三重県加茂川におけるウグイの降海時期と降海時の体長

石崎 大介,^a 淀 太我,* 吉岡 基

(2010 年 3 月 15 日受付, 2010 年 6 月 22 日受理)

三重大学大学院生物資源学研究科

Seaward migration period and size of Japanese dace *Tribolodon hakonensis*
in the Kamo River, Mie PrefectureDAISUKE ISHIZAKI,^a TAIGA YODO* AND MOTOI YOSHIOKA

Graduate School of Bioresources, Mie University, Tsu, Mie 514-8507, Japan

The seaward migration period of anadromous Japanese dace *Tribolodon hakonensis* in the Kamo River was surveyed by periodical changes of occurrence at two stations: their spawning area (freshwater) and lower tidal area (brackish). Except when spawning occurred, only age 0 and 1 fish were collected. Both age 0 and 1 fish appeared in the tidal area from spring to summer and the number of individuals caught per minute in the spawning area concurrently decreased. These results indicate that the seaward migration period of *T. hakonensis* in the Kamo River is from spring and summer at age 0 and 1. Based on otolith Sr:Ca ratio analysis, specimens initially migrating into the tidal area were estimated to be 12 to 106 mm standard length.

キーワード：ウグイ，降海，耳石 Sr:Ca 比，通し回遊

ウグイ *Tribolodon hakonensis* は日本産コイ科魚類の中で唯一降海型と河川残留型の両生活型を持っているユニークな種である。¹⁻⁴⁾ 耳石 Sr:Ca 比の変動から通し回遊魚の回遊履歴を推定することは、近年多くの魚種で行われており、⁵⁻⁸⁾ 本種においても Sakai and Imai⁹⁾ や石崎ら¹⁰⁾ による報告例がある。しかしながら、Sakai and Imai⁹⁾ 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、石崎ら¹⁰⁾ は三重県加茂川において産卵親魚の大部分が降海履歴を持つことを明らかにし、降海時の体長を推定したが、詳細な降海時期については明らかにしていない。これはアユ *Plecoglossus altivelis* 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^{5,6)} が、ウグイにおいては微細輪紋の日周性が証明されていないことや、大型個体の耳石では微細輪紋が不明瞭になるためである(石崎、未発表)。また、Sakai¹¹⁾ は北海道の鵜川において本種の体長頻度分布の経時変化から、2 歳の 6 月に降海を開始すると報告しており、石崎ら¹⁰⁾ は加茂

川において本種の年齢やその体長分布から、当歳もしくは 1 歳で降海すると推定している。さらに、鵜川ではウグイが冬季に河川に回遊する越冬回遊が報告されている¹¹⁾ のに対し、加茂川のウグイ産卵親魚は、降海後は産卵まで河川に遡上していない。¹⁰⁾ 他に、新潟県の徳合川、濁澄川と山王川においてウグイが 10 月に河川に遡上することが報告されている。¹²⁾ このようにウグイは複数の生活型を持つだけでなく、降海型の中にもその回遊生態に変異性があり、未だ不明な点が多い。また、飼育実験においてウグイは底生無脊椎動物を捕食することにより藻類のバイオマスを増加させ、内水面における水産重要種であるアユの成長率を増大させるなどの種間相互作用が報告されており、¹³⁻¹⁶⁾ 本種の生活史を明らかにすることは、学術的に興味深いだけでなく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生活史の一端を明らかにすることを目的として、三重県加茂川において本種の産卵場である河川中流域とその下流の汽水域で定量的な採捕調査および採捕されたウグイの耳石微量元素分析を行い、降海時期の推定を行った。

* Tel : 81-59-231-9525. Fax : 81-59-231-9525. Email : tyodo@bio.mie-u.ac.jp

^a 現所属：滋賀県水産試験場 (Shiga Prefectural Fisheries Experimental Station, Hassaka, Hikone, Shiga 522-0057, Japan)

Fig. 1 Survey area around the Kamo River. Asterisks indicate sampling stations. The lower area below the dam is a brackish area in the Kamo River.

