

## さけ・ます類の河川遡上生態と魚道

まやま ひろし  
眞山 紘 (調査研究課長)

### はじめに

川と海を定期的に行き来する「通し回遊魚」の中で、さけ・ます類を含む溯河性魚類は、生産力の高い海洋を生育の場として利用し、大きく成長することにより産卵数を増やし、繁殖と初期生活の場を捕食圧の低い淡水域に求めるという、全く異なる環境を使い分けることによって生き残りを高める生活史を獲得してきた (Gross 1987)。

さけ・ます類に共通した生活様式として；

淡水域で産卵し、

生まれた幼稚魚はそれぞれの種により異なる長さの河川生活を経て降海し(例外として、サクラマスの中には一生川でのみ生活する残留型のヤマメもいる)。

海洋で大きく成長して生まれた河川(母川)に回帰し、

産卵後にすべて死亡する、

という特徴を持つ(図1)。このため、遡上・降河移動の障害となる河川環境の改変がさけ・ます類の資源に与える影響は大きい。

しかし、わが国におけるさけ・ます増殖事業の主要な対象種が河川生活への依存度の低いサケ(シロザケ)だったため、1960年代以降河川省略型の技術開発が進められ(眞山 1993)、河川環境の荒廃が進んだにもかかわらず回帰資源量は著しく増大した。一方では、河川遡上後の親魚の減耗要因(遡上障害、密漁など)の排除や効率的な一括採捕のために、増殖用親魚の採捕場所は徐々に下流域に移され、河口付近で採捕するケースも多くなった。このため、さけ・ます親魚の遡上生態に関する調査研究は、自然再生産主体で資源管理を行ってきた欧米に比べ著しく遅れをとってしまった。

今後のさけ・ます増殖の課題として、海洋の環境収容力、野生種との相互関係、物質循環など生態系との調和への配慮、河川集団・地域集団の固有性と多様性の維持、そしてサクラマスなど高品質資源の造成等が求められている。これら課題の多くを解決していくためには、河川を広く利用しながら自然再生産を積極的に組み込んだ資源管理を進めていく必要がある。ここでは、自然産卵可能な環境の保全・修復技術や魚道設計基準の確立を目指して実施してきたさけ・ます類の遡上生態の調査研究の概要を紹介する。

### 産卵遡上特性

遡上・産卵時期 沖合の海から産卵のために戻ってきたさけ・ます親魚が自分の生まれ育った川に遡上し始め、上流の産卵場に向かう時期は魚種により異なる(図2)。サケとカラフトマスは成熟が進んだ段階で河川遡上を始め、河川内では日中ほとんど休むことなく産卵場に向かい、短期間の河川生活の後に産卵する。

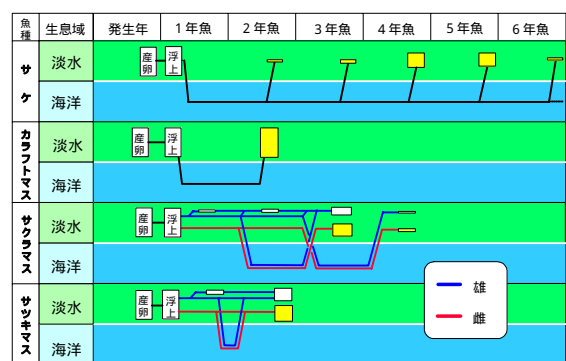


図1. 日本の河川に遡上するさけ・ます類4種の生活史の違い。黄塗り及び白抜きの四角は産卵期を表し、その大きさにより成熟群の大小を示す。

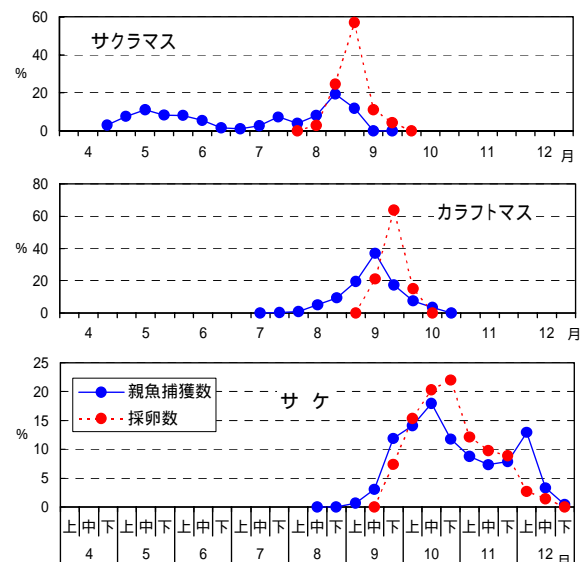


図2. 北海道オホーツク海沿岸の斜里川におけるさけ・ます類3種の河川遡上時期と産卵時期。1991～1994年の4ヶ年平均の旬別割合で示した。遡上時期は河口から約1 km 上流の捕獲数から、産卵時期はこれら親魚からの採卵数によって求めた。なお、サクラマスの一部は産卵期に上流域でも採捕されていた。

