

## サクラマス *Oncorhynchus masou masou* のスモルト化に関する生理生態学的研究およびその増殖事業への応用 (学位論文)

河村 博

積丹町農林水産課

Ecological and physiological studies on masu salmon *Oncorhynchus masou masou* smoltification and applied technology for masu salmon stock enhancement (Doctoral thesis)

HIROSHI KAWAMURA

Shakotan-cho, Agriculture, Forest and Fisheries Section, Shakotan, Hokkaido, 046-0292, Japan

Masu salmon *Oncorhynchus masou masou* is an important fish not only for the coastal fisheries off the northern part of Japan, but also for recreational fishing in inland waters and the coastal waters off northern Japan. On the other hand, masu salmon stocks have been decreasing since the 1980s. Although the main reason is loss of the riverine habitat due to human activity, another cause is the lack of information on the biological features of wild populations for the improvement of masu salmon stocks. Objectives of this study are to examine the movement and growth of wild masu salmon juveniles, to define the ecological and physiological process of the smoltification of wild populations, to show the effect of external factors (water temperature and daylength) and internal factors (genetics) on the smoltification and to discuss the mechanism of smoltification, and to develop smolt release technology for stocking.

Eighteen stream populations from Hokkaido and Honshu in Japan, and one strain from the domesticated masu salmon were used for the field examination and rearing experiment from 1981 to 1996.

The diel behavior of emerging fry from the experimental incubator showed greater activity at nighttime than in the daytime during the early period of emergence. Fry from the eyed egg deposition under the three stream beds distributed mainly at 1 km downstream and were dispersed to 8 km downstream.

Individual marking release-recapture surveys were conducted to investigate the Specific Growth Rate (SGR) for body length of wild juveniles. The SGRs held at high levels in the first spring to summer and decreased in autumn, and rapidly increased in the following spring.

Wild juveniles with an individual tag in the upper and middle reaches of the Atsuta River showed that the middle reach group were larger in size, and had a higher SGR and a low remaining ratio in autumn. The middle reach group was considered to be the main component of smolt. Comparing the large parr group with the small group in the SGRs from the two populations, there was a significant difference in SGRs in the Shimonahutoro River in autumn but not in the Yobetsu River in summer. The peak of smolt migration was earlier in the southern streams from May to early June than in the northern streams in June.

The developmental process of smoltification in wild juveniles was morphologically classified into six stages: the yellowish parr in winter and early spring, the silvery parr in autumn and spring, the presmolt, the midsmolt, the fullsmolt and the small parr in spring. Biological features of the smoltification, SGR, serum thyroid hormone (T4) concentration and seawater adaptability were tested on wild juveniles in smolting. The SGRs increased from the beginning of smoltification at the stage of the presmolt. Although serum T4 levels were at a high level during the smoltification, seawater adaptability showed a high quality at the stages of the midsmolt and the fullsmolt. The number of chloride cells on gill lamellae from the southern wild population histologically began to increase in March but the height of the follicle cells in the thyroid gland increased from April. The peak

of seawater adaptability coincided with the peak of the seaward migration of smolt. Although there was no clear tendency in the deal fluctuations of serum T4 from migrating smolt, the surge of serum T4 was observed in one stream after rainfall. The surge was considered to depend on the turbidity from the rainfall. Annual fluctuations in the composition of the smolting stage were observed in one stream and showed that water temperature affected the development of smoltification of wild juveniles.

The SGR, smolt timing, smolting ratio, seawater adaptability and serum T4 were examined under artificial conditions to show the effect of water temperature, daylength (photoperiod) and population genetics on the smoltification of masu salmon. The results showed that a high water temperature (8°C) promoted smolting but a low water temperature (2°C) inhibited smolting in the wintering wild juveniles. A short term daylength (8L16D; daytime for 8 hours and nighttime for 16 hours) treatment did not inhibit smolting in this season. The two siblings of juveniles under the three constant daylengths (16L8D, 8L16D, 4L20D) at 8°C WT from emergence to smolting showed that the long term daylength (16L8D) treatment inhibited smolting. On the other hand, the modified three daylength experiments (14L10D, 12L12D, 10L14D) under an 8°C WT with transferring on a differential season (July, August, September, October, December and January) indicated that the 14L10D treatment in July, August and September inhibited smolting, and although the 12L10D and 10L14D treatments in July, August and September were 100% smoltified (except 10L14D on July), the smolting ratio decreased thereafter. Therefore, the juvenile response for daylength had changed between September and October, and the critical daylength for the response was located between 14L (daytime for 14 hours) and 12L (daytime for 12 hours). It is strongly suggested that the critical point might be the autumnal equinox.

Because the juveniles from the three stream populations indicated the inherent change of smolting features under the same rearing conditions, it was shown that the smoltification of the population was genetically controlled. Moreover, it was confirmed that the F1 hybrid had an intermediate peak of smolt timing between the two offspring from each parent.

The results indicate that the smoltification of wild masu salmon is controlled by the following smolting process and mechanism. Underyearing juveniles are inhibited from smolting due to a long daylength (more than 14L) in summer and they arrive at the critical point in daylength between 14L and 12L in autumn. It is likely that the autumnal equinox turns on a genetic switch of smoltification. The low water temperature (less than 2°C) inhibits the advance of smolting in winter and the juveniles develop the smoltification with genetic smolt run timing due to the rising water temperature and the increasing daylength in the following spring. On the other hand, the southern populations in Honshu and Kyushu, Japan, which consist of only the riverine form, are considered to have turned on the maturation switch regardless of smolting at the autumnal equinox.

The experimental smolt release with large (13.6cm, 27.6g) and small (12.9cm, 21.0g) smolt groups and the ecological coastal research showed the effect of large smolt on survival and the difference in feeding ecology between the large and small smolt. The large smolt group had a higher survival (0.165%) from the release to adult return in the river than the small group (0.067%). Although the two smolt groups fed on sand lance *Ammodytes personatus* larvae in coastal waters, oceanic zooplankton was mainly available for the large smolt. It was confirmed that the large smolt release was better than the small smolt among the same populations.

This study showed the high growth rate at the presmolt stage in smolting and the surge of serum T4 of migrating smolt after the rainfall. These are considered useful indicators of the evaluation for smolt quality and release timing. Therefore, it is important that we monitor not only coastal environments, but also the growth rate of juveniles and stream conditions. And careful monitoring of the relationship between the smolt and other organisms in coastal waters is also required in order to observe the influence of smolt cannibalism.

キーワード：遺伝, 光周期, サクラマス, 生態生理, 水温, スモルト化, 野生魚, 増殖事業

## 序章 サクラマスの生活史とスモルト化

サクラマス *Oncorhynchus masou masou* は、サケ属 Genus *Oncorhynchus* のなかで進化系統学的に古いタイプとされ、その自然分布も北太平洋のアジア側に限られており、更新世の古日本海地域で分化したと考えられている (Neave, 1958; 西村, 1980)。またサクラマスは我が

国の沿岸漁業資源として重要な位置を占めており、内水面の漁業および遊漁資源としても大切なサケ科魚である (河村, 2008)。さらにサクラマスは内水面の養殖対象種として、ニジマス *O. mykiss* とならぶ冷水魚養殖の重要種であり、溪流釣りの対象種としても古くから親しまれてきた。他方、地球環境に対する意識の高まりとともに、

遡河回遊魚としてサケ属が示す，河川上流域と海域を移動する生態特性に注目して，サクラマスを物質循環の担い手あるいは環境の指標種として位置づける考え方も強くなってきた（帰山，2005）。このようにサクラマスは，産業種としてもサケ属の系統進化を理解するうえでも重要な，我が国在来のサケ科魚と言える。

「水産事項特別調査」報告書（秋道，1992）によると，明治時代に沿岸漁獲を除いて地域的に年間100トンレベルの漁獲量があったとされる我が国内水面のサクラマス資源は，最近では全国レベルで減少し，沿岸のサクラマス漁獲量も減少傾向に歯止めがかからないのが現状である（河村，2008）。このようなサクラマス資源の減少には，陸水の生息環境の改変および破壊が深く関わっていることは否定できないが，サクラマス資源の維持保全ならびに資源増殖を図る上で重要な本種の生物学的特性が，十分に理解されていない状況も，効果的な資源回復および安定的な資源維持に結びつかない原因のひとつと考えられる。従って，サクラマスの生物学的特性に関する研究は，本種の資源保全学および資源増殖学の基礎を固めるうえで欠かすことができないことは言うまでもない。

本研究は，サクラマス幼魚が生活場所を川から海へ変えるときに起きる，形態学的，生理学的，生化学的，行動学的な一連の変化（Hoar, 1976 ; Wedemeyer *et al.*, 1980），すなわちスモルト化（銀化変態）に関して，その環境調節因子である水温および日長の影響を，野外における生理生態学的研究と飼育実験によって明らかに

することを目的とした。さらに得られた結果に基づいて，サクラマスの幼魚放流技術を確立し，より効果的な増殖技術の改善に資することを究極の目的とした。

第1章では野生スモルトを中心にサクラマス幼稚魚の移動，分散および成長について明らかにした。第2章では，スモルト化過程における野生魚の甲状腺ホルモン，成長速度および海水適応能を分析して，生理学的変化がサクラマスの生活様式および行動に及ぼす影響について調べた。第3章では，飼育実験によりスモルト化に及ぼす外部環境要因（水温と光周期）と内部要因（遺伝的形質）の効果と作用機序について明らかにした。第4章では，河川に放流した大型および小型スモルトの沿岸生活と回帰状況を調べた。第5章ではこれらの結果に基づき，環境要因がサクラマスのスモルト化に及ぼす影響およびサクラマスの増殖事業について検討し総合考察を行った。

### サクラマスの生活史

北海道に分布するサクラマスの基本的な生活史は遡河回遊性に分類される（帰山，1994）。北海道に生息するサクラマスの生活史は，大野（1933）により初めて報告され，銀毛ヤマベがサクラマスの降海型幼魚であること，沿岸で漁獲されるホンマスがサクラマスの降海型未成魚であることが明らかにされた。

サクラマスの一般的な生活史をFig.1に模式的に示した。サクラマスの成魚は河川で秋に産卵後，稚魚が翌春に産卵床から浮上する。その後1年以上の河川生活を

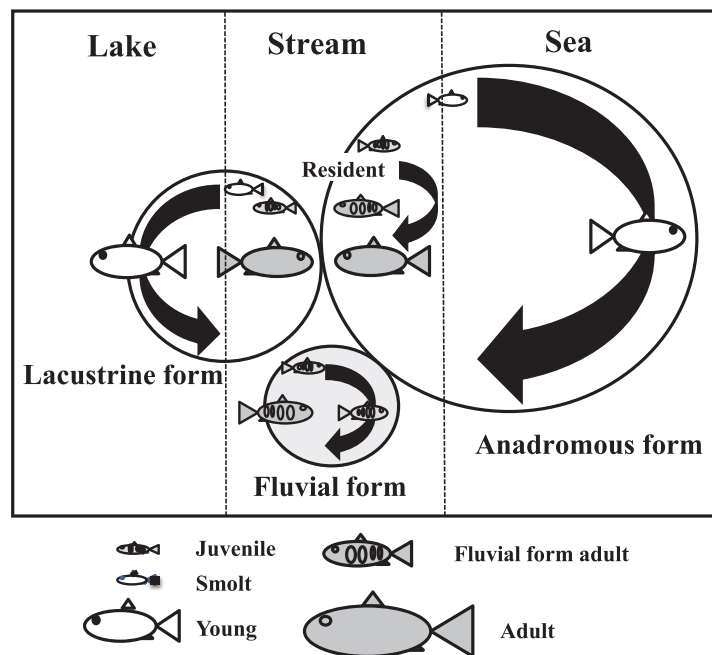


Fig. 1 Schematic diagram of life history of masu salmon, *Oncorhynchus masou masou* showing the three forms. The lacustrine form is not spontaneous in Japan. The form is artificially produced due to dam construction or seeding planting in lakes.

た幼魚の過半が春に川を下り、海洋で1年間の未成魚生活を経た後、成魚として春から初夏にかけて川を遡上する。成魚は河川で急速に成熟が進み、秋の降雨増水を利用して川の上流域あるいは支流に移動後、そこで産卵し死亡する。このような生活史は「降海型」と定義される。一方、河川生活第1年目の雄幼魚の一部で、初夏6月までに一定体サイズに成長した個体が、その年秋に成熟して遡上親魚の産卵に加わることが報告されている(宇藤, 1976, 1977)。これらの早熟雄個体は、「河川残留型」と呼ばれる(久保, 1980)。河川残留型は降海することなく複数年にわたり河川で成熟する(大野, 1933)。

本種の寿命は、基本的に3年間である(Mayama, 1990)。ただし、河川生活第1年目の降海型幼魚は、越冬前までに一定の体サイズに達しなかった個体が、さらに1年間以上の河川生活を経て降海する(久保, 1980)。北海道北部の河川では、浮上後2年以上の河川生活を経た幼魚が降海する可能性も報告されている(Hayano *et al.*, 2003)。

北海道では、降海型幼魚(スモルト)を銀毛ヤマベ、河川残留型および幼魚一般をヤマベと呼び、スモルトは降海期に北海道内水面漁業調整規則により保護されている。

このように北海道に分布するサクラマス我的生活史は遡河回遊魚のそれと一致するが、北海道外に生息するサクラマスの生活史は若干異なる。分布南方域に生息する本種的生活史は、基本的に雌雄とも河川で完結され、降海型は観察されない。その寿命は基本的に3年でヤマメと呼ばれ、その生活史は「河川型」と称される(Kimura, 1989)。

サクラマスの生活型には、このほかに湖沼あるいはダム湖とその流入河川を生活の場とする降湖型がある(長内, 1982)。しかし降湖型サクラマスは、自然分布がこれまで確認されておらず、海との連絡が絶たれた自然湖沼または魚道のない大型ダム湖への移植から派生したものと考えられている(大野・安藤, 1932; 長内, 1982)。

北海道産サクラマスの生活史を野外および飼育施設から得た資料に基づき整理した久保(1980)は、本種的生活史段階を、稚魚期、幼魚期、沿岸回遊期、沖合回遊期および遡上期に区分するとともに、幼魚期の降海型・河川残留型分岐に関する過程を相分化と位置づけた。さらに、放流後の幼稚魚の生態・回帰調査から真山(1992)は、北海道産サクラマスの詳細な河川生活様式を明らかにした。極東沿岸に分布する降海型サクラマスの海洋生活は、オホーツク海および日本海が主要な生息海域であるが(Tanaka, 1965)、オホーツク海が降海幼魚・未成魚の成育場であるのに対して、日本海の中部海域は越冬海域と

して利用されることが、沖合標識放流・再捕調査で明らかにされた(Machidori and Kato, 1984; 佐々木, 1988; Kato, 1991)。他方、北海道産サクラマスの越冬海域は、津軽海峡周辺および北海道胆振地方沿岸であることが明らかにされている(内藤, 1998; 真山ら, 2005)。またサクラマス海洋生活期間が1年間であることが、幼稚魚標識放流・再捕試験から確認されている(真山, 1992)。

以上のことから、サクラマスの生活史は降海型と河川型の生活2型を持つこと、サケ属魚類の中でも河川に依存する生活期間が長いこと、海洋生活期の回遊範囲が狭く限られていることが特徴と言える。

### スモルト化

サケ属はイワナ属(Genus *Salvelinus*)やサルモ属(Genus *Salmo*)と同じように、河川生活期に個体発生に伴う移動を行うことが知られている(Godin, 1981)。たとえば稚魚の産卵床から流水域への浮上、幼稚魚の産卵場所から新しい生活場所への移動分散、成魚の産卵場所への移動などを上げることができる。サクラマスでは、生活場所を河川から海洋へ移行するため、幼魚の降海移動が知られている(久保, 1976; Kato, 1991; 真山, 1992)。サクラマスは降海移動に先立って海洋生活に適応した形態学的、生理学的、行動学的な一連の変化が生じる(Hoar, 1976; Wedemeyer *et al.*, 1980)。この変化過程はスモルト化(銀化変態)、変化した個体はスモルト(銀化幼魚)と定義される(山内・高橋, 1987; 平野, 1994)。

久保(1974)は、北海道産サクラマスの生活型分岐を相分化と定義して発育過程を整理した。それによるとスモルト化過程の進行に伴い、体表の銀白化と体側に観察されるパーマークの消失、背びれ先端部および尾鰭後端部の黒化および肥満度の低下が認められる。これらの外部形態的特徴の進行具合により、久保はスモルト化の始まりから降海盛期のサクラマス幼魚を、「銀化パー」(体表の銀白化が観察され始めたスモルト化未発達段階にある幼魚)、「前期スモルト」(スモルト化の兆候である体表の銀白化がみられるが、背鰭尾鰭の黒化がわずかにみられる幼魚)、「中期スモルト」(さらに体表の銀白化が進み鰭の黒化も明瞭になるがパーマークが観察される幼魚)および、「後期スモルト」(スモルト化が完成した幼魚で体側のパーマークは観察されない)の4段階に区分した。本研究では、久保(1974, 1980)の発育段階を一部改変して、「後期スモルト」を「フルスモルト」にあらためる(Table 1)。その理由は、後期スモルトがすでにスモルト化盛期を過ぎた段階であるとの誤解を与えることから、スモルト化盛期をよりの確に示す用語としてフルスモルトとした。スモルト化盛期を過ぎた段階の



**Table 1** Classification and the criteria of smolting stages for wild masu salmon, *Oncorhynchus masou masou* juveniles. Smoltification commenced morphologically at the stage of presmolt and completed at the fullsmolt stage. Small parr is unable to smolt in this season.

Stage	Season	body color	Parr mark	Blackening the edge of dorsal and caudal fins	Condition factor
Yellowish parr	Winter and early spring	Back is black, body is yellowish	Distinct	Invisible	High
Silvery parr	Autumn and spring	Body is bright white, somewhat silvering	Distinct	Invisible	High
Presmolt	Spring	Body is silvering	Distinct	Somewhat blackening	Decreasing
Midsmolt	Spring	Advanced silvering	Somewhat visible	Advanced blackening	Low
Fullsmolt	Spring	Completely silvering	Disappear	Completely blackening	Low
Small parr	Spring	Body is bright white	Distinct	Invisible	High

幼魚は、本論では「脱スモルト」と定義する。

降海型のサケ属およびサルモ属が示すスモルト化は、外部形態学的変化にとどまらず、生理学のおよび行動学的変化も伴う。スモルト化に内分泌学的制御が深く関わっていることはよく知られている (Folmar and Dickhoff, 1980 ; Barron, 1985)。スモルト化過程では、血中の甲状腺ホルモン (T4)、成長ホルモン、副腎皮質ホルモンのコルチゾルなどの濃度上昇が複数の魚種で観察され、スモルト化に関する内分泌学的作用も示唆されている (山内・高橋, 1987 ; Clarke and Hirano, 1995 ; Bjornson, 1997 ; Dickhoff *et al.*, 1997)。特に甲状腺ホルモンは幼魚の体表の銀白化に深く関係するホルモンであり (Ura *et al.*, 1994)、成長ホルモンがスモルトの浸透圧調節に関係するホルモンとして海水適応能の発達に関わること、そしてコルチゾルが浸透圧調節に機能する鰓の塩類細胞 (Chloride cell) の発達に関係することなどが知られている (Clarke and Hirano, 1995)。

行動学的には、河川生活期幼魚が「なわばり」を形成し排他的行動を示す一方で、スモルトは「群れ」行動をとること、サクラマスのこのような行動変化は内分泌の挙動と一致することが報告されている (岩田・小島, 2008)。我が国におけるサクラマスのスモルト降海時期は、南方域で早く北方域では遅い傾向を示すが (Machidori and Kato, 1984)、北海道では南部河川で4月から5月、北部河川で5月から6月と考えられている (杉若・小島, 1984 ; 杉若, 1991 ; 杉若・鈴木, 1994)。しかし、自然河川におけるスモルトの生態学的知見は必ずしも十分とは言えないのが現状である。

サクラマスを含むサケ属のスモルト化が、形態学的、生理学のおよび行動学的な一連の変化であることが明らかになったが、その発育段階における諸変化の関連が充分明らかにされたとは言えない。特に、自然河川におけ

る野生集団のスモルト化に関する知見が不足している。従って、自然河川に生息する野生サクラマスのスモルト化を生理生態学的に明らかにすることが必要と考える。さらに、スモルト化に関わる環境調節因子の作用機序を明らかにすることにより、サクラマス人工増殖技術の改善が図られると考える。

### 第1章 河川生活期における幼稚魚の成長と移動

降海型幼魚のスモルト化に成長が密接に関わるとの報告が古くから知られている (Elson, 1957 ; Johnston and Eales, 1970)。北海道産サクラマスにおいても久保 (1980) および眞山 (1992) により河川生活第1年目幼魚の成長と生活型との関係が実証されている。それによると、北海道では第1年目の初夏に、成長が進んだ雄幼魚の一部が成熟を開始し河川残留型に分かれる一方、残りの雌幼魚と非成熟雄幼魚の大部分が、第1年目秋までに降海型となる。降海型に分かれる体長 (尾叉長) は越冬前期で10cm前後 (眞山, 1992)、河川残留型のそれは7月で7cm以上とされている (宇藤, 1976)。これら両型に分かれなかった小型幼魚は、さらに1年間以上の河川生活を経てどちらかの生活型に移行するとされる。一方、サクラマスと類似した回遊様式を示すタイセイヨウサケ *Salmo salar* では、飼育第1年目の秋の体長頻度分布から、降海型と非降海型が明瞭に分けられること、この2グループ間では成長速度、酸素消費量、食物摂取に相違が認められることが明らかにされている (Thorpe *et al.*, 1980, 1982 ; Higgins, 1985)。しかし、野生集団のサクラマス幼魚の成長を季節的に調べた例は少なく (小島・杉若, 1979)、自然河川におけるサクラマス幼魚の成長様式と降海型が出現する関係を明らかにする必要がある。

サクラマスを含むサケ属幼稚魚は、生活史の中で個

体発生に伴う移動を行うことが知られている (Godin, 1981)。しかし、これまでに調べられたサクラマス幼稚魚に関する移動は、河川型あるいは河川放流した幼稚魚に関するものがほとんどであり (田中ら, 1971; 石田ら, 1979; 眞山, 1992; 久保田ら, 2001; Sakata *et al.*, 2005)、北海道産野生集団の移動を調べたものはほとんど見あたらない (Takami *et al.*, 1998)。サクラマスにとって、河川生活第1年目の夏季は稚魚の移動分散が終わり、幼魚定着期に移行した発育段階とされ、成長が見込める時期とされている (眞山, 1992)。移動分散後の幼魚の河川分布から久保 (1976) は、中下流域の移動群が降海型に分かれる主群であると示唆したが、夏季における幼魚の河川分布について充分明らかにされたとはいえない。

サクラマスのスモルト降海時期に関しては、南方河川で早く北方河川で遅いとされ、北海道の道南・道央域では4月から5月、道北・道東域では5月から6月とされる (杉若・小島, 1979; 杉若, 1991; 杉若・鈴木, 1994)。しかし、自然河川における本種野生集団のスモルト降海時期を明らかにした研究は少なく、厚田川 (道央日本海) および下苗太路川他に関する報告があるに過ぎない (杉若・小島, 1979, 1980; 杉若, 1991; 杉若・鈴木, 1994)。

本章では、稚魚期の移動に関して、疑似産卵床装置を用いて稚魚の浮上移動と昼夜の浮上行動および自然河川における発眼卵の人工埋設試験による浮上後の移動分散を明らかにし、自然河川に生息する幼魚の個体識別放流一再捕試験に基づき、河川生活第1年目の成長を季節毎に明らかにした。また、大型幼魚と小型幼魚の成長速度

を比較検討した。特に夏から秋の移動調査では、同一河川の上流域と中流域に生息する集団間における成長と移動様式の違いを検討した。さらに異なる河川集団のスモルトの降海移動時期を調べた。

## 1.1 研究方法

### (1) 稚魚の移動

#### 浮上移動

本実験は1981年10月から同年12月に、旧北海道立水産孵化場えりも支場 (旧日高支庁えりも町) で行った。ボックス型の産卵床装置 (高さ33.5cm, 四方23cm) 1基に、深さ18cmの砂利 (径2.2~3.7cm) 層を設け、砂利表面から深さ10cmの部分にサクラマスの発眼卵200粒 (旧森支場で9月12日受精) を、10月13日に埋設収容した (Fig.2)。

産卵床装置底部から砂利層に向けて、水温6.5~12°Cの河川水を毎秒25~30ml供給した。同装置の排水流下部にトラップを設け、午前9時および午後5時45分にトラップを流下した稚魚の個体数を数えた。トラップを流下せず装置内にとどまった浮上稚魚は、計数時に装置から取り除きその時間内に浮上した個体とみなした。午前9時から午後5時45分までを日中、そして午後5時45分から翌日の午前9時までを夜間として浮上個体数を取りまとめた。

#### 産卵床からの移動分散

産卵床から浮上後の稚魚の下流移動分散距離を、自然河川において調べた。1990年10月29日および1991年10月31日に日本海に流入する堀株川 (旧後志支庁共和町) および余市川水系白井川 (旧後志支庁赤井川村) で、

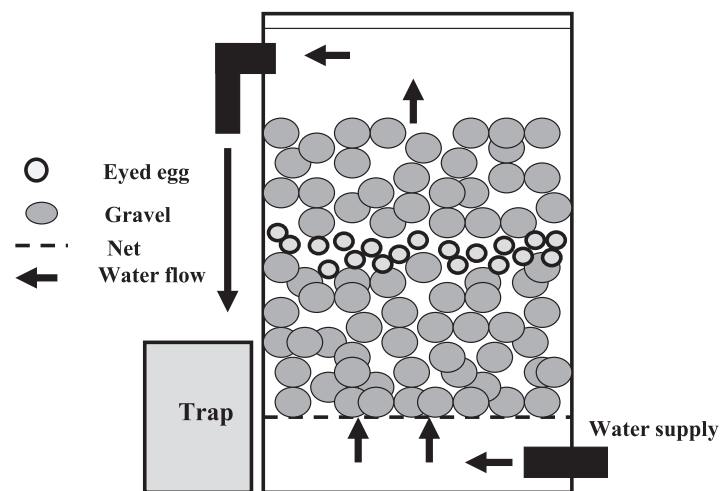


Fig. 2 Schematic diagram of the experimental incubator used to examine the diel fluctuations in the number of emergent fry of masu salmon. The incubator is 23cm (L) by 23cm (W) by 33.5cm (H) and supplied with water (23-30ml/sec) from the bottom. Two hundred eyed eggs were deposited under gravel in the incubator on 13 October, 1981.

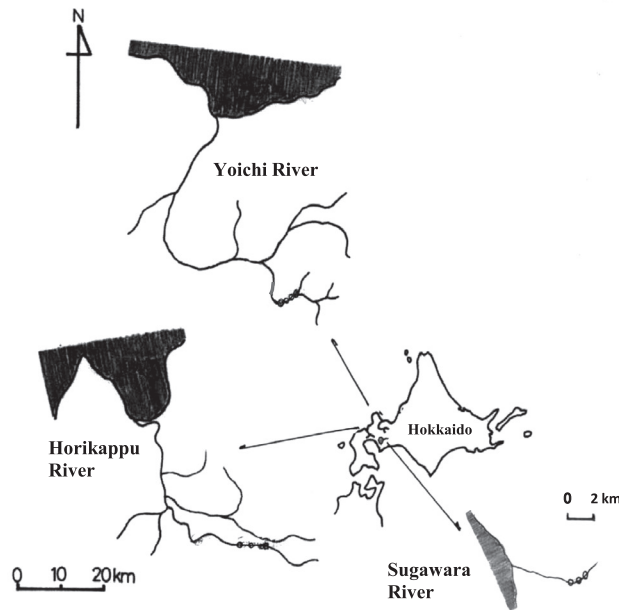


Fig. 3 Map showing sampling sites (open circles) to examine the dispersal movement of masu salmon from the egg deposition. Eyed eggs were deposited in the stream beds close to the most upstream sampling site from 1990 to 1992.

1992年10月30日には洞爺湖に流下する菅原川（旧胆振支庁洞爺村）で、サクラマスが遡上できない砂防ダムまたは頭首工の上流域に、サクラマス発眼卵を人為的に埋設放流した（Table2 および Fig.3）。埋設には補助器具とし

Table 2 Outline of planting masu salmon eyed eggs under the stream beds from 1990 to 1992.

Streams	Month on deposition	Number of eyed eggs (ten thousands)	Number of deposition sites	Water temperature °C
Horikappu River	October, 1990	10	1	6.2
Yoichi River	October, 1991	10	1	6
Sugawara River	October, 1992	0.6	1	9.2

てアトキンス式ふ化盆を使用した。ふ化盆3枚を1組として発眼卵1万粒を収容した。埋設は早瀬を選び、ふ化盆設置場所の川床を上下1m、深さ約50cmに掘り下げて泥や砂を除去した後、新たに直径70mmほどの砂利を20cm層で埋め戻し、その上にふ化盆を流向に対し横一列に乗せて砂利および玉石でおおった。増水による流失を防ぐため、埋設部位の上に大型の岩石をかぶせた。堀株川と白井川は各10万粒、菅原川には0.6万粒を埋設放流した。埋設時の水温は、堀株川、白井川、菅原川でそれぞれ、6.2°C、6.0°C、9.2°Cであった。浮上稚魚の移動分散が終了したと考えられる翌年6月中旬あるいは7月中下旬に、埋設放流場所から下流域に調査定点を適宜4～6点設けて（Fig.3）、投網および電気漁具（スミスルート社製）を用いて幼稚魚を採集した。定点ごとに稚魚の

生息密度を算定して埋設場所からの下流移動分散距離を推定した。

## (2) 幼魚の成長と移動 成長

1985年から1987年にかけて、保護水面河川の下苗太路川・増幌川（旧宗谷支庁稚内市）、利別川（旧檜山支庁今金町）、および余別川（旧後志支庁積丹町）において、投網（目合12mm）を用いて幼魚を採集した。採集個体の尾又長を測定し、平均尾又長から河川ごとの成長パターンを推定するとともに、時期別の体長頻度分布を作成した。利別川を除く3河川では、リボンタグによる個体識別放流—再捕調査を行った（Fig.4）。春から夏に投網で採集した幼魚をMS222（アミノ安息香酸メタンシルホネート）で麻酔後、尾又長を測定し外部形態から上モルト段階を記録し、番号を記したリボンタグ（長さ40mm、幅3mm）を背びれ基部に装着した。標識魚は覚醒後に採集した場所に放流した（Table3）。再捕調査は原則として3月から11月まで月1回行った。ただし上モルト化時期の4月から6月までは月2回調査した。再捕個体は、尾又長から瞬間成長係数（SGR, Specific Growth Rate）を次式により求めた。 $SGR = \ln(L2 / L1) / T$ 。ここでL1は標識時の尾又長、L2は再捕時の尾又長、Tは放流から再捕までに要した日数である。再捕個体が多かった下苗太路川（9月—10月）および余別川（8月—9月）の標本を用いて、大型幼魚と小型幼魚のSGRを比較した。

保護水面河川の厚田川（旧石狩支庁厚田村）では、夏

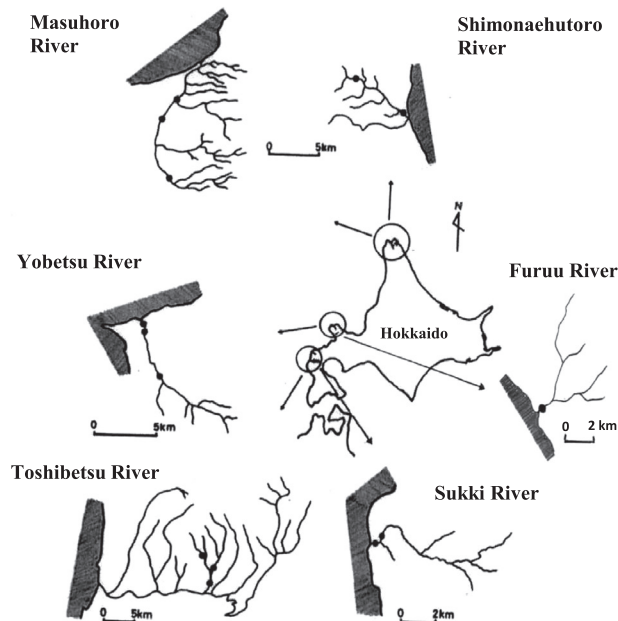


Fig. 4 Location and sampling sites of the streams studied on the growth of wild masu salmon juveniles in Hokkaido from 1985 through 1987.

から秋の移動調査と合わせて個体識別放流—再捕調査を行い、上流域および中流域に分かれて生息する当歳魚および若魚のSGRを比較した。厚田川の調査定点等の詳細は次に示した。

下苗太路川では1986年から1987年にかけて、幼魚の背鰭下部体側部から鱗を採取し水洗後にスライドグラスに貼り付け、鱗の輪紋数を光学顕微鏡で計数して、幼稚魚の尾又長と輪紋数の関係を時期別に明らかにした。さらに翌年春のスマルトの最少輪紋数を求めて、前年秋の幼魚で観察された尾又長と輪紋数の関係から、スマルト化した最小尾又長を推定した。これに基づき、下苗太路川における降海型と小型幼魚に分かれる尾又長の推定を行った。

### 移動

河川生活定着期の夏季から秋季にかけて、サクラマス移動を調べた。サクラマスは0+歳の当歳魚と1+歳以上の若魚に区分した。

1994年7月から10月にかけて厚田川で個体識別放流—再捕調査を行った。調査場所は上流域に3調査区間と中流域に1調査区間を定め、それぞれ区間内の瀬および淵を基本単位として定点を設定した (Fig.5)。

調査時には定点からの逃亡流失を防ぐ目的で、定点の上流部と下流部をもじ網で仕切り、投網(目合12mm)および電気漁具(スミスルート社製)を用いて魚類を採集した。採集魚は、現地で魚体測定(尾又長)および外部形態を記録した後、前述の方法で個体識別放流—再捕

試験を行った。調査は、7月、8月、9月および10月の中旬に行い、未標識魚はその度に標識して放流した。再捕個体は再捕場所および尾又長を記録し、移動方向と移動距離(前回再捕した場所から今回再捕した場所までの距離)、そして定着率を求めた。定着率とは、ある調査定点の当該月の再捕個体数を前月の標識放流数で除した値である。この数値が高ければ強い定着性を、低ければ移動あるいは減耗を表すこととなる。一部の定点では、背鰭下部体側部から鱗を採取して光学顕微鏡により年齢を査定した。調査定点は長さ、幅、面積を計測し、定点の環境について、川床組成、水上のカバー、水深、流速、水温を観測した。水上のカバーは1×1mのパイプ方形枠を定点に置いてその直上のカバー比率を目測で求め、同様にして定点全体のカバー比率を求めた。

### (3) スマルトの降海移動

スマルトの降海移動調査を、下苗太路川、増幌川、余別川、古宇川、利別川、須築川(旧檜山支庁瀬棚町)で実施した (Fig.4)。調査は、1983年5月から1987年6月にかけて、各河川でスマルトが降海移動する時期に合わせて、下流定点で旬毎に投網を用いて幼魚を採集した。採集個体はTable1に基づきスマルト段階を記録し、尾又長を測定した。河川集団のスマルト化時期とその移動盛期を、次の方法により推定した。時期別に採集した幼魚のうち、中期スマルトおよびフルスマルトの段階の幼魚を「スマルト」に集計し、最も多くスマルトを採集できた時期(月/旬)を、その河川集団のスマルト化および



Table 3 Outline and recapture of the individual marked release survey to show growth rates among wild masu salmon populations in Hokkaido, Japan from October 1986 to October 1987.

