

## 厚岸産トゲウオ科魚類 5 種の生活史多様性

久米学・北村武文・町田善康（北海道大学大学院水産科学研究科）

〒041-8611 北海道函館市港町 3-1-1 北海道大学水産学部育種生物学講座

TEL : 0138-40-5614, FAX : 0138-40-5537

e-mail:m-kume@fish.hokudai.ac.jp

### はじめに

厚岸湖・別寒辺牛川水系は、護岸などの構築物がほとんど作られていなく、依然としてありのままの自然環境を残している数少ない水系の 1 つである。この水系には、汽水環境、あるいは淡水環境を利用する魚、さらには、海から産卵のために河川に遡上する魚などたくさん種類の魚が独自の河川環境利用様式を持ち、生活を営んでいる（桑原，1997）。このように多様な魚類の生活様式を調べることは、生物多様性の実態やその維持機構を解明するために重要であるばかりでなく、河川環境の保全や河川改修のあり方を考える上での基礎資料ともなる。

そこで本研究では、本水系を上流から下流まで幅広く利用しているトゲウオ科魚類を対象とした。トゲウオ科魚類について少し紹介すると、本科魚類は北半球北部に広く分布している冷水性小型魚類である。その研究の歴史は古く、行動連鎖モデルで知られるティンバーゲンの研究から始まり、現在ではモデル脊椎動物として世界でもっとも研究されている魚類の 1 つである。日本においても古くから研究が行われていた。また、中部地方に生息するハリヨは、保全のシンボルとしても有名である。

厚岸湖・別寒辺牛川水系は、トゲウオ科魚類 5 種（イトヨ太平洋型および日本海型、エゾトミヨ、トミヨ属汽水型および淡水型）が共存している世界的に見ても稀有な水系である。これまでの調査で、彼らは生活史を通して、種間に繁殖場所や繁殖時期に差異が生じていることが示唆されてきた（高橋，2001；山田ら，2002；北村ら，2003）。これらの種間差は、生物の共存を可能にし、時として生物多様性を産み出す要因となる。日本におけるトゲウオ科魚類の生態学的研究は近年始まったばかりであり、共存を可能にしている要因はもっと他にも存在している可能性がある。それを明らかにするには、個々の生態学的特徴を詳細に調べることは有効な手段である。そこで本研究は、生態学および行動学的調査を行うことによってトゲウオ科魚類間の空間利用様式を把握し、トゲウオ科 5 種の共存機構について考察した。

## 材料および方法

調査は、(1) イトヨ太平洋型および日本海型の繁殖場所の調査、(2) イトヨ太平洋型生活史 2 タイプの無選択配偶実験、(3) トミヨ属 3 種 (エゾトミヨ, トミヨ属汽水型および淡水型) の空間的営巣活動の調査、に分けて行った。

### (1) イトヨ太平洋型および日本海型の繁殖場所の調査

厚岸湖-別寒辺牛川水系はイトヨ太平洋型と日本海型が共存している水系である。これまでの研究により、本水系のイトヨ 2 型の繁殖場所は、それぞれ太平洋型は別寒辺牛川下流の淡水域、日本海型は厚岸湖北部の汽水域であることが示唆されている (久米・北村, 2003)。しかし、それぞれの営巣・繁殖を確認したわけではなく、繁殖場所を特定するには証拠が乏しいのが現状である。そこで本研究では、昨年度と同様に 2003 年 4-5 月に 2 型の産卵遡上調査を行うとともに、2 型の繁殖期間である 2003 年 6 月にそれぞれの繁殖場所と考えられる厚岸湖北部および大別川 (図 1) においてシュノーケリングによる潜水観察を行った。なお、2 型の判別は、野外では外部形態 (樋口, 2003) に基づいて行い、その後、一部の個体を研究室に持ち帰りアロザイム解析 (樋口, 2003) により確認を行った。また、成熟の判別は久米・北村 (2003) に従った。

### (2) イトヨ太平洋型生活史 2 タイプの無選択配偶実験

北海道東部に生息するイトヨ太平洋型には、その生活史により遡河回遊性と河川残留性の個体群が存在し、この 2 タイプは遺伝的に同一の繁殖集団であることが示された (樋口, 2003)。本研究ではこの生活史 2 タイプ間における遺伝子流動のパターンを明らかにするため、河川残留性と遡河回遊性の個体群間で交配実験を行った。方法は水槽内で雄 1 個体に対して雌 1 個体を提示して婚姻の成否を確認する無選択配偶実験を採用した。無選択配偶実験は、対象とする 2 個体群間での遺伝子流動パターンを研究する際の標準的な手法とされ (Noor, 1995)、イトヨにおいても有効であることが報告されている (Hatfield and Schluter, 1996; Nagel and Schluter, 1998)。

実験は 2003 年 6-7 月に行った。供試魚の採集は 2003 年 5 月 7 日および 6 月 6 日に、イトヨ太平洋型生活史 2 タイプが同所的に生息する厚岸町汐見川水系ひょうたん沼で行われた。採集された個体は直ちに北海道大学水産学部水槽センターに輸送された。実験には市販の 60cm 水槽 (長さ 60cm × 幅 30cm × 深さ 34cm) を用い、水槽外部からの視覚的な影響を無くすため、観察に使用する 1 面を除いて濃褐色の画用紙で覆った。水温は市販の観賞魚用サーモスタッドとヒーターを用いて 17-18°C に維持された。水槽内には、雄の営巣基質としてきめの細かい砂を満たした円形皿 (直径 13cm, 深さ 3cm) を右奥側の壁面に沿って入れ、円形皿以外の水槽底面には小石を敷き詰め営巣を阻害した。また、巢材とし

