

平成23年度

バイオテレメトリーシステムを用いた 魚類の遡上行動解析

(独) 土木研究所寒地土木研究所 水環境保全チーム ○林田 寿文
(社) 北海道栽培漁業振興公社 新居 久也
函館開発建設部 今金河川事務所 美利河ダム管理支所 春日 慶一

美利河ダム付近まで産卵遡上したサクラマス¹⁾の行動を把握するために、電波発信機と超音波発信機を両方装着し、ダム堤体から発電放流口までの減水区間、魚道、チュウシベツ川における遡上行動解析を行った。その結果、オスはメスの3倍以上の距離を移動し、遡上行動には大きな雌雄差があることが分かった。サクラマスは遊泳能力内で魚道を遡上出来、魚道は遡上・休息などの選択性をサクラマスに与えていることが明らかになった。美利河ダムにおける弾力的管理運用放流は、サクラマスの上流への遡上を促進するために有効であることが確認された。美利河ダム周辺のサクラマスは精力的な遡上行動を示すと結論した。

キーワード：サクラマス、テレメトリー調査、遡上行動、魚道、減水区間

1. はじめに

サケ科魚類の行動パターンは一般的に、河川降下、海洋での採餌、航海、産卵のための河川遡上という4つのカテゴリに分類される¹⁾。このカテゴリのうち、産卵を目的とした河川遡上の際には、サケ科魚類は採餌をせず体内に持ちうるエネルギーだけで遡上する²⁾。そのため、適切な産卵場まで効率的に到達できるよう河川内にはなるべく移動障害はないのが望ましい。サケ科魚類の中でも、サクラマスは通常3年間の生涯のうち約2年を河川内で生活することから、河川環境の変化に大きく影響を受ける。河川内でのサクラマスの既往研究としては、幼魚の越冬環境³⁾、スモルト期(降下期)の生理・生態⁴⁾、親魚の生態(遡上時期・遡上数、卵⁵⁾)などが数多く報告されている。一方、親魚の遡上行動に関する研究は、宮内ら⁶⁾や中尾⁷⁾が行動追跡を実施した事例があるが、どちらも春期から夏期にかけての結果である。産卵期における親魚の遡上行動に関する研究事例はほとんどないのが現状である。

後志利別川では、サクラマスが9月から10月にかけて美利河ダム周辺やいくつかの支川へ遡上し産卵を行うことが知られている。北海道レッドデータブック⁸⁾によるとサクラマスは、保護に留意が必要とされる留意種に指定されている。そのため、美利河ダムでは魚道を建設し、サクラマスなどの回遊魚の移動範囲の回復に努めてきた。また、その効果の検証としてダム上流域での産卵床調査や魚道での遡上数調査を実施してきた。しかし、サクラマスが日本一長い魚道を遡上し、上流のチュウシベツ川まで適切に遡上出来るのか、階段式魚道内などでの遡上

困難箇所はあるのかという疑問に対して、定量的な回答ができなかった。また、発電使用水の放流口(以下、放流口)がダム堤体から約5km下流に位置するため、この区間は流量の少ない減水区間と呼ばれる。この減水区間は流速が遅く、サクラマスの遡上意欲の低下をもたらす恐れがある。そのため、美利河ダムではサクラマスの遡上時期に合わせ、減水区間の流量増加を目的とした弾力的管理試験による放流(以下、弾力放流)を数年間行っている。しかし、この弾力放流と遡上行動の効果についても検証が出来ていない。平成23年度は弾力放流として9月13日から21日までの日中(6:30~17:00)にダムから減水区間に3.0m³/sを放流している(通常時0.5m³/s)。

産卵期におけるサクラマスの遡上行動は、再生産という観点で重要な場面であることから、遡上行動の解明は必要不可欠である。美利河ダム周辺においてもサクラマスの良好な遡上環境の創出に向けた提案を行うため、詳細な遡上行動データの蓄積が必要である。遡上環境の改善は、より多くのサクラマスを上流へ遡上させることが出来、産卵床の拡大につながる。産卵床の広範囲化は、渇水などの事故にも被害を最小限に留めることが出来る。

我々は、美利河ダムにおけるサクラマスの遡上行動の解明を行うため、バイオテレメトリー手法を用いた調査を行った。バイオテレメトリー手法とは、発信機を魚類に装着し遡上行動や位置情報などのデータを取得する近年発達した技術である。本研究では、このバイオテレメトリー手法を用い、産卵期のサクラマス親魚の美利河ダム周辺での行動把握、魚道内での遡上状況、ダムで実施する弾力放流が遡上行動に与える影響を調査する。

