

成層化したダム湖におけるウグイ (*Pseudaspius hakonensis*) の 生息場と環境要因との関係の解明

長岡祥平^{1*}・黒田充樹¹・南 憲吏²・沖津二郎³・白川北斗⁴・大杉奉功⁵・
東 信行⁶・上田健太¹・朱 妍卉¹・中森 陸¹・佐藤信彦⁷・宮下和士⁷

Relationship between vertical distribution of *Pseudaspius hakonensis* and environmental factors in a stratified dam reservoir

Shohei Nagaoka^{1*}, Mitsuki Kuroda¹, Kenji Minami², Jiro Okitsu³,
Hokuto Shirakawa⁴, Tomonori Osugi⁵, Nobuyuki Azuma⁶, Kenta Ueda¹,
Yanhui Zhu¹, Riku Nakamori¹, Nobuhiko Sato⁷, Kazushi Miyashita⁷

¹ 北海道大学大学院 環境科学院・Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University, 20-5, Benten-cho, Hakodate, Hokkaido, 040-0051, Japan.

² 島根大学 エスチュアリー研究センター・Estuary Research Center, Shimane University, 1060, Nishikawatsu, Matsue, Shimane, 690-8504, Japan.

³ 応用地質株式会社 地球環境事業部 応用生態工学研究所・Ecology and Civil Engineering Institute, Global Environment Business Division, OYO Corporation, 275, Aza-Ishibata, Oaza-Nishikata, Miharu-machi, Tamura-gun, Fukushima, 963-7722, Japan.

⁴ 国立研究開発法人水産研究・教育機構 水産資源研究所 水産資源研究センター 底魚資源部・Demersal Fish Resources Division, Fisheries Stock Assessment Center, Fisheries Resources Institutes, Japan Fisheries Research and Education Agency, 1-5939-22, Suido-cho, Chuou-ku, Niigata, Niigata, 951-8121, Japan.

⁵ 水源地環境センター・Water Resource Environmental Center, 2-14-2, Kojimachi, Chiyoda-ku, Tokyo, 102-0083, Japan.

⁶ 弘前大学 農学生命科学部・Faculty of Agriculture and Life Science, Hirosaki University, 3, Bunkyo-cho, Hirosaki, Aomori, 036-8561, Japan. Japan.036-8561, Japan.

⁷ 北海道大学 北方生物圏フィールド科学センター・Field Science Center for Northern Biosphere, Hokkaido University, 20-5, Benten-cho, Hakodate, Hokkaido, 040-0051, Japan.

* Corresponding Author

受付日：2021年9月30日，受理日：2022年5月15日，WEB掲載日：2022年6月22日

Abstract: Although the ecosystem structure of dam reservoirs has been extensively studied in order to understand water quality in Japan, the habitat and behavior of the fish living in these reservoirs have been neglected. For that reason, studies of these ecosystems based on behavioral ecology have been insufficient. This study aimed to clarify the relationship between the summertime vertical distribution of Japanese dace (*Pseudaspius hakonensis*) and environmental factors in the Miharuru dam reservoir (Lake Sakura), Fukushima, Japan. To this end, an acoustic telemetry survey was conducted to track the dace. At the same time, a temperature-dissolved oxygen analysis (hereafter Temp-DO analysis) was conducted to document environmental factors. These surveys were conducted for two periods - from 19 August to 9 September 2019 and from 18 August to 6 September 2020. Six fish with inserted acoustic tags were released, and continuous behavior data were collected for two individuals. The tracked individuals had a similar habitat, inhabiting a depth of approximately 17 m. The Temp-DO analysis revealed that a strong summer stratification was present. Surface temperatures were above 26 °C and hypoxic water was widespread beneath the density cline. These observations demonstrate that the dace were present in 17~18 m depth due to avoidance of both high temperatures and hypoxic water. In dam reservoirs with hypoxic water, dace may reduce oxygen consumption by utilizing depth with lower temperature. In many lake environments, including brackish lakes, restrictions of fish habitat similar to those in this study may occur. Therefore, if ecosystem condition is to be considered in the management of lakes, in addition to water quality surveys, it is necessary to understand the details of fish ecology as is demonstrated in this study.

Key words: vertical distribution, stratification, hypoxic water, acoustic telemetry, dam reservoir, *Pseudaspius hakonensis*

はじめに

湖沼に関する環境問題の位置づけは世界的に注目されており（公益財団法人国際湖沼環境委員会, 2018）、湖沼生態系の現状を問題視し、積極的な保全・保護・回復を行うことの重要性が指摘されている（中村, 2019）。日本各地の湖沼においては、水質保全を目的とした水質指標や構成生物種のモニタリングといった生態系構造の把握が行われてきた（松崎ほか, 2016; 篠原, 2020）。しかし、湖内に分布する生物の行動圏や生息場利用等の行動生態に関する知見が不足しており、水質だけではなく生物を含めた生態系の評価・管理が不十分である（Revenga et al., 2005; Palmer and Febria, 2012; 篠原, 2020）。また、湖沼ごとに水理的特性や生態系の特徴が異なるため、湖沼ごと・生物ごとといったミクロなアプローチが必要とされている（森下・森下, 2000; 篠原, 2020）。

湖沼は河川に連なる一部の静水域であり、その中でも発電や治水・利水を目的とし人工的に作られたダム湖は、集水域が広く水位変動が大きいなど

自然湖沼とは大きく異なる（岸本, 2000; 森下・森下, 2000; 松井, 2018）。特に夏季は、強い日差しによって表層水温の昼夜変化が大きくなるなど、ダム湖特有の水質形成機構をもつ（岸本, 2000; 梅田ほか, 2006）。夏季のダム湖では、成層が発達し、強い鉛直密度勾配によって湖水を含む物質の上下の移動が抑制される（岸本, 2000）。この強い成層により、植物プランクトンの大量増殖や底層の貧酸素化等の水質課題が起りやすい（豊島ほか, 2003）。ダム湖では、水質課題解決を目的とする曝気装置に代表される種々の対策が取られており（豊島ほか, 2003; 天野, 2012）、環境に対する人為的な影響が大きく、生態系を考慮した管理がより求められる。福島県にあるさくら湖は、集水域に市街地や畜産地帯を抱えるため流入する汚濁負荷量が多く、加えて湖水の回転率も低いため、夏季に富栄養化・貧酸素水塊が発生するといった諸課題を抱える典型的なダム湖である（清水ほか, 1998; 佐藤ほか, 2000; 梅田・落合, 2012; 堀井ほか, 2014）。また、さくら湖では、湖内の水質に関する研究や水質悪化の対策に加え、生息生物（プランクトン、魚類、底生生物）や

湖畔に生育する植物の研究なども行われ（手塚ほか，2004；西田ほか，2011；熊沢ほか，2012；浅見ほか，2019），ダム周辺の生態系に関する多角的な情報の蓄積がある。よって，研究の成果が，種々の水質課題を抱えるダム湖での一例となり，生態系の評価・管理に向けた他分野との連携が可能である。また，ダム湖以外でも成層化による水質課題がみられ，特に汽水湖においては，塩分濃度差による成層強化が貧酸素水塊を発生させることが報告されていることから（山室ほか，2011），本研究はそのような水域へも応用可能な知見を提供する。

魚類は湖沼生態系の中で高次栄養段階に位置し，その分布や魚類相は水位変動や捕食者の移入などの環境変化に大きく影響される（美濃部・桑村，2001；Kamerath et al., 2008）。さらに，トップダウンコントロールにより下位の栄養段階にも作用することが知られている（Jeppesen et al., 2003；Vadeboncoeur et al., 2005）。これらのことから湖沼生態系の変動は魚類生態と連動していると言え，湖沼生態系の適切な管理には，重要な構成要素である魚類生態の評価と生態を左右する要因の把握が必要である（石崎ほか，2016）。河川においてはその構造（水深，流速，底質など）によって生息する魚類の種構成や生態が異なることが報告されているが（井上・中野，1994；鬼東ほか，2012），ダム湖は湛水化によって水深が深く，大きな水位変動や急峻な湖盆など特有の環境を有するため，ダム湖における魚類生態は，河川とは大きく異なることが予想される（森，1999）。魚類は周囲の水温に大きく左右される外温動物であり（Creaser, 1930；Brett, 1971），代謝が最適となるように生息場を決定する習性を持つため，その分布は水温と密接に関係している（土田，2002）。また，魚類は溶存酸素量によって利用する水温・深度が変化することが知られており（土田，2002），溶存酸素量も魚類の分布を左右する要因の一つであると言える。成層の発達したダム湖では，表層水温が多く魚類の致死水温である 30 °C を超えることもあり，底層では溶存酸素量が極端に低い貧酸素水塊が形成される（梅田ほか，2006）。これらの夏季のダム湖特有の環境は，水平的に変化が小さいことが知られており（Hiramatsu et al., 1999；堀田ほか，2002），魚類の生息場は水温および溶存酸素量によって広く鉛直的に制限される（Countant, 1985, 1987；Sammons and Glover, 2013）。こうした生息場の制限は，魚類の個体数の増減と密接に関係し（Countant, 1985, 1987），生態系へ与える影響も大き

