

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

林田 寿文¹・新居 久也²・春日 慶一³

¹(独)土木研究所寒地土木研究所水環境保全チーム (〒062-8602 札幌市豊平区平岸1条3丁目1-34)

²(社)北海道栽培漁業振興公社 (〒003-0874 札幌市白石区米里4条1丁目3-3)

³北海道開発局今金河川事務所美利河ダム管理支所 (〒049-4151 北海道瀬棚郡今金町字美利河)

サクラマスが産卵遡上する後志利別川美利河ダムには、日本一長い魚道が設置されている。産卵期である31尾のサクラマスにバイオテレメトリー手法を導入し、美利河ダム周辺における産卵行動追跡調査を行った。オスとメスの移動距離には約3倍の差があり、産卵期の行動に大きな性別差があることが分かった。サクラマスは魚道内を移動できる十分な遊泳力を有し、美利河ダムの魚道はサクラマスに遡上と休憩の選択性を与えていた。ダムからの弾力的管理試験放流は、サクラマスの遡上意欲を向上させ、減水区間に生息場を供給していた。美利河ダムの魚道と弾力的管理試験放流は、サクラマスに最適な遊泳環境を与えていることが判明した。

キーワード サクラマス、弾力的管理試験放流、バイオテレメトリー、魚道、減水区間

1. はじめに

サケ科魚類は、産卵を目的とした河川遡上の際、採餌をせず体内に持ちうるエネルギーだけで遡上する¹⁾。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。その遡上の補助として、世界各地には、河川の横断工作物（ダム、頭首工、堰など）に付随した魚類などを遡上・降下させる魚道が数多く設置されている。その魚道の評価を行う場合、魚道内で魚類が遡上・降下行動を容易に行えるかが判断材料の一つだが、既存研究²⁾では、魚道内の一部分のビデオ撮影や目視観察が行われるのみで、取得できるデータが定性的なものに偏っていた。そのため、魚道機能を評価した研究は数が少なく、優良な魚道かどうかを判断することは非常に難しかった。また、河川内での魚類の遊泳行動の把握も同様に難しいため、同じく魚道評価の判断の一つである魚類が魚道に接近しやすいかを判断することも困難であった。

近年、バイオテレメトリー技術の進展³⁾により、野外における魚類行動の把握が可能となった。バイオテレメトリーとは、電波発信機や超音波発信機を魚類に装着し遊泳行動や位置情報などのデータを取得できる手法である。電波発信機は、アンテナにより電波を受信しリアルタイムに魚の位置や遊泳速度を特定できる。一方、超音波発信機は、河川内に設置した受信機付近を通過した魚類のIDと時間を記録できる特徴を持つ。バイオテレメ

トリー技術は、魚道や河川内の魚類行動の定量的な把握を可能にした。

サケ科魚類の中でも、特にサクラマス(*Oncorhynchus masou*)は通常3年間の生涯のうち約2年間に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。加えて、サクラマスは北海道レッドデータブックで、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、産卵を控えたサクラマスが適切な産卵場まで効率的に到達するため、魚道へ簡単に接近でき魚道を簡単に遡上できることが不可欠である。そのサクラマスが産卵遡上する北海道後志利別川の美利河ダムには、日本一長い魚道 (L=2.4 km) が設置されている。魚道は、サクラマスなどの生息魚類に遡上・降下と休憩を与えることを目的としているが、その評価は未だ行われていなかった。また、美利河ダムの下流には、発電使用水の影響による減水区間 (L=5.0 km) が存在する。この区間は流量が小さくサクラマスの遡上意欲の低下と魚道接近を困難にさせる恐れがあったことから、美利河ダムでは減水区間の流量増加を目的とした弾力的管理試験放流（以下、弾力放流）を数年間実施している。この弾力放流の効果検証は既往研究が少なく⁴⁾、美利河ダムでは未だ行われていなかった。そのため、弾力放流を継続するかの判断を困難にしていた。

