

ダム建設による遡河回遊型アメマスの陸封化

下田和孝¹・中野 繁²・山本祥一郎³

¹〒061-1433 北海道恵庭市北柏木町3丁目373 北海道立水産孵化場

²〒520-2112 滋賀県大津市上田上平野町字大塚509-3 京都大学生態学研究センター（逝去）

³〒386-0031 長野県上田市小牧1088 水産総合研究センター中央水産研究所

（2001年8月6日受付；2002年1月8日改訂；2002年2月12日受理）

キーワード：アメマス，生活史，ダム建設，陸封化

魚類学雑誌
Japanese Journal of
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2002

Kazutaka Shimoda*, Shigeru Nakano and Shoichiro Yamamoto. 2002. Landlocking of anadromous white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* by damming. Japan. J. Ichthyol., 49(1): 25-32.

Abstract In order to clarify the effects of dams on the life cycle of anadromous white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis*, their life-history traits were studied in both below- and above-dam sections of two rivers in northern Japan. In the below-dam sections, the frequency of smolts was over 55.9%, male mature parr only being captured. In the above-dam sections, however, the frequency of smolts was under 15.2%, the maturity rate of parr being over 54.9% in both sexes. This suggests that the charr life cycle type in the below-dam sections was typically anadromous, compared with a land-locked type in the above-dam sections. The latter sections had lower parr densities compared with the below-dam sections, the fork length of young parr (aged 0⁺ and 1⁺) in the above-dam sections being greater than those in the latter, suggesting that a higher growth rate as a result of low density had led to landlocking of the above-dam population. There was no difference between above- and below-dam sections in the frequency of over threshold size for smoltification (10 cm F.L. in autumn). However, the frequencies of smolts in the below-dam sections were higher than those in the above-dam sections, suggesting that the inhibition of smoltification had promoted maturation as parr in the above-dam sections. The mechanisms of landlocking based on the threshold sizes of maturation and smoltification are discussed.

*Corresponding author: Hokkaido Fish Hatchery, 3-373 Eniwashi, Hokkaido 061-1433, Japan (e-mail: shimodak@fishexp.pref.hokkaido.jp)

回遊型のサケ科魚類では、滝などの物理的な障壁によって隔離されたため、その上流には陸封型の生活史をおくる集団がみられる (Northcote, 1981; Jonsson, 1982; Vuorinen and Berg, 1989; Maekawa et al., 1993). 従来、陸封型個体群の形成は、自然選択による遺伝的变化を伴うと考えられてきた (Northcote, 1981; Jonsson, 1982; Vuorinen and Berg, 1989). しかしながら最近, Morita et al. (2000) はアメマス *Salvelinus leucomaenis* がダム建設によって20年から30年で陸封化されたことを報告し、ダム上流域の個体群は、生息密度が低いこ

とにより、成長速度が高くなるため河川残留型が出現しやすく、遺伝的な変化を伴わなくても陸封化が起こることを示した。アメマスの河川残留型の出現に、幼魚期の成長速度が密接に関係することは山本ほか (1996) によって報告されている。

アメマスの個体群構成は分布域内で変異に富み、分布域の南方では河川残留型の雌雄から構成されるのに対し、分布域の北方では回遊型の雌雄と河川残留型の雄から構成され、両者の中間の地域では雌雄ともに生活史多型を示すことが知られている (Yamamoto et al., 1999). Morita et al. (2000)

の研究が行われた北海道南部のアメマス個体群は雌雄ともに回遊型と河川残留型の双方がみられ(山本ほか, 1996; Yamamoto et al., 1999), ダムによる陸封化は河川残留型の出現頻度の上昇によって達成されたと考えられている (Morita et al., 2000). 一方, 北海道北部のアメマス個体群は典型的な遡河回遊型の生活史を示し, 河川残留型の雌が認められないことから (Yamamoto et al., 1999), 陸封化のプロセスは Morita et al. (2000) が示したものと異なる可能性が考えられる.

サケ科魚類の河川内成熟や銀毛化には幼魚期の体成長や体サイズが関係することが知られている (Thorpe, 1986; Thorpe, 1989). 河川内成熟や銀毛化の開始には幼魚期のある時期に一定の体サイズ(臨界サイズ, threshold size)に達することが重要であり (Skilbrei, 1991; 中野・前川, 1994; Yamamoto and Nakano, 1996; Yamamoto et al., 1999), 一般に河川内成熟は春季に, 銀毛化は降海する前年の夏季以降にそれぞれ進行することが知られている (中野・前川, 1994). また, それぞれの臨界サイズは種間および種内の個体群間で変異が見られ, とりわけ銀毛サイズは個体群間変異が著しい (例えば, Nicieza et al., 1991; Økland et al., 1993; Yamamoto et al., 1999; Jonsson et al., 2001). Yamamoto et al. (1999) はアメマスの降海型の出現頻度が分布の南限地域で低いことを報告し, 南方の個体群ほど銀毛化の臨界サイズが大きく銀毛化が起きづらいとする仮説を示した.

