

サクラマスエネルギー収支特性を用いた 生息環境評価

ASSESSMENT OF HABITAT FOR ONCORHYNCHUS MASOU USING ENERGY BALANCE CHARACTERISTICS

矢部 浩規¹・山下 彰司²
Hiroki YABE, Shoji YAMASHITA

¹正会員 博(工学) (独)北海道開発土木研究所 (〒062-8602 札幌市豊平区平岸1条3丁目)

²正会員 (独)北海道開発土木研究所 (〒062-8602 札幌市豊平区平岸1条3丁目)

This study evaluates the living environment for *Oncorhynchus masou* parr by their feeding activities. Knowledge on physiology and ecology of *Oncorhynchus masou* parr is used for calculation of acquired energy after feeding, and consumed energy for maintaining their position and resting against current. The balance between the two kinds of energy is also calculated. The evaluation result can be applied for relative evaluation of the living environment of each section that show different environmental data, and for quantitative estimation of fish habitation in other rivers. To support this, the study verifies the validity of the evaluation by analyzing pools and riffles in the studied sections of the river, and the relationship between the energy balance and fish population in the river channel. And we clarified the optimal environmental conditions for *Oncorhynchus masou*.

Key Words : *Energy balance characteristics, Oncorhynchus masou (masu salmon), Habitat*

1. はじめに

サケ・マス類は北海道の水産業にとって主要な魚種であり、観光的価値も高い。しかし、近年、サクラマスの資源量が減少しており、その原因のひとつに河川環境の変化が指摘されている。遡河性魚類であるサクラマスの生育、生息にとって上流から下流の河川での生活が長期間必要であり、その生息量は河川での物理環境特性に影響を受けやすいためである。河川における生活は、春から秋にかけての稚魚期、幼魚期、越冬期、降海期、そして親魚の遡上、産卵期に大きく分けられ、各生活期に応じてその生息生育環境は変化する。その中で、孵化した後1～2年河川で生活する稚魚、幼魚期の生息環境の保全、向上が、資源量の保全、増大にとって重要であると考えられている。そのため、本研究は幼魚の好適な河川物理環境特性を把握し、河川環境の保全、管理や河川環境を改善、再生するための知見を得ることを目的としている。

代表的な魚類の生息環境評価手法としてPHABSIM (Physical Habitat Simulation Model) ¹⁾がある。このモデルの適用にあたっては各河川物理環境要因の選考曲

線の算出が必要となる。そして、各環境要因を重み付き利用可能面積とした総合値に換算して評価する。対象とした河川での現地調査や、現地での魚の選考性をよく再現できる室内実験等で得られた選考曲線は、魚類の分布をよく説明できる。しかし、魚類の生息場所の特定が難しく直接的な生息数(密度、適性度)と物理環境との関係データが現地調査等で多数のサンプルが得られず、選考曲線の精度が低い場合は魚類生息の評価は難しい。また、同じ生活期の中でも、採餌行動期、休息期、出水時の逃避期においても魚類の好適な生息環境特性は異なる。そのため、例えば採餌、休息別の各行動の選考曲線を、各要因間の相互関係を考慮し同一に評価し算出することが望ましい。このような課題に対処した既存研究として、オイカワを対象に採餌、休息、逃避、産卵行動別に選考強度式を算出し、さらにこれらの行動を重み付けして生息環境を評価している研究²⁾、同じくオイカワの他アユを対象に採餌活動時のエネルギー収支を流速及び餌量に結びつく攪乱頻度から分析した研究³⁾、瀬淵構造と季節変動に対応してウグイの生息域の選考性基準を改良した研究等⁴⁾がある。このように、対象種と河川物理環境要因の1対1の関係のみから魚類の生息利用可能性を数値