いことが予想できる。また，湖沼生態系を考慮した保全・管理は，温暖化に代表される地球規模の変動に対応するため，今まで行われてきた湖沼ごとのアプローチに加え，共通性の高いモニタリング手法や基準といったマクロなアプローチが必要とされる（松崎ほか，2016）。こういったことから，本研究は，様々なフィールドでの保全・管理での応用を期待し，日本全国に分布し（佐合・永井，2003），河川上流から汽水域，海洋まで多種多様な環境で生息するウグイ (*Pseudaspius hakonensis*) を対象とした。ウグイは，水温や溶存酸素量，急性毒性物質などへの反応性も優れるため（馬場・矢萩，1988），様々な水環境において行動や分布に基づく環境評価の指標となる可能性を有している。

湖沼の魚類生息状況を把握するために，一般的には投網や刺し網等を用いた捕獲による調査が行われてきた（国土交通省水管理・国土保全局河川環境課，2016）。しかし，漁獲による魚類の行動調査は魚類の在不在の変化をみることができが（伊藤ほか，2013），生息域変化や行動変化といった時系列情報を得ることは難しい。特に，魚類の選好水温や選好深度といった魚類の鉛直的な生態情報は得ることが困難である。そこで，近年急速に開発が進んでいる魚類行動解析の手法としての超音波テレメトリー手法が目ざされている（森ほか，2013）。超音波テレメトリー手法は対象種に装着したピンガーの情報をもとに，遊泳深度を長時間モニタリングすることが可能である（森ほか，2013）。そのため，魚類の鉛直的な分布を把握するのに非常に有効な手段である（Hussey et al., 2015；Winter et al., 2021）。

よって，本研究はダム湖や汽水湖といった成層化が問題となる静水域において，水位変動や曝気装置の運用といった人為的影響の評価の際に必要な情報を提供するために，夏季のさくら湖においてウグイの生息域が鉛直的にどのように制限されているかを把握することを目的とした。そのために，超音波テレメトリー手法と多項目水質計を用い，ウグイの利用深度と水温・溶存酸素量との関係を明らかにした。ウグイの生態と環境要因との関係は，夏季のダム湖の水質や生態系を理解した上での管理や評価を可能にする。

方法

調査場所・期間

本研究は，福島県田村郡三春町の三春ダムさくら

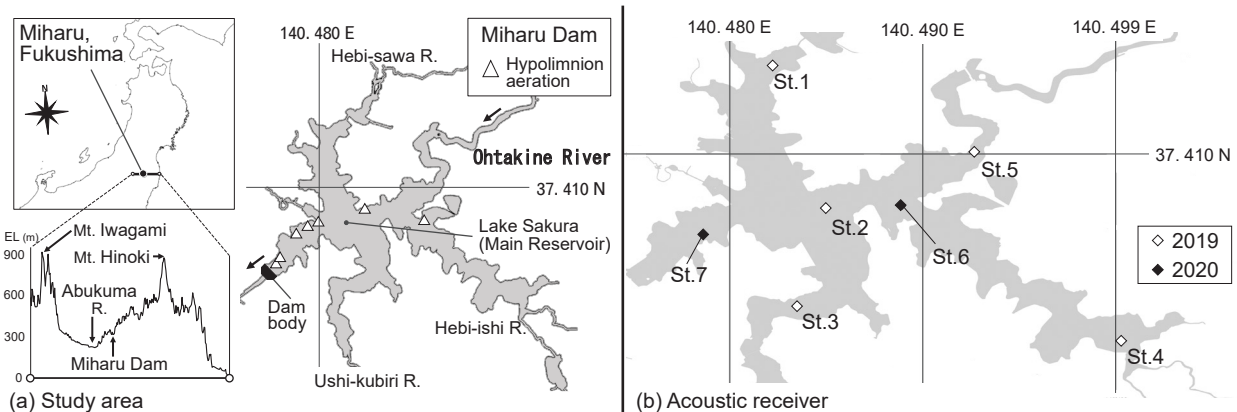


図1 調査地，福島県田村郡三春町三春ダムのダム湖である「さくら湖」。

Fig. 1 Study area. Miharu Dam in Miharu Town, Tamura District, Fukushima Prefecture. The reservoir is called 'Lake Sakura'.

湖を対象とした (Fig. 1a)。三春ダムは，阿武隈川水系大滝根川に平成10年3月に竣工した湛水面積2.9 km²，総貯水容量4,280万 m³，平常最高貯水位（常時満水位）EL 326.0 m，制限水位運用方式の多目的ダムである。大きな流入河川は4つ（大滝根川，蛇沢川，蛇石川，牛縊川）であり，ダム貯水池は複雑に分岐した形状から，周辺の観光名所の三春滝桜に合わせ「さくら湖」と呼ばれている。

さくら湖は，流域に人口約3万人を抱え，流域面積の約4割を市街地または農耕地が占める（竹本ほか，2012；木村ほか，2016）。そのため計画段階から水質障害の恐れが予測されており，種々の水質保全対策施設が導入されている。曝気装置もそうした水質保全対策施設の1つであり，さくら湖では管理当初より稼働している。曝気装置は，深層の溶存酸素濃度の向上やアオコ発生抑制を目的としており，現在はダム堤体付近に5機，湖中央付近に1機，ダム東側に1機の計7機が稼働している。しかし，例年夏季には成層が発達し，アオコや貧酸素水塊といった富栄養化現象がたびたび発生している（堀井ほか，2014；木村ほか，2016）。

本研究の調査時期は，富栄養化現象が発生する夏季に設定し，調査期間は2019年8月19日から9月9日，2020年8月18日から9月6日とした。なお，調査期間中の降水日数は2019年に13日（最大日降水量52.0 mm，1時間雨量10 mm以上20 mm以下の日数は2日），2020年に7日（最大日降水量24.0 mm，1時間雨量10 mm以上20 mm以下の日数は2日，1時間雨量20 mm以上30 mm以下の日数は1日）

であり，放流量が80 m³/sを超える放水は観測されなかった。

魚類の鉛直分布調査

ウグイの鉛直的な分布変化を把握するための超音波テレメトリー手法を用いた調査（以下，魚類の鉛直分布調査）を実施した。対象種であるウグイを刺し網で捕獲し，捕獲した個体の中から2019年は1個体（No. 1），2020年は5個体（No. 2 – No. 6）を実験魚として用いた。実験魚を1個体ずつ麻酔液（2-フェノキシエタノール，0.05%）で麻酔処理をし（本多ほか，2009），尾叉長（FL，mm），重量（W，g）を測定後（Table 1），腹腔内に超音波発信機（AQPX-1030P，アクアサウンド社製；以下，ピンガー）を挿入した。本研究で用いたピンガーは，直径，長さ，水中重量はそれぞれ9.5 mm，36.0 mm，1.6 gであり，ピンガーの識別に用いるIDと時間の情報を含んだ音波を1回の発射時に約0.05秒間隔で2パルス発射することができる。発射のインターバル（送信周期）は2019年で10秒，2020年で7秒に設定し，理論上の電池寿命はそれぞれ20日間と14日間であった。魚体への麻酔導入開始からピンガー挿入完了までにかかった時間は4分以内であった。ピンガー挿入完了後，麻酔から覚醒させた実験魚を水槽で1時間から2時間馴致し，正常に遊泳することを確認して放流した。

ピンガーからの音波を受信するための設置型超音波受信機（2019年：AQRM-1000，2020年：AQRM-2000，アクアサウンド社製；以下，受信機）を，

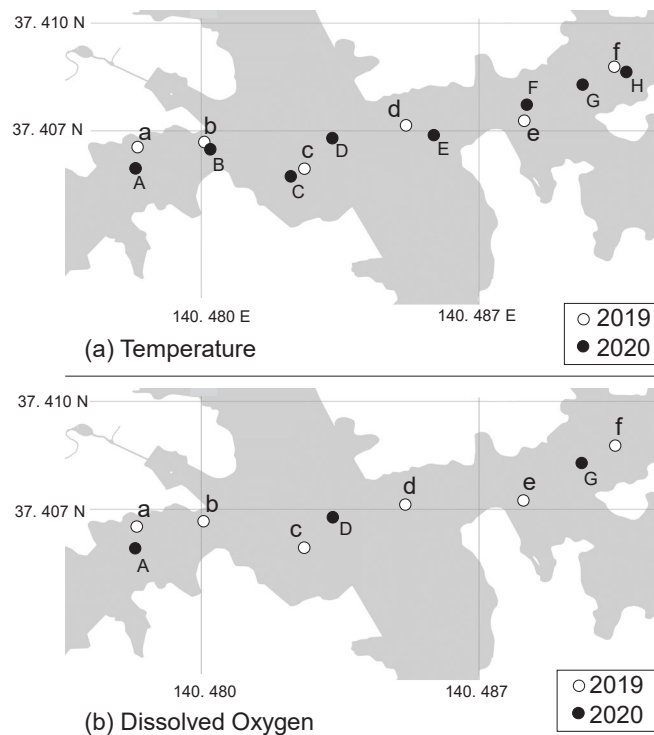


図2 環境調査の鉛直観測の計測地点.