Streams	Date on releasing	Number of individual marking fish	Date on recapturing	Number of marking fish recaptured		
Shimonaachutoro River	10, Sep., 1986	100	29, Oct., 1986	37		
			13, Nov., 1986	22		
			22, May, 1987	1		
			5, Jun., 1987	1		
			16, Jun., 1987	1		
	22, May, 1987	60	5, Jun., 1987	12		
			16, Jun., 1987	12		
			25, Jun., 1987	12		
			7, Jul., 1987	2		
			16, Jul., 1987	4		
			13, Aug., 1987	1		
			14, Sep., 1987	1		
			12, Oct., 1987	1		
			16, Jun., 1987	168	25, Jun., 1987	82
					7, Jul., 1987	31
	16, Jul., 1987	17				
	13, Aug., 1987	12				
	14, Sep., 1987	3				
	Total	326		254		
Masuhiro River	7, Jun., 1987	53	17, Jun., 1987	9		
			26, Jun., 1987	6		
			4, Jul., 1987	3		
			17, Jul., 1987	5		
			4, Aug., 1987	3		
	26, Jun., 1987	45	4, Jul., 1987	2		
			17, Jul., 1987	5		
			4, Aug., 1987	2		
			18, Sep., 1987	1		
			15, Oct., 1987	2		
	6, Jul., 1987	42	17, Jul., 1987	22		
			4, Aug., 1987	14		
			18, Sep., 1987	6		
			15, Oct., 1987	1		
			Total	140		81
Toshibetsu River	11, Apr., 1987	10	14, May, 1987	1		
			10, Jun., 1987	2		
	10, Jun., 1987	23	7, Aug., 1987	8		
			1, Oct., 1987	3		
	8, Aug., 1987	11	1, Oct., 1987	1		
			24, Oct., 1987	1		
Total	44		16			

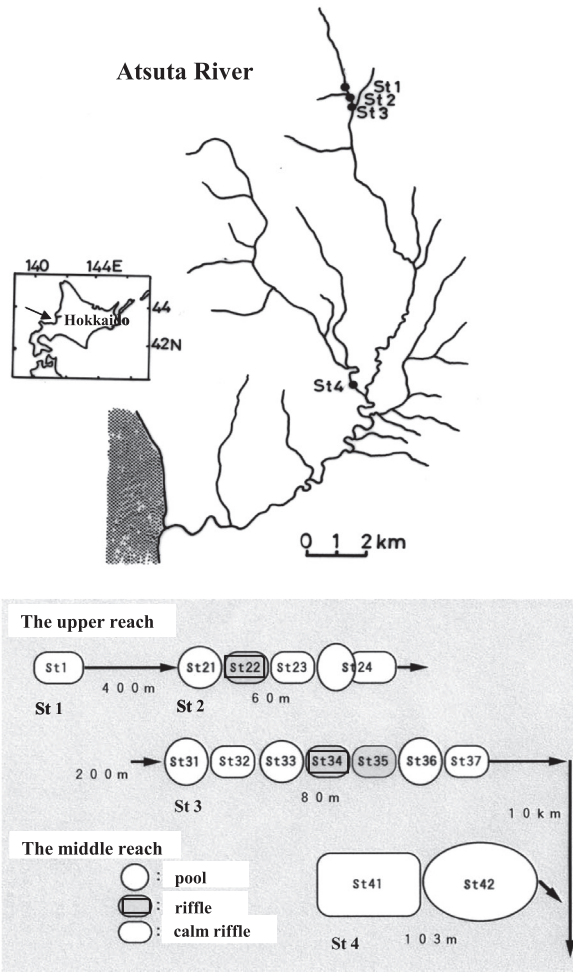


Fig. 5 Map showing sampling areas and sections in the Atsuta River of Hokkaido, 1994. The upper part is the sampling area consisting of three areas in the upper reach (St1, St2 and St3) and an area in the middle reach (St4). The lower part shows a schematic diagram of the section in each area. Sections are composed of various units (pool, riffle and calm riffle).

移動盛期と判断した。降海移動盛期のスマルトの平均尾叉長を河川間で比較した。河川水温および気温を現地で測定するとともに、サケ・マス保護水面管理事業調査実績書（1986）の観測結果も分析の参考にした。

(4) 統計処理の方法

統計処理は、標本の分散がノンパラメトリックまたはパラメトリックにより、前者の場合はU-検定を、後者の場合はStudent's t-testあるいはWelch's t-testを用いた。

1.2 結果

(1) 稚魚の浮上と移動

浮上移動

サクラマス稚魚は37日間かけて（11月16日～12月22日）、146個体が浮上した。発眼卵200粒に対して73%の浮上率であった。稚魚の浮上移動の昼夜変化をFig.6に示した。夜間に浮上した稚魚（77個体, 52.7%）の方が、

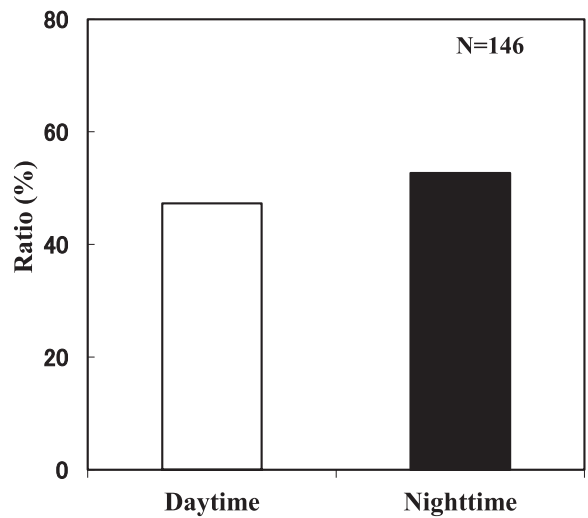


Fig. 6 Diel changes in the number of emergent fry of masu salmon from the experimental incubator.

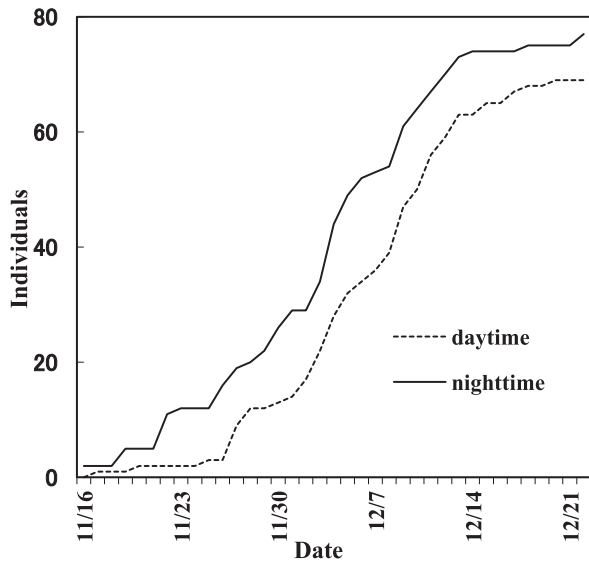


Fig. 7 Changes in the cumulative number of emergent fry of masu salmon during the daytime and during the nighttime from 16 November to 22 December, 1981. The solid line is daytime; the dotted line shows nighttime.

日中浮上個体 (69個体, 47.3%) より多かった。稚魚の累積浮上数の変化を昼夜で比較したところ、夜間浮上が、日中のそれより早い時期から浮上する傾向が観察された (Fig.7)。浮上稚魚の魚体測定はしなかったが、稚魚腹部の臍嚢はほとんど消費され、後期に浮上した稚魚は痩せてピンヘッド状態であった。

### 産卵床からの移動分散

堀株川では7月29日の調査で合計74個体の幼稚魚が採集され、尾叉長は5.6~10.3cmの範囲であった。堀株川の河川形態は可児 (1944) に基づくAa-Bb型で (水野・御勢 (1972) による)、川幅は4~5mであった。幼稚魚の生息密度は、埋設場所から下流1kmの間で、0.67~0.90尾/m<sup>2</sup>と高い値を示したが、2km以上の下流では0.12尾/m<sup>2</sup>に急激に減少した (Fig.8)。埋設場所から上流では、上流20mで幼稚魚5個体が採集されたのみであった。余市川支流白井川の7月13日の調査では、合計206個体が採集された。当河川の河川形態はAa-Bb型で、川幅は7~10m、水温14~15.4℃であった。尾叉長範囲5.5~9.7cmの幼稚魚は、埋設場所のすぐ下流100~200mで高い生息密度 (1.01尾/m<sup>2</sup>) で採集されたが、下流4.5kmでは低い生息密度 (0.06尾/m<sup>2</sup>) にとどまった (Fig.8)。埋設場所から上流1.6kmの砂防ダム下では、幼稚魚は全く採集されなかった。洞爺湖に流入する菅原川の調査では、6月21日に合計39個体を採集した。尾叉長は4.1~7.0cmであった。当河川はAa型およびAa-Bb型の河川型を示し、川幅は1~1.5m、水温は9.6~10.3℃を示した。幼稚魚

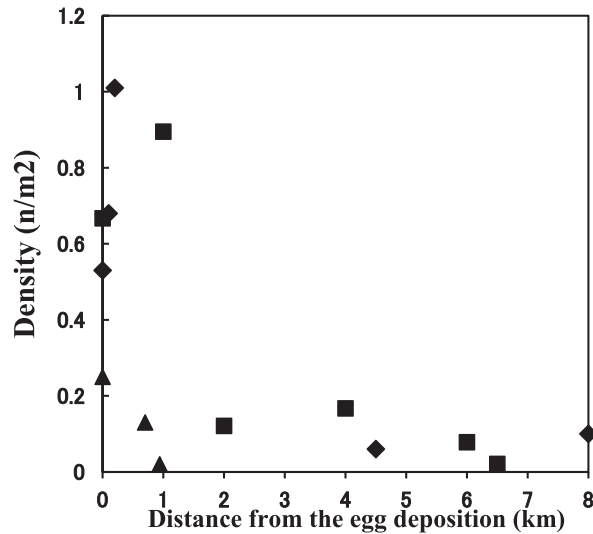


Fig. 8 Downstream dispersal movement of masu salmon fry from the eyed egg deposition in the Yoichi River (solid rhombus), the Horikappu River (solid square) and the Sugawara River (solid triangle).

のほとんどが埋設場所付近で採集された (0.25尾/m<sup>2</sup>) が、下流1kmの生息密度は0.02尾/m<sup>2</sup>であった (Fig.8)。

移動分散後の生息密度調査から、浮上後稚魚は産卵場から主に下流方向に移動分散すること、また稚魚の移動距離が8kmに及ぶことが判明した。さらに、移動稚魚の定着場所は主として産卵場の下流約1kmの間に形成されることが明らかになった。

### (2) 幼魚の成長と移動 成長

下苗太路川、増幌川、余別川および利別川の各月平均尾叉長から求めた成長パターンをFig.9に示すとともに、体長頻度分布の変化をFig.10にまとめた。余別川の成長パターンは2ヵ年 (1985年と1986年) の結果を含む。

成長パターンは、北部河川 (下苗太路川・増幌川) と南部河川 (余別川・利別川) で類似した傾向を示した。すなわち、成長は春から夏に促進した後、秋の10月ころから冬の間停滞した。翌春の成長開始は、余別川によると、4月から認められた。成長停滞した10月の平均尾叉長は、北部河川と南部河川で異なり、北部河川は6.9±0.8cm (平均値±標準偏差, 下苗太路川) および8.3±0.7cm (増幌川) に対して、南部河川の余別川では10.4±1.3cmと大型であった (Fig.9)。他方、利別川では8.0±1.2cmで成長停滞したが、その後12月に10.1±1.0cm、翌春4月に10.9±1.6cmの大型個体が採集された一方で、翌春5月には小型個体 (10.6±1.8cm) も採集された (Fig.9)。主群は、12月から翌春5月まで尾叉長10cm余で成長が停滞した。

体長頻度分布は、調査4河川で類似した時期別変化を

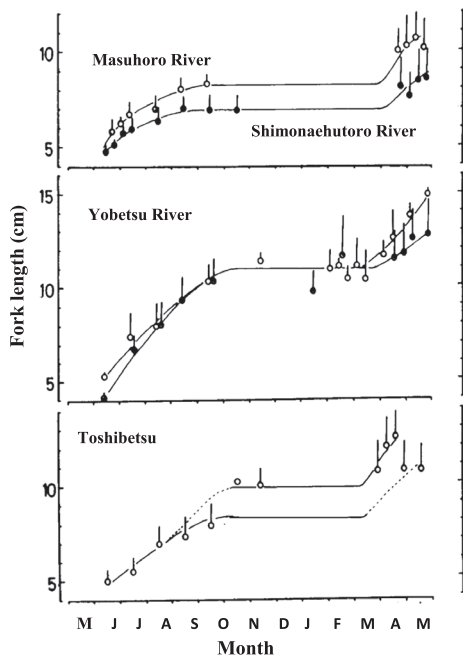


Fig. 9 Growth patterns of wild masu salmon juveniles. The upper part is the Masuhiro River (open circle) and the Shimonahuturo River (solid circle) from 1986 to 1987. The middle part shows the Yobetsu River from 1985 to 1986 (solid circle) and from 1986 to 1987 (open circle). The lower part demonstrates the Toshibetsu River. Bars indicate SD.

示し、6月から7月に明瞭な単峰型を、8月～10月に多峰型を示した (Fig.10)。翌春4月から6月の体長頻度分布は、多峰型ではあるものの大きく2群に分けられ、その区分体長は北部河川と南部河川で異なった。下苗太路川および増幌川では二峰型の区分尾叉長9cmであったが、利別川のそれは10cmであった。一方、余別川のそれは、小型のグループがほとんどみられず不明瞭であったが、区分尾叉長は約10cmとみなされた。

下苗太路川の幼魚の尾叉長と鱗の輪紋数との関係の時期別変化をFig.11に示す。この年浮上した幼魚の8月の輪紋数は5～8本であった。成長停滞期の11月のそれは5～12本、尾叉長は4cm台から9cm台であった。翌年6月上旬に始めてスマルトが3個体観察され、その輪紋数は12本、尾叉長は10cmほどであった。6月中旬から下旬に多数のスマルトが採集され、輪紋数は10～14本、尾叉長は9～12cmに達した。7月上旬のスマルトは採集個体数が減少し、輪紋数は9～11本であった。ただし7月の1個体を除いて、スマルトの輪紋数はすべて10本を越えていた。一方、成長停滞期に輪紋数10本を越えた幼魚は、尾叉長7cm以上の個体であった。従って、下苗太路川のサクラマス幼魚のうちスマルト化した個体は、越冬期前までに尾叉長7cm以上に成長したことは明らかであ

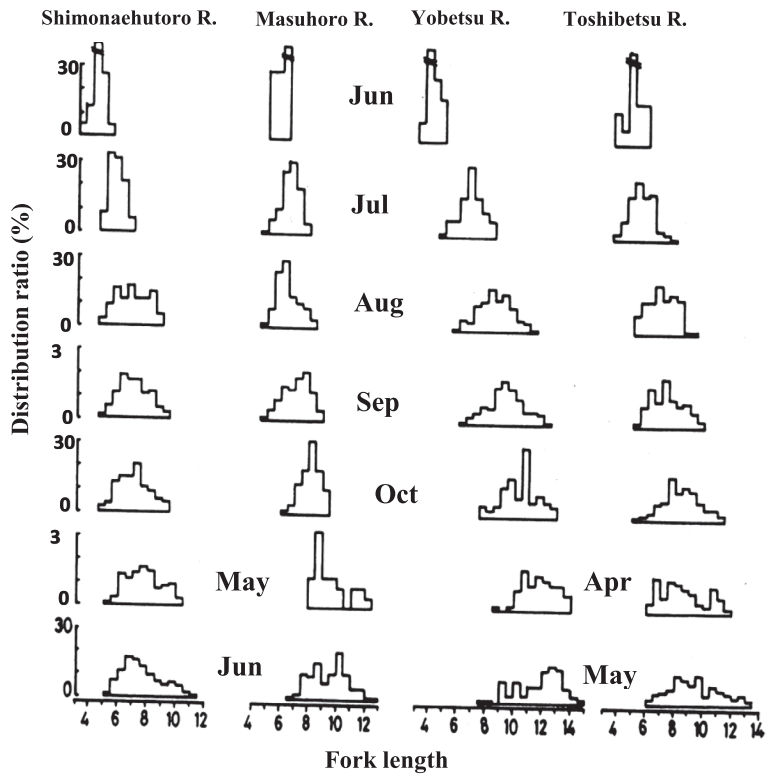


Fig. 10 Fork length distributions of wild masu salmon juveniles from the northern river group (the Shimonahuturo River and the Masuhiro River) and the southern river group (the Yobetsu River and the Toshibetsu River) in the first growing season and smolting season. Note that the smolting season of northern rivers is different from that of southern rivers.



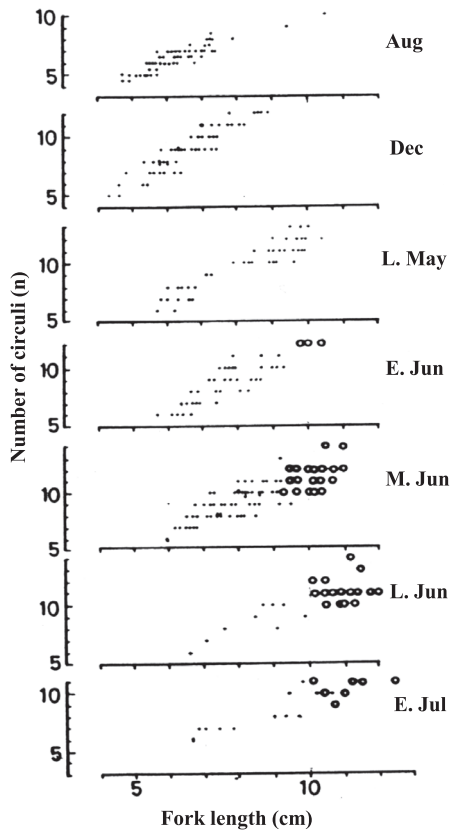


Fig. 11 Changes in the number of circuli on scale with the growth of wild masu salmon juveniles to show a minimum number of circuli of smolt from the Shimonaehutoro River in 1986 and 1987. Dot is parr and open circle indicates smolt.

る。

次に、個体識別標識放流-再捕調査に基づく、SGR季節変化の結果をFig.12にまとめた。北部2河川および南部2河川で類似したSGRの季節変化を示した。7月から10月にかけてSGRの漸減が観察され、翌春に高いSGRを示した (Fig.12)。特にスモルトが多数出現した北部2河川の6月および南部利別川の5月のSGR (0.006)は、最も高かった。余別川のSGRは8月から10月まで0.003前後の値であった (Fig.12)。これらの結果から余別川を除く3河川のSGRは、夏から秋に向けて成長速度が次第に低下すること、スモルト化時期に著しく成長速度が増加することが明らかになった。

一方、下苗太路川 (9月放流-10月再捕) および余別川 (8月放流-9月再捕) において、スモルト化する大型群とスモルト化できない小型群に分類し、両群のSGR平均値を比較した結果、異なる結果が得られた (Fig.13)。両群の区分尾叉長は、鱗の輪紋数と尾叉長の関係から下苗太路川では7cm、余別川ではリボンタグ標識放流-再捕試験から、夏の区分尾叉長を8cmとした。下苗太路川大型群の平均SGRは、小型群のそれより有意に高い値を示した (t-test,  $p=0.005$ )。これに対して、余別川では大型群と小型群の間で、平均SGRに有意差は認められなかった (t-test,  $p=0.7432$ )。

厚田川の上流と中流に生息する当歳魚および若魚について、7月から10月まで月毎にSGR平均値を求め、Fig.14にまとめた。上流で採集した当歳魚および若魚の

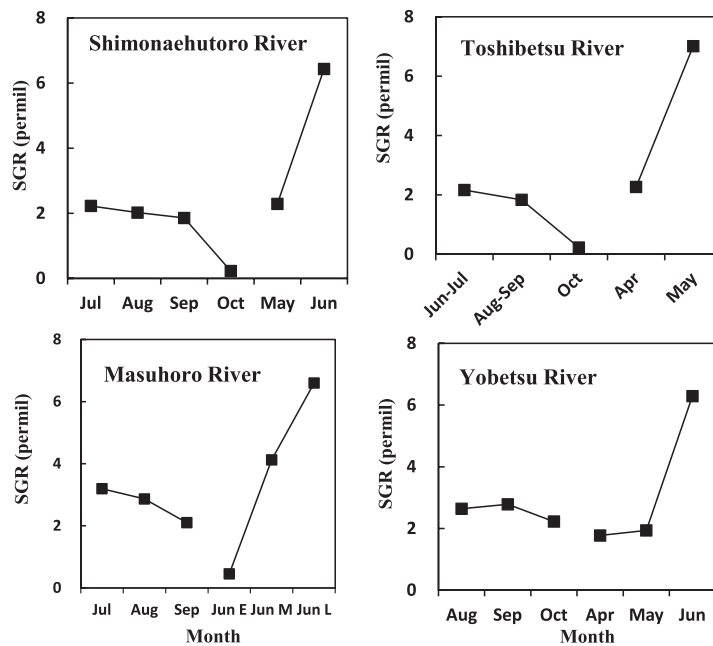


Fig. 12 Seasonal changes in the Specific Growth Rate (SGR) of wild masu salmon juveniles among various stream populations. Jun E, Jun M and Jun L indicate early June, middle June and late June, respectively.

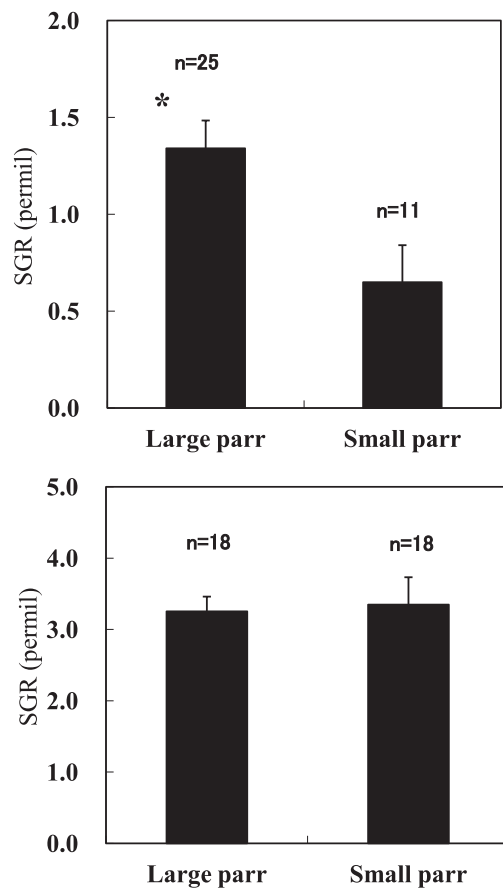


Fig. 13 Comparison of large parr group with small parr group in mean SGRs in wild masu salmon populations. The large parr group is a candidate for smolt but small parr is not. The upper part shows the result of the Shimonaehtoro River population from September to October, 1986. The lower part demonstrates the Yobetsu River population from August to September, 1985. Bars indicate SE. \* is  $p < 0.005$  ( $t$ -test).

SGRの変化は一致していた。すなわちSGRは、7～8月で高く、8～9月に低下し、9～10月に再び増加した (Fig.14)。これに対して中流の当歳魚および若魚のSGRは、7～8月に低く8～9月に大きく増加した。同時期のSGRを上流と中流で比較したところ、当歳魚では7～8月に上流で有意に高く (Welch test,  $p=0.001$ ), 反対に8～9月では中流で有意に高い値であった (Welch test,  $p=0.0063$ )。この結果は、河川流呈の上流域と中流域に生活するサクラマス幼魚の成長様式に違いがあることを示している。若魚では、8～9月のSGRが中流で有意に高いが (Welch test,  $p=0.0376$ ), 7～8月のそれは両者の間で有意な差は認められなかった ( $t$ -test,  $p=0.8835$ )。

### 移動

厚田川上流と中流で調査定点を設けて1994年8月から9月までの間、サクラマス幼魚および河川残留型の移動を調べた。調査定点の河川形態および環境特性をTable4にまとめた。上流の川幅は0.7～5.0m, 中流のそれは2.0～8.4mであった。調査定点は、淵および瀬 (早瀬と平瀬) から成り、定点の長さは上流および中流でそれぞれ7～27mおよび31～40mであった。河床は砂, 砂利, 大石で形成され, 所々に倒流木の水中カバーが見出された。上流定点 (St.1～St.37) と中流定点 (St.41～St.42) の位置および距離関係をFig.5に模式図で示した。

採集魚種は上流5種 (アメマス *Salvelinus leucomaenis*, サクラマス, ハナカジカ *Cottus nozawae*, フクドジョウ *Noemacheilus barbatulus toni*, カワヤツメ *Lethenteron japonicum*), 中流6種 (サクラマス, シロザケ *O. keta*, ニジマス *O. mykiss*, ハナカジカ, フクドジョウ, ウグ

Table 4 Environmental units in the sampling section in the Atsuta River, 1994.

Composition of the stream bed was classified on the basis of the size in long diameter of streambed materials, as follows; sand (sa): 0.3mm>, small gravel (sg): 0.3~30mm, gravel (gr): 31~100mm and stone (st): 100mm<.

Reach	Area	Section	Unit	Distance (m)	Width (m)	Square (m <sup>2</sup> )	Composition of stream bed	Cover above the surface (%)
Upper Reach	St1	St1	calm riffle	16	1.4~2.8	41.2	sa, gr	41
		St2	pool	10	4.3~5	26.3	sa, sg, woody debris	29
	St3	St22	riffle	7	2~3.3	23.3	sg, gr	15
		St23	calm riffle	16	2.4~4.3	39.1	sa, sg, woody debris	29
		St24	pool, calm riffle	27	2.5~4.5	56.1	gr, st	27
		St31	pool	9	0.7~3.3	14.8	sa, sg, st	25
		St32	riffle, calm riffle	9	2.2~2.5	23.2	sg, gr	20
		St33	pool	10	3~3.2	27.9	sa, sg	74
		St34	riffle	11	1.9~2.8	23.1	sa, sg	63
		St35	3 riffles	12	1.8~2.2	22.1	sa, sg	31
		St36	pool	8	2~2.9	22.2	sa, sg, gr	69
		St37	calm riffle	21	2.4~2.9	50.6	sa, sg, gr	54
		Middle Reach	St4	St41	calm riffle	31	5.2~6.8	173.1
St42	pool			40	2~8.4	219.3	sa, sg, st	65

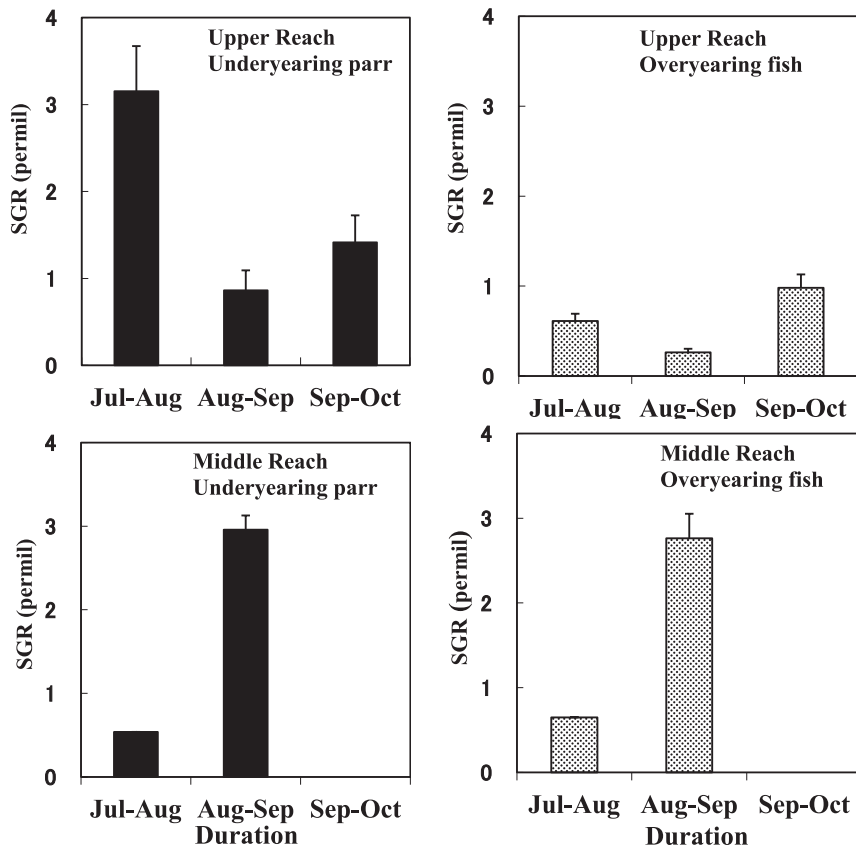


Fig. 14 Periodical changes in the growth rate (SGR) of underyearing parr (left part) and overyearing fish (right part) of wild masu salmon in the upper and middle reaches of the Atsuta River, 1994. Bars show SEM. Overyearing fish include one year parr and resident male fish.

イ *Tribolodon hakonensis*) であった。カワヤツメ幼生が上流定点で採集されたが、変態を終えた個体が10月に観察された。シロザケの産卵行動が10月に中流定点 (St.41) で観察された。サクラマス成魚 (雄) の同一個体が上流の淵定点 (St.31) で7月と8月に連続採集された。上流ではアメマスが、サクラマスと同所的に分布していた。

幼魚と若魚をまとめたサクラマスの上流および中流定点の採集個体数の変化をFig.15に、そして河川形態別の月間生息密度を、Fig.16に示した。上流の採集個体数は8月から9月に増加して、10月に減少したが、中流のそれは7月から10月に連続して減少した (Fig.15)。上流の9月採集個体数の増加は、主として淵の生息密度が増加したことから (Fig.16)、調査区域外から淵へ移動してきた個体とみなされた。淵に加えて、一部の平瀬 (St.1 およびSt.23) でも9月に生息密度が増加した (Fig.16)。ほとんどの定点では、9月から10月の間で生息密度が減少した。

個体識別放流-再捕調査の結果を、当歳魚および若魚に分けてTable5に示した。当歳魚は7月に84個体、8月に21個体、9月に36個体の合計141個体を標識放流した。

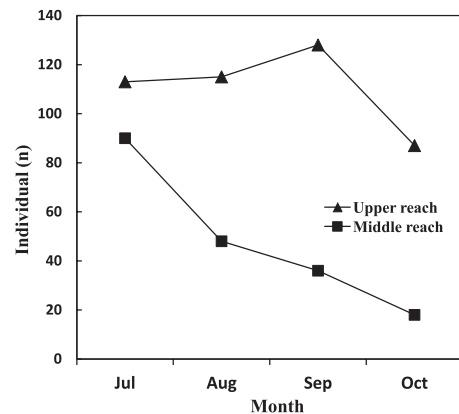


Fig. 15 Monthly fluctuations in the number of captured masu salmon in the upper and middle reach areas of the Atsuta River in 1994.

若魚は、7月に117個体、8月に70個体、9月に24個体の合計211個体が標識された。

再捕調査は8月~10月に行われ、標識当歳魚が8月に13個体、9月に17個体、そして10月に6個体再捕された (Table5)。標識若魚は、8月に27個体、9月に33個体、

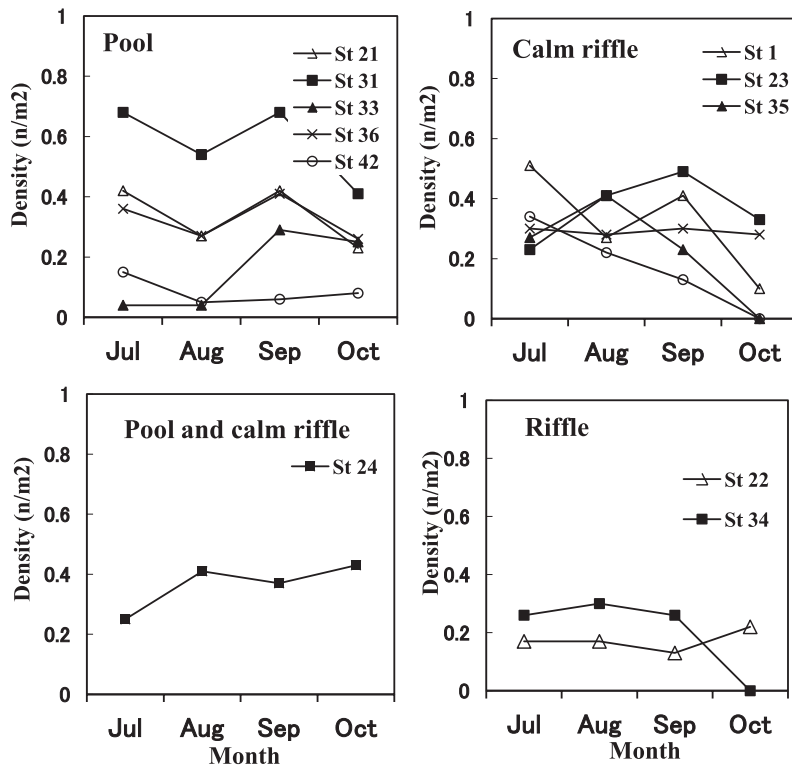


Fig. 16 Changes in density (individuals per square meter) of wild masu salmon at each section consisting of different units in the Atsuta River from July to October, 1994.

Table 5 Result of the individual marked release and recapture examination to show movement and growth of wild masu salmon in the Atsuta River from July to September, 1994.

