

## 北太平洋の沖合い水域におけるサケ属魚類の回帰回遊行動

小倉未基\*

### Migratory behavior of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the open sea

Miki OGURA

#### Abstract

Pacific salmon spend most of their life in the ocean and return to their natal stream to spawn, but the migratory mechanisms of salmon in the ocean are not well understood and there have been no direct observations on their migratory behavior in the open sea. In this paper, tag release and ultrasonic telemetry data were analyzed to provide new information on the migratory behavior and distribution of Pacific salmon in the North Pacific Ocean.

#### 1. Ocean distribution of maturing salmonids

Data from the high seas salmon tagging experiments conducted under the auspices of the International North Pacific Fisheries Commission were analyzed. From 1956 to 1991, a total of 414,085 salmonids (117,519 sockeye, 139,547 chum, 136,075 pink, 15,671 coho, 3,354 chinook, and 1,919 steelhead trout) were tagged and released in the Bering Sea and North Pacific Ocean. Of these tagged fish, 5,053 sockeye, 1,867 chum, 4,185 pink, 894 coho, 73 chinook, and 60 steelhead trout were recovered in the year of tagging and up to March of the next year. These recovery data from maturing fish were used to update previously published information on the ocean distribution of major stocks of sockeye, chum, pink, and coho salmon. This new information is summarized as follows:

The known distribution of sockeye salmon originating from western Kamchatka was extended to the southeast in the western North Pacific. The known distribution of southwestern Alaska sockeye was extended toward the south in the central North Pacific. The known distribution of Japanese chum salmon extended much farther to the south and west than had been shown in previous studies, and the central and western North Pacific Ocean was shown to be an important part of their range. Chum salmon originating from the Kuril Islands, Primore, and south Sakhalin

---

1993年3月7日受理 遠洋水産研究所業績 第311号

\* 遠洋水産研究所 (National Research Institute of Far Seas Fisheries ; 7-1, Orido 5-Chome, Shimizu, 424 Japan)

were also widely distributed in the central North Pacific. The known distribution of northwestern Alaska chum salmon was extended to the southwest in the central North Pacific. The distribution of pink salmon originating from the Asian coast west of western Kamchatka was extended eastward. East Kamchatka and western Alaska pink salmon were distributed in the central North Pacific. All new information on coho salmon was obtained from fish released in the central North Pacific, and coho salmon originating from the Asian continent and western Alaska were distributed in this area.

## **2. Change in the known ocean distribution of Japanese chum salmon in relation to increased production of hatchery salmon**

To clarify the changes in the known ocean distribution of Japanese chum salmon that have occurred since artificial enhancement of Japanese chum salmon became pronounced in the 1970s, tag recovery rates and biological information were compared for two time periods, 1956-1970 and 1971-1991. Tag recovery rates along the Japanese coast were consistently higher after 1971 than before 1970. In contrast, tag recovery rates in Russia were lower after 1971 than before 1970. Although other factors, such as the tagging mortality rate, the tag shedding rate, the exploitation rate of the stock in coastal areas, and the reporting rate for tags found, may account for some of the change in the numbers of tagged chum recovered, the recent increase in recovery rates of tagged Japanese chum is likely due to the higher proportion of Japanese chum in the North Pacific that resulted from the increase in hatchery production of chum salmon in Japan.

Fork lengths of chum salmon distributed in the western and central North Pacific were significantly smaller than those in other areas. The return migration pattern of chum salmon from the western and central North Pacific cannot be explained simply on the basis of the ocean currents of the North Pacific, as previously suggested in the literature.

## **3. Migration rate of maturing Pacific salmon**

Migration rates for each stock were calculated by release month on the basis of days between tagging and recovery and the shortest distance between tagging and recovery location. In general, migration rates increased later in the season, and averaged about 50 km/day in June and July. The maximum rate for individual fish was about 80 km/day for many stocks.

Assuming that salmon swim in one direction and swim continuously during day and night, 0.58 and 0.93 m/s were calculated as the swimming speed for the average and maximum migration rates, respectively. This is roughly equivalent to the optimal swimming speed estimated by laboratory studies.

## **4. Horizontal movement of Pacific salmon shown by ultrasonic telemetry**

To examine detailed migratory behavior of Pacific salmon in the open sea, 23 individuals from six salmon species (sockeye, chum, pink, coho, chinook, and steelhead) with depth sensing ultrasonic transmitters were tracked in the central Bering Sea and North Pacific Ocean during a total of 1,138 hours. Maturing sockeye, chum, and pink salmon tracked in the Bering Sea swam at 0.54-0.66m/

s. They moved in fixed directions and maintained their swimming speeds and directions during day and night. These swimming speeds were consistent with the average migration rates of tagged salmon.

Maturing chum, coho, and steelhead trout tracked in the North Pacific were considered to be in the early period of their homing migration and moved more slowly (0.31–0.43m/s) than maturing sockeye, chum, and pink salmon in the Bering Sea. Immature chinook salmon and steelhead trout also swam slowly. They did not maintain fixed directions, and no daily pattern of horizontal movement was observed.

## 5. Vertical distribution and movement of Pacific salmon shown by ultrasonic telemetry

Tracking data showed that Pacific salmon were distributed mostly in the upper 50 m of the water column. Sockeye, pink, coho, and steelhead showed strong surface preferences, and they spent more than 70% of their time in the upper 10 m. Chum salmon also swam near the surface, but tended to swim at a deeper layer than sockeye, pink, coho, and steelhead. In contrast with these five species, chinook salmon had an obviously different vertical distribution, with their main swimming depth being 20–40 m.

The speeds of vertical movement were calculated for dives or ascents of more than 10 m. Average speeds of vertical movement were similar for all species, and ranged from 0.10 to 0.19 m/s. Maximum speeds of vertical movement observed were less than 0.75 m/s except for sockeye salmon. Three sockeye salmon made four rapid dives and ascents, and the maximum speeds of vertical movements were 2.19 m/s for dives and 1.41 m/s for ascents.

## 目 次

序論 .....	6
第Ⅰ章. 標識放流再捕データによるサケ属魚類の回帰回遊時の海洋分布と回遊行動特性 .....	7
1. 資料: INPFC関連標識放流・再捕データベース .....	8
2. サケ属魚類の回帰回遊時の海洋分布 .....	9
2-1. ベニザケの海洋分布 .....	12
2-2. シロザケの海洋分布 .....	16
2-3. カラフトマスの海洋分布 .....	24
2-4. ギンザケの海洋分布 .....	26
2-5. 海洋分布に関する新知見の要約 .....	35
2-6. 考察 .....	37
3. 日本系シロザケの資源量増大と分布の拡大 .....	40
3-1. 放流再捕尾数と再捕率の変化 .....	41
3-2. 放流魚の体長、年齢、再捕時期 .....	42
3-3. 考察 .....	44
4. サケ属魚類の回遊速度 .....	47
4-1. 移動距離の計算方法 .....	47
4-2. 回遊速度 .....	48
4-3. 考察 .....	55
第Ⅱ章. 超音波テレメトリーによるサケ属魚類の遊泳行動 .....	57
1. 追跡方法 .....	58
1-1. 調査海域 .....	58
1-2. テレメトリー機器及び追跡方法 .....	58
1-3. 海洋観測 .....	61
1-4. データ処理 .....	61
2. 追跡結果の概要 .....	62
2-1. 各追跡結果の記載 .....	64
3. ベーリング海における4種のサケ属魚類の回帰行動と鉛直遊泳行動 .....	89
3-1. 水平移動 .....	89
3-2. 鉛直行動 .....	91
3-3. 考察 .....	94
4. 西部・中部北太平洋におけるサケ属魚類の遊泳行動 .....	102
4-1. 水平移動 .....	103
4-2. 鉛直行動 .....	104
4-3. 考察 .....	106
5. サケ属魚類の鉛直移動速度とベニザケの急速潜行 .....	107
5-1. 鉛直移動速度 .....	107
5-2. ベニザケの急速潜行 .....	107

5 - 3 . 考察 .....	110
第III章. 総合考察 .....	111
要約 .....	114
謝辞 .....	116
引用文献 .....	116
付図 .....	123

## 序論

北太平洋の沖合い水域には7種のサケ属魚類(Genus *Oncorhynchus*)が分布している。このうちサクラマス(*O. masou*)は極東水域にのみ分布するが、ベニザケ(*O. nerka*)、シロザケ(*O. keta*)、カラフトマス(*O. gorbuscha*)、ギンザケ(*O. kisutch*)、マスノスケ(*O. tshawytscha*)、スチールヘッド・トラウト(*O. gairdneri*)は北太平洋およびそれに隣接する海域に広く分布することが知られている。これらサケ属魚類は河川や湖で産卵し幼魚期を多少とも淡水域で過ごした後、多くの個体が環境・餌料条件などの好適な海洋に降りて成長し、1~6年後再び産卵のために回帰する。サケ属魚類はこの生態的特性によって淡水域だけでは期待できない大きな成長を獲得し、海洋の豊富な生産力を淡水域に持ち帰ることができる。

サケ属魚類は古くから北太平洋の北部沿岸各国において漁獲対象として重要な魚種であった。北太平洋におけるサケ属魚類の生産量は1930年代には年間70万トンに達していたが、1970年代には40万トンにまで落ち込んだ。しかし、1980年代に入り資源は回復の兆しを見せ、1989年には約86万トンにおよんでいる(水産庁海洋漁業部、未発表資料; INPFC, 1992)。1992年から公海水域におけるサケ属魚類の沖獲り漁業が禁止されたことから、現在ではサケ属魚類の漁業生産は産卵間近の沿岸回帰親魚に対する漁獲が主体となっている。

日本では人工ふ化放流事業は1890年代から始まったが、シロザケの野生種資源は1910年代までに乱獲と未熟なふ化技術により消滅した。したがって、わが国のシロザケ資源は現在にいたるまではほとんどが人工ふ化放流事業により再生産が維持されてきた。回帰親魚数は1970年まで低い水準で推移してきたが、1970年代以降来遊量は飛躍的に増大した(Kaeriyama, 1989)。魚類の資源変動において初期減耗は非常に大きな部分を占め、一般に資源増殖は発生・初期生活期を人工的に管理することを目指してきた。日本のシロザケ人工ふ化放流事業の成功は、給餌飼育技術に負うところが大きく、産卵・発生期の生理生態的知見の整備に基づく健苗育成技術の確立、幼魚の生育環境の有効利用のための放流適期の解明、の相乗効果により生残率が高められたと考えられる(Kaeriyama, 1989)。その後の海洋での成長は、自然環境下で自然の生産力をを利用するが、成熟すると産卵のために元の沿岸に戻ってくることによりこれらの成長の収穫が保証されている。サケ属魚類の人工ふ化放流事業の成功は、対象魚種に関する知見の充実と技術改良等の関係各位の努力の積み重ねによる結果ではあるが、対象魚種の持つ回帰性という生態的特徴は、効率的なふ化放流事業にとって基礎的な要素であると言える。

サケ属魚類が沖合いの広大な摂餌海域から産卵のために正確に母川へ回帰することは、生物の行う大移動の中でも最も印象的な事例の一つである。しかしながら、海洋における回帰回遊の実態についてはほとんど解明されていないと言える。彼らの回帰回遊に方向性を持った遊泳が必要か、についても古くから議論が行われてきた。Saila and Shappy (1963) や Patten (1964) によるシミュレーション結果は、海洋における回遊が弱い母川への方向性を持った遊泳行動で説明可能なことを示した。Jamon (1990) は、新たなシミュレーションによりサケ属魚類の回帰回遊には直線的な遊泳(遊泳方向の維持)は必要とするが目的地の認識は不要であることを示した。Quinn and Groot (1984)、Quinn (1991) は、北太平洋漁業国際委員会 (INPFC) が行った一連の沖合い水域でのサケ属魚類調査データの解析から、海洋における移動・回帰には非常に洗練された母川指向性や航海術が利用されていることを示し、シミュレーションモデル(Saila and Shappy, 1963; Patten, 1964; Jamon, 1990)を批判した。これらの一連の議論で重要なことは、いずれも試験操業データや標識再捕結果から得られる間接的な情報を元にし

ており、これらを直接的に証明する様な遊泳実態に関する情報が欠けていることである。

一方、渡り鳥や伝書鳩は太陽・星・地磁気を移動時のガイドにしていることが明らかになっており、さらに他の感覚も使われている可能性も知られてきた(Gould 1985)。これらのコンパスに加えて、伝書鳩は「地図感覚」(現在位置と巣の位置の相対的関係を知る感覚)を持つ可能性も示されている(Gould 1985)。サケ属魚類における行動実験では、淡水域を移動するベニザケ幼魚が太陽と磁気コンパスを用いていることが示されている(Brannon, 1972; Quinn, 1980; Quinn et al., 1981; Brannon et al., 1981; Quinn and Brannon, 1982)。サケ属魚類の回帰回遊のうち最終の母川選択においては、主として幼魚期に経験した嗅覚情報を基本としていることが明らかにされている(Hasler et al., 1978)。しかし、沖合い水域から沿岸までの回帰回遊期には、母川の臭い情報は使用不可能と思われ、その回遊メカニズムは解明されていないのが現状である。したがって、サケ属魚類の回帰性に関しては人間の制御のよばない部分として現在も残されている。

現在、公海におけるサケ属魚類に対する沖獲り漁業は禁止され、したがって、沖合い水域はサケ属魚類資源にとっての成長の場として認識される時代になった。近年、日本に回帰するシロザケの小型化が問題になっており(阿部, 1987; Kaeriyama, 1991)、さらに、北太平洋の他の地方系群のシロザケでも同様の小型化・高齢化現象が見られることが報告されている(Ishida et al., 1993)。この原因については密度依存的な成長の低下が示唆され、北太平洋の環境収容力の研究の必要性が高まっている。環境収容力を把握し、沖合い水域を合理的に利用するため、沖合い水域におけるサケ属魚類の受け皿の大きさを明らかにし、生息空間・餌料を通じた他種との競合関係を解明することが必要となってきた。北太平洋におけるサケ属魚類の生息範囲については、試験操業データから地理的な広がりや物理環境との関係が明らかにされており、また標識放流再捕データからは、より細かな系群別の地理的分布が明らかになってきた(Myers et al., 1990)。一方、鉛直方向の広がりについては、沈下式流し網や縦はえなわ、表層漁具による時間帯別操業等の実験操業により間接的に示されるのみであるが、水温躍層との関係や季節による変動が示唆されている(Manzer, 1964; 待鳥, 1966; 三島ほか, 1966; Pearcy et al., 1984)。また、これらの知見は他の生物種を対象とする漁業によるサケ属魚類の混獲回避のためにも重要なデータとなる。しかし、特に鉛直方向の生息範囲に関しての直接的な情報はこれまで得られていない。

未だ解明されていない部分の多いサケ属魚類の回帰回遊のメカニズムの研究は、人工ふ化放流による資源増大においても重要な意味を持ち、その第一段階として、実際の回帰回遊行動の実態把握が必要であると考えられる。また、北太平洋の合理的利用を含めた適正な資源増殖を行うための環境収容力研究にも、遊泳生態の解明は重要であると考えられる。本研究では、標識放流と超音波テレメトリーによる2つの異なるスケールの調査から、回帰回遊時の水平・鉛直方向の移動状況および遊泳生態を明らかにすることを試みた。

## 第Ⅰ章. 標識放流再捕データによるサケ属魚類の回帰回遊時の 海洋分布と回遊行動特性

海洋生活期のサケ属魚類の魚種・系群毎の分布・回遊状況を把握する方法としては、標識放流再捕データ、鱗相、漁獲データ、形態学、寄生虫、遺伝的情報等が用いられてきた(Okazaki, 1982)。この中で標識放流再捕データは、生まれた淡水域へかなり正確に回帰するという性質を基礎とし、直接的で最も信頼のできる情報として扱われてきた。

北太平洋の沖合い水域におけるサケ属魚類の分布に関する知見は、INPFCの研究報告に魚種別に

まとめられている(Godfrey *et al.*, 1975; French *et al.*, 1976; Neave *et al.*, 1976; Major *et al.*, 1978; Takagi *et al.*, 1981; 待鳥・加藤, 1985)。しかし、これらの報告では、ベニザケ、ギンザケおよびマスノスケでは1970年まで、シロザケ、カラフトマスおよびサクラマスでは1971年までの再捕報告が元になっていた。1956年から1971年までに、合計で299,141尾の放流と14,471尾の再捕報告が得られているが、その後も標識放流調査は継続され、1972年以降1991年までの合計放流尾数は114,944尾に達し、これらから1,298尾の新たな再捕が報告された。Myers *et al.* (1990)は、1989年までの標識再捕データを用いて系群毎の海洋分布範囲を明らかにしたが、月別の分布までは整理されていない。

この20年間に北太平洋では日本のさけます沖獲り漁業が縮小し最終的に終了したと共に、日本を代表とする沿岸各国でのふ化放流事業が盛んになる等、サケ属魚類を取り巻く環境には大きな変化があった。本章では、これら最新のデータを含めた標識放流データから考えられるサケ属魚類の回遊行動の実態と特性を整理することを目的とした。

まず使用した資料、すなわち沖合い水域でI N P F Cの活動に関連して行われた標識放流データベースの概要を記した。次いで、最新のデータベースを用いてベニザケ、シロザケ、カラフトマスおよびギンザケの成熟途上魚（その年あるいは翌年の3月までに溯上し産卵する魚）の回帰回遊時の沖合い分布を示すとともに、1970年あるいは1971年までのデータから示された分布情報(Godfrey *et al.*, 1975; French *et al.*, 1976; Neave *et al.*, 1976; Takagi *et al.*, 1981)と比較するために、ここでは1972年以降のデータで示された分布域を新知見として整理した。さらに特に近年標識再捕数が増加し新たな分布海域が明らかになった日本系シロザケに関して、ふ化放流による資源量増大と分布に関する知見の拡充の関係について考察した。最後に、標識放流再捕データから回帰回遊時の移動速度を計算し、必要とされる回遊能力、すなわち母川方向の認識や遊泳速度等について考察した。

### 1. 資料：I N P F C関連標識放流・再捕データベース

本章で使用した標識放流・再捕データは、I N P F Cの活動に関連してアラスカ湾を含む北太平洋、オホーツク海、ベーリング海で行われた外部標識を使用した標識放流試験の結果である。これらには、1956年から1991年の日本による放流、1960年から1967年と1987年から1990年に行われたカナダによる放流、1956年から1982年に行われたワシントン大学漁業研究所(F R I)による放流、1983年から1991年にF R Iとソ連太平洋漁業海洋学研究所(T I N R O)との共同で行われた標識放流、1964年と1965年に合衆国商業漁業局が行った標識放流が含まれている。なお、本研究では日本海で行われた標識放流、1955年以前に日本及び北米の研究者が行った標識放流（主として沿岸域で行われ、回帰回遊後期の魚を対象として行われた；Hartt, 1962）は扱わなかった。

日本は1962年以降延縄による漁獲物から標識放流を行ってきたが、それ以前には一部流し網漁獲物からの放流も行われた。カナダによる標識放流調査は延縄によって行われた。F R Iによる1956年から1982年の標識放流調査は、合衆国の調査船によってまき網を用いて行われた。1983年以降のF R IとT I N R Oの共同調査はソ連の調査船によってまき網を用いて行われた。また、F R Iは1963年から1970年、1980年および1982年に一部延縄を使用した標識放流も行った。合衆国商業漁業局の1964年と1965年の標識放流では延縄が用いられた。これらの標識放流調査は年にわたって行われたが、全体の99%は4月から8月の間に放流された(表1)。沖合いにおける標識放流活動初期にはいくつかの標識の比較試験が行われた(Takagi *et al.*, 1981)。その結果、ディスクタグの使用が主体となったが、少数のアンカータグやスパゲティータグも用いられた。

Aro *et al.* (1971)は、1956年から1971年に得られた標識再捕データをコンピュータ・データベースと

**Table 1.** Number of salmon externally tagged in the North Pacific and its adjacent seas from 1956 to 1991.

Month	Sockeye	Chum	Pink	Coho	Chinook	Steelhead	Total
January	714	4	3	14	1	27	763
February	157	6	53	0	0	0	216
March	149	8	111	0	0	0	268
April	9826	6334	14288	108	27	231	30814
May	19015	17980	27353	759	136	498	65741
June	32493	49100	61617	6512	890	605	151217
July	36326	52120	29877	6641	1658	477	127099
August	17976	12490	2539	1532	611	64	35212
September	807	1175	233	93	26	7	2341
October	0	211	1	2	5	0	219
November	56	109	0	1	0	8	174
December	0	10	0	9	0	2	21
TOTAL	117519	139547	136075	15671	3354	1919	414085

して整備した。このデータベースはその後も2～3年毎に更新され、1976年までの再捕データが含まれた磁気テープがINPFC加盟各国に提供された(Myers *et al.*, 1993)。その後のデータベースの更新・整備は各国が独自に行い、現在はデータベースの内部構造も各国独自のものになっている。しかし、1986年までのデータに関しては日本と合衆国(FRI)との間で情報交換を行い、お互いの不良データ(入力ミス、コード変換ミス)の修正に努めてきた。

標識放流に関するデータベースは、FRIによって1956年から1990年までのデータが入力され、その後の1991年の放流データは日本独自にINPFC提出文書(Ogura, 1991; Walker *et al.*, 1991; Walker, 1992)を元に追加、整備された。

標識放流データには放流位置、放流日時、漁具、体長および鱗から査定した年齢が記録されている。沖合い水域で放流された魚の一部は、日本の沖合いさけます漁業で再捕された。また、一部の魚は各沿岸あるいは淡水域での漁業やスポーツフィッシングにより再捕されたり、ふ化場で発見された。再捕データには、再捕位置、日時、再捕地域コード、再捕時の体長、生殖腺重量、再捕時に採集された鱗から査定した年齢、の各データ項目が設けられている。しかし、一部の魚ではこれらの情報のいくつかが欠けることもあった。また、加工場まで運ばれた段階で標識が発見され、正確な再捕位置や日時を含めてほとんどの情報が不明なものもあった。

## 2. サケ属魚類の回帰回遊時の海洋分布

放流された年とその翌年の3月までに沿岸または淡水域で再捕された魚は標識放流時に成熟途上、翌年度以降に沿岸で再捕されたものは放流時に未成熟魚であったと考えられた。沖合いからの標識放流試験では通常再捕率は低く、特に翌年度以降の再捕数は非常に少い。また、本論文で扱った標識放流データベースには海洋生活開始年の小型魚の放流データは含まれていない。したがって、未成熟魚に関しては充分なデータが得られているとは言い難く、ここでは検討から除外している。成熟途上魚に関しても

完全な情報が得られているとは言い切れないが、これらの標識放流再捕データを整理することによって、回帰回遊時の海洋分布の概要を明らかに出来ると考えた。

本節では1991年までの標識再捕データを用いて沿岸再捕魚の沖合での放流位置を放流月別に図示することで、成熟途上魚の回帰回遊時の海洋分布を示し季節移動を明らかにした。北太平洋の放流海域には図1に示す海域呼称を用いた。これらは、これまでの報告での用法（例えば Neave *et al.* (1976) 中

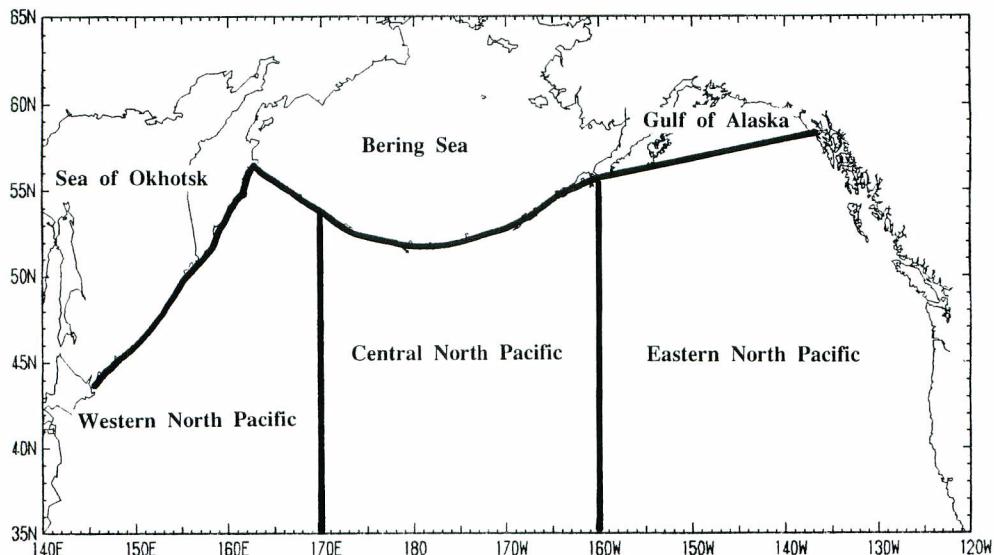


Fig. 1. Regional divisions of the North Pacific and its adjacent seas used for the description of ocean distributions of salmonids.

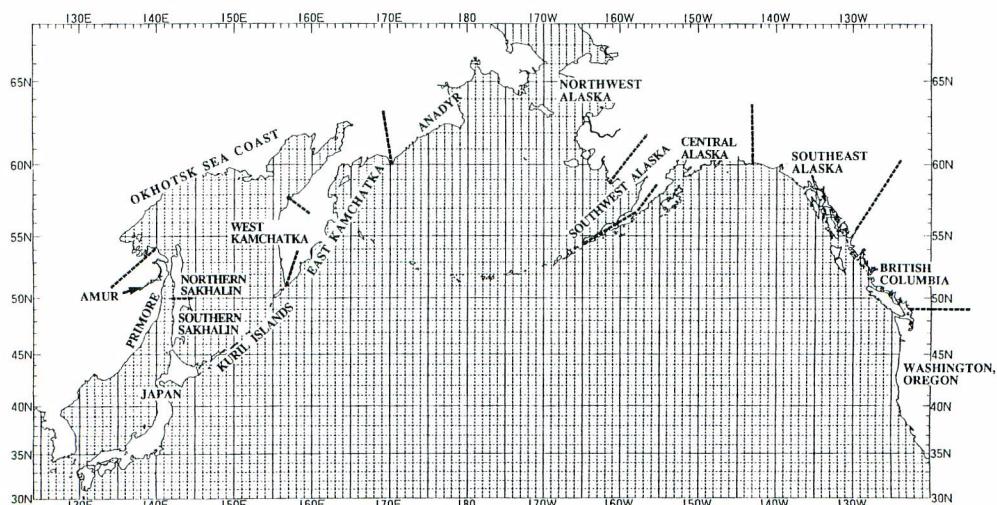


Fig. 2. Areal divisions of major coastal stocks of Pacific salmon.

の図34で示されるもの)とは異なるので注意が必要である。各魚種の主要系群の区分けは、得られた標識再捕尾数と魚種固有の主要産卵系群の存在を考慮して、INPFC標識再捕データベースで使用されている主要再生産地域区分(Myers *et al.*, 1990)を組み合わせることで設定した。基本となる系群区分を図2に示した。各魚種の設定系群と系群毎の再捕尾数を表2から表5に示した。

**Table 2.** Number of recoveries of tagged sock-eye salmon by general coastal stocks, 1956-1991.

General areas	Number of recoveries
West Kamchatka	36
East Kamchatka	24
Southwestern Alaska	2400
Central Alaska	732
Southeastern Alaska	243
British Columbia	1283
Washington, Oregon	323

**Table 4.** Number of recoveries of tagged pink salmon by general coastal stocks, 1956-1991.

General areas	Number of recoveries
Japan	76
Kuril Is., Primore, Southern Sakhalin	206
Amur R., Nothern Sakhalin	27
Okhotsk coast	32
West Kamchatka	46
East Kamchatka	192
Anadyr R.	5
Northwestern Alaska	25
Southwestern Alaska	64
Central Alaska	825
Southeastern Alaska	1519
British Columbia	1051
Washington, Oregon	117

**Table 3.** Number of recoveries of tagged chum salmon by general coastal stocks, 1956-1991.

General areas	Number of recoveries
Japan	710
Kuril Is., Primore, Southern Sakhalin	48
Amur R., Nothern Sakhalin	52
Okhotsk coast	89
West Kamchatka	35
East Kamchatka	77
Anadyr R.	34
Northwestern Alaska	285
Southwestern Alaska	115
Central Alaska	118
Southeastern Alaska	181
British Columbia, Washington, Oregon	123

**Table 5.** Number of recoveries of tagged coho salmon by general coastal stocks, 1956-1991.

General areas	Number of recoveries
Asian coast facing Sea of Okhotsk and Sea of Japan	58
Asian coast facing North Pacific and Bering Sea	82
Alaskan Coast facing Bering Sea	25
North Americal coast facing North Pacific	729

なお、マスノスケとスチールヘッド・トラウトは、充分な再捕データ数が得られていないため海洋分布の記述は行わなかった。スチールヘッド・トラウトについては、Burgner *et al.* (1992)が符号付きワイヤー標識 (CWT) の再捕結果も併せて用い、近年の沖合い分布に関する知見をまとめている。

## 2-1. ベニザケの海洋分布

1956年から1971年までに98,974尾のベニザケがアラスカ湾を含む北太平洋、ベーリング海、オホーツク海で放流された。この中で、東部北太平洋とアリューシャン列島に沿った海域では他の水域にくらべて集中的に放流が行われた(French *et al.*, 1976)。1972年から1991年には新たに18,545尾の放流が行われ、総放流尾数は117,519尾に達した(月別の経度5度・緯度2度毎の海区別の放流尾数を付図1に示した)。この間の放流は主に175°W以西の北太平洋で行われた。1971年以前の放流からは4,970尾のベニザケ沿岸再捕報告が得られたが、その後1972年から1991年に放流したベニザケからは僅か83尾の再捕が追加されたのみであった。したがって、以下に記した回帰回遊時のベニザケの海洋分布に関する最新知見は、French *et al.* (1976)による1970年までのデータでの知見からさほど大きな変化はない。

西カムチャツカに向かうベニザケ(図3)は、5・6月にカムチャツカ半島南部から180°以西の北太平洋に分布し、7月にはカムチャツカ半島南部周辺に移動する。近年の再捕情報の追加によって、5・6月の分布域は南東に拡大された。

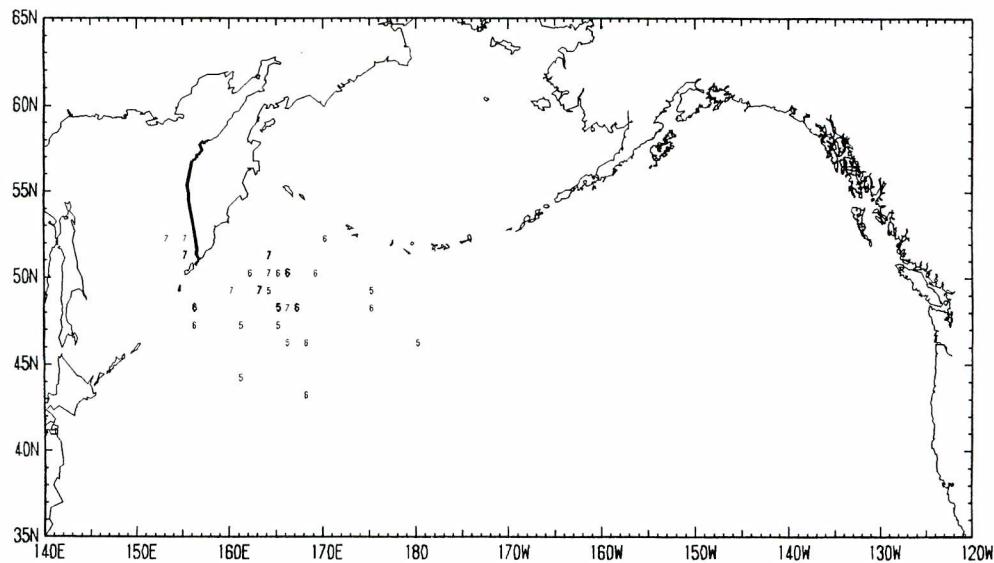
東カムチャツカへ向かうベニザケ(図4)の海洋分布に関する知見は1971年以前のデータによるものから変化はない。5月にはカムチャツカ半島の南東沖合からアリューシャン列島中部付近までの海域に分布し、母川方向の北西へ向かう模様である。

南西部アラスカへ向かうベニザケ(図5)は、4月には北太平洋の168°Wから東部北太平洋の140°W付近まで分布し、5月には西への張り出しが171°Eまで達するが、未だベーリング海に入るものは認められない。6月に入ると分布域は北上してかなりの魚がベーリング海に入る。北太平洋での分布は西へ移動し、その西限は166°Eに達する。この時期、東側の魚は東部北太平洋中央部の145°Wに分布しているが、7月には全てがすでにアリューシャン列島付近に達し、多くはベーリング海に入り母川近くに到達している。本系群の再捕情報は1971年以前でもかなり得られており、近年の再捕から、5月の西部北太平洋での分布の南限の拡大と6月のベーリング海中央部での分布情報の充実が示された。

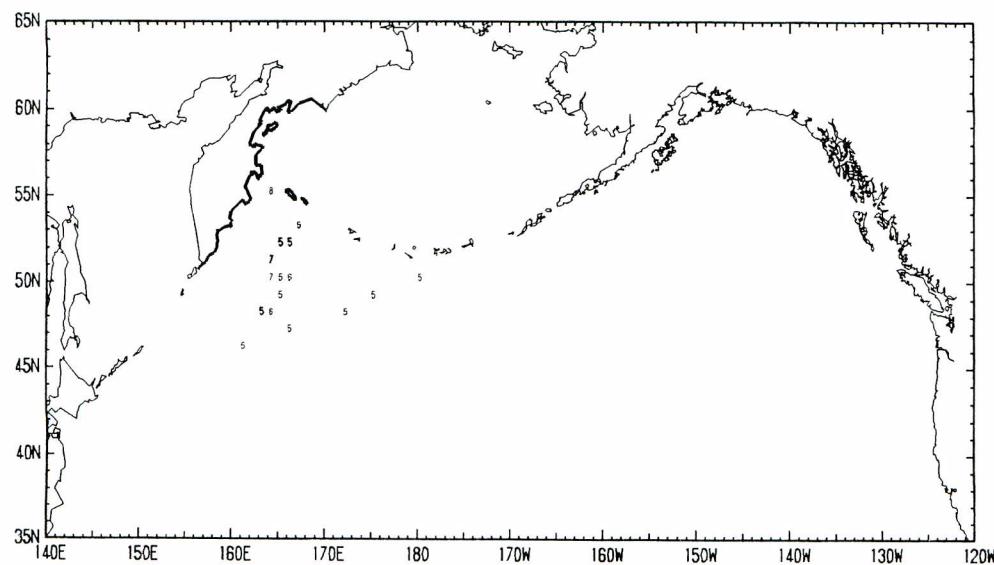
中部アラスカへ向かうベニザケ(図6)の海洋分布に関しては、1971年以前のデータによる知見への追加情報はなかった。すなわち、4月の段階ですでに東部北太平洋の46°N以北の広い範囲に分布し、時期が進むに従って南限が北上し母川方向に移動した。6月にアリューシャン列島中部での分布がみられた。

南東部アラスカへ向かうベニザケ(図7)に関しても知見の更新はなかった。本系群も4・5月から東部北太平洋全域に広く分布し、すでに母川近くに分布するものもあった。一方、6月にアリューシャン列島中部にも分布が認められた。7月になって分布域は全体に北上したものの、アラスカ半島南部海域以東の東部北太平洋全域に広がっている。

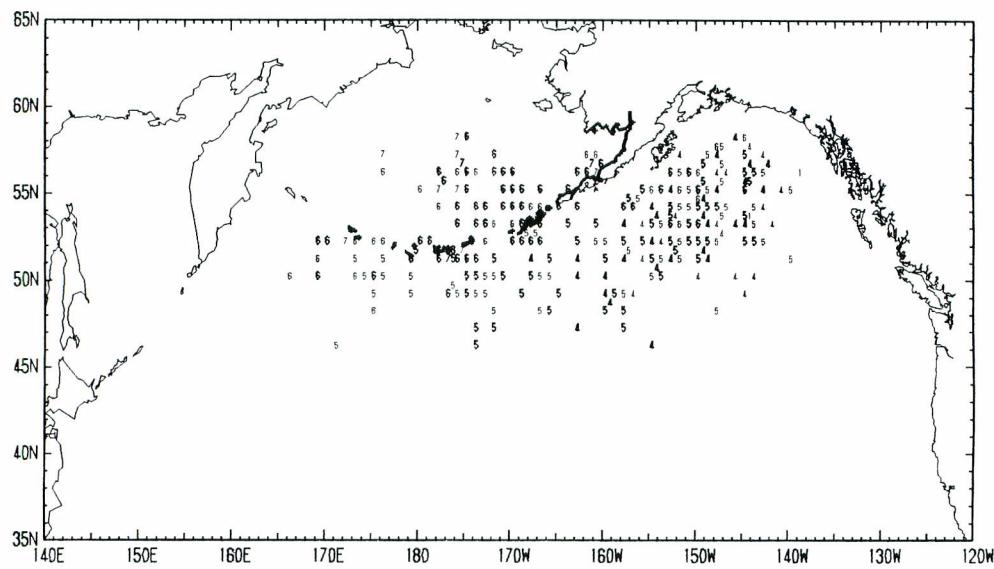
ブリティッシュ・コロンビア州へ向かうベニザケ(図8)は、6月以前には177°W以東の中部・東部北太平洋に広く分布する。この広い分布域は7月には東へ移動し東部北太平洋内に限られるものの、まだかなりの広がりを持っている。近年の再捕情報は、5月の170°W、45°N付近にこの系群が分布することを示した。4月のこの海域での放流数が極めて少ないため、これら5月の分布がどこから来たものかは明らかではない。しかし、東部北太平洋を西へ向かって回遊をしてきたものと考えるより、中部北太



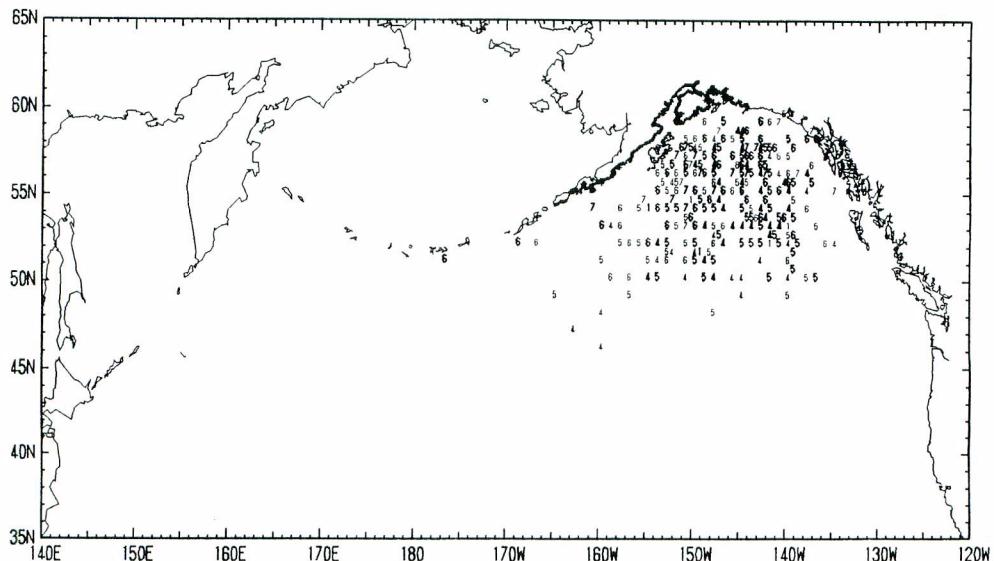
**Fig. 3.** Ocean migration of maturing sockeye salmon stocks from west Kamchatka (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 4.** Ocean migration of maturing sockeye salmon stocks from east Kamchatka (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 5.** Ocean migration of maturing sockeye salmon stocks from southwestern Alaska (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 6.** Ocean migration of maturing sockeye salmon stocks from central Alaska (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

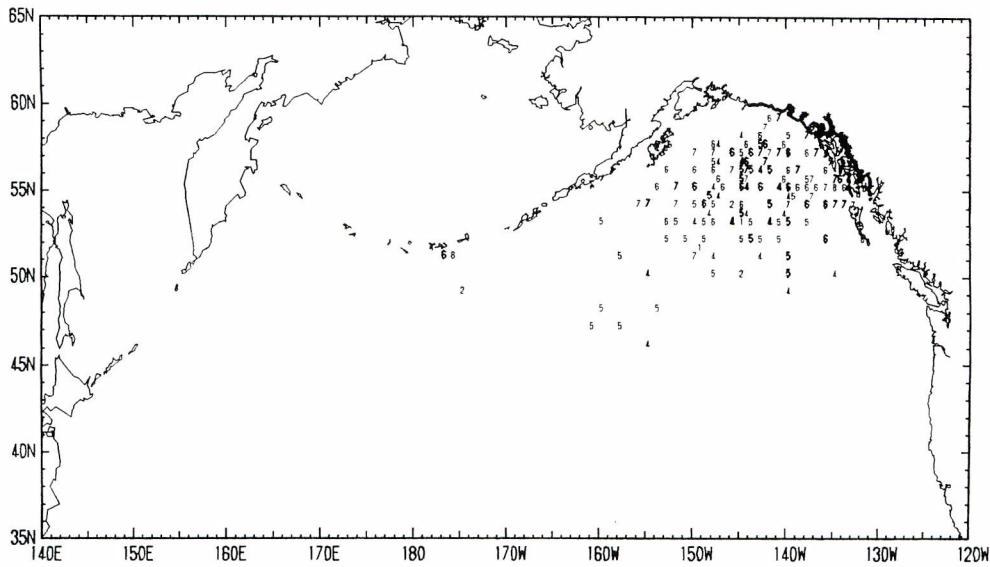


Fig. 7. Ocean migration of maturing sockeye salmon stocks from southeastern Alaska (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

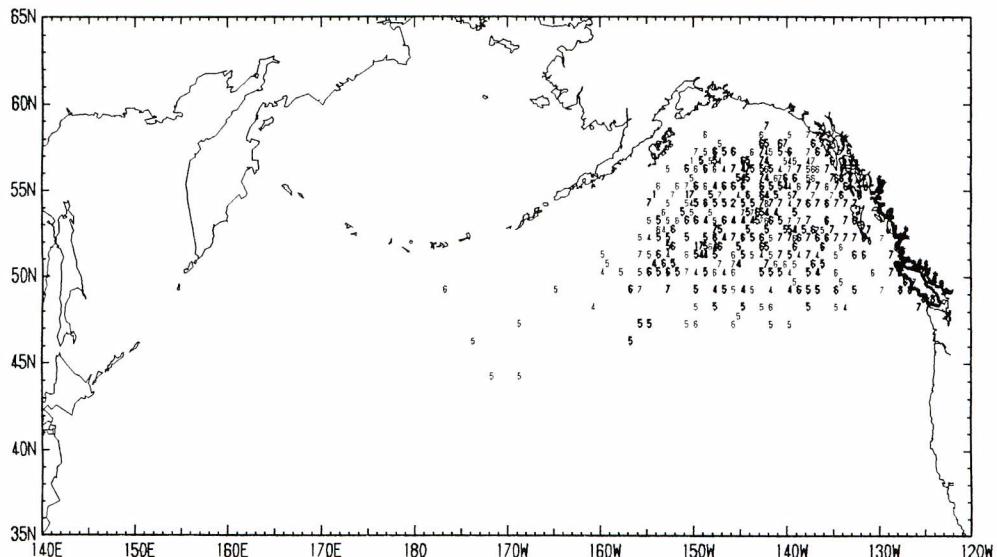
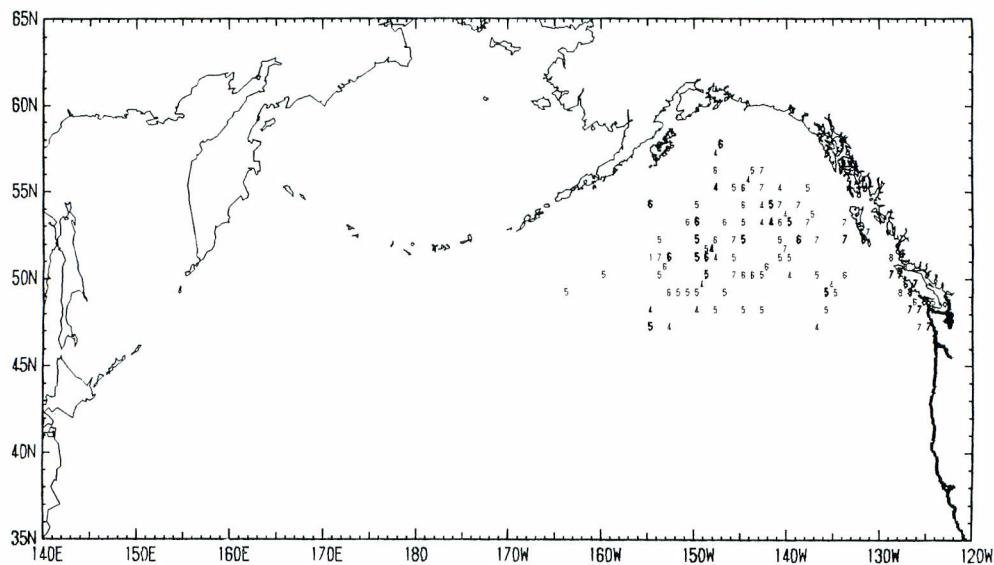


Fig. 8. Ocean migration of maturing sockeye salmon stocks from British Columbia (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 9.** Ocean migration of maturing sockeye salmon stocks from Washington and Oregon (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

太平洋に春先から分布していると考える方が自然であろう。

ワシントン州・オレゴン州へ向かうベニザケ（図9）の海洋分布に関する知見の追加はなかった。この系群も4月から東部北太平洋の沖合いに広く分布し、その分布域は6・7月に少し北上した後、沿岸沿いに母川方向へ南下する。

## 2-2. シロザケの海洋分布

1956年から1971年の間にアラスカ湾を含む北太平洋、ベーリング海、さらに一部オホーツク海で93,733尾が放流された（Neave *et al.*, 1976）。この間、アリューシャン列島中部水域で集中した放流が行われた一方で、中部北太平洋、ベーリング海東部での放流は比較的少なかった。1972年から1991年には新たに45,814尾が放流され、合計の放流尾数は139,547尾に達した（月別の経度5度・緯度2度毎の海区別の放流尾数を付図2に示した）。これらの新たな放流は主に西部・中部北太平洋とベーリング海で行われた。1971年以前の放流から1,416尾の沿岸再捕が得られており、その後1972年から1991年に放流したシロザケからは451尾の再捕が追加された。1972年以降に得られた再捕報告の大多数の407尾は日本での再捕であった。

これまでシロザケ各系群の成熟途上魚の海洋分布に関する一般的な理解は、「母川の地理的東西分布に一致した形で北太平洋に東西に分布している」、に要約される（Neave *et al.*, 1976）。すなわち、シロザケの回帰回遊時の海洋分布は、かなり混じり合うものの、北太平洋に西からサハリン・アムール系、オホーツク海北岸・西カムチャツカ系、東カムチャツカ・アナディール系、西部アラスカ系、南東アラスカ・カナダ・ワシントン・オレゴン系、の順にならび、各系群は北上しながら母川に回帰する。一般に、

アジア系の系群の分布域は東への張り出しが大きく、反対に北米系はアラスカ湾に留まる特徴がある。この中で、日本系は母川の位置からするとかなり東側の東部・中部北太平洋にまで分布することが知られていた。

日本へ向かうシロザケ（図10）は、4月には西は $177^{\circ}\text{E}$ 、南は $41^{\circ}\text{N}$ から最北で $55^{\circ}\text{N}$ 、最東で $140^{\circ}\text{W}$ の範囲の北太平洋に分布する。5月には $165^{\circ}\text{E}$ から $141^{\circ}\text{W}$ 、 $43^{\circ}\text{N}$ から $52^{\circ}\text{N}$ の北太平洋に広がっている。6月には分布域は北へ移動し、いくらかの成熟途上魚はベーリング海中央部の最北で $58^{\circ}\text{N}$ まで回遊している。7月になると北西方向へ移動し、ほとんどがベーリング海と $46^{\circ}\text{N}$ 以北の北太平洋に分布する。8月以降日本系群はアリューシャン列島西部からカムチャツカ半島の東岸沖、千島列島沿いに分布・南下する。これらの最新の標識再捕データにより、4月から7月の日本系成熟途上魚の分布域は、これまでの研究(Yonemori, 1975)で示されていたものに比べてはるかに南西に広いことが示された。

千島列島・沿海州・南サハリンへ向かうシロザケ（図11）は、全体の再捕尾数は少ないものの日本に回帰するシロザケと似た海洋分布を示している。5月の分布の東限は東部北太平洋の $141^{\circ}\text{W}$ に達し、西側は千島列島近くの $150^{\circ}\text{E}$ 付近にまで広がっている。6月の分布は西部北太平洋から一部ベーリング海に入る魚が確認されている。7月には全体に分布域は北西方向へ移動し、ベーリング海中央部からの放流魚の再捕もあった。 $47^{\circ}\text{N}$ 以南の $160^{\circ}\text{E}$ から $180^{\circ}$ の中部北太平洋からの放流魚の再捕と、7月にベーリング海中央部から放流された魚の再捕によって、これらの系群の分布が日本へ回帰するシロザケと同様に非常に広いことが明らかになった。

アムール河・北部サハリンへ向かうシロザケ（図12）の海洋分布は、前述の2系群に比べて東への張り出しが少ないと特徴とする。中部北太平洋での東限は $175^{\circ}\text{W}$ 付近までであり、4・5月の多くの再捕は $170^{\circ}\text{E}$ 以西の北太平洋からの放流魚であった。アリューシャン列島沿いでは6月に $165^{\circ}\text{W}$ 付近に分布しているが、ベーリング海へ入ることは示されていない。新知見としては、5月に中部北太平洋の比較的南の海域にも分布することが確認されたことである。

オホーツク海北部沿岸に向かうシロザケ（図13）の海洋分布に関しては、1971年以前の情報以上のものは得られていない。すなわち、この系群は4月から6月にはカムチャツカ半島に近い西部北太平洋に分布し、5月からオホーツク海へ入ることが示されている。この系群の分布は、前述のアムール河・北部サハリンの系群の分布より東西に幅の狭いものであるが、同様にベーリング海に入る証拠は得られていない。

西カムチャツカへ向かうシロザケ（図14）の海洋分布に関しても、1971年以前の放流再捕データから示される情報以上のものは得られていない。前述のオホーツク海北部沿岸の系群の分布域とその西限は同程度であるが、東側は遙かに広く、 $152^{\circ}\text{W}$ 付近に達している。さらに、7月には一部がベーリング海に入ることが示されている。

東カムチャツカへ向かうシロザケ（図15）は、4・5月には西部北太平洋の $166^{\circ}\text{E}$ 付近から東部北太平洋の $144^{\circ}\text{W}$ 付近まで東西に幅広く分布する。その後母川方向へ北西に移動し、6・7月にはベーリング海にも多くの魚が入るものと考えられる。Neave *et al.* (1976)も述べているように、6月に北海道沖で放流された1尾はこのパターンから大きく外れているように見える。近年の再捕は、 $180^{\circ}$ から $170^{\circ}\text{W}$ の中部北太平洋から放流されたものが含まれており、これにより春の北太平洋の分布が東西に連なった幅広いものであることが明らかになった。

アナディール河地域へ向かうシロザケ（図16）の海洋分布に関する知見は、1971年以前のデータによる知見から変化はない。この系群は4・5月にはアラスカ半島南側の北太平洋に分布し、その後母川に

向かって移動する。6月にはアリューシャン列島東部付近に達し、一部がベーリング海に入っている。

北西部アラスカへ向かうシロザケ（図17）は、4・5月には45°N以北の東部北太平洋全体に広がっており、その後西へ回遊し、6月にはアリューシャン列島東部からベーリング海に入る。一部には中部北太平洋から北上する魚もあると考えられる。ベーリング海での分布は174°E以東の範囲に広がっている。本系群の分布の特徴はNeave *et al.* (1976)に示されている様に、4・5月の東部北太平洋での分布がアラスカ湾の沿岸近くにまで達していることであろう。近年の再捕情報で重要なのは、中部北太平洋とベーリング海から放流されたもので、これらによってこの系群の分布がこれまでの知見より西に広いことが示された。

南西部アラスカへ向かうシロザケ（図18）の海洋分布に関する知見は、1971年以前のデータによるものから変化がない。この系群は東部北太平洋の中央部から北西または西に向かって回遊し、ベーリング海に入る。4・5月の東部北太平洋における分布域は北西部アラスカの系群に比べると南に位置している。

中部アラスカへ向かうシロザケ（図19）の海洋分布に関する知見も、1971年以前のデータによるものと変わらない。この系群の4・5月の分布は、東部北太平洋の中でも比較的南東側に位置し、その後北西方向の母川へ向かって直線的に移動する。東部北太平洋での分布は155°W以東に限られており、ベーリング海を経由する回遊は確認されていない。

南東部アラスカへ向かうシロザケ（図20）の海洋分布に関する知見も、1971年以前のデータからのものから変化はない。この系群に関しては東部北太平洋の沖合い水域からの放流魚の再捕例は無く、これまでの系群に比較して沿岸に近い海域に分布する特徴がある。しかしながら、回帰回遊は母川方向へ直

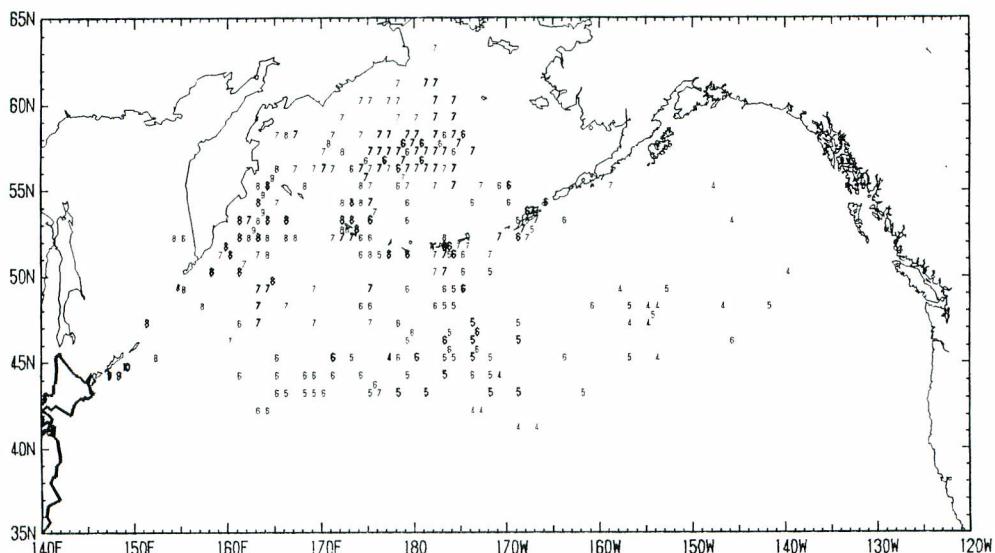
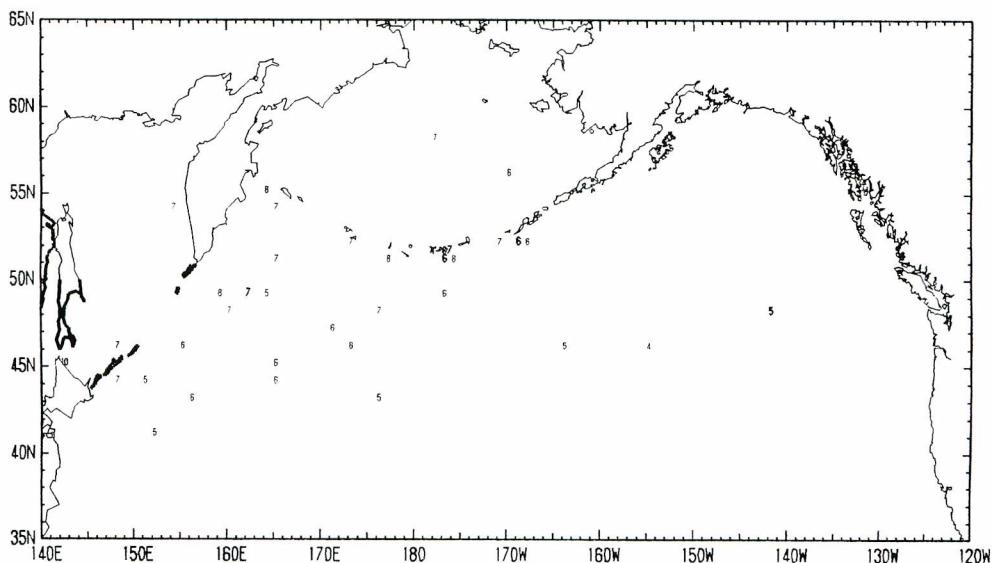
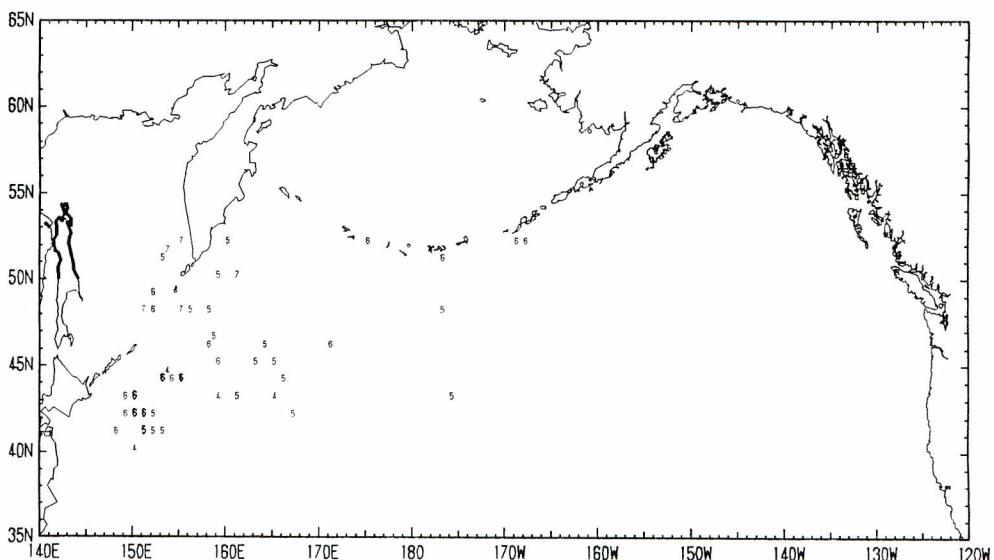


