

# 生態系の多様性

## —特に、河川生態系とサケ類を中心に

帰山 雅秀

### 要旨

生態系と生物多様性を解説するとともに、生態系の攪乱の例としてわが国の河川生態系の変遷と外来種との関係、生物多様性の例として安定同位体比分析に基づく知床世界自然遺産地域におけるサケ属魚類による物質輸送について紹介した。

### 1 はじめに

地球の歴史 46 億年、生命が誕生して 36 億年が経過するが、生命の歴史の時間的スケールにすると人類の誕生はほんの一瞬前の出来事に過ぎない。しかし今や、人類は地球生態系の巨大な生産者、消費者および分解者であり、超ドミナントなキーストン種<sup>(注1)</sup>となっており、人類の活動が温暖化や生物多様性の減少などのように地球生態系へ著しい影響を及ぼしている。ここでは、具体的な事例をいくつかあげながら、「生態系」の「生物多様性」について考えていきたい。なお、専門用語の解説は基本的に「生態学事典」(巖佐ら, 2003)と「生態系へのまなざし」(鷺谷ら, 2005)に基づくが、場合によっては著者独自の解釈も含まれることをご容赦願いたい。

### 2 生態系とは

ヘッケルが 1869 年に「生物と環境との相互作用を解明する科学」と位置づけた生態学 (ecology)

は、もともとギリシャ語の「オイコス (oikos) ; 家」を起源とする。生態学は個体、個体群、群集および生態系の階層構造からなる。個体は説明するまでもないが、個体群は「ある限られた空間にすみ、ある程度まとまりのある一種類の生物の個体の集合」であり、群集は「一定の空間にすみ、さまざまな生物の個体群の集合」と定義される場合が多い。ただし、「個体群」一つとってみてもデーム<sup>(注2)</sup>、サブ個体群(系群)、個体群、メタ個体群と階層的であり、変異も著しく、簡単に定義するのはむずかしい。

生態系とは「ある空間に生きるすべての生物とその環境要素からなる一つのシステム」と定義される場合が多い(鷺谷ら, 2005)。生態系概念は、クレメンツの植物生態学における遷移説に遡ると考えられている。彼は、同じ場所の種の集合を生物群集とし、遷移<sup>(注3)</sup>をとおしてそのあるべき「極相」に到達すると考えた (Clements, 1916)。それに対して、タンスレーははじめて群集に代わる用語として「生態系」を提案し、それを「生物群集とその無生物的環境を含んだシステム」と定義し

注1 キーストン種：鍵種。生態系において、個体数が少なくても生態系に大きな影響を及ぼす種。例えば、キツツキがいなくなると、自ら樹木の幹に孔を作れない鳥類 (フクロウ) や哺乳類 (コウモリ・ムササビ) などはいなくなり、生態系が変化する。

注2 デーム：(deme)ある空間内に存在する同一種の生物の個体の全体を個体群という。個体群の中で通常的に繁殖が行われ、遺伝子流動が起きる単位をデーム (あるいは繁殖集団) という。デームは群れ一つの場合もあれば複数の群れを含むこともある。

注3 遷移：人手が加わらず自然のままに、その地域の植物群落の外観が遷移して (移り変って) いくこと。気温や降水量条件などが満たされるとき、火山の噴火後のような裸地から始まる遷移は裸地→草原→陽樹林→陰樹 (裸地など強い光のもとでは発芽・生育はしないが、ある程度大きく成長した後では明るいほど成長がよい樹種) 林となって安定した森 (極相林) に変化していく。

た (Tansley, 1935)。その後、生態系の研究はオダムの生態学に集大成されるようにエネルギーの流れや物質循環に関する研究にシフトし、生態系の物理モデル化がさかんに行われた (例えば、Odum, 1971)。時代を少々遡るが、エネルギーや物質の流れとした同様の研究傾向は動物を対象とする研究者の間でもおこなわれ、イギリスのエルトンは食物連鎖、生態的地位(ニッチ)<sup>(注4)</sup>、数の生態系ピラミッドなど、1920年代に生態系の機能に関わる重要な基礎概念を確立した (Elton, 1927)。

