

北海道猿払川におけるイトウの産卵場所選択

森 由行¹・福島路生²・小野有五³・倉茂好匡³

¹海上自衛隊訓練支援艦くろべ、〒737 広島県呉市幸町

²環境庁国立環境研究所、〒305 茨城県つくば市小野川16-2

³北海道大学大学院地球環境科学研究科、〒001 札幌市北区北10条西5丁目

Spawning habitat selection of Sakhalin taimen in the Sarufutsu River, Hokkaido

Yoshiyuki Mori¹, Michio Fukushima², Yugo Ono³, and Yoshimasa Kurashige³

¹Japan Maritime Self Defense Force, Saiwai-cho, Kure, Hiroshima 737

²National Institute for Environmental Studies, 16-2 Onogawa, Tsukuba, Ibaraki 305

³Laboratory of Geoecology Graduate School of Environmental Earth Science,
Hokkaido University, Kita 10 Nishi 5, Sapporo 001

Abstract In the spring of 1993, we observed 25 redds of Sakhalin taimen (*Hucho perryi*) in a tributary of the Sarufutsu River, northern Hokkaido. The distribution of the redds was almost identical during three consecutive spawning seasons in the study stream. Spawning habitat was evaluated by measuring eight variables at randomly selected pools and by comparing them between pools with and without redds. The area occupied by overhanging vegetation was uniformly large regardless of the presence of the redds, but was larger at pools with no redds. In contrast, the area occupied by woody debris and an undercut bank was larger at pools with redds than pools without redds.

Key Words: Sakhalin taimen, *Hucho perryi*, redds, cover, spawning habitat

序

日本では北海道だけに生息するサケ科イトウ属イトウ (*Hucho perryi*) はわが国に分布するサケ科の在来種で唯一春に産卵する(木村, 1966)。彼らは常に河川上流部の淵尻、つまり淵から瀬に移行する頂点に長径約1-2m、短径約0.6-1.2mの楕円形の産卵床を設ける(Fukushima, 1990, 1994)。このように淵尻に

産卵床をつくるのは、他の多くのサケ科魚類にも共通している(Needham & Taft, 1934; White, 1942; Stuart, 1954; Hoopes, 1972; 丸山, 1981; Holcík et al., 1988; Vronskii & Leman, 1991)。一般に、その理由は、この部分の河床中に河川浸透水が最も豊富に流れているからだといわれている(Stuart, 1953; Vaux, 1962)。産卵床中に浸透する河川水は卵や仔魚に酸素を供給し、また死んでバクテリアに分解され

たものやその他の老廃物などを産卵床の外部へと排出する機能を持つ (Wells & McNeil, 1970)。

一般にサケ科魚類の産卵場所の選択は、河川の基本単位である瀬淵構造と関連して、河床礫の組成、カバー、流速、水深、流量など様々な生息環境要因に左右され決定される (Bjornn & Reiser, 1991)。本研究では、イトウが産卵河川中に数多くある淵尻の中でどのような条件のものを選択し、産卵しているかという点に焦点をあてて、その環境を探ってみた。

調査地と研究方法

調査地

調査河川である猿払川は北海道北部、宗谷郡猿払村を流れオホーツク海へ流入する流域面積380 km²の2級河川である (図1)。石炭別川、また下流部の湿地帯で狩別川と合流する。本研究は猿払川上流に合流する石炭別川の一支流で行った (以降、A 沢と呼ぶ)。

産卵期の推定と産卵床の分布調査

1993年、A 沢でイトウが産卵を開始した日から終了した日まで、石炭別川との合流点から3-9 km 上流に設定した調査区を毎日踏査して日々に形成された産卵床の数と位置を記録した。この作業は2名の調査員が50 mの巻尺を用い河道沿いに距離を測りつつ、各50 mのセクションに観察された産卵床の位置を2万5千分の1地形図に記入するという方法で行った。調査中に発見された遡上中および降下中の産卵親魚の個体数と産卵行動中のイトウの組数も同時に記録した。1993年の産卵床分布は Fukushima (1994) が1992・1993年にA 沢で観察した産卵床分布と比較した。

A 沢での調査中、一見産卵床のようであるが実は全く卵が産み付けられていない“偽の産卵床”もいくつか見受けられた。イトウが川底を試し掘りした場合や、捕食者などによる