Fig. 10. Ocean migration of maturing chum salmon stocks from Japan (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 11.** Ocean migration of maturing chum salmon stocks from Kuril Islands, southern Sakhalin, and Primore (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 12.** Ocean migration of maturing chum salmon stocks from the Amur River and northern Sakhalin (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

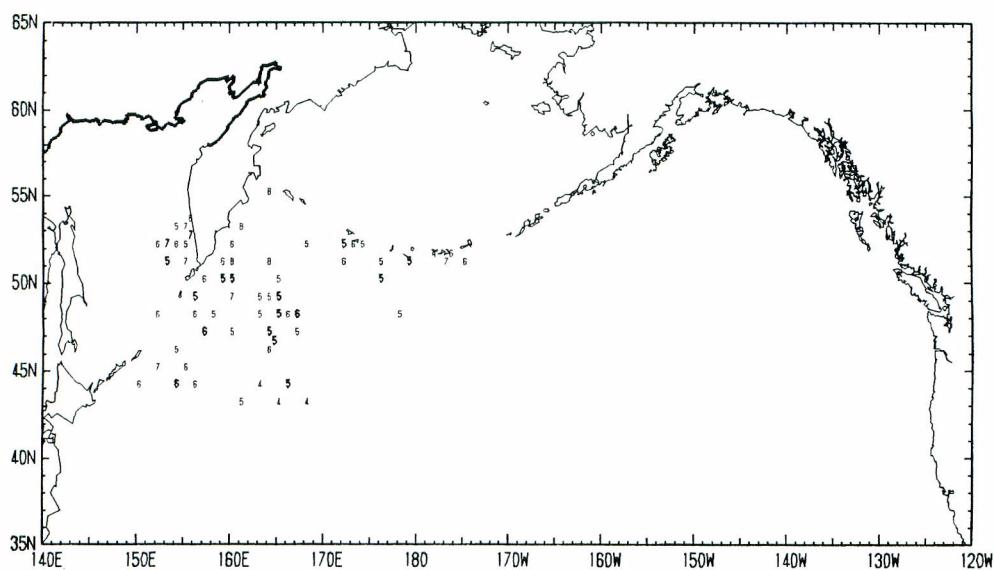


Fig. 13. Ocean migration of maturing chum salmon stocks from the Okhotsk coast (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

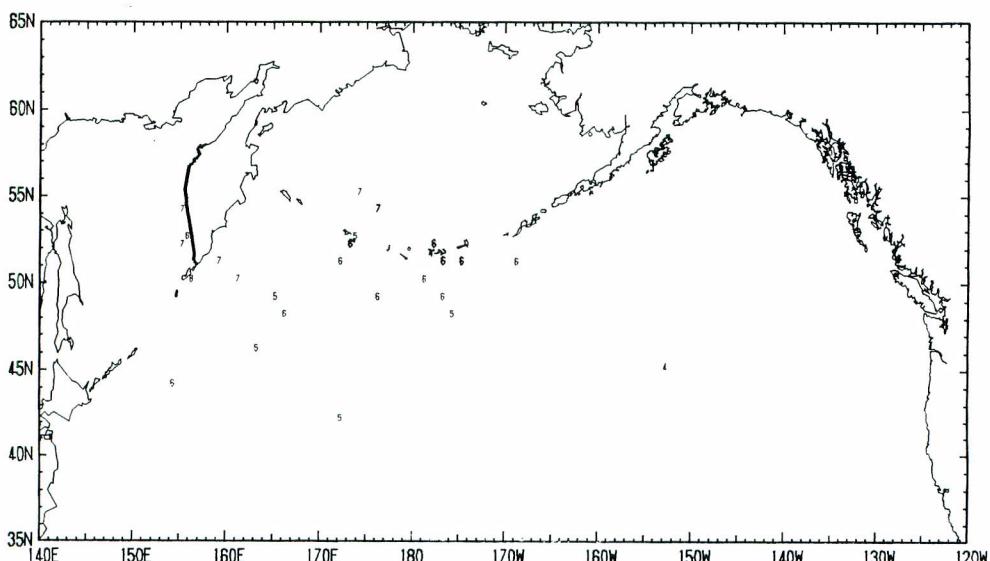


Fig. 14. Ocean migration of maturing chum salmon stocks from west Kamchatka (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

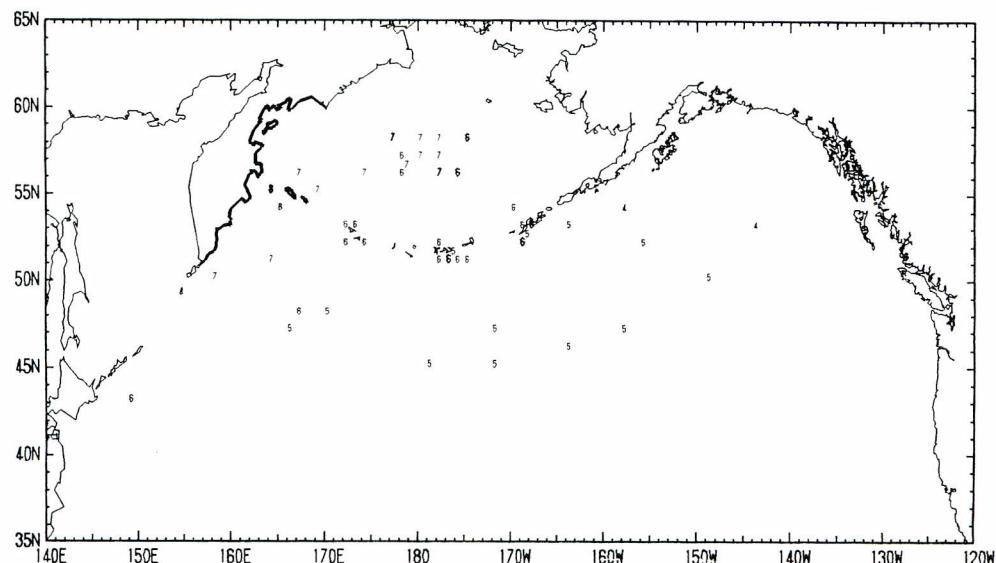


Fig. 15. Ocean migration of maturing chum salmon stocks from east Kamchatka (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

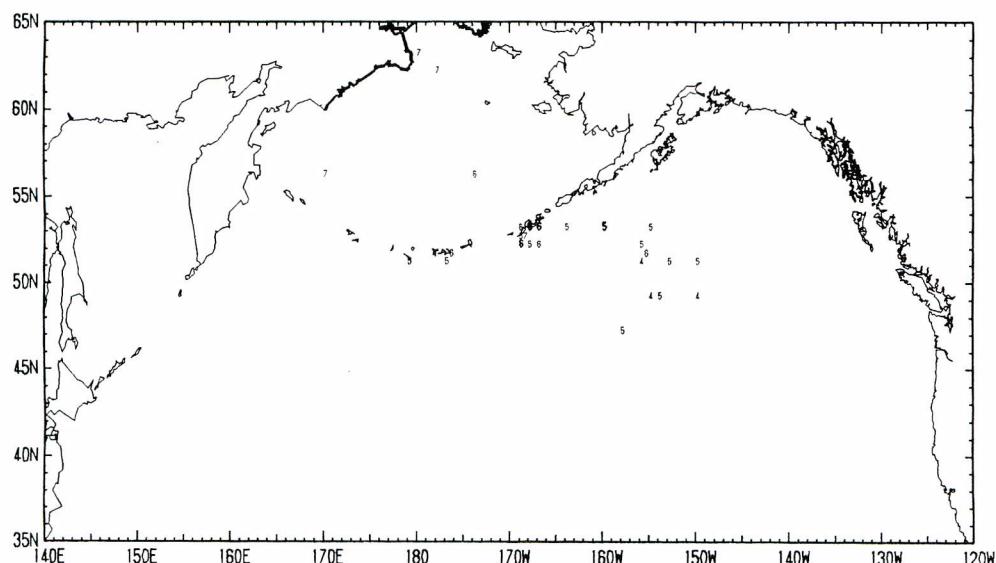
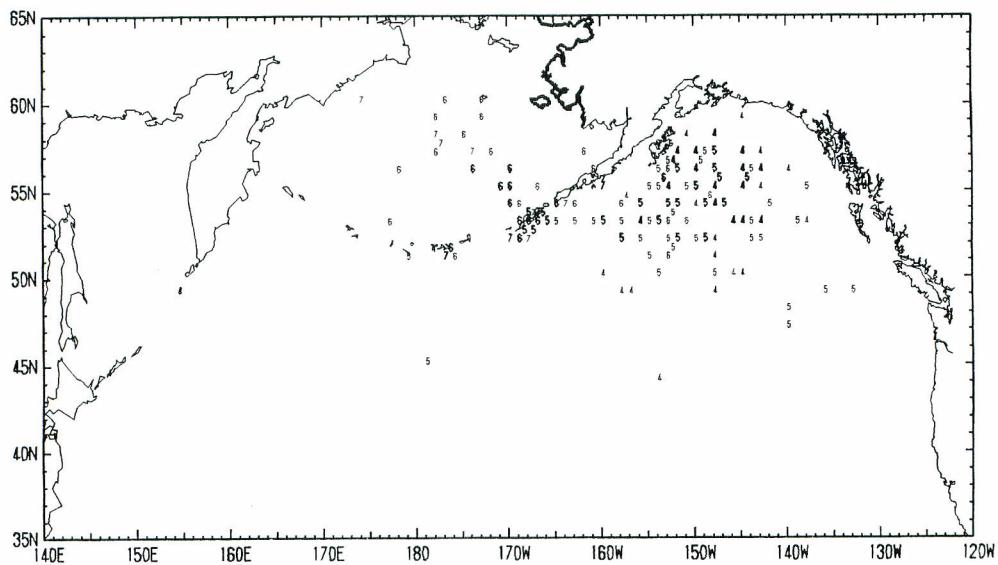
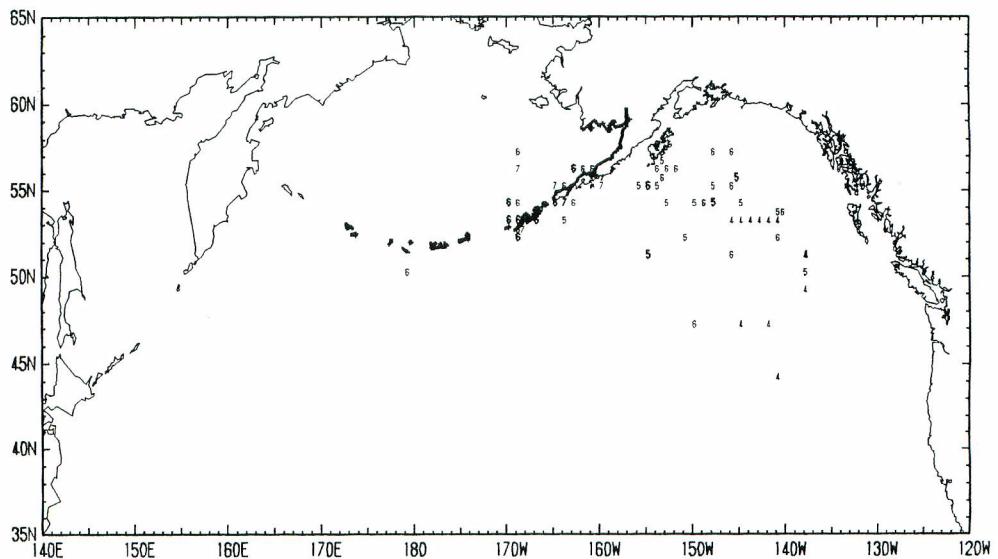


Fig. 16. Ocean migration of maturing chum salmon stocks from the Anadyr River (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 17.** Ocean migration of maturing chum salmon stocks from northwestern Alaska (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 18.** Ocean migration of maturing chum salmon stocks from southwestern Alaska (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

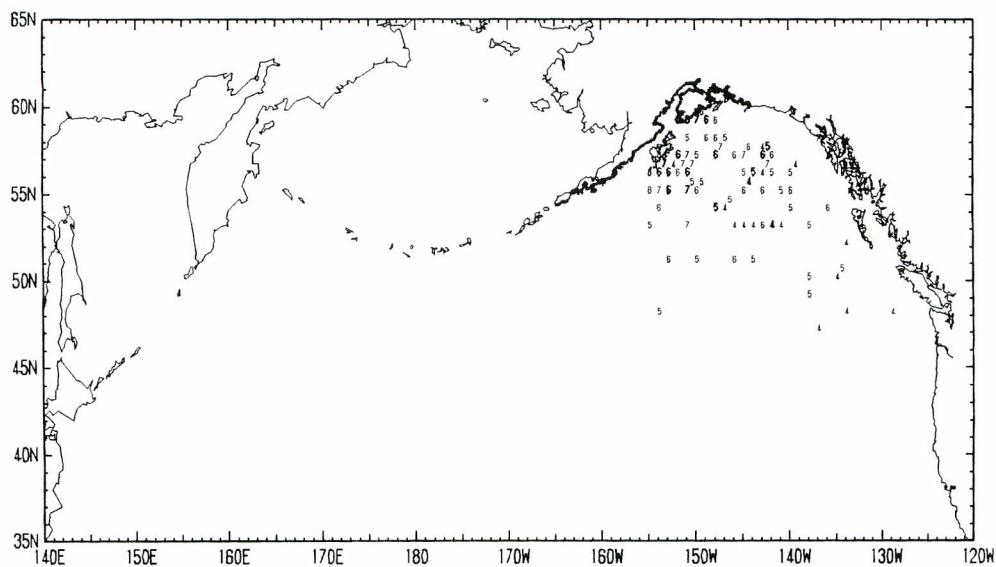


Fig. 19. Ocean migration of maturing chum salmon stocks from central Alaska (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

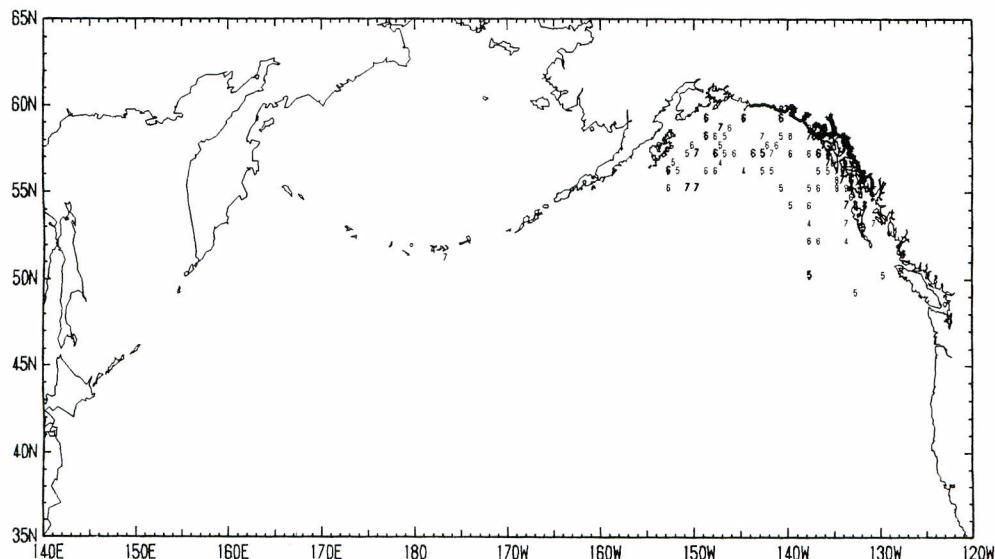
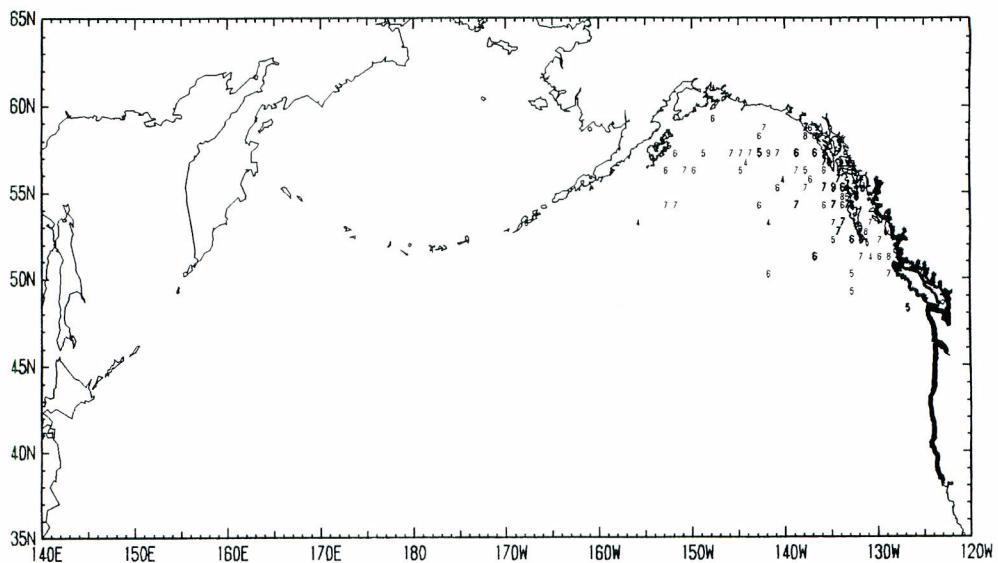


Fig. 20. Ocean migration of maturing chum salmon stocks from southeastern Alaska (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 21.** Ocean migration of maturing chum salmon stocks from British Columbia, Washington, and Oregon (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

線的に向かうものではなく、一部の魚は一旦北部のアラスカ湾に達した後、東へ向かう回遊を行うと考えられる。ベーリング海まで入る回遊は確認されていないが、7月にアリューシャン列島中部沿岸で放流された1尾の再捕例がある。

ブリティッシュ・コロンビア州・ワシントン州・オレゴン州へ向かうシロザケ（図21）の海洋分布に関する新知見はない。1971年までの再捕データで示される様に、この系群は東部北太平洋の中でも北部および東側に分布する。4～7月の間、この範囲において分布すると見なされることから、母川への移動の過程は明かではない。7月にアリューシャン列島東部で放流された魚の再捕があったが、この系群もベーリング海への回遊は確認されていない。

### 2-3. カラフトマスの海洋分布

1956年から1971年までに北太平洋で放流されたカラフトマスは、97,707尾であり、海域は北太平洋、アラスカ湾、ベーリング海、オホーツク海にわたっている（Takagi *et al.*, 1981）。千島列島付近から道東沖、東部北太平洋の比較的北米大陸沿岸部に近い海域、アリューシャン列島中央部付近の海域では、他の海域に比べて集中的な放流が行われた。逆に放流努力が少なかったのは、ベーリング海の西半分、中部北太平洋の170°Eから160°Wの海域であった。これに1972年から1991年までに行われた放流を加えると、総放流尾数は136,075尾に達した（月別の経度5度・緯度2度毎の海区別の放流尾数を付図3に示した）。この間の増加分は、170°W以西の北太平洋とベーリング海で行われたため、放流努力の分布は全海域にかなり均一に広がった。1971年以前の放流からは4,002尾の沿岸再捕があった。その後1972年から1991年までに放流したカラフトマスから183尾の再捕が追加され、このうち156尾はアジアでの再捕で

あった。

北海道へ向かうカラフトマス（図22）は、北海道東沖、千島列島近海から東は西部北太平洋の $174^{\circ}\text{E}$ まで分布する。4・5月の放流魚は比較的北海道に近い海域で放流されており、6・7月には北上し東西に広く分布する。新たな再捕データが加わったことにより、1971年以前のデータから推定された分布域より経度約 $10^{\circ}$ 東へ広がった。

千島列島・南サハリン・沿海州へ向かうカラフトマス（図23）は、北海道へ向かう系群と同様の分布域を示すが、南サハリンで再捕された1尾の放流地点はアリューシャン列島の南側に位置していた。今回の新規データの追加により、 $47^{\circ}\text{N}$ 以南の $160^{\circ}\text{E}$ から $171^{\circ}\text{E}$ の間の西部北太平洋での分布が確認され、これまでの知見より沖合いに張り出していることが明らかになった。

アムール河・北サハリンへ向かうカラフトマス（図24）に関する再捕情報は少ないが、分布範囲は概ね前述の2系群のそれと同様であると考えられた。新規データの追加により沖合いへの分布の張り出しが確認された。

オホーツク海北部沿岸へ向かうカラフトマス（図25）の分布域も前記3系群と同様であると考えられる。しかしながら、この系群のカラフトマスは北上が速く、6月にはかなりの数が千島列島を越えてオホーツク海へ入り、7月には全てがオホーツク海に分布すると考えられる。この系群の海洋分布に関しては、1971年以前のデータによる知見と変化はない。

西カムチャツカへ向かうカラフトマス（図26）は、5・6月に中部千島列島の南側海域から $180^{\circ}$ 付近の西部・中部北太平洋に分布する。7月には東北東に移動し一部がオホーツク海に入る。近年の再捕データの追加により、分布域は経度約 $15^{\circ}$ 東側に広がった。

東カムチャツカへ向かうカラフトマス（図27）は、5・6月には中部千島列島南側の $155^{\circ}\text{E}$ からアラスカ半島南側の $162^{\circ}\text{W}$ 付近までの北太平洋に東西に幅広く分布し、一部は6月にベーリング海に達し、7月には多くが北上しベーリング海に入っている。カムチャツカ半島南東部の海域での分布が確認されていないが、この海域からの放流数はかなり少ないので、北上ルートがアリューシャン列島中部に集中するとは断言できない。1971年までのデータによる知見では、本系群は5・6月にアリューシャン水域および東部北太平洋西部に分布し、母川へ向かってベーリング海を北西へ移動するとされ、中部千島列島の南側の海域からの放流魚の再捕は、異常な例であると考えられていた。しかし、今回の新知見により東部北太平洋西部と中部千島列島南側の海域との分布が連続していることが明らかになった。

アナディール河地域へ向かうカラフトマス（図28）の海洋分布に関する知見は以前から乏しく近年も追加データは得られていない。この系群の分布について分かっていることは、6月にアリューシャン列島付近に分布することだけである。

北西部アラスカへ向かうカラフトマス（図29）は、6・7月にはベーリング海、アリューシャン列島付近と、はるか南の $43^{\circ}\text{N}$ 付近の中部北太平洋に分布する。また、4月に東部北太平洋の東南部から放流された魚がこの地域で再捕されている。Takagi *et al.* (1981)ではこの魚は正常な分布域を越えていると考えているが、その根拠は明瞭でない。本系群では中部北太平洋から放流された1尾の再捕が新知見である。

南西部アラスカへ向かうカラフトマス（図30）は、6月には $45^{\circ}\text{N}$ 付近の中部北太平洋と東部北太平洋西部から北のアリューシャン列島付近まで分布し、ベーリング海へ入るのは7月になると考えられる。分布域は前述の北西部アラスカに向かう系群と同様であるが、移動時期には明かな遅れがある。本系群に関しても中部北太平洋に分布する1尾の情報が新知見であり、これにより中部北太平洋が分布域とし

て無視できないことが示された。

中部アラスカへ向かうカラフトマス（図31）は、4・5月に東部北太平洋南東部に分布し、季節が進むに従って分布域は西または母川方向の北西へ移動する。近年のデータによって6月にかなり南の海域に分布することが明らかになり、6月の分布はアラスカ湾の沿岸近くから42°N付近までの南北に広い範囲におよぶことが明らかになった。

南東部アラスカへ向かうカラフトマス（図32）に関する知見には変化がない。4・5月に東部北太平洋南部に分布し、時期の推移につれ北または北西に移動する。一部は6・7月にアラスカ湾付近まで北上し、その後母川方向へ東進する様である。

ブリティッシュ・コロンビア州へ向かうカラフトマス（図33）に関する知見にも変化はない。4・5月に東部北太平洋南東部に分布し、その後全体に北西方向へ移動し、一部は母川のある地域を通り過ぎてアラスカ湾まで北上する様である。

ワシントン州・オレゴン州へ向かうカラフトマス（図34）に関する再捕情報は少なく、近年のデータ追加もない。限られた情報であるが、ブリティッシュ・コロンビア州の沖合いに分布することが示されている。

#### 2-4. ギンザケの海洋分布

1956年から1971年までに北太平洋で放流されたギンザケは5,640尾で、放流の多くは180°以西の中部・東部北太平洋で行われた(Godfrey *et al.*, 1975)。1972年から1991年までに行われた放流を加えると、総

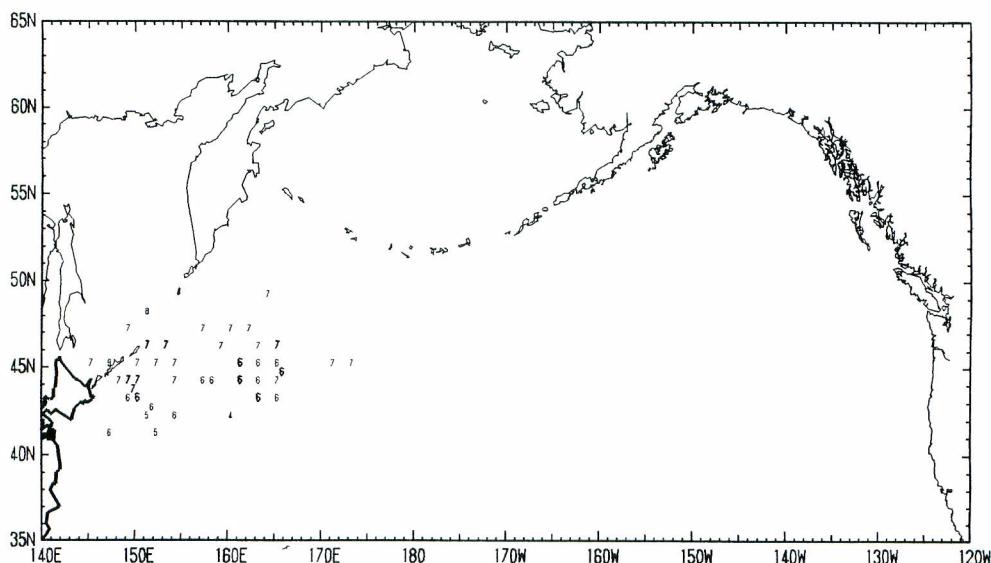


Fig. 22. Ocean migration of maturing pink salmon stocks from Hokkaido (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

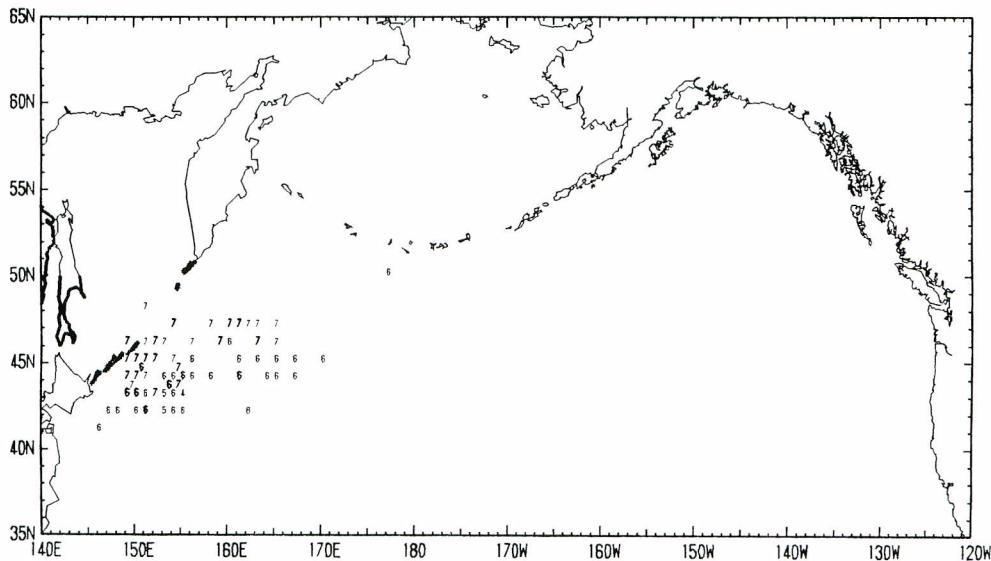


Fig. 23. Ocean migration of maturing pink salmon stocks from Kuril Islands, southern Sakhalin, and Primore (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

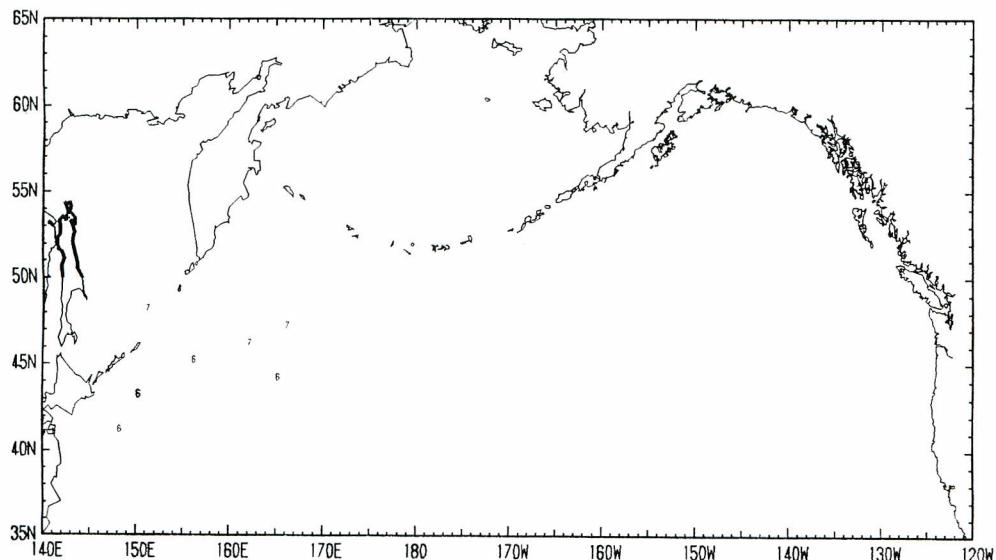
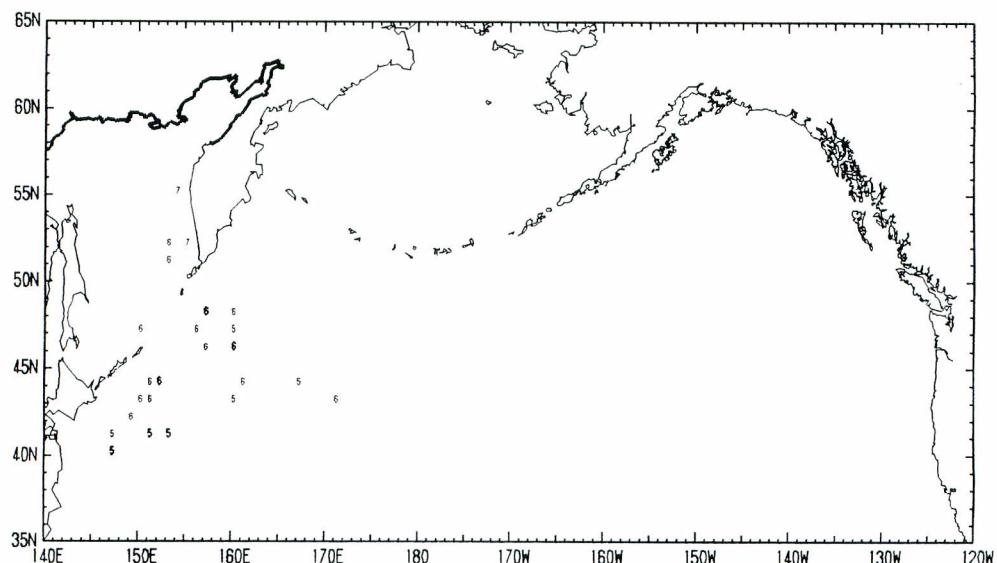
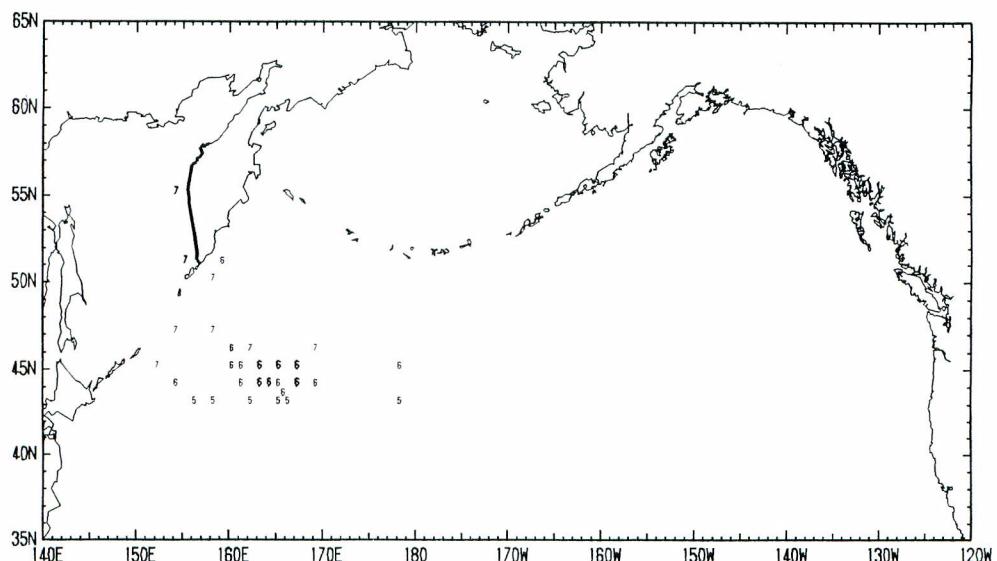


Fig. 24. Ocean migration of maturing pink salmon stocks from the Amur River and northern Sakhalin (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 25.** Ocean migration of maturing pink salmon stocks from the Okhotsk coast (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 26.** Ocean migration of maturing pink salmon stocks from west Kamchatka (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

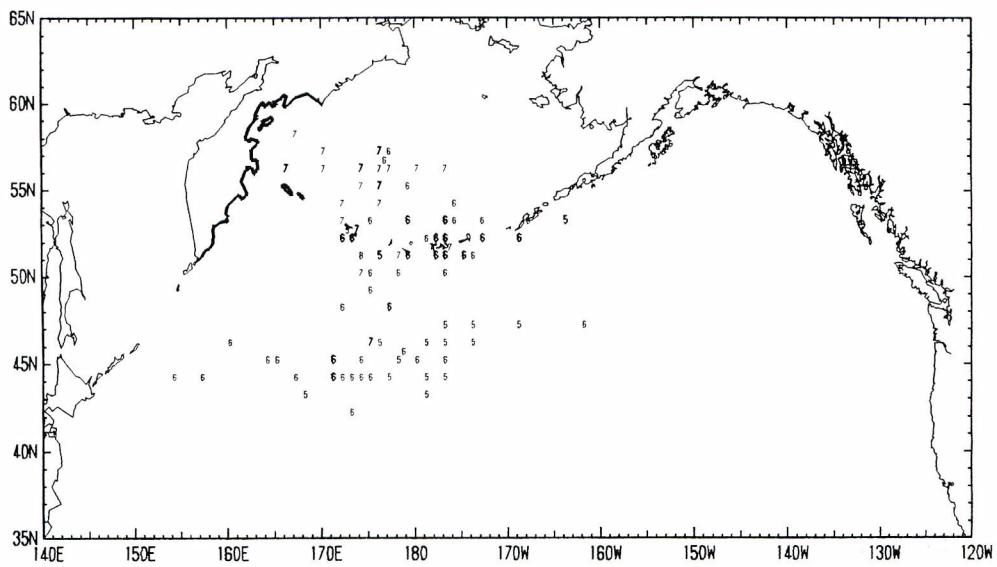


Fig. 27. Ocean migration of maturing pink salmon stocks from east Kamchatka (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

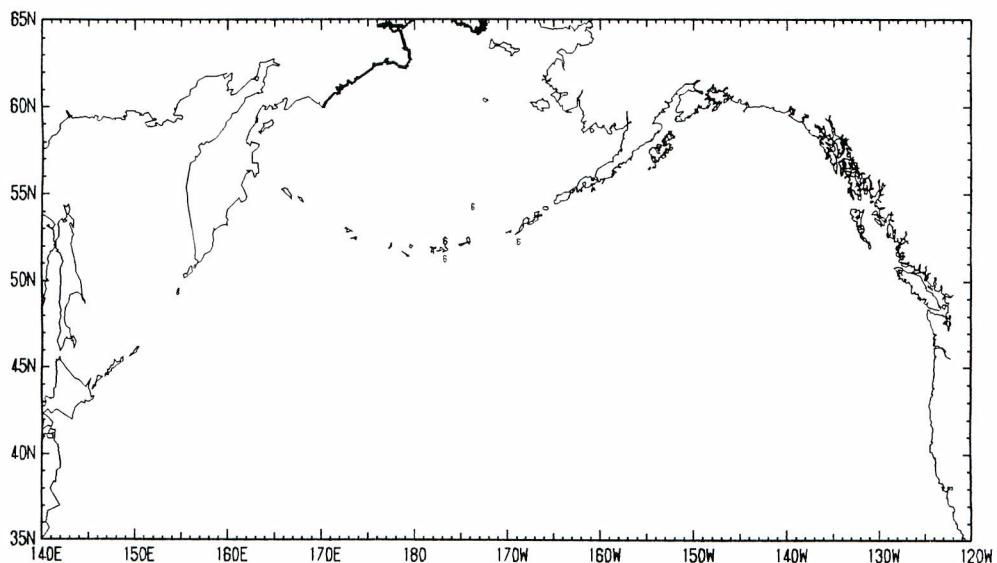


Fig. 28. Ocean migration of maturing pink salmon stocks from the Anadyr River (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

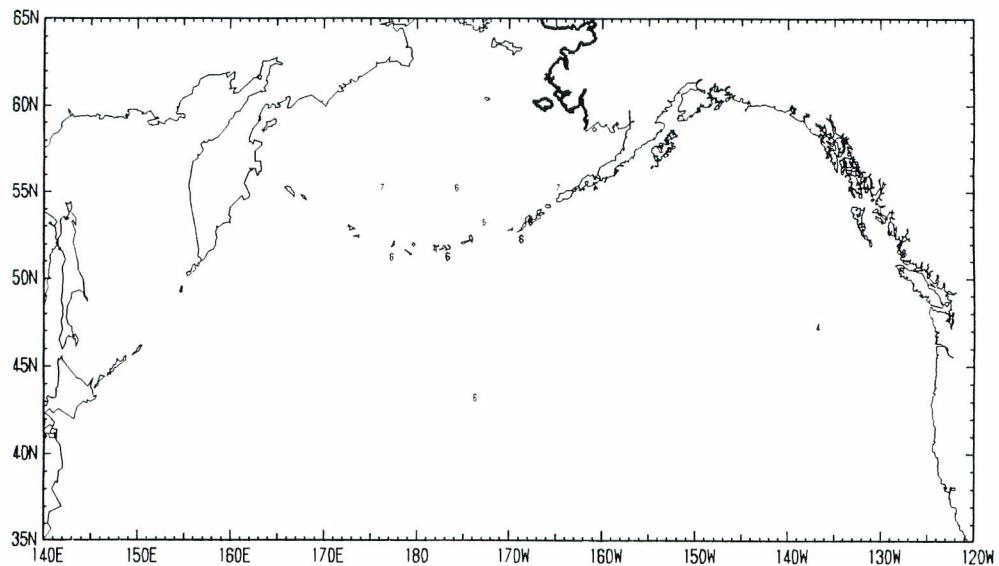


Fig. 29. Ocean migration of maturing pink salmon stocks from northwestern Alaska (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

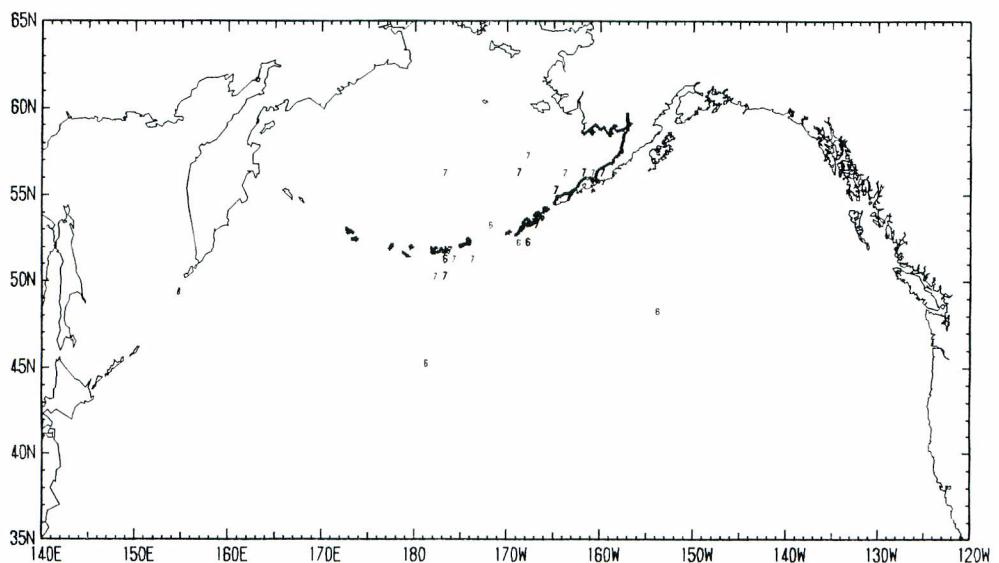
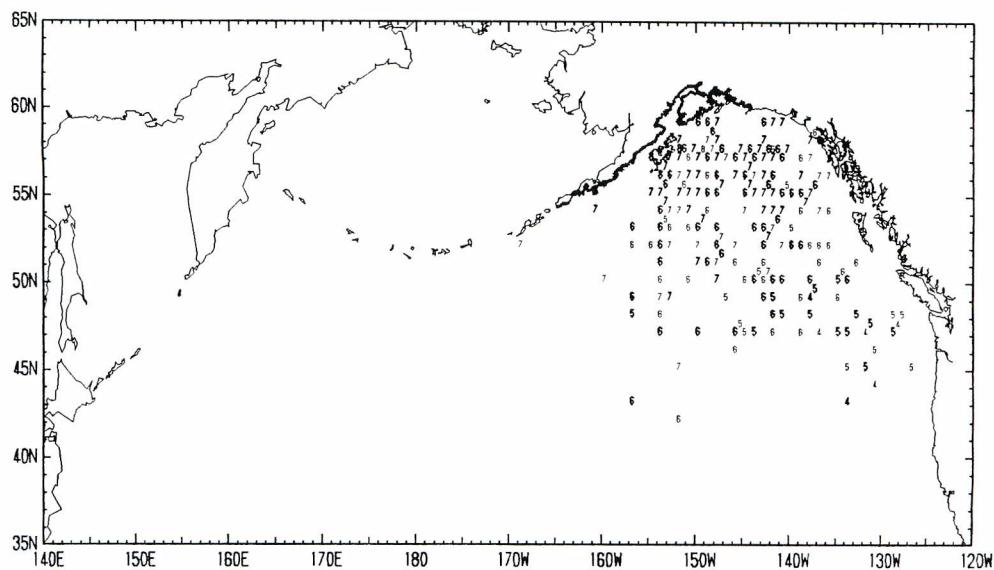
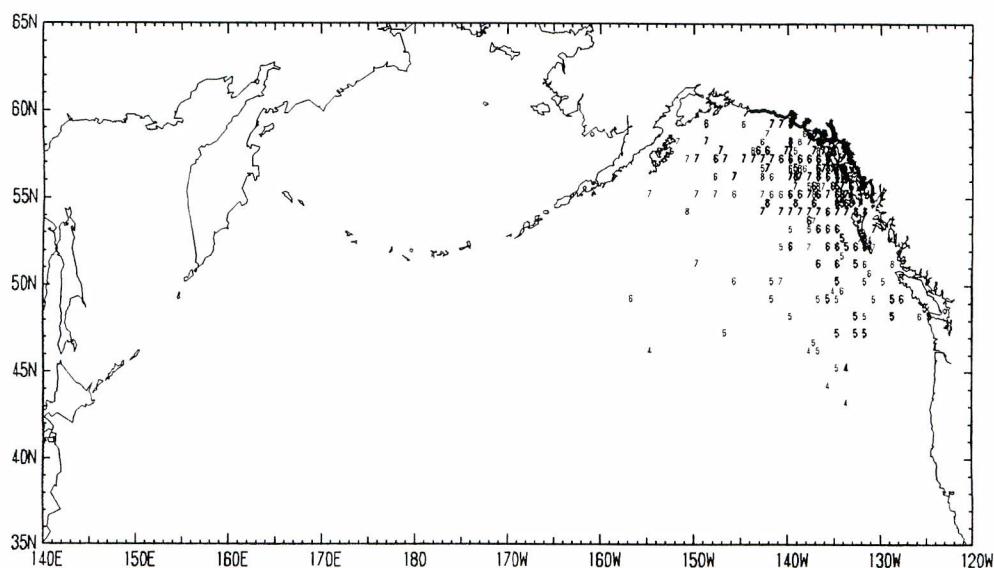


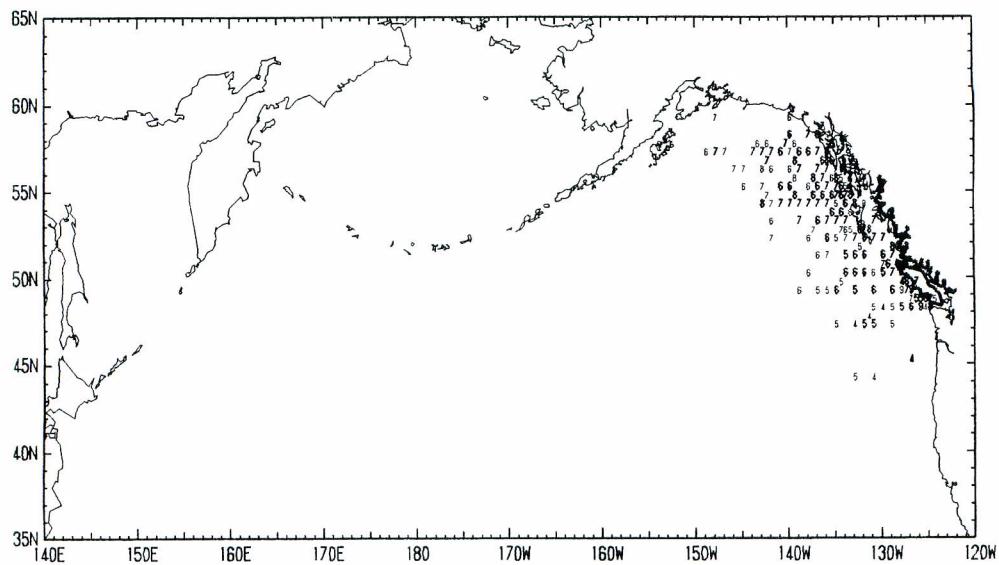
Fig. 30. Ocean migration of maturing pink salmon stocks from southwestern Alaska (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



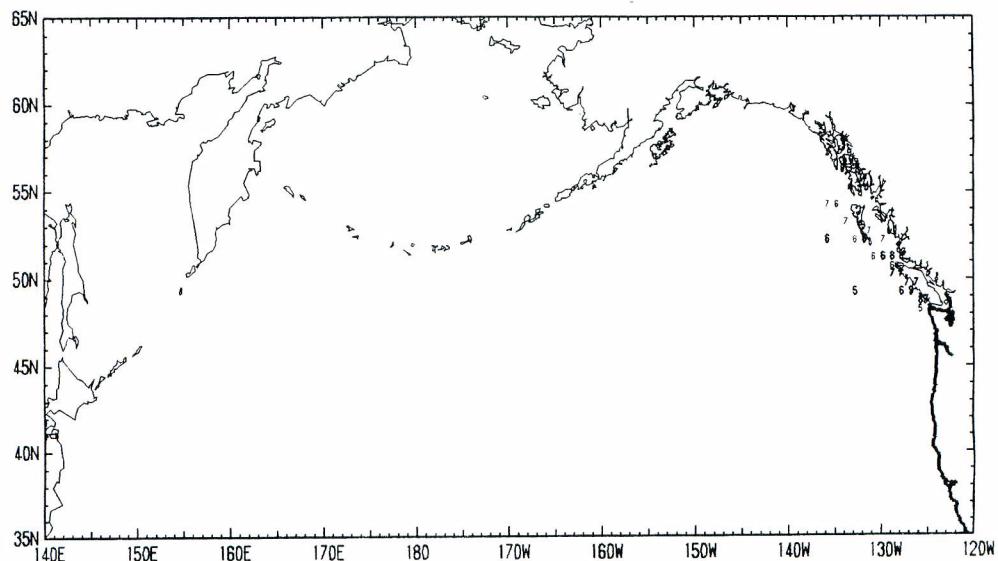
**Fig. 31.** Ocean migration of maturing pink salmon stocks from central Alaska (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 32.** Ocean migration of maturing pink salmon stocks from southeastern Alaska (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 33.** Ocean migration of maturing pink salmon stocks from British Columbia (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 34.** Ocean migration of maturing pink salmon stocks from Washington and Oregon (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

放流尾数は15,671尾に達した(月別の経度5度・緯度2度毎の海区別の放流尾数を付図4に示した)。1971年以前の放流からは800尾の沿岸再捕報告があった。1972年から1991年の放流魚からは94尾の再捕が追加された。近年の放流は主として中部・西部北太平洋で行われたが、中部北太平洋の175°Wから160°Wの海域からの放流は皆無であった。

オホーツク海および日本海に面したアジアへ向かうギンザケ(図35)は、5・6月には160°Eから175°Wの北太平洋の45°N以南の水域に分布し、その後北西方向へ移動する。近年の情報により中部・西部北太平洋での分布が明らかになった。

東カムチャツカおよびアナディール河地域へ向かうギンザケ(図36)は、6月には170°Eから173°Wの北太平洋の47°N以南に分布し、母川方向の北西へ移動し、8月には概ね沿岸域に達する。この系群に関しても近年の情報によって中部北太平洋での分布が確認された。

ベーリング海に面したアラスカへ向かうギンザケ(図37)の海洋分布は、177°Eから145°Wの広範な範囲におよぶことが明らかになってきた。これまで、この系群の分布はアリューシャン列島沿いを除いて東部北太平洋であると考えられてきたが、アジアの系群と同様に中部北太平洋に分布することが明らかになった。

アラスカ湾に面した北米各地へ向かうギンザケ(図38)の海洋分布に関する知見の変化はない。この系群の分布域は、東部北太平洋全域とアリューシャン列島沿いにおよぶものの、中部北太平洋への分布の張り出しが認められない。

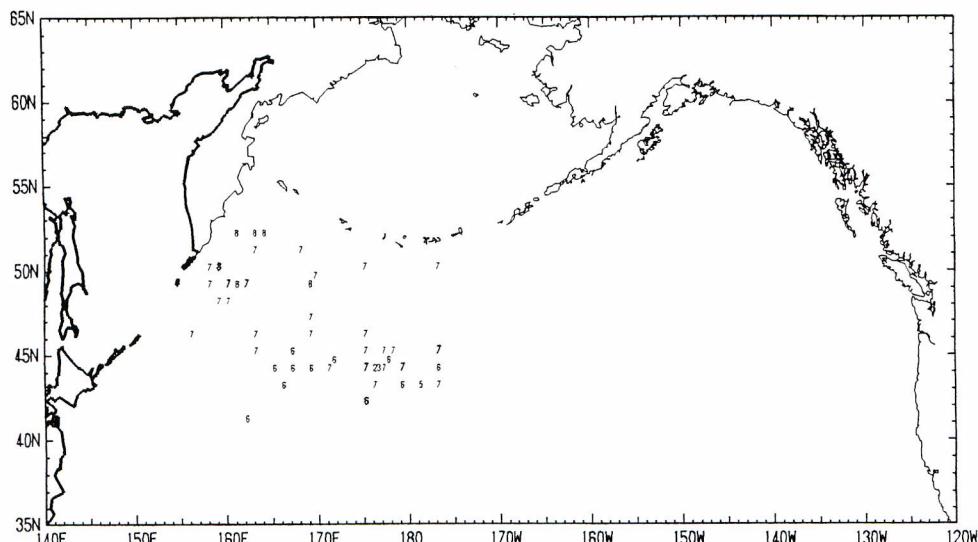
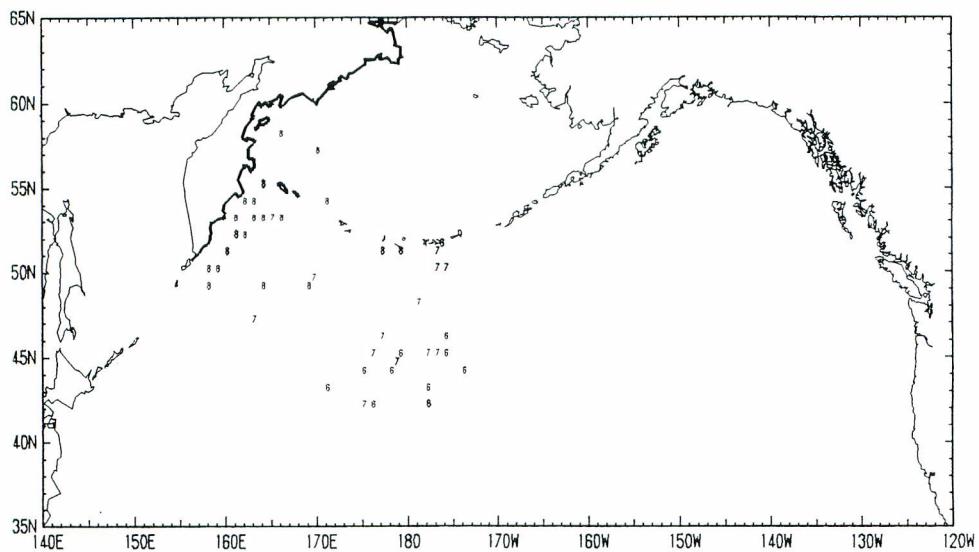
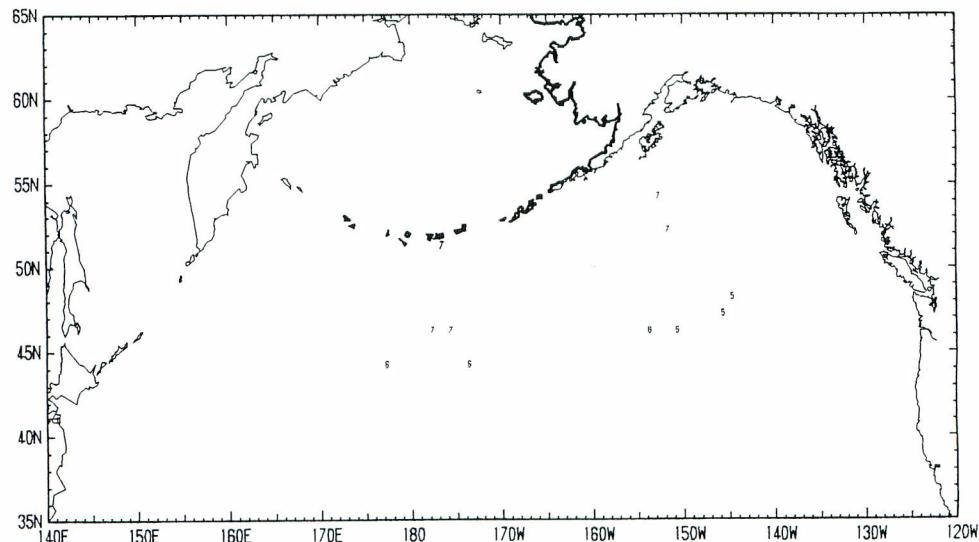


Fig. 35. Ocean migration of maturing coho salmon stocks from the Asian coast facing the Sea of Okhotsk and the Sea of Japan (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 36.** Ocean migration of maturing coho salmon stocks from the Asian coast facing the North Pacific and the Bering Sea (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.



**Fig. 37.** Ocean migration of maturing coho salmon stocks from the Alaska coast facing the Bering Sea (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

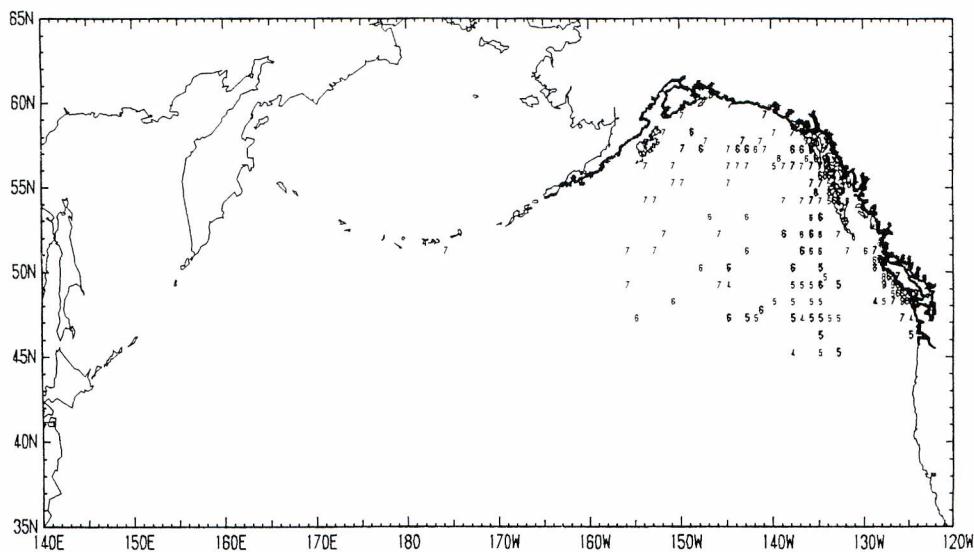


Fig. 38. Ocean migration of maturing coho salmon stocks from the North American coast facing the North Pacific (shown by the bold coastline) as indicated by tagging. The numerals show the month and location of tagging. Bold numerals indicate multiple recoveries.

