

福井県河川に生息するヤマメの生活史

加藤文男*

Studies on the life history of the Yamame, a river resident form of *Oncorhynchus masou* found in the rivers of Fukui Prefecture.

Fumio KATO*

はじめに

ヤマメはサケ属魚類の一種で、サクラマス *Oncorhynchus masou* (Brevoort) の河川残留型として知られている。一般に、日本の南の河川に行くほどサクラマス(降海型)が少なくなり、逆にヤマメ(河川残留型)が多くなる。このようにサクラマスとヤマメは表裏一体の関係にあり、生態的な地域的特性も有している。

サクラマスの生活史については、これまで大野(1933a,b), 大島(1957), 田中(1963), 長内ら(1967, 1969), 関ら(1979), 久保(1980, 1983), 角(1982, 1983), 待鳥ら(1985)など、数多くの報告がなされている。一方、ヤマメの生活史については大野(1930, 1933a,b), 大島(1957), 木村(1972), 関(1978), 本間ら(1982)の報告があるが、いずれも部分的に生活史全般にわたる報告はまだみられない。特に、北陸地方の一地域である福井県のヤマメの生活史については、これまで全く知られていないので明らかにした。

I 材料及び方法

ヤマメはすべて福井県の河川から、1958~1965年に採用した。特に河野川は小河川であるがヤマメが比較的多く生息し、ここでは年間を通じて調査を行った。その他、九頭竜川支流日野川、大味川、耳川、北川、南川の各上流で得た材料も用いた。採集当時放流アマゴの生息しない河川を選び、いずれも釣りの他、網などにより採集した(図1)。なお幼稚魚の形態計測に、ごく一部人工ふ化による材料も用いた。形態比較のため、サクラマスを越前海岸と三方湖、九頭竜川支流日野川で得た。いずれも定置網または投網で、1965~1977年に捕獲された。

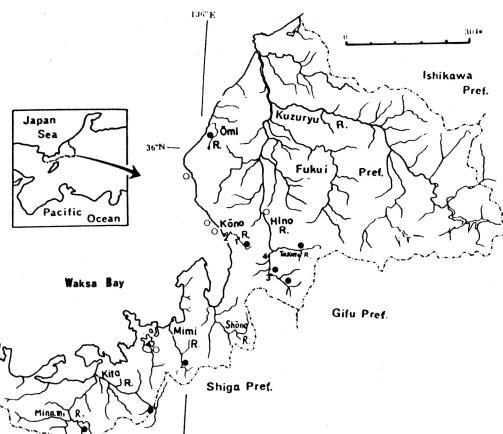


図1 ヤマメとサクラマスの採集地
●：ヤマメ ○：サクラマス

材料はホルマリン液(幼稚魚は5%, 未成魚~成魚は8%)に入れて固定した後, 魚体の各部を計測した。ヤマメの各発育段階における食性, 生殖腺の成熟度((生殖腺重量/体重)X10²)と肥満度((体重/体長³)X10³)についても調べた。年令は鱗の冬帶(Winter zone)の数により判定した。生活1年目の1月から12月までを0+, 翌年の1月から12月までを1+で示した。体長は標準体長(Standard length, 吻端から脊椎骨後端までの長さ)を用いた。

II 採集河川の環境概要

福井県は日本海に面し, ほぼ本州の中央部に位置している。河川は流路約116kmの九頭竜川を始め, 大小20余りあり, すべて日本海に注いでいる(図1)。

調査した主要河川の中, 河野川は福井県の南部にあって, 若狭湾に注ぐ流路約12km, 流域面積約32km²の小河川である。水源付近のホノケ山は標高737mで, 付近の低い山稜に囲まれた谷間を北西に向って流れ, 南条郡河野村河野(st. 2)で川幅約15mとなり, 海に注ぐ(図1)。河川形態の区分(可児, 1944)からみると, 流路のほぼ全域がAa型(一蛇行区間に瀬と渦がいくつもある)で, 河口の河野付近でAa-Bb移行型になる。河内(st. 1)と河野付近でわずかに水田が開かれているが, 大部分は豊かな樹林が岸近くまで迫り, 堤防などの人工物は少なく, 年間を通じて流量は安定している。水温は河内で8月に23°C, 3月には10°Cに低下する。ヤマメは約20°C以下の冷水域を好み, 夏季の分布下限は河内の少し上であった。しかし, 冬季は水温が下がるのでヤマメが降下し, 分布下限は河野の上(河口から約3km上流)の所であった。河野川の魚類はヤマメの他, サクラマス(極めてまれ), イワナ *Salvelinus leucomaenoides pluvialis*, タカハヤ *Moroco jouyi*, アジメドジョウウ *Cobitis delicata*, カジカ *Cottus pollux*, アカザ *Liobagrus reinii*, ウグイ *Tribolodon hakoneensis*, ウキゴリ *Chenogobius urotaenia*など10種が生息する(加藤, 1985)。

さらに九頭竜川支流日野川は流路約65km, 県境付近の山岳地帯(笛ヶ峰, 三国岳など標高約1,200mの山並み)に水源を発し, 広野ダムから宇津尾(st. 3), 今庄(st. 4)を経て北に貫流する。途中, 田倉川, 天王川, 足羽川の各支流を集め, 福井市で九頭竜川に合流し, 日本海に注いでいる(図1)。河川形態は宇津尾がAa-Bb移行型で, それより上が主にAa型で占められ, 上流域にあたる。宇津尾における8月の水温は約20°Cで, 夏季のヤマメの分布下限になっていた。しかし冬季は水温が下がるので, ヤマメの分布下限は今庄付近まで降下していた。

日野川の魚類はヤマメの他, サクラマス, イワナ, タカハヤ, アジメドジョウウ, カジカ, アカザ, ウグイ, ウキゴリなど33種が生息する(加藤, 1985)。

III 生活史の区分

生活史の区分にあたり, 受精卵から生活型の分化が始まる時期(幼魚後期)までは, 久保(1980)の報告を参考にし, 稚魚期(前期・後期), 幼魚期(初期・中期・後期)に区分した。それ以降は河川残留型を未成魚期と成魚期に2区分し, 産卵期は後者に含めて扱った。以下にその区分を行った根拠となる形態及び生態的特徴の概要を示し, 後に詳述する。

1. 稚魚期(larval period)

(1) 稚魚前期 (alevin stage)

ふ化直後から卵黄のうが消失するまで。産卵床の砂利の中に潜んで過ごす。

(2) 稚魚後期 (fry stage)

卵黄のうが消失してから、鱗の発生がみられる直前まで。産卵床からふ上して摂食活動に入り、岸の岩陰で過ごす。

2. 幼魚期 (parr period)

体表に鱗が発生してから幼魚の相分化が起こるまで初期、中期、後期の3期に分ける。

(1) 幼魚初期 (early parr stage)

体表に鱗が発生し、岸の岩陰で過ごす。

(2) 幼魚中期 (advanced parr stage)

体表全体が鱗で覆われ、岸から流れの中央にてて生活する。

(3) 幼魚後期 (late parr stage)

幼魚の相分化が起こり、生活型の分化が始まる。

3. 河川残留未成魚期 (river resident parr period of immature fish)

河川に残留し、生殖腺は未成熟、体側のパーマークが明瞭。上流域の渓や瀬に分散して過ごす。

4. 河川残留成魚期 (river resident parr period of mature fish)

河川に残留し、生殖腺が成熟し、産卵活動を行う。体側のパーマークが明瞭、婚姻色が現れる。

産卵活動後一部生残したヤマメの生活期も含める。

IV 各発育段階の形態的特徴

1. 稚魚期

(1) 稚魚前期

全長 25.5 ~ 26.3 mm, 体長 22.0 ~ 23.3 mm (飼育魚の5尾による, 表1, 図版I・A)。

卵黄のうは7割ほど吸収され、体側に暗褐色のパーマーク(3~6個)が薄く現れ始めた。成長とともに体長/体高と体長/頭長は小さくなり、頭長/眼径は大きくなる(図2)。背鰭と尻鰭は膜鰭からほぼ分離し、その鰭条数はほぼ定数に達している。尾鰭後縁は叉入し始め、対鰭には鰭条が現われたが、まだ定数に達していない。

