

十和田湖ヒメマスの成熟年齢と成長の関係

誌名	養殖研究所研究報告 = Bulletin of National Research Institute of Aquaculture
ISSN	03895858
著者	加藤, 禎一
巻/号	1号
掲載ページ	p. 7-19
発行年月	1980年12月

十和田湖ヒメマスの成熟年齢と成長の関係

加藤 禎 一¹⁾

(1980年12月9日受理)

Relation between Age at Maturity and Growth of Kokanee,
Oncorhynchus nerka, in Lake Towada.

Teichi Kato

In order to elucidate the cause of annual fluctuation in size of spawning kokanee, *Oncorhynchus nerka* in Lake Towada, relationship between age at maturity and growth rate was studied using 786 fish collected with gill nets in July from 1976 to 1979. Relationship between spawning time of individual fish and their growth was also investigated with the egg-taking records of Towada-ko Kokanee Hatchery and 1227 fish captured as spawners in 1976. From year to year basis, fluctuation in growth rate in Lake Towada was relatively narrow, but the size for maturity and spawning period changed markedly. There was close correlation between spawning time and the size of spawner, that is, the fish matured at younger age probably due to their rapid growth were smaller than those matured at older age, and spawning period became earlier in the year when percentage of those older larger fish in the spawners was high. Thus, the fluctuation in spawner's size seemed to be affected mainly by the difference in age composition, but not growth rate *per se* of that particular year.

Key words: kokanee · growth rate · maturity · spawning · age composition

現在、わが国でベニザケの自然溯上を見ることはほとんどないが、その陸封型であるヒメマスは移殖によって広い範囲に放流されたために、全国20箇所以上の湖沼で生息が確認されている(徳井1964)。

ヒメマスの大きさは、遊泳範囲や餌の種類・量が限定されるためか、ベニザケに比べると一般にかなり小型であるが、この大きさも年によって大きく変動する場合がある(三原・江口 1955; 徳井 1959, 1960; 頼 1974, 1978, 1979; 田中・白石 1970)。変動の原因については、いずれもヒメマスの生息密度、すなわち、限られた水域における餌の量の配分の多少が成長に影響を与えているためと考えられている。

しかし、親魚の大きさを体重だけで比較すると、支笏湖の場合、大型の年の親魚が小型の年のその7倍を越す例もあって(三原・江口 1955)、その変動の幅があまりにも大きいだけに生息密度との関連だけでは説明できない点もある。とくに、成熟するためには、ある時期までに一定の大きさに達することが必要という従来から知られている成長と成熟の関係に注目すると、成熟に必要な体型が、条件によって変化する可能性を示すものとしてきわめて興味深い現象といえる。

筆者は、このような疑問を明らかにする目的で、十和田湖のヒメマスについて、年齢と成熟を中

1) 水産庁養殖研究所日光支所 (Nikko Branch, National Research Institute of Aquaculture, Chūgūshi, Nikko, Tochigi, 321-16)

心に調査を実施した。この結果、いくつかの知見を得ることが出来たので報告する。

本論に入るに先だち、青森県水産試験場頼 茂次長、金沢宏重技師、佐藤直三技師、長津秀二技師秋田県水産試験場米谷峰夫技師、白幡義広技師に、魚の測定など終始多大の協力をいただいた。以上の方々に心からお礼申しあげる。

実 験 方 法

供試魚の採集 成長調査のヒメマスは目合5.4 cmの刺網によって、十和田湖で漁獲したものである。

調査は、1976年から1979年まで毎年1回7月中旬に実施した。この時期を選んだのは、調査時に成魚・未成魚の判定が出来る時期であること、鱗で計算体長を求める関係から成熟魚の鱗の吸収がおこる前であること、供試魚の入手が容易な時期であること等による。4年間の調査個体数の合計は786尾であった。

1976年の場合は、漁業協同組合の集荷所に集められたものを調査したが、これらのヒメマスは鮮度を保つ目的ですべて内臓が除去されていたために、性別および成熟の有無は調査できなかった。ただし、7月の調査のほかに、とくに産卵期には雌親魚の調査を実施した。産卵期間中、採卵日ごとに体長を測定したほか、一部の個体については体重・採卵重を測定し、標本用に採取した5gの卵数から、成熟卵数、平均卵重を求めた。なお、産卵親魚は、いずれも稚魚の放流地点付近で、建網と地曳網によって漁獲したものである。採卵は11回実施し、採卵尾数の合計は4940尾でこのうち親魚の調査個体数は、体長測定だけのもの927尾、成熟卵の調査を実施したもの300尾、合計1227尾である。

1977年からは、十和田湖ふ化場で同じ目合の試験網を張り、漁獲したものを測定するという方法をとった。測定項目は、被鱗体長、体重、生殖腺重量、性別、その年の成熟の有無で、このほか、個体ごとに背びれ後端部直下の側線上付近の鱗を採取した。1977年の場合、調査時に漁獲したものの大半が未成魚であったため、この調査とは別に、十和田湖ふ化場の職員に依頼し大型魚ばかりの資料を集めた。この大型魚は、過去の成長を調査するだけに用いた。

鱗の測定 年齢は万能投影機を用いて調査し、休止帯の数を年齢として数えた。

休止帯形成時の体長は、Belding (1934) の式 $\frac{L_n - L_0}{L - L_0} = \frac{R_n - R_0}{R - R_0}$ によって求めた。この場合、初生鱗すなわち、鱗の中心板の半径 (R_0) は個体の実測値を用い、鱗発生時の体長 (L_0) は3 cmとして計算した。