て腐食した植物を投入した。その後、雄個体を水槽内に入れ営巣が完了したことを確認後、実験を開始した。雌は排卵が確認され、雄の受け入れが可能であることを示すヘッドアップ姿勢を示した個体のみを使用した。実験には遡河回遊性雄（以下、AM）25 個体、遡河回遊性雌（AF）30 個体、河川残留性雄（RM）25 個体、河川残留性雌（RF）29 個体の合計 109 個体を使用した。また、ほとんどの個体は必ずペアとなる個体の生活史タイプを変え、2 回の配偶実験に使用した。実験を行った組み合わせは、実験群として AM×RF および RM×AF、対照群として AM×AF および RM×RF の 4 通りを各 25 試行、合計 100 試行を行った。

水槽内に設置した透明なプラスチックケースから雌が自発的に出た時点で実験を開始した。実験時間は最長 30 分とした。雌がネスト・インスペクション（巣に入ろうと吻端を巣につっこむ行動）をするか、巣に入ったことをお見合いの成功と判定し、30 分以内にこれらの行動が見られなかった場合には失敗と判定した。また、成功した組み合わせについては配偶成功に要した時間（ケースから雌が泳ぎ出してから吻端を巣に挿入するまでの時間）を記録した。

実験終了後、実験群とそれぞれの対照群との間で配偶成功率を比較した。なお、実験群は雌雄によって対照群の設定が異なるため、解析は雄から見た成功率とメスから見た成功率の 2 通りの比較を行っている。さらに、配偶成功に要する時間の比較も行った。

### (3) トミヨ属 3 種の空間的営巣活動の調査

これまでトミヨ属は遺伝学的証拠とその生息環境から、汽水域を利用する集団をトミヨ属汽水型、淡水域を利用する集団をトミヨ属淡水型と分類された（高田，1987）。しかし、エゾトミヨを含むトミヨ属 3 種の生息場所分割は経験的には知られているが、実証的な生態学的調査は行われていない。そこで本研究では野外調査にあたり、スモールスケールでの空間利用様式を明らかにし、トミヨ属 3 種の共存機構を明らかにするために、流程が約 3km と比較的短く、トミヨ属 3 種が同所的に生息している厚岸町汐見川水系を調査地とした。2003 年 5 月 20 日から 8 月 25 日にかけて、汐見川の流程に沿って上流から計 11 定点（ひょうたん沼上流 5 定点；St.1-5，ひょうたん沼内 5 定点；St.6-10，ひょうたん沼下流；St.11）を設け、各定点内で 20 日に 1 回、シュノーケリングにより潜水調査を行った。まず、巣を発見後、営巣雄を確認、採集した。発見した巣にはマークをし、潜水観察後、鶴田（2003）に従って、岸から巣までの距離、底から巣までの距離、50cm 以内にある巣の数、最も近い巣までの距離、巣の周りのカバーを記録した。なお、巣の周りのカバーは、(0)巣の周りに遮蔽物がない、(1)1 側面が覆われている、(2)2 側面が覆われている、(3)3 側面が覆われている、(4)4 側面が覆われている、(5)全て側面が覆われている、という 6 段階で評価した。採集した営巣雄は $-20^{\circ}\text{C}$ で冷凍保存し、研究室に持ち帰り、高田(1987)、Takata et al (1987)、Niwa (1987)に従って種判別を行った。巣の微細環境の比較は河川環境の良く似た St.1-4 で行い、トミヨ属 3 種の営巣場所選好性を解析した。な

お、アロザイム解析により雑種や戻し交配と判別された個体は解析から除外した。

また、月周期に従って1日4回(満潮2回, 干潮2回), 各定点の表層と底層から採水し塩分濃度(%)および水温(°C)を測定した。そのデータを基に, トミヨ属3種の営巣場所の環境要因の違いを検討した。

## 結果

### (1) イトヨ太平洋型および日本海型の繁殖場所の調査

厚岸湖-別寒辺牛川水系にはこれまで同様, 4-5月に数多くのイトヨが遡上してきた。そして, 日本海型は厚岸湾および厚岸湖, 太平洋型は厚岸湾, 厚岸湖および大別川で採集された(図1)。すなわち, これまで同様, 日本海型は厚岸湖周辺の汽水域, 太平洋型は大別川周辺の淡水域で繁殖していると推測された。その後の潜水調査では大別川で太平洋型の営巣・産卵を確認することはできなかった。しかし, 厚岸湖北部神岩において, 日本海型の営巣を5個体, 確認することができた(写真1)。この厚岸湖神岩周辺は遠浅のアマモ場で, ジュズモがアマモの間に繁茂している。日本海型は主に, ジュズモを巣材として利用していた。また, 昨年に引き続き, 日本海型の成熟個体および稚魚も採取された。これら個体についてアロザイム解析したところ, すべての個体が日本海型であることが確認された。以上のことから, 厚岸湖北部の神岩周辺が日本海型の繁殖場所であることが示された。

### (2) イトヨ太平洋型生活史2タイプの無選択配偶実験

実験個体の標準体長は, AF:  $81.5 \pm 0.62$  (Mean  $\pm$  SD), AM:  $75.8 \pm 0.48$ , RF:  $60.7 \pm 0.67$ , RM:  $57.1 \pm 0.68$ mm で, 全ての組み合わせ間に有意な差が認められた(Scheffe's test:  $P < 0.0001$ )。実験に用いた遡河回遊性個体は常に河川残留性個体より大型であり, 2タイプ間に体長の重複は認められなかった。また, 対照群として用いた同生活史タイプの雌雄間では, 体長の重複は認められたが, 雌のほうが雄よりも大型であった。

