北海道幌内川において自然繁殖したニジマスの採餌 および繁殖生態

北野 聡, 中野 繁, 井上 幹生, 下田 和孝, 山本 祥一郎

(1993 年 2 月 12 日受付)

Feeding and Reproductive Ecology of Exotic Rainbow Trout *Oncorhynchus mykiss* in the Horonai Stream in Hokkaido, Northern Japan

Satoshi Kitano,*¹ Shigeru Nakano,*² Mikio Inoue,*³ Kazutaka Shimoda,*⁴
and Shoichiro Yamamoto*^{5,6}

Diet, foraging behavior, growth, sexual maturity, and spawning site selection were studied in a wild population of exotic rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* in the spring-fed Horonai stream in Hokkaido, Japan. During spring and summer, the rainbow trout ate primarily aquatic and terrestrial invertebrates, but eggs and larvae of river sculpin *Cottus nozawae* constituted 10% of the diet by number in spring. Rainbow trout typically held focal points in the stream flow and intercepted food items in the drift. Sexually mature individuals caught in late January were ages 1-5⁺. Males ranged 11.0-36.5 cm and females 16.8-33.1 cm in fork length. Females constructed spawning redds in calm riffles with fine gravel substrate. Our results suggest that introductions of rainbow trout may have detrimental effects on Japanese stream fishes and other aquatic biota through interspecific competition for food and space and/or predation.

北アメリカ大陸の太平洋岸を主な原産地とするニジマス *Oncorhynchus mykiss* は、18 世紀以降世界各地の淡水域に移殖放流され、現在では北アメリカ全域、南アメリカ、アジア各地、アフリカ、ヨーロッパおよびオセアニア等の広い地域での繁殖が報告されている。^{1,2)} 特にこのような移殖放流が長期間にわたって大規模に行われた北アメリカ東部やオセアニアの各水域においては、本種の定着に伴う在来魚種の絶滅が報告されており、³⁻⁶⁾ 本種と在来魚種との生態的相互作用等に関する研究が数多く行われてきた。^{1,7-9)} 本種の日本への移入は、1877 年とされ、その後資源増殖事業の一環として日本各地の淡水域に積極的に放流されるようになった。^{10,11)} しかしながら、日本各地の天然水域に放流されたニジマスが自然繁殖した例は少なく、特に本州以南の水域ではわずか

数河川で自然繁殖が報告されているにすぎない。¹²⁻¹⁵⁾ ただし、現在北海道では比較的多くの水域に本種が分布することが知られており、¹⁶⁾ これらの水域では必ずしも持続的な放流が行われていないことから、自然繁殖の可能性が強く示唆される。本種が広く北海道の天然水域に定着した場合、上記の北アメリカやオセアニアでの研究結果から推察されるように、餌や空間資源をめぐる競争や捕食等による在来魚種への影響が憂慮される。よって、今後本種の定着が在来魚種に与える影響を予測し、また移殖の是非を判断してゆくためには、天然水域における本種の生態を明らかにすることが不可欠であると考えられる。しかし、現在までに行われた本種の生態に関する研究は、西別川産の個体群についての食性等に関する断片的な記載がみられるのみである。¹²⁾

*¹ 北海道大学水産学部 (Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Hakodate, Hokkaido 041, Japan).

*² 北海道大学農学部中川地方演習林 (Nakagawa Experimental Forest, Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Hokkaido 098-25, Japan).

*³ 北海道大学農学部 (Faculty of Agriculture, Hokkaido University, Sapporo, Hokkaido 060, Japan).

*⁴ 北海道大学大学院環境科学研究科 (Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University, Sapporo, Hokkaido 060, Japan).

*⁵ 三重大学生物資源学部 (Faculty of Bio-resources, Mie University, Tsu, Mie 514, Japan).

*⁶ 現所属: 新日本気象海洋 (株) 環境創造研究所 (Shin-nippon Meteorological & Oceanographical Consultant Co. Ltd., Shita, Shizuoka 421-02, Japan).

