

千歳川におけるサクラマス幼魚およびブラウントラウトによる 浮上期サクラマス稚魚の捕食

真山 紘

〒062-0922 札幌市豊平区中の島2-2 水産庁さけ・ます資源管理センター調査課

Predation of Juvenile Masu Salmon (*Oncorhynchus masou*) and Brown Trout (*Salmo trutta*) on Newly Emerged Masu Salmon Fry in the Chitose River

Hiroshi Mayama

Research Division, National Salmon Resources Center, Fisheries Agency of Japan,
2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062-0922, Japan
(mayama@salmon.affrc.go.jp)

Abstract. – Predation of piscivorous fishes on masu salmon (*Oncorhynchus masou*) fry at the period of emerging from the spawning redds in the upper reaches of the Chitose River, Hokkaido, was monitored by stomach content analysis. Thirty-six % of masu salmon juveniles (63-117 mm in fork length (FL)) and 24% of brown trout (*Salmo trutta*) (54-189 mm in FL) fed on masu salmon fry, with average of 1.4 and 2.6 fry per stomach, respectively. Brown trout included two age groups, and an occurrence of fry (67%) in diet of 2-year-old fish (≥ 129 mm in FL) was significantly higher than that of smaller yearlings (12%). An estimated size of masu salmon fry consumed was 16.7-45.3% of the predator length. Newly emerged masu salmon fry are much vulnerable to predation, because they cohabit with the predators in deep and slow-flowing areas without habitat segregation. The establishment of effective stocking techniques to avoid predation is an important issue to increase the survival of hatchery-released masu salmon fry.

Key words : predation, masu salmon, brown trout, emerged fry, Chitose River

緒 言

サクラマス *Oncorhynchus masou* は春季に産卵床から離脱したのち、少なくとも1年間の淡水生活を経て降海するため、釣獲 (石田 1982; 杉若 1992) や取水施設への迷入 (兵藤ら 1992; 田子 1995; 米山ら 1998) など、人為的要因による減耗を受けやすく、それらを回避するための各種措置がとられてきた。しかし、自然死亡については、その減耗実態さえ不明なことが多い。淡水生活期において予想される自然死亡要因の中で魚類による捕食に関する研究は、サクラマスについては筆者の知るところでは、自然

界におけるアメマス *Salvelinus leucomaenis* による捕食 (Takami and Nagasawa 1996)、融雪増水期のサクラマス幼魚による稚魚の捕食 (真山 1998)、そして水槽内での共食いの実験的観察 (泉ら 1986) があるにすぎない。しかし、松川ら (1972) は放流された人工ふ化稚魚の分布密度の減少要因の一つとしてハナカジカ *Cottus nozawae* による大きな被食を示唆している。

サケ科魚類は遊泳生活移行時の体サイズが他魚種に比べ大型とはいえず、初期生活期の小型魚に対する捕食圧の高いことは広く知られている (Parker 1971; Ginetz and Larkin 1976; Taylor and McPhail 1985; Hargreaves and LeBrasseur 1986; Ruggerone and Rogers 1992; Pearsons and Fritts 1999)。サクラマスの場合も、最も被食されやすい時期が浮上直後の遊泳能力の低い稚魚期であることは容易に推測できる。しかし、その実態については、真山 (1998) が濁水

中での偶発的と考えられた被食について述べているだけでほとんど知られていない。被食圧が最も高いと考えられるこの発育期の適正な資源管理はもとより、人工種苗放流の効率化のためにも、河川での魚類などによる捕食に関する知見の蓄積は必要である。

今回、北海道の河川の上流域で、浮上直後のサクラマス稚魚がサクラマス幼魚とブラウントラウト *Salmo trutta* により捕食されていることが確かめられたことから、両者の魚体サイズの関係そして生息環境と食性との関連に着目し、捕食魚と被食魚との相互関係を明らかにするための予備的観察を行った。

材料および方法

本研究の供試魚は、1999年4月22日に北海道西岸の石狩川支流千歳川の上流域（さけ・ます資源管理センター千歳支所周辺）で採集された。採集時間は午前11時30分から12時までの30分間で、左岸のおよそ200 m区間を対象とした。初めに投網（目合1.5 cm、網丈3.7 m）を用いて開放水域での採集を試みたが、魚類はまったく採捕されなかったことから、電気ショッカー（Smith-Root 社製）により河岸の抽水植物の中や倒流木の間に潜む魚類を採捕した。

