

令和5年度 厚岸湖・別寒辺牛湿原学術研究奨励補助金 実績報告書

絶滅危惧種オシロコマの個体群の現状把握と温暖化による局所的な影響評価

植村洋亮（北海道大学大学院環境科学院）

はじめに

北海道在来種のサケ科魚類オシロコマ (*Salvelinus curilus*) は絶滅危惧種に指定され（環境省 2020）、温暖化にともなう個体群絶滅が過去に予測されていた（Nakano et al. 1996）。具体的には、約 1°C の気温上昇で約 28%が局所絶滅すると予測された。そして、当時から北海道の気温は約 1°C 上昇しているが、どれだけのオシロコマ個体群が存続しているのかは不明である。加えて、その要因の一つとして、温暖化とそれに伴う競争種の分布変化を介した種間相互作用の変化（温度依存競争）があるとも予想されていた。

申請者が 2020 年と 2022 年、道央から道東にかけて調査した結果、競争種の分布拡大と水温上昇によりオシロコマが競争種に置き換わる温度依存競争パターンを実際に発見した。一方、厚岸町北側で過去に分布記録のある河川でオシロコマは採捕されなかった。厚岸町内での調査は未実施であるが、北海道でも厚岸町付近では局所的な温暖化が顕著なため（申請者、未発表データ）、個体群絶滅の実態把握は急務である。しかし、個体群の絶滅状況に関して基礎情報はほとんどない。

そこで、本研究では、まず、①別寒辺牛川水系全体でオシロコマの分布を把握し、次に、②温暖化と競争種が個体群絶滅へ影響する要因の解明することを目的とした。

材料と方法

採捕調査は北海道より特別採捕許可（内水面特採 122 号および 126 号）を得て 2023 年 7 月 13 日から 8 月 27 日（うち別寒辺牛川水系では 8 月 10 日から 8 月 17 日）にかけて北海道全域で実施された（Fig. 1）。調査区間（区間長：50-100m、区間面積 $> 50 \text{ m}^2$ ）を設定し、除去法によって個体群密度を推定するため（モデル M (b), program CAPTURE, <https://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/capture.html>、Zippin 1958）、手網（2 mm 目幅）を備えたバックパック型 Electrofisher ユニット（Model 12-B、スミスルート社）を用いて魚類を採集した（2 pass、300 V）。採集した個体を専用の麻酔をかけたのち、尾叉長または全長（1.0 mm 単位）と体重（0.1 g 単位）を測定した。その後、すべての個体において麻酔からの回復を確認し、捕獲した地点でリリースした。

個体サンプリングと同時に物理的環境条件の測定も行った。調査区間にライントランセクトを設け（平均川幅の約 0.5~2.0 倍、Grant et al. 1990、Simonson et al. 1994）、川幅（cm）、水深（cm）、優占する基質タイプ（岩盤、砂、砂利、小石、玉石、転石、Wentworth 1922）、カバー面積（ m^2 ）、チャンネルユニットの長さ（m）、流速（ cm s^{-1} ）を測定した。水深と基質タイプは、各トランセクトに均等に配置された任意 7 地点で測定した。なお、基質の粗さ（順位変数として考えた場合の平均値）と不均質さ（順位変数として考えた場合の標準偏差）を算出した（Bain et al. 1985）。魚類の隠れ家となるカバー面積は、水面植生、枯れ枝（面積 $> 20 \text{ cm} \times 20 \text{ cm}$ ）、河岸のえぐれ（面積 $> 20 \text{ cm} \times 20 \text{ cm}$ ）の面積をそれぞれ計測した。チャンネルユニットについてはカスケード、リフル、グラインド、プールとし（Kani 1944、Hawkins et al. 1993）、チャンネルユニットの複雑さの指標として、pool-riffle sequence index（Yamamoto et al. 2016）。流速は、流速計（CR-11、有限会社コスモ理研）により、各トランセクトの 6 地点で水深の 60% でランダムに 3 回測定した。水温は、自動記録温度ロガー（1 時間に 1 回記録、HOBO UA-001、Onset Computer Corporation）により野外調査期間中連続測定し、2023 年 11 月 1 日、11 月 2 日に回収した。そして、フィールド調査時に計測した gps（小数点以下 6 桁）をもとに国土地理院が提供するデジタル地形図（1:25,000）（国土地理院地図：<https://www.gsi.go.jp>）上の測定器を用い

