

北の川の魚たちにとって住みやすい環境

独立行政法人 さけ・ます資源管理センター
調査研究課 課長

眞 山 紘

土木学会
水工学委員会・海岸工学委員会
2004年7月

北の川の魚たちにとって住みやすい環境

Suitable Stream Habitat of Fishes in Northern Japan

眞 山 紘

Hiroshi MAYAMA

1. はじめに

日本の国土は面積的にはそれほど広くはないものの、冬には流水が押し寄せる亜寒帯からサンゴ礁に囲まれた亜熱帯まで、南北に長く広がっている。このため河川環境の季節変化は地域によって異なり、主に水温条件に影響を受けてそこに住む生物の種類や生活史も南北で異なる。このため、川に住む生き物に配慮した河川工事や川づくりを計画するとき、その地域に住む生物の生態特性と環境特性について理解を深める必要がある。

一般に本州の多くの河川では漁業権魚種としてアユが重要な遊漁対象種であることから、好ましい河川環境を語る時のシンボルとして取り上げられ、それぞれの河川に見合った生息環境の改善が図られてきた。北の川では冷水性のサケ科魚類が主要な対象種である。しかし、資源量的に多く、古くから重要な水産資源であったサケ(シロザケ)は、そのほとんどが人工ふ化放流により再生産を繰り返してきたため、河川は稚魚期の降海移動と回帰親魚の遡上のために一時的に使われる通路に過ぎなくなってしまった。しかも遡上時には下流域のごく一部さえその条件を備えていれば事足りることになった。その増殖手段が河川への依存度を低下させるにつれ河川環境改変への歯止めを失っていった。サケの人工ふ化放流事業の推進が、結果的に河川の自然環境の荒廃、そしてそこに住む生物種の多様性の低下に寄与したとの印象は拭いがたい。そして、皮肉なことに同じサケマスの仲間のサクラマスなど河川生活期間の長い魚類の受けた影響が大きかった。

本稿では北日本の川に住む魚類を特徴づける「溯河性魚類」と「越冬期」のふたつのキーワードに着目し、魚が住みやすい環境の保全と創造に参考となるよう、代表的魚種であるサケマス類を中心とした魚類の生態的特性を紹介してみたい。

2. 溯河性魚類が多く住む北の川

川に住む魚と一口に言っても多様な生活型を持つ。例えばサケの場合は生育の場は餌の豊富な海で、卵から稚魚までの無防備な時期には捕食種の比較的少ない淡水域で過ごす。魚種により異なるものの、それぞれの発育期によって生活の場を使い分けながら、生き残る数を高めようとする。

後藤(1987)は、淡水魚類を、「生活環の全部または一部を淡水環境で経過する魚」と定義している。したがって、

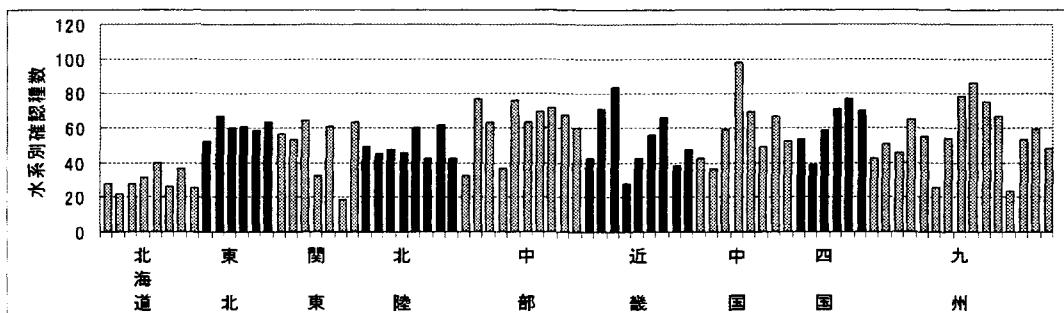


図 1. 地域による河川に生息する魚の種類数の違い。河川水辺の国勢調査で確認された河川毎の種類数 (平成 11-13 年調査対象の 1 級河川。国土交通省河川環境データベースによる)

一生の中で一時的に淡水域に関わりを持つものまでを含めて淡水魚と称するのが一般となっている。

北海道には 70 数種の淡水魚類が分布すると推定されている。しかし、10 種余りの移入種(コイ, ゲンゴロウブナ, モツゴ, ナマズなど純淡水魚 8 種と陸封魚であるニジマス, カワマス)を除くと、自然分布種は約 60 種に過ぎない(後藤・中野 1993)。日本の他の地域の河川と生息魚類の種類数を、河川水辺の国勢調査の結果と比較してみたところ、北海道の 8 河川の平均が 29.5 種で、他地区で最も少ない北陸の 49.1 種に比べても 20 種近く少ない(図 1)。

もともと淡水魚の種類が少ない北海道であるが、近年新たにブラウントラウトやオオクチバス、カムルチーなどの移入・定着、分布拡大が確かめられているので移入種の割合は今後さらに増加する可能性が高い。

自然分布種に限って生活史タイプ別にみると、一生を淡水域で生活する「純淡水魚」の種類数は北海道ではわずか 5 種(ヤチウグイ, エゾホトケ, フクドジョウ, ギンブナ, ドジョウ)である。残りは過去を含めて何らかの形で海との関わりを持った種で、この中の 28 種が「通し回遊魚」と呼ばれるものである。通し回遊魚とは、川と海を定期的に行き来する魚のことで、北海道においてはこの比率が高いという特徴を持つ。

通し回遊魚は、産卵の場と成長の場の組み合わせによって、以下の 3 タイプに分けられる(図 2)。

- ・溯河回遊魚：川で産卵・孵化し、生まれた稚魚は降海後、海で大きく育ち、産卵のために河川に戻る。(多くのサケ科魚類, シシヤモ, シラウオ, カワヤツメ, ウグイ, イトヨなど)
- ・降河回遊魚：海で産卵し、孵化稚魚は生育場である川に遡上し、淡水域で成長後産卵のために降海。(北海道ではウナギのみ)
- ・両側回遊魚(淡水性)：河川で産卵し、孵化稚魚はすぐ海に下り、ある程度の大きさになってから川に再び遡上し、さらに成長した後に川の中で産卵する。(アユ, ウキゴリ, ヨシノボリ類, ヌマチチチブ, エゾハナカジカ, など)

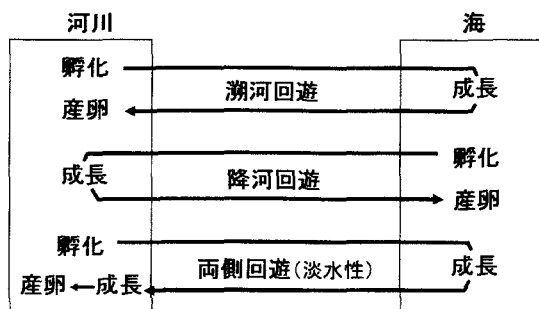


図 2. 通し回遊魚の生活史の 3 型。両側回遊魚は産卵の場所によって淡水性と海水性の 2 型に細分されるが、ここでは淡水性のみを示した。(Gross 1987 を改図)

川と海を定期的に行き来する「通し回遊魚」の中で溯河性魚類は、生産力の高い海洋を生育の場として利用し、大きく成長することにより産卵数を増やし、繁殖と初期生活の場を捕食圧の低い淡水域に求めるといふ、全く異なる環境を使い分けることによって生き残りを高める生活史を獲得してきた(Gross, 1987)。我が国に産する溯河性魚類としては、サケマス類(サケ属魚類)のほかに同じサケ科魚類のイワナ類(アメマス, オシヨロコマ)やイトウ, キュウリウオ科のワカサギ, シシヤモ, キュウリウオ, そしてイトヨ, カワヤツメなど産業的な重要種が多く含まれる。また、湖を海と見立てて湖内を生育場とし、流入河川に産卵遡上するミヤバイワナ, ヒメマスなども溯河性魚類と呼

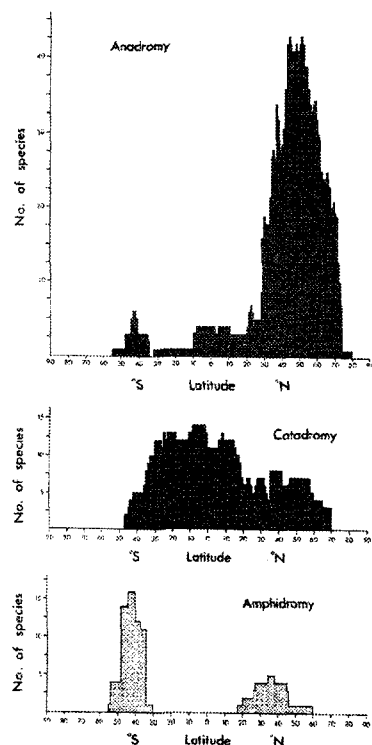


図 3. 通し回遊魚の 3 タイプの種類数と緯度との関係。上: 溯河回遊魚, 中: 降河回遊魚, 下: 両側回遊魚。McDowall (1987) をもとに改図

ばれている。

溯河性魚類の中にはキュウリウオ科の魚のように海洋生活期には沿岸性が強く、産卵のために川に上っても遡上距離がせいぜい数 km と短いものもあるが、サケマス類の中には 100km を越す上流域まで遡って産卵するものもいる。