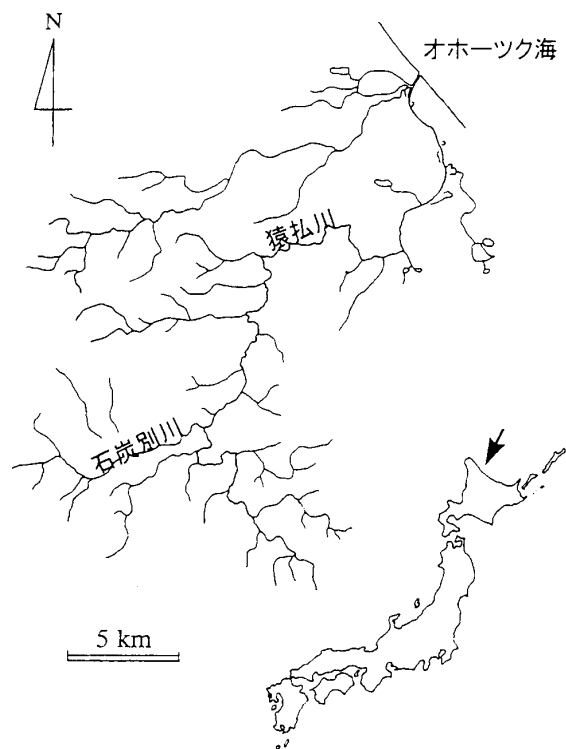


図1. 猿払川水系. 調査河川A 沢は石炭別川に合流する小河川である. 調査区間はA 沢の石炭別川との合流点から3-9km 上流にあたる。

危険を感じてつくりかけの産卵床を放棄した場合などに、そのような偽の産卵床が残される。それらは本物の産卵床とのサイズ、および形状の違いから現場で判断し、調査の対象外とした。サイズの違いとは、イトウ産卵床が流れの方向に通常1 m以上の長さがあることに対して (Fukushima, 1994)、偽の産卵床はそれよりも短いことであり、また形状の違いとは偽の産卵床の多くがいかにも未完成な外観を呈していることである (例えば、川底にただ穴が掘られているだけとか)。

A 沢の水温と流量の測定は、1993年4月18日から5月13日まで毎日行った。水温は午前11:00に調査区最下流より1.5 km 上流で測定し、流量も同時刻に同地点に設けたトランセクトで測定した。

物理環境の測定と比較

A沢でイトウの産卵床が最も集中してつくられた1 kmの区間を代表区とし、さらに産卵床分布域外に上流区・下流区と称して、それぞれ1 kmの比較対照区間を設けた。これら3区間内を50mのセクションに分割し、各セクションの最下流に位置する淵の物理環境を定量化し3区間で比較した。ここでの比較は、淵尻の地形と水文に関する要因である淵尻の水深、流速、河床勾配、そして河床礫の粒径のみに注目した。

一方、代表区にたどり着いたイトウ親魚が、数多くある淵尻の中でどのような環境要因を持つものを選び産卵床をつくったのかをさらに詳しく調べるために、次のような比較を行った。代表区内で産卵床がつくられた淵（および淵尻）と、同区間内で産卵床がつけられなかった淵（および淵尻）の2つのグループを、上記の4要因に淵の水深や植生などによるカバー量などを加えた合計8つの要因を測定して比較した。産卵床のできなかった淵のグループには、代表区から50 mごとに選ん

だ20カ所の淵の中で産卵床がたまたまつくられていた淵を除いたものを使用した。河床礫の粒径を除く環境要因の測定は全個体のイトウが産卵を終了した直後、流量の比較的安定していた4日間以内に行った。以下に8要因の具体的な測定方法を述べる。

1) 淵尻の水深

測定位置はD1-D6の6点であり(図2)、その平均値を淵尻の水深とした。D1-D3は、水面に対する河床勾配が急な部分から緩やかな部分へ移る変曲点である。またD4-D6は淵から瀬に移行する位置にあたり、河床勾配が正から負に変わる点である。D1とD4、D2とD5、D3とD6は、右岸からそれぞれ川幅の1/4、1/2、3/4の距離にある。

2) 淵尻の流速

測定位置V1-V3は右岸からそれぞれ川幅の1/4、1/2、3/4の距離にあり、V2はD2とD5の中間に位置する(図2)。プロペラ式流速計SV101型(三光精密工業株式会社)を用い、これら3点で河床から5 cmの流速を計り、その平均値を淵尻の流速とした。