美利河ダムの魚道は、サクラマスの遡上に役立っているのだろうか？そして、弾力放流は、サクラマスの遡上意欲を増加させているのだろうか？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でき、産卵床の拡大につながる。産卵床の広範囲化は、濁水などの事故にも被害を最小限に留めることができる。加えて、河川内におけるサクラマスの研究事例は数多くある^{5,8)}が、親魚の産卵遡上時の研究データはほとんどない。我々は、この課題の解決を目的に美利河ダム周辺へ産卵遡上してきたサクラマスにバイオテレメトリー技術を用いて、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を行った。

2. 調査方法

(1) 研究範囲

後志利別川は、北海道南西部で日本海に注ぐ、幹川流路延長80 km、流域面積720 km²の一級河川である。美利河ダムは、後志利別川の上流に位置し、堤頂長1,480m、堤高さ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り、平成3年に完成した。発電使用水は、パイプラインを通過後に放流口で放流され、ダム直下から約5.0kmが減水区間となる。延長2.4kmの魚道は、階段式魚道、多自然型魚道の組み合わせで構成される。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)。

そのため、減水区間がダム下流5.0kmにわたり存在する。2011年の弾力放流は、サクラマスの遡上時期に合わせた9月13日から21日までの日中(6:30~17:00)に実施した。

(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箇所ですべて採捕された。採捕には、刺網、曳網、投網、電気ショッカーに加え、魚道内での採捕には魚道トラップを使用した。サクラマスは、合計31尾(平均体長53.3 ± 6.7 cm, 平均体重1.72 ± 0.74 kg, オス16尾, メス15尾)が捕獲された。

発信機として電波発信機(2種類)と超音波発信機(1種類)を使用した。電波発信機のデータは陸上で人が魚を追尾し捕獲することができる。電波は数百m離れても受信できるため、河川近傍の道路上からでも電波の確認は可能である。河川水中内に設置した受信機は、自動的に超音波発信機のデータとして通過時間とIDが記録することから、固定局として有効である。サクラマスには電波と超音波の両方の発信機を装着し、超音波による受信機間の行動と、電波による行動の把握を同時に行う両方発信機の特徴を活かすことを試みた。



図-1 調査範囲および超音波受信機設置状況



図-2 サクラマスへの発信機装着状況

電波発信機は、位置のみを測定できるMCFT発信機(以下、MCFTとする、MCFT2-3EM, Lotec社製:直径12mm, 全長5mm, 重量10g)と、自由遊泳する魚の筋肉活動の強度と位置を測定できるEMG発信機(以下、EMGとする、CEMG-R11-35, Lotec社製, 直径11mm, 全長62mm, 重量12g)を使用した。両電波発信機ともに2秒間隔でデータが発信される。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⁹⁾。

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。魚体の進行方向に見て、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¹⁰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±3.0 cm, 平均体重=2.00±0.48 kg, 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。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。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0 m/sからスタートし、120 cm/sまで30 cm/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) 美利河ダム周辺におけるサクラマスの遊泳行動

図-3に、放流口で放流したサクラマス（n=18）と魚道下流で放流したサクラマス（n=13）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

