

小河川での標識再捕によるサクラマス遡上尾数の推定

宮腰 靖之^{*1}・鷹見 達也^{*1}・春日井 潔^{*1}・大森 始^{*1, 2}
竹内 勝巳^{*1}・永田 光博^{*1}

Mark-Recapture Estimates of Escapements of Masu Salmon in a Small River

Yasuyuki Miyakoshi^{*1}, Tatsuya Takami^{*1}, Kiyoshi Kasugai^{*1}, Hajime Omori^{*1, 2},
Katsumi Takeuchi^{*1} and Mitsuhiro Nagata^{*1}

Abstract The numbers of masu salmon spawners *Oncorhynchus masou* returning to a tributary (Hidarimata River) of the Atsuta River, Hokkaido, in 1998 and 1999 were estimated by mark-recapture experiments. Adult masu salmon were captured by electro fishing in July and August, marked by placing a punch hole on the operculum, and released. Spawning grounds were surveyed in September, and marked and unmarked masu salmon spawners, including carcasses, were recovered. Numbers (\pm standard errors in parentheses) of masu salmon estimated by the Petersen method were 344 (± 80) in 1998 and 412 (± 61) in 1999. The recapture rates of the marked fish differed by gender, which would be caused by the difference in their post-spawning behavior. Spatial biases in the recapture rates were detected, as was the incomplete mixing of marked and unmarked fish indicated. Mark-recapture can be an effective method to estimate escapements of masu salmon in a small stream where intensive sampling is possible. Stream surveys should be arranged carefully to satisfy the assumptions of the mark-recapture method.

Key words : サクラマス, 親魚, 遡上, 標識再捕, Petersen 法

サクラマス *Oncorhynchus masou* は北日本における冬から春にかけての重要な漁業資源の一つであるが、近年の北海道沿岸での漁獲量には減少傾向がみられている。そのため、本種の増殖を目的とした種苗放流の技術開発が進められるとともに（真山, 1992; 宮腰, 2006）、河川に遡上したサクラマス親魚の採捕が禁じられるなど、自然再生産資源の増殖および保護が図られている。

水産資源の管理において、産卵親魚量の情報は最も基本的かつ重要な事項の一つである（松宮, 1996）。欧米では親魚の遡上尾数の情報に基づいたサケ・マス類の資源管理が行われており、推定方法についての議論も古くから重ねられてきた（Cousens *et al.*, 1982; Prouzet and Dumas, 1988）。サケ・マス類の親魚遡上尾数を推定する方法として、河道を横断するフェンスを用いた算定、航空機やヘリコプターを使った上空

^{*1} 北海道立水産孵化場 (Hokkaido Fish Hatchery, Kitakashiwagi 3-373, Eniwa, Hokkaido 061-1433, Japan)
^{*2} 現所属：北海道立網走水産試験場 (Hokkaido Abashiri Fisheries Experimental Station, Masu-ura 1-1-1, Abashiri, Hokkaido 099-3119, Japan)

からの算定、標識再捕、目視、魚群探知機の利用など、様々なものが研究されている (Irvine and Nelson, 1995)。魚種や河川により遡上時期、産卵場所、魚体サイズなどに違いがあるため、適切な推定方法も状況によって異なるが、一般に、フェンスを用いた算定が最も信頼性の高い推定方法とされている。しかし、フェンスの設置、維持には経費がかさみ、また、増水による破損や越流のために算定が不完全になることも少なくない。一方、標識再捕は大掛かりな器材を必要としないため、フェンスによる算定に代わる推定方法として頻繁に利用されている (Cousens *et al.*, 1982; Irvine and Nelson, 1995)。

一方、日本の河川に遡上するサクラマス親魚を定量的に調査した研究は非常に少ない。サクラマス親魚の河川への遡上は春季に始まり秋までの長期にわたる (待鳥・加藤, 1985)。また、遡上を始めたばかりのサクラマスは未熟な状態であり、脱鱗しやすいため、捕獲による損傷を受けやすい。このような特徴がサクラマス親魚の遡上尾数の把握を困難にしている。北海道さけ・ますふ化場 (1969) は1965年に北海道の146河川に遡上したサクラマス親魚の尾数を調べているが、その推定方法は現地調査などとされ、明確には記されていない。ウライと呼ばれる捕獲装置を使って産卵用親魚を捕獲している河川もあるが、増水時にはウライ