2. 調査方法

(1) 研究範囲

後志利別川は、その源を北海道瀬棚郡今金町の長万部岳(標高972 m)に発し山間部を流下し、今金町住吉において平野部に出て、今金町市街部でオチャラッペ川、利別目名川等を合わせ、せたな町において日本海に注ぐ、幹川流路延長80 km、流域面積720 km²の一級河川である⁹⁾。

美利河ダムは、後志利別川の上流に位置し、平成3年に完成した。型式は重力式コンクリートダムとロックフィルダムのコンバインドダムである。そして、堤頂長1,480m、堤体高40.0m、洪水調節、流水の正常な機能の維持、かんがい、発電の機能を有する多目的ダムである。ダム直下から約5.0kmは発電水使用による減水区間が存在する。延長2.4kmの魚道は、階段式魚道、多自然型魚道、待避プールの3つの組み合わせで構成される。最下流からダム堤体までは、階段式魚道7基、休憩プール3基、多自然型魚道8基の組み合わせからなり、ダム堤体より上流は階段式魚道1基、休憩プール3基、多自然型魚道4基の組み合わせからなる。本論文では便宜上、それぞれ下流から番号を付けた(例えば、階段式①、多自然型①)。平成17年に完成した魚道は、現在、チュウシベツ川まで接続されているが、後志利別川までつなぐ全体計画も設定されている。研究範囲はダム下流の減水区間、魚道、チュウシベツ川までを対象とした(図-1)。

(2) サクラマス採捕と発信機装着

調査は2011年8月22日から10月21日に実施した。本研究で用いるサクラマスは、放流口付近と、魚道下流端付近の2箇所ですべてのサクラマスに、超音波発信機(V9-2L-R64K型, Vemco社製: 直径9mm, 全長29mm, 重量4.7g)を装着した。超音波発信機は69kHz・142dbの超音波を10-30秒間隔で発信するように設定されている。

各発信機は背ビレの前側の部分に外部装着した(図-2)。外部装着は短期間での調査に適しており、装着するストレスが体内装着や胃内装着と比較して少ない¹⁰⁾。各発信機を装着するために、サクラマスに麻酔(FA100, 田辺製薬, 大阪)を0.5ml/lの濃度で約4分間施した。麻酔の際は、後志利別川の水を使用した。麻酔後、サクラマスは手術台に乗せられ、手術が行われた。電波発信機に取り付けた2本のロックタイを、それぞれステンレスニードルの後ろに差し込み、背部の筋肉に貫通させた。その後、ステンレスニードルだけを取り外し、電波発信機とは魚体の反対側で超音波発信機をロックタイに通し、ロックタイのタイを通すことで両発信機の固定を行った。魚体の左側が電波発信機、右側が超音波発信機となる(図-2)。MCFTは本体とエポキシコーティングされた1本のアンテナから構成されている。EMGは、本体とエポキシコーティングされた1本のアンテナと2本の電極から構成され、各電極の先にはチップ(真鍮製, 直径5mm×φ1mm)が付いている。2つのチップは皮下注射針を用い、魚体のうち、頭から7割程度の側線部の皮下に1cm離して埋め込まれた。電極は植物や流下物などが引っかかり魚体からチップが外れることを防止するために、

調査範囲は、後志利別川の上流に位置し、平成3年に完成した。型式は重力式コンクリートダムとロックフィルダムのコンバインドダムである。そして、堤頂長1,480m、堤体高40.0m、洪水調節、流水の正常な機能の維持、かんがい、発電の機能を有する多目的ダムである。ダム直下から約5.0kmは発電水使用による減水区間が存在する。延長2.4kmの魚道は、階段式魚道、多自然型魚道、待避プールの3つの組み合わせで構成される。最下流からダム堤体までは、階段式魚道7基、休憩プール3基、多自然型魚道8基の組み合わせからなり、ダム堤体より上流は階段式魚道1基、休憩プール3基、多自然型魚道4基の組み合わせからなる。本論文では便宜上、それぞれ下流から番号を付けた(例えば、階段式①、多自然型①)。平成17年に完成した魚道は、現在、チュウシベツ川まで接続されているが、後志利別川までつなぐ全体計画も設定されている。研究範囲はダム下流の減水区間、魚道、チュウシベツ川までを対象とした(図-1)。