サクラマスは春の雪解け増水期に未熟の状態  
で河川に入り、秋の産卵期まで長いものでは  
4~5ヶ月間も川の中で成熟を待つ。

産卵時期は、それぞれの魚種に適した時期に  
稚魚が産卵床から抜け出るよう、異なる環  
境を持つ河川毎に歴史的に適応、獲得され  
た形質であり、遺伝的関与が大きいと考え  
られている(能勢 1970; 眞山 1986)。産  
卵親魚はこの固有の産卵時期に合わせた  
タイムスケジュールにしたがって河川遡上  
する。

産卵場所 産卵場所も魚種により異なる(図  
3)。サケは水温がほとんど変化しない地下  
水や伏流水の湧き出る砂礫底を産卵場所と  
して選択する(小林 1968; 鈴木 1999)。  
このため産卵場所は河川のなかに点在す  
るような分布を示す。

カラフトマスの稚魚は、産卵床から抜け出  
ると河川にほとんど留まることなく降海す  
る生態的特性を持つので、海から近いと  
ころで産卵しても何ら不都合がない。ま  
た、産卵場所は河川水のよく浸透する砂  
礫底であれば良いこと(小林 1968)か  
ら、ごく小さな河川を含む色々な規模の  
川の中下流域が選ばれる。

幼魚の河川生活期間が長いサクラマスは  
、生まれた稚魚がなるべく広範囲に平均し  
て散らばり、川の生産力を有効に使える  
よう、産卵親魚は多くの支流の上流を目  
指し源流域までさかのぼる。産卵はカラ  
フトマスと同じように河川水の浸透する  
砂礫底で行われる(長内・大塚 1967)。  
我が国では前2種が主に人工ふ化放流に  
よって資源維持されているのに対し、本  
種は自然産卵により資源が保存されてい  
る度合いが高く、河川環境との関わりが  
強い。

### 遡上活動に影響を与える要因

さけ・ます親魚の遡上活動に影響を与  
える要因は、外的な環境要因と魚自体の  
内的条件に大別される。

外因環境要因としては、照度、流量、水  
質(濁り、溶存物質など)、水温、気象(降  
雨、雲のかげり、気圧、風など)など、  
魚自体の内因的なものとしては、性成熟  
の進行、体成分の変化、個体間の相互  
作用などである(Banks 1969)。川の中  
ではこれらが複雑に組み合わせられ、作  
用し合いながら遡上活動の日周変化や季  
節変化が生じる。

照度 ほとんどのさけ・ます類の遡上活  
動は日中に活発化し、夜間に停滞する日  
周変化を持つ(Banks 1969)。これは  
流れの早い川の中で障害物を視覚で認  
識しながら遡上するためと考えられる。  
上流域で産卵するサクラマスでその傾  
向の強

いことが、他種のさけ・ます類と比較す  
ることで確かめられている(図4)(眞山  
2002)。

日中の遡上はそのピークが単一の場合も  
あるが、他の要因の影響を受けると色々  
なパターンに変化する。水深にもよる  
が、強い光を避けて真昼に活動が滞る  
ことがあるし、夜明けの薄明時や日没  
時に照度変化の刺激を受けて遡上が活  
発化することもあり、複数のモードを持  
つことがある(Neave 1943)。