より広い観点から地球上の通し回遊魚の分布を緯度別に見てみると(図 3)、溯河回遊魚の種類数が多いのは北緯 30 度から 70 度にかけてで、その中心は北海道を含む 40 度から 60 度の高緯度地帯である。一方、降河回遊魚の分布の中心は赤道の両側の低緯度地帯である。両側回遊魚は前二者の中間地帯に多く、低緯度地帯にはほとんど分布しない。これら分布の違いについて、高緯度地帯では産卵場のある陸水域よりも海洋域の生物生産性が高いので、成長の場を海に求め、低緯度地帯では逆に陸水域の生産性が高いので、海で生まれたものがここに成長の場を求めて遡上するように進化したと考えられている(Gross 1987)。

北の川に住む魚の生態特性の一つは通し回遊魚の種類が多く、その生活史を完結させるためには決められた時期の定期的な移動することが不可欠ということである。溯河回遊魚には水産重要種が多く含まれる、遡上時期や遡上能力を正確に把握することが河川環境保全管理上重要な課題となる。

3. 溯河性魚類の生活史と河川環境

3-1 サケマス類の生活史

北太平洋およびその隣接水域(ベーリング海・オホーツク海・日本海)に生息する太平洋さけ・ます類(Pacific Salmon)と称されるサケ属魚類の中で産卵のため北日本の河川に遡上するのは、サケ(シロザケ)、サクラマス、カラフトマスの3種である。本文ではこれらを「サケマス」と総称する。なお、西日本にはサクラマスと近縁種のサツキマス(アマゴ)が分布する。

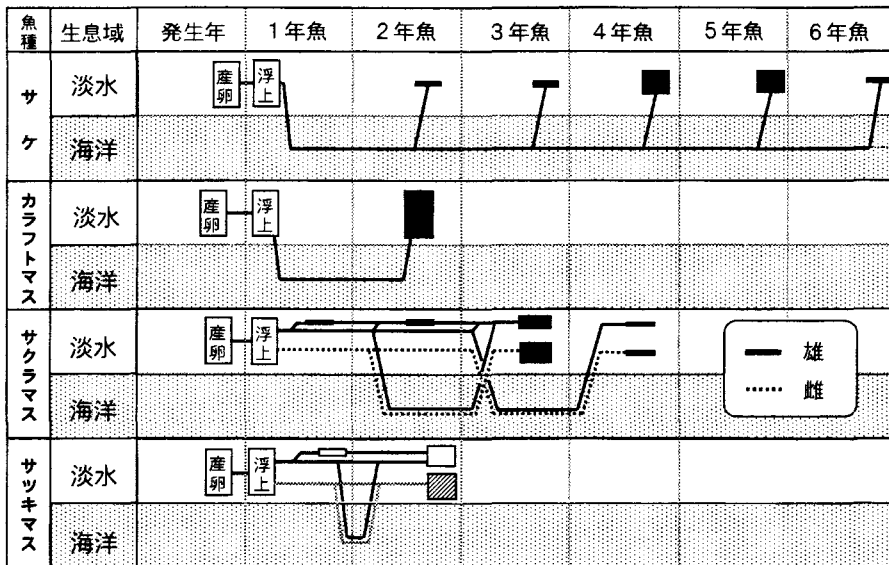


図 4. 日本系サケマス4魚種の生活史の違い。黒の四角は産卵時期を、その大きさにより成熟群の大小を示す。

これらサケマスに共通した生活様式として；

- ① 淡水域で産卵し、
- ② 生まれた幼稚魚はそれぞれの種により異なる長さの河川生活を経て降海し(例外として、サクラマスの中には一生涯のみ生活する残留型のヤマメもいる)、
- ③ 海洋で大きく成長して生まれた河川(母川)に回帰し、

④ 産卵後にすべて死亡する,

という特徴を持つ。しかし、回帰年齢(成熟年齢)一つとってみても種間の生活史の変異は大きい(図4)。

他の溯河性魚類も基本的には同様の生活様式を持つが、サケやカラフトマスのように生まれた稚魚がすぐ海に降りワカサギ、キュウリウオのようなものと、サクラマスのように長期間川にとどまってから降河するカワヤツメやウグイのようなものもいる。また、ほとんどの種はサケマス類のように海洋で大回遊をすることなく河口周辺の沿岸域で生活する。

溯河性魚類の生活史の中で最も重要な再生産(産卵)の場が淡水域に限定されるため、河川はこれら魚類にとって;

① 海から産卵場所への通路,

② 死亡率の高い卵から幼稚魚までの发育の場,

③ 生育場である海洋への通路, として機能する。

このため、遡上・降下移動の障害となる河川環境の改変は、遡上能力の劣る小型魚(キュウリウオ科など)や河川生活依存度の高い魚種(サクラマスやカワヤツメなど)の資源量変動に直接影響を与えてきた。

3-2. 河川遡上生態

3-2-1. 遡上時期

沖合の海から産卵のために戻ってきたサケマス親魚が自分の生まれ育った川に入り始め、上流の産卵場に向かう時期を魚種別に比較してみると、

サケとカラフトマスは成熟が進んだ段階で河川遡上を始め、河川内では日中ほとんど休むことなく産卵場に向かうのに対し、サクラマスは春の雪解け増水期に未熟の状態で河川に入り、秋の産卵期まで川の中で長いものでは4~5ヶ月も川の中で成熟を待つという点で大きく異なる(図5)。

秋に入河し越冬後の春に産卵するグループを持つカワヤツメやワカサギなども、河川遡上から産卵までの期間の長い溯河性魚類である。

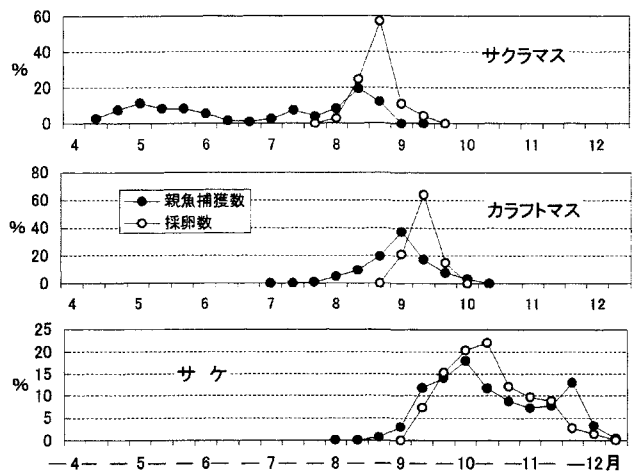


図5 北海道オホーツク海沿岸の斜里川におけるサケ属魚類3種の河川遡上時期(黒丸)と産卵時期(白丸)。1991~1994年の4ヶ年平均の旬別割合で示した。遡上時期は河口から約1km上流の捕獲数から求めたが、サクラマスの一部は産卵期に上流域においても採捕している。

3-2-2. 産卵場所

産卵場所も魚種によりそれぞれ異なる(図6)。サケは水温がほとんど変化しない地下水や伏流水の湧き出る砂礫底を産卵場所として選択する(小林 1968)。このため産卵場所は河川のなかに点在するような分布を示す。

カラフトマスは生まれた稚魚は産卵床から抜け出ると河川にほとんど留まることなく降海する生態的特性を持つので、海から近いところで産卵しても何ら不都合がない。また、産卵場所は河川水のよく浸透する砂礫底であれば良いことから

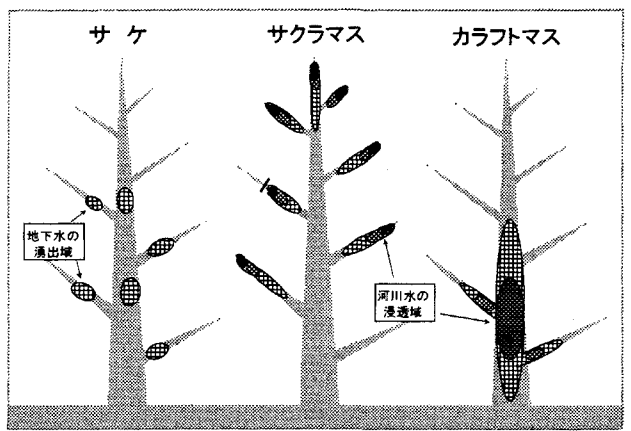


図6 サケ属3種が河川流域で選択する産卵場所の模式図

(小林 1968), ごく小さな河川を含む色々な規模の川の中下流域が選ばれる。幼魚の河川生活期間が長いサケマスは、生まれた稚魚がなるべく広範囲に平均して散らばり川の生産力を有効に使えるよう、親魚は多くの支流の上流を目指し源流域までさかのぼる。産卵はカラフトマスと同じように河川水の浸透する砂礫底で行われる(長内・大塚 1967)。我が国では前2者が全面的に人工ふ化放流によって資源維持されているのに対し、本種は天然産卵により資源が保存されている度合いが高い。

ほかの溯河性魚類も、砂礫、砂、抽水植物など、それぞれの種により特色を持つ基質を選択し卵を産み付ける。

3-2-3 遡上活動に影響を与える要因

サケマス親魚の遡上活動に影響を与える要因は、外的な環境要因と魚自体の内的な生理条件に大別される。

外因環境要因としては、照度、流量、水質(濁り、溶存物質など)、水温、気象(降雨、雲のかげり、気圧、風など)など、魚自体の内因的なものとしては、性成熟の進行、体成分の変化、個体間の相互作用などである(Banks 1969)。川の中ではこれらが複雑に組み合わせられ、作用し合って遡上活動の日周変化や季節変化が生じる。

