耳石微量元素分析を用いた三重県加茂川における ウグイの回遊履歴の推定

石崎 大介,¹ 大竹 二雄,² 佐藤 達也,¹
淀 太我,^{1*} 吉岡 基,¹ 柏木 正章¹

(2008 年 11 月 14 日受付, 2009 年 1 月 21 日受理)

¹三重大学大学院生物資源学研究科, ²東京大学海洋研究所国際沿岸海洋研究センター

Use of otolith microchemistry to estimate the migratory history of Japanese
dace *Tribolodon hakonensis* in the Kamo River, Mie Prefecture

DAISUKE ISHIZAKI,¹ TSUGUO OTAKE,² TATSUYA SATO,¹
TAIGA YODO,^{1*} MOTOI YOSHIOKA¹ AND MASAOKI KASHIWAGI¹

¹Graduate School of Bioresources, Mie University, Tsu, Mie 514-8507, ²International Coastal Research Center,
Ocean Research Institute, the University of Tokyo, Otsuchi, Iwate 028-1102, Japan

The diadromous migratory history of Japanese dace *Tribolodon hakonensis* in the Kamo River, Mie Prefecture, was studied by examining the concentrations of strontium (Sr) and calcium (Ca) in their otoliths (lapillus) using wavelength dispersive X-ray spectrometry on an electron microprobe. In the rearing examination, individuals which were collected in freshwater and acclimated to a seawater environment (20–37‰) showed a Sr : Ca ratio increase in the otolith. The relationship between otolith radius and standard length of Japanese dace fitted well to the logistic regression model. These results indicate that otolith microchemistry analysis is effective for clarifying the migratory history of Japanese dace. This analysis showed that 93 of 94 specimens collected from spawning aggregations in the Kamo River, had seawater-dwelling experience. In those specimens, the standard length at seaward migration was back-calculated as 18–152 mm except for two specimens. The seaward migration age corresponded to age 0 to 1 from the age and standard length distribution of Japanese dace in the Kamo River.

キーワード：ウグイ, 耳石 Sr : Ca 比, 体長逆算, 通し回遊

近年, 耳石の Sr : Ca 比の変動から通し回遊魚の回遊履歴を推定する試みが行われている。¹⁻⁴⁾ ウグイ属は, 日本産コイ科魚類の中で唯一降海する生態を持つ種を含み,^{5,6)} その中で唯一ウグイ *Tribolodon hakonensis* には降海型と河川残留型の両方が知られている。^{7,8)} 他の日本産ウグイ属においては, マルタウグイ *T. brandtii* は降海型, エゾウグイ *T. sachalinensis* は河川残留型の生活型を持っており, ウケクチウグイ *T. nakamurai* は生態に関する知見が少ないものの河川残留型と推測されている。^{9,10)} Sakai and Imai¹¹⁾ は日本産ウグイ属全 4 種において, 現在知られている種ごとの回遊型が耳石微量元素分析の結果と一致することを示したが, 詳細な回遊履歴の推定は行っていない。また, ウグイにおいては日

周輪の存在が証明されておらず, 大型個体の耳石では微細輪紋が不明瞭になる (石崎, 未公表資料) ことからアユ *Plecoglossus altivelis* のように耳石 Sr : Ca 比の変化を耳石日周輪と対応させることにより遡上日や遡上日齢を推定すること^{1,2)} は困難である。一般的に, 降海型ウグイは孵化後 1 年から数年を河川で生活した後に降海し, 1 年から数年の海洋生活の後の春季に河川に遡上し産卵するといわれている⁶⁾ が, 北海道では冬季に河川に來遊する越冬回遊が確認されている。¹⁰⁾ また, 本種は日本では四国の瀬戸内側を除く各地に分布しているが, その降海の比率は北方ほど高く, 南方ほど低いとされ,⁶⁾ これは Gross *et al.*¹²⁾ の提唱した理論と一致している。

一方で, 三重県志摩地方はウグイの分布域の中では南

方に位置し、淀ら¹³⁾では本種は純淡水魚として扱われているが、周辺の海域では釣り人により頻繁に釣獲されている。このように、ウグイについてはその降海率や降海時期、降海体長、遡上時期などの詳細な回遊生態に不明な点が多い。加えて、ウグイは河川においてアユやヤマメ *Oncorhynchus masou masou*、アマゴ *O. masou ishikawae* などの水産有用種と同所的に生息することが多く、その生活史を明らかにすることは内水面漁場管理の上で重要であると考えられる。