化して示すPHABSIMの修正や、魚類の生理、生態的行動を考慮し魚類の成長度や季節に応じて評価する視点が重要であるといえる。

一方、サクラマス幼魚期の好適な河川物理環境条件を把握した既存研究では、ほぼ休息行動で活動が低下している越冬期においての魚類の生息地点と河川物理環境が対応するデータ収集、分析事例があり、PHABSIMの適用も可能であると考えられる。しかし、夏～秋季にかけての採餌活動を行っている幼魚期は魚類の生息場所を特定することが難しい。サクラマス等サケ科魚類は警戒心が強く、調査する際、人の影が川面にかかるだけで忌避反応を示したり、遊泳速度が著しく速いことなどから、淵などの特定の場所以外では目視観察による調査は困難であるためである。そのため、生息環境データを直接的に収集して把握した既存研究事例⁴⁾、指針⁵⁾は少なく、明確な選考曲線は算出されていない。現在までに、流速、水深、淵量やカバー量などの生息環境要因の重要性、制限要因等を、区間スケール及び、河床単位スケールにおける生息密度と環境変量の解析によって明らかにする研究⁶⁾が多い。本研究では、サクラマス幼魚期の採餌活動に着目した生息環境の評価を行うため、サクラマスの生理、生態的知見を用いて、採餌した結果得られる獲得エネルギーと河川の流れに逆らって定位、休息する消費エネルギーやその収支を算出する。この評価値は、相対的な魚類の生息評価だけでなく、様々な河川での魚類の生息量を定量的に算出する可能性が大きい。夏季、秋季において、調査対象河川における区間及び瀬、淵単位でのエネルギー収支と生息密度との関係分析を行い、提案する評価値の妥当性を検証する。

2. 調査方法

全ての水産動植物の採捕を禁じる保護水面に指定され、北海道内でサクラマスの生息密度が非常に高く生態調査に適した後志利別川水系メッ川（北海道今金町）の支川である左股川、右股川各1 kmを対象とした。調査区域の河道状況を把握し、魚類生息調査区間を8区間（左股川1～4、右股川1～4の各4区間、一区間約50m）設定し、魚類、流下昆虫、河川物理環境調査等を、2004年7月下旬～10月上旬の2回実施した。

魚類調査は、各調査区間において、可能な限り生息数の直接把握を行うために、投網による採捕とエレクトリックショックによる採捕を組み合わせ実施した。約15分間の投網調査の後、下流側から上流側へ向けてエレクトリックショックによる採捕を行い、10分の間隔においてこれを3セット繰り返し魚類の採捕を行った。採捕した魚類は、体長、重量の計測を行っている。

河川物理環境調査（図 - 1）は、細かいセルに分割し、河道形状、流況（水深、流速）、河床材料（浮石、沈石、

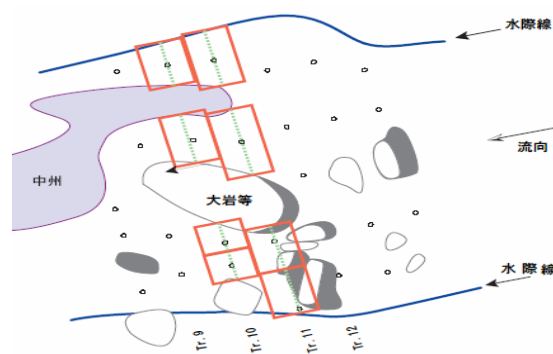


図 - 1 河川物理環境計測方法

粒度組成）等を計測した。各調査区間で、流心に垂直な横断線を等間隔に30本設定し、横断線に沿って水域を等分する測点を4地点とし計120地点を設定した。各測点において、河岸からの距離、水深、60%水深流速、底層流速の物理環境計測を行い、底質の概況、瀬・淵等河川ユニットの区分、天空の開放度（閉塞されているかいないかの0、1区分）を調査、記録した。

流下昆虫の採捕は、ドリフトネット（50×50cmまたは25cm×25cm）を早朝（午前6時頃）の時間帯に平瀬において30分間設置し、ネット前面における流速、濾水量を計測した。落下昆虫調査は、各区間の両側の河岸に水盤トラップを1昼夜、高温で晴天の日に設置した。また、底生動物調査は、各調査区間上流の平瀬で25cm×25cmのサーバーネットで5サンプル採取した。付着藻類についても同様の地点でクロスによる剥ぎ取り法で採取している。また、日照時間等を定量的に把握するため、2断面の左右岸と中央の3地点で画角180°の魚眼レンズを用い全天の天空写真から天空率を求め、冬至、夏至、春分、秋分及び夏季及び秋季の調査時の太陽軌道から日照時間を算出した。流量観測は、左股川、右股川で各6回実施し、流量、水面勾配を把握した。調査期間中（7～10月）の日最大降雨（今金観測所）は、48mm/日（8月20日）、50mm/日（9月13日）があり、また、8月下旬～9月上旬にかけて30mm/2日、10mm/2日程度の降水量があった。両河川とも、降水のピークから約2時間後に水位のピークがあり、水位の上昇量は最大60cm程度であった。