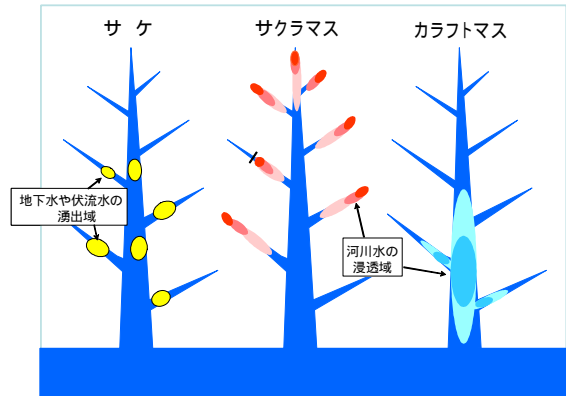


図3. さけ・ます類3種が河川流域で選択する産卵場所の模式図。

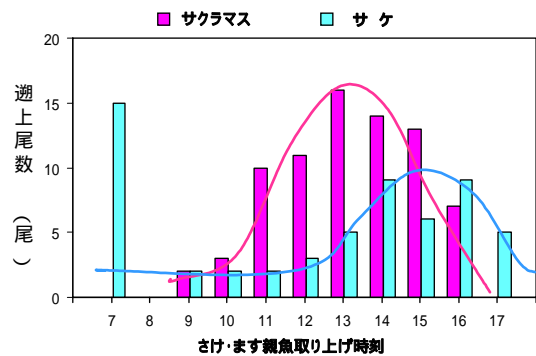


図4. 尻別川支流目名川におけるサケとサクラマスの産卵遡上時間帯の違い。朝7時の採捕数は前日午後5時以降貯め置いていたもの。(眞山 2002を改図)

しかし、夜の遡上例も数多く観察されてい  
て、この場合他の要因が強く影響してい  
ることが多い(Banks 1969)。例えば、  
遡上量が多く河川内での密度が高まった  
時には、「混み合い効果」により夜でも  
昼と変わりなく遡上するし、濁りが加わ  
った時も同様に活発に遡上する。

流量(流速) さけ・ます類の遡上に影  
響を与える要因として報告例が最も多い  
のは河川流量の増加である(Banks 1969)。  
他の要因のいくつか、例えば水の濁り、  
気象条件、照度、水温なども、直接的  
にあるいは間接的に流量の増加と関連  
を持つことが多い。流速の増加がさけ・  
ます親魚の流

れに向かう性質（走流性，向流性）を刺激して活動を活発化させると考えられている。

常呂川に遡上したカラフトマス親魚採捕数と河川流量の日変化の関係を比較すると，遡上の多い期間には流量の増加が遡上活動を促していることが分かる（図5）．海から川への遡上を前に，河口域に群れてとどまっているさけ・ます親魚が遡上を始めるきっかけとなるのは，河川の増水や海水の出入り（潮汐流）であるといわれる．常呂川の親魚捕獲場は河口域に位置することから，河川流量の増加が沿岸で待機していた親魚を呼び込んだとも考えられる．

上流に発電所があるため，人為的な流量の日変動が生じる河川でサケ親魚の遡上行動を観察したところ，流量が増加し始めると下流の分布魚が誘引されて採捕数が増加した．流量の多い状態が続くと遡上活動は停滞したが，流量が減少する過程で再び採捕数が増えた（図6）．水位低下時の溯上量は増加時に比べると少ないが，通常は遡上活動が停滞する夜間でも遡上活動を促す刺激として作用することが知られた（眞山・高橋 1977）．

濁り 川の流れに濁りが加わった時にさけ・ます親魚の遡上活動が活発化することが経験的に知られている．千歳川において，降雨に起因する濁りの加入に対応したサケ親魚の遡上尾数（採捕数）の増加が観察された（図7）．この調査時は流量の日変化が少なかったことから，断続的な濁りの刺激が遡上を誘発したと判断された（眞山 1978）．濁りの加入による遡上活動の活発化は，浮遊物質の存在と照度の低下とによる視覚能力の減退を嫌い，目的地である上流方向を目指すためと考えられるが，夜間でも遡上活動が促されることから，浮遊物質により鰓が刺激を受けることに対する忌避反応，あるいは濁りに含まれる懸濁物質による水質変化の影響を受けるためとも考えられる．

水温 河川水の温度変化が直接遡上を与える影響はほとんどないといわれる．しかし，厳冬期に不活発となるサケ親魚の遡上活動が，水温のわずかな上昇時に活発化したとの報告がある（三浦 1937）．

魚類は一般に馴致した水温を選好する習性を持つ．水温の低い貯水池の底層水を下流に放水し，魚道には高水温の表層水を流す構造のダムの場合，両者の水温差が大きくなる夏季には連続した遡上が妨げられるおそれがある．

気象条件 気圧，降雨量，雲量などの気象変化が単独で遡上活動に影響を与えることはなく，これらが流量変化や照度変化をもたらすことにより間接的に影響を与えるに過ぎない．風の影響につ

いては，河口付近で遡上待機中の魚の河川遡上が，沖からの強い風によって促されることがあるという（Banks 1969）．

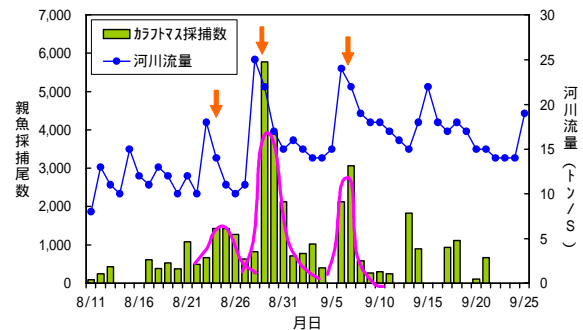


図5. 常呂川におけるカラフトマス親魚採捕数（遡上数）と河川流量との関係（1993年）．遡上盛期の8月下旬から9月上旬にかけて，河川流量の増加時に親魚の遡上が活発化した．