材料および方法

調査地 三重県志摩地方に位置し鳥羽市を流れる加茂川とその支流の河内川を調査地とした (Fig. 1)。加茂川は幹線流路延長約 9.1 km で、河口より約 3.2 km 上流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 上流で河内川が合流する。St. 1 は支流の河内川に設定した定点で、加茂川合流点から約 2 km 上流までの区間 (淡水域) とし、川幅は約 10 m である。兩岸の大部分は護岸されており、その中を川が蛇行して流れている。底質は砂利から礫が主で、河岸には抽水植物が生えており、約 20~30 m ごとに瀬と淵が連続している。淵の水深は最大で約 150 cm、瀬の水深は最大で約 50 cm である。この定点では、便宜上 30~50 m の 8 つの区間に分割して調査を行った。加茂川水系において本種の産卵場は St. 1 に多く形成されることが著者らの予備的な調査で明らかとなっており、本研究を行った 2007 年は 3 月 27 日から 4 月 18 日からの各々数日間に産卵を確認した。St. 2 は St. 1 の下流の加茂川に設定した定点で、上述の堰堤の下流約 30 m 地点から約 50 m の区間 (汽水域) とした。潮汐の影響を受け、川幅は約 50 m である。兩岸は護岸されている。区間内の河床は基本的になだらかであるが、一部に凹凸があり、満潮時には河床全域が流路となるが、干潮時には河床の一部が州となって干出し、最大水深 200 cm 程度の淵とそこから流れ出す幅 10~20 m、水深 50 cm 程度の瀬で構成されるようになる。抽水植物は存在しない。調査は主に干潮時に行った。なお、光学式屈折計 (榊アタゴ製 S-100) を用いて測定した調査時の塩分は 0~10‰ であった。

耳石微量元素分析 石崎ら¹⁰⁾に従い、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 (丸本ストルアス樹脂製スペシフィックス-20) 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 (榊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 (榊住友スリーエム) 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た。

上記試料について、表面に炭素蒸着を施し、波長分散型電子線マイクロアナライザー (三重大学社会連携研究センター所有、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の方向で行い、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った。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。

降海時期の推定 加茂川におけるウグイの降海時期を推定するため、産卵場である St. 1 と、その下流に位置し産卵場ではない St. 2 においてタモ網 (目合 2 mm) と投網 (目合 12 mm) を用いた採捕調査を行った。期間は 2007 年 4 月から 2008 年 3 月で、そのうち 6 月から 8 月には上旬と下旬の毎月 2 回、その他の期間には毎月 1 回調査を行った。採捕した個体は現場で FA100 (大日本製薬製) を用いて麻酔を施し、1 mm 単位で標準体長 (SL) を測定した。St. 1 は便宜上 8 つに分割した区間ごとに、体長から当歳魚もしくは 1 歳魚に分類し、それぞれ最大 10 個体を無作為に選び体長を測定した。明確に年齢の判断できない個体は氷蔵して研究室に持ち帰り、Sakai¹¹⁾にしたがい鱗を用いて年齢査定を行い、それ以外はその場で放流した。なお、4 月~6 月上旬までに採捕した孵化後間もない当歳魚については、体長が著しく小さいことから一部の個体を 100% エタノール中に保存し研究室に持ち帰り、体長を測定した。St. 2 で採捕した個体については全て氷蔵して研究室に持ち帰り、耳石を摘出して、EPMA の線分析を行った。耳石核から縁辺にかけての Sr:Ca 比プロファイルにおいて、石崎ら¹⁰⁾に従い Sr:Ca 比が 5 以上の範囲を海水生活期と判断した。ただし、一時的な上昇は降海とはみなさなかった。そして、この海水生活期に相当する