3. 魚類調査区間の調査結果

(1) サクラマス生息分布

夏季調査を実施した7月下旬（夏季）は、当歳魚と河川残留魚の成長期であり、秋季調査を実施した10月初旬（秋季）は、親魚の産卵後であった。調査区間別の結果を図 - 2、3に示すが、各調査区間の水面面積で除し算出した単位面積当たりの捕獲尾数、捕獲重量ともに、秋季は夏季に比べ減少している。夏季は、左股川では区間2が、右股川では区間1が尾数、重量ともに最大であった。秋季は、左股川では同様に区間2が最大で、右股川

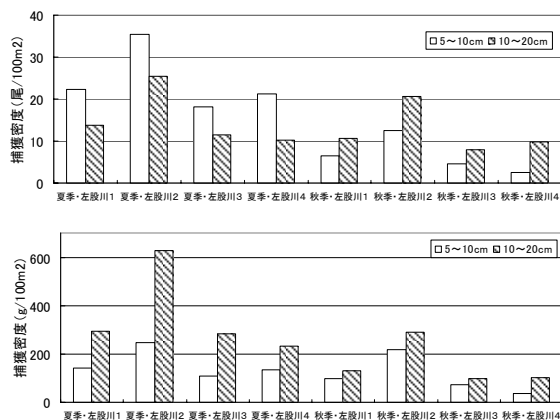


図 - 2 左股川生息密度 (上: 尾数, 下: 重量)

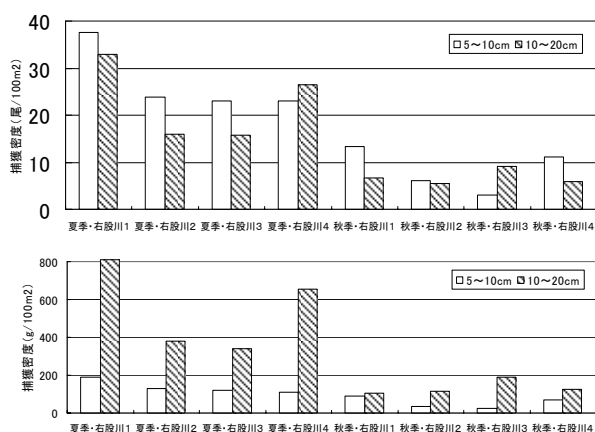


図 - 3 右股川生息密度 (上: 尾数, 下: 重量)

表 - 1 河川物理環境の調査結果 (調査区間別)

調査区間 項 目	左股川				右股川			
	区間1	区間2	区間3	区間4	区間1	区間2	区間3	区間4
河床勾配	1/33	1/35	1/52	1/48	1/47	1/55	1/40	1/57
水面面積	274~247m ²	229~233m ²	183~177m ²	207~205m ²	133m ²	163m ²	165m ²	205m ²
平均水深	35~32cm	36~32cm	26~23cm	30~25cm	28~32cm	29~28cm	26~25cm	22~24cm
平均流速 (60%水深)	56~39cm/s	47~34cm/s	73~48cm/s	67~46cm/s	48~45cm/s	58~47cm/s	63~48cm/s	57~43cm/s
平均流速 (底層)	30~18cm/s	28~16cm/s	45~20cm/s	43~18cm/s	28~19cm/s	34~20cm/s	35~25cm/s	33~22cm/s
浮き石率	71~61%	73~49%	83~39%	74~55%	47~65%	82~72%	71~81%	65~77%
流下昆虫	0.0038~ 0.048g/10000L	0.0034~ 0.243g/10000L	0.0032~ 0.035g/10000L	0.0032~ 0.035g/10000L	0.0027~ 0.16g/10000L	0.0018~ 0.04g/10000L	0.0018~ 0.04g/10000L	0.0018~ 0.04g/10000L
底生動物 (湿重量)	2.09~0.94g	2.81~3.55g	3.29~1.69g	2.12~2.01g	0.41~0.29g	0.49~1.18g	2.79~0.72g	1.23~1.78g
開空面積	83~170m ²	63~207m ²	90~109m ²	191~38m ²	101~88m ²	156~129m ²	50~166m ²	158~153m ²
天空率	20%	34%	20%	18%	15%	12%	25%	21%
日照時間	237~167分	329~241分	208~45分	277~145分	175~48分	148~93分	206~96分	193~96分