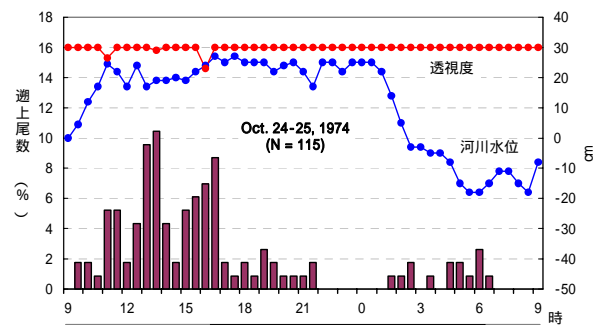


図6. 石狩川支流千歳川におけるサケ親魚採捕数（遡上数），河川水位，透視度の日周変化．河川流量の増加時に遡上数が増え，減少時にも遡上数が若干増加した．眞山・高橋（1977）を改図

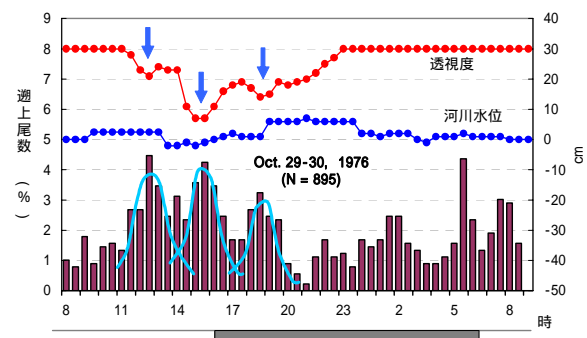


図7. 石狩川支流千歳川におけるサケ親魚採捕数（遡上数），河川水位，透視度の日周変化．濁りの加入（透視度低下）に同調するように遡上数が増加した．眞山（1978）を改図

性成熟 春季に入河したサクラマスは通常本流の深みで夏を過ごし，秋の産卵期には主に台風の影響を受ける大雨による増水を利用して産卵場まで一気に遡上する．できるだけ源流に近く，そして多くの分岐した沢まで到達するには，通常は流量が少なく上りにくい所でも通過できる出水時が

チャンスである。しかし、秋の増水は必ずしも毎年起きるとは限らず、まったく大雨のない年もたまにはある。こういう年には、成熟が進んだ産卵親魚はぎりぎりまで出水を待ち、やがて不適な流量条件下でもやむを得ず上流に向けて移動を始める(図8)。

成熟が進行するまで待機して不適な水理環境にも関わらず遡上を始めた親魚の場合、産卵適地への到達が困難となり再生産効率の低下が生じると推察される。

**魚群密度** 近年の日本の川では、人工増殖されたサケ親魚の回帰量が増えたことと、一時的な休息場に適した淵などが失われてきたことがあいまって、遡上魚の分布密度がきわめて高くなっていると推測される。このような条件下では個体間の相互作用としてストレスも加わり「混み合い効果」として遡上行動が促され、ほかの環境条件の影響を受けることなく昼夜を問わない遡上行動が生じる(眞山・高橋 1977)。

**さけ・ます類の魚道に求められる条件**

遡上障害となる河川工作物(時には自然の滝にも)に付設された魚道を利用するのは産卵場に向かう時に限られる。それぞれの個体は固有の産卵時期に合わせて産卵場に到達できるよう、タイムスケジュールに従い河川遡上する。

河川遡上を始めるときには、河川形態や産卵場までの距離によって異なる量のエネルギー源を体内に蓄積していて、川の中では絶食するので蓄積エネルギーだけを生殖腺形成や遡上・産卵行動のために使用する。この蓄積エネルギー量も河川毎にあるいは支流毎に遺伝的に決められている(Hiroi 1985)。

遡上路の途中で障害となる工作物や遡上を遅れさせる水理条件(見つけにくい魚道の入り口、上りにくい流路など)があれば、産卵時期に合わせた遡上が困難となる。

さけ・ます類の魚道に要求されることは、できるだけ停滞させずに遡上させることと、遡上によけいなエネルギーを消費させないことである。不適な環境での産卵や過度の疲労は、産み付けられた卵の生残率の低下をもたらす(Vogel et al. 1990)。また、遡上障害の存在は滞留する魚をねらう外敵に格好の場を提供することにもなる。