① 照度

ほとんどのサケマス類は日中に遡上活動が活発化し、夜間に停滞する日周変化を持つ(図 7)。これは流れの早い川の中で障害物を視覚で認識しながら遡上するためと考えられ、特に上流域で産卵する魚種でその傾向が強い(真山 2002)。

日中の遡上はそのピークが単一の場合もあるが、他の要因の影響を受けると色々なパターンに変化する。水深にもよるが、強い光を避けて真昼に活動が滞ることがあるし、夜明けの薄明時や日没時に照度変化の刺激を受けて遡上が活発化することもあり、複数のモードを持つことがある。

しかし、夜の遡上例も数多く観察されていて、この場合他の要因が強く影響していることが多い。例えば、遡上量が多く河川内での密度が高まった時には、「混み合い効果」により夜でも昼と変わりなく遡上するし、濁りが加わった時も同様に活発に遡上する。

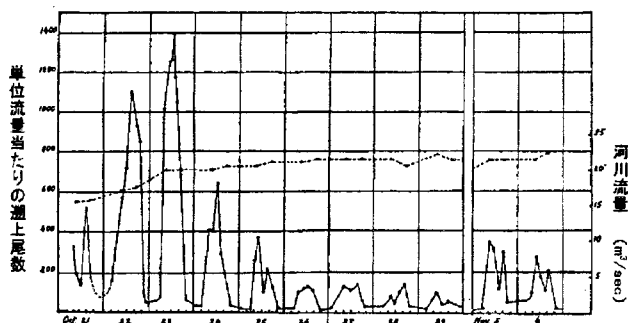


図 7 さけ・マス親魚の遡上尾数(実線)と河川流量(破線)の日周変化。4時間毎の測定値(カナダの魚道での観察結果: (Neave 1943 より))

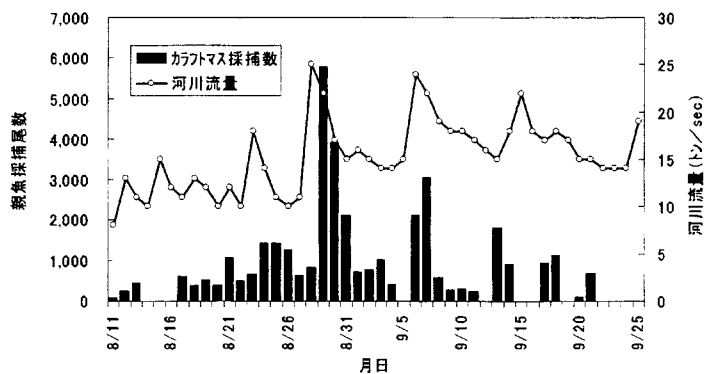


図 8 常呂川におけるカラフトマス親魚採捕数(遡上数)と河川流量との関係(1993 年)

② 流量(流速)

サケマス親魚の遡上に影響を与える要因として最も多く報告されているのが河川流量の増加である。他の要因のいくつか、例えば水の濁り、気象条件、照度、水温なども、直接的にあるいは間接的に流量の増加と関連を持つことが多い。流速の増加がさけ・マス親魚の流れに向かう性質(走流性、向流性)を刺激して活動を活発化させると考えられている。流量の増加が遡上活動を促す一つの例として、カラフトマス

親魚採捕数の日変動を図 8 に示した。

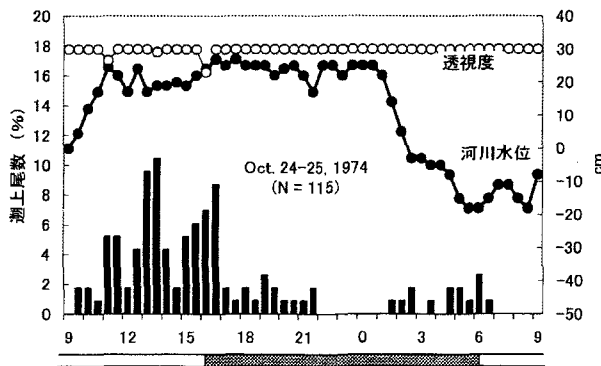


図 9 千歳川のインディアン水車で採捕されたサケ親魚尾数、河川水位、透視度の日周変化。河川水位の増加時に遡上数が増え、減少時にも若干増加した。(真山・高橋 1977)

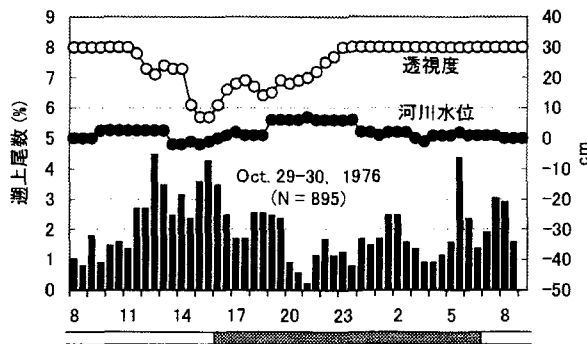


図 10 千歳川のインディアン水車で採捕されたサケ親魚尾数、河川水位、透視度の日周変化。透視度の低下時に遡上数が増えた。(真山 1978)

が溶存酸素量や pH などの変化をもたらすための間接的な影響とも考えられる。いずれにせよその場を忌避し、目的地である上流方向を目指す遡上が生起される。図 10 には降雨時の濁りによる透視度の低下に対応してサケ親魚の遡上尾数(採捕数)が増加した例を示した。

④ 水温

河川水の温度変化が直接遡上に影響を与えることはほとんどないといわれる。しかし、厳冬期に不活発となるサケ親魚の遡上活動が、水温のわずかな上昇時に活発化することが知られている(三浦 1937)。

魚類は一般に馴致した水温を選好する習性を持つ。水温の低い貯水池の底層水を下流に放水し、魚道には高温の表層水を流す構造のダムの場合、両者の水温差が大きくなる夏季には連続した遡上が妨げられるおそれがある。

⑤ 気象条件

気圧、降雨量、雲量などの気象変化が単独で遡上活動に影響を与えることはなく、これらが流量変化や照度変化を

上流に発電所があるため流量の日変動が大きな河川では、流量が増加し始めると下流の魚が誘引され、群れていた場所からの時間差をもって採捕数が増加する。流量が多い状態が続くと遡上活動は停滞するが、流量が減少し始めると再び採捕数が増える(図 9)。水位低下時の溯上量は増加時に比べると少ないが、遡上活動が停滞する夜間でも遡上活動を促す刺激として作用していることが知られる。

海から川への遡上を前に、河口域にとどまって群れているさけ・ます親魚が遡上を始めるきっかけとなるのは、河川の増水や海水の出入り(潮汐流)であるといわれる。これらの魚を呼び込むため、断続的なダムの放水試験などが行われたこともある。上流に湖がある場合のように、遡上に適した流れが安定的に供給される川では、河口にとどまる期間も短い傾向を持つ。

③ 濁り

川の流れに濁りが加わった時にもさけ・ます親魚の遡上活動が活発化することが経験的に知られてきた。照度の低下による視覚能力の減退を嫌うためとも考えられているが、夜間の暗い所でも遡上活動が促されることから、浮遊物質により鰓が刺激を受けることに対する忌避反応、あるいは濁りに含まれる懸濁物質

もたらすことにより間接的に影響を与えるに過ぎない。風の影響については、河口付近で遡上待機中の魚の河川遡上が、沖からの強い風によって促されることがあるという。

⑥ 性成熟

サケマスは個体毎にそれぞれ固有の産卵時期に合わせて産卵場に到達できるよう、タイムスケジュールに従い河川遡上する。早期に遡上する未熟な魚は産卵期まで余裕があるため、遡上に不適な条件下では待機し、出水時に一気に上る傾向を持つ。しかし成熟が進行すると、どのような環境条件下でもとどまらずに産卵適地に向け遡上するよう行動が変化する。

サケマスは、秋の産卵期には主に台風に影響を受ける大雨による増水を利用して産卵場まで一気に遡上する。できるだけ源流に近く、そして多くの分岐した沢まで到達するには、通常は流量が少なく上りにくい所でも通過できる出水時がチャンスである。しかし、秋の増水は必ずしも毎年起きるとは限らず、まったく大雨のない年もたまにはある。こういう年には、成熟が進んだ産卵親魚はぎりぎりまで出水を待ち、やがて不適な流量条件下でもやむを得ず上流に向けて移動を始める(図 11)。

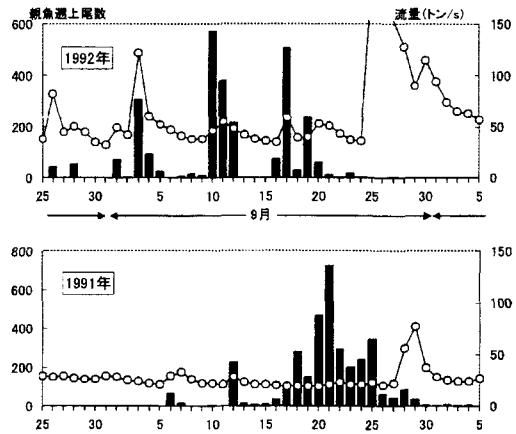


図 11 産卵期におけるサケマス親魚の遡上尾数と河川流量との関係(尻別川)。上: 流量変化の大きかった年。下: 産卵盛期に流量変化がほとんどなかった年。

⑦ 魚群密度

近年の日本の川では人工増殖されたサケ親魚の回帰量が増えたことと、一時的な休息場に適した淵などが失われてきたことがあいまって、遡上魚の分布密度がきわめて高くなっている。このような条件下では個体間の相互作用としてストレスも加わり「混み合い効果」として遡上行動が促され、ほかの環境条件の影響を受けることなく昼夜を問わず魚が上ることもある。

