

## サクラマスのスモルトサイズと関連した 海洋生活期の生残および成長

下田 和孝,<sup>a\*</sup> 内藤 一明, 中島美由紀,  
佐々木義隆, 三坂 尚行, 今田 和史

(2002 年 11 月 5 日受付, 2003 年 5 月 28 日受理)

北海道立水産孵化場

Marine survival and growth of masu salmon *Oncorhynchus masou*,  
in relation to smolt size

KAZUTAKA SHIMODA,<sup>a\*</sup> KAZUAKI NAITO, MIYUKI NAKAJIMA,  
YOSHITAKA SASAKI, NAOYUKI MISAKA AND KAZUSHI IMADA

*Hokkaido Fish Hatchery, Eniwa, Hokkaido 061-1433, Japan*

The relationship between marine survival and specific growth rate, and smolt size at release of masu salmon *Oncorhynchus masou* was examined by the method of individual tagging. A total of 4829 smolts of hatchery reared masu salmon were released on 28 May, 1998 in the coastal waters of southern Hokkaido Island, Japan. Seventy nine individuals were recaptured from June 1998 to May 1999 by coastal commercial fisheries in the coastal waters of Hokkaido and northern Honshu Island. A positive correlation between smolt size and recapture rate was observed. The mean smolt size of recaptured fish from June to July in 1998 was larger than that of all released individuals. The result suggested that the survival rate at the beginning of marine life was influenced by smolt size. A negative correlation between specific growth rate in the sea and smolt size was found. We conclude that an increase in smolt size is effective in increasing the recapture rate. However, the method is not effective in increasing the recaptured body size.

キーワード：サクラマス, スモルトサイズ, 海洋生活期, 生残, 成長

回遊型のサケ科魚類のうちサケ *Oncorhynchus keta* とカラフトマス *O. gorbuscha* を除く種は, 1 年以上を淡水域で生活した後にスモルトに変態し海水適応能を獲得して降海する。<sup>1,2)</sup> スモルトの体サイズは個体群内で変異が認められることから,<sup>3-5)</sup> 海洋での生存率や河川回帰率と降海時あるいは放流時のスモルトサイズとの関係について多くの研究が行われ, 両者が正の相関関係にあることがギンザケ *O. kisutch*,<sup>6)</sup> マスノスケ *O. tshawytscha*,<sup>7)</sup> ベニザケ *O. nerka*,<sup>8)</sup> ニジマス *O. mykiss*,<sup>9)</sup> カットスロートトラウト *O. clarki*,<sup>10)</sup> サクラマス *O. masou*,<sup>11,12)</sup> タイセイヨウサケ *Salmo salar*,<sup>13)</sup> アメマス *Salvelinus leucomaenis*<sup>14)</sup> で報告されている。一方, スモルトサイズと海洋での成長率との関係については, アメマス<sup>14)</sup>

とタイセイヨウサケ<sup>15,16)</sup> で両者が負の相関を示すことが報告されているにすぎない。

回遊型のサケ科魚類であるサクラマスは 1+ または 2+ の年齢の春に降海し, 約 1 年間の海洋生活の後に母川へ回帰し繁殖する。<sup>17)</sup> 日本近海ではサケやカラフトマスが夏から秋にかけて漁獲されるのに対し, サクラマスは冬から春にかけて漁獲されることから, 特に北海道から東北・北陸地方にかけての沿岸では重要な漁業資源と位置付けられている。<sup>17,18)</sup> 標識放流実験によるとサクラマスはスモルトサイズの大きい群で回帰率が高いことが知られているが,<sup>11,12,19)</sup> スモルトサイズに依存した減耗が海洋生活のいつの時期に起きるのか明らかにされていない。また本種では, 降海直前の体サイズと河川回帰時

\* Tel : 81-123-32-2135. Fax : 81-123-34-7233. Email : shimodak@fishexp.pref.hokkaido.jp

<sup>a</sup> 現所属：北海道立稚内水産試験場 (Hokkaido Wakkanai Fisheries Experimental Station, Wakkanai, Hokkaido 097-0001, Japan)

の体サイズとは関連しないこと<sup>20)</sup>や、スモルトサイズの異なる2群間では回帰時の体サイズに差が認められないこと<sup>19)</sup>から、スモルトサイズは海洋生活期の成長率と負の関係にあると推察されるが、Kasugaiら<sup>11)</sup>は標識放流実験を行った結果、両者の間に明瞭な関係は見出せなかったとしている。

海洋生活期の生残や成長とスモルトサイズとの関係の解明には、回帰親魚の鱗や耳石などの硬組織にみられる輪紋条の年齢形質からスモルトサイズを推定する方法<sup>5,9,21)</sup>や複数年級群の回帰率からスモルトサイズと回帰率との関係を導く方法<sup>6-8,12,22)</sup>が多く用いられてきた。これらの方法によって得られる結果は、年齢形質の読みとばしの影響<sup>23)</sup>や、年による環境変動の影響を受ける可能性がある。

