

原 著

滋賀県犬上川下流域におけるハリヨ *Gasterosteus aculeatus microcephalus* の季節消長と生息場所利用

三重大学大学院生物資源学研究所	上 野 篤 史
滋賀県立琵琶湖博物館	金 尾 滋 史
岐阜経済大学	久 米 学
京都市	近 雅 博

Habitat use of a landlocked threespine stickleback 'Hariyo' at the lower region of the Inukami River, Shiga Prefecture, Japan. Atsushi Ueno (*Graduate School of Bioresources, Mie University*), Shigefumi Kanao (*Lake Biwa Museum*), Manabu Kume (*Gifu Keizai University*), and Masahiro Kon (*Kyoto city*)

"Hariyo" *Gasterosteus aculeatus microcephalus* is a landlocked type of threespine stickleback which diverged from the Pacific Ocean stickleback. Hariyo, inhabiting spring-fed rivers in Shiga Prefecture and Gifu Prefecture, is endangered species in Japan. We examined habitat use of Hariyo at the lower region of the Inukami River, Shiga Prefecture. They inhabited both in a main river and in spring-fed pools. Fish in spring-fed pools had bimodal standard length frequency distributions including juvenile, and immature and mature adults, while fish in a main river had unimodal distributions composed of only immature adult. We also found Hariyo migrated between two habitat types, a main river and spring-fed pools. They migrated both ways between habitat types but mainly migrating from the main river toward spring-fed pools. These results suggest that Hariyo population inhabiting the Inukami River use both habitats, a main river for growth and spring-fed pools for growth and breeding, and that connectivity between the two habitats is important for the conservation of this population.

Keyword: *Gasterosteus aculeatus microcephalus*, habitat use, spring-fed pools, migration, connectivity of habitats

要旨：ハリヨ *Gasterosteus aculeatus microcephalus* は、イトヨ太平洋型の陸封化集団とされ、滋賀県および岐阜県の湧水域に生息する希少淡水魚である。本研究では滋賀県の犬上川下流域に生息するハリヨの季節消長や生息場所利用について調査を行った。犬上川下流域には、本流とその周辺に点在する湧水ワンドという異なる二つの生息環境が存在し、ハリヨはいずれの環境でも確認された。湧水ワンドに出現したハリヨの体長組成は調査期間を通じて二峰型を示し、稚魚、未成魚、成魚が確認された。一方で、本流に出現したハリヨの体長組成は単峰型であり、未成魚が中心であった。また、標識調査によりハリヨが本流と湧水ワンドを行き来していることも確認され、特に本流から湧水ワンドへ移動した個体の割合が多かった。これらの結果から、犬上川におけるハリヨは本流を成長場所として、湧水ワンドを成長及び繁殖場所として利用していると考えられた。このような観点から犬上川におけるハリヨ個体群を保全するためには、本流と湧水ワンドという二つの異なる環境の維持、そして本流と湧水ワンドとの連続性を維持することが必要であると考えられた。

キーワード：ハリヨ、生息場所利用、湧水域、移動、生息場所間の連続性

はじめに

トゲウオ科イトヨ属魚類 (Genus *Gasterosteus*) は、北半球に広く分布する冷水性淡水魚である (Bell & Foster, 1994)。日本に生息する本属魚類のうち、滋賀県と岐阜県のみに生息するハリヨ *G. aculeatus microcephalus* は、イトヨ太平洋型の陸封化集団と位置付けられている (Higuchi & Goto, 1996)。本種は、夏季の水温が高温となる環境下では生息することができないとされており (池田, 1933; 森, 2003)、主に年間を通じて水温が20℃以下に安定している湧水地に分布している (森, 1989)。

近年、水域の埋め立てや湧水の枯渇により、ハリヨの生息地が急減しており、本種の存続が危惧されている (森, 1985, 1989, 1997, 2003)。このため、本種は2007年に公表された環境省第3次レッドリストにおいて絶滅危惧IA類 (CR) に (環境省自然保護局野生生物課, 2010)、滋賀県および岐阜県ではそれぞれ絶滅危惧種および絶滅危惧I類に位置づけられた (岐阜県健康福祉環境部自然環境森林課, 2001; 滋賀県生きもの総合調査委員会, 2011)。