本研究では, 実験群は雌雄によって対照群の設定が異なるため, 雄から見た配偶成功と雌から見た配偶成功の2通りの解析を行なっている。まず, 雄から見た場合の結果を示す。同生活史タイプ間の無選択配偶実験では, 河川残留性および遡河回遊性個体群ともに配偶成功率は100%であった。また, 異なる生活史タイプ間でも高い成功率を示した(表1)。AMとRFとの間の成功率は92.0%で, 対照群(AM  $\times$  RF)との間に有意な差は認められなかった(Fisher's exact test:  $P = 0.489$ )。また, RMとAFとの間の成功率も96.0%と高い値を示し, 対照群(RM  $\times$  RF)との間に有意差は認められなかった(Fisher's exact test:  $P > 0.999$ )。

次に, 雌から見た場合の結果を示す。同生活史タイプ間の無選択配偶実験では, 河川残

留性，遡河回遊性個体群ともにその成功率は 100%であった。また，異なる生活史タイプ間でも高い成功率を示した(表 2)。AF と RM との間の成功率は 96.0%で，対照群(AM×AF)との間に有意差は認められなかった(Fisher's exact test:  $P>0.999$ )。また，RF と AM との間の成功率も 92.0%と高い値を示し，対照群(RM×RF)との間に有意な差では認められなかった(Fisher's exact test:  $P=0.489$ )。

最後に，配偶成功までの時間は，RM と AF との組み合わせ間（平均 284.8 秒）で他の組み合わせ（AM×AF：平均 134.3 秒，AM×RF：平均 141.1 秒，RM×RF：平均 179.5 秒）に比べ長い傾向が認められたが，有意な差ではなかった(図 2：Kruskal-Wallis test:  $P=0.062$ )。

### (3) トミヨ属 3 種の空間的営巣活動の調査

汐見川水系に設けた調査定点のうち，上流部に位置する St.2 および 3 は塩分濃度がほぼ淡水に近い状態であった。しかし，水系最上流部にある St.1 の塩分濃度は St.2 および 3 よりもやや高かったが，その原因は不明である。また，St.4-11 では干満の影響により塩分濃度および水温の変動が非常に大きかった（図 3）。

各定点におけるトミヨ属 3 種の営巣雄の割合を見てみると，汽水型は全ての定点で営巣していた。特にひょうたん沼 (St.6-10) およびそのすぐ上流 (St.4 および 5) は汽水型が占有していた。一方，淡水型は St.2 と 3 でのみ営巣が確認され，この 2 つ定点では淡水型が高い割合を占めていた (St.2：73%，St.3：67%)。また，少ないながらもエゾトミヨは河川上流部 (St.1-3) でのみ営巣が確認された（図 4）。各定点でトミヨ属 3 種の環境要因の選好性を比較した結果，塩分濃度では汽水型-淡水型間，および汽水型-エゾトミヨ間で有意な差が認められた(表 3：Steel-Dwass の方法:  $P<0.01$ )。また，水温も塩分濃度と同様に汽水型-淡水型間，および汽水型-エゾトミヨ間で有意な差が認められた(表 4：Steel-Dwass の方法:  $P<0.01$ )。すなわち，汽水型は塩分濃度が高く水温の高い場所，淡水型およびエゾトミヨは塩分濃度が低く水温の低い場所に営巣する傾向が認められた。

営巣微細環境の選好性をトミヨ属 3 種間で比較した結果，今回調査を行った全ての項目において有意な差は認められなかった(表 4：Kruskal-Wallis の検定:  $P>0.05$ )。すなわち，汐見川に生息するトミヨ属 3 種間に選好性の違いはなく，微細環境によって営巣場所を区別することはできなかった。

## 考察

### (1) イトヨ太平洋型および日本海型の繁殖場所の調査

本研究では，これまで明らかにされていなかった厚岸湖-別寒辺牛川水系のイトヨ日本海型の繁殖場所が厚岸湖北部のアマモ場であることが示された。これまでイトヨ日本海型は

河川を淡水域まで遡上し、繁殖を行うと考えられていた。しかし、イトヨ日本海型は塩分濃度の高い汽水域にも適応し、繁殖場所として利用できるということである。このことは、近年行われた耳石の Ca:Sr 比を用いたイトヨの回遊履歴の研究において示されていたが（新井，2003），本研究により生態学的にも実証された。また，この結果は得られている知見の少ないイトヨ日本海型の生態を知る上で重要な情報である。今後，本水系でイトヨ太平洋型の繁殖場所が明らかになれば，イトヨ 2 型が同所的に生息する際の繁殖資源の分割や共存の仕組みが明らかになると期待される。

### (2) イトヨ太平洋型生活史 2 タイプの無選択配偶実験

イトヨ太平洋型の生活史 2 タイプを用いて行なわれた配偶実験の結果から，2 タイプ間には生活史タイプおよび体長に依存した同類交配は確認されなかった。この結果は，イトヨ太平洋型生活史 2 タイプは同一繁殖集団であるという遺伝的調査の結果（樋口，2003）を支持していた。すなわち，これらのことから，太平洋型の遡河回遊性と河川残留性は同一繁殖集団であり，昨年度の調査（北村・久米，2003）で示されたように，体長の小さな個体が海に降り，体長の大きな個体は河川に残るという条件戦略により北海道東部の太平洋型に生活史多型が生じたと考えられる。今後，太平洋型の生活史多型分岐に関与する環境要因についても調査していく必要がある。