時代の経過とともに、クレメンツの遷移はその場の諸条件により個別に起こるものであり、種の独自の動きと生物間相互作用を反映した一時的な種の集合にすぎないのではないかと考えられるようになってきた (鷲谷ら, 2005)。すなわち、生態系は偶然の影響を強く受け、変動性の大きなダイナミックなシステムではないかと考えられるようになってきた (鷲谷ら, 2005)。すなわち、生態系は偶然の影響を強く受け、不確実性の高い、常に攪乱<sup>(注5)</sup>しているダイナミックなシステムであり、その構造は非生物環境と長時間かけて進化してきた生物の集合体の相互作用であること、またその機能は長期的な種多様性と遺伝的多様性により維持されていると考えられている。

このように、生態系は変動と不均一性によって強く支配されている。水域生態系では、人為的な干渉にとまらぬ不連続な生態系の反応や跳躍的な現象が問題になりつつある。例えば、水域生態系の富栄養化はある限界を超えると、突然相転移<sup>(注6)</sup>が起こり、もとに戻らないことが観察されている。すなわち、水草が豊かで水の透明度の高い相から、水草がなく、一時生産者としては植物プランクトン (アオコなど) が優占する湖では、常に濁っており、いろいろな浄化対策にも関わらず元の澄んだ湖には戻らない。このような相転移は一般的にカタストロフィックシフト<sup>(注6)</sup>と言われている (鷲谷ら, 2005)。このような生態系のカタストロフィックシフトについて、河川生態系の変化と外

来種問題から考えてみよう。

### 3 河川生態系と外来種との関係

自然河川の基本形態は「瀬」と「淵」とからなる。一つの蛇行区間における瀬と淵の数は上流域では数多くあるが、中・下流域では一つずつしかない。可兒 (1944) は前者の河川形態をA型、後者をB型と分類し、瀬から淵に水が流れ込む状態が滝のように落ち込む場合をa型、波立ちながら流れ込む場合をb型、なめらかに流れ込む (淵頭が常に水没している) 場合をc型とし、このA-B型とa-c型の組み合わせで河川形態を区分した。したがって、河川は基本的に溪流をAa型に、中流をBb型、そして下流域をBc型に分類できる。しかし、わが国の河川形態は、1970年代以降そのような基本形態から著しく異なるものになった。

例えば、十勝川では、沖積平野が広がる帯広付近の本流では1960年代から1970年代にかけて水位が低下したにもかかわらず、流量が増加するという現象が見られた。一方、メン川やヌップク・マップ川のような本流に注ぎ込む湧水系の小河川は反対に流量が減少していった。その原因は、高水工法<sup>(注7)</sup>に基づく河川のショートカット化、河床掘り下げ、護岸等コンクリートによる三面ブロック化および多数の様々な規模のダム建設に起因する (Kaeriyama and Edpalina, 2004)。このような河川工事は、洪水防止を名目に、河川水ができるだけ早く海へ排出することを目的に行われた。その結果、多くの河川から「瀬一淵」という基本構造が消失した。また本来、魚類の産卵場所および仔稚魚の成育場として重要な小河川も消失あるいは渇水期に断流するようになった。すなわち、わが国の河川生態系は1970年代を境に正しくカタストロフィックシフトが起きたといっても過言ではない状態にまで変わってしまった。その結果、河川の本流では生息魚類の種数が多いにも関

注4 生態的地位 (ニッチ) : (niche) ある生物種が生態系の中で占める「生活空間の地理的位置 (生息場所)」と「食物連鎖上の地位」をいう。生物はそれらを巡る種間の競争競争に打ち勝ってニッチを獲得する。外来種は空いているニッチがあったり、在来種との競合に打ち勝ってニッチを獲得したとき定着することもある。最近では、ニッチ市場 (産業)、隙間市場 (産業) など経済的、社会的にも使われる。

注5 攪乱 : 噴火・台風・氾濫・山火事、動物による捕食や踏みつけ、植物の病気、害虫、帰化同植物の侵入など (自然攪乱) や焼き畑などの火入れや刈り取り・伐採など (人為的攪乱) により、安定した生態系やその一部が破壊され、生態系の機能や構造が乱されること。攪乱の規模はさまざま。攪乱はその内容や頻度により、固有の生態系を維持・発達させたり、多様な生態系をもたらしたりすることがある。