ダム上流での陸封化に関して中野・前川 (1994) は, 隔離にともなう生じる選択圧によって河川内成熟を開始する臨界サイズが体サイズの小さい方向にシフトすることを予想し, 陸封化の前後で体成長に変化が無くてもダム上流の集団では河川残留型の出現頻度が高くなると考えた. 本論文では, 北海道北部の河川でダムによって陸封化されたアメマスの銀毛個体および河川残留個体の出現頻度, ならびにそれらの体サイズと年齢構成を調べ, ダム設置に伴う生活史形質の変化を記載するとともに, 陸封化のプロセスを銀毛化と河川内成熟に関わる臨界サイズに関連して考察する.

調査場所と方法

調査は北海道の北端に位置する礼文島の起登白川および大沢川で行った (Fig. 1). 起登白川は流路長4.7km, 勾配5.5%の河川で, 全流程がAa型 (可児, 1971) の河川形態を示す. 起登白川には河口から約1.5kmの地点に1970年代に建設された取水

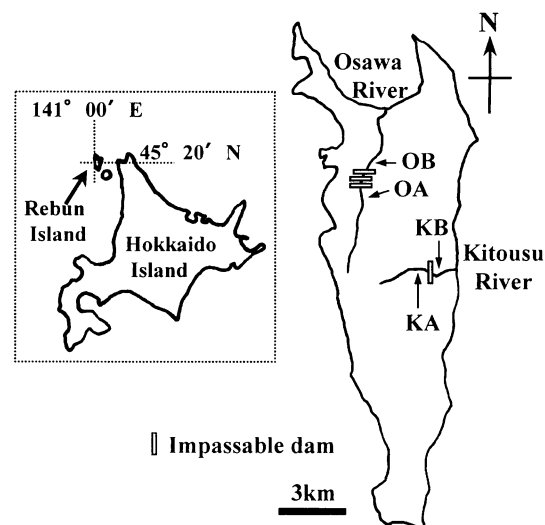


Fig. 1. Map showing location of the study areas. KA and KB are above- and below-dam sections of the Kitousu River, and OA and OB are those of the Osawa River, respectively.

用のダムが存在する. 今回の調査では, このダムから上流域1.0kmを調査区KA, 下流域1.0kmを調査区KBとした. 大沢川は流路長8.6km, 勾配2.1%の河川で, 河口から上流約2kmまではBb型 (可児, 1971) の河川形態を示し, その上流域はAa型 (可児, 1971) の河川形態を示す. 大沢川には河口から約3.5kmの地点に, 1963年以降1基の取水用のダムと2基の砂防ダムが隣接して建設された. 今回の調査では, これらのダム群から上流域1.5kmを調査区OA, 下流域1.5kmを調査区OBとした. 起登白川のダムは落差約5.0mでダムの中段から伏流水を放水する構造となっている. 大沢川のダムのうち最も高いものは落差約2.5mでダム下流側の最大水深は約1mである. いずれも魚道は設置されていないため, これらのダムをアメマスが遡上することは困難であると考えられる. 実際, 調査期間中, 海から遡上したと考えられる個体はダム下流の調査区だけで確認された.

礼文島に生息するアメマスは春季に降海し秋季に成熟する (Yamamoto and Nakano, 1996). 本研究では, 春季の降海期 (1992年の4月29日から5月5日), 夏季 (1992年の7月5日から7月7日) および秋季の成熟期 (1992年の9月4日から9月11日および11月2日から11月7日) にそれぞれ調査を実施し, 各調査区でエレクトリック・ショッカー (スミス・ルート社, モデル12) を用いてアメマスを採集した. 得られた標本はHoar (1976)を

参考に体色からパー (parr) と銀毛個体 (降海個体, smolt) に分けた。パーは背面と体側が褐色で腹面は橙色から白色である。パーの体側には8個から12個の暗褐色のパーマークが並び白色の小班が散在する。パーのうち成熟の認められる個体を河川残留個体 (mature parr), 認められない個体を未分化個体 (immature parr) とした。銀毛個体は背部が緑青色, 体側は銀白色, 腹面は白色で, パーマークは不鮮明である。銀毛個体の背鰭と尾鰭の端部は黒色を呈する。標本は10%中性ホルマリン水溶液で固定した後, 尾叉長の測定および性別と性成熟の判定を行い, 山本ほか(1992)の方法に従い耳石を用いて各個体の年齢を推定した。

ダム上下の調査区間で, 銀毛個体のパーに対する頻度や河川残留個体の未分化個体に対する頻度を比較する際には河川毎に χ^2 検定を行った。調査区内における銀毛個体とパーの体サイズの比較には, 尾叉長を対数変換した値を用いて t -検定を行った。0+および1+パーの体サイズをダム上下の調査区間で比較する際には, 尾叉長を対数変換した値について河川毎に t -検定を行った。河川残留個体の体サイズを調査区間で比較する際には, 尾叉長を対数変換した値についてダムの上下を固定因子, 河川を変量因子とした混合型の2元配置分散分析を行った。