鱗の半径は、測定方向による誤差を小さく押えるため、鱗面積から平均半径を求めるという方法を用いた。なお、鱗面積は50倍に拡大した像により自動面積計 (林電工KK製) で求めた。

成長率は、調査しようとする年の体長 (L_n) とその前の年の体長 (L_{n-1}) から Walfold の定差図を描き、これによって求められた直線をもとに、Brown (1946) の式 $G = \frac{L_n Y_{(T)} - L_{n-1} Y_{(t)}}{T - t} \times 100$ によって計算した。

結 果

十和田湖でのヒメマス親魚の大きさの変動を Fig. 1 に示した。平均体重の近年の記録は1968年以降しかないので、親魚の大きさを表わす指標として、合せて平均採卵数を示した。

親魚の大きさは過去17年だけでもかなり大きく変動していることが認められる。平均体重が最

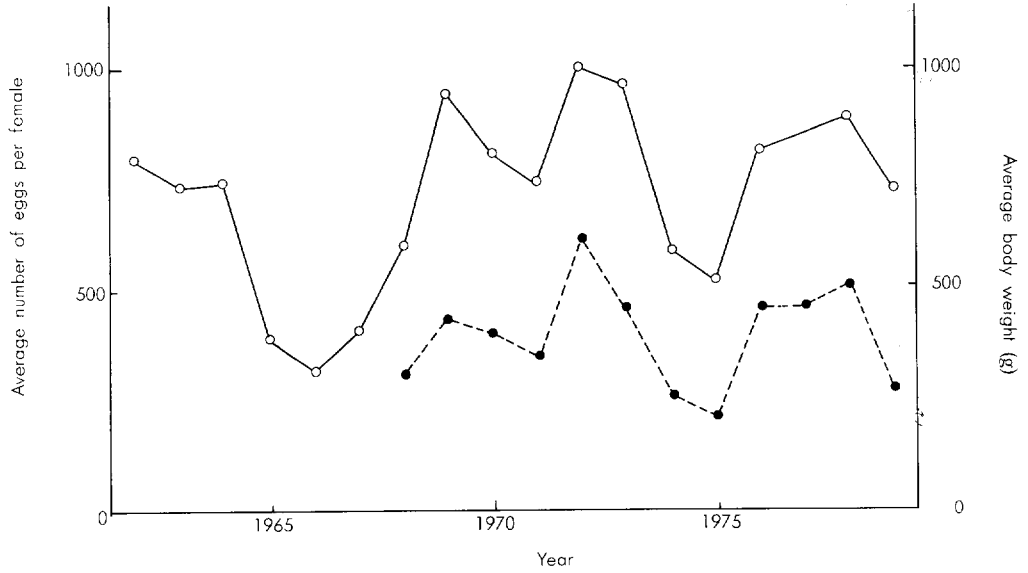


Fig. 1. Fluctuation in size of kokanee at maturity in Lake Towada.

○ average number of eggs;
● average body weight.

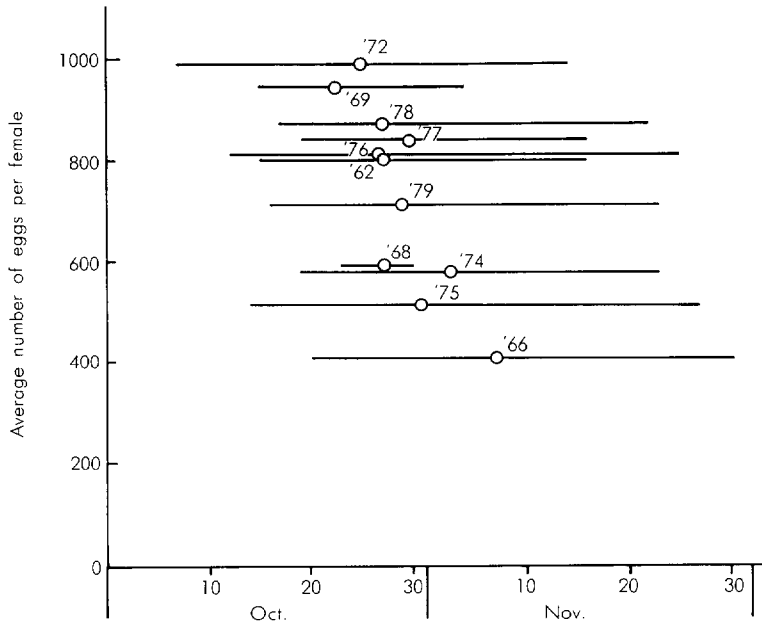


Fig. 2. Relationship between kokanee spawning time and average number of eggs taken per female, in Lake Towada.

Solid lines show the dates of beginning and ending of egg-taking, and open circles show the average for spawning time.

小さい年に比べると最大の年のそれは2.9倍になり、平均採卵数も3.1倍になっている。

十和田湖では、ある年の漁獲尾数とその年に刺網で漁獲したヒメマス平均体重の間には負の相関が認められ、豊漁の年にはヒメマスが小型になることが明らかになっている(頼 1974)。ところが、同じヒメマスの平均体重でも、今回、親魚の平均体重に限定して調べてみると漁獲尾数との間には相関関係が認められないことが判明した。そこで、親魚の大きさに関係するものの手がかりを得る目的で、採卵日ごとの記録がある過去11年について、産卵期(完熟に達した時期)と平均採卵数の関係を調べた。この結果、平均採卵数の多い年すなわち親魚が大型だったと推定される年は産卵期が早く、逆に小型な年はそれが遅くなっていることが明らかになった(Fig. 2)。

図の産卵期は採卵開始から終了までの期間を示している。採卵日ごとの採卵尾数から計算によって求めた平均産卵日で比較すると、大型親魚の年と小型親魚の年の間には、およそ半月の差が見られる。