北海道苫小牧市の幌内川では、養鱒場から逃げ出して野生化したと思われるニジマスの自然繁殖が十数年前から知られていた。今回、著者らはこの幌内川に生息するニジマスの生態調査を行い、食性、生息場所の利用様式、成熟および産卵等の知見を得たので以下に報告する。

材料および方法

調査河川の概要 調査は、北海道大学農学部附属苫小牧地方演習林を流れる湧水河川である幌内川で行った。幌内川は樽前山の南東山麓の標高 50 m 付近に水源をもち南流して太平洋に注ぐ流域面積約 8 km²、流路延長約 14 km、川幅 3~4 m の小溪流である (Fig. 1)。当河川の河床勾配は 1% 以下であり、ほぼ全流路が Bb 型の河川形態¹⁷⁾を示す。河床は多孔質の火山性砂礫より成る。また、流量および水温は年間を通して変動幅が小さく、月平均水温は厳冬期の 1 月で 4°C、盛夏の 8 月で 10°C 程度である。^{18,19)} 河畔はアズキナシ *Sorbus alnifolia*, ミズナラ *Quercus mongolica* var. *grosseserrata*, カツラ *Cercidiphyllum japonicum*, シナノキ *Tilia japonica*, イタヤカエデ *Acer mono* およびヤチダモ *Fraxinus mandshurica* var. *japonica* 等から成る落葉広葉樹に覆われている。調査区間は水源から約 3 km 下流に位置する水道水用取水堰堤より上流の約 1 km の区間とした。この区間には護岸等の人為的な河道の改変は一切加えられていない。

なお、幌内川のニジマスは、大学演習林の約 200 m 下流において 1963~76 年にかけてニジマスの飼育を行っていた養鱒場から逃げ出して、野生化したものと思われる。調査区間ではニジマスの他に、アメマス *Salvelinus leucomaenis*, オショロコマ *S. malma*, サクラマス *O. masou masou*, ハナカジカ *Cottus nozawae* およびフクドジョウ *Noemacheilus barbatulus toni* が採捕された。アメマス, オショロコマおよびサクラマスの 3 種はいずれも 1989 年以降に放流されたものであり、後述の採捕調査ではその採捕個体数はニジマスの 3% 未満と極めて少なかった。

調査方法 1990 年 7 月 31 から 8 月 3 日, 1991 年 4 月 28 日から 29 日および 1992 年 1 月 31 日の各期間に、ニジマスの採捕を行った。採捕は漁具による選択性の影響を最小限にとどめるために、釣り、投網、刺し網、追込み網、ヤスおよびエレクトリックショッカーを併用して行った。採捕した標本は、現地で尾叉長、体重を計測した後、耳石、消化管および生殖腺を摘出した。摘出した耳石は 70% エタノール中に保存し、消化管および生殖腺は 10% ホルマリン水溶液で固定して、後日の分析に供した。

個体の成熟、未成熟の判定は、生殖腺の肉眼的観察によった。雄では精巣が白濁肥大したものを成熟、透明ひも状のものを未成熟とし、雌では卵巣が十分に発達し成熟卵の認められるものを成熟、卵巣の未発達なものを未成熟とした。なお 1 月 31 日の標本中には、体腔内に少

Fig. 1. Horonai stream area showing contours of 25 m elevation, with its location in Hokkaido, Japan.

数の残留卵が観察され、既に産卵を終了したと考えられる雌個体も含まれていたが、これらは成熟魚とした。

消化管内容物の分析には胃内容物のみを用い、実体顕微鏡下で各動物群に分類した。胃内容物組成については各調査時の全供試魚から採集した内容物をひとつにまとめ、各動物群の個体数から百分率を計算した。年齢査定には耳石（偏平石）を用いた。実体顕微鏡下で耳石の透明帯（冬帯）を数え、その数をもって年齢とした。

1991年9月11日には、ニジマスの生息場所利用に関する調査を行った。潜水により各個体の行動を数分間観察することによって定位点²⁰⁾を定め、この定位点における流速、水深および底から定位点までの垂直距離を測定した。流速の測定にはプロベラ式流速計（プロベラ直径 30 mm, 横河電機 3631 改造型）を使用した。また、複数個体の生息が確認された生息場所については、その周囲の流速および水深分布を記録した。