部位が耳石縁辺から 100 μm 未満である個体を降海直後個体と判断した。その後、降海したと判断された部分の耳石中心からの距離から、石崎ら¹⁰⁾の耳石半径-体長関係式

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

を用いて、降海時の推定体長を逆算した。ここで L は標準体長 (mm) を、 t は耳石半径 (μm) を表す。なお、耳石 Sr:Ca 比が 5 以上となる塩分の閾値は不明であることから、¹⁰⁾ 本研究では汽水域を含め耳石 Sr:Ca 比が 5 以上になる塩分環境下での生活期を海水生活期と呼称する。また、St. 1 で採捕した個体と同様に、Sakai¹¹⁾にしたがい鱗を用いて年齢査定を行った。

そして、調査漁具ごとに採捕個体数を調査時間で除して 1 分あたり採捕個体数を算出し、St. 1 と St. 2 の増減を比較した。なお、St. 2 における 1 分あたり採捕個体数の算出には上記の耳石微量元素分析による降海直後個体の個体数を用いた。また、上述のように St. 1 と St. 2 の間には河川景観に大きな差異があるため、両地点間での 1 分あたり採捕個体数の直接的な比較は行わず、地点内での増減の比較から降海時期の推定を行った。加えて、St. 1 における 12 月のデータは著しい渇水で平時と大きく環境が異なったため除外した。同一地点内でのそれ以外の調査時の環境は概ね安定しており、極力、投網回数や場所等が等しくなるよう努めた。また、産卵期に蛸集していた親魚についてはデータから除外した。

結 果

調査期間中、St. 1 (淡水域) では産卵のために蛸集していた個体以外には、当歳魚および 1 歳魚が採捕された。当歳魚はタモ網により 2529 個体 (11~68 mmSL)、投網により 164 個体 (16~62 mmSL) が採捕され、1 歳魚はタモ網により 5 個体 (29~84 mmSL)、投網により 23 個体 (40~88 mmSL) が採捕された。また、St. 2 (汽水域) においても当歳魚および 1 歳魚のみが採捕された。当歳魚はタモ網により 10 個体 (12~19 mmSL)、投網により 4 個体 (48~79 mmSL) が採捕され、1 歳魚はタモ網では採捕されず、投網により 25 個体 (81~123 mmSL) が採捕された。

St. 2 で採捕されたウグイ当歳魚と 1 歳魚について耳石微量元素分析を行ったところ、耳石の破損により耳石微量元素分析を行うことができなかった 4 個体を除く全ての個体において、耳石中心付近は 5 以下の低い Sr:Ca 比を示した。当歳魚では縁辺部まで一貫して低い Sr:Ca 比を示す個体と中心から 98~566 μm で 5 以上に上昇する個体がみられた (Fig. 2)。一方で、1 歳魚は耳石中心から 239~974 μm で Sr:Ca 比が 5 以上に上昇した (Fig. 3)。よって、これらの個体は全て淡水域で孵

Fig. 2 Individual profiles of otolith Sr:Ca ratios from age 0 *Tribolodon hakonensis* caught at St. 2.

Fig. 3 Individual profiles of otolith Sr:Ca ratios from age 1 *Tribolodon hakonensis* caught at St. 2.

化し、一定期間成長したのち降海したと考えられた。また、St. 2 で採捕した 39 個体の年齢、標準体長、耳石半径、耳石中心から降海点までの距離、降海後の耳石縁辺成長量、降海時の推定体長を Table 1 に示した。当歳魚 14 個体のうち 6 個体および 1 歳魚 25 個体のうち 6 個体が降海直後個体と判断された。なお、耳石の破損により耳石微量元素分析を行うことができなかった 4 個体については、同日に採捕された同年齢魚と同一とみなし、最終的に当歳魚の降海直後個体は 14 個体中 8 個体とした。これらの降海直後個体の体長範囲は 12~106 mm であり、頻度分布をみると 10~20 mm の区間にモードが認められた (Fig. 4)。