このような親魚の大きさと産卵時期の関係をさらにくわしく調べるために、1976年の産卵親魚について採卵日ごとに体長を調査したところ、大型魚ほど早い時期に産卵していることが明らかになった(Fig. 3)。

産卵親魚の年齢、とくに完熟魚の場合は鱗の吸収が著しいため査定がむずかしく、産卵日ごとの

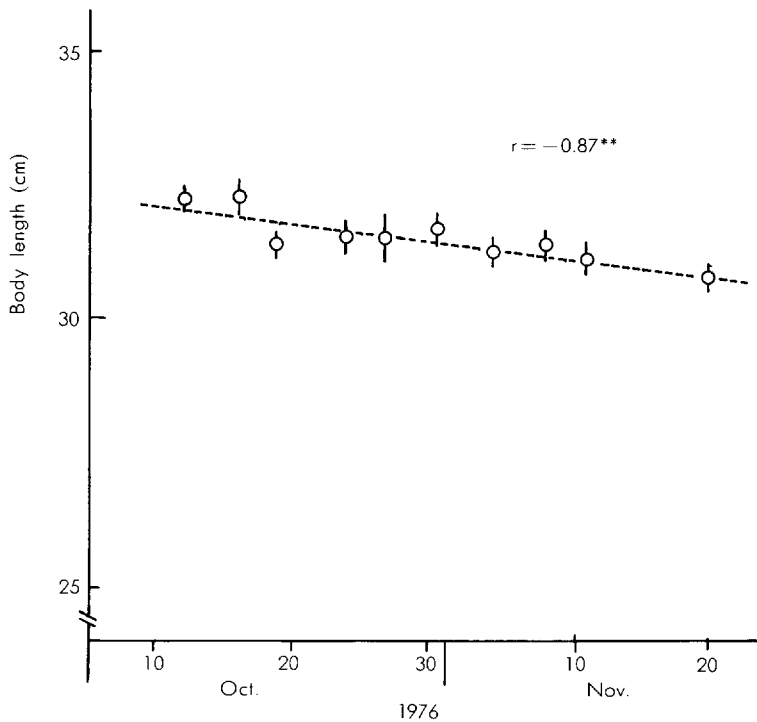


Fig. 3. Relationship between spawning time and body length of female kokanee, in Lake Towada.

Open circles show the average length and solid lines show 95% confidence interval.

r : correlation coefficient.

親魚について年齢を明らかにすることはできなかった。このため、早期産卵の大型魚が高齢魚であるか否かを判定する指標として平均卵重を用い、産卵時期と平均卵重の関係を調査したところ、早期産卵魚は大型卵が多く産卵時期が遅くなるにつれて小型になることが明らかになった (Fig. 4)。これは、早期産卵魚には大型卵を産出する高齢魚が、晚期産卵魚には小型卵を産出する若齢魚が、それぞれ多く含まれていることを示している。

十和田湖のヒメマスの成長を明らかにする目的で7月に実施した刺網による調査では、1976年の平均体長が26.1cmで、1977年22.3cm, 1978年22.7cm, 1979年21.8cmに比べると、かなり大型であった (Fig. 5)。成魚・未成魚の調査をした1977年から1979年を比較してみると、1979年の場合かなり小型なものが成魚として出現していることが認められる。この小型の成魚はすべて3+¹⁾の雄であった。

刺網による調査では、網目の選択性のために漁獲ヒメマスの体長にかたよりがでることは避けられないが、これらの結果によると、十和田湖で使用されている目合5.4cmの刺網では体長が19cm以上になるとかかることが判かる。

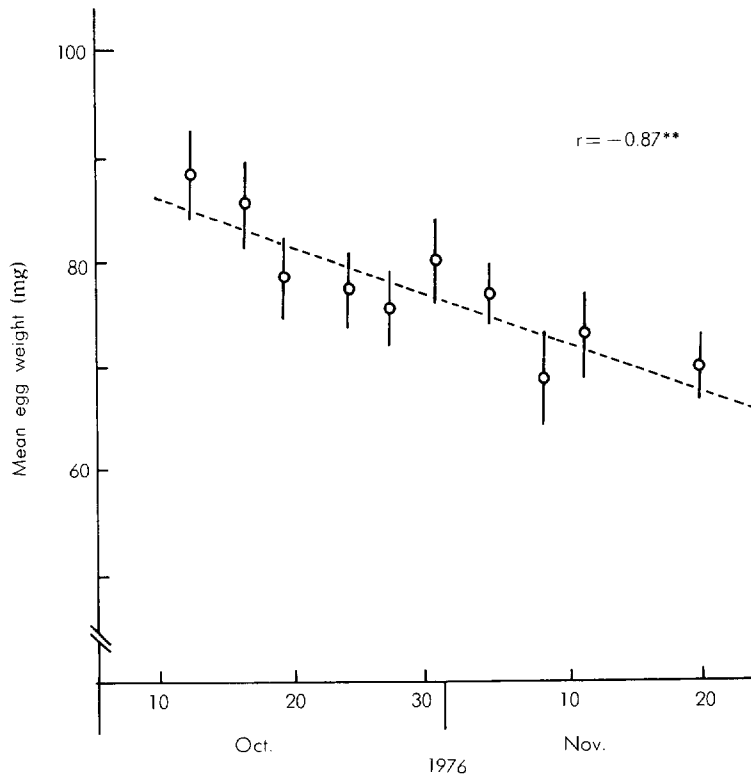


Fig. 4. Relationship between spawning time and average egg weight of kokanee, in Lake Towada. Open circles show the average and solid lines show 95% confidence interval. r : correlation coefficient.