礼文島のアメマス個体群では, 秋季に尾叉長10 cmに達した個体が翌年銀毛化することが知られている (Yamamoto and Nakano, 1996)。また, 一般にサケ科魚類では河川内成熟した個体は翌年ほとんど銀毛化しないとされている (Thorpe, 1986)。このことから, 本研究では成熟期に採集された個体のうち尾叉長10 cm以上でかつ未成熟な個体を銀毛候補個体と定義した。こうした個体がサンプル中に占める比率を調べ, ダムの上下の調査区間で χ^2 検定を用いてその頻度を比較した。

パーの生息密度を推定するため, 1992年7月5日から7月7日までの期間に, 各調査区でエレクトリック・ショッカーを用いてPetersen法による標識-再捕調査を行った。この調査は, 各調査区に設定した流路長153 mから434 mの標識-再捕調査水域で行った。標識-再捕調査水域では, 先述の固定用サンプルの採集は行っていない。また, 河川生活期のサケ科魚類は定住性が高いことから (Nakano et. al., 1990), 降海期の調査から生息密度調査までの間に固定サンプル採集水域と標識-再捕調査水域との間でアメマスの移出入は無かったものとみなした。

個体数 N およびその分散 $V(N)$ の推定式は以下の通りである (久野, 1986)。ただし M は標識魚の個体数, n は再捕獲時の個体数, m は再捕獲された標識魚の個体数である。なお, 再捕獲は標識放流の翌日に行った。

$$N = Mn/m$$

$$V(N) = Mn(M-m)(n-m)/m^3$$

本研究では個体数の推定値を標識-再捕調査水域の面積で除して生息密度とした。標識-再捕調査水域の面積は流路長と平均川幅の積とした。川幅は標識-再捕調査水域毎に30箇所から42箇所を測定した。標識-再捕調査水域の面積 (および平均川幅) は調査区KAで570.6 m² (2.09 m), 調査区KBで260.1 m² (1.70 m), 調査区OAで1124.1 m² (2.59 m), 調査区OBで935.4 m² (2.96 m)であった。調査区間における推定生息密度の差の検定には z -検定 (久野, 1986) を用いた。下式で求められる z 値が基準値 ($p < 0.05$ なら1.96, $p < 0.01$ なら2.58) より大きい場合にその差は有意と判定した。ただし N_1 および N_2 は生息密度の推定値, V_1 および V_2 は各推定値の分散である。

$$z = (N_1 - N_2) / \sqrt{V_1 + V_2}$$

結 果

降海期の体サイズ分布

降海期に採捕された個体の尾叉長分布をFig. 2に示した。ダム下流の個体群では銀毛個体の尾叉長はパーよりも有意に大きく (t -検定, 起登臼川, 雌, $t=8.58$, $p < 0.001$; 起登臼川, 雄, $t=7.94$, $p < 0.001$; 大沢川, 雌, $t=12.21$, $p < 0.001$; 大沢川, 雄, $t=10.41$, $p < 0.001$)。ダム下流の個体群はパーから構成される尾叉長の小さい小型群と銀毛個体から構成される尾叉長の大きい大型群とに区分された。一方, ダム上流の個体群は銀毛個体のサンプル数が少なく, これらの区間では銀毛個体とパーの体サイズの比較はできなかった。銀毛個体の最小尾叉長は雌で11.7 cm, 雄で11.2 cmであった。このサイズを越える個体が個体群に占める比率をダム上下の調査区間で比較したところ, 上記のサイズを越える個体がサンプル中に占める比率は雌雄ともダム上流の調査区で有意に高かったが (χ^2 検定, $df=1$, 起登臼川, 雌, ダム上流, 82.5%, ダム下流, 46.2%, $\chi^2=12.67$, $p < 0.001$; 起