を越えて遡上する魚もいることから、捕獲効率を調べなければ、捕獲尾数が必ずしも遡上尾数の指標とはなり得ない。本州の河川ではサクラマスを対象とした漁業が行われており、そうした場所では漁獲尾数を資源量の指標として用いることも可能であるが (待鳥・加藤, 1985; 田子, 2000)、北海道の河川では漁業は行われていない。

著者らは1998年と1999年の2ヶ年、北海道日本海側を流れる厚田川の一支流において標識再捕によりサクラマス親魚の遡上尾数の推定を試みた。本報告ではその調査結果から、小河川でのサクラマス遡上尾数推定における標識再捕の有効性および留意点について議論する。

材料および方法

調査場所

調査河川として選定した厚田川は、日本海側を流れる延長29.8 km、流域面積253.6 km²の河川である。調査は厚田川水系で最も大きな支流である左股川で実施した。左股川は流路延長13.2 kmで、河口から約13 kmの地点で厚田川本流に合流する (Fig. 1)。左股川には上流から下流までの広い範囲でサクラマスの産卵床がみられ、特に上流域では毎年多くの産卵床がみら

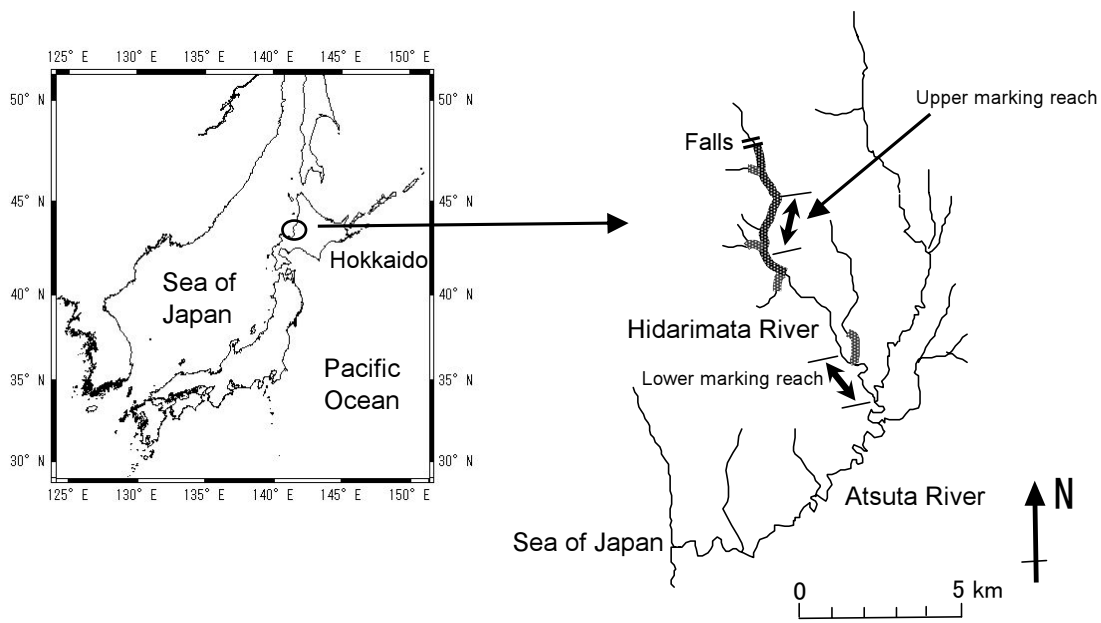


Fig. 1 The location of the Atsuta River in Hokkaido, northern Japan. Marking reaches and recovery reaches (shaded areas) in the Hidarimata River are indicated.