1992年3月5日には、産卵床の立地条件に関する調査を行った。調査区間で発見された各産卵床の上流先端部における表層流速、底層流速および水深を測定し、産卵床付近の底質の状況を記録した。なお表層および底層流速については、水面下および水底上 5 cm の位置で測定した。また、いくつかの産卵場所では、その周囲の流速および水深分布をあわせて記録した。

結 果

食性 1990年8月と1991年4月に採捕された標本のうち、それぞれ 19 および 20 個体を用いて食性の分析を行った (Fig. 2)。分析に供した個体の尾叉長は、8 月

Fig. 2. Taxonomic composition by number of invertebrates in the diet of rainbow trout captured on August 19, 1991 and April 20, 1992.

Invertebrate taxa were: TI, Terrestrial insects; EP, Ephemeroptera; PL, Plecoptera; TR, Trichoptera; DI, Diptera; OA, Other aquatic insects; FS, Fish and their eggs. Numbers on bars are total sample size of invertebrates for each fish group.

に採捕された個体 ($X \pm SD = 20.6 \pm 5.7$ cm, $N = 19$) のほうが、4 月のもの ($X \pm SD = 15.4 \pm 4.7$ cm, $N = 20$) よりも有意に大きかった (t -test, $t = 2.51$, $P < 0.05$)。8 月と

Table 1. Mean water velocity and water depth at focal points and vertical distance between bottom and focal points of rainbow trout in the Horonai stream observed on September 11, 1991

	N	Mean $\pm$ SD	(Range)
Water velocity (cm/s)	32	21.8 ± 10.2	(5.9 ~ 49.7)
Water depth (cm)	32	49.7 ± 13.7	(24.0 ~ 74.0)
Distance from bottom (cm)	32	5.3 ± 25.0	(2.0 ~ 25.0)

Fig. 3. Plane (top) and cross section (bottom two) views of a pool in the Horonai stream, showing fish distribution observed on September 11, 1991.

Fine broken lines show isopleth of water depth. Arrows indicate the principal surface current.

Fig. 4. Fork length distributions on rainbow trout for each sex and age class captured on January 31, 1992.

Open bars show mature individuals and solid bars show immature individuals.

4月の両時期におけるニジマスの主な餌は、陸上性および水生の昆虫類を中心とした無脊椎動物であった。しかしながら、これら両時期における胃内容物組成は有意に異なった (χ^2 -test, $\chi^2=173.6$, $P<0.01$)。すなわち、8月に採捕された個体が最もよく利用していたのは、水生昆虫のカワゲラ目幼虫であり、次いでアリ類、甲虫類およびクモ類等の陸上性無脊椎動物、水生のカゲロウ目および双翅目幼虫の順であった。この時期、ニジマスはこれらの餌をほぼ同じ割合で利用していた。これに対し、4月に採捕された個体では陸上性昆虫、カワゲラ目および双翅目幼虫の占める割合が小さくなり、逆にカゲロウ目とトビケラ目幼虫の割合が増加した。また、これら20個体のうち尾叉長11.6 cmと17.5 cmの2個体がハナカジカの卵および仔魚を捕食していた。

摂餌場所 ほとんどの個体は淵に生息し、流水中の1地点にとどまるように上流を向いて泳ぎながら、流下してくる餌を待ちうける定位摂食を行っていた。定位点の流速は10~30 cm/s程度であり、水深30 cm以上の深い場所の底層部を主に利用していた (Table 1)。また、多くの個体が、水没した倒木や流木の下流部、河岸のえぐれた部分等の物陰を利用していた (Fig. 3)。

成長および性成熟 1990年7~8月、1991年4月お

Fig. 5. Plane (top) and cross section (bottom) views of a calm riffle in the Horonai stream, showing the location of a spawning redd on March 5, 1992.

Fine broken lines show isopleths of water depth. Arrows indicate the principal surface current.