(2) 稚魚後期

① 全長 29.2 ~ 32.5 mm, 体長 25.2 ~ 27.5 mm

(日野川支流田倉川で4月に獲れた5尾による, 表1, 図版I・B)。

ふ上してまもない頃の稚魚で、体側に暗褐

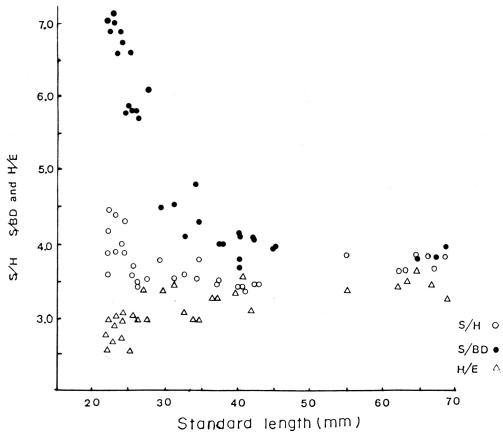


図2 ヤマメの体長と体長(S)/頭長(H), 体長(S)/体高(BC), 頭長(H)/眼径(E)の関係

表1 ヤマメの発育段階と形態計測値

Developmental stage No. of samples (♀♂)	Alevin 5	Fry 5	PART						
			4 (early p.)	3 (advanced p.)	7 (late p.)	3(♂) (dark p.)	5(♀) (river resident p.)	5(♂) (river resident p.)	
Total length (mm)	25.5~26.3	29.2~32.5	34.0~39.0	43.0~48.5	76.5~90.0	79.0~109	98.5~114	143~158	158~245
Standard length (mm)	22.0~23.3	25.2~27.5	29.0~34.5	37.0~42.1	64.1~77.5	68.0~91.0	83.0~95.5	140~185	144~166
S.L./ Head length	3.55~4.48	3.44~3.71	3.52~3.83	3.39~3.53	3.82~3.97	3.62~4.18	3.70~3.82	3.94~4.35	3.74~4.33
S.L./ Body depth	6.63~7.28	5.73~6.63	4.31~4.86	3.70~4.21	3.52~3.80	3.82~4.35	3.75~4.23	3.87~4.20	3.76~4.11
S.I./ D.C.P.*									
S.I./ L.C.P.*									
H.L./ Diameter of eye	2.85~3.00	2.52~3.39	3.00~3.52	3.24~3.59	3.55~4.05	3.23~3.74	3.38~3.78	4.00~4.35	3.71~4.46
H.I./ L.U.J.*	1.92~2.07	1.79~2.00	1.90~2.08	1.80~2.08	1.95~2.05	1.72~2.00	1.80~1.85	1.85~1.93	1.68~1.88
H.L./ Length of snout		4.67~5.67	5.00~8.80	5.53~6.00	4.64~5.31	4.23~5.63	4.55~4.76	3.78~4.33	3.63~4.79
H.L./ W.I.S.*		3.33~3.75	3.69~4.00	3.68~4.00	3.38~3.55	3.55~4.04	3.55~3.97	3.17~3.73	3.19~3.70
Dorsal fin rays	15~16	14~16	14~15	15~16	13~14	14~15	13~15	13~15	13~14
Anal fin rays	15~16	14~15	13~16	14~15	13~14	13~15	13~14	13~14	13~14
Pectoral fin rays	11~12	13~14	13~14	13~15	14~15	14~15	14~15	14~16	13~15
Ventral fin rays	8	8~9	9	9	9	9	9	9	9
Gill-rakers	34~46	7~8	11~14	12~13	13~16	13~17	14~19	18~20	18~21
Pyloric caeca			36~58	40~60	39~50	41~53	37~50	44~47	40~58
Branchiostegal rays			12~13	11~13	11~12	12~13	12~13	12~13	11~14
Scales above lateral line							24~31	28~34	31~32
Scales below lateral line							20~27	23~26	22~28
Scales on lateral line							120~135	121~130	127~135
Age	0~	0+	0+	0+	0+	0+	0+	1~	1~
Maturity	immature	immature	immature	immature	immature	nature	immature	immature	nature
Month	Mar.	Apr.	May	May	Sep.	Sep.	Apr. May	Apr. May	Nov.
Locality	(Pond cultured)	Fakura R.	Kōno R.	(Pond cultured) Kōno R.	Takura R.	Kōno R.	Kōno R.	Kōno R.	Kōno R.
							Ōni R.	Ōni R.	Ōni R. Kita R.

* D.C.P : Depth of caudal peduncle, L.U.J. : Length of upper jaw, L.C.P : Length of caudal peduncle, W.I.S. : Width of Interorbit.

色のパーマーク（6～7個）が明瞭にみられる。対鰓の鰓条数がほぼ定数に達し、上顎骨の末端はまだ眼窩後縁に達していない。膜鰓は腹鰓の前後に残存する。鰓皮はほぼでき、鰓耙もできているがまだ発達せず、数が少ない。幽門垂も認められるが、まだ小さく定数に達していない。全長29mm（体長25mm）の頃、頭長比が一定の値になる（図2）。

② 全長34.0～39.0mm、体長29.0～34.5mm（河野川で3月に獲れた5尾による、表1）

体色は緑褐色で、体側に暗褐色のパーマーク（7～9個）が明瞭にみられる。上顎骨の末端はまだ眼窩後縁に達していない。膜鰓は腹鰓の前後に残存する。背鰓と尻鰓の先端部は白色を呈し、その境界付近に黒色素が沈着する。腹

鰓の前縁と尾鰓の後縁、下縁は赤色をおびる。尾鰓の基部は山吹色を呈す。脂鰓の外縁にも黒色素が沈着し、黒くふちどられる。幽門垂数は36～48で、ほぼ定数に達したが、まだ短く発達していない（体長30mmの頃定数に達する、図3）。鰓耙数は11～14で、まだ定数に達していない。鱗の発生はまだみられない。全長43mm（体長37mm）の頃、体長／体高、頭長／眼径が一定の値になる（図2）。

2. 幼魚期

背面緑褐色で小黒点が散在し、暗褐色のパーマーク（7～10個）が明瞭に存在する。パーマークの背側には小形の黒斑が一列に並ぶ。体側にアマゴのような赤点が生じることはない。

(1) 幼魚初期

全長43.0～48.5mm、体長37.0～42.1mm（飼育魚4尾による、表1、図版I・C）。

体長40mmの頃、初生鱗が背鰓と脂鰓間の側線付近に発生する。膜鰓はほとんど消失し、上顎骨の末端は眼窓後縁に達した。

(2) 幼魚中期

全長76.5～90.0mm、体長64.1～77.5mm（河野川で5月に獲れた3尾による、表1、図版I・D）。

体高がやや高い（体長／体高、3.52～3.80）。背鰓と尻鰓は淡灰色で、両鰓の先端部は白色を呈し、その境界付近に黒色素が沈着する。胸鰓は無色、腹鰓の前縁と尾鰓の後縁、下縁は赤色をおびる。尾鰓は淡灰色を呈す。鱗は体表を完全に覆っている。

(3) 幼魚後期

全長79.0mm～109mm、体長68.0～91.0mm（日野川支流、田倉川と河野川で9月に獲れた0⁺の7尾による、表1、図版I・E）。

体色はやや黄褐色を帯びる。背鰓は淡灰色で、鰓の先端部の黒斑はみられない。腹鰓と尻鰓の前縁は淡赤色、尾鰓の上縁と下縁は赤色をおび

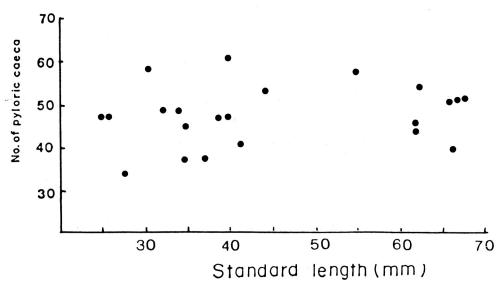


図3 ヤマメの体長と幽門垂数の関係

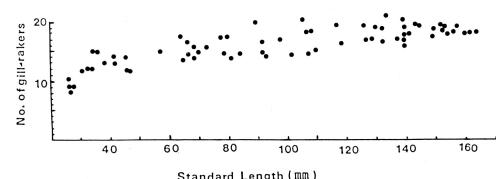


図4 ヤマメの体長と鰓耙数の関係

る。鰓耙数はこの時期の体長11cmの頃定数に達する(図4)。

3. 河川残留未成魚期

体長140~185mm(河野川と大味川、北川で4,5月に獲れた1⁺と2⁺の雌5,雄5,計10尾による,表1,図版I·G)。

背面緑褐色で、体側にやや銀白化がみられるが、暗褐色のパーマークは明瞭にみられる。胸鰭は黄色、尾鰭の上縁、下縁は赤色をおびる。背鰭の先端部に黒斑ではなく、銀毛化変態はみられない。