て各調査地点の開始点（合流点）の標高（m）を求めた。これらの環境因子はすべて平均 0 分散 1 で z 変換し、統計解析に使用した。

最後に、オシヨロコマの局所絶滅した要因を解明すべく、応答変数をオシヨロコマが局所絶滅したかどうか（かつていたが、今回の調査で絶滅していた場合 1、現在も生息していた場合 0）、説明変数を平均流路幅、平均流速、pool-riffle sequence index、カバー面積、標高、ニジマスの在不在、ヤマメの在不在、イワナの在不在とし、誤差構造を二項分布とした一般化線形混合モデル

（GLMM）を構築した。モデルの構築は R ver. 4.3.2（R Core Team 2023）のパッケージ lme4 ver. 1.1-35.1（Bates et al. 2023）、パッケージ performance ver. 0.10.2（Lüdtke et al. 2021）を用いて変数間に多重共線性とモデルの過分散をチェックした。そして、パッケージ MuMIn ver. 1.47.1（Barton 2023）を用いてモデル選択を行い、AIC の小さい順に並び替え、 $\Delta AIC < 2.0$ のモデルを全て最適モデルとし、それらのモデルの Akaike weight を用いて各変数の相対重要性（Relative variable importance、RVI）を算出した（Burnham and Anderson 2002）。なお、別寒辺牛川水系でオシヨロコマが採捕されなかったため、同年に行ったほか 17 水系のデータを加えて解析した。

結果

まず、別寒辺牛川水系の 9 地点で採捕を行った結果、オシヨロコマは採捕されなかった。一方で、イワナ (*S. leucomaenis*) とヤマメ (*Oncorhynchus masou masou*)、トゲウオ類 (*Pungitius spp.*)、ヤツメウナギ類 (*Lethenteron spp.*)、ウキゴリ類 (*Gymnogobius spp.*)、ウグイ (*Pseudaspius hakonensis*)、エゾウグイ (*Pseudaspius sachalinensis*)、フクドジョウ (*Barbatula barbatula*) が採捕された (表 1)。

次に、上記以外の場所のなかで局所絶滅を確認したところ 18.5% の個体群で局所的な絶滅が確認された。また、過去、オシヨロコマと、同属の競争種であるイワナがそれぞれ単独で生息した場所 (単独域) と両種が同所的に生息した場所 (混棲域) について着目し、過去と現在を比較したところ、オシヨロコマの単独域が減少し、イワナとの混棲域が 2 倍以上 (過去 18 地点、現在 38 地点) に増加していた。

最後に、AIC に基づく GLMM のモデル選択の結果、オシヨロコマの局所絶滅を説明モデルにおいて、ヤマメの生息、ニジマスの生息、平均流速の変数としての重要度が高いことがわかった (表 1)。正の相関を持つ変数としてヤマメの生息、負の相関を持つ変数としてニジマスの生息、平均流速が選択された (表 2)。また、その中でもニジマスの生息のみが有意な変数であった (P -value < 0.01)。一方、平均水温に関してはいくつかのモデルでは選択されていたが、重要度は高くなかった (RVI 値 < 0.50)。

考察

別寒辺牛川水系におけるオショロコマの分布

今回のショッカーによる調査では、別寒辺牛川水系においてオショロコマは採捕されなかった。吉安（1996）によると、1994年以前にはオショロコマは本水系で普通に生息していたという。吉安（1996）が報告した生息場所の詳細は明らかにされておらず定量的なデータも無いが、採捕方法が釣りであることから本水系本流で釣り人がアクセスできる場所であった可能性が高い。したがって、今回の採捕方法ではアクセスできない場所にオショロコマがいる可能性がある。実際、当初予定していたが、想定以上に水深が深いなど安全上の理由から実施できなかった地点もある。今後、調査者のアクセス性に制限されない技術（例えば、ドローンによる環境DNAを含む水の採水：赤松ほか2018）を用いて、さらなる広範囲での検出を試みる必要がある。