1) 鱗の休止帯が3本認められる個体。7月の調査で3+と判定された個体が成熟途上であれば、この個体は生後4年目で成熟することになる。

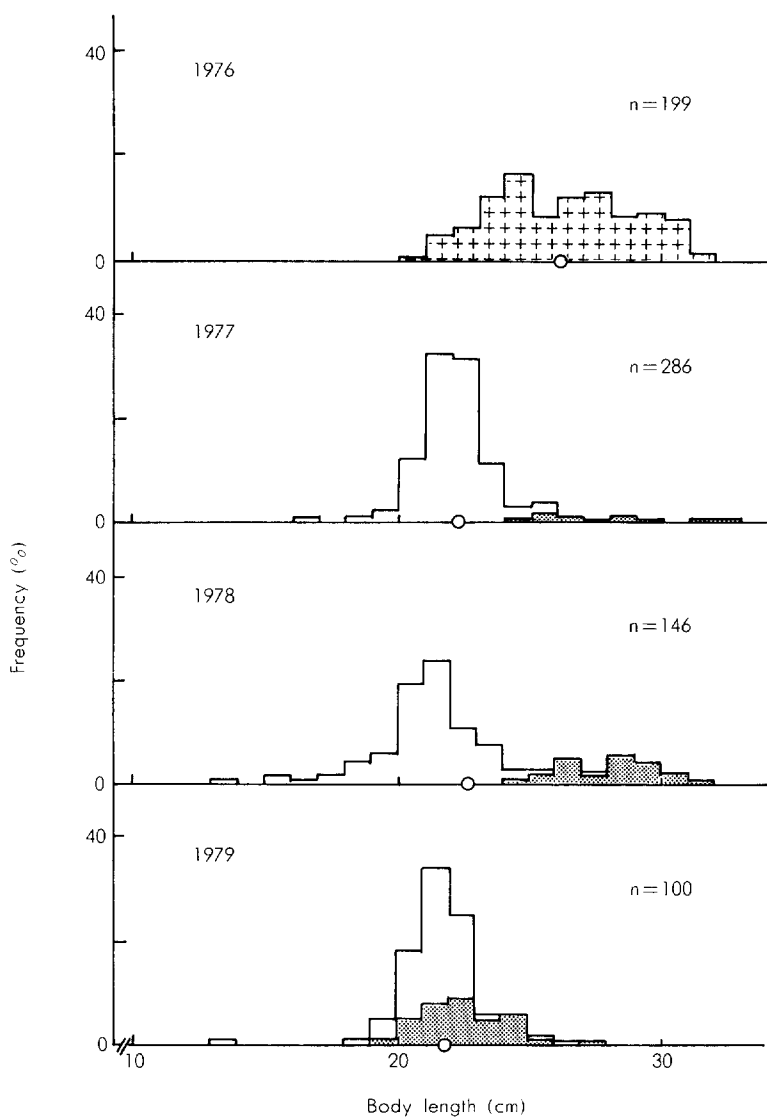


Fig. 5. Length-frequency distribution of kokanee caught with gill nets, from 1976 through 1979, in Lake Towada.

Open circles show the average.

: matured fish;
 : immature fish;
 : unexamined.

7月の調査に漁獲されたヒメマスは年齢組成をそれぞれの年ごとに調査したところ、体長が大型だった1976年は高年齢魚の占める割合が他の年に比べてかなり高いことが明らかになった(Fig. 6)。また、1978年には他の年にはまれにしか見られない2₊が多いことや、この年齢群が3₊となった翌

1979年にはこの群から成魚が多く出現していることが認められた。

年齢と体長の関係を1976年の調査魚について示したものが Fig. 7 である。調査個体数の多い3+, 4+, 5+で比較しても、それぞれ平均体長が23.6cm, 25.9cm, 29.0cmとなっていて、高齢魚になるにつれて明らかに大型になっている。

年ごとの成長については、1976年から1979年の7月の調査魚786尾のうち休止帯が不鮮明なものを除いた733尾について、個体ごとに各年齢形成時の体長を計算によって求めるという方法で調査した。Table 1 は、これらの結果を1970年群（1970年に産卵された個体で構成されたもの）から1975年群までに分けて年齢ごとに平均体長で示したものである。これによると、十和田湖のヒメマスは1年でおよそ10cm, 2年で14cm, 3年で18cm, 4年で22cm, 5年で25cm程度に成長するといえる。

成長の年変動は予想されたものよりはるかに小さく、親魚の大きさに見られるような大幅な変動とは結びつかないことが判かった。

今回の調査では1975年群の成長が最も良く、とくに1年目の成長が目立っている。1978年の7月に2+として比較的多く刺網にかかったものも、1979年にはかの年ではまれにしか見られない3+の成魚として出現したものも、この1975年群である。

個体の成長記録をもとに年ごとの成長率を体長と関連させて比較したものが Fig. 8 であるが、親魚の大きさに見られる変動に比べると年による成長率の変動はかなり小さいことが判かる。

成熟年齢と成長との関係については、4+と5+の標本数が多い1977年と1978年の各7月の漁獲魚で調査しその結果を Fig. 9 に示した。これによると、1977年の4+の雌の未成魚の平均体長は24.1cmで成魚の26.9cmに比べて明らかに小型であるが、5+となった翌年は28.3cmとなり4+の成魚よりかなり大型に成長している。雄の場合も