4. 河川残留成魚期

(1) 全長98.5~114mm, 体長83.0~95.5mm(河野川と田倉川で9月に獲れた0⁺の3尾による,表1,図版I,F)。

0⁺の早熟雄魚(ダークバー)で、体色はやや黒ずみ(婚姻色)、体側に暗褐色のパーマークが明瞭にみられる。胸鰭は黄色、尾鰭の上縁、下縁は赤色をおびる。

(2) 体長144~245mm(河野川で11月に獲れた1⁺と2⁺の雌5,雄5,計10尾による,表1,図版I,H·I)。

雌雄とも体色は黒ずみ(婚姻色)、体側に暗褐色のパーマークが明瞭にみられる。背鰭は淡灰色で、鰭の先端部に黒斑ではなく、胸鰭は黄色、尻鰭の前縁は乳白色、尾鰭の上縁、下縁は赤色をおびる。雄は雌より、頭長がわずかに長く、雌は産卵期に尻鰭の先端部が少し長く伸びる。

5. ヤマメとサクラマスの形態的差異

福井県河川に生息するヤマメとサクラマスの形態を比較すると、次のようにあった。

(1) 体長及び外観

ヤマメの平均体長は1年で約11cm, 2年で約16cmに成長し、成熟する(後述)。一方、サクラマスは3年で約50cmに成長して成熟し(加藤, 1986), 両者の間に年齢と成長、成熟について著しい違いがみられた。なおヤマメの体側には一般にパーマークが明瞭にみられるが(図版I), サクラマスでは消失してみられない。

(2) 計数形質

鰓条数、鱗数、幽門垂数などの計数形質について、ヤマメとサクラマスとの間にほとんど差異はみられなかった(表2)。

(3) 計測形質

ヤマメはサクラマスに比べ、体長に対する頭長と各鰭の長さの比率が大きい。また尾柄高がやや高く、体幅がやや狭い特徴を示した(表3)。

表2 サクラマスの降海型と河川残留型の計数値

	Sakuramasu (sea-run form)		Ginkeyamame (sea-run form)		Yamame (r.r. form*)	
No. of samples (♀♂)	16(16.0)	4(4.0)	40(21.19)	128~134	137~245	1~245
Standard length(mm)	398~595					
Age	2 ⁺	1 ⁺	1 ⁺ , 2 ⁺			
Meristic counts	range	mean (S.D.)	range	mean (S.D.)	range	mean (S.D.)
Gill rakers	17~20	18.2 (4.0)	18~19	18.3 (4.0)	16~21	18.2 (4.0)
Branchiostegal rays	12~14	12.5 (4.55)	12~14	13.0 (4.02)	11~14	12.4 (3.85)
Dorsal fin rays	13~15	13.7 (2.40)	13~14	13.5 (2.40)	13~15	13.9 (2.40)
Anal fin rays	12~16	13.6 (1.41)	13~14	13.3 (2.40)	12~16	13.7 (2.40)
Pectoral fin rays	14~15	14.3 (1.69)	14~15	14.8 (1.69)	13~16	14.6 (2.40)
Ventral fin rays	9	9 (1.69)	9	9 (1.69)	9	9.0 (Rarely 10)
Pyloric caeca	40~54	47.9 (4.55)	40~46	42.3 (4.02)	33~58	45.3 (5.40)
Lateral line scales	124~134	126.7 (4.02)	125~130	127.5 (2.40)	120~137	126.3 (2.40)
Scales above lateral line	27~32	29.5 (1.41)	29~31	30.3 (2.40)	25~34	29.8 (2.40)
Scales below lateral line	26~32	29.1 (1.69)	27~33	29.0 (1.69)	24~34	27.7 (2.40)

* r.r. form : river resident form

なお、銀毛ヤマメ(スマルト)は体高が高く、体側銀白色でバーマークが消失し、背鰭の先端が濃黒色である。外見的にヤマメと異なるが、計数形質についてはヤマメやサクラマスと異ならなかった(表2,3)。

(4) 鱗相

ヤマメの鱗の頂部隆起線数は、体長10cm(0+)までは成長とともに増加するが、それ以降は増加が少なく、体長13~17cm(1+, 2+)では6~11(平均8.4本)である。また幼形のままで成熟するため、一般に鱗の網目構造は発達しない(図5 A~C, 図6; 加藤, 1978)。サクラマスの頂部隆起線数は5~10本(平均7.3本)で、前記ヤマメと類似している。頂部隆起線の大部分が消失し、消失部の境界線付近に網目状構造が発達する(図5 D, 図6; 加藤, 1978)。



図5 ヤマメ(A~C)とサクラマス(D)の鱗相
A: 0+・体長117mm(8月); B: 1+・体長130mm(2月), C: 1+・体長155mm(8月), D: 2+・体長510mm(5月)。
Nw: 網目状構造, W: 冬帶。

表3 サクラマスの降海型と河川残留型の魚体各部の比率

No. of samples (♀, ♂)	Sakuramasu (sea-run form)		Ginkeyamame (sea-run form)		Yamame (r.r. form)	
	range	mean	range	mean	range	mean
Head length	♀ 21.8~24.8 ♂ 13(13.0)	22.9	♀ 23.3~24.6 ♂ 4(4.0)	24.2	♀ 22.7~26.4 ♂ 30(15.15)	25.0 26.0
Body depth	23.5~29.8	26.4	22.4~24.8	23.7	20.8~27.1	24.3
Snout length	♀ 6.8~8.3 ♂ 8.0~9.4	7.3	♀ 5.8~5.9 ♂ 9.0	5.9	♀ 5.4~7.1 ♂ 12.3~14.4	6.2 13.8
Eye diameter	3.1~3.8	3.5	6.3~6.7	6.5	5.4~7.1	6.2
Interorbital width	8.0~9.4	9.0	7.0~7.8	7.4	6.4~9.8	7.4
Length of upper jaw	12.3~14.4	13.0	11.9~12.0	12.0	13.0~15.0 13.5~17.0	13.8 15.1
Body width	12.1~14.3	13.1			9.0~12.8	10.8
Depth of caudal peduncle	7.8~9.1	8.2	8.3~9.3	8.9	8.8~10.4	9.7
Length of caudal peduncle	14.5~16.8	15.7	17.8~18.4	18.0	13.9~19.3	15.8
Length of dorsal fin base	11.1~13.8	12.6	13.6~14.2	13.9	11.9~15.9	14.1
Length of anal fin base	9.9~11.9	10.8	10.5~11.0	10.8	11.3~15.2	13.0
Length of longest dorsal ray	10.5~14.8	12.7	14.1~15.1	14.6	12.8~16.8	15.0
Length of longest anal ray	7.9~14.4	10.3	10.9~12.0	11.5	11.8~17.2 11.9~15.0	14.3 13.3
Length of longest pectoral ray	11.4~14.8	12.7	15.9~16.2	16.1	14.1~19.8	16.8
Length of longest ventral ray	9.3~12.4	10.3	11.9~12.0	12.0	11.4~14.1	13.0

* r.r. form : river resident form

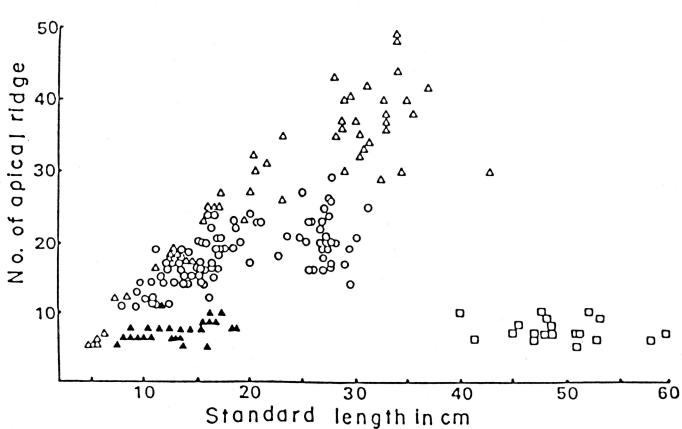


図6 サクラマス群の体長と頂部隆起線数の関係
(加藤, 1978 a)

- ▲: ヤマメ
- : サクラマス
- : サツキマス
- △: ピワマス

V 各発育段階の生態的特徴

1. 稚魚期

(1) ふ化 ヤマメは10～11月に産卵し、翌年の3月下旬～4月には腹部の卵黄のうをほぼ吸収し終ってふ上するのが観察された。従って受精卵からふ上するまでの約5か月間、産卵床の砂れきの中に潜んで過ごすことになる。産卵床での生活が長期間に及ぶのは、冬季の水温が4～5°Cに低下し、発育が停滞するためと思われる。