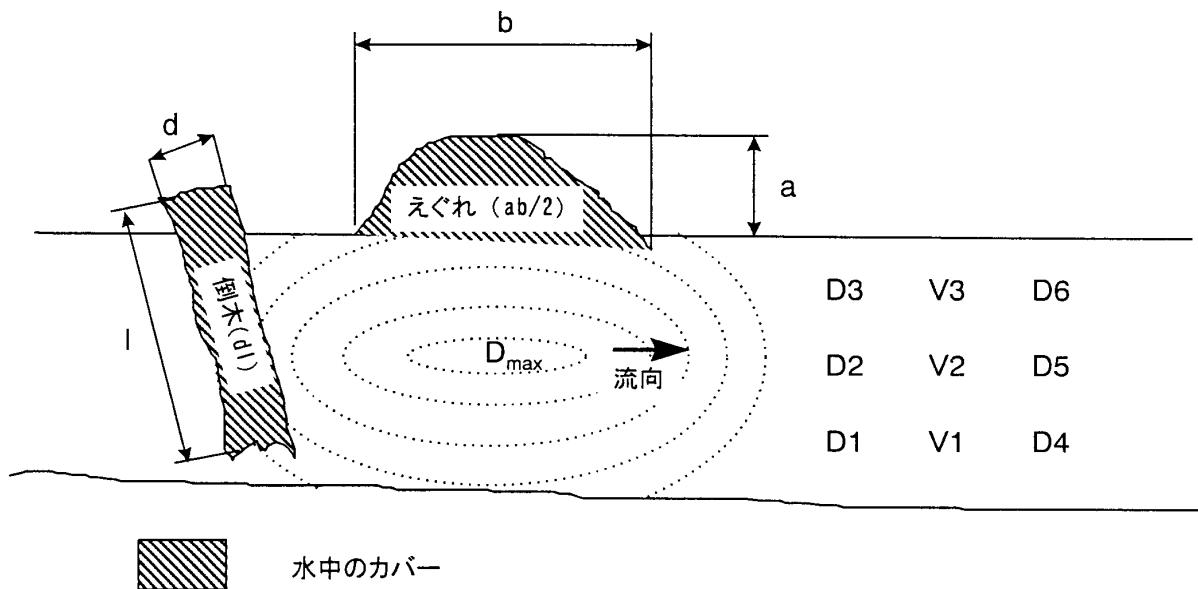


図2. 淵と淵尻における物理環境の測定位置。D1-D6は淵尻の水深の測定位置、V1-V3は淵尻の流速の測定位置、 D_{max} は淵の最深部、 a 、 b は河岸のえぐれの奥行きと長さ、 d 、 l は淵に堆積した倒木の直径と長さを示す。

3) 淵尻の河床勾配

河床勾配(G)は以下のような無次元値として求めた。

$$G = \frac{1}{3} \left(\frac{D1 - D4}{L14} + \frac{D2 - D5}{L25} + \frac{D3 - D6}{L36} \right)$$

但し D1 - D6: 淵尻の水深
L14: D1 - D4 間の距離
L25: D2 - D5 間の距離
L36: D3 - D6 間の距離
(単位; cm)

4) 淵尻の河床礫

代表区からは1992年にランダムに13ヶ所、上流区および下流区からは翌1993年にランダムにそれぞれ3ヶ所の淵尻から河床礫をサンプルした。これらのサンプルは、各年のイトウの産卵終了日より一週間以内に、深さ25

cm、直径15 cmのコア・サンプラー(McNeil & Ahnell, 1964)を使用しV2の位置から採取した(図2)。産卵床がつくられた淵尻では、産卵床上ではなくその真横からサンプルをとった。河床礫は十分に乾燥させた後、フルイによる粒度分析にかけて累積粒度分布の50%粒径をφスケールで求めた(ただし、φ = -log₂d; dは粒径mm)。

5) 淵尻の水上カバー

淵尻の水上カバーは、淵尻を覆う河岸植生の被覆度として求めた。まずV2の位置に、感度100の白黒フィルムが水面上5 cmで、且つ水平になるようカメラを設定し、画角180°の魚眼レンズで全天写真を撮った。写真は画像解析時に植生の部分と空の部分とを完全に分離するため、中間色を含まない白と黒の2階調の画像になるようにコピー機を調整しながらOHPシートにコピーした。そのOHPシートを葉面積計にかけ、黒色の部分の面積が占める割合を計算して淵尻の水上カバーとした。