Underyearling parr released						Overyearling fish released					
Reach	Area	July	August	September	Total (n)	Reach	Area	July	August	September	Total (n)
Upper R.	St1	10	0	5	15	Upper R.	St1	11	4	7	22
	St2	14	4	18	36		St2	23	25	0	48
	St3	7	4	3	14		St3	46	16	0	62
Middle R.	St4	53	13	10	76	Middle R.	St4	37	25	17	79
Underyearling parr recaptured						Overyearling fish recaptured					
Reach	Area	August	September	October	Total (n)	Reach	Area	August	September	October	Total (n)
Upper R.	St1	3	3	1	7	Upper R.	St1	4	2	0	6
	St2	2	4	4	10		St2	1	15	8	24
	St3	1	3	1	5		St3	17	10	5	32
Middle R.	St4	7	7	0	14	Middle R.	St4	5	6	0	11

そして10月に13個体再捕された (Table5)。上流と中流の定着率は、当歳魚および若魚では異なる傾向を示した (Fig.17)。当歳魚の定着率は、上流では夏季 (7月~9月) に19.4~25.6%と高く、秋季 (9月~10月) には減少したが12.8%を維持した。一方、中流の当歳魚定着率は、夏季に13.2%から10.6%を維持したが上流と比べてその値は低く、秋季は0%まで低下した。これに対して若魚では、上流の定着率は夏季から秋季まで、27.5%から9.8%まで減少しつつあった。中流における若魚の定着率は、当歳魚とよく似た減少傾向を示した。若魚の夏季定着率は13.5%から9.7%を維持したが、秋季は0%に減少

し、同所的に分布した当歳魚のそれと一致した (Fig.17)。これらの結果から、上流当歳魚は中流当歳魚に比べて定着性が高いとみなされた。これに対して中流域の当歳魚の定着性は低く、10月には全く定点で採集されなくなった。

再捕履歴に基づき、再捕個体の時期別移動方向を Fig.18にまとめた。上流当歳魚は、夏季から秋季に、「同所」 (標識放流された場所) に止まり再捕された個体数が最も多かった。上流に移動して再捕された個体が、夏季 (7-8月) および秋季に認められ、下流に移動した個体は8月~9月の1個体のみであった。中流域におけ



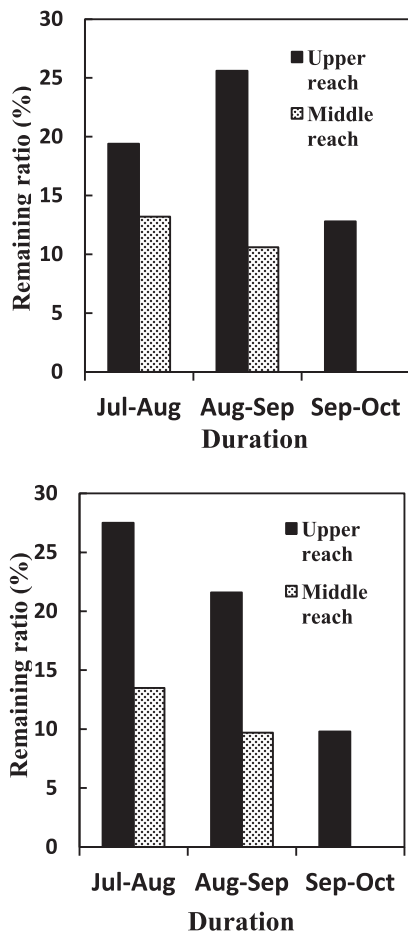


Fig. 17 Changes in the remaining ratio of wild masu salmon inhabiting the upper and middle reach areas of the Atsuta River from July to October, 1994. The upper part is underyearing parr and the lower part shows overyearing fish. Remaining ratios were calculated due to the individual marked-recapture method.

る当歳魚は、同じように「同所」で再捕された個体が夏季に最も多かったが、上流および下流方の両方向への移動も若干みられた。

上流域の若魚は夏季（7月～8月）、「同所」個体が最も多くみられた。上流の8月～9月の移動は特異的で、上流下流の移動個体数と「同所」個体数がほぼ同程度であった。中流域の若魚は、夏季に「同所」に止まる個体数が卓越していた。秋季（9月～10月）には調査区域内ではまったく再捕されなくなった。これらの移動距離は、3例を除いてすべて100m以内の移動であった。St.1で標識放流された3個体（当歳魚1個体、若魚2個体）が、10月にその上流400mの場所で再捕された。

上流定点における再捕個体数および淵等の生息密度が9月に増加する結果となったが、個体識別放流-再捕調査においても、8月～9月に、上流の若魚が活発に上下流方向に移動する結果となった。

### (3) スモルトの降海移動

スモルトの降海移動盛期は地域により異なり、北海道北部の下苗太路川および増幌川ではそれぞれ6月中旬および6月上旬であり、北海道南部の利別川では5月中旬であった。一方、南部河川の余別川のスモルトは、5月から6月に降海移動が観察されたが、その盛期は6月上旬であった（Fig19）。余別川のスモルト降海移動時期には年変動が観察され、1985年は1986年に比べて、1旬早い5月中旬から多数の個体が降海移動を開始した。これら観察結果は、スモルト降海移動時期が地理的に異なること、南部河川集団の降海時期が北部より早い時期に起

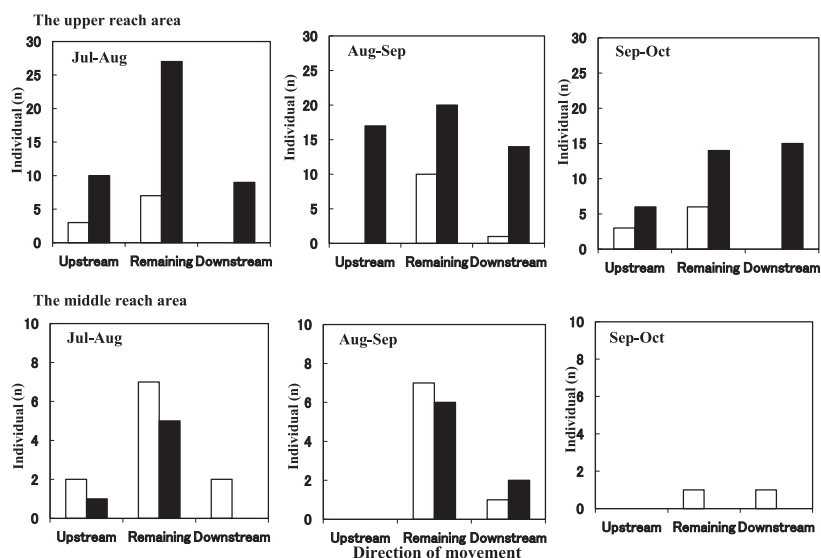


Fig. 18 Seasonal fluctuations in the movement of wild masu salmon inhabiting the upper reach area (upper part) and the middle area (lower part) in the Atsuta River from July to October, 1994. The open column is underyearing parr and the solid column shows overyearing fish.

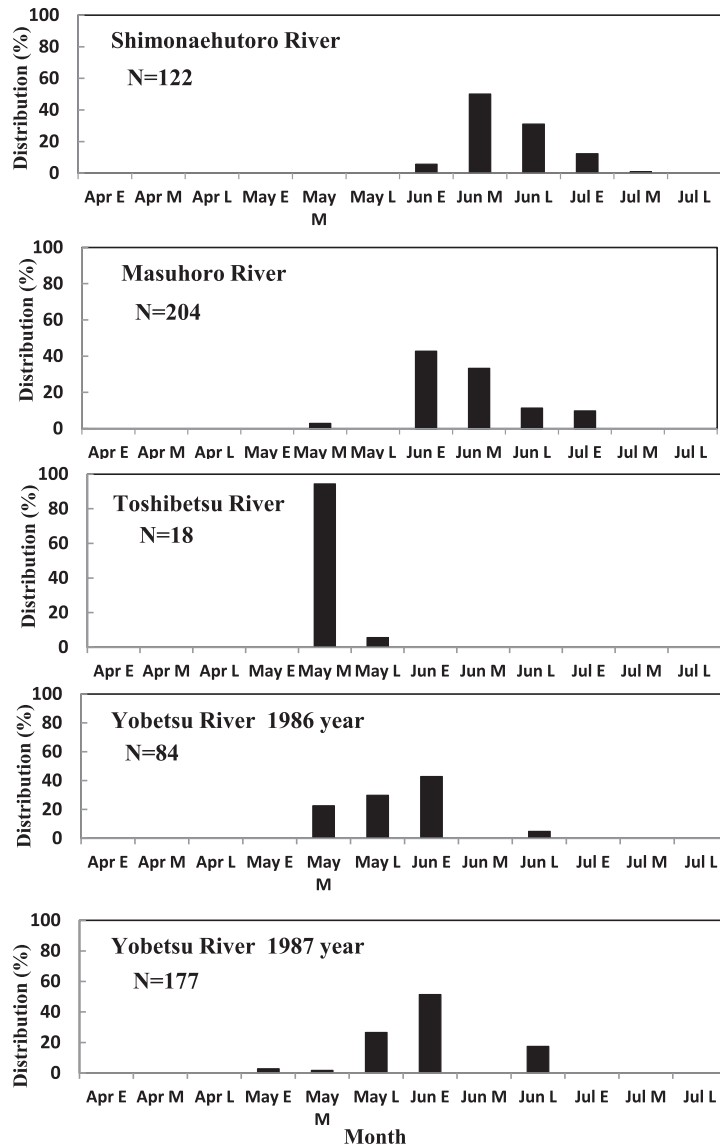


Fig. 19 Periodical fluctuations in the number of wild masu salmon smolt derived from the different stream populations in Hokkaido, Japan from 1985 to 1987.

Table 6 Comparison of the fork length of smolt among wild masu salmon populations in Hokkaido, Japan from 1983 to 1987.

Population	Age	Individuals	Mean fork length (cm)	SD	Month on sampling
Shimonahutoro River	2+	32	11	0.9	June, 1987
	1+	57	10.6	0.7	June, 1987
Masuhoro River	2+	52	12.1	1	June, 1987
	1+	50	10.9	0.9	June, 1987
Yobetsu River	1+	31	13.5	0.7	May, 1985
	1+	104	13.3	0.9	May, 1986
Sukki River	1+	14	12.8	0.6	May, 1983
Toshibetsu River	1+	15	13.5	0.7	May, 1984
	1+	24	12.6	0.6	May, 1985

きること、同一河川集団において降海時期に年変動がみられることを示している。

地域河川集団のスモルト平均尾叉長は地域および年齢により違いが観察され、河川越冬1年で降海した1+スモルトの平均尾叉長は、越冬2年の2+スモルトより小型であった。また北部河川集団のスモルト平均尾叉長は、南部河川集団の同年齢のスモルトに比べて、小さいことが示された (Table6)。

### 1.3 考察

保護水面河川における調査から、北海道産サクラマス野生魚の河川生活期の成長および移動が明らかにされた。地域的に異なる北部集団と南部集団における成長パターンと降海盛期スモルトの体サイズ (平均尾叉長) は、明らかに異なっていた。南部集団に比べて、北部集団は小型で成長停滞し、小型でスモルト化した。これは、魚類の成長に深く関わる河川水温の周年変化が、北部地域では上昇が遅く、低下時期がより早いことに起因するのかもしれない。またサクラマス幼稚魚の成長に生息密度が影響することが知られており (小島・杉若, 1979; Nagata, 1989), 下苗太路川の生息密度が高いことも原因のひとつに考えられる (昭和61年度サケ・マス保護水面管理事業調査実績書, 1987)。

サケ属あるいはサルモ属のスモルト化は、ある時期に一定体サイズまで成長することが必要とされ (Elson, 1957; Johnston and Eales, 1970), サクラマスのそれは、越冬期前の成長 (尾叉長) 9cm 以上が条件とされる (眞山 1992)。一方、サルモ属のタイセイヨウサケの降海型の出現は、淡水生活第1年目の秋季までに起こり、体サイズ分布に明瞭な2群がみられる。つまり、タイセイヨウサケは降海型と小型パーに分けられ、両者の生理学的活性の違いがあることが報告されている (Thorpe et al., 1980, 1982; Higgins, 1985)。本研究では、サクラマス幼魚の河川生活期第1年目の体長頻度分布に明瞭な2峰型は観察されなかった。このことは、降海型に分かれる様式がサケ属とサルモ属で異なる可能性を示唆している。

サクラマス幼魚の成長様式は、河川の上流域と中流域で違いがみられた。厚田川では、夏 (7-8月) に上流域幼魚のSGRが有意に高く、秋に向かう時期 (8-9月) には中流域幼魚のSGRが逆に増加した。久保 (1976) は、河川中流域に移動した幼魚が降海型の主群に分岐するのではないかと考えたが、本研究結果はその仮説を支持しているものとする。事実、厚田川では、上流に河川残留型が、中流では幼魚が優占していた。

他方、サケ属の幼稚魚は生活史の中で個体発生に伴う移動を行うが、これらの移動は、新しい生活場所を求め

る移動、不適な環境からの移動 (捕食者、餌不足、流量不足、濁りなど)、種内・種間関係に基づく移動などに分類されるとともに、照度変化に対応した昼夜移動も含まれる (Godin, 1981; Smith, 1985)。

稚魚は、日中より夜間の方が早い時期に浮上開始することを明らかにした。本種のスモルト浮上移動の日周変化は夜間に浮上した個体がやや多かったが、夜間浮上が優占するベニザケ *O.nerka* およびカラフトマス *O.gorbuscha* の観察結果とは一致しなかった (Godin, 1981)。

当歳魚の幼魚および河川残留型を含む若魚の夏から秋の移動に関して、同一河川上流と中流で違いが認められた。中流にくらべて上流の幼魚は、定着性が強かった。一方、若魚では夏から秋にむけて定着性が減少し続けた。前述した上・中流幼魚の成長のちがいが、すなわち夏に上流で高く秋に向けて中流で回復する成長様式は、前者では秋に移動移入する若魚との社会関係 (Sakata et al., 2005; 上野ら, 2009) が、後者では夏季高水温の低減 (眞山, 1992) が影響しているのかもしれない。一方、洪水による著しい流量増大が幼魚の流下・流失を引き起こすことが観察されている (Kojima and Sugiwaka, 1989) が、厚田川でも7月~8月調査において、水位が1m以上上昇した形跡が中流で観察された。このことから、流量増大が中流幼魚の定着率を減少させた可能性も考えられる。

スモルト降海移動の盛期が河川集団間で異なった。北部と南部の河川では、春の気温および水温上昇の時期が異なるうえ、融雪増水の時期や規模も異なる。スモルト降海時期の違いが環境によるものか、遺伝によるものかについては、第3章において環境を一定にした飼育実験で明らかにする。さらに余別川ではスモルト降海時期に年変動が観察された。この点については、第2章で考察することとする。

なお、調査したすべての河川において、春のスモルト降海時期以外の季節に、スモルトは観察されなかった。また飼育実験では稚魚期に成長を促進させると、飼育第1年目の初夏にサクラマスはスモルト化することが報告されている (阿刀田, 1974; 佐藤ら, 1986) が、自然河川の環境下ではこのような0+スモルトは全く観察されなかった。

## 第2章 スモルト化の生理学的プロセス

サケ属を含むサケ科魚のスモルトの生理学的研究は、そのほとんどが飼育実験施設あるいはふ化場の飼育魚を対象に行われてきた (Folmar and Dickhoff, 1980)。これに対して、自然河川の幼稚魚を対象にした生理学的研究例はごく限られている (藤岡, 1991; Kudo et al., 1994; Shimizu et al., 1995; Mizuno et al., 2000, 2001)。その理

由は、スモルト化時期の河川が融雪増水期にあたり、供試魚の採集に困難が伴うこと、必要なサンプルを安定的に得にくいことなどが考えられる（小島，1983；杉若，1991）。北海道には、サクラマス其自然再生産を目的とする保護水面河川が存在するが、供試魚を安定的に得る上で、保護水面河川はサクラマスの生理生態学的研究に適したフィールドといえる。そこで本章では、第1章で野生サクラマスの幼稚魚の成長および移動を調査した保護水面河川を主対象に、幼魚のスモルト化に伴う生理学的変化を調べ、スモルト化時期の幼魚の生態と生理学的変化の関連を明らかにすることを試みる。

研究項目は、幼魚体表の銀白化を促し降河行動との関連が示唆された甲状腺ホルモン（サイロキシン：T4）およびスモルト化により発達する海水適応能とする。海水適応能とは、幼魚が河川生活から海洋生活へ移行するために、鰓の塩類細胞や腎臓を通じて、過剰流入したイオン（Na<sup>+</sup>、Cl<sup>-</sup>など）を体外へ排出する生理学的機能である（Clarke and Hirano, 1995）。サクラマスでは、海水適応能の発達と外部形態学的なスモルト発達段階の関係を野生スモルトで調べた例はこれまで見あたらない。また、T4を生産分泌する甲状腺および海水適応に直接関与する鰓の塩類細胞に関して組織学的観察結果を示す。

## 2.1 材料および方法

### 標本の採集

1985年から1989年にかけて、保護水面河川の下苗太路川、増幌川、利別川および余別川で投網を用いて幼魚を採集した（Fig.4）。幼魚は生かして旧北海道立水産孵化場本場（恵庭市）および旧宗谷支場（稚内市）に持ち帰り、スモルト化時期の血中T4濃度および越冬前期からスモルト化時期までの海水適応能を以下の方法により調べた。また1985年3月～5月および9月～11月にかけて余別川で採集した幼魚から、甲状腺組織および鰓弁組織を取り出し、組織学的解析資料とした。

また、降海移動中のスモルトを古宇川下流で採集（Fig.4）し、血中T4の日周変化を調べた。古宇川では、1990年5月16日～17日、6月19日～20日、6月23日～24日、1992年5月14日～15日、1993年6月15日～16日に、一定時間間隔で投網によりスモルトを採集した。採集間隔は、1990年は6時間前後間隔で、1992年および1993年は3時間間隔とした。採集時に、天候、気温、水温、濁り、日没と夜明け時刻を記録した。古宇川にはふ化場魚が標識放流されたことから、標識の有無に基づいて野生魚を選別した。1回あたり供試魚9～10個体を採集し、現地で採血・遠心分離した後、血清T4を以下の方法で測定するまで凍結保存した。特に1990年6月19日の調査では、

夜間、突然の降雨で古宇川が増水し濁りを生じたことから、降雨増水による環境変化と血中T4濃度の関係を調べる目的で、平水状態に回復した6月23日～24日の標本と比較した。

### 甲状腺ホルモン濃度

幼魚を河川で採集後、実験室に生かして持ち帰り、12時間以上約8℃の流水環境に馴致させ、魚体および行動に異常が観察されない個体から採血した。採血は原則として午前10時に行った。幼魚の尾柄部切断後、室温で30分間放置した血液から、3000rpmで15分間遠心分離して血清を得た。血清は測定まで-20℃～-90℃で冷凍保存した。T4濃度は、Suzuki and Suzuki (1981)を改良した方法により放射免疫測定法で測定した。T4濃度の日周変化は、前述のとおり現場で採血し凍結保存した血清を同様の方法で測定して検出した。

### 甲状腺および鰓弁の組織学的観察

実験室に持ち帰った幼魚から甲状腺および鰓組織を取り出してブアン氏液に固定後、常法に従って5μm厚のパラフィン包埋連続切片を作製し、ヘマトキシリン・エオシンの二重染色を施し顕微鏡観察に供した。組織像から甲状腺活性を評価するため、甲状腺の濾胞上皮細胞の厚さをマイクロメータで測定するとともに濾胞内のコロイド状物質の形状を観察した。鰓弁の塩類細胞の数は、次の方法で計数した。組織切片上で幼魚1個体につき、顕微鏡1視野あたりに出現する塩類細胞数を無作為に抽出した5視野数えた。5視野の平均値を幼魚の塩類細胞数とした。調査1回につき5～6個体の幼魚を用いた。

### 海水適応能

採集幼魚の中で最もスモルト化が進んだ個体を、生かして実験室に持ち帰り、12時間以上約8℃の流水環境で馴致した後、24時間の33‰海水抵抗試験を行った。海水抵抗試験では、供試魚5～10個体を、水温6～15℃海水を満した上部循環ろ過60Lのガラスまたはアクリル水槽に直接移行させ、24時間後に供試魚を取り出し採血した。試験海水には通気した。採血は、原則として午前10時に行い、血清を前述の方法により得た。血清は、-20℃～-90℃で冷凍保存し分析に供した。血清中の塩素イオン濃度（Cl<sup>-</sup>）はクロライドカウンター（電量滴定法：平沼製CL-6型）により測定した。

24時間海水抵抗試験を評価するため、33‰海水（水温8～9.8℃）にフルスモルトを移行させ、0～72時間の血清塩素イオン濃度（Cl<sup>-</sup>濃度）の変化を経時的に調べた。Cl<sup>-</sup>濃度は、移行0時間（淡水中）で130～135mEq/



1, 海水 2 時間後では145mEq/lに急上昇し, 4 ~17時間後は 140mEq/l 前後に一時安定したが, 移行21~72時間後

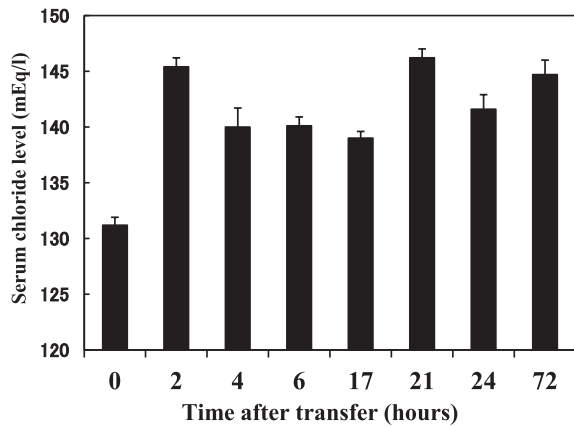


Fig. 20 Changes in the serum chloride concentration of masu salmon smolt kept in 33 per mil seawater for various durations. 0 hour shows the concentration of serum chloride in fresh water. Bars indicate SEM.

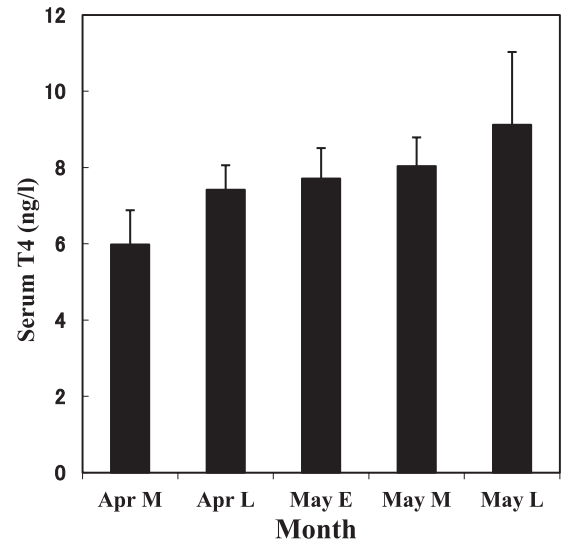


Fig. 21 Changes in the serum thyroid hormone (T4) concentration of wild masu salmon juveniles captured near the mouth of the Furuu River during the period of smoltification, 1993. Bars show SEM.

には140~145mEq/lの範囲に収まった (Fig.20)。この結果から海水移行24時間後 Cl<sup>-</sup> 濃度は安定して幼魚の海水適応能評価として使用できること, 海水適応が発達した Cl<sup>-</sup> 濃度範囲は淡水中レベルの130mEq/lから145mEq/lであると判断した。

## 2.2 結果

### 血中 T4 の変化

スモルト化時期 (1993年4月中旬から5月下旬まで) の, 幼魚の血中 T4 濃度変化をFig.21に示した。T4 濃度は4月中旬まで低かったが ( $5.98 \pm 0.98 \text{ ng/l}$ : 平均値 ± 標準誤差), 4月下旬から増加し ( $7.42 \pm 1.39 \text{ ng/l}$ ), 5月

下旬までこのレベルを維持した。スモルトの降海移動は, 4月下旬ころより始まり6月まで継続した。降海移動盛期は5月上旬であったが, 下旬にも小さな峰が認められた。これらの結果から, 血中 T4 濃度はスモルトが降海移動中に高いレベルで維持されることが確認された (Fig.21)。

1990年5月中旬と6月中下旬, 1992年5月下旬および1993年6月中旬に, 古宇川における降海移動中のスモルトの T4 濃度の日周変化を調べた。1990年の結果は後述する「生理学的変化に伴うスモルトの行動と生態」の項で触れるが, 1992年の T4 濃度は  $5.6 \pm 0.3 \text{ ng/l}$  (0:00) から  $9.09 \pm 0.3 \text{ ng/l}$  (15:00) の範囲で変動した。T4 濃度

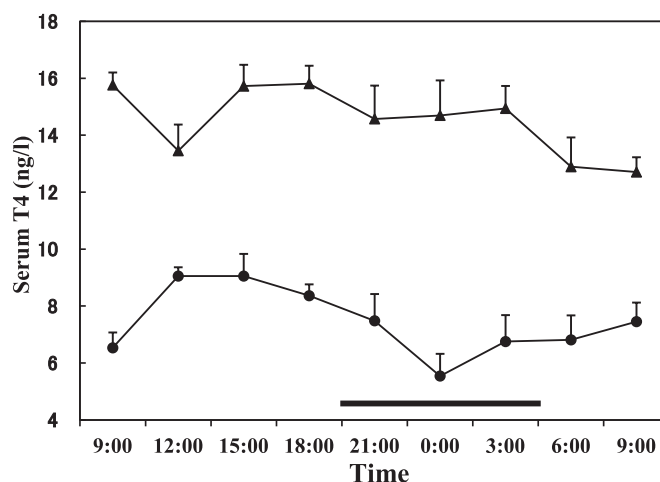


Fig. 22 Diel fluctuations in the serum thyroid hormone (T4) level of the wild masu salmon smolt moving downstream in the Furuu River. Smolt was captured by a castnet from 27 May to 28 May, 1992 (solid circle) and from 15 June to 16 June, 1993 (solid triangle). Vertical bars show SEM and horizontal black bars indicate a nocturnal duration.

は日中に高く夜間に低い、という日周変化を示した (Fig.22)。一方、1993年6月のT4濃度は $15.81 \pm 0.66 \text{ ng/l}$  (18:00) から $12.7 \pm 0.97 \text{ ng/l}$  (9:00) の範囲で変動した。T4濃度は、明け方 (6:00 ~ 9:00) および昼間 (12:00) に低下したほかは高いレベルを保ち、明瞭な日周変化を示さなかった (Fig.22)。

#### 甲状腺および鰓の塩類細胞の組織学的変化

秋 (9月~11月) および春 (3月~5月) に余別川で採集した幼魚の甲状腺と鰓の塩類細胞を組織学的に観察した。観察に供した幼魚の発達段階は、9月から11月までは越冬前の銀化パー、3月は越冬明けの銀化パー、4月が前期スモルト、5月がフルスモルトであった。

秋の幼魚の甲状腺組織では、甲状腺濾胞内で観察されるエオシン好性コロイド様物質の周縁部が滑らかで、濾胞上皮細胞の肥厚は観察されなかった。ただし10月の濾胞細胞組織像は、いくぶん肥厚しているようにみられた (Fig.23 および Fig.24)。春の甲状腺組織では秋と異なり、濾胞上皮細胞は肥厚し円柱上皮の形態を示し、コロイド様物質周縁部には著しい空胞化が観察された (Fig.23 および Fig.24)。

塩類細胞は、細胞質がエオシン好性の細胞として、秋の幼魚では二次鰓弁の基部の一次鰓弁組織に埋没した状態で観察された (Fig.25)。しかし春の幼魚のそれは秋と異なり、二次鰓弁上にもエオシン好性の塩類細胞が観察されるようになった。一次鰓弁および二次鰓弁上の塩

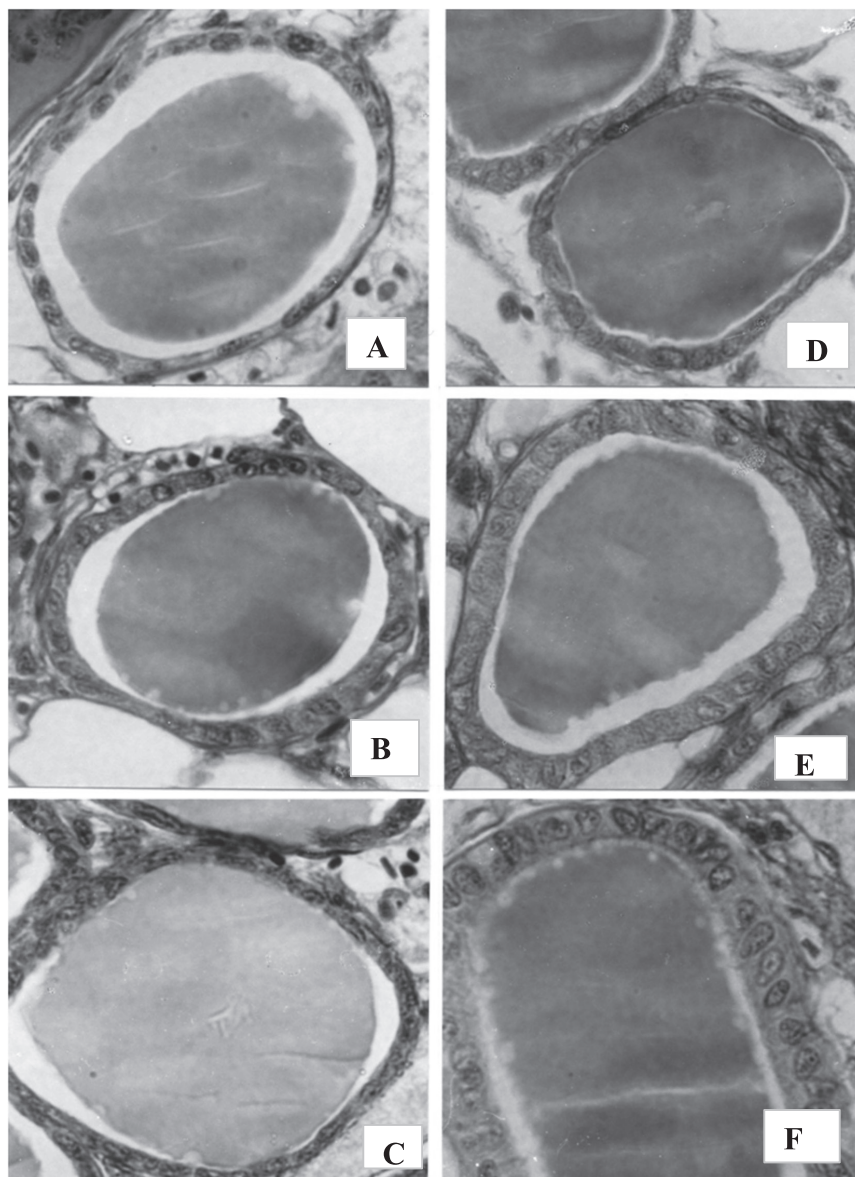


Fig. 23 Histological photographs of the follicle cells and the colloid in the thyroid gland from wild juvenile masu salmon captured in the Yobetsu River from autumn, 1985 through spring, 1986. A: September, B: October, C: November, D: March, E: April and F: May.

類細胞は、5月には細胞質が膨化した (Fig.25)。

甲状腺濾胞上皮細胞の厚さおよび塩類細胞数の秋から春までの変化をFig.26に示した。甲状腺濾胞上皮細胞高は9月に  $3.58 \pm 0.12 \mu\text{m}$  で低かったが、10月に一時的増加が観察された。甲状腺濾胞上皮細胞高の増加は4月から始まり、5月には  $9.83 \pm 0.36 \mu\text{m}$  に達した (Fig.26)。鰓弁組織の塩類細胞数は、秋に1.7細胞の低い値を保っていたが、3月 ( $2.33 \pm 0.33$ 細胞) から増加し始め、5月には  $4.1 \pm 0.19$ 細胞まで増加した (Fig.26)。組織像から、幼魚の海水適応能が越冬明けの3月ころより発達することが窺われた。

甲状腺組織の観察結果は、春幼魚の血中 T4 濃度の変化と一致した。両者の変化は4月から開始しており、こ

の時期はスモルト段階の前期スモルトに相当した。組織観察では秋 (10月) に一時的な活性化像が観察されたが、この時期の T4 濃度を測定していないので、両者の関係は明らかでない。塩類細胞の組織像は3月から変化した、甲状腺のそれより早い時期であった。

#### 海水適応能の発達

1988年および1989年に余別川の異なるスモルト段階の幼魚を用いて、その海水適応能を海水移行24時間後 Cl 濃度で評価した (Fig.27)。Cl 濃度は、越冬期に見られる2タイプのパーのうち黒色より黄色が強い黄化パーが  $170 \sim 190 \text{mEq/l}$ 、銀化パーが  $180 \text{mEq/l}$  以上、小型パーが  $170 \text{mEq/l}$ 、春銀化パーが  $160 \sim 170 \text{mEq/l}$  の高い値を示

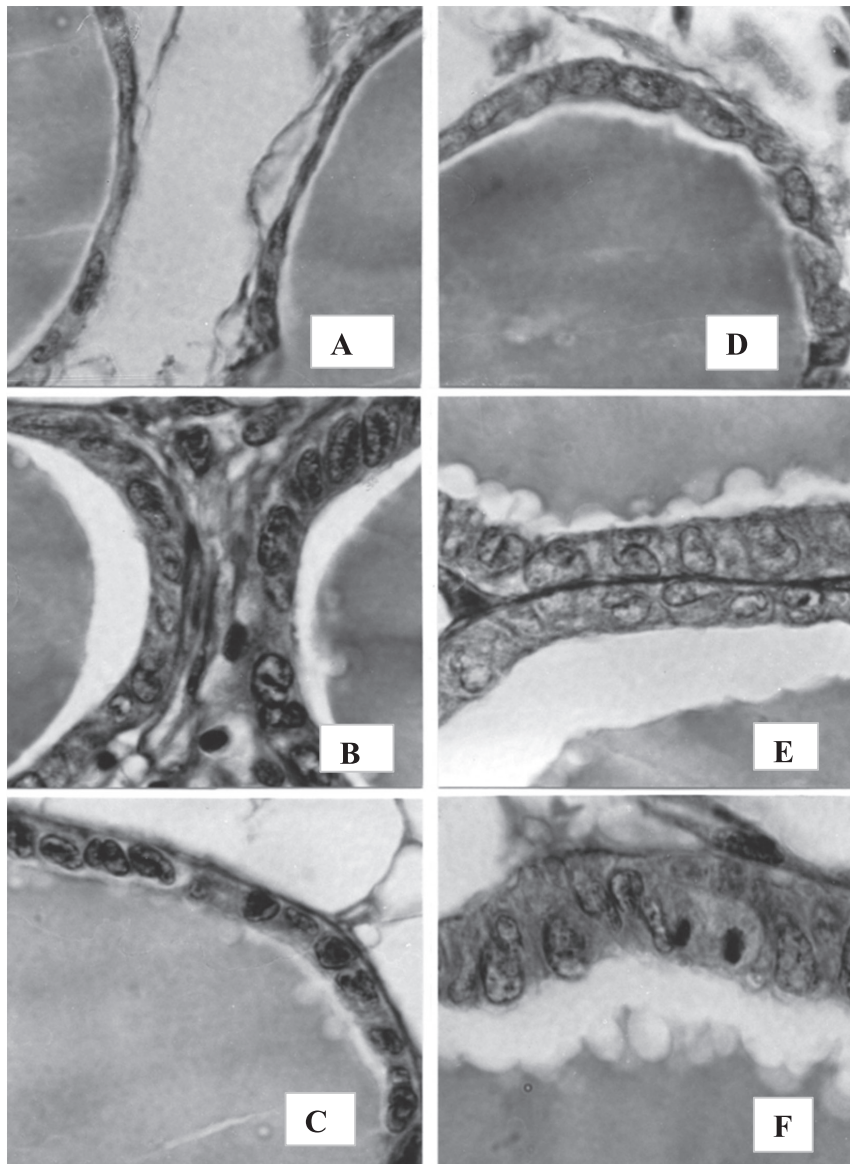


Fig. 24 Enlarged photographs of the follicle cells in the thyroid gland from wild juvenile masu salmon from autumn, 1985 through spring, 1986. A: September, B: October, C: November, D: March, E: April and F: May.