卵が受精してからふ化するまでの積算温度は、約410°C・日といわれる(本荘ら、1973)。冬季の水温が約5°Cで発育した場合、前記の積算温度からみて、10月に産着された卵は1月にふ化し、その後2か月を経て3月にふ上することになり、調査結果とほぼ一致した。

(2) 発育と行動 腹部の卵黄のうの吸収がほぼ終る頃、すなわち稚魚後期の始めには産卵床からふ上して、岸の岩かけで生活するのが観察された。

ふ上して間もないと思われる稚魚は、河野川では3月下旬～4月上旬に多くみられた。従って主にその期間に、産卵床から遊出するものと思われる。なお3～4月の稚魚後期の体長は25.2～34.5mmであった(表1)。

(3) 食性 食物は水生昆虫が主で、ユスリカ科(Chironomidae)が全体の83.3～93%を占め、ついでカゲロウ類(Ephemeroptera)の5.2～13.3%であった。その他、陸生昆虫も少量食われていた(図7)。

2. 幼魚期

(1) 発育と行動 4月の幼魚初期から5月上旬には幼魚中期の段階に入り、平均体長約70mmに達した(表1、図8)。この頃には幼魚が岸の淀みから流心付近に出て、水深が深くて流れのある低層で生活するようになった。このように幼魚の発育とともに生活場所の変化がみられた。

流れの中央に出た幼魚は、上流域の主に瀬や渕に分散して過ごし、8月に体長89～128mm(平均

109.3mm)に達した。また11月には87～115mm(平均105.7mm)(図8)で、8月とあまり差がみられなかった。従って、0⁺の3～8月に著しい成長のあることがうかがわれる(図9)。なお雌雄の体長についてみると、8月に雌が89～93mm(平均91.0mm, 2尾)、雄が99～128mm(111.9mm, 14尾)、11月に雌が87～114mm(106.4mm, 13尾)、雄が89～115mm(104.1mm, 7尾)であった。1年目の成長度について、雌雄差はみられなかった。

次に幼魚後期(0⁺)で11月以降は、成長がほとんど停滞したまま越冬し、翌年の2月(1⁺)には体長101～162mm(平均114.4mm)であった。前記8月に比べて成長は極めてわずかなものと思われる。

Developmental stage	fry			parr
	No. of samples	9	5	3
Standard length (mm)	23.0～27.5	29.0～34.5	64.1～77.5	
Month	Mar., Apr.	Mar.	May	
Ephemeroptera	L			
Tricoptera	L			
Chironomidae	L P I	— — —	— — —	— — —
Tipulidae	L			
Psephenidae	L			
Terrestrial animals	I	5.0	5.0	5.0 %
Total number of food organism	116	128	39	

図7 幼稚魚の食性 L：幼虫、P：さなぎ
I：成虫

福井県河川に生息するヤマメの生活史

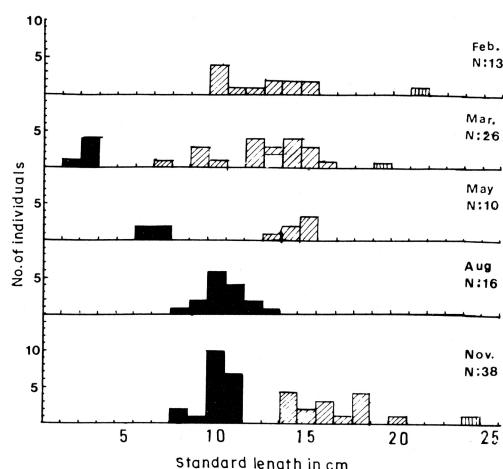


図8 河野川におけるヤマメの月別体長度数分布
■: 0+, ▨: 1+, □: 2+, □: 銀毛ヤマメ,
N: 全数

(図8, 9)。

(2) 食性 5月頃流心付近に出て低層で生活するようになった幼魚(幼魚中期, 0⁺)は、前述の稚魚期に比べやや食性の変化がみられた。すなわち、ユスリカ科が38.2%に減じ、代りにカゲロウ類が46.1%, トビケラ類が17.9%に増加した。また、ガガソボ科(Tipulidae)やドロムシ科(Psephenidae), 陸生動物(昆虫類)も食うようになり、成長とともに食性が多様化する傾向が認められた(図7)。5月の摂餌率は平均0.455g/尾であった。

8月(幼魚中期, 0⁺)には、5月と同様主にカゲロウ類とトビケラ類を食べ、全体の65%を越えた。また季節的に陸生動物が多く現われそれを食うため、餌生物における陸生動物の占める比率が増加した(図10)。

次に9, 11月には(幼魚後期, 0⁺), 8月と類似した食性を示したが、11月には陸生動物が37.5%を占め、8月よりやや多く食われていた(図10)。なお、11月の摂餌率は平均0.283g/尾で、前記5月に比べ約半分に低下していた。

3. 越冬期の生活

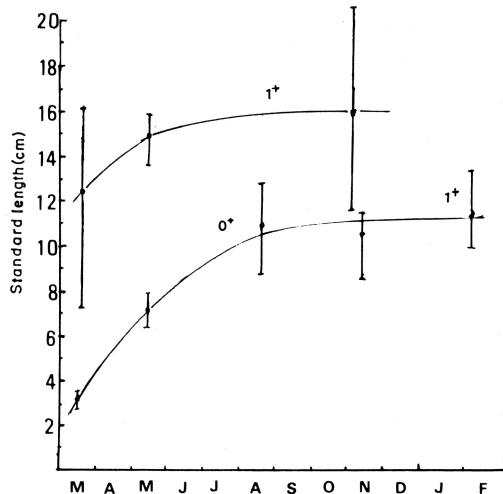


図9 河野川におけるヤマメの成長曲線

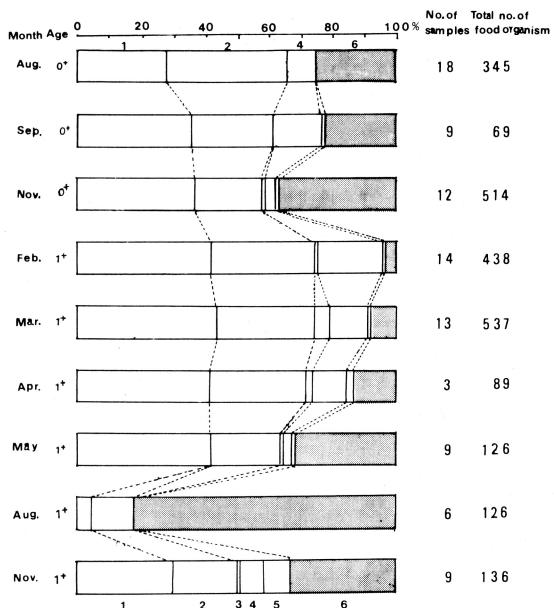


図10 河野川におけるヤマメ(幼魚中期以降)の食性的季節的变化。魚の食べた餌生物の個体数(%)で示す。

1: カゲロウ類, 2: トビケラ類, 3: カワゲラ類, 4: 双し類, 5: その他の水生動物, 6: 陸生動物

河野川の上流は冬季水温が低下し、ヤマメの活動は停滞期に入る。井上ら(1968)によると、冬季のヤマメは岸下が深くえぐられ、流れのゆるやかな所に潜み、少ないながらも水生昆虫を食べているといわれる。福井県河川のヤマメもそれと似た越冬期を過ごし、この時期が行動・生理面での停滞期にあたると思われる。しかし、2月頃から水温が上昇するので、ヤマメが再び活発に摂餌活動を行い、旺盛な成長を示すようになる。この越冬期(停滞期)から春季への活動期の転換は、2月のヤマメの鱗相にも明瞭に現われ、冬帶の外側にすでに比較的間隔の広い隆起線が2~3本形成されていた(図5B)。従って、福井県のヤマメの鱗の冬帶形成は12・1月頃と推定される。

4. 未成魚期及び成魚期

(1) 年齢と成長 1^+ の2月に体長101~162mm(平均111.4mm, 前述), 3月に体長73~162mm(平均125.2mm), 5月に138~158mm(149.0mm), 11月に117~208mm(159.6mm)で、体長の雌雄差はほとんどみられなかった。従って 1^+ の2~5月に成長の著しいことが分かる(図8,9)。日野川など河野川以外の福井県河川の間でも、成長度についてあまり差はみられなかった。なお河野川の材料による体長(Lcm)・体重(Wg)関係は $W = 0.008306 L^{3.287}$ であった(図11)。