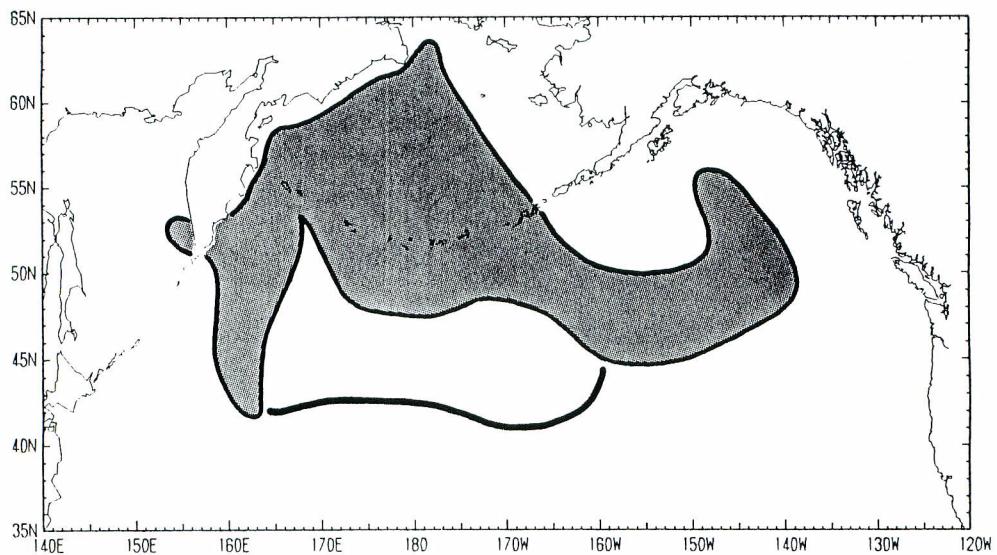
## 2-5. 海洋分布に関する新知見の要約

今回新たに追加された再捕情報により、いくつかの系群で海洋分布の知見が更新された。それらを要約すると以下の様になる。

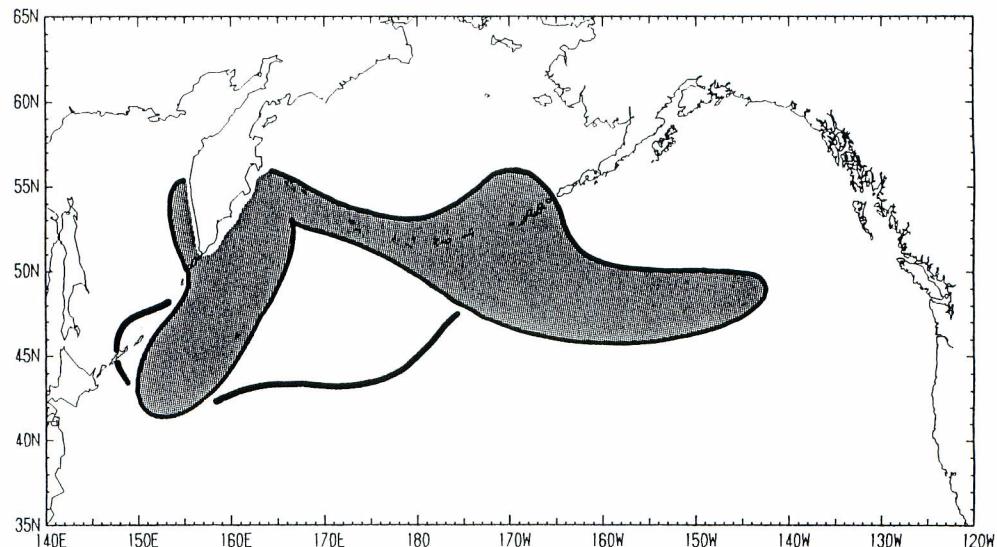
ベニザケに関する新知見は、1972年から1991年の間に放流数が増加した中部北太平洋からの放流魚の再捕によるものであった。西カムチャツカのベニザケの分布域がわずかに南東に拡大し、南西部アラスカのベニザケに関しては中部北太平洋での分布範囲が緯度で約2度南下した。

シロザケに関する新知見は、主に1972年から1991年の間に放流努力が投下された中部北太平洋とベーリング海に分布する系群に見られた。日本系シロザケに関しては中部北太平洋の情報が充実し、これまでにも多くの放流が行われ、アムール河・北部サハリンおよびオホーツク海北部沿岸のシロザケの分布域とされていた西部北太平洋にも分布することが明らかになった(図39)。千島列島・沿海州・南サハリンのシロザケでは、これまで特殊な例と考えられてきた西部北太平洋での分布が、中部北太平洋での情報の充実により、東西に幅広く連なった分布の西端と考えた方が自然であることが示された(図40)。また、北西部アラスカのシロザケでは、分布域がこれまで考えられてきたものより西に広い可能性が示された。

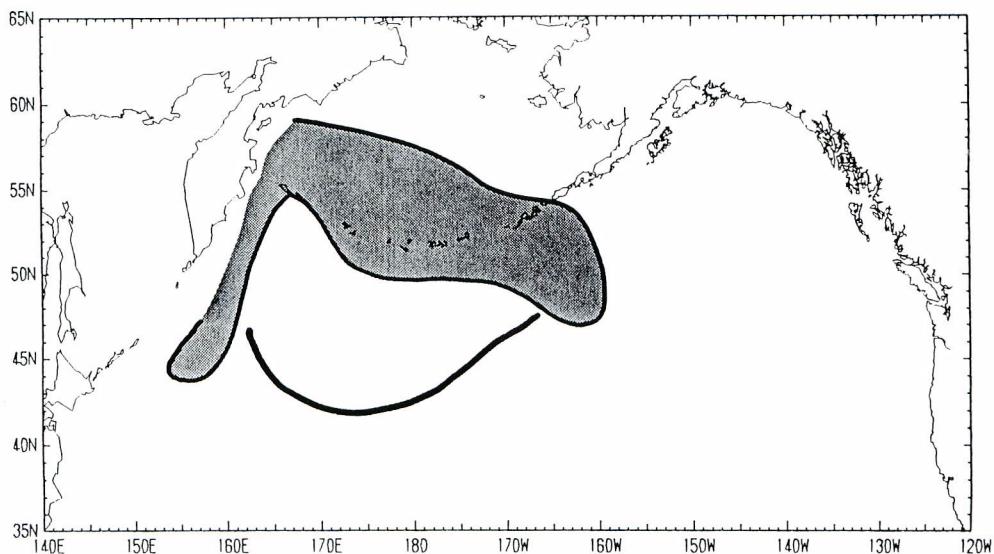
カラフトマスの分布に関する新知見は、1972年以降に充実した北太平洋中央部での放流から得られたものが多かった。これにより、北海道から西カムチャツカのアジア各系群の分布域が東に広いことが分



**Fig. 39.** Enlargement of known distribution area of maturing chum salmon from Japan based on the tag data. Dark stippled area shows the distribution area based on the tag data from 1956 to 1971 and light stippled area shows the additional distribution area indicated from the recent tag data.



**Fig. 40.** Enlargement of known distribution area of maturing chum salmon from Kuril Islands, southern Sakhalin, and Primore based on the tag data. Dark stippled area shows the distribution area based on the tag data from 1956 to 1971 and light stippled area shows the additional distribution area indicated from the recent tag data.



**Fig. 41.** Enlargement of known distribution area of maturing pink salmon from east Kamchatka based on the tag data. Dark stippled area shows the distribution area based on the tag data from 1956 to 1971 and light stippled area shows the additional distribution area indicated from the recent tag data.

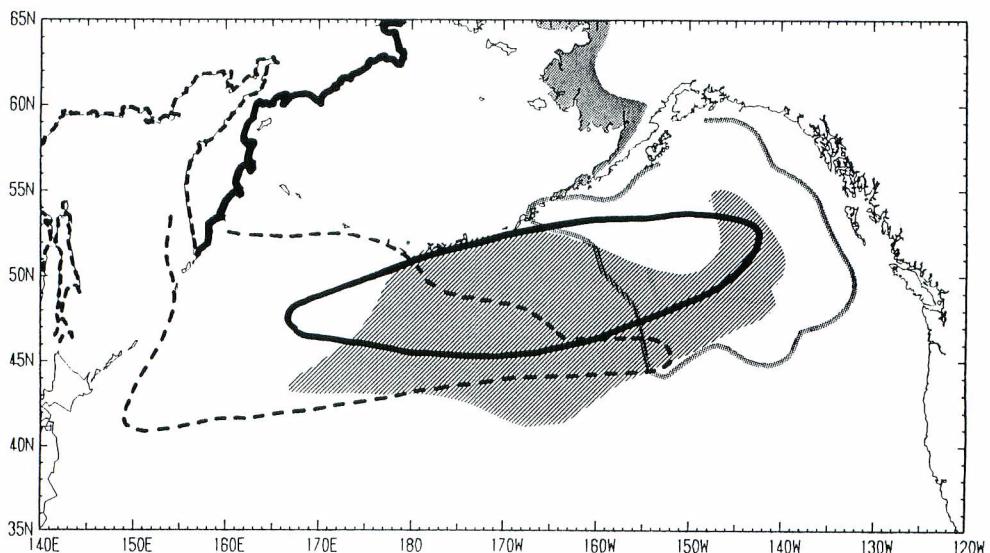
かった。東カムチャツカ系群については、北太平洋での東西の分布が連続したものであることが明らかになった（図41）。ベーリング海に面したアラスカの系群は中部北太平洋にも分布することが明らかになった。

ギンザケの海洋分布に関する新知見は、全て中部北太平洋からの放流魚の再捕によるものであった。これまでにも商業漁獲や調査船漁獲からこの海域でのギンザケの分布が知られてきた。鱗相分析による起源判別も試みられてきたが（Walker, 1993）、近年の標識再捕情報により、この海域には少なくともアジアの系群とベーリング海に面したアラスカの系群が分布することが明らかになった。

この様に、1972年以降の放流努力分布の変化により、多くの系群にとって情報が空白であった中部北太平洋での知見が充実した。その中で再捕数が倍以上に増加した日本系シロザケは、1971年までの知見で他の地方系群が分布すると考えられてきた海域にも分布することが明らかになった。これについては3. でさらに検討する。

## 2-6. 考察

今回、新たな再捕データを追加して整理したサケ属数種の海洋分布は、各魚種の各系群が固有の分布域・回帰回遊ルートを持ち、それらの分布域がお互いに大きく重なり合っていることをあらためて示した。系群の混合については以前から明らかにされている様に（Neave, 1964; Royce *et al.*, 1968）、例えば日本系シロザケ成熟途上魚の4・5月の分布域には、東カムチャツカ系シロザケの分布域が大きく重なっており、西側ではさらにアムール河・サハリン・オホーツク海沿岸の各系群との重なりが見られ、東側では北米大陸の各系群の分布域と重なっている（図42）。6月も日本系シロザケの分布域の北部は、



**Fig. 42.** Distribution overlap in April and May of maturing chum salmon originated from Japan (shaded area), Russian coast facing the Sea of Okhotsk and the Sea of Japan (dotted line), Russian coast facing the North Pacific and the Bering sea (bold line) Alaska coast facing the Bering Sea (light stippled line), and the North America facing the North Pacific (dark stippled line).

東カムチャツカ系シロザケと共に北上しており、さらに、北部ではベーリング海に面したアラスカの各系群ともオーバーラップしている。また、オホーツク海に面したロシア沿岸の各系群も、日本系の分布域の西側から中央部にかけての海域に分布している。7月に入っても混合状態は継続している。同様に、ベニザケでも東部北太平洋において北米各地の系群の混合状態が示されており、また、カラフトマスでは中部北太平洋において、ベーリング海に面したロシアと北米の系群、さらにはオホーツク海沿岸に回帰する系群も交えた混合分布が存在する。

この様に各魚種の各系群は複雑に入り組んで分布しているが、各系群は個別の回帰ルートにより母川付近に回遊していく。このため、同じ時期に同じ海域に分布する魚であっても全体的な移動方向は異なり、あるいは移動のペースが異なっている。4・5月から6月にかけては、日本系シロザケ成熟途上魚のうち東部北太平洋に分布するものは西へ移動する(図43)。同じ海域に分布する西部アラスカ沿岸に向かう系群も同様に西へ移動すると思われるが、中部アラスカからオレゴン州の河川に回帰する北米のシロザケ各系群は、逆に東あるいは北東へ移動するであろう。さらに、西部・中部北太平洋に分布する日本系シロザケは、東カムチャツカ系シロザケと共に北上あるいは北西へ向かうが、オホーツク海沿岸からサハリン・アムール河の各地域へ向かうシロザケはより西方へ向かわなければならない。6月から7月、日本系シロザケのうち西側に分布するものは北上し、東側に分布するものは幾分西へ向いながら北上してベーリング海に入るであろうが、同じ時期に西側で重複して分布しているオホーツク海沿岸に向かうシロザケは西方へ移動している(図44)。また、ベーリング海に入った西部アラスカ系のシロザケは、母川方向の東への移動が卓越してくるであろう。7月から8月、日本系シロザケはカムチャツカ半島東

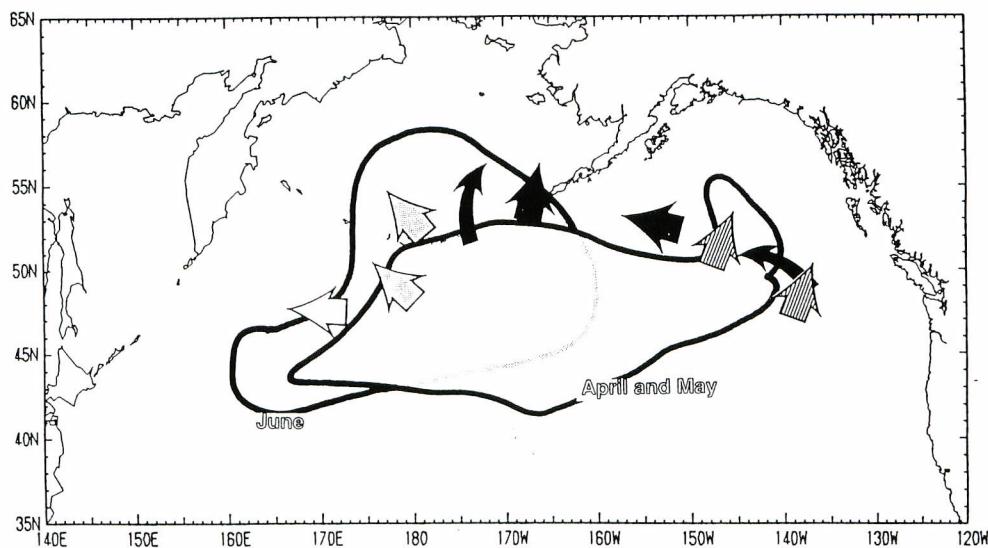


Fig. 43. Distribution areas of Japanese chum salmon in April, May, and June and migratory directions of maturing chum salmon from Asian and North American coasts.

- ➡: Asian coast facing the Sea of Okhotsk and the Sea of Japan.
- ➡: Asian coast facing the North Pacific and the Bering Sea.
- ➡: North American coast facing the Bering Sea.
- ➡: North American coast facing the North Pacific.

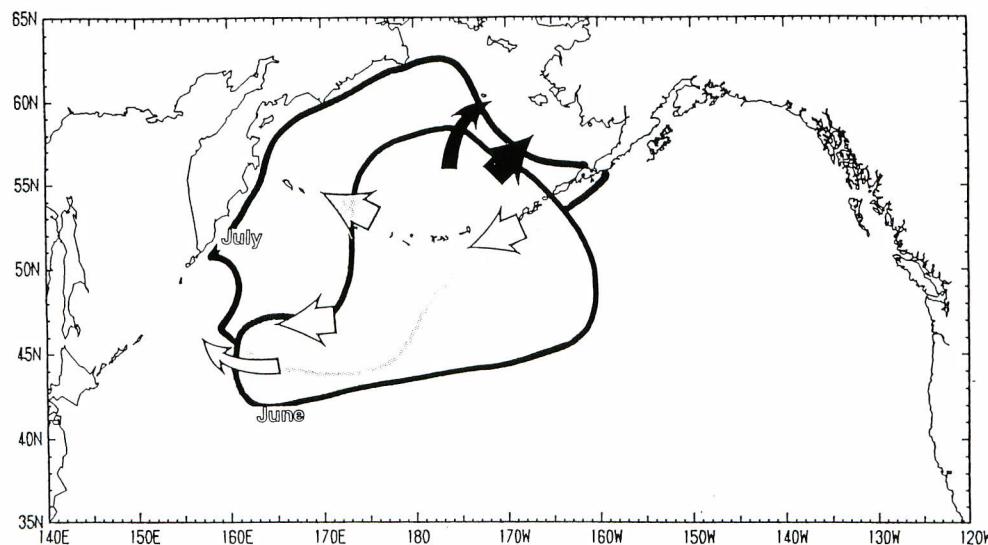
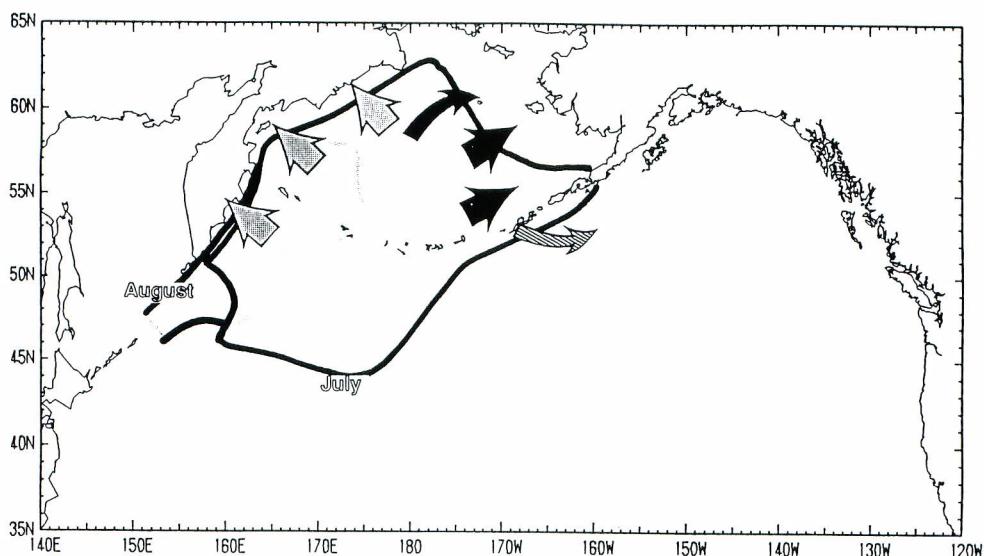


Fig. 44. Distribution areas of Japanese chum salmon in June and July and migratory directions of maturing chum salmon stocks from Asian and North American coasts.

- ➡: Asian coast facing the Sea of Okhotsk and the Sea of Japan.
- ➡: Asian coast facing the North Pacific and the Bering Sea.
- ➡: North American coast facing the Bering Sea.
- ➡: North American coast facing the North Pacific.



**Fig. 45.** Distribution areas of Japanese chum salmon in July and August and migratory directions of maturing chum salmon stocks from Asian and North American coasts  
 ↗: Asian coast facing the Sea of Okhotsk and the Sea of Japan.  
 ↘: Asian coast facing the North Pacific and the Bering Sea.  
 ↙: North American coast facing the Bering Sea.  
 ↖: North American coast facing the North Pacific.

岸から千島列島沿いに日本へ向かって南下を開始するが、春から行動を共にしてきた東カムチャツカ系シロザケはそのまま北西方向の母川へと向かう（図45）。

北太平洋でのサケ属魚類の回遊機構を考える上で問題となるのは、この様な系群の混合と彼らがそれぞれに固有の回帰ルートを示すことである。一つの系群の移動に関して説明可能な機構が考えられても、それが同時に分布する同じ種の別の系群の行動も説明できるものでなければならない。実際の各系群の分布域は、ここで標識放流データから示されたものより広いであろうから、各系群の混合は上で述べたよりも複雑であろう。

### 3. 日本系シロザケの資源量増大と分布の拡大

前節で示したように、最新の再捕データの整理から日本系シロザケ成熟途上魚の一部は4・5月に中部北太平洋に分布しており、また、5・6月の西部北太平洋における分布についてもかなりの数の新情報が得られた。これまで中部・西部北太平洋に分布するシロザケは主にロシア起源であると考えられてきたが（Neave *et al.*, 1976）、今回のデータは、この海域が日本系シロザケ成熟途上魚にとっても重要な分布海域であることを示している。これらのことから、Yonemori (1975)の図11に対応する日本系シロザケ成熟途上魚の回遊想定図として、図46が描かれる。

しかし、このことから日本系シロザケ成熟途上魚が近年、彼らの分布域を南西に広げたと単純に考えるのは問題が残る。過去にも、1959年に西部北太平洋の $42^{\circ}31'N$ 、 $163^{\circ}54'E$ で放流されたシロザケ成熟途上魚が北海道で再捕された事例があった。この情報はこれまで半ば無視されていた形であった

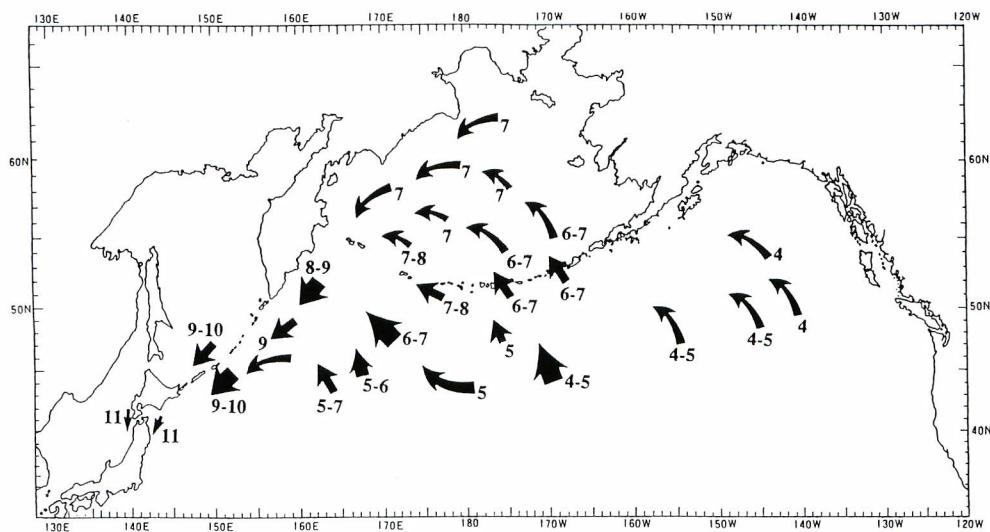


Fig. 46. Assumed schematic migration route of maturing chum salmon originating from Japan. Figures attached to arrows mean the month.

(Yonemori, 1975)が、明らかに1970年以前にも西部北太平洋にいくらかの日本系シロザケ成熟途上魚が分布していたことを示している。すなわちこれら西部・中部北太平洋は日本系シロザケにとって完全な未開地ではなかったわけである。

一方、北太平洋におけるシロザケ資源は、1970年代以降劇的な変化を被ってきた。公海におけるさけます漁業は1977年から縮小に転じ、1991年の漁期を最後に終了した。日本では1890年代にシロザケ資源の造成が始まり、1970年以降、増殖事業は飛躍的な成功を納めている(Kaeriyama, 1989)。これらに伴い、日本の沿岸におけるシロザケの年間漁獲量は、1970年の300万尾から1990年の6,200万尾へと指數的に増加している(図47)。しかし一方では、日本に回帰するシロザケ親魚の小型化が問題視されており(阿部, 1986; Kaeriyama, 1991)、他の地域に回帰するシロザケのサイズの減少も報告されている(Ishida *et al.*, 1993)。この様に、増大した資源量が海洋におけるシロザケの成長に影響していることが明らかにされつつあり、同様にこれが分布に影響している可能性について検討する必要がある。

本節では、まず西部・中部北太平洋で近年多くの日本系シロザケの分布が知られる様になったことが、過去の放流努力が少なかったことによる知見不足に起因するもので無かったことを確認し、ふ化放流による資源量の増大が分布に影響しているかを検討した。前節では過去に一部の魚種で1971年までの放流再捕データが整理されていたことから、1956-1971年と1972-1991年で分布域の比較を行った。ここでは、70年代以降のシロザケを取りまく状況変化と分布の関係を見るために、70年代以降とそれ以前での比較を行った。さらに、新たに多くの分布が見られるようになった海域から放流されたシロザケの生物学的特徴を検討した。

### 3-1. 放流再捕尾数と再捕率の変化

北太平洋の放流海域を5つに分割し(図48、海区A; ベーリング海、海区B; アリューシャン列島付

近、海区C；西部北太平洋、海区D；中部北太平洋、海区E；東部北太平洋)、また、アジア側の沿岸再捕地域を日本、ロシアI(オホーツク海と日本海に面したロシア)、ロシアII(ベーリング海と北太平洋に面したロシア)の3地域に分けた。各々の海域から放流されたシロザケの尾数と、各海域から放流されアジア大陸の沿岸3地域で再捕された尾数を1956-1970年と1971-1991年にわけて集計した(表6)。海区A、Cからの放流数は年代間で大きな差はなかったが、海区Bからの放流数は1971年以降は約1/10に減少し、海区Eからの放流も大きく減少した。一方、海区Dからの放流数は1971年以降約10倍に增加了。

1956-1970年と1971-1991年の各年代について、再捕されたシロザケの尾数を放流数で割った標識再捕率を計算した(表6)。5つの放流海域からの魚の日本沿岸での再捕率は全て、1971年以降の方が1970年以前より高かった(有意水準5%；比率の差に関する検定(応用統計ハンドブック編集委員会、1978)、いづれかの再捕尾数が5以下の場合ブートストラップ法(平松、1987；平松、1992))。一方、ロシア両沿岸での再捕率は、ほとんどの放流海域からのもので1971年以降の方が1970年以前より低かった(有意差が認められたのは、ロシアI地域で再捕された海区A、B、Cからの放流魚と、ロシアIIで再捕された海区B、Cからの放流魚)。

### 3-2. 放流魚の体長、年齢、再捕時期

70年代以降のデータから日本系シロザケの分布が明らかになった海区C、Dとそれ以外の海区A、B、Eから放流され日本で再捕されたシロザケの放流時の体長、年齢、沿岸再捕時期を整理し比較した。再捕時期は各月を15日で分けて前半・後半に区分して扱った。

海区A、B、Eからの魚の放流時の尾叉長は $563 \pm 51.2\text{mm}$ であったが、海区C、Dからの魚では $522 \pm 55.2\text{mm}$ で有意に小さかった(図49；t検定、有意水準5%)。期間を1971年以降に限定して検討しても同様に海区C、Dからの魚が有意に小さかった(図49)。再捕時期では、海区C、Dからの魚が9月後半にモードを示したのに対し、海区A、B、Eからの魚のモードは10月後半にあり、海区C、Dの魚の方が早く回帰する傾向にあった(図50)。しかし、1971年以降のデータのみで検討した場合は再捕時期のモードは共に9月後半になり、この傾向は弱くなった。年齢に関しては、両海区グループ共主体が0.3才魚で

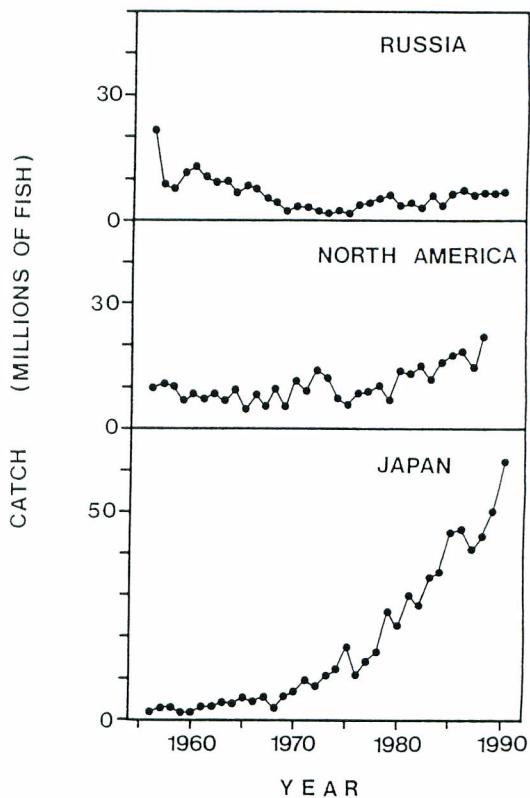


Fig. 47. Coastal commercial catch of chum salmon in Russia, North America, and Japan (unpublished data from the Pacific Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok, Russia; INPFC documents 1979, and 1980-1991; unpublished data from the Fisheries Agency of Japan, Tokyo, Japan).

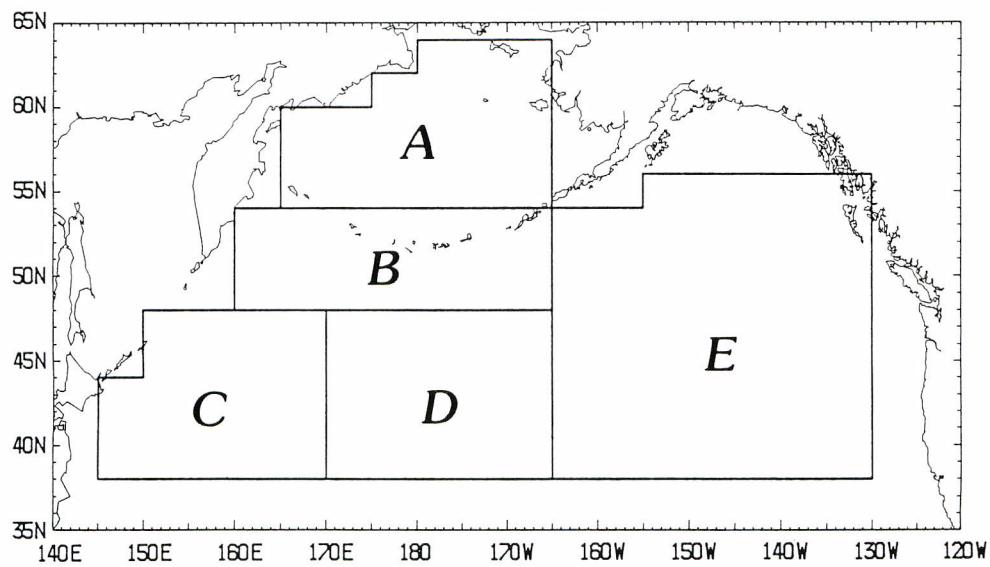


Fig. 48. General release areas (A-E) used to calculate the tag recovery rates in Table 6.

**Table 6.** Number of chum released during 1956-1970 and 1971-1991 from 5 release areas (see Figure 48) and subsequently recovered in 3 recovery areas. Russian "I" indicates a recovery area along the Russian coast facing the Sea of Okhotsk and the Sea of Japan. Russian "II" indicates a recovery area along the Russian coast facing the North Pacific and the Bering Sea. Numbers in brackets indicate recovery rates (no. recovered/no. released ; %).

Area	Release	Number	Number and rate of recoveries		
			Japan	Russian "I"	Russian "II"
A	1956-1970	7416	38 (0.51)	6 (0.08)	14 (0.19)
	1971-1991	9301	221 (2.38)	1 (0.01)	12 (0.13)
B	1956-1970	49177	202 (0.41)	81 (0.16)	55 (0.11)
	1971-1991	5574	41 (0.74)	3 (0.05)	0 (0.00)
C	1956-1970	9143	3 (0.03)	65 (0.71)	2 (0.02)
	1971-1991	9491	16 (0.17)	4 (0.04)	0 (0.00)
D	1956-1970	2117	0 (0.00)	1 (0.05)	0 (0.00)
	1971-1991	21645	56 (0.26)	5 (0.02)	3 (0.01)
E	1956-1970	12122	16 (0.13)	5 (0.04)	19 (0.16)
	1971-1991	479	4 (0.84)	0 (0.00)	0 (0.00)

明らかな差が見られず、期間を1971年以降に限定しても同様であった(図50)。しかし、海区C、Dからの魚には0.1才魚と0.5才魚が見られ、年齢の範囲が広かった。

### 3-3. 考察

海区Cからの放流尾数が両年代で同じ水準であったことから、西部北太平洋からの日本系シロザケの放流魚の再捕数が増大したことは、1970年以前に西部北太平洋において少数しか放流されなかつたためではないことがわかる。一方、海区Dでは放流尾数が1971年以降10倍以上に増大したが、再捕率も増大しており中部北太平洋からの放流魚の再捕数の増大も、過去の放流数の少なさに起因するところは少ないと考えられた。

標識再捕率は、標識死亡率、標識脱落率、沿岸域での資源の利用率、発見された標識の報告率、標識放流海域での各系群・成熟段階別の混合割合、の関数であると考えられる。このうち、標識死亡率は魚の成熟段階によっても当然異なると考えられる。ここで検討したシロザケは全て成熟途上魚であるが、成熟途上魚の標識死亡率も魚のサイズに依存して多少は変動すると考えられる。さらに、標識放流に用いられる魚の漁獲方法や放流魚の選択基準によっても影響を受けると考えられる。しかし、1959年までの実験結果から沖合い水域での標識放流試験には主としてはえなわが用いられる方が確立し、また、放流する魚を選択する

基準もそれ以降1989年までは基本的に変化はなかった(近藤ほか、1965；小倉、1990)。標識脱落率も標識方法によって異なると考えられるが、この研究で用いられたデータに関しては1956年から1991年まで主としてディスクタグが用いられており、変化はなかったと考えられる。したがって、一つの放流海区からの放流魚では、標識死亡、標識脱落率は調査期間全般にわたりて大きな変化はなかつた。考

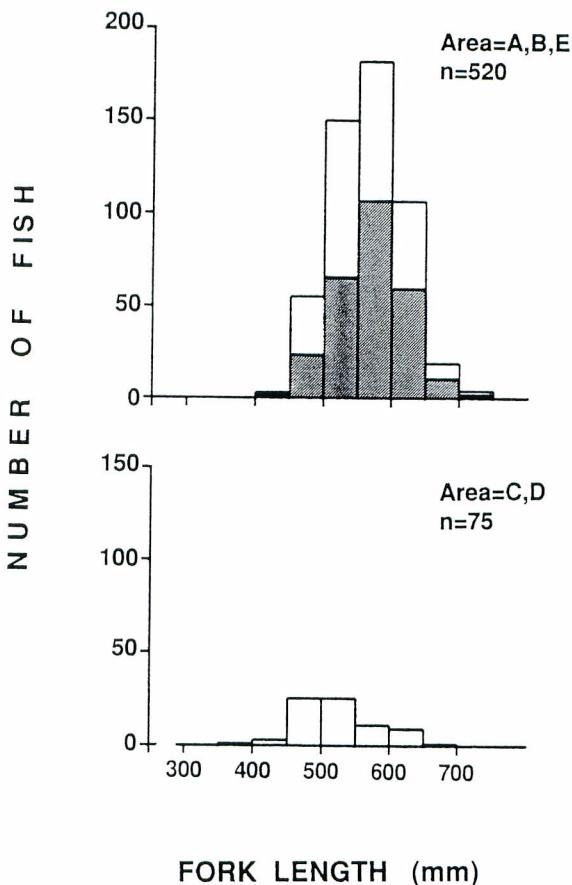


Fig. 49. Frequency distributions of fork length of chum salmon released from areas A, B, E and from areas C, D, and recovered in Japan. Shaded portion indicates fish tagged during 1971~1991.

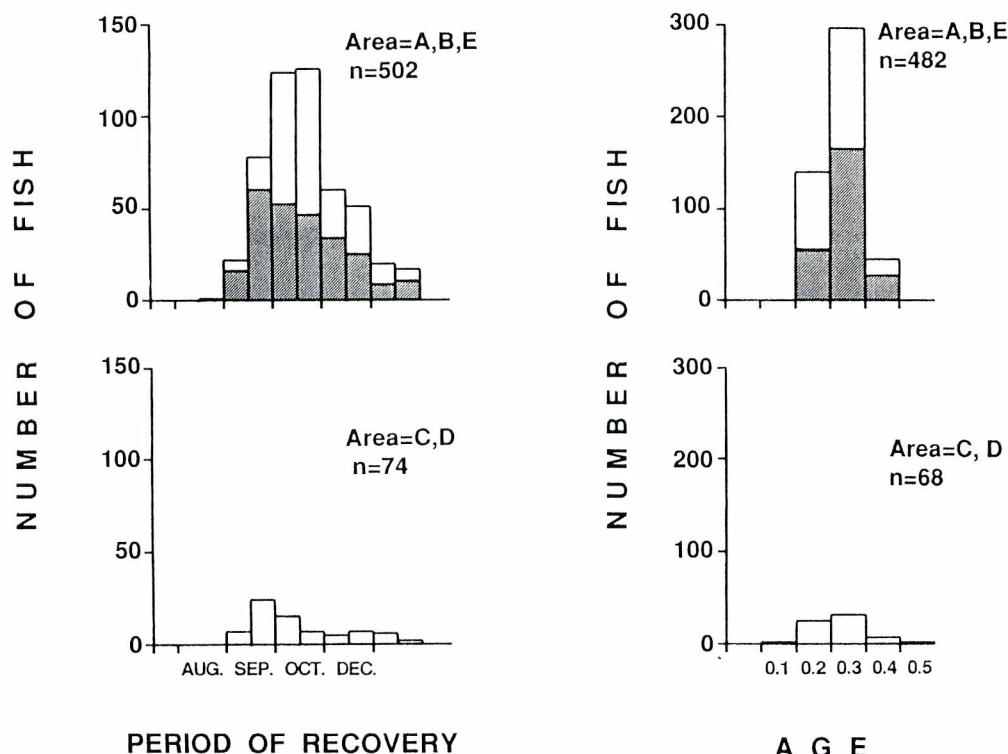


Fig. 50. Frequency distributions of 15 days period of recovery date of chum salmon and age released from areas A, B, E and from areas C, D, and recovered in Japan. Shaded portion indicates fish tagged during 1971~1991.

一方、ロシアでは天然資源のサイズに関する情報が無いが、ロシアにおけるシロザケ幼魚の放流量の増加(McNeil, 1977)に見られるように、増殖事業が徐々に進行していると考えられることから、利用率、報告率はロシア沿岸では上昇傾向にあったと想像される。

一方、日本に回帰するシロザケ親魚数は近年非常に増大しており、北米に回帰するシロザケについては微増傾向、ロシアに回帰するシロザケは減少傾向にある(図47)。したがって、沖合い水域における各系群の混合割合に関しては、日本系シロザケ成熟途上魚の混合割合は過去より大きくなり、逆にロシア系の混合割合は減少していることが予想される。これらの混合割合の変化は先の再捕率の変化傾向とよく一致している。

一方、先に述べた様に標識死亡率・標識脱落率・資源の利用率・標識報告率も変動しており、標識再捕率に幾らかの影響を与えておりであろうが、全ての放流海域において、日本系シロザケの再捕率が増大しロシア系シロザケの再捕率が減少したことを同時に説明できるものではない。したがって、沖合い水域のシロザケ資源における日本系シロザケの占める割合の増大が再捕率に影響していると考えられた。

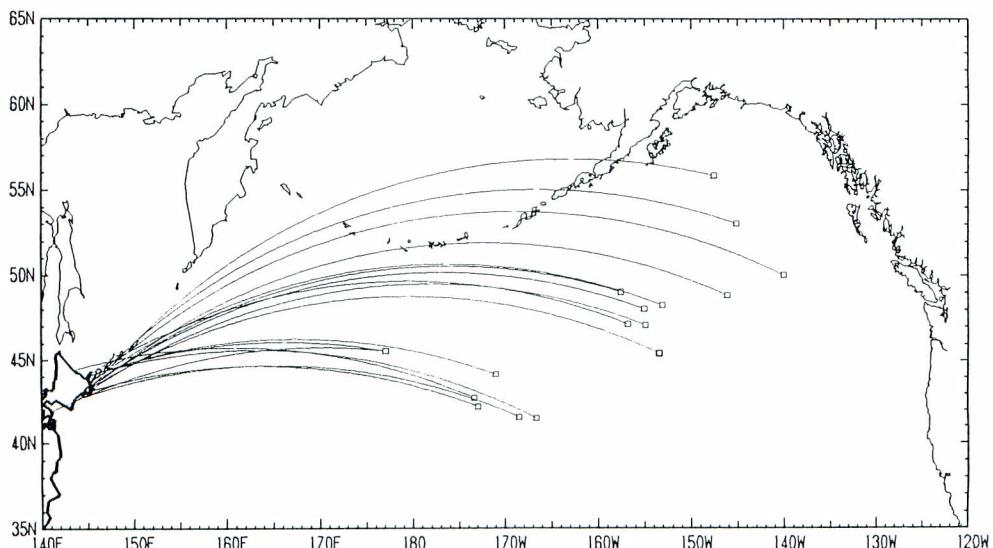
これらのことから、日本系シロザケ成熟途上魚の西部・中部北太平洋における分布の知見の充実は、

増大した日本系シロザケがこれらの海域に分布するシロザケの中で占める割合が増した結果と考えることが出来る。したがって、新たな分布域を開拓したとは言えないまでも、資源増大によってこれまでロシア系が主に分布していた海域に、近年多くの日本系シロザケが進出していると考えてよさそうである。さらに、以前の主要な分布域から遠く離れた海域に分布する魚も、これまでと同様に母川へ帰ってこれる能力があるわけである。このことは分布域もしくは回遊ルートが系群によって固定されたものではないことを示している。

また、新たに明らかになった分布域（海区C、D；西部・中部北太平洋）に分布していたシロザケの尾叉長が、その他のこれまでに考えられていた分布域（海区A、B、C）の魚より有意に小さかったことは、これらの海域に分布する魚が資源量増大によって日本系シロザケの成長に適した海域から締め出されたものであることが考えられた。しかし、ここで検討しているのは成熟途上魚の分布域のみであるため、成長の大きな部分を支えているそれまでの2から4年間にわたる未成熟期間の分布も異なっていたかを検討する必要がある。再捕時期は近年日本では早期来遊群の造成に力が注がれており、放流海区による差より年代による差が現れていると考えられる。

Yonemori (1975)は、日本系シロザケ成熟途上魚の移動状況から、彼らの回遊が北太平洋の海流に関係している可能性を述べている。すなわち、春に東部北太平洋の亜寒帯海流水域から産卵回遊を開始した魚は、アラスカ海流に運ばれるか従う形でベーリング海に入ると考えられ、北海道への南下回遊は東カムチャツカ海流とよく一致しているとするものである。沖合い水域を回帰回遊中のシロザケは、基本的に30m以浅を遊泳しており(第II章参照)、表層流は彼らの回遊行動に影響を与えることは充分考えられる。また、最近のコンピュータ・シミュレーションによると、北東太平洋の表層海流をフレーザー河に回帰するベニザケの回遊モデルに組み込む必要性が示されている(Thomson *et al.*, 1992)。

しかし、すでに Neave (1964) もその他の系群の移動の観察から、サケ属魚類が海洋領域や主要海流を



**Fig. 51.** Great circle routes from release point to recovery point of chum salmon recovered in Japan, released in April.

越えて回遊していることを示している。今回新たに示された日本系シロザケの回帰ルートからも同様のことが指摘できる。すなわち、一部は4月に中部北太平洋にも分布することが示されており、その後、西部北太平洋に回遊する様に見える。この様な回遊では、シロザケは亜寒帯海流や西風海流に逆行し西部亜寒帯環流を横切ることになる。この様に、新しい標識データで示された西部・中部北太平洋のシロザケの回帰行動は、Yonemori (1975) で示唆された様な北太平洋の海流との関連だけからは説明できない。さらに、春先に東部北太平洋から日本へ向かって母川回帰を開始した魚は、もし最短コース（大圈コース）をとるならば、海流に関係なく自然にアリューシャン列島に向かう様になるであろう（図51）。その後に彼らが北方へベーリング海まで移動するのは、水温や餌環境の変化に影響されていると考えられる。これらのことから日本系シロザケ、さらに他のサケ属魚類も、海流情報以外の（もしくは海流に加えて）の何らかの情報を用いて回遊を行っていることが考えられる。

#### 4. サケ属魚類の回遊速度

標識再捕データには放流・再捕点の位置および日時が記録されており、これらから2点間の距離・所要時間が計算され、1日当たりの移動距離（ここでは回遊速度と呼ぶことにする）が得られる。

これまでにも回遊速度は断片的に計算されてきた（Neave, 1964; Hartt, 1966; Royce *et al.*, 1968; 米盛, 1971; Godfrey *et al.*, 1975; Burgner *et al.*, 1992）。一般に成熟魚の回遊速度は未成熟魚に比較して速く（Hartt, 1966）、さらに成熟魚の回遊速度は季節の進むにつれ加速する傾向がみられた（Hartt, 1966; Heard, 1991）。これは、実際の遊泳速度の加速を意味するものではなく、回帰回遊の後半にはよりまっすぐ移動するようになるためと推察された（Hartt, 1966）。さらに、シロザケの回遊速度はベニザケやカラフトマスより遅く、これは産卵期間がより遅くまで続くためであると考えられた（Neave *et al.*, 1976）。また、同じ魚種でも分布域が母川から遠い系群の魚は、近いものに比べて回遊速度が速いことが示されている（Neave *et al.*, 1976; Hiramatsu and Ishida, 1989）。

これまで、沖合い水域での回遊速度については、この種の間接的推定値しかなかった。しかし、実際にこれらの値が回帰回遊モデルの検証に使用されており（Quinn, 1984a; Quinn and Groot, 1984）、回帰回遊の実態解明の重要な情報の一つとされてきた。ここでは、2.では扱わなかったマスノスケとスチールヘッド・トラウトを含む各魚種の系群毎の回遊速度を計算し、これまでの断片的な結果を再整理した。

##### 4-1. 移動距離の計算方法

各魚種の沿岸再捕データの中から、再捕までの期間が10日以上のデータを用いて、放流・再捕点間の大圈距離を計算した。この際、河川内再捕データは、海洋での回遊期間が終了した後の時間が含まれるため計算から除外した。

大圈コースの途中で大きく陸地を横切るようになる場合には、図52に設定した変曲点A～Dを経由すると仮定し、行程を分割して移動距離を計算した。Lazarev岬（52°12'N付近）以南の沿海州に回帰する魚は、放流点から一旦宗谷海峡（変曲点A）までの大圈距離を計算し、さらにそこから再捕地点までの大圈距離を加算した。Lazarev岬以北の沿海州へ向かう魚についてはサハリン北端の変曲点Cを経由して計算した。アムール河に向かう魚のうち、50°N以北の北太平洋およびベーリング海で放流されたものについては、千島列島北部のパラムシル島南端（変曲点B）を経由すると仮定し、その他の海域からの放流魚と共にサハリン北端（C）を経由するものとした。50°N以北の北部サハリン西岸に向かう魚についても同様に扱った。50°N以南の南部サハリン西岸へ向かうものについては、宗谷海峡（A）を通過す

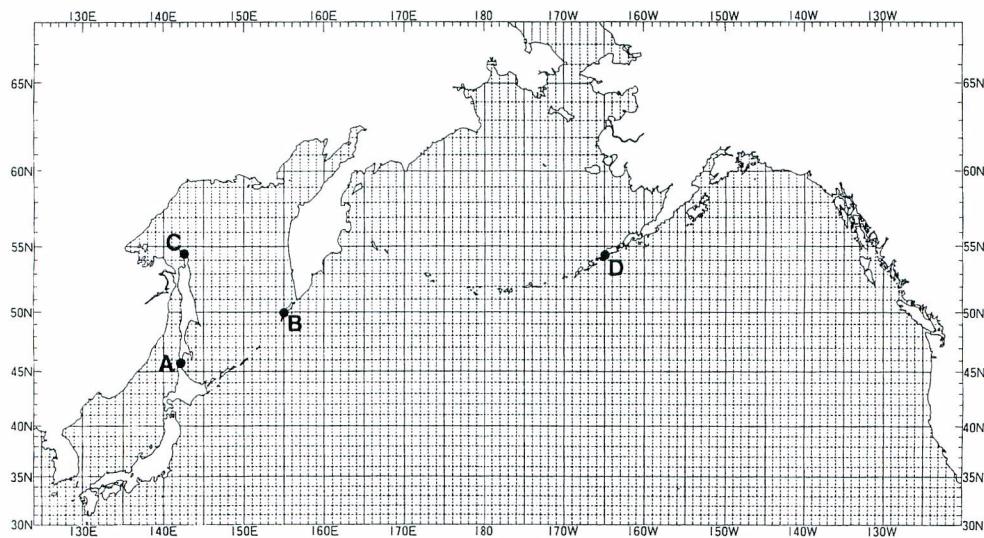


Fig. 52. Presumed inflection points of migrating Pacific salmon.

るものとして移動距離を計算した。オホーツク海北岸の $155^{\circ}\text{E}$ 以西の地域 (Shelekhova 湾) へ向かう魚のうち、放流・再捕点を結んだ経路がカムチャツカ半島を横切る場合、パラムシル島南端 (B) を経由した距離を計算した。オホーツク海北岸の $155^{\circ}\text{E}$ 以東および西カムチャツカに向かう放流魚については、放流点が $155^{\circ}\text{E}$ 以東のものはパラムシル島南端 (B) を経由するものとして計算した。アナディールへ向かう場合は、東部北太平洋の北部海域からの放流魚がアラスカ半島を横切る場合にはウニマック水道(変曲点D) を経由するものとした。ベーリング海に面した西部アラスカ各地に向かう放流魚については、特に東部北太平洋で放流されたものがアラスカ半島を回避するようにウニマック水道 (D) を経由する経路で距離計算を行った。

#### 4-2. 回遊速度

放流・再捕点間の距離を所要日数で割って 1 日あたりの移動距離を求め回遊速度とした。再捕地点・日時が明らかで回遊速度が計算できた沿岸再捕データは、ベニザケ4,056尾、シロザケ1,471尾、カラフトマス2,828尾、ギンザケ689尾、マスノスケ60尾、スチールヘッド・トラウト40尾であった。全系群の放流月別の平均回遊速度、範囲、標準偏差を表7~12に示した。各魚種の系群別平均回遊速度の最大値は約50km/day であった。一方、個体の回遊速度の最大値としては、ベニザケで100.7km/day、シロザケで102.1km/day、カラフトマスで135.8km/day を示すものがあり、各魚種の多くの系群で80km/day 程度の値が示された。

放流月別の平均回遊速度は系群間で違いがみられた。ベニザケの場合、2.で示したように北西アラスカ系群（主にプリストル湾ベニザケ）は、中部・東部北太平洋の東西に幅広く分布し、平均回遊速度は回帰回遊の終半には40~50km/day の回遊速度で移動した。しかし、分布域が西部北太平洋に限定されており、東への張り出しが少ないロシア系のベニザケでは平均回遊速度は20~30km/day 程度であった。また、分布が東部北太平洋に限られる中部アラスカからワシントン、オレゴン州の各地方系群でも20~30

**Table 7.** Migration rates (km/day) of sockeye salmon calculated from high seas tagging data, by month by general recovery areas.

General area	Month	Number	Migration rate (km/day)			
			Mean	S.D.	Min.	Max.
Okhotsk coast						
April		2	16.2	7.0	11.2	21.1
May		0	—	—	—	—
June		2	62.4	30.8	40.6	84.1
July		0	—	—	—	—
August		0	—	—	—	—
West Kamchatka						
April		0	—	—	—	—
May		7	17.0	12.2	9.4	44.3
June		10	22.3	12.1	9.6	48.8
July		8	27.4	15.8	1.9	46.7
August		0	—	—	—	—
East Kamchatka						
April		0	—	—	—	—
May		17	24.0	10.0	12.8	44.8
June		1	20.7	—	—	—
July		3	15.9	5.0	10.7	20.6
August		1	29.3	—	—	—
Northwestern Alaska						
April		0	—	—	—	—
May		1	48.4	—	—	—
June		3	22.0	13.1	10.5	36.2
July		0	—	—	—	—
August		0	—	—	—	—
Southwestern Alaska						
April		209	21.5	5.7	8.5	35.0
May		285	31.5	10.7	5.0	75.5
June		1583	43.7	11.7	7.2	87.7
July		12	50.2	13.2	26.6	71.3
August		0	—	—	—	—
Central Alaska						
April		159	11.8	8.6	4.0	100.7
May		287	18.4	10.3	2.8	96.4
June		183	23.8	13.5	3.3	73.2
July		49	25.6	11.6	4.4	54.4
August		1	20.3	—	—	—
Southeastern Alaska						
April		36	8.8	4.1	3.7	20.8
May		57	13.8	5.7	7.5	33.4
June		60	21.2	11.5	1.9	64.8
July		38	26.4	15.9	2.6	67.1
August		1	16.8	—	—	—
British Columbia						
April		124	12.7	5.1	5.7	52.9
May		334	18.7	7.4	5.3	51.5
June		220	27.7	12.1	5.1	77.7
July		201	26.1	15.6	0.2	63.2
August		22	15.0	12.3	0.3	48.2
Washington and Oregon						
April		19	14.1	4.7	5.6	21.7
May		45	22.3	8.5	11.3	58.8
June		25	32.7	14.8	11.5	63.7
July		43	24.5	17.3	0.9	56.8
August		8	17.7	10.8	2.5	29.0

**Table 8.** Migration rates (km/day) of chum salmon calculated from high seas tagging data, by month by general recovery areas.

General area	Month	Number	Migration rate (km/day)			
			Mean	S.D.	Min.	Max.
Japan	April	17	24.6	5.3	16.9	34.7
	May	45	22.0	4.9	11.8	33.4
	June	180	25.9	6.0	7.4	41.7
	July	297	31.2	8.0	15.4	58.0
	August	73	31.4	10.1	12.5	64.7
	September	41	35.6	13.4	2.4	65.5
	October	5	16.3	8.9	8.3	30.0
Kuril Islands, Primore, and Southern Sakhalin	April	0	—	—	—	—
	May	4	27.1	12.4	12.3	37.3
	June	6	28.6	7.4	22.4	41.1
	July	10	24.0	9.2	9.5	41.0
	August	2	29.1	11.2	21.1	37.0
Amur R. and Northern Sakhalin	April	2	13.7	1.1	12.9	14.4
	May	7	17.8	5.2	12.3	25.3
	June	11	22.7	9.0	14.9	43.2
	July	5	28.3	6.0	21.7	34.0
	August	0	—	—	—	—
Okhotsk coast	April	4	20.9	8.3	10.5	30.3
	May	26	27.1	8.2	12.4	51.6
	June	17	28.9	9.8	14.2	46.6
	July	6	28.5	16.5	15.0	58.2
	August	2	45.7	21.6	30.4	60.9
West Kamchatka	April	1	35.0	—	—	—
	May	4	26.5	11.7	10.7	37.5
	June	17	41.8	21.2	2.0	88.9
	July	5	53.4	22.6	16.7	76.9
	August	1	15.5	—	—	—
East Kamchatka	April	3	29.0	2.1	27.3	31.3
	May	12	26.7	9.6	11.9	45.7
	June	30	28.2	9.8	12.1	52.5
	July	10	38.5	14.2	20.9	63.6
	August	2	13.1	9.0	6.7	19.4
Anadyr R.	April	1	27.2	—	—	—
	May	7	24.8	8.0	15.9	38.1
	June	7	24.9	2.9	21.3	29.5
	July	3	24.1	21.1	8.4	48.1
	August	0	—	—	—	—
Northwestern Alaska	April	15	29.4	10.8	5.7	57.8
	May	31	34.9	11.0	5.2	58.5
	June	84	31.6	13.1	13.4	102.1
	July	11	29.3	9.3	19.2	51.0
	August	0	—	—	—	—
Southwestern Alaska	April	17	27.1	6.3	15.8	40.4
	May	26	34.6	16.1	2.7	63.8
	June	70	40.0	14.0	13.3	77.3
	July	7	34.1	15.1	10.5	55.0
	August	0	—	—	—	—

**Table 8.** Continued

General area	Month	Number	Migration rate (km/day)			
			Mean	S.D.	Min.	Max.
Central Alaska	April	19	13.9	6.8	5.5	31.1
	May	26	23.0	15.3	4.3	51.3
	June	50	16.3	11.9	1.7	46.1
	July	12	20.5	16.8	6.0	68.3
	August	2	17.6	12.9	8.5	26.7
Southeastern Alaska	April	7	15.9	11.3	4.2	30.1
	May	20	9.4	7.9	2.3	32.3
	June	40	12.6	9.2	1.4	39.1
	July	51	17.2	15.8	1.6	99.9
	August	12	11.2	9.4	1.4	29.6
	September	2	6.6	0.7	6.1	7.1
British Columbia	April	5	7.5	4.5	2.1	13.0
	May	9	8.0	2.6	4.2	11.9
	June	28	9.7	6.4	2.0	29.6
	July	42	12.9	7.6	2.2	42.2
	August	9	14.1	11.2	5.9	38.5
	September	3	46.1	14.3	32.4	61.0
Washington and Oregon	April	0	—	—	—	—
	May	7	10.3	2.3	7.0	13.2
	June	2	8.8	0.8	8.2	9.3
	July	2	18.0	4.6	14.7	21.2
	August	3	21.2	4.5	18.4	26.4

**Table 9.** Migration rates (km/day) of pink salmon calculated from high seas tagging data, by month by general recovery areas.