### (3) トミヨ属 3 種の空間的営巣活動の調査

トミヨ属 3 種については，これまでいくつかの遺伝学的，生理学的研究などの実験は行われてきたが，野外における生態学的調査はほとんど行われてこなかった（高田，1987；高橋，2001 など）。今回の調査で，トミヨ属 3 種の営巣場所利用は，塩分濃度および水温に依存していることが明らかとなった。これまで経験的に知られていたが，トミヨ属の名前の由来の通り，トミヨ属汽水型は汽水環境，淡水型は淡水環境を嗜好することが示された。一方，巣を作る位置などの微細環境はトミヨ属の種間で潜在的に似通った嗜好性を有していることも明らかとなった。これらの結果と汐見川水系は非常に流れが短いことや雑種頻度が低いことを考慮すると，トミヨ属 3 種が狭い空間に生息する際には，営巣場所の嗜好性よりも求愛行動などに起因した種認知機構が働いていると予想される。今後，トミヨ属 3 種の共存機構を明らかにするには，未だ行われていない行動学的研究が必要であろう。また，継続的かつ詳細な生態学的調査を行うことにより，保全に向けた情報の蓄積も必要であろう。

## おわりに

これまで見てきたように，厚岸湖・別寒辺牛川水系におけるトゲウオ科魚類 5 種は，本水

系の多種多様な水環境を巧みに使い分けることで共存を可能にしていると考えられる。言い換えると、これらの魚たちが生息している厚岸湖-別寒辺牛川水系は、非常に多様性に富んだ河川環境を維持していると言えるだろう。トゲウオ科魚類の生態学的研究は本水系での研究を中心に近年、急速に展開されている。本水系での研究成果が、モデルケースとして他水系での保全などに活用されることが期待される。

最後に、少々蛇足の感はあるがトゲウオ科魚類全般の今後について言及しておきたい。イトヨ日本海型は日本海周辺のみ、トミヨ属汽水型は北海道東部からサハリン南部、エゾトミヨは北海道からサハリンというように、厚岸産トゲウオ科魚類 5 種のうち 3 種は世界的に見ても限られた地域にのみ生息している。また、日本においてトゲウオ科魚類は環境庁のレッドデータリストに掲載されている種や地域個体群が多く、その中にはイトヨ日本海型およびエゾトミヨが含まれている。すなわち、厚岸周辺はたいへん貴重な魚類がたくさん生息している数少ない地域といっても過言ではない。しかしながら、当地域ではシラウオ漁やチカ釣りの外道であり、あまり良い扱いを受けているとはいえない。例えば、イトヨ日本海型はその名の通り日本海を中心に分布しており、新潟では春告魚と呼ばれトゲウオ漁は春の風物詩となっているが、ここ十数年間で急激に減少している（後藤, 2003）。一見すると絶滅とは無縁な魚類でも新潟のイトヨ日本海型のようにあっという間に減少してしまうことがある。このようなケースも踏まえ、厚岸においてもこの希少なトゲウオたちを始めとする動植物を守るためにも、生物多様性が保たれている現時点から保全対策を考える必要があるのではなかろうか。本研究を含めた当研究室の一連の研究が、トゲウオ科魚類を始めとする魚類の保全に役立てば幸いである。

## 謝辞

本研究を進めるにあたり、澁谷辰生氏を始めとする厚岸水鳥観察館のスタッフの皆様には厚岸町滞在期間中に多大なるご助力をいただきました。野外調査においては、厚岸町カキ種苗センターの武山悟氏、加藤元一氏、シラウオ定置網漁を営まれている馬場氏、丹後谷氏、水産総合研究センター厚岸栽培漁業センターの鈴木重則氏を始めとする職員の皆様にご協力いただきました。また、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター厚岸臨海実験所の向井宏教授を始めとする職員、学生の皆様には度々調査へのご協力、ご助言をいただきました。現地での宿泊では道立厚岸青少年自然の家（ネイパル厚岸）の職員の皆様にお世話になりました。以上の方々に、ここに記して感謝の意を表します。

## 引用文献

- 新井崇臣 (2003) イトヨ属魚類の回遊パタンの多様性. 後藤晃・森誠一 (編). トゲウオの自然史-多様性の謎とその保全-, 北海道大学図書刊行会. pp.133-143.
- 後藤晃 (2003) トゲウオ類からみた生物多様性と保全研究. 後藤晃・森誠一 (編). トゲウオの自然史-多様性の謎とその保全-, 北海道大学図書刊行会. pp.233-249.
- Hatfield T, Schluter D (1996) A test for sexual selection on hybrids of two sympatric sticklebacks. *Evolution* 50:2429-2434.
- 樋口正仁 (2003) 日本列島周辺のイトヨ属魚類の遺伝的多様性と分化. 後藤晃・森誠一 (編). トゲウオの自然史-多様性の謎とその保全-, 北海道大学図書刊行会. pp.49-60.
- 北村武文・久米学 (2003) 厚岸産トゲウオ類 5 種における生活史進化と多様性創出に関する研究. 平成 14 年度厚岸湖・別寒辺牛湿原学術奨励補助金実績報告書.
- 久米学・北村武文 (2003) 同所域におけるイトヨ遺伝的 2 型の繁殖生態と生殖的隔離. 後藤晃・森誠一 (編). トゲウオの自然史-多様性の謎とその保全-, 北海道大学図書刊行会. pp.144-153.
- 桑原禎知 (1997) 厚岸湖-別寒辺牛川水系の淡水魚類相. 平成 9 年度厚岸湖・別寒辺牛湿原学術奨励補助金実績報告書.
- Nagel L, Schluter D (1998) Body size, natural selection, and speciation in sticklebacks. *Evolution* 52:209-218.
- Noor MA (1995) Speciation driven by natural selection in *Drosophila*. *Nature Lond* 375:674-675.
- Takata K, Goto A, Yamazaki F (1987) Biochemical identification of a brackish water type of *Pungitius pungitius*, and its morphological and ecological features in Hokkaido, Japan. *Jpn J Ichthyol* 34:176-183.
- 高田啓介 (1987) トミヨ属魚類の遺伝的分化. 水野信彦・後藤 晃(編), 日本の淡水魚—その分布, 変異, 種分化をめぐって—, 東海大学出版会. pp134-143.
- Niwa T (1987) Comparison of the gene frequency between sympatric population of ninespine sticklebacks, genus *Pungitius*, in Hokkaido, Japan. *Jpn J Ichthyol* 34.184-191.
- 高橋洋 (2001) 厚岸湖・別寒辺牛湿原の汽水環境におけるトゲウオ科魚類の繁殖生態. 平成 12 年度厚岸湖・別寒辺牛湿原学術奨励補助金実績報告書.
- 鶴田哲也 (2003) トミヨ属淡水型と雄物型の生殖的隔離および共存機構. 北海道大学大学院水産科学研究科博士学位論文, 80p.
- 山田美穂・北村武文・久米学 (2002) 厚岸産トゲウオ科魚類 5 種の共存機構の進化-異所的生息地との比較-. 平成 13 年度厚岸湖・別寒辺牛湿原学術奨励補助金実績報告書.