(2) 食性 1^+ の2,3月には陸生動物が減じ、代りにカゲロウ類とトビケラ類が増加し(図10), 前記 0^+ の5月の幼魚中期(図7)と同様な食性を示した。 1^+ の4月も2,3月と同様な食性を示すが、5月以降は陸生動物が多く食われるようになり、8月には82.5%を占めていた(図10)。

平均摂餌量(g/尾)は 1^+ の2月に0.79, 3月に0.89, 4月に1.05, 5月に0.90, 8月に0.91, 11月に0.34で、春~夏期に高く、晩秋~冬季に低下した。

(3) 肥満度 0^+ と 1^+ は8月に16.0~18.1, 11月に13.8~15.1で、夏季に高く、晩秋~冬季に低下した(表4)。このような変化は前述の摂餌量の変化と対応しており、摂餌量の多い春~夏季に肥満度が高い。なお11月以降低下するのは、摂餌量の減少の他に、放卵、放精による影響も考えられる。

(4) 成熟 8月は産卵期に近く、ヤマメの生殖腺は雌雄ともかなり成熟度が進み(図13, 後述), 生殖腺の外見的特徴からもその年の成熟群と非成熟群の区別が可能であった。

表4 ヤマメの夏季及び冬季における肥満度((体重g/体長cm³) $\times 10^3$) 平均値士標準偏差で示す。

Age Sex	Feb.	Mar.	Aug.	Nov.
0^+ { ♀ ♂			18.1 ± 0.751 (3)	14.2 ± 0.923 (8)
			17.1 ± 1.736 (15)	15.1 ± 0.543 (4)
1^+ { ♀ ♂	14.3 ± 1.136 (9)	14.0 ± 0.717 (8)	16.0 ± 1.662 (5)	13.9 ± 1.698 (6)
	14.3 (2)	14.2 ± 1.174 (?)	16.9 ± 1.053 (6)	13.8 ± 0.996 (11)

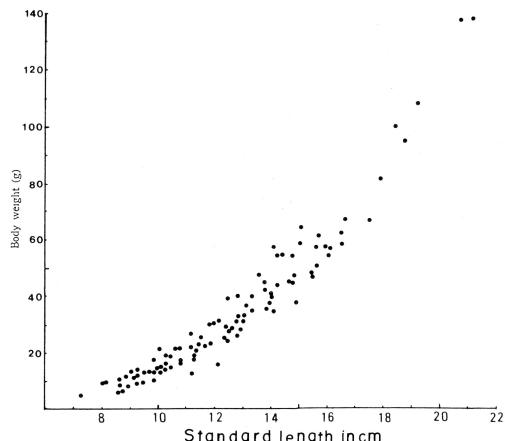


図11 ヤマメの体長と体重関係

宇藤(1977)によると、8月以降は精巣の発達段階がほとんど「Ⅳ段階」以上になり、これらはすべてその年に成熟するという。そこで生殖腺の成熟度及び外見的特徴から、産卵期をはさむ8~11月のヤマメを成熟群と非成熟群に分けて

図12に示した。

先ず雌については、8~11月に0⁺の総数26尾中ただ1尾が成熟し、他はすべて未成熟のまま越年した。翌年1⁺には総数17尾の全部が成熟した。従って、雌のほとんどは2年で初めて成熟することが確認された。

雌の平均成熟度指数は、0⁺で0.1以下であったが、1⁺の3月には0.46でやや増加し、8月には3.45、10月には19.3で最大値を示し、11月には放卵もあって10.3となりやや低下した(図13)。

成熟卵は淡黄色で、直径は4.5~5.0mmであった。体長(Lcm)及び体重(Wg)と抱卵数(En)の関係は次のようにあった(図14)。

$$En = 29.877L - 307.771$$

$$En = 2.103W + 25.5373$$

次に雄については、8~11月に0⁺の総数44尾中1尾が未成熟で、他はすべて成熟していた。また翌年の1⁺には総数30尾の中1尾を除いて全部が成熟した。従って、雄のほとんどは1年と2年で成熟することが確認された(図12)。なお1年雄の成熟群の中には生残し、翌年もまた成熟する個体があると思われる。このことは1⁺以上のヤマメの鱗に、産卵記号を持つ個体のあることからもうかがえる。

雄の平均成熟度指数は0⁺の8月に3.07、9月に4.47で高く、11月には放精もあって2.91に低下した。翌年の1⁺の2~5月にはさらに0.1以下に低下

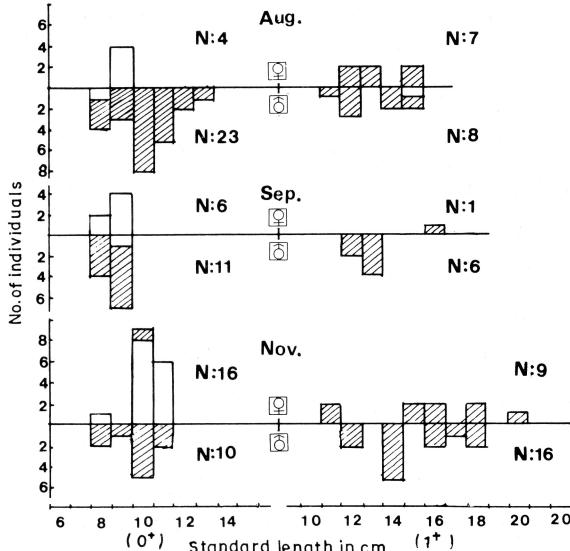


図12 福井県河川のヤマメの体長と成熟及び非成熟個体

■：成熟個体， □：非成熟個体

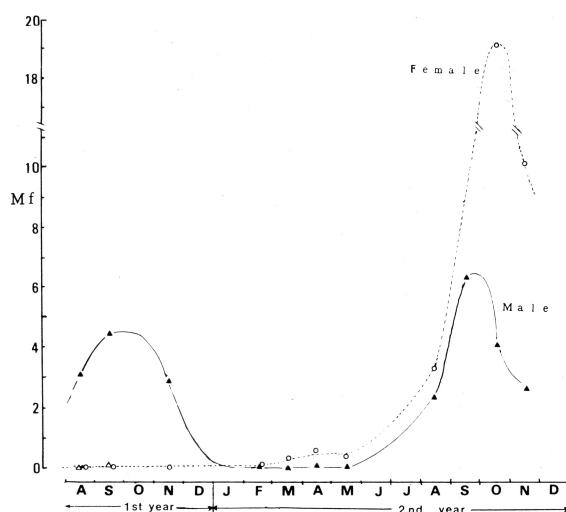


図13 ヤマメの成熟度の季節的变化

△：0⁺の非成熟雄

Mf：成熟度=(生殖腺重量/体重)×10²

していたが、5月以降再び上昇し8月に2.47, 9月に6.53と高くなつた。しかし、11月には放精もあり2.78に低下し、前記0⁺の雄の成熟度と同様な変化を示した(図13)。

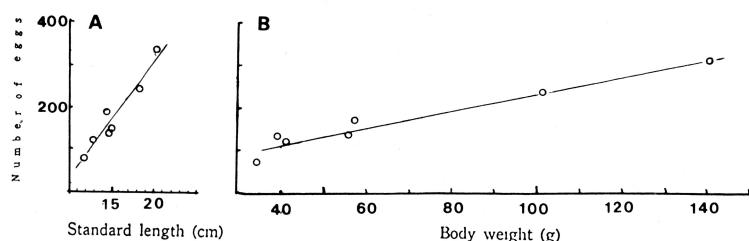


図14 ヤマメの体長(A)及び体重(B)と抱卵数の関係

(5) 産卵生態 ヤマ

メの産卵期は10月中旬～11月中旬で、水温は10～15℃であった。産卵床は渕尻に多くみられ、長さ50～100cm、幅30～60cm、水深10～20cmのものが多かった。産卵行動は木村(1972)が九州のヤマメで報告したように、前産卵行動として、

1.『ペアの形成』と2.『営床と求愛』があり、3.『産卵放精行動』、後産卵行動として4.『砂れき埋没行動』がある。これらの中、営床と後産卵行動は雌によって行われた。

(6) 性比 0⁺については、雌が8月に12.5%, 11月に62.5%であった。1⁺については、雌が2～3月に64.7%, 11月に38.9%であった(表5)。採集標本による性比のばらつきが目立つが、稚魚の性比は1:1なので、1⁺の3月頃までは同様に1:1と考えられる。しかし、雌の多いスモルトが4～5月頃降海するので、それ以降は河川残留型の雌が少し減り約40%，雄は約60%(表5, 11月の1⁺)になると思われる。福井県河川にはヤマメの雌がかなり多く河川に残留しているといつてよい。