3-3. 遡上生態と魚道

3-3-1 サケマス用魚道に求められる条件

サケマスが魚道を利用するのは産卵場に向かう時に限られる。それぞれの個体は遺伝的に決められた固有の産卵時期に合わせて産卵場に到達できるよう、タイムスケジュールに従い河川遡上する。河川遡上を始めるときには、河川形態や産卵場までの距離によって異なる量のエネルギー源を体内に蓄積していて、川の中では絶食するので蓄積エネルギーだけを生殖腺形成や遡上・産卵行動のために使用する。この蓄積エネルギー量も河川毎にあるいは支流毎に遺伝的に決められているようである。

遡上路の途中で障害となるダムや堰など工作物、遡上を遅れさせる水理条件(見つけにくい魚道の入り口、上りにくい河道など)があれば、産卵時期に合わせた遡上が出来なくなる。したがって、サケマス用の魚道に要求されることは、できるだけ停滞させずに遡上させることと、遡上によけいなエネルギーを消費させないことである。産卵に適した水域にたどり着くことが出来ずに、不適な環境で産卵したり過度の疲労を受けると、産み付けられた卵の生残率が低下する。また、遡上障害の存在は上れずに滞留する魚をねらう格好の密漁の場を提供するという副次的な社会問題をも引き起こす。

3-3-2 川の中の遡上ルート

多様な流れが組み合わされている川の中では、低流速の深みで休みながら流れの早い流心を選択して泳ぎ上る。水深が浅く外敵に見つかりやすい瀬では速度を上げて泳ぎ、深いところに入るとスピードを落とし、河床に沿って最も深いところをたどりながら遡上する(Ellis 1962)。一方、休息場のなく一様な早い流れが続く場合、魚はエネルギー消費を抑えるため流心を避け岸沿いに遡上する傾向がある。

3-3-3 魚道の入り口への誘引

魚道を通過する際に遡上の遅れをもたらす最大の要因は、魚道の入り口を見つけるのに手間取ることである。遡上障害となる工作物の下では、魚が到達できる最も上流側に魚道の入り口を配置することが効果的であることはいうまでもない。

魚の誘引に光や色、音響などを単独に利用する試みはほとんど成功していない。上流に上ることを目的づけられている産卵遡上魚を誘導するには、適切な水理条件を与えるのが唯一の有効な手段であろう。

河川遡上中のさけ・ます親魚は自らが向かう地点を嗅覚で識別しながら遡上するといわれる、合流点では迷うことなく自らが向かう支川(母川)の流れを選択していく。したがって、発電のために取水された水がバイパスを通して同じ川の下流に放水されている場合、放水量が多くしかも流速が早いと魚は放水路に遡上を試み、無駄なエネルギーと時間を費やすこととなる。

3-3-4 魚道内での行動

魚道内での遡上停滞を抑制するため、さけ・ますの遊泳・遡上生態とプール水深、陰影、注水量、隔壁の配置などいくつかの魚道設計上の要素との関係について検討してみる。

① プール水深

魚道のプール水深を浅くすると、プール内の平均流速が早まるためサケ親魚は走流性が刺激されて跳躍を繰り返すが、水深が不足するため成功率が低い。一方、深くなるにつれ遡上成功率は高まるが、ある深さを越すと走流性を生起する刺激が減少し、跳躍数が少なくなり遡上効率は低下する(図12)。プールでの滞留時間が短く、消費エネルギーが少ない効率的な水深は、供試魚の体長よりやや深めと考えられる。サクラマス幼魚用いた実験でも、体長とほぼ同じプール水深の時に遡上効率が高かった(真山 1987)

② 陰影

さけ・ます親魚の遡上が夜間に不活発になることから、魚道の一部がトンネルとなっている場合、遡上活動の促進を図るため照明することが望ましいと考えられてきた。しかし、暗闇を通り抜けるのに要する時間は、明るい時よりむしろ短いという実験結果(Long 1959)や、パイプ内の照明は通過速度を多少早めるものの、暗黒条件でもなら支障なく通過するという知見(Slatick 1970)から、暗闇はそれほど障害とならないことが実験的には確かめられている。遡上親魚は照度が急激に低下する所では一時的に進入をちゅうちょするが、一旦入ってしまうと、水理条件が適切にさえ保たれていれば、暗黒条件下でも走流性の刺激によって通常の遡上活動が生起される。

③ 注水量

さけ・ます親魚は河川流量の増加時に遡上行動が活発化する傾向を持つ。したがって、さけ・ます用魚道はある程度増水したときに上りやすいように設計する必要がある。注水量が異なると隔壁の越流水深も違ってくるし、流速も変

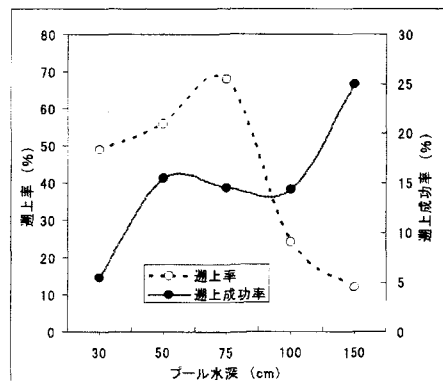


図12 プール水深とサケ親魚の遡上行動との関係(真山 1988)

わるため魚の遡上形態も変化する。水量が少ない時には落下水の中を泳ぎ上ろうとするが失敗を繰り返し、一旦空中に出て跳ねて上る比率が高まる。水量の増加とともに泳ぎ上る度合いが高まり遡上成功率も向上する。そしてさらに流量が増えてある限界を越すと、流速が早すぎるため再び跳ねて上る傾向が強まり成功率も低下し始める。注水量と遡上形態の変化について、サクラマス幼魚での観察結果を図13に示す。同様の結果は他の魚にも共通している。

空中を跳ねて上る魚道は見栄えが良く観光客を喜ばせるかもしれないが、遡上魚の魚体は傷つきエネルギー消費も高い。魚がやたらと跳びはねる魚道は水理条件の改善が必要なことを示唆している。理想的な水理条件が保たれている魚道を泳ぎ上がることが遡上魚にとって大きな負担とならないことは、ベニザケ親魚が特別に設計された実験用の“endless fishway”を5日間まったく休まずに上り続けても、生化学的な体成分分析で疲労が認められなかったという実験結果(Collins et al. 1962)からも伺い知れる。

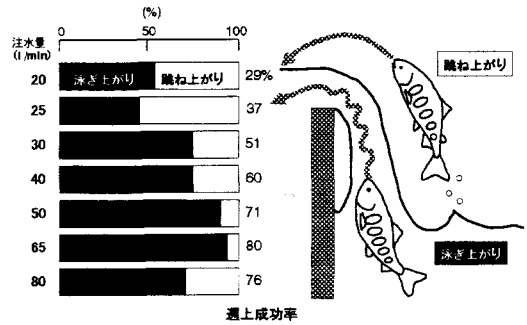


図13 注水量がサクラマス幼魚の遡上形態の変化に与える影響(真山 1987)

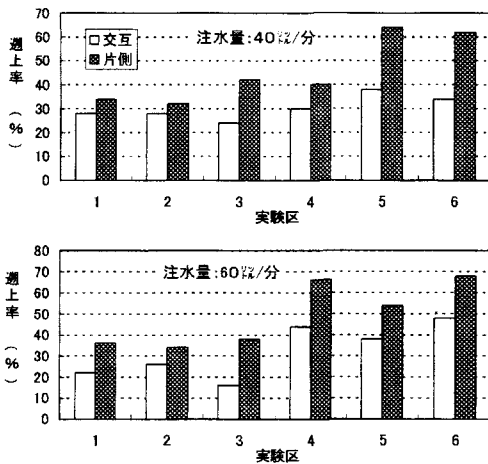


図14 魚道の切り欠けの配列の違いによるサクラマス幼魚の遡上率の違い(真山 1987)

率が明らかに高く(図14), しかも交互の配列の場合に比べ一段毎に休まずに連続して遡上する度合いが多く、交互の配列時にはプール内に生じる渦流により遡上が断絶され、下流への異常ジャンプが頻発した。さけ・ます親魚のように遊泳力の強い魚では、交互の配列による水流のエネルギー消散というプラスの効果より、むしろ渦流が遡上行動に与える混乱の方が大きいといわれている。我が国のさけ・ます用魚道でも最近では切り欠きを片側に揃えることが一般的となっている。

3-4 産卵から浮上まで

河川水が浸透する所で産卵するカラフトマスとサクラマスは、水通しの良

④ 隔壁の形状と配置

注水量の少ない時にも一定の越流水深が保たれて魚が泳いで上りやすいようにと、プール式魚道の隔壁には各種形状の切り欠き(notch)を備えていることが多い。しかし、切り欠き以外のところは逆に上りにくく、遡上魚が多く混み合う時はむしろ通過の障害となるおそれもある。

切り欠きの配列についても論議となることが多い。アユの魚道では水流のエネルギーの消散を図るため切り欠きが交互に付けられることが多かった。サクラマス幼魚を用いたモデル実験では、切り欠きを片側に揃えた方の遡上

