool-riffle channels. Water Resour Res 47:1-13. https://doi.org/10.1029/2010WR009140

Webb HJ, McLay HA (1996) Variation in the time of spawning of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and its relationship to temperature in the Aberdeenshire Dee, Scotland. Can J Fish Aquat Sci 53:2739-2744. https://doi.org/10.1139/f96-240

Winter TC, Harvey JW, Franke OL, Alley WM (1998) Groundwater and surface water, a single resource. US Geological Survey Circular 1139

Wohl E, Allen AO, Mersel MK, Kichefski SL, Fritz KM, Lichvar RW, Vanderbilt FB (2016) Synthesizing the scientific foundation for ordinary high water mark delineation in fluvial systems. US Army Engineer Research and Development Center (ERDC) Hanover United States.

Zhou T, Endreny AT (2013) Reshaping of the hyporheic zone beneath river restoration structures: flume and hydrodynamic experiments. Water Resour Res 49:1-12. https://doi.org/10.1002/wrcr.20384

第 5 章

有賀望（2015）豊平川のサケの産卵床調査の歴史について.札幌市豊平川さけ科学館開館 30 周年記念誌 69-70.

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* の野生個体群存続可能性の評価. 日本水産学会誌 80:946-955. https://doi.org/10.2331/suisan.80.946

有賀望, 鈴木俊哉（2009）豊平川のサケ産卵床における環境条件と浮上までの生残率. SALMON 情報 3:3-5.

Geist RD, Hanrahan PT, Arntzen VE, McMichael AG, Murray JC, Chien Y (2002) Physicochemical Characteristics of the Hyporheic Zone Affect Redd Site Selection by Chum Salmon and Fall Chinook Salmon in the Columbia River. North American Journal of Fisheries Management 22: 1077-1085.

Geist RD, Dauble DD (1998) Redd site selection and spawning habitat use by fall chinook salmon: The importance of geomorphic features in large rivers. Environmental Management 22: 655-669.

笠原玉青（2013）河川間隙水域.「河川生態学」(中村太士編),pp198-205. 講談社サイエンィフィック,東京.

小林伸行, 霜山正雄, 恒松浩（1981）豊平川上流砂防計画. 寒地土木研究所昭和 55 年度技術研究発表会.

小林哲夫（1968）サケとカラフトマスの産卵環境. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 22: 7–13.

小宮山英重, 堀本宏, 小原聡（1990）豊平川におけるシロザケの河川回帰

率とその自然産卵環境. 北海道の自然と生物 2: 1–7.

工藤拓也, 小西英敏, 金谷将志（2012） 豊平川における河道変遷と平成 23 年出水後の河道状況について. 平成 23 年度技術研究発表会要旨.

Li J, Xia J, Zhou M, Deng S, Zhang X (2017) Variation in reach-scale thalweg-migration intensity in a braided reach of the lower Yellow River in 1986-2015. Earth Surface Process and Landforms 42:1952-1962.

中村太士（2013）河川生態系を脅かす課題と今後の展望. 「河川生態学」（中村太士編）.pp. 254-264. 講談社サイエンィフィック, 東京.

Nakamura F, Shin N, Inahara S (2007) Shifting mosaic in maintaining diversity of floodplain tree species in the northern temperate zone of Japan. Forest Ecology and Management 241: 28-38.

岡本康寿（2000）豊平川におけるシロザケ産卵床の分布（1998,1999 年度）－魚道の設置による分布状況の変化－. 札幌市豊平川さけ科学館館報 12: 20–31.

Platts SW, Torquemada JR, McHenry LM, Graham KC (1989) Changes in Salmon Spawning and Rearing Habitat from Increased Delivery of Fine Sediment to the South Fork Salmon River, Idaho. Transactions of the American Fisheries Society 118: 274-283.

佐野誠三, 長沢有晃（1958）十勝川支流メム川に於ける鮭の天然藩殖.北海道さけ・ますふ化場研究報告 12: 1-19.