6) 淵の最大水深

淵の最大水深は淵の中で最も深いと思われる辺りを測量用の紅白棒を用いて場所を変えて何回か測定した後、最も深かった場所の値(D_{max})とした(図2)。

7) 淵の水上カバー

測定した位置は最大水深D_{max}が観測された場所である。測定方法は淵尻の水上カバーと同様である。

8) 淵の水中カバー

淵の水中カバーの対象は水中の倒木とえぐれの2点とした(図2)。ただし、倒木は直径10 cm以上で長さ1 m以上のもの、えぐれは奥行き10 cm以上で幅1 m以上のものに限定した。n個の倒木が存在する淵の水中カバー(S)は次のような値(面積)として求めた。

$$S = \sum_{i=1}^n d_i l_i + \frac{ab}{2}$$

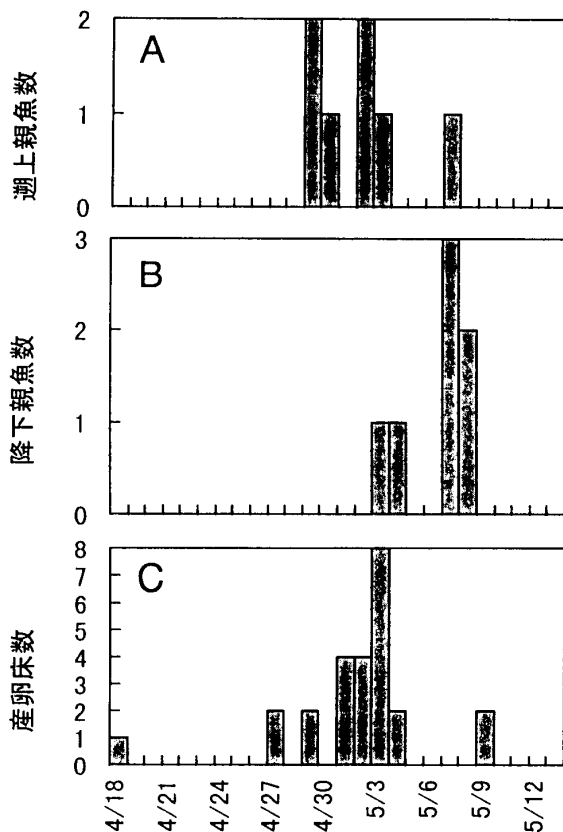


図3. 1993年、A沢において日々目撃された遡上親魚数(A)、降下親魚数(B)、および観察された産卵床数(C)の変化。

但し d_i : 倒木の直径
 l_i : 倒木の長さ
 a : えぐれの奥行
 b : えぐれの幅

(単位; m)

統計解析

測定した環境要因の多くは多少とも互いに相関しているだけでなく、河川の上流から下流に単調に増大又は減少する変数である。よって、厳密にはそれぞれの要因を取り上げて検定するのではなく、ひとつの淵について得られた8つの要因を1セットにして多変量解析を適用するのが好ましい。しかし変数が多い割にサンプル数が少ない本研究のデータにはそれが適用できなかった。そこで測定データはすべて階級別の頻度で表し、得られた頻度データを分割表にまとめ、フィッシャー直接検定法 (Fisher exact test) を用いて物理環境要因の比較を個別に行った。ただし、分割表のサイズが 2×2 よりも大きいため、通常の検定ではなく Mehta & Patel (1983)

のアルゴリズムを採用した。

結果

1. 産卵期と産卵床分布

遡上中のイトウ親魚は1993年4月29日から5月7日の間に合計7尾目撃された (図3A)。一方、産卵を終え河川を降下中と思われるイトウは5月3日から8日の間に同じく7尾目撃され、それ以後は全く見られなかった (図3B)。産卵行動中の親魚は5月に入って9ペア観察された。産卵床は主に4月27日から5月9日の間に多くつくられ、その総数は25個であった (図3C)。産卵期間中の河川水温はしだいに上昇していったが、ほぼ4℃から7℃の間で変動した (図4A)。また河川流量が4月28日の融雪増水のピークを迎えた後、徐々に減少していく過程でイトウの産卵が活発になったことが分かる (図4B)。

1993年のA沢のイトウ産卵床分布は調査開始地点から3-4 km上流にピークを持つ単峰形であり、その分布の形状は前年と前々年の産卵床分布とほとんど同一であった (図5)。しかし、産卵床の絶対数は前の2シーズンと比べてはるかに少ない。

2. 代表区、上流区、および下流区の物理環境比較

A沢の3-4 km上流を代表区、産卵床分布の上流限界からさらに1 km上流までを上流区、そして産卵床分布の下流限界からさらに1 km下流までを下流区と定義し (図5)、3区間で物理環境を比較した。

まず、淵尻の水深、流速、河床勾配、そして河床礫の50%粒径の測定値の階級別頻度分布 (表1) が各区間の間で相違しているかどうか調べた (表2)。淵尻の水深は、上流区から代表区そして下流区に向かって次第に増大していき ($P < 0.001$)、同時に淵尻の河床礫は下流に向かうにつれより細粒な物質へと変化することが分かった ($0.001 < P < 0.01$)。上流