考 察

ヤマメは本邦では、北海道・本州日本海側の河川や、瀬戸内海側を除く九州の各河川に分布する。また国外では朝鮮東部・沿海州・樺太と台湾中央部の大甲溪に分布する。特に大甲溪のヤマメ(サラマオマス)は河川の上流に陸封され、分布の南限地として注目される(大島, 1957)。

形態的特徴 福井県には現在、サクラマスがいくらか遡河し、そのスモルトもわずかながら生じている(加藤, 1965, 1970, 1986)。これら同じ水域に生息するサクラマスとヤマメとの間に、成長度や外観上の違いはあっても、計数形質などの特徴については差異がなかった(前述)。従って福井県の水域においては、両者の形態的分化はなく、単なる生活型上の違いとみなされる。

しかし、台湾の陸封ヤマメ(サラマオマス) *O. masou formosanus* は、與儀ら(1938)や安江(1982), Watanabe(1985)らの結果を総合すると、本邦の一般のヤマメに比べて鰭条数や脊椎骨数、幽門垂数がやや少なく、側線鱗数と上部横列鱗数が少し多い。また体高がやや高く、背面の小黒点が少ないといわれる。福井県のヤマメは本邦の一般的のヤマメの属性を有し、前記のサラマオマスとは形態的にやや異っている。また下北半島の大畠川上流の陸封ヤマメ(スギノコ) *O. masou* は、

その下流のヤマメに比べ幽門垂数が29～46でやや少なく、体高比が3.35～4.24でやや低い（中村ら、1985）。これに比べ福井県のヤマメでは、体高についてあまり差はないが、幽門垂数が33～58でやや多い。サラマオマスもスギノコも同じサクラマスから陸封化したものとすると、上記の差異はサクラマスの陸封化に伴う形態的変化として注目される。

初期生活史における形態と生態の関連 先ず稚魚前期には産卵床の中で、卵黄を栄養として過ごす。形態的にはこの時期に、垂直鱗の鱗条数が定数に達し、体側にパーマークが現われる。卵黄のうがほとんど吸収され稚魚後期に入るとふ上し、主に水生昆虫を食べるようになる。対鱗の鱗条数と幽門垂数が定数に達し、頭長比について体高比、眼径比がほぼ一定になり、稚魚としての形態がととのえられる。

体長約40mmになると、体側に鱗が生じ、幼魚初期の段階に入り、体長や活動性の著しい増大と食性の多様化がみられる。鱗の出現はサクラマス（久保、1974）やサケ *O. keta*（帰山ら、1982）、アマゴ *O. ishikawai*（加藤、1988）などにおいても、稚魚期から幼魚期への変化を示す客観的目安として注目されている。

中村（1948）はキザキマス（サクラマス）の初生鱗が、4月採集のもので体長43mm、5月採集のもので31mmに発生し、ふ化時期の遅れた稚魚ほど鱗の発生する体長が小さく、1か月で約1cmの差異をみている。ヤマメの初生鱗は4月採集で体長約40mmの頃発生し、前記の中村（1948）の報告と類似していた。

5月初旬には幼魚中期に入り、体は鱗で完全に覆われる。岸から流れの中央に移り、やがて瀬や渕に分散し、8月に平均体長約11cmに達した。餌生物は春～夏季に豊富で、この時期に急速に成長する。食性は水生昆虫が主であるが、陸生動物の多くなる春～秋にはその占める割合が増え、時に8割を越す場合もみられた。このような傾向は、他のヤマメ（河端、1967）やアマゴ（白石、1957；加藤、1988）にも共通してみられる。

幼魚後期の体長11cmに鰓耙数が定数に達し、諸計数形質において成魚と同様になる。また幼魚後期に相分化が起り、変態してスマルトになる個体が現われ、河川残留型と降海型に分化する。幼魚の相分化と変態は、北海道南部では9月後半から10月末に始まり、先ずスマルトのさきがけとなる銀化バーが現われる。この銀化バーは銀毛化変態が進みスマルト期に入り、4月下旬～5月中・下旬にスマルト後期に達する（久保、1974, 1980）。福井県河川においてもそれと類似した幼魚の相分化と変態の様相が考えられるが、スマルトの発生が少なくまだ不明な点が多い。富山湾沿岸では降海したスマルトが、11月下旬～6月中旬にみられ（冬期一時とだえる），4月が出現の最盛期である（角、1982）。筆者の秋～春の調査では、3月に河野川で2尾、笙の川で2尾、計4尾の中期スマルトを得た（加藤、1965）。大島（1957）は1939年4月16日に、九頭竜川上流でスマルトを採集しているので、福井県河川における後期スマルトの発生は3～4月、降海は4～5月と思われる。従って4～5月の降海期には、幼魚の河川残留型と降海型の分化が終了するであろう。

幼魚が変態してスマルトになる場合、一定の体長以上が必要とされ、北海道のサクラマスでは全長11cmである（久保、1980）。筆者の得たスマルト4尾はいずれも体長が13cmであったから、スマルト（銀毛ヤマメ）になる下限の体長をはるかに越えていた。しかし、個体数が少ないと認め同年

齡群の中で、必ずしも成長の優れている方ではなかった(図8)。

サクラマス幼魚の銀毛率は、一般に北高、南低を示し、北海道では約55%といわれる(久保、1983)。新潟県の魚野川では約60%で(関ら、1979)，北海道の場合とほぼ同様と思われる。関東地方(東京都水産試験場奥多摩分場)のヤマメは銀毛率が約6%で非常に低い(本間ら、1982)。北九州ではごく稀にスマルトが得られ(木村ら、1969)，幼魚の銀毛率は極めて低いと思われる。このように本邦の南へ行くほど銀毛率が低下し、逆に河川残留型が多くなると考えられる。

福井県のヤマメの銀毛率については明確でないが、スマルトの発生情況からかなり低いといえる。今、稚魚の性比が1:1で、それから生じたスマルトが九頭竜川の遡河サクラマスと同様の性比—雌99%，雄1%(早栗、1934)で降海し、しかも河川残留型の性比が雌38.9%，雄61.1%(前述)となった場合、銀毛率は約20%と試算される。前記奥多摩分場のヤマメほどではないが、恐らく20%に近い低い値で銀毛化すると推定される。もちろんこの点については、今後福井県と他地域のヤマメを同一条件で飼育し、比較検討する必要がある。

年令と成長 北海道の天然ヤマメでは10月に、0⁺で平均尾叉長84.8mm(雌雄を含む、宇藤、1977)，1⁺で全長170～180mm(雄のみ、推定体長144～152mm、大野、1930)である。またサラマオマスの体長は、1年で雌115mm、雄114mmで雌雄差はありません、2年で雌214mm、雄229mmである(大島、1957)。青森県のスギノコは0⁺の8月に全長が雄99.0～127.0mm(9尾)，雌92.5～106.0mm(5尾)で、1⁺の8月に157.5～183.5mm(雌雄4尾)である(中村ら、1958)。

福井県のヤマメの成長度は、0⁺の10月に平均体長約110mm、1⁺の11月に約160mmであった(前述)。従って、0⁺では北海道のヤマメよりはるかに成長度が優れ、サラマオマスと同程度の成長を示す点が注目される。またスギノコは福井県のヤマメより0⁺においてやや成長度が劣るようである。

阿刀田(1974)は北海道におけるサクラマス幼魚の池中飼育で、体長が8月に0⁺で6.0～15.6cm、1⁺の雌成熟魚で19.1～33.0cmであり、非常に高い成長度の例を報告した。また天然では、2～3年で体長が30cmを越える大型ヤマメも獲られている(加藤、1966；関、1978)。上記の人工飼育及び天然の大型ヤマメの例から、条件によってはヤマメも30cm以上に成長することが分かる。従って、河川の上流域に生息する一般的のヤマメは、狭い環境におかれているため、そこで摂餌量や生息密度、水深などの諸要因により、成長が抑制された状態にあると考えられる。