一方、それ以前の石城ほか（1975）による調査（ただし支流での地点数は4地点のみ）やそれ以降に実施された調査（桑原1997、久米・鳥居2009）ではオショロコマは採捕されていない。北海道のオショロコマには河川残留型と降海型がいるが（Umatani et al. 2008、2018）、ほとんどの個体群は河川残留型が占め、多くは支流や上流部で産卵し個体群を維持する。したがって、本水系でオショロコマの河川残留型が個体群を形成、維持している場合、今回調査の対象とした支流や上流部でも発見できる可能性は高い。しかし、上記の文献と同様に一匹も発見できなかったため、本水系のオショロコマ個体群は長期的に個体群を形成できなかったのかもしれない。この理由として、例えば、定期的な迷入が確認されているが、個体群の形成には至っていないことがある（斉藤・若杉1984）。したがって、本水系で吉安（1996）が報告したオショロコマは本流に一時的に迷入した個体またはそれらが一時的に形成した個体群の一部の個体であった可能性も否定できない。上記の2つの可能性がどちらか明らかにする上では水系全体において長期的なモニタリングを実施する必要がある。これらを明らかにすることで、本水系における局所絶滅を特定できると考えられる。

温暖化と競争種が個体群絶滅へ影響する要因

別寒辺牛川水系以外の 17 水系において、過去に河川残留型オショロコマの生息地が詳細かつ定量的に判明していた 58 地点では、オショロコマの単独域が 40 地点から 13 地点に減少、5 地点では局所絶滅していた。一方、競争種イワナとの混棲域は 18 地点から 38 地点へと倍増していた。実際、オショロコマが温暖化によってイワナからより大きな影響を受けることが示唆されてきた (Fausch et al. 1994; Taniguchi and Nakano 2000; Watz et al. 2019; Yamada et al. 2020)。今回のパターン形成にも温暖化に伴うイワナの「競争能力」(結果としての個体成長等)の増加と分布拡大が影響している可能性が高い。

最後に、オショロコマが局所絶滅した地点とそうでない(存続した)地点を含めた解析により、オショロコマの局所絶滅した場所を評価する上での要因の相対重要性を明らかにした。その結果、絶滅していた場所ではニジマスの生息が確認され、最も重要な要因であったことがわかった。現在、ニジマスは侵略的外来種とされ (Hasegawa 2020)、競争等を介し、オショロコマをはじめとする他種へのネガティブな影響は深刻である (今村ほか 2019)。一方で、ヤマメの生息はオショロコマの存続に対してむしろポジティブな影響があるかもしれない。Morita et al. (2023) は、外来種の生息しない北海道湧別川水系の支流での魚類調査から、オショロコマがイワナとヤマメの競争関係に影響し、また、オショロコマとヤマメにはマイクロハビタットの重複が少ないことから、ヤマメが間接的にオショロコマの生息を促進していることを示唆した。したがって、本研究結果も、そのような種間の組み合わせによる競争の強さ(「競争能力」の差)がオショロコマの個体群の存続に影響している可能性がある。

上記の生物的な要因のほかに、流速の遅さがオショロコマの絶滅した場所を説明する要因として選択された。魚類にとっては流速の増加は稚魚を死亡させるリスクとなる一方で、水の滞留による水質の悪化(例えば、溶存酸素濃度の低下)は、その生存に大きな影響を与える (Bejda et al. 1992)。過去から現在にかけて、何らかの理由で流速が減少し水が滞留するようになった場所では水温も上昇しやすくなるため、オショロコマの個体群維持が困難になったと考えられる。しかし、今回の解析では、最も大きな要因として考えられた水温の重要度は低かった。気温は確実に過去から上昇しているため、気温の上昇に対して