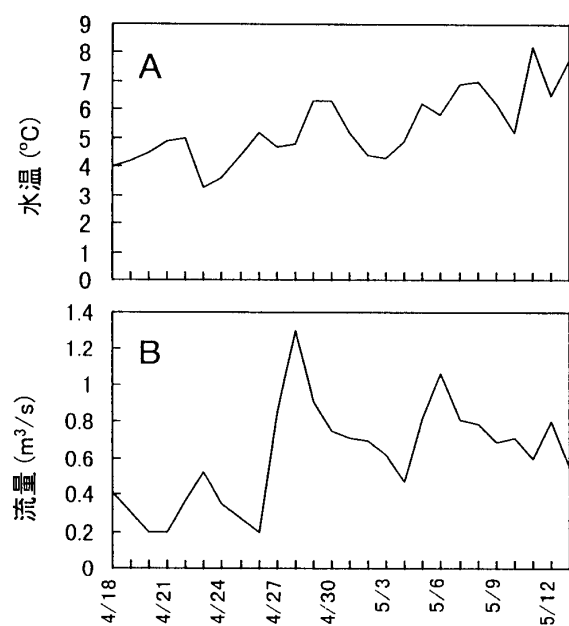


図4. 1993年, A沢におけるイトウ産卵期とその前後の水温変化(A)と流量変化(B)。

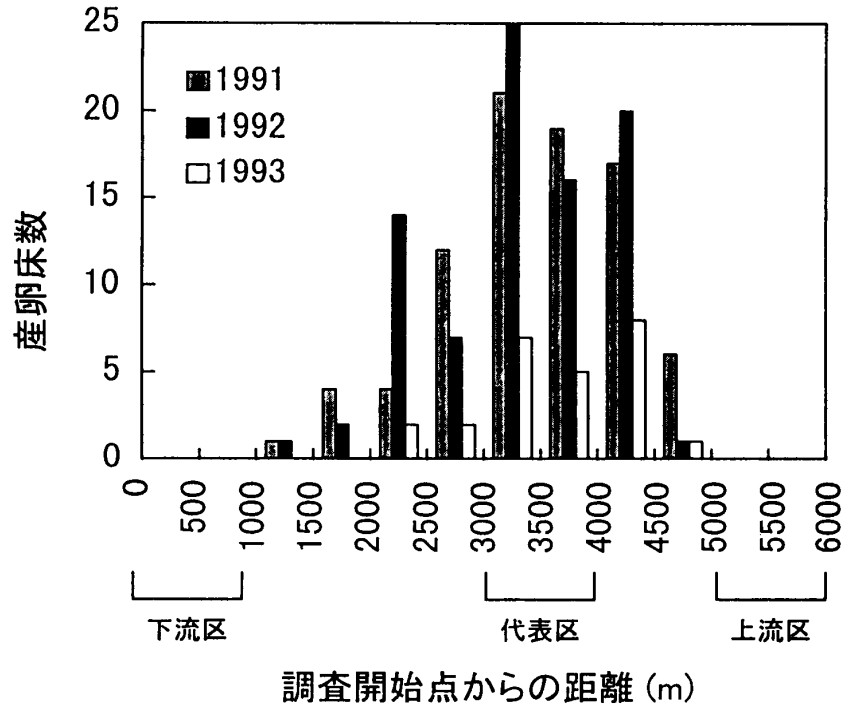


図5. 1991-1993にA沢で流路延長500 m毎に観察されたイトウ産卵床の分布 (10セクションごとの累積頻度). 1991年と1992年のデータはFukushima (1994)を修正引用.

区と代表区の間には淵尻の流速に有意な差は認められなかったが ($P>0.05$)、下流区の流速は代表区のそれよりも有意に遅かった ($P<0.001$)。河床勾配は3区間で有意差が認められなかった ($P>0.05$)。

3. 代表区内で産卵床がつけられた淵とつけられなかった淵の物理環境比較

1993年には、A沢の代表区にイトウ産卵床が12個つけられた (図5)。代表区内でこれら産卵床がつけられた12カ所の淵 (淵尻) と、産卵床がつけられなかった19カ所の淵 (淵尻) の2つのグループの物理環境がどのように異なるのかを8要因すべてについて調べてみた (表3, 4)。ただし、河床礫については、1992年に代表区の淵尻から採取した13個のサンプルのうち産卵床のできた9個と産卵床のできなかつた4個のサンプルを比較することにした。