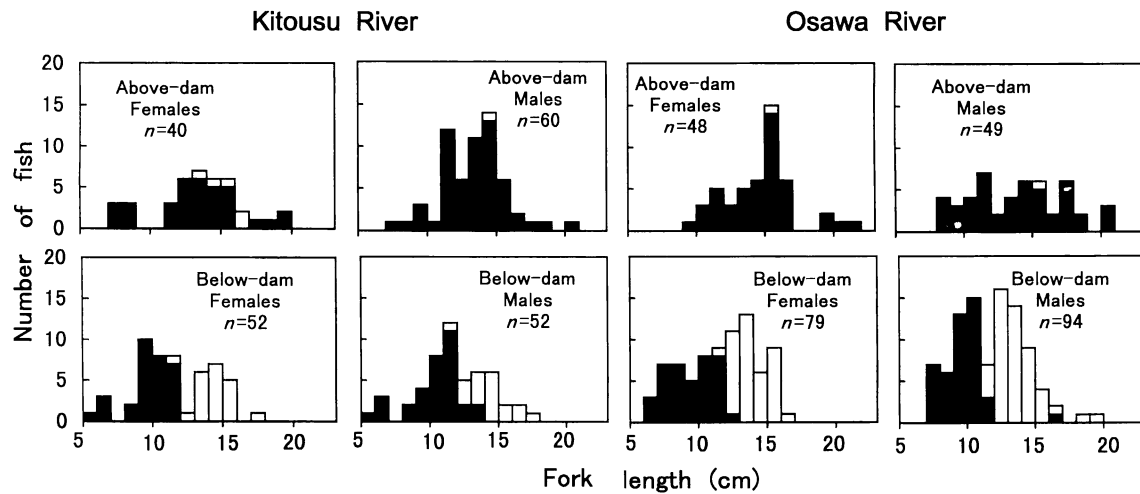


Fig. 2. Fork length distributions of white-spotted charr in the above-dam and below-dam sections during the smolting season. ■, parr; □, smolt.

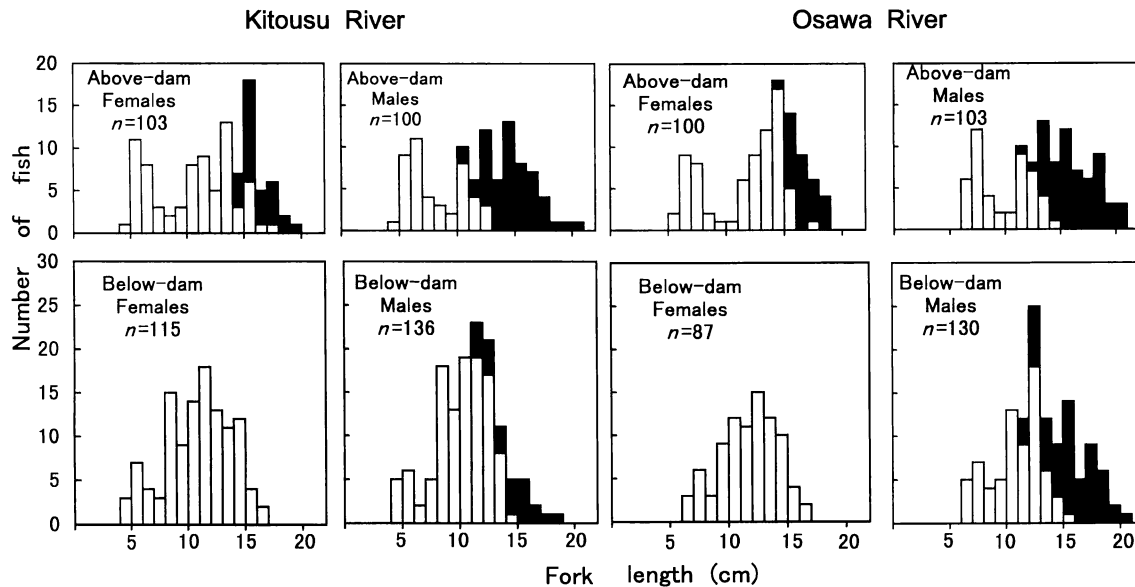


Fig. 3. Fork length distributions of white-spotted charr in the above-dam and below-dam sections during the breeding season. ■, mature parr; □, immature parr.

登臼川, 雄, ダム上流, 90.0%, ダム下流, 65.4%, $\chi^2=10.03$, $p=0.002$; 大沢川, 雌, ダム上流, 87.5%, ダム下流, 55.7%, $\chi^2=13.82$, $p<0.001$; 大沢川, 雄, ダム上流, 77.6%, ダム下流, 57.5%, $\chi^2=5.67$, $p=0.017$), このうち銀毛個体の占める比率はダム上流の調査区で有意に低かった (χ^2 検定, 起登臼川, 雌, ダム上流, 15.2%, ダム下流, 87.5%, $\chi^2=29.32$, $p<0.001$; 起登臼川, 雄, ダム上流, 1.8%, ダム下流, 55.9%, $\chi^2=36.68$, $p<$

0.001; 大沢川, 雌, ダム上流, 2.4%, ダム下流, 90.9%, $\chi^2=67.51$, $p<0.001$; 大沢川, 雄, ダム上流, 2.6%, ダム下流, 74.1%, $\chi^2=73.07$, $p<0.001$).