水温の上昇は顕著ではない、もしくはバラツキが大きい可能性がある（例えば、湧水のしみだし等）。したがって、今後、気温と水温の対応、及び水温の長期モニタリングデータを用いた解析を実施するとともに、生物的な要因と非生物的な要因を同時に考慮したより現実的な解析（例えば、**joint species distribution modelling** : Ovaskainen et al. 2017）により、オショロコマの局所絶滅に対する詳細な要因を特定していく予定である。

参考文献

赤松良久, 渡辺豊, 平坂直行, 土居秀幸, 後藤益滋, 小室隆, 乾隆帝, 河野誉仁 (2018) 河川・湖沼における採水ドローンの開発と実用性の検証. 河川技術論文集 24: 13–18.

Bain MB, Finn JT, Booke HE (1985) Quantifying stream substrate for habitat analysis studies. *N Am J Fish Manag*, 5: 499–500.

Barton, K. (2023) Package ‘MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.47.5. URL: <https://github.com/lme4/lme4/> (2024年2月9日アクセス)

Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2023) Package ‘lme4’: Linear Mixed-Effects Models using ‘Eigen’ and S4. R package version 1.1-35.1. Available from <https://github.com/lme4/lme4/> (2024年2月9日アクセス)

Bejda, AJ, Phelan, BA, Studholme, AL. (1992) The effect of dissolved oxygen on the growth of young-of-the-year winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*. *Environ Biol Fish* 34: 321–321.

Burnham, KP, Anderson, DR. (2002) Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. New York, NY: Springer.

Fausch, KD, Nakano, S., Ishigaki, K. (1994) Distribution of two congeneric charrs in streams of Hokkaido Island, Japan: considering multiple factors across scales. *Oecologia* 100: 1–12.

Grant GE, Swanson FJ, Wolman MG (1990) Pattern and origin of stepped-bed morphology in high-gradient streams, Western Cascades, Oregon. *Geol Soc Am Bull* 102: 340–352.

Hasegawa, K. (2020) Invasions of rainbow trout and brown trout in Japan: A comparison of invasiveness and impact on native species. *Ecol Freshw Fish* 29: 419–428.

Hawkins CP, Kershner JL, Bisson PA, Bryant MD, Decker LM, Gregory SV, McCullough DA, Overton CK, Reeves GH, Steedman RJ, Young MK (1993) A hierarchical approach to classifying stream habitat features. *Fisheries* 18: 3–12.

今村彰生, 速水花奈, 坂田雅之, 源利文 (2019) 河川横断構造物とニジマスが北海道のイワナ属の生息に与える影響: 環境 DNA 分析の結果をもとに. 保全生態学研究 24: 71–81.

石城謙吉, 前川光司, 小宮山英重, 渡部裕 (1975) 別寒辺牛川の河川形態と魚類相. パイロットフォレスト造成に伴う環境の変遷. 帯広営林局. 195–211.

Kani T (1944) Insect 1: Ecology of torrent-inhabiting insects, In: Furukawa H (eds) *Nihon Seibutsu-shi*. Kenkyusha, Tokyo, pp 171–317.

環境省 (2020) 環境省レッドリスト 2020、「汽水・淡水魚類」、URL: <https://www.env.go.jp/content/900515981.pdf> (2024年2月9日アクセス)

久米学, 鳥居千晴 (2009) 北海道東部の湿原性河川, 別寒辺牛川支流大別川に生息する淡水魚類の春季・夏季における出現パターン. 伊豆沼・内沼研究報告 3: 65–72.

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. 厚岸町.

Lüdecke D, Ben-Shachar MS, Patil I, Waggoner P, Makowski D. (2021) performance: An R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *J Open Sour Soft* 6: 60.

Morita K, Tsuboi JI, Sahashi G, Futamura R, Ueda K, Kuroki M (2023) Longitudinal structuring of stream-fish assemblages: is niche partitioning observed in two-species systems applicable to three-species systems?. *Ichthyol Res* 1–12.

Nakano S, Kitano F, Maekawa K (1996) Potential fragmentation and loss of thermal habitats for charrs in the Japanese archipelago due to climatic warming. *Freshw Biol* 36: 711–722.