産卵床がつけられた環境は、淵尻の水深が15-30 cmと比較的浅く、流速が30-50 cm/s、河床勾配が1カ所を除いて0-6%と緩い流れで、河床礫の50%粒径が $-3.5 - -2.5 \phi$ (約6-11 mm)と比較的細かく、また、産卵床の直上流部に位置する淵が最深部で20-100 cmという深さであった (表3)。しかし、これら5つの要因は、いずれも2グループ間で有意な違いは無かった (表4)。有意な違いが認められたのはカバーに関する3つの要因であった。淵尻と淵の両者の水上カバー (河岸植生の被覆度) は、2つのグループとも50%以上の高い値を示したが、産卵床がつけられなかったグループでより高い値を示した (淵尻, $0.001<P<0.01$; 淵, $0.01<P<0.05$) (表4)。一方で淵に堆積した倒木や河岸のえぐれの量の指標である淵の水中カバーは産卵床のつけられた場所で有意に高い値を示した ($0.001<P<0.01$) (表4)。

表1. 上流区, 代表区, および下流区の中で, 50mのセクションの最下流に位置する合計20カ所の淵と淵尻で測定された物理環境要因の階級別頻度分布.

要因	階級	上流区	代表区	下流区
淵尻の水深 (cm)	5~10	1	-	-
	10~15	9	3	-
	15~20	9	2	-
	20~25	1	8	1
	25~30	-	7	2
	30~35	-	-	10
	35~40	-	-	4
	40~45	-	-	3
淵尻の流速 (cm/s)	20~30	-	-	7
	30~40	2	4	10
	40~50	9	9	3
	50~60	5	5	-
	60~70	3	2	-
	70~80	1	-	-
淵尻の勾配 (%)	-2~0	1	1	-
	0~2	6	7	2
	2~4	8	6	10
	4~6	2	2	5
	6~8	2	3	2
	8~10	-	1	1
	10~12	-	-	-
	12~14	-	-	-
14~16	1	-	-	
淵尻の河床礫 (ϕ_{50})	-6.0~-5.5	1	-	-
	-5.5~-5.0	2	-	-
	-5.0~-4.5	-	-	-
	-4.5~-4.0	-	-	-
	-4.0~-3.5	-	-	-
	-3.5~-3.0	-	5	-
	-3.0~-2.5	-	7	-
	-2.5~-2.0	-	1	-
	-2.0~-1.5	-	-	2
	-1.5~-1.0	-	-	1

考 察

猿払川支流A沢において1991年以来、3年間のイトウ産卵床分布がほとんど変化しなかったことは特筆すべきであろう。もっとも、地質が柔らかく蛇行の激しい猿払川上流

部は毎年の融雪増水や大雨後の洪水で、河川の瀬淵構造の位置関係が微妙に変化する。したがって3年間毎年決まって同一の地点に産卵床がつけられるケースよりも、年ごとに数メートルほど位置がずれてつけられることの方が多かった。

表2. 上流区と代表区および下流区と代表区の物理環境要因の測定値の階級別頻度分布をフィッシャー直接検定法で比較した結果.

	上流区 vs.代表区	下流区 vs.代表区
淵尻の水深	***	***
淵尻の流速	-	***
淵尻の河床勾配	-	-
淵尻の河床礫	**	**

- P>0.05, ** 0.001<P<0.01, *** P<0.001

イトウの産卵床が集中していた代表区を産卵床が全く無い上流区や下流区と比較すると、淵尻の水深と河床礫の組成という2つの要因に有意な違いが認められた。サケ科魚類

の産卵床中に粒径 -2.67ϕ (6.35 mm) より細粒な物質が60%をこえて存在すると、礫間の浸透水量が減少し、卵と仔魚の生残率が10%以下に低下することが知られているが (Tappel & Bjornn, 1983)、A沢下流区の淵尻の河床礫には -2.67ϕ よりも細粒な物質が70%以上も含まれていた。

一方で代表区内で産卵床がつくられた淵とつくられなかった淵の比較から、イトウの産卵場所選択が河岸植生や水中の倒木などのカバーの有無に大きく影響されている可能性が示唆された。イトウは倒木などが多数沈んだ淵や河岸が浸食されて深くえぐれた淵の直下にある淵尻に産卵する傾向が強いようだ。産卵床の上流に位置する淵が、産卵親魚にとつ

表3. 代表区内で産卵床が形成された淵12カ所と形成されなかった淵19カ所で測定された物理環境要因の階級別分布.