General area	Month	Number	Migration rate (km/day)			
			Mean	S.D.	Min.	Max.
Hokkaido	April	1	15.0	—	—	—
	May	5	5.9	2.5	2.2	8.5
	June	22	16.0	7.0	2.3	24.4
	July	36	22.9	9.5	5.1	40.3
	August	1	34.4	—	—	—
Kuril Islands, Primore, and Southern Sakhalin	April	5	10.8	3.6	7.0	15.6
	May	37	14.5	5.9	7.2	41.0
	June	24	18.5	12.8	3.6	50.7
	July	41	21.0	13.3	3.8	57.1
	August	0	—	—	—	—
Amur R. and Northern Sakhalin	April	9	22.5	4.0	18.5	31.5
	May	12	30.8	12.9	13.8	66.2
	June	3	46.4	16.9	29.5	63.3
	July	3	53.2	23.3	26.4	69.0
	August	0	—	—	—	—
Okhotsk coast	April	0	—	—	—	—
	May	8	29.6	5.3	21.7	36.9
	June	15	39.5	13.7	11.6	60.6
	July	2	29.4	28.9	8.9	49.8
	August	0	—	—	—	—

Table 9. Continued.

General area		Migration rate (km/day)			
Month	Number	Mean	S.D.	Min.	Max.
West Kamchatka					
April	0	—	—	—	—
May	5	22.1	7.1	14.2	31.9
June	22	32.5	8.8	19.4	61.8
July	11	31.0	18.0	3.1	58.0
August	0	—	—	—	—
East Kamchatka					
April	0	—	—	—	—
May	18	31.1	9.0	15.6	57.3
June	84	44.9	20.2	7.5	135.8
July	26	43.7	10.6	16.4	60.3
August	1	21.5	—	—	—
Anadyr R.					
April	0	—	—	—	—
May	0	—	—	—	—
June	3	35.0	13.2	22.1	48.4
July	0	—	—	—	—
August	0	—	—	—	—
Northwestern Alaska					
April	1	30.9	—	—	—
May	0	—	—	—	—
June	15	42.3	14.5	24.5	76.5
July	1	65.2	—	—	—
August	0	—	—	—	—
Southwestern Alaska					
April	0	—	—	—	—
May	0	—	—	—	—
June	12	39.9	13.7	1.4	53.6
July	27	38.6	14.7	2.9	61.6
August	0	—	—	—	—
Central Alaska					
April	9	18.0	8.0	1.5	27.8
May	53	22.5	6.6	9.6	35.9
June	242	22.3	11.6	0.7	84.1
July	366	21.3	12.0	1.8	74.9
August	2	7.8	9.1	1.4	14.2
Southeastern Alaska					
April	6	12.8	4.0	7.6	20.1
May	67	12.1	8.1	1.1	46.2
June	283	9.0	6.1	0.9	38.7
July	478	13.5	8.8	1.6	54.3
August	96	16.6	13.0	0.2	82.8
British Columbia					
April	14	6.2	2.1	3.0	10.0
May	43	8.3	8.6	0.4	57.2
June	187	11.0	6.5	1.8	36.9
July	372	19.0	11.9	1.1	83.8
August	88	16.5	12.7	0.9	58.1
September	12	8.7	5.7	4.2	24.0
Washington and Oregon					
April	0	—	—	—	—
May	3	5.4	3.6	1.4	8.5
June	16	8.2	2.7	3.8	13.1
July	17	13.8	7.3	4.7	28.5
August	18	12.3	5.7	1.3	23.8
September	8	13.8	6.0	5.9	22.5

**Table 10.** Migration Rates (km/day) of coho salmon calculated from high seas tagging data, by month by general recovery areas.

General area	Month	Number	Migration rate (km/day)			
			Mean	S.D.	Min.	Max.
Okhotsk coast						
April		0	—	—	—	—
May		0	—	—	—	—
June		7	27.3	5.9	20.2	35.4
July		10	42.1	8.2	26.8	55.9
August		0	—	—	—	—
West Kamchatka						
April		0	—	—	—	—
May		0	—	—	—	—
June		3	28.4	5.9	22.3	34.0
July		16	35.3	13.3	14.4	62.0
August		6	39.7	12.8	17.1	54.9
September		0	—	—	—	—
October		1	36.9	—	—	—
East Kamchatka						
April		0	—	—	—	—
May		1	20.7	—	—	—
June		9	23.2	5.8	13.0	33.6
July		22	39.3	13.1	10.8	65.2
August		17	24.1	19.2	5.3	70.5
Northwestern Alaska						
April		1	15.0	—	—	—
May		0	—	—	—	—
June		0	—	—	—	—
July		3	37.2	6.9	31.2	44.8
August		0	—	—	—	—
Southwestern Alaska						
April		0	—	—	—	—
May		0	—	—	—	—
June		0	—	—	—	—
July		6	42.8	12.1	28.4	56.9
August		0	—	—	—	—
Central Alaska						
April		1	18.3	—	—	—
May		2	28.2	4.3	25.1	31.2
June		11	18.1	11.0	5.0	36.8
July		18	19.7	14.3	3.7	60.4
August		2	17.2	21.8	1.8	32.6
Southeastern Alaska						
April		2	13.3	4.7	10.0	16.6
May		9	12.2	2.7	9.0	16.4
June		50	8.1	6.3	1.1	24.4
July		70	8.1	7.5	0.7	44.5
August		4	8.2	4.2	4.1	11.9
British Columbia						
April		4	3.9	2.9	0.7	7.6
May		35	6.1	4.5	0.1	16.8
June		65	11.1	8.3	0.4	33.5
July		120	6.9	7.3	0.1	35.6
August		33	6.0	6.6	0.3	35.4
September		6	7.4	8.3	0.9	22.4
Washington and Oregon						
April		1	2.9	—	—	—
May		21	4.9	5.6	0.3	24.5
June		9	5.0	2.9	2.6	12.0
July		66	4.4	4.1	0.1	19.2
August		48	5.0	3.5	0.2	17.5
September		8	12.0	6.2	4.8	25.1

**Table 11.** Migration Rates (km/day) of chinook salmon calculated from high seas tagging data, by month by general recovery areas.

General area		Migration rate (km/day)			
Month	Number	Mean	S.D.	Min.	Max.
<b>Southwestern Alaska</b>					
April	0	—	—	—	—
May	0	—	—	—	—
June	2	42.3	4.5	39.1	45.5
July	0	—	—	—	—
August	0	—	—	—	—
<b>Southeastern Alaska</b>					
April	0	—	—	—	—
May	0	—	—	—	—
June	2	6.1	2.0	4.7	7.5
July	3	5.4	3.5	1.4	8.0
August	0	—	—	—	—
<b>British Columbia</b>					
April	1	5.4	—	—	—
May	4	2.5	2.2	0.7	5.5
June	4	22.4	15.9	7.3	44.2
July	15	4.9	7.4	0.0	22.4
August	9	3.9	6.4	0.3	20.3
<b>Washington and Oregon</b>					
April	0	—	—	—	—
May	0	—	—	—	—
June	2	13.4	7.8	7.9	18.9
July	13	5.4	10.3	0.5	37.9
August	4	10.2	12.7	0.7	28.8

**Table 12.** Migration Rates (km/day) of steelhead trout calculated from high seas tagging data, by month by general recovery areas.

General area		Migration rate (km/day)			
Month	Number	Mean	S.D.	Min.	Max.
<b>British Columbia</b>					
April	1	9.4	—	—	—
May	4	12.2	5.2	7.5	18.5
June	2	15.9	12.9	6.8	25.0
July	6	27.9	15.9	12.0	52.1
August	0	—	—	—	—
<b>Washington and Oregon</b>					
April	7	8.5	5.9	2.3	16.5
May	10	12.6	8.7	5.0	33.7
June	4	27.6	23.7	10.4	62.3
July	5	25.8	8.6	14.8	35.4
August	1	8.7	—	—	—

km/day 程度であった。シロザケおよびカラフトマスでも同様の傾向が見られ、例えばシロザケでは、4・5月の放流地点から再捕点までの平均距離とその系群の放流月別平均回遊速度の最大値には有意な正の相関関係が見られた（ $t$ -検定；図53）。一方、平均回遊速度が遅い系群でも最大回遊速度を示す個体の値は60～80km/day 程度に達した。

魚種・系群でのばらつきはあるものの、多くの系群で季節の進むにつれ平均回遊速度は増大した。南西アラスカ系ベニザケの放流月別の回遊速度は、4月放流分で平均回遊速度21.5km/day が6月には43.7km/day に増加した（表7、図54）。日本系シロザケでも同様に回遊速度の増大が見られ、9月放流分の平均は35.6km/day に達した（表8、図54）。一方、ブリティッシュ・コロンビア系のカラフトマスの様に顕著な増加傾向を示さない系群もあった（表9、図54）。

#### 4-3. 考察

放流月別の平均回遊速度は、ほとんどの系群で季節が進むにつれ増加した。これまでにも指摘されているように、早い季節の放流データには摂餌目的や水温等の環境要因により母川以外の方向へ向かったり、同一海域に留まつたりする時期が含まれることが考えられ、回遊速度も見かけ上低いものとなると考えられる（Hartt, 1966；Heard, 1991）。母川回帰が主目的になった時期の回遊速度としては、平均回遊速度が最大になる6・7月放流以降のものが適当であると考えられる。この時期の平均回遊速度として速い系群で約50km/day であった。また、ほとんどの系群で個体の回遊速度の最大値は80km/day 程度であった。1日に50～80km 移動するためには、ほぼ直線的に休み無く移動すると仮定して0.58～0.93m/s の速度で遊泳する必要がある。

サケ属魚類の遊泳エネルギーについての実験的研究により、海洋における成熟ベニザケ（体長61cm）の最適巡航速度（エネルギー的にみて経済的な遊泳速度）は、約0.5m/s と推定されている（Brett, 1965a；Quinn and Groot, 1984）。さらに、0.7m/s まではエネルギー的に効率的な遊泳を行えるが、1.1m/s では非効率的になり、1.4m/s 以上の速度では持続的遊泳が困難になるとされている。標識再捕データから得られた回遊速度から計算された遊泳速度は、遊泳エネルギー的にみて妥当な値と考えられた。

しかし、標識再捕データから遊泳速度を計算するには、回遊の能力に関する前提条件、「魚は放流点から母川に向かって最短コースを移動し、また1日の内でも昼夜の別なく休み無く遊泳している」を設定していた。すなわち、現在位置と向かうべき場所の位置関係や迂回経路も含めた地図感覚、定められた移動方向を維持する能力の存在、遊泳行動における日周期性が無いこと、を前提としていた。この様な条件下で求められた遊泳速度が、長期にわたって大規模な回遊を行う場合の遊泳速度としては理にかなった持続遊泳速度に近いことは、設定した条件が満たされている可能性が高いことを示すと考えられた。また、これらの回遊能力が不完全な場合、例えば移動に母川方向以外への成分が多い場合には、より速い遊泳速度が要求され（Quinn, 1984a）、サケ属魚類は回帰回遊にエネルギー的に困難な遊泳を行っていることになる。しかし、標識データから前提条件が満たされているかどうかを直接証明することは困難であり、別のスケールでの回遊行動の調査が必要である。また、分布域が母川の近くの海域に限定されている系群では平均回遊速度が回帰回遊後半になんしても低い値を示した。さらに全ての系群で比較的遅い回遊速度を示す個体が存在し、これらの魚では必要とされる遊泳速度も低い値となる。この様な魚がどの様な遊泳戦略（遊泳速度が速く母川方向以外への成分が多いのか、ゆっくりした速度で母川方向へ向かっているのか）をとっているのかは現状では予想できない。

ここでの回遊速度の計算はそれほど厳密なものではなく、全体に回遊速度を低く見積もるような要因がいくつある。すなわち、陸地の回避に変曲点を経由する様にして距離計算を行ったが、僅かに陸地

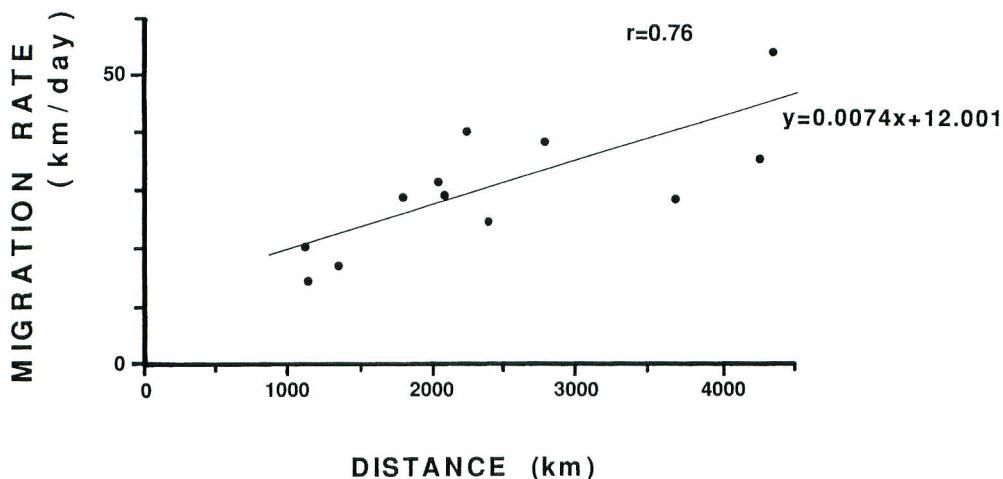


Fig. 53. Relationship between mean distance traveled of chum salmon released in April and May and the highest migration rate averaged in release month.

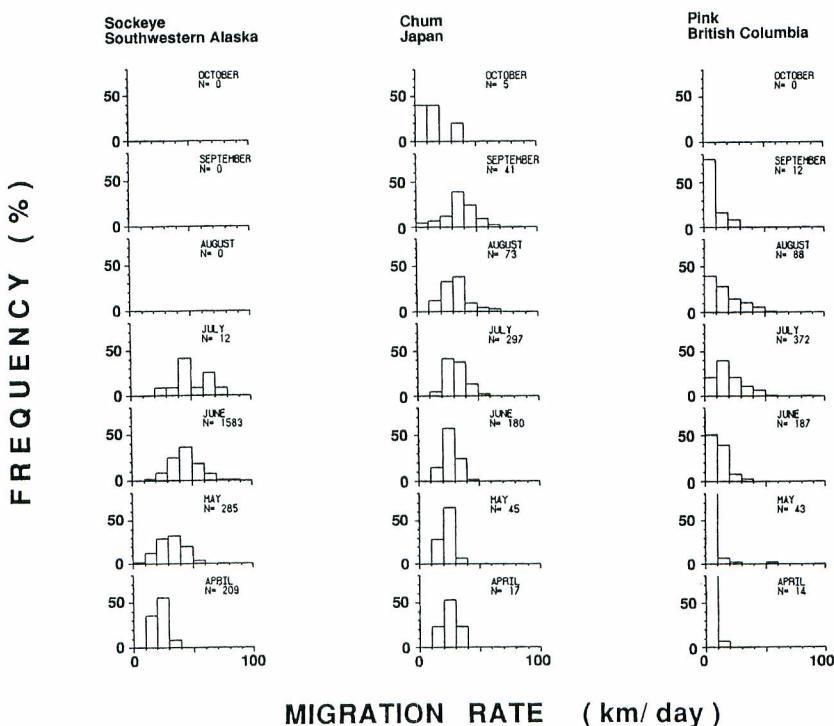


Fig. 54. Frequency distributions of maturing sockeye salmon originated from southeastern Alaska, chum salmon from Japan, and pink salmon from British Columbia, by release month.

を横切るものについては陸地の回避は考慮していない。変曲点の設定には物理環境等を考慮せず、移動距離が最小になるように設定しており、変曲点を実際に経由しているかも不明である。また、標識を装着した影響による回遊の遅れが加わっている可能性も指摘されている(Hartt, 1966)。さらに、データには、母川付近に到達した後の沿岸回遊段階（比較的狭い範囲を行ったり来たりする）の日数も含まれている場合もある。これらにより回遊速度が低く見積られている場合もあると考えられる。

特に速い回遊速度として、東カムチャツカ起源のカラフトマスが135.8km/dayを示した。これは前述のような回遊能力が完全であるとしても、1.57m/sの遊泳速度が必要となる。カラフトマスはベニザケの0.8倍の持続遊泳速度であるとする研究もあり(Brett, 1982)、この値は非常に速い遊泳速度であると考えられる。標識魚の再捕は沿岸漁民等の協力によっており、データベースに入るまでに多くの段階を経ている。各種の情報が混乱し、再捕月日が誤っている可能性も否定できない。しかし、稀なケースであるが、実験データを超える遊泳能力を示す個体が存在する可能性もある。

## 第II章. 超音波テレメトリーによるサケ属魚類の遊泳行動

第I章で沖合い水域のサケ属魚類の回帰回遊の実態を検討するために用いた標識放流再捕データは、放流点と再捕点の2点の情報のみで構成されたものであった。その2点のサンプリング時間間隔も日の単位であり、200日を越す場合もあった。このため、多数のデータセットを用いて北太平洋の広大な水域での大きなスケールの移動を把握するには適当なデータであった。しかし、これらから示唆された回帰回遊行動をより詳細に検討する時、より小さなスケールでの遊泳行動の把握が必要となってくる。これまで試験操業データや特別にデザインした実験的操業結果からの間接的な情報によらざるを得なかつた。そこで、本研究ではテレメトリー技術を利用して沖合い水域におけるサケ属魚類の遊泳行動の直接観察を試みた。

テレメトリーは様々な測定情報をリアルタイムで遠隔の観測者に伝達する技術であり、医学、気象観測、人工衛星による海洋観測等広い分野で用いられている。この中でバイオテレメトリーと呼ばれる分野は生物の生理情報や行動情報、それらを取りまく環境情報を収集する手法である。バイオテレメトリーにおける情報の伝達方式には有線方式と無線方式（電波や超音波による）があるが、対象生物が自由行動を行う野生生物である場合、無線方式による無拘束状態での情報収集・伝達方式が使用される。水中生物を対象とする場合には、無線伝達手段として主に超音波が使用される。深度が浅く限られた行動範囲での調査となる河川に生息する生物を対象とする場合には電波も使用される。しかし、電波は水中において周波数が高いほど大きく減衰し、また伝導性の良い水ほど減衰は大きいため、海水中では音波がほとんど唯一の伝達手段となり、人間や魚の聴覚域以外の周波数の超音波が用いられる。したがって、海洋でのバイオテレメトリー調査はもっぱら超音波によるものとなり、ここではこれを超音波テレメトリーと呼ぶことにする。一般的な魚類の超音波テレメトリーでは、魚に小さな発信器をとりつけて各種の生態・生理情報を収集し、これを超音波パルス信号によって数百メートルの水中を経て発信器を装着した魚を追跡する調査船に伝達する。

超音波テレメトリーによる魚類の行動調査は、米国や旧ソ連では1960年代から開始され、わが国においても1968年から水産庁遠洋水産研究所と東京大学海洋研究所で機器開発が始った（黒木敏郎編, 1972）。母川回帰性を持つサケ属魚類は対象魚種に選ばれることが多く、これまで河川・湖沼・沿岸水域で多くの調査が行われている(Stasko and Pincock, 1977; Yoza *et al.*, 1985; 添田ほか, 1985; 島村ほか, 1987; Soeda *et al.*, 1987; 石田ほか, 1988; Quinn, 1988; Quinn *et al.*, 1989; Ruggerone

*et al.*, 1990; Westerberg, 1982; Yano and Nakamura, 1992)。特に沿岸水域の調査では、母川探索のメカニズムを解明することを目的とした遊泳行動と環境情報の収集が行われた。例えば Yano and Nakamura (1992) は視覚や臭覚を遮断したシロザケの行動を超音波テレメトリーで観察し、母川探索に関する感覚の検討を行っている。しかし、沖合い水域での超音波テレメトリー調査は、これまでほとんど行われてこなかった。その理由として、長期航海に耐えられる大型の調査船を用いる必要があり、大型船では小回りが効かず追跡が困難であることが挙げられる。実際の調査遂行にあたっては、この様な大型船を長期間にわたって確保する経費も大きな問題になっていた。

我が国における沖合い水域でのサケ属魚類を対象とした超音波テレメトリー調査は、1974年に千島列島南部海域で回遊後期のシロザケを対象としたものから始まった(市原ほか, 1975)。その後、沖合い水域での調査の実施は途絶えていたが、1985、86年の両年、さけ・ます資源調査の一部としてベーリング海での追跡調査に関する予備実験が再開された。その後、新たな機器の開発・海外で市販されている機器の性能試験を行い(小井土ほか, 1987)、1988年には中部北太平洋においてシロザケとアカイカ(*Ommastrephes bartrami*)の追跡実験が行われた(吉田ほか, 1990)。これらの調査により追跡システムの改良が重ねられ追跡技術も向上し、1989年から1992年まで4ヶ年にわたり本格的な沖合い水域におけるサケ属魚類の遊泳生態調査が行われることになった。

本章では沖合い水域で行われたサケ属魚類6種23尾を対象とした超音波テレメトリーによる行動調査の結果を整理した。1.では用いた調査手法を解説し、2.で調査結果の概要を記述し、さらに個々の追跡調査個体の行動情報を記載した。3.、4.では結果を2つの海域に分割して、サケ属魚類の回帰回遊時の遊泳速度、遊泳方向、鉛直分布、行動の日周期性等を検討した。また、5.では各魚種の潜行・浮上速度について整理した。

## 1. 追跡方法

追跡調査は全て海洋水産資源開発センターによるさけ・ます標識放流調査の中の特殊調査項目として行われた。これらの調査には岩手県水産高校共同実習船新りあす丸(全長48m、総トン数471トン)が用船され、1989年から1992年の4ヶ年にわたりほぼ同一の手法で行われた。

### 1-1. 調査海域

追跡を行った海域は標識放流調査のために予め設定されたもので、西部北太平洋および中部北太平洋、ベーリング公海水域の3つに分けることができる(表13、図55)。1989年には43°N-46°N、177°W-175°Wで囲まれた北太平洋中央部で、シロザケとギンザケを対象に5回の追跡調査を行った。1990年には45°N-46°N、165°E-167°Eで囲まれた北太平洋西部海域でシロザケ2尾、ベーリング公海水域でベニザケ、シロザケおよびマスノスケを対象に計6回の追跡を行った。1991年の9回の追跡は全てベーリング公海水域で行い、ベニザケ、カラフトマスおよびマスノスケを対象とした。1992年にはスチールヘッド・トラウト3尾の追跡を1989年と同じ北太平洋中央部で行った。

### 1-2. テレメトリー機器および追跡方法

超音波テレメトリーには、カナダのVemco Ltd.製システムを用いた。魚に装着する発信器は、長さ

---

\*\* 昭和61年超音波テレメトリー研究結果、遠洋水産研究所バイオテレメトリー研究会、遠洋水産研究所、清水市折戸5-7-1、110ページ

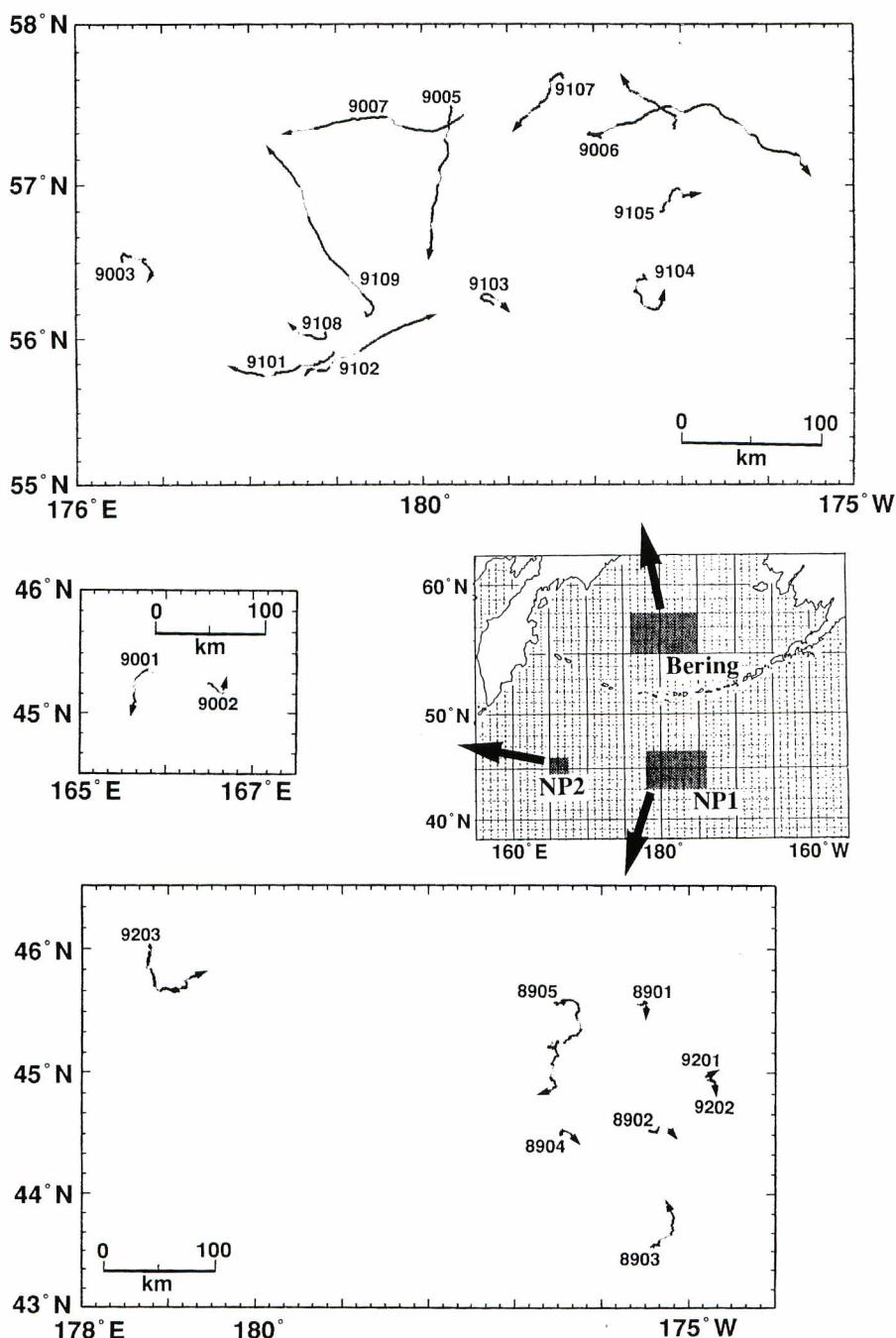


Fig. 55. Areas where Pacific salmon tracking took place and horizontal movements of 23 Pacific salmon tracked. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.

**Table 13.** Species, fork length, and age of tracked salmon and location, date of release of tracking in 1989, 1990, 1991, and 1992.

No.	Species	F.L. (mm)	Age <sup>a)</sup>	Region <sup>b)</sup>	Date of Release
8901	Chum	631	0.4	NP1	June 12, 1989
8902	Coho	511	1.1	NP1	June 17, 1989
8903	Coho	571	1.1	NP1	June 23, 1989
8904	Coho	537	1.1	NP1	June 26, 1989
8905	Coho	560	2.1	NP1	June 30, 1989
9001	Chum	564	0.3	NP2	June 15, 1990
9002	Chum	648	0.4	NP2	June 17, 1990
9003	Chum	638	0.4	BS	June 23, 1990
9005	Chinook	638	1.3	BS	June 29, 1990
9006	Sockeye	582	2.3	BS	July 04, 1990
9007	Chum	688	0.4	BS	July 09, 1990
9101	Pink	497	0.1	BS	June 20, 1991
9102	Sockeye	631	2.3	BS	June 23, 1991
9103	Sockeye	640	1.3	BS	June 26, 1991
9104	Chinook	775	1.3	BS	June 28, 1991
9105	Chinook	800	1.4	BS	July 01, 1991
9106	Sockeye	648	1.3	BS	July 04, 1991
9107	Chinook	650	1.3	BS	July 07, 1991
9108	Pink	476	0.1	BS	July 10, 1991
9109	Pink	520	0.1	BS	July 12, 1991
9201	Steelhead	562	1.1	NP1	July 05, 1992
9202	Steelhead	584	X.1	NP1	July 05, 1992
9203	Steelhead	660	1.2	NP1	July 12, 1992

a The number preceding the point is the number of winter annuli spent in freshwater and the number following the point is the number of winter annuli spent in the ocean (Koo 1962)

b NP1: Central North Pacific bounded by 43-46°N latitude and 178°E-174°W longitude; BS: Central Bering Sea; NP2: Western North Pacific bounded by 45-46°N latitude and 165-167°W longitude (See Fig. 55).

65mm、直径15mm、空中重量23g（水中11g）の円筒形で、50kHzのパルス信号を深度（圧力）に応じて間隔を変化させながら約1週間にわたって発信する。各発信器は魚に装着する直前に深度情報の較正を行った。調査船に設置する受信システムは、水中マイクロホンと受信機から構成される。水中マイクロホン（指向角60°）は、長さ4.4mのポールの先端に俯角30°で取り付けた。このポールは調査船の右舷側に取り付けられた台座にセットし、マイクロホンが水面下約2.4mで自由に回転するように設置した（付図5）。水中マイクロホンで受信したパルス信号は受信機で処理され、時刻・深度データとして出力される。これらの遊泳深度データは、1989～91年は約5秒間隔、1992年には2秒間隔でパソコン・コンピュータ上のフロッピーディスクに記録した。

追跡調査には、標識放流目的で行った延縄による漁獲物の一部を用いた。日出時をはさんで行われた

朝延縄で漁獲されたサケ属魚類の中から、大型で損傷がなく活力のある魚を選択し、標識放流作業が終了するまで船上の水槽（1.5m 幅×1.5m 奥行×1 m 深さ）に収容した。発信器の装着には外部装着法を用いた。発信器の前・後部 2ヶ所に 2本づつのゴムバンド（O バンド No.16（普通サイズ）、（株）共和）を 3重に巻き付け、これらに絡ませた 2本のさけ・ます標識放流用ファスナー（Securatie Cable Ties、Dennison 社）によって背鰭前方部に固定した（付図 6）。装着時に尾叉長を測定し、年齢査定用の鱗を採集した。装着に要する時間は約 1 分で、麻酔は使用しなかった。発信器装着後一旦水槽に戻し、魚が落ち着いてからタモ網でくつて水中マイクを取り付けたポール近くの海面に静かに降ろし、追跡を開始した。追跡中は水中マイクを回転させ、発信器からのパルス信号の受信感度が最大になる様にして、魚の方向を確認しながら操船した。

一般に超音波テレメトリーによる追跡調査では、魚の水平方向の動きは追跡船の動きで代用している。発信器の信号の到達距離は、海況条件にもよるが約 200m 程度であった。このため原則として魚と追跡船の距離が 200m 以内で追跡を行う様に操船した。しかしながら、受信信号強度からは追跡船と魚の正確な距離を推定することが困難であるため、魚と追跡船の相対的位置関係を正確に把握することは出来なかつた。したがって、魚の位置は追跡船の位置で代用したが、これには最大 200m 程度の誤差が含まれる。沖合い水域での船位測定法は数種あるが、海域によって精度が異なるため利用可能な測位方法の中で最もものを採用した。1989年と1990年の北太平洋での追跡では N N S S (Navy Navigation Satellite System) による船位を用い、ベーリング海での追跡ではロラン C による船位を用いた。1992年の調査では G P S (Global Positioning System) を用いた。魚の水平位置に関するデータの精度は、先に述べた船位代用による誤差と測位法自身の誤差から、100m の単位であると考えられる。水平位置の記録は、1989年の追跡と1990年の北太平洋西部海域での 2 回の追跡では 15 分以上の間隔の全ての利用可能な衛星情報を用いた。平均の測位間隔は 61 分で、最大間隔は 252 分であった。これ以外の測位法を用いた追跡では、15 分毎のデータを用いた。

### 1 - 3 . 海洋観測

追跡の前後には M B T (鶴見精機) による 250m までの水温測定を行った。追跡中は 4 ~ 12 時間間隔で X B T による水温観測を行うとともに、5 分毎に自動水温記録計による水温を記録した。

### 1 - 4 . データ処理

位置情報記録毎にプロットしたジグザグの追跡航跡に沿って累計した距離を 移動距離とした。遊泳速度は正確には対地遊泳速度を意味し、ここでは移動距離を所要時間で割って計算した。直進性指数は、2 点間の最短距離を移動距離で割って計算したもので、魚の水平移動が直線的であるほど 1 に近付き、ふらつきが大きいほど小さい値になる。しかし、水平移動のランダム性を示すものではなく、例えば規則正しく円形に遊泳し出発点に戻って来た場合にもこの指数は 0 になる。

先に述べたように位置データは 3 つの異なった方法によっている。ロラン C と G P S を用いた場合、同じ 15 分間隔の位置データにより移動距離が計算されるが、N N S S を用いた場合は移動距離算出の元となる位置データのサンプリング間隔がこれらより長く、魚が直進していない場合には特に細かな動きが記録されず移動距離が過小評価になっている (Hawkins and Urquhart, 1983)。

遊泳深度データから 1 分毎の平均遊泳深度のデータを計算し、これを用いて平均遊泳深度と遊泳深度頻度分布を計算した。鉛直移動速度の計算にはオリジナルの 5 秒または 2 秒間隔の遊泳深度データを用い、10m 以上の連続した潜行・浮上時についてのみ計算した。いくつかの 10m 以上にわたる深浅移動で

は、途中の細かな深度変化により連続した深浅移動と見なせなかつたため、集計には含まれていないものもある。また、連続した深浅移動であつても、途中から大きくその速度が変化した場合には分割して扱つた。

## 2. 追跡結果の概要

追跡はベニザケ4尾、シロザケ5尾、カラフトマス3尾、ギンザケ4尾、マスノスケ4尾、スチールヘッド・トラウト3尾の計23尾で行った（表14）。追跡個体は各々4桁の数字で識別した。最初の2桁が追跡を実施した西暦年の下2桁を示し、後ろ2桁でその年の調査番号を示している。9004は欠番であるが、これは放流直後に発信器に異常が生じ実質的な追跡を行わなかつたためである。

各追跡時間は3時間45分から最長で144時間（6昼夜）で、23尾合計の追跡時間は約1,138時間に達した。

**Table 14.** Species, duration, direction, and distance of tracking in 1989, 1990, 1991, and 1992.

No.	Species	Duration (h : min)	Net <sup>1)</sup> direction	Net <sup>2)</sup> distance (km)	Gross <sup>3)</sup> distance (km)
8901	Chum	56 : 40	118°	8.9	53.2
8902	Coho	20 : 50	88°	17.8	32.4
8903	Coho	37 : 45	28°	38.8	54.5
8904	Coho	24 : 20	100°	10.5	30.8
8905	Coho	133 : 30	184°	161.1	202.7
9001	Chum	26 : 00	198°	37.7	47.8
9002	Chum	18 : 00	111°	15.6	23.9
9003	Chum	31 : 30	114°	21.9	49.7
9005	Chinook	80 : 00	189°	102.4	120.5
9006	Sockeye	91 : 00	97°	140.6	204.2
9007	Chum	42 : 30	264°	123.1	130.9
9101	Pink	54 : 15	259°	69.9	82.3
9102	Sockeye	55 : 00	64°	97.8	116.0
9103	Sockeye	15 : 40	94°	7.2	33.8
9104	Chinook	55 : 40	144°	18.5	59.4
9105	Chinook	54 : 20	59°	23.7	49.0
9106	Sockeye	54 : 30	313°	44.4	60.8
9107	Chinook	50 : 10	224°	43.7	65.6
9108	Pink	15 : 15	276°	21.0	30.5
9109	Pink	54 : 30	330°	131.5	150.6
9201	Steelhead	3 : 45	56°	2.9	4.2
9202	Steelhead	18 : 45	145°	6.5	21.4
9203	Steelhead	144 : 00	122°	49.5	161.6

a The direction from the point of release to the point where the fish was lost, in degrees relative to geographic north.

b The shortest distance from the point of release to the point where the fish was lost.

c The total distance tracked.

魚種毎の合計追跡時間はベニザケ216時間、シロザケ175時間、カラフトマス124時間、ギンザケ216時間、マスノスケ240時間、スチールヘッド・トラウト167時間であった。追跡は通常ビューフォート風力階級5以下の状況で行ったが、それ以上になった場合、風向きによっては調査船を自由に操船することが困難になり、デッキ上での水中マイクの操作環境が悪化することにより調査を断念せざるを得なかった。また、調査スケジュールの制約により追跡を打ち切る場合もあったが、その場合は少なくとも50時間の追跡を行うこととした。さらに、8901、9005、9006、9107では、発信器の脱落または供試魚の死亡によると思われる沈降により追跡を終了した。

追跡魚の成熟状態は尾叉長・年齢情報（表14）から推定した。サケ属魚類の一般的な生活史から考えて、追跡に使用したカラフトマスとギンザケは全て成熟途上魚であると考えられた(Godfrey *et al.*, 1975; Takagi *et al.*, 1981)。一方、7月にペーリング海に分布するマスノスケはほとんど未成熟魚であること(Major *et al.*, 1978)や、追跡調査を行った航海で同時に漁獲された同程度の尾叉長のマスノスケ（平均698mm、範囲638~796mm）が全て未成熟魚であったこと（遠洋水産研究所、未発表資料）から、追跡に使用したマスノスケは未成熟魚であると考えられた。スチールヘッド・トラウトに関しては、海洋年齢1才（ここでは9201、9202）は未成熟魚、海洋年齢2才（9203）は成熟途上魚である可能性が

**Table 15.** Summary of horizontal and vertical movements of 23 salmon tracked.

No.	Species	Average ground speed (m/s)			Average swimming depth (m)		
		Overall	Day	Night	Overall	Day	Night
8901	Chum	0.26	0.27	0.25	41.4	33.7	60.6
8902	Coho	0.42	0.43	0.42	8.3	10.1	5.4
8903	Coho	0.43	0.42	0.43	13.5	13.9	12.4
8904	Coho	0.37	0.35	0.39	7.1	7.6	6.1
8905	Coho	0.43	0.42	0.46	8.1	9.5	5.2
9001	Chum	0.55	0.53	0.60	11.9	12.0	11.7
9002	Chum	0.36	0.43	0.27	32.5	32.9	31.7
9003	Chum	0.43	0.43	0.40	17.2	16.8	18.6
9005	Chinook	0.41	0.41	0.38	34.5	34.5	34.2
9006	Sockeye	0.62	0.65	0.55	7.5	7.9	6.3
9007	Chum	0.84	0.89	0.71	5.0	4.9	5.5
9101	Pink	0.42	0.44	0.39	4.8	5.2	3.5
9102	Sockeye	0.59	0.55	0.69	18.1	9.9	43.2
9103	Sockeye	0.60	0.56	0.68	10.8	10.4	12.2
9104	Chinook	0.30	0.29	0.31	22.5	20.0	30.6
9105	Chinook	0.25	0.25	0.26	35.7	37.0	31.5
9106	Sockeye	0.31	0.34	0.23	5.4	5.8	4.1
9107	Chinook	0.37	0.36	0.38	20.8	20.5	21.7
9108	Pink	0.56	0.50	0.75	21.6	21.9	20.2
9109	Pink	0.77	0.75	0.83	2.9	2.5	4.2
9201	Steelhead	0.32	0.32	—	13.6	13.6	—
9202	Steelhead	0.33	0.28	0.38	5.9	7.3	4.3
9203	Steelhead	0.31	0.32	0.31	5.7	5.4	6.2

高いことが知られている(Okazaki, 1986; Burgner *et al.*, 1992)。追跡調査を行った航海で同時に漁獲されたスチールヘッド・トラウトの生殖腺重量からも同様の結果が得られた(遠洋水産研究所、未発表資料)。さらにペニザケとシロザケは、尾叉長と年齢から判断して成熟途上魚である可能性が高いと考えられた(French *et al.*, 1976; Neave *et al.*, 1976)。

以下に各個体の追跡結果について記載し、各個体の移動速度、遊泳速度、遊泳深度を表15にまとめた。

## 2-1. 各追跡結果の記載

### 8901 (図56, 57)

1989年6月14日から北太平洋中央部の45°30'N, 175°30'W付近で、尾叉長631mmのシロザケの追跡を開始した。このシロザケは0.4才(淡水越冬回数0回、海洋越冬回数4回)で、追跡は57時間行った。追跡海域の表面水温は6.5-7.0°Cで、明瞭な水温躍層は見られなかったが、80m以深ではほぼ5.0°C以下となっていた。

追跡終了地点は、放流点から南東方向に直線距離で8.9kmの地点であった。1日あたりに換算した移動距離は3.8kmであった。1日目の日中は東に向かったが夜間には北東へ移動した。2日目の日中は追跡船の航跡は約2km四方を移動したが、実際の魚の移動はほとんど無かったと考えられた。その後2日目の夜間からゆっくり南下した。追跡開始から57時間経過した3日目の午後、イシイルカ型イシイルカ10頭が追跡船についた。その約10分後から深度情報が一定速度で急速に深くなり、発信器の耐圧深度350mを超え580mを示したのち発信音が途絶えたため追跡を終了した。総追跡距離は53.2kmで、平均移動速度は毎秒0.26mであった。

放流魚は放流直後に深度約150mまで潜行したのち、ゆっくり20m付近まで浮上した。その後は20mから100mの間の上下移動を繰り返し、1日目の日没時には一時220mまで潜行した。同日の夜間は150mまでの潜行1回を含めて10m付近から60m付近を深浅移動した。2日目の日出時からは深浅差10~20mの上下移動を繰り返しながら徐々に遊泳深度が深くなり、90mまでの潜行が見られた。2日目の夜間には120mまでの潜行が1回見られたものの40m付近を中心に遊泳した。3日目の日出時の約2時間後からは表層から50m付近までの上下移動を繰り返した。平均遊泳深度は41.4mであった。

### 8902 (図58, 59)

北太平洋中央部の44°30'N, 175°30'W付近において、1989年6月17日に尾叉長511mmの1.1才ギンザケを21時間追跡した。調査海域でははっきりした水温躍層は観測されなかった。表面水温は8.0-8.5°Cで、

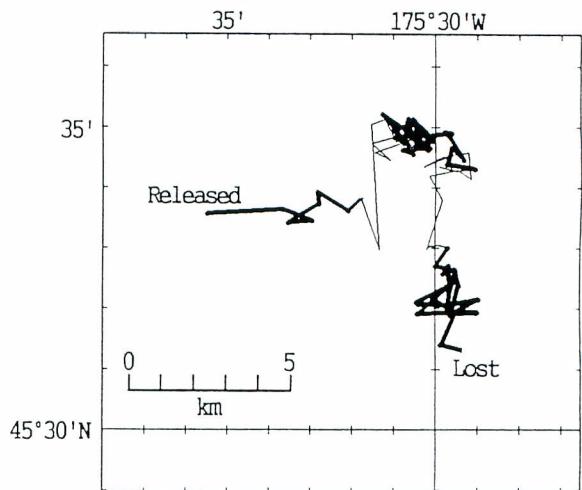


Fig. 56. Track of the research vessel *Shinriasu maru* while following coho salmon 8901. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.

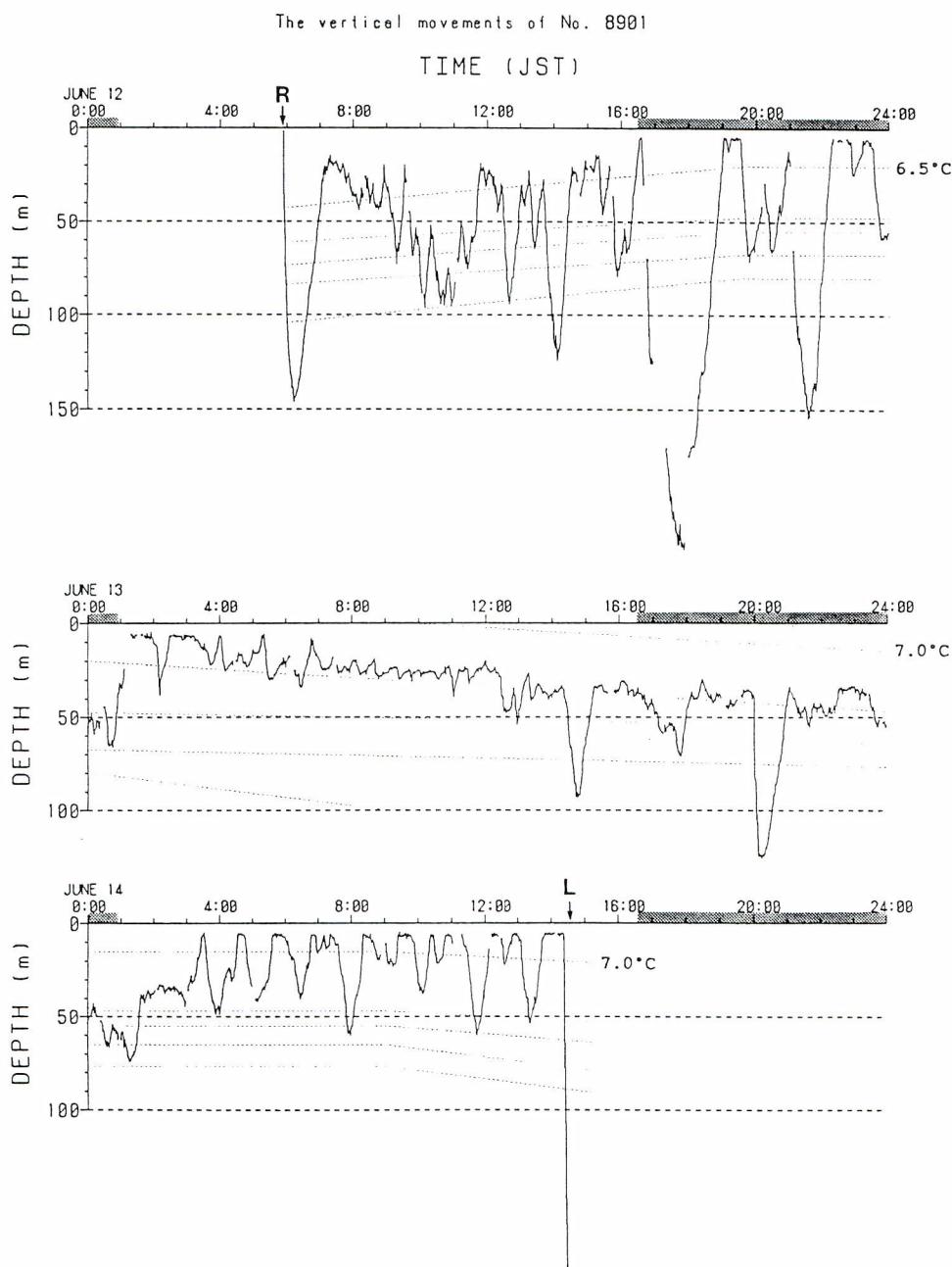
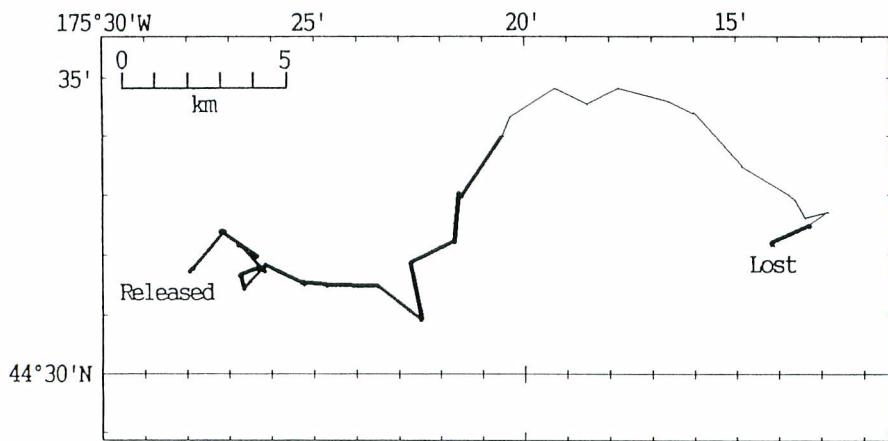
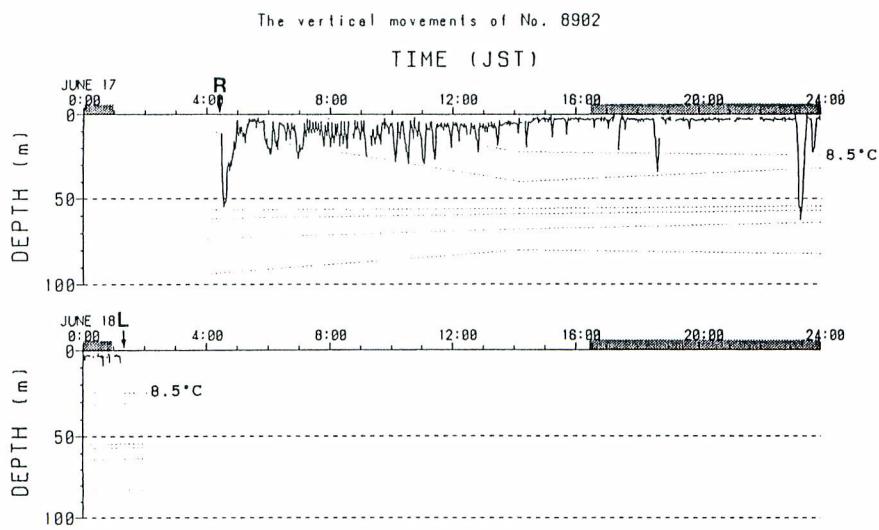


Fig. 57. Vertical movement of tracked chum salmon 8901. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent  $0.5^{\circ}\text{C}$  isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.



**Fig. 58.** Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following coho salmon 8902. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.



**Fig. 59.** Vertical movement of tracked coho salmon 8902. Shaded time zones indicate night time. Dashed horizontal lines represent 0.5°C isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

55m付近まで7.5°Cであり、そこから80m付近までで約2°C低下した。

放流魚は放流点から東方向に直線距離で17.8km移動した。1日あたりに換算した移動距離は20.5kmであった。放流から8時間は東に向かって移動したがその後北東に向い、夜間には移動方向は東から東南東に変化した。総追跡距離は32.4kmで、平均遊泳速度は毎秒0.42mであった。

放流直後に深度60m付近まで潜行したが直ちに30mまで浮上し、その後ゆっくり3m付近まで浮上した。その後放流から約8時間は30m付近までの頻繁な深浅移動を繰り返したが、次第に深浅移動の回数は減少し、5m付近を遊泳する時間が長くなかった。平均遊泳深度は8.3mであった。

#### 8903(図60, 61)

1989年6月23日、北太平洋中央部の43°30'N, 175°30'W付近でギンザケ(尾叉長571mm、1.1才)を放流し、37時間にわたり追跡した。調査海域の表面水温は追跡中に9.0から8.0°Cに低下した。水温の鉛直構造は、深度50m付近まで均一な水温であり、明瞭な水温躍層は見られなかった。

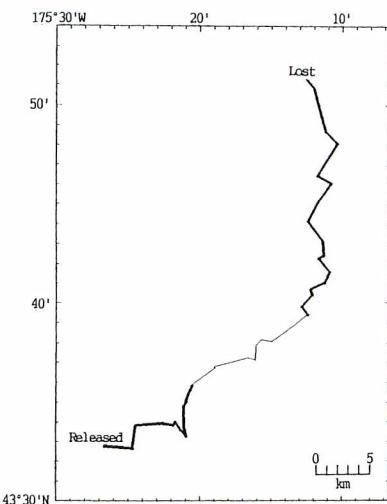


Fig. 60. Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following coho salmon 8903. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.

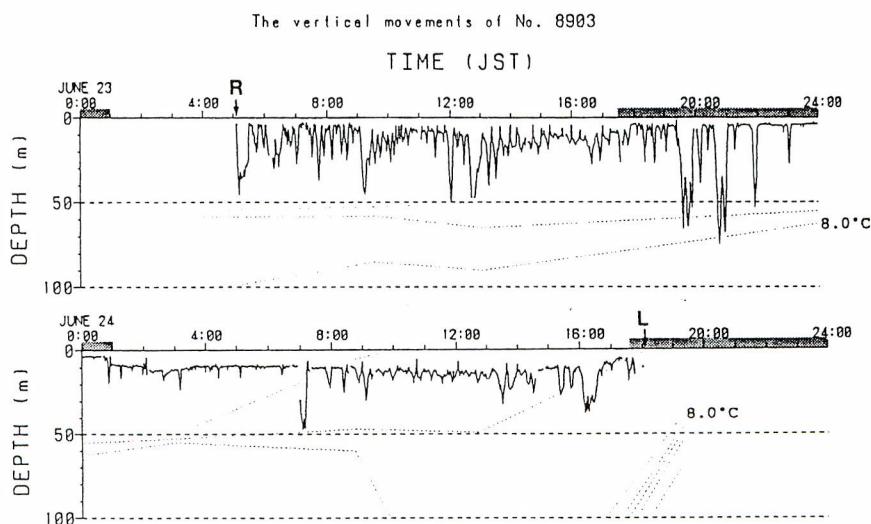


Fig. 61. Vertical movement of tracked coho salmon 8903. Shaded time zones indicate night time. Dashed horizontal lines represent 0.5°C isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

放流魚は直線距離で38.8km北北東へ移動し、1日あたりの直線移動距離は24.7kmであった。放流魚は最初北東へ、2日目からは北へ移動した。総追跡距離は54.5kmで、平均遊泳速度は毎秒0.43mであった。

放流直後には深度45m付近までの急潜行がみられ、ゆっくり5m付近まで浮上した。その後も、約16時間にわたって最大70mまでの潜行を含めて頻繁に深浅移動を繰り返した。しかし、1日目の夜間に80m付近までの比較的深い潜行が行われた後は深浅移動は減少し、2日目の日出時までは5m付近、2日目の昼間は時折50m付近までの潜行を行いながら10m付近を中心遊泳した。平均遊泳深度は13.5mであった。両日の昼夜の遊泳深度の平均値は12.4~14.8m程度でほとんど差が見られなかった。しかし、両日の昼夜の遊泳パターンは異なっており、1日目の昼間は頻繁な深浅移動が見られたが、続く夜間は70m付近までの深い潜行が見られたものの主遊泳層は5m付近であった。また、2日目の昼間は深浅移動は少なかったものの主遊泳層が10mであった。

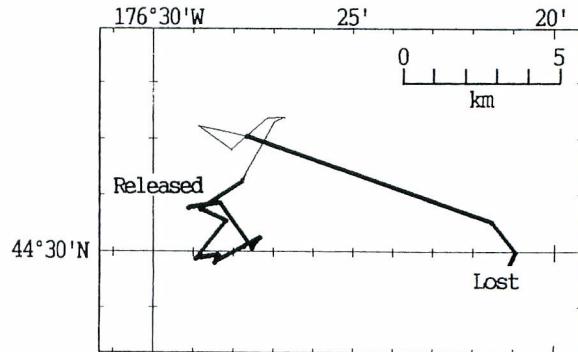


Fig. 62. Track of the research vessel *Shin-riasumaru* while following coho salmon 8904. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.