れる(杉若ら, 1999)。左股川にはいくつかの二次支流があり, そこにもサクラマスが遡上する。本流との合流点より約11 km 上流の地点にはサクラマスが遡上できない滝があるため, サクラマスの生息域はこの滝よりも下流の範囲である。左股川の川幅は下流部(本流との合流点近く)で10 m 程度, 上流部(滝の下流側)では4 m 程度である(1999年6月測定)。厚田川本支流は1965年に保護水面に指定されており, 周年, サクラマスを含むすべての水産動植物の採捕が禁じられている。また, 厚田川ではサクラマスの種苗放流は行われていないので, 本研究の対象とした個体はすべて自然繁殖によるサクラマスである。

標識放流

標識再捕調査は1998年および1999年の2ヵ年実施した。サクラマス親魚の採捕および標識放流は, 1998年には7月28~29日および8月11~12日の2回, 1999年には7月21~22日, 8月12~13日, 8月26日の3回実施した。親魚の採捕は本流との合流点から上流2.8 km の区間(下流標識区間と記す) および本流との合流点から7.4 km の地点から上流2.3 km の区間(上流標識区間と記す)の2つの区間で行った(Fig. 1)。採捕には主にエレクトロフィッシャー(Smith-Root社製, Model-12, DC 300V) および口径60cm のたも網を用い, エレクトロフィッシャーの使用が困難な深い淵では投網を使用した。採捕したサクラマスは外観から雌雄を判定し, 尾叉長およびPOH レングス(postorbital-hypural length: 眼窩の後端から下尾骨後端までの長さ)を記録した。POH レングスを測定したのは, サクラマスは産卵時期になると上顎長に雌雄差が生じると(真山, 1992), 雌では産卵行動により尾鰭が損傷し尾叉長を測定できない個体が多いためである(Anderson, 1996)。測定後, 標識として, 1穴ホールパンチ(書類に孔を開ける鋏)を用いて鰓蓋に直径6 mm の穴を開けた。穴を開ける位置を変えることにより標識した日と場所の識別ができるようにした。

再捕

厚田川でのサクラマスの産卵は8月下旬から9月にかけてみられる(杉若ら, 1999)。そこで, 9月上旬から毎週1回のペースで, 1998年は4回, 1999年は6回にわたってサクラマスの再捕を行った。サクラマスの産卵は調査河川の主に上流域および支流でみられたので, 再捕作業は上流標識区間と4つの二次支流で行った

(Fig. 1)。2人1組で下流から上流に向かって歩き, たも網を用いて生きた親魚や死骸を採捕した。産卵床を掘っている個体, 雌雄がペアになり産卵間近と思われる個体の採捕は避けた。採捕したサクラマスは雌雄, 標識の有無を確認し, POH レングスを測定した。これらの作業終了後, 後日の調査時に同じ個体を重複して調べないように, 背鰭基底部に番号入りディスクタグをつけて川に戻した。

遡上尾数の推定

サクラマス親魚の遡上尾数の推定にあたり, 標識および再捕のデータをそれぞれ合計し, Petersen 法のChapman による修正式(Ricker, 1975)を用いて推定値 N と分散 $V(N)$ を次式により計算した。

$$\hat{N} = \frac{(\sum M_i + 1)(\sum C_j + 1)}{\sum R_j + 1}$$

$$\hat{V}(\hat{N}) = \frac{(\sum M_i + 1)^2(\sum C_j + 1)(\sum C_j - \sum R_j)}{(\sum R_j + 1)^2(\sum R_j + 2)}$$

ここで, M_i は i 回目の標識尾数, C_j は j 回目の全採捕尾数(標識魚および未標識魚の合計), R_j は j 回目の標識魚の再捕尾数である。次に, 7~8月の標識率を $\sum R_j / \sum C_j$ により, 9月の標本抽出率を $\sum R_j / \sum M_i$ により推定した(Skalski and Robson, 1992)。

Petersen 法を用いる場合には, i) 個体群は閉鎖系であり, 移出(死亡を含む)や移入がない, ii) 標識の脱落や標識装着による死亡はない, iii) 標識魚と未標識魚はよく混合しており, すべての個体の捕られやすさは同じである(単純ランダムサンプリングによって捕られる), という仮定が前提となる(Ricker, 1975)。ここで, 仮定 i) については, 本調査では標識と再捕の間の死亡が起こり得る。このような時, Petersen 法では再捕時点の個体数推定はできないので(Schwarz and Taylor, 1998), 標識時点の個体数を推定した。仮定 ii) については, 標識後2ヶ月経つと鰓蓋が再生して穴が塞がる個体があるものの, その痕跡は十分に識別できるので(Miyakoshi and Kudo, 1999), 標識の脱落はないものとみなした。仮定 iii) の成否の評価は困難であるが, 次に述べる検定によりその一部を評価することとした。