**魚道の入り口への誘引**

魚道の通過時に遡上の遅れをもたらす最大の要因は、魚道の入り口を見つけるのに手間取ることである。遡上障害となる工作物の下では、魚が到達できる最も上流側に魚道の入り口を配置するこ

とは基本原則である(図9, 10)。

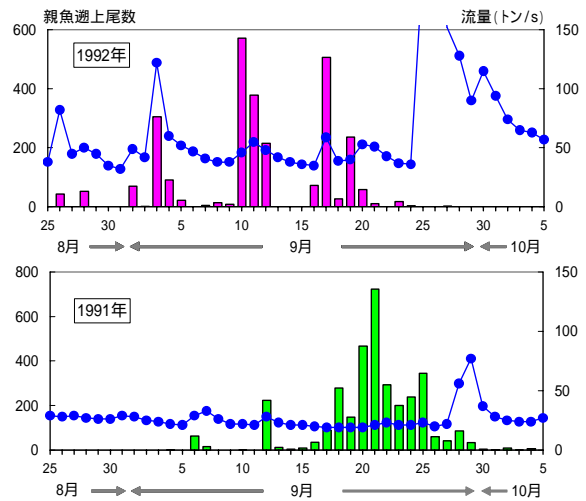


図8. 産卵期におけるサクラマス親魚の遡上尾数と河川流量との関係(尻別川)。流量変化の大きい年(上)には増水時に遡上活動が活発化した。産卵盛期に増水が生じない年(下)には、成熟の進行によって遡上を開始された。



図9. さけ・ますの捕獲施設は、親魚を効率的に捕獲槽に誘引するように、遡上入口を魚が到達できる最上流端に配置し、入り口の流量を増やして瀬をつけるなど工夫されている(石狩川支流千歳川の捕獲場)。



図10. 遡上魚が魚道の入り口を見付けやすいよう、「呼び水」を注ぐ構造の魚道が多いが、この場合は遡上水路の脇から水を落とすという簡単な構造でその効果を高めている(止別川の落差工に付設された魚道)。

流速の違いに対するさけ・ます親魚の反応を調べるため、異なる流速(0.6~4.7 m/sの範囲)のどちらを選択するかを確かめた実験では、常に早い方を選択し、両者の流速差が大きいほど早い流速を選択する傾向が強まった(Weaver 1963)。この結果からも魚道入り口の流量を増加させる「呼び水」は、周辺との流速差を大きくすることによりいっそう誘引効果の高まることが分かる。

魚の誘引に光や色、音響などを単独に利用する試みはほとんど成功していない。上流に上ることを目的づけられている産卵遡上魚を誘導するには、適切な水理条件を与えるのが唯一の有効な手段である。

### 魚道内での遡上行動

魚道内での遡上停滞とエネルギー消費を抑制するため、プール水深、陰影、注水量、隔壁の配置などいくつかの魚道設計上の要素との関係について検討してみる。

**プール水深** サケ親魚を用いて魚道のプール水深を変えながら遡上行動を観察したところ、プール水深が浅い時にはプール内の平均流速が早まるため走流性が刺激されて跳躍を繰り返すものの、水深が不足するため成功率が低かった。一方、深い時には遡上成功率は高まったものの走流性を生起する刺激が減少するためか跳躍数が少なくなり遡上効率は低下した(眞山 1988)(図 11)。プールでの滞留時間が短く、消費エネルギーが少ない効率的な水深は、供試魚の体長(尾又長 60-70 cm)よりやや深めと判断された。サクラマス幼魚を用いた実験でも、体長とほぼ同じプール水深の時に遡上効率が高かった(眞山 1987)。

**陰影** 前述したようにさけ・ます親魚の遡上は照度の低下する夜間に不活発となることが知られている。体長 10 cm 前後のサクラマス幼魚を供試し、小型のプール式魚道(親魚用の約 6 分の 1 モデル)2 組の一方の全体を遮光し、他方を自然光下として遡上行動を比較したところ、6 回の実験すべてで遮光条件下での遡上率が低かった(図 12)(眞山 1987)。

しかし、暗い魚道内に入るまでの時間がかかるものの、暗闇を通り抜けるのに要する時間は、明るい時よりむしろ短いという実験結果(Long 1959)や、パイプ内の照明は通過速度を多少早めるものの、暗黒条件でもなら支障なく通過するという知見(Slatick 1970)から、一旦暗闇に入ってしまうと適切な水理条件下では走流性の刺激によって遡上活動が生起され、それほど障害となっていないことが示唆される。