生物の保全策を講じる上で、対象種の生活史に関する基礎的知見を得ることは非常に重要である (鷲谷・矢原, 1996)。特に滋賀県および岐阜県に生息するハリヨ個体群の間には形態的・生態的差異が認められており、成熟体長や営巣期間、営巣回数などの繁殖生態において明確な差異が存在する (Mori, 1987a, 1987b)。また、分類学的検討はなされていないが、これらの個体群は別種レベルの遺伝的分化を遂げていることも明らかになっている (Watanabe et al., 2003)。したがって、ハリヨの保全を行う上で、両県の個体群は少なくとも独立した地域個体群として扱う必要があるといえる。

滋賀県東部を流れる犬上川の下流部では、本流、そして湧水による後背水域 (以下、湧水ワンドと称する) においてハリヨが確認されており、県内では比較的珍しい本種の河川型の生息地となっている (森, 1997; 井上・近, 2002; 金尾ほか, 2002)。淡水魚類はこのような性質が異なる水域間を移動しながら生活史を完結させる種も多く、流域内において本流以外の場所が生活史上で重要となる場合も多い (Lucas & Baras, 2001)。そのため、犬上川のような河川環境において本種の各水域における利用状況や生態的知見を得ることは、滋賀県におけるハリヨ個体群を保全する上で重要であると考えられる。

一方で、近年の河川改修などの人為的開発によって、このような河川環境は急速に失われ、河道が固定された本流のみの単調な環境になりつつある (根岸ほか, 2008)。犬上川下流部においても、治水を目的とした河川改修工事が現在も進行しており、河川内環境、そして魚類の生息状況もここ十数年で大きく変化しつつある (金尾, 未発表)。そのため、本河川内における水域多様性の保全、あるいは復元・再生は、希少淡水魚類を含む生物多様性保全を行う上で緊急的な課題といえる (片野・森, 2005)。

そこで本研究では、滋賀県の犬上川下流域において、ハリヨの生活史を把握するため本流とそれに接続する湧水ワンドでの本種の出現状況を季節的に調査し、本種の生活史の中での本流および湧水ワンドの役割について考察した。

なお、本研究を進めるにあたり、滋賀県立琵琶湖博物館の中井克樹氏と滋賀県水産試験場の亀甲武志氏には、犬上川におけるハリヨの採集許可の申請にあたってお世話になった。岐阜経済大学の森誠一氏、滋賀県立琵琶湖博物館の大塚泰介氏、いで株式会社井上健彦氏、三重大学大学院生物資源学研究科 (当時) の鈴木規慈氏、滋賀県立

大学環境科学部（当時）の西村知良氏および琵琶湖博物館の大塚泰介博士には、本研究をすすめるにあたって有益なご助言をいただいた。以上の方々に御礼を申し上げる。

調査場所と方法

調査地の概要

調査は滋賀県彦根市の犬上川で行った。なお、本種が絶滅危惧種であることを考慮し、詳細な調査地については非公開とさせていただく。犬上川は、滋賀県の鈴鹿山脈を水源として琵琶湖東岸に流入する一級河川（流域面積104.3km²、幹線流路延長27.1km）である。中流域では、夏季や冬季の低水位時に河川が伏流し、水無し川となるが、扇端部より下流は恒常流が形成されており、本流も蛇行している。さらに、本流内およびその周辺部に湧水がいくらか存在し、その一部は湧水ワンドを形成している。

本研究では、2008年6－11月にかけて、恒常流が形成されている下流域において調査を行った。調査定点については、本流内に長さ100mの4定点（St.1－4）、および本流と連続性のある止水性の湧水ワンドに3定点（St.A－C）の合計7定

点を設けた。St.Aは本流と直接接続し、一方St.BとSt.Cは細流を経て本流と接続していた湧水ワンドである。またSt.Aには常時、本流と湧水ワンドの接続部に7－10cmの落差が生じていたが、6月下旬から8月下旬にかけて落差が15－22cmと大きくなった。その後、本流の水位が徐々に上昇し、9月には接続部の落差が5－10cmになり、11月には落差が無くなった。

また、ワンドの水温は、調査期間を通して15－17℃の範囲で推移していた。一方、本流の平均水温は6月には17℃であったが徐々に上昇し、7月に20℃を超えて8月にピークを迎え23.3℃に達し、その後は徐々に低下し11月には15℃を下回った（図1）。