では体長が小さいものが区間 1, 大きいものが区間 3 でやや多かった。

(2) 河川物理環境

表 - 1 に, 河川物理環境の区間ごとの平均値を示す。なお, 8月10~12日の実施した落下昆虫量は極めて少ない結果であり, 陸生昆虫類等の活性がすでに低下していた可能性がある。各区間の特徴は, 左股川の区間 1 は巨石の多い急流区間, 区間 2 は巨石, 淵, 中州の存在する区間, 区間 3, 4 は瀬の連続する直線区間である。右股川は, 区間 1 が巨石の散在する直線区間, 区間 2 は巨石, 淵, 中州の存在する右曲がり区間, 区間 3, 4 は瀬の連続する直線区間である。河畔の樹林地は両河川とも149~160種と大きな差はみられず, 種構成の大きな変化は無かった。

4. 分析方法

(1) 河川物理環境に基づく瀬, 淵の類型化

本研究においては, 夏, 秋季の幼魚の捕獲位置を特定することは難しく, 個々の個体の生息と物理環境を定量的にセットでは把握していない。エネルギー収支の算出

時に, 調査区間の他, 河床単位スケールでの分析を行う。そこで, サクラマス幼魚の生息かつ河川環境区分にとって重要な瀬, 淵等の物理的条件の類似した空間を定量的に分類する。河川の流速はサクラマスの遊泳力や餌である流下昆虫量と関係があり, 水深は遊泳範囲を決定することが知られている。流速と水深で表されるフルード数に基づく類型化は, 河床単位での連続的変量評価が可能である。しかし, フルード数による区分では, 流速の寄与が大きく, 水深の効果が相対的に小さいため, 瀬的環境と瀬脇の浅瀬の分離が単独では十分でない場合があり, 微少な区画を評価する際には考慮する必要がある。

以上から, 本研究では, 物理情報により河川物理環境の類型化を試みた。主成分分析を行った結果, 新たに全体の変動を説明することのできる合成変数 (主成分) は抽出されなかった。そのため, 主成分得点等を用いず, 物理計測値 (水深, 60%流速, 底層流速, 底質, 浮き石) を用いてクラスター分析を行っている。非類似度の算出にあたっては, ユークリッド平方距離に基づき, クラスター間の非類似度はウォード法を用いた。解析の対象とした地域は, 河川単位として左股川, 右股川各々の夏季, 秋季4ケースの解析を行った。変数間の dendrogram から, 左股川, 右股川の夏季, 秋季とも, 60%水深と底層の流速的要素が近しく, 水深と底質の要素も比

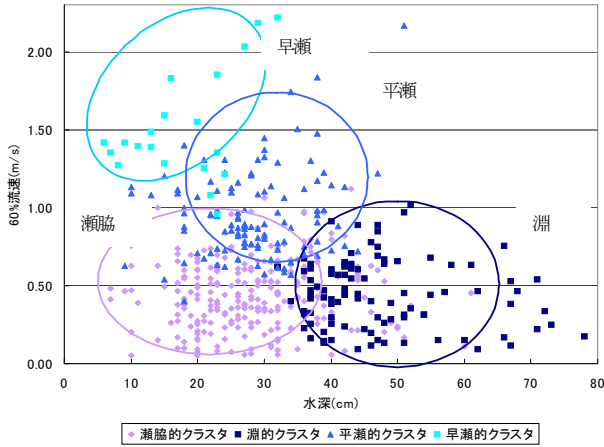


図 - 4 河川環境の類型化 (水深, 流速要因: 左股川夏季)

較的に近い関係にあった。分析の結果, どのケースも水深と流速的要素及び底質によって非常に類似する以下の4グループに分類された。水深は深く流速の遅い瀬のクラスター, 水深が浅く流速の速い早瀬的クラスター, 水深, 流速が中位程度の平瀬的クラスター, 水深, 流速, 底質が小さい瀬脇の浅瀬的なクラスターである。図 - 4は, 左股川 (夏季) の60%水深流速, 水深の計測値をプロットしたもので4分類されることがわかる。この手法の適用による各クラスターによって分類された区間と現地調査による河相図等の比較結果から再現性が確認された。また, 目視観察上は分離しきれない横断方向の流速や水深等物理環境の違いを反映し, 流心から離れた瀬脇の浅瀬的部分の表現を可能としている。