サクラマス幼魚を供試した小型魚道の一部を遮

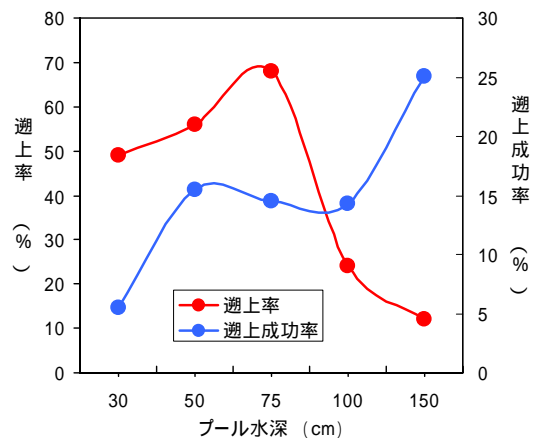


図11. プール水深とサケ親魚の遡上行動との関係。供試魚の体長(60-70 cm)と同じ水深の時に遡上率が最大となった。(眞山 1988)

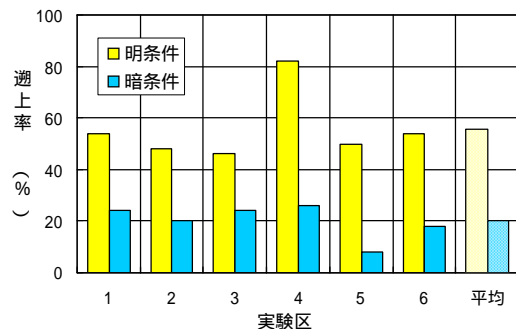


図12. 魚道水路を遮光した場合と自然光下でのサクラマス幼魚の遡上率の比較。暗くすると遡上活動は不活発になった。(眞山 1987)

光して観察したところ、暗いところから明るいところに出るのをためらい、明るいところから暗いところに入るのもやはりためらうが前者に比べその度合いは低かった(眞山 1987)。照度が急激に変化する導入部への部分的な照明は効果的かもしれない。

**注水量** さけ・ます親魚は河川流量の増加時に遡上行動が活発化する傾向を持つ。したがって、さけ・ます用魚道はある程度増水したときに上りやすいように設計する必要がある。注水量が異なると隔壁の越流水深も違ってくるし、流速も変わるため魚の遡上様式も変化する。

注水量を変えた時のサクラマス幼魚の遡上行動の変化を調べたところ、水量が少ない時には落下水の中を泳ぎ上ろうとするが失敗を繰り返し、一旦空中に出て跳ねて上る比率が高まった。水量の増加とともに泳ぎ上る度合いが高くなり遡上成功率も向上した。そしてさらに流量が増えてある限界を越すと再び跳ねて上る傾向が強まり成功率も低下した(図 13)。

大型のさけ・ます親魚が空中を跳ねて遡る姿は見物人に感動を与えるかもしれないが、遡上魚の魚体は傷つき易くなりエネルギーの消費も高い。魚がやたらと跳びはねる魚道は水理条件の改善が必要なことを示唆している。

理想的な水理条件が保たれている魚道を泳ぎ上がることが遡上魚にとって大きな負担とならないことは、特別に設計された実験用の“endless fishway”をベニザケ親魚が5日間まったく休まずに上り続けても、生化学的な体成分分析によって疲労が認められなかったという実験結果(Collins et al. 1962)によっても確かめられている。

**隔壁の形状と配置** 魚道の隔壁上の越流水深は、一般に遡上対象魚の体高に合わせて設定される。北米では必要最小水深を、小型のトラウトで15 cm、さけ・ます類については大型のマスノスケが主要な対象魚となるため30 cmと規定している(U. S. Army Engineer Division 1973)。なお、産卵遡上期のサケの体高は20~25 cmである。

注水量の少ない時にも一定の越流水深が保たれて魚が泳いで上りやすいようにと、プール式魚道の隔壁には各種形状の切り欠き(notch)を備えることが多い。しかし、切り欠き以外のところは逆に上りにくく、遡上魚が多い時にはむしろ通過障害となるおそれもある。

切り欠きの配列についても論議となることが多い。小型のアユを対象とした魚道では水流のエネルギーの消散を図るため切り欠きが交互に付けられることが多かった。サクラマス幼魚を用いた小型魚道での実験では、切り欠きを片側に揃えた方の遡上率が明らかに高く(図14)、しかも交互の配列の場合に比べ一段毎に休まずに連続して遡上する度合いが多かった(図15)。