注6 相転移・カタストロフィックシフト : ある地域の生物相 (生物の種類組成) が、噴火・山火事・台風などの自然災害や伝染病、人間の活動によって大きく変化することを相転移という。ある生態系の気候変化や環境汚染、外来種の侵入などによって本来の生態系が消滅し、まったく異なる環境に変化するなど、相転移が元に戻らないほど大きなときはカタストロフィックシフトという。レジームシフトともいう。

注7 高水工法 : 堤防を築いて洪水を防ぐ治水工法。

わらず、小河川ではほとんど魚類が生息していないという現象があちこちの河川で観察されている。例えば、サケ属魚類のなかでも河川生活期間が生活史の2/3以上を占めるサクラマス資源は北海道で1970年代の160万尾台から2000年までに50万尾以下にまで減少した(Nagata and Kaeriyama, 2004)。

このように、日本の河川では1970年代と1980年代を境に数多くの魚類の生息場と産卵場が消失し、本流と支流あるいは枝川には段差ができたり、数多くのダムが建設されるようになった。そのため、魚類の移動は妨げられたり、困難となり、魚類個体群の遺伝的多様性の低下が起こるようになった(森田・山本, 2004; 福島, 2004)。

最近、外来種の侵入による生態系の攪乱が問題視されている。IUCN (International Union for Conservation of Nature: 国際自然保護連合) の侵略的外来種ワースト100種の中には、魚類8種類が数えられている。北海道にはその8種類のうち、すでにニジマス・ブラウントラウト・オオクチバス・コイの4種類が導入されている。これら外来種はどのような影響を生態系に及ぼすのか? ブラウントラウトは淡水生態系の上位捕食者として位置するだけでなく、在来種アメマスと生態的地位が競合し、置き換えが起こっている。また、最近ニジマスがイトウの産卵床を掘り返すことにより、種の置換が観察されるようになってきた。在来種は、本来河川生態系が健全であれば、同所的に分布する外来種を排除する。例えば、河川生態系が比較的自然環境に近い1970年代初期の標津川や遊楽部川では、在来種であるサクラマスがほぼ同じ生態的地位に位置する外来種ギンザケを排除して淵を占有しており、ギンザケは河川の人工工作物付近に追いやられることが観察されている(石田ら, 1975, 1976)。

北海道に侵入したニジマスは分布域を1970年代以降急激に拡大し、現在では70を越える河川に生息している。一方、ブラウントラウトは比較的最近まで分布が見られなかったが、1990年以降急激に分布域を拡大し、現在では北海道の40以上の河川に生息している(鷹見・青山, 1999)。これらは養殖場で系的に飼育されていた養殖魚である。すなわち、コンクリート池などの人工的な生息環境で飼育された養殖魚が放流されて、これま

た人工化したわが国の河川環境に適応して、在来種に影響を及ぼしているのである。このように見えてくると、自然生態系を喪失したわが国の河川では、在来魚が産卵場と幼稚子の生育場の小河川や淵を失い、侵略的外来種の侵入を受けることにより、不連続なパッチ状分布を余儀なくされ、ボトルネック効果<sup>(註8)</sup>により遺伝的多様性の低下を来しているように思える。

## 4 生物多様性

1992年、リオデジャネイロで開催された環境と開発に関する国際連合会議(いわゆる地球サミット)で気候変動枠組み条約と生物多様性条約が調印された。生物多様性条約では「人間活動の影響を生物多様性の維持可能な範囲内でとどめ、生態系要素の不可逆的な喪失の防止をめざす」としている。生物多様性(biodiversity)は、ウィルソンの著書「生命の多様性(The Diversity of Life)」(1992)に基づき、「遺伝的多様性、種の多様性および生態系の多様性からなる生命のあらゆる変異性」と定義されている。生物多様性と生態系は、一方が他方を互いに「包み合う関係」にあるとも言われている。生物多様性は、食う一食われる関係、共生・寄生関係、餌や生息場所などの資源および異性をめぐる競争などにより作り出される。生物多様性は、生物間相互作用によりもたらされるともいえる。生物多様性の低下とは、生態系における生物間相互作用ネットワークの構成要素の脱落を意味する。具体的には、種や個体群の衰退、遺伝的変異性の低下などである。