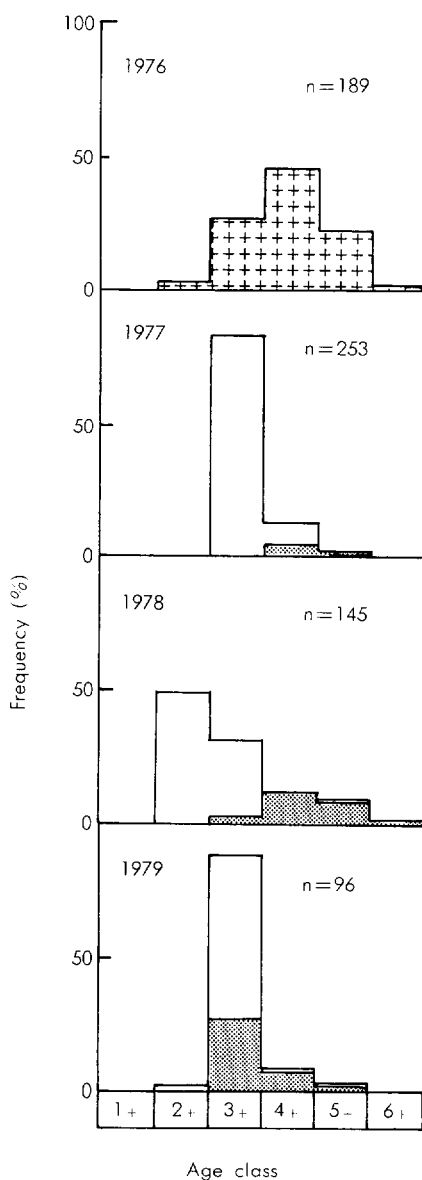


Fig. 6. Age composition of kokanee caught with gill nets from 1976 through 1979, Lake Towada.

- : matured fish;
- : immature fish;
- : unexamined.

同様に、4₊の未成魚が23.8cmで成魚の25.9cmに比べて小型であるが、5₊になった翌年は29.4cmになり4₊の成魚よりはるかに大型になっている。小型であったために成熟できなかった個体も、翌年までの1年間の成長によって前年の成熟個体より大型になることが判かる。