鈴木俊哉（1999）遊楽部川におけるサケの自然産卵環境調査. さけ・ます資源管理センターニュース 4:1-4.

鈴木俊哉（2008）自然再生産を利用したサケ資源保全への取り組み.

SALMON 情報 2: 3–5.

田中雅基, 吉田晃啓, 西村弘之（2009） 豊平川の低水管理に向けた伏没現象解明への取り組み–扇状地における地表水と地下水の交流について–. 平成 20 年度技術研究発表会要旨.

卜部浩一（2016） 北海道の野生サケについて. 北水試だより 92: 16-19.

Yamada H, Nakamura F (2009) Effects of fine sediment accumulation on the redd environment and the survival rate of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) embryos. Landscape Ecol Eng 5: 169–181.

第 6 章

赤坂卓美（2019）2.4河道内氾濫原の機能劣化とその構造. 応用生態工学会テキスト河道内氾濫原の保全と再生（応用生態工学会編） 技報堂 54-62.

天野哲也（2009）サクシュコトニ河畔の暮らし、サケ類とアイヌ民族の関わり. サケ学入門 （阿部周一編）北海道大学出版会 185−202.

Araki H, Cooper B, Blouin MS (2007) Genetic effects of captivebreeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. Science 318:100–103.

有賀望（2021）豊平川のサケの自然再生産効率と河床変動解析. 気候変動下における河川生態系のレジリエンス河川構造、生物多様性、生態系機能に着目して（研究代表 中村太士）令和 2 年度河川砂防技術研究開発公募地域課題分野（河川生態）報告書.

有賀望, 森田健太郎, 片岡朋子, 植田和俊, 向井徹, 藤井和也, 布川雅典, 有賀誠, 丸山緑, 渡辺恵三, 佐藤信洋,中村慎吾, 西谷航平, 岡本康寿, 大熊一

正（2019a）豊平川における 2018 年サケ産卵環境改善工事－湧水産卵場の復元－. 札幌市豊平川さけ科学館研究報告 2018:1-22.

有賀望, 森田健太郎, 岡本康寿（2019b） 都市における野生サケと人との共生を目指して―学術情報特集　北日本の環境アイコン「サケ」の保全活動を考える. 日本生態学会誌 69: 229-237.

有賀望, 森田健太郎, 有賀誠, 植田和俊, 渡辺恵三, 中村太士（2021）大都市を流れる豊平川における河川地形の経年変化とサケ産卵環境への影響について. 応用生態工学 23:295-307. http://dx.doi.org/10.3825/ece.20-00025

有賀望（2022）SWSP 活動報告②野生魚の割合は増えた？放流数を減らしてみえてきたこと.札幌ワイルドサーモンプロジェクトニュースレター12 号 24-27.

Bouchard R, Wellband K, Lecomte L, Bernatchez L, April J (2022) Effects of stocking at the parr stage on the reproductive fitness and genetic diversity of a wild population of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Evolutionary Applications 15: 838– 852.

Chilcote MW (2003) Relationship between natural productivity and the frequency of wild fish in mixed spawning populations of wild and hatchery steelhead (*Oncorhynchus mykiss*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 60: 1057– 1067.

Chilcote MW, Goodson KW, Falcy MR (2011) Reduced recruitment performance in natural populations of anadromous salmonids associated with hatchery-reared fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 68: 511– 522.

Christie MR, Ford MJ, Blouin MS (2014) On the reproductive success of

early-generation hatchery fish in the wild. Evolutionary Applications 7: 883– 896.

Christie MR, Marine ML, French RA, Blouin MS (2012) Genetic adaptation to captivity can occur in a single generation. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 109: 238– 242.

Emlen JM, Reisenbichler RR,. McGie, AM. Nickelson TE 1990 Density-dependence at sea for Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 47: 1765– 1772.

藤田郁男（1988）第 4 章川に沿って 4 伏篭川. さっぽろ文庫 44 川の風景 札幌市教育委員会編 188-200.

