

中禅寺湖流入河川に生息するサケ科魚類2種の当歳魚の生息環境

若林 輝^{1,5}・中村智幸²・久保田仁志³・丸山 隆⁴

¹〒108-8477 東京都港区港南4-5-7 東京水産大学資源育成学科

²〒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内水面利用部

³〒324-0404 栃木県那須郡湯津上村佐良土2599 栃木県水産試験場

⁴〒108-8477 東京都港区港南4-5-7 東京水産大学海洋環境学科

⁵現住所：〒105-0004 東京都港区新橋6-14-5 株式会社地球丸

(2002年5月30日受付；2003年4月28日改訂；2003年5月6日受理)

キーワード：ホンマス，ブラウントラウト，当歳魚，生息環境

魚類学雑誌

Japanese Journal of
Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2003

Teru Wakabayashi, Tomoyuki Nakamura*, Hitoshi Kubota and Takashi Maruyama. 2003. Comparison of the microhabitats of two sympatric underyearling salmonids in an inlet stream of Lake Chuzenji, central Japan. *J. Ichthyol.*, 50(2): 123–130.

Abstract Growth and microhabitat characteristics, including distance from bank, water velocity, water depth and distance from river substrates at focal points of underyearlings of sympatric honmasu salmon *Oncorhynchus masou*, which is considered as a hybrid of masu salmon *O. m. masou*, red-spotted masu salmon *O. m. ishikawai* and biwa salmon *O. m. subsp.*, and brown trout *Salmo trutta* were investigated from early June to mid September in 1996 in the Toyamasawa River, discharging into Lake Chuzenji, central Japan. Both fork length and body weight of honmasu salmon were greater than those of brown trout throughout the study period. Honmasu salmon focal points were located further from the bank, in faster water velocity, and were deeper and further from the substrate than those of brown trout in each study month, except for distance from the bank after August. Comparison of focal point environments for honmasu salmon and brown trout of equal size classes (fork length 5 mm intervals) showed that the former took positions further from the substrate. However, no significant differences were apparent in other environmental factors between the two species. The results indicated that *minimal* differences existed in habitat selection between honmasu salmon and brown trout for the same body sizes, suggesting that competition for microhabitats between underyearlings of honmasu salmon and brown trout was reduced by their different body sizes resulting from different hatching periods.

*Corresponding author: Freshwater Fisheries and Environment Division, National Research Institute of Fisheries Science, Fisheries Research Agency, 1088 Komaki, Ueda, Nagano 386-0031, Japan (E-mail: ntomo@fra.affrc.go.jp)

複数のサケ科魚類が同所的に生息することは自然界でもよくみられる（例えばNilson and Northcote, 1981; Hayes, 1987; Fausch, 1993; Nakano and Kaeriyama, 1995）。一方、近年日本の河川や湖沼では、過去数十年にわたってさかんに行われて

きたサケ科魚類の種苗放流の結果、もともとその水域に生息していなかった日本の他の地域の在来種や海外からの移入種が新たに混在するようになった水域が増えている（丸山, 1981; Nakano, 1995; 中野・谷口, 1996）。自然分布と人為分布

のいずれの場合でも、同じ水域においてふ化したサケ科魚類の当歳魚は、同種間ならびに異種間で激しい社会的干渉を引き起こし、そのことが生残率や成長速度あるいは生息場所の利用様式などに強く影響する（中野・谷口, 1996）。

筆者らは、日本国内でも多種のサケ科魚類が生息する水域のひとつである栃木県中禅寺湖の4本の流入河川において、ホンマス *Oncorhynchus masou*, ブラウントラウト *Salmo trutta*, イワナ *Salvelinus leucomaenoides* の産卵生態を調査した（若林ほか, 2002）。ホンマスはサクラマス群3亜種（サクラマス *O. m. masou*, サツキマス *O. m. ishikawai*, ビワマス *O. m. subsp.*）の交雑種であると考えられているが（北村章二氏, 私信）、サクラマス群とイワナはいずれも日本では在来種であり、両種が同所的に生息する場合の産卵生態は研究されている（丸山, 1981; 中村, 1998, 1999; 久保田ほか, 2001）。また、筆者らによる研究により、両種に外来種であるブラウントラウトが加わった場合に起きる繁殖生態の概要が明らかになった（若林ほか, 2002）。しかし、稚魚や幼魚の生態の種間差や相互作用については、サクラマス群とイワナについては研究されているが（久保田ほか, 2001）、サクラマス群とブラウントラウトについては知見がない。