各定点における採集調査

2008年6月5日から11月27日にかけて月一回の頻度で、各定点において一定の努力量での採集を合計6回行った。本流（St.1－4）では、タモ網（幅37cm、網目3mm）を用いて、1回につき30分間の採集を行った。またワンド（St.5－7）では、セルビン（直径16cm、全長29cm、開口部直径3cm）を1時間静置して採集した後、補足的にタモ網を用いて10分間の採集を行った。なお、セルビンは、ワンドに河川縦断方向5m×河川横断方向3mのメッシュを設定し、その交点上にそれぞれ1個設置した（St.5：34個、St.6：22個、St.7：25個）。

採集されたハリヨは、標準体長（mm）を計測し、成魚については性別および成熟度を記録した後、採集地点へ放流した。なお本研究では、標準体長40mm以上の個体を成魚、それ以下の個体を未成魚として扱った。性の判別については、背棘および頭部の形状に基づいて行った（池田，1933；Mori，1984；Kitano et al.，2007）。成熟度については、雄の場合には婚姻色の鮮やかさにより4

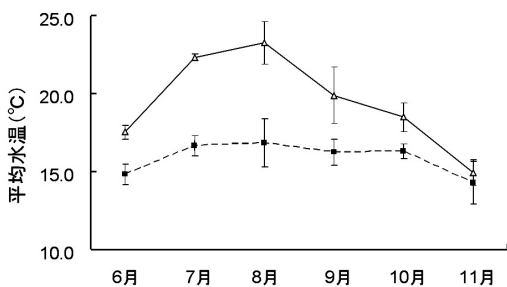


図1. 犬上川本流（△）と湧水ワンド（■）における水温（平均±標準偏差）の季節変化。

つのカテゴリー（グレードA-D）に、雌の場合には腹部の充満状態により3つのカテゴリー（グレード1-3）に分類した（Mori, 1993; Kume et al., 2005; 久米, 2010）。これらの成熟度の指標は、イトヨ遡河回遊性個体群（太平洋型と日本海型）において、生殖腺重量比などの繁殖形質の変化とよく一致することが確かめられている（久米, 2010）。

またハリヨの採集後、調査区間の最下流の測線上を4等分するように設置した3カ所の計測地点において、サーミスタ温度計（SK-1250MCIII, 佐藤計量器製作所, 東京）を用いて水温を計測した。

なお、ハリヨは現在滋賀県で施行されている「ふるさと滋賀の野生生物との共生に関する条例」において県指定希少野生動植物に指定されており、採集が禁止されている。本研究におけるハリヨの採集については滋賀県自然環境保全課、モンドリの使用については滋賀県水産課の許可を得て行った。

標識による各定点間の移動調査

各定点で採集し、放流したハリヨの移動を追跡するために、イラストマー蛍光タグ（Visible Implant Elastomer Tags, NorthweSt. Marine Technology, Washington）による標識を行った。標識は2008年9月11日から9月21日の間に行った定点採集調査で採集された全個体に加え、補足的にタモ網で採集されたすべての個体に施した。イラストマー蛍光タグは、2-フェノキシエタノール（200-300ppm）を用いて麻酔した後、採集定点が判別できるように部位および色の組み合わせを変えて注入した。注入部位は、左右の背鰭基部および胸鰭基部（それぞれ2カ所、合計4カ所）とし、4色の色素を用いた。なお標識を施した個体は、麻酔からの回復を確認し、採集定点へ放流

した。

本流-湧水ワンドを移動する個体の調査

本流と湧水ワンド間におけるハリヨの移動を調べるために、2008年6月22日から11月30日の期間中に週1回の頻度で、St. AおよびSt. Bの本流-湧水ワンド接続部において網製モンドリ（高さ40cm×幅47.5cm×奥行き60cm, 網目2mm）を用いた採集調査を行った。モンドリは本流から湧水ワンドへ進入する個体を採集するために入口を下流方向へ向けて24時間設置し、その後湧水ワンドから本流へ進出する個体を採集するために入口を上流方向へ向けて24時間設置した。採集された個体は、標準体長を計測した後、前者はモンドリの下流に、後者はモンドリの上流に放流した。

結果

各定点におけるハリヨの個体数とその季節消長

本流（St. 1-4）では、調査期間を通して、のべ294個体のハリヨが採集された（図2）。その体長組成については、調査期間を通して単峰型の体長組成を示した（図3）。また標準体長の平均値は6月に20.6mm, 7月に28.6mm, 8月に30.6