(2) エネルギー収支モデルの適用

サクラマス幼魚の生息環境を評価するため, 採餌特性を利用したエネルギー収支モデルを適用する。サケ科魚類は, 採餌の際, 流水に抗してある定点に留まるよう泳ぎつつ, 昆虫が流下してくると採餌行動を行う特性がある。特に流速は, 採餌を行うサクラマスに影響を及ぼしていること, 一般に流下量, すなわち流下昆虫量と流速とは正の相関があり, 流速が大きいほど餌は多く流れ採餌しやすくなる。しかし, その反面, 流速が早くなればその地点に定位するための泳ぐエネルギーは増大する。したがって, 最も効率的に採餌することが可能な地点を生息場所として選択していることが予想されている⁷⁾。

本研究では, 上記のサクラマスの生理, 生態的な視点からエネルギー収支を評価する。この評価値を用いて生息密度との関係を分析する。エネルギー収支量 (NEI: Net Energy Intake) は, 式 (1) に示すように, 調査区間内に設定した環境側点を仮想的な定位点とみなし, それぞれの地点で採餌により得られる獲得エネルギー量 (GEI: Gross Energy Intake) と採取するために必要な遊泳エネルギー量 (SC: Swimming Cost) を推定し, その差し引きにより得られる。

$$NEI = GEI - SC \quad (1)$$

ここで, GEIとSCを推定するために使用するモデルで

は, 仮想的に以下の条件が満たされると仮定している⁸⁾。

- ・魚は各測定地点で流速が遅い地点に定位すると考えられ, 本研究では計測を行った底層地点 (河床から3cm上) での流速と, 60%水深地点での流速を比較し, 遅い方の地点に定位するとしている。一般には底層地点での流速が遅い。
- ・SCは定位点での流速により規定される。
- ・魚の採餌場所は, 採餌場所の60%水深地点と底層地点での流速の大きい方の地点とする。採餌範囲は最大採餌成功距離により決定され, その距離は採餌場所の流速により規定される。
- ・魚は採餌可能範囲内を流下する餌を全て採餌する。

魚類の餌のとりやすさを表す指標であるGEIは下記の式 (2) で算出される。

$$GEI (cal/h) = CA \cdot V_{fg} \cdot D \cdot I \quad (2)$$

CA (m²): 採餌可能範囲

V_{fg} (m/s): 採餌地点の流速

D (cal/g): 流下昆虫のエネルギー換算量
(4823cal/g (乾重量))

I (g/m³·h): 流下昆虫量

採餌可能範囲を求めるために, 最大採餌成功距離MCDを求める。MCDは, 図 - 5に示すように, 以下の式 (3) で表すことができる⁹⁾。RDは45cm, V_{max}は体長が10cm未満で69cm/s, 10cm以上で93cm/s⁹⁾を採用した。

採餌可能範囲CAは, 魚の定位点が底層地点の場合 (図 - 5は底層に定位する場合) には式 (4) により, 60%水深地点の場合は式 (5) により算出した。また, MCD+3cmが水深d_{fc}より大きい場合は, 河床より上部の面積をCAとして算出した (式 (6))。なお, 一部最大採餌成功距離よりも遠い範囲が含まれるが, その面積は相対的に小さいことが予想され, 計算を簡略化するためにこの部分についてもCAに含めた。

$$MCD = (RD^2 - (V_{fg} \cdot RD / V_{max})^2)^{1/2} \quad (3)$$

RD (m): 餌に反応する距離

V_{max} (m/s): 魚の持続可能な最大遊泳速度

$$CA = \pi \cdot MCD^2 / 2 + 0.03 \cdot 2MCD \cdots \text{底層定位} \quad (4)$$

$$CA = \pi \cdot MCD^2 \cdots 60\% \text{水深定位} \quad (5)$$

$$CA = d_{fc} \cdot 2MCD \cdots MCD > d_{fc} \quad (6)$$

また, SCは式 (7) ⁷⁾ を適用したが, 河川の流れに逆らって定位するためのエネルギー消費量が算出できる。魚の体重によっても変化し, 評価したい魚種や成長度に応じて設定可能である。魚類調査結果によって得られた平均体重, 5~10cmの平均体重, 10~20cmの平均体重を河川別, 調査時期別に設定している。以上から, NEIを計算することが可能となる。

$$SC (cal/h) = 0.9906 \cdot BW^{0.784} \cdot e^{(0.0186 \cdot V_{fc})} \quad (7)$$