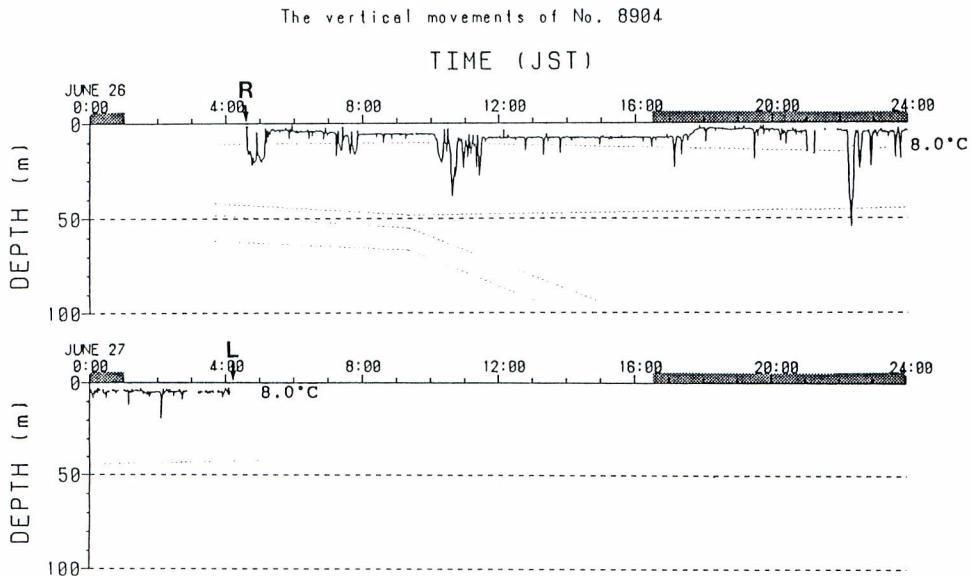


Fig. 63. Vertical movement of tracked coho salmon 8904. Shaded time zones indicate night time. Dashed horizontal lines represent 0.5°C isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

8904 (図62, 63)

北太平洋中央部の $44^{\circ}30'N$ ,  $176^{\circ}30'W$ 付近において、1989年6月26日にギンザケ(尾叉長537mm、1.1才)を24時間にわたり追跡した。調査海域の表面水温は約 $8.0^{\circ}C$ で、深度50m付近までほぼ均一な水温であり、明瞭な水温躍層は見られなかった。

放流魚は放流点から東へ直線距離で10.5km移動し、1日あたりの移動距離は10.4kmであった。1日の昼間は大きな移動がみられなかったが、夜間から2日目にかけて東へ移動した。追跡距離は30.8kmで、平均遊泳速度は毎秒0.37mと計算された。2日目の日の出時刻前後の船位測定データが欠けているため、昼夜の区別が厳密ではないが、昼夜の平均遊泳速度には大きな差が見られなかった。

放流直後に深度20mまで潜行した。その後はあまり深浅移動を行わず、1日目の日中は10m付近を、夜間から2日目には5m付近を遊泳した。平均遊泳深度は7.1mであった。

8905 (図64, 65)

北太平洋中央部の $45^{\circ}30'N$ ,  $176^{\circ}30'W$ 付近において、1989年6月30日にギンザケ(尾叉長560mm、2.1才)の追跡を開始した。追跡は約5日半、133時間にわたり行った。調査海域の表面水温は追跡当初は約 $8.0^{\circ}C$ で、終了時には $9.0^{\circ}C$ になった。表面から深度50m付近までの間で水温は $6.0^{\circ}C$ まで低下し、それ以深ではほぼ一定の水温であった。

放流魚は南へ直線距離で161.1km移動し、1日あたりの移動距離は29.0kmであった。放流後最初は東へ移動し、2日目日中から南下、3日目の日の出からは南西方向へ移動した。4日目には動きが少なくなったがその後南下した。追跡距離は202.7kmにわたり、平均遊泳速度は毎秒0.43mであった。

放流直後には顕著な急潜行は見られず、放流後約7時間は比較的ゆっくり20m付近まで潜行し、速く浮上する行動を繰り返した。その後日没まで深浅移動が繰り返され、夜間には時折30m付近まで潜行しながら多くの時間は表層を遊泳する様になった。2日目の日中は30m付近まで潜行し、そのまま留まるかゆっくり深浅移動をすることが多くなった。3日目の日出前からは、時折30~50m付近まで潜行するものの10m以浅を遊泳することが多かった。この後、6日目の、3:00頃までの約60時間は、途中5日目の昼間に50m付近まで潜行した以外は、ほとんど水面付近を遊泳した。その後は時折30m付近まで潜行しながら5m付近を遊泳した。平均遊泳深度は8.1mであった。

9001 (図66, 67)

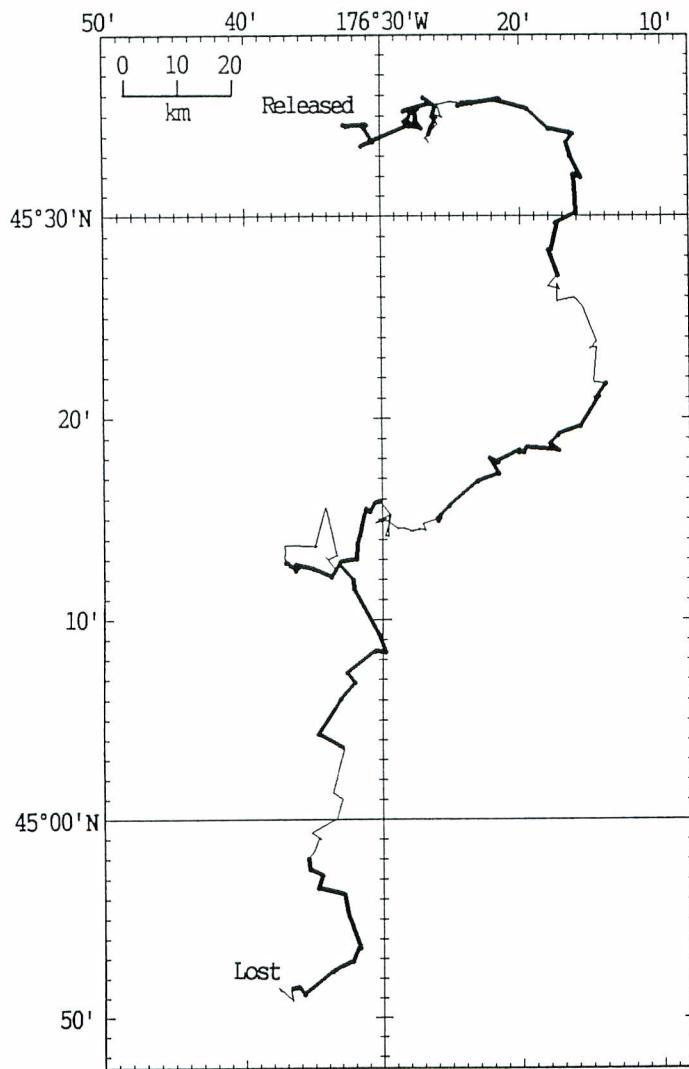
西部北太平洋の $45^{\circ}20'N$ ,  $165^{\circ}50'W$ 付近において、1990年6月15日にシロザケ(尾叉長564mm、0.3才)を約26時間追跡した。調査海域の表面水温は $7.0\sim6.0^{\circ}C$ で、20mから70m付近までの間に約 $3^{\circ}C$ 低下する弱い水温躍層が見られた。

放流魚はほぼ南へ37.7km移動し、1日あたりの移動距離は34.8kmであった。放流日の日中は南西方向に移動したが、夜間から南へ向かった。追跡距離は47.8kmで、平均遊泳速度は毎秒0.55mであった。

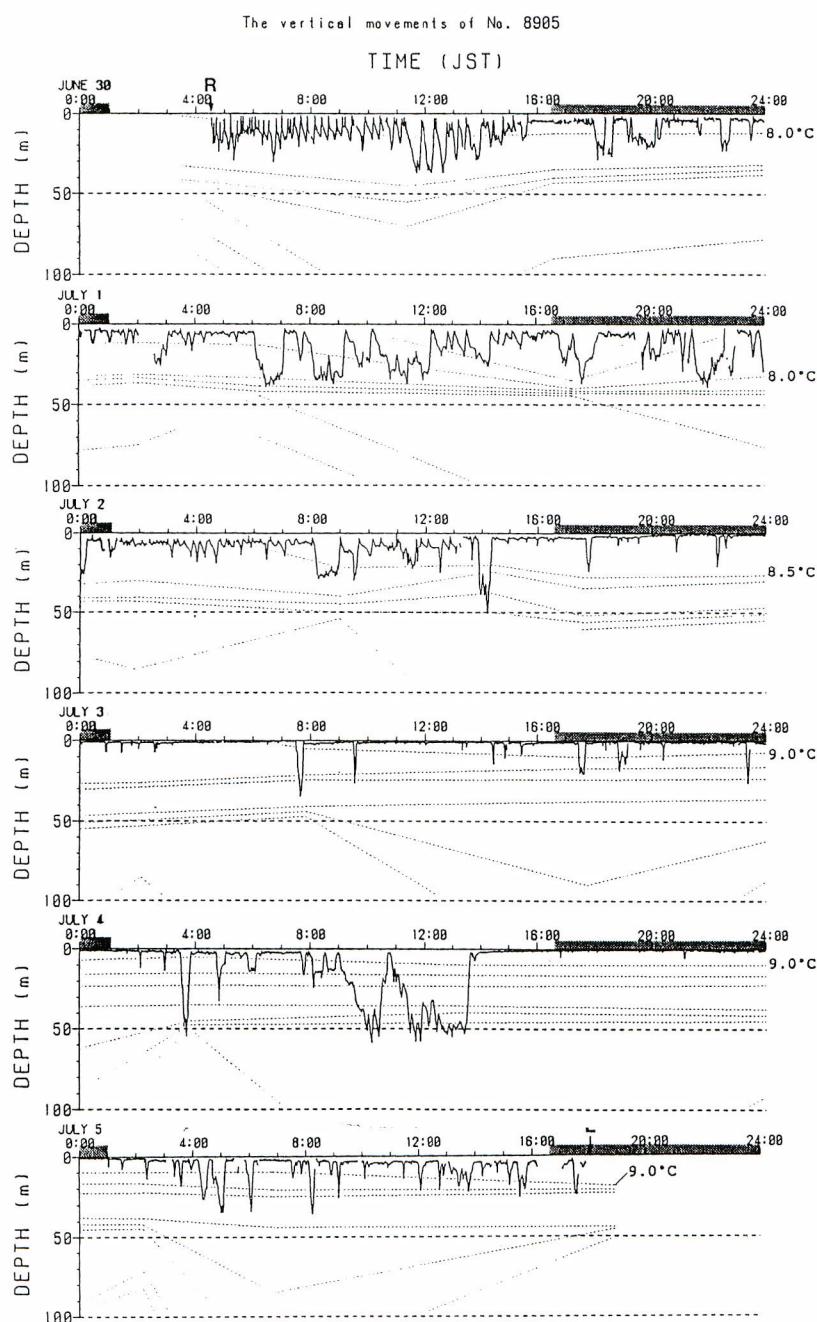
放流直後は20m付近まで潜行し、その後約2時間にわたってこの層を遊泳した。その後表層から20m付近までの間を深浅移動したが、1日目の夜間からは5m付近の表層を主に遊泳し、時折40m付近まで潜行した。2日目の昼間は時折20m付近までの潜行を行った。平均遊泳深度は11.9mであった。

9002 (図68, 69)

1990年6月17日に、西部北太平洋の $45^{\circ}20'N$ ,  $166^{\circ}30'W$ 付近において、シロザケ(尾叉長648mm、0.4才)の追跡を約18時間行った。調査海域の表面水温は $6.0\sim6.5^{\circ}C$ で、20mから30mの間に約 $2^{\circ}C$ 低下する



**Fig. 64.** Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following coho salmon 8905. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.



**Fig. 65.** Vertical movement of tracked coho salmon 8905. Shaded time zones indicate night time. Dashed horizontal lines represent  $0.5^{\circ}\text{C}$  isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

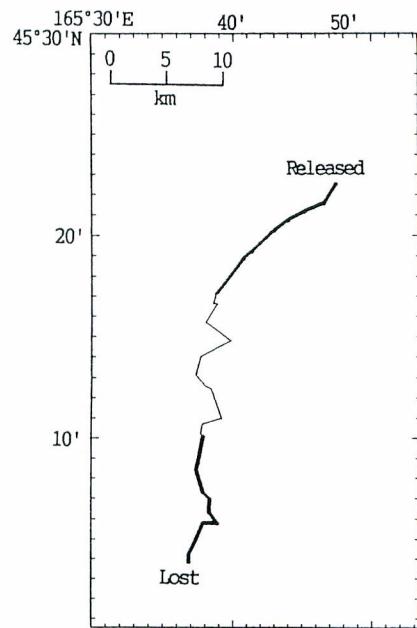
水温躍層が見られた。

放流魚は東南東へ15.6km 移動した。1日あたりに換算した移動距離は20.8km であった。この魚は放流後1日目の夜半まで南東に向かった。その後北に向きを変えたところで追跡は終了した。追跡距離は23.9km で、平均遊泳速度は毎秒0.36m であった。

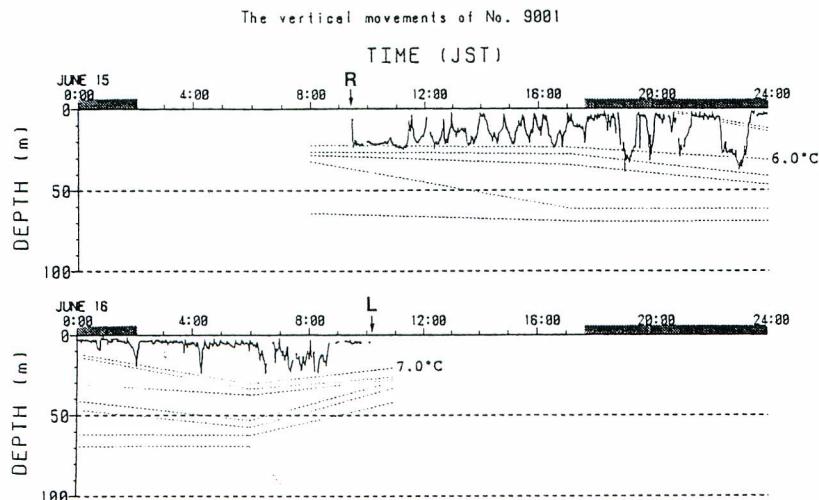
放流後は深度137m までゆっくり潜行し、約2時間かけて20m付近まで浮上した。その後約5時間にわたって20m付近を遊泳した。その後は20m以浅の水温躍層以浅で深浅移動を行っていたが、日没1時間後から水温躍層下の深度30mから90mの間を約4時間にわたって上下し、その後再び水温躍層付近を遊泳する様になった。平均遊泳深度は32.5m であった。

#### 9003 (図70, 71)

1990年6月23日に、ベーリング海の56°30'N, 176°30'E付近において、シロザケ(尾叉長638mm、0.4才)の追跡を約31時間行った。調査海域の表面水温は5.0-6.0°Cで、25mから35mの間で約2°C低下する水温躍層が見られた。



**Fig. 66.** Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following chum salmon 9001. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.



**Fig. 67.** Vertical movement of tracked chum salmon 9001. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent 0.5°C isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

放流魚は東南東へ21.9km 移動した。1日あたりの移動距離は16.7km であった。放流後約 6 時間北へ向かった後、東南東へ向きを変えた。1日目の日没前には東へ向かったが、夜間には南東へ向かった。追跡距離は49.7km で、平均遊泳速度は毎秒0.43m であった。

放流直後に水温躍層である30m 付近まで潜行した後、ゆっくりと浮上し放流 4 時間後からは10m 付近を遊泳した。その後追跡終了までの24時間は、4回にわたって水温躍層付近を1~4時間遊泳した以外は主に10m 付近を遊泳した。平均遊泳深度は17.2m であった。

#### 9005 (図72, 73)

ベーリング海の57°30'N, 179°40'W 付近において、1990年6月29日にマスノスケ(尾叉長638mm、1.3才)の追跡を行った。追跡は約80時間で終了し、放流点から南へ102.4km 移動した。1日あたりの移動距離は30.7km であった。調査海域の表面水温は6.5-7.0°Cで、20m から40m の間で約2.5°C低下する水温躍層が見られ、50m 以深は3°C以下であった。

放流魚は追跡当初からほぼ真南へ向かって移動し、2日目の昼間・夜間と3日目の昼間にゆるやかに弧を描く様に東に航跡がずれた以外は全体としてはほぼ南へ移動した。追跡距離は120.5km で、平均遊泳速度は毎秒0.41m であった。

放流直後には50m まで潜行し、5時間にわたって水温躍層内の30~40m 層を遊泳した。その後は、時折10m 以浅へ浮上してはすぐに潜行する行

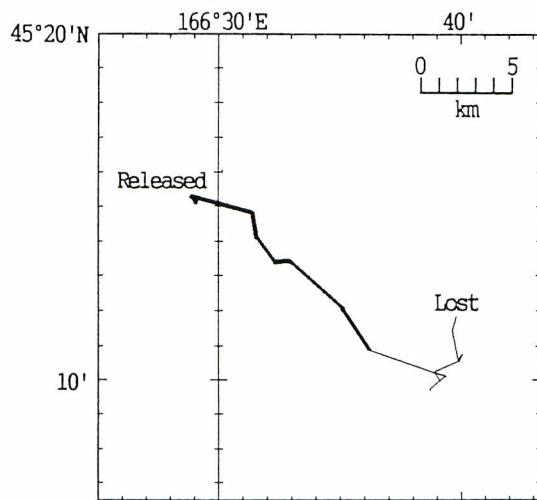


Fig. 68. Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following chum salmon 9002. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.

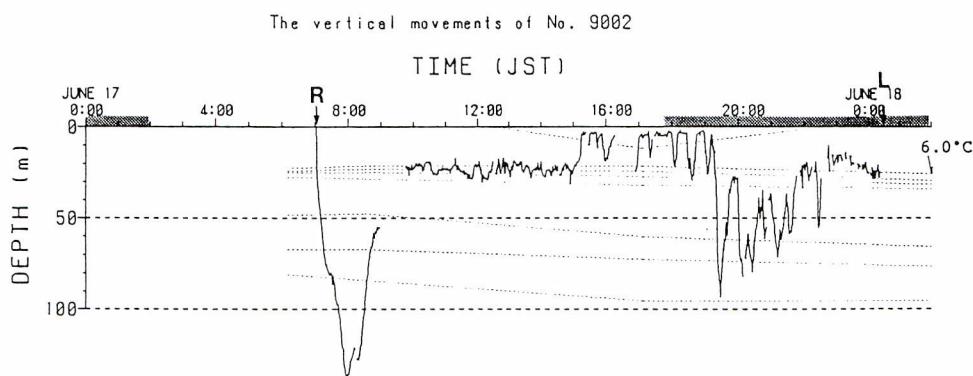


Fig. 69. Vertical movement of tracked chum salmon 9002. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent 0.5°C isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

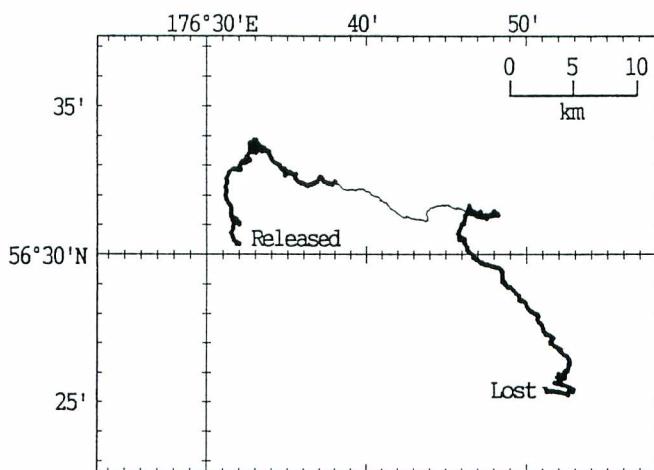


Fig. 70. Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following chum salmon 9003. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.

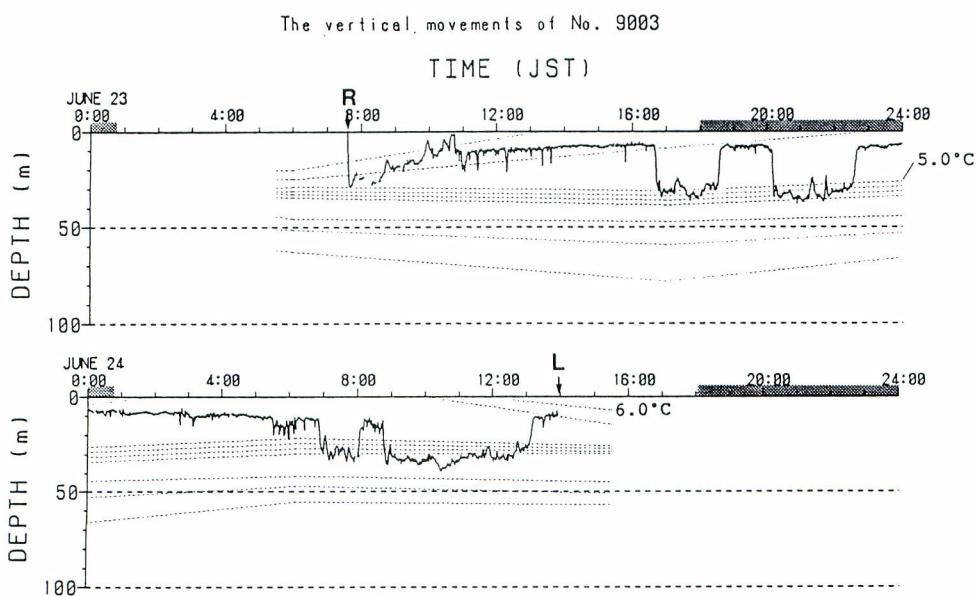
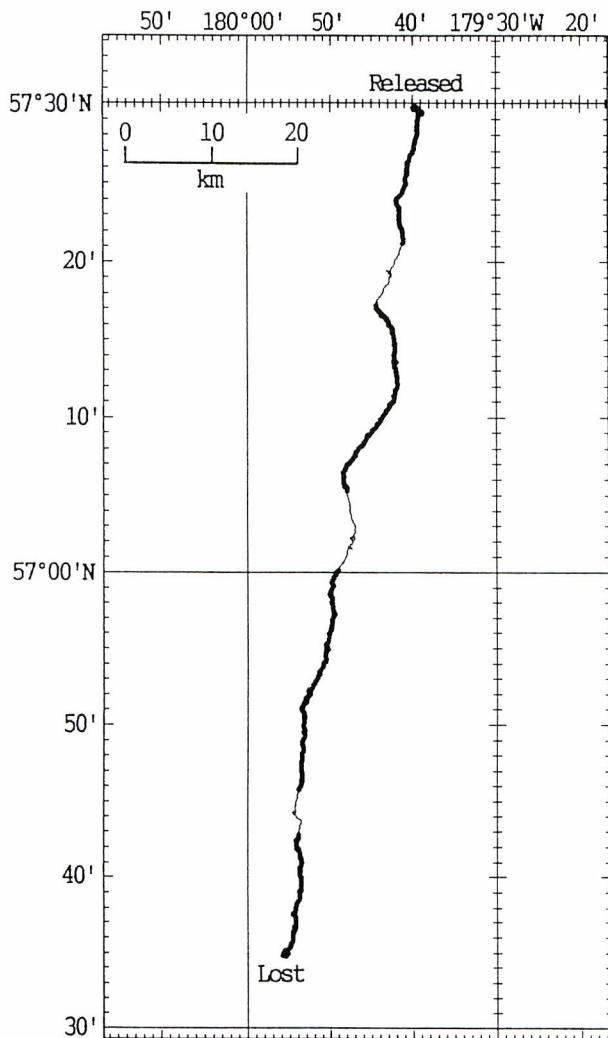
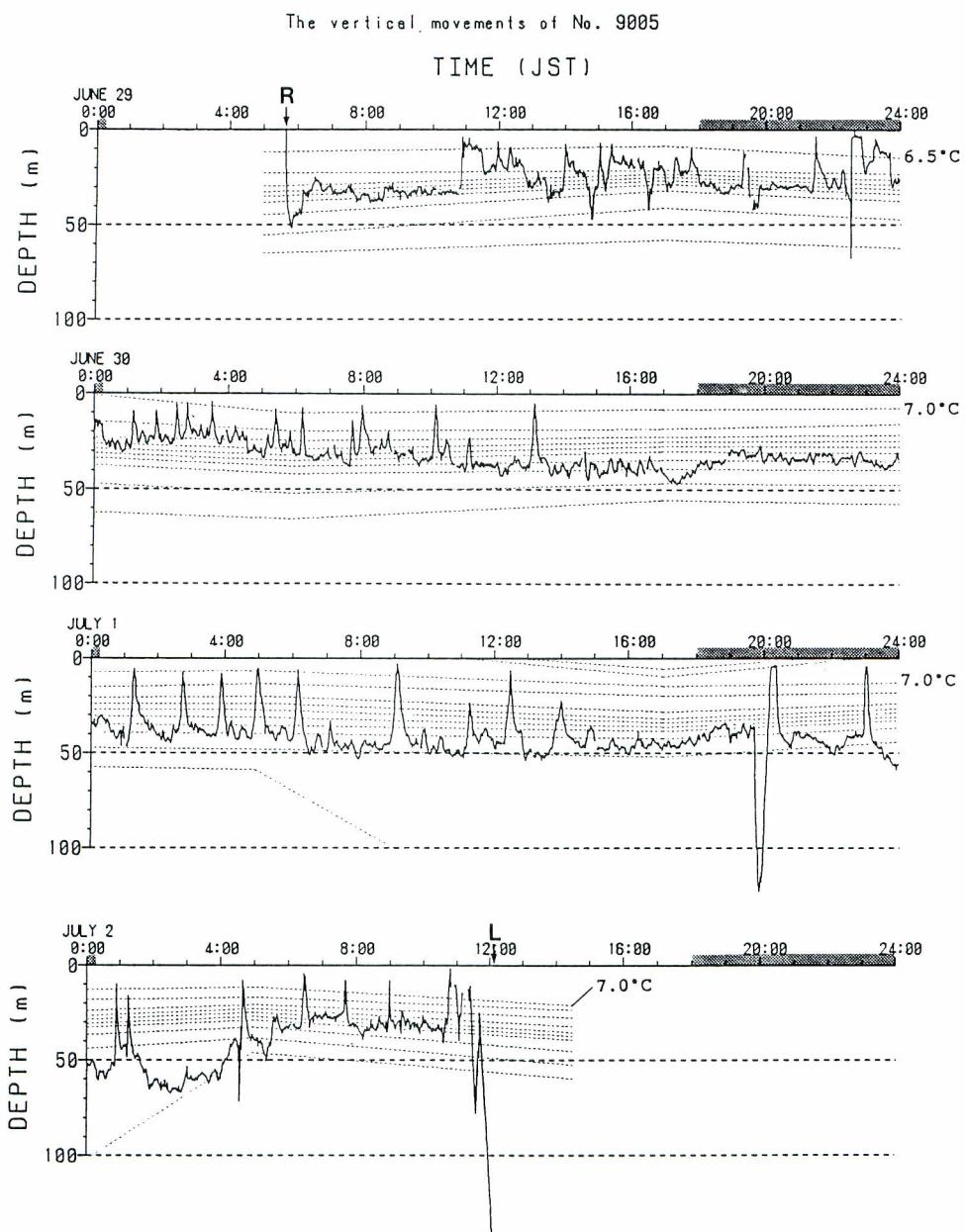


Fig. 71. Vertical movement of tracked chum salmon 9003. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent 0.5°C isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.



**Fig. 72.** Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following chinook salmon 9005. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.



**Fig. 73.** Vertical movement of tracked chinook salmon 9005. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent  $0.5^{\circ}\text{C}$  isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

動を示しながら主に50m 層付近を遊泳した。3日目の夜間には120mまでの潜行が観察されたが、基本的には水温躍層内またはその下層を遊泳していた。追跡開始から80時間経過した頃に、深度情報が一定速度で深くなり始め、発信器の耐圧を越えて沈降したため追跡を打ち切った。平均遊泳深度は34.5mであった。

#### 9006 (図74, 75)

ベーリング海の $57^{\circ}20'N$ ,  $177^{\circ}50'W$ 付近において、1990年7月4日にベニザケ(尾叉長582mm、2.3才)の追跡を開始した。追跡は約91時間で終了し、魚は放流点から東へ140.6km移動した。1日あたりの移動距離は37.1kmであった。調査海域の表面水温は $7.5\text{--}8.0^{\circ}\text{C}$ で、20mから40mの間で約 $3^{\circ}\text{C}$ 低下する水温躍層が見られ、50m以深は $3.5^{\circ}\text{C}$ 以下であった。

放流後4時間は西へ移動していたが、その後は逆に東北東へ向かった。2日目の夜間には一度東南東に向かったが、3日目の夜明けから再び東北東へ向かった。3日目の昼間の途中から東南東に向かった。航跡は完全な直線でなくゆるやかな円弧の連続であった。追跡距離は204.2kmにわたり、平均遊泳速度は毎秒0.62mであった。

放流直後の潜行は水温躍層である20m付近までであった。その後約1時間躍層内を遊泳した後は、2日目までは主に3m程度の極表層を遊泳し、時折20m付近までの潜行と浮上行動が見られた。3日目の昼間からはほぼ常時5mから15mの間を上下しながら遊泳し、4日目の午後には140mまでの急激な潜行がみられた。4日目の夜間に9005同様沈降し追跡を終了した。平均遊泳深度は7.5mであった。

#### 9007 (図76, 77)

ベーリング海の $57^{\circ}30'N$ ,  $179^{\circ}30'W$ 付近において、1990年7月9日にシロザケ(尾叉長688mm、0.4才)の追跡を開始した。約42時間の追跡の間に放流点から西へ123.1km移動し、1日あたりの移動距離は69.8kmであった。調査海域の表面水温は $7.5^{\circ}\text{C}$ で、15mから30mの間で $4^{\circ}\text{C}$ 低下する水温躍層が見られ、50m以深は $2^{\circ}\text{C}$ 以下であった。

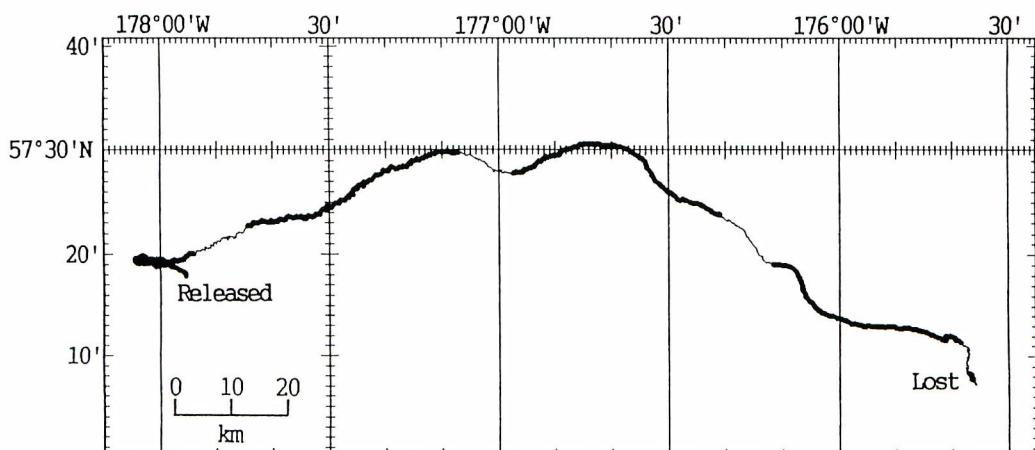
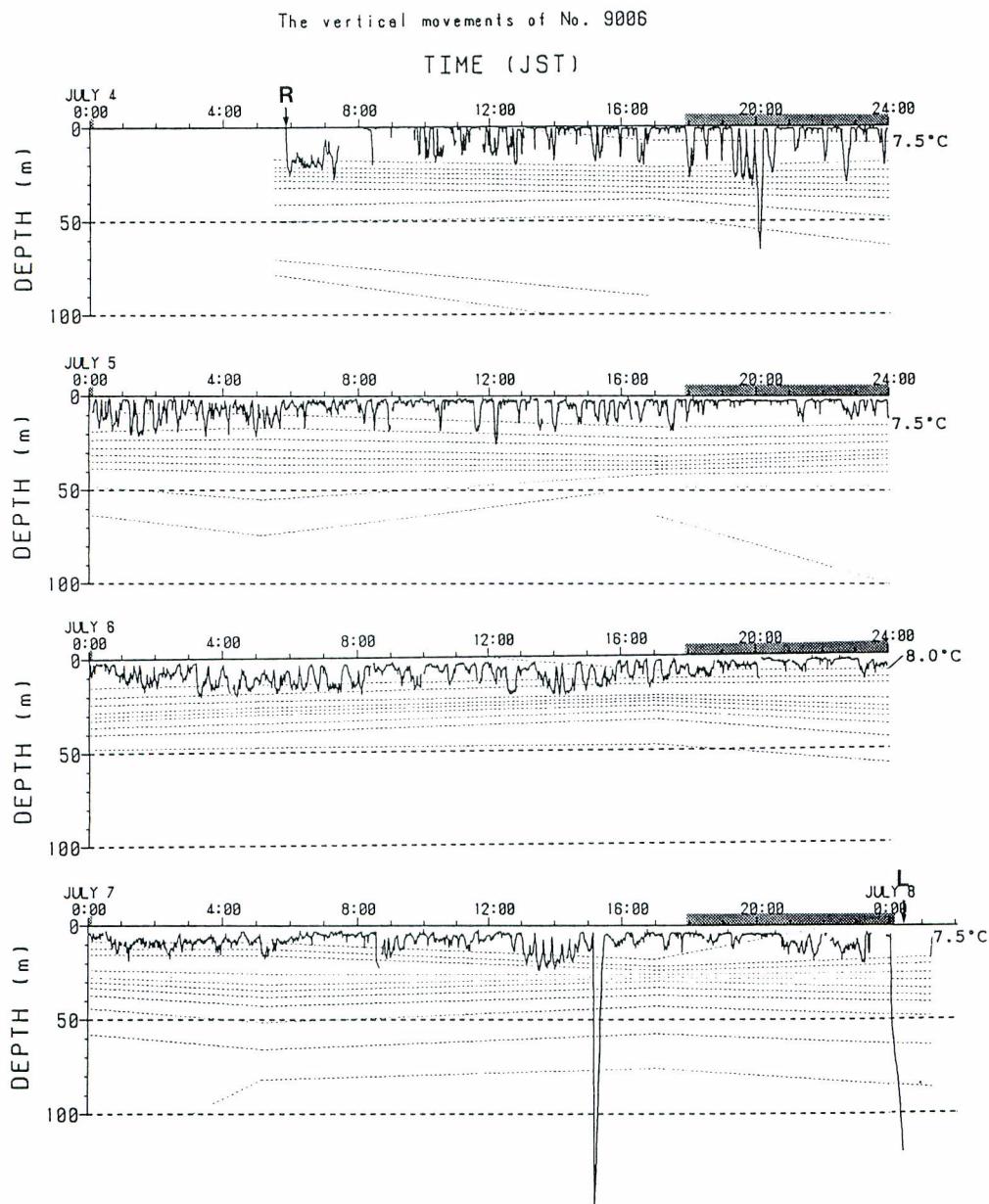


Fig. 74. Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following sockeye salmon 9006. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.



**Fig. 75.** Vertical movement of tracked sockeye salmon 9006. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent  $0.5^{\circ}\text{C}$  isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

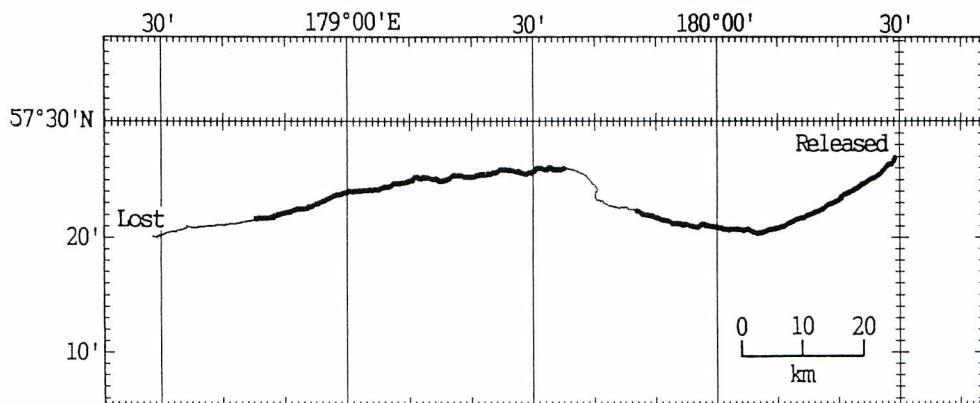


Fig. 76. Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following chum salmon 9007. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.

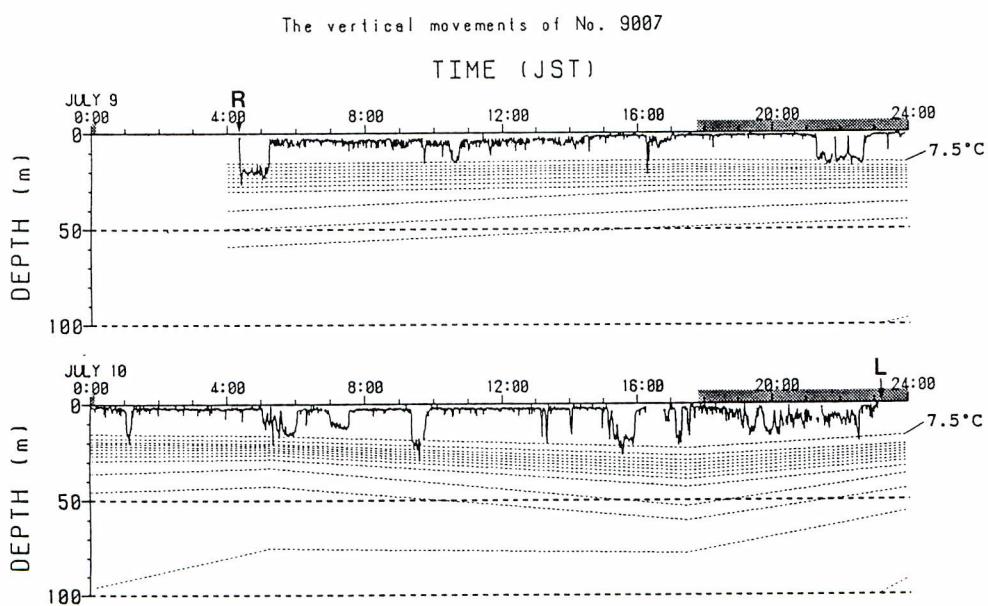


Fig. 77. Vertical movement of tracked chum salmon 9007. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent 0.5°C isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

1日目は南側に張り出すように大きく弧を描きながら西へ進んだ。2日目はほぼ直線的に西へ移動した。追跡距離は130.9kmであった。平均遊泳速度は毎秒0.83mであった。

放流直後に水温躍層内の25mまで潜行して約1時間この層を遊泳した後、4m付近まで浮上した。その後は、時折水温躍層内の20m付近まで潜行しながら常に表面近くを遊泳した。平均遊泳深度は5.0mであった。

#### 9101 (図78, 79)

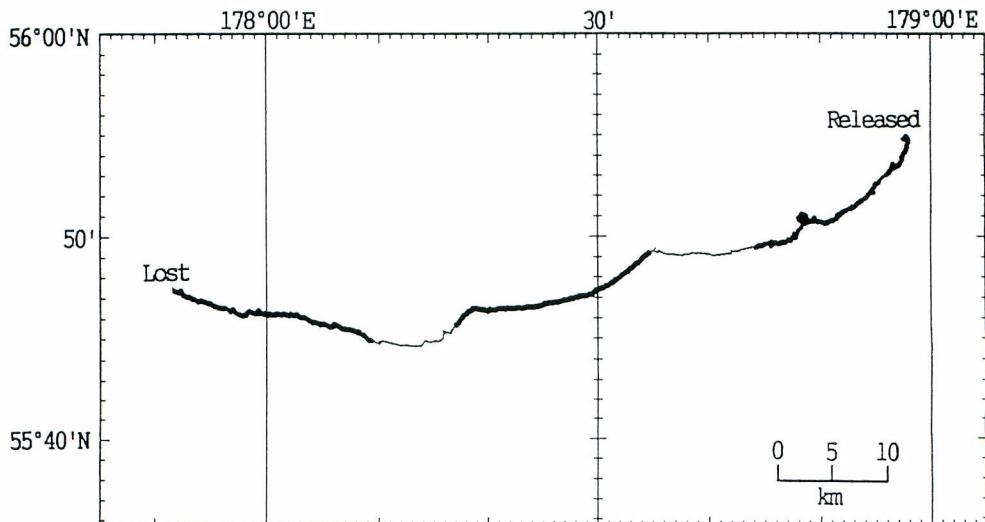
ベーリング海の $56^{\circ}00'N$ ,  $179^{\circ}00'E$ 付近において、1991年6月20日にカラフトマス(尾叉長497mm、0.1才)の追跡を開始した。約54時間の追跡の間に魚は放流点から西へ69.9km移動し、1日あたりの移動距離は30.9kmであった。調査海域の表面水温は $5.0\text{--}6.0^{\circ}\text{C}$ で、はっきりした水温躍層は見られなかった。

1日目には南から徐々に西へ移動方向を変化させて大きく弧を描きながら移動した。2日目の日出時から移動方向は再び南よりになったが、その後徐々に西向きに変化した。2日目の日没2時間前に一時移動方向は南西に変化したが、3日目の日出時からは西北西に移動した。追跡距離は82.3kmで、平均遊泳速度は毎秒0.42mであった。

放流直後の潜行は20mまでであり、その後ゆっくり浮上したが表層まで浮上せず3時間余りは10m付近を遊泳した。1日目の夜間は10mから20m付近を遊泳する事が多かったが、2日目には極く表層を中心に遊泳し、時折最深で20m付近まで潜行した。3日目には再び20mまでの間を頻繁に上下するようになった。平均遊泳深度は4.8mであった。

#### 9102 (図80, 81)

ベーリング海の $55^{\circ}50'N$ ,  $178^{\circ}40'E$ 付近において、1991年6月23日からベニザケ(尾叉長631mm、2.3才)の追跡を開始した。約55時間の追跡の間に放流点から東北東へ97.8km移動し、1日あたりの移動距



**Fig. 78.** Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following pink salmon 9101. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.

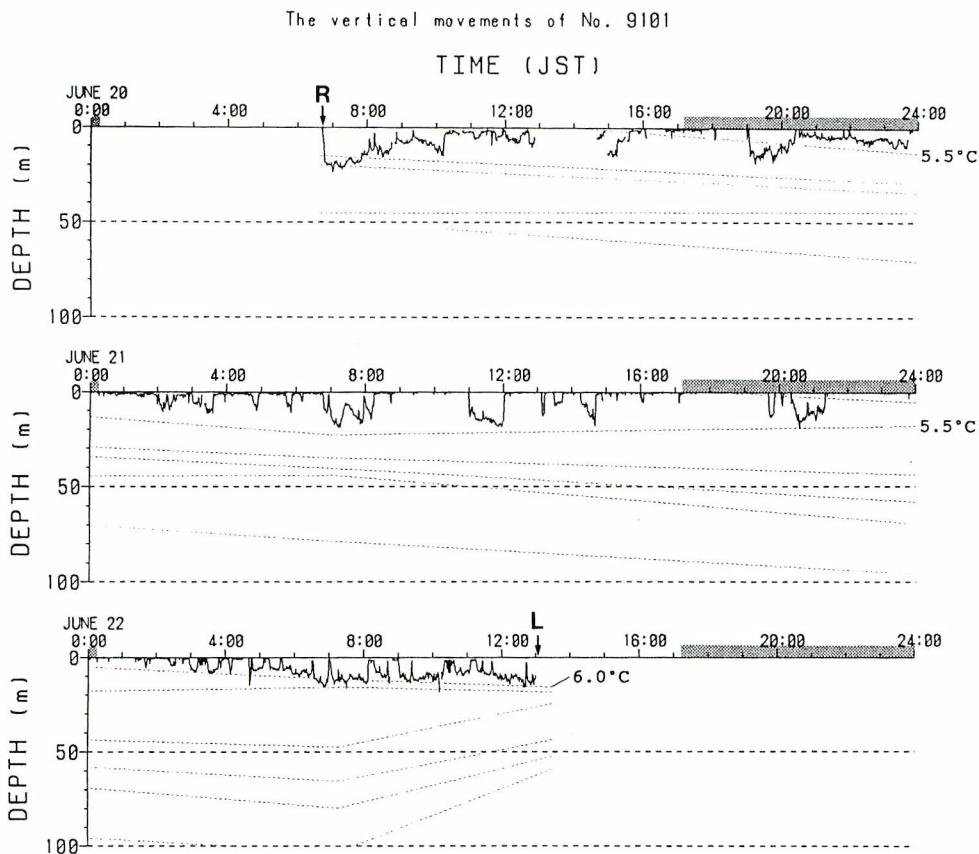


Fig. 79. Vertical movement of tracked pink salmon 9101. Shaded time zones indicate night time. Dashed horizontal lines represent 0.5°C isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

離は42.7kmであった。調査海域の表面水温は5.5-6.0°Cで、50mから70m層付近までの間でゆるやかに3.0°Cまで水温が低下した。

放流後、ゆっくり東へ移動していたが、2日目の日没前から急に遊泳速度が増し、その後は北東方向へほとんど一直線に進んだ。追跡距離は116.0kmで、平均遊泳速度は毎秒0.59mであったが、前半の遅い時の平均は毎秒0.24mで、後半の平均は毎秒1.20mになった。

放流直後には50mまで潜行し、その後ゆっくり浮上し約2時間にわたって10~30mを上下した。それ以降は2日目の昼間までは5m付近、2日目の夜間は10m付近、3日目には20m付近を主要遊泳深度とし、この間少しの例外を除いては深浅移動は少なく潜行深度も小さかった。しかし、2日目の日没前と夜間に速い潜行速度を伴った深い層までの潜行が見られた。これについては後の章で詳述する。平均遊泳深度は18.1mであった。

9103 (図82, 83)

ベーリング海の $56^{\circ}10'N$ ,  $179^{\circ}10'W$ 付近において、1991年6月26日にベニザケ(尾叉長640mm、1.3才)の追跡を行った。約15時間で追跡は終了し、放流点から東へ7.2km移動した。1日あたりに換算した移動距離は11.0kmであった。調査海域の表面水温は $5.5\text{--}6.0^{\circ}\text{C}$ で、20mから50mの間に $2.5^{\circ}\text{C}$ 水温が低下するゆるやかな水温躍層が見られた。

放流後5時間にわたり西北西に移動した後、ゆっくりと反時計回りに向きを変え南南東に進んだ。追跡距離は33.8km、平均遊泳速度は毎秒0.60mであった。

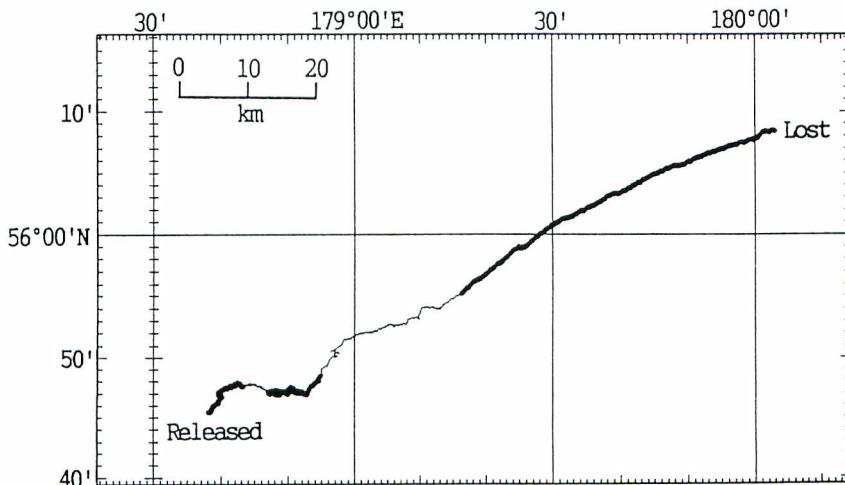
放流後の潜行は25mまで、約1時間かけて10m程度の範囲の深浅移動を行いながら徐々に浮上した。その後も小刻みな深浅移動を行いながら表層と20mまでの間を遊泳した。平均遊泳深度は毎秒10.8mであった。

9104 (図84, 85)

ベーリング海の $56^{\circ}20'N$ ,  $177^{\circ}30'W$ 付近において、1991年6月28日にマスノスケ(尾叉長775mm、1.3才)の追跡を開始した。約55時間の追跡の間に放流点から南南東へ18.5km移動した。1日あたりに換算した移動距離は8.0kmであった。調査海域の表面水温は $6.0\text{--}7.0^{\circ}\text{C}$ で、表層から55mまでの間に $3.0^{\circ}\text{C}$ まで水温が低下するゆるやかな水温躍層が見られた。

放流後北北西に移動したが、4時間後には移動方向が南へ反転しその後日没まで西方向へ変化した。日没頃に移動方向が南へ変化し、そのまま夜間と2日目の日出1時間後まで南下を続けた。その後移動方向を東に変えた後、徐々に南へ向きを変え、3日目の昼間に北へ向きを変え始めるまでは、東南東方向へ移動した。追跡距離は59.4kmで、平均遊泳速度は毎秒0.30mであった。

放流直後に20m付近までの潜行があったが、遊泳深度データとしては記録できなかった。1日目の昼



**Fig. 80.** Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following sockeye salmon 9102. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.

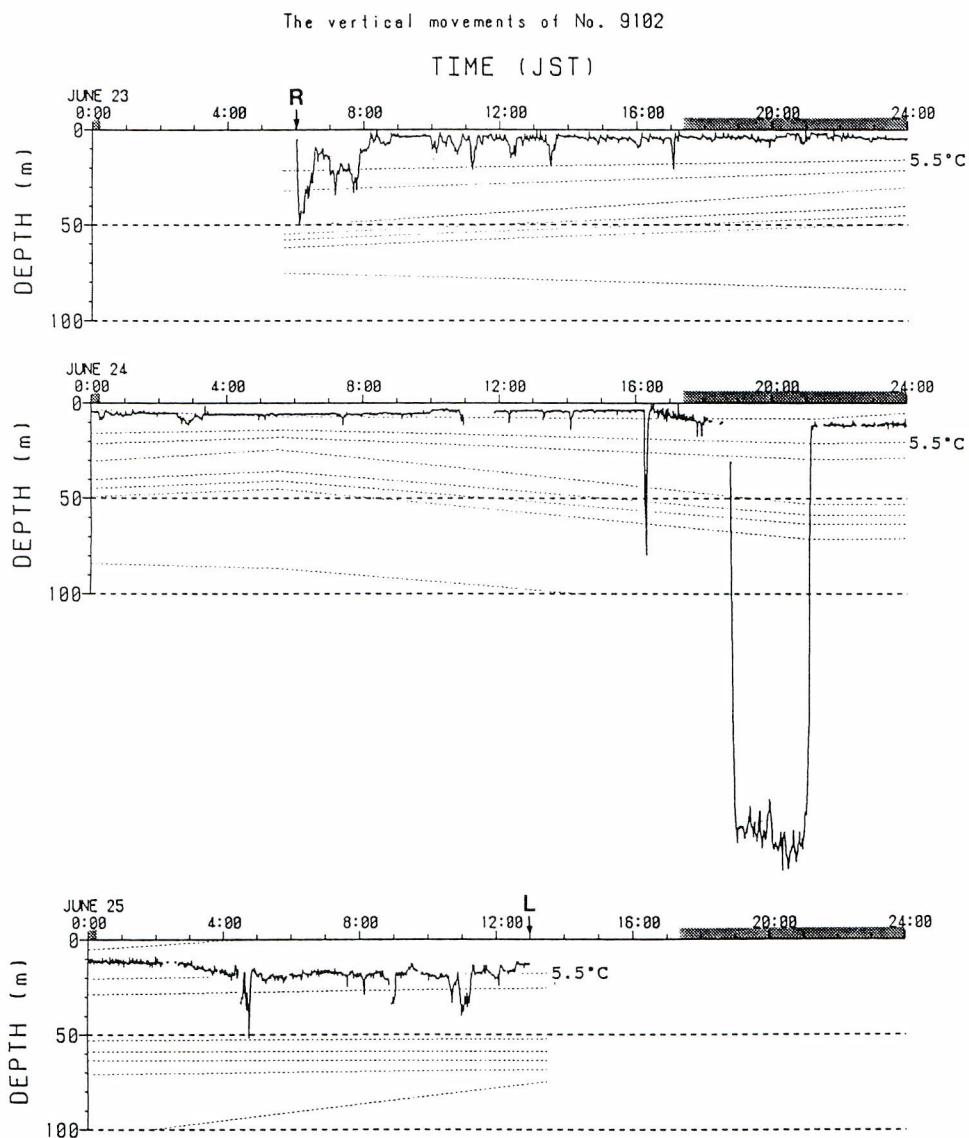


Fig. 81. Vertical movement of tracked sockeye salmon 9102. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent  $0.5^{\circ}\text{C}$  isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

間は10-30m層を深浅移動を繰り返しながら時折45mないしは65m付近まで潜行した。夜間は5m付近から50m付近までの間を大きく上下し、途中30m付近に留まる事があった。2日目の日中は5mから20mを中心に遊泳し、そこから時折50m付近まで潜行した。2日目の夜間には20mから50m層を上下し、途中85m付近までの潜行も見られた。3日目の昼間は20mから30mを中心に遊泳し、それまでより深浅移動は少なくなったが、浅い方では10m、深い方では40m付近までの移動を繰り返した。平均遊泳深度は22.5mであった。

### 9105 (図86, 87)

ベーリング海の $56^{\circ}50'N$ ,  $177^{\circ}20'W$ 付近において、1991年7月1日にマスノスケ(尾叉長800mm、1.4才)の追跡を開始した。約54時間の追跡の間に放流点から東北東へ23.7km移動した。1日あたりの直線移動距離は10.5kmであった。調査海域の表面水温は $7.0^{\circ}C$ で、10mから40mまでの間に $3.5^{\circ}C$ 低下する水温躍層が見られ、40m以深は $3.5^{\circ}C$ であった。

放流から2日目の日没前までゆっくり北北東へ移動した後、2日目の夜間に南南東に進行方向を変え、3日目の日出時から東へ向かった。追跡距離は49.0kmで、平均移動速度は毎秒0.25mであった。

放流後45mまで潜行し、その後は20mから40mを遊泳しながら時折表層に浮上してはすぐに元の深度に戻る行動を示した。主遊泳層である水温躍層下限の45m付近以深への潜行は、1日目の夜間と3日目の

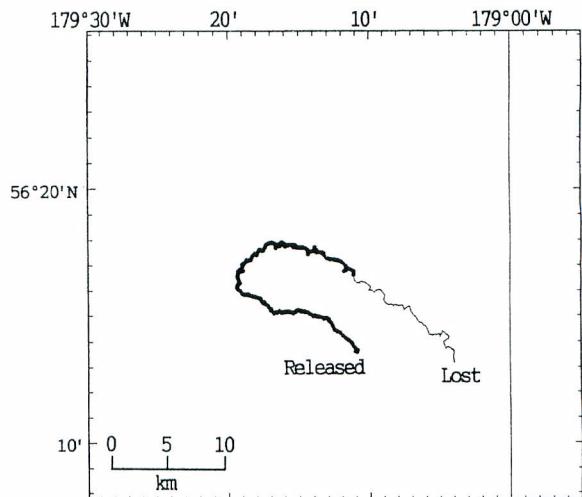


Fig. 82. Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following sockeye salmon 9103. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.

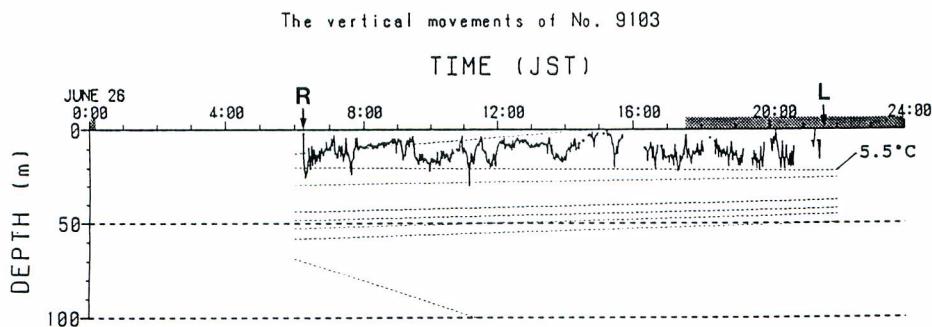


Fig. 83. Vertical movement of tracked sockeye salmon 9103. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent  $0.5^{\circ}C$  isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

日中に見られただけであった。平均遊泳深度は35.7m であった。

#### 9106 (図88, 89)

1991年7月4日からベーリング海の $57^{\circ}20'N$ ,  $177^{\circ}10'W$ 付近においてベニザケ(尾叉長648mm、1.3才)を約54時間追跡した。放流魚は北西へ44.4km 移動した。1日あたりの直線移動距離は19.6km であった。調査海域の表面水温は $7.0^{\circ}\text{C}$ で、20m から50m までの間に $3.5^{\circ}\text{C}$ 低下する水温躍層が見られ、50m 以深は $3.5^{\circ}\text{C}$ 以下となった。

放流後18時間後の2日目の日出時まで北へ向かっていたが、その後は北西方向に向きを変えた。追跡距離は60.8km、平均遊泳速度は毎秒0.31m であった。

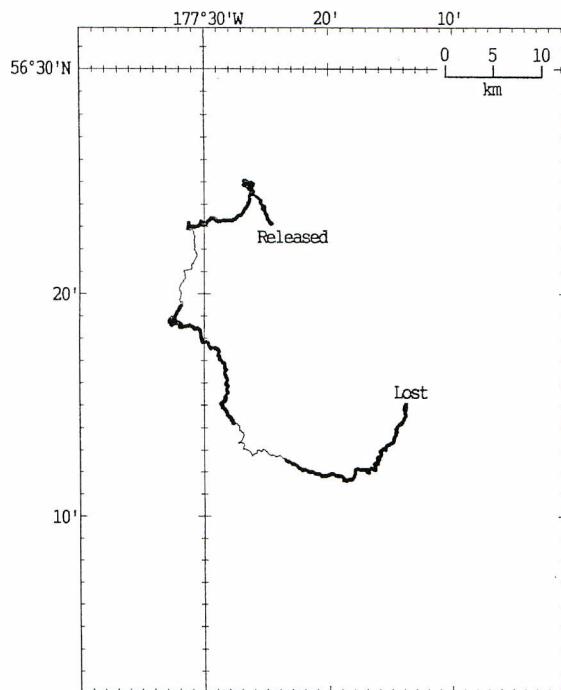
放流直後の潜行は25m までであり、その後約2時間かけて5m付近まで浮上してきた。その後全追跡期間を通して主に表層近くを遊泳し、時折水温躍層上限の20m付近までの潜行を行った。これらの潜行は日中の方が多かった。これ以深への潜行は2度見られたが最大でも70m までであった。平均遊泳深度は5.1m であった。

#### 9107 (図90, 91)

1991年7月4日からベーリング海の $57^{\circ}40'N$ ,  $178^{\circ}20'W$ 付近においてマスノスケ(尾叉長650mm、1.3才)を約50時間追跡した。放流魚は南西へ43.7km 移動した。1日あたりの直線移動距離は20.9km であった。調査海域の表面水温は $7.5\text{--}8.0^{\circ}\text{C}$ で、20m から40m の間で約 $3^{\circ}\text{C}$ 低下する水温躍層が見られ、50m 以深は $3.0^{\circ}\text{C}$ 以下となった。

放流後4時間はほぼ北へ移動したが、その後は南西に向かった。夜間には移動方向が南になったものの、2日目の日出時からは再び南西に向かった。追跡距離は65.6km で、平均遊泳速度は毎秒0.37m であった。

放流後124m まで潜行したがゆっくり20m まで浮上した。1日目の昼間は表面から30m の間を上下し、夜間は30m を中心に表層から50m 付近までの間を深浅移動した。2日目の昼間も表層から30m の間を移動したが、前半は下層を中心に遊泳し表層に浮上した後すぐ潜行し、後半には主に表層を遊泳し30m 付近まで潜行してすぐ浮上する様になった。2日目の夜間は30m 付近と表層をそれぞれ30分から2時間づつ遊泳した。3日目の昼間は5m 付近を遊泳する時間が多くなったが、50m 以深への潜行と浮上を3回繰り返した後、浮上しなくなり追跡は終了した。最後の潜行のデータを除いた平均遊泳深度は20.8m であった。



**Fig. 84.** Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following chinook salmon 9104. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.