また、耳石中心から縁辺まで一貫して 5 以下の低い Sr:Ca 比を示した当歳魚 4 個体以外の推定逆算体長は、当歳魚が 15~46 mm、1 歳魚が 22~105 mm であった

Table 1 Migration status of *Tribolodon hakonensis* specimens caught at St.2 in the Kamo River

Specimen number	Date of collection	Sampling gear	Age	Standard length (mm)	Otolith radius (μm)	Radius at seaward migration (μm)	Marginal increments in seawater period (μm)	Estimated length at seaward migration (mm)
01	May 12	Hand net	0	12	b		*	
02	May 12	Hand net	0	13	138	—	*	—
03	May 12	Hand net	0	14	137	122	15*	16
04	May 12	Hand net	0	14	132	115	17*	16
05	May 12	Hand net	0	14	141	—	*	
06	May 12	Hand net	0	15	b		*	
07	June 2	Hand net	0	19	227	118	109	16
08	June 2	Hand net	0	18	218	98	120	15
09	June 2	Hand net	0	19	b			
10	June 2	Hand net	0	17	b			
11	June 23	Cast net	1	97	897	887	9*	89
12	July 6	Cast net	0	48	545	—	*	—
13	July 6	Cast net	0	78	729	—	*	—
14	July 6	Cast net	1	87	869	675	194	58
15	July 6	Cast net	1	83	704	700	4*	61
16	July 6	Cast net	1	91	933	546	386	44
17	July 6	Cast net	1	117	1157	239	918	22
18	July 6	Cast net	1	121	1067	734	333	66
19	July 6	Cast net	1	115	994	817	177	78
20	July 6	Cast net	1	103	846	745	100	67
21	July 6	Cast net	1	94	826	639	187	54
22	July 6	Cast net	1	88	768	708	60*	62
23	July 6	Cast net	1	76	849	436	848	34
24	July 6	Cast net	1	106	1036	974	62*	105
25	July 6	Cast net	1	100	913	302	611	25
26	July 6	Cast net	1	123	957	443	514	35
27	July 6	Cast net	1	97	949	879	71*	88
28	July 6	Cast net	1	85	890	655	235	56
29	July 6	Cast net	1	108	963	890	407	45
30	July 6	Cast net	1	81	804	583	221	48
31	July 6	Cast net	1	115	1097	710	388	62
32	July 6	Cast net	1	101	889	854	34*	84
33	July 6	Cast net	1	101	1030	878	152	87
34	July 6	Cast net	1	109	920	532	388	42
35	Aug. 9	Cast net	0	57	710	566	145	46
36	Aug. 9	Cast net	1	101	984	883	101	88
37	Aug. 9	Cast net	1	107	984	583	410	48
38	Aug. 9	Cast net	1	102	1026	890	136	89
39	Aug. 29	Cast net	0	79	862	553	309	44

b: broken otoliths. — Sr: Ca ratio did not exceed 5 to the otolith edge. * individuals estimated to have just migrated into the brackish area.

(Table 1)。

タモ網で採捕した当歳魚の1分あたり採捕個体数は、St. 1において4月から6月にかけて上昇した後7月に急減し、それ以降は11月まで漸減し、2008年1～3月にはほとんど採捕されなかった (Fig. 5a)。その一方で、下流のSt. 2では、1分あたり採捕個体数は5月に高い値を示したものの、それ以外では採捕されなかった。同様に、投網で採捕した当歳魚の1分あたり採捕

個体数はSt. 1では6月から上昇し始め7月に最大値を示し、その後漸減した。St. 2では7月にのみ採捕された。

1歳魚はタモ網ではほとんど採捕されなかったため、投網により採捕した本種の1分あたり採捕個体数の経月変化のみを示す (Fig. 5b)。St. 1での1分あたり採捕個体数は、4月から5月にかけて急上昇して最大値を示した後漸減し、7月以降は極めて低い値で推移し、11

Fig. 4 Standard length distribution of *Tribolodon hakonensis* immediately after seaward migration, which were caught at St. 2.