よび1992年1月の各々異なった季節に得られた標本のうち、腹部を軽く押すことにより精子あるいは卵を放出する個体が採捕されたのは、1月下旬に限られていた。また、この調査時には雌による産卵床の堀り行動、あるいは雄による雌に対する求愛行動が観察された。一方、4月下旬および7月下旬の採捕標本には、体腔に退縮した残留卵が確認される雌個体がわずかに認められたものの、上述したような成熟個体は採捕されなかった。

1992年1月31日に採捕されたニジマス169個体の尾叉長分布を性、年齢別に Fig. 4 に示した。雌雄ともに最高5+ 齢までの個体が確認された。最大の個体は、雄で36.5 cm (5+), 雌で33.1 cm (4+) であった。尾叉長は3+ 齢で雄の方が雌より大きかったが (t -test, $t=2.17$, $P<0.05$), 0+, 1+, 2+ および4+ 齢以上では有意差は認められなかった (t -test, 0+: $t=0.27$, $P>0.05$; 1+: $t=0.16$, $P>0.05$; 4+ 以上: $t=1.26$, $P>0.05$; Cochran-Cox test, 2+: $P>0.05$)。採捕個体全体では性比 (雄個体数/全採捕個体数=0.46) に偏りは認められなかったが (Bino-

Table 2. Mean water depth, surface and bottom velocity at the upper edge of spawning redds of rainbow trout in the Horonai stream found on March 5, 1992

	N	Mean±SD	(Range)
Water depth (cm)	35	13.3±5.7	(7.0~42.0)
Surface velocity (cm/s)	35	40.9±12.0	(16.5~66.4)
Bottom velocity (cm/s)	35	28.3±8.3	(13.1~46.0)

mial test, $P>0.05$), 成熟した 77 個体に限ると性比 (0.66) は有意に雄に偏っていた (Binomial test, $P<0.05$).

雌雄ともに 0+ 齢ではすべて未成熟であり, 4+ 齢以上の個体はすべて成熟していた。1+ から 3+ 齢までの各年齢群における成熟個体の比率は雌より雄の方が有意に高かった (Fisher の正確確率検定, 1+ と 2+: $P<0.001$; 3+: $P=0.05$)。また, 最小成熟尾叉長は雄で 11.0 cm (1+), 雌で 16.8 cm (2+) であり, 雌に比べて雄の性成熟が, 低い年齢, 小さい体サイズで始まることが示唆された。

1 月下旬における成熟個体の体重に対する生殖腺重量比 (GSI: Gonadosomatic Index) は, 雄で $1.3\sim4.7\%$ ($X\pm SD=3.2\pm 0.9\%$, $N=25$), 排卵前の雌で $11.2\sim20.5\%$ ($X\pm SD=15.1\pm 2.7\%$, $N=19$) であった。また, 排卵前の雌の尾叉長 (X ; cm) と抱卵数 (Y) は, $\log Y=1.94 \log X+0.14$ ($r=0.91$, $N=21$, $P<0.001$) の関係にあった。

産卵床 1992 年 3 月 5 日に調査区間のうち下流側の約 300 m をセンサスした結果, 形の明瞭でない疑似産卵床を含め, 42 個の掘り跡を発見した。産卵床は, 平坦で単調な流れを呈する平瀬で多く観察された (Fig. 5)。

産卵場所の流速は, 20~30 cm/s であり, ほとんどの産卵床は, 水深 20 cm 以下の浅い場所につくられた (Table 2)。産卵床付近の底質は直径 2~4 cm 程度の礫によって構成されている場所がほとんどであった。ただし本河川の河床は, ほぼ一様に小礫 (最大でも礫径 5 cm) によって構成されており, 底質に関しては特定の場所を嗜好する傾向は認められなかった。

考 察

今回の調査によって, 北海道の幌内川においてニジマスが自然繁殖していることが明らかとなった。我が国では本州以南の各水域でのニジマスの定着はまれであるが, その主な要因として高い漁獲圧,¹⁰⁾ 鳥類などによる捕食²¹⁾ の他, 物理的環境要因として出水時における本種幼魚の死亡率が著しく高いこと,²²⁾ さらに夏季の高水