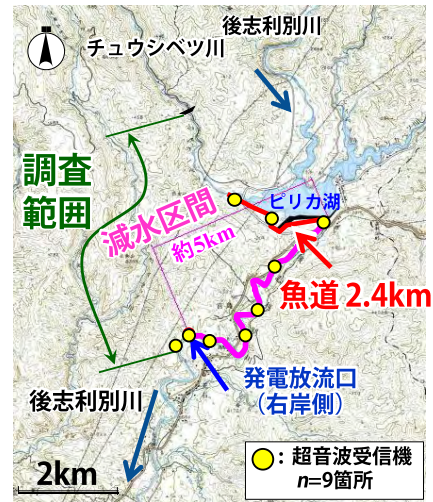


図-1 調査範囲および超音波受信機設置状況



図-2 発信機装着状況

が発信される。MCFTはダム下流の減水区間における弾力放流の効果の把握を行うために放流口付近で採捕した18尾に装着した。EMGは魚道内でのサクラマスの遊泳能力の把握をするために魚道下流付近で採捕した13尾に装着した。採捕したすべてのサクラマスに、超音波発信機(V9-2L-R64K型, Vemco社製: 直径9mm, 全長29mm, 重量4.7g)を装着した。超音波発信機は69kHz・142dbの超音波を10-30秒間隔で発信するように設定されている。

各発信機は背ビレの前側の部分に外部装着した(図-2)。外部装着は短期間での調査に適しており、装着するストレスが体内装着や胃内装着と比較して少ない¹⁰⁾。各発信機を装着するために、サクラマスに麻酔(FA100, 田辺製薬, 大阪)を0.5ml/lの濃度で約4分間施した。麻酔の際は、後志利別川の水を使用した。麻酔後、サクラマスは手術台に乗せられ、手術が行われた。電波発信機に取り付けた2本のロックタイを、それぞれステンレスニードルの後ろに差し込み、背部の筋肉に貫通させた。その後、ステンレスニードルだけを取り外し、電波発信機とは魚体の反対側で超音波発信機をロックタイに通し、ロックタイのタイを通すことで両発信機の固定を行った。魚体の左側が電波発信機、右側が超音波発信機となる(図-2)。MCFTは本体とエポキシコーティングされた1本のアンテナから構成されている。EMGは、本体とエポキシコーティングされた1本のアンテナと2本の電極から構成され、各電極の先にはチップ(真鍮製, 直径5mm×φ1mm)が付いている。2つのチップは皮下注射針を用い、魚体のうち、頭から7割程度の側線部の皮下に1cm離して埋め込まれた。電極は植物や流下物などが引っかかり魚体からチップが外れることを防止するために、

4箇所を魚の皮膚と縫合した。装着手術時間は超音波+MCFTで約1分間、超音波+EMGで約4分間を要する。手術終了後、回復のために1~24時間、河川内に設置したいけすで養生後、放流を行った。放流口と魚道下流で採捕したサクラマスはそれぞれ採捕場所付近で放流した。

(3) データの収集

電波発信機からの信号は、電波受信機(SRX_600, Lotek社製)と八木アンテナの組み合わせにより受信が可能である。電波の強度と指向性により魚の位置の取得できることから、電波発信機から発信されるデータを基に1日1回、河川・魚道内におけるサクラマスの位置出しを行った。EMG装着魚は魚道下流端に放流後、そのまま追尾を行った。EMG値は、0~50(単位なし)の相対値で発信され、受信機に記録される。

超音波発信機からの信号は、超音波受信機(VR2W, Vemco社)を減水区間に6箇所、魚道内の下流中流上流の3箇所、合計9箇所に設置(図-1)し、データを受信した。超音波データは2週間に一度回収を行った。

(4) EMG値の遊泳速度への校正

EMG値は魚の遊泳速度と相関がある¹¹⁾ことから、流速可変式回流水槽を用い、EMG値と遊泳速度の校正実験を行った。ただし、美利河ダム周辺に回流水槽を設置することが困難であったため、豊平川で採捕したサクラマス6尾(平均体長=51.2±3.0cm、平均体重=2.00±0.48kg、オス3尾、メス3尾)にEMG発信機を装着し、校正実験を行った。校正実験は回流水槽の設置してある千歳サケのふるさと館(千歳市)の敷地内で行われた。実験には千歳川の水を用い、実験毎に回流水槽内の水を交換した。流速は0m/sからスタートし、120cm/sまで30cm/sごとに流速を上げた。EMG値は10データを得た段階で、水槽内の流速を次の流速へ上げた。得られたEMG値と流速の関係を整理するため、散布図を作成し回帰直線を求めた。