成熟 北海道のヤマメでは0⁺で雌がほとんど成熟せず、雄がわずかに成熟し成熟率は全雄の11.1～29.8%である(宇藤、1977)。しかし、1⁺では雄がほとんど成熟する(大野、1933a)。福井県のヤマメの雌については、上記北海道のヤマメと同様である。しかし、雄については0⁺ではほとんどが成熟し(前述)，この点で著しく異なっていた。このような傾向は、小河川の河野川だけでなく、九頭竜川水系の日野川など福井県河川全部のヤマメに、共通して認められる。宇藤(1976)によれば、0⁺の雄の成熟は幼魚の成長度と深く関係し、0⁺の7月に尾叉長が70mm以上のものがその年に成熟の可能性をもち、それ未満の個体は未成熟のままで越冬するという。従って福井県のヤマメの場合、0⁺の雄の成長度の優れていること(8月に平均体長112mm、前述)が、雄の成熟率を高める結果になったと考えられる。

大島(1957)によると、サラマオマスの雄は0⁺と1⁺で、雌はすべて1⁺で成熟するといわれる。また

中村ら(1958)は、スギノコの雄が 0^+ で9尾中6尾(66.7%)成熟し、雌が 1^+ で初めて成熟することを報告した。これらのことから、陸封ヤマメの場合 0^+ の雄の成熟率がかなり高いと思われ、同様な傾向が福井県のヤマメにおいて認められた。

性比 河川残留型の性比が雄にかたよるのは、降海型のスマルトに雌が多く雄が少ないことによる。しかし、スマルトの性比には地域差があるので、河川残留型の性比についても同様に地域差が認められている。

スマルトの性比は、北海道の河川では雌が70~80%，雄が20~30%である。また雌のほとんどと雄の一部が降海するので、河川残留型はふつう雄のみとなる(大野, 1933a, b; 佐野, 1964)。新潟県魚野川では雌約90%，雄約10%(関ら, 1979)，河川残留型はほとんど雄のみといわれる(本間ら, 1982)。富山湾のスマルトは雌89%，雄11%(角, 1982)，神通川に遡上したサクラマスは雌85%，雄15%(角, 1983)である。前記北海道の場合より雌の比率が非常に高く、南へ行くほどこの傾向は強くなる。筆者がこれまでに福井県の水域で得たスマルト4尾(前述)とサクラマス13尾(未発表)はすべて雌のみであった。また福井県の河川に遡河するサクラマスの性比は雌99%，雄1%で(早栗, 1934)，雌が極端に多い比率を示す。これは、 0^+ の雄幼魚のほとんどが成熟し(前述)，銀毛化変態が抑制され河川に残留するためと考えられる。

幼魚の銀毛化変態は、成長度や性成熟のような内的条件の他に、光、水温、水深などの外的条件が作用しているといわれる(久保, 1980)。また地域の異なるヤマメを同一条件で飼育しても、銀毛率の違いが現われることから(本間ら, 1982; 久保, 1980)，遺伝的に陸封化を強める因子により、地域的に銀毛率の異なる系群が生ずると思われる。福井県河川のヤマメの雌がかなり河川に残留するのも、このことによるであろう。

前述のようにサクラマス幼魚の銀毛率が北高、南低を示すが、その理由についてはまだ十分明確ではない。従って幼魚が変態せず、河川に残留する性質や、サラマオマスやスギノコのように陸封化する現象についても不明な点が多く残されている。しかし、福井県のヤマメの生活史から分かったように、幼魚の初期成長度の促進と早熟の現象が、河川残留や陸封化に深く関係していると思われる。このことはサケ科魚類の陸封化について、前川ら(1982)が指摘した点であり、Gould(1977)のいうプロジェクシスにあたるといえる。さらに前川ら(1982)はPianka(1970)のr・K選択説を引用し、上流部に侵入したサケ科魚類、例えはサクラマスの陸封化はr選択と結びついたプロジェクシスにより、小型化と早熟の両者を獲得したと説明している。しかし、一方で帰山(1985)はサケ属魚類の進化と適応にはr・K選択説が適用できないとする見解を述べている。サクラマスの繁殖戦略としての河川残留や陸封化に関する生物学的意義は、今後に残された問題といえよう。

要 約

- 福井県河川に生息するヤマメの生活史を発育段階に区分し、形態と生態の面から明らかにした。
- (1) 福井県河川のヤマメの形態的特徴は、本邦に生息する一般のヤマメと同様で、サクラマスとも分類学的に異なるものではない。
 - (2) 10月頃産着された卵は、約5か月間砂中の産卵床の中で過ごす。

- (3) 産卵床の中でふ化し、稚魚前期に卵黄を栄養として過ごす。垂直鰭の鰭条数が定数に達し、体側にパーマークが現れる。
- (4) 稚魚後期の始め(3月下旬～4月下旬)にふ上する。卵黄のうはほとんど消失し、主に水生昆虫類を食べて生活する。対鰭の鰭条数や幽門垂数が定数に達し、頭長比について、体高比、眼径比がほぼ一定になる。
- (5) 幼魚初期に入ると、体長と活動性の著しい増大、食性の多様化がみられる。体表に初生鱗が発生する(体長約40mm)。
- (6) 幼魚中期に入ると、生活場所は流れの中央に移り、瀬・渕に分散して夏期を過ごす。体表は鱗で完全に覆われる。
- (7) 10月頃幼魚後期に入り、平均体長11cmに達する。鰓耙数は定数に達し、諸形質について成魚と同様になる。
- (8) 幼魚後期(0^+)における生活型の分化に際し、雄のほとんどは成熟し、変態せず河川に残留する。雌にも変態しないで河川に残留する個体がかなりみられる。
- (9) 1^+ の10月頃平均体長16cmに達し、雌雄ともに成熟する。 0^+ で成熟した雄の一部は生残し、翌年 1^+ の成熟群に加わる。
- (10) 幼魚期～成魚期を通じて餌料生物は主に水生昆虫類であるが、春～秋季に陸生動物が多くなり、時に80%を越えることがある。摂餌率、肥満度とともに春～夏季に高く、晩秋～冬季に低くなる。
- (11) 体長・体重関係は $W = 0.008306L^{3.237}$ (W : g, L : cm) である。
- (12) 産卵期は10～11月頃で、水温は10～15°Cである。産卵行動は雌雄一対で行われ、産卵床を造成して産卵する。
- (13) 体長(L cm)及び体重(W g)と抱卵数(E_n)の関係は $E_n = 29.877L - 307.771$, $E_n = 2.103W + 25.5373$ である。
- (14) ヤマメの性比は 0^+ では1:1である。生活型の分化以後、すなわち 1^+ の4, 5月以降雌が雄よりやや少なくなる。福井県河川における河川残留型の性比は、雌が約40%, 雄が約60%である。

謝 辞

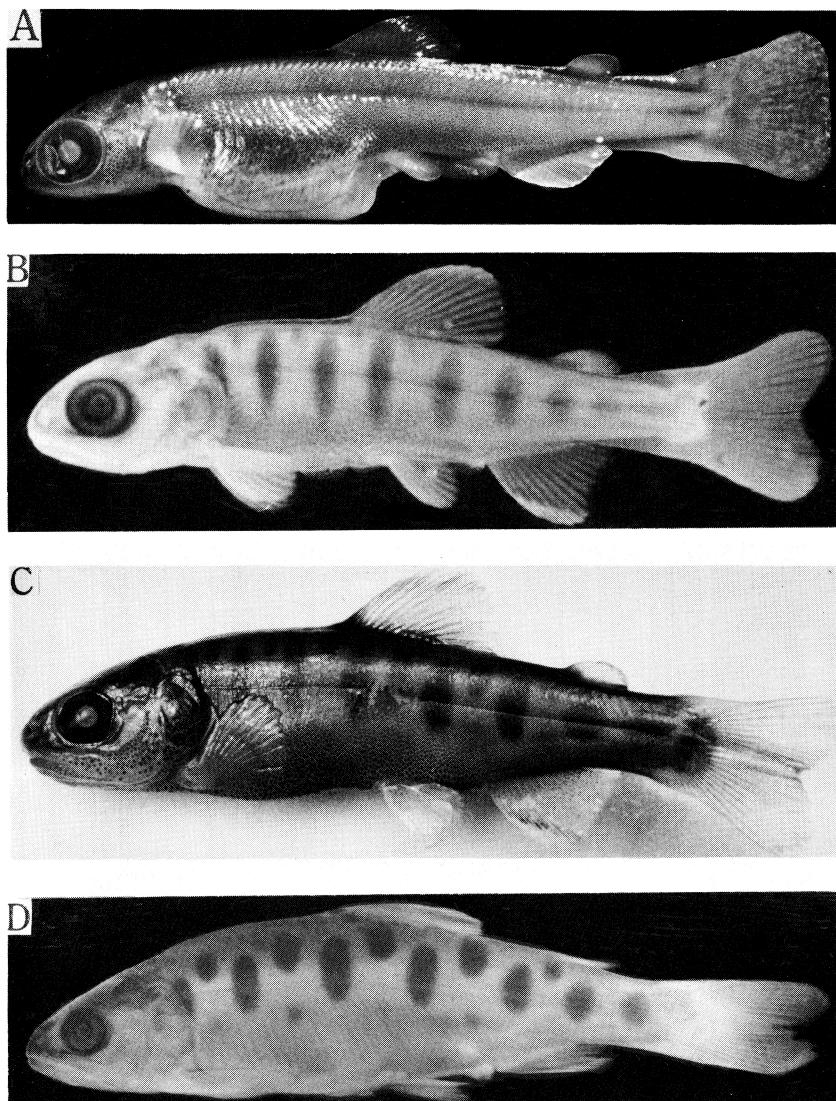
本研究に際し、富山県水産試験場の若林洋氏から飼育魚と文献の入手についてご協力を頂き、厚くお礼申しあげる。