採集魚は、ブラウントラウト41個体、サクラマス幼魚33個体、ニジマス *O. mykiss* 2個体、スナヤツメ *Lethenteron reissneri* 1個体、ウグイ類 *Tribolodon* sp. 稚魚 1個体で、このほかに自然産卵由来のサクラマス稚魚が流れの緩やかなところに多数群れているのが確認された。これらのうちサクラマス稚魚を捕食する可能性を持つブラウントラウト、ニジマス、そしてサクラマス幼魚の全数を10%ホルマリン溶液で固定し、実験室に持ち帰り食性分析に供した。また、被食対象魚としてのサクラマス稚魚は、無作為に選定した3地点で電気ショッカーと3 mm目のタモ網で採集し、同様に固定して持ち帰った。魚類採集時の河川水温は6.9℃で、濁りはまったく認められなかった。

供試魚のうち捕食が疑われる大型魚については尾叉長（以下、体長と記す）を測定し、胃内容物の分析を行った。胃内容物に出現した動物の分類は、水生昆虫類は科まで、その他の動物は目または綱までにとどめ、それぞれの種類別に個体数を数えてその湿重量を秤量した。また、水生双翅目昆虫については、幼虫の他に蛹期個体や蛹から脱皮中の羽化過程の個体も数多く出現したことから、それぞれを区別して扱った。水生昆虫類の分類は川合（1985）によった。

摂食量は、胃内容物重量（湿重量）の魚体重に対

する比率（%：胃内容量指数）で表した。捕食魚の食性は、胃内容物中の各餌生物の出現頻度、個体数組成、重量組成により分析した。出現頻度は、胃内容物中にある特定の種類の生物が出現した幼魚の個体数の、全調査個体数に対する比率で示した。個体数・重量組成は、消化が進み種類の同定が困難なものや水生昆虫の抜け殻などを除いて求めた。

捕食魚と被食魚の体サイズの関連を検討するため、胃内容物中に出現する魚類の大きさを間接的に推定してみた。魚類は胃袋内で体表あるいは末端から消化され始めるため、体サイズを直接計測することは困難な場合が多い。このため被食魚の消化が胃内で進んでも比較的長いあいだ原型をとどめている消化器官の胃袋の長さを測り、これを基に生存時の体長の推定を試みた。胃袋の長さは、食道部の浮き袋への連絡管の開口部から胃袋の湾曲部の外側までの距離として、実体顕微鏡下で測微計により計測した。

被食対象魚として採集したサクラマス稚魚についても、魚体測定後開腹し、胃袋長を計測した。体長と胃袋長との関係には体長35 mm付近に変曲点の存在することが知られていること（真山 1992）から、両者の関係式は今回採捕された最小個体（31 mm）より小型のものを含むことにより適合性が向上すると考え、体長25-30 mmの既存のデータ（真山 1992）を加えて求めた。

結果

捕食魚の体サイズとサクラマス稚魚の捕食 サクラマス幼魚は供試魚33個体すべてが1歳魚で、その体長範囲は63-117 mm（平均86 mm）だった。採集魚の中でスモルト化過程にあるものは最大体長（117 mm）を示した1個体に過ぎず、残りはすべて河川残留型とみなされた。魚類を捕食していたのは12個体で全体の36.4%を占め、これら捕食魚中で最小の個体は体長75 mmで、捕食率は体長90 mmを超えると有意に増加した（ $p < 0.01$ ）（Fig. 1）。捕食されていた魚類は計17個体で、魚類捕食魚の平均捕食数は1.4個体だった。