本研究では個体標識法によりサクラマスのスモルトサイズと海洋生活期の成長および生存との関係を調べた。体サイズを測定し個体標識したサクラマスのスモルトを海洋へ放流し、これらが漁獲によって回収された際の体サイズから海洋生活期の瞬間成長係数を求めた。回収個体と放流群全体との間でスモルトサイズの頻度分布を比較し、回収率とスモルトサイズとの関係を求めた。この関係から回収個体のスモルトサイズが放流群全体の値との間に差を示す時期を調べ、スモルトサイズに依存した減耗が起きる時期を推定した。

#### 材料および方法

本研究には北海道尻別川遡上親魚に由来する池産サクラマスのスモルトを4829個体用いた。これらは北海道立水産孵化場森支場で育成された親魚より得られた受精卵を同孵化場の養魚池中でスモルト期まで飼育したものである。1998年5月18日から5月20日にかけて、通

し番号を記入したビニール製リボンタグ（幅3mm、長さ40mm）をそれぞれのスモルトに装着して個体識別し、同時に体重を測定してこの値を各個体のスモルトサイズとした。これらを1998年5月24日に北海道南部太平洋岸の木直港に輸送して同港に設置した容積20m<sup>3</sup>の水槽に移し、その後4日間をかけて徐々に塩分濃度を高めて海水に馴致し、5月28日に木直港の沖1000mの海域に放流した（Fig. 1）。なお、サクラマスのスモルト放流試験においては、リボンタグを1本装着して放流した群と2本装着した群との間で漁獲時の体サイズと回帰率に差が認められないことから、<sup>24)</sup> リボンタグはスモルト期以降のサクラマスの成長や生残にはほとんど影響を及ぼさないものと仮定した。

北海道南部太平洋岸に流入する河川に放流されたサクラマスのスモルトは、北海道から青森県にかけての沿岸を回遊し、放流された翌年の夏期に河川回帰することが知られている。<sup>25,26)</sup> 本研究では放流した翌日から1999年6月までの期間、Miyakoshiら<sup>18)</sup>に従って北海道内の36個所の魚市場に水揚げされた漁獲物から標識魚を回収し体重を測定した。また、えりも沿岸の定置網ではサクラマスの幼魚が混獲されることから<sup>27,28)</sup> これらについても調査の対象とした。この定置網は離岸距離300mから2500m地点にかけて設置され、<sup>27)</sup> 揚網時の観察に基づき目合によるサクラマス幼魚の漁獲選択性は無いものと考えられる。<sup>28)</sup> これらの調査に加え、北海道および東北各県の水産関係機関に漁獲物中の標識魚の回収と体重の測定を依頼した。

スモルト時の体重分布を5g毎に区切ってサイズクラスとし、次式を用いてサイズクラス毎に回収率（CR）を求めた。ただし、RNはサイズクラス毎の放流数、CNはサイズクラス毎の回収個体数である。

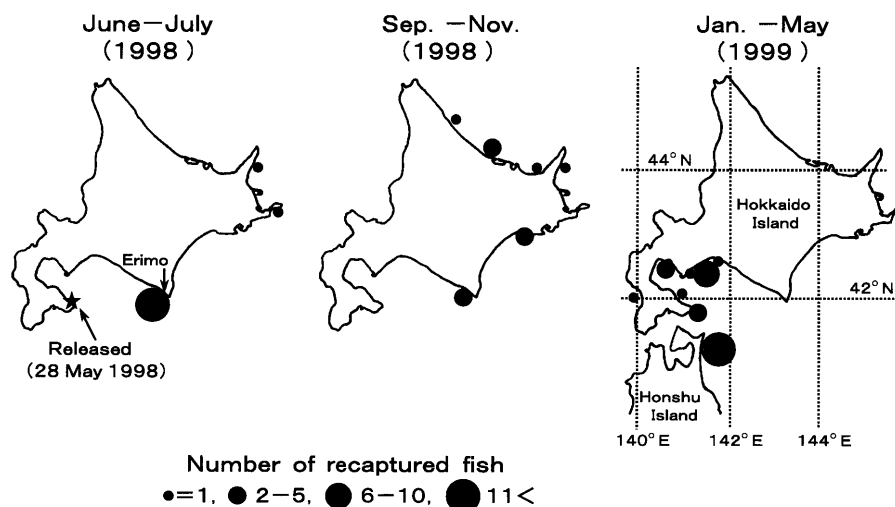


Fig. 1 Maps showing the location of smolt release points and recoveries at fish markets.