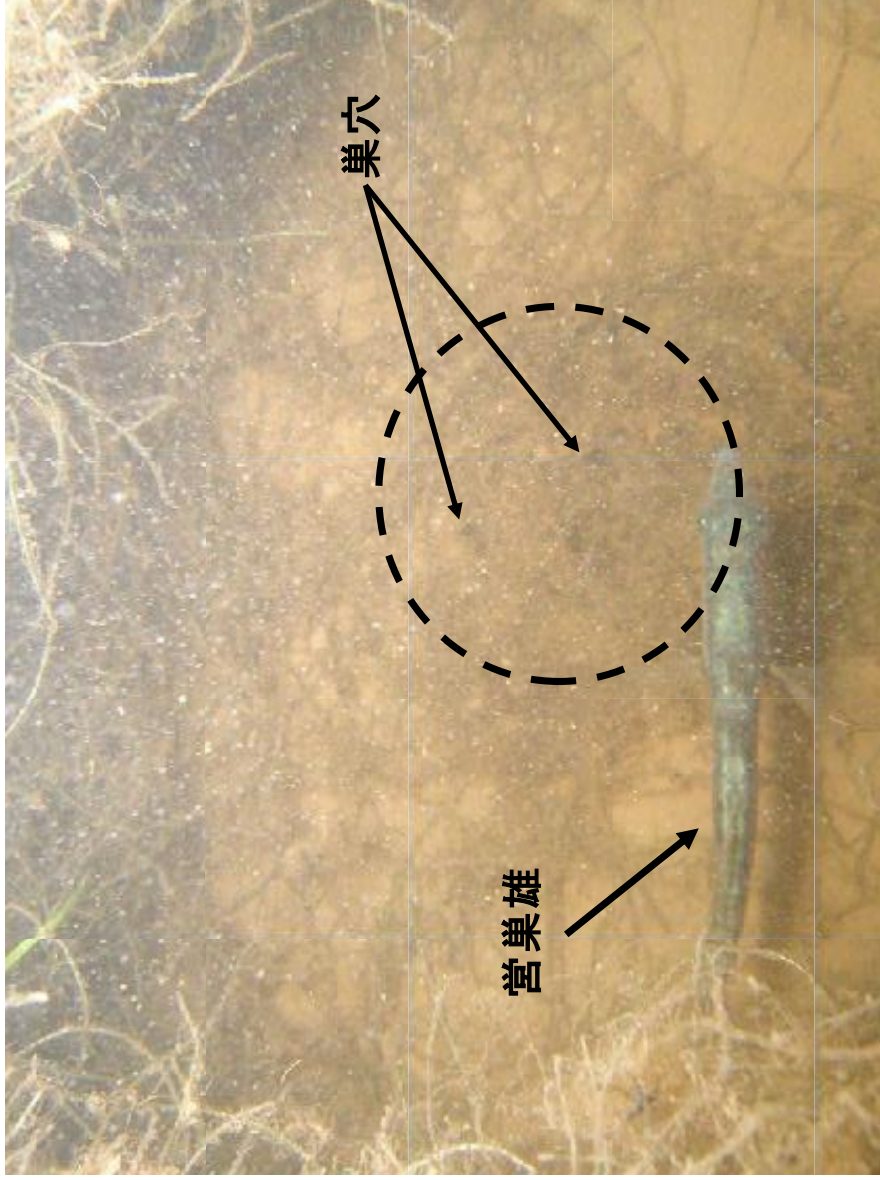


写真1. 巣を守るイトヨ日本海型雄. 2003年6月24日, 厚岸湖神岩にて撮影.  
点線は巣を示している.