採捕された41個体のブラウントラウトの年齢は、1歳魚が32個体、2歳魚が9個体で、体長はそれぞれ54-109 mm（平均87 mm）、129-189 mm（平均158 mm）だった。魚類を捕食していたのは1歳魚の中の4個体（1歳魚の12.5%）、2歳魚の中の6個体（2歳魚の66.7%）、計9個体（全体の22.0%）で、2歳魚の捕食度合いが有意に高かった（ $p < 0.01$ ）（Fig. 1）。これら捕食魚中の最小個体は体長87 mmだった。捕食されていた魚類は計23個体（1歳魚5個体、2歳魚18個体）で、魚類捕食魚の平均捕食数は2.6個

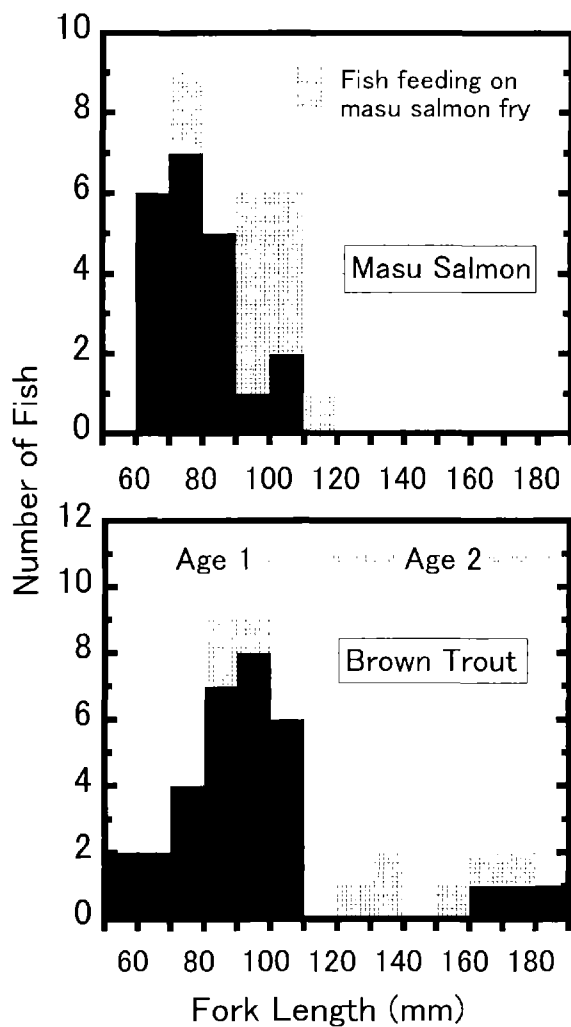


Fig. 1. Fork length distributions of yearling masu salmon and brown trout examined for stomach contents.

体（1歳魚1.3個体，2歳魚3.6個体）と，大型魚で捕食数の増加する傾向がみられた。

魚類を捕食していた最小サイズより大型の個体に限って，サクラマスとブラウントラウトの1歳魚の捕食度合いを比較すると，サクラマス24個体中12個体，ブラウントラウト18個体中3個体と，明らかにサクラマス幼魚で高かった（ $p < 0.05$ ）。

ニジマスは体長100 mmと97 mmの2個体の1歳魚が採捕されたにすぎず，いずれも魚類を捕食していなかった。

サクラマス稚魚の体サイズ 調査水域で採集されたサクラマス稚魚の体長は，31-45 mm（平均36 mm）で，その体長頻度分布からみて浮上直後のものを含む異なる浮上時期の混合群からなることが伺われた（Fig. 2）。

被食されたサクラマス稚魚の体サイズを推定する

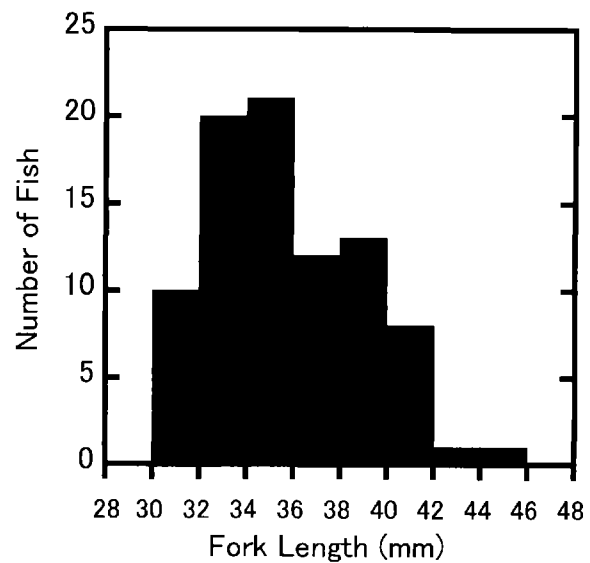


Fig. 2. Fork length distribution of masu salmon fry collected in the upper reaches of the Chitose River.