Fig. 2 Observation points of vertical temperature-dissolved oxygen analysis.

2019年には湖内全域が受信可能範囲内（半径約500 m）に収まるよう5か所（St. 1–St. 5）に設置し、2020年にはさくら湖中央部の水深が20 m以上ある2か所（St. 6, St. 7）に設置した（Fig. 1b）. 設置方法について、2019年は表層に浮かべたブイから受信機を深度10 mに吊り下げて設置した。2020年は、2019年の設置方法では風により受信機が移動する可能性と、超音波が水面に反射してノイズとなる可能性を考慮して、浮力の小さいEVA樹脂製ブイ（M-100, 中央化成）を受信機から1 m離し取り付け、ロープの長さを調節し受信機を深度10 mに設置した。

環境調査

魚類の分布変化に影響する環境要因の把握のための環境調査は、さくら湖全域の鉛直的な水塊構造を把握するための観測（以下、鉛直観測）、および昼夜の時系列変化を把握するための観測（以下、時系列観測）の二種類とした。2019年は鉛直観測のみを実施し、2020年は鉛直観測および時系列観測を実施した。

2019年の鉛直観測では、8月19日の10時から15時に湖内6地点で多項目水質計（ASTD687, JFEアドバンテック株式会社；以下鉛直水温-溶存酸素計）を用い鉛直的な水温と溶存酸素量を計測した（Fig. 2）。2020年の鉛直観測では、8月19日もしくは8月20日の9時から14時に、湖内3地点で鉛直水温-溶存酸素計を用い鉛直的な水温と溶存酸素量を計測した。加えて、湖内5地点で携帯型鉛直水温計（Cast Away CTD, YSI/Nanotech社；以下鉛直水温計）を用い鉛直的な水温の観測を行った。2年とも、鉛直観測と同時に、GPS端末（Oregon® 450TC, GARMIN社）を用い観測ポイントを記録した。

2020年の時系列観測では、水温計測データロガー（UA-002-64, Onset社；以下水温ロガー）を、受信機（St. 6, St. 7）を係留するためのロープのそれぞれ表層（0.5 m）、中層（10 m）、底層（湖底より0.5 m上）に設置し、2020年8月18日から9月6日まで5分間隔で水温を記録した。

データ解析

・ウグイの遊泳深度

受信機に記録されたデータを送信周期と各ピンガー固有の番号によりフィルターを掛け、ノイズを除去し、目的であるピンガーから送られた信号のみを取り出した。得られた信号の2パルスの到達時間差より遊泳深度を推定した。遊泳深度の推定には以下の式を用いた。

$$\text{遊泳深度 (m)} = a \times \{(t_2 - t_1) \times 1000\} - b$$

ここで a, b は各ピンガーにおける固有係数を示し、t₁, t₂ は同じピンガーから同時に発射される初めの音波と2番目の音波の受信機への到達時間を示す。追跡期間中、深度20 m付近に位置し、湖底からの反射と思われるマルチパスを多く含む個体については、個体が死亡もしくはピンガーが脱落したと考へ解析から除外した。また、送信周期が2年間で異なることによって、浮上などの鉛直的な移動時に遊泳深度の平均に差が出る可能性があるが、一定の流れを作り出し流速を自由に調節できる水槽内で長時間(30分~2時間)遊泳を維持できる速度から求められる巡航速度について(塚本・梶原, 1973), ウグイは0.84 m/sであり(鈴木, 1999), 自然条件において常時は巡航速度以下の速度で遊泳しているため(塚本・梶原, 1973), 送信周期の差である3秒の間で生まれる深度の差は小さく、影響は与えないと考えられる。したがって本研究では、送信周期の異なるピンガーから得られた結果を区別せず解析した。

・水温・溶存酸素量の鉛直プロファイル

鉛直観測で計測した各地点の鉛直な水温・溶存酸素量を統計解析ソフト R4.1.0 上のパッケージ akima を用いスプライン補間し、さくら湖の水温と溶存酸素量の鉛直プロファイルを作成した。

・水温の時系列変化

時系列調査については、各地点の表層・中層・底層の水温を2020年8月19日から9月6日までの時系列プロファイル上にプロットすることで日周的な水温変化を検証した。また、地点ごとの表層水温の特徴を把握するため、日ごとに表層水温の最高水温の平均値(Max)と最低水温の平均値(Min)と日ごとの最高水温と最低水温の差を取った水温差の平均値(Difference)を地点ごとに算出した。

・ウグイの遊泳深度と環境要因との関係

水温の時系列調査より、昼夜で表層水温が大きく変動することが分かり、2020年の調査期間中の昼間(AM5:00-PM6:00)と夜間(AM5:00-PM6:00)の表層水温を比較すると、昼間に比べ夜間のほうが有意に低かった(Whelch *t*-test, St. 6: *t*=16.44, St. 7: *t*=31.43, ともに *p*<0.05)。夏季のダム湖における水温の挙動は、魚類の分布に影響を及ぼすことが考えられるため、受信が1日以上続いた個体の遊泳深度を昼夜で比較すると、昼間に比べ夜間のほうが有意に浅かった(Whelch *t*-test, No. 1: *t*=60.73, No. 3: *t*=47.24, ともに *p*<0.05)。よって、これらの個体の昼夜の受信データ数、遊泳深度に対し、平均および標準偏差をそれぞれ求めた。さらに、これらの個体の遊泳深度のヒストグラムの作成とカーネル密度推定による確率密度関数の推定を行った。これらの解析には、Python3.7.4のMatplotlibライブラリのPyplotモジュールとSeabornライブラリのDisplotモジュールを用いた。また、先行研究では、日の出から日の入りまでを昼間、日の入りから日の出までを夜間と分け魚類行動を解析しており(森ほか, 2013), 本研究においても昼夜という2つに分け解析を行った。なお、本研究では、国立天文台HP記載の2019年、2020年の8, 9月の福島県三春町における日の出日の入り時刻を参照し、日の出・日の入り時刻をそれぞれAM5:00・PM6:00と定めた。よって、本研究では、昼間(AM5:00-PM6:00)・夜間(AM5:00-PM6:00)と定め解析を行った。

温度勾配中に置かれた魚類の多くは至適な環境を求めて、または害となる環境を避けて移動を行い、こうした移動の結果、魚類が分布した温度の最頻値、中央値、平均値は「選好温度」と呼ばれている(Alabaster, 1980; Giattina and Garton, 1982; 土田, 2002)。本研究の対象である夏季のダム湖では、温度勾配が形成され、生息する魚類は体内条件を最適化する水温帯へと移動・分布することが考えられる。本研究における受信が1日以上続いた超音波テレメトリー追跡個体の深度データについて、全データ数に占める深度1 mごとのデータ数の割合を滞在率(%)とし、昼夜それぞれで滞在率を求めた。また、全鉛直観測地点の深度1 mごとの水温・溶存酸素量の平均を求め、最も滞在率の高い深度またはその水温・溶存酸素量を「選択的に利用した深度・水温・溶存酸素量」と定め、特に水温と溶存酸素量に関して「選好水温」「選好溶存酸素量」とした。

表 1 各ピンガー装着個体の体サイズおよび放流日時, 受信データ数, 最終受信日時.

Table 1 Summary of behavioral tracking data for sampled individuals.

Year	No.	FL [mm]	W [g]	Release Time	Number of Reception Data	End of Tracking
2019	1	220	-	8/20 18:09	38,758	9/9 11:09
2020	2	242	215	8/18 16:30	121,562	9/4 04:03
2020	3	282	304	8/18 16:30	78,489	9/1 22:37
2020	4	248	226	8/18 16:30	2,505	8/19 14:08
2020	5	203	135	8/18 16:30	2,899	8/19 09:11
2020	6	218	159	8/22 09:00	135,122	9/6 20:35

・統計的検定

すべての統計的検定は, Python3.7.4 の SciPy ライブラリと Statistics ライブラリを用いた.