Ovaskainen O, Tikhonov G, Norberg A, Guillaume Blanchet F, Duan L, Dunson D, Roslin T, Abrego N. (2017) How to make more out of community data? A conceptual framework and its implementation as models and software. *Ecol Lett* 20: 561–576.

R Core Team (2023) R: A language and environment for statistical computing (ver. 4.3.2). Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Available from <https://www.R-project.org/> (2024年2月9日アクセス)

齊藤讓二, 杉若圭一 (1984) 暑寒別川に遡上したオショロコマについて. 水産孵化場研究報告 39: 123–126.

Simonson TD, Lyons J, Kanehl PD (1994) Quantifying fish habitat in streams: transect spacing, sample size, and a proposed framework. *N Am J Fish Manag* 14: 607–615.

Taniguchi Y, Nakano S. (2000) Condition-specific competition: implications for the altitudinal distribution of stream fishes. *Ecology* 81: 2027–2039.

Umatani Y, Arai T, Maekawa K. (2008) Variation in migratory history of Dolly Varden in a stream with an artificial dam in the Shiretoko Peninsula, Hokkaido, Japan. *Environ Biol Fish*, 83: 37–44.

Umatani Y, Arai T, Maekawa K. (2018) Flexible seaward migration of Dolly Varden

Salvelinus malma in the Shiretoko peninsula, Hokkaido, Japan. *Ichthyol Res* 65: 202–209.

Watz J, Otsuki Y, Nagatsuka K, Hasegawa K, Koizumi I. (2019) Temperature-dependent competition between juvenile salmonids in small streams. *Freshw Biol* 64: 1534–1541.

Wentworth CK (1922) A scale of grade and class terms for clastic sediments. *J Geol* 30: 377–392.

Yamamoto S, Kubota H, Hasegawa K, Nakamura T (2016) Census and effective population sizes of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) in a fragmented landscape. *Ecol Freshw Fish* 25: 612–621.

Yamada T, Koizumi I, Urabe H, Nakamura F. (2020) Temperature-dependent swimming performance differs by species: Implications for condition-specific competition between stream salmonids. *Zool Sci* 37: 429–433.

吉安 (1996) 岩魚草紙. 朔風社, 東京, pp. 255.

Zippin C. (1958) The removal method of population estimation. *J Wild Manag*, 22: 82–90.