3. 結果

(1) 最大遡上・降下位置

図-3に、放流口で放流したサクラマス($n=18$,青に着色)と魚道下流で放流したサクラマス($n=13$,緑に着色)の最大到達地点を示す。最大到達地点とは、放流地点から一番離れた場所を示すものである。放流地点を基準に上流へ遡上した個体をマル、下流へ降下した個体をバツで表わした。放流口での放流魚のうち9尾が遡上し、9尾が降下した。遡上した魚のうち、2尾はチュウシベツ川まで遡上した。魚道下流での放流魚のうち6尾が遡上し、7尾が降下した。遡上した魚のうち、5尾がチュウシベツ川まで遡上した。オスとメスの遡上と降下の割合は放流場所に限らず同程度となった。

図-4に、各放流場所における移動割合を示す。放流場所に限らず、遡上と降下の割合はどちらも約50%にな

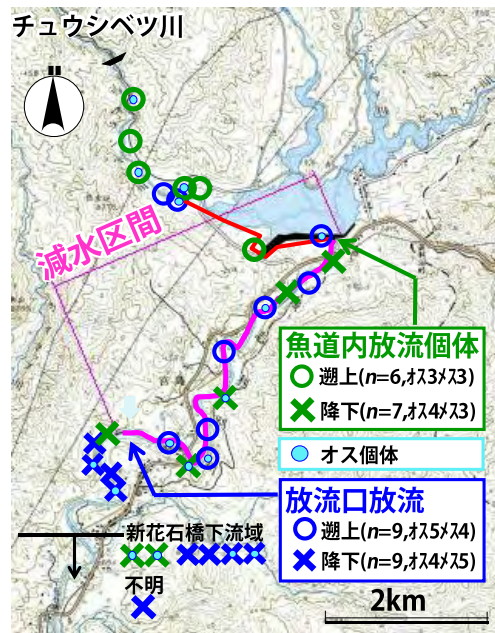


図-3 サクラマスの最大遡上降下位置

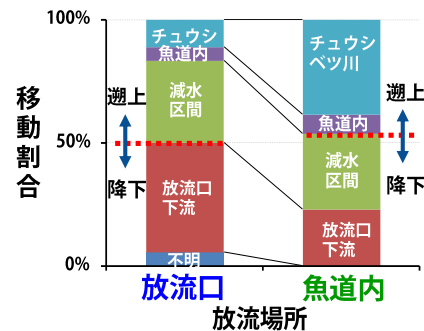


図-4 放流場所別の移動割合

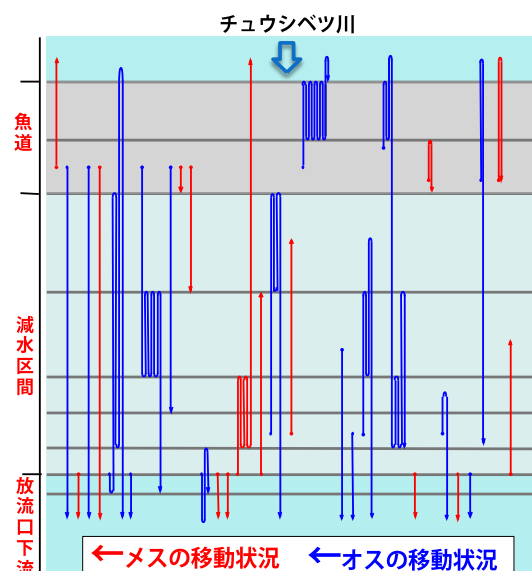


図-5 サクラマス移動状況模式図

った。放流口の放流魚は、減水区間および放流口下流の割合が75%を超えていた。魚道下流の放流魚は、チュウシベツ川に到達する割合が40%と、放流口の放流魚より

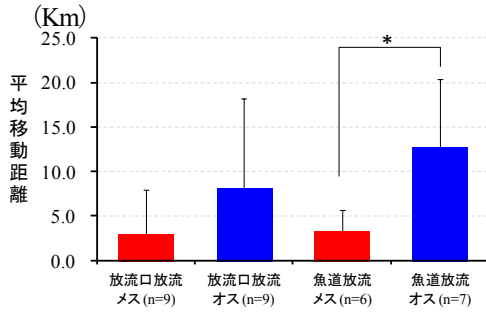


図-6 放流場所と雌雄差による平均移動距離

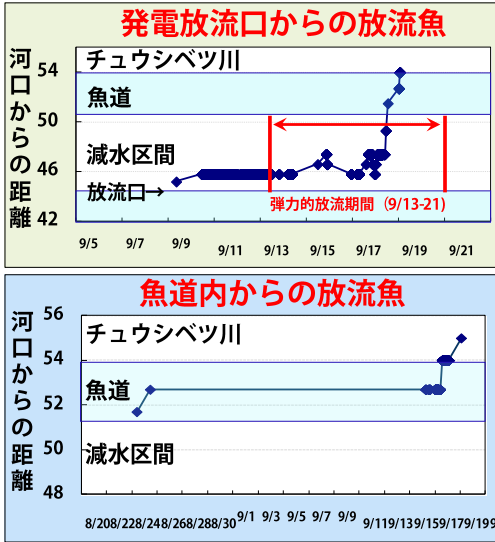


図-7 サクラマス の 代 表 的 な 行 動 事 例

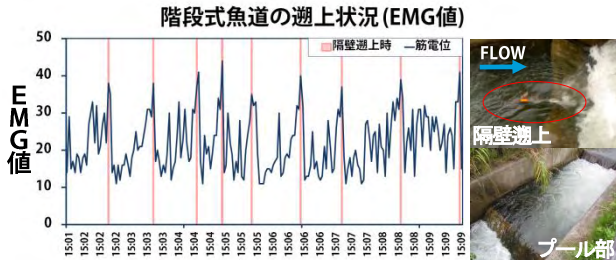


図-8 階段式魚道での代表的なEMG値と写真

も大きい割合となった。どちらの放流場所でも魚道内が最大到達地点である割合は少なかった。