生物間相互作用は大きく共生作用と拮抗関係に分かれる。共生作用は、例えば樹木と菌類との関係である栄養共生と、樹木とアリ類との関係である防衛共生からなる。また拮抗関係には食う一食われる関係、寄生関係や競争関係が含まれる。生物多様性は、さまざまな生態系機能に貢献しているが、この生物間相互作用により維持されており、種が多様なほど物質循環速度は増し、その時間的安定性は増加すると考えられている。すなわち、生物間相互作用が生物多様性を決定する要因であり、それが物質循環過程とフィードバック・ループを形成している(三木, 2006)。

注8 ボトルネック効果:びん首効果。ある生物集団で生殖に参加する個体数がなにかの原因で減少し、より少数の遺伝子の移動による偶然性により、集団の遺伝的変異度が元の集団に比べて小さく、均一性の大きい(遺伝子多様性の低い)集団ができること。いろいろな色の豆が入っているビンから少数の豆を取り出すと、出てくる豆の色はビンの中に較べると、限られたものになる、という原理による。

## 5 知床世界自然遺産地域の 河川生態系は生物多様性の高い 健全な生態系か？

知床半島は、①北半球で最南端の季節海水が接岸し、海洋生態系と陸域生態系の相互作用が顕著な生態系、②シマフクロウ、シレットコスミレなどの希少種や多くのサケ科魚類が生息する生物多様性の高い生態系ということで、2005年に世界自然遺産に登録された。知床半島の世界自然遺産地域内には小河川が44河川あり、これら河川にはカラフトマス、シロザケおよびサクラマスが産卵遡上し、ヒグマなどに越冬用の貴重な餌として利用されるばかりでなく、有機物として陸域生態系へ運搬されている。その様子を世界自然遺産地域の中心部に位置するルシャ川において炭素と窒素の安定同位体比 ( $\delta^{13}\text{C}$  と  $\delta^{15}\text{N}$ ) から見てみよう。

安定同位体比分析<sup>(注9)</sup>は、生態系の構造と機能はもとより、物質循環および食物網<sup>(注10)</sup>を明らかにする手法としてきわめて有効である(南川・和田, 1985)。遡河性回遊魚であるサケ類は、産卵回帰することにより環北太平洋の淡水生態系と河畔林生態系の生物多様性と物質輸送としての生態系サービス<sup>(注11)</sup>の役割を果たす。 $\delta^{15}\text{N}$ は生態系の栄養段階を評価するのに役立つが、陸上生物より海洋生物で高いことから、サケ類による陸域への海起源物質(MDN: Marine-derived nutrients)の輸送メカニズムを評価する上でも重要な役割を果たす。

ルシャ川においてカラフトマス卵を摂餌しているオシヨロコマの  $\delta^{15}\text{N}$ は、同所的に生息するが卵を摂餌しない個体、また遡河性回遊魚が遡上しない岩尾別川支流シロイ川のオシヨロコマに比べて高い。ルシャ川における水生昆虫の  $\delta^{15}\text{N}$ は明らかにサケの遡上期の方が非遡上期に比べて高く、非遡上河川の水生昆虫に比べても高い。カラフトマス死体に産卵して、その中で孵化したハエ

幼虫(ウジ)の  $\delta^{15}\text{N}$ はその親虫より高いことから、ハエ類はサケ死体に産卵することにより、その子を通してMDNを陸域生態系へ運搬しているとみなされる。この時期、ヒグマはルシャ川で産卵遡上するカラフトマスを盛んに摂餌する。ヒグマの食歴を毛の安定同位体比から分析すると、ヒグマ2頭の毛根部の  $\delta^{15}\text{N}$ はカラフトマスのそれとほぼ同等であった。また、これらのヒグマの毛根部以外の  $\delta^{15}\text{N}$ は、1頭は陸上植物の範囲内(4.6~7.0%)であったが、もう1頭は陸上生物よりかなり高い値(9.5~12.1%)を示した。この結果は、前者のヒグマが通常は内陸で陸上植物に食物を依存しているのに対して、後者のヒグマは1年を通して海岸域に分布し、海洋起源の生物を餌として利用していた可能性が高いことを示している。