$$CR = 100 \cdot CN / RN$$

サケ科魚類の成長率は瞬間成長係数で表されることが多く、これまで海洋生活期の成長率とスモルトサイズとの関係を検討した報告においても瞬間成長係数が用いられている。<sup>11,14,15)</sup> 本研究でも放流から回収されるまでの間の成長率として次式により算出される瞬間成長係数を用いた。ただし、 $SGR$  は瞬間成長係数、 $BW_1$  は放流時の体重 (g)、 $BW_2$  は回収時の体重 (g)、 $t$  は放流から回収までの日数である。

$$SGR = 100 \cdot (\ln BW_2 - \ln BW_1) / t$$

回収個体のスモルトサイズを放流群全体と比較する際には、体重 (g) を対数変換した値について一元配置分散分析で差の有無を判定した後、Tukey の HSD 検定による多重比較を行った。

## 結 果

**標識魚の回収時期および回収地点** 標識魚は 1998 年の 6 月上旬から 7 月中旬 (以下、海洋生活前期)、1998 年の 9 月上旬から 11 月下旬 (以下、海洋生活中期)、および 1999 年の 1 月中旬から 5 月下旬 (以下、海洋生活後期) の 3 期に分けて回収された (Fig. 1)。海洋生活前期は 6 月にえりも周辺の定置網で 31 個体が回収された後、7 月に北海道東部で 2 個体が回収された。海洋生活中期はえりも周辺から北海道北東部沿岸にかけての広い範囲で回収された。海洋生活後期は北海道南部から本州北部にかけての太平洋岸で主に回収された。海洋生活前期および海洋生活中期はサクラマス以外を漁獲対象とした漁業の混獲により回収されたのに対し、海洋生活後期はサクラマスを漁獲対象とした釣りおよび定置網で漁獲された。回収個体の総数は海洋生活前期で 33 個体、海洋生活中期で 11 個体、海洋生活後期で 35 個体であった。

**スモルトサイズと回収率との関係** 海洋生活前期、海洋生活中期および海洋生活後期に回収された個体に放流群全体を加えた 4 群間で放流時のスモルトサイズを比較したところ、群間で有意差が認められ (一元配置分散分析,  $F = 8.343$ ,  $p < 0.001$ )、海洋生活前期および海洋生活後期に回収された群は放流群全体よりも有意に大きかった (Fig. 2)。なお、海洋生活中期に回収された群は回収個体数が 11 個体と少なかったことから、他の群との間に平均スモルトサイズの差は検出されなかった。回収個体のスモルトサイズの体重分布 (Fig. 3b) は放流群全体の分布 (Fig. 3a) と比べて体重 40 g 以上の個体の頻度が高く、スモルトのサイズクラスと回収率との間には正の相関が認められた (Fig. 3c, Kendall の順位相関検定,  $\tau = 0.778$ ,  $p = 0.004$ )。隣接するサイズクラス間で  $\chi^2$  検定により回収率を比較したところ、体重 40 g を境にその前後のサイズクラス間で有意差が認められた

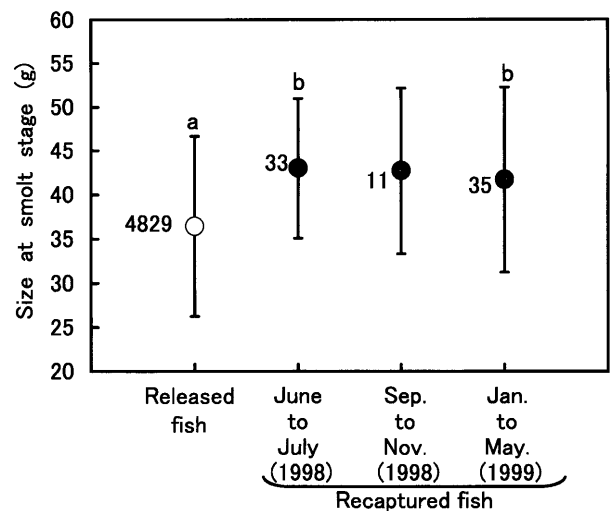


Fig. 2 Mean size at smolt stage with S.D. of released fish and recaptured fish. Figures with symbols indicate sample size. Different superscript letters show a significant difference at  $p < 0.05$  by Tukey's HSD test.