結果

ウグイの鉛直的な分布

受信機には放流した全個体からの信号情報が記録されていた (Table 1). 2020 年に放流した No. 2 および No. 6 は放流後すぐに水深 20 m 付近に位置し, ピンガーの電池寿命である約 2 週間後まで途切れることなく受信が続いた. 加えて, 両個体ともに, 深度 20 m に位置し始めてから受信が途切れるまでの間, 深度 20 m からの移動がなく, 湖底からの反射と思われるマルチパスが強く受信されていた. そのため, No. 2 および No. 6 は死亡もしくはピンガーが脱落したとみなし, 解析から除外した. 2020 年の No. 4 および No. 5 は, 放流後 1 日以内に受信が途絶えたため解析出来なかった. よって, 本研究の解析対象となるのは 2019 年の 1 個体 (No. 1) と 2020 年の 1 個体 (No. 3) である.

No. 1 および No. 3 について追跡期間中 (全日, 昼間, 夜間) の平均遊泳深度を求め受信データ数とともに表に記載した (Table 2). 2 個体間で全日の遊泳深度を比較すると, 有意な差はみられなかった (Welch *t*-test, $t=-1.02$, $p=0.31$). No. 1 の昼間の平均遊泳深度は 17.2 ± 2.2 m (以下すべて \pm SD) であるが, 夜間の平均遊泳深度は 14.0 ± 6.5 m となった. No. 3 においても同様の傾向がみられ, 昼間と夜間の平均遊泳深度はそれぞれ 16.4 ± 3.2 m, 14.9 ± 5.4 m であった. これら 2 個体の昼夜の遊泳深度を比較

すると, 昼間に比べ夜間のほうが有意に浅かった (Welch *t*-test, No. 1: $t=60.73$, No. 3: $t=47.24$, ともに $p<0.05$).

これら 2 個体について, 昼夜それぞれの遊泳深度のヒストグラムと確率密度分布をみると, 両個体で似た傾向を示し, 昼間は深度 17 m でピークを迎える一峰性, 夜間は昼間に見られた深度 17 m のピークに加え, 深度 1-3 m のピークも持つ二峰性となっている (Fig. 3). No. 1 が最も頻繁に利用した深度の階級値は, 昼間で 17.5 m, 夜間で 17.9 m であり, No. 3 では昼夜ともに 17.4 m であった. No. 1 と No. 3 の昼間のヒストグラムを比べると, 深度 5-15 m の利用に関して No. 1 に比べ No. 3 において増加していた. また, 同様に No. 1 と No. 3 の夜間のヒストグラムを比べると, No. 1 の深度 0-5 m のピークの高さに対し, No. 3 のピークは低く深度 5-10 m の利用も比較的多く見られ, ならかな概形となっている.

鉛直的な水温・溶存酸素量

水温の鉛直プロファイルを見ると, 両年とも成層しており, 深度 17 m から急激に水温が低下する水温躍層が形成されており, 底層の深度 25 m 以深になると 10°C 以下の水塊が存在していた (Fig. 4). また, 両年に共通する傾向として水平的な水塊構造の変化が小さいことが言える. 年で比較すると, 2019 年の湖面直下の水温は 28°C であるのに対し, 2020 年の水温は 26°C とわずかに低くなっていた. この 2019 年に比べ 2020 年の水温がわずかに低い傾向は水温躍層より上層の深度 15 m までで確認できる. 溶存酸素量の鉛直プロファイルを見ると, 深度

表 2 テレメトリー追跡個体 (No. 1 と No. 3) の追跡期間中 (全期間, 昼間, 夜間) の受信データ数と平均遊泳深度.

Table 2 Numbers of reception and mean swimming depth of each period: whole period, daytime, nighttime.

Year	No.	Whole time		Day time		Night time	
		Number of Reception Data	Mean Depth (\pm SD) [m]	Number of Reception Data	Mean Depth (\pm SD) [m]	Number of Reception Data	Mean Depth (\pm SD) [m]
2019	1	38,758	15.75 (\pm 4.90)	21,392	17.16 (\pm 2.21)	17,366	14.03 (\pm 6.50)
2020	3	78,489	15.78 (\pm 4.27)	46,629	16.42 (\pm 3.16)	31,860	14.85 (\pm 5.36)

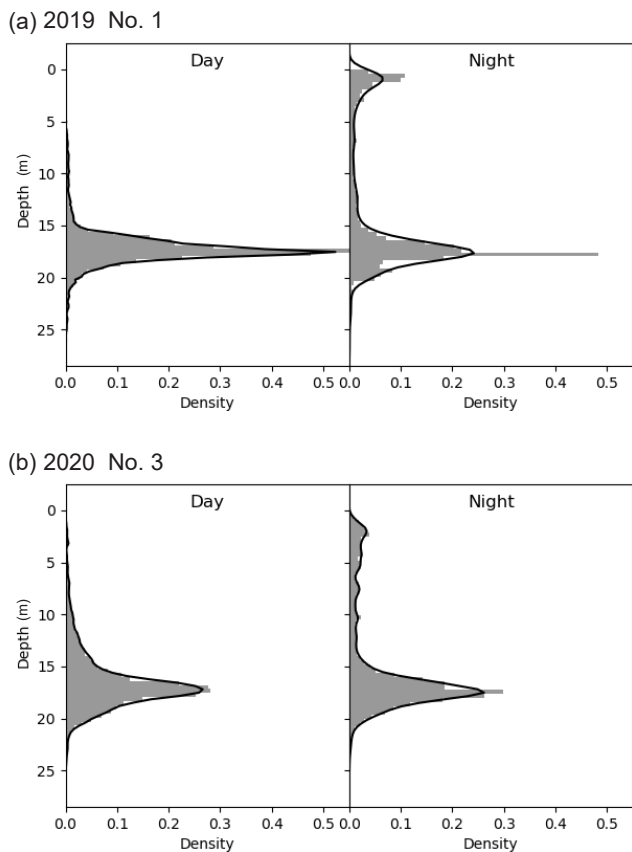


図 3 テレメトリー追跡個体 (No. 1 と No. 3) の昼夜それぞれの遊泳深度のヒストグラムとカーネル密度関数.

Fig. 3 Histogram of swimming depth and probability density function of telemetry tracking individuals (No. 1 and No. 3), daytime and nighttime.

17 m 付近の水温躍層から躍層以深にかけて急激に溶存酸素量が低下しており, 深度 20 m を超えると溶存酸素量が 1 mg/l 以下の無酸素状態となっていた (Fig. 5). 2019 年の深度 5 m 以浅の溶存酸素量が場所によっては 13 mg/l にもなり, 2020 年に比べ高くなっていた. 深度 5 m 以深は水温と同様に水平的な変化は小さかった.

水温の時系列変化

2020 年に実施した水温の時系列観測の結果より, 深度ごとおよび地点ごとに異なる水温変動をしていることがわかる (Fig. 6). 両地点に共通して, 表層水温が他 2 層に比べ最も高く, 周期的に大きく変動していた. 中層水温は, 両地点で表層水温に次いで高く, 周期的な変動が小さかった. また, 中層水温の 8 月 19 日から 8 月 31 日にかけて緩やかに上昇し, その後横ばいとなる傾向も両地点で共通していた. 底層水温は, 最も低温であり, 調査期間中, 両地点で大きな変動はなかった. Fig. 5 より, 調査開始時には深度 17 m に水温躍層が形成され, 表中層と底層で大きく水温が異なることが分かっている. この特徴は St. 7 でも見られることから, 両地点で調査期間中に水温躍層が解消されるほどの鉛直的に大規模な湖水の循環は起こっていないと考えられる.

それぞれの地点の表層水温について, 日ごとの最高水温の平均値 (Max) と最低水温の平均値 (Min), 日ごとの最高水温と最低水温の温度差の平均値 (Difference) を Table 3 に示す. 最高水温は St. 7 に比べ St. 6 のほうが高く, 最低水温は St. 7 のほうが低かった. 両地点の表層水温の温度差を比べると,