標識魚と未標識魚の混合度合の評価

Petersen 法の仮定のうち, ランダムサンプリングの仮定が満たされていたかどうかを検証するため, 次

の二通りの χ^2 検定により、標識された個体が再捕場所に移動する際に一様に混合したかどうかを評価した。

1) 標識データを上流と下流の標識区間 (Fig. 1) に分け、それぞれの区間において標識された個体の再捕率を比較した (χ^2 検定)。

2) 再捕データを左股川と二次支流 (4支流の合計値) に分け、再捕場所間での標識魚の混入率を比較した (χ^2 検定)。

これらの χ^2 検定では有意水準を $P = 0.05$ として検出力も計算した (Dixon and Massey, 1983)。

結 果

標識放流および再捕

1998年は87尾、1999年には99尾のサクラマス親魚を採捕し、標識した (Table 1)。サクラマスは兩年とも7月には主に下流標識区間で採捕されたが、8月には下流での採捕尾数は少なくなり、上流標識区間で多くなった (Fig. 2)。標識したサクラマスの雌雄比は1998年が1.6 : 1、1999年は1.5 : 1であった (Table 1)。

Table 1 Numbers of masu salmon captured, Petersen estimates, and capture probabilities in the Hidarimata River in 1998 and in 1999

	1998				1999			
	Female	Male	Total	Ratio (female:male)	Female	Male	Total	Ratio (female:male)
Number of fish marked	54	33	87	1.6 : 1	60	39	99	1.5 : 1
Number of fish recovered	41	20	61	2.1 : 1	88	62	150	1.4 : 1
Number of marked fish recaptured	13	3	16	4.3 : 1	18	19	37	1.0 : 1
Petersen estimate	165	179	344	0.9 : 1	286	126	412	2.3 : 1
Standard error	35	72	80		57	23	61	
Coefficient of variation	0.21	0.40	0.23		0.20	0.18	0.15	
Probability of capture (Marking)	0.32	0.15	0.26		0.20	0.31	0.25	
Probability of capture (Recovery)	0.24	0.09	0.18		0.30	0.49	0.37	

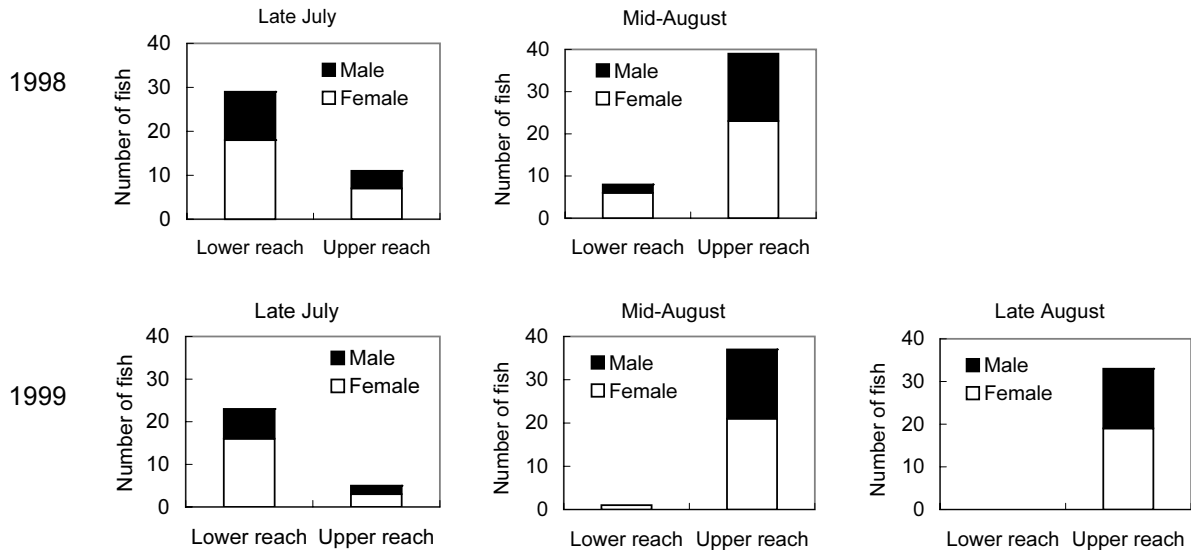


Fig. 2 Number of masu salmon captured and marked in the Hidarimata River in July-August 1998 and 1999.