要因	階級	産卵床		要因	階級	産卵床	
		無	有			無	有
淵尻の水深 (cm)	10~15	3	-	淵尻の 水上カバー (%)	50~60	-	1
	15~20	2	3		60~70	2	6
	20~25	8	3		70~80	12	2
	25~30	6	6		80~90	5	2
					90~100	-	1
淵尻の流速 (cm/s)	30~40	3	4	淵の 最大水深 (cm)	20~40	3	1
	40~50	9	8		40~60	4	4
	50~60	5	-		60~80	8	3
	60~70	2	-		80~100	4	4
淵尻の勾配 (%)	-2~0	1	-	淵の 水上カバー (%)	60~70	-	5
	0~2	7	7		70~80	5	2
	2~4	5	2		80~90	7	2
	4~6	2	2		90~100	7	3
	6~8	3	-		淵の 水中カバー (m ²)	0~1	11
8~10	1	1	1~2	2		2	
淵尻の河床礫 (ϕ_{50})	-3.5~-3.0	3	2	2~3		2	2
	-3.0~-2.5	5	2	3~4		4	5
	-2.5~-2.0	1	-	4~5		-	2
				5~6	-	1	

表4. 代表区において産卵床が存在する淵と存在しない淵の物理環境要因測定値の比較（要因測定値の階級別頻度分布をフィッシャー直接検定法で比較）.

	検定結果
淵尻の水深	-
淵尻の流速	-
淵尻の河床勾配	-
淵尻の河床礫	-
淵尻の水上カバー	**
淵の最大水深	-
淵の水上カバー	*
淵の水中カバー	**

- $P > 0.05$, * $0.01 < P < 0.05$, ** $0.001 < P < 0.01$

て外敵からの避難場所になるという観察は、他のサケ科魚類でもなされている (Needham & Vaughan, 1952; Needham, 1961; Hoopes, 1972)。ブラウントラウト (*Salmo trutta*) などは河岸のえぐれや植生に近い、カバーの多い場所に産卵するという本研究に似た報告もある (Reiser & Wesche, 1977; Witzel & MacCrimmon, 1983)。A沢での調査中にも、調査員に気づいた産卵行動中のイトウが上流の淵に逃げ込む様子がしばしば見受けられた。

本調査で最も意外であったのが、河岸植生の被覆度である水上のカバーが、産卵床がつくられなかったところがかえって有意に高い値を示したことである。この河岸植生というのは、A沢の流域ではほとんどがササによって構成されている。河畔に生育する背丈2 mを越すササは、イトウの産卵期には積雪によって押し倒され、所によっては川面を全面覆い隠す。しかし産卵期を過ぎて数日もすれば、雪解けと共にササは急速に直立し始め、同時にその下に隠れていたイトウの産卵床が次第に多くの直射日光を受けることになる。水上のカバーを計測したのは産卵期終了後わずか4日以内ではあったが、産卵の最中にはさらに多くのカバー（ササ）が川面を覆っていたことは間違いない。水上カバーが多すぎ

るためにイトウがその場所を敬遠する理由として、次のような可能性が考えられる。一つは、産卵が終了してもいつまでもカバーに覆われて日陰になるような所では、礫中の水温が上がらず卵の発育が停滞するという、もう一つは、計測時に水面を覆うササの量が多いたる所では、産卵期にササの先端が河川に水没し、これが障害となってイトウの産卵が物理的に不可能であったということである。柳井（私信、北海道立林業試験場）は、サクラマス (*Oncorhynchus masou masou*) の産卵親魚がカバーの少ない区間では明瞭なカバーへの選択性を示すが、カバーが多くなるにつれてその選択性が低下することを観察している。A沢にはカバーが50%以下の場所はなく、河岸植生がもともと多い沢であるため、イトウによる水上カバーの選択性を評価することは難しい。

大規模な開発が今でも盛んな北海道では、河川の改修・ダム建設・河畔林の伐採などに伴ってイトウの生息環境が急速に破壊され続けている。河道の直線化などの改修は、河川の流速を均一に速くする (Brookes, 1989)。砂防ダムなどの河川工作物は、下流域への土砂供給を制限し (高橋, 1991)、河床の礫組成に大きな変化を与えうる (Davies & Nelson, 1993)。河畔林の伐採は、河道内への倒木供給を減らしカバーの減少をもたらす (Fausch & Northcote, 1992)。さらに河畔林の根本に形成されやすい、河岸のえぐれも河道の直線化や河畔林の伐採と共に消滅し、川幅が広く水深の浅い川へ変貌するだろう。絶滅の危機に瀕している日本最大の淡水魚イトウの保全のためには、彼らの生息環境、中でも産卵環境をこれ以上の破壊から守ることが重要な課題である。