(2) 個別移動状況

サクラマス31尾の行動を図-5に示す。赤い線がメス、青い線がオスの行動である。オスは遡上と降下を繰り返す傾向が大きく、メスはその傾向が小さかった。放流地点別のメスとオスの平均移動距離を図-6に示す。放流口放流のメスは約3.0km、オスは約8.1kmの移動距離でありがあった(約2.8倍の差)。魚道放流のメスは約3.3km、オスは約12.7kmの移動距離であり(約3.8倍の差)、平均移動距離に有意な差が確認された($p<0.05$)。放流地点に限らず、オスはメスよりも移動距離が大きくなることが確認された。

(3) 代表的な行動

Kazufumi Hayashida, Hisaya Nii, Keiichi Kasuga

表-1 魚道における平均遊泳速度

区間	遊泳速度 (m/s)	
	隔壁部	プール部
階段③	1.61	0.57
階段④	1.73	0.43
階段⑤	1.79	0.36
階段⑥	1.89	0.48
多自然②	0.99	
多自然③	0.74	
多自然④	0.99	

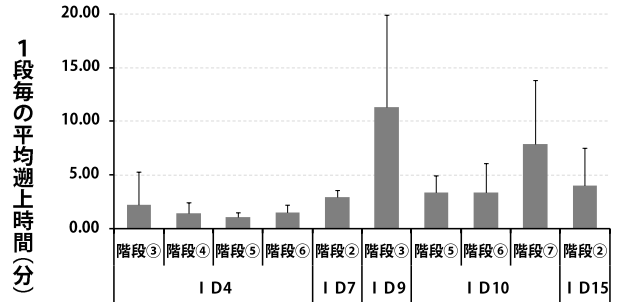


図-9 隔壁1段毎の平均遡上時間

サクラムスの代表的な行動事例を図-7に示す。図-7上図は放流口からの放流魚の行動を示している。放流後の個体は、約1週間同じ場所で定位していたが、9月13日からの弾力的運用放流による流量増加に伴い、上流への遡上を開始した。遡上開始後は、比較的速やかに減水区間、魚道を通り、チュウシベツ川まで到達した。図-7下図は、魚道内からの放流魚の行動を示している。放流後すぐに約1km遡上し、多自然型魚道の全く同じ場所で約24日間定位していた。定位はヤナギの日陰付近であった。遡上開始後は、比較的速やかに魚道を通り、チュウシベツ川まで到達した。そのほか、遡上時間が早い個体では、9~13時間で魚道全体の遡上を完了していた。