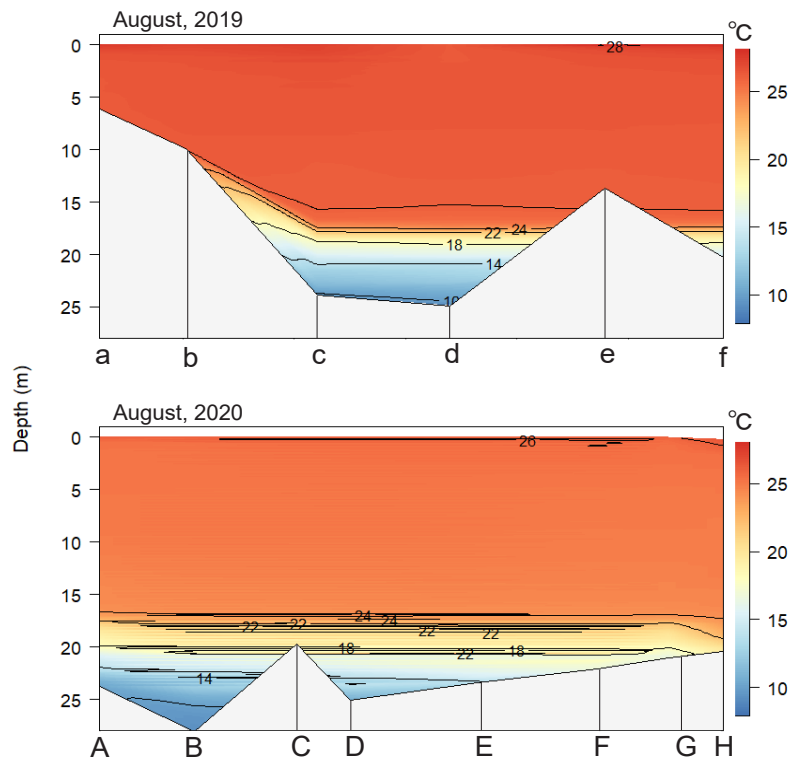


図4 各地点の観測結果を補間した水温鉛直断面図。

* カラー版は Web に掲載する PDF 版にてご覧になれます。

Fig. 4 Vertical cross-section of temperature with interpolation between measurement locations. * A color version is available in the PDF posted on the Web site.

St. 6 より St. 7 のほうが有意に低かった (Welch t -test, $t=-3.42$, $p<0.05$)。一方で、中層水温と底層水温は日周変動が小さく、両地点で似た傾向を示した。底層水温の平均は St. 6, St. 7 でそれぞれ 17.9 °C, 19.0 °C と差がみられたが、これは St. 6 のほうが水深の大きい場所に受信機を設置したからだと考えられる。よって、調査期間中少なくとも水深 10 m 以深では、鉛直的かつ水平的に変動は少なく、安定していたと考えられる。

ウグイの遊泳深度と環境要因との関係

ウグイ追跡個体 No. 1 および No. 3 の昼間の遊泳深度から深度 1 m ごとの滞在率 (%) と環境調査から得た滞在水深における水温・溶存酸素量の全地点の平均との関係を図示した (Fig. 7)。No. 1 の滞在率と水温について、深度 17 m, 18 m で滞在率がともに 33 % (17 m: 32.5 %, 18 m: 32.9 %) で最大となり、それらの深度の水温はそれぞれ 25.1°C, 21.3°C で

あった。選好水温は最も頻度が多かった水温とするため、深度 17 m および 18 m の水温の平均である 23.2 °C を No. 1 の選好水温とした。また、No.3 では、深度 17 m で滞在率が 26.3 % となり、その深度の水温である 23.9 °C を No. 3 の選好水温とした。水温と同様に溶存酸素量においても選好溶存酸素量を求めた。No. 1 については、深度 17 m, 18 m の溶存酸素量は 4.9 mg/l と 1.9 mg/l であるため、それらの平均である 3.4 mg/l を選好溶存酸素量とした。No.3 については、深度 17 m の溶存酸素量である 5.0 mg/l を選好溶存酸素とした。

考 察

魚類は変温動物であるため、周囲の水温変化によって体内の生理機能は著しく影響を受ける。このため、温度勾配中に置かれた魚類は、内部組織にとって至適な温度環境を求めて、もしくは有害な温度環

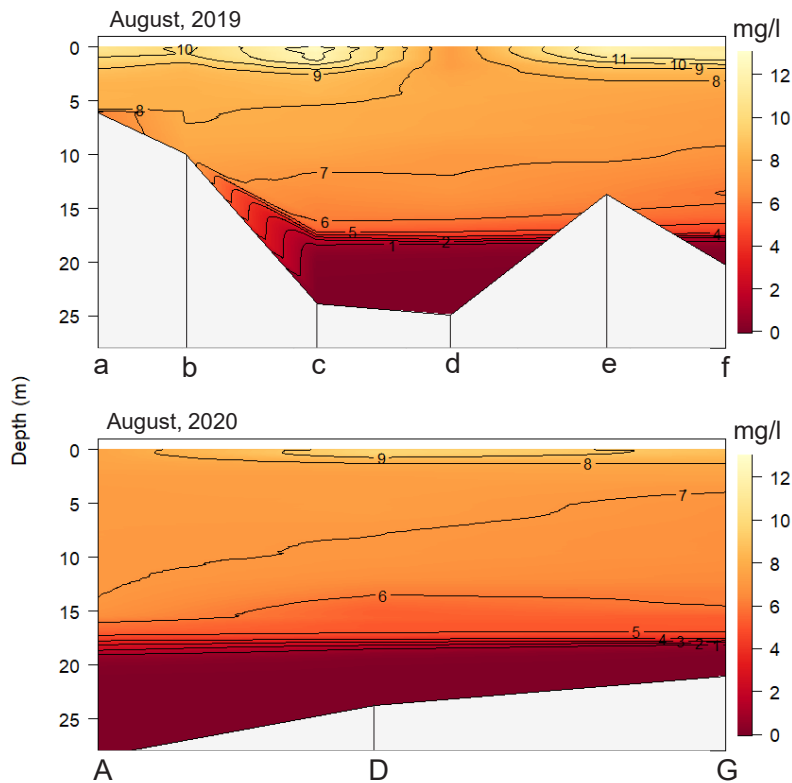


図5 各地点の観測結果を補間した溶存酸素量鉛直断面図。

* カラー版は Web に掲載する PDF 版にてご覧になれます。

Fig. 5 Vertical cross-section of dissolved oxygen with interpolation between measurement locations. * A color version is available in the PDF posted on the Web site.

境を忌避しようと移動を行う（野村，1956；土田，2002）。魚類のこうした分布変化は温度選好と呼ばれ，その結果分布域の水温が選好水温と呼ばれる。ウグイの温度選好・選好水温を報告した研究はないが，ウグイは高水温・貧酸素耐性に優れ，湖沼に生息する他の温水性魚類と同様の性質を有すると考えられている（野村，1956；中村，1969；岩本・叶木，1983）。Magnuson et al.（1979）は淡水魚を夏季の生息水温によって，冷水性魚類（11–15 °C），準冷水性魚類（21–25 °C），温水性魚類（27–31 °C）に分類した。コイ科魚類は他のグループとは異なり，3つの分類それぞれにいくつかの種があり，選好する水温に多様性があることが明らかにされている。本研究で明らかになった選好水温は，2個体でそれぞれ 23.2 °C，23.9 °C であり，準冷水性魚類として分類することができ，これまでの温水性魚類としての分類とは異なる結果となった。夏季のダム湖では，成層によって表層から中層にかけて 25 °C 以上

の水塊が形成されるため，ウグイの準冷水性魚類に近い温度選好によって表中層の利用が減少し，深度 17–18 m を多く利用していると考えられる。

また，一般に魚類では，周囲の溶存酸素量の低下に伴い選好水温を低下させることが知られている（Bryan et al., 1984；土田，2002）。魚類は溶存酸素量の低下に伴い，呼吸頻度の増大や代謝量の低下などを行うが，選好水温の低下もこうした低酸素に対する反応の 1 つであり，低い水温を選好することによって代謝率を低下させていると考えられる。ウグイは溶存酸素飽和度が 85.0 %（水温 27 °C，溶存酸素量 4.8 mg/l）より低下すると酸素消費量が減少することが知られており（山元・平野；1987），溶存酸素飽和度がこれ以下になると選好水温の低下が起こると考えられる。夏季のダム湖では成層の形成と共に溶存酸素量の少ない水塊が水面方向へと発達する（山元，1991；増木ほか，2011），2019 年と 2020 年のさくら湖における水深 10 m の溶存酸素飽和度

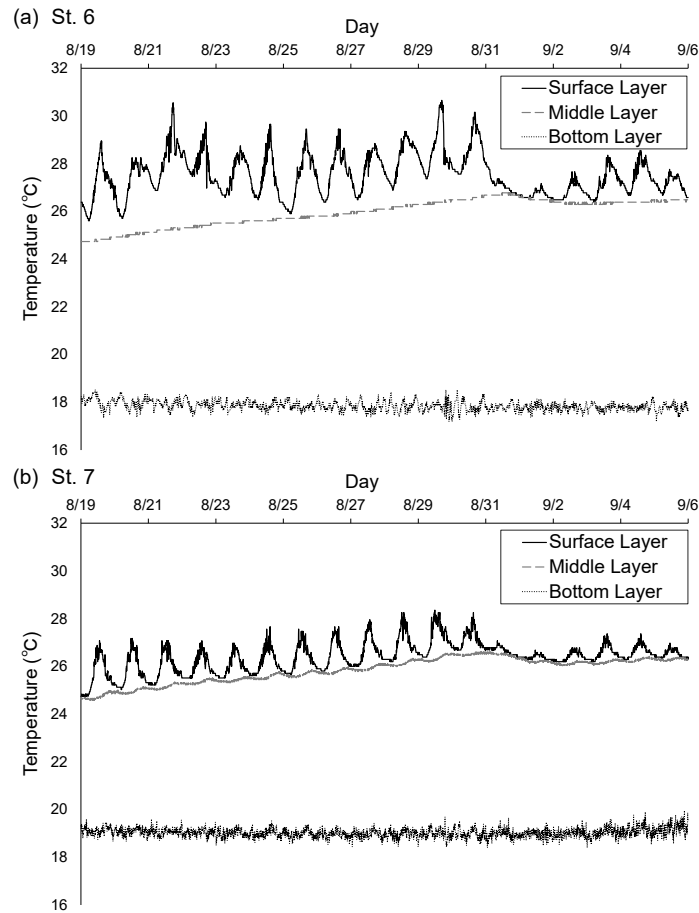


図 6 水温の時系列調査の結果.