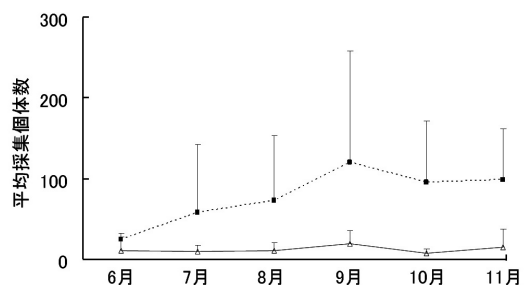


図2. 犬上川本流（△）と湧水ワンド（■）におけるハリヨの採集個体数（平均±標準偏差）の季節変化。

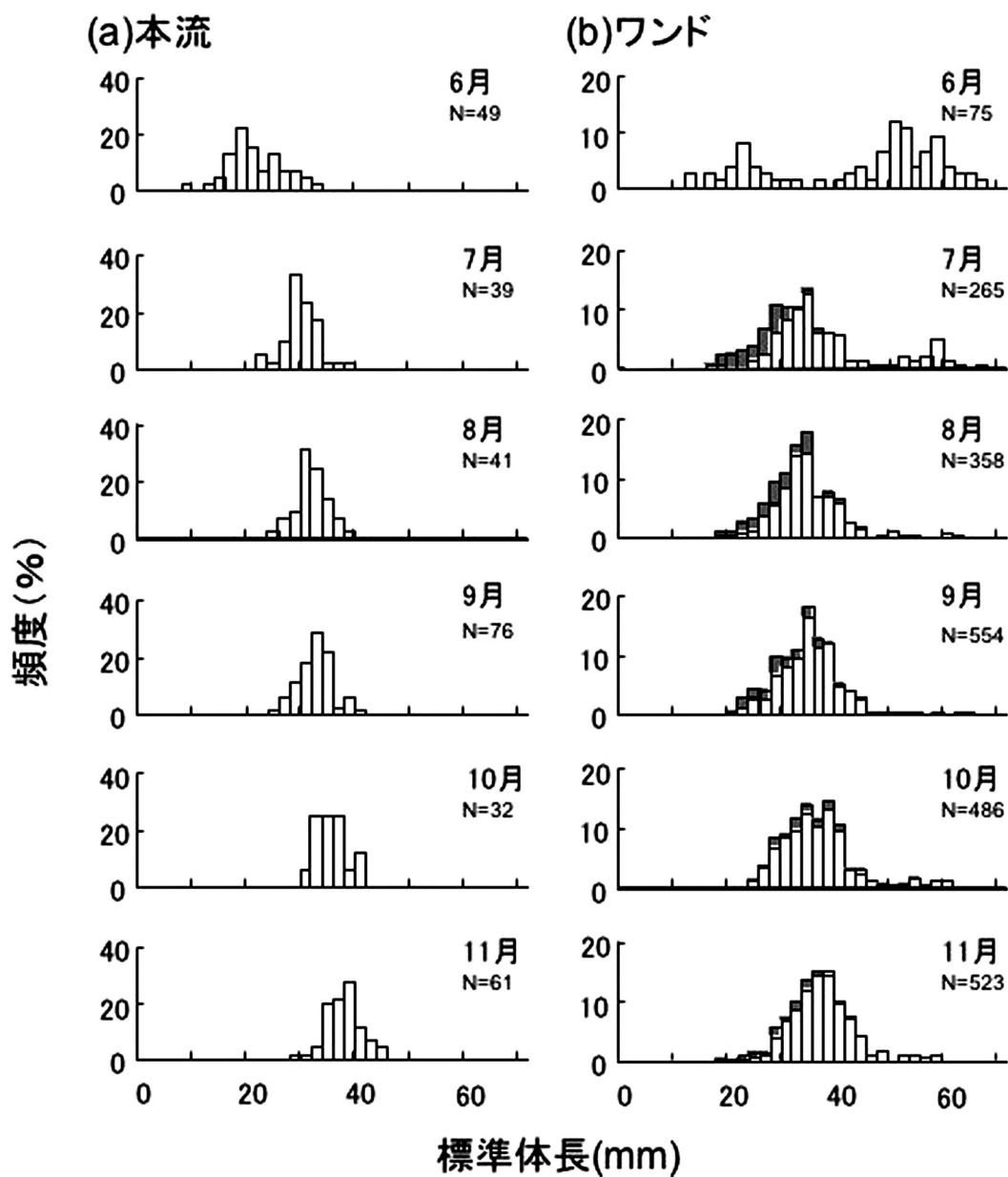


図3. 犬上川本流（a）と湧水ワンド（b）におけるハリヨの体長組成の季節変化. 白のバーはモンドリ，黒のバーはタモ網で採集した個体，Nは個体数を示す.