温¹¹⁾などがあげられている。これに対して幌内川は上流部のほとんどが禁漁措置のとられた大学演習林内であり, かつ湧水を源としているため流量変動が極めて小さい。^{18,19)} また夏季においても最高水温が 12°C 程度であり,¹⁹⁾ ニジマスの生息上限水温 25°C²³⁾ を上回ることはない。これらのことが本河川におけるニジマスの定着を許す要因となったものと思われる。

日本では, 本種自然個体群における成熟年齢, 初成熟サイズや寿命などの生活史パラメーターの記載は, これまでほとんどなされていない。原産地の北アメリカでは, 河川あるいは湖で一生涯を過ごす陸封型に加え, スチールヘッドトラウトと呼ばれる降海型を含む個体群もあり, 河川ごとにその成長様式や生活史は大きく異なっている。²⁴⁾ 特に成長様式は水温や餌条件などにより大きく異なるため単純に幌内川個体群と比較することはできないが, 雄が早いもので 1+ 齢から成熟することや雄が雌より 1 年早く成熟する傾向がある点 (Fig. 4) 等, 北アメリカの個体群における一般的傾向²⁴⁾との共通点も認められた。

幌内川における本種の繁殖期は, 成熟個体の採集時期あるいは産卵床の形成時期などからみて 1 月から 2 月にかけての冬季と考えられた。一方, 原産地の北アメリカでは 4~6 月の春期に産卵するのが普通である。²⁴⁾ 日本でも, 本種の春期産卵は摩周湖,²⁵⁾ 祐延湖,¹³⁾ および来見野川¹⁴⁾で報告されており, 斎藤²⁵⁾はこの時期が日本では一般的であるとしている。しかしながら, 東京都の多摩川水系上流部では秋から初冬にかけて産卵したとする記録¹⁵⁾もあり, 本種の産卵期は個体群によってかなり異なると考えられる。本種の産卵水温は 10~15°C²⁴⁾とされており, 冬季でも水温が 10°C 前後と高く保たれる本河川の水温特性¹⁹⁾が冬季産卵を可能にしているのかもしれない。

ニジマスとブラウントラウト *Salmo trutta* が同所的に生息するニュージーランドの河川では, 先に産卵するブラウントラウトの産卵床を, 後に産卵するニジマスが掘り返すことにより, ブラウントラウト卵の生存率が低下することが報告されている。²⁶⁾ 幌内川におけるニジマスの産卵床は, 直径 2~4 cm 程度の礫組成をもつ平瀬に多く認められた。このような場所は, 本邦の在来種であるイwana *S. leucomaenis* やヤマメ *O. masou masou* の産卵床の立地条件と類似する。²⁷⁾ 日本でもニジマスが秋産卵型のイwanaやヤマメなどの在来種と同所的に生息する場合には, 産卵期がこれら来種よりも遅れると考えられることから, ニジマスの産卵行動に伴う掘り返しにより在来種の卵あるいは仔魚期の生存率が低下する可能性がある。

今回の調査によって, 夏季 (8 月) および春季 (4 月)

における幌内川産ニジマスの主な餌は陸上性および水生の昆虫類を中心とする無脊椎動物であることが明らかとなった。この結果は、疋田ら¹²⁾の北海道西別川産のニジマスについての報告とはほぼ一致する。北アメリカの原産地の河川でも報告されているように、¹⁾ 幌内川においても本種は主に流れの中の1地点に定位しながら周囲の流下動物を食べる流下物採餌者であり、これらの餌は流下状態で利用されたものと考えられる。よって、今回認められた食性の季節による差異は両時期における河川の流下物組成の違いに起因するものと推察される。