(4) 階段式魚道内における遊泳能力

階段式魚道内における代表的な個体のEMG値を図-8に示す。魚道の各プール内で遊泳する際のEMG値は、15から30程度で推移し、隔壁部遡上のタイミングにつれて次第にEMG値が上昇していく。1つの隔壁を遡上する際には、40前後までEMG値は上昇するが、50を振り切ることはなかった。この個体の階段式③-⑥の隔壁部とプール部、多自然②-④までのEMG値を遊泳速度に換算したものを表-1に示す。豊平川のサクラマスで得られたEMG値と遊泳速度には強い相関があった(6尾の平均、遊泳速度 $V=0.0618 \times \text{EMG値} - 0765, r^2=0.9976$)。豊平川と本研究で用いたサクラマス間の体長はほぼ同程度あったことから、このデータを使用するものとした。階段式魚道の隔壁を通過する際には1.6-1.9m/s程度の遊泳速度を示し、比較して流速が遅いプール部では、0.3-0.6m/s程度で遊泳していた。多自然型魚道では0.7-1.0m/sで遊泳していた。

図-9に階段式魚道の1段当りの平均遡上時間を示す。遡上間隔の平均時間は4分を下回るものがほとんどであり、1分前後で次々と遡上する個体も確認された。隔壁

数が21段と多い階段式④でも1段当たりの平均遡上時間は1.39分と短時間で階段魚道を通っていた。

4. 考察

美利河ダムの減水区間、魚道、チュウシベツ川において産卵のため遡上してきたサクラマス親魚に発信機を装着し、遡上行動の追跡調査を行った。その結果、サクラマスの特徴的な遡上行動が解明され、精力的な遡上行動をとることが明らかになった。

放流口と魚道内に放流したサクラマスの遡上と降下の割合は、それぞれ約50%となり、すべての魚が上流へ向かう結果にはならなかった。Ponら¹²⁾は、発信機を装着後すぐに46%のベニザケが降下したが、遡上失敗を示すものではないと報告している。Hinchら¹³⁾は発信機研究を行う上で短距離の降下は珍しくないと述べている。本研究においても放流口での採捕魚は、減水区間もしくは放流口下流が最大到達地点である割合の合計が75%を超えていることから近傍に留まっており、最大到達地点では半数が降下しているが、サクラマスは往来しながら産卵適地や繁殖相手を探していると推察された。これは、放流魚は降下する時にも流れに押し流されることはなく、自分の意思で遊泳していたことから同様に考えることができる。宮越ら¹⁴⁾は、親魚は上流部で越夏後、産卵期間近に下流方向へ移動し産卵場に到達するサクラマスがいることを報告しており、本研究で降下したサクラマスも下流側の産卵場へ降下している可能性はある。魚道下流での採捕魚は、チュウシベツ川に遡上する割合が多く、強い上流への遡上意欲を持っていることがうかがえた。ほとんどのサクラマスは弾力放流前に採捕しているため、強い遡上意欲がある個体は弾力放流前の降雨放流時には魚道付近に遡上してきたと考えられる。

遡上行動を雌雄別にみると、放流地点に限らずオスの移動距離がメスのよりも大きいことが明らかになった。Miyakoshi¹⁵⁾らは、サクラマスの産卵後のメスは産卵場付近に留まる傾向で、オスは下流に降下する傾向にあると報告している。Schubert¹⁶⁾が、サケ科魚類の1種であるキングサーモンでは産卵場においてメスの死体が多く見つかると報告している。また、Shaedlowら¹⁷⁾は、産卵後のオスは長距離を降下する傾向にあり、ひん死状態のオス個体が河口付近で確認されたと報告している。シロザケでは、高山ら¹⁸⁾がメスの親魚は産卵床を縄張りとして防衛すると述べている。このようにサケ科魚類のメスは産卵した後、その場に留まる傾向が強く、オスは産卵後その場を離れることが知られており、本研究においてもサクラマスの行動の雌雄差は、同様の傾向を示していた。さらに、オスは、明らかに産卵前の状態であっても遡上と降下を繰り返す個体が観察された。この行動はメスを探求している行動と推察され、産卵後に降下する距離も加算されたことから、メスよりも約3倍以上移動距離が

大きかったものと考えられる。メスはオスと比較し、遡上・降下を繰り返さないことから、メスは産卵床の適地が見つければそこで移動を止め、オスを待ちつつ、産卵後にもそこに留まると考えられる。