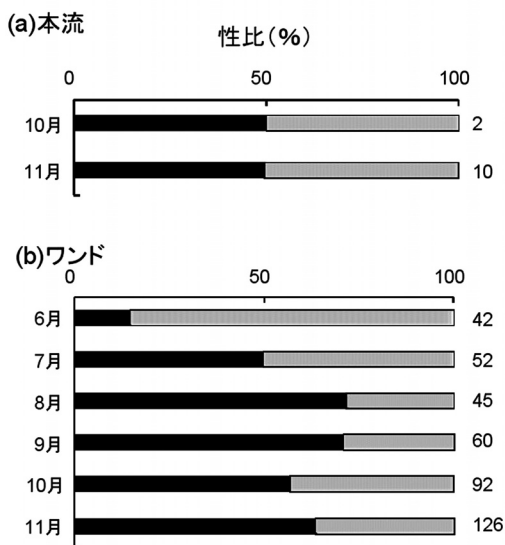


図 4. 犬上川本流 (a) と湧水ワンド (b) におけるハリヨの性比の季節変化. 黒は雄, 白は雌を示す. バーの横の数字は, 個体数を示す. なお, 標準体長40mm以上の個体を対象とした.

mm, 9月に31.1mm, 10月に34.3mm, 12月に36.5mmで, 月を追うごとに一貫して増加する傾向が見られた (Jonckheere-Terpstra test, $P=0.000$). さらに, 9月以降は40mm以上の成魚が採集され, 10月以降に採集された成魚の性比は1:1であった (図4). 本流において採集された成魚は, すべて未成熟な個体 (グレードCの雄およびグレード3の雌) であった.

一方湧水ワンド (St.A-C) では, 調査期間を通してのべ1929個体のハリヨが採集され (図2), その体長組成については, 調査期間を通して二峰型を示した (図3). 6月に20mm程度の個体と50-60mmの個体が多く採集され, 7月には50-60mmの個体の割合が減少するとともに30mm程度の個体の割合が増加した (図3). また, ワンド内では40mmを超える個体が調査期間を通して採

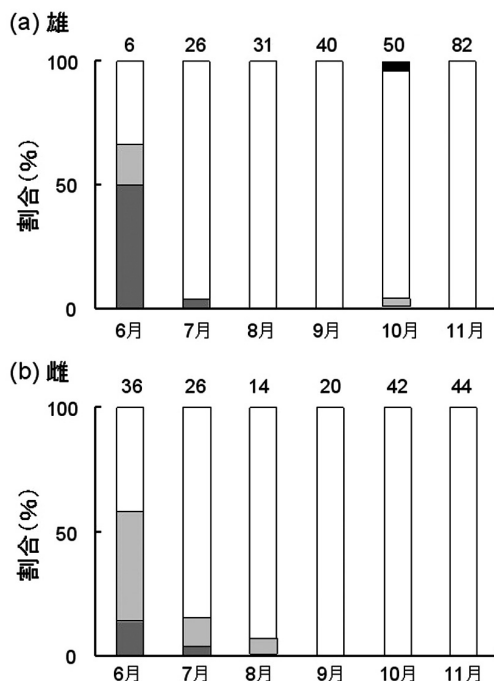


図 5. 湧水ワンドにおけるハリヨ雄 (a) と雌 (b) の成熟度の季節変化. 濃いグレーはグレードAと1, 淡いグレーはグレードBと2, 白はグレードCと3, 黒はグレードDを示す (詳しくは, Kume et al., 2005; 久米, 2010). なお, 標準体長40mm以上の個体を対象とした.

集された (図3). その性比は, 6月は大きく雌に偏っていたが (フィッシャーの正確確率検定, $\chi^2=30.77$, $P<0.001$), 8-9月は雄に偏っていた ($\chi^2=8.23-9.93$, $P<0.05$) (図4). 成熟個体 (グレードA・Bの雄およびグレード1・2の雌) は6月に最も高い割合で採集された. その後, 成熟個体は減少して, 9月にはまったく採集されなくなったが, 10月にはグレードBおよびグレードDの雄が採集された (図5).