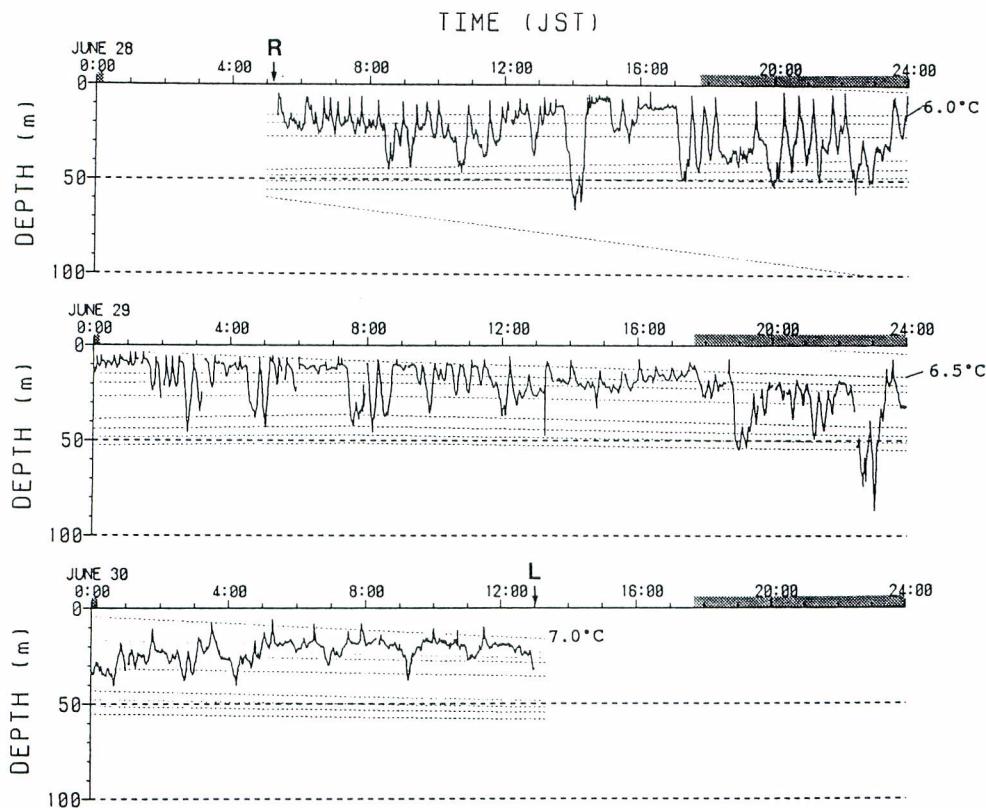


Fig. 85. Vertical movement of tracked chinook salmon 9104. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent 0.5°C isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

#### 9108 (図92, 93)

1991年7月10日にベーリング海の56°00'N, 179°00'E付近においてカラフトマス(尾叉長476mm、0.1才)を約15時間追跡した。放流魚は西へ21.0km移動した。1日あたりの直線移動距離は33.1kmであった。調査海域の表面水温は7.0°Cで、深度30m付近で10mで水温が約2°C低下する水温躍層が見られ、60m以深は3.0°C以下となった。

放流後2時間は南下したが、その後徐々に西に向きを変え、追跡終了時には西北西に向かっていた。追跡距離は30.5kmで、平均遊泳速度は毎秒0.56mであった。

放流直後に30m付近まで潜行した後、そのまま30m付近を主な遊泳層として時折表層に浮上した。平均遊泳深度は21.6mであった。

#### 9109 (図94, 95)

1991年7月12日にベーリング海の56°10'N, 179°20'E付近においてカラフトマス(尾叉長520mm、0.1才)を放流した。約54時間の追跡で放流点から北北西へ131.5km移動した。1日あたりの直線移動距離は57.9kmであった。調査海域の表面水温は7.0-7.5°Cで、深度30m付近に5mで水温が約2°C低下する

水温躍層があり、60m以深は3.0°C以下となつた。

放流後2時間は南南東に移動したが、この方向は最終的な移動方向の正反対の方向であった。その後反時計回りにゆっくり移動方向を変化させ北北西に向かった。追跡距離は150.6kmで、平均遊泳速度は毎秒0.77mであった。

放流直後に水温躍層上限の深度30mまで潜行し、小幅な深浅移動を行いながら約3時間かけてゆっくり浮上した。その後は主に極く表層を遊泳し、時折水温躍層までの潜行を行った。1日目の夜間には潜行した深度に長く留まる傾向が見られたが、平均遊泳深度は2.9mと非常に浅かった。

#### 9201 (図96, 97)

1992年7月5日に北太平洋中央部の45°00'N, 174°50'W付近においてスチールヘッド(尾叉長562mm、1.1才)を約4時間

追跡した。放流魚は東北東へ2.9km移動した。調査海域の表面水温は8.0°Cで、40mから70mの間で2.5°C低下するゆるやかな水温躍層があり、70m以深は5.5°C以下となつた。

魚はゆっくり東北東に移動し、追跡距離は4.2km、平均遊泳速度は毎秒0.32mであった。

放流直後45mまで潜行し、約2時間かけてゆっくり浮上した後10m付近を中心遊泳した。平均遊泳深度は13.6mであった。

#### 9202 (図98, 99)

9201と同じ朝延縄操業で漁獲したスチールヘッド(尾叉長584mm、x.1才)を用いて、9201の追跡終了に引き続いて1992年7月5日に北太平洋中央部の45°00'N, 174°45'W付近から追跡を開始した。約19時間の追跡で放流点から南南東へ6.5km移動した。1日あたりに換算した移動距離は8.3kmであった。

放流後夜半までゆっくり南西に進んだが、その後一時ほとんど移動が認められなくなった。しかし、操船の都合上航跡は円を描いた形になっており、この間の水平移動は過大に評価されている。再び移動が始まつてからは東へ向い、追跡終了時点には南へ向かっていた。追跡距離は21.4kmで、平均遊泳速度は毎秒0.33mであった。

放流後50m付近まで潜行した後ゆっくり浮上した。その後の主要遊泳層は5m付近で時折40m程度までの潜行が見られた。平均遊泳深度は5.9mであった。

#### 9203 (図100, 101)

1992年7月12日に北太平洋中央部の46°00'N, 178°50'W付近においてスチールヘッド(尾叉長660mm、1.2才)を放流した。追跡は144時間におよび、放流点から南東へ49.5km移動した。調査海域の表

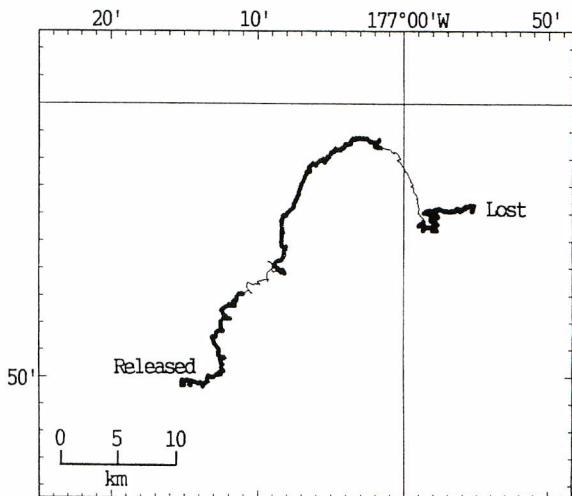
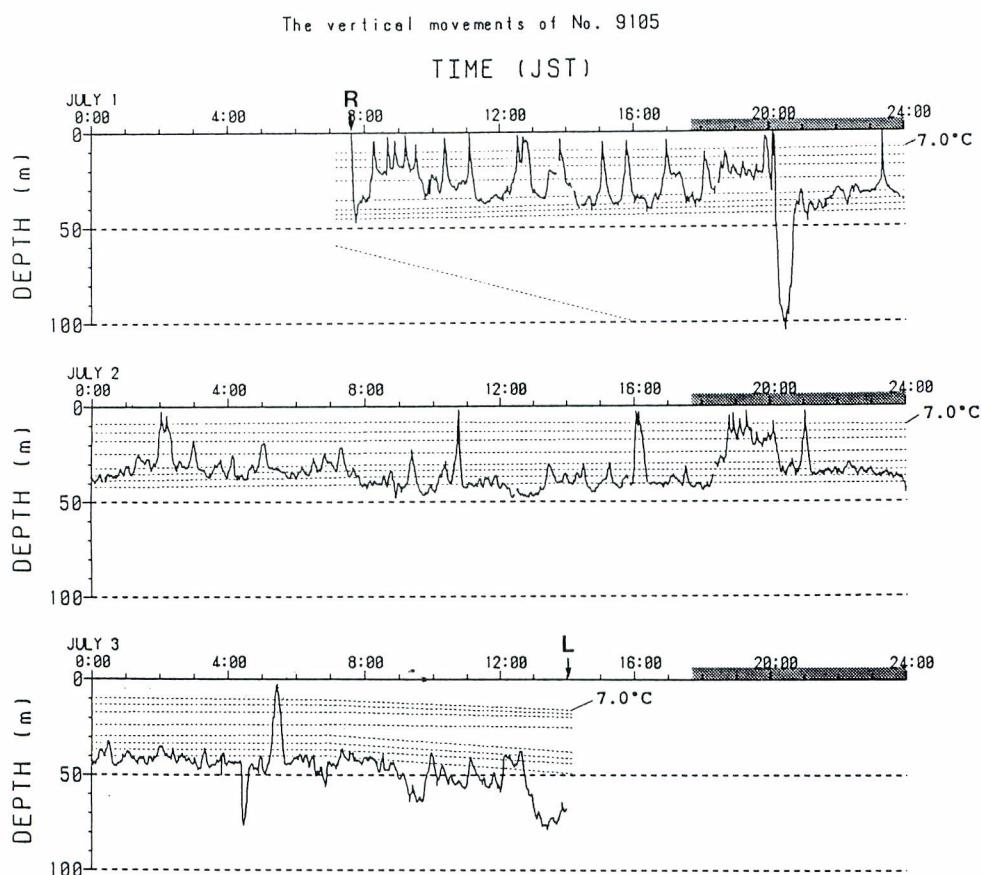


Fig. 86. Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following chinook salmon 9105. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.



**Fig. 87.** Vertical movement of tracked chinook salmon 9105. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent 0.5°C isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

面水温は放流地点付近では7.0°C、追跡終了点付近では9.0°Cであった。追跡前半の海域では明瞭な水温躍層は見られず、100m付近までで3.0°Cまで徐々に水温が低下した。追跡後半の海域では10m付近に5mで2.0°C低下する水温躍層が現れた。その下層では40m付近から再び徐々に水温が低下し、100m付近では3.0°Cとなった。

追跡初日から3昼夜はゆっくり南へ進み、4日目の日出時から移動方向を東へ変えた。4日目の夜間には西に進んだものの、5日目の日出時からは再び東に向かった。6日目の昼間から北上し、6日目の夜間からは東北東に向かった。追跡距離は161.6kmで、平均遊泳速度は毎秒0.31mであった。

放流直後は20mまで潜行し、すぐに浮上した。その後追跡期間を通して基本的には5m付近を主要遊泳層にしながら、最大で40m付近までの潜行を時折行った。この潜行は、追跡後半の海域で顕著になった10m付近の水温躍層に制限されるものではなかった。平均遊泳深度は5.7mであった。

### 3. ベーリング海における4種のサケ属魚類の回帰行動と鉛直遊泳行動

第I章4の回遊速度データから、サケ属魚類は回帰回遊の後半には速いもので1日あたり約50~80kmの距離を移動すると考えられた。これは0.58~0.93m/sに相当し、サケ属魚類の成熟途上魚のサイズから考えるとその持続遊泳速度(Brett, 1965b, 1982)に一致するものであった。しかし、先に述べた様に、これにはいくつかの前提条件があった。すなわち、放流点から再捕点まで最短コースに沿って昼夜の別なく休みなくほぼ直線的に遊泳しているとするものである。これらの遊泳実態に関する前提条件については、これまで検討を行える情報が得られていなかった。

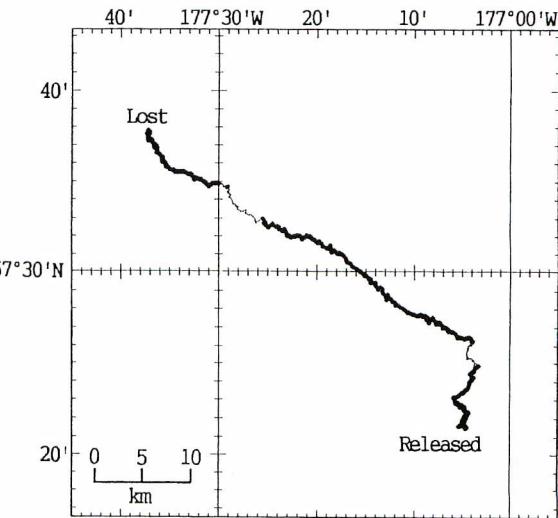
1990、1991年の両年にベーリング海で行ったベニザケ、シロザケ、カラフトマスおよびマスノスケの追跡調査では、測位法として全てロランCを用いた均質なデータが得られている。6・7月のベーリング海には、第I章に示した様に、ベーリング海に面した各地方系群を中心とした成熟途上魚が分布しており、この時期、多くの成熟途上魚は回帰回遊の後半の行動を示すものと考えられた。

ここではベーリング海における4種のサケ属魚類計13尾(ベニザケ4尾、シロザケ2尾、カラフトマス3尾、マスノスケ3尾)の追跡データを用いて、成熟途上魚の移動速度・回遊能力の検討を目的に、各魚種の水平・鉛直行動の整理を行った。さらに、沖合い水域でのサケ属魚類4魚種の水平・鉛直行動の比較、行動の日周期性について検討した。

#### 3-1. 水平移動

3尾のカラフトマス(9101, 9108, 9109)は西から北西の間の方針へ移動した(図55)。2尾のシロザケは東(9003)と西(9007)の正反対の2方向へ移動した。4尾のベニザケのうちの3尾(9006, 9102, 9103)は東へ移動したが、残る9106は北西方向へ移動した。また、マスノスケ9105は北東方向へ向かったが、他の3尾(9005, 9104, 9107)は南へ移動した。これらのうち特にベニザケ、シロザケ、カラフトマスは追跡中ほぼ一定の移動方向を維持していた。しかし、追跡開始から数時間は最終的な移動方向とは異なる方向に向かうものが見られた。例えば、ベニザケ9006は追跡開始から4時間は西へ向かったが、その後東へ転じた。カラフトマス9109は放流後3時間は南東へ向かったが、その後移動方向を反時計回りに北西方向へ変化させた。

各個体の平均遊泳速度は、ベニザケ0.31~0.62m/s、シロザケ0.43~0.84m/s、カラフトマス0.42~0.77m/s、マスノスケ0.25~0.41m/sであった。個体データを魚種毎にまとめて計算した魚種別の遊泳速度はベニザケ、シロザケ、カラフトマスでは全て0.5m/s以上で(ベニザケ0.54、シロザケ0.66、



**Fig. 88.** Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following sockeye salmon 9106. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.

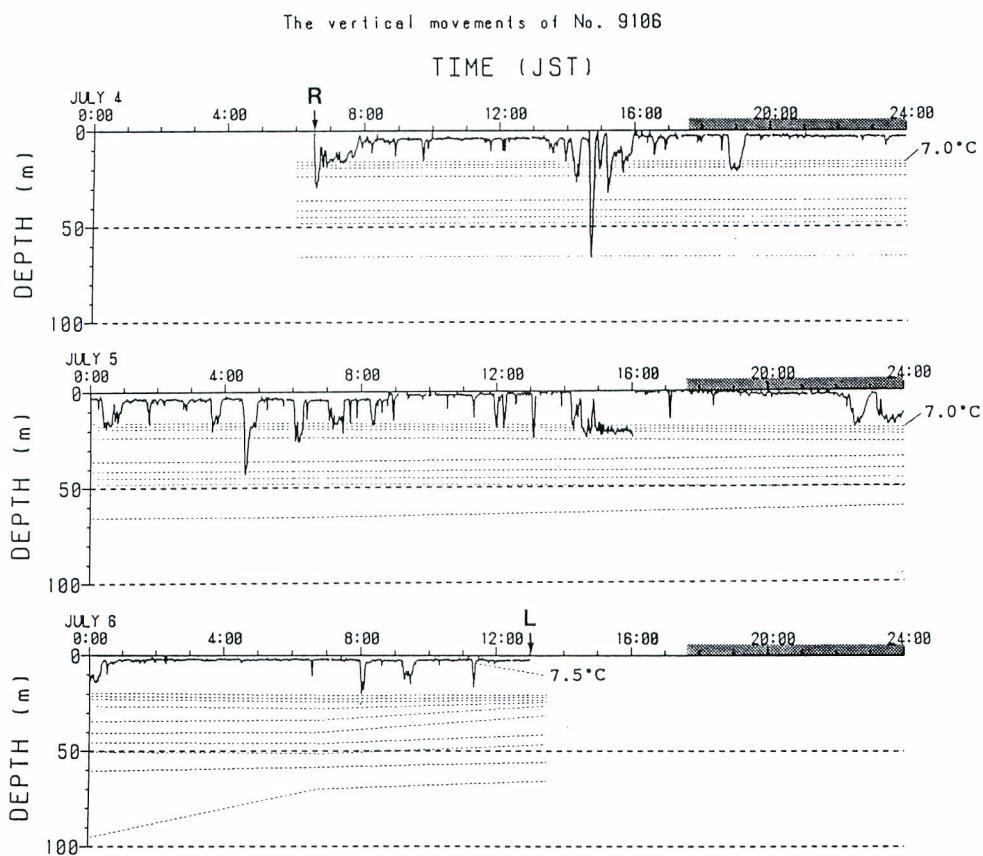


Fig. 89. Vertical movement of tracked sockeye salmon 9106. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent  $0.5^{\circ}\text{C}$  isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

カラフトマス $0.59\text{m/s}$ ）、一方、マスノスケの平均遊泳速度はかなり遅い $0.34\text{m/s}$ であった（表16）。これは尾叉長あたりに換算すると、ベニザケ、シロザケ、カラフトマス、マスノスケでそれぞれ、 $0.88$ 、 $0.98$ 、 $1.17$ 、 $0.49$  尾叉長/ $\text{s}$ に相当する。また、4魚種の直進性指数は $0.75$ から $0.88$ の間であった（表16）。

個体データを込みにして魚種別にまとめた昼夜の平均遊泳速度は、ベニザケとシロザケでは昼間の方が速かったが、カラフトマスでは逆に夜間の方が速かった（t検定、有意水準5%、表16）。マスノスケでは昼夜で平均遊泳速度に有意な差は見られなかった。しかし、この昼間と夜間の遊泳速度の違いは各魚種共、個々の魚で一定ではなく、例えばベニザケでは9006と9106の2個体は昼間の方が速かったが、残りの2個体(9102, 9103)では逆に夜間の方が速い値を示した（t検定、有意水準5%、表15）。さらに、平均の遊泳速度に昼夜間の差が認められる個体でも、遊泳速度の日周変化パターンは見られなかった（図102）。一般に個々の魚の追跡中の遊泳速度の変化はあまり大きなものではなかったが、ベニザケ9102では追跡2日目の夕方に $0.25\text{m/s}$ から $1.17\text{m/s}$ （ $1.9$ 尾叉長/ $\text{s}$ ）へと、遊泳速度の急激な加速が見られた（図102）。この魚はその後20時間にわたってこの速度で遊泳を続けた。

ベニザケとカラフトマスの夜間の平均直進性指数は昼間のものより高い傾向にあつたが、シロザケとマスノスケでは逆の傾向を示した(表16)。さらに、各個体の直進性指数は追跡中の各日の昼夜で変化し、一定の変化傾向は見られなかった。

### 3-2. 鉛直行動

追跡した13尾のうち12尾は、25mから52mまでの放流直後の初期潜行を行った。また、マスノスケ9107は124mまでの深い初期潜行を行ったが、これを除けばこれらの初期潜行は水温躍層内またはその上層に限られていた。この潜行に続いて魚はゆっくり浮上するか、または水温躍層の中で小さい潜行浮上を繰り返した(例えば図69、95)。第II章5で述べるように、初期潜行は鉛直移動速度によって特に通常の潜行と識別されるものではなく、ほとんどの最大潜行深度も追跡中の他の時間に記録された。したがって、これらの初期潜行時のデータも通常の鉛直移動データに含めて扱った。初期潜行の後、ベニザケ、シロザケ、カラフトマスの鉛直移動のほとんどは、本調査海域で20mから40mの深度に見られた水温躍層内かそれより上層で行われた。ベニザケ、シロザケ、カラフトマスの鉛直移動行動の多くは潜行の後すぐに浮上を開始し、そのため「時間-深度」図上でV字形で示される鉛直移動行動で記録された。一方、マスノスケは水温躍層の中を遊泳しながら時折水面近くや反対により深い層への鉛直移動行動を行った。これらの鉛直移動行動もまた、V字または逆V字形で示された。

水平移動の場合と同様に、個体データを魚種毎にまとめて魚種固有の鉛直行動・分布を検討した。ベニザケ、シロザケ、カラフトマスの平均遊泳深度は20m以浅であったが、マスノスケの平均遊泳深度は29.1mであった(表17)。4種の鉛直分布はほぼ50m以浅に限られていた(図103)。ベニザケとカラフトマスではほとんどの時間(ベニザケでは昼間の70%と夜間の76%、カラフトマスでは昼間の75%と夜間の79%)を10m以浅で過ごしていた。シロザケも水面近くを遊泳していたが(10m以浅を昼間の66%と夜間の68%の時間)、30-40mの層を昼間で9%、夜間で12%の時間遊泳していた。一方、マスノスケでは10m以浅を遊泳するのは昼間の12%と夜間の8%の時間に過ぎず、昼間の40%、夜間の51%の時間は30-50m層を遊泳していた。

ベニザケとマスノスケでは、昼間の平均遊泳深度の方が夜間より浅い傾向にあったが、カラフトマスでは昼間の方が夜間より深かった。また、シロザケでは有意な差は見られなかった(t検定、有意水準5%、ベニザケ、シロザケ、カラフトマスのデータは対数変換して検定した;表17)。しかしながら、各個体の追跡中の各日の昼夜の平均遊泳深度、遊泳深度分布の違いについては、一定の傾向は見られなかった(図104)。また、潜行頻度等の各個体の鉛直移動行動にも一定の日周変化パターンは見られなかった。

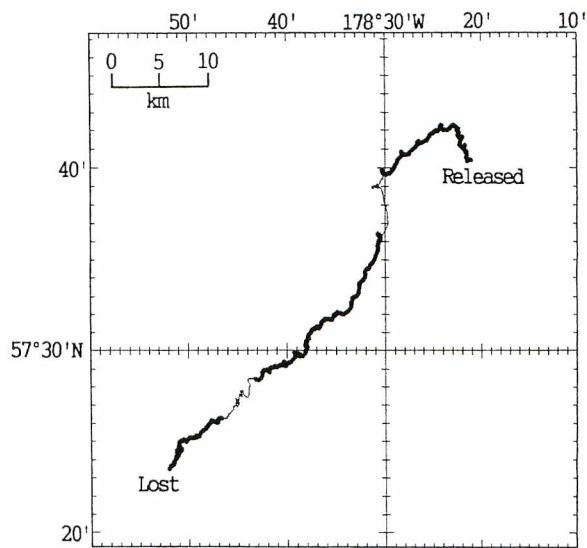
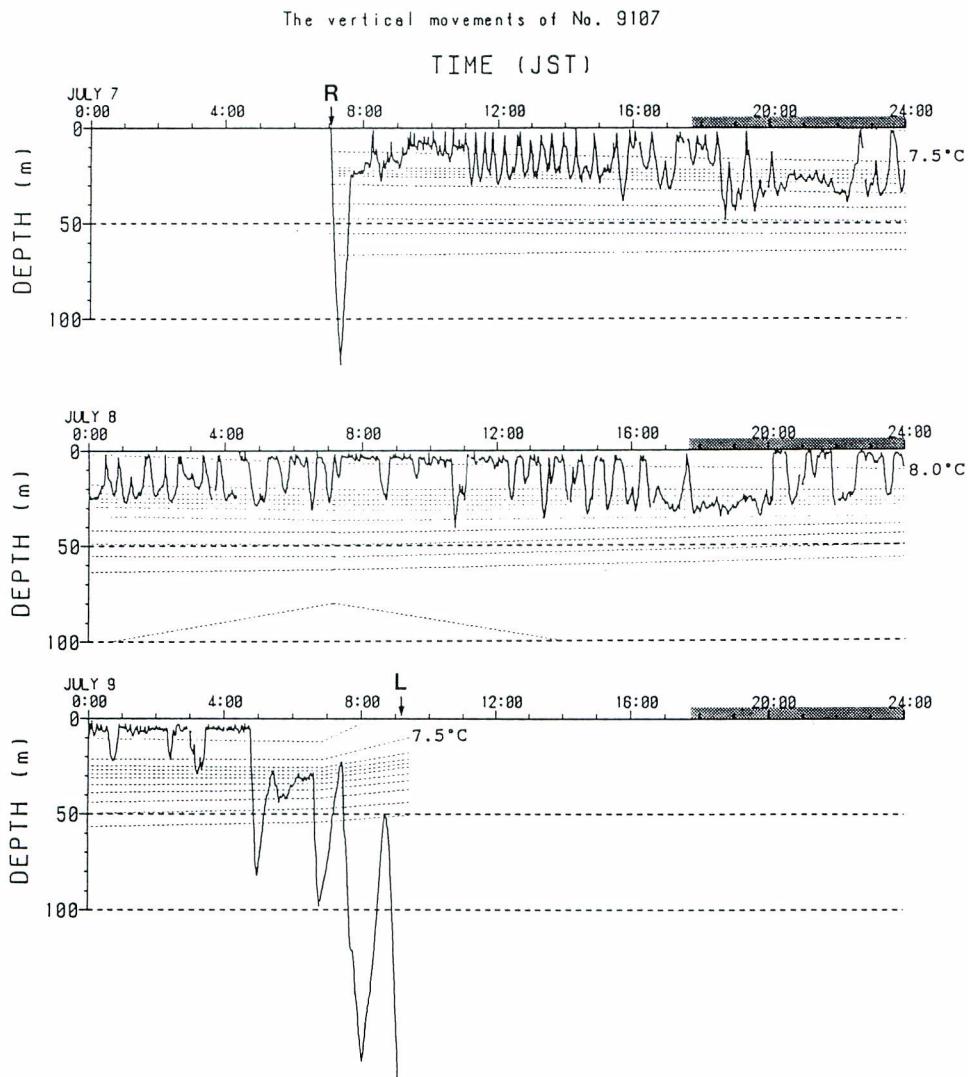
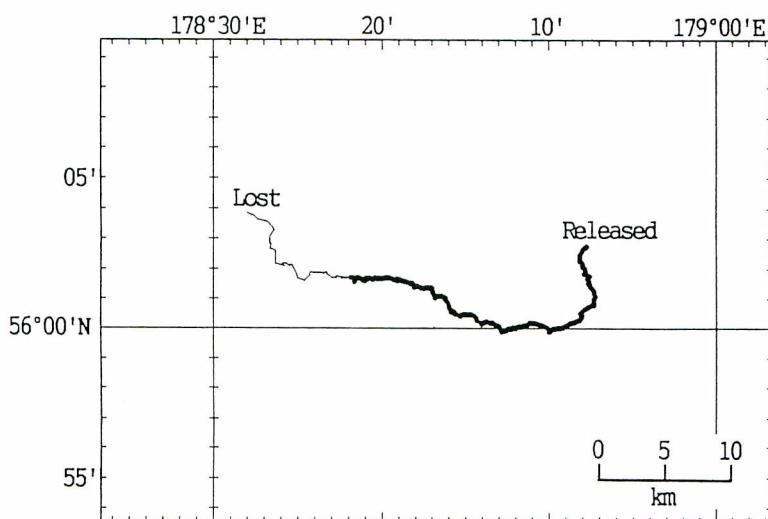


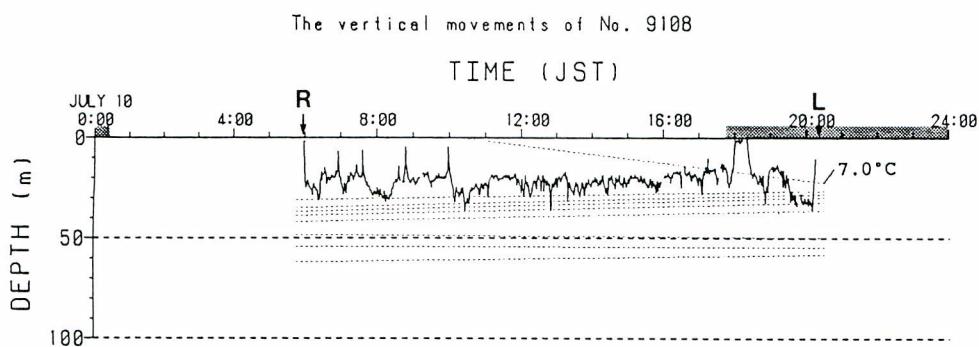
Fig. 90. Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following chinook salmon 9107. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.



**Fig. 91.** Vertical movement of tracked chinook salmon 9107. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent  $0.5^{\circ}\text{C}$  isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.



**Fig. 92.** Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following pink salmon 9108. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.



**Fig. 93.** Vertical movement of tracked pink salmon 9108. Shaded time zones indicate night time. Dashed horizontal lines represent 0.5°C isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

### 3-3. 考察

ベーリング海での13回の追跡結果は、3種類の成熟途上魚と1種類の未成熟魚の行動が同一の調査体制・情報精度で観察することができ、行動の比較に適している。本節の結果は標識再捕データから推測されていたいくつかの遊泳生態・回帰能力を直接的に証明し、回帰回遊にオリエンテーションが必要でかつ使用されていることを明らかにした。

今回の調査により回帰遊泳中のベニザケ、シロザケ、カラフトマスの遊泳速度が明らかにされ、各魚種の平均は0.54~0.66 m/sであることが示された(表16)。これは標識データから推定された平均回遊速度から算出した遊泳速度の値とほぼ等しく(第I章4参照)、さらに Brett (1965a) に示された最適巡航速度に近いものであった。各個体の遊泳速度も最大でシロザケ9007の0.84m/s (1.2 FL/s)で、実験的に示されていた持続遊泳速度の範囲であった(Brett, 1965b, 1973, 1982)。この様な速度で遊泳している場合、標識データから計算される回遊速度を達成するためには、昼夜連続で直線的に進む必要があることが予想される。実際に今回のデータは昼夜を通してある方向に遊泳し(図55)、遊泳速度にも昼夜で規則的な速度変化は見られなかった(図102)。これらのデータから考えられる回帰回遊の実態は、予想された通り最適巡航速度で昼夜連続で定まった方向に遊泳している姿である。このことから逆に、観察された遊泳方向が母川への最短コースあるいは最善のコースであると予想されるが(そうでないと標識データの再捕が再現できない)、ここでは遊泳方向がはたして最短コースに近いものなのかなは確認できなかった。したがって、標識放流再捕データで示される長期間の移動情報と、超音波テレメトリーで示される短期間の水平移動情報の間を埋めるような、中・長期間にわたる移動経路を明らかにする研究が必要であろう。

Quinn and Groot (1984) は回帰遊泳中の回帰コースを保持する航行指針として、例えば天体や磁気コンパスを挙げている。これらのコンパスの存在は、サケ属魚類幼魚を用いた淡水域での実験ですでに示唆されており(Brannon, 1972; Brannon et al., 1981; Quinn, 1980; Quinn et al., 1981; Quinn and Brannon, 1982; Quinn and Groot, 1983)、また磁気コンパスの存在の基礎となる体内磁性物質の存在も、ベニザケ(Walker et al., 1988; Mann et al., 1988; Sakaki et al., 1990)、シロザケ(Ogura et al., 1992)、マスノスケ(Kirschvink et al., 1985)、大西洋サケ *Salmo salar* (Moore et al., 1990) で示されている。今回の追跡で夜間も一定の遊泳方向を維持していたことや、ベニザケ9102に

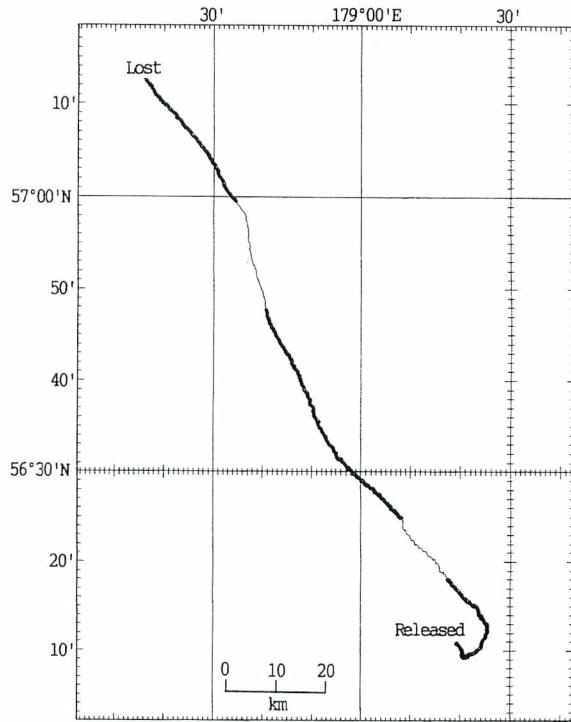
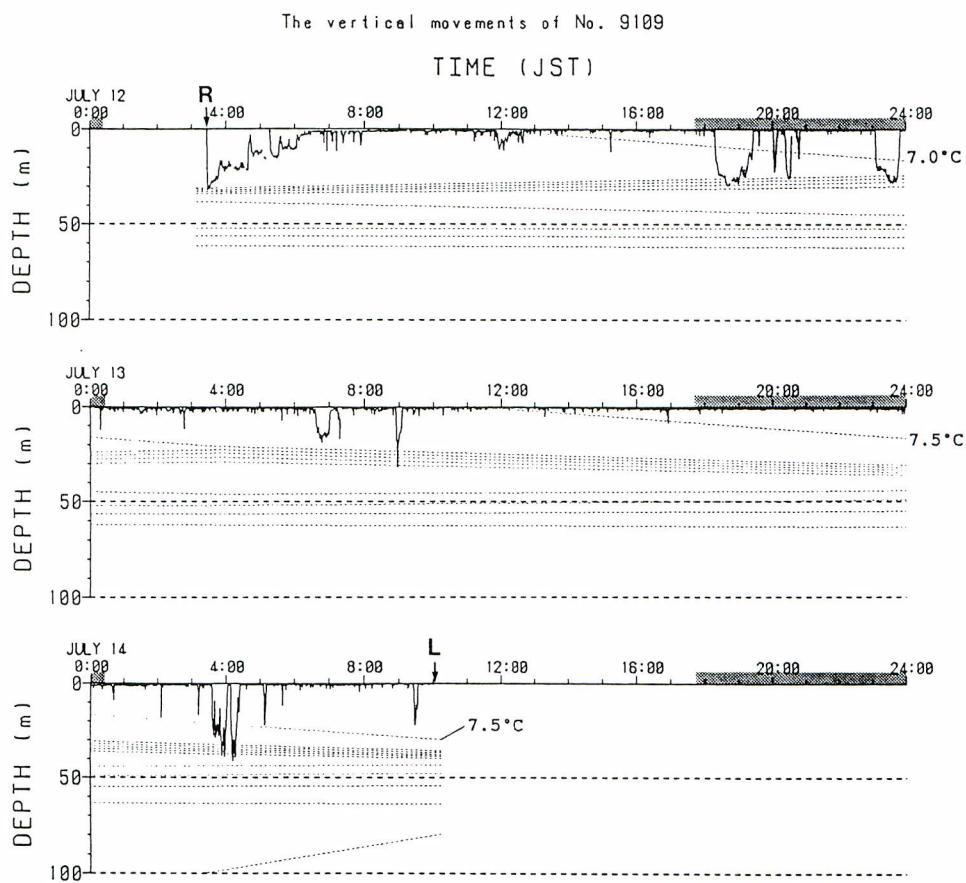


Fig. 94. Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following pink salmon 9109. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.



**Fig. 95.** Vertical movement of tracked pink salmon 9109. Shaded time zones indicate night time. Dashed horizontal lines represent  $0.5^{\circ}\text{C}$  isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

見られたように深度240mでも一定方向への移動が継続したことは、航行指針として天体以外の情報を使用している可能性を示すものであろう。

また、これまでの成熟途上魚の水平行動の議論を踏まえれば、これらの魚の移動方向は大まかな母川方向を示すと考えることもできる。成熟途上魚（ベニザケ、シロザケ、カラフトマス）の移動方向は概ね東と西の両方向に分かれていた。これは北米大陸とアジア大陸方向に向かっていたと考えられ、ベーリング海における系群の混合を示すものとも理解できる。

また、興味あることは、いくつかの個体が放流後数時間してからある方向に移動し始めたことである。超音波テレメトリーによる追跡でタラ (*Gadus pollachius virens*) の心拍数をモニターした例では、発信器装着等の後24時間にわたって異常な心拍数を示している (Mohus and Holand, 1983)。サケ属魚類の場合も、方向が定まるまでの時間は魚が異常な状態であったと考えることができる。これらのストレスの低減については、発信器を魚を装着する時に魚に目隠をしたり水中で行うなどの工夫が効果的である

とされ、この種の調査を行う場合にこれまで以上の注意が必要であることを意味している。

今回ベーリング海でのベニザケ、シロザケ、カラフトマスに関して得られた遊泳速度は、彼らが比較的直進したことにより、沖合い水域での実際の遊泳速度の比較的精度の高い推定値であると考えられる。しかし、いくつか問題点も残されている。一つには追跡中の流速・流向データが得られなかつたため、海流の影響を考慮できなかったことである。しかしながら、一般にベーリング海外洋域の表層流は数cm/s程度であり(Ohtani, 1973)大きな影響はないものと思われる。Mellas and Haynes (1985)によれば、外部装着した発信器によって遊泳行動の速度や持続性が低下することが報告されており、今回の遊泳速度が過小推定になることは否定できない。この様にいくつかの偏りがあるデータではあるが、今回の遊泳速度データは、野外観察の結果から得られた沖合いの成熟途上サケ属魚類の遊泳速度の一推定値と言うことができる。しかし、各個体は同一の系群に属し、同一の回帰スケジュールで遊泳しているとは考えられないため、各個体の遊泳速度には当然ばらつきが見られる。ベニザケ9102は、持続遊泳速度(Brett, 1973, 1982)の最大値に近い1.2m/sで約20時間にわたって遊泳した。遊泳時間の20時間は、この追跡が調査日程の制約から打ち切られたことによるもので、同じ速度でこれ以上の時間遊泳を継続できた可能性も残されている。

一方、これまで述べてきたベニザケ、シロザケ、カラフトマスに比べて、同じベーリング海で追跡した未成熟魚と考えられたマスノスケは、ゆっくりとした遊泳速度を示した(表16)。しかし、ここで示された遅い遊泳速度が、これらの魚の行動そのものが緩慢であることを意味するわけではない。現在の超音波テレメト

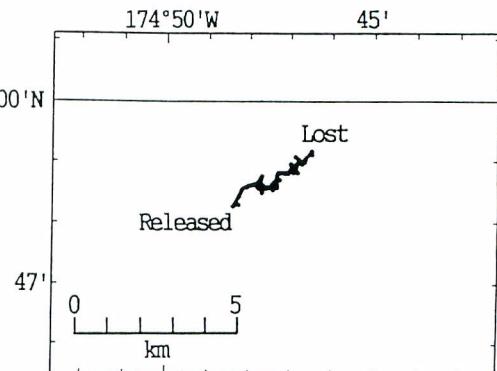


Fig. 96. Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following steelhead trout 9201. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.

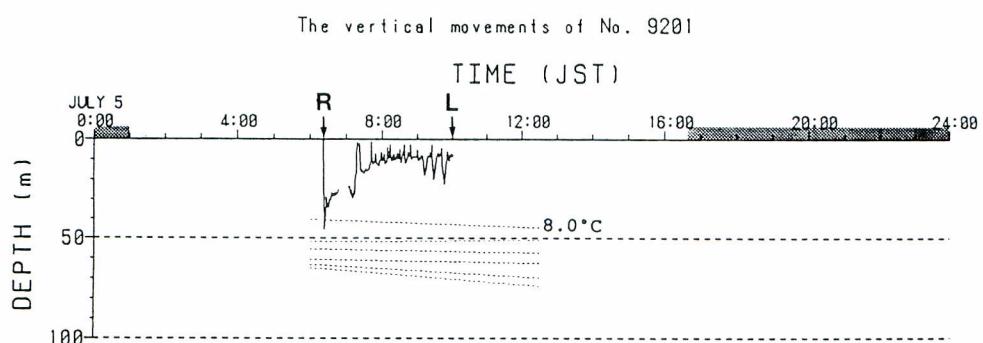


Fig. 97. Vertical movement of tracked steelhead trout 9201. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent 0.5°C isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

リによる追跡調査では、追跡船と魚の距離を200m以内になるようにして追跡している。逆にこの範囲より細かい魚の動きは捉えることはできないこととなり、水平方向の行動に関する精度はあまり高くないのが現実である。この遅い遊泳速度の理由の一つには、本種が未成熟魚で回帰行動に動機付けられた遊泳を行っていないことが考えられる。したがって、いくつかの個体の遊泳方向も追跡中不規則に変化したり、母川方向と考えられない南に向かうものが見られた。

ベニザケ、シロザケ、カラフトマスの3魚種は多くの時間水面近くの20m以浅を遊泳し、鉛直移動行動は水温躍層に規定されている様であった(図57)。これらの結果は沈下式流し網等の特殊な漁具を用いたこれまでの研究結果と一致する

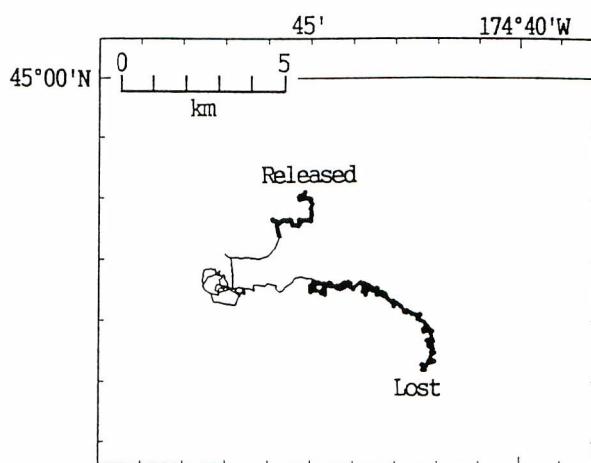


Fig. 98. Track of the research vessel *Shin-riasisu maru* while following steelhead trout 9202. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.

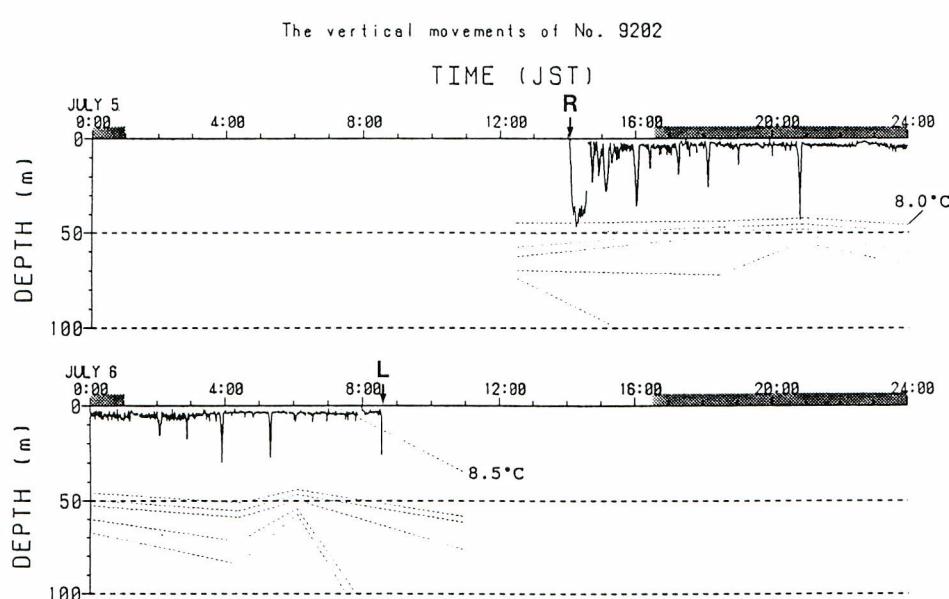
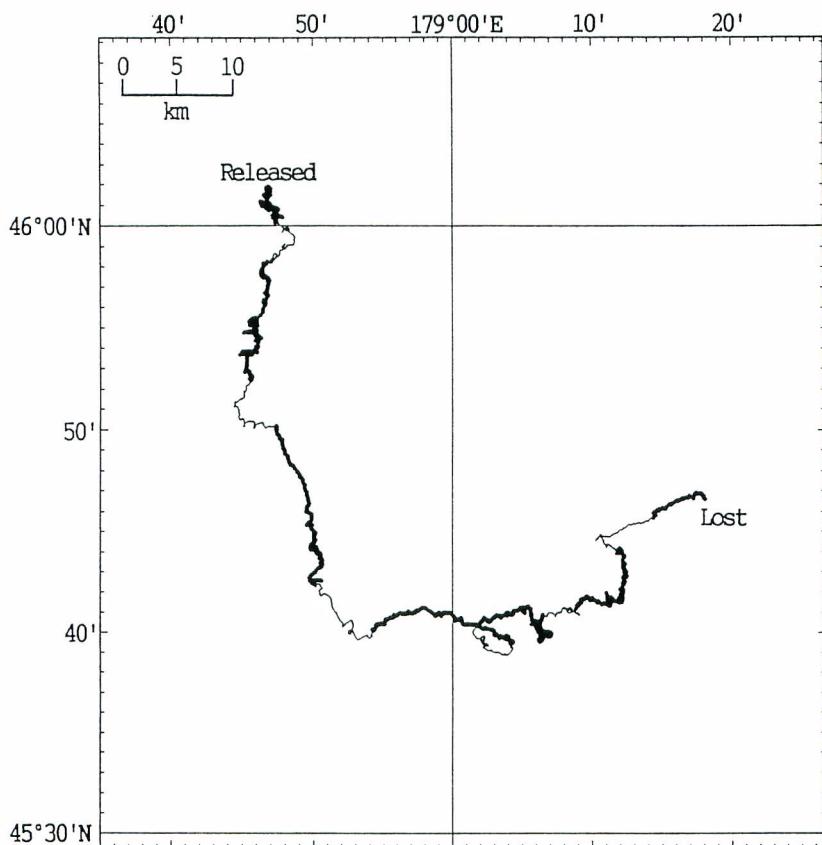


Fig. 99. Vertical movement of tracked steelhead trout 9202. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent  $0.5^{\circ}\text{C}$  isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.



**Fig. 100.** Track of the research vessel *Shin-riasu maru* while following steelhead trout 9203. Thick lines and thin lines in horizontal movement indicate tracks in daytime and nighttime, respectively.

ものである(Manzer, 1964; 待鳥, 1966; French *et al.*, 1976)。これら3魚種の強い表層性に比べて、マスノスケは明らかに異なる鉛直分布を示した(図57)。マスノスケの主遊泳深度は20~40mで、そこから上層への鉛直移動行動がしばしば観察された(例えば図89)。この深い遊泳深度分布は、ベーリング海におけるトロール漁業に見られるマスノスケの頻繁な混獲状況に一致するものである(Major *et al.*, 1978; Allen and Smith, 1988)。この違いの要因として、摂餌生態が魚の鉛直分布に影響していることが考えられるが、マスノスケと比較的類似した摂餌生態を持つと思われるギンザケは逆に水面近くに分布した(第II章4参照)。成熟段階もマスノスケの深い層での分布の一因かと思われたが、同じく未成熟魚と考えられたスチールヘッド・トラウトは逆に非常に強い表層性を示した(第II章4参照)。したがって、マスノスケの鉛直分布の特性は種固有のものであると考えられる。この鉛直分布の特性は、超音波テレメトリーや漁業活動を通して観察されている沿岸における行動でも示されている(Healey, 1991; John Candy, Pacific Biological Station, Nanaimo, Canada、私信)。マスノスケの鉛直分布が他のサケ属魚類と明確に異なることは、サケ属魚類の魚種間に表層性漁具による漁獲効率の差が存在すること

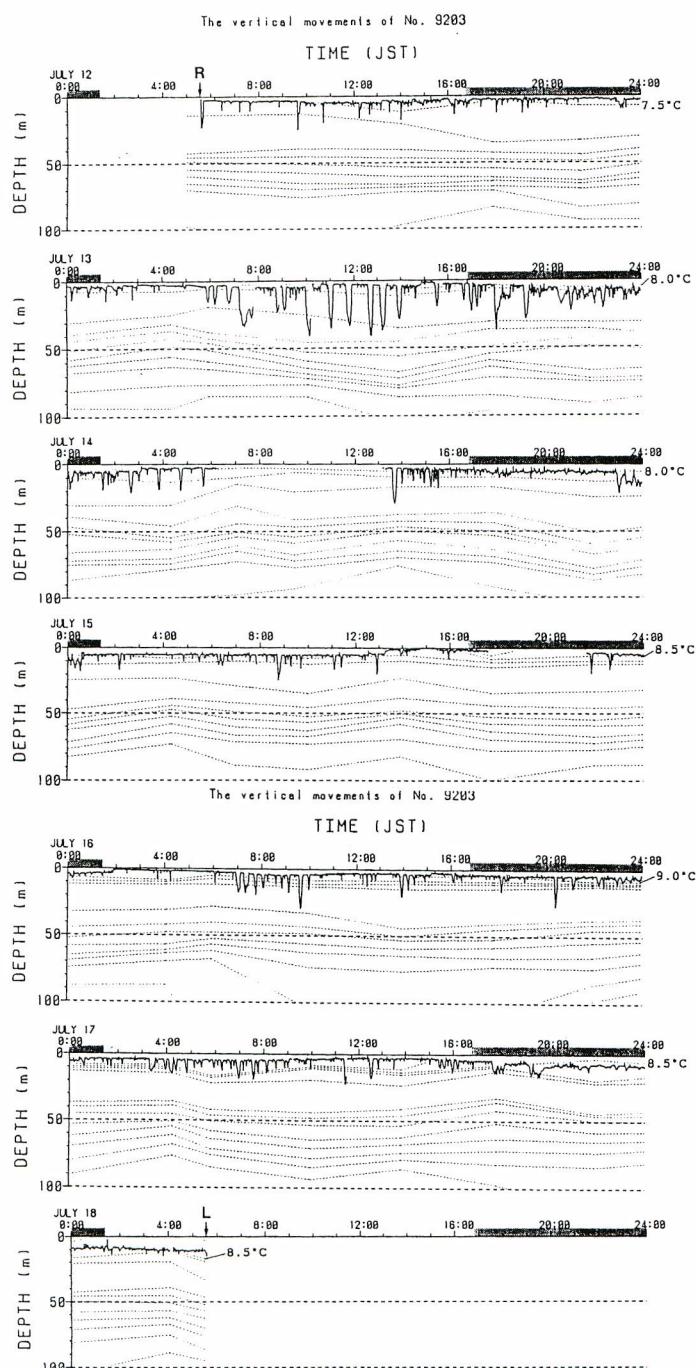
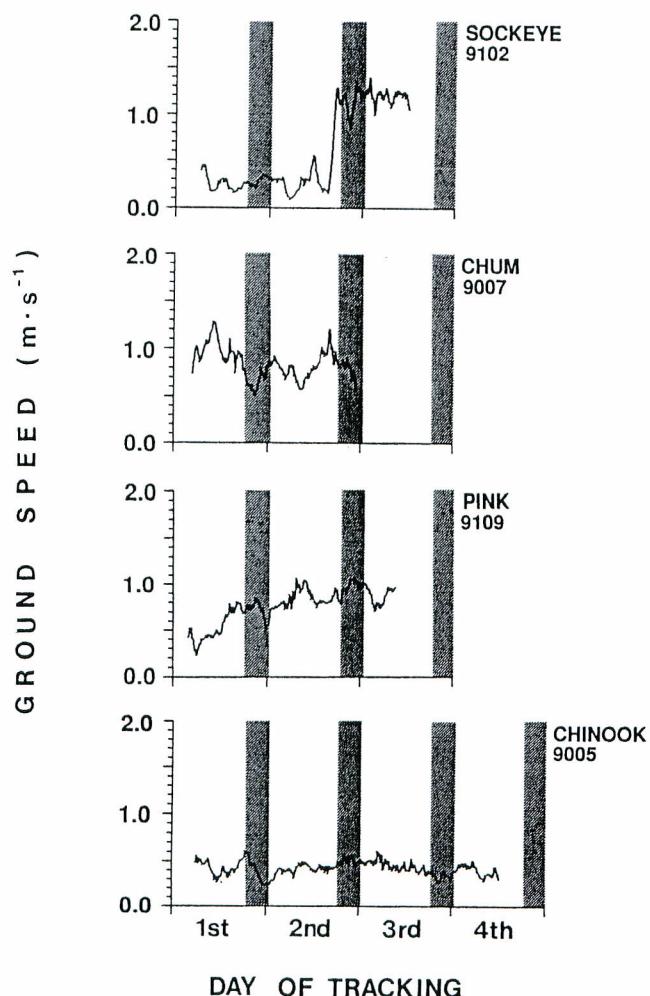


Fig. 101. Vertical movement of tracked steelhead trout 9203. Shaded time zones indicate nighttime. Dashed horizontal lines represent 0.5°C isotherms. R and L indicate released and lost time. JST Japan standard time.

**Table 16.** Horizontal movements of four salmon species in the Bering Sea.

Species	Average ground speed (m/s)			Directional index		
	Overall	Day	Night	Overall	Day	Night
Sockeye	0.54 (0.88 FL/s)	0.54	0.52	0.78	0.74	0.82
Chum	0.66 (0.98 FL/s)	0.69	0.59	0.84	0.87	0.77
Pink	0.59 (1.17 FL/s)	0.59	0.60	0.88	0.81	0.96
Chinook	0.34 (0.49 FL/s)	0.34	0.35	0.75	0.77	0.73



**Fig. 102.** Variation of the ground speeds of sockeye salmon 9102, chum salmon 9007, pink salmon 9109, and chinook salmon 9005. Shaded time zones indicate nighttime.

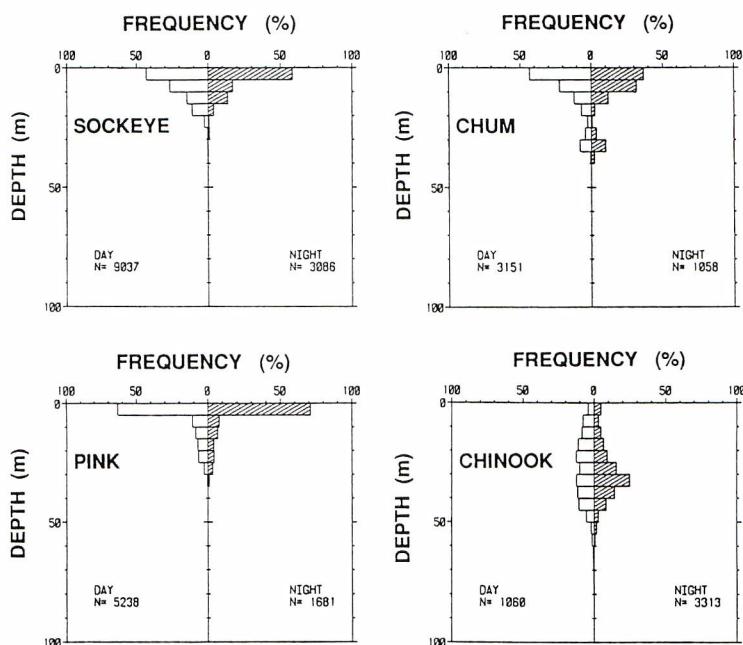


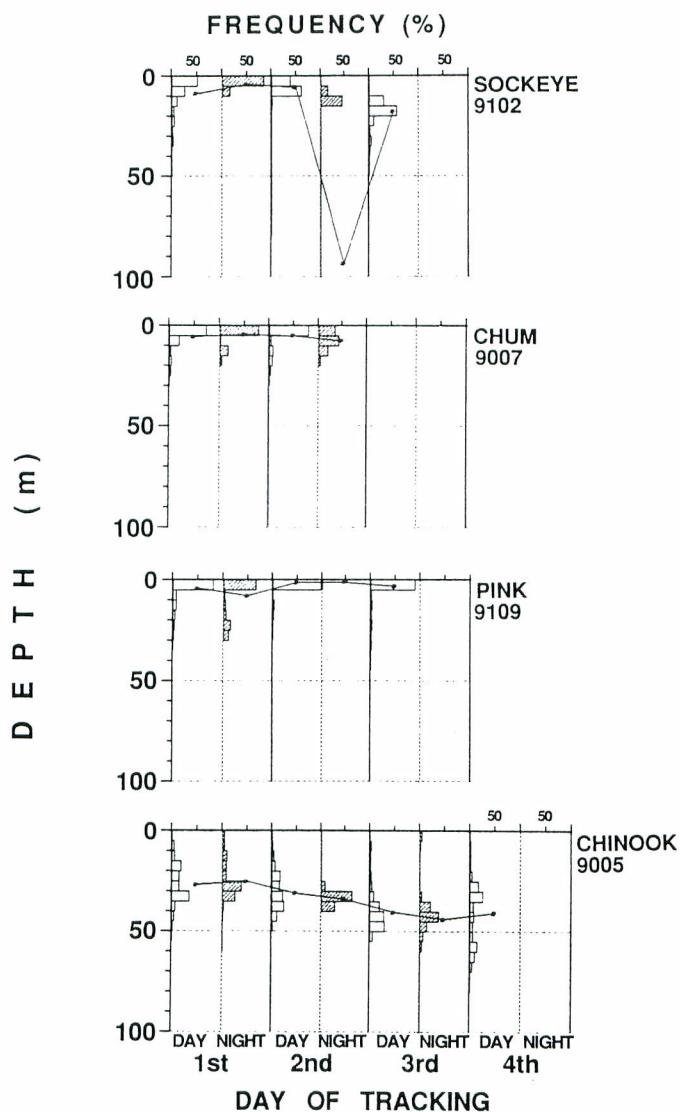
Fig. 103. Depth distributions expressed as a percentage of records averaged during 1 min of four Pacific salmon species.