弾力放流時には、放流箇所付近に留まっていた個体が流量の増加に伴いチュウシベツ川まで遡上した。この魚以外にも、弾力放流には合計11尾が遡上の行動を示した。このように弾力放流は、サクラマスの遡上意欲が向上するために有効であることが明らかになった。今年の弾力放流による効果として、減水区間のどの地点でも水深は30cmを超えていた。サクラマスの定位には30~70cm程度の水深が必要¹⁹⁾だと言われており、この水深も確保することが出来た。弾力放流による流量増加は、遡上のきっかけになるだけではなく、サクラマスの遡上環境の改善にも大きく寄与していると考えられる。一方で、流量が3.0m³/sから0.5m³/sへの減少時には大きく降下する行動やその場に定位する行動も確認されている。このことは0.5m³/s時には遡上移動の停滞もしくは流量の減少に伴い、定位に適した場所への降下が行われたことを示しているものと推察された。このように弾力放流は、オスにとってはメスを自由な探索が可能となる、メスにとってはより上流の産卵床への到達を可能にするという効果を生み出す。また、夏期の減水区間では、他の箇所比べ水温が上昇することが想定される。サクラマス幼魚は、水温20℃を超えると食欲の低下を引き起こし²⁰⁾、水温環境は不適²¹⁾とされる。今後のサクラマスの生息環境を考えると、産卵遡上時に限らず年間を通じた減水区間における積極的な弾力的運用放流の実施が重要である。

魚道内に放流後、すぐに約1km上流に遡上した魚は24日間、多自然型魚道内の全く同じ場所に定位し、これ以外にも14日間、魚道内に留まる個体が確認されている。個体はいずれもメスであったことから、魚道内で産卵適地を見つけ産卵前後をその場に留まっていたと考えられるが、長期間の定位後の1尾はチュウシベツ川の遡上し、もう1尾はチュウシベツ川に遡上後、降下し同じ場所に戻ってきていた。産卵後のサクラマスのメスは産卵場付近に留まる傾向がある¹⁷⁾とされていることから、産卵はしておらずただ定位していた可能性もある。その場合、卵が熟すために待機していたと考えられるが、本研究で用いた全てのサクラマスは、婚姻色に変化していたことから、産卵までの時間は限定されていると考えられる。Schroder²²⁾は、シロザケの産卵に要する時間を30~40時間だと報告している。なぜ、長期間もその場に留まっていたかの解明は、今後の課題だが、魚道の流量変動がなく、刺激が少ないことも一因だと考える。

魚道内におけるEMG値の取得により、階段式魚道遡上時のサクラマスの筋肉活動と遊泳速度が明らかになった。筋肉活動ではプール内での定位（休息）と遡上時の動きが大きく異なることが分かった。Hinchら²³⁾は遡上に失敗する魚は成功する個体に比べ、有酸素運動を越え無

酸素運動を頻出させ、休息時にも筋肉活動は数値が高い傾向にあると述べている。無酸素運動の多発はエネルギーの消耗につながる。魚の有酸素運動から無酸素運動に切り替わる速度を臨界遊泳速度²⁴⁾と呼ぶが、サクラマスの臨界遊泳速度は、 $1.74 \pm 0.19 \text{m/s}$ だと算出されている(豊平川 $n=11$,三好,未発表)。この数値と比較し隔壁通過部における遊泳速度は $1.6\text{--}1.9 \text{m/s}$ と臨界遊泳速度と同等程度であることが分かっている。また、隔壁の遡上には86回の挑戦に対し84回成功しており、約97.6%の成功率であった。隔壁通過時以外のプール部での休息時にはEMG値は下がっており、休憩と遡上の行動を明確に分けられる魚道構造にした効果が、高い遡上成功率を導いたと考えられる。隔壁間を遡上する時間としても、約2分で次々に遡上することが出来ることから、美利河ダムにおける魚道のうち、流速が最も大きく遡上が困難であるとされる階段式魚道においてもサクラマスは容易に遡上していると考えられる。また、本研究で得られた隔壁遡上時のEMG値はプール部遊泳時よりも高くなるが、最大値の50に到達せず、遡上時の負荷は小さいと考えられる。美利河ダムの魚道はサクラマス親魚に遡上・休息などの選択性を寄与すると判断された。

サクラマスは魚道遡上中にヤナギの木流しや日陰になるブロックで定位・休息を行う行動が確認された。魚道内の遡上には問題ないことから、このような定位出来る場所をより多く創出することが重要である。