一方、カラフトマスが遡上するルシャ川の河畔林を構成しているエゾノキヌヤナギとヤチハンノキの炭素と窒素の安定同位体比は、ごく川岸を除き、それほど高くない。野生シロザケが再生産する道南の遊楽部川のエゾノキヌヤナギでは、シロザケの産卵親魚死体に起因するMDNの添加により、シロザケの遡上区の方が非遡上区に比べて高い安定同位体比を示す(Nagasaka et al., 2006)。このことは、ルシャ川では数多く(年間約7,000~58,000尾)のカラフトマスが産卵遡上し、数多く(1日平均12頭)のヒグマがそれを餌として利用しているにも関わらず、カラフトマスにより運搬されたMDNが河畔林生態系にあまり多く輸送されていないことを表す。アラスカでは、河川から500m以内のカナダトウヒの全窒素の15.5~17.8%がサケ類起源であると推定されている。南東アラスカのバラノフ島のサッシン川ではカラフトマスが海由来の窒素を運搬し、河畔林の成長を著しく促進することが知られている(Kline et al., 1990)。どうして、ルシャ川河畔林にはMDNが輸送されないのだろうか？

注9 安定同位体比分析:放射壊変をしない安定同位体の存在比は太陽系全体では決まっている。例えば、窒素には2つの安定同位体があり、その存在比は $^{14}\text{N}$ が99.634%、 $^{15}\text{N}$ が0.366%である。しかし、個々の物質ではわずかに異なっている。それは同じ元素でも同位体どうしは質量にわずかな差があるので、反応速度や移動速度が異なるからで、軽い $^{14}\text{N}$ は重い $^{15}\text{N}$ よりも速い。 $\delta^{15}\text{N}$ とは試料の $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ と標準試料の $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ の差を標準試料の $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ で割った値を千分比(‰:パーミル)で表したものである。一般に生物はその生育環境によって、あるいは食べるエサによって異なって同位体比( $\delta^{15}\text{N}$ )をもっている。また、捕食者の $\delta^{15}\text{N}$ のほうが被食者よりも大きい。そのため、 $\delta^{15}\text{N}$ は他の安定同位体比(例えば、 $\delta^{13}\text{C}$ )とともに流域における水や物質の循環、生態系の状態あるいは人為影響などの指標として使われる。

注10 食物網:生物群集においては「捕食-被食関係」により、生産者→消費者→高位消費者の食物連鎖がある。人間のような高位消費者は野菜・肉・魚を食べるように複数の食物連鎖に関わっており、生物群集における食物連鎖は複雑な網状をなしている。食物網はそのような食物連鎖全体の構造を表す。

注11 生態系サービス:生態系の一生物である人類は生態系を構成するほかの生物や生態系の機能からさまざまな利益(食料・材木の生産、肥沃な土壌の生産、気候の調整、洪水・土壌流出の制御、汚染物質の分解、美しい景観、レクリエーションなど)を得ている。そのような利益をまとめて生態系サービスという。

ルシャ川は急勾配で Aa 型の河川形態を示す典型的な山地溪流である。この河川に遡上するカラフトマスの産卵場は丁度 3 基の低ダムにより遮られている。ダムの中央には切り込みがあり、それが河道を固定し、河川を直線化し、川幅を狭めている。そのため、河川の流速はきわめて早い。また、本来、河川の氾濫原では河川水があちこち伏流浸透し、サケ属の好適な産卵場を形成するが、ルシャ川ではダムが氾濫原を遮断し、河川水の伏流浸透を妨げている。そのため、カラフトマスやシロザケは流速の早い、限られた狭い流域に産卵しなければならない。ルシャ川には、カラフトマスの産卵可能流域面積が約 38,000 m<sup>2</sup> 存在するが、実際の産卵環境収容力は約 3,600 床を数えるのみで、産卵床密度は 0.06~0.09 床/m<sup>2</sup> に過ぎない。アラスカなどのカラフトマス産卵床密度が約 1 床/m<sup>2</sup> であること (Heard, 1991) から、ルシャ川におけるカラフトマスの産卵床がきわめて少ないことが分かる。また、ルシャ川におけるカラフトマス産卵床直上の流速 (0.16~0.24 m/s) はアラスカのそれ (0.05~0.07 m/s) に比べて著しく早い (Heard, 1991)。そのため、ちょっとした増