Fig. 6 Temperature time-series survey in 2020.

表 3 表層における日ごとの最高水温の平均値 (Max), 最低水温の平均値 (Min), 日ごとの最高水温と最低水温の差の平均値 (Difference) とそれぞれの標準偏差 (\pm SD).

Table 3 The average value of daily maximum water temperature near the surface (Max) and minimum (Min), the average value of the difference between Max and Min (Difference), with standard deviations (\pm SD).

St.	Surface Temperature		
	Max (\pm SD) [°C]	Min (\pm SD) [°C]	Difference (\pm SD) [°C]
St.6	28.9 (\pm 1.00)	26.5 (\pm 0.44)	2.4 (\pm 0.95)
St.7	27.4 (\pm 0.49)	25.9 (\pm 0.50)	1.5 (\pm 0.55)

はそれぞれ 89.5 % (26.3 °C, 6.9 mg/l), 83.5 % (24.9 °C, 6.9 mg/l) であり, こうした表中層の低酸素化もウグイが準冷水性魚類に近い温度選好を行う要因の一つであると考えられる.

加えて, 長期間追跡できた 2 個体において, 昼夜で遊泳深度の平均値に違いがみられ, 夜間のほうが表層の利用が増加していた (Table 2, Fig. 3). この傾向は年の異なる 2 個体で酷似していた. 水温の時系列調査 (Fig. 6) から表層は昼夜で大きな水温差があることが分かっており, これは夜間の冷却による表層の混合が原因であることが知られている (梅田ほか, 2006). 湖面の冷却時, St. 7 では表層水温が深度 10 m の水温とほぼ等しくなっている. このような, 夜間の冷却による表層から深度 10 m までの浅層循環が表層水温を低下させ, その結果夜間にウグイの表層付の利用が多くなっていると考えられる.

しかしながら, 表層水温の昼夜の挙動は, 日によ

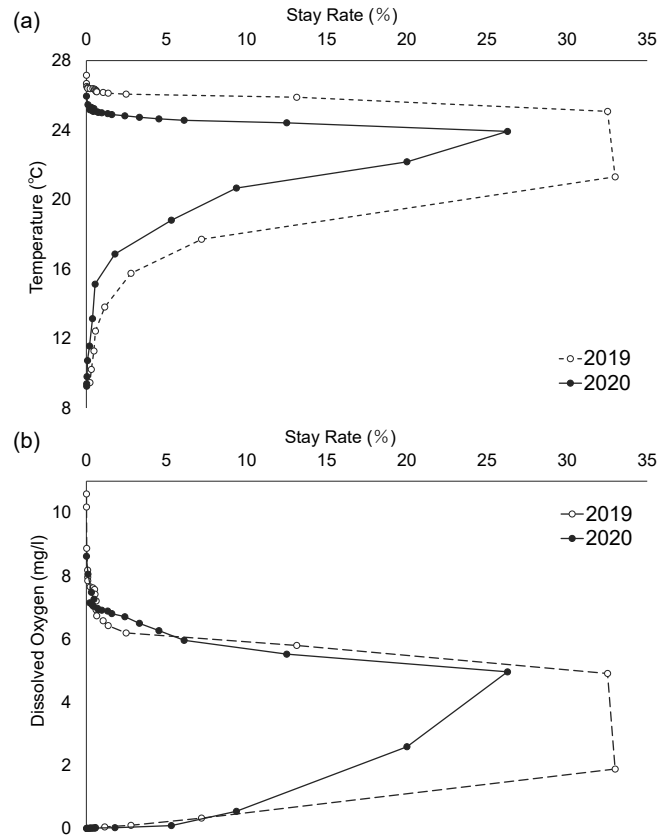


図7 深度1 m ごとの滞在率と環境調査から得た滞在水深の水溫、溶存酸素量との関係。(○:No. 1, ●:No. 3).
Fig. 7 Relationship between stay rate of tracked dace per 1 m of depth vs. temperature and dissolved oxygen at each depth (○: No. 1, ●: No. 3).

て異なり、また、St. 6とSt. 7のように地点での違いも見られる。2020年の受信機設置地点の表層水溫の溫度差を比べると、St. 6よりSt. 7のほうが有意に低かった (Welch *t*-test, $t = -3.42$, $p < 0.05$)。St. 7の表層水溫の昼夜差が小さいという特徴は、夜間の冷却によって表層がよく混合されていることを示しており、これは湖水の循環を目的として設置される曝気装置の影響が大きいと考えられる(梅田ほか, 2006; 木村ほか, 2016)。St. 6に比べ、St. 7近くには曝気装置が多く設置されおり、表中層の循環が促されることによって表層水溫が上昇しにくくなっていると考えられる。したがって、曝気装置の有無によって、夏季のダム湖においても水平的に特徴の異なる水塊が形成される可能性がある。このように、日および水平的な位置によって表層水溫の変化が異なることから、ウグイの表層の利用も不規則になり、夜間も多くの場合深度17 mを利用してしていると考え

られる。

また、両個体とも19 m以深の底層の利用が極端に低かった。深度17–19 mの水溫躍層下は溶存酸素量が極端に少ない貧酸素水塊が形成されている (Fig. 5)。水溫27.0 °Cにおいて実験に用いたウグイが酸欠時の行動を示す溶存酸素量は1.3 mg/l、また、全ウグイが死亡した溶存酸素量は0.7 mg/l、さらに水溫26 °Cのとき酸素飽和度が40 %すなわち溶存酸素量が3.2 mg/l以下になると低酸素域からの逃避を開始することが先行研究により明らかになっている (山元・平野, 1987)。本研究のウグイの選好溶存酸素量は2019年、2020年でそれぞれ3.4 mg/l、5.0 mg/lであり、逃避を開始する濃度よりも高い。滞在率の高かった深度17 mの溶存酸素量は4.9 mg/l、5.0 mg/lであり、深度18 mの溶存酸素量は1.9 mg/l、2.6 mg/lであった。また、深度19 mの溶存酸素量は2019年、2020年でそれぞれ0.3 mg/l、0.6 mg/lであっ

た。ウグイはこのように溶存酸素量が急激に変化する層の上部を多く利用し、深度 18 m に比べ、深度 19 m でのウグイの滞在率は 2019 年で 25.8 ポイント、2020 年で 10.6 ポイント低下したことから、深度 19 m の利用を大幅に減らしていると言える。これは深度 18 m から深度 19 m にかけて、溶存酸素量がウグイの低酸素域からの逃避が始まる溶存酸素量を下回っていることが原因であると考えられる。

以上のことから、さくら湖に生息するウグイは、表層付近の高水温を避け中層付近に分布するが、深度 19 m 以深は溶存酸素量が低すぎるため逃避行動を示し、結果的に深度 17–18 m 付近を利用すると考えられる。このような生息域の制限は「水温-溶存酸素仮説」と呼ばれ、北アメリカのダム湖に生息するストライプトバスの成魚は、夏季に生息に適さない 25 °C 以上の表層と水温躍層下の貧酸素水塊を避け、中層に偏って分布することが知られている (Countant, 1985, 1987; Sammons and Glover, 2013)。このように夏季のダム湖では、水温と溶存酸素によって生息魚類の生息域が鉛直的に大きく制限されている。

本研究では、夏季の水温と溶存酸素量という環境要因に焦点を当て、鉛直的な生息場の制限を示した。しかし、自然条件下での魚類の生息場は、流速や底質といった物理化学的要因や餌や種間・種内競争といった生物的要因が複雑に折り重なった結果であることを理解しなくてはならない。河川に生息するウグイは、深度や流速が分布の要因となることが明らかになっている (鬼束ほか, 2010)。しかし、ダム湖における流速と魚類分布の関係を示したものは未だなく、今後本研究で用いた画期的な行動追跡ツールを活用することで多くの物理化学的要因と魚類生息域との関係を明らかにすることができると期待している。また、餌生物の分布は魚類分布に大きく関係するため必要不可欠なデータである。餌生物の分布や量、ウグイの摂餌量・生物種などのデータを集めることによって、生物的要因がウグイの生息域場の制限に与える影響を明らかにできる。今後はこうした物理化学的もしくは生物的要因と魚類の生息場選択を評価していく必要がある。