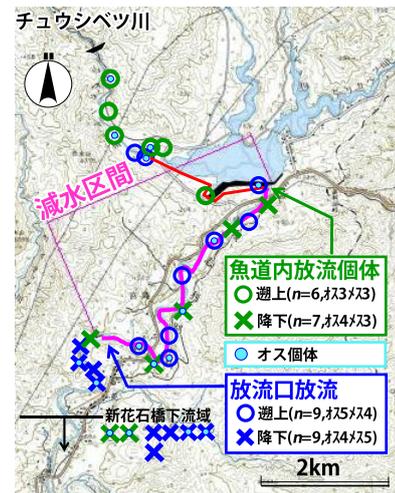


図-3 サクラマスの最大遡上降下位置

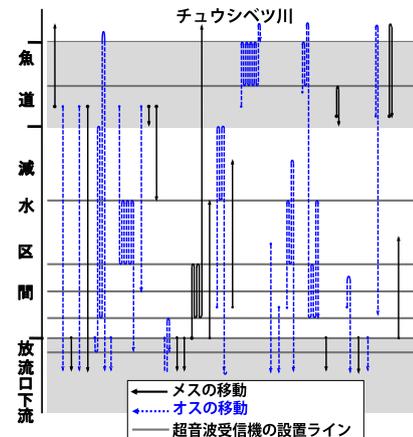


図-4 サクラマス移動状況模式図

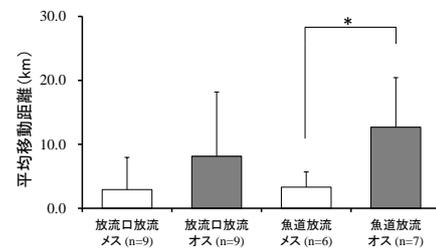


図-5 放流場所とオスメス差による平均移動距離

体を○, 下流へ降下した個体を×で表した。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, どちらも約50%になった。放流口放流魚は, 減水区間および放流口下流の割合が75%を超えていた。魚道放流魚は, チュウシベツ川に到達する割合が40%と, 放流口放流魚より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。

サクラマス31尾の行動を図-4に示す。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-5

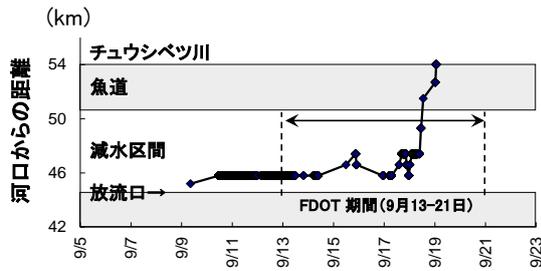


図-6 弾力放流をうけたサクラマス の 代表的な行動事例

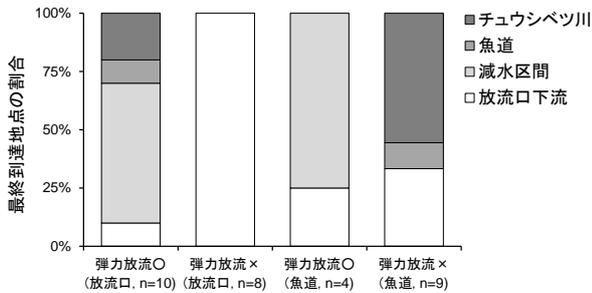


図-7 弾力放流を受けたか否かでの放流箇所別サクラマスの最終到達地点

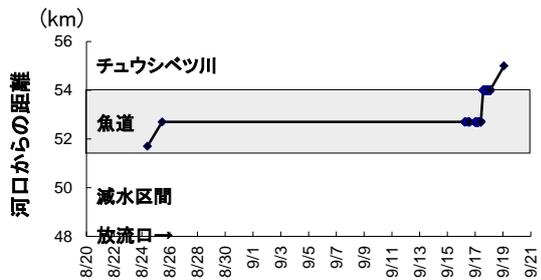


図-8 魚道内におけるサクラマスの代表的な行動事例

に示す。放流口放流のメスは約3.0 km、オスは約8.1 kmの移動距離であった(約2.8倍の差)。魚道放流のメスは約3.3 km、オスは約12.7 km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。

(2) 減水区間における弾力放流の効果

図-6は放流口からの放流したサクラマスの代表的な行動を示している。放流後の個体は、約4日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 Chuushibetsu川まで到達した。また、弾力放流を受けたかどうかで、最終的な到達地点に明確な違いが確認された(図-7)。放流口放流魚で弾力放流を受けた魚は90%が上流へ遡上、そのうち60%が減水区間に留まり、受けてない魚は全てが放流地点から降下した。魚道放流魚で弾力放流を受けた魚は、75%が減水区間に留まることができ、受けてない魚は50%以上が Chuushibetsu川へ遡上し、減

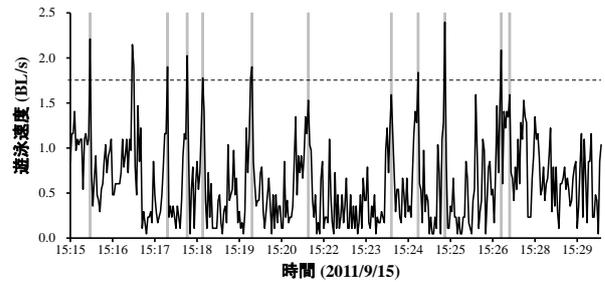


図-9 階段式魚道内における遊泳速度の変化 (BL: 体長)。灰線は隔壁遡上時、点線は臨界遊泳速度(U_{crit})を示す。

水区間には留まらなかった。

(3) 魚道内におけるサクラマスの遊泳

図-8は、魚道放流魚の行動を示している。放流後すぐに約1 km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、Chuushibetsu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。