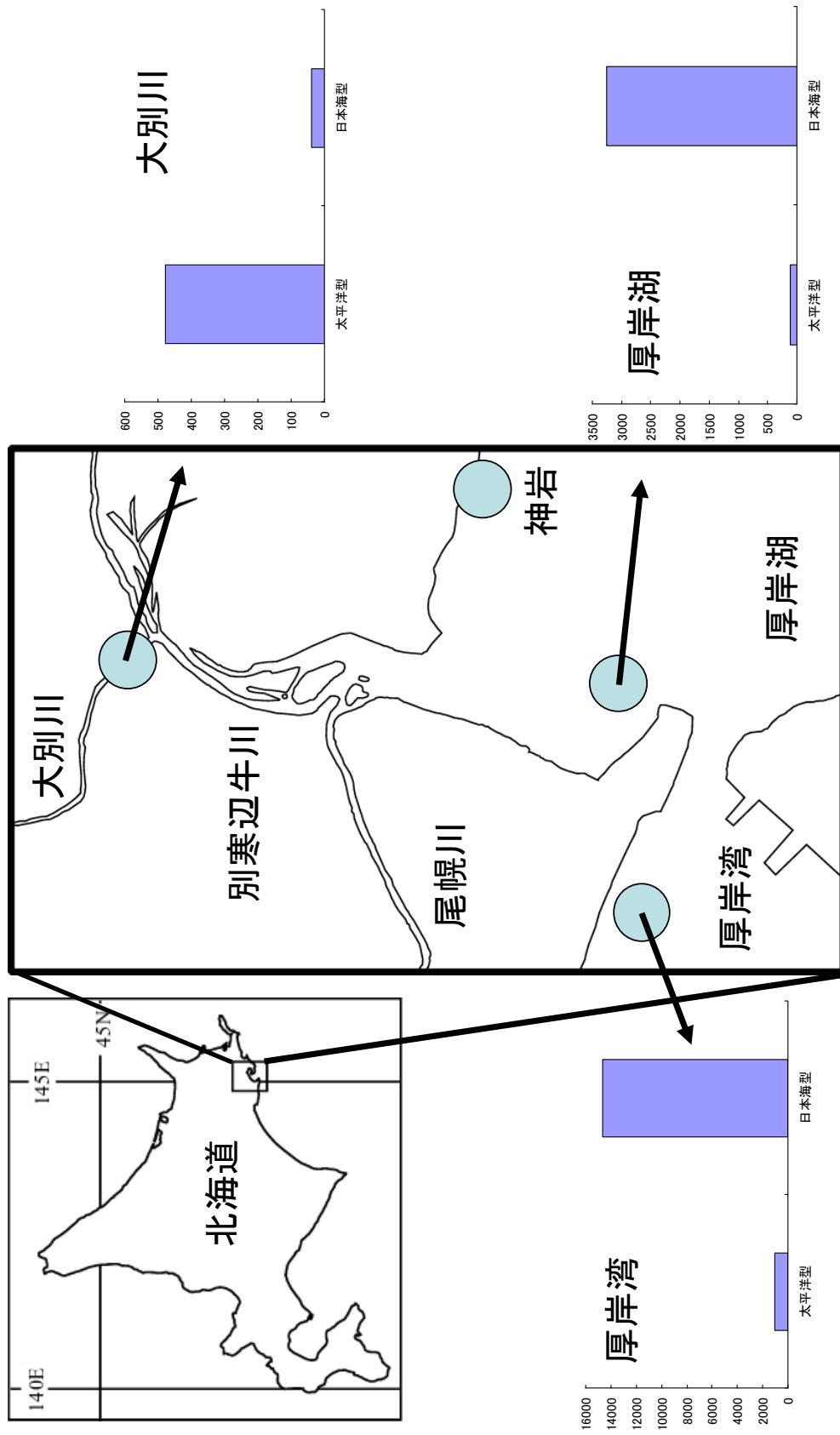


図1. 厚岸湖別寒辺牛川水系におけるイトヨ2型の採集地点と全採集個体数.