引用文献

Bjornn, T. C. & D. W. Reiser (1991) Habitat requirements of salmonids in streams. *American*

- Fisheries Society Special Publication*, 19: 83-138.
- Brookes, A. (1989) "Channelized Rivers-Perspectives for Environmental Management". John Wiley and Sons, 326p, Chichester.
- Davies, P. E. & M. Nelson (1993) The effect of steep slope logging on fine sediment infiltration into the beds of ephemeral and perennial streams of the Dazzler Range, Tasmania, Australia. *Journal of Hydrology*, 150: 481-504.
- Fausch, K. D. & T. G. Northcote (1992) Large woody debris and salmonid habitat in a small coastal British Columbia stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 682-693.
- Fukushima, M. (1990) Spawning habitat of the Japanese huchen (*Hucho perryi*) in Karibetsu Creek, Hokkaido. Ms thesis, Hokkaido University, Japan.
- Fukushima, M. (1994) Spawning migration and redd construction of Sakhalin taimen, *Hucho perryi* (Salmonidae) on northern Hokkaido Island, Japan. *Journal of Fish Biology*, 44: 877-888.
- Holcík, J., K. Hensel, J. Nieslanik & L. Skácel (1988) "The Eurasian Huchen, *Hucho hucho*, Largest Salmon of the World". Dr W. Junk Publishers, 239p, Dordrecht.
- Hoopes, D. T. (1972) Selection of spawning sites by sockeye salmon in small streams. *Fishery Bulletin*, 70: 447-458.
- 木村清朗 (1966) イトウ *Hucho perryi* (BREV00-RT) の生活史について. 魚類学雑誌, 14: 17-25.
- 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. 由良川上流における産卵床の形状と立地条件. 日本生態学会誌, 31: 269-284.
- McNeil, W. J. & W. H. Ahnell (1964) Success of pink salmon spawning relative to size of spawning bed materials. *U.S. Fish and Wildlife Service Special Scientific Report, Fisheries* 469, 15p.
- Mehta, C. R. & N. R. Patel (1983) A network algorithm for performing Fisher's exact test in $r \times c$ contingency tables. *Journal of the American Statistical Association*, 78: 427-434.
- Needham, P. R. (1961) Observations on the natural spawning of eastern brook trout. *California Fish and Game*, 42: 27-40.
- Needham, P. R. & A. C. Taft (1934) Observations on the spawning of steelhead trout. *Transactions of the American Fisheries Society*, 64: 332-338.
- Needham, P. R. & T. H. Vaughan (1952) Spawning of the Dolly Varden, *Salvelinus malma*, in Twin Creek, Idaho. *Copeia*, 3: 197-199.
- Reiser, D. W. & T. A. Wesche (1977) Determination of physical and hydraulic preference of spawning locations. *Wyoming Water Resources Research Institute, Water Resources Series*, 64, 112p, Laramine.
- Stuart, T. A. (1953) Water currents through permeable gravels and their significance to spawning salmonids, etc. *Nature*, 172: 407-408.
- Stuart, T. A. (1954) Spawning sites of trout. *Nature*, 173: 354.
- 高橋剛一郎 (1991) 砂防ダムの魚道の問題点. 砂防学会論文集, 2: 1-4.
- Tappel, P. D. & T. C. Bjornn (1983) A new method of relating size of spawning gravel to salmonid embryo survival. *North American Journal of Fisheries Management*, 3: 123-135.
- Vaux, W.G. (1962) Interchange of stream and Intragravel water in a salmon spawning riffle. *U.S. Fish and Wildlife Service Special Scientific Report, Fisheries* 405, 11p.
- Vronskii, B. B. & V. N. Leman (1991) Spawning stations, hydrological regime and survival of progeny in nests of chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, in the Kamchatka

- River Basin. *Journal of Ichthyology*, 31: 91-102.
- Wells, R. A. & W. J. McNeil (1970) Effects of quality of the spawning bed on growth and development of pink salmon embryos. *U. S. Fish and Wildlife Service Special Scientific Report, Fisheries*, 616, 5p.
- White, H. C. (1942) Atlantic salmon redds and artificial spawning beds. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 6: 37-44.
- Witzel, L. D. & H. R. MacCrimmon (1983) Redd-site selection by brook trout in southwestern Ontario streams. *Transactions of the American Fisheries Society*, 112: 760-771.