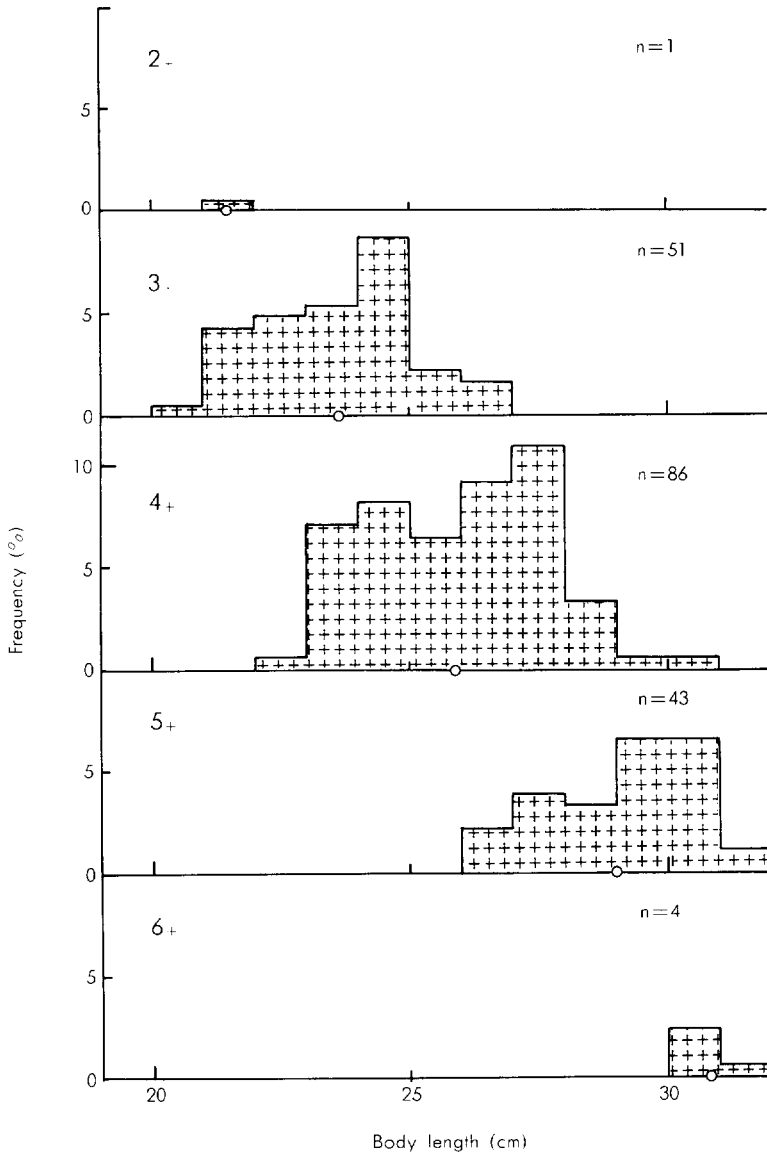


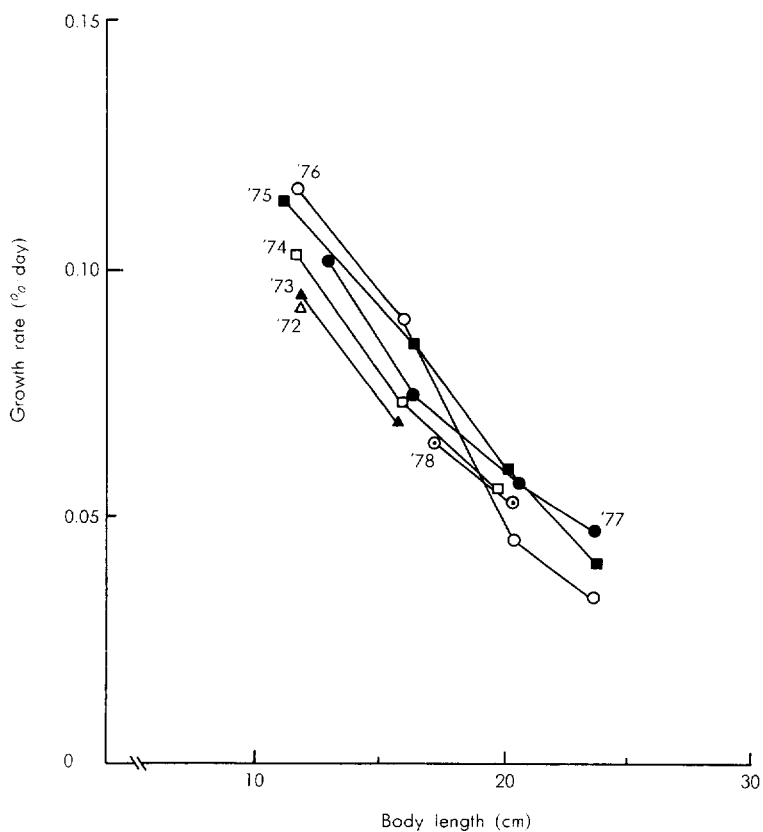
Fig. 7. Length-frequency distribution of kokanee by age class caught with gill nets, 1976, in Lake Towada.

Table 1 · Calculated average lengths of kokanee from body-scale relationship, in Lake Towada.

Brood year	Calculated average length in centimeters at end of				
	first year	second year	third year	fourth year	fifth year
1970	9.8±0.3*(1971)**	13.7±0.4 (1972)	17.6±0.5 (1973)	21.5±0.5 (1974)	25.4±0.5 (1975)
1971	9.8±0.2 (1972)	13.8±0.3 (1973)	18.0±0.3 (1974)	22.2±0.3 (1975)	25.0±0.5 (1976)
1972	9.4±0.1 (1973)	13.7±0.2 (1974)	18.6±0.3 (1975)	21.9±0.3 (1976)	25.3±0.8 (1977)
1973	8.8±0.1 (1974)	13.3±0.1 (1975)	18.4±0.1 (1976)	22.6±0.6 (1977)	
1974	9.1±0.3 (1975)	13.9±0.3 (1976)	18.2±0.3 (1977)	22.1±1.2 (1978)	
1975	10.4±0.3 (1976)	15.1±0.2 (1977)	19.2±0.2 (1978)		

* 95% confidence interval.

** Year in which growth occurred.

**Fig. 8** . Comparison of the growth rates of kokanee in successive years 1972—1978, in Lake Towada.

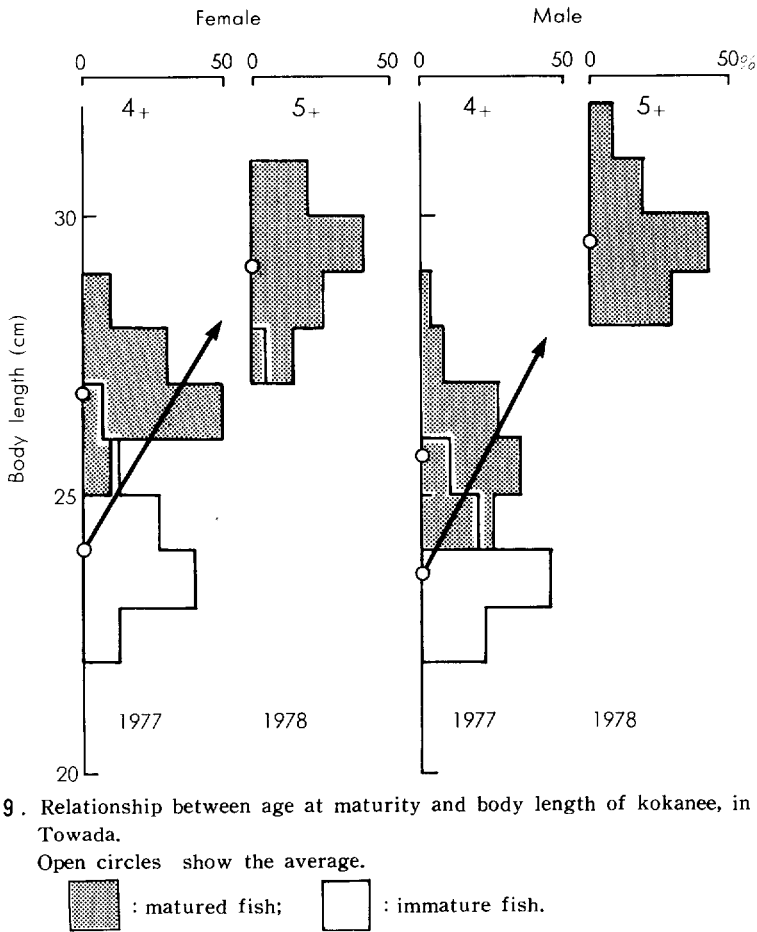


Fig. 9. Relationship between age at maturity and body length of kokanee, in Lake Towada.

Open circles show the average.

■ : matured fish; □ : immature fish.