し、いずれも海水適応が未発達であった。これに対してスモルト化が始まった前期スモルトでは、Cl<sup>-</sup>濃度が150mEq/lに低下した。さらに中期スモルトでは148mEq/l、フルスモルトでは140~145mEq/lまで低下し、海水適応能の発達が認められた。ただし前期スモルトでは、海水移行3日目で一部に死亡(20%)が確認され、前期スモルトの海水適応能は不十分と判断された。

これらの知見に基づき、異なる河川集団の海水適応能の季節変化を調べた。下苗太路川、増幌川および利別川幼魚の海水適応能は、それぞれ6月中下旬、6月上旬~下旬、5月中旬にピークが観察された(Fig.28)。余別川の海水適応能ピークは1985年と1986年では異なっていた。1985年は5月中旬、1986年は5月下旬から6月下旬

に海水適応能が高まった(Fig.28)。これらのピークは、各河川のスモルト降河移動の盛期と一致した(Fig.19)。このように自然河川において、スモルトでは海水適応の発達と降海行動が同期に起こることが確かめられた。

#### 生理学的変化に伴うスモルトの行動と生態

1990年に古宇川で血中T4の日周変化を調べた。6月19日23:00に突然に起きた降雨増水と川水の濁りはスモルトの血中T4のサージをもたらすことが観察された。降雨前(18:00)のT4は $8.2 \pm 0.92 \text{ ng/l}$ を示したが、降雨増水時(23:00)のそれは $13.7 \pm 2.62 \text{ ng/l}$ まで急激に増加した。その翌日(6:00)には $8.68 \pm 1.71 \text{ ng/l}$ に低下した(Fig.29)。その3日後の18:00から6:00までのT4レベルは、

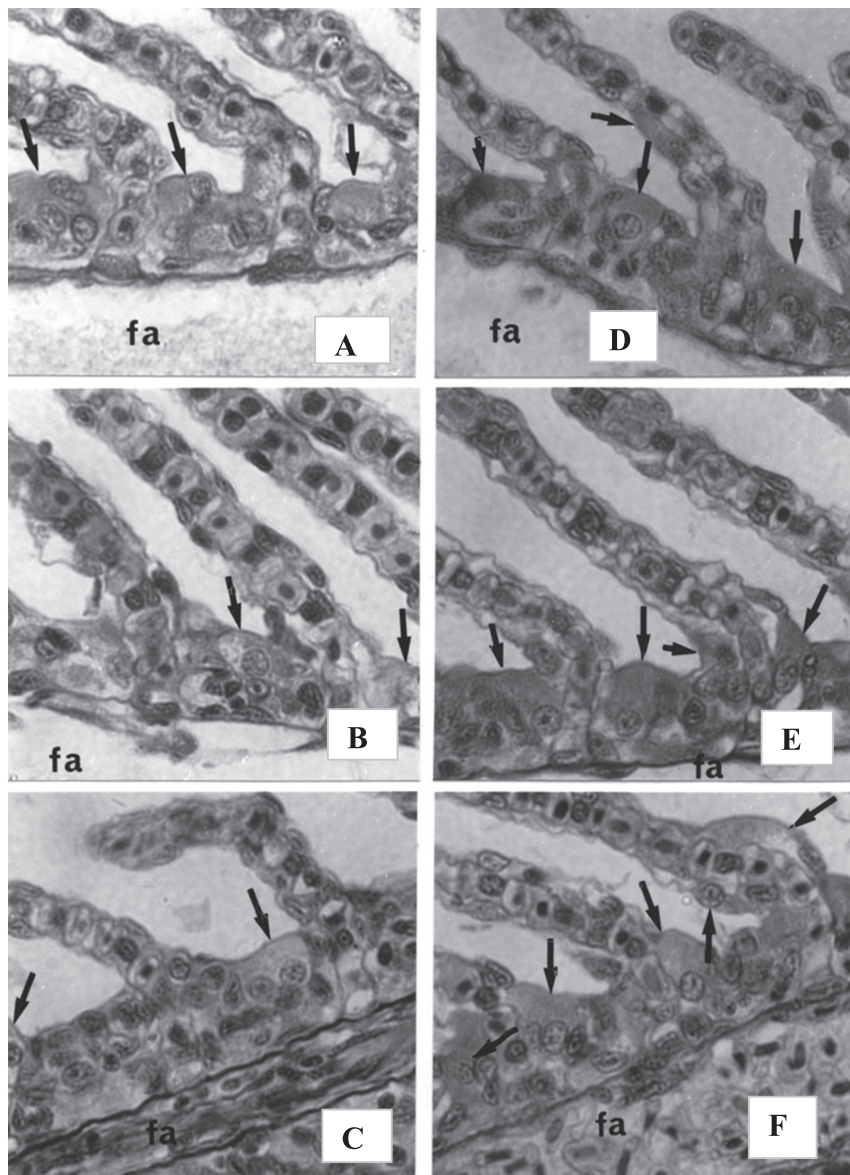


Fig. 25 Histological photographs of the chloride cells (arrow) on gill lamella from wild juvenile masu salmon captured in the Yobetsu River from autumn, 1985 through spring, 1986. A: September, B: October, C: November, D: March, E: April and F: May.

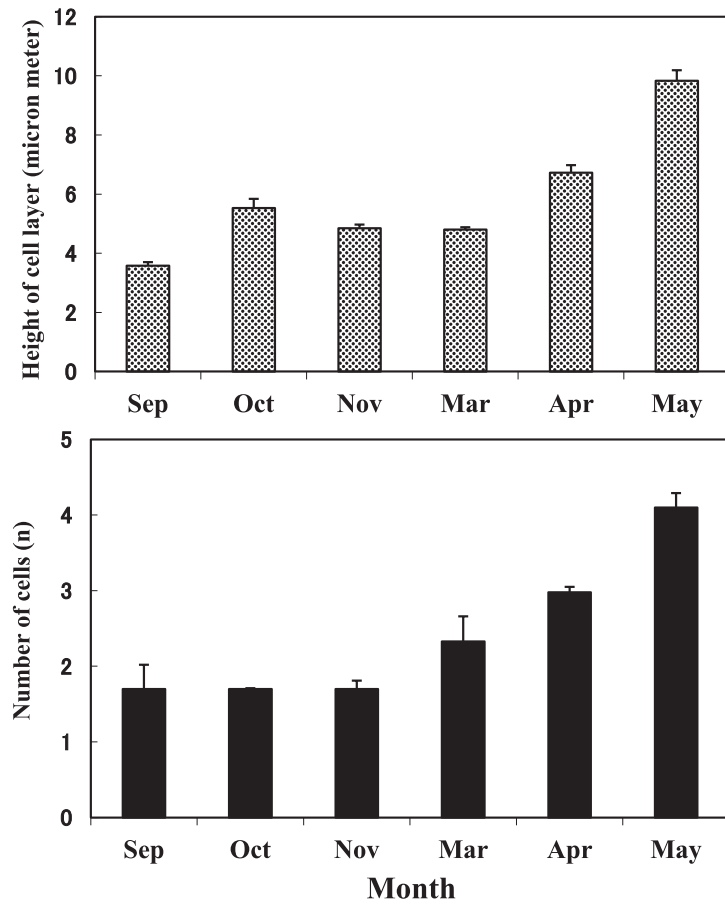


Fig. 26 The upper part shows changes in height of the follicle cell layer in the thyroid gland and the lower part indicates fluctuations in the number of the chloride cells on gill lamella from wild juvenile masu salmon captured in the Yobetsu River from autumn through spring.

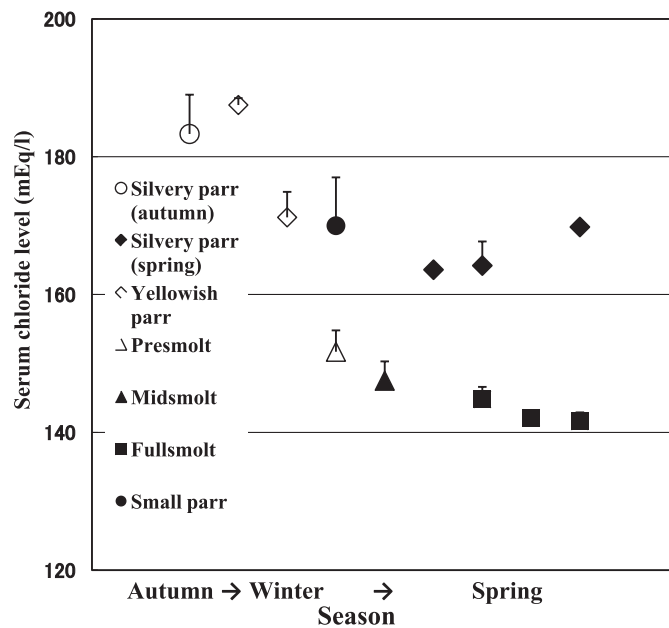


Fig. 27 Development of seawater adaptability of wild masu salmon juveniles on the various smolting stages in the Yobetsu River from autumn, 1986 through spring, 1987. Seawater adaptability indicates the serum chloride level kept in 33 per mil SW for 24 hours. Bars denote SEM.



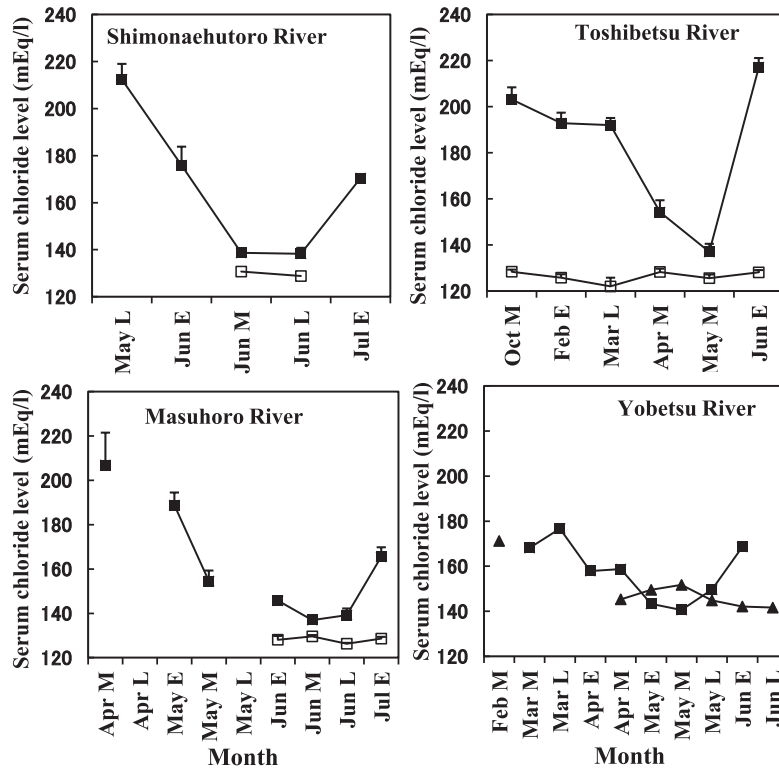


Fig. 28 Changes in seawater adaptability of wild masu salmon juveniles from the different stream populations in Hokkaido, Japan. Open square is the control kept in fresh water for 24 hours. Solid square and solid triangle in the Yobetsu River are the 1985 year group and 1986 year group, respectively. Bars show SEM.

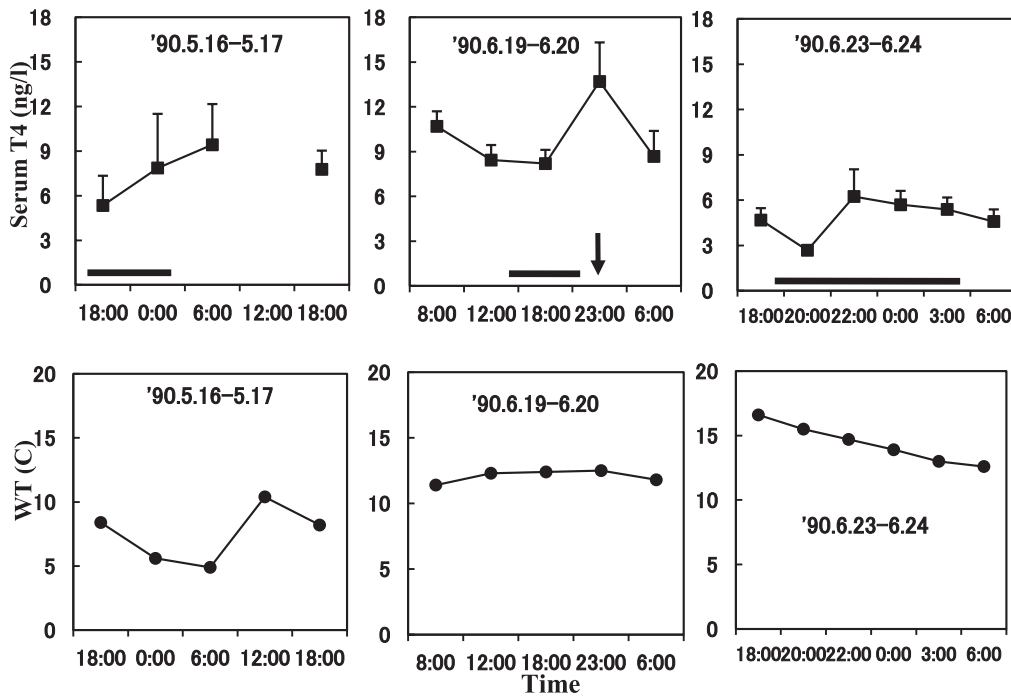


Fig. 29 Diel fluctuations in serum T4 concentration of wild masu salmon smolt and water temperature at the lower reach site of the Furuu River in 1990. The upper part shows T4 and the lower part demonstrates water temperature. The vertical bar is SEM, the horizontal bar demonstrates the nocturnal duration and the arrow indicates rainfall. A surge of T4 was observed at 23:00 on 19 June, 1990 after rainfall.

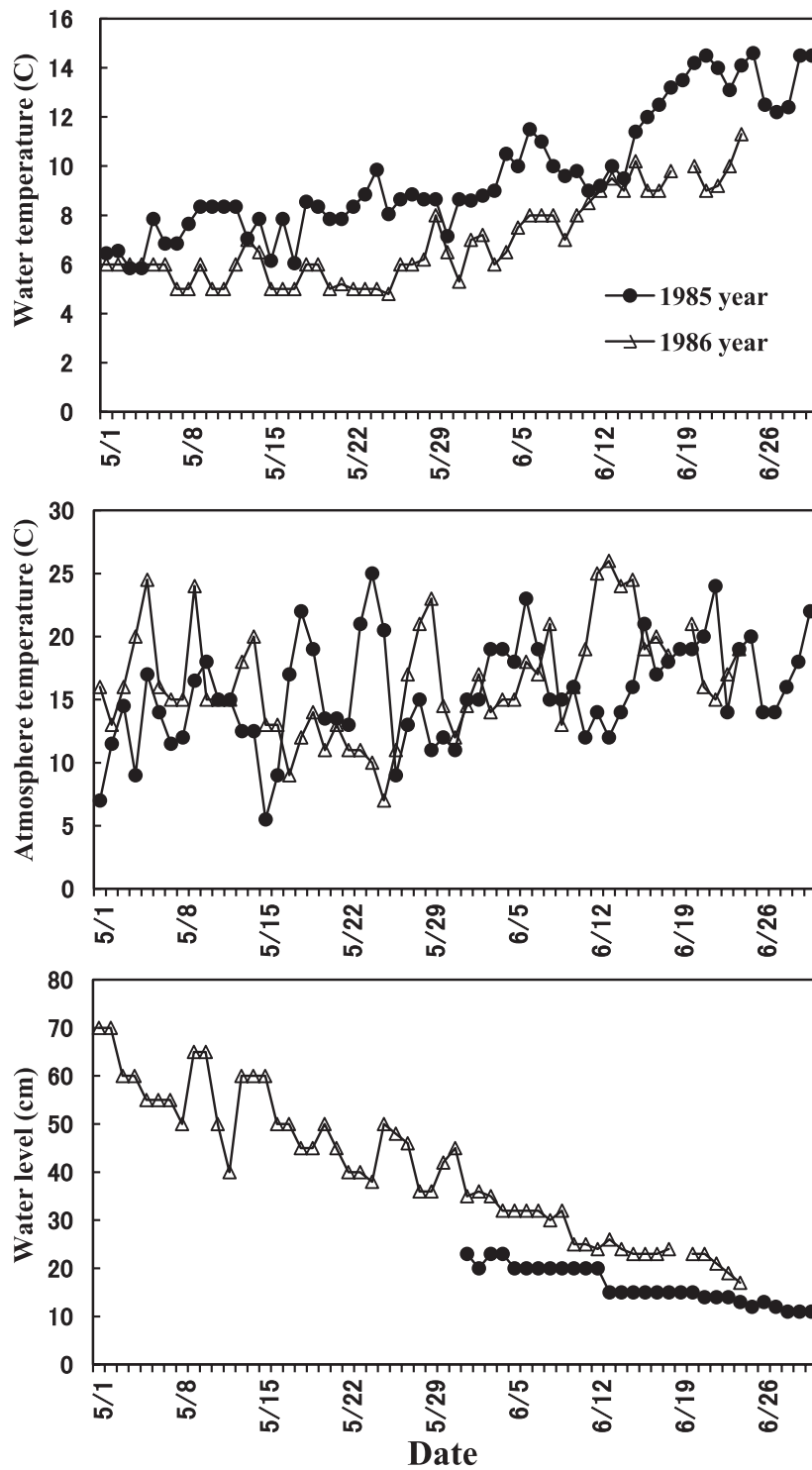


Fig. 30 Fluctuations in water temperature, atmosphere temperature and flow level in the Yobetsu River in 1985 and 1986. The solid circle is that of 1985 and the open triangle shows that of 1986.

2.68±0.18ng/lから6.42±1.8ng/lまでの低い値であった。この時の河川水温は、降雨の前後で12.4°Cおよび12.5°Cとほとんど変化がなかった (Fig.29)。したがって、T4 サージには、降雨による濁りなどの川水の変化が影響したとみなされる。

余別川では1985年と1986年でスモルトの降海移動時期が異なった (Fig.19)。両年では河川水温も異なっていた。1985年の河川水温は、1986年に比べて、5月上旬から高い水温で推移した (Fig.30)。1985年のスモルト主群は、1986年に比べて1旬早く降海移動を開始した。採集した

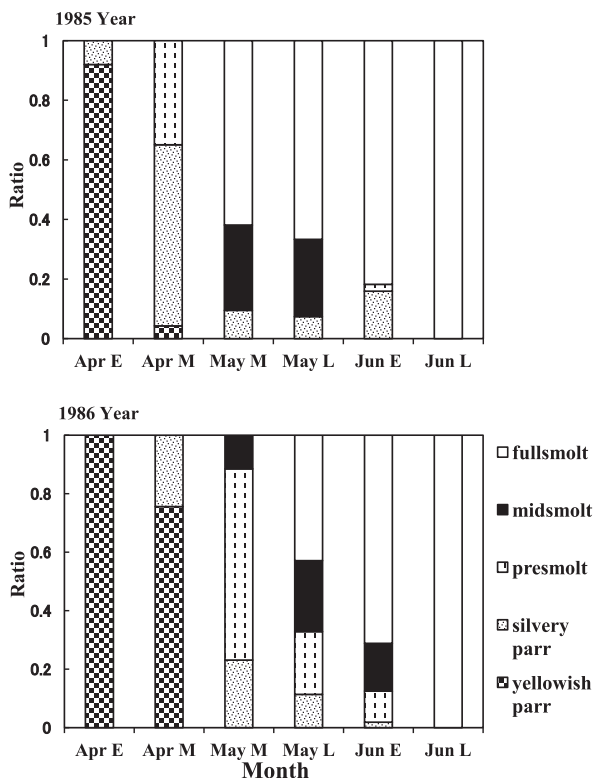


Fig. 31 Development of the smolting stage in the 1985 and 1986 year groups of wild masu salmon juveniles in the Yobetsu River. The upper part is 1985 and the lower part shows 1987. The 1985 year group developed a smoltification earlier than the 1986 group.

幼魚のスマルト段階組成比は、1985年がより早くスマルト化が開始されたことを示している (Fig.31)。これらの結果から、自然河川のスマルト化の発達は、河川水温によっても影響されることが明らかになった。

### 2.3 考察

血中甲状腺ホルモン T4 は、サケ属のスマルト化に関わることが知られている (Dickhoff *et al.*, 1978, 1982 ; 山内・高橋, 1987 ; Iwata *et al.*, 1989 ; Clarke and Hirano, 1995)。T4 は、スマルト体表の銀白化を促す効果とともに (Ura *et al.*, 1994)、降海行動との関係にも興味もたれてきた (Iwata *et al.*, 1989 ; Ojima and Iwat, 2007)。

本研究で、降海移動時期の T4 濃度が増加することが確かめられた。また甲状腺組織もスマルト化が開始した前期スマルトから、活性化した組織像が観察された。ただしスマルト化時期の T4 値は 10ng/l 以下を示した。1992年 6 月の T4 日周変化のそれも 10ng/l 以下のレベルであった。北海道南部を流れる積丹川の野生魚の T4 を調べた Kudo *et al.* (1994) の結果によると、5 月 (フルスマルト) の T4 レベルは 15ng/l を示した。本研究で得

られた低い T4 値の原因は、T4 の測定にあたり、供試魚を 1 時間余りかけて輸送し、その後さらに 12 時間以上流水に馴致してから採血したことから、これらのストレスが T4 濃度に影響を及ぼしたかもしれない。ただし現地採血した日周変化の場合は、これらストレスの影響を受けなかった。

タイセイヨウサケおよびブラウントラウト *S. trutta* のスマルトの降海行動を調べた Solomon (1981) によると、降海行動は日中より夜間に活発となる日周変化が認められた。サクラマスにおいても原子 (1982) が同様の観察結果を報告している。本研究における 2 ヶ年のスマルト T4 日周変化の結果によると、T4 値が日中高く夜間で低い日周変化を示した (1992年 5 月)。一方、日中および明け方に一時 T4 値が低下し明瞭な日周変化を示さない例 (1993年 6 月) も観察された。タイセイヨウサケでは高い水温条件で日中に降海行動が起きたと報告されていることから (Solomon, 1981)、降海移動期間における調査時期や河川水温の影響により、スマルト T4 の日周変化に違いが生じた可能性が考えられる。

降雨がスマルトの T4 サージを促すことが知られている (Yamauchi *et al.*, 1985)。古宇川の日周変化調査で、降雨開始 30 分ほどで採集した個体で T4 サージが観察された。ただし T4 値は 8.03~21.9ng/l と広い幅を示しており、すべての個体で反応が見られたわけではなかった。ビワマス *O. masou subsp.* の T4 サージに流速が影響しなかった (藤岡, 1991) ことから、河川水温に変化がみられなかった本研究では、川水の濁りが T4 サージを引き起こした可能性が高いと考えられる。

サケ属の海水適応に機能する塩類細胞に 2 型が確認されている (Franklin and Davison, 1989 ; Mizuno *et al.*, 2000)。光学顕微鏡を用いた本研究では 2 型を分類できなかったことから、塩類細胞の観察は 2 型を区別せずに扱った。塩類細胞数は 3 月の銀化パーから増加したが、海水適応能は、春銀化パーのみならず秋銀化パーでも未発達であることが確かめられた。また塩類細胞数の増加と甲状腺濾胞の組織学的変化が一致しなかったことから、塩類細胞の形態変化に対する甲状腺ホルモンの関与は低いことが示唆される。伴ら (1987) は飼育サクラマスで、塩類細胞数のピークと海水適応能のピークが一致したことを報告したが、本研究でも同様の結果が得られた。

下苗太路川、増幌川、利別川および余別川の幼魚のスマルト化に伴う海水適応プロセスでは、スマルトの降海移動盛期と海水適応能のピークが一致した。余別川では降海移動に年変動が見られたが、海水適応能もそれに一致して変化した。

久保 (1973) は、本種のスモルト化が高い水温により促されることを報告している。本研究の余別川における調査でも、高い水温で推移した1985年のスモルト段階別の組成比は、低い水温の1986年に比べて、前期スモルトが1旬早く出現しており、フルスモルトも同様に早く出現したことを示した。これらの結果から、同一河川集団におけるスモルト化時期の調整には、河川水温の変化が関係していると考えられる。

### 第3章 スモルト化機構に関する外部および内部環境要因に関する飼育実験

第1章および第2章の自然河川サクラマス幼魚の生態学的生理学的研究により、スモルト化に及ぼす外部環境、特に河川水温の影響が明らかになった。余別川の調査結果からは、河川水温が高い年のスモルト化時期が早まることが観察された (Fig.30およびFig.31)。また北海道北部河川のスモルト化時期が、南部河川のそれより1ヶ月遅れることも確かめられた (Fig.19およびFig.28)。さらに自然河川の幼魚では、スモルト化時期を過ぎた夏から翌年の春まで、スモルトが全く観察されなかった。これらのことは、本種のスモルト化発現を促す、あるいは抑制するスイッチ機構が内在することを強く示唆している。

一方飼育実験では、サケ属のほかサルモ属やイワナ属において、外部環境の日長 (光周期) および水温がスモルト化に影響することが知られている。たとえば、低水温期の幼魚を高水温環境へ移行する処理や、自然日長環境から漸次あるいは飛躍的に光周期変更する処理が、スモルト化時期や内分泌あるいは鰓の酵素活性に影響を及ぼすことが報告されている (Wagner, 1974 ; Ewing *et al.*, 1979 ; Johnston and Saunders, 1981 ; Duston and Saunders, 1995)。サクラマスにおいても、高水温処理の効果 (久保, 1973) および光周期変更処理の効果 (Okumoto *et al.*, 1989) が報告されている。

これらは、サクラマスのスモルト化過程に、水温および光周期が外部環境調節因子として作用することを示している。しかし水温処理あるいは光周期処理、さらに両処理の組み合わせが、スモルト化時期を変更することは明らかにされたが、自然河川の季節的なスモルト化発現 (開始と停止) を調節する外部環境因子の作用機序については明らかではない。

本章では、自然河川のサクラマス幼魚のスモルト化に影響を及ぼす水温および光周期の作用機序を明らかにした。

#### 3.1 材料および方法

供試魚として、越冬期の自然河川で採集した幼魚と光周期実験室で育てた一腹の幼魚を用いた。前者では水温と光周期が、後者では一定水温下における光周期がスモルト化に及ぼす影響を飼育実験により調査した (実験1)。また異なる地域集団と両親のスモルト化時期が異なる交雑個体を一定水温・自然日長下で飼育して、スモルト化に及ぼす遺伝的な影響を調査した (実験2)。飼育実験では、スモルト化特性に関して適宜次の項目に注目した。

##### 成長

光周期実験室の飼育タンクに収容した供試魚のうち、一定数に個体識別のリボンタグ標識を背びれ基部に付け、月末に尾叉長 (測定単位0.1mm) および体重 (0.1g) を測定してSGRを求めた。あわせて外部形態 (Table1) に基づき、スモルト段階および雄個体の成熟を記録した。スモルト化時期の4月から6月の間は半月毎に魚体測定を行った。

##### スモルト化盛期

外部形態学的変化から判別して中期スモルトおよびフルスモルト段階の幼魚を「スモルト」とし、最も多くのスモルトが出現した時期をその集団の「スモルト化盛期」と定義した。

##### スモルト化率

事故あるいは死亡した個体を除く飼育個体数に占めるスモルトの割合 (%) で示した。

##### 海水適応能

60～90L水槽を用いて33‰海水抵抗試験を行い、海水移行24時間後の生残率と血清塩素イオン濃度 (Cl) を測定した。対照群は同様の手順で、淡水中の水槽に24時間移行後の血清Clを測定した。

##### 血中甲状腺ホルモン濃度

魚体測定時に適宜供試魚5～10個体を取り出し、前述の方法で得た血清のサイロキシン (T4) 濃度を、Suzuki and Suzuki (1981) を改良したKudo *et al.* (1994) の方法により測定した。一部の実験群では、早熟雄の出現率およびその出現時期についても調べた。

#### 実験1 水温と光周期の効果に関する実験

##### 実験1-1 高水温の効果実験

供試魚は、越冬期の1988年12月7日、1989年3月8日、そして越冬明けの4月11日に、余別川で三角網および投網で採集した。このときの河川水温は、2.2℃ (12月)、3.6℃ (3月)、4.0℃ (4月) であった。これらは水産孵化場本場の光周期実験室の飼育水槽に収容して実験に供し

た。12月, 3月, および4月に採集した幼魚を, 8°C水温の自然日長で, スモルト化が完成するまで飼育した。供試魚は, 通気した流水式60Lアクリル水槽に, リボンタ

グ標識した11~16個体を各水槽に収容し自動給餌器により飽食させた (Table7)。スモルト化特性のうち, SGR, スモルト化盛期, スモルト化率, 海水適応能を調べ, ス

**Table 7** Experiment1-1 shows the effect of a high water temperature on smoltification of wild masu salmon juveniles in wintering  
Wild masu salmon juveniles were captured in the Yobetsu River in December (2.2°C ), 1988, and in March (3.6°C ) and April (4°C ), 1989. They were reared under a natural daylength at 8°C water temperature during the examination.

Experimental group	Population	Individuals	Mean fork length (cm)	SD (cm)	Date on commencement	Date on completion
December	Yobetsu River	15	11.9	0.5	8 Dec., 1988	17 Apr., 1989
March	Yobetsu River	16	10.1	1.0	21 Mar., 1989	13 May, 1989
April	Yobetsu River	11	10.6	1.0	12 Apr., 1989	31 May, 1989

**Table 8** Experiment1-2 shows the effect of a high water temperature and modified daylength on smoltification of wild masu salmon juveniles in winter  
Wild masu salmon juveniles were captured in the Yobetsu River on 7 December (2.2°C ). They were kept in a 250L tank under a natural daylength at 2°C water temperature, and transferred to the experimental regime under long daylength (16L8D) or short daylength (8L16D) at 8°C water temperature on 10 December, 1988 and on 6 February, 1989.

1. Treatment on 10 December in 1988

Experimental group	Population	Individuals	Mean fork length (cm)	SD (cm)	Date on commencement	Date on completion
N group (natural daylength)	Yobetsu River	15	11.9	1.0	10 Dec., 1988	17 Apr., 1989
LD group (16L8D)	Yobetsu River	15	12.0	0.7	10 Dec., 1988	28 Feb., 1989
SD group (8L16D)	Yobetsu River	15	11.8	0.8	10 Dec., 1988	31 May, 1989

2. Treatment on 6 February in 1989

Experimental group	Population	Individuals	Mean fork length (cm)	SD (cm)	Date on departure	Date on completion
LF group (16L8D)	Yobetsu River	19	11.8	1.0	6 Feb., 1989	30 Mar., 1989
SF group (8L16D)	Yobetsu River	18	11.8	1.0	2 Feb., 1989	17 Apr., 1989

モルト化に及ぼす高水温処理の効果を明らかにした。

**実験 1-2 高水温と光周期変更の効果実験**

1988年12月7日に余別川で採集した幼魚を8°C水温の自然日長で飼育した後, それらを12月10日および1989年2月6日に, 水温8°Cの長日処理 (L区: 16時間明期8時間暗期, 16L8D) および水温8°Cの短日処理 (S区: 8時間明期16時間暗期, 8L16D) に移行させ, スモルト化が完成するまで前述の方法で飼育した。対照群として

水温8°Cの自然日長群を設けた。各実験の供試個体数は15~19個体であった (Table8)。スモルト化特性のSGR, スモルト化盛期, スモルト化率, 海水適応能を測定して, 高水温と日長変更がスモルト化に及ぼす影響を調べた。

**実験 1-3 低水温の効果実験**

供試魚は, 1990年2月15日に余別川 (河川水温2.4°C) で越冬中の幼魚を採集して, 旧真狩支場の光周期実験室に持ち帰り, 実験を開始するまで水温2°C・自然日長



**Table 9** Experiment1-3 shows the effect of low temperatures on smoltification of masu salmon  
 Wintering wild masu salmon juveniles were captured in the Yobetsu River in December. They were kept in a 250L tank under a natural daylength at 2°C water temperature. They were transferred to the two temperature regime, under a natural daylength at 4°C water temperature (N4C group) and under a long daylength at 2°C water temperature (L2C group). The control was under a natural daylength at natural water temperature (N group) on 16 March, 1990.

Experimental group	Population	Individuals	Mean fork length (cm)	SD (cm)	Date on commencement	Date on completion
N group	Yobetsu River	30	12.1	1.2	16 Mar., 1990	31 May, 1990
N4C group	Yobetsu River	26	11.8	0.8	16 Mar., 1990	31 May, 1990
L2C group	Yobetsu River	20	11.7	0.9	16 Mar., 1990	31 May, 1990

で、250LのFRPタンクで止水飼育した。ただし給餌はしなかった。

実験は、余別川の河川水温が上昇し始める3月中旬の1990年3月16日から開始し、自然河川のスモルト化が完成する5月末まで継続した。試験群は、水温4°Cの自然日長群(N4C区)および水温2°Cの長日処理群(L2C区)の2群を設けた。L2C区はスモルト化を促すため、特に長日処理を加えた。供試魚はリボンタグ標識し、上部ろ過循環式の250L・FRPタンクで飼育した。対照群(N区)は、自然日長で自然河川水温に合わせて水温を12°Cま

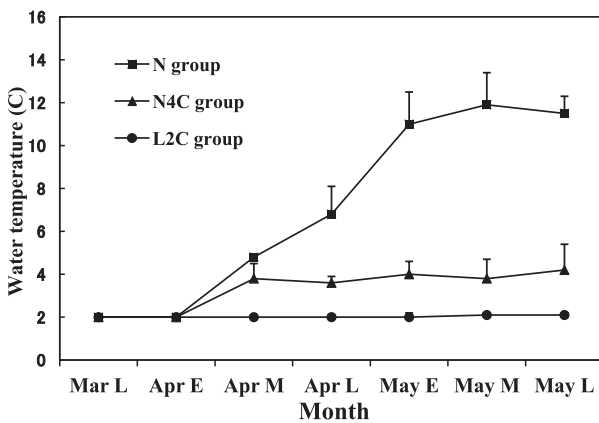
濃度、海水適応能を測定し、低水温処理がスモルト化に及ぼす影響を調べた。

**実験 1-4 恒常光周期とスモルト化**

浮上時からスモルト化終了時期まで、8°C湧水で一定の光周期環境で飼育する恒常光周期がスモルト化に及ぼす効果を調べた。供試魚は、北海道産(尻別川)および本州日本海産(神通川)サクラマスを用いた。

飼育実験は旧真狩支場の光周期実験室で行った。照明はセルフタイマーに連動した蛍光灯を用いて、午前8時に点灯させた。飼育タンク水面の照度は390-430luxであった。自然日長のときは、蛍光灯のほか窓から入射する太陽光も利用した。供試魚は150Lあるいは250LのFRPタンクで飼育し、給餌は自動給餌器で翌朝タンク底に残餌がでるほど飽食するまで与えた。魚体測定は原則として月末に行い前日には給餌しなかった。採血は原則として午前10時から行った。

1990年9月に富山県の神通川(Fig.33)で捕獲したサクラマスの雌雄1個体から得た発眼卵を、10月に旧真狩支場に収容し、8°Cの水温でふ化した浮上直後の稚魚を実験に用いた。供試魚は、1991年1月31日から給餌を開始し、水温8°Cで光周期が異なる4群に分け、それぞれを250Lタンクで飼育した。光周期は、自然日長(N区)を対照群として、短日処理群(S区:8L16D)、超短日処理群(SS区:4L20D)とした(Fig.34)。1991年10月18日に3群から無作為に60個体を取り出し、そのうち30個体に個体識別のリボンタグ標識を付け、150Lタンクで1992年5月まで同様に飼育した(Table10)。これとは別に、1990年9月に尻別川で捕獲したサクラマスから得た一腹仔を供試魚として、同様の方法で実験したが、尻別川サクラマスには長日処理群(L区:16L8D)を設けた(Table10)。尻別川サクラマスの実験開始は1991年1月8日であった。スモルト化特性としてSGR、スモルト化盛



**Fig. 32** Changes in rearing water temperature under the low temperature experiment (Experiment1-3). The L2C group is at a low temperature (2°C) with a long term daylength (16L8D), N4C indicates the regime at a 4°C temperature with a natural daylength, and the N group shows a natural water temperature with a natural daylength as a control. Bars show SEM.