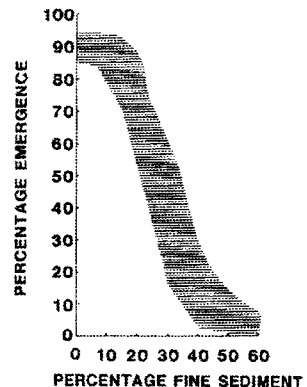


図15 産卵床の砂礫のうち粒径2.0~6.4mm以下のものが占める比率(横軸)とサケ科魚類の稚魚の浮上率(縦軸)との関係。(Bjornn and Reiser 1991)

い淵から瀬に移行する「かけあがり」と称する淵尻に産卵床を造成することが多い。雌魚が尾鰭を上下にあおって河床の砂利を舞い上げて卵を埋めるくぼみ(egg pocket)を作るとともに、この造巢行動中に細かい粒子の砂泥や有機物片を下流に洗い流す。産卵後は上流側の砂利を受精卵の上にかぶせて産卵床を完成させる。卵が埋められた直後の産卵床周辺の砂利は隙間が多く、酸素が豊富な水が卵に十分供給され、卵から排出される老廃物を流し去る。河床から地下水や伏流水が湧出する所に産卵するサケの場合、水の流れ方は異なるが産卵床の構造に大きな違いはない。

砂礫底に産みつけられた卵はやがて魚種により異なる累積水温(有効積算温度)を経てふ化し、生まれた仔魚は腹部の卵黄を栄養源として翌春まで砂利の中で過ごす。北日本の冬期間は降雪量が多いが、河川流量は少なく比較的安定しているので、砂利の中で外敵から守られているこの時期の卵・仔魚に死の危険は少ない。しかし、流域の土地利用の変化に伴い河岸からの土砂・砂泥の流出を招き、細かな粒子は産卵床の砂利の隙間を徐々にふさぎ、十分な酸素の供給が出来なくなり、さらに有機物が混じる場合はそれ自体も酸素を消費する。また、仔魚が順調に生育して卵黄を吸収したとしても、砂利層からの離脱(浮上)の妨げとなり生残率を低下させる(図 15, Bjornn and Reiser, 1991)。

3-5 幼稚魚の河川生活

3-5-1 生息空間

河川生活期の長いサクラマスは他の魚種と同様に、適正な生息空間(摂食空間および休息空間)が保証されて初めて高い成長率や生残率が実現される。河川の中での幼魚の生息場は図 16 に示すように季節変化する(真山, 1993b)。日中の生息場である摂食空間は、魚体が大型化するにしたがい拡大・多様化し、個体間の社会的関係(なわばり形成)により調節される。この空間の大小は各個体毎の成長量には影響を与えるが、その死亡率を高める要因にはなりにくいと考えられる。

しかし、夜間や出水期、そして越冬期に利用される休息(待避)空間は、魚が早い流れを避けることの出来る流れの緩やかな岸辺の深みやくぼみの中で、日中とは異なる環境を利用する。このような休息場を欠く場合、やむを得ず不適切な所にとどまろうとするため代謝が高まり、出水時には下流へ押し流されるため生残率の低下を招く。また、適切な休息空間を求めて幼魚が生息場を移すことにより、好適な摂食空間があっても魚に利用されない空白区間を生み出すことさえある。

サケマス幼稚魚にとって理想的な生育場とは、「季節によってそして昼夜によって広範囲に移動する必要がないように、多様な環境が隣接して組み合わせられている所」と表現されよう。瀬と淵が交互に配置されている自然河川ではこのような空間が数多く散在しているが、河川流量の減少は生息空間を狭め河川環境の多様性の低下をもたらす。

3-5-2 河畔林の役割

つい最近まで水辺の樹木は治水に影響を与えるとして徹底的に除去され、植生は単調なものに変えられてきた。しかし河畔林は、日射を遮断することによる河川水温の昇温および変動の抑制、河岸からの土砂流入防止、川面に張

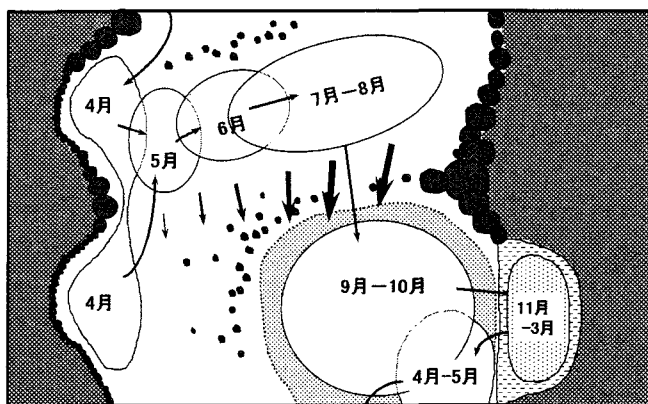


図 16 サクラマス稚魚が産卵床を抜け出してから、翌春降海するまでの主要な生活の場の季節変化。太めの矢印は流れの方向と強さを示す。5~8月の生活域は日中のもので、夜間は岸寄りや淵に移動する。(真山 1993b)

り出した樹木からの餌生物の供給、鳥類などの攻撃から身を守る隠れ場の提供、倒流木による生息場の改善など、魚類生産を高める種々の機能を持つことが確かめられてきている(Hicks et al., 1991; 中村, 1995; 北海道立林業試験場・北海道立水産孵化場, 1997 など)。

サケマス幼魚の選好温度は魚種による差が小さく 12~14℃で、25℃を越えると1週間を越えて生存できないことが水槽実験によって確かめられている(Brett 1952)。また、河川生活期のサクラマス幼魚は日中一時的に 25℃を越す水温条件下で生活していることもあるが、活発に餌をとり成長するのは 8~15℃の時で、18℃を越すと摂餌が停滞する(真山 1992)。水面を覆う河畔林の伐採に流量の減少も同時に進行している多くの河川で夏季の水温が上昇し、サクラマス幼魚をはじめ冷水性魚類の生息域の下限は徐々に上流側に移行していると思われる。

河川生活期サケマス幼稚魚の主要な食物は河床に生息する小型の無脊椎動物で、これらが流下する時に流れの中で待ち受けて摂食する。流下動物には陸上から供給される落下動物も混じる。

北海道南西部沿岸の河川におけるサクラマス幼魚の浮上期から降海期までの食性を餌料生物環境の季節変化と対応させて図 17 に示した。直接的な餌料対象となる流下動物量は春から夏にかけての間と冬から春にかけての 2 度の増加のピークを持ち、9 月~11 月には著しく減少する。夏から秋にかけての流下動物量の減少は、主要な水生昆虫の羽化による世代交代に起因する(真山, 1992)。

一方、幼魚の食性の季節変化をみると、5 月に河川放流された体重 1 g 前後のサクラマス稚魚は、放流直後から 7 月にかけて活発に摂食し 7 月には胃内容量指数が最大となるが、その後急激に低下し 8 月~9 月には摂食活動が極めて不活発となる。その後も低位に推移し、3 月後半からスモルト降海期まで摂食活動が再び活発化する。流下動物量が減少し摂餌量の少ない 9 月~11 月には胃内容物に占める陸生動物

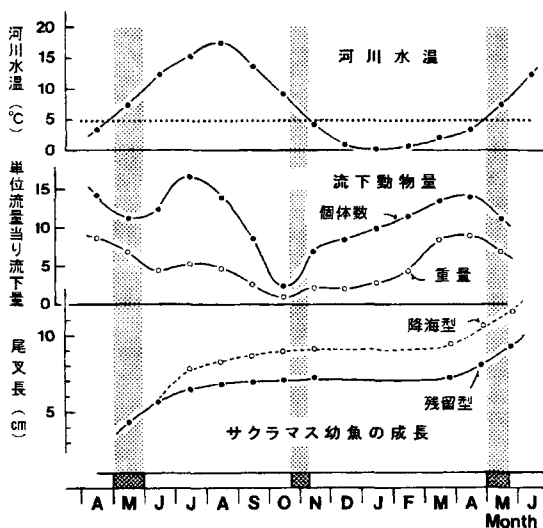


図 17 サクラマス幼魚の成長と生息環境の季節変化(尻別川支流目名川中流域)。(真山 1993a)

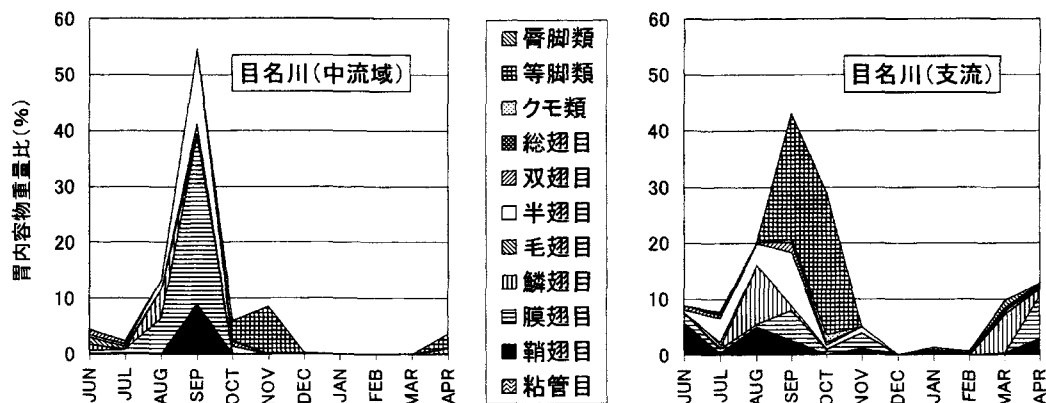


図 18 サクラマス幼魚の胃内容物に出現する陸生動物の季節変化(尻別川支流目名川)。胃内容量全体に占める重量比で示す。(真山 1992 のデータにより作図)