各定点間の移動

合計737個体に標識を施した結果, 後の調査に

において11個体（1.5%）が再捕された。再捕された11個体はすべて未成熟魚（ $39.18 \pm 4.40\text{mm}$ ）であり、標識地点と再捕地点が同じ場所であった個体は8個体（ $41.00 \pm 5.19\text{mm}$ ）であった。また、標識地点と再捕地点が異なる個体は3個体（ $39.33 \pm 1.52\text{mm}$ ）であり、すべて本流で標識された個体がワンドで採集されたものであった。

本流－湧水ワンド間の移動

調査期間中、本流－湧水ワンド間に設置したモンドリによって、合計21個体が採集された。このうち、本流からワンドへの移動個体は、St.Aでは13個体（成魚： 55.00mm ， $n=1$ ；未成魚： $26.58 \pm 5.21\text{mm}$ ， $n=12$ ），St.Bでは5個体（成魚： $52.00 \pm 7.07\text{mm}$ ， $n=2$ ；未成魚： $32.00 \pm 5.29\text{mm}$ ， $n=3$ ）であった。一方、ワンドから本流へ移動した個体は、St.Aでは2個体（未成魚： $30.00 \pm 2.83\text{mm}$ ， $n=2$ ），St.Bでは1個体（成魚： 55.00mm ）であった。本流からワンドへ移動する個体は6月に最も多く採集され（55.6%），7月に減少したものの（16.7%），9月に増加した（27.8%）。一方、ワンドから本流へ移動する個体は、6月に1個体（33.3%），7月に2個体（66.7%）採集されたのみであった。

考察

犬上川におけるハリヨの生息場所利用

本研究では、犬上川下流域に生息するハリヨは、本流と湧水ワンドの両方に季節を通じて出現した。しかしながら、本流は、夏季には一部の箇所を除いて水温が 20°C を超えており、ハリヨの生息には適さない水域になっていた。一方で湧水ワンドは、夏季でも水温が上昇せず、また平水位時にはほとんど流速がなく、止水環境を形成していた。このような環境は、高水温に弱いハリヨの生息に適し

ており（森，2003），営巣環境としても好適であると考えられている（Mori, 1994）。これらのことから、犬上川下流域のハリヨは本流にも生息するものの、生息に適した湧水ワンドを中心に生息していると考えられる。

また本流に生息するハリヨは、当歳魚を中心とする単峰型の体長組成を示した。その体長組成は季節が進むにつれて、大型の方向に推移し、7月以降には仔稚魚は採集されなかった。岐阜県のハリヨ個体群では、水温変動が大きい本流域における繁殖期は3－6月に限られている（Mori, 1994）。また、本研究では、成熟個体が採集されなかったが、これまでの犬上川における魚類調査では淵において成魚、そして営巣がわずかに確認されている（金尾，未発表）。そのため、6月と7月に採集された未成魚の由来は本流で生まれた個体か、湧水ワンドで生まれた個体が移動してきたものなのかは不明であるが、少なくとも犬上川本流は、一部のハリヨ当歳魚の成長の場として利用されていることが示された。

一方、湧水ワンドに生息するハリヨは、調査期間を通して、二峰型の体長組成を示した。また、10－11月にも成熟した個体が採集され、9－11月に標準体長が 25mm 程度の個体が確認された。Mori & Nagoshi (1987) によると、人工飼育下のハリヨは孵化後約2カ月で標準体長 25mm 程度に成長する。人工飼育下と同程度の成長が犬上川でも認められると仮定すると、9－11月に存在した約 25mm の個体は、7－9月に孵化した個体によって形成されたものと考えられる。一般にイトヨでは、遡河回遊性個体群よりも淡水性個体群の方が、繁殖期が長期化することが知られている（Bell & Foster, 1994）。日本におけるイトヨ太平洋型の繁殖期については、北海道厚岸町別寒辺牛川の遡河回遊性個体群で5－7月（Kume et al., 2005；久米，2010），北海道厚岸町汐見川の

淡水性（河川残留性）個体群で5－8月（久米・北村, 2003）という報告がある。また、岐阜県産ハリヨは水温が安定した湧水地において、周年にわたり繁殖を行う（Mori, 1985）。犬上川の湧水ワンドは、水温がピークを迎えた8月でも水温が17℃程度であり、調査期間を通して安定していた。これらのことから、犬上川の湧水ワンドにおいても、ハリヨの繁殖期は少なくとも年に1回ではなく、9月まで長期化もしくは周年の繁殖が可能と考えられ、その結果として二峰型の体長組成を示したと推察される。