図表

Table 1. Collected fish and physical environmental elements at each study site

| SiteID | Dolly Varden | White-spotted charr | Rainbow trout | Masu salmon | Stickleback | Brook lamprey | Floating goby | Japanese dace | Ezo dace | Heterogeneity of substrate | Velocity (cm s ⁻¹) | pool_riffle_sequence_index | Altitude (m) | Cover (m ²) |
|----------|--------------|---------------------|---------------|-------------|-------------|---------------|---------------|---------------|----------|----------------------------|--------------------------------|----------------------------|--------------|-------------------------|
| 1 TRB_up | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 24 | |
| 2 TRB_dw | 0 | 0 | 7 | 0 | 13 | 6 | 2 | 3 | 1 | 0 | 1 | 0 | 13 | |
| 3 CKB | 39 | 0 | 0 | 0 | 39 | 0 | 0 | 7 | 1 | 0 | 1 | 1 | 13 | |
| 4 STB | 0 | 0 | 73 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 14 | |
| 5 SFP | 0 | 0 | 5 | 0 | 5 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 30 | 10 | |
| 6 UBK | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 0 | 3 | 62 | 1 | 0 | 0 | 0 | 6 | |
| 7 OBT1 | 0 | 0 | 48 | 0 | 0 | 3 | 4 | 0 | 0 | 0 | 0 | 21 | 31 | |
| 8 OBT2 | 0 | 0 | 31 | 0 | 3 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 22 | 22 | |
| 9 KMS | 0 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 4 | 1 | 1 | 0 | 2 | 14 | |
| 1 TRB_up | 15.4 | 15.4 | 18.9 | 13.2 | 0.1 | 321.6 | 35.9 | 35.9 | 2.0 | 2.0 | 0.0 | 31.6 | 1.0 | 17.0 |
| 2 TRB_dw | 16.4 | 16.4 | 20.8 | 13.9 | 0.1 | 453.9 | 30.5 | 30.5 | 2.0 | 2.0 | 0.0 | 42.4 | 1.0 | 14.0 |
| 3 CKB | 17.0 | 17.0 | 18.8 | 14.5 | 0.1 | 411.4 | 21.5 | 21.5 | 2.3 | 2.3 | 0.5 | 25.1 | 1.0 | 15.9 |
| 4 STB | 16.9 | 16.9 | 20.2 | 14.8 | 0.1 | 247.7 | 17.0 | 17.0 | 3.3 | 3.3 | 0.8 | 31.2 | 2.0 | 13.8 |
| 5 SFP | 16.8 | 16.8 | 19.6 | 14.7 | 0.1 | 353.6 | 24.7 | 24.7 | 2.0 | 2.0 | 0.0 | 22.1 | 2.0 | 39.8 |
| 6 UBK | 17.0 | 17.0 | 20.3 | 14.8 | 0.1 | 344.0 | 39.4 | 39.4 | 2.5 | 2.5 | 1.0 | 10.0 | 2.0 | 21.0 |
| 7 OBT1 | 14.9 | 14.9 | 18.2 | 12.6 | 0.1 | 376.2 | 14.9 | 14.9 | 2.1 | 2.1 | 0.6 | 24.5 | 1.0 | 10.8 |
| 8 OBT2 | 17.1 | 17.1 | 21.8 | 13.9 | 0.1 | 425.9 | 20.0 | 20.0 | 4.4 | 4.4 | 0.9 | 44.1 | 2.0 | 36.8 |
| 9 KMS | 15.9 | 15.9 | 18.4 | 13.6 | 0.1 | 447.3 | 45.1 | 45.1 | 2.0 | 2.0 | 0.0 | 25.3 | 1.0 | 109.0 |

Table 2. Correlation coefficients between independent variables used for the generalized linear mixed model.