で徐々に上昇した(Table9)。N区には適宜給餌したが、そのほかには給餌しなかった。各実験群の飼育水温変化をFig.32に示した。供試魚は月末に魚体測定し、生残率およびスモルト化特性としてSGR、スモルト化率、T4

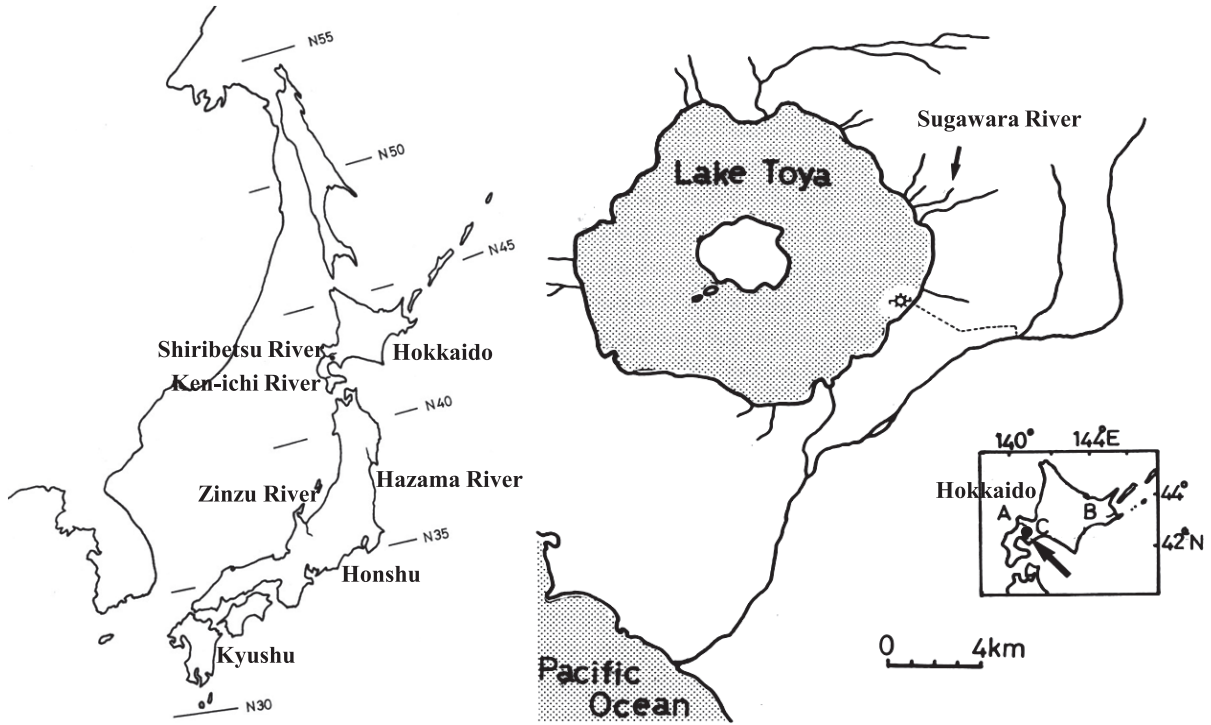


Fig. 33 Map showing rivers in Honshu and Hokkaido, Japan to produce the eggs for experiments. The left part includes the Shiribetsu River (Hokkaido), the Ken-ichi River (Hokkaido), the Hazama River (Branch of the Kitakami River, Honshu) and the Zinzu River (Honshu). The right part shows the Furuu River (A), the Furen River (B) and the Sugawara River (C) in Hokkaido. The Sugawara River flowed into Lake Toya (arrow). The solid circle is the former Makkari Branch of the Hokkaido Fish Hatchery that reared the eggs and juveniles for experiments.

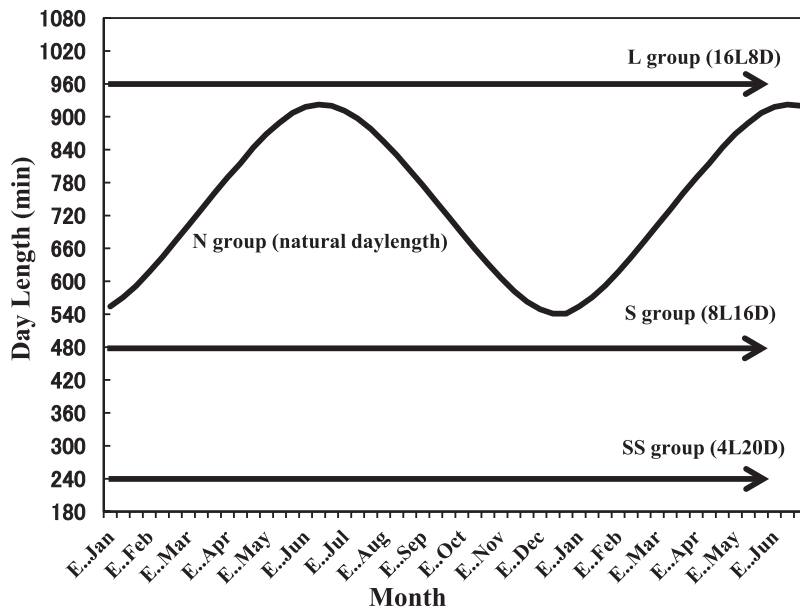


Fig. 34 Constant daylength experiment diagram (Experiment1-4) at 8 °C water temperature. SS group: 4L20D (daytime for 4 hours and nighttime for 20 hours), S group: 8L16D, L group: 16L8D and N group: natural daylength as a control. The Shiribetsu River and the Zinzu River population juveniles were reared under constant daylength regimes from emergence in January, 1991 to smolt in May, 1992.

Table 10 Experiment1-4 shows the effect of the constant daylength on smoltification of masu salmon Siblings from two masu salmon populations (the Shiribetsu River and the Zinzu River) were reared under the three constant daylength regimes at 8°C water temperature from emergence (January, 1991) to smoltification (May, 1992). L group: 16L8D, S group: 8L16D and SS group: 4L20D. The N group (Control) is under a natural daylength at 8 °C water temperature. Each of the thirty juveniles had an individual tag to examine the growth rate on 18 October, 1991.

The ShiribetsuRiver population						
Experimental group	Population	Individuals	Mean fork length (cm)	SD (cm)	Date on marking	Date on completion
L group (16L8D)	Shiribetsu River	30	12.0	0.6	18 Oct., 1991	31 May, 1992
S group (8L16D)	Shiribetsu River	30	12.1	0.7	18 Oct., 1991	31 May, 1992
SS group (4L20D)	Shiribetsu River	30	12.0	0.6	18 Oct., 1991	31 May, 1992
N group (natural)	Shiribetsu River	30	11.8	0.6	18 Oct., 1991	31 May, 1992

The Zinzu River population						
Experimental group	Population	Individuals	Mean fork length (cm)	SD (cm)	Date on marking	Date on completion
S group (8L16D)	Zinzu River	30	10.6	0.8	18 Oct., 1991	31 May, 1992
SS group (4L20D)	Zinzu River	30	10.4	0.6	18 Oct., 1991	31 May, 1992
N group (natural)	Zinzu River	30	10.4	0.7	18 Oct., 1991	31 May, 1992

期, スモルト化率, 雄の成熟, T4 濃度, 海水適応能を調べ, 恒常光周期がスモルト化に及ぼす影響を明らかにした。雄の成熟は排精の有無により判別した。

実験 1.5 光周期の変更とスモルト化

実験 1-5-a 秋季および冬季の光周期の変更

1992年2月から水温 8°C の自然日長で250Lタンクをもちいて飼育した見市川系および迫川系幼魚群 (N区) から, 1992年9月19日および1993年1月26日に, 幼魚50~60個体を取りだし, そのうち30個体にリボンタグ標識し, 長日光周期変更 (16L8D) および短日光周期変更 (8L16D) 実験に供した (Table11およびFig.35)。供試魚は150Lタンクで前述の方法で飼育した。実験区は, 9月移行 (NL9区 (長日)・NS9区 (短日)) および1月移行 (NL1区 (長日)・NS1区 (短日)) とした。対照群は自然日長で飼育し, N区とした。スモルト化特性としてSGR, スモルト化盛期, スモルト化率, T4 濃度, 海水適応能を調べた。

実験 1-5-b 夏季~冬季の光周期の変更

1992年9月に古宇川に遡上したサクラマスの一腹仔を用いて, 水温 8°C で自然日長飼育した幼魚を, 夏季から冬季の異なる時季に光周期を変更して, スモルト化に及

ぼす応答を調べた。実験光周期として, 日長の短い方から, L1 (10L14D), L2 (12L12D), L3 (14L10D) を設定した。1993年7月14日, 8月7日, 9月2日, 10月8日, 12月5日, そして1994年1月12日に, 自然日長飼育幼魚を, L1およびL2, L3 処理の150Lタンクに移行した (Table12 およびFig.36)。実験区として, L1 処理群では, L1J区 (7月移行), L1A区 (8月同), L1S区 (9月同), L1O区 (10月同), L1D区 (12月同), L1Ja区 (1月同) とした。同様に L2 処理群は L2J区, L2A区, L2S区, L2O区, L2D区およびL2Ja区に, L3 処理群は L3J区, L3A区, L3S区, L3O区, L3D区およびL3Ja区とした。各実験区の150Lタンクに60個体を収容し, そのうち30個体にリボンタグ標識して, 1994年5月まで飼育した。対照区は自然日長で同様に飼育した。スモルト化特性として, SGR, スモルト化盛期, スモルト化率, T4 濃度, 海水適応能を調べた。

実験 2 遺伝形質に関する実験

実験 2.1 降海型および降湖型地域集団のスモルト化

一定環境条件下で降海型および降湖型の異なる地域集団のスモルト化特性を比較した。供試魚は, 降湖型として洞爺湖 (北海道) に流入する菅原川, 降海型として古

**Table 11** Experiment1-5a shows the effect of the modified daylength in autumn and winter on smoltification of masu salmon

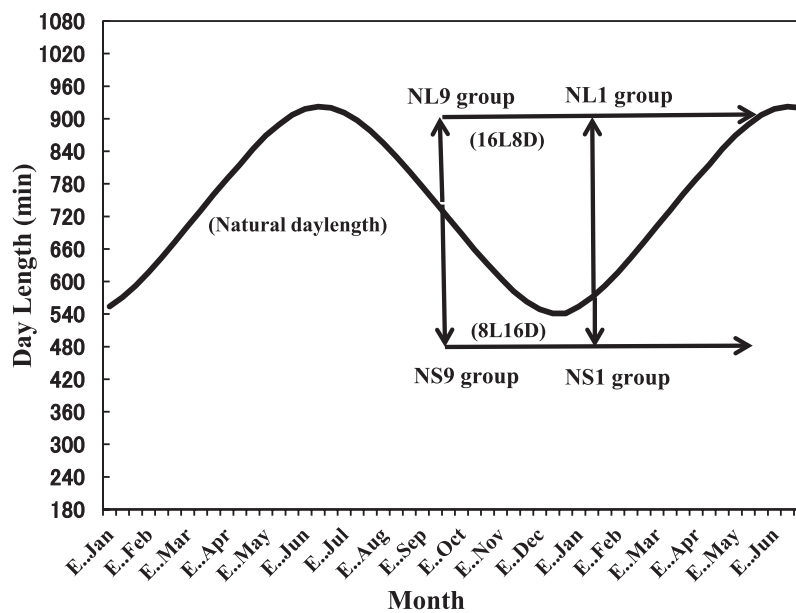
Siblings from two masu salmon populations (the Ken-ichi River and the Hazama River) were reared under a natural daylength and at 8°C water temperature from February, 1992 to May, 1993. Each of the thirty juveniles with a tag from the two populations were transferred to the two modified daylength regimes, under a long daylength (16L8D) and a short daylength (8L16D) at 8°C water temperature in September, 1992 (NL9 group, NS9 group) and a long daylength at 8°C water temperature in January, 1993 (NL1 group). The control is under a natural daylength at 8°C water temperature (N group).

The Ken-ichi River population

Experimental group	Population	Individuals	Mean fork length (cm)	SD (cm)	Date on commencement	Date on completion
NL9 group (16L8D)	Ken-ichi River	30	9.7	0.4	19 Sep., 1992	31 May, 1993
NS9 group (8L16D)	Ken-ichi River	30	9.6	0.4	19 Sep., 1992	31 May, 1993
NL1 group (16L8D)	Ken-ichi River	30	11.2	0.7	26 Jan., 1993	31 May, 1993
N group (natural)	Ken-ichi River	30	10.1	0.5	19 Sep., 1992	31 May, 1993

The Hazama River population

Experimental group	Population	Individuals	Mean fork length (cm)	SD (cm)	Date on commencement	Date on completion
NL9 group (16L8D)	Hazama River	30	9.3	0.4	19 Sep., 1992	31 May, 1993
NS9 group (8L16D)	Hazama River	30	9.3	0.4	19 Sep., 1992	31 May, 1993
NL1 group (16L8D)	Hazama River	30	11.9	0.5	26 Jan., 1993	31 May, 1993
N group (natural)	Hazama River	30	10.4	0.7	19 Sep., 1992	31 May, 1993



**Fig. 35** Modified daylength experiment diagram (Experiment1-5a) at 8°C water temperature from autumn to winter. The Ken-ichi River and the Hazama River population juveniles were reared under a natural daylength and shifted to a long day treatment (16L8D) and a short day treatment (8L16D) in September, 1992 (NL9 group and NS9 group) and in January, 1993 (NL1 group and NS1 group).

Table 12 Experiment1-5b shows the effect of the seasonal modified daylength from summer to winter on smoltification of masu salmon

Siblings from wild masu salmon of the Furuu River population were reared under a natural daylength at 8°C water temperature from January, 1993 to May, 1994. Each of sixty fish were transferred to the three daylength regimes, L1 regime (10L14D), L2 regime (12L12D) and L3 regime (14L10D) at 8°C water temperature from summer to winter, on 14 July, 7 August, 2 September, 8 October, 5 December, 1993 and 12 January, 1994. Thirty of the sixty fish had individual tags.

Date on transefer	Individuales	L1 regime (10L14D)		Individuales	L2 regime (12L12D)		Individuales	L3 regime (14L10D)	
		Mean fork length (cm)	SD (cm)		Mean fork length (cm)	SD (cm)		Mean fork length (cm)	SD (cm)
14 July, 1993 (J)	60	7.0	0.2	60	7.0	0.2	60	7.0	0.9
7 August, 1993 (A)	60	8.1	0.5	60	8.0	0.5	60	8.1	0.4
2 Seotember, 1993 (S)	60	8.4	0.3	60	8.3	0.4	60	8.5	0.3
8 October, 1993 (O)	60	9.1	0.3	60	9.2	0.4	60	9.1	0.3
5 December, 1993 (D)	60	9.6	0.3	60	9.6	0.3	60	9.7	0.3
12 January, 1994 (Ja)	60	9.5	0.2	60	9.5	0.3	60	9.5	0.3

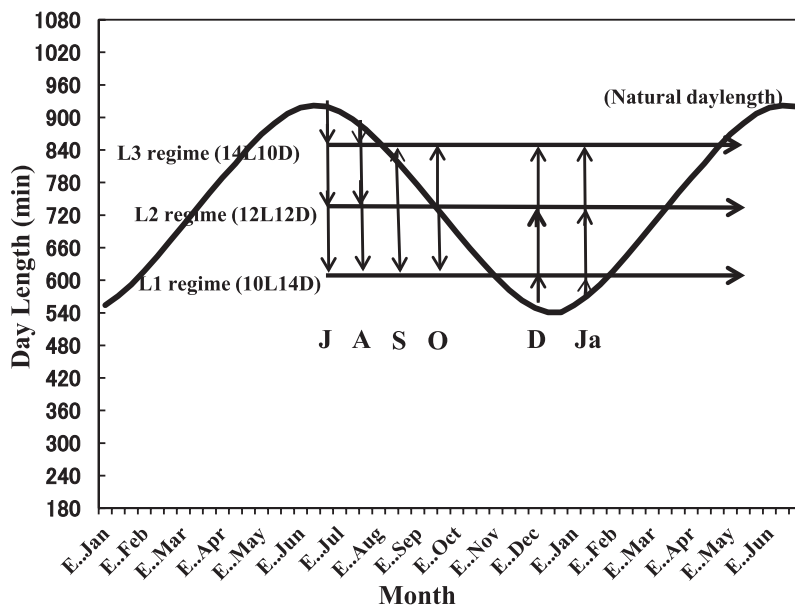


Fig. 36 Modified daylength experiment diagram (Experiment1-5b) at 8°C water temperature from summer to winter. The Furuu River population juveniles were reared under a natural daylength and shifted to three daylength treatments, 10L14D (L1 regime), 12L12D (L2 regime) and 14L10D (L3 regime) from summer, 1993 to winter, 1994. Thirty juveniles were marked with individual tags and transferred to the three regimes on 14 July, 7 August, 2 September, 8 October, 5 December and 12 January, respectively.

宇川（北海道南西部）および風蓮川（北海道東部）のサクラマスを用いた。1992年秋に受精した卵あるいは発眼卵を旧真狩支場に收容し、ふ化浮上した幼魚を用いた。菅原川と古宇川は一腹仔を用いたが、風蓮川は複数の雌雄を用いて受精した卵を用いた。供試卵を得た河川は Fig.33に示した。供試魚は、1993年1月から餌付けを開始し、水温 8°C の自然日長で、7月まで250Lタンクで飼

育した。1993年7月15日に3集団から各30個体を取りだしリボンタグ標識して、1994年5月あるいは6月まで、150Lタンクで飼育した (Table13)。3実験群間で、SGR、スモルト化盛期、スモルト化率、T4濃度、海水適応能のスモルト化特性を比較した。



Table 13 Experiment2-1 shows the inherence of smoltification among wild masu salmon populations in Hokkaido, Japan

Sibling from wild masu salmon of the Furuu River and the Sugawara River, and juveniles from the Furen River were reared under a natural daylength at 8 °C water temperature from January, 1993 to May or June, 1994. Thirty of them were tagged individually on 15 July in 1993 to examine the growth rate. The Furuu River and the Furen River populations were the anadromous form and the Sugawara River populations belonged to the lacustrine form.

Population	Individuals	Mean fork length (cm)	SD (cm)	Date on commencement	Date on completion
Furuu River	30	7.1	0.3	15 Jul., 1993	31 May, 1994
Sugawara River	30	8.3	0.4	15 Jul., 1993	31 May, 1994
Furen River	30	7.0	0.4	15 Jul., 1993	31 May, 1994

## 実験 2.2 交雑とスマルト化

スマルト化盛期が異なる 2 集団を用いて、交雑によるスマルト化特性の遺伝学的影響を調べた。供試魚は、暑寒別川および森池産（旧北海道立水産孵化場森支場で昭和46年から池中で継代飼育されてきたサクラマス系統群）のサクラマスを用いた（Fig.33）。1989年9月に個別交配により、交雑群（暑寒別川♀×森池産♂）、暑寒別川群（暑寒別川♀×暑寒別川♂）、森池産群（森池産♀×森池産♂）を作成し、水温8°Cの自然日長で1990年2月から飼育を開始した。1990年8月に無作為に各群150個体を取り出し、250Lタンクで飼育した。供試魚は1990年8月、9月、12月、1991年2月から月毎に6月まで、月末に魚体測定とスマルト段階を記録した。スマルト化特性として、SGR、スマルト化盛期、スマルト化率、T4濃度、海水適応能を測定した。なお、本実験ではリボンタグ標識を行わなかったことから、月間のSGRは平均尾又長を用いて計算した。

## 3.2 結果

### (1) 水温と光周期の効果に関する実験

#### 実験 1-1 高水温の効果実験

越冬期の幼魚を8°Cの高水温で飼育した結果をFig.37に示した。

スマルト化は、1988年12月採集群では2ヶ月後の2月から始まり4月末に100%に達した。1989年3月採集群のそれは翌月からスマルト化し5月中旬にすべてがスマルト化した。1989年4月採集群では翌月5月中旬にすべてがスマルト化した（Fig.37）。供試魚を採集した余別川のスマルト化は、1985年および1986年においては5月中旬から6月上旬であった（Fig.19 および Fig.28）。

12月採集群のSGRは、1月から増加し2月に急激な増

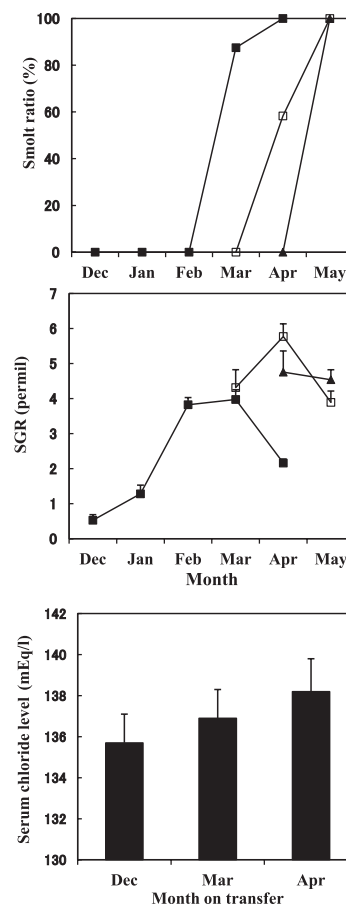


Fig. 37 Effects of a high temperature and timing of transfer on the smolting features of wild masu salmon juveniles in wintering. The upper part is the smolting ratio, the middle part shows the growth rate (SGR) and the lower part demonstrates seawater adaptability (serum chloride concentrations in SW for 24 hours). The solid square is the shifting in the December group, the open square shows the shifting in the March group and the solid triangle demonstrates the shifting in the April group. Bars indicate SEM.

加を示し、3月まで高いレベルを維持した後4月に減少した。3月採集群のSGRにおいても同様の変化が見られ、4月に増加した後5月に減少した。4月採集群のSGRは4月から5月に高いレベルを保持した (Fig.37)。

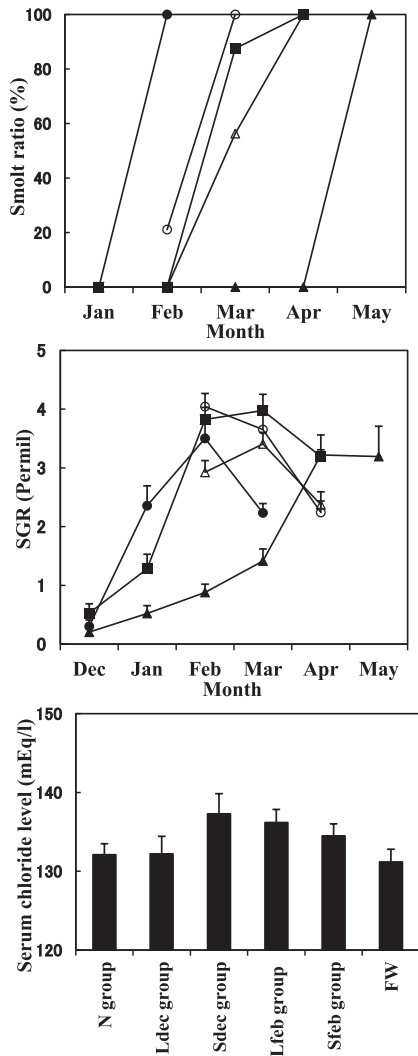


Fig. 38 Effects of a high temperature and modified daylength treatments on the smolting features of wild masu salmon juveniles in wintering. The Yobetsu River population juveniles were captured in December (WT:2.2 °C) and reared at 8 °C water temperature with natural daylength for the experiment, and the two daylength treatments, 8L16D and 16L8D at 8°C water temperature were conducted in December and February. The upper part is the smolting ratio, the middle part shows the growth rate (SGR) and the lower part demonstrates seawater adaptability (serum chloride concentrations in SW for 24 hours). The solid square is control (natural daylength); the solid circle and solid triangle show the long daylength treatment and the short daylength in December, respectively. The open circle and open triangle demonstrate the long daylength treatment and the short daylength in February, respectively. Bars indicate SEM.

3群のスモルトは、24時間海水中の血清Cl<sup>-</sup>濃度が130mEq/l台のレベルを示したことから、明らかに高い海水適応能を有していると判断された (Fig.37)。

これらの結果から、越冬期の幼魚において、低水温か

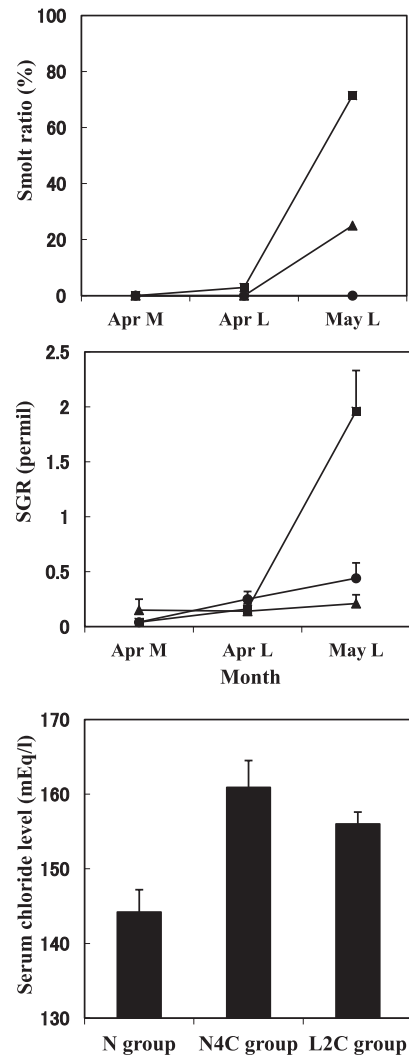


Fig. 39 Effects of a low temperature treatment on the smolting features of wild masu salmon juveniles. The Yobetsu River population juveniles were captured in February (WT: 2.4°C) and reared at low temperature (2 °C) with natural daylength for the experiment in mid March. The two experimental groups were the L2C group at 2°C WT with 16L8D daylength and the N4C group at 4 °C WT with natural daylength. The N group was the control at natural WT with natural daylength. The upper part is the smolting ratio, the middle part shows the growth rate (SGR) and the lower part demonstrates seawater adaptability (serum chloride concentrations in SW for 24 hours). The solid square is the control, the solid triangle shows the N4C group and the solid circle demonstrates the L2C group. Bars indicate SEM.

らより高水温への環境変化がスマルト化を促すこと、12月の処理より4月の処理の方が高水温の効果が早く現れること、SGRは前期スマルトで著しく高く、フルスマルト期には低下することが明らかにされた。

実験 1-2 高水温と光周期変更の効果実験

自然日長から、異なる時期（12月と2月）に異なる光

周期変更した効果の結果を、Fig.38 にまとめた。

スマルト化率の変化は、対照群 (N) が4月に100%スマルト化したのに対して、長日処理群ではそれより早くL-12月群が2月に、L-2月群が3月にスマルト化した。短日処理群は、S-2月群のスマルト化時期が対照群と一致したが、S-12月群のそれは対照群より遅れた5月に100%スマルト化した。

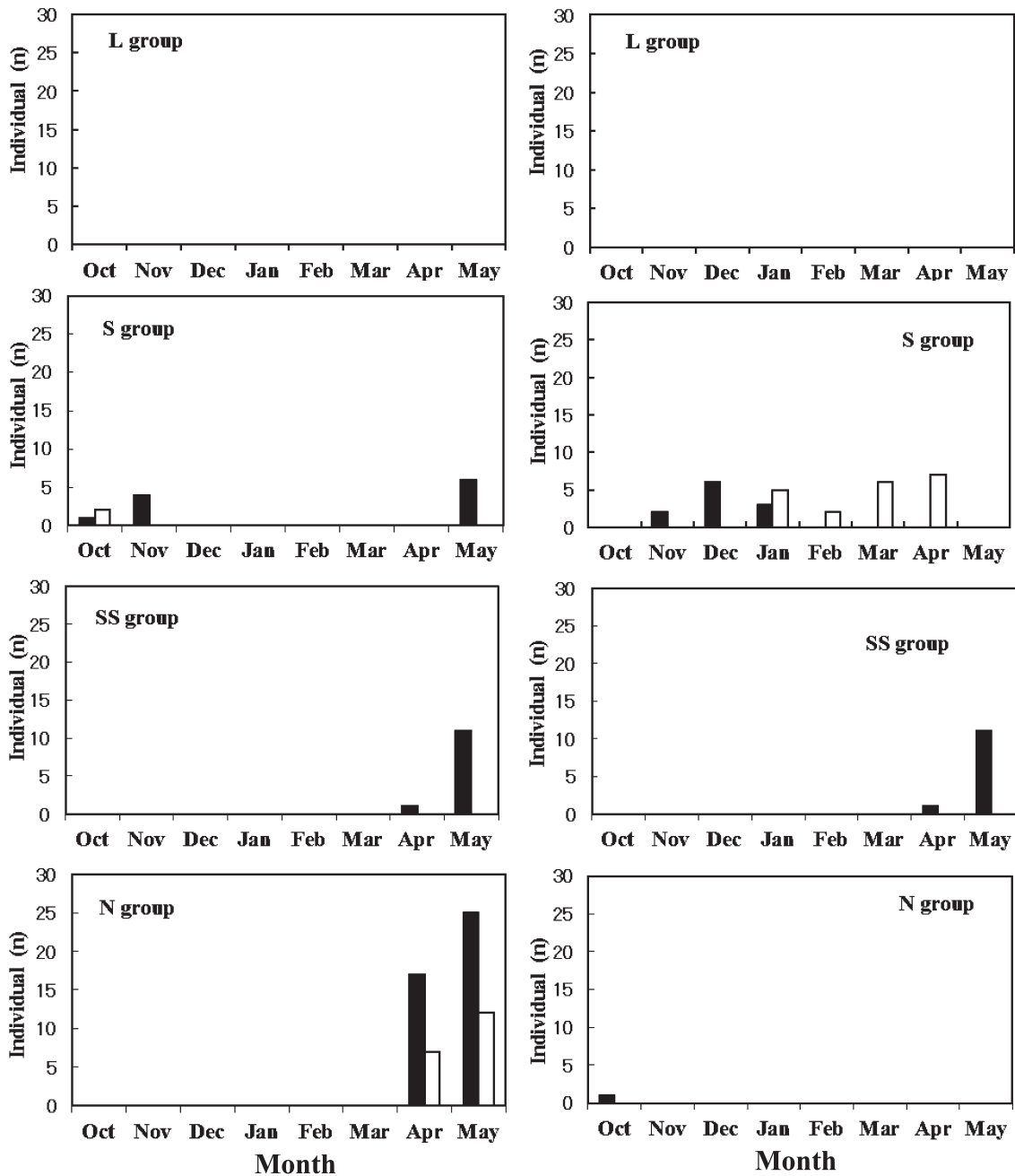


Fig. 40 Effects of the constant daylength at 8°C water temperature treatment (Experiment1-4) on the smolting features of masu salmon juveniles. The left part is the appearance of smolt individuals and the right part shows the number of maturing male parr. N group (control): natural daylength, L group: 16L8D daylength, S group: 8L16D daylength and SS group: 4L20D daylength. Eggs were derived from the Shiribetsu River and the Zinzu River populations; however, the L group is only the Shiribetsu River. The solid column is the Shiribetsu River and the open column shows the Zinzu River.

長日処理区2群のSGRは、2月のピーク後に対照群より早くSGRが低下した。短日処理のS-2月群のSGRは、対照群のそれと一致した。S-12月群のSGRは、1月から4月にかけて増加し続け、4月と5月に高いレベルを保持した。

スモルトの海水中Cl<sup>-</sup>値は、140mEq/l未満のレベルを示し海水適応能は高かった (Fig.38)。

これらの結果から、12月および2月の長日光周期変更 (16L8D) がスモルト化を促進すること、2月の短日光周期変更 (8L16D) がスモルト化に影響しなかったが、12月のそれはスモルト化を遅延させることが明らかにされた。

**実験 1-3 低水温の効果実験**

低水温効果実験の結果は、Fig.39 にまとめた。実験期間中に供試魚の死亡はなかった。

スモルト化率は、N区 (対照区) が71.4%に対して、L2C区は0%であった。N4C区のスモルト化率は25%であった (Fig.39)。各区の実験終了時のスモルト段階は、対照区がフルスモルトから銀化パー、N4C区がフルスモルトからパー、そしてL2C区は銀化パーからパーであった。

SGRは、対照区で4月下旬から5月下旬に急速に増加したが、スモルトが出現しなかったL2C区でのSGRはほとんど増加を示さなかった。また、一部フルスモルトが出現したN4C区でも、SGRの増加が認められなかった。

実験終了時に、対照区スモルトは海水適応能がみられたが (Cl<sup>-</sup>:144.2±6.6mEq/l)、N4C区およびL2C区では海水適応能は認められなかった (Cl<sup>-</sup>:160.9±8.1mEq/lおよび156±3.5mEq/l)。

以上の結果から、2℃の低水温はスモルト化を完全に抑制することが明らかにされた。また4℃の水温も不完全ながらスモルト化を抑制することが明らかとなった。

**実験 1-4 恒常光周期とスモルト化**

実験結果は、Fig.40, Fig.41, Fig.42およびFig.43に示した。

スモルトは長日処理のL区で出現しなかった。他方、短日処理のS区およびSS区ではスモルトが出現した。スモルトの出現時期は、尻別川S区が10~11月と5月 (11個体:18.3%)に、同SS区では4~5月 (12個体:20%)に、そして神通川S区では10月 (2個体:3.3%)に見出された。このように尻別川、神通川ともに秋にS区で当歳魚のスモルトが出現した。

自然日長のN区では4~5月にスモルトが現れ、スモルト化率は68.3% (41個体;尻別川系)および33.3% (20

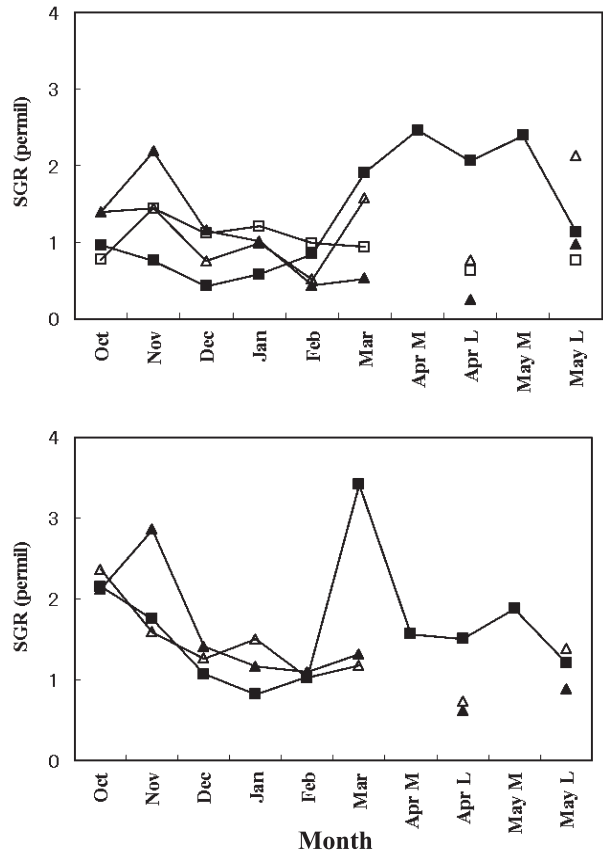


Fig. 41 Changes in the mean growth rate (SGR) of masu salmon juveniles that received three constant daylength treatments (Experiment1-4). The upper part is the Shiribetsu River population and the lower part shows that of the Zinzu River. The solid square is the N group (natural daylength), the open square shows the L group (16L8D daylength treatment), and the solid triangle and open triangle demonstrate the S group (8L16D treatment) and SS group (4L16D treatment), respectively.