参考文献

- 1) Ueda, H. :Physiological mechanism of homing migration in Pacific salmon from behavioral to molecular biological approaches. Gen. Comp. Endocrinol. 170(2): 222–232, 2011.
- 2) Hasler AD, Scholz AT, Ross MH.: Olfactory imprinting and homing in salmon. Am Sci 66:347–355, 1978.
- 3) 例えば, Miyakoshi, Y., Sasaki, Y., Fujiwara, M., Tanaka, K., Matsueda, N., Irvine, J.R., and Kitada, S. Implications of Recreational Fishing on Juvenile Masu Salmon Stocked in a Hokkaido River. North American Journal of Fisheries Management 29(1): 33-39, 2009.
- 4) 例えば, Ohji, M., Arai, T., and Miyazaki, N. :Differences of tributyltin accumulation in the masu salmon *Oncorhynchus masou* between sea-run and freshwater-resident types. Journal of Fish Biology 68(3): 931-939, 2006.
- 5) 例えば, Morita, K., Tamate, T., Sugimoto, Y., Tago, Y., Watanabe, T., Konaka, H., Sato, M., Miyauchi, Y., Ohkuma, K., and Nagasawa, T.: Latitudinal variation in egg size and number in anadromous masu salmon *Oncorhynchus masou*. Journal of Fish Biology 74(3): 699-705, 2009.
- 6) 宮内康行・北口裕一・福澤博昭・戸叶恒・桑田博: 超音波発信機によるサクラマス親魚の行動追跡. SALMON情報, No.5: 9-11, 2011.
- 7) 中尾勝哉: バイオテレメトリーシステムによるサクラマス成魚の河川内行動について, 育てる漁業, (317), 2-3, 北海道栽培漁業振興公社, 1999.
- 8) 北海道レッドデータブック: <http://rdb.hokkaido-ies.go.jp/index.html>
- 9) 北海道開発局: 後志利別川水系河川整備計画, 2007.
- 10) Bridger CJ, Booth RK.: The effects of biotelemetry transmitter presence and attachment procedures on fish physiology and behavior. Rev Fish Sci 11:13–34, 2003.
- 11) Økland, F., Finstad, B., McKinley, R.S., Thorstad, E.B., and Booth, R.K. : Radio-transmitted electromyogram signals as indicators of physical activity in Atlantic salmon. Journal of Fish Biology 51(3): 476-488, 1997.
- 12) Pon, L.B., Hinch, S.G., Cooke, S.J., Patterson, D.A., and Farrell, A.P.: Physiological, energetic and behavioural correlates of successful fishway passage of adult sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in the Seton River, British Columbia. Journal of Fish Biology 74(6): 1323-1336, 2009.
- 13) Hinch, S.G., and Rand, P.S. : Swim speeds and energy use of upriver-migrating sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): role of local environment and fish characteristics. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55(8): 1821-1831, 1998.
- 14) 宮越靖之・松枝直一・武藤悟一・菅原敬展・田中敬子・坂本準・高橋史久: 尻別川本支川におけるサクラマスの遡上時期, 北海道水産孵化場研報63, 15-19, 2009
- 15) Miyakoshi, Y., Takami, T., Takeuchi, K., Omori, H., and Nagata, M. : Sampling of masu salmon, *Oncorhynchus masou*, spawners on the spawning grounds: is carcass sampling effective as a mark-recovery method? Fisheries Management and Ecology 10(4): 273-275, 2003.
- 16) Schubert, N.D. : Enumeration of the 1988–1992 Squamish River Chinook Salmon Escapement. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences No.2187, 96, 1993.
- 17) Shardlow T.F., W.T.M., Lightly D.T. : Chinook Salmon Escapement Estimation on the Campbell and Quinsam Rivers in 1984: Accuracy and Precision of Mark/ Recapture Techniques Using Tagged Salmon Carcasses. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences No. 1507, 52, 1986.
- 18) 高山肇・岡本康寿・小原聡・佐藤信洋・金田壽夫: 豊平川産シロザケの河川回帰数の推定方法についての試案, 札幌市豊平川さけ科学館館報9号, 1997.
- 19) Edo, K., and Suzuki, K.: Preferable summering habitat of returning adult masu salmon in the natal stream. Ecological Research 18(6): 783-791, 2003.
- 20) Takami, T. and K. Sato : Influence of high water temperature on feeding responses and thermal death of juvenile masu salmon under aquarium settings. Scientific Report of the Hokkaido Fish Hatchery, 52: 79-82, 1998.
- 21) Inoue, M., Nakano, S., and Nakamura, F.: Juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) abundance and stream habitat relationships in northern Japan. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54(6): 1331-1341, 1997.
- 22) Schroeder, S.L. :The influence of intrasexual competition on the distribution of chum salmon in an experimental stream, p275-285. In Proceedings of the Salmon and Trout Migratory Behavior Symposium. University of Washington. Seattle, WA, 1982.
- 23) Hinch, S.G., and Bratty, J.: Effects of swim speed and activity pattern on success of adult sockeye salmon migration through an area of difficult passage. Transactions of the American Fisheries Society 129(2):598-606, 2000.
- 24) Brett, J.R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 21: 1183-1226