さらに、標識再捕調査および移動個体の採集調査の結果から、少なくとも一部の個体は本流と湧水ワンドの間を移動していることが明らかになった。岐阜県のハリヨ個体群では冬季に湧水域から本流へ移動すると報告されている（森, 1989）。一方、本研究の結果では、両方向の移動が確認され、本流から湧水ワンドへ移動する個体が多く認められた。本研究では既往で報告されているような傾向は認められなかったが、調査を行っていない12月以降に湧水ワンドから本流へ移動している可能性が考えられた。また、本研究では確認された移動個体が少なかったため、移動個体の特徴や移動を促す要因を明らかにすることはできなかった。今後はより詳細な調査を行い、これらを明らかにする必要があると考えられる。

ハリヨ個体群が維持されるための本流と湧水ワンドの役割

本研究の結果から、犬上川に生息するハリヨ個体群は、本流を成長の場として、湧水ワンドを再生産および成長の場として利用し、かつ平水時は両環境を行き来していることが示唆された。一方、長期的なスケールで見ると、犬上川は攪乱の激しい環境であり、数年に一度の頻度で大規模な増水が起こることで河道が変化し、湧水ワンドは形成

と消失を繰り返してきたと考えられる（木林ほか, 2002）。このような増水時において、特に遊泳力の弱い小型魚類は、非意図的に下流へ降下する可能性がある（Harvey, 1987）。また、増水時における本種の移動過程は未調査のため不明であるが、増水直後の調査において、残存した湧水ワンドのみならず新規に形成された湧水ワンドにおいてもハリヨが確認されたことがあった（金尾, 未発表）。これらのことから犬上川では攪乱の繰り返しによってハリヨの生息に好適な湧水ワンドが動的に維持され、かつ本流と湧水ワンドとの連続性が保たれていることで個体群が維持されてきたと推測された。

近年、犬上川下流域では河道の掘削が行われ（安東・倉茂, 2007）、さらに上流域には犬上ダムが建設されているため、洪水頻度の低下に伴う流路の固定化および河床の低下をもたらしていると考えられている（木林ほか, 2002；小林ほか, 2009）。河床低下は、本流と一時的水域の双方の連続性を低下させ、魚類の移動を妨げる（Hohausová et al., 2003；Lasne et al., 2007）。犬上川の場合、このような河床低下に伴って、本流と湧水ワンドの接続部において落差が増大し、ハリヨの移出入が制限されると予想される。また孤立化した湧水ワンドは水質の悪化や、陸域からの土砂の堆積などにより消失してしまう可能性も考えられる。したがって、犬上川のハリヨ個体群を保全するには、主要な生息地である湧水ワンドだけでなく、本流と湧水ワンドとの連続性を維持・回復することが必要であると考えられる。

引用文献

安東新吾・倉茂好匡. 2007. 滋賀県犬上川河口部の掘削凹地における地形の形成過程. 地形, 28: 143－183.