9月の再捕時には、1998年は61尾、1999年は150尾のサクラマスを採捕した (Table 1)。採捕尾数のピークは、1998年には9月上旬から中旬、1999年には9月中旬から下旬にかけてみられた (Fig. 3)。このうち死骸として採捕されたものは、1998年は10尾 (すべて雌)、1999年は16尾 (雌14尾、雄2尾) であった。採捕されたサクラマスのうち標識魚は1998年が19尾 (雌16尾、雄3尾)、1999年は37尾 (雌18尾、雄19尾) であった (Table 1)。再捕時のサクラマスの雌雄比は1998年が2.1 : 1、1999年が1.4 : 1であった。調査をした2ヵ年とも、標識時と再捕時の雌雄比およびPOHレングスの平均値には有意な差はみられなかった (雌雄比 : χ^2 検定, $P > 0.05$, POHレングス : t検定, $P > 0.05$; Table 2)。

遡上尾数の推定

標識率は1998年および1999年それぞれ26%、25%とほぼ同じ値となったが、標本抽出率は1998年が18%、1999年が37%となり、標本抽出率には2年間で大きな違いがみられた (Table 1)、雌雄別にみると、標識率、標本抽出率ともに雄のほうが雌よりも年間の違いが大きかった。Petersen法によるサクラマス遡上尾数の推定値 (括弧内は±標準誤差) は、1998年は雌165 (±35) 尾、雄179 (±72) 尾、雌雄計344 (±80) 尾、1999年は雌286 (±57) 尾、雄126 (±23) 尾、雌雄計412 (±61) 尾であった (Table 1)。1998年には雄の標識魚の再捕尾数が3尾と少ないために推定精度は低く、変動係数は40%となった。

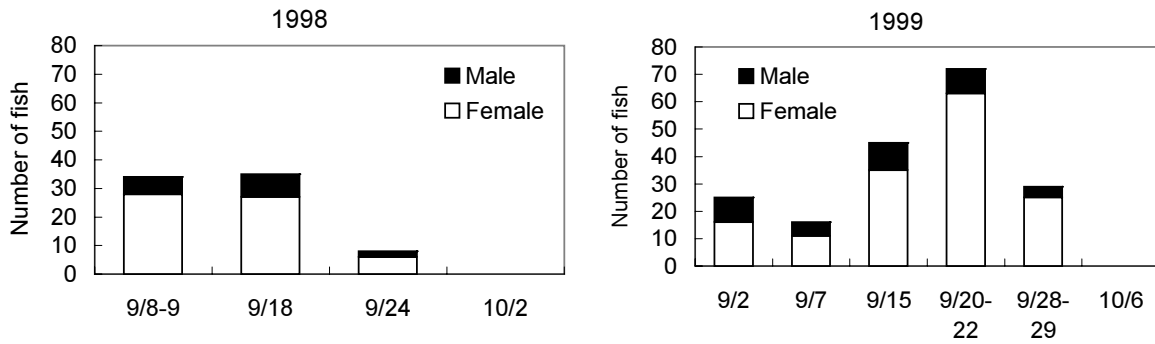


Fig. 3 Number of masu salmon recovered on the spawning grounds in the Hidarimata River in September-October 1998 and 1999.