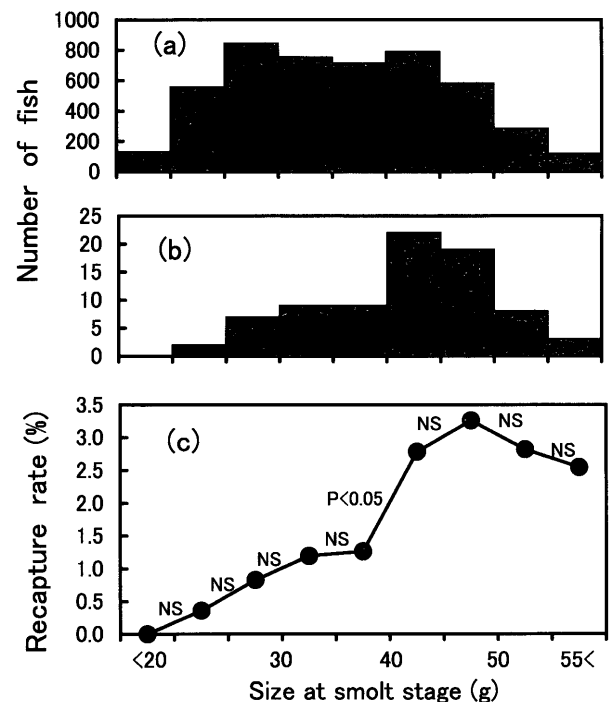


Fig. 3 Frequency distributions of size at smolt stage of released fish (a) and recaptured fish (b). Relationship between size at smolt stage and recapture rate (c). Differences in recapture rate between smolt size class are shown as results of  $\chi^2$  tests, respectively (c).

(Fig. 3c)。

**スモルトサイズと瞬間成長係数との関係** 回収時の体重を Fig. 4a に示した。海洋生活前期に回収された個体はいずれも 0.2 kg 未満であった。海洋生活中期に回収

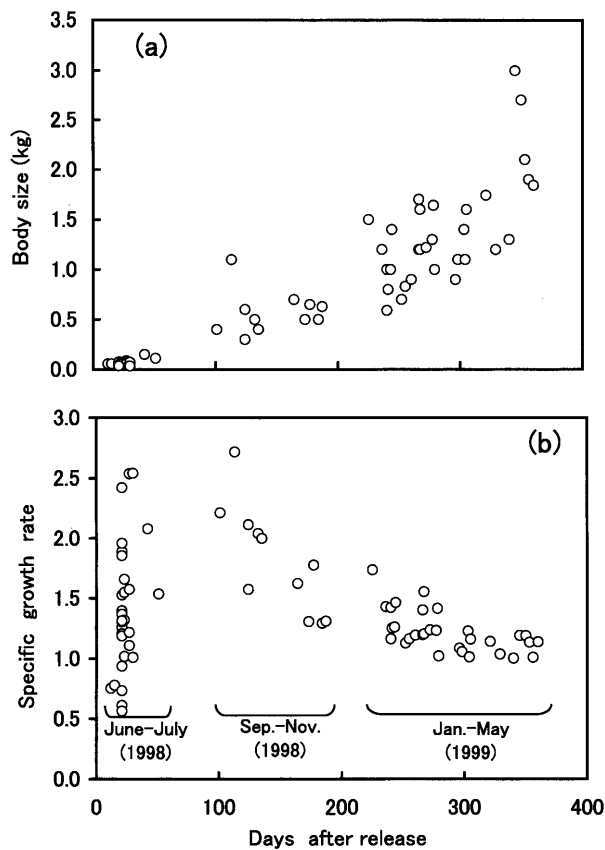


Fig. 4 Relationship between days after smolt release and body size (a), and specific growth rate (b).

された個体は 0.5 kg 前後の個体が多かったが、1.0 kg を超える個体も 1 個体回収された。海洋生活後期の回収個体は最も小さな個体で 0.6 kg、最も大きな個体で 3.0 kg と個体変異が著しかった。放流から漁獲までの日数と、この間の瞬間成長係数との関係を Fig. 4b に示した。海洋生活中期および海洋生活後期に回収された個体では、回収までの日数が長くなるほど瞬間成長係数が低下する傾向が認められた（海洋生活中期， $r = -0.813$ ， $p = 0.002$ ；海洋生活後期， $r = -0.597$ ， $p < 0.001$ ）。海洋生活前期は回収日が集中したため、放流から回収までの日数と瞬間成長係数との相関関係について検定しなかった。

スモルト時の体重を対数変換し瞬間成長係数との相関関係を調べたところ（Fig. 5），海洋生活前期および海洋生活中期に回収された個体では両者の間に明らかな傾向は認められなかった（海洋生活前期， $r = 0.000$ ， $p = 0.998$ ；海洋生活中期， $r = -0.223$ ， $p = 0.510$ ），海洋生活後期に回収された個体では、スモルトサイズが大型の個体ほど瞬間成長係数は低くなる傾向を示した（ $r = -0.623$ ， $p < 0.001$ ）。