本邦の溪流に生息するヤマメ、アマゴ *O. masou rhodurus*, イワナおよびオショロコマ等の在来サケ科魚類の多くは、本種と同様の流下物採餌者であることが知られており、²⁸⁻³²⁾ ニジマスの食性はこれらと著しく重複する。また、幌内川のニジマスが選好する定位地点の流速や水深等の諸条件は、本邦の河川に在来他のサケ科魚類、特に同じサケ属のヤマメやアマゴのものと非常に近い値を示している。³³⁾ ニジマスが天然分布しない北アメリカ東岸の河川では、本種の移入によってカワマス *Salvelinus fontinalis* 等の在来サケ科魚類との間に餌や生息空間等の資源をめぐる競争関係が発生していることが報告されており、^{7,8,34)} カリフォルニア州の河川などではこの種間競争に起因すると考えられる深刻な在来種の減少が起きている。^{1,6)} また、オセアニアの河川では、ニジマスによる捕食が *Galaxiids* 等の在来魚種の減少もしくは絶滅の大きな要因となっている。^{4,5)} 幌内川では春季にニジマスが孵化直後と思われるハナカジカ仔魚およびその卵を捕食しており、近縁の在来サケ科魚種との競争のみならずこのような捕食による他科の在来魚種への影響も考えられる。

既にニジマスが移入された我が国の各水域でも、北アメリカやオセアニアの例と同様の問題が発生している可能性がある。したがって、それらの水域における種間の相互作用についての知見をさらに集積するとともに、今後におけるニジマス移入は、長期的な河川の資源管理計画に基づいて行われることが望まれる。

謝 辞

北海道大学農学部附属苫小牧地方演習林の石城謙吉林長をはじめとする職員の皆様には、現地における調査の便宜を図っていただいた。コロラド州立大学の K. D. Fausch 教授には、英文要旨の校閲をしていただいた。ここに記して感謝の意を表す。なお、本研究の一部には、文部省科学研究費補助金(一般研究 B 04454078)および財団法人河川環境管理財団による河川整備基金助成「溪流環境の保全に関する基礎的研究」を用いた。

文 献

- 1) K. D. Fausch: Tests of competitions between native and introduced salmonids in streams: what have we learned? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **45**, 2238-2246 (1988).
- 2) H. R. MacCrimmon: World distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **28**, 663-704 (1971).
- 3) P. B. Moyle and R. D. Nichols: Decline of the native fish fauna of the Sierra Nevada foot-hills, central California. *Amer. Midl. Nat.*, **92**, 72-83 (1974).
- 4) P. L. Cadwallader: Feeding relationships of galaxiids, bullies, eels and trout in a New Zealand river. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, **26**, 299-316 (1975).
- 5) R. D. J. Tilzey: Observations on interactions between indigenous Galaxiidae and introduced Salmonidae in the Lake Eucumbene catchment, N. S. W. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, **27**, 551-564 (1976).
- 6) G. L. Larson and S. E. Moore: Encroachment of exotic rainbow trout into stream populations of native brook trout in the southern Appalachian Mountains. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **114**, 195-203 (1985).
- 7) R. Gard and G. A. Flittner: Distribution and abundance of fishes in Sagehen Creek, California. *J. Wildl. Manage.*, **38**, 347-358 (1974).
- 8) R. A. Cunjak and J. M. Green: Habitat utilization by brook trout and rainbow trout in a simulated stream environment. *Can. J. Zool.*, **61**, 1214-1219 (1983).
- 9) K. D. Fausch and R. J. White: Competition between brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) for positions in a Michigan stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **38**, 1220-1227 (1981).
- 10) 丸山為蔵, 藤井一則, 木島利通, 前田弘也: 外国産新魚種の導入経過。水産庁研究部資源課, 水産庁養殖研究所, 1987, pp. 1-157.
- 11) 川那部浩哉: ニジマス-放流すれと定着せず。『日本の淡水生物』(川合嶺次, 川那部浩哉, 水野信彦編), 東海大学出版会, 東京, 1980, pp. 44-48.
- 12) 疋田豊彦, 亀山四郎, 小林明弘, 佐藤行孝: 西別川に於けるニジマスの生物学的調査—特に害魚の食性に就いて。北海道さけ・ますふ化場研究報告, **14**, 91-121 (1959).
- 13) 田中 晋: 人造湖におけるニジマスの自然繁殖。淡水魚, **6**, 71-73 (1980).
- 14) 沖 秀二: 鳥取県で自然繁殖しているニジマスについて。淡水魚, **8**, 109-111 (1982).
- 15) 加藤憲司: 多摩川水系上流部におけるニジマスの自然産卵。日本誌, **51**, 1947-1953 (1985).
- 16) 後藤 光: 魚類。『北海道自然環境図』(前田一步園財団編), 前田一步園財団, 北海道, 1991, pp. 271-304.
- 17) 可児藤吉: 溪流棲昆虫の生態。『昆虫』(古川晴男編), 上巻, 研究社, 東京, 1944, pp. 171-137.
- 18) 宮崎知与, 田中夕美子, 新谷 融: 幌内川の流量安定性と火山性土層への地下水貯留。日林北支論, **39**, 181-184 (1991).
- 19) 中村太士, 沼海琢司: 河畔林の河川水温への影響に関する熱収支的考察。日林誌, **71**, 387-394 (1989).
- 20) J. S. Griffith: Comparative behavior and habitat utilization of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and cutthroat trout (*Salmo clarki*) in small stream in northern Idaho. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, **29**, 267-273 (1972).
- 21) 柳山義夫, 能勢幸雄, 清水 誠, 松原純子, 小野寺好之, 児玉康雄, 鈴木規夫: 放射性同位元素によるニジマスの天敵の追跡。日本誌, **26**, 863-867 (1960).
- 22) K. Onodera: Carrying capacity in a trout stream. *Bull. Freshw. Fish. Res. Lab.*, **12**, 1-41 (1962).
- 23) 田代文男, 立川 互, 鎌田淡紅郎, 田村栄治, 青江 弘, 矢部芳治: ニジマス。養魚講座 10, 緑書房, 東京, 1974, pp. 46-76.
- 24) W. B. Scott and E. J. Crossman: Freshwater fishes of Canada. *Fish. Res. Bd. Can. Bull.*, **184**, Fish. Res. Bd. Canada, Ottawa, 1973, pp. 184-191.