そこで本研究では、ウグイの回遊履歴推定における耳石微量元素分析の有効性を検証するとともに、三重県志摩地方の加茂川におけるウグイについて回遊履歴の推定を行った。

材料および方法

調査地 三重県の志摩地方に位置する鳥羽市を流れる加茂川とその河口付近の鳥羽湾を調査地とした (Fig. 1)。加茂川は幹線流路延長約 9.1 km で、河口より 3.2 km に位置する堰堤まで潮汐の影響を受ける。この堰堤には右岸に魚道があり、ウグイやアユなどの通し回遊魚の移動が可能である。堰堤の約 150 m 上流で支流の河内川が合流する。ウグイの産卵場は河内川に多数形成され、3~4 月に年数回、各々数日間のみ体長 30~40 cm の大型個体が多数出現して繁殖することが知られている。調査は Fig. 1 に示した 3 箇所 (St. 1~3) で行った。St. 1 は加茂川本流の純淡水域であり、調査区間は約 50 m とした。St. 2 は加茂川支流の河内川の純淡水域である。調査区間は約 2 km とした。St. 3 は鳥羽湾の海域である。Soot メータ (ワイエスアイジャパン製 YSI Model 85) で測定した St. 3 の塩分はごく表層を除き約 30 psu であった。

耳石微量元素分析 耳石微量元素分析のための処理は Otake *et al.*¹⁴⁾ を改変して行った。各実験の供試魚は標

準体長と体重を測定したのち、耳石 (礫石) を摘出し自然乾燥させた。その後、原則として左側の耳石をエポキシ系樹脂 (丸本ストルアス製エポフィックス) で包埋したが、左側の耳石を破損した場合などは、右側の耳石を用いた。包埋した耳石はエポキシ系ボンド (㈱コニシ製ボンドクイック 30) でスライドガラスに貼り付け、Discoplan-TS (丸本ストルアス製) を用いて粒径 50 μm のダイヤモンドカップ砥石で耳石表面まで研磨し、粒度 40 μm , 30 μm , 3 μm のラッピングフィルムシート (㈱住友スリーエム) を用いて耳石中心が露出するまで研磨した後、OPS 懸濁液 (丸本ストルアス製) を用いて表面を鏡面仕上げした。その後、耳石日輪計測システム (㈱ラトックシステムエンジニアリング) を用いて、耳石の最大半径を 0.01 mm の精度で測定した。耳石の最大半径は耳石中心から縁辺部までの最長部分とした。

上記試料について、表面に炭素蒸着を施し、三重大学創造研究開発センター所有の波長分散型電子線マイクロアナライザー (日本電子製 JXA8900-R, 以下 EPMA) を用いてストロンチウムとカルシウムの濃度を分析した。線分析は加速電圧 15 kv, ビーム電流 2×10^{-8} A, ビーム径 1 μm , 測点間隔 1 μm , 照射時間 1 秒で行った。分析は耳石中心から耳石最大半径を計測した方向で行い、傷や樹脂により耳石が露出していない箇所がある場合には、最大半径の縁辺に最も近い直線上で分析を行い最大半径に換算した。定量分析は加速電圧 15 kv, ビーム電流 2×10^{-8} A, ビーム径 1 μm で行い、測点は耳石縁辺部の任意の点とした。カルシウムとストロンチウムの X 線強度の濃度変換 (重量%) には、それぞれ CaSiO_3 と SrTiO_3 を標準試料として用い、カルシウムに対するストロンチウム濃度比を 1000 倍して耳石 Sr : Ca 比とした。また面分析では加速電圧 15 kv, ビーム電流 3×10^{-8} A, ビーム径 5 μm , 測点間隔 8 μm , 照射時間 0.05 秒とし、ストロンチウム濃度のみを測定した。

飼育水の塩分による耳石 Sr : Ca 比の変動 ウグイの耳石 Sr : Ca 比が環境水の塩分の変化に応じて変動することを検証するため、飼育実験を行った。飼育水の塩分は屈折計 (㈱アタゴ製 S-100) を用いて測定した。供試魚には 2007 年 10 月 28 日に St. 1 でエレクトリックショッカー (Smith-Root 社製 model 12B) で採捕したウグイ 18 個体を用い、実験まで 31 日間塩分 0% の水道水で飼育した。2007 年 11 月 28 日から 20% の海水と 0% の水道水を入れた水槽 (60 cm $\times$ 30 cm $\times$ 36 cm) に 9 個体ずつ収容し、それぞれ海水試験区、淡水試験区として実験を開始した。飼育海水は鳥羽湾で採取した海水を水道水で希釈して用いた。72 日後の 2008 年 2 月 8 日より、両試験区の飼育水温を 20°C に調節し、海水試験区は蒸発を利用して塩分を徐々に上昇させた。その 65

Fig. 1 Sampling sites. St. 1 and St. 2 are sited in freshwater environments, and St. 3 is sited in a sea-water environment.