成熟期の体サイズ分布

成熟期の尾叉長分布を Fig. 3 に示した. 河川残留個体はダム下流の個体群では雄だけに認められたのに対し, ダム上流の個体群では雌雄ともに確認された. ダム上流の個体群では, 最小成熟尾叉

長（雌，14.1 cm，雄，10.7 cm）以上の個体のうち，河川残留個体の比率は起登臼川では雌で71.8%，雄で83.1%，大沢川では雌で54.9%，雄で72.5%であった．一方，ダム下流の個体群では，最小成熟尾叉長以上の個体のうち，河川残留個体の比率は起登臼川の雄で31.2%，大沢川の雄で57.4%であり，雄の河川残留個体の比率はダム上流の個体群で有意に高かった（ χ^2 検定，起登臼川， $\chi^2=38.40$ ， $p<0.001$ ；大沢川， $\chi^2=4.41$ ， $p=0.036$ ）．また，雄の河川残留個体の尾叉長はダム上下の調査区間で有意差は認められなかった（Table 1）．

未分化個体中に銀毛候補個体が占める比率は，雌ではダム上下の調査区間で有意差が認められず（ χ^2 検定，起登臼川，ダム上流，61.3%，ダム下流，64.3%， $\chi^2=0.12$ ， $p=0.674$ ；大沢川，ダム上流，70.8%，ダム下流，75.9%， $\chi^2=0.51$ ， $p=0.474$ ），雄ではダム下流の調査区で高かった（ χ^2 検定，起登臼川，ダム上流，32.6%，ダム下流，57.1%， $\chi^2=7.85$ ， $p=0.005$ ；大沢川，ダム上流，50.1%，ダム下流，

69.4%， $\chi^2=3.97$ ， $p=0.046$ ）．

銀毛個体および河川残留個体の年齢

ダム下流の個体群における銀毛個体の年齢は2+から5+の範囲であった（Fig. 4）．銀毛個体の年齢構成については河川差が認められ（ χ^2 検定，雌， $\chi^2=14.45$ ， $p=0.002$ ；雄， $\chi^2=17.70$ ， $p=0.001$ ），起登臼川では3+の個体が最も多く，大沢川では2+の個体が最も多かった．両河川とも銀毛個体の60%以上が3+以下であった．

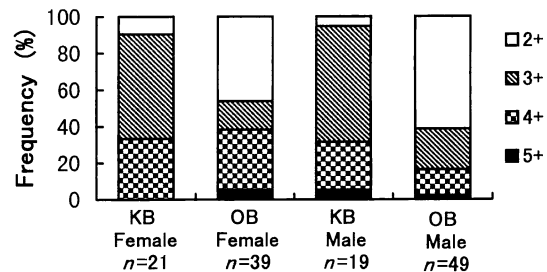


Fig. 4. Age composition of smolt in the below-dam sections.

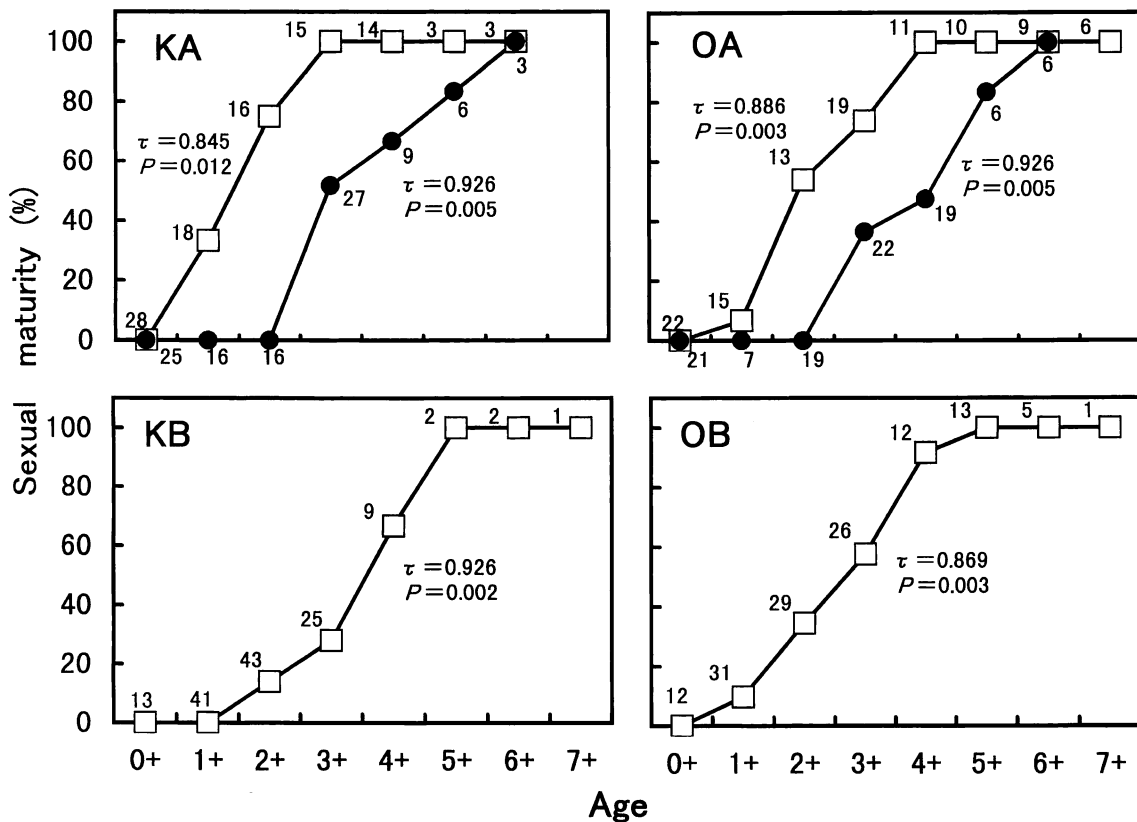


Fig. 5. Sexual maturity rates plotted against age of females (●) and males (□). Figures above and below symbols are sample sizes of males and females, respectively. Kendall's correlation coefficients (τ) and observed significance levels (p) are shown.