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 (BL/s) $V = 0.0618 \times \text{EMG値} - 0.765$, $r^2 = 0.9976$)。また、魚の有酸素運動から無酸素運動に切り替わる速度を有酸素遊泳と無酸素遊泳の境界で、疲労の指標となる遊泳速度を臨界遊泳速度(U_{crit})¹⁾はサクラマスで $1.74 \pm 0.19 \text{ BL/s}$ と算出されている(豊平川 $n=11$, 三好, 未発表)。

階段式魚道内における代表的な個体の遊泳速度の変化を図-9に示す。魚道の各プール内で遊泳する際の遊泳速度は、0から1.5 BL/sで推移し U_{crit} は超えない。そして、隔壁部遡上のタイミングにつれて次第に遊泳速度が上昇し、一番流速の早い隔壁頂部を遡上する際には、2.0 BL/sを超えるが、時間はわずか2秒程度である。魚道内でデータを取得できた個体の平均値でも、階段式魚道の隔壁頂部の遡上時の平均遊泳速度は約1.7 BL/sであり、疲労の蓄積しづらい遊泳速度で遊泳が可能であることがわかった。階段式魚道のプール部では約0.8 BL/s、多自然魚道では約0.67 BL/sであり、同じく疲労は蓄積しないと考えられる。また、階段式魚道の1段当りの平均遡上時間は約4分であり、中には1分前後で次々と遡上する個体も確認された。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。

4. 考察

美利河ダムの減水区間、魚道、Chuushibetsu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。

(1) 美利河ダム周辺におけるサクラマス¹²の遊泳行動

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がある。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。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には、すでに魚道付近に遡上してきたと考えられる。

遡上行動をオスメス別にみると、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。Miyakoshiら¹⁵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は、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報告している。また、Shardlow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オスメス差は、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か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。

(2) 減水区間における弾力放流の効果

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。弾力放流を受けたか受けていないかで、減水区間に留まることができるかに大きな差があることが解明された。弾力放流による流量増加は、遡上行動の改善に寄与するだけではなく、減水区間には産卵を行うなどの生息環境を創出したことが明らかになった。一方、弾力放流を受けていない魚道放流魚の約50%がチュウシベツ川へ遡上したのは、弾力放流前に魚道に到達しており、元々強い遡上意欲があったと推察される。弾力放流による効果として、減水区間内の水深はすべて30 cmを満足していた。サクラマスの定位には30～70 cm程度の水深が必要¹⁹だと知られており、弾力放流でこの水深を確保することができた。そのため、サクラマスは減水区間を、産卵を行うなどの生息場として利用できたものと考えられる。一方で、流量が3.0 m³/sから0.5 m³/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0.5 m³/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²⁰に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。

(3) 魚道内におけるサクラマスの遊泳

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、この魚以外にも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。Schroeder²²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、今回の弾力放流時における流量増加時の魚の遡上行動促進効果を考えると、魚道内流量が一定で刺激が少ないことも一因だと考えられる。

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²³⁾の遊泳速度が明らかになった。遊泳速度では、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。Hinch²³⁾によると、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。隔壁通過部における遊泳速度は1.7BL/sで U_{crit} と同程度であった、一方、隔壁通過時以外のプール内における休息時には遊泳速度は下がっていた。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4分で次々に遡上することができることから、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。このことから、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。

このように、美利河ダムにおける魚道および弾力放流は、サクラマスにとって非常に良好な遡上環境を創出していた。今後もバイオテレメトリー技術を活用した様々な魚種、魚道、河川における遡上行動の調査を行い、良好な河川環境の創出を行うことが重要である。また、弾力放流の大きい効果が判明したことから、今後のサクラマスにとってより効果的に行う方法を検討することも必要である。