Fig. 5 Monthly changes in number of individuals caught per minute for *Tribolodon hakonensis*.

月以降は採捕されなくなった。St. 2 では6月から1歳魚が採捕されはじめ、1分あたり採捕個体数は7月に急上昇して最大値を示したが、8月以降は採捕されなかった。

考 察

当歳魚は春から夏に産卵場である St. 1 での1分あたり採捕個体数が減少し、同じ時期に産卵場ではない汽水域の St. 2 に出現した。また、St. 2 において当歳魚はこの時期にのみ採捕され、それらは淡水域で孵化した後以降海したことが明らかで、降海時期は採捕の直前あるいは比較的最近であると考えられた。これらのことから、St. 1 における上述の1分あたり採捕個体数の減少は、初期減耗によるものだけではなく、ウグイ当歳魚が降海

行動にともなって St. 2 に移動したためと推察され、当歳魚の降海時期は春から夏と考えられる。1歳魚についても、当歳魚と同様に St. 1 での1分あたり採捕個体数の減少がみられた後、少し遅れて St. 2 に出現した。また、St. 2 で1歳魚が確認されたのはこの時期だけであった。このことから、当歳魚と同様に、1歳魚の降海時期も春から夏と考えられる。また、1歳魚の#33, #36, #38を除いた降海直後でない個体の降海推定体長は22~78 mmであった。これらは St. 2 で採捕された当歳魚の降海直後個体の体長12~78 mmの範囲とよく一致することから、当歳の春から夏に降海したものと推察される。#33, #36, #38は、降海推定体長が87~89 mmであり、St. 2 で採捕された1歳魚の降海直後個体の体長83~106 mmの範囲に含まれることから、1歳の春から夏に降海したものと推察される。加えて、当歳魚は夏以降も1分あたり採捕個体数は低いものの継続的に St. 1 で採捕されるが、1歳魚は St. 1 と St. 2 でともに8月以降はほとんど採捕されず、11月以降は全く採捕されなかった。石崎ら¹⁰⁾が、本河川で産卵蛸集していたウグイの耳石微量元素分析結果から大部分が降海すると推察していることを加味すると、加茂川のウグイは遅くとも1歳の秋までにはほぼ全てが降海するものと考えられる。また、当歳魚と1歳魚を含めた降海体長は12~106 mmであった。降海体長については、石崎ら¹⁰⁾が、降海したと判断された部分の耳石中心からの距離から体長を逆算し推定した降海推定体長18~152 mmとおおむね一致した。Sakai¹¹⁾は北海道の河川における体長頻度分布の経時変化から、ウグイが2歳の6月に降海を開始すると報告しており、図から降海体長は65~120 mm程度と読みとれる。本研究で明らかとなった加茂川のウグイの降海体長(12~106 mm)とは降海時期は概ね一致したものの、降海年齢や降海体長の下限に違いが見られた。しかし、ほぼ全個体が降海する2歳魚は、河川からその年級群の個体が存在しなくなるため体長頻度分布の経時変化から降海を検出しやすいが、それ以前の降海は、年級群の一部が降海したとしても、降海時期である6月頃は自然死亡による減耗や、当歳魚の新規加入による採捕数の増加と重複し、河川内での採捕調査に基づく体長頻度分布の経時変化のみでは検出することが難しいと考えられる。また、酒井¹⁷⁾は北海道で周年稚魚採集を行なった結果、降海性のウグイは2歳の初夏以降に河川から姿を消したが、1歳の初夏に降海する可能性を否定するものではないとしている。これらから、北海道でも本研究と同様に1歳以前に降海する個体が存在する可能性があると考えられる。降海年齢の差異が生じたことについては、北海道のウグイの降海体長の上限は加茂川の降海体長の上限と概ね同じであるにも関わらず、降海年齢が高いことから、地域間の成長速度