- 25) 斎藤裕也: ニジマス, 「日本の淡水魚」(川那部浩哉, 水野信彦編), 山と溪谷社, 東京, 1989, pp. 152-155.
- 26) J. W. Hayes: Competition for spawning space between brown trout (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*S. gairdneri*) in a lake inlet tributary, New Zealand. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **44**, 40-47 (1987).
- 27) 丸山 隆: ヤマメ *Salmo (Oncorhynchus) masou masou* (Brevoort) とイワナ *Salvelinus leucomaenis* (Pallas) の比較生態学的研究 I. 由良川上谷における産卵床の形状と立地条件. 日生態会誌, **31**, 269-284 (1981).
- 28) 橋本 進, 石田昭夫: 河川におけるサクラマス幼魚の摂餌について. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, **31**, 13-20 (1977).
- 29) 名越 誠, 酒井寿之: 三重県平倉川におけるアマゴ *Oncorhynchus rhodurus* の体の大きさと食物の関係. 魚類学雑誌, **26**, 1-9 (1980).
- 30) 前川光司: 然別湖産イワナの変異性に関する研究 I. 発育と稚魚期の生活史. 日生態会誌, **27**, 91-102 (1977).
- 31) T. Furukawa-Tanaka: The ecology of salmonid fish in Japanese mountain streams I. food condition and feeding habitat of Japanese charr, *Salvelinus leucomaenis* (Pallas). *Jap. J. Ecol.*, **35**, 481-504 (1985).
- 32) 北野 聡, 中野 繁: 知床半島, 幌別川水系におけるオショロコマ (*Salvelinus malma*) の成長, 性成熟および食性. 知床博物館研究報告, **13**, 1-12 (1991).
- 33) 中野 繁: 河川性サケ科魚類の種内・種間における個体間関係と資源分割. 学位論文, 北海道大学, 札幌, 1991, pp. 1-242.
- 34) G. A. Rose: Growth decline in subyearling brook trout (*Salvelinus fontinalis*) after emergence of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 187-193 (1986).