個体;神通川系)を示した (Fig.40)。

本実験では、成熟雄がS区およびSS区で高い頻度で出現した。すなわち、成熟雄はS区の尻別川系および神通川系では、それぞれ11月~1月 (11個体:18.3%)および1月~4月 (20個体:33.3%)に出現した。SS区のそれは、尻別川系で10月~12月そして4月~5月 (22個体:36.7%)、神通川系で1月~4月 (17個体:28.3%)に出現した。N区では、成熟雄が、10月の尻別川系で1個体 (1.7%)見られたに過ぎない (Fig.40)。

尻別川系のSGRは、S区およびSS区の11月、3月、4月および5月に増加し、N区では4月から5月にピークに達した。SGRの増加は、スモルトおよび成熟雄の出現時期と一致していた。一方、神通川系では、S区の11月およびN区の3月にSGRが増加した。前者はスモルトの出現時期と一致したが、後者はスモルトあるいは成熟

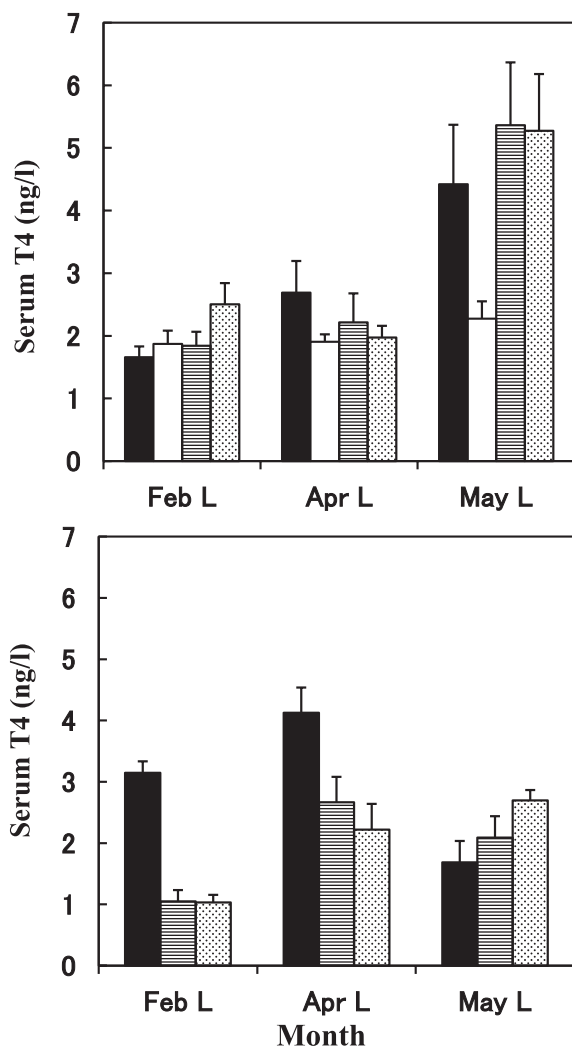


Fig. 42 Fluctuations in the serum thyroid hormone (T4) concentration of masu salmon juveniles in the second year that received three constant daylength treatments (Experiment1-4). The upper part is the Shiribetsu River population and the lower part shows that of the Zinzu River. The solid column is the N group, the open column shows the L group, and the column with horizontal lines and that with dotted lines demonstrate the S group and SS group, respectively. Bars indicate SEM.

雄の出現時期とは一致しなかった。一方、尻別川系のL区のSGRは増加傾向を示さなかった (Fig.41)。

尻別川系の血中T4濃度は、2月と4月に低いレベル(約2ng/l)を示したが、5月にはL区を除いて、他の3区で増加した(4.5~5ng/l)。L区の5月のT4濃度は2月と4月と同じレベルを示した。神通川系では、N区のT4濃度が4月にピークを示した。S区とSS区はそれより遅れて4月と5月に増加を示した (Fig.42)。

5月の海水適応能は、尻別川系のN区とSS区および神通川系のN区で高かった。一方、尻別川系のS区

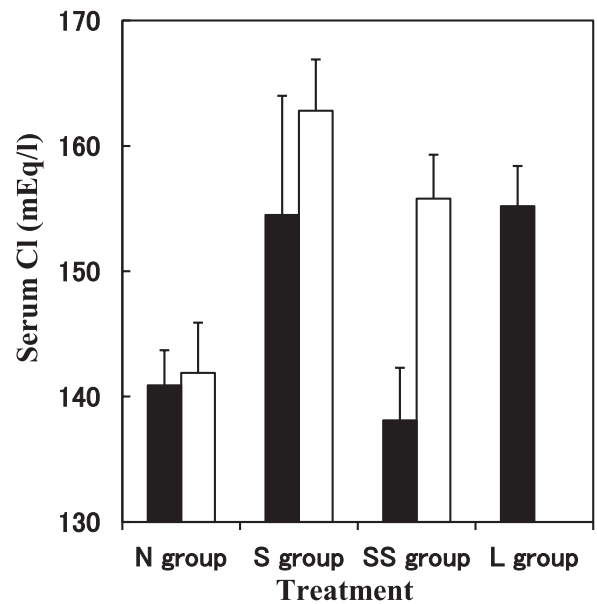


Fig. 43 Fluctuations in seawater adaptability of masu salmon juveniles in the following spring (May) that received three constant daylength treatments (Experiment1-4). N group: natural daylength, L group: 16L8D daylength, S group: 8L16D daylength and SS group: 4L20D daylength treatments. The solid column is the Shiribetsu River population and the open column shows that of the Zinzu River. Bars indicate SEM.

とL区および神通川系のS区とSS区では、低い海水適応能を示した (Fig.43)。

以上の結果から、(1) スモルト化特性 (スモルト化率, SGR, T4) は神通川系と尻別川系で異なること, (2) 長日恒常光周期 (16L8D) がスモルト化を抑制すること, (3) 短日恒常光周期 (8L16D, 4L20D) では神通川系でスモルト化が抑制されるが, 尻別川系では一部スモルト化すること, (4) 短日恒常光周期 (8L16D, 4L20D) が雄の成熟を促したことが明らかとなった。

### 実験 1-5 光周期の変更とスモルト化

#### 実験 1-5-a 秋季および冬季の光周期の変更

見市川系および迫川系のNS1区は実験魚の摂餌不良により、実験結果から除いた。

スモルト化率の変化をFig.44に、SGRの変化をFig.45に、T4濃度の変化をFig.46に、そして海水適応の良否をFig.47に示した。

見市川系のスモルト化盛期は、N区が5月中旬であった。冬(1月)移行のNL1区ではスモルト化が早まり、ピークは4月中旬であった。秋(9月)移行のうち、NS9区はピークが一月遅れ5月下旬であった。NL9区はスモルト化しなかった。



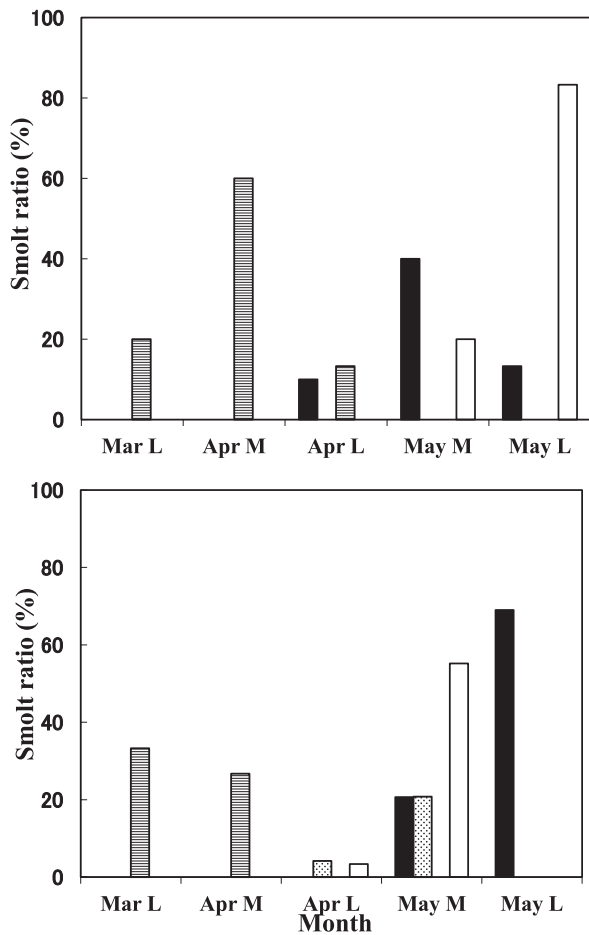


Fig. 44 Fluctuations in the smolting ratio of masu salmon juveniles in the following spring that received the modified daylength treatments in September and January (Experiment1-5a). The upper part is the Ken-ichi River population and the lower part shows that of the Hazama River. Juveniles were shifted to the long day treatment (16L8D) and the short day treatment (8L16D) in September, 1992 (NL9 group and NS9 group) and in January, 1993 (NL1 group and NS1 group). The control is the N group under a natural daylength. The solid column is the N group, the open column shows the NS9 group, the dotted column demonstrates the NL9 group and the column with horizontal lines indicates the NL1 group. The NL9 group of the Kenichi River had no smolt. The NS1 group is removed due to the poor feeding condition.

迫川系のスモルト化盛期は、N区が5月下旬で、N-L1区は見市川系と同様に早くスモルト化した。秋のNL9区とNS9区は、対照区より1旬早く5月中旬にスモルト化盛期を示した。NL9区のスモルト化率は、他と比べて低い値であった (Fig.44)。

両河川系のSGR変化は、よく似ていた。N区のSGRは春に高い値を示し、その後12月まで減少した後、翌

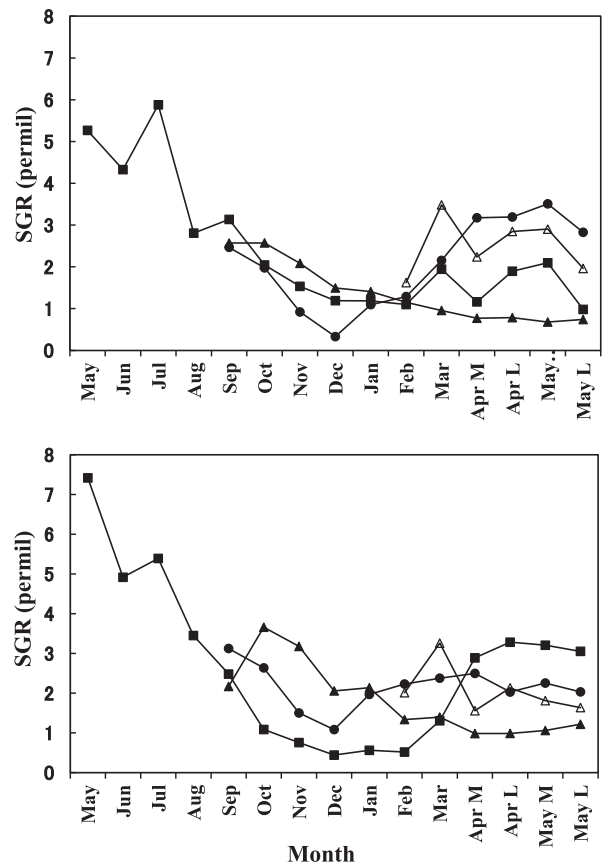


Fig. 45 Changes in the mean growth rate (SGR) of masu salmon juveniles that received the modified daylength treatments (Experiment1-5a). The upper part is the Ken-ichi River population and the lower part shows that of the Hazama River. The solid square is the N group, the solid triangle shows the NL9 group, and the solid circle and open triangle demonstrate the NS9 group and NL1 group, respectively. The NS1 group is removed due to the poor feeding condition.

春3月から増加し5月まで高い値を維持した。NL1区のSGRは、3月に一過性の高い増加がみられた。NS9区は、N区と似た変化を示したが、迫川系ではより早い1月から増加した。見市川系および迫川系のNL9区は、翌春まで減少傾向を示した (Fig.45)。

見市川系および迫川系のT4値は2月から5月に増加した。見市川系の5月のNL1区とNS9区のT4値は、N区と同程度または高い値を示した。スモルト化しなかったNL9区のT4値は有意に低い値であった (t-test, p<0.05)。迫川系のNL1区、NS9区、そしてNL9区のT4値は、N区にくらべて低い値を示した (Fig.46)。

N区、NL1区、そしてNS9区の海水適応能は高いことが示されたが、NL9区のそれは低い値を示した (Fig.47)。

以上の結果、冬(1月)の長日光周期移行がスモルト

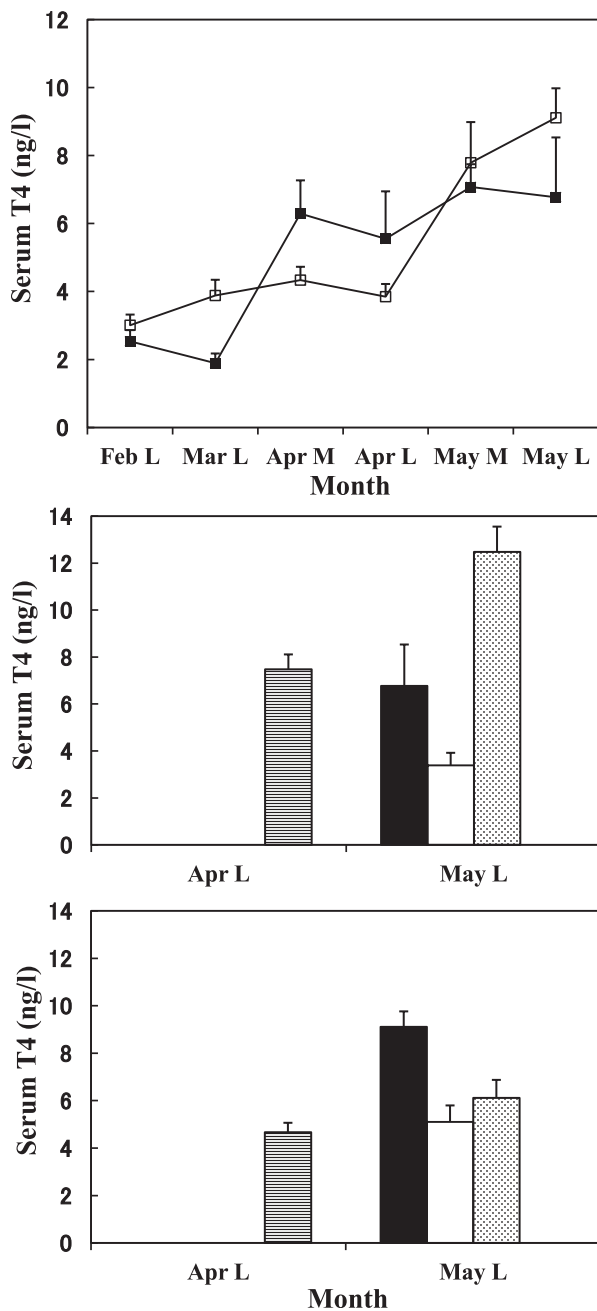


Fig. 46 Fluctuations in the serum thyroid hormone (T4) concentration of masu salmon juveniles in the second year that received the modified daylength treatments (Experiment1-5a). The upper part is the control groups (solid square: the Ken-ichi River population and open square: the Hazama River population), the middle part shows the Ken-ichi River population and the lower part demonstrates that of the Hazama River. The solid column is the N group, the open column shows the NS9 group, the dotted column demonstrates the NL9 group and the column with horizontal lines indicates the NL1 group. Bars indicate SEM. The NS1 group is removed due to the poor feeding condition.

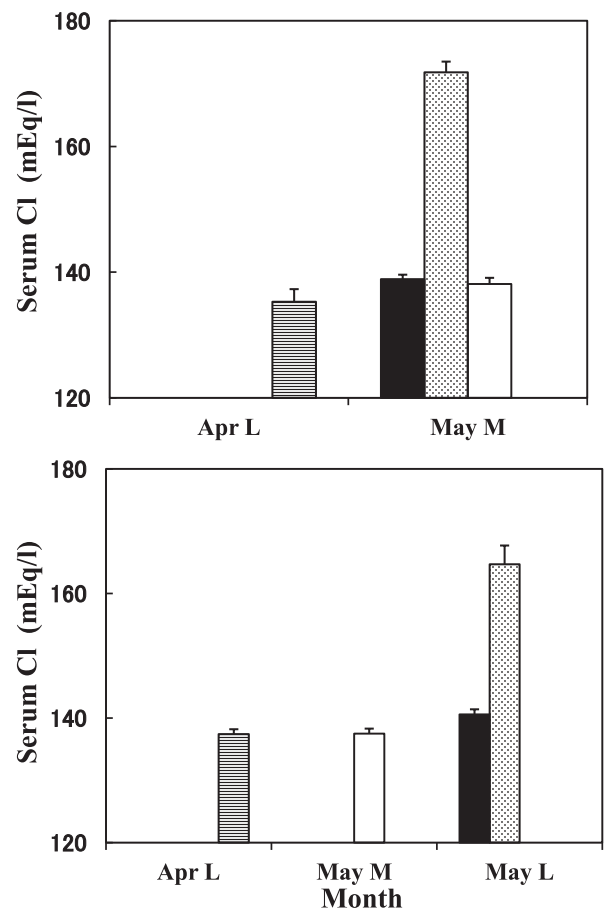


Fig. 47 Fluctuations in seawater adaptability of masu salmon juveniles in the second year that received the modified daylength treatments (Experiment1-5a). The upper part is the Ken-ichi River population and the lower part shows that of the Hazama River. The solid column is the N group, the open column shows the NS9 group, the dotted column demonstrates the NL9 group and the column with horizontal lines indicates the NL1 group. Bar indicates SEM. The NS1 group is removed due to the poor feeding condition.

化を早めること、秋（9月）の短日光周期移行はスマルト化を抑制せず、スマルト化時期も自然日長群に近似することが明らかとなった。秋（9月）の長日光周期移行は、見市川系と迫川系でスマルト化に対する効果が若干異なっていた。すなわち、見市川系ではスマルト化が完全に抑制されたが、迫川系ではスマルトが一部出現することが確認された。しかし迫川系のスマルト化率は低かったことから、長日光周期移行がスマルト化を抑制したことに変わりはないといえる。

実験 1-5-b 夏季から冬季の光周期の変更

3 光周期 (L1 処理群, L2 処理群および L3 処理群) のスモルト化率の比較を Fig.48 に, スモルト化率のピークの比較を Fig.49 に, SGR の変化を Fig.50 に, 4 月および 5 月の T4 濃度を Fig.51 に, そして得られたスモルトの海

水適応能を Fig.52 に示した。

3 光周期のスモルト化率は, 処理群により大きく異なった。処理群 L1 と L2 は 7 月から 1 月まですべての実験区でスモルト化したが, 処理群 L3 では 7 月から 9 月までスモルト化しなかった (Fig.48)。処理群 L3 では

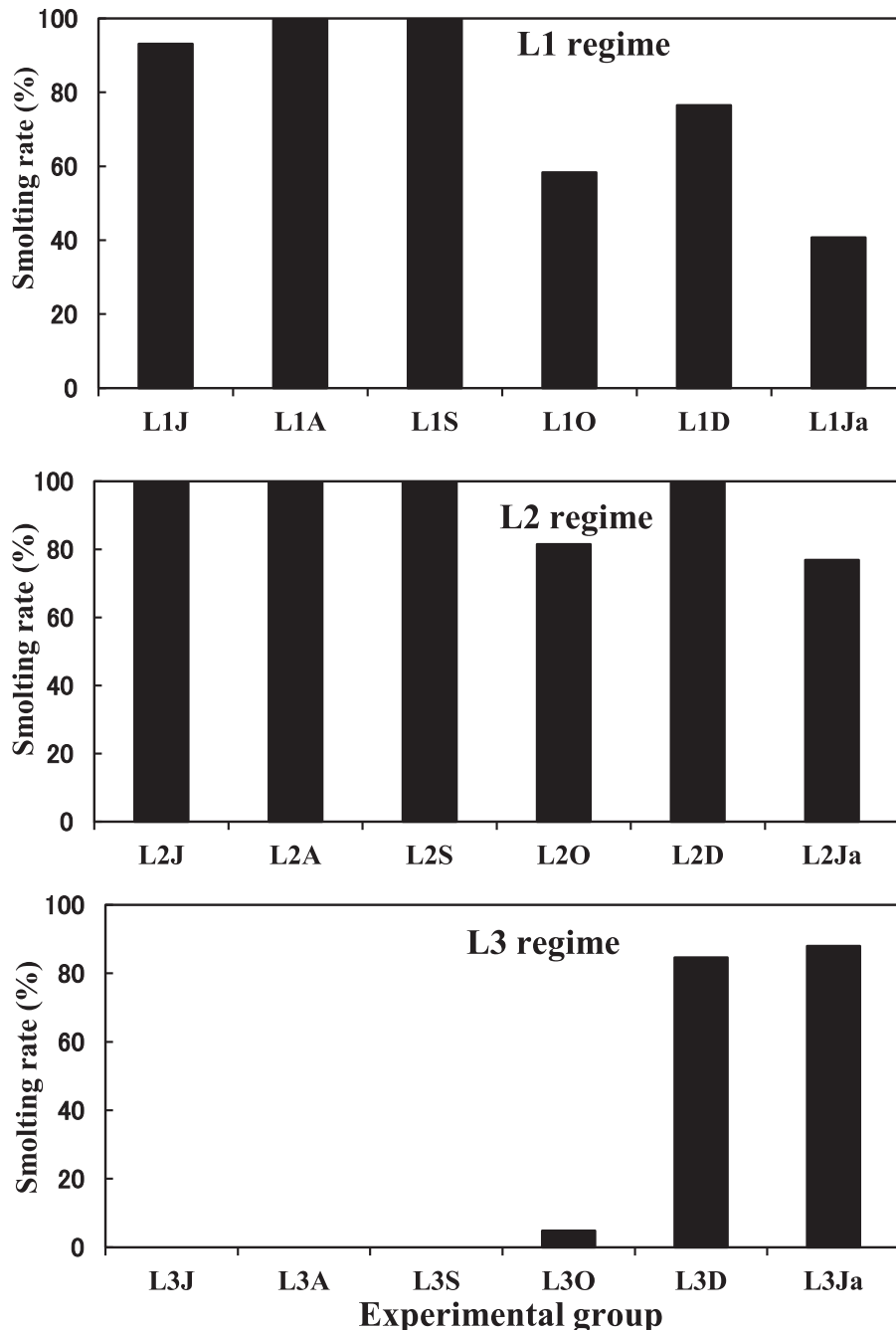


Fig. 48 Fluctuations in the smolting rate of masu salmon juveniles that received the modified daylength treatment from summer to winter (Experiment1-5b). Juveniles were reared under a natural daylength at 8 °C water temperature and shifted to three daylength treatments, 10L14D (L1 regime), 12L12D (L2 regime) and 14L10D (L3 regime) from summer, 1993 to winter, 1994. Thirty juveniles were marked with individual tags and transferred to the three regimes on 14 July (L1J, L2J and L3J groups), 7 August (L1A, L2A and L3A groups), 2 September (L1S, L2S and L3S groups), 8 October (L1O, L2O and L3O groups), 5 December (L1D, L2D and L3D groups) and 12 January (L1Ja, L2Ja and L3Ja groups). The upper part is the L1 regime, the middle part shows the L2 regime and the lower part demonstrates the L3 regime.

10月（L30区）にわずか1個体がスマルト化したにとどまった。すべての実験区でスマルト化した処理群L1とL2は、7月から9月までスマルト化率がほぼ100%を示したが、10月以後スマルト化率は減少した（Fig.48）。

スマルト化盛期は、処理群L1とL2で類似した傾向を示した。すなわち、7月（L1J区、L2J区）と8月（L1A区、L2A区）は、対照区より早くスマルト化盛期を示した一方で、9月以後は、L2S区を除いて、実験区すべてのピークは対照区より1旬遅れた。処理群L3では、これとは逆に9月および12月実験区のスマルト化盛期が早まった。L3Ja区のピークは対照区と一致した（Fig.49）。

SGRの変化は、処理群L1とL2の7・8月実験区で、12月又は1月から増加した。そのほかの実験区のSGRは、対照区と類似した変化を示した。一方、処理群L3のSGR変化は異なった。すなわち、7月から9月の実験区はSGRが低下して低いレベルで推移したが、12月および1月の実験区、SGRは、対照区より早く1月および2月から増加した。10月実験区のSGRは緩やかに減少したものの、高いレベルを維持した（Fig.50）。

T4濃度は、処理群L1とL2の各実験区では、5月中に多くの実験区で対照区と同レベルを維持した。4月上旬のL1J区およびL2J区のT4値は、やや高い値を示した。処理群L3では、4月上旬のL3D区および5月中旬のL3Ja区を除いて、T4は低い値にとどまった（Fig.51）。

海水適応能は、処理群L1とL2では、9月以後実験区のスマルトの海水中Cl値が150mEq/lを超えており、これらの海水適応は不足していた。一方、処理群L1とL2の7月および8月実験区のスマルト、さらに処理群L3の10月、12月、1月実験区のスマルトの海水適応は高い値を示した（Fig.52）。

以上の結果から、日長時間14L（L3処理群）では、7月から9月までスマルト化を完全に抑制したとみなされる。一方、日長時間12L（L2処理群）および10L（L1処理群）では、スマルト化が抑制されなかった。従って日長時間14Lと12Lの間に、スマルト化を発達又は抑制する、臨界日長時間が存在するとみなされる。

L1処理群とL2処理群において、7月～8月実験区でスマルト化が促進する一方で、10月以後実験区ではスマルト化が遅延した。9月実験群では、L1S区でスマルト化が促進する一方で、L2S区のそれは対照区と一致し、安定した応答を示さなかった。これらのことは、サクラマス光周期応答のクリティカル期が9月に存在することを示唆する。

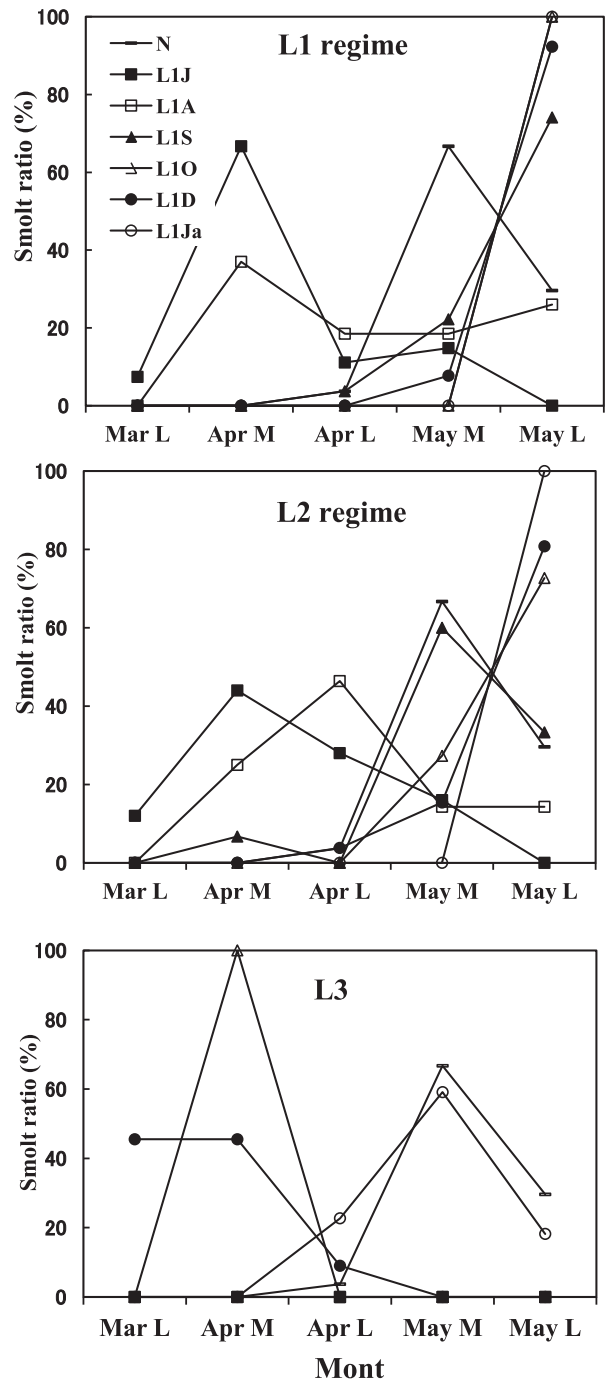


Fig. 49 Fluctuations in the periodical smolting ratio of masu salmon juveniles in the second year that received the modified daylength treatments (Experiment1-5b). The upper part is the L1 regime, the middle part shows the L2 regime and the lower part demonstrates the L3 regime. The horizontal bar is the N group (control). Solid and open squares are July (L1J, L2J and L3J groups) and August (L1A, L2A and L3A groups), respectively. Solid and open triangles show September (L1S, L2S and L3S groups) and October (L1O, L2O and L3O groups), respectively. Solid and open circles demonstrate December (L1D, L2D and L3D groups) and January (L1Ja, L2Ja and L3Ja groups), respectively.

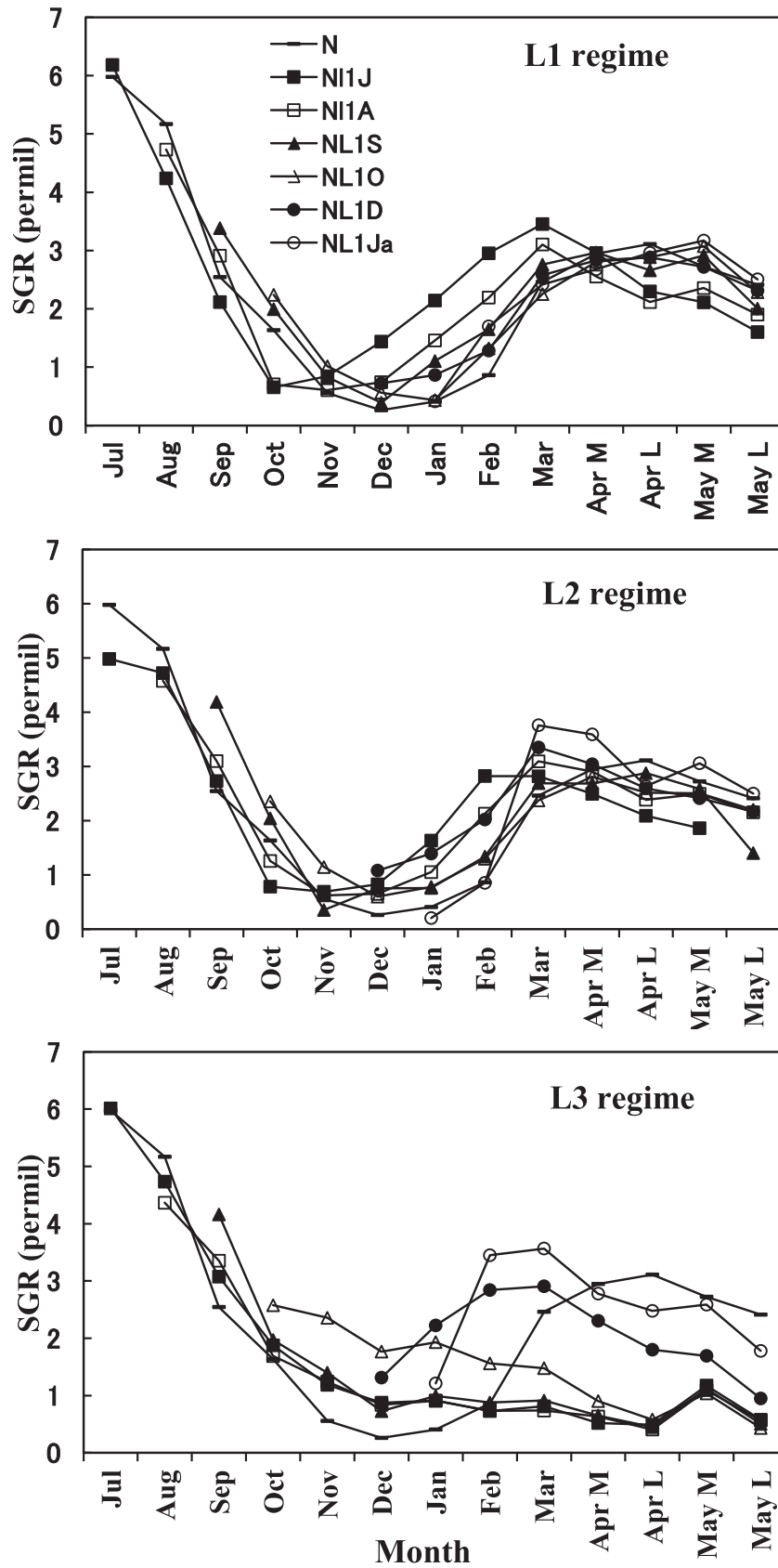


Fig. 50 Changes in the mean growth rate (SGR) of masu salmon juveniles that received the modified daylength treatments (Experiment1-5b). The upper part is the L1 regime, the middle part shows the L2 regime and the lower part demonstrates the L3 regime. See Fig.49 for the legend.