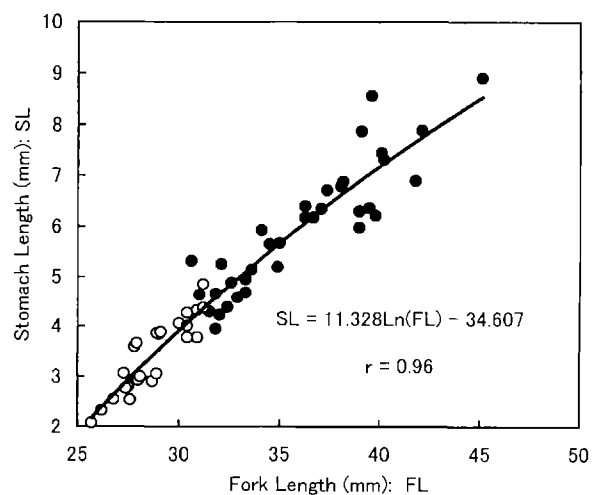


Fig. 3. Relationship between fork length and stomach length of masu salmon fry collected at this study area (closed circles) and previous study (open circles, Mayama 1992).

ため，浮上期前後の既存のデータを含めて体長(FL, mm)と胃袋長(SL, mm)の関係を求め（Fig. 3），次式が得られた。

$$SL = 11.328 \ln(FL) - 34.607 \quad (r = 0.96)$$

捕食されていた魚類の体サイズの推定 胃内容物に出現した魚類の中で，体表の形態や鰭条の特徴からサクラマス稚魚と判断された個体は，サクラマス幼魚では10個体，ブラウントラウトで19個体と，被食魚40個体中72.5%を占めた。消化が進んで魚種

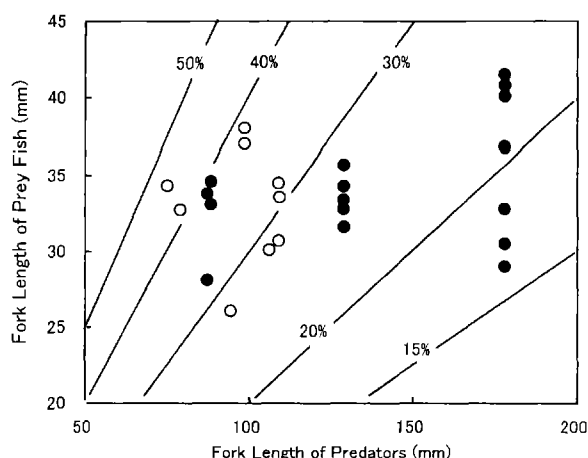


Fig. 4. Relationship between fork length of predators, masu salmon (open circles) and brown trout (closed circles), and those of prey (masu salmon fry). Lines show prey size percentages of the predator size.

の判定が困難だったものについては、判定可能魚がすべてサクラマス稚魚だったこと、被食対象魚として採集した小型魚もすべてサクラマス稚魚だったことから、ほとんどがサクラマス稚魚とみなされた。

サクラマス幼魚およびブラウントラウトが捕食していたサクラマス稚魚の中で、原型をとどめていた胃袋、それぞれ9個体と15個体の長さを計測し、上述した関係式に胃袋長を代入して被食魚の推定体長を算出した。サクラマス幼魚による被食魚の体長は27-38 mm (平均33.2 mm)、ブラウントラウトによる被食魚は29-42 mm (平均34.0 mm)と推定されたが、両魚種間およびブラウントラウトの年齢間で被食魚の体サイズに有意差は認められなかった。