参考文献

- 1) Hasler AD, Scholz AT, Ross MH. Olfactory imprinting and homing in salmon. *Am Sci*. 1978;66:347-55.
- 2) 林田寿文, 本田隆秀, 萱場祐一, 島谷幸宏. 階段式魚道のプール内流況とウグイの遊泳行動. *水工学論文集*. 2000;44:1191-6.
- 3) Cooke SJ, Thorstad EB, Hinch SG. Activity and energetics of free-swimming fish: insights from electromyogram telemetry. *Fish Fish*. 2004 Mar;5(1):21-52.
- 4) Young PS, Cech JJ, Thompson LC. Hydropower-related pulsed-flow impacts on stream fishes: a brief review, conceptual model, knowledge gaps, and research needs. *Rev Fish Biol Fish*. 2011 Dec;21(4):713-31.
- 5) Ohji M, Arai T, Miyazaki N. Differences of tributyltin accumulation in the masu salmon *Oncorhynchus masou* between sea-run and freshwater-resident types. *J Fish Biol*. 2006 Mar;68(3):931-9.
- 6) Morita K, Tamate T, Sugimoto Y, Tago Y, Watanabe T, Konaka H, et al. Latitudinal variation in egg size and number in anadromous masu salmon *Oncorhynchus masou*. *J Fish Biol*. 2009 Feb;74(3):699-705.
- 7) Miyakoshi Y, Sasaki Y, Fujiwara M, Tanaka K, Matsueda N, Irvine JR, et al. Implications of Recreational Fishing on Juvenile Masu Salmon Stocked in a Hokkaido River. *N Am J Fish Manage*. 2009 Feb;29(1):33-9.
- 8) 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*. 2011;No.5:9-11.
- 9) Bridger CJ, Booth RK. The effects of biotelemetry transmitter presence and attachment procedures on fish physiology and behavior. *Rev Fish Sci*. 2003;11(1):13-34.
- 10) Økland F, Finstad B, McKinley RS, Thorstad EB, Booth RK. Radio-transmitted electromyogram signals as indicators of physical activity in Atlantic salmon. *J Fish Biol*. 1997 Sep;51(3):476-88.
- 11) Brett JR. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 1964;21:1183-226.
- 12) Pon LB, Hinch SG, Cooke SJ, Patterson DA, Farrell AP. Physiological, energetic and behavioural correlates of successful fishway passage of adult sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in the Seton River, British Columbia. *J Fish Biol*. 2009;74(6):1323-36.
- 13) Hinch SG, Rand PS. Swim speeds and energy use of upriver-migrating sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): role of local environment and fish characteristics. *Can J Fish Aquat Sci*. 1998 Aug;55(8):1821-31.
- 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*. 2009;63:15-9.
- 15) Miyakoshi Y, Takami T, Takeuchi K, Omori H, Nagata M. Sampling of masu salmon, *Oncorhynchus masou*, spawners on the spawning grounds: is carcass sampling effective as a mark-recovery method? *Fish Manag Ecol*. 2003 Aug;10(4):273-5.
- 16) Schubert ND. Enumeration of the 1988–1992 Squamish River Chinook Salmon Escapement. *Can Manuscr Rep Fish Aquat Sci*. 1993;No.2187:96.
- 17) Shardlow TF, Webb TM, Lightly DT. Chinook Salmon Escapement Estimation on the Campbell and Quinsam Rivers in 1984: Accuracy and Precision of Mark/Recapture Techniques Using Tagged Salmon Carcasses. *Can Tech Rep Fish Aquat Sci*. 1986;No. 1507:(52).
- 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*. 1997;9号.
- 19) Edo K, Suzuki K. Preferable summering habitat of returning adult masu salmon in the natal stream. *Ecol Res*. 2003 Nov;18(6):783-91.
- 20) Takami T, Sato K. 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*. 1998;52:79-82.
- 21) Inoue M, Nakano S, Nakamura F. Juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) abundance and stream habitat relationships in northern Japan. *Can J Fish Aquat Sci*. 1997 Jun;54(6):1331-41.
- 22) Schroeder SL. The influence of intrasexual competition on the distribution of chum salmon in an experimental stream. In *Proceedings of the Salmon and Trout Migratory Behavior Symposium University of Washington Seattle*. 1982.
- 23) Hinch SG, Bratty J. Effects of swim speed and activity pattern on success of adult sockeye salmon migration through an area of difficult passage. *Trans Am Fish Soc*. 2000 Mar;129(2):598-606.