Table 2 Post-orbital hypural lengths (cm) of masu salmon recovered on the spawning grounds in 1998 and 1999

Category	1998				1999			
	Female		Male		Female		Male	
	N	Mean ± SD	N	Mean ± SD	N	Mean ± SD	N	Mean ± SD
Marked	13	38.4 ± 3.4	3	32.3 ± 7.3	18	38.3 ± 3.0	19	33.3 ± 3.4
Unmarked	28	40.9 ± 5.1	17	35.9 ± 4.8	70	39.4 ± 3.3	43	34.7 ± 5.2
Total	41	40.1 ± 4.7	20	35.2 ± 5.2	88	39.1 ± 3.2	62	34.3 ± 4.8

* Differences in the length distributions were not significant ($P > 0.05$; Kolmogorov-Smirnov test) between marked and unmarked fish.

** The relationships between fork length (FL) and post-orbital hypural (POH) length in July-August were;
 1998; female: $FL(\text{cm}) = 3.92 + 1.13 \text{ POH}(\text{cm})$ ($R^2 = 0.968$, $P < 0.001$), male: $FL(\text{cm}) = -1.11 + 1.31 \text{ POH}(\text{cm})$ ($R^2 = 0.979$, $P < 0.001$)
 1999; female: $FL(\text{cm}) = 5.89 + 1.08 \text{ POH}(\text{cm})$ ($R^2 = 0.855$, $P < 0.001$), male: $FL(\text{cm}) = -0.65 + 1.30 \text{ POH}(\text{cm})$ ($R^2 = 0.984$, $P < 0.001$)

標識魚と未標識魚の混合度合の評価

標識場所による標識魚の再捕率，および再捕場所による標識魚の混入率には2ヵ年とも大きな違いがみられ (Tables 3&4)，1999年にはいずれの検定でも有意な差がみられた ($P < 0.05$)。一方，1998年には

有意な差はみられなかったが (検定1: $P = 0.116$ および検定2: $P = 0.171$)，サンプル数が少ないために， $\alpha = 0.05$ とした場合の検出力はそれぞれ0.34および0.27と低かった。

Table 3 Numbers and recapture rates of masu salmon marked in the upper or lower reaches in the Hidarimata River in 1998 and 1999

Marking site	1998				1999			
	No. fish marked	No. fish recaptured	No. fish not recaptured	Recapture rate	No. fish marked	No. fish recaptured	No. fish not recaptured	Recapture rate
Upper reach	50	12	38	0.24	68	34	41	0.50
Lower reach	37	4	33	0.11	31	3	21	0.10
Total	87	16	71	0.18	99	37	62	0.37

Table 4 Numbers and mark ratios of masu salmon recovered in the Hidarimata River or its sub-tributaries in 1998 and 1999

Recovery site	1998				1999			
	No. fish recovered	No. fish marked	No. fish unmarked	Mark ratio	No. fish recovered	No. fish marked	No. fish unmarked	Mark ratio
Hidarimata R.	33	11	22	0.33	106	32	74	0.30
Sub-tributaries	28	5	23	0.18	44	5	39	0.11
Total	61	16	71	0.26	150	37	113	0.25

考 察

1998年および1999年，厚田川支流左股川において標識再捕によりサクラマス親魚の遡上尾数の推定を試み，その結果，雌雄を合わせたサクラマス親魚の遡上尾数は1998年が344尾，1999年が412尾と推定された。変動係数はそれぞれ23%，15%であり，この値はサケ・マス親魚の遡上尾数の推定精度としては悪くないものと考えられた (Cousens *et al.*, 1982)。Petersen法による個体数推定では，推定精度は主として標識魚の再捕尾数に依存する (田中, 1998)。本研究は小規模河川で行われ，雌雄合わせて25~26%の標識率および18~37%の標本抽出率という高い強度のサンプリングができたことが，良好な精度での推定を可能にしたもの

と考えられる。本研究では対象とする個体群の大きさは300~400尾程度と大きくはないものの，小河川のため親魚の移動範囲が限られ，また，産卵後の弱った親魚は比較的容易に採捕できることから，標識再捕による推定に必要な再捕尾数を得ることができたものと思われる。