胃袋長を計測できた標本数が少なく、捕食魚と被食魚の体サイズの間に明確な傾向を見いだすことはできなかったものの、大型化するにつれ利用可能なサイズが拡大する傾向が伺われた (Fig. 4)。捕食魚の体長に対する被食魚の体長の比率は16.7-45.3%の範囲で、最も体長比が小さかったのは、75 mmのサクラマス幼魚が34 mmの稚魚 (捕食魚の45.3%) を食べていたときだった。

捕食魚の食性 サクラマス幼魚の平均胃内容量指数は2.05、ブラウントラウトは1.84 (1歳魚1.94, 2歳魚1.49)で、この季節としては平均的な摂食量 (真山 1992, 1998) と判断された。捕食魚の胃内容物への餌料動物別の出現頻度、個体数と重量組成を魚種別、年齢別に分けてTable 1に示した。

出現頻度でみると、羽化中の個体 (カゲロウ類、カワゲラ類、トビケラ類、ユスリカ科) がサクラマス幼魚に良く摂られていたのに対し、ブラウントラウトでは羽化中のユスリカが1歳魚で出現したに過

ぎなかった。ブラウントラウトは、カワゲラ類やトビケラ類、トンボ類の幼虫など大型の底生昆虫をサクラマスに比べ高頻度に摂食していて、2歳魚ほどその傾向が強まった。

個体数組成では、両種とも1歳魚はユスリカが半数以上を占めたが、サクラマスは羽化過程の個体と蛹が、ブラウントラウトは幼虫の占める比率が高いという違いがみられた。また、ブラウントラウトの1歳魚はこのほかにマダラカゲロウも多く食べていて、2歳魚になるとユスリカが減少し、カゲロウ類 (ヒラタカゲロウ、マダラカゲロウ) とトビケラ類 (エグリトビケラ) が増加した。

重量組成では、サクラマス稚魚と思われる魚類の比率が32.2-51.7%と優占した。サクラマスはこのほかにも多様な生物を摂っていたのに対し、ブラウントラウトは、1歳魚ではマダラカゲロウに、2歳魚ではカゲロウ類、トンボ類、トビケラ類に偏った摂食傾向を示した。

以上の結果から、サクラマス幼魚は表層性のものを、ブラウントラウトは底生性のものを選択しながら両種で食い分けていると推測され、ブラウントラウトは大型化することによりいっそうその傾向を強めることが知られた。

考 察

サケ稚魚は産卵床離脱から降海までの河川生活期間が短いにもかかわらず、魚類などによる捕食に関する研究はわが国においても比較的多い (長澤・帰山 1995の付録文献参照)。これに比べサクラマス幼稚魚の被食に関する知見はさきわめて少ない。その理由としては、サクラマス幼稚魚の分布密度が、降海期のサケ稚魚のそれに比べ著しく低いことにより想定される被食絶対量の少なさ、そして生活場所、特に産卵場所が上流域のため観察が難しかったためと考えられる。

サクラマスの産卵場となっている千歳川上流域を調査対象とし、産卵床から稚魚が浮上する時期に合わせて捕食魚と被食魚の相互関係について調査したところ、浮上直後のサクラマス稚魚を捕食していたのは、サクラマス幼魚 (1歳魚) とブラウントラウト (1歳魚および2歳魚) だった。サクラマス幼魚は体長75 mm以上、ブラウントラウトは87 mm以上の個体で捕食が認められ、1歳魚では有意にサクラマス幼魚の捕食率が高く、ブラウントラウトの捕食は2歳魚になってから顕著に高まることが分かった。

ブラウントラウトは体長12インチ (305 mm) 以上で魚食性が強まる (Shetter and Alexander 1970; Scott and Crossman 1973) といわれるが、今回の供試

Table 1. Percentage frequency of occurrence (F), and percentage composition of individual number (N) and wet weight (W) of food items in masu salmon and brown trout.