海洋生活後期に漁獲された個体について、瞬間成長係数を目的変数、スモルトサイズおよび放流から回収まで

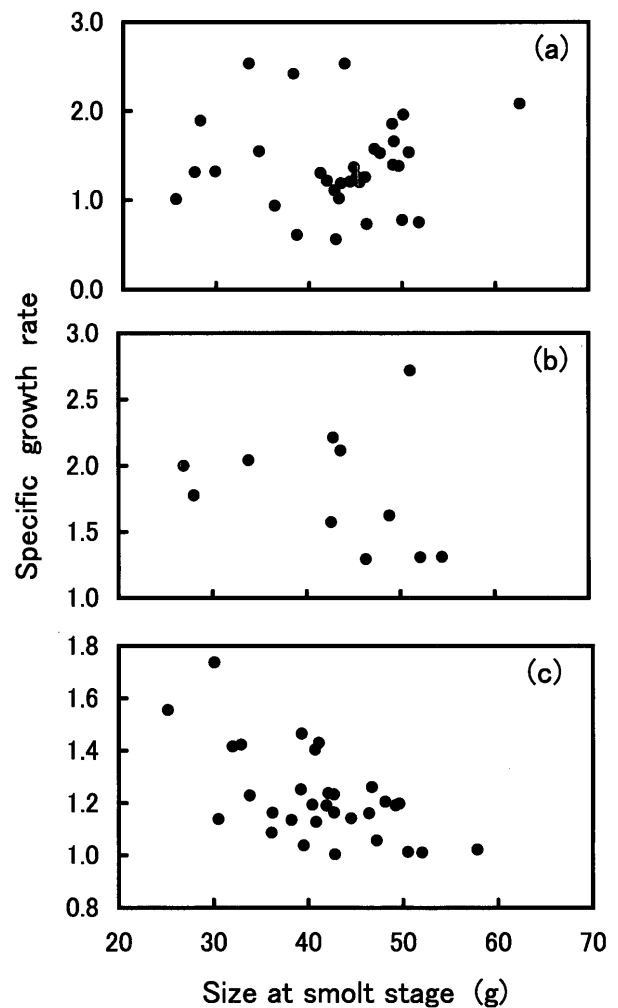


Fig. 5 Relationship between size at smolt stage and specific growth rate. Recovery periods are indicated as (a), June to July in 1998; (b), September to November in 1998; and (c), January to May in 1999.

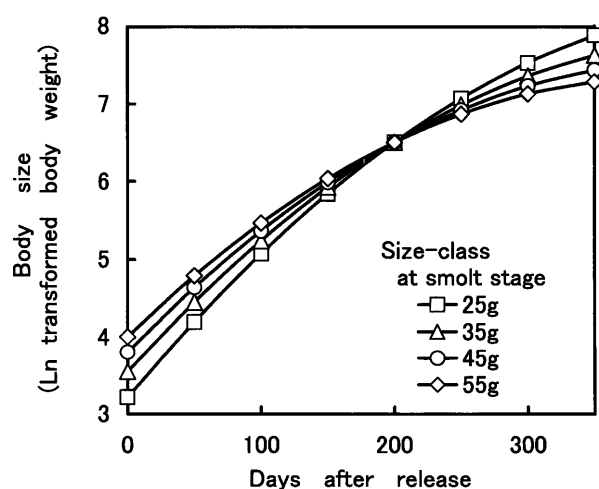


Fig. 6 The simulated relationships among body size (Ln transformed body weight) at recovery time, days from release and size-class at smolt stage.

の日数を説明変量とした重回帰分析を行ったところ, 下記の重回帰式が得られた。ただし,  $SGR$  は瞬間成長係数,  $BW$  はスモルトサイズ (g),  $T$  は放流から回収までの日数である。

$$SGR = 3.679 - 1.156 \cdot \log(BW) - 0.00209 \cdot T$$

この重回帰式の決定係数は 0.625 ( $p < 0.001$ ) で, 標準偏回帰係数は, 放流時の体重で  $-0.528$  ( $p < 0.001$ ), 放流から回収までの日数で  $-0.497$  ( $p < 0.001$ ) であった。この重回帰式を用いて, 放流から漁獲までの日数と漁獲時の体重との関係をスモルトのサイズクラス毎に求めたところ, 放流の 200 日後にはスモルトサイズの差は解消することが示された (Fig. 6)。

### 考 察

海洋に標識放流したサクラマス回収率は放流時のスモルトサイズに関連したことから, スモルトサイズが本種の海洋生活期の生存に影響することが示唆された。回収個体のスモルトサイズは放流群全体と比較して大型であり, この傾向は海洋生活前期に回収された個体で既に明らかであった。サケ科魚類の海水適応能はスモルトサイズに関連することが知られ,<sup>29,30)</sup> 海水適応能は海洋での生存に関わる大きな要因であると考えられている。<sup>31)</sup> 三坂ら<sup>29)</sup> はサクラマスのスモルトサイズ, 海水適応能および回帰率の関係を調べ, 海水飼育を開始してから 72 時間後の海水適応能は体重 25 g 以上の群で高く, こうした群は回帰率も高いことを報告している。また, サケ科魚類の幼魚の死亡原因として, 海鳥や魚類による被食の重要性も指摘されている。<sup>32-35)</sup> 一般に, 捕食者からの逃避には遊泳速度が重要とされ,<sup>9,36)</sup> 本研究と同様にスモルトサイズと生残率との間に正の相関関係を検出した Ward ら<sup>9)</sup> はこの原因として大型のスモルトほど遊泳速度が高く捕食者から逃避しやすいことを指摘している。これらの知見から, 海洋生活前期に回収された個体の平均スモルトサイズが放流群全体と比較して大型なのは, 放流直後の生残率が大型のスモルトほど高かったことによる可能性が考えられる。