そこで本研究は、日本におけるサケ科在来種と移入種の相互関係を明らかにする研究の一環として、中禅寺湖流入河川においてホンマスとブラウントラウトの稚・幼魚の成長と生息場所の環境要因を調査し、生活期初期における2種の共存機構と競争関係を明らかにすることを目的に行った。なお、サクラマス群の稚・幼魚の生息場所選択性については、現在のところ亜種間で顕著な相違は報告されていないので、本研究ではホンマスをサクラマス群を代表する一種（交雑種）として扱った。

調査場所と方法

調査区間 中禅寺湖の流入河川である外山沢の中流部（河口から2000~2800m上流、流程800m）において調査を行った（Fig. 1）。調査区間の環境の概要については前報（若林ほか, 2002）を参照されたい。なお、この調査区間では、ホンマスとブラウントラウトの稚・幼魚は区間全体にほぼ同じ密度で分布していた（若林、未発表）。

定位点・体サイズ 1996年6月上旬（8日）、6月下旬（25日）、7月上旬（9日）、同月下旬（22日）、

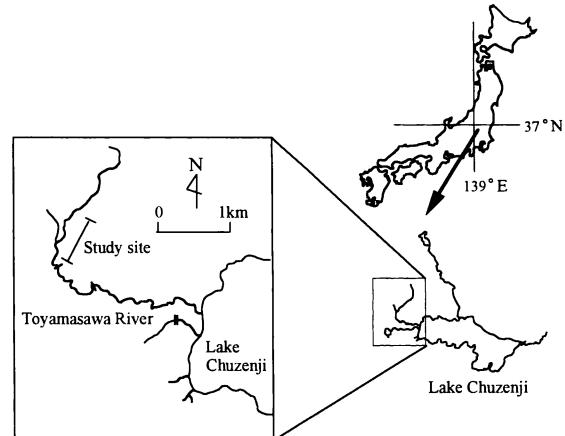


Fig. 1. Location of study area.

8月上旬（6日）、同月下旬（22日）に、ホンマスとブラウントラウトの体サイズと定位点の環境条件を調査した。ここで定位点とは、個体がそこを基点として摂餌を繰り返す場所とした。水中観察を行い、定位している当歳魚を見つけたら、定位点直下の川底に目印として円形の鉛板（釣り用のオモリ、直径約4mm）を置き、その個体を手網または毛鉤を用いて採捕した。採捕個体については、その場でジ・フェノキシエタノールによって麻酔し、尾叉長を0.5mm、体重を0.1gの単位でそれぞれ計測し、麻酔から醒めた後に採捕場所に放流した。

定位点の環境要因については、岸から定位点までの距離、定位点の流速と水深、川底から定位点までの距離をそれぞれ計測した。流速については、CR-7型回転式小型流速計（Tanida et al., 1985）を用いて計測した。

なお、採捕に際しては、昼間だけでなく、同日の夜間に懐中電灯と手網を用いる方法も併用して行い、これらの個体も加えて成長の解析を行った。

統計検定 2標本の中央値の差の検定には Mann-Whitney のU検定、3標本以上の中央値の差の検定には Kruskal-Wallis の検定、2要因の相関の検定には Spearman の順位相関検定をそれぞれ用いた。

結 果

成長 6月上旬の尾叉長と体重（平均±1標準偏差）は、ホンマスではそれぞれ 44.8 ± 6.9 mm, 0.9 ± 1.5 gであった（Fig. 2a, 2b）。その後、尾叉長、体重ともに徐々に増加し、9月中旬にはそれぞれ 80.2 ± 13.5 mm, 5.9 ± 3.0 gと、6月上旬に比べて尾叉長で約1.8倍、平均体重で約6.6倍にそれぞれ増

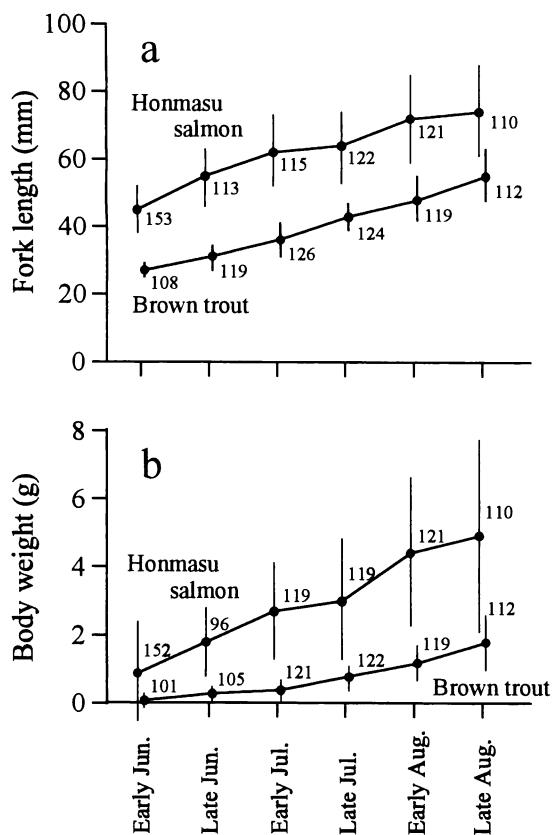


Fig. 2. Seasonal changes in fork length and body weight of underyearlings of honmasu salmon and brown trout in the Toyamasawa River in 1996. Dots, vertical bars and numbers indicate means, standard deviations and sample sizes, respectively.