引用文献

- 阿刀田光昭, 1974: 池中養殖サクラマスの生涯に関する知見1. 種苗の初期生残率、性比、0年魚の分化及び親魚の孕卵数について. ふ化場研究報告, (29): 97～113.
- Gould, S. J., 1977: "Ontogeny and Phylogeny", Harvard Uni. Press.
- 早栗 操, 1936: 鰐の生態に就て. 養殖会誌, 6(2): 35～40.
- 本荘鉄夫・原 武史, 1973: ヤマメ・アマゴ. 養魚講座第8巻. 184 pp. 緑書房. 東京.
- 本間義治・閔 泰夫, 1982: 新潟地方のヤマメは定着するか. 『淡水魚』増刊, アマゴ・ヤマメ特

- 集. pp. 60～65.
- 井上 聰・石城謙吉, 1968 : 冬期の河川におけるヤマメの生態について. 陸水学雑誌, 29(2) : 27～36.
- 帰山雅秀・文谷俊雄, 1982 : サケの稚魚期から幼魚期への発育段階における形態的, 生態的特徴. 日本水産学会誌, 48(11) : 1537～1544.
- 帰山雅秀, 1985 : サケ属魚類の適応と分化に関する生態的考察. 海洋と生物, 7(6) : 426～432.
- 角 祐二, 1982 : サクラマス(2) 昭和56年度『近海漁業資源の家魚化システムの開発に関する研究』(マリーンランチング計画) プログレスレポート, pp. 53～59.
- 角 祐二, 1983 : 富山県におけるサクラマスについて(昭和55年～57年のとりまとめ) pp. 1～7, 富山県水産試験場.
- 可児藤吉, 1944 : 溪流性昆虫の生態. 可児藤吉全集(1970), 3～91, 思索社. 東京.
- 加藤文男, 1965 : 発育途上のギンケマメ. 採集と飼育, 27(2) : 58～591.
- 加藤文男, 1966 : 大型ヤマメ. 採集と飼育, 28(8) : 262～263.
- 加藤文男, 1970 : 日野川にそ上するサクラマスについて. 福井県博物同好会会報, (17) : 5～8.
- 加藤文男, 1978 : 降海性アマゴの鱗相について. 魚類学雑誌, 25(1) : 51～57.
- 加藤文男, 1985 : 福井県の淡水魚類. 『福井県の陸水生物』福井県, pp. 67～140.
- 加藤文男, 1986 : サクラマス群の計数・計測的形質について. 福井陸水生物会報, (6) : 1～10.
- 加藤文男, 1988 : アマゴの形態的特性と生活史に関する研究. 155 pp. 東京大学大学院農学系研究科学位論文.
- 河端政一, 1967 : ヤマメの食性及び摂食活動. 『自然生態学的研究』, 森下正明・吉良竜夫編, pp. 47～67. 中央公論社. 東京.
- 木村清朗・塚原 博, 1969 : 有明海で獲られたギンケヤマベについて. 魚類学雑誌, 16(4) : 131～134.
- 木村清朗, 1972 : ヤマメの産卵習性について. 魚類学雑誌, 19(2) : 111～119.
- 久保達郎, 1974 : サクラマス幼魚の相分化と変態の様相. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, (28) : 9～26.
- 久保達郎, 1980 : 北海道のサクラマスの生活史に関する研究. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, (34) : 1～95.
- 久保達郎, 1983 : 飼育されたサクラマス幼魚の銀毛化. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, (37) : 23～39.
- 待鳥精治・加藤史彦, 1985 : サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の産卵群と海洋生活. 118 pp. 北太平洋国際委員会研究報告第43号. カナダ, バンクバー.
- 前川光司・後藤 晃, 1982 : 川の魚たちの歴史. 中公新書. 212 pp. 中央公論社.
- 長内 稔・大塚三津男, 1967 : サクラマス生態に関する研究 I. 遷河サクラマスの形態と産卵生態について. ふ化場研究報告, (22) : 17～32.
- 長内 稔・大塚三津男, 1969 : サクラマス生態に関する研究 II. 生殖巣の発達に伴う遷河と産卵行

- 為について. ふ化場研究報告, (24) : 45~53.
- 中村一雄, 1948 : 木崎鱒幼魚の鱗発生について. 鮭鱒彙報, (44~47) : 12~16.
- 中村守純・河合美彦, 1958 : 大畠川上流の淡水魚スギノコについて. 資源研彙報, (46, 47) : 103~107.
- 大野磯吉, 1930 : 『やまべ』の季節による雌雄出現の体長の変化に就て. 鮭鱒彙報, 2(5, 6) : 9~11.
- 大野磯吉, 1933a : 北海道産サクラマスの生活史. 鮭鱒彙報, 5(2) : 15~26.
- 大野磯吉, 1933b : 北海道産サクラマスの生活史. 同上, 5(3) : 13~25.
- 大島正満, 1957 : 桜鱒と琵琶鱒. 檜書房. 札幌, 79 pp.
- Pianka 1957 : On r and K selection, Am. Nat. 104 : 592~597.
- 佐野誠三, 1964 : サクラマスの生態と繁殖保護. 魚と卵, 15(1) : 1~7. 北海道さけ・ますふ化場.
- 関 泰夫, 1978 : 奥只見湖で再捕されたヤマメ (サクラマス *Oncorhynchus masou*) とその由来について. 新潟県内水面水産試験場研究報告, (6) : 1~4.
- 関 泰夫・金子文与, 1979 : サクラマスの増殖に関する研究. - 1. 魚野川を流下する銀毛化幼魚について. 新潟県内水産試験場研究報告, (7) : 1~9.
- 白石芳一, 1958 : 三重県馬野川のアマゴに関する水産生物学的研究. 第5報. 食性に関する研究. 淡水区水産研究資料, (19) : 1~23.
- 田中昌一, 1963 : さくらますに関する生物学的知見. 北太平洋国際委員会研究報告, 16 : 67~111.
- 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 I. 早熟な河川残留型の体成長と性成熟. 北大水産学部研究報. 26 : 321~326.
- 宇藤 均, 1977 : 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 II. 早熟な河川残留型の体成長と性成熟(その2). 北大水産学部研究報. 28(1) : 66~73.
- Watanabe Masao and Yuan-Lin Lin, 1985 : Revision of the salmonid fish in Taiwan. Bulletin of the Biogeographical Society of Japan 40(1~10) : 75~84.
- 與儀喜宜・中村広司, 1983 : 台湾高地産鱒. 天然記念物調査報告(第五輯) : 1~19.
- 安江安亘, 1982 : 台湾大甲溪流のサラマオマスの特異性. 淡水魚増刊, ヤマメ・アマゴ特集, pp. 143~147.



図版 I . ヤマメの各発育段階 (A : 銅育魚 , B : 田倉川産 , C ~ I : 河野川産)

A : 前期稚魚 全長 26.3 mm (体長 23.3 mm, 0⁺), 腹部の卵黄は大分吸収されている (3月)。

B : 後期稚魚 全長 29.2 mm (体長 25.2 mm, 0⁺), 卵黄はほとんど吸収された (3月)。

C : 初期幼魚 全長 47.0 mm (体長 40.0 mm, 0⁺), 初生鱗発生 (4月)。

D : 中期幼魚 全長 76.5 mm (体長 64.1 mm, 0⁺), 鱗体表を完全に覆う (5月)。

E : 後期幼魚 体長 105 mm (0⁺, 11月)。

F : 早熟雄魚 体長 97 mm (0⁺, 11月)。

G : 未成魚 体長 155 mm (1⁺, 5月)。

H : 雌成魚 体長 141 mm (1⁺, 11月)。

I : 雄成魚 体長 245 mm (2⁺, 11月)。