日後の5月3日に33%に達し、その後6月1日の実験終了まで33~37%に保った(29日間)。淡水試験区は実験終了まで0%を維持した。供試魚には採捕から実験終了まで市販の人工配合飼料(特キョーリン製ランチュウベビーゴールド)を給餌した。なお、実験期間中にそれぞれの試験区で2個体ずつ死亡したため、耳石微量元素分析には海水試験区から4個体、淡水試験区から6個体を分析に供して線分析を行い、海水試験区の1個体については面分析によるストロンチウム濃度の測定も行った。

淡水生活期と海水生活期の耳石 Sr : Ca 比の範囲の決定 飼育実験では、環境水や餌料等の影響により Sr : Ca 比の詳細な値が自然下と異なることが予想されたため、天然標本を用いて淡水域生活時と海水域生活時の耳石 Sr : Ca 比を求めた。解析には2003年9月23日と11月8日に海水域である St. 3 で釣りにより採捕した4個体と(標準体長223~326 mm)、2003年7月16日と11月28日に淡水域である St. 2 で投網により採捕した10個体(標準体長51~108 mm)を用い、EPMAを用いて耳石の縁辺部を直径1 μ m のビームで定量分析した。1個体あたりの分析数は海水域と淡水域で採捕した個体それぞれ5箇所および3箇所とした。

産卵親魚の回遊履歴の推定 2007年3月27日から4月20日までの期間に、St. 2 に産卵のために蟄集した個体を投網およびエレクトリックショッカーで94個体(標準体長216~386 mm)採捕し、耳石の EPMA 分析(線分析)による耳石 Sr : Ca 比の生活史断面解析を行った。

降海・遡上体長の耳石からの推定 耳石 Sr : Ca 比の変動履歴からウグイの降海および遡上時の体長を推定するために耳石半径-体長関係を求めた。2002年12月10日から2003年11月28日と2007年3月27日から8月21日の期間に加茂川水系と鳥羽湾で釣り・投網・たも網・エレクトリックショッカーで採捕したウグイ212個体(標準体長13~386 mm)を用い、耳石の最大半径を計測した。Imai *et al.*¹⁵⁾にしたがい、以下の4モデルを検証した。

von Bertalanffy : $L_t = L_{\infty}(1 - \exp(-K(t-c)))$

Logistic : $L_t = L_{\infty}/(1 + \exp(-K(t-c)))$

Gompertz : $L_t = L_{\infty} \cdot \exp(-\exp(-K(t-c)))$

Richards : $L_t = L_{\infty}/(1 + r \exp(-K(t-c)))^{1/r}$

変数 c は時間に関するパラメーター、 K は成長係数、 L_{∞} は極限体長、 r は形状パラメーター、 t は耳石半径である。

パラメーターは最小二乗法により MS-Excel のソルバーを用いて検索し、モデルは赤池情報基準(AIC)により査定した。この耳石半径-体長関係式を用いて、生活史断面解析により耳石 Sr : Ca 比の変動がみられた点

の耳石中心からの距離(耳石半径)から、降海および遡上時の体長の逆算を試みた。

河川で生活するウグイの年齢と体長 河川で生活するウグイの年齢および体長を把握するために、2007年4月から2008年3月の期間に毎月1回の頻度で、St. 2 においてエレクトリックショッカーを用いてウグイを採捕した。採捕したウグイは現場で麻酔(大日本製薬特製 FA100)を施し、1 mm 単位で体長を測定した。体長から年齢の明らかな個体はその場で放流し、判別困難な個体は標本として持ち帰り、Sakai¹⁰⁾にしたがい鱗を用いて年齢査定を行った。なお、産卵期に蟄集していた親魚についてはデータから除外した。