の違いに起因することが示唆される。このように、ウグイは地域間での変異性に富んだ回遊生態をもっていることが予想され、今後様々な地域での回遊生態を調査し、その変異を明らかにすることが必要である。

前述のように石崎ら¹⁰⁾は、加茂川において産卵期に蛸集しているウグイの耳石微量元素分析から、98.9%が降海個体であり、降海体長は18~152 mmと推定した。また、一度降海した個体は産卵期まで河川淡水域に遡上していなかった。この結果と本研究の結果を総合すると、本河川のウグイは大部分が降海し、その降海時期は当歳の春から夏もしくは1歳の春から夏であり、一度海水域に降海したウグイは産卵期のみに河川淡水域に遡上すると推察された。ウグイの詳細な降海時期は耳石微量元素分析だけでは推定できないとされていたが、¹⁰⁾本研究では採捕調査と組み合わせることにより、明らかにすることができた。

また、ウグイはアユなどの内水面水産重要種との種間相互作用が報告されている¹³⁻¹⁶⁾が、上述のようにウグイの生活史には多くの変異があることから、各々の河川における降海型個体の頻度や降海年齢、降海時期によってアユに与える影響は大きく変異すると考えられる。そのため、今後様々な河川や地域・水域においてウグイ個体群の生活史を把握することは、適切で効果的な内水面漁場管理に貢献するものと考えられる。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、三重大学大学院生物資源学研究科の原田泰志教授には多くのご助言を賜り、快く耳石処理関連機器を貸与いただいた。近畿大学農学部細谷和海教授には、ウグイの学名についてご助言をいただいた。また、当時三重大学大学院生物資源学研究科に在籍された大学院生の小島慶一氏と三重県立水産高校の赤田仁典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

- 1) 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.

- 2) 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.
- 3) 中村守純. 「日本のコイ科魚類」資源科学研究所, 東京. 1969.
- 4) 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.
- 5) 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.
- 6) 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.
- 7) 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.
- 8) 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.
- 9) Sakai H, Imai C. Otolith Sr:Ca ratios of the freshwater and anadromous cyprinid genus *Tribolodon*. *Ichthyol. Res.* 2005; **52**: 182-184.
- 10) 石崎大介, 大竹二雄, 佐藤達也, 淀 太我, 吉岡 基, 柏木正章. 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. 日水誌 2009; **75**: 419-424.
- 11) Sakai H. Life-histories and genetic divergence in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae). *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 1995; **42**: 1-98.
- 12) Katano O, Nakamura T, Abe S, Baba Y. Population density, growth and migration via the sea to different streams of Japanese dace *Tribolodon hakonensis* in lower reaches of small streams. *Ichthyol. Res.* 2010; **57**: 1-9.
- 13) Katano O, Maekawa K, Iguchi K. An experimental study of interaction and feeding behaviour of ayu *Plecoglossus altivelis* and Japanese dace *Tribolodon hakonensis*. *Fish. Sci.* 1999; **65**: 42-47.
- 14) Katano O, Aonuma Y, Nakamura T, Yamamoto S. Indirect contramensalism through trophic cascades between two omnivorous fishes. *Ecology* 2003; **84**: 1311-1323.
- 15) Katano O, Nakamura T, Yamamoto S. Intraguild indirect effects through trophic cascades between stream-dwelling fishes. *J. Anim. Ecol.* 2006; **75**: 167-175.
- 16) Katano O. Effect of experimental duration and density of Japanese dace *Tribolodon hakonensis* on the strength of trophic cascades on benthic algae. *Oecologia* 2007; **154**: 195-205.
- 17) 酒井治己. ウグイ類の降海と種分化. 月刊海洋 1996; **28**: 303-307.