交互の配列時にはプール内に生じる渦流により遡上が断絶され、下流への異常ジャンプが頻発する。さけ・ます親魚のように遊泳力の強い魚では、交互の配列による水流のエネルギー消散というプラスの効果より、むしろ渦流が遡上行動に与える混乱の方が大きいといわれる(Clay 1961)。

**今後の課題**

我が国でさけ・ます類の遡上行動に関する研究が少なかったことについて、さけ・ます類の資源増殖が人工ふ化放流主体で進められてきたことが最大の理由であろうが、白石(1972)は、アユに比べ魚体が著しく大型のため実験に多大の労力と費用がかかる割にデータが集めにくいこと、供試魚が産卵遡上期にしか入手できないことなど制約の大きいことを指摘している。このため長い間、

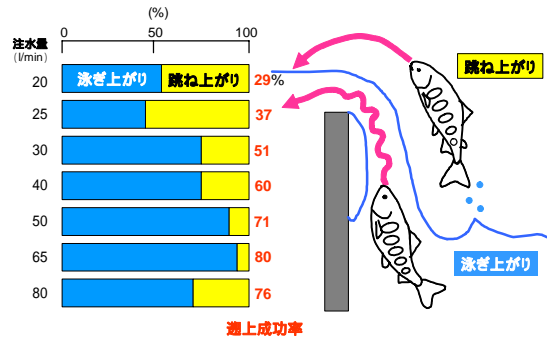


図13. 注水量がサクラマス幼魚の遡上形態の変化に与える影響。最適な水理条件で泳ぎ上がる度合いが高まり、遡上成功率も向上した。(真山 1987)

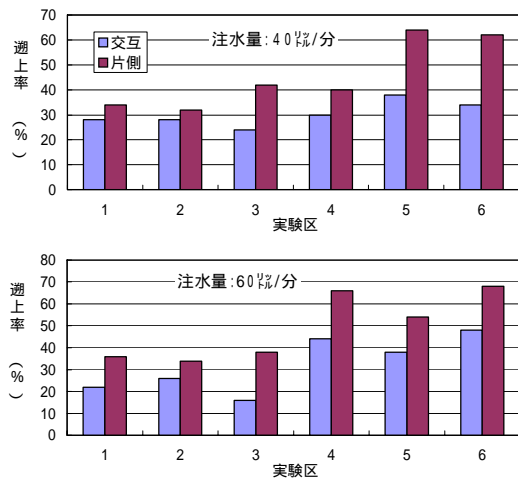


図14. プール式魚道において隔壁の切りかけの配置の違いによるサクラマス幼魚の遡上率の違い。切り欠きを片側に配置したときの遡上率が高かった。(真山 1987)

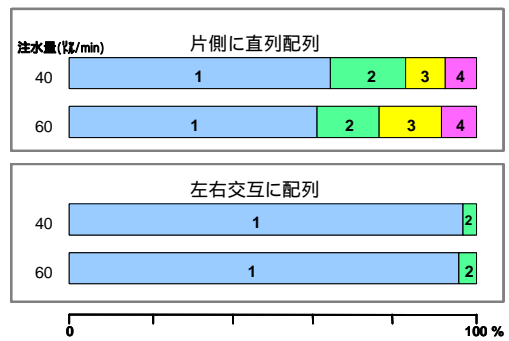


図15. プール式魚道において隔壁の切りかけの配置の違いによるサクラマス幼魚の連続遡上段数の比較。交互に配列した時には、大半の遡上行動が一段ごとに断ち切られた。(真山 1987)

既設魚道や親魚捕獲施設での観察や小型魚を供試した小規模な実験がデータ収集の主体となってきた。

近年になってさけ・ます類のような大型魚の遊泳行動を調査するための発信器や記録式タグの技術開発が進められ、河川内の遡上行動の個体別の

連続データを環境要因と同時に収集することが可能となっている。

本稿で紹介した魚道対応の実験は、昭和54年(1979年)に水産庁の補助事業として予算化された「さけ・ます通路整備事業」による魚道設置にあたり、当時の北海道水産部により組織された「魚道研究会」のメンバーの一員だった著者が行ったものである。これらの実験結果は、幸いにも北海道におけるさけ・ます用魚道の設計に生かされ、その後の河川環境保全への社会的関心の高まりの中で遡上環境の保全対策にも利用されている。この分野の研究後進国だった我が国においても、最新のハイテク機器をとり入れた研究が進展しつつある。今後は得られたデータをもとにさけ・ます類の自然再生産が可能な河川環境の保全や復元が図られていくことが期待される。