鎌内宏光, 林大輔, 岡部芳彦, 勝山智憲, 福島慶太郎, 吉岡歩, 佐藤拓哉, 徳地直子, 仲岡雅裕（2012）北海道東部における初冬のホッチャレ消費者. 森林研究 78: 81-87.

萱場祐一（2013）河川地形の特徴とその分類. 河川生態学（中村太士編） 講談社　13-33.

Kim KJ, Cornwell TJ, Bottom DL, Stein S, Anlauf-Dunn KJ (2018) Population viability improves following termination of Coho Salmon hatchery releases. North American Journal of Fisheries Management 38:39-55.

国土交通省北海道開発局（2020）令和 2 年度北海道開発事業費（札幌河川建設部実施分）の概要について (https://www.hkd.mlit.go.jp/sp/release/gburoi000000py50-att/gburoi000000wntv.pdf, 2020 年 6 月 14 日確認).

工藤拓也, 小西英敏, 金谷将志（2012） 豊平川における河道変遷と平成 23 年出水後の河道状況について. 平成 23 年度技術研究発表会要旨.

McMillan JR, Morrison B, Chambers N, Ruggerone G, Bernatchez L, Stanford J, Neville H (2003) A global synthesis of peer-reviewed research on the effects of hatchery salmonids on wild salmonids. Fisheries Management and Ecology https://doi.org/10.1111/fme.12643

Milot E, Perrier C, Papillon L, Dodson JJ, Bernatchez L (2013) Reduced fitness of Atlantic salmon released in the wild after one generation of captive breeding. Evolutionary Applications 6: 472– 485.

森田健太郎（2017）サケ沿岸漁獲物の耳石温度標識魚調査. SALMON 情報 11:33-35.

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 86: 180–183.

森田健太郎,有賀望（2017）オペレーティングモデルを用いた豊平川のサケ放流数を決める管理方式の検討ー野生魚保全と個体数維持の両立を目指してー

永山滋也（2019）コラム 2 堤外地の構造：高水敷と低水敷の定義. 応用生態工学会テキスト河道内氾濫原の保全と再生（応用生態工学会編） 技報堂 19-20.

Nakamura F, Seo J, Akasaka T, Swanson FJ (2017) Large wood, sediment, and flow regimes: Their interactions and temporal changes caused by human impacts in Japan. Geomorphology 279:176-187. https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2016.09.001

Nickelson TE, Solazzi MF, Johnson SL (1986) Use of hatchery Coho Salmon *Oncorhynchus kisutch* to rebuild wild populations in Oregon coastal streams. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 43: 2443-2449.

岡本康寿（2000）豊平川におけるシロザケ産卵床の分布（1998,1999 年

度）－魚道の設置による分布状況の変化－. 札幌市豊平川さけ科学館館報 12: 20–31.

佐橋 玄記, 丸山 緑, 有賀 望, 森田 健太郎, 岡本 康寿, 向井 徹, 水本 寛基, 植田 和俊, 藤井 和也, 渡辺 恵三, 大熊 一正, 荒木 仁志（2020）市民参加型調査で集めた位置情報付き生物写真にサンプリングバイアスは存在するか？―市民と専門家の遡河性サケマス関連撮影データの比較から―. 保全生態学研究 25: 370-315.

札幌市（2013）生物多様性さっぽろビジョン.

Takahashi M, Nakamura F (2011) Impacts of dam-regulated flows on channel morphology and riparian vegetation: a longitudinal analysis of Satsunai River, Japan. Lands Ecol Eng 7:65-77. http://doi.org/10.1007/s11355-010-0114-3

植田睦之, 小板正俊, 福井和二（1999）秋期のオオワシとオジロワシの分布に影響する要因. 日本野鳥の会研究報告 17: 25-29.

渡辺恵三（2016）僕たちは,サケの産卵場をつくれるか？.札幌ワイルドサーモンプロジェクトニュースレター第 4 号: 39-43.

山下祥平（2021）河川湧水が卵・仔魚期サケ (Oncorhynchus keta) に及ぼす負の影響. 北海道大学環境科学院修士論文.