魚類の鉛直的な分布に加え、水平的な分布も生態を把握する上で重要な情報である。米山ほか(2008)では、琵琶湖に生息するオオクチバスやコイ、ニゴロブナについて水平的な日周移動を行うことが述べられており、さくら湖に生息するウグイについてもこうした行動を行う可能性がある。しかし、本研究

で設置した受信機の台数と設置位置では、追跡個体の正確な水平位置を得ることはできなかった。水平位置が定かでないことにより、ウグイが水深 30 m の中層に分布しているのか、もしくは水深 17–18 m の浅い水域の底に分布しているのかの判断ができない。今後はウグイの水平的な分布を明らかにし、水深や水平的な水質の違い、降雨といったイベントとの関係を考察することにより、ダム管理に活かしていく必要がある。また、年による環境変化に伴うウグイの行動変化も踏まえる必要があるため、生態系を考慮したダム管理に向け今後も継続した調査が必要である。

さくら湖ではこれまで、水質改善を目的とした曝気装置の設置や外来魚の駆除などといったダム湖の管理が積極的に行われている (木村ほか, 2016; 松崎ほか, 2019)。こうした管理は水質や捕獲生物数などによって評価されてきたが、それ以外の要因やそれらの相互関係を考慮した評価は行われてこなかった。近年見られるダム湖の役割の多様化や気候変動による生物多様性の損失や生態系サービスの低下への懸念を考えると、水温や構成生物種といった個々の環境要因ごとの評価ではなく、各要因の相互関係を含めた生態系の適切な評価とその変動の予測が重要である。水環境の基礎情報の収集整備を目的とした河川水辺の国勢調査における魚類の捕獲調査では、調査地区が生産力の高い流入部、湖岸部に限定され、水深の大きな湖央は調査区として設定されていない。本研究の結果は、夏季にウグイが深い水域に限って分布するという可能性を示唆しており、今までの捕獲調査で得られた結果の解釈や今後の調査地点設定の際に有益となる知見を提供する。

本研究により、成層化したダム湖では魚類分布が鉛直的に制限されることが明らかになったことから、多くのダム湖においてこうした制限を考慮したダム管理が行われる必要がある。さくら湖では、曝気装置の有無によって、水平的に特徴の異なる水塊の存在が明らかになった。これは、曝気装置の運用によって魚類分布の鉛直的な制限が緩和される可能性を示しており、魚類が高次栄養段階に位置することを考えると、アオコの抑制や貧酸素の解消以外にも効果・影響が出ることが予想される。今後、本研究を含め、継続的に魚類の水平的・鉛直的な分布に関する知見を蓄積することで、こうしたダム管理がダム湖内生態系に与える影響を評価できると考える。加えて、底層の貧酸素化や富栄養化はダムを始め湖沼・海域などの停滞性水域で多く問題となっている。

ダム湖や海域といった塩分濃度が均一な環境では、曝気により酸素量の回復が行われるが、淡水と塩水で境界が形成され2層となる汽水域では淡水層の塩水化を招く可能性があるため、こうした上昇流を伴う対策を行うことができない(杉原・新目, 2017)。さらに、汽水域は比較的水深の浅い河口や河川下流に形成され、流れも緩やかであるため、貧酸素水塊などによって魚類分布が強く制限される可能性がある。したがって、汽水域においては、底層溶存酸素のモニタリングと共に詳細な魚類生態調査が必要であると考えられる。本研究が対象としたウグイは通し回遊魚と呼ばれ、海域・汽水域・淡水域を行き来する生活史を持つため、本研究の知見も広く様々な水環境で活かすことができると考える。今後、超音波テレメトリー等を用いた魚類生態調査が広く一般的な調査手法として活用され、一刻も早く生態系を考慮した水環境の管理が成されることを切に願う。

謝 辞

本研究を行うにあたり、大阪府立大学の谷田一三名誉教授には研究の発想や基盤を造っていただいた。また、応用地質株式会社の稲川崇史氏、坂本正吾氏、小野田幸生氏には現地調査の際やサンプルの確保など多方面でご協力をいただいた。北海道大学北極圏フィールド科学センターの三谷曜子准教授、ならびに山本潤助教には多くのご意見、ご指導をいただいた。心から厚く御礼を申し上げる。

引用文献

Alabaster, J. (1980) Water quality criteria for freshwater fish. Butterworth-Heinemann, 343p.
天野邦彦(2012) ダム貯水池における水環境保全の取り組み. 水環境学会誌, 35: 70–74.
浅見和弘・影山奈美子・三浦博之・一柳英隆・浅枝隆(2019) アレチウリが三春ダム湖畔に拡がる理由と防除の可能性. 応用生態工学, 21: 159–170.
馬場研二・矢萩捷夫(1988) 魚類行動パターンに及ぼす魚種および環境因子の影響. 水質汚濁研究, 11: 715–723.
Brett, J. (1971) Energetic responses of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). Integrative and Comparative

Biology, 11: 99–113.
Bryan, J., Hill, L. and Neill, W. (1984) Interdependence of acute temperature preference and respiration in the plains minnow. Transactions of the American Fisheries Society, 113: 557–562.
Countant, C. (1985) Striped bass, temperature, and dissolved oxygen: A speculative hypothesis for environmental risk. Transaction of the American Fisheries Society, 114: 31–61.
Countant, C. (1987) Thermal preference: when does an asset become a liability? . Environmental Biology of Fishes, 18: 161–172.
Creaser, C. (1930) Relative importance of hydrogen-ion concentration, temperature, dissolved oxygen, and carbon-dioxide tension, on habitat selection by brook-trout. Ecology, 11: 246–262.
Giattina, J. and Garton, R. (1982) Graphical model of thermoregulatory behavior by fishes with a new measure of eurythermality. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 39: 524–528.
Hiramatsu, K., Kawachi, T. and Nada, Y. (1999) Side-view modelling of dissolved oxygen in thermally stratified reservoirs. Transactions of The Japanese Society of Irrigation, Drainage and Reclamation Engineering, 1999: 9–16.
本多健太郎・野田裕二・津田祐一・安間洋樹・宮下和士(2009) 超音波テレメトリーによるイトウ(*Hucho perryi*) 成魚の季節的移動パターンの解明. 日本生態学会誌, 59: 239–247
堀田哲夫・陳 飛勇・山下芳浩・東海林 光(2002) 成層型ダム湖における濁水特性と選択取水効果に関する事例的研究. 水工学論文集, 46: 1079–1084.
堀井貴之・梅田 信・佐藤洋人・木村文宣(2014) 曝気式循環施設により成層破壊されている三春ダム貯水池内の流動構造. 土木学会論文集 B1(水工学), 16: 269–281.
Hussey, N., Kessel, S., Aarestrup, K., Cooke, S., Cowley, P., Fisk, A., Harcourt, R., Holland, K., Iverson, S., Kocik, J., Flemming, J. and Whoriskey, F. (2015) Aquatic animal telemetry: A panoramic window into the underwater world. Science, 348: 1255642.
井上幹生・中野 繁(1994) 小河川の物理的環境構造と魚類の微生息場所. 日本生態学会誌, 44: 151–160.
石崎大介・亀甲武志・藤岡康弘・水野敏明・永田貴丸・淀 太我・大久保卓也(2016) 類の生息環境からみ