結 果

飼育水の塩分による耳石 Sr : Ca 比の変動 線分析の結果、海水試験区の4個体(実験終了時の標準体長55~82 mm)は、いずれも耳石中心付近は低い Sr : Ca 比を示し、縁辺部では上昇する変化パターンを示した(Fig. 2)。しかし、本研究の飼育実験からは、本種の耳石 Sr : Ca 比が汽水環境で塩分と比例するかどうか、上昇の塩分閾値は不明であった。一方で、淡水試験区の6個体(実験終了時の標準体長53~70 mm)はいずれも耳石中心から縁辺部まで低い耳石 Sr : Ca 比を維持するパターンを示した(Fig. 2)。海水試験区の1個体を用いて行った面分析では、線分析と同様に中心付近はストロンチウム濃度が低く、縁辺に近い部分ではストロンチウム濃度が高くなり、濃度分布は同心円状であった(Fig. 3)。

淡水生活期と海水生活期の耳石 Sr : Ca 比の範囲の決定 淡水域と海水域で採捕したウグイの耳石縁辺部の Sr : Ca 比は、それぞれ0.9~4.9と8.2~18.2であった。既述のように、本種の耳石 Sr : Ca 比の上昇塩分閾

Fig. 2 Profiles of otolith Sr:Ca ratio from the core to the edge of otoliths from *Tribolodon hakonensis* reared in a seawater environment (a) and freshwater environment (b).

Fig. 3 Two-dimensional imaging of Sr concentration of otolith from *Tribolodon hakonensis* reared in a sea-water environment.

値や Sr : Ca 比の値と塩分との比例性は不明なことから、淡水環境におけるおおよその上限値である 5.0 以上を示す期間を汽水も含め海水生活期として定義した。

産卵親魚の回遊履歴の推定 94 個体の線分析による生活史断面解析の結果は、1) 耳石中心付近は 1~4 程度の低い Sr : Ca 比を示し、その後上昇して 8~12 程度の高い値を示すパターン (Fig. 4A), 2) 耳石中心付近は低い Sr : Ca 比を示し、その後何度か 5.0 以上の高い値と 5.0 未満の低い値を繰り返し、最終的に高い値を示すパターン (Fig. 4B), 3) 耳石中心から縁辺まで一貫して 1~4 程度の低い Sr : Ca 比を示すパターン (Fig. 4C) の 3 つに大別された。それぞれのパターンの個体数は 79 個体, 14 個体, 1 個体であり、前 2 パターンが降海履歴を有しているとみなされた。降海履歴を有していると判断された 93 個体の生活史断面解析において、耳石 Sr : Ca 比が最初に 5.0 以上に上昇した部位は耳石中心から 162.50~1577.73 μm であった。

降海・遡上体長の推定 耳石半径-体長関係の von Bertalanffy, Logistic, Gompertz, Richards のモデルは下記のようになった。

von Bertalanffy :

$$L = 1749.26(1 - \exp(-0.00010(t - 246.63)))$$

Logistic :

$$L = 365.28 / (1 + \exp(-0.00254(t - 1320.04)))$$

Gompertz :

$$L = 403.62 \cdot \exp(-\exp(-0.00140(t - 1151.36)))$$

Richards :

$$L = 360.44 / (1 + 0.837292 \times \exp(-0.00236(t - 1297.89)))^{1/0.837292}$$

それぞれの AIC は 3201, 2892, 2932, 2893 であり、決定係数 (R^2) はそれぞれ 0.9763, 0.9837, 0.9821, 0.9837

Fig. 4 Three types of Sr:Ca ratio profile of otoliths from *Tribolodon hakonensis* caught in the spawning area in the Kamo River. A, otolith Sr:Ca ratio is low near the core, rapidly increases beyond, and remains high at the edge. B, otolith Sr:Ca ratio is low near the core and increases beyond to the edge with fluctuations. C, otolith Sr:Ca ratio is consistently low from the core to the edge.

であった。AIC より Logistic モデルを採用した (Fig. 5)。耳石 Sr : Ca 比が 5.0 を超えて上昇した部位は中心から 162.50~1577.73 μm であり、それぞれの個体で逆算体長を求めた結果、降海体長は最小個体で 18 mm, 最大個体で 234 mm と推定された (Fig. 6)。また、降海体長の頻度分布は 20~30 mm と 40~50 mm 区間にモードがあり、その後 150~160 mm 区間まで漸減した後、221 mm と 234 mm という突出した大型の 2 個体が認められた。この突出した 2 個体はスミルノフ・グラップス検定によりはずれ値であると判断され ($p < 0.01$), はずれ値でない最大個体は 152 mm であった ($p > 0.05$)。なお、海水生活期への移行後 5.0 を超えて Sr : Ca 比が下降し、淡水域へ遡上したと判断される個

Fig. 5 Relationship between standard length and otolith radius (μm) in *Tribolodon hakonensis*.