考 察

成熟年齢と成長の関係 個体の成熟は、年齢に関係するよりはむしろある一定の大きさに達することに関係していることが明らかになっている (Alm 1959)。ヒメマスでも、同一年齢で比較すると成魚のほうが未成魚に比べて明らかに大型であることが認められ (黒萩・佐々木 1964; 加藤 1978), 成長が成熟に影響を与えることは明らかである。このような関係から、餌の量のように成長に結びつく条件が良い場合には一定の大きさを越える個体が増えて群の中での成魚の割合が高くなり (加藤 1975, 1978), 結果として成熟年齢の若齢化がおこる。

このようなことを考えると、湖での親魚数の変動は資源尾数の増減によるばかりでなく、特定の年級群の早熟化などによっても起きる可能性も考えられる。

十和田湖の場合、親魚に見られる変動は数だけでなく大きさにもあらわれていて、その幅は120~602gにもおよぶが、その原因は限られた水域での生息密度や餌の量が関係しているとされている (徳井 1959; 頼ら 1977)。

湯の湖では、例年、1～4万尾のヒメマス稚魚を放流しているが、10万尾に増して放流した実験では、放流尾数と餌料生物量の関係から全体として餌料不足の状態になり、この年級群の成長がきわめて悪かったという(田中 1970)。湯の湖のようにきわめて小さな湖(0.35km²)では放流尾数の大幅な増加はそのまま個体の成長に影響するようで、例年の5月の平均体重が45g以上であるのに対してこの年級群の場合は32gになっている。

ところで、このような湯の湖での極端といえるほどの放流尾数の増加によって起った成長の差と比較すると、十和田湖で見られる変動はかなり大きいことが明らかで、特定の年の成長の差だけでは説明できない点が多い。また、ヒメマスが成熟するのに数年かかっていることを考えても同じことがいえる。それは、成熟に達するまでに成長に著しく有利(不利)な条件にあったとしても、その影響は特定の年級群だけでなくその前後の年級群にもおよぶこと、親魚の年齢が単一でないこと等から、それだけで急にある年の親魚が大型(小型)になるとは思えないためである。

最近の十和田湖の例では、親魚の体重が最大の602g(1972)と最小の210g(1975)とでは400g近い差が見られるが、この602gの大型親魚も前年には未成魚であったことは明らかである。仮りに、成熟に必要な大きさが小型親魚の210gとすると、この大型親魚はわずか1年の間に400g成長したことになる。210gの小型親魚でも成熟するまでに少なくとも3～4年要することや、今回の鱗による調査の結果から考えると、このような成長は十和田湖では起り得ないように思われるしたがってこの大型親魚の場合は、成熟の1年前に小型親魚の体重210gを越えていたにもかかわらず成熟できなかった可能性が強い。事実、十和田湖では、300～400gの未成魚が漁獲されることは珍らしくない。このような結果は、成熟に必要な大きさが一定でないことを示したものとしてみわめて興味深い。

ところで、ヒメマスの親魚についての調査は、体重あるいは体長だけのものがほとんどで、成熟年齢や個体の成長を過去にさかのぼって調べたものはごくわずかしかない。このため、十和田湖の過去の記録をもとに親魚の大きさの変動と相関がみられるものを調べたところ、その変動は産卵時期と関係していて親魚が大型の年には産卵期が早くなっていることが明らかになった(Fig. 2)。同一年齢のヒメマスでは、個体の大きさが産卵時期に影響しないことや生後2年目の親魚の産卵時期と比較すると3年目のほうが早いことから(加藤 1978)、早期産卵の大型魚は同じ年齢ではなく高年齢の可能性がでてきた。

そこで、1976年の産卵群について調査を実施した結果、早期産卵魚ほど大型であることと、この早期産卵魚が大型卵を産出していること等が明らかになった。ヒメマスの卵の大きさは同一年齢の場合、個体の大きさの影響をほとんど受けないことや、年齢が増すと卵も大型になることから(Bilton 1961; 加藤 1978)、大型卵を産出する早期産卵の大型魚は高年齢と推定された。

これらの結果から考えると、過去の記録にみられる産卵の早期化をとまなう大型親魚は高年齢であった可能性が強い。

高年齢が大型なことは、Donaldson(1961)が1955年に放流したマスノスケの回帰年齢と回帰魚の大きさの関係で報告している。これによると、最初に回帰した1956年は平均体長が24.2cmであったが、1957年は52.9cm、1958年75.7cm、1959年79.9cmとなって、遅く回帰する個体つまり高年齢で戻ってくるものほど大型になった。

ところで、成熟に達する年齢が個体の成長によって大きく影響を受けることを考えると、成長がよくないために成熟年齢が遅れた高年齢が大型魚として出現するという結果は、従来の知見と矛盾

するようにも思われる。しかし、大型魚が高齢魚であることは今回の調査でも明らかで、1976年の結果 (Fig. 7) や1977年の4₊群 (Fig. 9) で明確に示されている。前の年に成熟に必要な大きさに達することができず未成魚のまま年を越した小型個体でも、1年後には前年の成魚より明らかに大型に成長することがわかる。

それにしても、大型の高齢魚が1年の成長だけでそこまで成長したと考えると、その差が大きすぎる点や年齢によって差がみられることなど疑問な点が多い。

ハスの場合、田中 (1970) が成長に補償作用がみられることを報告しているが、これによると、Ⅰ才からⅡ才にかけて成長が悪い場合は翌年のⅡ才からⅢ才にかけての成長が良くなる傾向が認められるという。

今回の調査によると、ヒメマスでは、成熟する年すなわちその個体の成長の最終年に特に成長が著しいという傾向は認められないので、高齢魚にみられる大型化の現象は成長の補償作用によるものでないことは明らかである。

また、同じ調査で、成長の年変動はそれほど大きくないことも判明している (Table I)。

したがって、ある年の条件が良かったとしても、そのために親魚が今までの2、3倍も大型になることは考えにくい。むしろ、条件が良い場合には成長が良いために若年齢で成熟する個体の割合が増えるので、逆に親魚の小型化がおこるはずである。