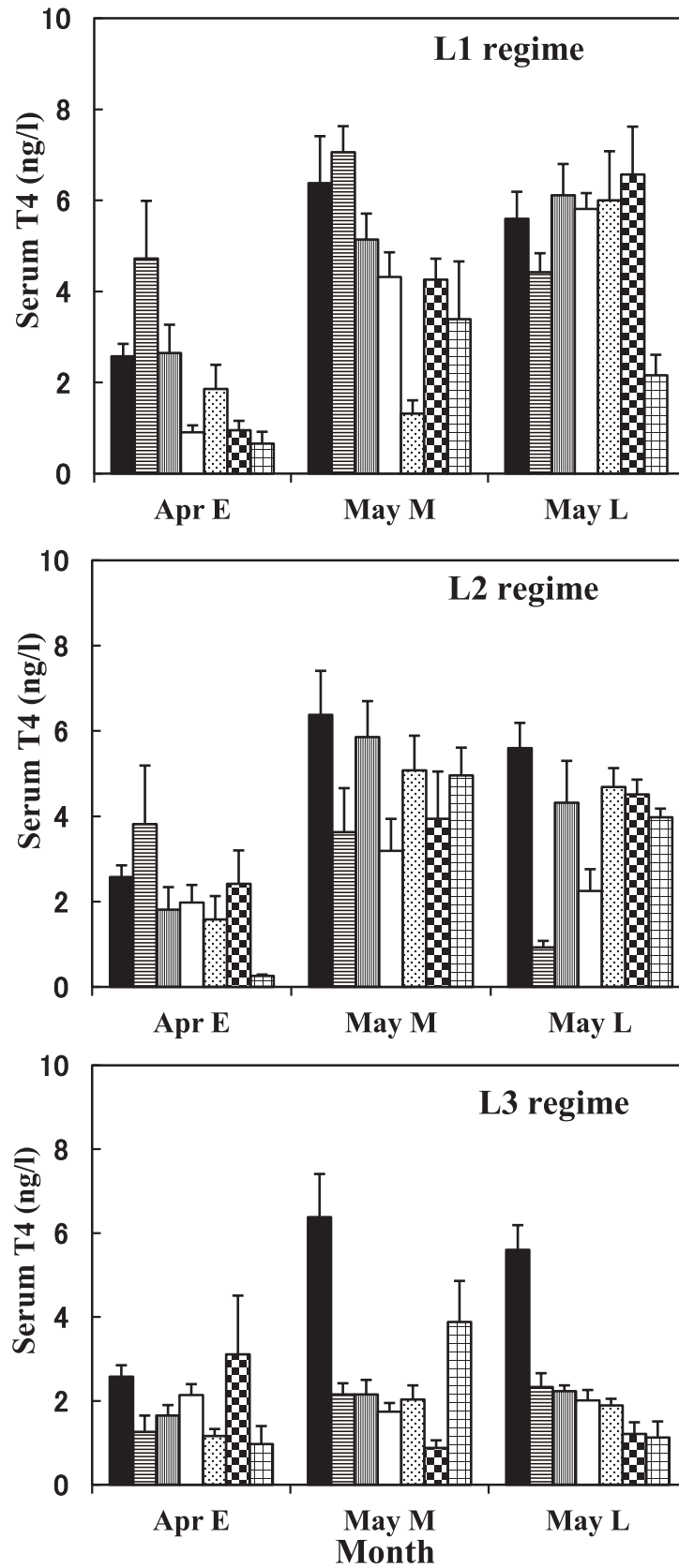


Fig. 51 Fluctuations in the serum thyroid hormone (T4) concentration of masu salmon juveniles in the second year that received the modified daylength treatments (Experiment1-5b). The upper part is the L1 regime, the middle part shows the L2 regime and the lower part demonstrates the L3 regime. Columns show the N group, July treatment, August, September, October, December and January treatments from left to right. Bars indicate SEM.

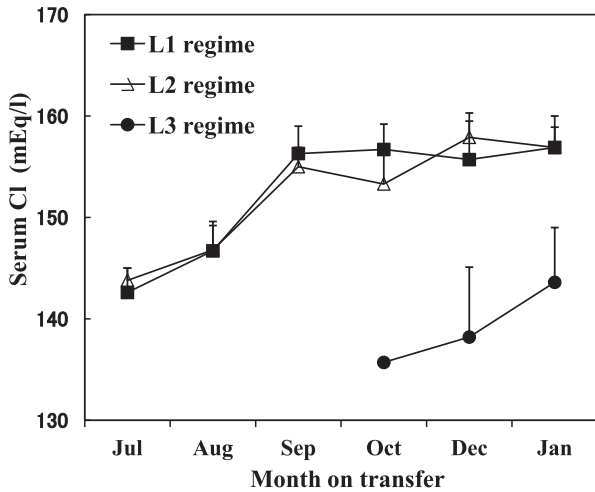


Fig. 52 Fluctuations in seawater adaptability of masu salmon smolt derived from the modified daylength treatments (Experiment1-5b). The solid square is the L1 regime, the open triangle shows the L2 regime and the solid circle demonstrates the L3 regime. Bars indicate SEM.

(2) 遺伝形質に関する実験

実験 2-1 降海型および降湖型地域集団のスモルト化

古宇川、菅原川および風蓮川サクラマスのスモルト化率およびSGRの変化をFig.53に、T4濃度および海水適応能の変化をFig.54に示した。

スモルト化盛期は古宇川・菅原川系と風蓮川系で異なった。前者のピークは5月中旬で、後者のそれは6月中旬であった。SGRの季節変化は3河川で類似した。すなわち、SGRは夏に高いが冬に最低値を示し、春に増加した。春のピークは4月下旬にみられたが、風蓮川系では5月下旬まで高い値で推移した (Fig.53)。

T4濃度は4月上旬に低かったが、古宇川系は5月中旬から6月中旬まで、菅原川系は5月中旬に高い値を示した。風蓮川系は5月下旬から6月中旬にT4値が高まった。T4のピークは、スモルト化率のそれと一致した。

海水適応能は、古宇川系が5月中旬～下旬、菅原川系が4月下旬～5月中旬に、そして風蓮川系は4月下旬～6月中旬に高まった (Fig.54)。

このように、降海型および降湖型のサクラマスは、一定環境下で集団固有のスモルト化特性を示すことが明らかになった。

実験 2-2 交雑とスモルト化

スモルト化時期が異なる集団間 (暑寒別川、森池産) の交雑がスモルト化に及ぼす影響を、Fig.55とFig.56に示した。

F1のスモルト化盛期は、暑寒別川系が5月中旬そし

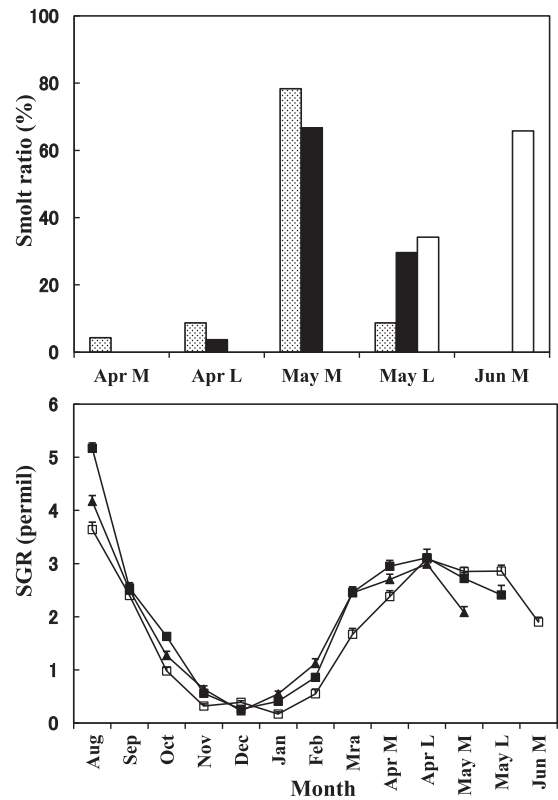


Fig. 53 Results of the rearing experiment under a natural daylength at 8°C water temperature (Experiment2-1). Three wild masu salmon populations, those of the Sugawara River, the Furuu River and the Furen River were examined for smolting features. The upper part is the periodical smolting ratio in the second year (dotted column: the Sugawara River, solid column: the Furuu River and open column: the Furen River) and the lower part shows the growth rate (SGR) of juveniles (triangle: the Sugawara River, solid square: the Furuu River and open square: the Furen River). Bars indicate SEM.

て森池産系が6月上旬であった。交雑群のそれは5月下旬で、両親のスモルト化盛期の中間に位置した。

F1のSGRは、一般に夏(8-9月)に高く、冬(12-2月)低下し、春(3-4月)に再び増加した (Fig.55)。

5月中旬のT4濃度は、この時期にスモルト化盛期を示す暑寒別川系F1と交雑F1で高く、スモルト化盛期が6月上旬である森池産系F1では低い値を示した (Fig.56)。

スモルト化盛期における3群のスモルトは、すべての海水移行24時間後のCl濃度は130mEq/l台であり、高い海水適応能を示していた (Fig.56)。

異なる集団の両親からのF1およびそれらの交雑F1を得て、一定環境の飼育実験によりスモルト化時期を調べた結果、両親のF1および交雑F1のスモルト化盛期および5月の血清T4濃度が異なること、交雑魚のスモルト化盛期が両親の中間に位置することが明らかにされた。

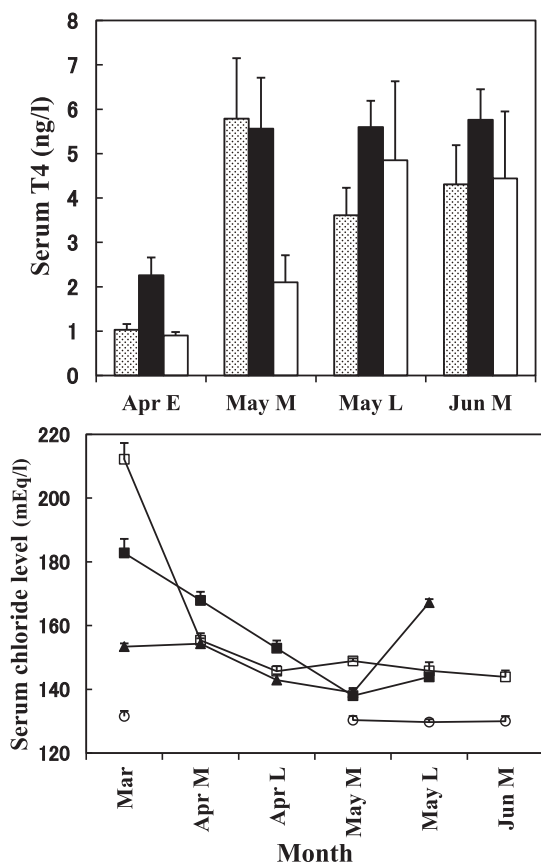


Fig. 54 Results of the rearing experiment under a natural daylength at 8°C water temperature (Experiment2-1). The upper part is the serum thyroid hormone (T4) concentrations in the second year (dotted column: the Sugawara River, solid column: the Furuu River and open column: the Furen River) and the lower part shows seawater adaptability in the second year (triangle: the Sugawara River, solid square: the Furuu River, open square: the Furen River and open circle: control group). The control group was transferred to fresh water and kept for 24 hours. Bars indicate SEM.

これらの結果は、サクラマスのスモルト化が遺伝的影響も受けることを示している。

### 3.3 考察

本章では、スモルト化に及ぼす水温と光周期の影響そしてスモルト化と遺伝的要因の関わりについて、飼育実験により明らかにした。

水温の影響を明らかにするため、自然河川で採集した越冬期の幼魚を材料に用いた。高水温飼育実験結果から、4～5.8°Cの水温上昇がスモルト化を1～2ヶ月促進することが明らかにされ、水温処理に光周期の長日処理(16L8D)を越冬中(9L15D)の幼魚に加えることでさらにスモルト化を促進することが明らかにされた。本

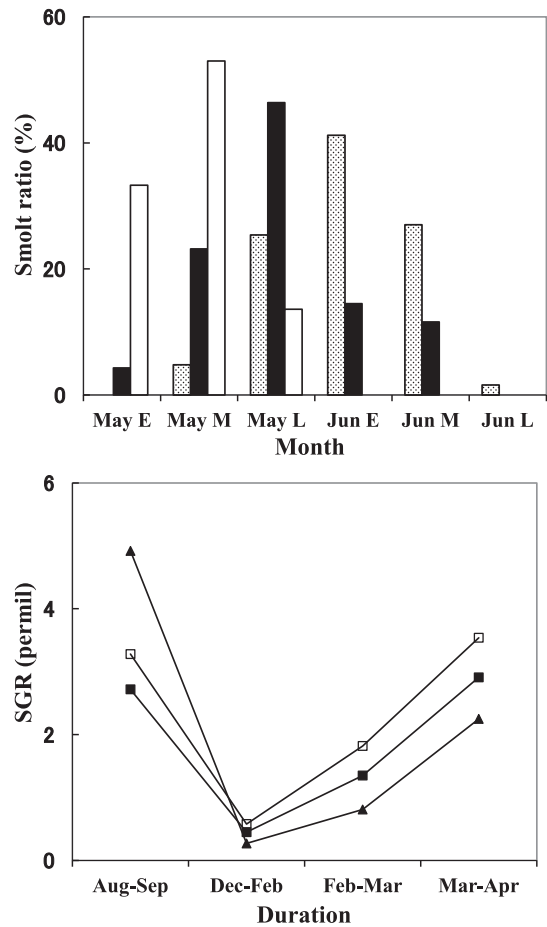


Fig. 55 Results of the cross mating experiment between the Mori strain (domesticated masu salmon) and the Shyokanbetsu River population with different smoltification timings. The upper part is the periodical smolt ratio in the second year (dotted column: Mori strain, solid column: F1 hybrid obtained by mating the Mori strain and the Shyokanbetsu River population and open column: the Shyokanbetsu River population). The lower part shows the mean growth rate (SGR) of masu salmon juveniles (solid square: the Shyokanbetsu River, open square: F1 hybrid and solid triangle: Mori strain).

研究結果は、水温の効果を調べた久保(1973)および光周期の効果を報告した Okumoto *et al.* (1989) の結果を支持している。

これらの結果から、自然河川における本種のスモルト化は、冬季の低い河川水温および短日光周期環境から、春に向けて河川水温の上昇および光周期の長日化によりスモルト化が促され、第1章および第2章で明らかにしたように、銀化パーからフルスモルトへ形態学的、生理学的、行動学的に変化すると考えられる。

これに対して低水温下で長日恒常光周期環境が、本種のスモルト化を抑制することが本実験結果から明らかに

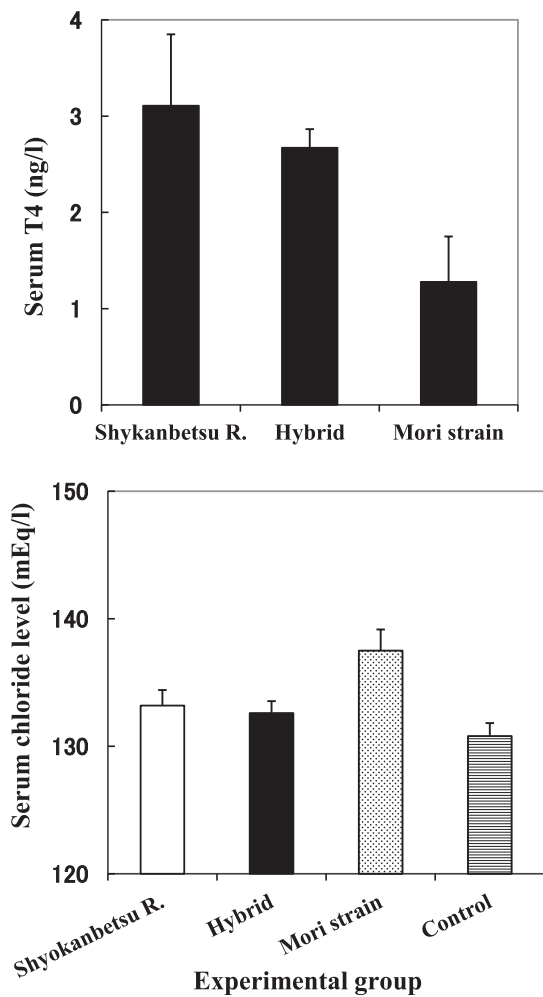


Fig. 56 Results of the cross mating experiment between the Mori strain and the Shyokanbetsu River population with different smoltification timings. The upper part is the serum thyroid hormone (T4) concentrations in May in the second year. The lower part shows seawater adaptability of smolt. The open column is the Shyokanbetsu River, the solid column shows the hybrid, the dotted column demonstrates the Mori strain and the column with horizontal lines illustrates the control. The control was kept in fresh water for 24hours. Bars indicate SEM.

された。スモルト化を促す長日光周期 (16L8D) の下で、水温 2°C で飼育した幼魚は全くスモルト化しないことが確認されたことから、北方の地域に生息するサクラマスは河川水温が 2°C 以下の環境下では、光周期が長日に変化したとしてもスモルト化のトリガーは引かれなものと考えられる。

他方、自然日長下水温 4°C で飼育した一部の幼魚は外部形態学的にスモルトに変化したが、これらの幼魚には成長 (SGR) および海水適応能の上昇が認められなかった。これらのスモルトは、高浸透圧調節が不完全な「偽スモルト」と考えられた。要因として実験期間中の無給

餌による栄養不足の可能性も考えられるが、詳しい原因は不明である。

本研究では、長日光周期が本種のスモルト化を抑制することを実験的に明らかにした。浮上からスモルト化時期まで長日光周期 (16L8D) で飼育した実験群では、スモルト化率が 0% を示した。また 9 月に自然光周期から長日光周期 (16L8D) に移行した群では、まったくスモルト化しないか (見市川系), あるいは低いスモルト化率にとどまった (迫川系)。さらに、異なる時季に自然日長から恒常光周期に移行させた場合 (実験 5-1.b) では、7~9 月に 14L10D の恒常光周期移行群でスモルト化抑制が起こり、その他の恒常光周期群 (12L12D および 10L14D) ではスモルト化が抑制されなかった。このことから、サクラマスのスモルト化を抑制する臨界日長は 12L と 14L の間であろうと推定される。

長日光周期がスモルト化を抑制する生理学的機序は明らかでないが、長日光周期で飼育した幼魚の血中 T4 濃度が低いこと、さらに成長速度 (SGR) も増加を示さなかったことから、長日刺激が幼魚のスモルト化に伴う季節的な内分泌学的変化を抑制したと考えられる。

サケ属魚類では、外部環境要因、特に光周期の季節的变化と内分泌学的変化が同調して、季節的にスモルト化が生じると考えられている (Hoar 1976; Barron 1985)。また、短日から長日に光周期が変化することが、サケ科魚類のスモルト化の引き金になると考えられている (Clarke and Hirano, 1995)。しかし本研究結果 (実験 1-5-b) では、短日光周期から長日光周期へ変化したときのみならず、長日光周期から短日光周期へ変化したときもスモルト化が起きた。さらに、短日光周期に移行する時期によって、スモルト化する時期が変化することも明らかにされた。すなわち、長日光周期を示す 7~8 月の自然日長 (13L 以上) から短日光周期となる 10L14D と 12L12D に移行したときのスモルト化時期は、自然日長のスモルト化時期とくらべてより早くスモルト化したのに対して、9~10 月の移行 (自然日長: 13L あるいは 13L >) はより遅れてスモルト化したことになる。移行後のスモルト化時期の違いは、移行したときの日長差の大きさによるものではない。すなわち、8 月の 12L12D への移行と 9 月の 10L14D への移行は、それぞれの移行日長差は同程度とみなせる (Fig.36)。しかし、スモルト化時期は前者がより早く、後者がより遅い時期を示したこと (Fig.49) から、自然日長の季節的推移が、短日光周期移行によるスモルト化時期に違いをもたらせたとみなすことができる。このことより、自然日長の時間位相が、9 月以前か、9 月以降かにより、光周期応答が異なると考えられる。従って、自然光周期の 9 月の位相

は、サクラマスのスモルト化において光周期応答の転換点と位置づけられる。この転換点は昼夜の時間が等しくなる位相、すなわち「秋分」の日である可能性が高い。

第1章で観察された、自然河川におけるスモルト降河行動の盛期が地域河川集団で異なる現象は、飼育環境条件を一定にした実験結果から、各河川（地域）集団に固有のスモルト化に関する行動とみなせる。小林ら(1994)および小山・永田(1995)は、自然河川に異なる河川集団およびそれらを両親とする交雑群を同時に標識放流して、その後の降海行動を調べたところ、各河川集団はそれぞれの母川で示すスモルト化時期に降海すること、交雑群は両親の中間時期に降海することを明らかにしている。これらのことと本研究結果は、サクラマスのスモルト化に関する行動学的生理学的特性が、それぞれの地域集団に固有の遺伝的形質によって決定されていることを示唆している。

#### 第4章 スモルト標識魚の沿岸生活に関する研究

北海道のサクラマス増殖事業はシロザケとほぼ同時期(1888年)から取り組まれてきた。北海道沿岸で漁獲されたサクラマス漁獲量は、1970年代前半には1400トンから2000トンの高いレベルであったが、1990年代前半までに800トンから1000トンに減少し、同年代後半以降には400トンから800トンに減少した(北海道立水産孵化場発表資料;河村, 2008b)。本格的なサクラマスの増殖技術開発は1970年代に、餌付けした稚魚の放流技術開発試験から始まった(田中ら, 1971)。その結果、先行放流した稚魚の定着と成長が優れること(先住者優位)、朝夕の放流時刻の違いが稚魚の定着率や成長に影響しないことが明らかにされ(石田ら, 1979)、サクラマスの稚魚放流では、上流域に小規模に分散する放流技術が確立された(田中ら, 1971)。

一方、稚魚放流は、放流後1年を経てスモルト化すること、河川環境の人為的改変が時代とともに進んだことに加えて、遊漁の釣獲圧が高まったことから、1980年代初めに、河川の環境収容力にそれほど依存せず、遊漁の影響を受けにくい、幼魚放流技術の開発試験が試みられるようになった。北海道では、尻別川においてスモルト放流試験が、朱太川において越冬期前の幼魚を放流する秋幼魚放流試験が行われた(眞山ら, 1985, 1988)。これら幼魚放流技術は、その後事業規模で展開されることとなり、1990年代からは国および北海道の施設に加えて民間施設からスモルトが放流されることとなった。しかし、サクラマスの沿岸漁獲量は、前述のとおり、その後400トンまで減少する年も見られるようになり、幼魚放流技術は期待した成果を安定して上げるまでには至って

いないのが現状である。

本章では、幼魚放流技術の確立を究極の目的として、前章までに得られたサクラマスの基礎生物学的知見に基づき、スモルトを用いて標識放流—再捕試験を行い、降海後のスモルトの沿岸生活を明らかにして増殖放流技術の改善に資することとする。

#### 4.1 材料および方法

放流するスモルトの体サイズおよびそれらの沿岸生活期の生態が、放流後の生残率(回帰率)に及ぼす影響を調べる目的で、スモルトの標識放流—再捕試験を行った。

信砂川飼育施設(旧留萌支庁管内増毛町)で飼育養成中のサクラマス幼魚(信砂川由来の池産系F1)を1995年10月に選別器により大型群と小型群に区分した(河村ら, 1998)。これら両群の幼魚は11月上旬にそれぞれ異なる鱗切り標識を施し、翌春まで飼育後、信砂川に放流した(Fig.57)。これらの標識スモルトは、大型群(FL13.6cm, BW27.6g)が1996年5月25日~29日に75,000尾、小型群(FL12.9cm, BW21.0g)が5月28日~6月3日に78,000尾自然放流された。両群の放流体サイズには有意な差が認められた(t-test,  $p < 0.001$ )。

放流に先立って、標識群は三坂ら(1998)の方法(SWAI: Seawater Adaptability Index)に基づき、5月26日~5月29日に35‰海水に移行72時間後の供試魚の行動学的指標により、大型群と小型群の海水適応能を評価した。SWAIは値が+1から-1まで変化し、+1でもっとも海水適応能が高いとされる。

標識放流魚は、1996年春に増毛沿岸において、シロザケ幼魚の沿岸調査(Kawamura *et al.*, 2000)においてサヨリ2艘曳き網で混獲された(Fig.57)。採集したサクラマス標識魚は、沿岸域における分布水温および出現時期を調べるとともに胃内容量指数(SCI)を求め、胃内容物を分析した。胃内容量指数は次式により算定した。 $SCI(\%) = (SW / (BW - SW)) * 100$ 。ここで、SWは胃内容物重量(mg)、BWは体重(mg)である。

1997年5月から10月にかけて、信砂川下流に設置したウライ(捕獲装置)で回帰した標識魚を回収した。信砂川への標識魚回帰結果から、放流スモルトの体サイズが生残率に及ぼす影響について評価した。



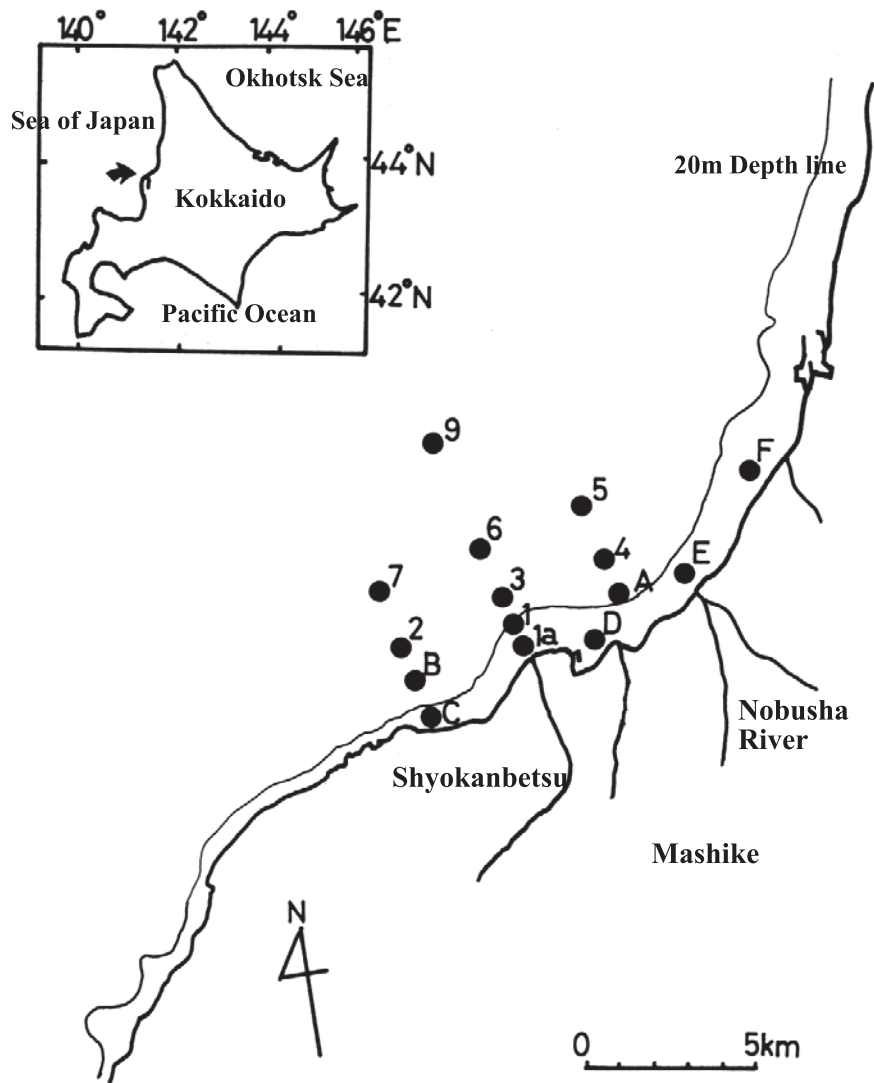


Fig. 57 Map showing sampling sites in coastal waters off Mashike in the Sea of Japan off northern Hokkaido, Japan. Masu salmon smolt were captured by a Sayori net from 22 May to 27 July, 1996. Marked smolt with two different body size groups (large group: mean 13.6cm in fork length and smaller group: mean 12.9cm in fork length) were released in the Nobusha River from 25 May to 3 June, 1996. Adult masu salmon returned to the Nobusha River and were examined for the survival rate from May to October, 1997.

#### 4.2 結果

放流時における標識魚の海水適応能 (SWAI) は、大型群 (+1.00) の方が、小型群 (+0.38) に比べて高い値を示した。

1996年5月22日から6月27日までに5回実施した沿岸調査により、サクラマスのスモルトは53個体採集された。このうち標識魚は、大型群が6月12日(2個体)に、小型群が5月28日(1個体)および6月12日(11個体)に再捕された。

増毛沿岸表層水温の変化をFig.58に示した。標識スモルトが放流された5月下旬の平均水温は10.3°C、最後の調査が行われた6月下旬のそれは14.6°Cであった。もっ

とも多くのスモルトが再捕された6月中旬の平均水温は13.0°Cを示した。

同所的(St D)に再捕された大型群2個体(17.2±0.7cm)と小型群11個体(13.4±0.5cm)の平均胃内容物重量は、それぞれ604mgおよび302mgであった(Fig.59)。平均SCIは、大型群が1.56%、小型群が1.32%を示した(Fig.60)。このように、胃内容物重量は大型群が多い傾向を示したが、SCIは大型群と小型群の間で差は認められなかった。

スモルトの胃内容物は、大型群と小型群では異なっていた。大型群の胃内容物は、魚類およびCopepodaが個体数で優占したが、小型群のそれはDecapodaのゾエア幼生、Amphipodaおよび落下昆虫が優占した(Fig.61お

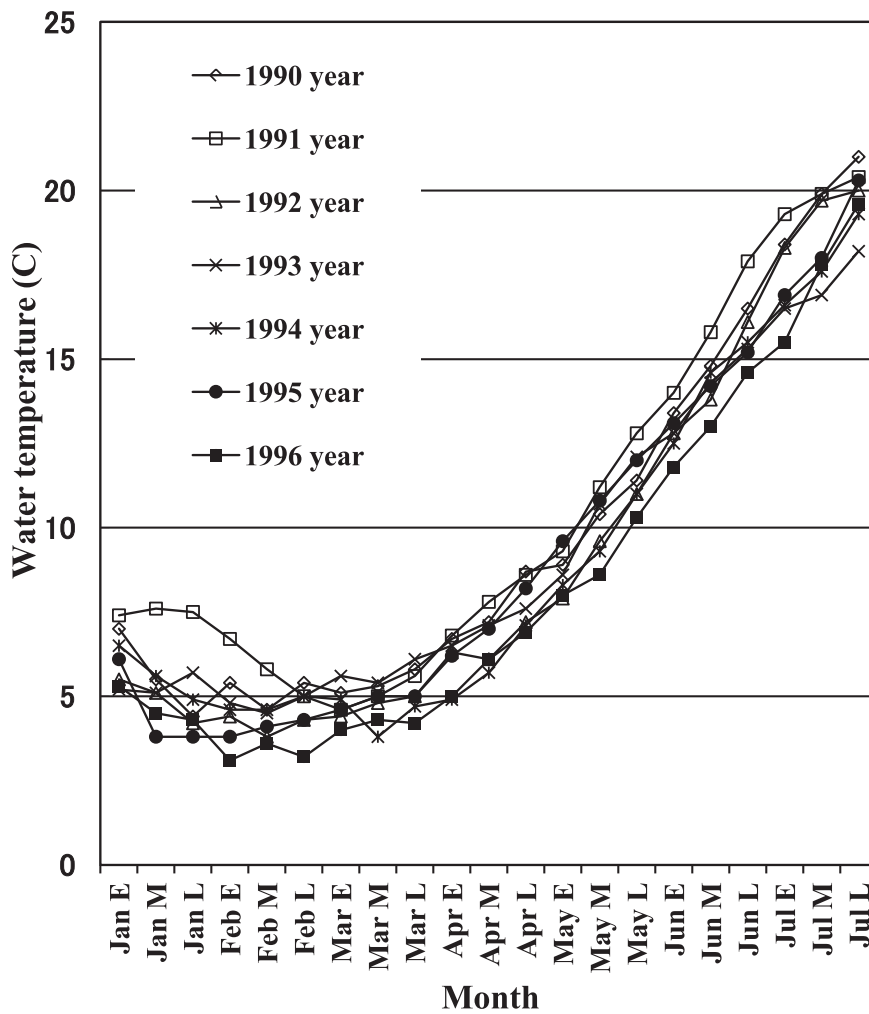


Fig. 58 Fluctuations in the surface sea water temperature off Mashike from January to July, 1990 to 1996. (From data of the Hokkaido Aquaculture Promotion Corporation)

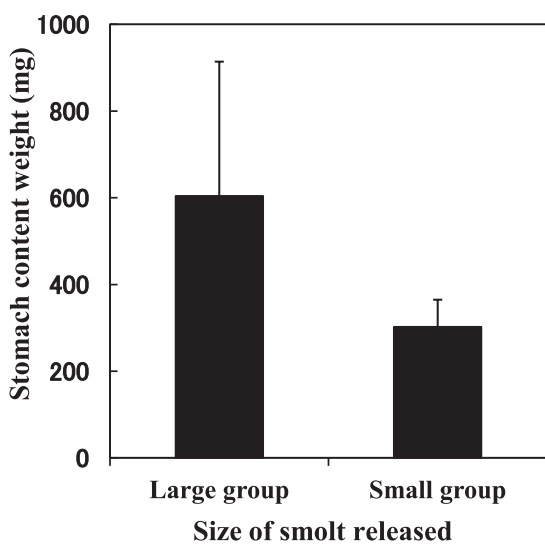


Fig. 59 Comparison of mean stomach content weight between the large smolt group and the small smolt group captured in coastal waters off Mashike in June, 1996. Bar is SD.

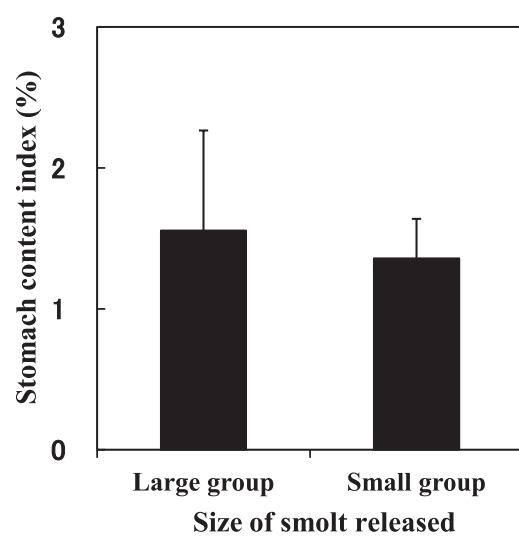


Fig. 60 Comparison of mean stomach content index (SCI) between the large smolt group and the small smolt group captured in coastal waters off Mashike in June, 1996. Bar is SD.

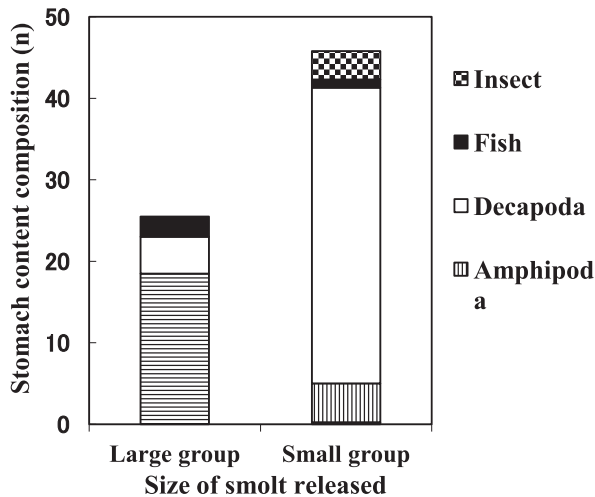


Fig. 61 Comparison of stomach content composition (in number) per one fish between the large smolt group and the small smolt group captured simultaneously at station D in coastal waters off Mashike in June, 1996.

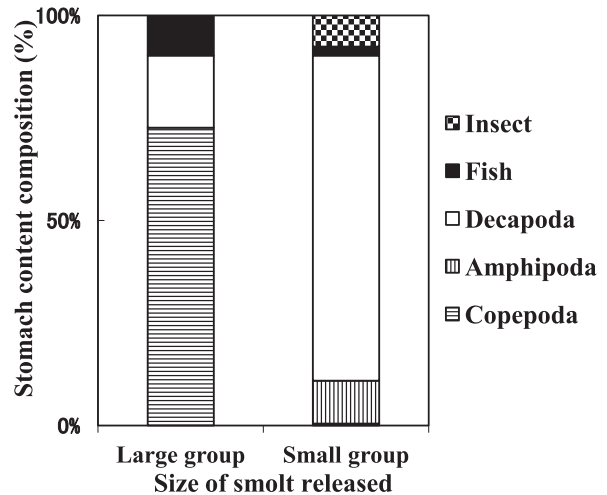


Fig. 62 Comparison of the ratio of stomach content composition (in number) per one fish between the large smolt group and the small smolt group captured simultaneously at station D in coastal waters off Mashike in June, 1996.