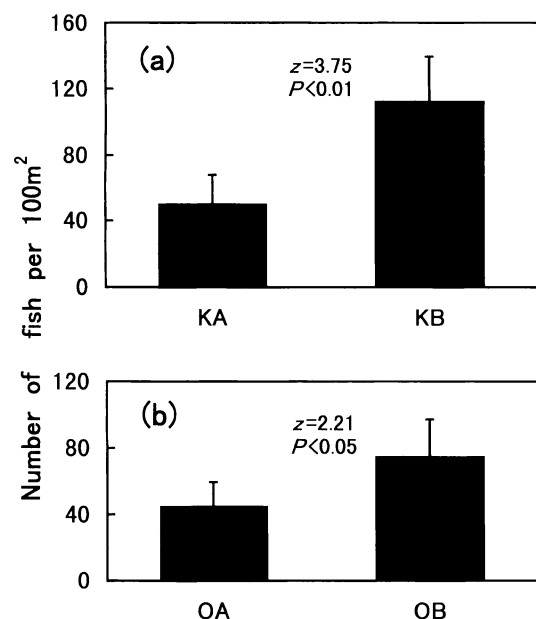


Fig. 6. Population density of white-spotted charr parr in the Kitousu (a) and Osawa Rivers (b). KA and OA, above-dam sections; KB and OB, below-dam sections. Vertical bars represent 95% confidence intervals. Figures indicate z-test results (Kuno, 1986) between the above- and below-dam sections.

河川残留型の最低成熟年齢は雄で1⁺、雌で3⁺であった (Fig. 5)。成熟率は年齢とともに高くなる傾向を示し、成熟率が50%を超える年齢は、雌では3⁺から5⁺、雄ではダム上流の調査区で2⁺、ダム下流の調査区で3⁺から4⁺であった。

パーの生息密度および体サイズの推移

パーの推定生息密度は両河川ともダムの下流に位置する調査区で有意に高かった (Fig. 6)。0⁺および1⁺パーの尾叉長を Fig. 7 に示した。パーの尾叉長については0⁺の7月には調査区間で有意差は認め

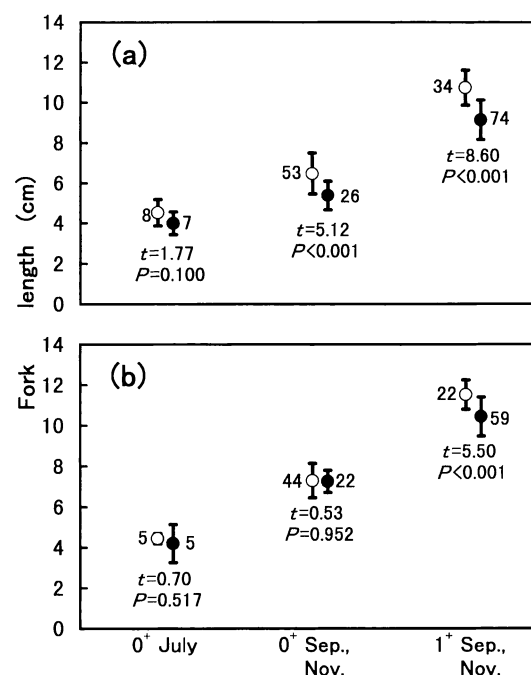


Fig. 7. Mean fork lengths of white-spotted charr parr in the Kitousu (a) and Osawa Rivers (b). ○, above-dam sections; ●, below-dam sections. Vertical bars represent standard deviations. Figures with symbols indicate sample sizes. Figures below symbols are results of t-test between the above- and below-dam sections.

められなかったが、起登臼川では0⁺秋季と1⁺秋季に、大沢川では1⁺秋季にそれぞれ有意差が認められ、ダム上流の調査区で大きい傾向が認められた (Fig. 7)。

考 察

本研究の結果から、ダム下流の個体群は雌雄の降海個体と雄の河川残留個体から構成されたと考えられ、これは北海道北部における遡河回遊型のアメマス個体群の特徴 (Yamamoto and Nakano, 1996; Yamamoto et al., 1999) と良く一致することが示された。一方、ダム上流の個体群ではサンプル中に占める銀毛個体の割合は低かった。銀毛個体の最小尾叉長に達している個体の頻度はダム上流の個体群で高くなっていることから、ダム上流の個体群では銀毛化する個体の頻度が低いと推察される。調査区間に設置されたダムは降海個体の遡上を完全に妨げるため、ダム上流の集団の繁殖は河川残留個体のみによってなされたと考えられ、これらは陸封型の生活史に相当するものと考えら