物の相対的な比率が高まり、膜翅目昆虫のアリと小型のハチや、半翅目昆虫のアブラムシ、アワフキ、小型の甲虫類（鞘翅目）などが利用され、昆虫以外ではワラジム（等脚類）や小型のクモ類も混じる（図 18）。川幅が 7～8 m の本流に比べると、川幅 2 m 前後と狭く河畔林が水面全体を覆う支流で陸生動物の利用度合いが高く、出現種にも違いが生じている。三陸地方の河川のサクラマス幼魚でも同様に 8 月～10 月に陸生動物の摂食割合が高まる傾向を持つこと（木曾，1995）から、水生昆虫量の減少する夏から秋にかけての補完的な餌生物として陸生落下動物の重要性は高く、その供給源である水辺の植生、特に河畔林の存在は魚類生産にとって重要な役割を担っている。

3-5-3 冬期間の生活

① 「越冬期」とは

動物が冬季に活動を低下させて過ごすことを「越冬」という。陸生動物の中には生活活動を中止して冬眠するものも多い。魚類の中にも、コイのように、水温が 7～8℃ 以下となると摂餌活動を完全に停止し、休眠状態に入るものもある。このような魚種では餌の供給は大きな問題とならず、池や沼のような止水環境が主要な越冬場となる。しかし、サケ科魚類は冬期間にも少なからず餌をとり続けること（真山 1992）から、流下小動物の供給されるところが越冬場として選択され、川の流れとの結びつきは冬期間といえども断ちがたい。

魚類は変温動物なので、周囲の水温変化に応じて体温を変

化させ、低水温時には遊泳力や食物の消化能力も低下する（図 19）。環境要因との関連で「越冬期」を規定するとき、魚類では一般に水温の低下との関連で言われ、Seelbach(1987)は、いくつかの文献に基づき、水温が、5℃ 以下に低下するときにサケ科魚類の幼魚の行動に大きな変化が生じること、その変化の特徴としては基本的には遊泳活動が不活発になることで、ものかげに潜む傾向が強まることを報告している。

サクラマス幼魚（ヤマメ）も河川水温が 5℃ 前後まで低下すると魚類の活動は不活発になり、流れの早い瀬における摂食行動は見られなくなる（真山 1995）。北海道の場合、水温 5℃ 以下の期間は 11 月中下旬から翌春 3 月～4 月までの 4～5 ヶ月間で、実に 1 年の 3 分の 1 から 3 分の 2 にも及ぶ（図 20）。

② 越冬魚の生理状態

遊泳能力の低下する低水温時には、一旦選択した場所からの長距離移動が不可能となるため、越冬環境の良し悪しは生存率に影響を与えると推測される。比較的良好に調べられているサケ科魚類の場合、越冬期間中の生存率は、ギンザケで 35～74 %（Bustard and Narver 1975）、28～78 %（Peterson 1982）、スティールヘッドトラウトで 13～90 %（Seelbach 1987）、カワマスで 35～73 %（Hunt 1969）など、いずれも変動幅が大きく、越冬場所の環境によって左右されやすいことが伺われる。

なお、サクラマス幼魚については、異なる季節の放流魚の帰帰率の差からの大雑把な推定により 52 % と推定された（真山 1992）。越冬に適した環境の多寡

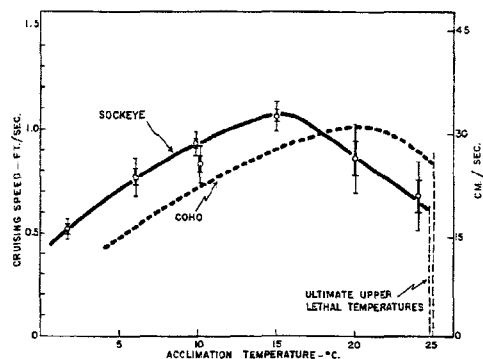


図 19 ペニザケとギンザケ幼魚の巡航速度と水温との関係。（Brett et al. 1958）

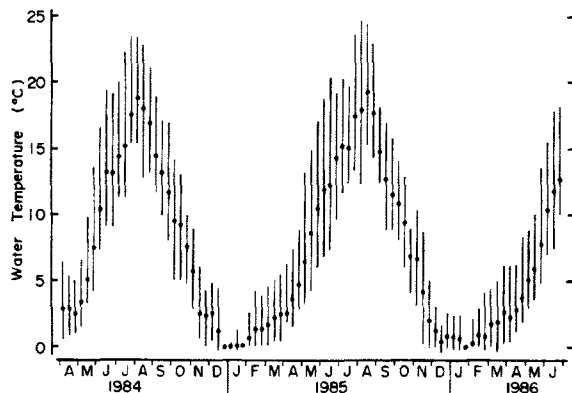


図 20 北海道における河川水温の季節変化（尻別川支流目名川中流域）。黒丸は旬平均で縦棒は変動範囲。（真山 1992）

はサクラマスだけでなく冬を川で過ごす魚の資源量を制限する要因の一つとなっていると考えられる。

越冬期の死亡に影響を与える要因として、①低水温、②体脂肪の蓄積量の不足、③被食、④出水による押し流されなどが考えられ(Seelbach 1987)、河川の物理環境との関連では、寒冷な地域では低水温や河川流量の減少が、比較的温暖な地区では冬季の洪水の関与が指摘されている。

水温の低下時には餌として摂取した胃内容物の移動速度が低下すると共に、代謝機能の減退により消化吸収力も

低下する(Cunjak et al. 1987)。サクラマス幼魚の肥満度の季節変化から、自然界での栄養状態を見てみると、摂食活動の活発な7月をピークとしてその後急激に低下し、12～2月には最も低くなり、栄養状態の悪化が伺われる(図21)。

一方、サクラマス幼魚の脂質含量の季節変化を調べた結果、冬季には2%前後まで低下すること、そして大型の数個体を除けば体サイズに関係なく全体として低下し、その減少は運動エネルギーとなる中性脂質の減少によることが知られている(野村ら 1988)。

③ 越冬に適した環境

越冬環境として必要な条件は、一般に代謝量を低下させ余計なエネルギーを消費しないですむ、ゆるやかな流れ、低い水温、低照度(高い被服度)などである(例えば、Bustard and Narver 1975, 真山ら 1988, 真山 1992, 河村ら 1994, 鈴木ら 2000)。

このような条件を持つところとして、河岸のえぐられたくぼみの中の草木の根や茎の入り組んだところ、河岸の植物(ササやヤナギ)が雪の重みで水面に覆い被さったところ、淵の中の倒流木や大きな石のかげ

など、流れがほとんどなくしかも日が差し込まない暗いところに潜む。また、越冬魚が高密度に潜む地点には、そこに接してゆるやかな流れの淵を持つ。上記のような理想的な越冬環境を持つ地点でも、流れの早い瀬に接する場合には、越冬魚としてほとんど利用されていないことが経験的に知られてきた。おそらく、遊泳力の低下する越冬期の押し流されを避けるためと、最小限の遊泳場所(摂餌場所)としてこのような空間が必要なのであろう。

サクラマス幼魚の越冬している空間はほかの魚類にも利用されていて、尻別川支流目名川における冬季の調査で同時に採集された魚種として、ドジョウ、フクドジョウ、ウキゴリ、ウグイ幼稚魚が多く出現し、アメマス、ヨシノボリ、ハナカジカ幼稚魚も出現した。また、甲殻類のスジエビも多数採捕された。したがって、良好な越冬環境を保全・造成することは、多様な水生生物の生産量の維持増大にも結びつく。

また、越冬期に幼魚が潜む岸のくぼみの中では、入り組んでいる草木の茎や根、沈積している枯れ枝や葉などに生息する小型の動物が活動性が低下したサクラマス幼魚の重要な食物となっていること(真山, 1992)から、見逃され易いこのようなマイクロ環境を形成する河岸植生の保全に配慮する必要がある。

3-6 降河生態

通し回遊魚にとって降河時の最大の障害は各種取水施設への迷入である。わが国のサケマス類はほとんどすべてが人工化放流されているので、稚魚の放流時には取水施設への迷入を避けるため下流まで輸送放流したり、取水時期に合わせた放流調整によって大きな障害を回避してきた。しかし、生物多様性の保全という昨今の国家戦略のもとで、人工化放流一辺倒の増殖体制を見直し、天然産卵方式との併用を検討すべき情勢となっていること、そして他の魚類資源の保全のためにも、今後は迷入防止対策やダム湖の出現に伴う降下速度の遅延などが重要な課題になると予測される。

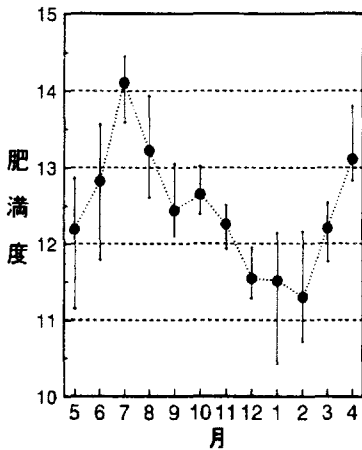


図 21 尻別川支流目名川中流域に生息するサクラマス幼魚(1980, 83, 84, 85 年級)の河川生活 1 年目の肥満度の季節変化。平均値と変動範囲で示す。肥満度=(体重 / 尾叉長³) × 1000。(真山 1995)