ただし，雌雄別に見ると，雄の遡上尾数推定の困難さが明らかとなった。雄の標識率，標本抽出率には2ヵ年で大きな差がみられ，標識魚の再捕尾数も1998年には雄は3尾しかなく，推定精度も低い結果となった (Table 1)。1998年の雄の遡上尾数推定値は雌よりも大きな数値となっているが (Table 1)，降海型サクラマス親魚の雌雄比 (待鳥・加藤, 1985) から考えて，また，本研究における採捕尾数からみても (Table 1)，雄が雌よりも多いとは考えにくい。した

がって、標識魚と未標識魚が十分に混合しておらず、その結果、1998年の標識魚の再捕率は低く（9%）、逆に1999年は高く（49%）なったものと考えられる。降海型のサクラマスは雌雄ともすべて産卵を終えた後に死ぬ。雌は産卵後、産卵床の周辺にとどまり、やがて衰弱して死に至る（長内・大塚, 1967）のに対して、雄は産卵時期の河川内での移動範囲が広いものと考えられる（Miyakoshi *et al.*, 2003）。本研究でも、死骸として見つかったものは大半が雌であった。このような河川内における産卵後の親魚の行動が標本抽出率の雌雄差あるいは標識魚と未標識魚の混合度合の雌雄差に少なからず影響しているものと考えられる。サケ・マスの雌雄間の捕られやすさの違いは遡上尾数調査においてしばしば見受けられる現象であり（Farwell *et al.*, 1996; Schwarz and Taylor, 1998）、遡上尾数は雌雄別に推定する必要があるものと考えられる。

標識再捕によって合理的な推定値を得るためには前提となる仮定が満たされることが不可欠であり、標識魚と未標識魚が一樣に混合する、あるいはランダムなサンプルが得られることが重要である（Ricker, 1975; 田中, 1998; 北田ら, 2001）。本研究では標識場所による再捕率の違い、あるいは再捕場所の違いによる標識魚の混入率の違いを比較することによって、ランダムサンプリングの仮定の一部を検証した。その結果、1999年には標識場所による再捕率や再捕場所による標識魚の混入率には有意な差がみられた。1998年はサンプル数が小さく、検出力が低いため有意な差は見出せなかったが、やはり標識場所による再捕率や再捕場所による標識魚の混入率に大きな違いがみられた。これらにより、標識魚と未標識魚が場所によって、十分に混合していない可能性が示唆された。親魚の遡上尾数の調査事例の多い北米でもサンプリングの偏りを評価した研究例がみられ（Schubert, 1992）、本研究で示した以外にも、データからランダムサンプリングの仮定を検証する方法はいくつも考えられる。サクラマス親魚に限らず、ランダムサンプリングの仮定を満たすことは容易でないことも多い（北田ら, 2001）。調査河川における採捕場所、採捕時期や間隔、漁具など綿密に検討し、採捕に偏りが生じないように、そしてランダムなサンプルが得られるような調査計画を組む必要がある、本研究で一例を示したように標識再捕の仮定の成否を事後に評価することも重要であろう。

要 約

1. 1998年と1999年に厚田川支流左股川において標識再捕調査を行い、サクラマス親魚の遡上尾数を推定するとともに、小河川での遡上尾数の推定における標識再捕の有効性について議論した。
2. 標識放流は7月下旬から8月下旬にかけて行い、1998年は87尾、1999年は99尾を標識した。9月に再捕を行い、1998年は採捕された61尾のうち16尾、1999年は採捕された150尾のうち37尾が標識魚であった。
3. Petersen 法によるサクラマス遡上尾数の推定値（括弧内は±標準誤差）は、1998年は雌165（±35）尾、雄179（±72）尾、計344（±80）尾、1999年は雌286（±57）尾、雄126（±23）尾、計412（±61）尾であった。
4. 小河川では親魚の移動範囲は限られ、また、産卵後の弱った親魚は比較的容易に採捕でき、産卵時期の親魚に対する採捕効率18～37%であった。
5. 雄の標識率および再捕率は2ヵ年で大きく異なり、産卵時期の雌雄の行動の違いが標本抽出率や標識魚と未標識魚の混合度合の雌雄差に影響したのと考えられた。
6. 1999年には標識場所間での再捕率および再捕場所間での標識魚の混入率に有意な差がみられたことから、標識再捕調査においては採捕に偏りが生じないように、そしてランダムなサンプルが得られるように調査計画を組むことが重要であると考えられた。

謝 辞

北海道立水産孵化場の青山智哉氏、安藤大成氏、小林美樹氏、小山達也氏、隼野寛史氏、三坂尚行氏、宮本真人氏、杉若圭一氏、山本勝博氏には野外調査にご協力をいただきました。厚くお礼申し上げます。

文 献

- Anderson, R. O. and Neumann, R. M. (1996). Length, weight, and associated structural indices. In: Fisheries Techniques, 2nd edition (B. R. Murphy, and D. W. Willis, eds.), pp.