BW (g): 魚の体重

V_{fc} (m/s): 定位点の流速

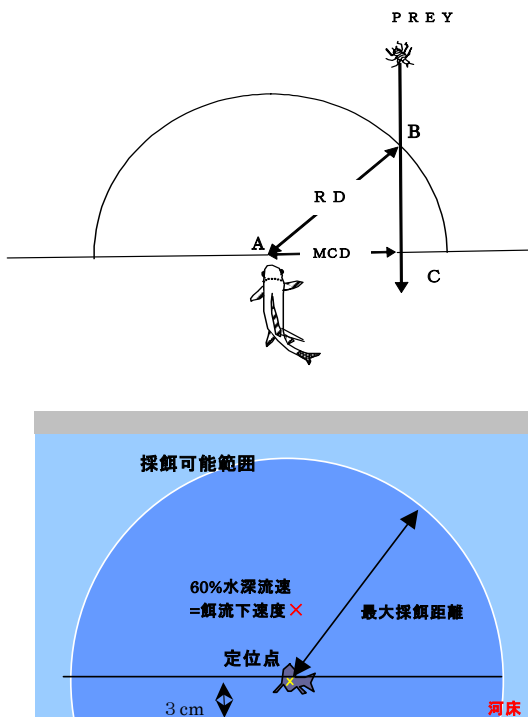


図-5 最大採餌成功距離，採餌可能範囲

5. 分析結果

(1) エネルギー収支による評価値と生息密度

図-6は、定位地点、採餌地点での流速に応じてエネルギー収支モデルによる評価値がどのように変化するかを示している。ここで示したのは、定位地点、採餌地点での流速が同じで流下昆虫量が一定であるケースである。魚の体重別に値は異なり、体重が小さく採餌距離が短い場合、好適な流速範囲は狭くGEIも低いがSCも小さくなっている。体重が大きく採餌距離が長い場合は、GEI、SCも大きい。GEIが最大となる採餌流速が体重別に求まり、定位流速は遅いほどSCが小さくなる関係がある。実際の河川への適用にあたってはこれらの流速は同一ではなく、流下昆虫量も考慮したエネルギー収支を算出することとなる。よって、採餌活動時のサクラマス各生息環境要因の相互の関係を表現することが可能となり、NEIを基準に河川に応じて好適な物理環境をみいだすことができる。なお、SCは流速1m/sを超えると急激に増加し、出水時の待避場所の必要性が示唆される。

次に、このエネルギー収支モデルを適用した評価値の妥当性を検証する。各調査区間でのセル（1区間120セル）において、式(8)により魚類調査された各セルについて、区間別及び夏季、秋季別に単位水面積あたりの平均値に換算して算出した。魚の体重の大小によっても比較している。