Fig. 6 Standard length distribution back-calculated in *Tribolodon hakonensis* which had performed seaward migration in their life history.

体はなかった。

河川に生息するウグイの年齢と体長 712 個体が採捕され、これらは全て当歳魚 (608 個体, 13~100 mm) あるいは 1 歳魚 (104 個体, 26~132 mm) と判断された。

考 察

Sakai and Imai¹¹⁾はウグイ属の回遊型の推定のための耳石微量元素分析に星状石を用いたが、星状石は礫石に比べて破損しやすいことや淡水域生活時と海水域生活時の耳石 Sr : Ca 比の変動幅が小さく降海による変動の検出が容易でないこと¹¹⁾ (石崎, 未公表資料) から、本研究では礫石を用いた。

耳石半径-体長関係で最適と考えられた Logistic モデルの決定係数は 0.9837 であり、ウグイの耳石半径-体長関係をよく表しており、中心からの距離からその時の体長を逆算するために、この Logistic 式を使用して問題ないと考えられる。また、Imai *et al.*¹⁵⁾はウケクチウグイの星状石の耳石高と体長との関係は Logistic と同様にシグモイドモデルである Gompertz モデルで表せるとしている。これらから、ウグイ属の体サイズと耳石サイ

ズとの関係は一般的にシグモイド型と考えられる。

海水で飼育した個体の耳石 Sr : Ca 比は明らかに上昇し、また淡水で飼育した個体の耳石 Sr : Ca 比と大きく異なっていたことから、ウグイの耳石 Sr : Ca 比は海水生活期には上昇し、回遊履歴の推定に使用できると考えられる。また、ストロンチウム濃度の高い部位は同心円状に分布しており、耳石中心から縁辺までを線分析することによって、ウグイの生活史を追って解析でき、最大半径と異なる線上での分析結果を最大半径に換算しても問題ないと考えられる。

河川で産卵のために集まっていたウグイの 98.9% が降海履歴を持つことから、加茂川水系のウグイはほとんどが海水生活を行うと考えられる。淀ら¹³⁾は加茂川が位置する志摩地方のウグイは定置網での採集記録が少ないことから純淡水魚として解析していることや、酒井⁶⁾の北方ほど降海型が多いという記述からウグイの分布域で比較的南方に位置する加茂川のウグイの降海比率は低いと予想されたが、大きく異なった。耳石中心付近では低かった耳石 Sr : Ca 比が 5.0 以上に上昇する時点での逆算体長は、18~234 mm と推定され、例外的な 2 個体を除くと 18~152 mm であった。河川に生息するウグイの年齢と体長の関係から、体長 18~152 mm のウグイは当歳魚および 1 歳魚と考えられ、ウグイは主に生まれた年から翌年に降海すると考えられる。

生活史断面解析に使用した個体はすべて産卵場である淡水域で採捕したにもかかわらず、耳石縁辺の Sr : Ca 比は高い値を示した。Arai *et al.*^{4,16)}はイトヨ *Gasterosteus aculeatus* において同様の現象を報告しており、これは遡上後間もないからではないかと考察している。本研究のウグイも同様に遡上後間もないことが原因と考えられ、採捕時の野外観察の結果からも産卵遡上から産卵終了までは数日間であったことから、加茂川においてウグイは淡水域への遡上後速やかに産卵すると考えられる。

94 個体中 14 個体 (14.9%) で、5.0 以上の高い Sr : Ca 比と 5.0 未満の値を何度か繰り返す個体が存在した。これらは一度降海した後、一時的に淡水域に戻ったり、淡水の影響を強く受ける汽水域等で生活した個体の存在を示唆する。しかし、これらはいずれもごく短期間の行き来であり、生活史の一部として海水生活と淡水生活との間の移行を行っているとは考えにくい。

これらのことから、三重県加茂川のウグイは大部分が降海し、その降海は体長 20~150 mm に成長する 0 歳から 1 歳で行われると考えられる。また一度海水域に降海したウグイは産卵期のみ河川に遡上し、それまでは淡水生活を行わないものと考えられる。ただし、周辺地域の中でも特殊なケースである可能性も否定できない。