加した。

ブラウントラウトでは、6月上旬の尾叉長と体重はそれぞれ 26.7 ± 2.6 mm, 0.1 ± 0.1 gであったものが、その後徐々に増加し、9月中旬にはそれぞれ 69.5 ± 9.0 mm (6月上旬の約2.6倍), 3.7 ± 1.3 g (同約37.0倍) になった (Fig. 2a, 2b)。

尾叉長と体重を調査時期ごとに種間でそれぞれ比べると、両者ともにすべての調査時期において有意差がみとめられ (Mann-Whitney の U 検定: 尾叉長, $-13.8 \leq z \leq -2.9$, $0.01 < P < 0.0001$; 体重, $-13.5 \leq z \leq -2.8$, $0.01 < P < 0.0001$), いずれの調査時期でもブラウントラウトに比べてホンマスのほうが大きかった。

岸からの距離 岸から定位点までの距離は、ホンマスでは調査期間を通じて 76.6 ± 129.3 – 129.5 ± 80.7 cm の範囲で、調査時期の間で有意差はみとめられなかった (Kruskal-Wallis の検定, $df=5$, $H=13.2$, $P>0.05$) (Fig. 3a)。一方、ブラウントラウト

では調査時期の間で有意差がみとめられ ($df=5$, $H=34.2$, $P<0.0001$), 6月上旬の 56.6 ± 47.3 cm から8月下旬の 116.5 ± 76.0 cm へと徐々に増加した。

岸から定位点までの距離を調査時期ごとに種間で比べると、6月上旬から7月下旬にかけては有意差がみとめられ (Mann-Whitney の U 検定, $-3.0 \leq z \leq -2.1$, いずれの調査時期にも $P<0.05$), ホンマスのほうが岸から離れた場所に定位していた。しかし、8月上旬以降には種間で有意差はみとめられなかった ($-1.6 \leq z \leq -0.8$, $P>0.05$)。

流速 定位点の流速については、ホンマスでは調査時期の間で有意差はみとめられず (Kruskal-Wallis の検定, $df=5$, $H=5.6$, $P>0.05$), 調査期間を通じて 21.6 ± 10.4 – 26.5 ± 11.3 cm/s の範囲であった (Fig. 3b)。一方、ブラウントラウトでは調査時期の間で有意差がみとめられ ($df=5$, $H=20.7$, $P<0.001$), 6月上旬の 9.5 ± 8.8 cm/s から8月下旬の 15.1 ± 8.8 cm/s へと徐々に増加した。

定位点の流速を種間で比べると、すべての調査時期で有意差がみとめられ (Mann-Whitney の U 検定, $-5.9 \leq z \leq -2.1$, $P<0.05$), いずれの調査時期にもホンマスのほうが流速の大きな場所に定位していた。

水深 定位点の水深については、ホンマスでは調査時期の間で有意差がみとめられ (Kruskal-Wallis の検定, $df=5$, $H=36.4$, $P<0.0001$), 6月上旬の 19.8 ± 7.2 cm から8月下旬の 29.4 ± 10.8 cm へと徐々に増加した (Fig. 3c)。ブラウントラウトの定位点の水深についても調査時期の間で有意差がみとめられ ($df=5$, $H=63.5$, $P<0.0001$), 6月上旬の 13.2 ± 5.7 cm から8月下旬の 24.3 ± 11.1 cm へと徐々に増加した。

水深を種間で比べると、すべての調査時期で有意差がみとめられ (Mann-Whitney の U 検定, $-5.9 \leq z \leq -2.1$, $P<0.05$), いずれの調査時期にもホンマスのほうが水深の大きな場所に定位していた。

川底からの距離 川底から定位点までの距離については、ホンマスでは調査時期の間で有意差がみとめられ (Kruskal-Wallis の検定, $df=5$, $H=18.3$, $P<0.01$), 6月上旬から7月下旬にかけての 2.1 ± 1.9 – 2.9 ± 2.5 cm から、8月上旬から8月下旬にかけての 4.2 ± 4.2 – 4.3 ± 3.1 cm へと増加した (Fig. 3d)。一方、ブラウントラウトでも調査時期の間で有意差がみとめられ ($df=5$, $H=27.2$, $P<0.0001$), 本種の場合は6月上旬の 0.1 ± 0.4 cm から8月上旬の 0.7 ± 0.9 cm へと徐々に増加した。