- 447-482. American Fisheries Society, Bethesda.
- Cousens, N. B. F., Thomas, G. A., Swann, C. G. and Healey, M. C. (1982). A review of salmon escapement estimation techniques. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, No. 1108.
- Dixon, W. J. and Massey, F. J., Jr. (1983). Introduction to Statistical Analysis, 4th edition. McGraw-Hill, New York.
- Farwell, M. K., Kalnin, L. W. and Lotto, A. G. (1996). Estimation of the 1994 Harrison River chinook salmon escapement. *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, No. 2379.
- 北海道さけ・ますふ化場 (1969). 北海道河川遡上マス調査記録. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, 23, 29-44.
- Irvine, J. R. and Nelson, T. C. (1995) Proceedings of the 1994 salmon escapement workshop plus an annotated bibliography on escapement estimation. *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, No.2305.
- 北田修一・関谷幸生・横田賢史 (2001). 水槽実験による Petersen 法の実用性の検討. 日本水産学会誌, 67, 203-208.
- 待鳥精治・加藤史彦 (1985). サクラマスの産卵群と海洋生活. 北太平洋漁業国際委員会研究報告, 43, 1-118.
- 松宮義晴 (1996). 水産資源管理総論. 水産研究叢書46, 日本水産資源保護協会, 東京.
- 真山 紘 (1992). 北海道におけるサクラマス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・ますふ化場研究報告, 46, 1-156.
- 宮腰靖之 (2006). 北海道におけるサクラマスの放流効果および資源評価に関する研究. 北海道立水産孵化場研究報告 60, 1-64.
- Miyakoshi, Y. and Kudo, S. (1999). Mark-recapture estimation of masu salmon escapement and implications for sample collection on the spawning grounds. *North American Journal of Fisheries Management*, 19, 1108-1111.
- Miyakoshi, Y., Takami, T., Takeuchi, K., Omori, H., Nagata, M. and Irvine, J. R. (2003). Sampling of masu salmon, *Oncorhynchus masou*, spawners on the spawning grounds: is carcass sampling effective as a mark-recovery method? *Fisheries Management and Ecology*, 4, 273-275.
- 長内 稔・大塚三津男 (1967). サクラマスの生態に関する研究1 遡河サクラマスの形態と産卵生態について. 北海道立水産孵化場研究報告, 22, 17-32.
- Prouzet, P. and Dumas, J. (1988). Measurement of Atlantic salmon spawning escapement. In: Atlantic Salmon: Planning for the Future (D. Mills and D. Piggins, eds.), pp. 325-343. Timber press, Portland.
- Ricker, W. E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, No. 191.
- Schubert, N. D. (1993). Enumeration of the 1988-1992 Squamish River chinook salmon escapement. *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, No. 2187.
- Schwarz, C. J. and Taylor, C. G. (1998). Use of the stratified-Petersen estimator in fisheries management: estimating the number of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) spawners in the Fraser River. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55, 286-296.
- Skalski, J. R. and Robson, D. S. (1992). Techniques for Wildlife Investigations: Design and Analysis of Capture Data. Academic Press, San Diego.
- 杉若圭一・竹内勝巳・鈴木研一・永田光博・宮本真人・川村洋司 (1999). 厚田川におけるサクラマス産卵床の分布と構造. 北海道立水産孵化場研究報告, 53, 11-28.
- 田子泰彦 (2000). 神通川と庄川におけるサクラマス親魚の遡上範囲の減少と遡上量の変化. 水産増殖, 47, 115-118.
- 田中昌一 (1998). 水産資源学総論 (増補改訂版). 恒星社厚生閣, 東京.