| Model rank | (Intercept) | Masu salmon | Rainbow trout | White-spotted (Altitude) | pool_riffle_seq Cover | Velocity | Width | Water temperature AIC | delta | weight (delta < 2.0) |
|------------|-------------|-------------|---------------|--------------------------|-----------------------|----------|--------------|-----------------------|-------|----------------------|
| 1 | -2.445 | -1.890 | 3.238 | | | | | 49.907 | 0.000 | 0.059 |
| 2 | -2.772 | -1.335 | 3.080 | | | -0.785 | | 50.145 | 0.239 | 0.052 |
| 3 | -2.515 | -1.516 | 2.827 | | | -0.639 | | 50.291 | 0.385 | 0.048 |
| 4 | -2.712 | -1.371 | 2.780 | | | -0.901 | 0.603 | 50.403 | 0.497 | 0.046 |
| 5 | -2.418 | -1.401 | 2.638 | | | -0.780 | | 50.455 | 0.549 | 0.045 |
| 6 | -3.552 | 2.880 | | | | | | 50.485 | 0.579 | 0.044 |
| 7 | -2.556 | -1.881 | 3.325 | | | -0.804 | | 50.521 | 0.615 | 0.043 |
| 8 | -2.759 | -1.726 | 3.536 | | | -0.758 | | 50.579 | 0.673 | 0.042 |
| 9 | -3.541 | 2.601 | | | | -0.831 | 0.667 | 50.674 | 0.767 | 0.040 |
| 10 | -2.836 | -1.645 | 3.321 | | | -0.790 | 0.596 | 50.731 | 0.825 | 0.039 |
| 11 | -3.564 | -1.647 | 3.094 | 1.213 | | -1.023 | 0.675 | 50.740 | 0.833 | 0.039 |
| 12 | -3.057 | -1.885 | 3.005 | 1.042 | | -0.724 | | 50.993 | 1.087 | 0.034 |
| 13 | -3.000 | -2.109 | 3.444 | 0.850 | | | | 51.006 | 1.100 | 0.034 |
| 14 | -2.599 | -1.721 | 3.229 | | | | | 51.130 | 1.223 | 0.032 |
| 15 | -3.199 | | 2.372 | | | | | 51.142 | 1.236 | 0.032 |
| 16 | -3.821 | -1.888 | 3.750 | 1.237 | | -0.883 | 0.672 | 51.150 | 1.243 | 0.031 |
| 17 | -3.673 | | 2.916 | | | | | 51.159 | 1.253 | 0.031 |
| 18 | -3.357 | | 2.527 | | | | | 51.211 | 1.305 | 0.031 |
| 19 | -3.198 | -2.194 | 3.594 | 1.021 | | -0.604 | | 51.327 | 1.421 | 0.029 |
| 20 | -2.926 | -1.188 | 3.043 | | | -0.620 | 0.355 | 51.360 | 1.453 | 0.028 |
| 21 | -2.387 | -1.579 | 2.724 | | | | | 51.367 | 1.460 | 0.028 |
| 22 | -2.715 | -1.419 | 3.051 | | | | | 51.537 | 1.630 | 0.026 |
| 23 | -3.133 | -1.529 | 3.147 | 0.675 | | -0.519 | -0.396 | 51.586 | 1.680 | 0.025 |
| 24 | -2.437 | -1.908 | 3.215 | | | -0.789 | | 51.638 | 1.732 | 0.025 |
| 25 | -2.455 | -1.873 | 3.249 | 0.211 | | -0.893 | 0.786 | 51.667 | 1.760 | 0.024 |
| 26 | -4.306 | | 2.813 | | | | | 51.668 | 1.761 | 0.024 |
| 27 | -2.784 | -1.594 | 2.686 | 0.735 | | | | 51.717 | 1.811 | 0.024 |
| 28 | -2.967 | -1.523 | 3.525 | | | -0.652 | 0.379 | 51.728 | 1.821 | 0.024 |
| 29 | -3.811 | | 3.035 | | | -0.776 | 0.703 | 51.738 | 1.832 | 0.023 |
| | | | 1.000 | 0.240 | 0.053 | 0.272 | 0.453 | | | 1.000 |

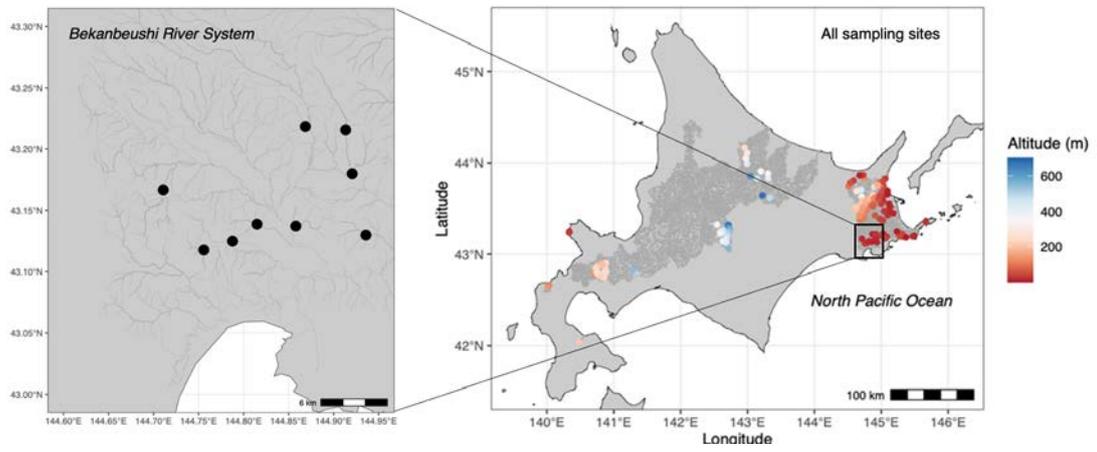


Fig.1 Sampling sites on Bekanbeushi River (left) and all sampling sites (right).