ただし, 海洋生活前期に回収された個体のうち 90% 以上の個体がえりも周辺の定置網に混獲されたものであり, えりも周辺においては小型のスモルトは沿岸を, 大型のスモルトは沖合いを回遊することから,<sup>27,28)</sup> この定置網の設置位置による影響も考慮しなければならない。つまり, この定置網は離岸距離 300 m から沖合いに向かって設置されているため,<sup>27)</sup> これよりも岸寄りの経路を小型スモルトが通過したことで回収個体が大型のスモルトに偏った可能性も考えられる。この場合, スモルトサイズに依存した減耗は海洋生活の中期以降に起きたと結論される。しかしながら, 海洋生活後期の瞬間成長係数はスモルトサイズと負の相関関係にあることから, 海

洋生活後期においては放流から日数が経過するほどスモルトサイズに起因する体サイズの差は縮小すると考えられる。したがって, スモルトサイズに依存した減耗は遅くとも海洋生活中期までに起こるものと考えられる。

大熊・真山<sup>20)</sup> はサクラマスの降海期直前の体サイズと河川回帰時の体サイズに相関は認められないことを報告し, 河村ら<sup>19)</sup> もスモルトサイズの異なる 2 群間では河川回帰時の体サイズに差が認められないとしている。本研究の結果によると, スモルトサイズと瞬間成長係数との間には負の相関が認められ, 重回帰分析によるとスモルトサイズの差は海洋生活の開始 200 日後には解消されることが示された。北海道沿岸ではサクラマスを漁獲対象とした漁業は 1 月から 6 月に主に行われる。<sup>18)</sup> サクラマスのスモルトは春季に放流されるため, 多くの場合, 放流から漁獲まで 200 日以上経過することになり, 本研究の結果からスモルトサイズは漁獲体サイズには影響しないと推察される。サクラマスは一般に大型個体ほど市場価値が高いが, 本種の漁獲体サイズは個体変異が著しい。このためサクラマスの資源増殖では漁獲時の体サイズの大型化が重要な課題とされているが,<sup>26)</sup> 本研究の結果からは, 放流するスモルトサイズの大型化は漁獲体サイズの大型化には繋がらないと考えられる。

タイセイヨウサケにおいてもスモルトサイズが海洋での瞬間成長係数との間に負の相関を示すことが報告され,<sup>15)</sup> 同様の結果を得た Nicieza and Braña<sup>16)</sup> はこの原因について, 小型のスモルトによる成長補償が関係していると説明した。またアメマスのスモルトサイズと海洋での瞬間成長係数との間に負の相関を見出した Yamamoto ら<sup>14)</sup> も河川生活期に成長率の低かった個体, 即ち小型のスモルトは生産性の低い河川から生産性の高い海洋へ移行することで餌環境が改善されるとともに河川内での順位関係<sup>37)</sup> からも開放され高成長を示すようになると説明している。

一方, サケ科魚類の成熟体サイズは遺伝的な影響を受ける可能性が指摘されており,<sup>38,39,40)</sup> サクラマスでは大型の両親の子は小型の両親の子と比べスモルト期以降の成長が良く成熟時の体サイズが大きくなることが報告されている。<sup>40)</sup> また, 本種では河川回帰時の体サイズが河川により異なり,<sup>17)</sup> 移殖された場合でも河川回帰時の体サイズは母河川と同等であることが報告されている。<sup>41)</sup> これらの知見からサクラマスにおいてはスモルト期以降の成長の良否や成熟体サイズの決定に遺伝的要因が深く関与すると考えられる。このことから海洋生活後期に回収された群の瞬間成長係数がスモルトサイズと負の相関を示す原因を次のようにも説明できる。

スモルト期までの成長は河川生活期の餌条件や順位関係あるいは飼育下での給餌量や飼育密度などの生息環境の影響を強く受けるため, 遺伝的要因がスモルトサイズ

に及ぼす影響は少なく、小型のスモルトの中にも遺伝的に海洋生活期における成長が良い個体が含まれると予想される。こうした個体は海洋生活の開始以降に高成長を示すようになると考えられる。本研究の結果においても海洋生活後期に回収された個体のうちスモルト時の体重が40 g未満で、かつ放流から回収までの間の瞬間成長係数が1.4を超える高成長を示した個体が5個体みられる (Fig. 5c)。大型のスモルトのなかにも遺伝的に海洋生活期における成長が良い個体が含まれると予想されるが、海洋生活前期および中期の瞬間成長係数がスモルト時の体重と相関を示さないことから (Fig. 5a, b), こうした個体は海洋生活中期までの成長が良いと推測される。この原因としては、遺伝的に規定された成熟体サイズに近づくとその後の成長は停滞することが考えられる。以上をまとめると、小型スモルトの中に海洋生活期において高成長を示す個体が出現すること、および大型スモルトの成長が海洋生活後期に停滞することによって、スモルトサイズは瞬間成長係数と負の相関を示す可能性が考えられる。