群の成長が良いことが親魚の小型化に結びつく点については、1975年群がきわめて明確に証明している。この群は、第1年目の平均体長10.4cmで (Table I) ほかの年に比べると比較的良好な成長を示しているが、1年目に成長が良かったことはその後にも影響しているようで、1978年には例年ほとんどみられない2₊としてかなり刺網にかかっている (Fig. 6)。1975年群は1979年7月に3₊の小型の成魚として出現している (Fig. 5, Fig. 6)、成長の良い群が若い年齢でしかも小型で成熟することを示している。

1979年の産卵親魚の平均体重は266gで、体重の資料がある最近の12年間では、1975年の210g 1974年の260g に次いで小型であるが、1979年の小型の親魚の84.6%が生後4年目のものすなわち1975年群であったことが明らかになっている (頼 1980)。

これらの結果は、成長の年変動がそれほどでないとはいえ、成長によっては例年より少し早く刺網漁の対象になったり、成熟年齢の若齢化をおこす原因になることを示している。

成長の良かったことが親魚の小型化に結びつくという結果は、餌を多く与えて飼育した群で、若齢で成熟するものが増え親魚の小型化が起ったという池中飼育のヒメマスの結果 (加藤 1978) と一致する。

一方、生後2年目のものが1年目の成魚よりはるかに大型になっているにもかかわらず群の4分の1近くが成熟しなかったニジマスの例 (加藤 1975) もある。

これらの結果は、成熟に必要な大きさが一定でないことを示し、その大きさは成長速度が速いと小型の方へ、遅いと大型の方へそれぞれ変化している。

高齢で成熟する個体が大型なのは時間の経過とともに、成熟に必要な大きさが次第に大型になっているためと考えられる。

要 約

1 十和田湖のヒメマスにみられる親魚の大きさの年変動の原因を明らかにする目的で、成熟年

齢と成長の関係を調査した。

2 親魚の大きさは産卵時期にも影響しているようで、大型の年には産卵期が早くなり小型の年には遅くなっていた。

3 早い時期に産卵した大型個体は、完熟に達する時期が早いことと大型卵を産出したことから高齢魚と推定された。

4 十和田湖では成長の年変動はさほど大きくないことが明らかになった。これらのことから、親魚の大きさに変動がみられるのは、大型の高齢魚の割合すなわち年齢組成が変化するためと考えられた。

5 成長が良かった1975年群は、2+で例年になく刺網にかかり、生後4年目には多くの個体が小型の親魚として産卵した。

6 生物学的最小形は成長速度によって変る可能性が認められた。すなわち、成長の速い個体では小型魚で、あるいはより若齢で成熟し、成長の遅い個体では逆の現象が起るものと推察された。

文 献

- Alm, G. 1959. Connection between maturity size and age in fishes. *Inst. Freshw. Rep.* **40**: 5—145
- Belding, D. L. 1934. Improved technical method for determining the annual growth of salmon parr by scale measurement. *Trans. Amer. Fish. Soc.* **64**: 103—106
- Bilton, H. T. 1970. Maternal influences on the age at maturity of Skeena River sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Fish. Res. Board Canada, Technical Rep.* **167**: 1—11
- Brown, M. E. 1946. The growth of brown trout (*Salmo trutta* LINN.) I. Factors influencing the growth of trout fry. *J. Exp. Biol.* **22**: 118—129
- Donaldson, L. R. and D. MENASVETA. 1961. Selective breeding of chinook salmon. *Trans. Amer. Fish. Soc.* **90**(2): 160—164
- 加藤禎一 1975. ニジマスの成長と再生産諸形質の関係 淡水研報 **20**(2): 83—115
- 加藤禎一 1978. ヒメマスの生長と成熟年齢および卵形質の関係 同誌 **28**(1): 61—75
- 黒 萩尚・佐々木正三 1964. 支笏湖ヒメマスの生態調査—Ⅱ 成魚の鱗相についての2, 3の観察結果 北海道さけ・ますふ化場研報 **18**: 91—111
- 三原健夫・江口 弘 1955. 明治32年(1899)より昭和30年(1955)に至る支笏湖姫鱒親魚 (*Oncorhynchus nerka*) の体長, 体重, 肥満度の出現並にその変動に対する一考察 同誌 **10**: 83—104
- 頼 茂 1974. 昭和48年度十和田湖資源対策事業調査報告書 十和田湖ふ化場協議会 **1**—29
- 頼 茂・金沢宏重・米谷峰夫 1977. 昭和50, 51年度十和田湖資源対策事業調査報告書 同誌 **1**—33
- 頼 茂・佐藤直三・米谷峰夫 1978. 昭和52年度十和田湖資源対策事業調査報告書 同誌 **1**—19
- 頼 茂 1980. 昭和54年度十和田湖資源対策事業報告書 同誌 **1**—14
- 田中 実・白石芳一 1970. マス類の放流効果に関する研究—1 湯の湖に放流したヒメマスの生残について 淡水研報 **20**(2): 83—91
- 田中 晋 1970. びわ湖におけるハスの成長に関する研究 I 産卵標本を用いて推定した各年齢時における体長と成長曲線について 日生態誌 **20**(1): 13—25
- 徳井利信 1959. ヒメマスの研究(I)十和田湖のヒメマスについて 北海道さけ・ますふ化場研報 **13**: 35—44
- 徳井利信 1960. ヒメマスの研究(Ⅲ)支笏湖におけるヒメマス産卵群の変動について 同誌 **15**: 7—16
- 徳井利信 1964. ヒメマスの研究(V)日本におけるヒメマスの移殖 同誌 **18**: 73—90