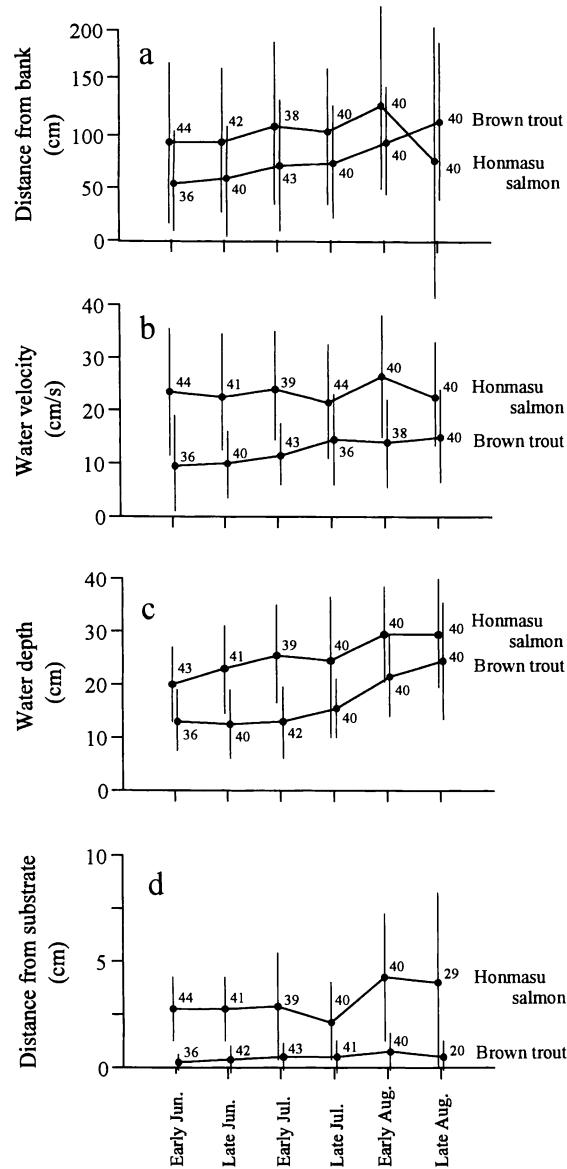


Fig. 3. Seasonal changes in environmental characteristics at focal points of underyearlings of honmasu salmon and brown trout in the Toyamasawa River in 1996. Dots, vertical bars and numbers indicate means, standard deviations and sample sizes, respectively.

川底から定位点までの距離を種間で比較すると、すべての調査時期で有意差がみとめられ (Mann-Whitney の *U* 検定, $-7.5 \leq z \leq -5.4$, $P < 0.0001$)、いずれの時期にもホンマスのほうが川底から離れた位置に定位していた。

体サイズと定位点の環境要因との関係 採捕個体の尾叉長と定位点の環境要因（岸から定位点までの距離、定位点の流速と水深、川底から定位点までの距離）との間には、両種ともにすべての要

因について正の相関がみとめられ (Spearman の順位相関検定、すべて $P < 0.0001$: Fig. 4)、体サイズが大きくなるにしたがって、いずれの要因の数値も増大した。

同じ体サイズでの定位点環境の種間比較 尾叉長 35–65 mm の個体を 5 mm ごとのグループに分け、同じ体サイズグループごとに定位点の環境要因を種間で比較した (Table 1)。なお、同時期の体長はブラウントラウトに比べてホンマスのほうが常に大きかったため、体サイズのグループ分けにあたっては、異なる時期の採捕個体のデータを使用した。

環境要因のうち、川底から定位点までの距離については、すべての体サイズグループで有意差がみとめられ (Mann-Whitney の *U* 検定, $-5.9 \leq U_{\text{cal}} \leq 16.5$, 60–65 mm の体サイズグループでは $P < 0.001$ 、その他の体サイズグループでは $P < 0.0001$)、ホンマスのほうが川底から離れた場所に定位していた。また、定位点の流速については、40–45 mm, 55–60 mm, 60–65 mm の体サイズグループにおいて種間で有意差がみとめられ (40–45 mm, $U_{\text{cal}} = 276.5$, $P < 0.01$; 55–60 mm, $U_{\text{cal}} = 186.0$, $P < 0.05$; 60–65 mm, $z = -3.120$, $P < 0.01$)、これらの体サイズグループではホンマスのほうが流速の大きい場所に定位していた。岸からの距離と水深については、いずれの体サイズグループにおいても種間で有意差はみとめられなかった ($31.5 \leq U_{\text{cal}} \leq 478.5$, $P > 0.05$)。