よびFig.62)。餌生物として、魚類のイカナゴ *Ammodytes personatus* 稚魚（全長約50mm）が大型群および小型群の胃内容物から見出され、シロザケ稚魚1個体（尾又長32mm）が小型群個体（13.8cm）の胃内容物から発見された。

標識魚は、1997年5月から9月に信砂川で捕獲畜養したサクラマス親魚624個体の標識魚調査から、大型群(124個体)の方が小型群(52個体)より有意に多く回収された ( $\chi^2 = 17.045, p < 0.0001$ )。河川回帰率 ((河川回帰個体数 / 放流数) \* 100) は、大型群 (0.165%) の方が、小型群 (0.067%) に比べて高かった。

このことは、大型スモルトの放流効果が、小型スモルトに比較して高いことを表している。

### 4.3 考察

サクラマスのスモルトの標識放流一再捕試験結果から、大型スモルト(平均体重27.6g)の河川回帰率は、小型スモルト(平均体重21.0g)のそれより高いことが明らかとなった。

サケ属魚類の増殖技術において、高い死亡が起きる時期は、降海直後と海洋生活の最初の越冬期と考えられている (Healey, 1982 ; Beamish *et al.*, 2004)。本研究で利用した信砂川飼育施設では、幼魚を飼育中に深刻な魚病の発生が認められなかったことから、標識放流試験に用いた大型群と小型群の間には飼育に基づく種苗性の差は無視できると考えられる。

一方、スモルトの海水適応能を評価するSWAI(三坂ら, 1998)の値は、大型群(+1.00)が小型群(+0.38)より

高い値を示していたことから、小型群の海水適応能が低かった可能性が考えられる。この原因は、サケ科魚類の浸透圧調節が小型個体より大型個体の方が高いとされること (Knutsson and Grav, 1976) も原因のひとつと考えられる。海洋生活に移行するための生理学的機能として海水適応能の向上が欠かせないが、小型群で見られた低いSWAIが、その河川回帰率を低下させた可能性が考えられる。

降海後の沿岸調査の結果、大型群と小型群のスモルトは、イカナゴ稚魚を共通の餌料生物として利用することが明らかとなった。Asami and Hayano (1995) は、日本海北部沿岸と太平洋寄りも岬沿岸の定置網で採集したサクラマスのスモルトの胃内容物を分析した結果、日本海沿岸のスモルトがイカナゴを主体に利用していることを見出し、サクラマスの餌料生物としてイカナゴの重要性を指摘している。本研究結果も Asami and Hayano (1995) の説を支持するものである。一方、同所的に再捕された大型群と小型群の胃内容物には、違いが認められた。大型群はイカナゴのほか沖合性動物プランクトン(主に *Paracalanus parvus*)を利用した。これに対して小型群は、沿岸性動物プランクトン(Decapodaのゾエア幼生など)、端脚類および落下昆虫を利用していた。これらの胃内容物組成の違いは、大型群と小型群の摂餌生態を反映した結果といえ、二つの標識群は沿岸生活期の分布や移動において、異なる生活パターンを選択したことを示唆している。

本研究で沿岸生活期のスモルトが分布した時期の表層水温は、およそ10~14℃であった。最も多く標識魚が再

捕された時期（6月中旬）の平均水温は13°Cであった。佐野・阿部（1967）によると、太平洋の釧路川河口沿岸のサクラマスは沿岸水温が12~13°Cに上昇する6月中下旬に沖合に移動している。本研においても、沿岸水温が14°Cに上昇した時期の調査（6月下旬）では、スマルトの採集が1個体にとどまった。このことから、沿岸の標識スマルトは、沿岸水温が14°Cを超えたころには、沿岸から沖合に生活場所を変えるものと推察される。

## 第5章 総合考察

### 5.1 環境要因がサクラマスのスマルト化に及ぼす影響

本研究により、サクラマスのスマルト化に外部環境要因として水温と光周期、内部要因として遺伝的形質が影響することが明らかになった。余別川の結果から、スマルトの降海行動が河川水温に影響され、降海行動の開始が水温の低下により一旬ほど遅延することが認められた。一方、水温を一定にした光周期飼育実験により、浮上から翌春までの長日（16L8D）処理はスマルト化しなかったが、8L16Dおよび4L20Dではスマルトがみられた。また自然日長におかれた幼魚を異なる時期に10L14D、12L12Dおよび14L10Dで飼育したところ、14L10Dで飼育した区は冬季（12月~1月）を除いてスマルト化しなかったが、12L12D区および10L14D区ではスマルトが出現したことから、スマルト化の引き金が引かれる臨界日長は14Lから12Lの間であると考えられた。またスマルト抑制効果は、低水温（2°C）処理でも認められることが実験的に確かめられた。このことは、冬期間の河川水温が0°C付近まで低下する北方地域の河川に生息するサクラマスは、すでに春にスマルト化する引き金が引かれた個体を除いて、日長時間が13Lを越える4月から9月までは、長日光周期（13L以上）によりスマルト化が抑制され、その後河川水温が2°C以下に低下する冬期間（12月~2月）にスマルト化が抑制されることを示唆している。従ってサクラマスのスマルト化は、基本的に外部環境である光周期の季節変化により調節され、その発達時期は河川水温の年変化により調整されているものと考えられる。

本研究から、サクラマスのスマルト化は遺伝形質と深く関係しており、地域の河川集団に固有のものであることが明らかにされた。生物リズムの働きは、環境の変化を予測して、あらかじめ生理状態をそれに合うように整え、準備することである（井深、1990）が、それぞれの河川集団がスマルトの生活環境に適合するように、進化の過程で獲得してきた遺伝形質のひとつが、集団固有のスマルト化時期と考えられる。

上述したように、9月の日長13L付近が、本種の光周期応答の「転換点」であること、生物リズムが体内時計

の働きにより制御されること（井深、1990）から、9月の「転換点」がスマルト化に関する生物リズムの機序に関わっている可能性が示唆される。さらに「転換点」は、昼夜の時間が等しくなる「秋分」の日である可能性が高いと考えられる。

以上のことから、北方地域のサクラマスのスマルト化時期は、冬季の低水温、臨界日長、生物リズムおよび光周期応答の「転換点」と集団固有の遺伝的形質により制御されると考えられる。

一方、南方地域のサクラマス集団において、冬季にスマルト化を抑制する低水温環境は、急峻な山岳の上流部を除いて観察されないことから、秋季から初冬にかけてスマルト化が可能な外部環境条件が整備されていると考えられる。しかし、サクラマスがこの時期にスマルト化する報告は見当たらない。この理由は、秋の自然日長が短日化に向い、この短日化が成熟を促すことに起因すると考えられる。サケ属のニジマスでは、生殖腺の発達が秋の短日化により促される（Scott and Sumter 1983）ことから、サクラマスも同様に短日化により成熟に向かうものと推察される。本研究の短日恒常光周期実験（実験1-4）において、成熟雄が高頻度で出現した結果もこのことを支持している。

### 5.2 サクラマスの増殖事業、特にスマルト放流技術に関する課題および展望

本研究では、サクラマス野生魚のスマルト化は外部形態の変化（体表の銀白化と鱗の黒化）、生理学的変化（T4濃度、成長速度および海水適応能の増加）および行動学的変化（降海行動の開始）が連続して起こることより生じることを明らかにした。また体サイズの異なるスマルトの標識放流-再捕試験により、海水適応能（SWAI）が小型スマルトで低いこと、沿岸生活期の摂餌生態が体サイズで異なること、標識魚の回収率が大型スマルトで高いことを明らかにした。サクラマス資源の回復と維持安定を図るためには、スマルト放流技術の改善にこれらの知見を生かすことが重要である。

スマルト放流では、種苗の適否を外部形態の変化に基づいて行っている。しかし飼育スマルトでは、形態学的変化と海水適応能などの生理学的変化が一致しない場合も見られる。本研究（実験1-5-b）において、外部形態がスマルトであるにもかかわらず海水移行24時間後の血清Cl<sup>-</sup>濃度が150mEq/lを越す個体が認められた。従って、スマルト放流では、SWAIなどにより海水適応能を評価する必要がある。他方、野外研究および飼育実験のスマルトは、スマルト化時期にSGRの増加が観察された。これまで、スマルト放流技術では放流魚の体サイズのみ関



心が高く、成長の変化（例えばSGR）に注意が払われることはなかった。しかし本研究で示したように、前期スモルトのSGRはフルスモルトを上回る高い増加を示す（実験1-1 および実験1-2）。このことは、種苗性の評価にSGRが重要な役割を果たすことを示唆している。

一方、スモルトの放流時期は、これまで放流魚の発育段階（中期スモルトもしくはフルスモルト）および沿岸水温（6～13℃）を指標に決定されてきた。本研究では、放流のタイミングとして、河川環境に目を向ける必要があることを示した。すなわち、降海移動中の野生スモルトは、降雨により増水した河川水の濁りに一致して、血中T4のサージが引き起こされることが明らかにされた。このことは、スモルト放流のタイミングを図るうえで、気象条件（降雨）と河川の増水を考慮する必要があることを示している。スモルトの降河行動が夜間活発化すること（Solomn, 1981）、この時期に捕食者の海鳥類が河口に集合すること（Kawamura *et al.*, 2000）から、放流のタイミングは日没とすることが適当と判断される。

本研究は、沿岸生活期におけるスモルトの体サイズの効果を明らかにした。沿岸生活期のスモルトはイカナゴ稚魚を利用するほか、大型スモルトの胃内容物には沖合性動物プランクトンが、小型スモルトのそれには沿岸性動物プランクトンが優占するとともに、小型スモルトは落下昆虫を捕食していた。このことは、小型スモルトが採餌場として沿岸水域を利用することを示唆している。さらに同所的採集個体数が大型スモルト2個体に対して小型スモルト11個体と多数であったことから、小型スモルトは群れで行動するのに対して大型スモルトは少数で移動すること、大型スモルトがより早く沖合に移動することが推察される。このような大型スモルトの行動特性は、沿岸生活期の捕食者によるスモルトの被食圧を低下させる方向に機能すると考えられる。大型スモルト放流の有効性については、Miyakoshi *et al.* (2001) および宮腰 (2006) が、標識魚の沿岸漁業協同組合の市場調査から同様の結果を報告している。これらのことは、適正な放流時期におけるスモルトの放流体サイズは大型の方が回帰効果を高めることを暗示している。

本研究はこれまで未解明であったサクラマス野生魚の河川生活期における生理生態学および沿岸生活期の摂餌生態を明らかにした。このなかで特に、沿岸生活期サクラマスは魚食性が強いことから沿岸生態系の上位を占める捕食者であり、このような漁業対象種の資源増殖は、単独種のみならず沿岸生態系を構成する多様な構成メンバーとの関係を明らかにしていくことが重要である。今後は放流効果の向上に関する技術開発および研究に加えて、放流魚が沿岸生態系に及ぼす影響も注意深くモニタ

リングすることが必要である。

## 要約

(1) 我が国の産業および生態系保全にとって重要魚種であるサクラマス *Oncorhynchus masou masou* のスモルト化に及ぼす外部環境要因（水温と光周期）および内部要因（遺伝的形質）を明らかにするとともにその作用機序を明らかにした。さらに本種の増殖事業のスモルト放流に関してその増殖効果を高めるために得られた知見の応用を図った。

(2) 序章では、サクラマスの生活史およびスモルト化に関するレビューを行って課題を整理した。これにより、野生魚の生理生態学的な研究の不足と必要性を指摘した。

(3) 第1章では、野生魚を対象に、河川生活期幼稚魚の成長と移動を明らかにした。産卵床装置からの浮上稚魚は、浮上期の早い時期は夜間浮上した個体が多かった。自然河川の発眼卵埋設放流により、稚魚は平均的には下流1kmに、最大8kmに移動分散したと推察された。野生魚の成長速度（SGR）は、春に高く秋に低下した後、翌春再び増加する季節的变化を示した。サクラマスは、①上流域では成長が夏に高く、秋に低下する一方で、定着率は比較的高かった。一方、②中流域では秋に成長が増し、定着率が減少した。この結果から、中流域のサクラマスがスモルトの主群となることが考えられた。大型幼魚と小型幼魚の成長速度を夏に比較した結果、有意差は認められなかった。野生魚のスモルト降海盛期を異なる地域の4河川で調べた結果、北部河川集団の降海盛期は6月に、南部河川集団のそれは5月および6月上旬であることが明らかにされた。同一河川の降海時期が河川水温により年変化することが認められた。

(4) 第2章および第3章では、スモルト化に関係する水温、光周期、地域集団（遺伝）の影響を明らかにした。自然河川の野生魚から、スモルト化に伴い生理学的変化（甲状腺ホルモン（T4）濃度の上昇、海水適応能の高まり、成長速度の増加）が一致して生じることが確かめられた。降海スモルトのT4日周変化は降河時期により異なり、降雨の濁りによりT4のサージが観察された。

(5) 水温および光周期の制御実験から次の結果を得た。越冬期幼魚は高水温処理でスモルト化が促進された。低水温（2℃）はスモルト化を抑制した。長日の恒常光周期（16L8D、日長16時間）はスモルト化を抑制した。日長時間を変えて（14L10D、12L12D、10L14D）異なる時季（7月～1月）に、一定水温・自然日長飼育した幼魚を光周期処理した結果、14L10Dがスモルト化抑制効果を示すがその他は示さないこと、9月以前と9月以降の



処理で反応が異なることが明らかになった。これらの結果から、本種のスマルト化の引き金を引く日長時間が、13L付近であることが推察された。

(6) 異なるスマルト化盛期の両親を交配したF1のスマルト化時期は、両親の子のその中間にあることが実験的に確かめられ、遺伝的要因がスマルト化に影響することが明らかになった。

(7) 第4章では、体サイズの異なる2群のスマルトを用いて、標識放流—再捕試験を行った。大型スマルトと小型スマルトは沿岸生活期における餌料生物としてイカナゴ稚魚を利用したが、前者は沖合性動物プランクトンが、後者は沿岸性動物プランクトンが優占していた。このことより、大型スマルトと小型スマルトは沿岸摂餌生態に違いのあることが示唆された。

(8) 総合考察では、本種のスマルト化と光周期・水温の季節変化の関係を検討した。北方地域のサクラマスはスマルト化時期は、冬季の低水温、臨界日長、生物リズムおよび光周期応答の「転換点」と集団固有の遺伝的形質により制御されると考えられた。また「転換点」は「秋分」の日である可能性が高いと考えられた。最後にサクラマスの増殖技術改善に資するため、本研究で得られた知見を基礎にスマルト放流の課題と対策を考察し、大型スマルトの有効性、種苗性評価としての成長速度(SGR)、放流時機を選ぶ河川環境として降雨増水の重要性を示すとともに、沿岸生態系における上位種であるスマルトと他の生態系構成種との関係をモニタリングすることの必要性を指摘した。

## 謝辞

北海道大学水産学部の故山本喜一郎教授、故久保達郎助教授、高橋裕哉助教授、高野和則講師（以上当時）には研究の手ほどきを賜った。北海道大学山内皓平教授、原彰彦教授、札幌医科大学医学部附属臨海医学研究所高橋延昭准教授、北海道大学北方生物圏フィールド科学センター上田宏教授ならびに東京農業大学桑原連教授、北海道さけ・ますふ化場小林哲夫場長、廣井修調査課長、眞山紘調査課長、関二郎室長（以上当時）には研究をすすめるうえでご教示を賜った。実験卵の入手では、北海道さけ・ますふ化場、北海道大学洞爺湖臨湖実験所、富山県内水面水産試験場、宮城県内水面水産試験場（以上当時）の関係者の方々に便宜をはかっていただいた。さらに試験調査では、積丹町、神恵内村、島牧村、増毛町、東島牧漁業協同組合（当時）、余市郡漁業協同組合、盃漁業協同組合（当時）、神恵内村漁業協同組合、増毛漁業協同組合、後志支庁水産課（当時）、留萌支庁水産課（当時）に便宜と協力を賜った。これらの方々に深甚の謝意

を表し感謝申し上げます。

また研究の遂行にあたり励ましをいただいた旧北海道立水産孵化場の方々、特に岡田鳳二場長、故倉橋澄雄部長、渡辺克彦支場長（以上当時）に感謝申し上げますとともに、甲状腺ホルモンの分析にご助力を賜った北海道大学水産科学研究所の堀田公明、長江真樹、工藤秀明、征矢野清（以上当時）の各位、野外の調査に同行された方々、特に坂本博幸、宮本真人、村上豊、小林美樹、鷹見達也（以上旧北海道立水産孵化場）、高橋渉（東京農業大学）、春名寛幸（旧北海道大学洞爺湖臨湖実験所）、故森稔（神恵内村ふ化場）、そして飼育魚の管理に尽力された長船佳代の各位に深く感謝いたします。

最後に本論文の作成にあたりご指導、ご助言を賜った北海道大学大学院水産科学研究所山雅秀教授、桜井泰憲教授、後藤晃教授、都木靖彰教授、工藤秀明准教授の各位に感謝申し上げます。

## 引用文献

- 秋道智彌. 「アユと日本人」丸善, 東京. 1992.
- Asami H, Hayano H. Feeding ecology of juvenile masu salmon *Oncorhynchus masou* in the coasts of Hokkaido with special reference to stomach contents. *Fish. Sci.* 1995 ; 61 : 590-593.
- 阿刀田光紹. 池中養殖サクラマスの生態に関する研究 I 種苗の初期生残率, 性比, 0年魚の分化及び親魚の孕卵数について. 北海道立水産孵化場研究報告 1974 ; 29 : 97-113.
- 伴 真俊, 笠原昇, 山内皓平. 池産サクラマス1年魚の銀化に伴う生理的変化. 北海道立水産孵化場研究報告 1987 ; 42 : 27-35.
- Barron MG. Endocrine control of Smoltification in anadromous salmonids. *J. Endocrinol* 1985 ; 108 : 313-319.
- Beamish RJ, Mahnken C, Neville C. Evidence that reduced early marine growth is associated in lower marine survival of coho salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* 2004 ; 133 : 26-33.
- Bjorsson BT. The biology of salmon growth hormone: from daylength to dominance. *Fish Physiol. Biochem.* 1997 ; 17 : 9-24.
- Clarke WC, Hirano T. Osmoregulation. In: Groot C, Margolis L, Clarke WC (eds). *Physiological ecology of Pacific salmon*, UBC Press, Vancouver. 1995 ; 319-377.
- Dickhoff WW, Folmar LC, Gorbman A. Changes in plasma thyroxine during Smoltification of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1978 ;

- 36 : 229-232.
- Dickhoff WW, Folmar LC, Mighell JL, Mahnken CVW. Plasma thyroid hormones during smoltification of yearling and underyearling coho salmon and yearling chinook salmon and steelhead trout. *Aquaculture* 1982 ; 28 : 39-48.
- Dickhoff WW, Beckman BR, Larsen DA, Duan C, Moriyama S. The role of growth in endocrine regulation of salmon smoltification. *Fish Physiol. Biochem.* 1997 ; 17 : 9-24.
- Duston J, Saunders RL. Advancing smolting to autumn in age 0+ Atlantic salmon by photoperiod, and long-term performance in sea water. *Aquaculture* 1995 ; 135 : 295-309.
- Elson PF. The importance of size in the change from parr to smolt in Atlantic salmon. *Can. Fish Cul.* 1957 ; 21 : 1-6.
- Ewing RD, Johnson SL, Pribble HJ, Lichatowich JA. Temperature and photoperiod effects on gill (Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>)-ATPase activity in Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *J. Fish. Res. Board Can.* 1979 ; 36 : 1347-1353.
- Folmar LC, Dickhoff WW. The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids. A review of selected literature. *Aquaculture*. 1980 ; 21 : 1-37.
- Franklin CE, Davison W. S.E.M. Observations of morphologically different chloride cells in freshwater-adapted sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *J. Fish Biol.* 1989 ; 34 : 803-804.
- 藤岡康弘. ビワマスの形態ならびに生理・生態に関する研究. 醒井養鱒場研究報告 1991 ; 3 : 1-112.
- Godin JJ. Migrations of salmonid fishes during early life history phases: Daily and annual timing. Proceedings of Salmon and trout migratory behavior symposium. 1981 ; 22-50.
- 原子保. 0+ 歳サクラマスの成長パターンと 1+ 歳サクラマスの降海特性. 昭和62, 63年度近海漁業資源の家魚化システムの開発に関する総合研究プログレスレポート サクラマス (2). 水産庁さけ・ますふ化場, 札幌. 1982 ; 41-44.
- Hayano H, Miyakoshi Y, Nagata M, Sugiwaka K, Irvine JR. Age composition of masu salmon smolts in northern Japan. *J. Fish Biol.* 2003 ; 62 : 237-241.
- Healey MC. Timing and relative intensity of size-selective mortality of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1982 ; 39 : 952-957.
- Higgins PJ. Metabolic differences between Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr and smolts. *Aquaculture* 1985 ; 45 : 33-53.
- 平野哲也. 降海と陸封の生理的メカニズム. 「川と海を回遊する淡水魚 生活史と進化 (後藤晃, 塚本勝巳, 前川光司編)」東京大学出版会, 東京. 1994 ; 20-39.
- Hoar WS. Smolt transformation: evolution, behavior and physiology. *J. Fish. Res. Board Can.* 1976 ; 33 : 1233-1252.
- 井深信男. 「行動の時間生物学」朝倉書店, 東京. 1990.
- 石田昭夫, 佐々木正吾, 佐藤孝行. 人工ふ化サクラマス稚魚の河川放流に関する研究—7 報 放流時刻および先住者が定着者に及ぼす影響. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1979 ; 33 : 1-6.
- Iwata M, Yamanome T, Tagawa M, Ida H, Hirano T. Effects of thyroid hormones on phototaxis of chum and coho salmon juveniles. *Aquaculture* 1989 ; 82 : 329-338.
- 岩田宗彦, 小島大輔. サケ科魚類の降河行動の解発まで. 比較内分泌 2008 ; 34 : 82-85.
- Johnston CE, Eales JG. Influence of body size on silvering of Atlantic salmon (*Salmo salar*) at parr-smolt transformation. *J. Fish. Res. Board Can.* 1970 ; 27 : 983-987.
- Johnston CE, Saunders RL. Parr-smolt transformation of yearling Atlantic salmon (*Salmo salar*) at several rearing temperature. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1981 ; 38 : 1189-1198.
- 帰山雅秀. ベニザケの生活史戦略 生活史パタンの多様性と固有性. 「川と海を回遊する淡水魚 生活史と進化 (後藤晃, 塚本勝巳, 前川光司編)」東京大学出版会, 東京. 1994 ; 101-113.
- 帰山雅秀. 水辺生態系の物質輸送に果たす遡河回遊魚の役割. 日生態誌 2005 ; 55 : 51-59.
- 可児藤吉. 溪流性昆虫の生態. 「昆虫 上 (古川晴男編)」研究社, 東京. 1994.
- Kato F. Life history of masu and amago salmon (*Oncorhynchus masou* and *Oncorhynchus rhodurus*). In : Groot C, Margolis L. (eds). *Pacific salmon life histories*. UBC Press, Vancouver. 1991 ; 447-520.
- 河村博. 漁業と漁法 サクラマス. 湖沼と河川環境の基盤情報整備事業報告書「豊かな自然環境を次世代に引き継ぐために サクラマス, ビワマス, 地方種」. 日本水産資源保護協会, 東京. 2008 ; 105-118.
- 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. *N. Pac. Andr. Fish Comm.* 2000 ; 2 : 33-41.
- 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, 田敬之輔, 小笠原寛, 海老名功. サクラマスノ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.
- Kimura S. The Yamame, land-locked masu salmon of Kyushu Island. *Japan. Physiol. Ecol. Japan*, 1989 ; Spec. Vol.1 : 77-92.
- Knutsson S, Grav T. Seawater adaptation in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) at different experimental temperatures and photoperiods. *Aquaculture* 1976 ; 8 : 169-187.
- 小林美樹, 村上豊, 河村博. 異系統交配サクラマスの降海行動. *魚と水* 1994 ; 31 : 41-47.
- 小島博. 河川の天然サクラマス幼魚血清ナトリウム濃度の変動. *北海道立水産孵化場研究報告* 1983 ; 38 : 75-84.
- 小島博, 杉若圭一. 厚田川におけるサクラマス幼魚の成長と生息密度および現存量の季節変化. *北海道立水産孵化場研究報告* 1979 ; 34 : 7-16.
- Kojima H, Sugiwaka K. Effects of summer floods on residency rate and net productivity of an underyearing population of masu salmon in Atsta River. *Physiol. Ecol. Japan.* 1989 ; Spec. 1 : 151-160.
- 小山達也, 永田光博. 池産系, 尻別系サクラマス及びその交雑魚の降海時期. *北海道立水産孵化場研究報告* 1995 ; 49 : 1-7.
- 久保達郎. サクラマス幼魚の変態に及ぼす高水温の影響. *北海道さけ・ますふ化場研究報告* 1973 ; 19 : 25-32.
- 久保達郎. サクラマス幼魚の相分化と変態の様相. *北海道さけ・ますふ化場研究報告* 1974 ; 28 : 9-26.
- 久保達郎. サクラマス幼魚の河川生活期における移動習性. *生理生態* 1976 ; 17 : 411-417.
- 久保達郎. 北海道のサクラマスの生活史に関する研究. *北海道さけ・ますふ化場研究報告* 1980 ; 34 : 1-95.
- 久保田仁志, 中村智幸, 丸山隆, 渡邊精一. 小支流におけるイワナ, ヤマメ当歳魚の生息数, 移動分散および成長. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2001 ; 67 : 703-709.
- Kudo H, Tsuneyoshi Y, Nagae M, Adachi S, Yamauchi K, Ueda H, Kawamura H. Detection of thyroid hormone receptors in the olfactory system and brain of wild masu salmon, *Oncorhynchus masou* (Brevoort), during smolting by in vitro autoradiography. *Aqua. Fish. Manage.* 1994 ; 25, Sup. 2 : 171-182.
- Machidori S, Kato F. Spawning populations and marine life of masu salmon (*Oncorhynchus masou*). *Int. North Pac. Fish Comm. Bull.* 1984 ; 43 : 1-138.
- Mayama H. Masu salmon propagation in Hokkaido, Japan. *Bull. Inst. Zool. Academia Sinica* 1990 ; 29 (3, Sup.) : 95-104.
- 眞山紘. 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・ますふ化場研究報告* 1992 ; 46 : 1-156.
- 眞山紘, 大熊一正, 野村哲一, 松村孝三郎. 尻別川におけるサクラマスのスモルト放流試験 1981年春放流標識魚の回帰. *北海道さけ・ますふ化場研究報告* 1985 ; 39 : 1-16.
- 眞山紘, 野村哲一, 大熊一正. 越冬前の秋季に放流されたサクラマス *Oncorhynchus masou* 標識魚のスモルト降海と親魚としての回帰. *北海道さけ・ますふ化場研究報告* 1988 ; 42 : 21-36.
- 眞山紘, 小野郁夫, 平澤勝秋. 北海道の河川に放流された標識サクラマスの海洋における回遊生態. *さけ・ます資源管理センターニュース* 2005 ; 14 : 1-9.
- 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.
- 宮腰靖之. 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* 2006 ; 60 : 1-64.
- 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.
- 水野信彦, 御勢久衛門. 河川環境とその調査法. 「河川の生態学 (沼田真監修)」築地書館, 東京. 1972 ; 4-22.
- Mizuno S, Ura K, Okubo T, Chida Y, Misaka N, Adachi S, Yamauchi K. Ultrastructural changes in gill chloride cells during smoltification in wild and hatchery-reared masu salmon *Oncorhynchus masou*. *Fish. Sci.* 2000 ; 66 : 670-677.
- Mizuno S, Ura K, Onodera Y, Fukada H, Misaka N, Hara A, Adachi S, Yamauchi K. Changes in transcript levels of gill cortisol receptor during smoltification in wild masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Zool. Sci.* 2001 ; 18 : 853-860.
- Nagata M. The occurrence of bimodality in the length frequency distribution and its relation to growth and

- density in a juvenile masu salmon population in a Hokkaido stream. *Physiol. Ecol. Japan*, 1989 ; Spec. 1 : 141-150.
- 内藤一明. 標識放流から見た1+サクラマススモルトの回遊経路について. *魚と水* 1998 ; 35 : 295-302.
- Neave F. The origin and speciation of *Oncorhynchus*. *Proc. Trans. R. Soc. Can.* 1958 ; Ser. 3, 52(5): 25-39.
- 西村三郎. 「日本海の成立」築地書館, 東京. 1980.
- Ojima D, Iwata M. The relationship between thyroxine surge and onset of downstream migration in chum salmon *Oncorhynchus keta* fry. *Aquaculture* 2007 ; 273 : 185-193.
- Okumoto N, Ikuta K, Aida K, Hanyu I, Hirono T. Effects of photoperiod on smolting and hormonal secretion in masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Aquaculture* 1989 ; 82 : 63-76.
- 大野磯吉. 北海道産サクラマスの生活史. *鮭鱒彙報* 1933 ; 5(2) : 15-26.
- 大野磯吉, 安藤壽三郎. 洞爺湖産のマスに就いて. *鮭鱒彙報* 1932 ; 4(1): 5-8.
- 長内稔. 湖沼のサクラマス. 淡水魚 (ヤマメ・アマゴ特集号) 淡水魚保護協会, 大阪. 1982 ; 92-96.
- Sakata K, Kondou T, Takeshita N, Nakazono A, Kimura S. Movement of the fluvial form of masu salmon, *Oncorhynchus masou masou*, in a mountain stream in Kyushu, Japan. *Fish. Sci.* 2005 ; 71 : 333-341.
- 佐野誠三, 阿部進一. サクラマス (*Oncorhynchus masou* (Brevoort)) の生態研究 釧路沿岸回遊魚について. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1967 ; 21 : 1-10.
- 佐々木文雄. 積丹海域に接岸来遊するサクラマス *Oncorhynchus masou* (Brevoort) 未成魚について. 昭和62, 63年度近海漁業資源の家魚化システムの開発に関する総合研究プロGRESSレポート サクラマス (8) 水産庁さけ・ますふ化場, 札幌. 1988 ; 191-227.
- 佐藤良三, 渋谷隆之, 阿久津梅二. 飼育水温の違いによるサクラマス0年魚のスモルト化. *養殖研報* 1986 ; 9 : 21-27.
- Scott AP, Sumpter JP. The control of trout reproduction: Basic and applied research on hormones. In: Rankin JC, Pitcher TJ, Duddan R. (eds). *Control processes in fish physiology*. Croom Helm, Manuka. 1983 ; 200-220.
- Shimizu M, Ueda H, Kawamura H, Shimazaki K, Yamauchi K. Electrophoretic changes in olfactory system proteins in masu salmon during parr-smolt transformation. *J. Fish Biol.* 1995 ; 47 : 1044-1054.
- Smith RJF. *The control of fish migration*. Springer. Berlin. 1985.
- Solomn DJ. Smolt migration in Atlantic salmon (*Salmo salar*) and sea trout (*Salmo trutta*). Proceedings of Salmon and trout migratory behavior symposium. 1981 ; 196-203.
- 杉若圭一. 北海道北部河川におけるサクラマス幼魚のスモルト化. 北海道立水産孵化場研究報告 1991 ; 45 : 29-40.
- 杉若圭一, 小島博. 厚田川における降海型サクラマス幼魚に関する研究 1978年降海群の年齢と生態. 北海道立水産孵化場研究報告 1979 ; 34 : 25-39.
- 杉若圭一, 小島博. 厚田川における降海型サクラマス幼魚に関する研究 II . 1979年降海群の年齢と生態. 北海道立水産孵化場研究報告 1980 ; 35 : 45-52.
- 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究報告 1984 ; 39 : 19-37.
- 杉若圭一, 鈴木研一. 北海道東部河川におけるサクラマススモルトの出現時期. *魚と水* 1994 ; 31 : 61-65.
- Suzuki M, Suzuki M. Changes in thyroidal and plasma iodine compounds during and after metamorphosis of the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1981 ; 45 : 74-81.
- 昭和61年度サケ・マス保護水面管理事業調査実績書. 北海道立水産孵化場, 恵庭市. 1987.
- Takami T, Aoyama T, Nagata M, Miyamoto M, Ohkubo S, Kawamura H. Individual growth and life-history divergence of juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in a northern Japanese stream. *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery* 1998 ; 52 : 21-29.
- Tanaka S. A review of the biological information on masu salmon (*Oncorhynchus masou*). In: *Salmon of the North Pacific Ocean. Part IX. Coho, Chinook and masu salmon in off shore waters*. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.* 1965 ; 16 : 75-135.
- 田中哲彦, 石田昭夫, 松川洋, 石川嘉郎, 薫田道雄. 人工ふ化サクラマス稚魚の河川放流に関する研究-1 報. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1971 ; 25 : 1-17.
- Thorpe JE, Morgan RIG, Ottaway EM, Miles MS. Time of divergence of growth groups between potential 1+ and 2+ smolts among sibling Atlantic salmon. *J. Fish Biol.* 1980 ; 17 : 13-21.
- Thorpe JE, Talbot C, Villarreal C. Bimodality of growth and smolting in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Aquaculture*



- 1982 ; 28 : 123-132.
- 上野岳彦, 田中友樹, 丸山隆. 小支流におけるイワナ, ヤマメ稚魚の定位点, 行動圏および摂餌頻度に対する両種成魚の影響. *Nippon Suisan Gakkaisi* 2009 ; 75 : 802-809.
- Ura K, Hara A, Yamauchi K. Serum thyroid hormone, guanine and protein profiles during smoltification and after thyroxine treatment in the masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Comp. Biochem. Physiol.* 1994 ; 107A : 607-612.
- 宇藤均. サクラマス *Oncorhynchus masou* Brevoort の降海型と河川残留型の分化機構に関する研究 1. 早熟な河川残留型の体生長と性成熟. 北大水産彙報 1976 ; 26 : 321-326.
- 宇藤均. サクラマス *Oncorhynchus masou* Brevoort の降海型と河川残留型の分化機構に関する研究 2. 早熟な河川残留型の体生長と性成熟 (その2). 北大水産彙報 1977 ; 28 : 66-73.
- Wagner HH. Photoperiod and temperature regulation of smolting in steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *Can. J. Zool.* 1974 ; 52 : 219-234.
- Wedemeyer GA, Saunders RL, Clarke WC. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids. *Mar. Fish. Rev.* 1980 ; 42 : 1-15.
- 山内皓平, 高橋浩哉. 回遊行動とホルモン. 「回遊魚の生物学 (森沢正昭, 会田勝美, 平野哲也編)」学会出版センター, 東京. 1987 ; 156-171.
- Yamauchi K, Ban M, Kasahara N, Izumi T, Kojima H, Harako T. Physiological and behavioral changes occurring during smoltification in the masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Aquaculture* 1985 ; 45 : 227-235.