Prey taxa	Masu salmon (age 1 ⁺ years)			Brown trout (age 1 ⁺ years)			Brown trout (age 2 ⁺ years)		
	F	N	W	F	N	W	F	N	W
Aquatic insects									
Ephemeroptera									
Siphonuridae	—	—	—	12.1	1.0	6.0	—	—	—
Ecdyonuridae	30.3	3.3	3.1	15.2	2.5	2.6	37.5	19.8	4.8
Baetidae	—	0.2	0.0	3.0	0.6	0.0	12.5	0.9	0.1
Ephemerellidae	30.3	3.8	13.0	39.4	11.1	32.1	37.5	20.7	12.8
Ephemeridae	3.0	0.2	1.6	—	—	—	12.5	1.8	6.7
Emerging	3.0	0.2	0.0	—	—	—	—	—	—
Plecoptera									
Nemouridae	12.1	1.3	0.4	42.4	6.7	3.4	37.5	2.7	0.2
Capniidae	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Perlodidae	3.0	0.4	1.9	3.0	0.4	0.9	37.5	1.8	2.3
Emerging	3.0	0.2	0.5	—	—	—	—	—	—
Odonata									
Gomphidae	—	—	—	—	—	—	37.5	2.7	9.2
Planipennia									
Osmylidae	—	—	—	3.0	0.2	0.4	—	—	—
Trichoptera									
Stenopsychidae	3.0	0.2	1.8	—	—	—	—	—	—
Hydropsychidae	9.1	3.3	0.8	9.1	0.6	0.6	—	—	—
Rhyacophilidae	18.2	2.2	5.8	6.1	0.8	0.8	12.5	0.9	0.4
Glossosomatidae	3.0	0.2	0.1	—	—	—	—	—	—
Brachycentridae	—	—	—	—	—	—	12.5	2.7	3.6
Limnephilidae	15.2	4.0	2.3	30.3	3.6	2.8	62.5	18.9	11.2
Lepidostomatidae	3.0	—	—	—	—	—	12.5	1.8	1.5
Leptoceridae	—	—	—	3.0	0.4	0.1	—	—	—
Emerging	21.2	2.2	2.1	—	—	—	—	—	—
Coleoptera									
Dytiscidae	3.0	0.2	0.1	6.1	0.6	0.7	—	—	—
Diptera									
Tipulidae	3.0	0.2	0.0	—	—	—	—	—	—
Simuliidae	6.1	0.7	0.2	3.0	1.0	0.4	—	—	—
Chironomidae									
Larvae	54.5	22.7	1.8	51.5	54.6	6.3	62.5	11.7	0.7
Pupae	39.4	12.7	3.2	15.2	1.7	0.1	—	—	—
Emerging	57.6	36.0	8.8	21.2	10.7	2.5	—	—	—
Aquatic animals									
Oligochaeta	3.0	0.2	0.7	6.1	0.4	2.1	12.5	0.9	1.4
Gammaridae	—	—	—	9.1	0.6	2.5	—	—	—
Pisces	36.4	3.8	51.7	9.1	2.1	32.2	75.0	11.7	45.2
Terrestrial animals									
Collembola	3.0	0.2	0.0	—	—	—	—	—	—
Dermoptera	—	—	—	—	—	—	12.5	0.9	3.1
Coleoptera	—	—	—	3.0	0.2	0.1	—	—	—
Hymenoptera	3.0	0.2	0.0	—	—	—	—	—	—
Hemiptera	3.0	0.2	0.0	—	—	—	—	—	—
Araneae	12.1	0.9	0.1	—	—	—	—	—	—
Number of fish examined		33			33			8	

魚はすべて200 mm以下とこれより小型で、この体サイズの範囲の中で2歳魚となって120 mmを超えることにより顕著に魚食性が高まることが知られた。すべて1歳魚のサクラマス幼魚は、体長90 mmを超えると魚類の捕食率が高まり、ブラウントラウトに比べ魚食性が強まる体サイズが小型で、両者の捕食生態の違いが示唆された。サクラマスの場合、既往の知見では人為的に種苗放流をしている場合を除けば魚類を捕食することはまれで（Krykhtin 1962; 真山 1992; 木曾 1995）、自然界での高率な捕食、しかも同種間では今回が初めての観察例である。