考 察

河川型サケ科魚類の当歳魚では、成長段階によって生息場所を変化させることが多くの種で知られている (Lister and Genoe, 1970; Everest and Chapman, 1972; Symons and Heland, 1978; 名越ほか, 1988; 久保田ほか, 2001)。三重県の雲出川支流平倉川におけるアマゴの稚魚の浮上時期は 4 月であり、産卵床から浮上直後の稚魚は川岸近くの流れが緩やかで水深の浅い“たまり”に生息し、一定期間をこの“たまり”で過ごした後、成長に伴って水深と流速の大きい流心部へと生息場所を変化させる (名越ほか, 1988)。また、栃木県の鬼怒川支流唐滝沢では、ヤマメの稚魚は浮上から 2 ヶ月後の 4 月には淵に移動し、瀬ではほとんど見られなくなる (久保田ほか, 2001)。

本研究では、6 月から 8 月にかけて外山沢において、同所的に生息するホンマスとブラウントラウトの当歳魚の定位点の物理的環境を調査し、ホンマスについては水深と川底からの距離について季

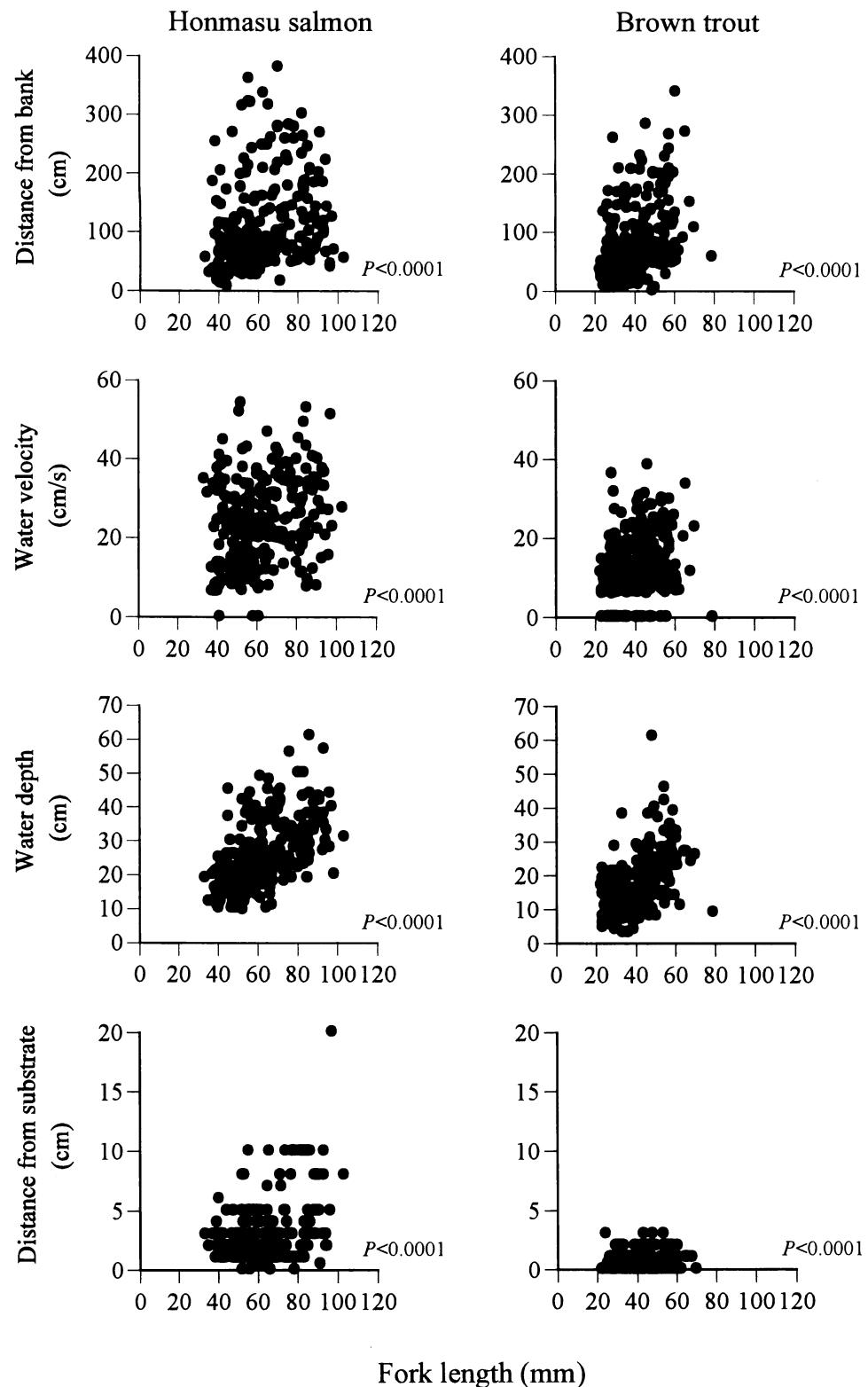


Fig. 4. Relationships between fork length and environmental characteristics at focal points of un-
deryearlings of honmasu salmon and brown trout in the Toyamasawa River in 1996.