NEIは図-7に示すように左股川では夏季、秋季とも区間2が大きく、生息密度の結果と整合する。右股川で

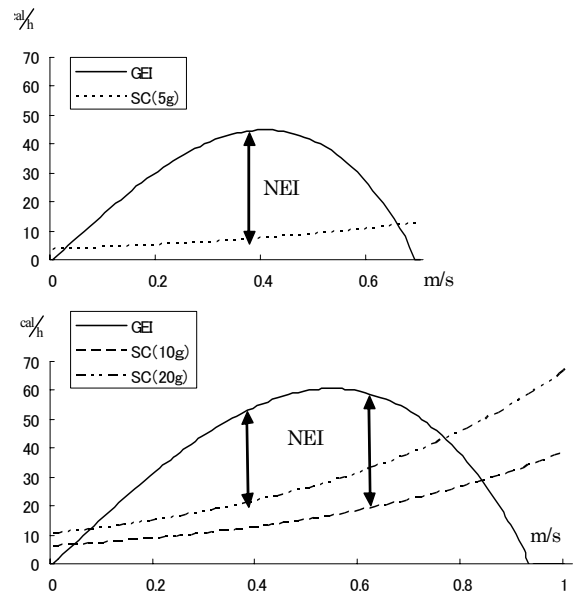


図-6 NEI, GEI, SCと流速

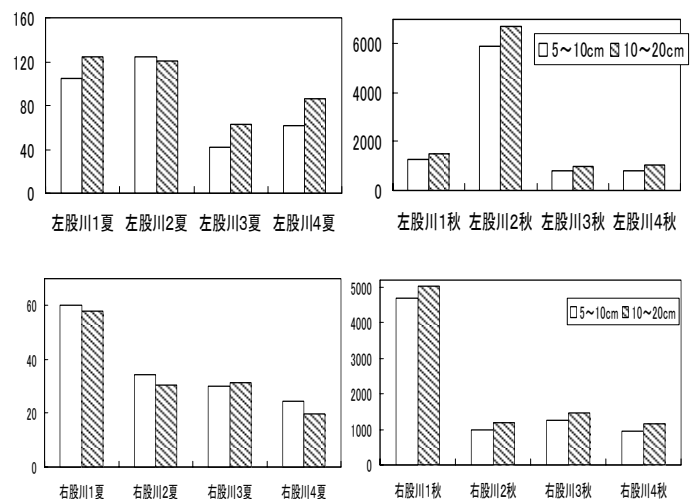


図-7 エネルギー収支 (NEI) 評価値

$$NEI = 1/A \sum_i [(GEI_i - SC_i) \cdot A_i] \quad (8)$$

A_i : セル*i*の水面積

は秋季で顕著な生息密度の違いがなく評価は難しいが、夏季では区間1が最大となり生息密度とも一致している。また、クラスター分析により類型化された河川環境の瀬、淵類型別においてもNEIを算出している。生息密度が高い左股川区間2、右股川区間1とも淵的クラスターの面積比が夏季30%、秋季20%弱と大きく、平均水深も0.4~0.6mと大きい。夏季では60%水深流速が平均で0.37, 0.57m/sに対し底層流速が0.22, 0.24m/sと図-6に示すようにNEIが大きくなる流速値である。秋季は両区間とも流速は減少する傾向にあった。また、夏季に淵的クラスターに分類されたセルが秋季においても淵的クラスターである比率は各々の区間で23%, 29%と他の区間に比較して高い値であり、安定している淵が多いといえる。図-8は淵的（左股川秋季は瀬脇的）クラスターにおけるNEIの結果であるが、生息密度との関係がより明確化すると考えられる。左股川では全体のNEIとほぼ同じ傾

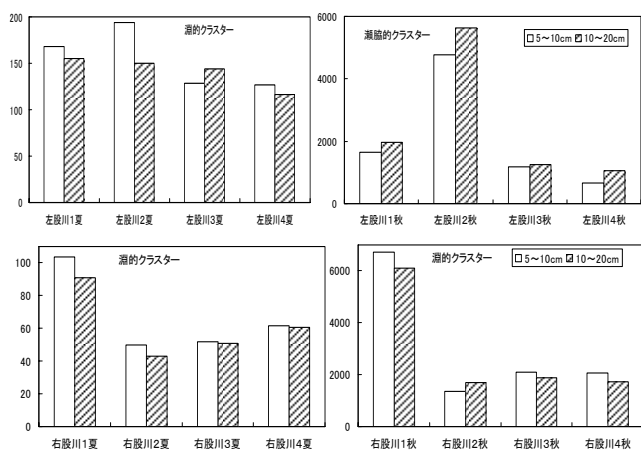


図-8 淵的クラスター区間におけるNEI

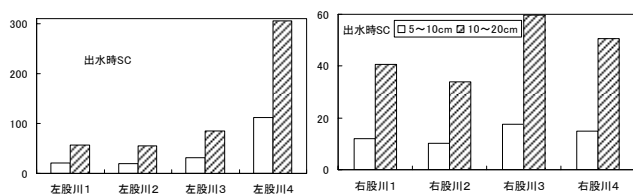


図-9 出水時の定位エネルギー (SC) 比較

向にあるが、秋季は区間3を除き5~10cmの小型魚のNEIが10~20cmの大型魚に比べ高くなっており、実際の捕獲尾数密度との整合性は高まった。右股川では夏季において区間4のNEIが大きく、実際の生息密度との関係をよりの確に表している。しかし、秋季は区間全体の値と変わらず生息密度との関係はみいだせない。