今回の結果によると、放流したスモルトの回収率はスモルトサイズ40 gを境に顕著に上昇し、45 g以上では上昇しなかった。このことから、スモルト放流によるサクラマス資源増殖では、40 gから45 gのスモルトを放流種苗とすることが効果的であると考えられる。ただし、他のサケ科魚類では、海洋での生存率とスモルトサイズとの関係には海洋環境や年による環境変化も影響することが報告され、<sup>6,8,13,16)</sup> 例えばギンザケでは大きなスモルトの生存率が常に高いわけではなく、海洋環境が不適な年に限って大型のスモルトの生存率が小型のものと比べ相対的に高くなることが報告されている。<sup>6)</sup> 今後、サクラマスにおいてもスモルトサイズと海洋での生存との関係について環境変化を含めた分析を進め、資源増殖に適したスモルトサイズを検討する必要がある。

## 謝 辞

スモルトの海水馴致と放流にあたり、木直漁業協同組合および近隣の漁業者の皆様には多大なご協力をいただいた。青森県水産試験場および青森県水産技術普及指導所の職員の皆様をはじめ、北海道内外の漁業協同組合、水産技術普及指導所および水産庁さけ・ます資源管理センターの方々には標識個体の再捕報告をいただいた。ここに記して関係各位に深く感謝申し上げる。

## 文 献

- 1) Hoar WS. Smolt transformation: evolution, behavior, and physiology. *J. Fish. Res. Board Can.* 1976; **33**: 1233-1252.
- 2) 平野哲也. 通し回遊の生理機構. 「川と海を回遊する淡水魚」(後藤 晃, 塚本勝巳, 前川光司編) 東海大学出版会, 東京. 1994; 20-39.

- 3) Nicieza AG, Braña F, Toledo MM. Development of length-bimodality and smolting in wild stocks of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under different growth conditions. *J. Fish Biol.* 1991; **38**: 509-523.
- 4) 杉若圭一, 小島 博. 厚田川におけるサクラマス幼魚のスモルト化に及ぼす生息密度の影響. 北海道立水産孵化場研報 1984; **39**: 19-37.
- 5) Yamamoto S, Morita K, Goto A. Geographic variations in life-history characteristics of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*). *Can. J. Zool.* 1999; **77**: 871-878.
- 6) Holtby LB, Andersen BC, Kadowaki RK. Importance of smolt size and early ocean growth to interannual variability in marine survival of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1990; **47**: 2181-2194.
- 7) Unwin MJ. Fry-to-adult survival of natural and hatchery-produced chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) from a common origin. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1997; **54**: 1246-1254.
- 8) Koenings JP, Geiger HJ, Hasbrouck JJ. Smolt-to-adult survival patterns of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): Effects of smolt length and geographic latitude when entering the sea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1993; **50**: 600-611.
- 9) Ward BR, Slaney PA, Facchin AR, Land RW. Size-biased survival in steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*): Back-calculated lengths from adults' scales compared to migrating smolts at the Keogh River, British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989; **46**: 1853-1858.
- 10) Tipping J. Effect of release size on return rates of hatchery sea-run cutthroat trout. *Prog. Fish-Cult.* 1986; **48**: 195-197.
- 11) Kasugai K, Naito K, Misaka N, Kudo S, Aoyama T. Individual growth of released masu salmon, *Oncorhynchus masou*, in sea water. *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery* 1997; **51**: 53-56.
- 12) Miyakoshi Y, Nagata M, Kitada S. Effect of smolt size on postrelease survival of hatchery-reared masu salmon *Oncorhynchus masou*. *Fish. Sci.* 2001; **67**: 134-137.
- 13) Farmer GJ. Some factors which influence the survival of hatchery Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts utilized for enhancement purposes. *Aquaculture* 1994; **121**: 223-233.
- 14) Yamamoto S, Morita K, Goto A. Marine growth and survival of white-spotted charr, *Salvelinus leucomaenis*, in relation to smolt size. *Ichthyol. Res.* 1999; **46**: 85-92.
- 15) Skilbrei OT. Compensatory sea growth of male Atlantic salmon, *Salmo salar* L., which previously mature as parr. *J. Fish Biol.* 1990; **37**: 425-435.
- 16) Nicieza AG, Braña F, Relationships among smolt size, marine growth, and sea age at maturity of Atlantic salmon (*Salmo salar*) in northern Spain. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1993; **50**: 1632-1640.
- 17) 真山 紘. サクラマス *Oncorhynchus masou* (Brevoort) の淡水域の生活および資源培養に関する研究. 北海道さけ・ますふ化場研報 1992; **46**: 1-156.
- 18) Miyakoshi Y, Nagata M, Sugiwaka K, Kitada S. Commercial harvest of hatchery-reared masu salmon *Oncorhynchus masou* estimated by a coast-wide sampling program in Hokkaido, northern Japan, and the two-stage sampling schemes of landing. *Fish. Sci.* 2001; **67**: 126-133.
- 19) 河村 博, 神力義仁, 宮本真人, 安富亮平, 宮腰靖之, 工藤 智, 鷹見達也, 町田啓之輔, 小笠原 寛, 海老名功. サクラマスのスモルトのサイズは河川回帰率に影響するか. 魚と水 1998; **35**: 201-209.