節の進行に伴う増大が見られたのに対して、ブラウントラウトでは岸からの距離、流速、水深、川底からの距離のすべての要因で増大が見られ、生

息場所の季節変化は種によって異なっていた。

本研究の調査開始時である6月上旬におけるホンマスの平均尾叉長は約45 mmであった。これは

Table 1. Comparison of distance from stream bank, water velocity, water depth and distance from substrate (mean \pm 1SD) at focal points between equal size classes of underyearlings of honmasu salmon* and brown trout in the Toyamasawa River in 1996

Fork Length (mm)	Distance from stream bank (cm)		Significance
	Honmasu	Brown trout	
<40	99.0 \pm 88.2 (n=8)	74.3 \pm 52.6 (n=30)	ns**
<45	79.4 \pm 47.5 (n=24)	85.9 \pm 55.9 (n=35)	ns
<50	82.0 \pm 46.3 (n=26)	95.2 \pm 59.5 (n=33)	ns
<55	87.7 \pm 66.2 (n=36)	96.3 \pm 55.0 (n=18)	ns
<60	114.2 \pm 93.6 (n=28)	137.8 \pm 73.8 (n=18)	ns
<65	101.4 \pm 76.6 (n=26)	126.0 \pm 107.4 (n=6)	ns
Water velocity (cm/s)			
	Honmasu	Brown trout	
	15.9 \pm 11.4 (n=8)	12.0 \pm 5.7 (n=30)	ns
<45	22.6 \pm 12.8 (n=24)	>	<0.01
<50	19.3 \pm 8.2 (n=26)	15.7 \pm 8.3 (n=33)	ns
<55	22.7 \pm 11.2 (n=36)	16.9 \pm 8.6 (n=18)	ns
<60	21.0 \pm 8.8 (n=29)	15.2 \pm 8.0 (n=18)	<0.05
<65	22.3 \pm 9.7 (n=26)	>	<0.01
Water depth (cm)			
	Honmasu	Brown trout	
	16.0 \pm 3.9 (n=8)	11.5 \pm 4.7 (n=30)	ns
<45	18.0 \pm 4.3 (n=24)	18.1 \pm 6.3 (n=35)	ns
<50	19.7 \pm 8.0 (n=26)	21.8 \pm 10.1 (n=33)	ns
<55	19.5 \pm 7.3 (n=36)	24.2 \pm 10.5 (n=18)	ns
<60	24.8 \pm 8.4 (n=28)	24.2 \pm 7.3 (n=18)	ns
<65	26.5 \pm 9.1 (n=26)	25.0 \pm 7.8 (n=6)	ns
Distance from substrate (cm)			
	Honmasu	Brown trout	
	2.6 \pm 0.9 (n=8)	>	0.5 \pm 0.6 (n=30)
<45	2.4 \pm 1.2 (n=24)	>	0.5 \pm 0.7 (n=33)
<50	2.0 \pm 0.9 (n=25)	>	0.5 \pm 0.8 (n=30)
<55	2.5 \pm 1.8 (n=37)	>	0.6 \pm 0.9 (n=16)
<60	2.8 \pm 2.0 (n=27)	>	0.9 \pm 0.8 (n=14)
<65	2.6 \pm 1.6 (n=28)	>	0.7 \pm 0.8 (n=6)

*Considered as a hybrid of masu salmon *O. m. masou*, red-spotted masu salmon *O. m. ishikawai* and biwa salmon *O. m. subsp.*

**Not significant ($P>0.05$).

標準体長に換算すると約40 mmであり（若林、未発表），平倉川におけるアマゴの6月の平均標準体長（約38 mm）や（名越ほか、1988），唐滝沢におけるヤマメの4月の平均標準体長（約40 mm）（久保田ほか、2001）と類似していた。これらの点と，本研究においてホンマスの定位点の岸からの距離や流速に季節の進行に伴う増大が見られなかつたことから考えると，外山沢では6月上旬にはホンマスの多くはすでに“たまり”から離れて流心部近くへ生息場所を変化させていたと考えられる。一方，6月上旬のブラウントラウトの平均尾叉長は約27 mmであり，この時期の個体は岸近くの“たまり”において数多く観察された（若林、未発表）。これらの個体はその時期と体サイズから，産卵床から浮上後間もない稚魚であると考えられる。その後，定位点の岸からの距離，流速，水深，川底からの距離はいずれも季節的に増大しており，ブラウントラウトの場合には，6月上旬以降に岸近くの“たまり”から流心部へと生息場所を変化させていた。つまり，両種間で見られた生息場所の季節変化の違いは両種の成長段階の違いによると考えられる。