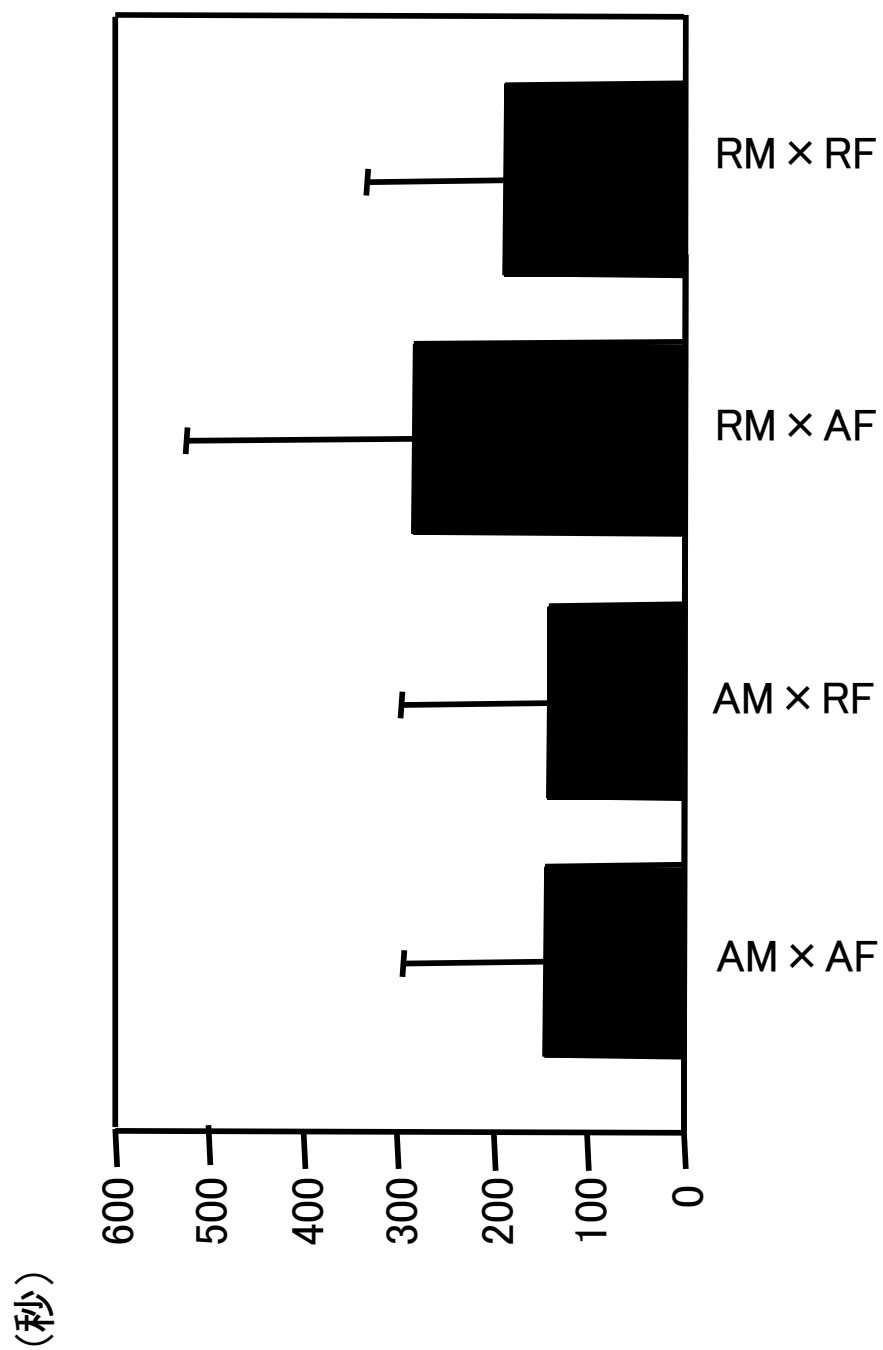


図2. 配偶成功までの時間  
 $P= 0.062$  (Kruskal-Wallis test)

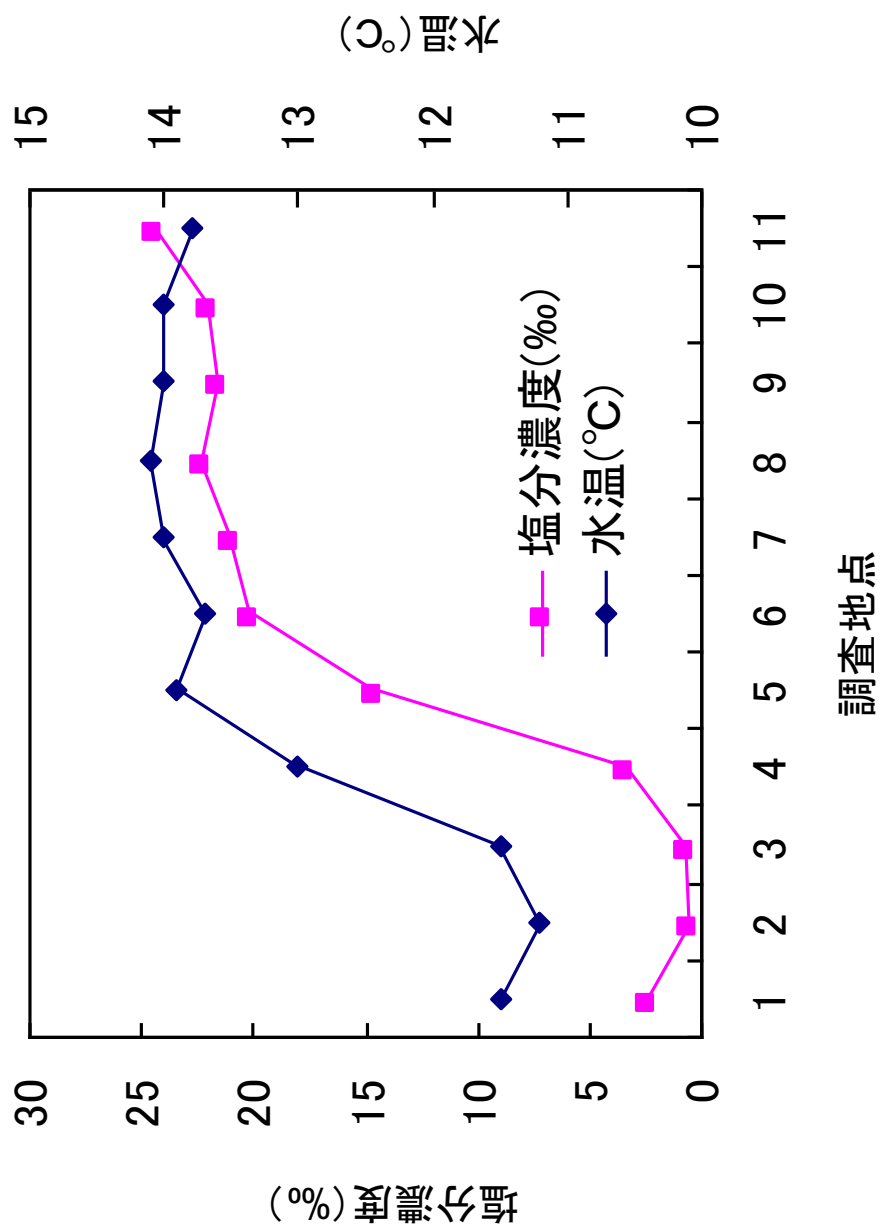


図3. 汐見川水系の調査地点における物理環境の平均値.