このように両種で既往の知見と異なる結果が示されたことは、サクラマス稚魚の浮上期に両者の生息場が重複していたことにより、稚魚への捕食圧を異常に高めていたことを示唆する。Krykhtin (1962) はサハリンの河川での観察結果から、体長3-4 cmのサクラマス稚魚が同種の幼魚からの捕食を受けない理由として、稚魚は浅いところに、1歳の幼魚は深みと、その生息の場を住み分けているためと考察している。しかし、千歳川上流域の河岸は岸深で浅瀬が少ない河川形態であるため、両者の生息場がはっきりと分離されないことにより捕食されやすくなっていたと考えられる。また、捕食魚の食性分析によって、サクラマス幼魚は表層性の、ブラウントラウトは底生性の餌動物を選択する傾向が示されたことから、両種の生息水深（摂餌層）に違いを示すと考えたが、この違いは両種の生息場所の平面的な違いを示しているとも解釈され、捕食者2種と被食者の相互関係の解明には、直接的な観察とともに実験的な観察が必要である。

胃内容物に出現した被食魚の胃袋の大きさから、被食されたサクラマス稚魚の体サイズの推定を試みたところ、大型魚ほど捕食可能なサイズが拡大し、調査域で採集した体長31-45 mmのサクラマス稚魚はすべてが200 mmまでの魚類により捕食対象となっていたこと、さらにこれらより小型の浮上直後の個体も捕食対象となっていることが確かめられた。胃内容物に残っている胃袋のサイズから被食魚の体サイズを推定する方法は、比較的簡便な手法として利用できることが確かめられたが、消化がいつそう進んだ段階でも残留している可能性が高い脊椎骨の利用（多々良ら 1962）なども今後の検討課題であろう。

捕食魚と被食魚の体サイズの差は被食度合いを決定する重要な要因であるが、体長100 mm未満の小型魚は、体長の40% 前後（最大45.3%）のものまで捕食していた。しかし、サクラマス幼稚魚を供試した泉ら（1986）による共食い試験では、捕食され始める最小体長比は1.8（捕食魚の体長の55.6%）と今回に比べ体サイズの差が小さかった。この違いは、

隠れ場所のない狭い飼育環境下での長期間の観察結果と、自然環境下での捕食圧の違いを反映したもので、環境要因により変化する可能性を持つ値であることが示唆された。

本研究により自然河川においてサクラマス稚魚が魚類により高率に捕食されている実態が明らかとなった。今回の観察結果は最も捕食圧が強いと考えられる浮上期に限った断片的なものであるが、捕食圧を低くするための人為的措置、例えば捕食対象となる稚魚の放流、そして捕食魚となる大型魚を放流する場合に考慮すべき種苗の体サイズ、放流時期や放流場所の検討に必要な知見の一端が明らかにされ、今後の研究の方向性が明確となった。

また、本調査でブラウントラウトが千歳川上流域に多数生息していることが確認された。本種は、1980年に北海道で初めて生息が確認され（米川 1981）、近年急速にその分布域を拡大している（鷹見・青山 1999）。千歳川への侵入時期は明確でないが、1984年に今回と同じ地点でわずか1個体採集された（Urawa 1989）のが初めての記録で、今回、漁獲努力当たりの採捕数が他魚種より多かったことや、複数の年級魚が生息していたことから、すでにこの水域に定着していると思われた。ブラウントラウトの魚食性の強さは良く知られていて（白石・田中 1967; Scott and Crossman 1973）、その寿命は5-8年（Elliott 1994）と長いことから、この移入種が在来種に与える影響が強く懸念される。

引用文献

- Elliott, J. M. 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford Univ. Press, Oxford. 289 p.
- Ginetz, R.M., and P. A. Larkin. 1976. Factors affecting rainbow trout (*Salmo gairdneri*) predation on migrant fry of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). J. Fish. Res. Board Can., 33: 19-24.
- Hargreaves, N. B., and R. J. LeBrasseur. 1986. Size selectivity of coho (*Oncorhynchus kisutch*) preying on juvenile chum salmon (*O. keta*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 43: 581-586.
- 兵藤則行・関 泰夫・塚本勝巳・大矢真知子・大久保久直. 1992. 加治川におけるサクラマス幼稚魚の農業用水への迷入. 新潟水試研報, 18: 21-30.
- 石田力三. 1982. ヤマメ釣りににおけるスモルト化稚魚の混獲率について. 昭和56年度マリーナランチング計画プログレスレポート サクラマス, 2: 45-47.
- 泉 孝行・小出展久・神力義仁. 1986. 池産サクラマスの共食いによる初期減耗. 道立水産孵化場研報, 41: 63-69.