水でも彼らの産卵床は流出してしまう。このように、ルシャ川は山地溪流のうえにダムという人工工作物により、サケ属魚類の再生産にとってきわめて厳しい環境を呈しているといえる。

したがって、ルシャ川におけるサケ類による MDN 輸送の規模は、他のサケ類の自然遡上河川に比べてけっして大きくはないであろう (図 1)。このように世界自然遺産地域という自然が比較的よく保護されているはずの知床半島の河川においてさえ、野生サケ類による物質循環は、河川生態系の構造と機能が不完全なために、必ずしも十分ではないといえる (帰山, 2009)。

## 6 まとめ

生態系を人為的に管理するということが、あまり意味がない。なぜなら、われわれ人類が地球生態系の 1 構成種に過ぎず、1 構成種が生態系を制御しようとするれば、それは生態系にとって新たな攪乱につながる。生態系は、複雑でダイナミックな不確実性の高いシステムであり、気候変動やエル・ニーニョなどの「自然要因」と地球温暖化や

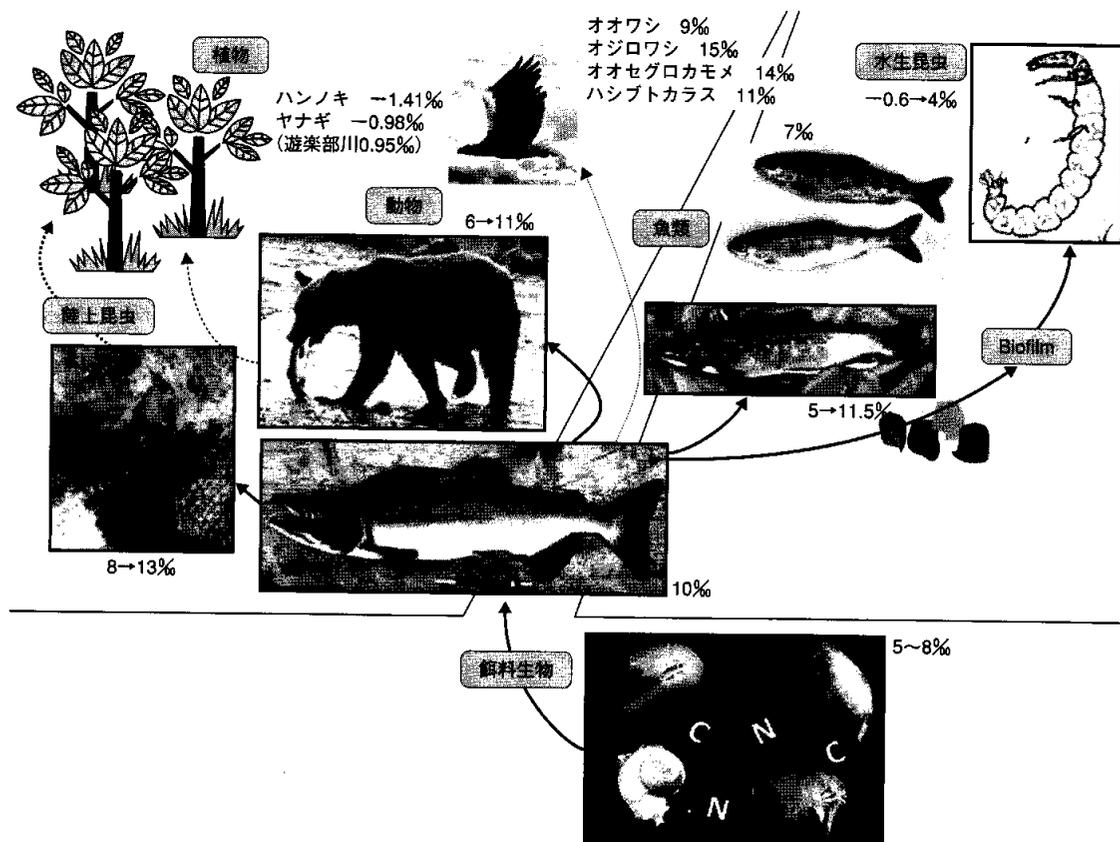


図 1 知床世界自然遺産地域ルシャ川におけるカラフトマスによる陸域生態系への物質輸送。窒素安定同位体比 ( $\delta^{15}\text{N}$  : ‰) は「非遡上河川→遡上河川」として表した。ただし、ハエ類のみは「成虫→幼虫 (ウジ虫)」と表している。ハエ類はヒグマが食い残したカラフトマス死体に産卵し、そこで孵化した幼虫が死体を餌とし、成長して羽化した後、森へ飛翔する (帰山, 2009)

乱獲などの「ヒューマン・インパクト」により常に攪乱されている。そのような不確実性の高い生態系を人為的に制御しようとする試みは現実的ではない。それではどのようにして生態系の機能としての生物多様性を守っていったらよいのであろうか？ 予防原則<sup>(注12)</sup>と順応的管理<sup>(注13)</sup>に基づく生態系アプローチ型持続可能な社会をどう展開するかが今後の重要な課題であると考えられる。