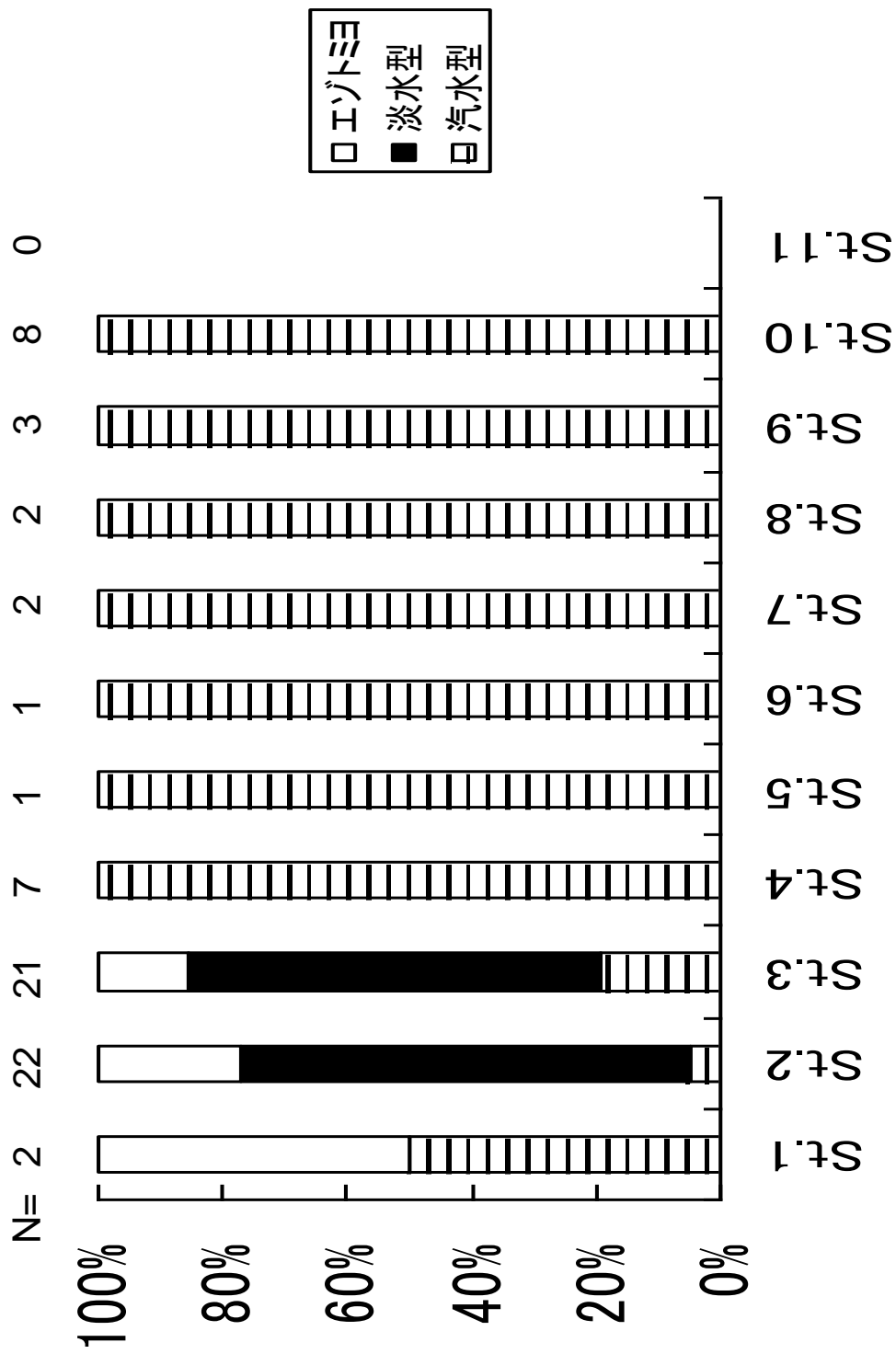


図4. トミヨ属3種の営巣雄個体の割合



表1 雄から見た配偶成功率

	AF	RF
AM	25/25 (100%)	23/25 (92.0%)
	$P = 0.489$	
RM	24/25 (96.0%)	25/25 (100%)
	$P > 0.999$	

成功回数 / 試行回数 (配偶成功率) (Fisher's exact test)

AF: 遡河回遊性雌 AM: 遡河回遊性雄  
 RF: 河川残留性雌 RM: 河川残留性雄

表2. 雄から見た配偶成功率

	AM	RM
AF	25/25 (100%)	24/25 (96.0%)
	 $P > 0.999$	
RF	23/25 (92.0%)	25/25 (100%)
	 $P = 0.489$	

成功回数 / 試行回数 (配偶成功率)

(Fisher's exact test)

表3. トミヨ属3種の営巣場所の環境要因

	汽水型 (N=30)	淡水型 (N=30)	エゾトミヨ (N=9)
塩分濃度(‰)*	13.1 ± 9.7(0.6-22.3)	0.6 ± 0.1(0.6-0.7)	0.8 ± 0.6(0.6-2.4)
	\$		
水温(°C)*	13.3 ± 1.0(11.2-14.1)	11.3 ± 0.2(11.2-11.5)	11.3 ± 0.2(11.2-11.5)
	\$		

\* $P < 0.0001$  (Kruskal-Wallis test)

\$ $P < 0.01$  (Steel-Dwassの方法)

Mean ± SD(range)



表4. トミヨ属3種の営巣微細環境

	汽水型 (N=12)	淡水型 (N=28)	エゾトミヨ (N=9)	P*
岸から巣までの距離(cm)	29.4 ± 36.1(0-100)	12.6 ± 15.7(2-80)	14.0 ± 7.7(6-30)	0.3023
底から巣までの距離(cm)	5.8 ± 7.4(0-27)	3.8 ± 2.4(1-9)	3.7 ± 1.9(1-7)	0.9698
巣の周りのカバ-	4.1 ± 0.9(2-5)	4.5 ± 0.8(2-5)	4.3 ± 0.9(3-5)	0.4143
半径50cm以内の巣の数	0.8 ± 0.3(0-1)	0.4 ± 0.6(0-2)	0.2 ± 0.4(0-1)	0.3720
最も近い巣までの距離(cm)	286.8 ± 239.8(50-852)	179.6 ± 240.4(10-852)	159.1 ± 142.6(10-350)	0.0843

\* Kruskal-Wallis test  
Mean ± SD(range)