同所的に生息する複数の河川型サケ科魚類の生息場所の相違については研究例が多く，生息場所の分離機構について大きく分けて次の2つの仮説が提示されている。ひとつは，類似した生息環境を要求するために起こる攻撃行動などの種間競争の結果，両種の生息場所が例えば淵と瀬にそれぞれ分かれるとというものである。この仮説は，スチールヘッドトラウト（ニジマス *Oncorhynchus mykiss* の降海型）とギンザケ *O. kisutch*との関係や（Hartman, 1965），カットスロートトラウト *O. clarki* とギンザケとの関係について論じられている（Glova, 1984, 1986）。もうひとつは，成長段階の違いによる生息場所の使い分けであり，多くの同所的サケ科魚類について論じられている（例えばギンザケとキングサーモン *O. tshawytscha*: Lister and Genoe, 1970; スチールヘッドトラウトとキングサーモン: Everest and Chapman, 1972; ブラウントラウトとスチールヘッドトラウト: Kocik and Taylor, 1996; イワナとヤマメ：久保田ほか, 2001）。外山沢では，ホンマスとブラウントラウトの当歳魚の定位点の環境を異なる時期の同じ体サイズで比べると，川底からの距離についてはすべての体サイズグループにおいて有意差が認められたが，岸からの距離，水深，流速については種間で顕著な差は認められなかつた。このことから，ブラウ

ントラウトにはホンマスに比べて川底に近い場所に定位する性質があると考えられるが，川底からの距離以外の要因については，体サイズが同じであれば，両種は類似した場所を選択することになる。しかし，6月から7月について同じ時期における両種の定位環境を比べると，岸からの距離，流速，水深，川底からの距離ともにホンマスはブラウントラウトに比べて大きかった。外山沢では，調査期間を通じて同時期の体サイズはブラウントラウトに比べてホンマスのほうが大きかったことから，同時期における両種の定位環境の違いは，その時期における両種の体サイズの違いに起因していると考えられる。また，このような体サイズ依存型の生息場所分離機構によって，ホンマスとブラウントラウトの当歳魚では種間競争が軽減されていると考えられる。外山沢における両種の産卵期は，ホンマスでは9月中旬から10月中旬にかけて，ブラウントラウトでは10月中旬以降であり，種間で異なっていた（若林ほか, 2002）。産卵期の違いにより，稚魚の浮上時期がずれ，そのため体サイズが異なり，定位環境も異なる。このような両種の生活史の時間軸のズレ（中野・谷口, 1996）に伴う同時期の生息空間の変異がホンマスとブラウントラウト当歳魚の種間競争を引き起こしにくくしている大きな要因であると考えられる。本研究では，調査期間を通じて異種個体間で干渉行動は特に観察されなかつた（若林，未発表）。このことは，両種の定位環境の違いが体サイズ依存型であることを支持していると考えられる。ただし，同時期に大型であるホンマスが小型であるブラウントラウトを圧迫し，その結果としてブラウントラウトの定位環境が変化させられた可能性も考えられ，現在利用されている定位環境が，それぞれの種が本来要求する条件なのか，それとも種間競争の結果引き起こされた niche shift によるものなのかは現時点ではわからない。また，8月になると，岸から定位点までの距離については種間で差がなくなったが，定位点の流速と水深は種間で異なっていた。おそらくこの時期には，ブラウントラウトも体サイズの増加とともに流心近くに進出するが，まだ体サイズが小さいため，ホンマスに比べて流速と水深の小さい場所に定位すると考えられる。しかし，この現象についても，ホンマスとの種間競争の結果による可能性を否定できない。

中禅寺湖流入河川ではホンマスの産卵床にブラウントラウトが重複産卵しており，このことがホンマスの繁殖成功度の低下を引き起こしている可

能性を我々は前報で指摘した(若林ほか, 2002)。一方本研究では、ホンマスとブラウントラウトの当歳魚について種間で同時期の定位環境に違いが見られ、少なくとも今回の結果を見る限りでは、当歳魚の6~8月の時期にはブラウントラウトによるホンマスへの負の影響はそれほどないと考えられた。ただし、前述のように、現在利用されている両種の定位環境がそれぞれの種が本来要求する条件なのか、それとも種間競争の結果によるものかは明らかではない。また、本研究の調査終了時期以降、産卵までの間に種間競争の生じる可能性を考えられるので、今後の研究が必要である。