それには、世界で最も進んだ持続的社會であるスウェーデンの「地球は有限であり、将来から現在を見て、長期ビジョンから方向を検証しながら社会を変えていく」バックキャスト的ポリシーが大きなヒントになる(小澤, 2006)。このようなポリシーを可能にするのが、予防的原則と順応的管理からなるリスク管理であろう。

今後の私たちとサケ類との関係をそのような視点から考えてみよう。まず、生態系をベースにサケ類を見ていくという自然科学的アプローチが重要である。生態系は常に不安定で不確実なものあり、サケ類の環境収容力<sup>(注14)</sup>には限りがあり、しかも変動する。次に、生態系ベースのリスク管理を重視しなくてはならない。乱獲や地球温暖化のような回復不可能な脅威にさらされている場合には、予防原則に立ち、サケ類をとりまく生態系のモニタリングとモデリングを相互にフィードバックさせる順応的管理を基本とし、生態系の生物多様性を保全することが重要な課題となる。その場合、わが国のサケ類にとっては自然生態系と野生魚の回復をはかることが必須である。日本の河川は知床半島のルシャ川に見られるように、自然生態系からきわめて遠いものとなってしまった。孵化場魚の再生産には成功したが、野生サケ類はきわめて少ないのが現状である(Kaeriyama and Edpalina, 2004)。今後の地球温暖化の脅威に対処するためにも、自然選択に強く、環境変動への適応力の高い野性魚の復活をはかるべきである。そのためには、魚が住める河川生態系がしっかりしていなければならない。木を植え、河川の自然生態系を守ることが基本となる(帰山, 2009)。