Table 1. Mixed-model two-way ANOVA of the effect of section (fixed), river (random) and their interaction on fork length of mature parr males of white-spotted charr during the maturation season.

	df	Mean square	F-value	P
Section	1	0.014	108.00	0.061
River	1	0.070	550.90	0.027
Section×River	1	<0.001	0.04	0.853
Error	190	0.004		

れる。今回設定した調査区はダムを境に隣接しており、流程に沿った物理的環境の違いが生活史形質に影響を及ぼしているとは考え難い。したがって、ダムの上下の調査区間にみられた生活史の違いはダム建設後に形成されたと推察される。

ダム下流の個体群では河川残留型の雌が認められないことから、ダム建設による陸封化のプロセスを説明するには、ダム上流域における河川残留型雌の出現機構を明らかにする必要がある。サケ科魚類の河川内成熟には幼魚期の体成長が関係することが知られ、幼魚期のある時期に一定の臨界サイズに達した個体が河川内で成熟すると考えられている (Thorpe, 1986)。例えばサクラマス *Oncorhynchus masou* の雄では、春季の成長率が高く夏期までに尾叉長7cmに達した個体が河川残留型として成熟する (宇藤, 1976)。アメマスの雄では5月に体長11cmに達した個体はその年の秋に成熟することが知られている (中野・前川, 1994)。また、アメマスの雌についても、山本ほか (1996) が河川残留型雌の出現に河川生活期の成長が関係することを報告している。Morita et al. (2000) は、ダム上流の個体群は下流の個体群と比べて生息密度が低いため幼魚の成長が速くなっていることを示し、このことがダム上流の個体群における高い河川内成熟率に関係すると考察している。本研究の結果もこの報告とほぼ一致し、ダム上流の個体群は成長速度が高いため、雌個体の多くが春季には成熟への臨界サイズに達し、秋季に成熟しているものと推察される。

一方、サケ科魚類においては幼魚期の成長は銀毛化とも関係することが知られている (Thorpe, 1986; Hirata et al., 1988; Yamamoto and Nakano, 1996)。本研究ではYamamoto and Nakano (1996) の報告に基き、成熟期に採集された個体のうち尾叉長10cm以上でかつ未成熟な個体を銀毛候補個体と定義した。雌の銀毛候補個体の頻度にダムの上下流間で差は認められなかったが、銀毛の出現頻度はダム上流の調査区で顕著に低かった。このことはダム上流の個体群では銀毛化への臨界サイズに達しても多くの個体が銀毛化しないことを示唆する。ダム下流の個体群では降海個体の60%以上の個体が3⁺の春までに銀毛化するのに対し、ダム上流の雌が成熟を開始する年齢は3⁺の秋以降であった。このことから、ダム上流の雌は銀毛化が抑制されたことによって河川内で大型高齢となり、成熟を開始する臨界体サイズに達し河川残留型に分化するものと考えられる。したがって、ダム建

設による陸封化がダム上流の個体群における銀毛化の抑制をもたらすと推察される。

本研究を実施した河川のダム下流域や礼文島の他河川 (Yamamoto and Nakano, 1996) では河川残留型雌が確認されていないことから、陸封化の初期においてダム上流域で繁殖を行った雌個体の出現機構は不明である。中野・前川 (1994) はダムの建設直後はダム上流の個体群でも降海個体が多数出現したため生息密度が著しく低下し、その結果幼魚の成長速度が高まり、ごく少数の河川残留型雌が出現したと推測している。さらに、こうした河川残留型雌による交配が繰り返された結果、成熟を開始する臨界サイズが小型方向へシフトし、より小さな体サイズでも成熟するようになり、幼魚の成長速度がダム建設以前と同程度に低下しても多くの個体が河川内で成熟すると予想している (中野・前川, 1994)。本研究でダムの上流域の調査区で得られた河川残留型雌の最小成熟尾叉長は14.1cmであった。この値は山本ほか (1996) が北海道南部の個体群について報告した値 (12.7cm) と比べ小さくはなかった。雄についても河川残留型の尾叉長はダムの上下流間で有意差は認められなかった。これらのことから、中野・前川 (1994) が予想したような、成熟に関わる臨界サイズの小型化は実際には起きていないことが示唆される。

ダム上流の個体群では、銀毛降海した個体が繁殖することはないため、降海型の遺伝子は常に排除されてきたと考えられる。サケ科魚類の生活史分岐の決定に遺伝的要因が関与することがブラウントラウト *Salmo trutta* (Jonsson, 1982)、およびホッキョクイワナ *Salvelinus alpinus* (Nordeng, 1983) で知られている。このことから、ダム上流の個体群では銀毛化を促進する遺伝子頻度が低下し、その結果として銀毛化が抑制された可能性が考えられる。今後、ダム建設に伴うアメマスの陸封化プロセスを解明するためには、体成長と成熟との関係、銀毛化の抑制機構および生活史の遺伝性について明らかにする必要がある。