3-6-1 サケマス降河生態

天然産卵床から抜け出たサケ稚魚は、融雪増水の始まる3月頃から川岸の流れのゆるやかなよどみに姿を現し始める。サケ稚魚は水温の上昇とともに流れに出て、日中は流れてくる小型の水生動物を活発にとりながら生活域を広げていく。サケ稚魚は日中の明るい時には流れの中で自分の位置を視覚で確かめながら群を作り、流れてくる餌を視覚で識別してこれに向かい、口にするとまた元の位置に戻るという繰り返しをする。しかし日没とともに流れに乗って降下し始める。暗闇の中で視覚が失われると、他の仲間の影が見えなくなるため群が壊れ、また流れの中で定位するための目標物となっていた河床の石など周囲の物も見失われ、これをきっかけとしてサケ稚魚は水面近くに浮き、流れに乗って下流に移動するといわれる(Neave 1955)。

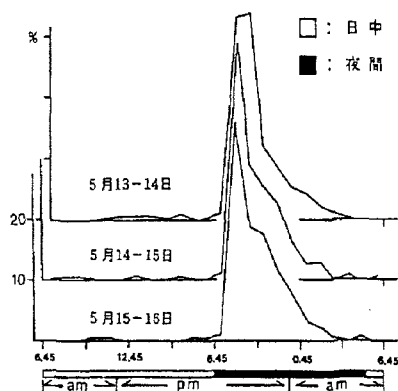


図 22 サケ稚魚の降海移動の日周変化.
(小林 1958)

降下してくる稚魚をとらえる網(トラップ)を川の中に設置し、降下量の日周変化を調べると、日中はほとんど見られない降下魚が日没2~3時間後には急激に増加して、1日の移動数の80%がこの時間に集中するという活発な降下移動が確かめられるが、その後徐々に減少し、日の出とともに採捕されなくなる(図 22, 小林 1958). 月明かりが強い夜には降下移動が不活発になり、月が没した後に再び移動が活発になる傾向もみられることから、弱い光の変化も影響を与えていると考えられている(小林 1964). 一方、日中でも濁りのあるときにも群が崩壊し、夜間ほどではないが降下を始める(小林 1958).

サケ稚魚は流速の異なる河川のすべての断面に広く分散して降下するのではなく、比較的低流速の岸沿いの所を選んで降下しているようで(小林 1964)、同時に降下移

動しているカラフトマスが流れの早い所を多く降下し、流速と比例する流下量を示すのとは対称的である(McDonald 1960).

上流域に分布するすべての稚魚が日没とともにいっせいに降下するわけではなく、岸辺の流れのゆるやかな所に移動して夜を過ごすものも少なからずいる。これらの中には1~2ヶ月も河川内にとどまって、大きく成長してから降海するものもある(真山ら 1983, 帰山 1986).

サケの降海期は、北海道では4月から6月、本州では3月から5月で、親潮の影響が強く沿岸の水温上昇が遅れる太平洋側の川では、対馬暖流の影響を受ける日本海側に比べ遅れる。カラフトマスもサケとほぼ同じ時期に産卵床から抜け出て、日没とともに活発に降海移動する。ほとんどの稚魚は産卵床から浮上すると川にとどまらずに降海してしまうので、川の中ではほとんど餌をとらない。

サケマスは淡水域で少なくとも1年、長いものではさらにもう1年を過ごしてから降海する特性をもつので、河川の中では春の降海移動の他に成長と季節変化に伴う色々な規模の移動がみられる(久保 1980, 真山 1992). 1年間の淡水生活を過ごし、翌年の春に体長10cm以上まで成長し、海洋生活への移行時に体の浸透圧を調節する機能(海水適応能)を身につける。1年たってもこの大きになれなかったものは、さらにもう1年川に残ることになる。海水適応能を備え体色が銀白色に変わった降海型の幼魚(スモルト)は、他のサケマスと同様に大部分が夜間に降下移動するが、スモルト化が進むと日中でも群を作って積極的に降下し、流れのゆるやかなところでは頭を下流に向けて泳ぎ下るようになる(久保 1980).

降海時期は南で早く北で遅く、降海型が出現する南辺部に近い石川県や富山県の河川では3月から5月、北海道の日本海側で4月下旬から6月上旬、オホーツク海側で5月中旬から6月下旬である。降海時期(スモルト化時期)は遺伝的支配を強く受けているようで、春季の水温の影響を受けて年により若干早まったり遅れたりすることはあってもそのピークや終了時期は変動しにくい性質である(真山 1992).

3-6-2 取水施設への迷入

水力発電のタービン通過時の物理的な障害、再び川に戻ることはない水道用水や灌漑水路への迷入は降下魚にとって致命的である。

とりわけ我が国においては水田用水の取水規模が大きく、取水量の増加する「しろかき期」がサケマス幼稚魚の降海期と重なり迷入度合いが高まる。灌漑用水路での実態調査によって夜間の迷入量が多いことが明らかにされ、迷入防止対策の一つとして夜の取水制限が提言されたこともある(小林ら 1956)。一方、河川滞留期間の長いサクラマス幼魚は長期間にわたって迷入することが確かめられている(兵藤ら 1992)。根本的な迷入防止対策については、種苗放流主体でサケマス増殖をおこなってきたわが国の歴史的経過から、これまでほとんど論議されてこなかった。

室内実験では、気泡幕と光の点滅を組み合わせることにより、サケ稚魚を回避させる効果のあることが確かめられている(小林・佐々木 1965)が、濁りが強まる融雪期の河川から大量取水する場合の設置効果はきわめて低いと推察される。表層を降下する習性のあるサケ稚魚を吸引しないよう底層水を選択的に取水したり、河床に沿って埋め込んだ有孔管から砂利で濾過して取水している例があるにすぎない。

3-6-3 貯水池内での降下行動の停滞

ダムや堰が造られると、上流側には流れのよどむ止水域が出現する。サケマス幼稚魚の降下の途中に人工湖があるとき、通常の降下行動が停滞し降海時期が遅れる(Raymond 1979)。降下魚がダム湖の中で留まってしまうのは、下流に向けての流れが感知できなくなるためと思われる。サケマスの分布の南限域に位置するわが国の沿岸では、春から初夏にかけて暖流の影響を受けて海水温の上昇が急で、幼稚魚の降海時期の遅れは生残率の著しい低下に直接することから、貯水池をすみやかに通過させる対策が不可欠である。

人工ふ化したサケやカラフトマス稚魚を人工湖の上流に放流することを過去に経験したことがないため、我が国では降海の遅延が問題となったことはない。しかし、今後大型ダムにも魚道が付設されるようになると、天然産卵由来の稚魚の降下がみられるようになり、ダム湖内での降下生態の把握が重要な課題となるに違いない。

サケやカラフトマスのように淡水域での生活への依存度が低く、すべての稚魚が1年目の春に降海する生態を持つ魚種は、ダム湖の中で積極的に降下路を探し、やがて通過していくと推察される。しかし、その生活史において生涯降海することのない河川残留型のヤマメが多数生じるサクラマスの場合は事情が異なる。ダム湖にサクラマス幼稚魚を放流すると、湖を海と見立ててここにどまってしまうケースが数多くみられている(長内 1982)。沿岸漁業資源としてのサクラマスを増やすことを目的とする場合、春季に降海型幼魚(スモルト)を遅延させることなく降下させる工夫が必要となる。

4. 今後の課題

天然繁殖しているサケマスの野生集団は、その産卵行動時の性淘汰をはじめとする自然選択を経て適応的な遺伝的多様性を保持しているのに対し、人工増殖魚ではこれらを欠くため遺伝的な問題点が多いとの指摘がある(Hell 1981)。これまで人工ふ化放流一辺倒だった日本のサケの増殖事業について、自然産卵を併用しての遺伝的多様性の維持や目的別資源の造成など新たな展開が模索され始めている。

また、日本系サケ資源は1970年代初めから急激な増加を示したものの、消費者の指向は高級化・多様化し、ベニザケを主体とするサケマスの輸入量の増加が著しく、サケの需要の伸びは今後それほど期待できそうにない。このためわが国の川で自然再生産されているサケマスの中で最も高品質で経済的価値の高いサクラマス資源を増やすための技術開発が進められている。

河川環境の変化を放置したままでは、現在求められている増殖対象サケマス種の多様化や、天然繁殖を併用した増殖法の進展、そして生物多様性国家戦略に対応した河川生物の多様化は望めない。諸外国では、基本的に天然繁殖保護によってサケマスの再生産を図ってきたので森林を含む流域の生息環境が古くから研究対象とされ、管理保全対象とされてきた。サケ主体で、そして人工ふ化放流一辺倒で資源培養してきたわが国の北の川においてこの

分野の研究がきわめて遅れていることは否定できない。幸いなことに、昨今の河川管理者サイドの水辺をめぐる動きは川に住む生き物にとって好ましい方向に大きく変わりつつある。河川工事と川の生き物たちとの関わりについて、生物学的側面からの科学的な検討が急がれている。