## 引用文献

- Clements, F. E. (1916) Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institute of Washington Publication, No. 242, 512 pp. Washington, DC.
- Elton, C. (1927) Animal ecology. 204 pp. Sidgwick & Jackson, London.
- 福島路生 (2004) サケ科魚類の保全. サケ・マスの生態と進化, 前川光司 (編), pp.313-329, 文一総合出版.
- Heard, W. R. (1991) Life history of pink salmon. *In* Pacific salmon life histories (eds. Groot, C. and Margolis, L.), pp.119-230, UBC Press.
- 石田昭夫・田中哲彦・亀山四郎・佐々木金吾・根本義昭 (1975) ユーラップ川に放流した北米産ギンザケについて. 北海道さけ・ますふ研報, 29, 11-15.
- 石田昭夫・辻弘・細川隆良・奈良和俊 (1976) 標津川に放流した北米産ギンザケについて. 北海道さけ・ますふ研報, 30, 47-53.
- 巖佐 庸・松本忠夫・菊沢喜八郎・日本生態学会 (2003) 生態学事典. 682 pp. 共立出版.
- 帰山雅秀 (2009) サケ類は海からの贈り物—サケ類の生活史戦略と生態系サービス. サケ学入門 (阿部周一編), pp.35-57, 北海道大学出版会.
- Kaeriyama, M. and Edpalina, R. R. (2004) Evaluation of the biological interaction between wild and hatchery population for sustainable fisheries management of Pacific salmon. *In* Stock Enhancement and Sea Ranching: Developments, pitfalls and opportunities, 2nd ed. (eds. Leber, K. M., Kitada, S., Blankenship, H. L. and Svasand, T.), pp. 247-259, Blackwell Publishing.
- 可兒藤吉 (1944) 溪流棲昆虫の生態—カゲロフ・トビケラ・カワゲラその他の幼虫に就いて. 日本生物誌 (古川晴男編), 第4巻 (昆虫, 上巻), pp.171-317, 研究社.
- Kline Jr, T. C., Goering, J. J., Mathisen, O. A., Poe, P. H. and Parker, P. L. (1990) Recycling of elements transported upstream by runs of Pacific salmon: I.  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  evidence in Sashin Creek, southeastern Alaska. *Canadian Jour. Fish. Aquat. Sci.*, 47, 136-144.
- 三木 健 (2006) 生物多様性と生物間相互作用からの物質循環研究. 日本生態学会誌, 56, 240-251.
- 南川雅男・和田英太郎 (1985) 動植物における H, C, N, O 同位体の分布とその生物地球化学的意味. 地

注 12 予防原則：化学物質の安全性や環境問題など人の健康や環境に重大かつ不可逆的な影響を及ぼす恐れがある場合、科学的にその因果関係が十分に証明されない状況でも、予防的に規制する考え方や制度。1992年のリオデジャネイロでの地球サミットにおける「環境と開発に関するリオ宣言」で明記された。

注 13 順応的管理：未来予測が困難な生態系や地球環境などの保持・保存・再生などの計画において、継続的なモニタリング（調査）による評価と検証を行い、随時計画の見直しと修正を図るなどして進める事業管理の方法。適応的管理ともいわれる。

注 14 環境収容力：ある環境において、生物自身と環境に重要な否定的影響を及ぼすことなくその環境で継続的に存在できる生物の最大個体数。環境収容力は生物の生産量（制御要因）や利用できる食物・水供給源・生息地などを含む環境要因の変動によっても変化する。

- 球化学, 19, 39-52.
- 森田健太郎・山本祥一郎 (2004) ダム構築による河川分断化がもたらすもの一川は森と海をつなぐ道。(前川光司編) サケ・マス生態と進化, pp.281-312, 文一総合出版.
- Nagasaka, A., Nagasaka, Y., Ito, K., Mano, T., Yamanaka, M., Katayama, A., Sato, Y., Grankin, A. L., Zdorikov, A. I. and Boronov, G. A. (2006) Contributions of salmon-derived nitrogen to riparian vegetation in the northwest Pacific region. *Jour. For. Res.*, 11, 377-382.
- Nagata, M. and Kaeriyama, M. (2004) Salmonid status and conservation in Japan. *In Proceedings from the World Summit on Salmon* (ed. Fraser, J.), pp.89-97.
- Odum, E. P. (1971) *Fundamentals of Ecology*. 3rd ed. 574 pp. W. B. Saunders Company, Philadelphia.
- 小澤徳太 (2006) スウェーデンに学ぶ「持続可能な社会」: 安心と安全の国づくりとは何か. 285 pp. 朝日新聞社.
- 鷹見達也・青山智哉 (1999) 北海道におけるニジマスおよびブラウントラウトの分布. *Wildlife Conser. Jap.*, 4, 41-48.
- Tansley, A. G. (1935) The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 16, 284-307.
- 鷲谷いづみ・武内和彦・西田 睦 (2005) 生態系へのまなざし. 312 pp. 東京大学出版会.
- Wilson, E. O. (1992) *The diversity of life*. 424 pp. Harvard University Press, Cambridge.

**埴山 雅秀** (かえりやま まさひで)

1949年北海道生まれ。北海道大学水産学部卒業。水産学博士(北海道大学)。北海道大学大学院水産科学研究院教授。任意団体「北海道淡水魚ネットワーク」所属。著書: 最新のサケ学(成山堂書店)、サケ学入門(共著: 北海道大学出版会) など。