- た琵琶湖と流入河川とのつながりの重要性. 魚類学雑誌, 63:89-106.
- 伊藤浩文・関根雅彦・中村好希・神野有生・山本浩一・岡室直樹・田部崇博 (2013) 中小河川における魚類生息場の評価手法の利用方法について. 土木工学論文集 G (環境), 69: III_481-III_488.
- 岩本光一・叶木彦治 (1983) ウグイの養殖. 栃木県水産試験場研究報告, 8:1-16.
- Jeppesen, E., Jensen, J., Jensen, C., Faafeng, B., Hessen, D., Søndergaard, M., Lauridsen, T., Brettum, P. and Christoffersen, K. (2003) The impact of nutrient state and lake depth on top-down control in the pelagic zone of lakes: A study of 466 lakes from the temperate zone to the arctic. *Ecosystems*, 6: 313-325.
- Kamerath, M., Chandra, S. and Allen, B. (2008) Distribution and impacts of warm water invasive fish in Lake Tahoe. *Aquatic Invasions*, 3: 35-41.
- 木村文宣・富岡 浩・工藤勝弘 (2016) 深層曝気施設の停止が深層水塊へ与える影響—三春ダムの事例(最終報告)—. 一般財団法人水源地環境センター, 平成 27 年度水源地環境技術研究所所報 :3-12.
- 岸本直之 (2000) ダム湖の水質特性と管理手法. 環境技術, 29: 766-771.
- 国土交通省水管理・国土保全局河川環境課 (2016) 河川水辺の国勢調査基本調査マニュアル【ダム湖版】, <http://www.nilim.go.jp/lab/fbg/ksnkankyo/mizukokudam/system/manual.htm>(2022 年 4 月現在)
- 米山和良・光永 靖・松田征也・平石智徳・國宗義雄・山根 猛 (2008) 琵琶湖南湖における超音波テレメトリーを用いたニゴロブナ成魚の行動測定. 日本水産学会誌, 74: 864-866
- 公益財団法人国際湖沼環境委員会 (2018) 第 17 回世界湖沼会議 いばらき霞ヶ浦宣言 2018, https://www.pref.ibaraki.jp/seikatsukankyo/kantai/kosyou/documents/03ibaraki_kasumigaura_declaration2018_jp.pdf (2022 年 4 月現在)
- 熊澤一正・大杉奉功・西田守一・浅見和弘・鎌田健太郎・沖津二郎・中井克樹・五十嵐崇博・船橋昇治・岩見洋一・中沢重一 (2012) ダム湖の水位低下を利用した定置網による外来魚捕獲とその効果. 応用生態工学, 15: 171-185.
- Magnuson, J., Croeder, L. and Medvick, P. (1979) Temperature as an ecological resource. *American Zoologist*, 19: 331-343.
- 増木新吾・相崎守弘・坂本勝弘 (2011) 高濃度酸素水供給に伴う三瓶ダム湖底層水の酸素収支に関する研究. 水環境学会誌, 34: 115-123.
- 松井 明 (2018) 自然湖, 人工湖および農業用ダム湖における生物保全に配慮した貯水管理の提案. 水利科学, 62: 43-58.
- 松崎慎一郎・西廣 淳・山ノ内崇志・森 明寛・蛭名政仁・榎本昌宏・福田照美・福井利憲・福本一彦・後藤裕康・萩原彩華・長谷川裕弥・五十嵐聖貴・井上栄壮・神谷 宏・金子有子・小日向寿夫・紺野香織・松村俊幸・三上英敏・森山 充・永田貴丸・中川圭太・大内孝雄・尾辻裕一・小山 信・榊原 靖・佐藤晋一・佐藤利幸・清水美登里・清水 稔・勢村 均・下中 邦俊・戸井田伸一・吉澤一家・湯田達也・渡部正弘・中川 恵・高村典子 (2016) 純淡水魚と水生植物を指標とした湖沼の生物多様性広域評価の試み. 保全生態学研究, 21: 155-165.
- 松崎厚史・沖津二郎・浅見和弘・樋口貴哉・鎌田健太郎・大杉奉功・中井克樹・松田祐之・小山幸男 (2019) 段階式水位低下によるダム湖のオオクチバスの繁殖抑制. 応用生態工学, 21: 145-158.
- 美濃部 博・桑村邦彦 (2001) 琵琶湖周辺の内湖における魚類相の変化と生息環境分析—在来魚の繁殖・生息の場としての生態的機能の復元に向けて—. 応用生態工学, 4: 27-38.
- 森 晃・水谷正一・後藤 章 (2013) 小河川における超音波テレメトリーを用いたナマズの行動解析. 応用生態工学, 16: 23-35.
- 森 誠一 (1999) ダム構造物と魚類の生活. 応用生態工学, 2:165-177.
- 森下郁子・森下雅子 (2000) ダム湖の生態. 環境技術, 29: 906-911.
- 中村正久 (2019) 世界の湖沼流域管理の今後 — 第 17 回世界湖沼会議「いばらき霞ヶ浦宣言 2018」のメッセージ—. 水利科学, 63: 82-96.
- 中村守純 (1969) 日本のコイ科魚類 (日本産コイ科魚類の生活史に関する研究). 資源科学研究所, 606p.
- 西田守一・浅見和弘・石澤伸彰・熊沢一正・中沢重一 (2011) ダム下流河川における試験湛水時の流量制御, その後の粗粒化と土砂還元に伴う底生動物の変化—11 年間にわたる三春ダム下流河川のモニタリング結果—. 応用生態工学, 14: 63-74.
- 野村 稔 (1956) 魚類の温度必要条件についての 2, 3 の原則. 水産増殖, 4: 15-20.
- 鬼束幸樹・秋山壽一郎・小野篤志・竹内 光・西内教郎 (2010) ウグイ, オイカワおよびカワムツの流速に

- 関する選好曲線の提案. 環境システム研究論文集, 38: 53–61.
- 鬼束幸樹・秋山壽一郎・松田孝一郎・白杵幸平・竹内光 (2012) 板櫃川における魚類生息場の季節変化の調査. 土木学会論文集 B1 (水工学), 68: I_703–I_708.
- Palmer, M. and Febria, C. (2012) The heartbeat of ecosystems. *Science*, 336: 1393–1394.
- Revenge, C., Campbell, I., Abell, R., De Villiers, P. and Bryer, M. (2005) Prospects for monitoring freshwater ecosystems towards the 2010 targets. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360: 397–413.
- 佐合純造・永井明博 (2003) 全国河川の魚類相と河川特性の関係. 土木学会論文集, 2003: 11–23.
- Sammons, S. and Glover, D. (2013) Summer habitat use of large adult striped bass and habitat availability in lake Martin, Alabama. *North American Journal of Fisheries Management*, 33: 762–772.
- 佐藤洋人・法霊崎健史・中村玄正 (2000) 三春ダム湖の富栄養化と前貯水池の流入負荷捕捉特性. 環境工学研究論文集, 37: 201–207.
- 清水俊昭・矢沢賢一・丹羽 薫 (1998) 三春ダムさくら湖の水質保全対策. *ダム技術*, 143: 71–81.
- 篠原隆一郎 (2020) 浅い湖沼における富栄養化研究のこれまでと将来展望. *陸水学雑誌*, 81: 19–31.
- 杉原幸樹・新目竜一 (2017) 汽水湖の貧酸素改善手法に関する実験的研究. 土木学会論文集 (環境), 73: III_351–III_356.
- 鈴木興道 (1999) 魚道の設計に資する淡水魚類の耐久遊泳速度. 土木学会論文集, 1999: 107–115.
- 竹本真理子・熊澤一正・富森 叡・奥村興平・浅見和弘・大塚康範・松本 聡 (2012) 流域スケールでの水・物質循環の評価—福島県大滝根川流域での窒素を対象とした事例—. *応用地質技術年報*, 31: 43–63.
- 手塚公裕・佐藤洋一・高橋幸彦・中村玄正 (2004) 三春ダムにおける植物プランクトン増殖特性に関する基礎的研究. 土木学会論文集 G (環境), 41: 407–418.
- 豊島 靖・天野邦彦・田中康泰 (2003) ダム貯水池における曝気循環による成層破壊状況の現地観測と評価. *水工学論文集*, 47: 1243–1248.
- 土田修二 (2002) 沿岸性魚類の温度選好に関する実験的研究. *海洋生物環境研究所研究報告*, 4: 11–66.
- 塚本勝巳・梶原 武 (1973) 魚類の遊泳速度と遊泳能力. *水産土木*, 10: 31–36.
- 梅田 信・落合雄太 (2012) 気候変動による国内ダム湖水質への影響評価. 土木学会論文集 g (環境), 68: I_127–I_135.
- 梅田 信・古里栄一・浅枝 陸 (2006) 富栄養化したダム湖におけるアオコ発生指標としての水温成層安定性. *ダム工学*, 16: 269–281.
- Vadeboncoeur, Y., Mccann, K., Zanden, J. and Rasmussen, J. (2005) Effects of multi-chain omnivory on the strength of trophic control in lakes. *Ecosystems*, 8: 682–693.
- Winter, E., Hindes, A., Lane, S. and Britton, J. (2021) Detection range and efficiency of acoustic telemetry receivers in a connected wetland system. *Hydrobiologia*, 848: 1825–1836.
- 山元憲一 (1991) 酸素飽和度の周年と垂直変化からの小野ダム湖における魚類の生息域の推定. *水産増殖*, 39: 167–172.
- 山元憲一・平野 修 (1987) ウグイとイトモロコの低酸素下における鼻上げ, 窒息死および逃避行動. *日本水産学会誌*, 53: 1741–1744.
- 山室真澄・神谷 宏・石飛 裕 (2011) 汽水湖沼である宍道湖における成層に伴う貧酸素化と COD (Mn) との関係. *水環境学会誌*, 34: 57–64.