引用文献

- Banks, J. W. (1969): A review of the literature on the upstream migration of adult salmonids. J. Fish. Biol., 1: 85-136.
- Brett, J. R. (1952): Temperature tolerance in young Pacific salmon, genus *Oncorhynchus*. J. Fish. Res. Bd. Canada, 9: 265-323.
- Brett, J. R., M. Hollands, and D. F. Alderdice (1958): The effect of temperature on the cruising speed of young sockeye and coho salmon. J. Fish. Res. Bd. Canada, 15: 587-605.
- Bustard, D. R. and D. W. Narver (1975): Aspects of the winter ecology of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*). J. Fish. Res. Bd. Canada, 32: 667-680.
- Bjornn, T. C. and D. W. Reiser (1991): Habitat requirements of salmonids in streams, in "Influence of forest and rangeland management on salmonid fishes and their habitats" (ed. by W. R. Meehan), American Fisheries Society Symposium, 19: 83-138.
- Collins, G. B., J. R. Gauley, and C. H. Elling (1962): Ability of salmonids to ascend high fishways. Trans. Amer. Fish. Soc., 91: 1-7.
- Cunjak, R. A., R. A. Curry, and G. Power (1987): Seasonal energy budget of brook trout in streams: implications of a possible deficit in early winter. Trans. Amer. Fish. Soc., 116: 817-826.
- Ellis, D. V. (1962): Preliminary studies on the visible migrations of adult salmon. J. Fish. Res. Bd. Canada, 19: 137-148.
- 後藤 晃(1987): 淡水魚—生活環からみたグループ分けと分布域形成。「日本の淡水魚類—その分布, 変異, 異分化をめぐる」(水野信彦・後藤 晃編), 1-15. 東海大学出版会, 東京.
- 後藤 晃・中野 繁(1993): 淡水魚類の分布と生態。「生態学からみた北海道」(東 正剛・阿部 永・辻井達一編), 209-221. 北大図書刊行会, 札幌.
- Gross, M. R. (1987): Evolution of diadromy in fishes. In "Common strategies of anadromous and catadromous fishes. (edited by M. J. Dadswell, R. J. Klauda, C. M. Moffitt, R. L. Saunders, R. A. Rulifson, and J. E. Cooper)", Amer. Fish. Soc. Symposium 1: 14-25.
- Helle, J. H. (1981): Significance of the stock concept in artificial propagation of salmonids in Alaska. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38: 1665-1671.
- Hicks, B. J., J. D. Hall, P. A. Bisson, and J. R. Sedell (1991): Responses of salmonids to habitat changes, in "Influence of forest and rangeland management on salmonid fishes and their habitats" (ed. by W. R. Meehan), American Fisheries Society Symposium, 19: 483-518.
- 北海道立林業試験場・北海道立水産孵化場(1997): 平成 8 年度共同研究報告書「山地溪流における魚類増殖と河畔林整備に関する研究 一魚に優しい森づくり調査—」, 415 p.
- Hunt, R. L. (1969): Overwinter survival of wild fingerling brook trout in Lawrence Creek, Wisconsin. J. Fish. Res. Bd. Canada, 26: 1473-1483.
- 兵藤則行・関 泰夫・塚本勝巳・大矢真知子・大久保久直(1992): 加治川におけるサクラマス幼稚魚の農業用水への迷入. 新潟県内水面水産試験場研報,(18): 21-30.
- 埴山雅秀(1986): サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum) の初期生活に関する生態学的研究. 北海道さけ・ますふ化場研報, (40): 31-92.

- 河村 博・村上 豊・鷹見達也・小林美樹・工藤博則・長江真樹・山内皓平(1994):秋放流したサクラマス幼魚の河川生活様式. 魚と水, (31): 205-211.
- 木曾克裕 (1995):本州太平洋岸の河川を母川とするサクラマスの生活史の研究. 中央水産研究所研究報告, (7): 1-188.
- 小林哲夫(1958):サケ稚魚の生態調査(5) 降海期に於けるサケ稚魚の行動について. 北海道さけ・ますふ化場研報, (12): 21-30.
- 小林哲夫(1964):サケ稚魚の生態調査-VII サケ稚魚の行動についての一知見. 北海道さけ・ますふ化場研報, (18): 1-6.
- 小林哲夫 (1968): サケとカラフトマスの産卵環境. さけ・ますふ化場研報, (22): 7-13.
- 小林哲夫・佐々木正夫(1965):気泡並びに光に対するサケ稚魚の回避について. 北海道さけ・ますふ化場研報, (19): 33-42.
- 小林哲夫・尾崎豈志・伊藤嘉郎(1956):さけ稚魚の生態調査(4) 灌漑溝に流入するさけ稚魚について. 北海道さけ・ますふ化場研報, (11): 1-5.
- 久保達郎(1980):北海道のサクラマス生活史に関する研究. 北海道さけ・ますふ化場研報, (34): 1-95.
- Long, C. W. (1959): Passage of salmonids through a darkened fishway. U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep. Fish., No.300: 1-9.
- 真山 紘(1978):サケ・マス親魚の生態調査-II 千歳川におけるサケ親魚のそ上活動の日周変動. さけ・ますふ化場研報, (32): 9-18.
- 真山 紘(1987):魚道型実験水路におけるサクラマス幼魚のそ上行動. さけ・ますふ化場研報, (41): 137-153.
- 真山 紘(1988):サケ親魚のそ上行動実験 -「魚がのぼれる魚道」をもとめて-. 魚と卵, (157): 44-55.
- 真山 紘 (1992) サクラマス *Oncorhynchus masou* (Brevoort) の淡水域の生活および資源培養に関する研究. さけ・ますふ化場研報, (46): 1-156.
- 真山 紘(1993):サケ・マスの生態特性と河川. p. 111-121. “河川生態環境工学 魚類生産と河川計画(玉井信行・水野信彦・中村俊六編)”, 東京大学出版会, 東京.
- 真山 紘(1995):越冬時サクラマス幼魚の生活と河川環境. 魚と卵, (164): 33-40.
- 真山 紘(2002):サクラマス親魚の産卵期における遡上の日周変動(短報). さけ・ます資源管理センター研報, (5): 21-26.
- 真山 紘・高橋敏正(1977):サケ・マス親魚の生態調査-I 千歳川におけるサケ親魚のそ上活動の日周変動(1). さけ・ますふ化場研報, (31): 21-28.
- 真山 紘・関 二郎・清水幾太郎(1983):石狩川産サケの生態調査-II 1980年及び1981年春放流稚魚の降海移動との沿岸帯での分布回遊. 北海道さけ・ますふ化場研報, (37): 1-22.
- 真山 紘・野村哲一・大熊一正(1988):越冬前の秋季に放流されたサクラマス *Oncorhynchus masou* 標識魚のスマルト降海と親魚としての回帰. さけ・ますふ化場研報, (42): 21-36.
- McDonald, J. (1960): The behaviour of Pacific salmon fry during their downstream migration to freshwater and saltwater nursery areas. J. Fish. Res. Bd. Canada, 17(5): 655-676.
- McDowall, R. M. (1987): Evolution and importance of diadromy. In “Common strategies of anadromous and catadromous fishes. (edited by M. J. Dadswell, R. J. Klauda, C. M. Moffitt, R. L. Saunders, R. A. Rulifson, and J. E. Cooper)”, Amer. Fish. Soc. Symposium 1: 1-13.
- 三浦兼佑(1937):西別川に於ける鮭溯上の一考察. 養殖会誌, 7(4): 81-84.
- 中村太士(1995):河畔域における森林と河川の相互作用. 日本生態学会誌, 45: 295-300.
- Neave, F. (1943): Diurnal fluctuations in the upstream migration of coho and spring salmon. J. Fish. Res. Bd. Canada, 6(2): 158-163.

- Neave, F. (1955): Notes on the seaward migration of pink and chum salmon fry. J. Fish. Res. Bd. Canada, 12(3): 369-374.
- 野村哲一・真山 紘・大熊一正(1988): サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の生理学的研究-II 淡水生活期におけるサクラマスの脂質含量の変化. さけ・ますふ化場研報, (42): 49-58.
- 長内 稔(1982): 湖沼のサクラマス. 淡水魚, 増刊(ヤマメ・アマゴ特集): 92-96.
- 長内 稔・大塚三津男(1967): サクラマスの生態に関する研究 I. 遡河サクラマスの形態と産卵生態について. 道立水産孵化場研報, (22): 17-32.
- Peterson, N. P. (1982): Population characteristics of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) overwintering in riverine ponds. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39: 1303-1307.
- Raymond, H. L. (1979): Effects of dams and impoundments on migrations of juvenile chinook salmon and steelhead from the Snake River, 1966 to 1975. Trans. Amer. Fish. Soc., 108(6): 505-529.
- Seelbach, P. W. (1987): Effect of winter severity on steelhead smolt yield in Michigan: an example of the importance of environmental factors in determining smolt yield. In "Common strategies of anadromous and catadromous fishes. (edited by M. J. Dadswell, R. J. Klauda, C. M. Moffitt, R. L. Saunders, R. A. Rulifson, and J. E. Cooper)" Amer. Fish. Soc. Symposium, 1: 441-450.
- Slatick, E. (1970): Passage of adult salmon and trout through pipes. U.S. Fish Wildl. Serv., Spe. Sci. Rep. Fish., No.592: 1-18.
- 鈴木研一・永田光博・中島美由紀・大森 始(2000): 北海道北部河川におけるサクラマス幼魚の越冬時の微生物場所とその物理環境. 道立水産孵化場研報, (54): 7-14.