謝 辞

北海道大学大学院地球環境科学研究科の小野有五教授には本報の全般にわたり御指導をいただいた。現地調査に際しては香深漁業協同組合の湯田博明氏に多くの協力をいただいた。ここに厚くお礼申し上げる。

引用文献

- Hirata, T., A. Goto and F. Yamazaki. 1988. Individual growth and smoltification of juvenile masu salmon, *Oncorhynchus masou* Brevoort, under rearing conditions. J. Fish Biol., 32: 77–84.
- Hoar, W. S. 1976. Smolt transformation: evolution, behavior, and physiology. J. Fish. Res. Board Can. 33: 1233–1252.
- Jonsson, B. 1982. Diadromous and resident trout *Salmo trutta*: is their difference due to genetics? Oikos, 38: 297–300.
- Jonsson, B., N. Jonsson, E. Brodtkorb and P. J. Ingerbrigtsen. 2001. Life-history traits of brown trout vary with the size of small streams. Func. Ecol., 15: 310–317.
- 可児藤吉. 1971. 溪流棲昆虫の生態 (復刻版), 可児藤吉全集. 思索社, 東京. 427 pp.
- 久野英二. 1986. 動物の個体群動態研究法 I. 共立出版株式会社, 東京. 114 pp.
- Maekawa, K., T. Hino, S. Nakano and W. W. Smoker. 1993. Mate preference in anadromous and landlocked Dolly Varden (*Salvelinus malma*) females in two Alaskan streams. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 50: 2375–2379.
- Morita, K., S. Yamamoto and N. Hoshino. 2000. Extreme life history change of white-spotted char (*Salvelinus leucomaenis*) after damming. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 57: 1300–1306.
- Nakano, S., T. Kachi and M. Nagoshi. 1990. Restricted movement of fluvial form red-spotted masu salmon, *Oncorhynchus masou rhodurus*, in a mountain stream, central Japan. Japan. J. Ichthyol., 37: 158–163.
- 中野 繁・前川光司. 1994. イワナ—生活史変異と人為的環境変化. 後藤 晃・塚本勝巳・前川光司 (編), pp. 86–100. 川と海を回遊する淡水魚. 東海大学出版会, 東京.
- Nicieza, A. G., F. Braña and M. M. Toledo. 1991. Development of length-bimodality and smolting in wild stocks of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under different growth conditions. J. Fish Biol., 38: 509–523.
- Nordeng, H. 1983. Solution to the “char problem” based on Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in Norway. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 1372–1387.
- Northcote, T. G. 1981. Juvenile current response, growth and maturity of above and below waterfall stocks of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. J. Fish Biol., 18: 741–751.
- Økland, F., B. Jonsson, A. J. Jensen and L. P. Hansen. 1993. Is there a threshold size regulating seaward migrating of brown trout and Atlantic salmon? J. Fish Biol., 42: 541–550.
- Skilbrei, O. T. 1991. Importance of threshold length and photoperiod for the development of bimodal length-frequency distribution in Atlantic salmon (*Salmo salar*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 48: 2163–2172.
- Thorpe, J. E. 1986. Age at first maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*: freshwater period influences and conflicts with smolting. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 89: 7–14.
- Thorpe, J. E. 1989. Developmental variation in salmonid populations. J. Fish Biol. 35: 295–303.
- 宇藤 均. 1976. サクラマス *Oncorhynchus masou* Brevoort の降海型と河川残留型の分化機構に関する研究. 1. 早熟な河川残留型の体成長と性成熟. 北海道大学水産学部研究彙報, 26: 321–356.
- Vuorinen, J. and O. K. Berg. 1989. Genetic divergence of anadromous and nonanadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the River Namsen, Norway. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 46: 406–409.
- 山本祥一郎・中野 繁・徳田幸憲. 1992. 人造湖におけるイワナ *Salvelinus leucomaenis* の生活史変異とその分岐. 日本生態学会誌, 42: 149–157.
- Yamamoto, S. and S. Nakano. 1996. Growth and development of a bimodal length-frequency distribution during smolting in a wild population of white-spotted charr in northern Japan. J. Fish Biol., 48: 68–79.
- 山本祥一郎・高橋芳明・北野 聡・後藤 晃. 1996. 北海道南部の河川におけるアメマスの河川残留型雌. 魚類学雑誌, 43: 101–104.
- Yamamoto, S., K. Morita and A. Goto. 1999. Geographic variations in life-history characteristics of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*). Can. J. Zool., 77: 871–878.

Appendix 1. Mark-release-recapture data for white-spotted charr in the Kitousu (KA and KB) Osawa Rivers (OA and OB) in July 1992.

	KA	KB	OA	OB
<i>M</i>	131	134	240	298
<i>n</i>	115	120	235	308
<i>m</i>	53	55	112	131

KA and OA, Above-dam sections; KB and OB, below dam sections. *M*, number of marked fish; *n*, number of fish at recapture; *m*, number of marked fish at recapture.