本研究において、耳石微量元素分析と耳石半径-体長

関係を組み合わせることによりウグイの回遊履歴を明らかにすることができた。アユなどでは耳石 Sr : Ca 比の変化を耳石日周輪と対応させることにより遡上日や遡上日齢を推定することができる^{1,2)}が、ウグイのように日周輪の存在が証明されておらず、大型個体の耳石では微細輪紋が不明瞭になる(石崎, 未公表資料)魚種においても、この方法で回遊履歴の推定が可能であると考えられる。本研究では、ウグイの降海率や降海体長、遡上時期は明らかにできた。降海時期などのさらなる回遊生態の詳細を明らかにするためには、河川や河口域での採捕調査などの異なる調査を組み合わせる必要がある。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、三重県水産研究所鈴鹿研究室には快く機器を貸与いただき、同鈴鹿研究室の中西尚文氏には様々な便宜をはかっていただいた。三重大学大学院生物資源学研究科の原田泰志教授には快く機器を貸与いただき、また多くのご指導を賜った。また、同研究科に在籍された石川正樹博士、鹿野雄一博士、高崎有美子氏には多くのご助言をいただいた。また、同研究科大学院生の小島慶一氏、当時三重大学生物資源学部学生の小原大昇氏には調査に協力していただいた。ここに感謝の意を表す。なお、本研究における調査は三重県特別採捕許可の下に行われた。

文 献

- Otake T, Uchida K. Application of otolith microchemistry for distinguishing between amphidromous and non-amphidromous stocked ayu, *Plecoglossus altivelis*. *Fish. Sci.* 1998; **64**: 517-521.
- 大竹二雄, 三木康弘, 山崎幸夫, 大森 明, 小沼洋司. 久慈川におけるアユの遡上生態—耳石 Sr : Ca 比による回遊履歴の推定—. 茨城水試研報 1999; **37**: 115-120.
- 海野徹也, 清家 暁, 大竹二雄, 西山文隆, 柴田恭宏, 中川平介. 耳石微量元素分析による広島県太田川サツキマスの回遊履歴の推定. 日水誌 2001; **67**: 647-657.
- Arai T, Goto A, Miyazaki N. Use of otolith microchemistry to estimate the migratory history of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 2003; **83**: 223-230.
- 劉海金, 島崎健二, 三島清吉. 北海道南部の大野川におけるウグイの生物学的研究 1. 初生鱗の発達過程及び各部位の鱗相. 北大水産彙報 1986; **37**: 23-29.
- 酒井治己. ウグイの仲間. 「山溪カラー名鑑日本の淡水魚第3版」(川那部浩哉, 水野信彦, 細谷和海編) 山と溪谷社, 東京. 2001; 259-269.
- 中村守純. 「日本のコイ科魚類」資源科学研究所, 東京. 1969.
- 細谷和海. コイ科. 「日本産魚類検索 全種の同定 第2版」(中坊徹次編) 東海大学出版会, 東京. 2000; 253-271.
- Kurawaka K. Cephalic lateral-line systems and geographical distribution in the genus *Tribolodon* (cyprinidae). *Jpn. J. Ichthyol.* 1977; **24**: 167-175.
- Sakai H. Life-histories and genetic divergence in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae). *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 1995; **42**: 1-98.
- Sakai H, Imai C. Otolith Sr : Ca ratios of the freshwater and anadromous cyprinid genus *Tribolodon*. *Ichthyol. Res.* 2005; **52**: 182-184.
- Gross MR, Coleman RM, McDowall RM. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science* 1988; **239**: 1291-1293.
- 淀 太我, 山下剛司, 佐土哲也, 武村 泉, 木村清志. 三重県志摩地方の河川魚類相. 魚類学雑誌 2001; **48**: 27-40.
- Otake T, Ishii T, Nakahara M, Nakamura R. Drastic changes in otolith strontium/calcium ratios in leptcephali and glass eels of Japanese eel *Anguilla japonica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1994; **112**: 189-193.
- Imai C, Sakai H, Katsura K, Honto W, Hida Y, Takazawa T. Growth model for the endangered cyprinid fish *Tribolodon nakamurai* based on otolith analyses. *Fish. Sci.* 2002; **68**: 843-848.
- Arai T, Goto A, Miyazaki N. Migratory history of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Ichthyol. Res.* 2003; **50**: 9-14.