謝 辞

本研究を行うにあたり、東京水産大学藤田 清博士と河野 博博士には終始適切な指導を頂いた。同学渡辺勝敏博士(現京都大学)には有益な助言を頂いた。水産庁(現独立行政法人水産総合研究センター)養殖研究所日光支所酒井保次博士(当時)、北村章二博士、生田和正博士(当時)には指導を頂き、調査の便宜を図って頂いた。中禅寺湖漁業協同組合神山公行代表理事組合長(当時)をはじめとする組合員の方々には特別採捕の同意を頂いただけでなく、多くの知見を教えて頂いた。林野庁前橋営林局宇都宮営林署菖蒲ヶ浜森林事務所(現前橋営林局日光森林管理署奥日光森林事務所)森下美保子森林官(当時)には国立公園への入林の手続きをして頂いた。栃木県農務部農蚕課(現生産振興課)の方々には特別採捕許可の手続きをして頂いた。東京大学農学部棟方有宗氏と矢板将明氏(当時)には現地調査を手伝って頂き、有益な議論を頂いた。以上の方々に深謝する。

引 用 文 献

- Everest, F. H. and D. W. Chapman. 1972. Habitat selection and spatial interaction by juvenile chinook salmon and steelhead trout in two Idaho streams. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 29: 91–100.
- Fausch, K. D. 1993. Experimental analysis of microhabitat selection by juvenile steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) and coho salmon (*O. kisutch*) in a British Columbia stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 1198–1207.
- Glova, G. J. 1984. Management implications of the distribution and diet of sympatric populations of juvenile coho salmon and coastal cutthroat trout in small streams in British Columbia, Canada. *Prog. Fish-Cult.*, 46: 269–277.
- Glova, G. J. 1986. Interaction for food and space between experimental populations of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and coastal cutthroat trout (*Salmo clarki*) in a laboratory stream. *Hydrobiologia*, 131: 155–168.
- Hartman, G. F. 1965. The role of behavior in the ecology and interaction of underyearling coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 22: 1035–1081.
- Hayes, J. W. 1987. Competition for spawning space between brown (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*S. gairdneri*) in a lake inlet tributary, New Zealand. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 40–47.
- Kocik, J. F. and W. W. Taylor. 1996. Effect of juvenile steelhead on juvenile brown trout habitat use in a low-gradient great lakes tributary. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 125: 244–252.
- 久保田仁志・中村智幸・丸山 隆. 2001. 小支流におけるイワナ、ヤマメ当歳魚の生息数、移動分散および成長. 日本国水学会誌, 67: 703–709.
- Lister, D. B. and H. S. Genoe. 1970. Stream habitat utilization by cohabiting underyearlings of chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) and coho salmon (*O. kisutch*) in the Big Qualicum River, British Columbia. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 27: 1215–1224.
- 丸山 隆. 1981. 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. 日本国生態学会誌, 31: 269–284.
- 中村智幸. 1998. イワナにおける支流の意義. 森 誠一(編), pp. 177–187. 魚から見た水環境—復元生態学に向けて／河川編—, 自然復元特集4. 信山社サイテック, 東京.
- 中村智幸. 1999. 鬼怒川上流におけるイワナ、ヤマメの産卵床の立地条件の比較. 日本国水学会誌, 65: 427–433.
- 名越 誠・中野 繁・徳田幸憲. 1988. 溪流域におけるアマゴの成長に伴う生息場所および食物利用の変化. 日本国水学会誌, 54: 33–38.
- Nakano, S. and M. Kaeriyama. 1995. Summer microhabitat use diet of four sympatric stream-dwelling salmonids in a natural habitat. *Can. J. Zool.*, 73: 1845–1854.
- 中野 繁・谷口義則. 1996. 淡水性サケ科魚類における種間競争と異種共存機構. 魚類学雑誌, 43: 59–78.
- Nilsson, N. A. and T. G. Northcote. 1981. Rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and cutthroat trout (*S. clarki*) interactions in coastal British Columbia lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1228–1246.
- Symons, P. E. K. and M. Heland. 1978. Stream habitats and behavioral interactions of underyearling and yearling Atlantic salmon (*Salmo salar*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 35: 175–183.
- Tanida, K., K. Yamashita, Y. Saito and A. Rossiter. 1985. A portable current meter for field use. *Jpn. J. Limnol.*, 46: 219–221.
- 若林 輝・中村智幸・久保田仁志・丸山 隆. 2002. 中禅寺湖流入河川におけるサケ科3種の産卵生態. 魚類学雑誌, 49: 133–141.