- 川合楨次. 1985. 日本産水生昆虫検索図説. 東海大学出版会, 東京. 409 p.
- 木曾克裕. 1995. 本州北部太平洋岸の河川を母川とするサクラマスの生活史の研究. 中央水研研報, 7: 1-188.
- Krykhtin, M. L. 1962. シーマの河川生活期に関する資料. TINRO研報, 48. (ソ連北洋文献集, 77: 1-68)
- 松川 洋・長原幸吉・石田昭夫・石城謙吉・稲垣和典. 1972. 人工ふ化サクラマス稚魚の河川放流に関する研究-3報 天塩川支流パンケナイ川における分散と定着についての観察. さけ・ますふ研報, 26: 1-9.
- 真山 紘. 1992. サクラマス *Oncorhynchus masou* (Brevoort) の淡水域の生活および資源培養に関する研究. さけ・ますふ研報, 46: 1-156.
- 真山 紘. 1998. 流水中の濁りがサクラマス (*Oncorhynchus masou*) 幼魚の摂食行動に与える影響. さけ・ます資源管理センター研報, 1: 1-11.
- 長澤和也・帰山雅秀. 1995. 日本沿岸水域における魚類と海鳥類によるサケ幼稚魚の捕食. さけ・ますふ研報, 49: 41-53.
- Parker, R. R. 1971. Size selective predation among juvenile salmonid fishes in a British Columbia Inlet. J. Fish. Res. Board Can., 28: 1503-1510.
- Pearsons, T. N., and A. L. Fritts. 1999. Maximum size of chinook salmon consumed by juvenile coho salmon. N. Am. J. Fish. Manag., 19: 165 - 170.
- Ruggerone, G. T., and D. E. Rogers. 1992. Predation on sockeye salmon fry by juvenile coho salmon in the Chignik Lakes, Alaska: Implications for salmon management. N. Am. J. Fish. Manag., 12: 87-102.
- Scott, W. B., and E. J. Crossman. 1973. Freshwater fishes of Canada. Bull. Fish. Res. Board Can., 184: 1-966.
- Shetter D. S., and G. R. Alexander. 1970. Results of predator reduction on brook trout and brown trout in 4.2 miles (6.76 km) of the north branch of the Au Sable River. Trans. Am. Fish. Soc., 99: 312-319.
- 白石芳一・田中 実. 1967. 中禅寺湖におけるブラウンマスの食性について. 淡水研研報, 17(2): 87-95.
- 杉若圭一. 1992. 放流サクラマス稚魚の生残率と遊漁の関係. 魚と水, 29: 27-31.
- 田子泰彦. 1995. 発電用水路に迷入した魚類. 富山水試研報, 6: 25-35.
- 鷹見達也・青山智哉. 1999. 北海道におけるニジマスおよびブラウントラウトの分布. 野生生物保護, 4: 41-48.
- Takami, T., and K. Nagasawa. 1996. Predation on chum salmon (*Oncorhynchus keta*) fry and masu salmon (*O. masou*) juveniles by white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) in a river in northern Japan. Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatch., 50: 45-47.
- 多々良 薫・山口義昭・林 知夫. 1962. 脊椎骨椎体長による体長体重複原のための研究. 内海区水研報, 16: 199-228.
- Taylor, E. B., and J. D. McPhail. 1985. Burst swimming and size-related predation of newly emerged coho salmon *Oncorhynchus kisutch*. Trans. Am. Fish. Soc., 114: 546-551.
- Urawa, S. 1989. Seasonal occurrence of *Microsporidium takedai* (Microsporidia) infection in masu salmon, *Oncorhynchus masou*, from the Chitose River. Physiol. Ecol. Japan, Spec. Vol. 1, 1: 587-598.
- 米山洋一・塚本勝巳・北田修一. 1998. サクラマス降河幼魚の農業用取水口への迷入. 日水誌, 64: 398-405.
- 米川年三. 1981. 北海道にブラウントラウト出現. 魚と水, 19: 43-44.