(2) 出水時における生息環境

出水によって生息密度に影響を及ぼすかどうかを、出水時における魚の待避行動のし易さ、つまり出水時にSCが小さければ待避し易いと仮定して、魚の定位、休息消費量（遊泳エネルギー）による評価を試みた。調査期間中に最も水位が上昇した8月20日出水を対象にSCを算出している。H-Q曲線（左股川： $Q=20.6(H+0.137)^2$ ，右股川： $Q=13.17(H+0.183)^2$ ）によって出水時の流量を3.8m³/s、粗度係数は観測値の比較から0.065~0.075と設定した。不等流計算を行って、各調査区間5~6横断面（夏季測量断面結果を使用）及び、各測定地点（セル）での水位、流速上昇を推定し、SCを算出した結果が図-9である。左股川では夏季から秋季にかけてほぼ一様に生息密度が減少しているがSCは区間4で大きく、区間3も若干大きい。右股川では区間3、4でSCが大きく、区間4で実際に生息密度も大幅に減少している。

出水時における水深、流速の増加率を比較した結果、平水時に河道形状が比較的単純な左股川と右股川の区間3、4では、区間全体で一様に増大する。一方、中州や巨石が多く分布し、複雑な河道形状である左股川と右股川の区間1、2では増加のばらつきが大きい。夏季調査時と比較したSCの増加は、左股川は区間4が著しく増大し、区間3は区間1、2よりも大きかった。右股川では、区間3、4は区間1、2より5~20cal/h程度大きい。

(3) 今後の課題

サクラマス幼魚の採餌期に好適な各生息環境要因をエネルギー収支という基準で評価した値は、実際の河川での生息密度をほぼ反映している。本研究では瀬淵をセル単位で評価しているが、今後、瀬淵の連続的なつながりや分布、容積による影響も考慮したモデルが重要であると考えられる。生息密度が低い調査区間を含め、様々な河道特性を有する調査区間での検証が必要であり、流下昆虫量に影響を及ぼす河道、河畔林等の要因検討や信頼性のある調査方法の確立も望まれる。

謝辞：本研究は北海道開発局から受託研究による補助を受けている。北海道立水産孵化場と共同で実施しており、エネルギー収支特性、環境収容力等のサクラマスに関する生態的知見や調査方法について、さけます資源部中島美由紀氏、道南支場ト部浩一氏から多大な御指導を頂いた。また、本調査の実施、分析にあたっては(株)パスコ 捧一夫氏、北海道檜山支庁、今金町に御協力いただいた。ここに記して謝意を表す。

参考文献

- 1) 米国内務省、国立生物研究所(中村俊六、テリー・ワドゥル 訳)：IFIM入門、(財)リバーフロント整備センター、1999。
- 2) 楊継東、関根雅彦、浮田正夫、今井剛：行動モードを考慮した魚の生息環境評価手法に関する研究、土木学会論文集 No. 671/VII-18, pp13-23, 2001。
- 3) 田代喬、北村忠紀、辻本哲郎：Cost Benefit Analysis modelを用いた魚類の生息場適性の評価、土木学会第56回年次学術講演会、II - 191, 2001。
- 4) 知花武佳、玉井信行：生息域の季節変動に着目した魚類生息域適性基準に関する研究、水工学論文集第46巻, pp1145-1150, 2002。
- 5) 北海道立林業試験場、北海道立水産孵化場：山地溪流における魚類増殖と河畔林整備に関する研究、1996-1997。
- 6) 河川における魚類生態検討会：正常流量検討における魚類からみた必要流量について、1999。
- 7) 中野繁：川と森の生態学、北海道大学図書刊行会、2003。
- 8) Fausch K.D.: Profitable stream positions for salmonids - relating specific growth rate to net energy gain, Canadian Journal of Zoology, 62, 441-451, 1984。
- 9) 北海道立水産孵化場：河川での濁水とそれに由来する微細砂がサケ科魚類に与える影響 - II. 微細砂がサケ科魚類の環境収容力に与える影響に関する調査研究、2005。
- 10) Hughers N.F., Dill L.M. : Position choice by drift-feeding salmonids - Model and test for Arctic grayling (Thymallus arcticus) in subarctic mountain streams, interior Alaska, Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science, 47, 2039-2048, 1990。

(2005.9.30受付)