- 20) 大熊一正, 真山 紘. サクラマス成長と鱗相に関する研究 2. 1982 年に回帰したスモルト放流魚の鱗相と成長. 北海道さけ・ますふ化場研報 1985; **39**: 17-25.
- 21) Mathews SB, Ishida Y. Survival, ocean growth, and ocean distribution of differentially timed releases of hatchery coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989; **46**: 1216-1226.
- 22) Henderson MA, Cass AJ. Effect of smolt size on smolt-to-adult survival for Chilko Lake sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1991; **48**: 988-994.
- 23) 松石 隆, 岸野洋久, 菅野泰次. 年輪の読み飛ばしを考慮した成長曲線の推定法. 日本水産学会誌 1996; **62**: 28-31.
- 24) 北海道立水産孵化場. 後志管内放流群の回遊特性. 「平成 12 年度事業成績書」北海道立水産孵化場, 北海道. 2002; 47-50.
- 25) 藤原 真, 宮腰靖之, 楠田 聡. 道南太平洋に注ぐ河川に放流した森池産サクラマス 1+ スモルトの降河行動. 魚と水 1994; **31**: 239-246.
- 26) 下田和孝, 山下幸悦, 中島美由紀, 小林美樹, 竹内勝巳, 新谷康二. 渡島管内におけるサクラマス 1+ スモルト放流魚の回遊と漁獲体サイズ. 魚と水 1998; **35**: 191-199.
- 27) 隼野寛史. サクラマスの海洋生活初期における研究 1. えりも沿岸における回遊時期と体長組成から見た分布特性. 北海道立水産孵化場研報 1995; **49**: 9-16.
- 28) 真野修一. 襟裳岬周辺海域に出現するサクラマス幼魚の回遊生態. 北海道立水産孵化場研報 1996; **50**: 17-28.
- 29) 三坂尚行, 内藤一明, 河村 博. 海水適応能を指標としたサクラマス幼魚の種苗性の評価. 魚と水 1998; **35**: 233-239.
- 30) Knutsson S, Grav T. Seawater adaptation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) at different experimental temperatures and photoperiods. *Aquaculture* 1976; **8**: 169-187.
- 31) Clarke WC. Evaluation of the seawater challenge test as an index of marine survival. *Aquaculture* 1982; **28**: 177-183.
- 32) Ruggerone GT. Consumption of migrating juvenile salmonids by gulls foraging below a Columbia River dam. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1986; **115**: 736-742.
- 33) Wood CC. Predation of juvenile Pacific salmon by the common merganser (*Mergus merganser*) on eastern Vancouver Island. 1: Predation during the seaward migration. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1987; **44**: 941-949.
- 34) Wood CC. Predation of juvenile Pacific salmon by the common merganser (*Mergus merganser*) on eastern Vancouver Island. 2: Predation of stream-resident juvenile salmon by merganser broods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1987; **44**: 950-959.
- 35) Kawamura H, Kudo S, Miyamoto M, Nagata M, Hirano K. Movements, food and predators of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) entering the coastal sea of Japan off northern Hokkaido in warm and cool years. *NPAFC Bulletin* 2000; **2**: 33-41.
- 36) Taylor EB, McPhail JD. Burst swimming and size-related predation of newly emerged coho salmon *Oncorhynchus kisutch*. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1985; **114**: 546-551.
- 37) Nakano S. Individual differences in resource use, growth and emigration under the influence of a dominatural habitat. *J. Anim. Ecol.* 1995; **64**: 75-84.
- 38) Refstie T, Steine TA. Selection experiments with salmon. III. Genetic and environmental sources of variation in length and weight of Atlantic salmon in the freshwater phase. *Aquaculture* 1978; **14**: 221-234.
- 39) Silverstein JT, Hershberger WK. Genetic parameters of size pre- and post-smoltification in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Aquaculture* 1994; **128**: 67-77.
- 40) 下田和孝, 山下幸悦, 小林美樹. サクラマスの成熟体サイズ大型化に関する人為選択の効果. 北海道立水産孵化場研報 2001; **55**: 7-12.
- 41) 宮腰靖之. 北海道北部河川に移殖放流されたサクラマスの回帰魚体サイズ. 北海道立水産孵化場研報 1999; **53**: 59-66.