### 引用文献

- Banks, J. W. 1969. A review of the literature on the upstream migration of adult salmonids. *J. Fish Biol.*, 1: 85-136.
- Clay, C. H. 1961. Design of fishways and other fish facilities. The Department of Fisheries of Canada.
- Collins, G. B., J. R. Gauley, and C. H. Elling. 1962. Ability of salmonids to ascend high fishways. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 91: 1-7.
- Gross, M. R. 1987. Evolution of diadromy in fishes. In "Common strategies of anadromous and catadromous fishes. (edited by M. J. Dadswell, R. J. Klauda, C. M. Moffitt, R. L. Saunders, R. A. Rulifson, and J. E. Cooper)", *Amer. Fish. Soc. Symposium* 1: 14-25.
- Hiroi, O. 1985. Hatchery approaches in artificial chum salmon enhancement. In *Proceedings of the 11th U. S.- Japan Meeting on Aquaculture, Salmon Enhancement*. Edited by C. J. Sindermann. NOAA Tech. Rep. NMFS, 27. pp. 45-53.
- 小林哲夫. 1968. サケとカラフトマスの産卵環境. *さけ・ますふ化場研報*, 22: 7-13.
- 小山長雄. 1967. 魚道をめぐる諸問題. 解説編, 木曾三川河口資源調査団 (KST). pp. 1-96.
- Long, C. W. 1959. Passage of salmonids through a darkened fishway. *U.S. Fish Wildl. Serv., Spec. Sci. Rep. Fish.*, 300: 1-9.
- 眞山 紘. 1978. サケ・マス親魚の生態調査 - 千歳川におけるサケ親魚のそ上活動の日周変動. *さけ・ますふ研報*, 32: 9-18.
- 眞山 紘. 1986. そ上・産卵時期から見たサケ属魚類の種特性. *東大海洋研大植臨海研究センター報告*, 12: 119-121.
- 眞山 紘. 1987. 魚道型実験水路におけるサクラマス幼魚のそ上行動. *さけ・ますふ研報*, 41: 137-153.
- 眞山 紘. 1988. サケ親魚のそ上行動実験 - 「魚がのぼれる魚道」をもとめて - . *魚と卵*, 157: 44-55.
- 眞山 紘. 1993. サケ・マスの生態特性と河川. p. 111-121. "河川生態環境工学 魚類生産と河川計画 (玉井信行・水野信彦・中村俊六編)", 東京大学出版会, 東京.
- 眞山 紘. 2002. サクラマス親魚の産卵期における遡上の日周変動 (短報). *さけ・ます資源管理センター研報*, 5: 21-26.
- 眞山 紘・高橋敏正. 1977. サケ・マス親魚の生態調査 - 千歳川におけるサケ親魚のそ上活動の日周変動. *さけ・ますふ研報*, 31: 21-28.
- 三浦兼佑. 1937. 西別川に於ける鮭浜上の一考察. *養殖会誌*, 7(4): 81-84.
- Neave, F. 1943. Diurnal fluctuations in the upstream migration of coho and spring salmon. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 6: 158-163.
- 長内 稔・大塚三津男. 1967. サクラマスの生態に関する研究 I. 遡河サクラマスの形態と産卵生態について. *道立水産孵化場研報*, 22: 17-32.
- 能勢幸雄. 1970. サケの遡上生態と品種改良. *化学と生物*, 8: 738-744.
- 白石芳一. 1972. サケ・マス類の魚梯そ上能力について (第1報). 関屋分水事業に関する水産現況調査報告書. 関屋分水事業に関する水産現況調査委員会 新潟県, pp. 258-268.
- Slatick, E. 1970. Passage of adult salmon and trout through pipes. *U.S. Fish Wildl. Serv., Spe. Sci. Rep. Fish.*, 592: 1-18.
- 鈴木俊哉. 1999. 遊楽部川におけるサケの自然産卵環境調査. *さけ・ます資源管理センターニュース*, 5: 1-4.
- U. S. Army Engineer Division. 1973. Fishway structures at dams and natural obstructions: 14+ + , In *Fisheries handbook of engineering requirements and biological criteria*, Fisheries Engineering Research Program.
- Vogel, D. A., K. R. Marine, and J. G. Smith. 1990. A summary of evaluations of upstream and downstream anadromous salmonid passage at Red Bluff Diversion Dam on the Sacramento River, California, U.S.A. *Proceedings of the International Symposium on Fishways*, '90 in Gifu. pp. 275-281.
- Weaver, C. R. 1963. Influence of water velocity upon orientation and performance of adult migrating salmonids. *U. S. Dep. Int., Fish. Wildl. Serv., Fishery Bulletin*, 63: 97-121.