- Bell, M. A. & S. A. Foster. 1994. The evolutionary biology of the threespine stickleback. 571pp. Oxford University Press, Oxford.
- 岐阜県健康福祉環境部自然環境森林課. 2001. 岐阜県の絶滅のおそれのある野生生物—岐阜県レッドデータブック—. 350pp. 岐阜県公衆衛生検査センター, 岐阜.
- Harvey, B. C. 1987. Susceptibility of young-of-the-year fishes to downstream displacement by flooding. Transactions of the American Fisheries Society, 116 : 851-855.
- Higuchi, M. & A. Goto. 1996. Genetic evidence supporting the existence of two distinct species in the genus *Gasterosteus* around Japan. Environmental Biology of Fishes, 47 : 1-16.
- Hohausová, E., G. H. Copp & P. Jankovský. 2003. Movement of fish between a river and its backwater: diel activity and relation to environmental gradients. Ecology of Freshwater Fish, 12 : 107-117.
- 池田嘉平. 1933. トゲウオの分布と其の変異. 動物学雑誌, 45 : 141-173.
- 井上健彦・近 雅博. 2002. 犬上川下流部におけるハリヨの生息状況について. 平成13年度滋賀県立大学研究機関連携推進事業研究報告, 45-64.
- 金尾滋史・北村雅彦・阿部 司. 2002. 犬上川下流部の魚類相. 陸水生物学報, 17 : 25-32.
- 環境省自然保護局野生生物課 (編). 2010. 改訂レッドリスト付属説明資料 汽水・淡水魚類. 80pp. 環境省自然保護局野生生物課. 東京.
- 片野 修・森 誠一. 2005. 希少淡水魚の現在と未来—積極的保全のシナリオ—. 416pp. 信山社, 東京.
- 木林 大・池尻公祐・倉茂好匡. 2002. 埋没人工物を用いた低水路段丘化堆積物の堆積年代同一—滋賀県東部・犬上川の事例—. 応用生態工学, 5 : 115-123.
- 小林良幸・倉茂好匡・中島吾郎. 2009. 滋賀県犬上川下流部における河口部掘削後の河床低下と堆積物の段丘化. 地形, 30 : 189-200.
- Kitano, J., S. Mori & C. L. Peichel. 2007. Sexual dimorphism in the external morphology of the threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). Copeia, 2007 : 336-349.
- 久米 学. 2010. 北海道東部別寒辺牛川水系に生息するイトヨ日本海型と太平洋型の繁殖期. 魚類学雑誌, 57 (1) : 63-67.
- ・北村武文. 2003. 同所域におけるイトヨ遺伝的2型の繁殖生態と生殖的隔離. 「トゲウオの自然史 多様性の謎とその保全」(後藤 晃・森 誠一編), pp. 144-153. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Kume, M., T. Kitamura, H. Takahashi & A. Goto. 2005. Distinct spawning migration patterns in sympatric Japan Sea and Pacific Ocean forms of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus*. Ichthyological Research, 52 : 189-193.
- Lasne, E., S. Lek & P. Laffaille. 2007. Patterns in fish assemblages in the Loire floodplain: The role of hydrological connectivity and implications for conservation. Biological Conservation, 139 : 258-268.
- Lucas, M. C. & E. Baras. 2001. Migration of freshwater fishes. 420pp. Blackwell Science, Oxford.
- Mori, S. 1984. Sexual dimorphism of the landlocked three-spined stickleback *Gastero-*

- steus aculeatus microcephalus* from Japan. Japanese Journal of Ichthyology, 30 : 419-425.
- . 1985. Reproductive behaviour of the landlocked three-spine stickleback in Japan: the year-long prolongation of the breeding period in waterbodies with springs. Behaviour, 93 : 21-35.
- 森 誠一. 1985. ハリヨの分布：減少の一途. 淡水魚, 11 : 79-82.
- Mori, S. 1987a. Geographical variations in freshwater populations of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in Japan. Japanese Journal of Ichthyology, 34 : 33-46.
- . 1987b. Divergence in reproductive ecology of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. Japanese Journal of Ichthyology, 34 : 165-175.
- 森 誠一. 1989. ハリヨの分布とその減少. 関西自然保護機構会報, 18 : 21-27.
- Mori, S. 1993. The breeding system of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* (forma *leiura*) with reference to spatial and temporal patterns of nesting activity. Behaviour, 126 : 97-124.
- . 1994. Nest site choice by the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in spring-fed waters. Journal of Fish Biology, 45 : 279-189.
- 森 誠一. 1997. ハリヨ. 「日本の希少淡水魚の現状と系統保存」.(長田芳和・細谷和海編), pp. 133-143, 緑書房, 東京.
- . 2003. イトヨ類における分布の現状と保全. 「トゲウオの自然史 多様性の謎とその保全」(後藤 晃・森 誠一編), pp. 201-212. 北海道大学図書刊行会, 札幌.
- Mori, S. & M. Nagoshi. 1987. Growth and maturity size of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* in rearing pool. Bulletin of the Faculty of Fisheries, Mie University, 14 : 1-10.
- 根岸淳二郎・萱場祐一・佐川志朗. 2008. 沓瀬原の冠水パターンの変化とその生態的な影響～淡水性二枚貝の生息状況の視点から～. 土木技術資料, 50 : 38-41.
- 滋賀県生きもの総合調査委員会. 2011. 滋賀県で大切にすべき野生生物—滋賀県レッドデータブック2010年度版—. 584pp. サンライズ出版, 彦根.
- 鷺谷いづみ・矢原徹一. 1996. 保全生態学入門. 270pp. 文一総合出版, 東京.
- Watanabe, K., S. Mori & M. Nishida. 2003. Genetic relationships and origin of two geographic groups of the freshwater threespine stickleback, 'Hariyo'. Zoological Science, 20 : 265-274.