とを意味している。このことは、例えば表層流し網の反当たり漁獲尾数等の C P U E を、マスノスケとその他のサケ属魚類の豊度の比較に用いることは不適当である可能性を意味している。

追跡個体の鉛直移動行動を魚種毎にまとめたデータでは、平均遊泳深度に昼夜間の差が見られた。しかし、各個体では一定の日周鉛直移動行動は示されなかった。漁獲試験によるサケ属魚類の漁獲データでは、遊泳深度の日鉛直移動が示されていた(Manzer, 1964; 待鳥, 1966; 三島ほか, 1966; Pearcy *et al.*, 1984)。しかし、これらの実験操業では、昼間には漁具を視認することによる魚の回避が生じることや、沈めた漁具が深い層で有効に漁獲を行っていない可能性があることから、魚の真の行動を示すものではないのかも知れない。一方、発信器の装着による影響も考えられるが、例えばアカイカ(*Ommastrephes bartrami*)に超音波発信器を装着した場合も、明瞭な日周鉛直移動が示されており、これは漁獲状況等から推測される一般的な知見とよく一致している(Nakamura, 1991)。したがって、サケ属魚類が装着された発信器の影響で日周鉛直行動を示さなかつたのではなく、沖合い生活期のサケ属魚類は明瞭な日周鉛直行動を持たない可能性が強いと考えられる。

Table 17. Average swimming depth of four salmon species in the Bering Sea.

Species	Average swimming depth (m)		
	Overall	Day	Night
Sockeye	9.9	8.1	15.1
Chum	10.2	10.1	10.4
Pink	5.9	6.2	5.1
Chinook	29.1	28.8	30.0



**Fig. 104.** Daytime and nighttime averages of the swimming depth (dots) and the frequency distribution of sockeye salmon 9102, chum salmon 9007, pink salmon 9109, and chinook salmon 9005.

#### 4. 西部・中部北太平洋におけるサケ属魚類の遊泳行動

ベーリング海での追跡結果から、回帰回遊後半のサケ属魚類は、ほぼ毎秒1体長程度の速さで概ね一定方向に進んでいることが明らかになった。北太平洋で追跡を行ったシロザケとギンザケ、さらにスチルヘッド・トラウトの一部も成熟途上魚であったと考えられるが、回帰回遊の後半ではなかったと考え

られた。第Ⅰ章の結果から見ると、6月に中部北太平洋の45°N、175°W付近に分布するシロザケは日本系である可能性が高い。より西側の165°E付近で追跡した2尾のシロザケについても、アムール、沿海州、サハリン、千島、日本等のアジア側の南部の地方起源の可能性が高く、潮上時期が遅くまで続くことから、これらは母川近くに達するまで未だ余裕があり、回帰回遊の後半にはあたらないと考えられた。ギンザケも、ベニザケやカラフトマスに比べて沿岸来遊時期が遅く(Godfrey, 1965)、同様の状況と考えられる。標識データから見ても、ギンザケの分布域は6、7月を通して大きな移動は見られない。スチールヘッド・トラウトでは夏遡上群と冬遡上群の分布が沖合い水域で混合しており、両者を合わせると遡上時期はほぼ年にわたる(Burgner *et al.*, 1992)。したがって、追跡した成熟途上と考えられる魚が回帰回遊におけるどの段階にあるのかは特定できない。

北太平洋での調査では、シロザケ、ギンザケの追跡では測位法にデータ間隔の長いNNSSを用いた。このため、ベーリング海での結果との比較検討は難しいものの、これらのデータから回帰回遊の前半の遊泳行動が明らかにでき、また、スチールヘッド・トラウトでは種内で未成熟魚との行動の比較が行えると考えられた。

#### 4-1. 水平移動

北太平洋におけるシロザケ3尾(8901, 9001, 9002)の移動方向は、南東から南であった(図55)。ギンザケでは1尾(8903)は北上したが、残りの3尾(8902, 8904, 8905)は東または南へ向かった。スチールヘッド・トラウトは東から南東方向へ移動した。しかしながら、いずれの魚も追跡中の移動方向はかなり変化した。

各個体の平均遊泳速度は、シロザケ0.26~0.55m/s、ギンザケ0.37~0.43m/s、スチールヘッド・トラウト0.31~0.33m/sであった(表15)。個体データを魚種毎にまとめて計算した魚種別の遊泳速度は、シロザケ0.35m/s、ギンザケ0.43m/s、スチールヘッド・トラウト0.31m/sであった(表18, 19)。また、スチールヘッド・トラウトのうち未成熟魚と考えられる個体の追跡データから計算した遊泳速度も、成

**Table 18.** Horizontal movements of chum and coho salmon in the North Pacific.

Species	Average ground speed (m/s)			Directional index		
	Overall	Day	Night	Overall	Day	Night
Chum	0.35 (0.57 FL/s)	0.35	0.34	0.62	0.62	0.61
Coho	0.43 (0.75 FL/s)	0.42	0.41	0.64	0.71	0.53

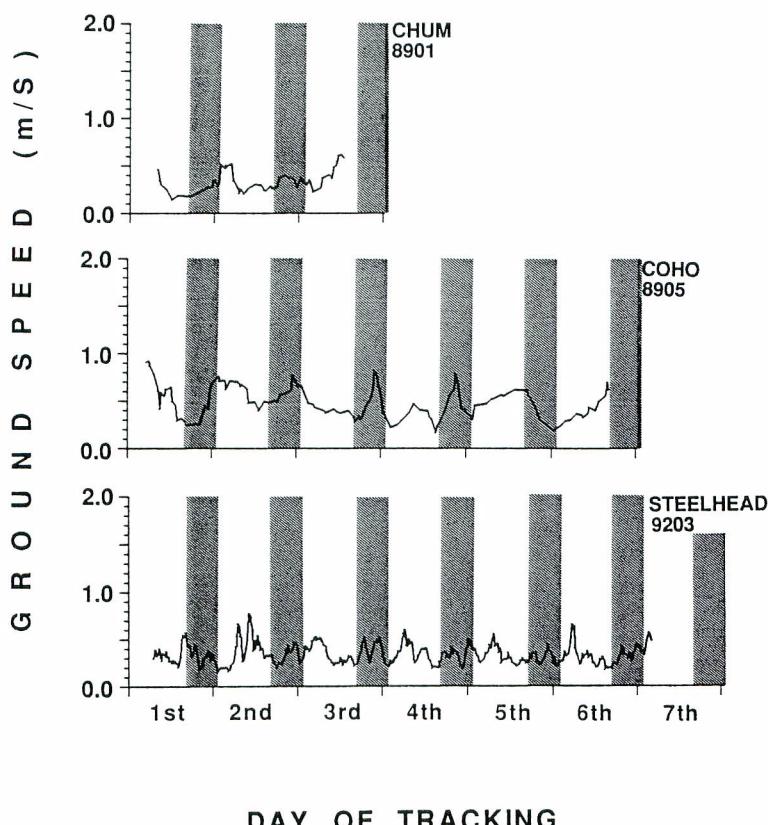
**Table 19.** Horizontal movements of steelhead trout in the North Pacific.

Species	Average ground speed (m/s)			Directional index		
	Overall	Day	Night	Overall	Day	Night
3 fish combined	0.31 (0.48 FL/s)	0.31	0.31	0.52	0.52	0.52
9201 and 9202	0.33 (0.56 FL/s)	0.30	0.37	0.42	0.65	0.14
9203	0.31 (0.47 FL/s)	0.32	0.31	0.54	0.58	0.49

熟魚と考えられるものと大きな差はなかった(表19)。これらの遊泳速度は尾叉長に換算すると、シロザケ、ギンザケ、スチールヘッド・トラウトでそれぞれ、0.57、0.75、0.48尾叉長/sに相当した(表18、表19)。

また、これら3魚種の直進性指数は0.52から0.64の間であった(表18、表19)。スチールヘッド・トラウトの未成熟魚2尾分のデータでは、直進性指数は成熟魚より小さかった(表19)。

個体データを込みにして魚種別にまとめた昼夜の平均遊泳速度は、いずれの魚種でも差はなく(t検定、有意水準5%、表18、表19)、個々の魚の遊泳速度の変化にも、日周変化パターンは見られなかった(図105)。



**Fig. 105.** Variation of the ground speeds of chum salmon 8901, coho salmon 8905, and steelhead trout 9203. Shaded time zones indicate nighttime.

#### 4-2. 鉛直行動

シロザケ8901と9002は、放流直後に100mを越える深度まで潜行し、その後も深度100~200mまでの大きな深浅移動を繰り返した(図57、図67)。これらの潜行深度は水温躍層に制約されない場合が多かった。一方、シロザケの残る1尾、ギンザケおよびスチールヘッド・トラウトでは初期潜行の後、鉛直移動のほとんどは水温躍層内かそれより上層で行われた。

水平移動の場合と同様に、個体データを魚種毎にまとめて魚種固有の鉛直行動・分布を検討した。ギンザケとスチールヘッド・トラウトの平均遊泳深度は10m以浅であったが、シロザケの平均遊泳深度は29.7mであった(表20)。また、ギンザケとスチールヘッド・トラウトの鉛直分布はほぼ50m以浅に限られていたが、シロザケでは80m以浅を中心に200mまで達した(図106)。特にスチールヘッド・トラウトではほとんどの時間(昼間の89%と夜間の90%)、10m以浅を遊泳していた。

昼夜の平均遊泳深度には差がある場合もあったが、図107に示すように各個体の追跡中の各日の昼夜の平均遊泳深度及び遊泳深度分布の変化には、一定の傾向は見られなかった。

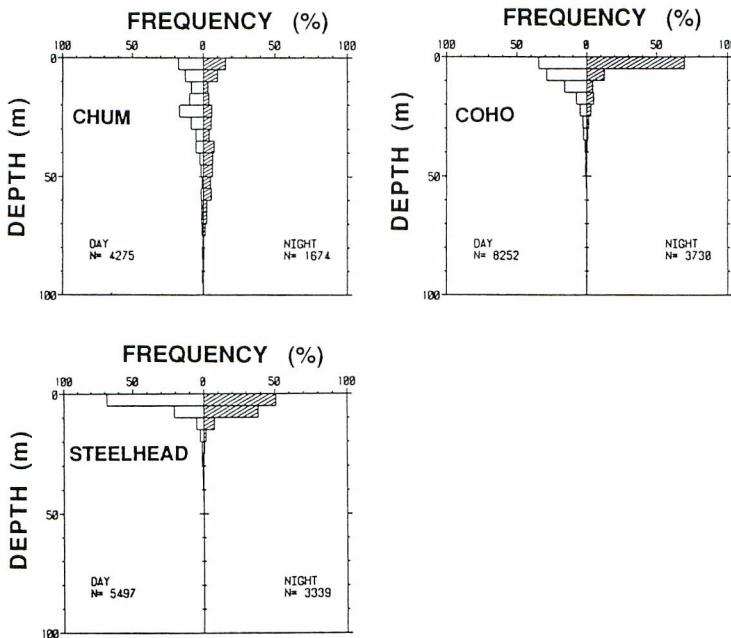
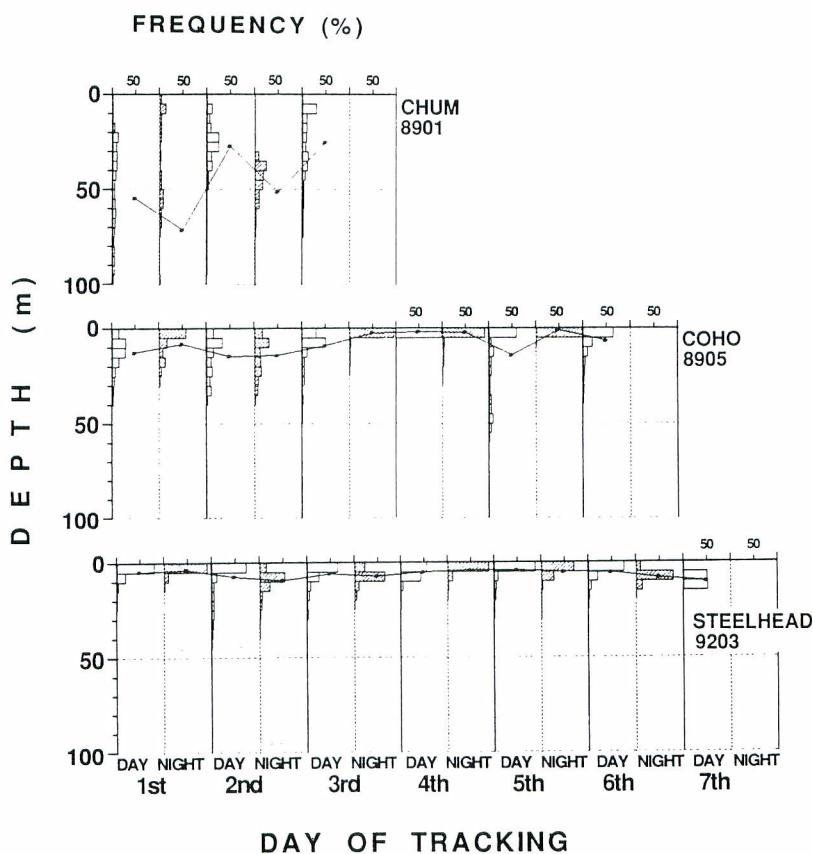


Fig. 106. Depth distributions expressed as a percentage of records averaged during 1 min of chum, coho salmon, and steelhead trout.

#### 4-3. 考察

測位方法が異なるため単純な比較は難しいものの、北太平洋で追跡した成熟途上のサケ属魚類は、ベーリング海における成熟途上魚の行動と比較すると、母川方向への指向性を持った遊泳行動は見られず遊泳速度自体も遅かった。これらの行動は未成熟魚を追跡したマスノスケの場合に近いものであった。スチールヘッド・トラウトでは、同時期に追跡した未成熟魚との間に行動の差は見られなかった。したがって、遡上時期まで時間的余裕のある回帰回遊前半の行動は、未成熟魚の行動に近いと考えられた。

北太平洋で追跡したギンザケとスチールヘッド・トラウトは、ベーリング海での調査で示されたベニザケ、シロザケ、カラフトマス同様、表層性が強いことが確認された。また、スチールヘッド・トラウトはこれらの中でも最も表層性が強く、10m以浅を遊泳した時間の割合は最も大きかった。沿岸で行われたスチールヘッド・トラウトの超音波テレメトリー調査の結果からも、72%の時間は1m以浅の極表層を遊泳していることが示されている(Roggerone *et al.*, 1990)。またスチールヘッド・トラウトでは、成



**Fig. 107.** Daytime and nighttime averages of the swimming depth (dots) and the frequency distribution of chum salmon 8901, coho salmon 8905, and steelhead trout 9203.

**Table 20.** Average swimming depth of chum salmon, coho salmon, and steelhead trout in the North Pacific.

Immature: steelhead trout 9201 and 9202 combined.

Maturing: steelhead trout 9203.

Species	Average swimming depth (m)		
	Overall	Day	Night
Chum	29.7	25.0	41.8
Coho	9.0	10.2	6.3
Steelhead	5.7	5.7	5.9
Immature	7.1	8.9	4.3
Maturing	5.7	5.4	6.2

熟魚・未成熟魚の両方が強い表層性を示し、夏期のスチールヘッド・トラウトの生息層については成熟段階による差や水域による差が無いことが示唆された。

一方、シロザケでは鉛直行動パターンに個体差が大きく、特にシロザケ8901では深い層までの深浅移動を繰り返した。これらの行動はベーリング海でのシロザケには見られなかったものである。同様に平均遊泳深度が深かったマスノスケは、水温躍層内を主遊泳層として上層下層に鉛直移動を行っていたのに対し、シロザケの場合にはその様な傾向は見られなかった。

遊泳層、鉛直移動行動に魚種間・個体間で差は見られるものの、いずれの行動にも日周期性が見られなかったのは、ベーリング海でのサケ属魚類の行動と同じであった。

## 5. サケ属魚類の鉛直移動速度とベニザケの急速潜行

追跡船の測位法の差や追跡条件によって精度に大きく差が生じる水平行動情報に対し、鉛直行動情報は同じ形式の発信器を使う限り大きな差はないと考えられる。水平行動を含めた遊泳行動の検討では、測位法の違いの問題もあって2つの海域に分けて扱ったが、鉛直移動速度の検討では6魚種を一括して扱うこととした。

鉛直行動情報の精度は超音波発信器の圧力センサーの性能に依存しており、約200mより小さい尺度の動きがつかめない水平行動情報に比べると非常に細かな動きを知ることができる。使用した発信器は使用直前に深度較正したが、記録された深度データにはデータ伝送または変換中の誤差が存在していることが考えられた。したがって、ここでは短時間の僅かな深度変化に対する鉛直移動速度は対象とせず、10m以上の連続した深度変化を対象に、沖合い水域での鉛直移動速度に関する情報を整理した。

### 5-1. 鉛直移動速度

鉛直移動速度の計算は、調査実施海域の違いを無視して個体データを魚種毎にまとめて行った。10m以上の連続した深浅移動としては、ベニザケの追跡では108回の潜行と95回の浮上が記録されており、シロザケではそれぞれ111回と92回、カラフトマスでは41回と48回、ギンザケでは157回と229回、マスノスケでは155回と239回、スチールヘッドで40回と41回であった。

各魚種の平均潜行速度は0.10から0.19m/sで、浮上速度は0.10から0.16m/sであった(表21)。ベニザケ以外の魚種では最大潜行速度は0.27から0.69m/s、最大浮上速度は0.23から0.75m/sであった(表22)。一方ベニザケでは最大潜行速度は2.19m/sに、最大浮上速度も1.32m/sに達した(表22)。これは明らかにベニザケの通常の鉛直移動速度の範囲を超えるものであるとともに(図108)、他の5魚種の鉛直移動速度の範囲も超えるものであった。

全部で22個体で観察された放流直後の潜行動における潜行速度は、19個体でその個体の平均潜行速度を上回った(表22)。しかし、これらの放流直後の潜行における潜行速度が、その個体の潜行速度の最大値となったのは3例のみであった。

### 5-2. ベニザケの急速潜行

ベニザケの4個体の追跡のうち3個体が、以下に示す合計4回の非常に速い鉛直移動速度を伴いかつ深くまでの鉛直移動行動を示した。

(i)ベニザケ9006は、追跡4日目の午後に深度6mから150mまで66秒で潜行し(2.19m/s)、その後ゆっくり(0.16m/s)5mまで浮上した(図109)。

(ii)ベニザケ9102は、追跡2日目の夕方に深度4mから49mまで30秒で潜行し(1.50m/s)、さらに80mま

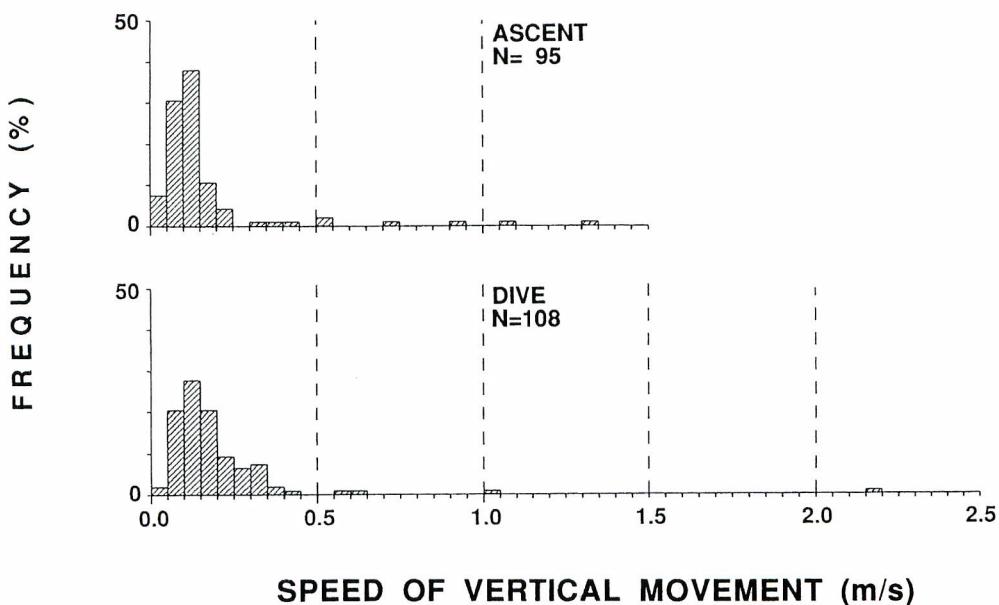
**Table 21.** Number, mean, and standard deviation of speeds of vertical movement (m/s) of six salmon species.

N : Number

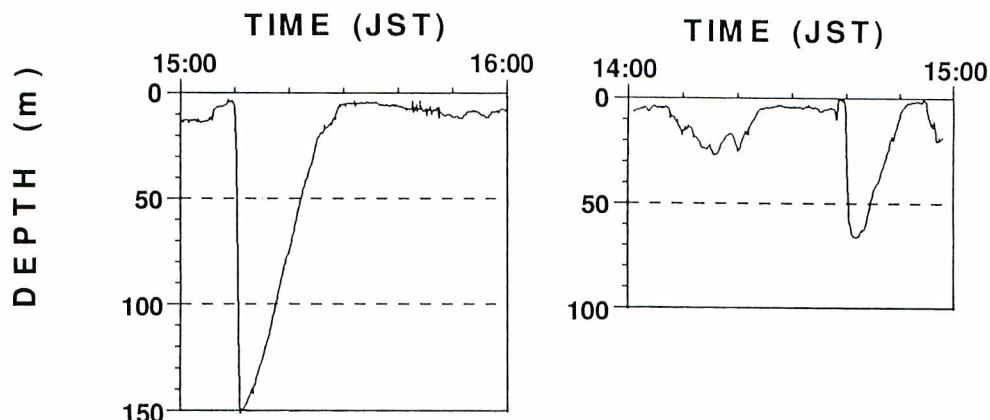
Species	Dive			Ascent		
	N	Mean	S.D.	N	Mean	S.D.
Sockeye	108	0.19 (0.23)		95	0.16 (0.20)	
Chum	111	0.14 (0.09)		92	0.10 (0.07)	
Pink	41	0.16 (0.10)		48	0.16 (0.09)	
Coho	157	0.10 (0.04)		229	0.10 (0.04)	
Chinook	155	0.12 (0.10)		239	0.14 (0.11)	
Steelhead	40	0.19 (0.11)		41	0.13 (0.06)	

**Table 22.** Speeds of vertical movement (m/s) of 23 salmon tracked.

No.	Species	Dive		Ascent		Initial dive
		Mean	Max.	Mean	Max.	
8901	Chum	0.12	0.37	0.09	0.20	0.22
8902	Coho	0.11	0.26	0.10	0.16	0.16
8903	Coho	0.11	0.20	0.11	0.21	0.12
8904	Coho	0.14	0.20	0.11	0.21	0.15
8905	Coho	0.09	0.27	0.10	0.23	0.21
9001	Chum	0.11	0.24	0.13	0.43	0.24
9002	Chum	0.17	0.50	0.07	0.14	0.38
9003	Chum	0.15	0.33	0.08	0.11	0.16
9005	Chinook	0.16	0.63	0.17	0.61	0.25
9006	Sockeye	0.19	2.19	0.13	1.05	0.15
9007	Chum	0.16	0.39	0.15	0.44	0.39
9101	Pink	0.12	0.32	0.11	0.20	0.08
9102	Sockeye	0.20	1.02	0.33	1.32	0.17
9103	Sockeye	0.11	0.30	0.08	0.16	0.30
9104	Chinook	0.08	0.36	0.12	0.57	No data
9105	Chinook	0.14	0.36	0.21	0.75	0.24
9106	Sockeye	0.22	0.60	0.08	0.15	0.44
9107	Chinook	0.13	0.55	0.11	0.40	0.15
9108	Pink	0.11	0.20	0.12	0.24	0.12
9109	Pink	0.20	0.44	0.18	0.44	0.21
9201	Steelhead	0.22	0.42	0.20	0.20	0.42
9202	Steelhead	0.19	0.69	0.14	0.23	0.22
9203	Steelhead	0.18	0.39	0.12	0.23	0.29



**Fig. 108.** Frequency distributions of speeds of vertical movement of dives and ascents of more than 10 m for four sockeye salmon combined.



**Fig. 109.** Vertical movements of sockeye salmon 9006 (left) and 9106 (right) by one hour segments, including rapid dives of 150m and 65m.

でゆっくり(0.15m/s)潜行した。この潜行の後、すぐに10mまで0.83m/sで浮上し、さらに表層近くまでゆっくりと(0.03m/s)浮上した(図81)。

(iii)ベニザケ9102は、この急速な鉛直移動の2時間半後、深度31mから174mまで0.43m/sで潜行し、引き続いて220mまでゆっくりと(0.16m/s)潜行した。それから2時間にわたって207mから244mの間を遊泳した。そして、170mまで0.16m/sで浮上し、さらに11mまで0.63m/sで浮上した。特に、

144mから70mの間は1.14m/sで浮上した(図81)。

(iv)ベニザケ9106は、追跡1日目の午後表層から深度65mまで105秒で潜行した(0.62m/s)。特に8mから52mの間は1.41m/sで潜行した。深度52mで約1分滞泳した後、ゆっくり(0.15m/s)浮上した(図109)。

これらの急速潜行の前後で遊泳深度情報、魚の行動に大きな変化は見られなかった。

### 5-3. 考察

これまでに行われた多くの超音波テレメトリー追跡調査によても、サケ属魚類の鉛直移動速度が計算されている。沿岸域の調査で、シロザケは0.05~0.20m/s(市原ほか, 1975; Ichihara and Nakamura, 1980; 添田ほか, 1985; Soeda *et al.*, 1987; 嶋村ほか, 1987; Yano and Nakamura, 1992)、ベニザケで0.08~0.33m/s(Quinn *et al.*, 1989)、大西洋サケで0.1~0.2m/s(Westerberg, 1982)が示されている。沖合い水域におけるサケ属魚類の鉛直移動速度も、一部の例外を除いてこれら沿岸での結果と同程度で、サケ属魚類は一般的にゆっくりした速度で鉛直方向に移動することが明らかになった。また、これらの鉛直移動速度には種間で顕著な差が見られなかった。

沿岸でのシロザケの初期潜行の鉛直移動速度は、通常の鉛直移動時より速いことが報告されている(Soeda *et al.*, 1987)。しかし、ここに示した沖合い水域でのサケ属魚類の初期潜行の鉛直移動速度は、おおむね同一個体の鉛直移動速度の範囲内であった。また、通常より速いとされた沿岸での初期潜行時の鉛直移動速度も、今回の観察結果から大きくかけ離れたものではなく、逃避行動と考えられてきた初期潜行時でも、それほど速い速度では潜行していないことが明らかになった。

しかし一方で、ベニザケは初期潜行以外の時に非常に速い移動速度で潜行を行った。5-2.(i)から(iv)で示した急速潜行のうちの一部の鉛直移動速度は、これまでの全てのサケ属魚類の追跡調査中で最速で、また、通常の鉛直移動速度の範囲を明らかに超えていた(図108)。さらに、これらの急速潜行では、潜行深度も通常のベニザケの行動範囲を超えていると考えられたものが記録された。

これらのベニザケは急速潜行の間、通常と比較して険しい温度勾配を通過したことになる。第II章3で示したようにベニザケの鉛直行動は水温躍層より上層であり、追跡期間中にベニザケが遊泳した水温幅は2°C程度の比較的狭いものであった。しかしながら、(i)の急潜行では66秒間で5.1°Cの温度変化を被っている。また、追跡したベニザケは主に20m以浅を遊泳していたため、この深度で中性浮力になっていたと考えられる。サケ属魚類は有鱗魚であるので、急潜行の後はベニザケは負の浮力になり、エネルギー消費を抑えるためには、潜行の後は元の深度へ速やかに浮上するのが得策であると考えられる(Alexander, 1966; Arnold and Walker, 1992)。実際に、ベニザケを含むサケ属魚類の追跡中に観察されたほとんどの潜行はその様な形で行われていた(時間-深度図においてV字型で記録される)。しかし、(iii)では長時間にわたって深い層に留まっており、エネルギー消費の点でマイナスであったと考えられる。

この様に追跡したベニザケのいくつかは、温度・圧力の面からも通常の状況から逸脱した行動を示し、さらにこれはエネルギー消費からも適当でない行動を示したことになるが、これらの行動の明確な動機は不明である。沿岸水域で母川を探索している場合にも、表層の河川水と低層の間を頻繁に深浅移動することが記録されている(Westerberg, 1982)、沖合い水域の回帰行動では不要であると考えられる。またイルカ等からの逃避行動を行う場合にも、シロザケが海底近くまで潜行することが知られている(Yano *et al.*, 1984)。今回のベニザケが海中で海産哺乳動物や他の捕食者に遭遇した可能性が考えられるが、これらの行動の前後では調査船付近には海産ほ乳動物が観察されていない。また、ほとんど表層

を遊泳していて急速潜行を見せた(iv)ベニザケ9106の場合は、調査船の周囲に常時観察されていた海鳥により、明るいオレンジ色の発信器が攻撃された可能性も否定できない。しかしながら、同色の発信器は沖合い水域でのサケ属魚類6種、計23尾の追跡調査で、のべ1,138時間使用されている。追跡魚はこのうちかなりの時間表層近くを遊泳しており、発信器が目だったため攻撃されたのがこの時のみであった可能性はかなり低いと考えられる。また、ベニザケはオキアミ類やカイアシ類等の餌を適宜利用し、特に餌の選択性はないと考えられる(竹内, 1972; Pearcy *et al.*, 1983; Brodeur, 1990)。摂餌のために表層から50m付近までを時折鉛直移動するので充分であると考えられ、今回観察されたような急速でかつ深い深度までの潜行の動機として摂餌は考えられない。追跡中の表面水温の記録および8時間間隔のXBTによる水温観測からは、水温環境の劇的な変化は見られず、物理環境の変化による潜行行動とも考えにくい。

サケ属魚類ではベニザケの追跡でのみ急な潜行・浮上が観察された。他の魚類では、メバチ(*Thunnus obesus*)が1分間に230mの潜行を行っていることが報告されている(Holland *et al.*, 1990)。沖合い生活期のサケ属魚類では、この様な急速な深い潜行は稀な異常な行動であると思われ、その動機も不明であるが、ここに示したこれらの観察例は、少なくともベニザケには圧力・温度勾配を被りながら最大2.19 m/sの速度で鉛直方向に移動する能力があることを示したものである。

### 第III章. 総合考察

#### 回遊メカニズムに関する考察

サケ属魚類は、広い海洋分布と正確な母川回帰をすることで知られている。河川域での回遊の最終段階については、Hasler *et al.* (1978)が河川の選択に嗅覚を用いていることを示した。一方、海洋と沿岸域の回遊には多くの指標が関与していると考えられているものの、海洋での回遊メカニズムは未だに明らかにされていない。

これまで沖合い水域でのサケ属魚類の回遊行動に関する情報は、標識放流再捕や漁獲試験結果からの間接的なものに限られていた。例えばQuinn (1984a)に整理されたものに、本研究の第I章で明らかになった結果を併せて再度整理すると以下の様になる。

- (1)サケ属魚類は沖合い水域においてランダムな方向に遊泳しているのではなく、系群毎に一定の方向に遊泳している。これは流し網やまき網による調査によって間接的に示唆された(Neave, 1964; 藤井ほか, 1968; 鈴木, 1971; 米盛, 1970)。
- (2)同一海域にいろいろな方向へ向かう魚が混在している。これは標識放流再捕結果から明かであり、第I章で改めて示されるまでもなく、例えばNeave (1964)に指摘されている。物理環境が同一条件であっても、属する系群によって適応の仕方が異なっていることを意味する。Neil (1984)による最適環境を追うことによる回遊が、サケ属魚類の回帰回遊の特に後半では適合できないか、少なくとも系群毎に異なる適応を見せるこを示している。
- (3)逆に、一つの系群に属する魚であっても、広い分布範囲の中から正確に母川に回帰する(Neave, 1964; Royce *et al.*, 1968)。このことは、系群単位で回遊方向が決定されているのではなく、各個体が個別の移動方向を認識していることを意味している。
- (4)分布域は先天的に固定されたものではなく、変化した分布域からも回帰が可能である。第I章3.で示した様に、近年では、日本系シロザケの分布が認められるようになった西部・中部北太平洋からも、

彼らが回帰することできることが示されている。

(5)系群によっては遡上が短い期間に集中しているが、各個体は正確にその期間内に母川近くに到達する。

特に、プリストル湾でのベニザケの来遊は顕著な例として知られている(Burgner, 1980)。彼らが母川までの距離を把握して必要日数を知った上で移動を行っていると考えることができる。

(6)標識放流再捕データから計算された回遊速度は、最適巡航速度(Brett, 1965a)での遊泳を仮定すると、最短コースによる積極的な母川方向への遊泳指向性の存在を示唆している。これらの回遊速度は多くの研究でも計算されており(Neave, 1964; Hartt, 1966; Royce *et al.*, 1968; 米盛, 1971; Godfrey *et al.*, 1975; Burgner *et al.*, 1992)、また、第II章4.に利用可能な全魚種についての計算値を示した。

さらに、第II章で示した超音波テレメトリーによる遊泳行動調査により以下が明らかになった。

(7)回帰回遊の後半のサケ属魚類は、昼夜の別無く比較的定まった方向へ遊泳している。これにより、(1)が直接的に検証されたことになった。

(8)実際の遊泳速度は最適巡航速度に近いもので持続遊泳速度の範囲であった(Brett, 1965a, 1965b, 1973, 1982; Brett and Glass, 1973)。これは、(6)の仮定が正当なものであることを示し、したがって、母川への最短コースを認識して回帰回遊を行っていることが考えられた。

これらのことから、回帰回遊時のサケ属魚類の持つ回遊能力として、①遊泳方向の維持、②母川との相対的位置関係(距離・最短コース)の把握に基づく環境要因に依存しない独自の移動方向の認識、が可能であることが考えられる。すなわち、彼らは自分が今どこにいるかを知っており、生殖のために、どの方向へいつ行けば良いのかを正確に知ることができる。動物が大規模な移動を行う場合には、「航路決定法(Navigationの訳出)」と「定位機構(Orientationから訳出)」の2つの能力が使用されるであろう(Quinn, 1984a)。サケ属魚類における回帰回遊でも同様であることは、①が定位機構に、②が航路決定法にあたることで分かる。定位機構については、Brannon(1972), Quinn(1980), Brannon *et al.*(1981), Quinn *et al.*(1981), Quinn and Brannon(1982)らによって、天体と磁気を用いたコンパスが使用されている可能性が示唆されている。航路決定法については、Quinn(1984a)が「地球磁場による地図感覚」の存在を提案している。これは地磁気の水平・鉛直成分の地理的变化を基本として、現在位置と母川の位置関係を理解するものである。本研究における短期間の行動観察では、彼らの進む方向が最短コースとして適當なものなのかは直接的に示すことはできなかった。また、それがどの様にして決定されているかは解明されていないのが現状である。

#### 環境収容力問題に関連した生息領域に関する考察

サケ属魚類は、北太平洋の亜寒帯領域においてはスケトウダラと並ぶ主要魚種として認識されている。また、水平的には北太平洋に広く分布し、多くの他生物種の分布域とのオーバーラップが認められている。しかし、鉛直方向では、特に夏期には、ほとんどの場合50m以浅を生活領域としていることが示された。サケ属魚類は広大な分布域を持つとの認識があるものの、3次元的広がりを持つ海洋においては、その生息範囲は比較的限られたものであると言える。一方、サケ属魚類同士では、6種がほとんど同様の生息空間を持っており、種内はもとより、サケ属魚類内の種間での競合関係があると考えられる。実際には生息空間の重なりに加えて餌生物の競合が重要な意味を持つが、これまでにもいくつかの研究でサケ属魚類内の種間関係を示唆する結果が示されている(Krogius, 1965; Peterman, 1978; Ogura *et al.*, 1991)。

### 用いた手法上の問題点および今後必要な研究

標識放流再捕データは、サケ属魚類の確実な回帰性を基本としている。しかし、サケ属魚類の中でも淡水生活のほとんど無いカラフトマス等では、母川以外への回帰がかなりあることが知られている(Quinn, 1984b)。また、サケ属魚類は沖合いから母川の河口に直接到達するわけではないため、沿岸域での漁業や定置網で漁獲されるサケ属魚類の中には、その近辺には遡上しないものも含まれているであろう。したがって、沖合いからの標識再捕データからは、隣接した河川や河川内の支流の様な小さな産卵群毎の厳密な識別は困難である。今回は再生産資源量の地理的連続性や国境等の政治的な要因から、沿岸地域を大きく分けた系群毎の沖合い分布を示すにとどまった。

標識放流再捕データによって示される沖合い分布に関する新知見は、1970年以降放流努力が多く投下された海域でのものであった。しかし、近年の放流努力もまた均一なものではなく、西部北太平洋での日本の基地式さけます漁場での系群判別等の、緊急の課題に対応する部分が大きかった(Myers *et al.*, 1993)。一般的に言って、中部北太平洋と東部北太平洋にまたがる海域、カムチャツカ半島の東岸等は未だに比較的放流努力の少ない海域として残されている(付図1~4)。より完全な分布に関する知見を得るには、さらなる標識放流を続ける必要があると言える。しかし、沿岸でのサケ属魚類に対する漁業が盛んでほとんどの親魚が人の目に触れる地域以外では、標識魚が発見されない可能性が高く、さらに、分布量の少ない海域からの放流尾数を増すことは困難を伴うことも事実である。したがって、他の識別方法も併用していくことが必要であると考えられる。

標識データおよび超音波テレメトリー・データ共に、実際の遊泳行動を完全にモニターできる手法ではない。標識データでは、移動方向・距離情報は放流・再捕点間の細かな動きを無視した大スケールのものしか得られない。超音波テレメトリー・データでも、追跡船の各測位点間は直線的に遊泳したとして、細かな魚の動きは無視したものになっている。超音波テレメトリーによる水平移動情報は、その測位時間間隔が短いため標識データより精度が高いものの、逆に長期的な移動に関する情報は得ることができない。より小さな動きを知るために、例えば同様の超音波テレメトリーを用いて、体軸の方向や対水スピードの変化を記録することが考えられる。また、より長期にわたる移動経路を追うためには、直接魚を追跡するのではなく照度等の情報記録器を魚体に装着して放流し、これを回収して日出時刻や日中の長さから移動してきた位置を割り出す方法や、人工衛星で位置を捉える発信器システムの利用が考えられる。いずれも小型の機器の開発に加えて、魚が水面ぎりぎりを遊泳する時間が充分あることが必要条件となろう。

本研究では、超音波テレメトリーを用いたことにより、直接的にサケ属魚類の回帰回遊時の遊泳生態をかなり明らかにできたが、いかにして母川の方向を認識するのか、そのメカニズムは全く解明されていない。また、サケ属魚類の沖合い生活期の生活領域についても、今回示されたのは夏季の一部の成熟段階のものだけで、若令魚や夏季以外の知見については不充分なまま残されている。公海における沖獲り漁業が無くなったものの、例えばアジア側では日本とロシアの200海里内の漁業の重要性が増しておらず、系群の混合状態の把握・識別の必要性が増してきている。この様に沖合い生活期のサケ属魚類の研究は、回帰回遊・分布に関する分野だけを見ても未解明の部分が数多く残されている。サケ属魚類にとって、沖合い生活期が成長の大部分を担う重要な時期であることから、今後も充実した調査研究の継続が必要であろう。

## 要 約

サケ属魚類は、その回帰特性により海洋の豊富な生産力を淡水域に持ち帰り、北太平洋沿岸各国で重要な漁業対象種となっている。しかし、回帰回遊行動に関する知見は限られたもので、そのメカニズムについては現状ではほとんど解明されていない。また、沿岸各国による人工ふ化放流の増加により、北太平洋における環境収容力に関する研究の重要性が指摘されてきている。本研究では、北太平洋の沖合い水域で行われた標識放流試験と超音波テレメトリー調査から、サケ属魚類の回帰回遊行動・生息領域を明らかすることを試みた。

- (1) 北太平洋漁業国際委員会における調査活動として、1956年から1991年に沖合い水域で行われたサケ属魚類に関する標識再捕データを整理した。この期間に、ベニザケ117,519尾、シロザケ139,547尾、カラフトマス136,075尾、ギンザケ15,671尾、マスノスケ3,354尾、スチールヘッド・トラウト1,919尾の計414,085尾が放流された。これらの放流魚のうち、放流年と翌年3月までに沿岸各地で、ベニザケ5,053尾、シロザケ1,867尾、カラフトマス4,185尾、ギンザケ894尾、マスノスケ73尾、スチールヘッド・トラウト60尾の計12,132尾が再捕された。
- (2) これらの成熟途上魚の標識再捕データを使って、ベニザケ、シロザケ、カラフトマス、ギンザケの主要系群毎の回帰回遊時の月別の沖合い分布域を明らかにし、1971年までのデータから得られていた情報と1972年以降のデータを比較して新知見を整理した。
- (3) 西カムチャツカ系ベニザケの西部北太平洋における分布域が南東へ拡大した。南西部アラスカ系のベニザケの中部北太平洋における分布域が南へ拡大した。
- (4) 日本系シロザケは、中部北太平洋における分布情報が充実するとともに、これまでアムール河・北部サハリンとオホーツク海北部沿岸のシロザケの分布域と考えられていた西部北太平洋にも分布することが示された。千島列島・沿海州・南サハリンのシロザケでは、これまで特殊な例と考えられてきた西部北太平洋での分布が、東西に幅広く連なった分布の西端と考えた方が自然であることが示された。北西アラスカのシロザケの分布域は、これまで考えられてきたものより南北に広く、中部北太平洋におよんでいることが示された。
- (5) 北海道から西カムチャツカに至るアジア各地域のカラフトマスの分布域が東に広がった。東カムチャツカのカラフトマスは、北太平洋での東西の分布が連続したものであることが明らかになった。ベーリング海に面したアラスカ起源のカラフトマスは、中部北太平洋にも分布することが明らかになった。
- (6) ギンザケの海洋分布に関する新知見は、全て中部北太平洋からの放流魚の再捕によるものであった。中部北太平洋には、アジアとベーリング海に面したアラスカのギンザケが分布することが示された。
- (7) 日本系シロザケの分布域に関する知見の拡大と、ふ化放流による資源量増大の関連を検討するため、北太平洋を5つの放流海域に分割し、アジア側沿岸各地を3地域に分割して、再捕率・再捕された魚の生物情報の変化を1956-1970年と1971-1991年で比較した。
- (8) 新たに分布が示された西部・中部北太平洋を含め、北太平洋の全ての海域から放流されたシロザケの日本での再捕率は近年増大した。一方、ロシアでの再捕率は多くの海域からの放流魚に対して低下した。

- (9) これらの再捕率の変化は、標識死亡率・標識脱落率・沿岸での資源の利用率・標識の報告率の変化では説明がつかないと考えられた。これに対して、日本系シロザケの資源量増大に基づく沖合い水域における日本系シロザケの混合割合の増大、ロシア系シロザケの混合割合の相対的低下は、再捕率の変化と合致していると考えられた。したがって、資源量増大にともなって、これまでロシア系が主に分布していた海域にも、近年日本系シロザケが進出してきたものと推察された。
- (10) 西部・中部北太平洋に分布する日本系シロザケは、それ以外の海域の日本系シロザケと比較して尾叉長が有意に小さかった。
- (11) 新たに示された日本系シロザケの分布域からの回帰回遊行動は、Yonemori (1975) で示唆された北太平洋の海流との関連からは説明のつかないものであった。
- (12) 放流点と再捕点の陸地を回避した最短コースを基に、標識魚の回遊速度を計算し、各魚種・系群毎に放流月別の平均回遊速度、最大値を計算した。
- (13) 多くの系群で季節が進むにつれ平均回遊速度は増大し、回帰回遊の後半にあたると思われる6・7月以降に平均遊泳速度の最大値が得られた。回遊速度の計算は最短コースを基本としているため、早い季節では母川以外の方向への移動や、同一海域での滞留のため回遊速度は低く推定されると考えられた。
- (14) 平均回遊速度は、各魚種・各系群とも速い時期のもので約50km/day であった。多くの系群で個体の最大回遊速度は80km/day 程度であった。魚がほぼ直線的に昼夜休みなく遊泳していると仮定すると、1日に50~80km 移動するためには、0.58~0.93m/s 程度の遊泳速度が必要と考えられた。これらの遊泳速度は、実験的に求められていた持続遊泳速度から考えて妥当な値であった。
- (15) 放流月別の平均回遊速度には系群間で違いがみられた。一般的に分布域が母川に近い系群では遅く、分布域が広い系群では速い傾向が見られた。
- (16) 沖合い生活期のサケ属魚類のより詳細な遊泳行動を明らかにするために、超音波テレメトリーにより23尾のサケ属魚類をのべ1,138時間にわたって追跡し、水平・鉛直遊泳行動データを収集した。
- (17) ベーリング海において回帰回遊の後半と考えられるベニザケ4尾、シロザケ2尾、カラフトマス3尾、さらに3尾のマスノスケ未成熟魚を追跡した。北太平洋においては、成熟途上魚ではあるが回帰回遊の早い段階と考えられるシロザケ3尾、ギンザケ4尾、スチールヘッド・トラウト1尾と、未成熟魚と考えられるスチールヘッド・トラウト2尾の追跡を行った。
- (18) 回帰回遊後半のベニザケ、シロザケ、カラフトマスの平均遊泳速度はそれぞれ0.54、0.66、0.59 m/s で、尾叉長に換算すると毎秒0.88、0.98、1.17に相当した。遊泳速度には日周変化は見られず、遊泳方向も比較的一定であった。
- (19) 回帰回遊の早い段階のシロザケ、ギンザケ、スチールヘッド・トラウトの平均遊泳速度は、それぞれ0.35、0.43、0.31m/s で、尾叉長に換算すると毎秒0.57、0.75、0.47に相当した。遊泳速度の変化には日周期性は見られなかった。追跡中の移動方向はいずれの魚種でも安定しなかった。
- (20) 未成熟魚のマスノスケの平均遊泳速度は0.34m/s (0.49尾叉長/s) であった。遊泳方向が不規則に変化したり母川方向とは考えられない方向(南)への移動が見られた。未成熟魚のスチールヘッド・トラウトの平均遊泳速度は0.33m/s (0.56尾叉長/s) で、移動方向は安定しなかった。いずれの魚種でも遊泳速度の日周変化は見られなかった。
- (21) 回帰回遊後半のサケ属魚類の遊泳速度は、標識データによる回遊速度からほぼ直線的に昼夜休みなく遊泳していると仮定して計算された遊泳速度に近いものであった。また、実際の魚の遊泳方向・速度変化から、これらの仮定が妥当であったことが確認された。一方、回帰回遊の早い段階

の成熟途上魚の遊泳行動は未成熟魚の行動に近いことが示唆された。

- (22) サケ属魚類は50m以浅の表層域を生息域としていることが示された。特にベニザケ、カラフトマス、ギンザケ、スチールヘッド・トラウト（成熟途上・未成熟魚共）では、追跡中の70%以上の時間で10m以浅の極く表層を遊泳していた。シロザケは個体差が大きいものの、これらの魚種より深い層まで利用する傾向にあった。一方、マスノスケは主遊泳層が20～40mで、他の魚種と生息深度の顕著な差が見られた。
- (23) 10m以上の連続した遊泳深度変化から鉛直移動速度を計算した。サケ属魚類6種の平均鉛直移動速度は0.10～0.19m/sであった。最大鉛直移動速度もベニザケ以外の魚種では0.75m/s以下で、サケ属魚類は一般的にゆっくりした速度で鉛直移動を行うことが示された。
- (24) これに対して、ベニザケ3個体で合計4回の速い鉛直移動速度を伴った深くまでの潜行行動が見られた。これらの潜行行動では最大潜行速度2.19m/s、最大浮上速度1.32m/sを示し、最大深度は240mに達したが、これらの行動の動機は不明であった。

本研究ではサケ属魚類の回帰回遊時の分布に関する知見を更新するとともに、これまで間接的な情報しか無かった遊泳生態を明らかにすることが出来た。しかし、回帰回遊のメカニズムまでは考察できず、また得られた一連の情報は夏季に限られたものであった。サケ属魚類にとって、沖合い生活期は成長の大部分を担う重要な時期であることから、今後も充実した調査研究の継続が必要と考えられた。

### 謝　　辞

本研究を取りまとめるにあたり、懇切なる御指導を賜り、詳細な御校閲をしていただいた北海道大学教授、島崎健二博士に心から感謝申し上げる。

本研究を進めるにあたって、研究上の便宜を計って戴いた中央水産研究所水産研究官加藤守博士に深く感謝の意を表する。遠洋水産研究所所長伊藤準氏、同所北洋資源部さけます管理研究室長石田行正博士、同さけます生態研究室長澤和也博士からは終始暖かい御援助と数々の御教示を賜った。同所さけます管理研究室伊藤外夫氏にはサケ属魚類の年齢査定について御協力いただいた。ここに記して謝意を表する。

35年以上にわたる北太平洋沖合い水域での標識放流に参加された日本・カナダ・合衆国・ロシアの調査船の関係者、ならびに再捕情報を提供頂いた多くの方々に厚く御礼申し上げる。また、これらの標識放流調査に携わり、膨大なデータの整備・更新に尽力された多くの研究者の方々に心から感謝するものである。

超音波テレメトリー調査は、岩手県共同実習船新りあす丸の村木吉亘船長ならびに乗組員各位の塾達した技術なくしては実施し得なかった。また、新りあす丸の運行に関しては水産資源開発センターに特段の御配慮を頂いた。ここに記して深謝する。本研究で用いた超音波テレメトリー調査システムの多くの部分は、中央水産研究所所長吉田主基博士と長崎大学講師小井土隆氏によって構築されたものである。両氏からの貴重な知見の御教示と御高配に対し、厚く御礼申し上げる。

### 引　用　文　献

阿部進一 1987： 北海道に回帰する秋サケの現況(小型化). In: 秋さけの小型化に関する研究会資料,

- 1-7, 北海道定置漁業協会, 札幌.
- ALEXANDER, R. MCN. 1966 : Physical aspects of swimbladder function. *Biological Reviews*, 41, 141-176.
- ALLEN, M. J. AND SMITH, G. B. 1988 : Atlas and zoogeography of common fishes in the Bering Sea and Northeastern Pacific. *NOAA Tech. Rep. NMFS*, 66, 1-151.
- ARO, K. V., THOMSON, J., AND GIOVANDO, D. 1971 : Recoveries of salmon tagged offshore in the North Pacific Ocean by Canada, Japan and the United States, 1956 and 1969. *Fish. Res. Board Can. MS Rep*, 1147, 1-493. (Int. N. Pac. Fish. Comm. Document).
- ARNOLD, G. P. AND WALKER, M. G. 1992 : Vertical movements of cod (*Gadus morhua* L.) in the open sea and the hydrostatic function of the swimbladder. *ICES Journal of Marine Science*, 49, 357-372.
- BRANNON, E. L. 1972 : Mechanisms controlling migration of sockeye salmon fry. *Int. Pac. Salmon Fish. Comm. Bull.*, 21, 1-86.
- BRANNON, E. L., QUINN, T. P., LUCCHETTI, G. L., AND ROSS, B. D. 1981 : Compass orientation of sockeye salmon fry from a complex river system. *Can. J. Zool.*, 59, 1548-1553.
- BRETT, J. R. 1965a : The swimming energetics of salmon. *Sci. Am.*, 213, 80-85.
- \_\_\_\_\_ 1965b : The relation of size to rate of oxygen consumption and sustained swimming speed of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Board Can.*, 22, 1491-1501.
- \_\_\_\_\_ 1973 : Energy expenditure of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, during sustained performance. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30, 1799-1809.
- \_\_\_\_\_ 1982 : The swimming speed of adult pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, at 20°C and a comparison with sockeye salmon, *O. nerka*. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1143, 1-37.
- BRETT, J. R. AND GLASS, N. R. 1973 : Metabolic rates and critical swimming speeds of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to size and temperature. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30, 379-387.
- BRODEUR, R. D. 1990 : A synthesis of the food habits and feeding ecology of salmonids in marine waters of the North Pacific. 38pp. FRI-UW-9016. Fisheries Research Institute, University of Washington, Seattle. (Int. N. Pac. Fish. Comm. Document).
- BURGNER, R. L. 1980 : Some features of ocean migrations and timing of Pacific salmon. In : Salmonid ecosystems of the North Pacific. (W. J. MCNEIL AND HIMSWORTH, D. C. ed.), 153-164. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon.
- BURGNER, R. L., LIGHT, J. T., MARGOLIS, L., OKAZAKI, T., TAUTZ, A., AND ITO, S. 1992 : Distribution and abundance of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in offshore waters of the North Pacific Ocean. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, 51, 92pp.
- FRENCH, R., BILTON, H., OSAKO, M., AND A. HARTT. 1976 : Distribution and origin of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in offshore waters of the North Pacific Ocean. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, 34, 1-113.
- 藤井武治・山本昭一・増田紀義・小林源司・西山恒夫 1968 : ベーリング海東部海域における流網の直角投網よりみたサケ・マスの水平移動. 北大水産彙報, 18, 306-316.
- GODFREY, H. 1965 : Salmon of the North Pacific Ocean Part - IX. Coho, chinook and masu salmon

- in offshore waters. 1. Coho salmon in offshore waters. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, 16, 1-39.
- GODFREY, H., HENRY, K. A., AND MACHIDORI, S. 1975 : Distribution and abundance of coho salmon in offshore waters of the North Pacific Ocean. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, 31, 80pp.
- GOULD, J. L. 1985 : Are animal maps magnetic?. In : Magnetite biominerilization and magnetoreception in organisms ; A new biomagnetism (KIRSCHVINK, J. L., JONES, D. S., AND MACFADEN, B. J. ed.), 257-268, Plenum Press, New York.
- HARTT, A. C. 1962 : Movement of salmon in the North Pacific Ocean and Bering Sea as determined by seining and tagging, 1959-1958. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, 6, 157pp.
- \_\_\_\_\_ 1966 : Migrations of salmon in the North Pacific Ocean and Bering Sea as determined by seining and tagging, 1959-1969. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, 19, 141pp.
- HASLER, A. D., SCHOLZ, A. T., AND HORRALL, R. M. 1978 : Olfactory imprinting and homing in salmon. *American Scientist*, 66, 347-355.
- HAWKINS, A. D. AND URQUHART, G. G. 1983 : Tracking fish at sea. In : Experimental biology at sea (MACDONALD, A. G. AND PRIEDA, I. G. ed.), 103-166, Academic Press, London.
- HEALEY, M. C. 1991 : Life history of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). In : Pacific salmon life histories (GROOT C. AND MARGOLIS, L. ed.), 311-393, UBC Press, University of British Columbia, Vancouver.
- HEARD, W. R. 1991 : Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). In : Pacific salmon life histories (GROOT C. AND MARGOLIS, L. ed.), 119-230, UBC Press, University of British Columbia, Vancouver.
- 平松一彦. 1987 : Bootstrap と Jackknife の統計学. 遠洋, 66, 5-6.
- HIRAMATSU, K. AND ISHIDA, Y. 1989 : Random movement and orientation in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) migration. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46, 1062-1066.
- 平松一彦. 1992 : 最尤法による水産資源の統計学的研究 一パラメータ推定とモデル選択-. 遠洋水研報, 29, 57-114.
- HOLLAND, K. N., BRILL, R. W., AND CHANG, R. K. C. 1990 : Horizontal and vertical movements of yellowfin and bigeye tuna associated with fish aggregating devices. *Fish. Bull.*, 88, 493-507.
- 市原忠義・米盛保・浅井久男. 1975 : 南千島、エトロフ島沖合における南下回遊期のシロザケ(アキザケ)の遊泳行動. 遠洋水研報, 13, 63-77.
- ICHIHARA, T. AND NAKAMURA, A. 1980 : Vertical movement of mature Chum salmon contributing to the improvement of set net structure on the Hokkaido coast. Proceeding of North Pacific Aquaculture Symposium. August 1980. 39-49.
- INTERNATIONAL NORTH PACIFIC FISHERIES COMMISSION (INPFC). 1980-1992 : Statistical Yearbook 1977-1989. Int. N. Pac. Fish. Comm., Vancouver, Canada. Various pagination.
- \_\_\_\_\_ 1979 : Historical Catch Statistics for Salmon of the North Pacific Ocean. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, 39, 166 pp.
- ISHIDA, Y., ITO, S., KAERIYAMA, M., MCKINNELL, S., AND NAGASAWA, K. 1993 : Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible

- causes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50, 290-295.
- 石田享一・長洞幸夫・井上喜洋・渡部俊広. 1988: 三陸沿岸に回帰するサケ親魚の行動. 日水誌, 54, 1279-1287.
- JAMON, M. 1990: A reassessment of the random hypothesis in the ocean migration of Pacific salmon. *J. theor. Biol.*, 143, 197-213.
- KAERIYAMA, M. 1989: Aspects of salmon ranching in Japan. *Physiol. Ecol. Japan, Spec. Vol.* 1, 625-638.
- \_\_\_\_\_. 1991: Production trends of salmon enhancement in Japan. Abstract of the International symposium on Biological Interactions of enhanced and wild salmonids. p. 11.
- KIRSCHVINK, J. L., WALKER, M. M., CHANG, S. B., DIZON, A. E., AND PETERSON, K. A. 1985: Chains of single-domain magnetite particles in chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. *J. Comp. Physiol. A.*, 157, 375-381.
- 小井士 隆・小倉未基・石田行正・馬場徳寿・吉田主基. 1987: バイオテレメトリーによる海洋生物の行動生態研究への挑戦. 遠洋, 65, 1-5.
- KOO, T. S. Y. 1962: Age designation in salmon. In: *Studies of Alaska red Salmon* (KOO, T. S. Y. ed.), 37-48 University of Washington Press, Seattle, Washington: .
- 近藤平八・中野義見・中山信之・三宅 真. 1965: 標識放流試験(1958-1961)からみた海洋におけるさけます(genus *Oncorhynchus*)の分布と回遊. INPEC研究報告, 17, 193 pp.
- KROGIUS, F. V. 1965: Some causes of the changes in growth rate of *Oncorhynchus nerka* (Walb.) of the Ozernaya River. *Fish. Res. Board Can. Transl. Ser.* 819, 1-9. (Translated from Russian by R. E. Foerster).
- 黒木敏郎 編. 1972: 海洋観測法. 海洋学講座 14, 217pp, 東京大学出版会
- 待鳥精治. 1966: 北太平洋におけるサケ・マス類の垂直分布 I. 北水研報, 31, 11-17.
- 待鳥精治・加藤史彦. 1985: サクラマス(*Oncorhynchus masoni*)の産卵群と海洋生活. INPFC研究報告, 43, 118p.
- MAJOR, R. L., ITO, J., ITO, S., AND GODFREY, H. 1978: Distribution and origin of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in offshore waters of the North Pacific Ocean. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, 38, 1-54.
- MANN, S., SPARKS, N. H. G., WALKER, M. M., AND KIRSCHVINK, J. L. 1988: Ultrastructure, morphology and organization of biogenic magnetite from sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*: Implications for magnetoreception. *J. Exp. Biol.*, 140, 35-49.
- MANZER, J. I. 1964: Preliminary observations on the vertical distribution of Pacific salmon (genus *Oncorhynchus*) in the Gulf of Alaska. *J. Fish. Res. Board Can.*, 21, 891-903.
- MCNEIL, W. J. 1977: Artificial recruitment of pink and chum salmon in Japan and eastern USSR. US Department Commerce Processed Rep., Northwest and Alaska Fisheries Center, Seattle. 13pp.
- MELLAS, E. J. AND HAYNES, M. 1985: Swimming performance and behaviour of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and white perch (*Morone americana*): Effects of attaching telemetry transmitters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42, 488-493.
- 三島清吉・斎藤昭二・島崎健二. 1966: サケ, マスの鉛直的な日周移動の研究-I. 表層刺網による羅

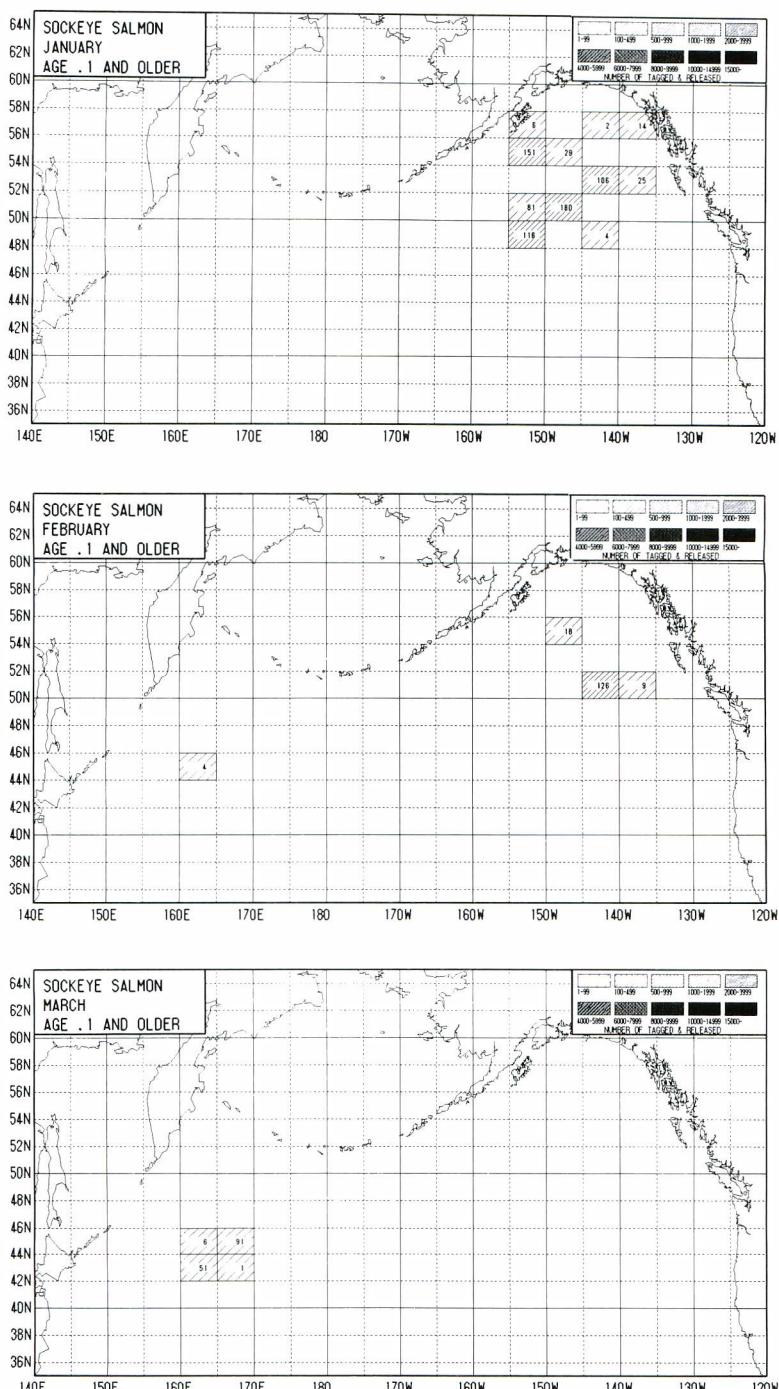
- 網傾向について. 日水誌, 32, 922-930.
- MOHUS, I. AND A HOLAND, B. 1983 : Fish telemetry manual. SINTEF Report, STF 48 A83040, 1-97.
- MOORE, A., FREAKE, S. M. FREAKE, AND THOMAS, I. M. 1990 : Magnetic particles in the lateral line of the Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 329, 11-15.
- MYERS, K. W., WALKER, R. V., FOWLER, S., AND DAHLBERG, M. L. 1990 : Known ocean ranges of stocks of Pacific salmon and steelhead as shown by tagging experiments, 1956-1989. FRI-UW-9009. Fish. Res. Inst., Univ. Washington, Seattle. 57 pp. (Int. N. Pac. Fish. Comm. Document).
- MYERS, K. W., HARRIS, C. K., ISHIDA, Y., MARGOLIS, L. AND OGURA, M. 1993 : Review of the Japanese landbased driftnet salmon fishery in the western North Pacific Ocean and the continent of origin of salmonids in this area. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, 52, 86pp.
- NAKAMURA, Y. 1991 : Tracking of the mature female of flying squid, *Ommastrephes bartrami*, by an ultrasonic transmitter. *Bull. Hokkaido Natl. Fish. Res. Inst.*, 55, 205-208.
- NEAVE, F. 1964 : Ocean migration of Pacific salmon. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 21(5), 1227-1244.
- NEAVE, F., YONEMORI, T., AND BAKKALA, R. G. 1976 : Distribution and origin of chum salmon in offshore waters of the North Pacific Ocean. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, 35, 79 pp.
- NEILL, W. H. 1984 : Behavioral enviroregulation's role in fish migration. In: Mechanisms of migration in fish (MCLEAVE, J. M., G. P. ARNOLD, J. J. DODSON, AND W. H. NEIL. ed.), 6166, Plenum Press, New York.
- 小倉未基. 1990 : 1989・1990年のさけ・ます標識放流調査における放流基準の変更. 水産庁遠洋水産研究所, 清水. 6 pp. (INPFC定例年次会議提出文書).
- OGURA, M. 1991 : Release data for Japanese salmon tagging experiments in 1991 and recovery data up to August, 1991. Natl. Res. Inst. Far Seas Fish., Shimizu, Japan. 24 pp. (Int. North Pac. Fish. Comm. Document).
- OGURA, M., ISHIDA, Y., AND ITO, S. 1991 : Growth variation of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the western North Pacific. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 57(6), 1089-1093.
- OGURA, M., KATO, M., ARAI, N., SASADA, T., AND SAKAKI, Y. 1992 : Magnetic particles in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) : extraction and transmission electron microscopy. *Can. J. Zool.*, 70, 874-877.
- OHTANI, K. 1973 : Oceanographic structure in the Bering Sea. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 21, 65106.
- OKAZAKI, T. 1982 : Genetic study on population structure in chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Bull. Far. Seas Fish. Res. Lab.*, 19, 25-116.
- \_\_\_\_\_. 1986 : Studies on closely related species *Salmo gairdneri* and *salmo mykiss*; their distribution and migration in the North Pacific and systematics. *Bull. Far. Seas Fish. Res. Lab.*, 23, 1-68.
- 応用統計ハンドブック編集委員会 編. 1982 : 応用統計ハンドブック. 827pp., 養賢堂, 東京
- PATTEN, B. 1964 : The rational decision process in salmon migration. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 28, 410-417.
- PEARCY, A., NISHIYAMA, T., FUJII, T., AND MASUDA, K. 1984 : Diel variations in the feeding

- habits of Pacific salmon caught in gill nets during a 24-hour period in the Gulf of Alaska. *Fish. Bull.*, 82, 391-399.
- PETERMAN, R. M. 1978 : Testing for densitydependent marine survival in Pacific salmonid. *J. Fish. Res. Board Can.*, 35, 1434-1450.
- QUINN, T. P. 1980 : Evidence for celestial and magnetic compass orientation in lake migrating sockeye salmon. *J. Comp. Physiol.*, 137, 243-248.
- \_\_\_\_\_ 1984a : An experimental approach to fish compass and map orientation. In : Mechanisms of migration in fish. (MCLEAVE, J. M., G. P. ARNOLD, J. J. DODSON, AND W. H. NEIL. ed.), 113-123, Plenum Press, New York.
- \_\_\_\_\_ 1984b : Homing and straying in Pacific salmon. In : Mechanisms of migration in fish. (MCLEAVE, J. M., G. P. ARNOLD, J. J. DODSON, AND W. H. NEIL. ed.), 357-362, Plenum Press, New York.
- \_\_\_\_\_ 1991 : Models of Pacific salmon orientation and navigation on the open sea. *J. theor. Biol.*, 150, 539-545.
- QUINN, T. P., MERRILL, R. T., AND BRANNON, E. L. 1981 : Magnetic field detection in sockeye salmon. *J. Exp. Zool.*, 217, 137-142.
- QUINN, T. P. AND BRANNON, E. L. 1982 : The use of celestial and magnetic cues by orienting sockeye salmon smolts. *J. Comp. Physiol.*, 147, 547-552.
- QUINN, T. P. AND GROOT, C. 1983 : Orientation of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) after internal and external magnetic field alternation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40, 1598-1606.
- \_\_\_\_\_ 1984 : Pacific salmon (*Oncorhynchus*) migrations : orientation versus random movement. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40, 1319-1324.
- QUINN, T. P., TERHART, B. A., and GROOT, C. 1989 : Migratory orientation and vertical movements of homing adult sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in coastal waters. *Anim. Behav.*, 37, 587-599.
- ROYCE, W. F., SMITH, L. S. AND HARTT, A. C. 1968 : Models of oceanic migrations of Pacific salmon and comments on guidance mechanisms. *Fish. Bull.*, 66, 441-462.
- RUGGERONE, G. T., QUINN, T. P., MCGREGOR, I. A., AND WILKINSON, T. D. 1990 : Horizontal and vertical movements f adult steelhead trout, *Oncorhynchus mykiss*, in the Dean and Fisher channels, British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47, 1963-1969.
- SAKAKI, Y., MOTOMIYA, T., KATO, M., AND OGURA, M. 1990 : Possible mechanism of biomagnetic sense organ extracted from sockeye salmon. *IEEE Trans. Magnetics.*, 26, 1554-1556.
- SAILA, S. B. AND SHAPPY, R. A. 1963 : Random movement and orientation in salmon migration. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 28, 153-166.
- 嶋村哲哉・余座和征・長谷川英一・古田昌弘・添田秀男. 1987 : 北海道網走沖における早期来遊シロザケの遊泳行動. 日水誌. 53, 411-415.
- 添田秀男・余座和征・嶋村哲哉・長谷川英一・吉原喜好. 1985 : 知床半島沿岸域におけるシロザケの垂直移動. 日水誌 51, 1425-1429.
- SOEDA, H., YOZA, K., AND SHIMAMURA, T. 1987 : On the swimming behaviour of chum salmon in early migratory season off the coast of Hokkaido, Okhotsk Sea. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 53,

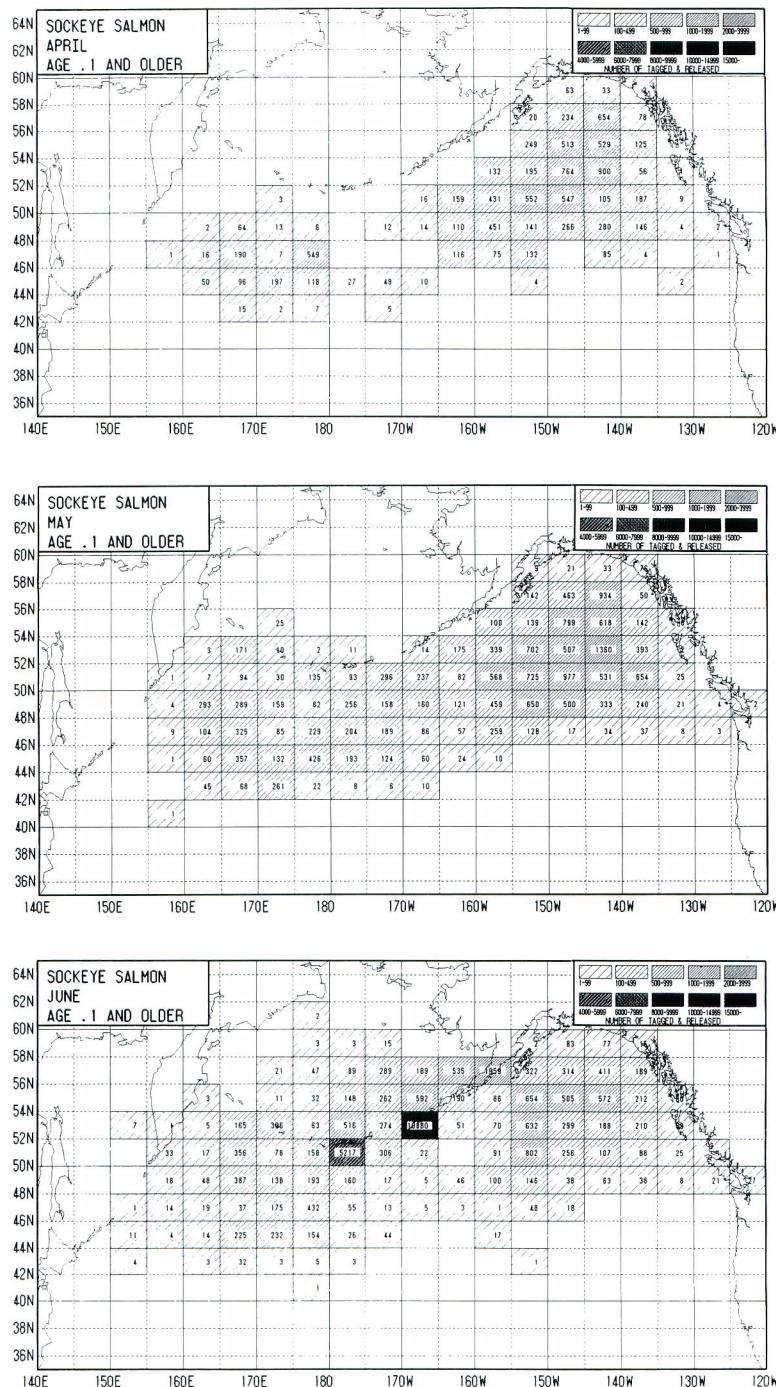
1827-1833.

- 鈴木恒由. 1970: カムチャツカ南東海域におけるシロザケの遊泳行動について. 日水誌. 36, 1925.
- STASKO, A. B. AND PINCOCK, D. G. 1977: Review of underwater biotelemetry, with emphasis on ultrasonic techniques. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34, 1261-1285.
- TAKAGI, K., ARO, K. V., HARTT, A. C., AND DELL, M. B. 1981: Distribution and origin of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in offshore waters of the North Pacific Ocean. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, 40, 1-195.
- THOMSON, K. A., INGRAHAM, W. J., HEALEY, M. C., LEBLAND, P. H., GROOT, C., AND HEALEY, C. G. 1992: The influence of ocean currents on latitude of landfall and migration speed of sockeye salmon returning to the Fraser River. *Fish. Ocean.*, 1, 163-179.
- WALKER, M. M., QUINN, T. P., KIRSCHVINK, J. L., AND GROOT, C. 1988: Production of single-domain magnetite throughout life by sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *J. Exp. Biol.*, 140, 51-63.
- WALKER, R. V., WARD, M. B., MYERS, K. W., AND LEOPOLD, S. 1991: Summary of U. S. S. R.-U. S. cooperative high seas salmonids tagging operations in 1991. FRI-UW-9115. Fish. Res. Inst., Univ. Washington, Seattle. 6 pp. (Int. N. Pac. Fish. Comm. Document).
- WALKER, R. V. 1992: Tags released during the final legs of U. S. S. R.-U. S. cooperative cruises in 1990 and 1991. FRI-UW-9209. Fish. Res. Inst., Univ. Washington, Seattle. 3 pp. (Int. N. Pac. Fish. Comm. Document).
- \_\_\_\_\_ 1993: Estimates of origin of coho salmon caught in the Japanese high seas squid driftnet fishery in 1990. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, 53, 283-295.
- WESTERBERG, H. 1982: Ultrasonic tracking of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) II. Swimming depth and temperature stratification. *Inst. Freshwater Res. Drottningholm Rep.*, 60, 102-120.
- YANO, K. AND ICHIHARA, T., NAKAMURA, A., AND TANAKA, S. 1984: Escape behavior of the chum salmon *Oncorhynchus keta* upon encountering Dall's porpoise *Phocoenoides dalli*. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 50, 1273-1277.
- YANO, K. AND NAKAMURA, A. 1992: Observations on the effect of visual and olfactory ablation on the swimming behaviour of maturing adult chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Japan. J. Ichthyol.*, 39, 67-83.
- 竹内 勇. 1972: 北部太平洋および隣接水域におけるサケ属魚類の餌生物の分布とそれらの胃内容物に関する研究. 北水研報. 38, 1-119.
- 米盛 保. 1971: Bering 海中央部に分布するさけ・ますの表層刺網に対するり網方向（瞬間的な遊泳方向）と標識放流より得られた長期的回遊方向との関係. 遠洋水研報. 4, 51-69.
- YONEMORI, T. 1975: A trial analysis of the results obtained from tagging on chum salmon originating from Hokkaido. *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.*, 32, 130-161.
- 吉田主基・馬場徳寿・清田雅史・小井士隆. 1990: 超音波テレメトリー手法によるアカイカの行動研究. 水産海洋学会シンポジウム「いか類の資源とその利用」講演要旨, 5-8.
- YOZA, K., SOEDA, H., SHIMAMURA, T., HASEGAWA, E., AND YOSHIHARA, K. 1985: On the horizontal swimming behaviour of Chum salmon in early migratory season off the coast of Shiretoko peninsula. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 51, 1419-1423.

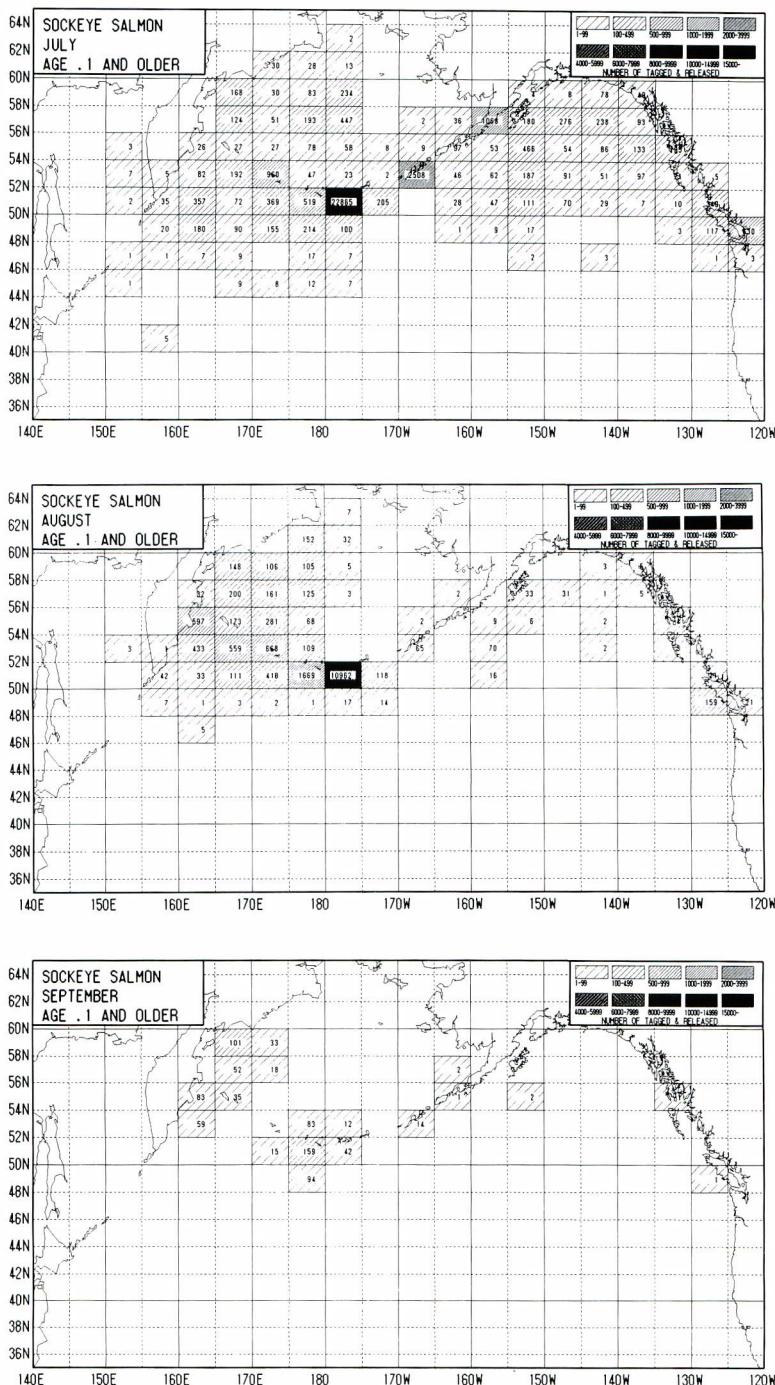
## 付 図

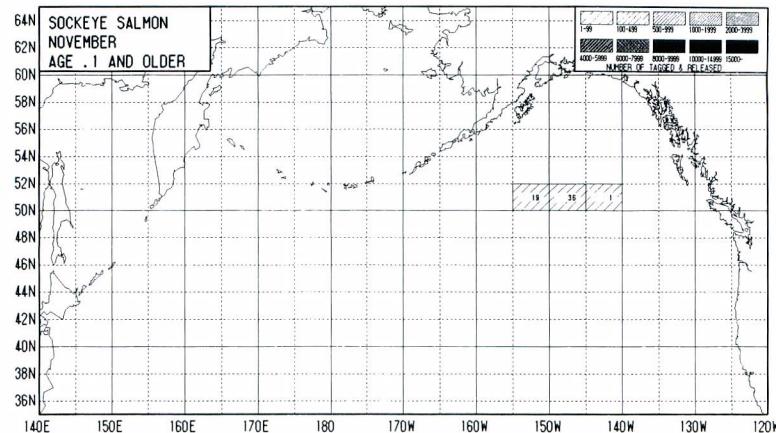
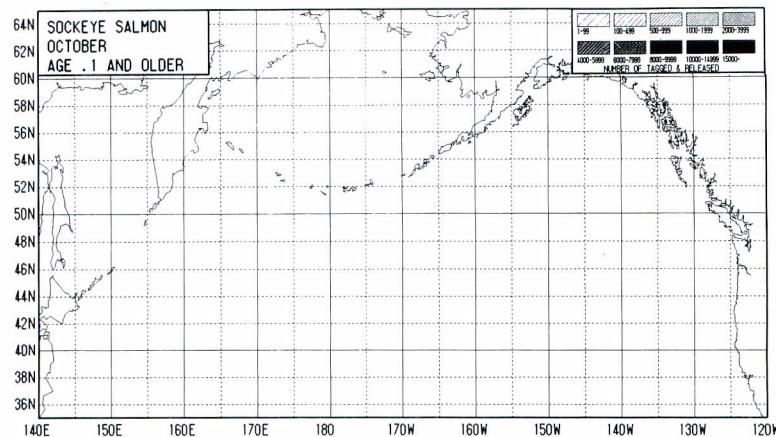


**Appendix Figure 1.** Numbers of age 0.1 and older sockeye salmon tagged in 2° latitude x 5° longitude areas, by month, 1956 to 1991.

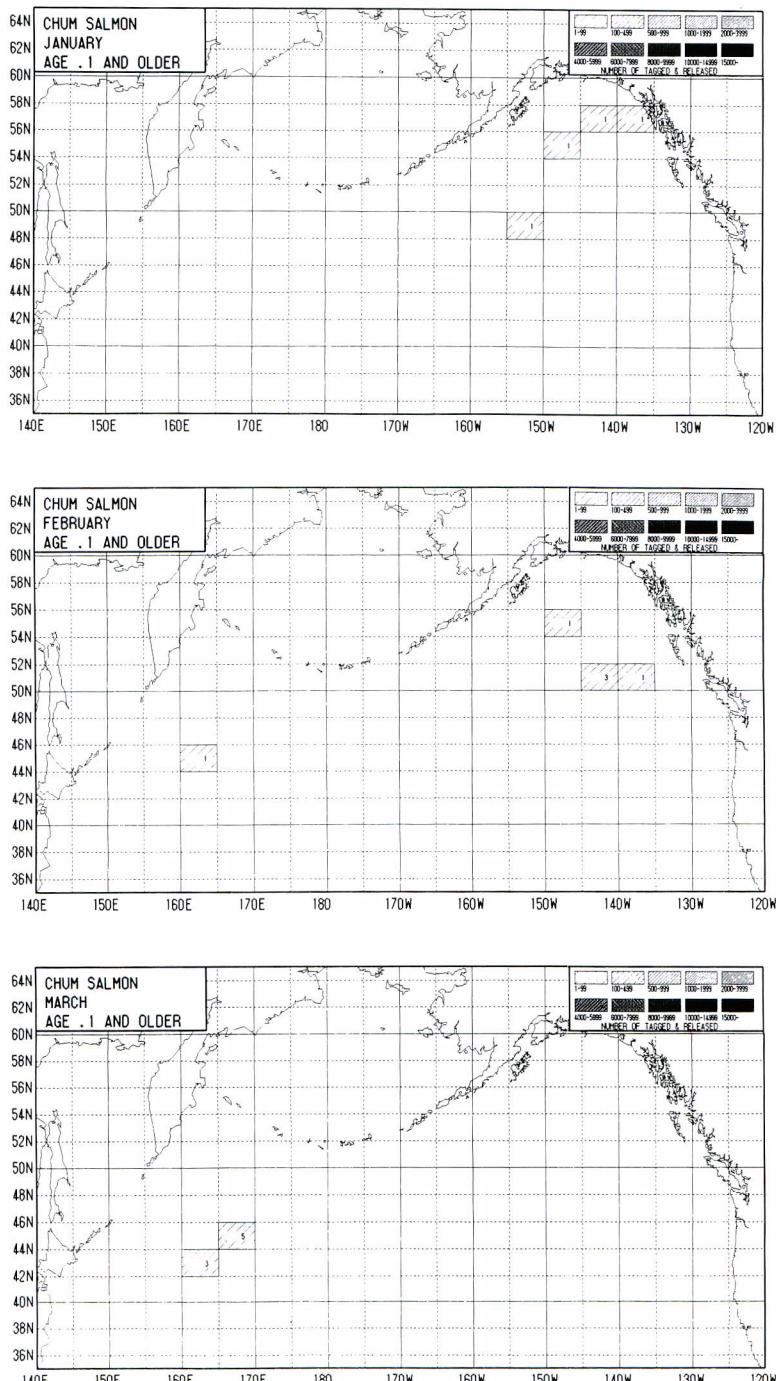


Appendix Figure 1. Continued

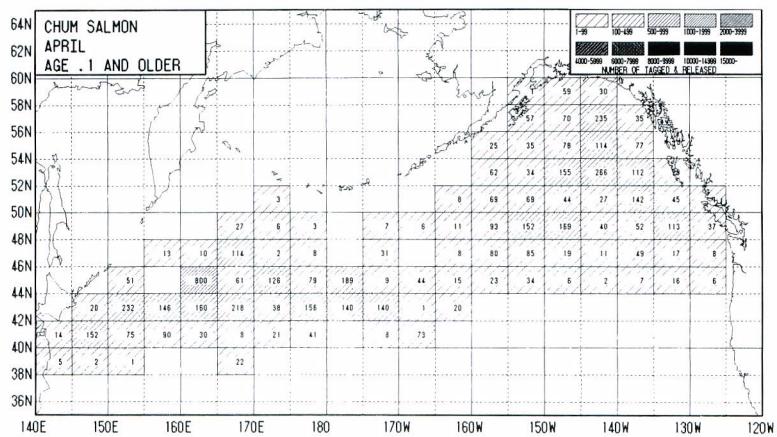


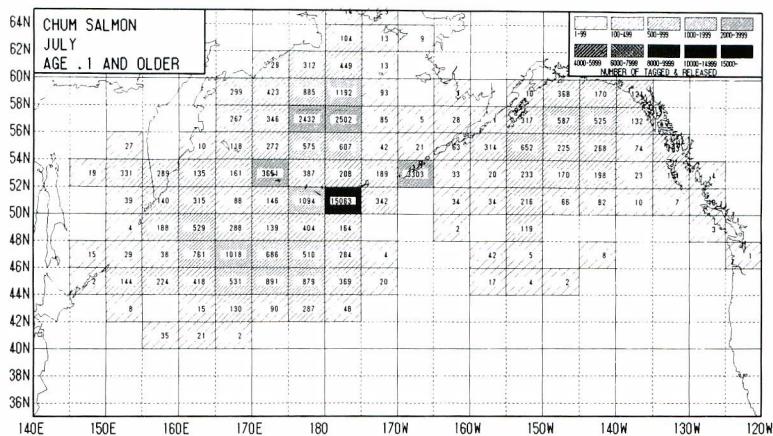


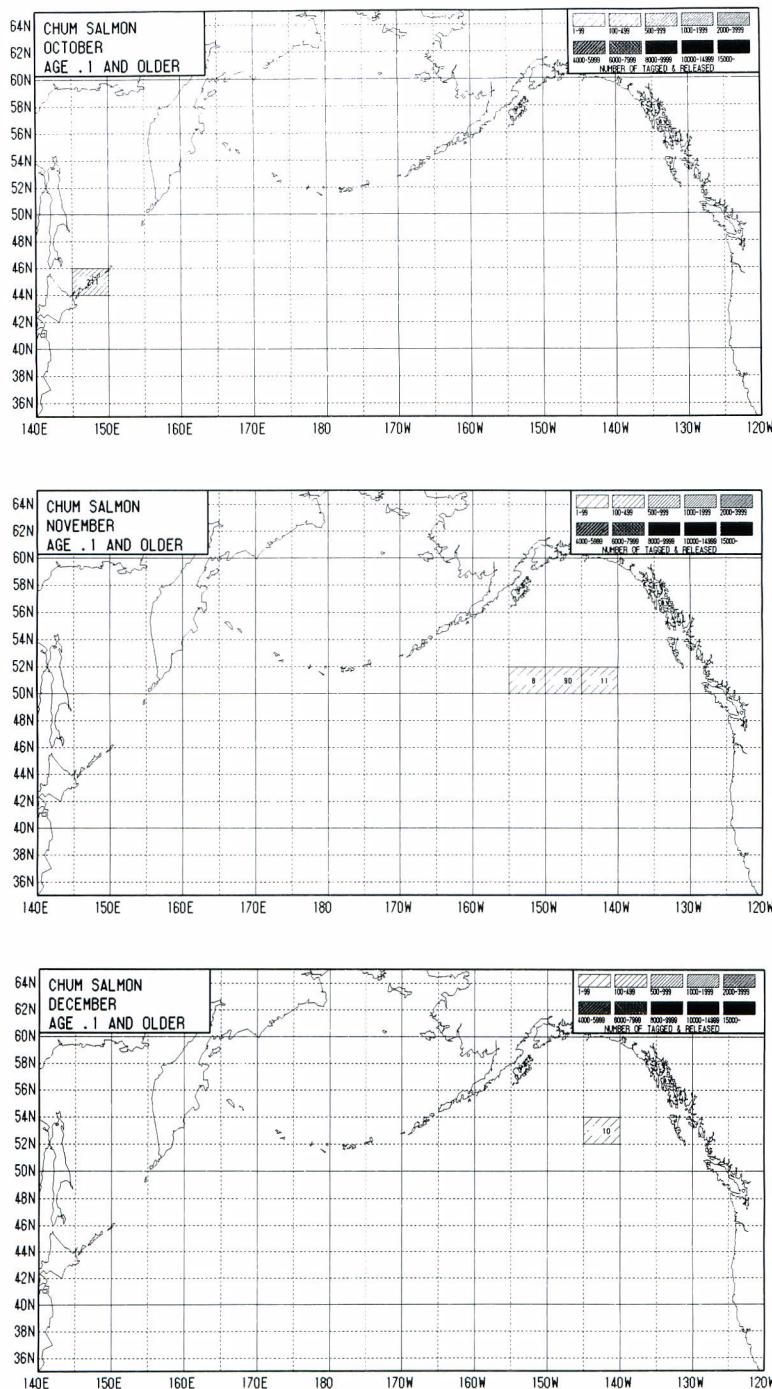
Appendix Figure 1. Continued



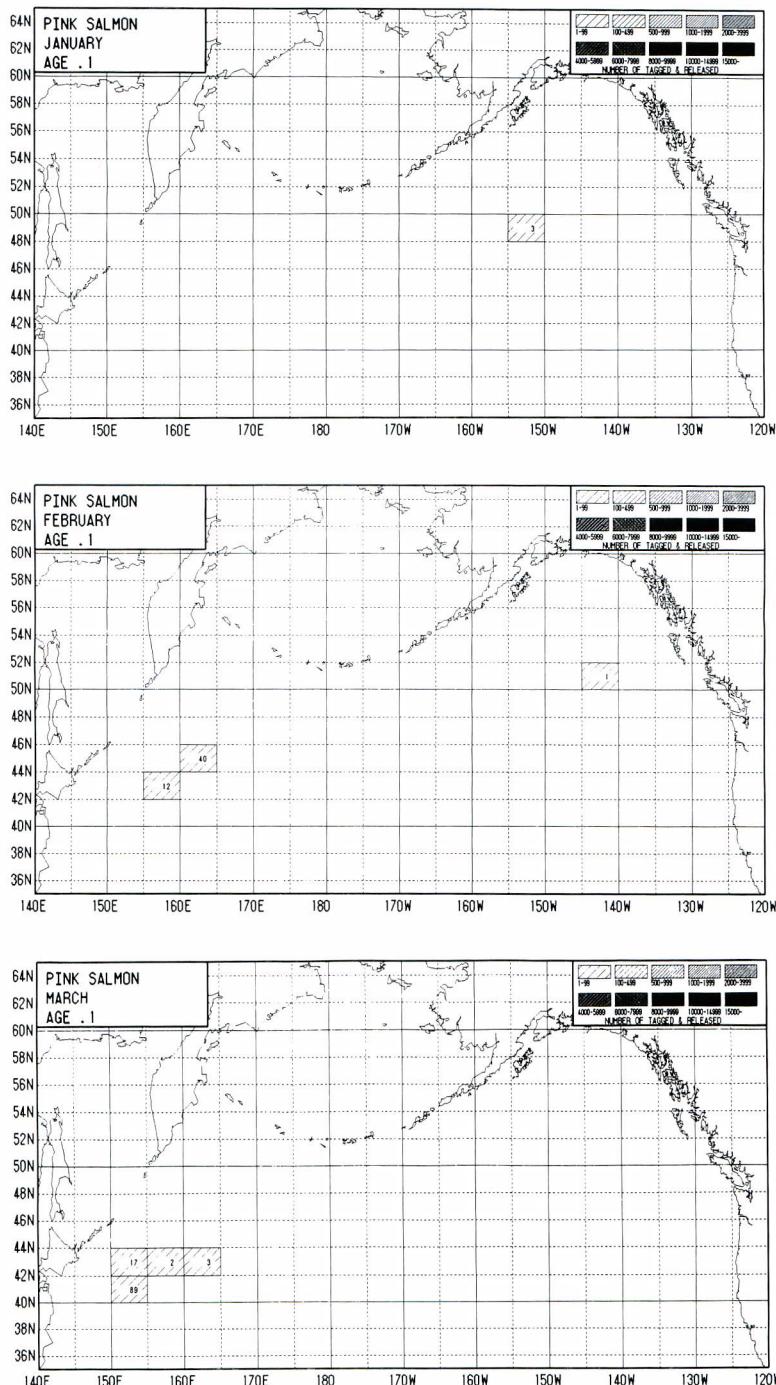
**Appendix Figure 2.** Numbers of age 0.1 and older chum salmon tagged in 2° latitude x 5° longitude areas, by month, 1956 to 1991.



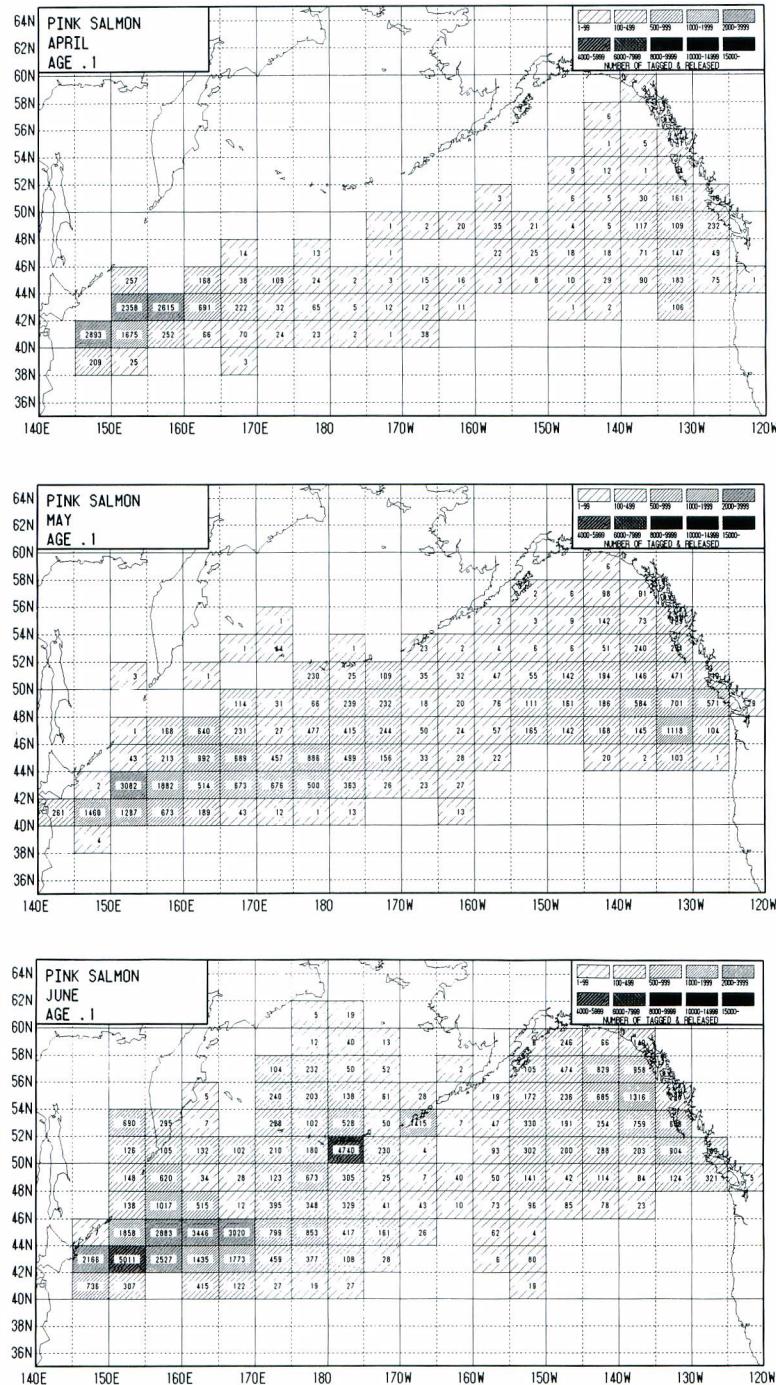




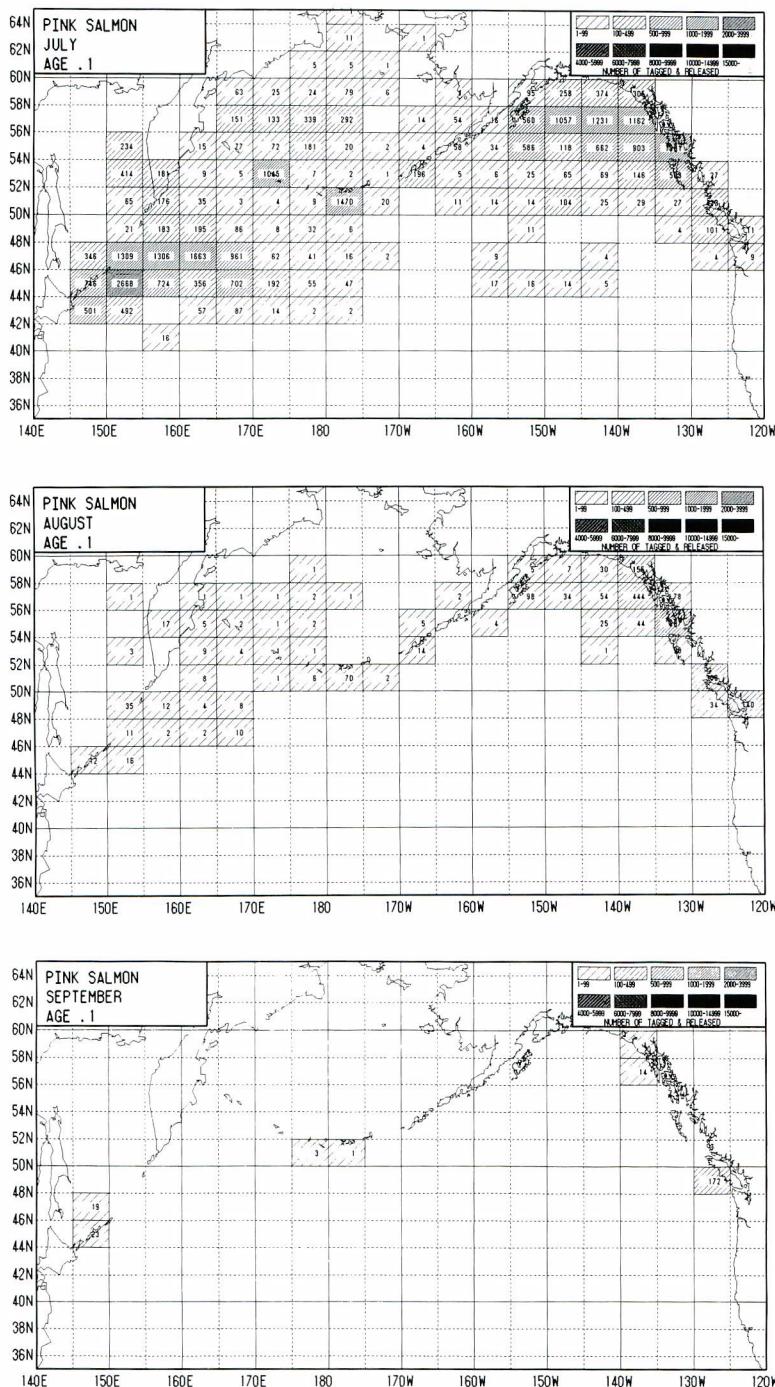
Appendix Figure 2. Continued



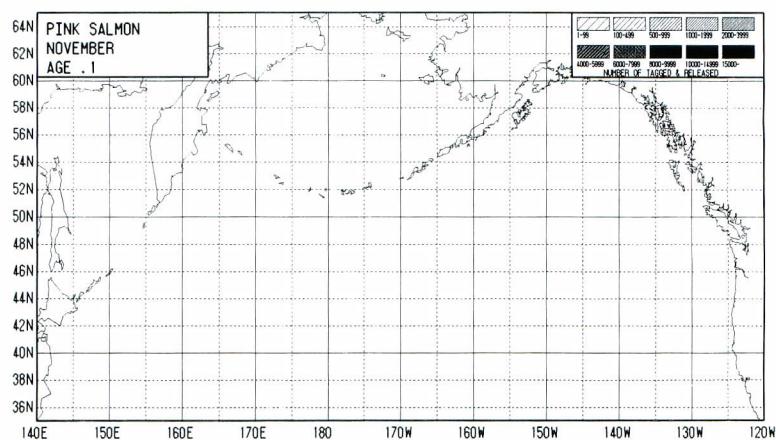
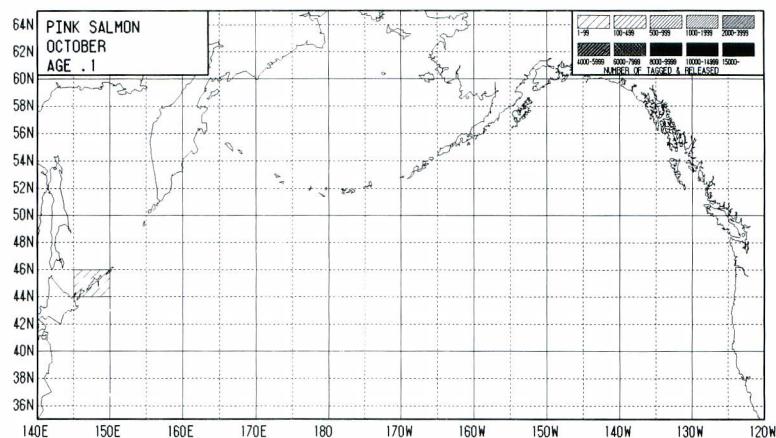
Appendix Figure 3. Numbers of 0.1 pink salmon tagged in  $2^{\circ}$  latitude x  $5^{\circ}$  longitude areas, by month, 1956 to 1991.



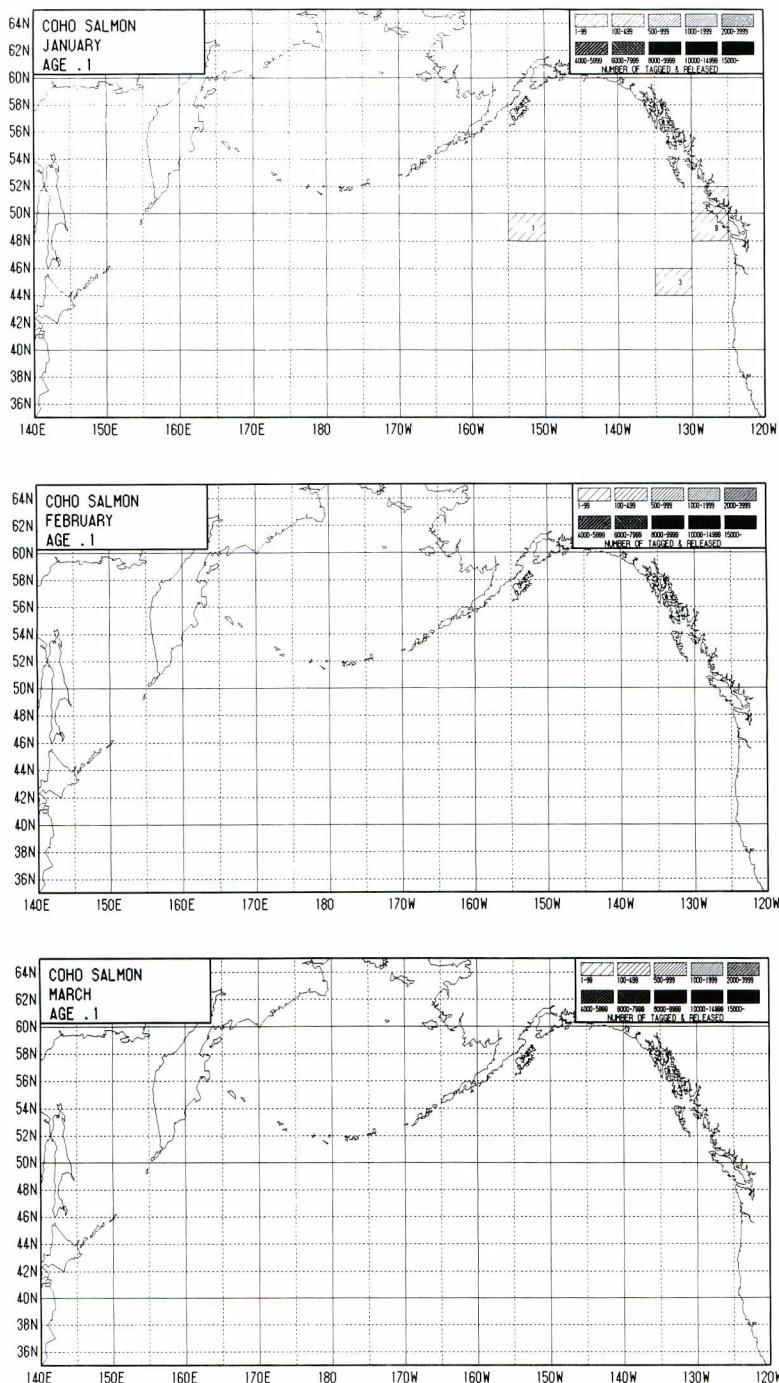
Appendix Figure 3. Continued



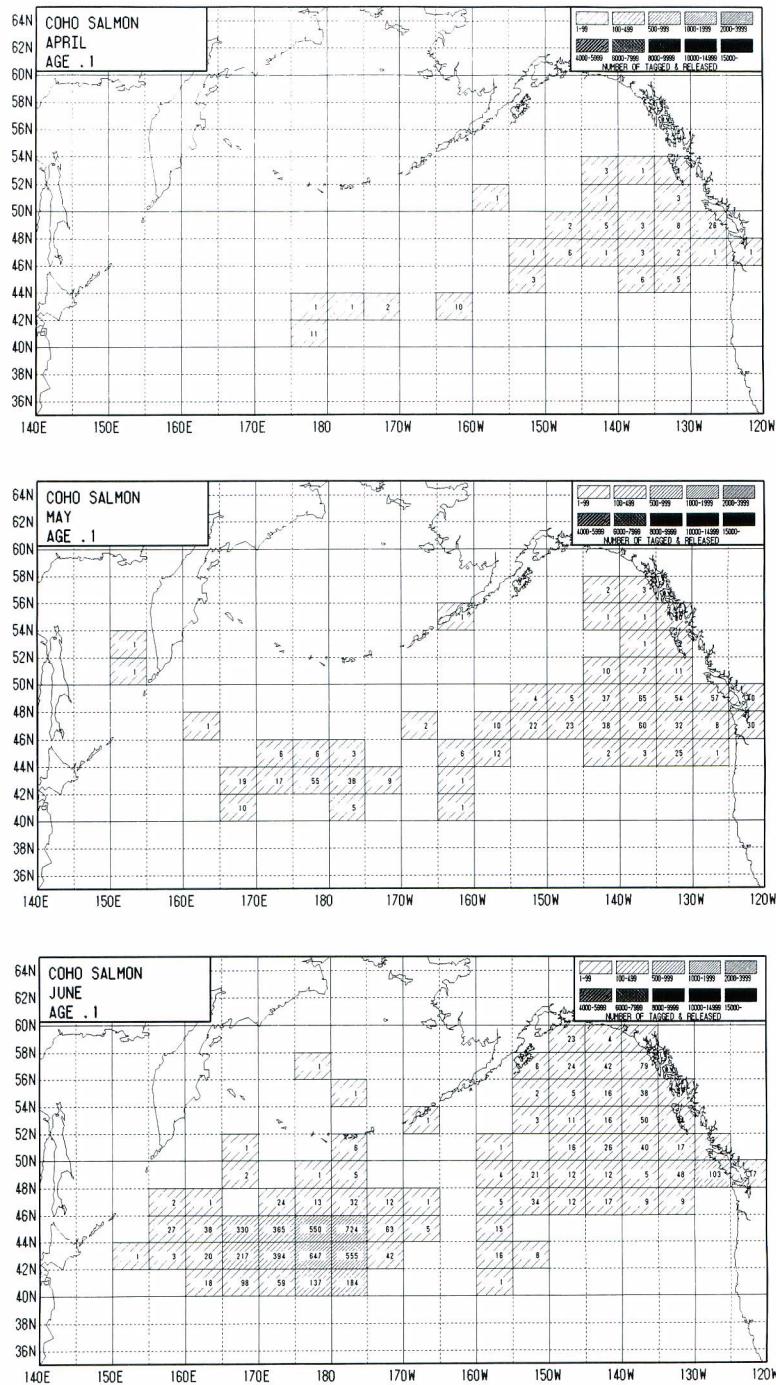
Appendix Figure 3. Continued



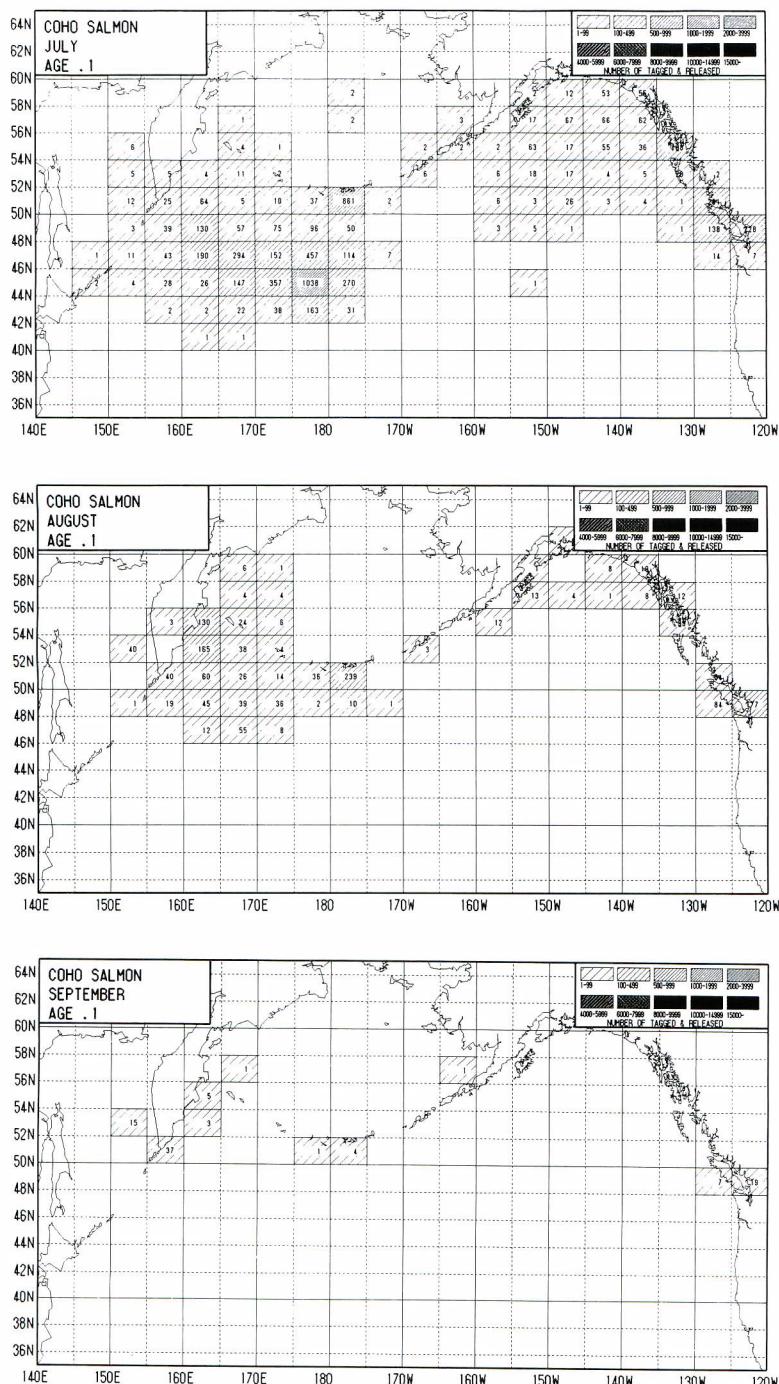
Appendix Figure 3. Continued



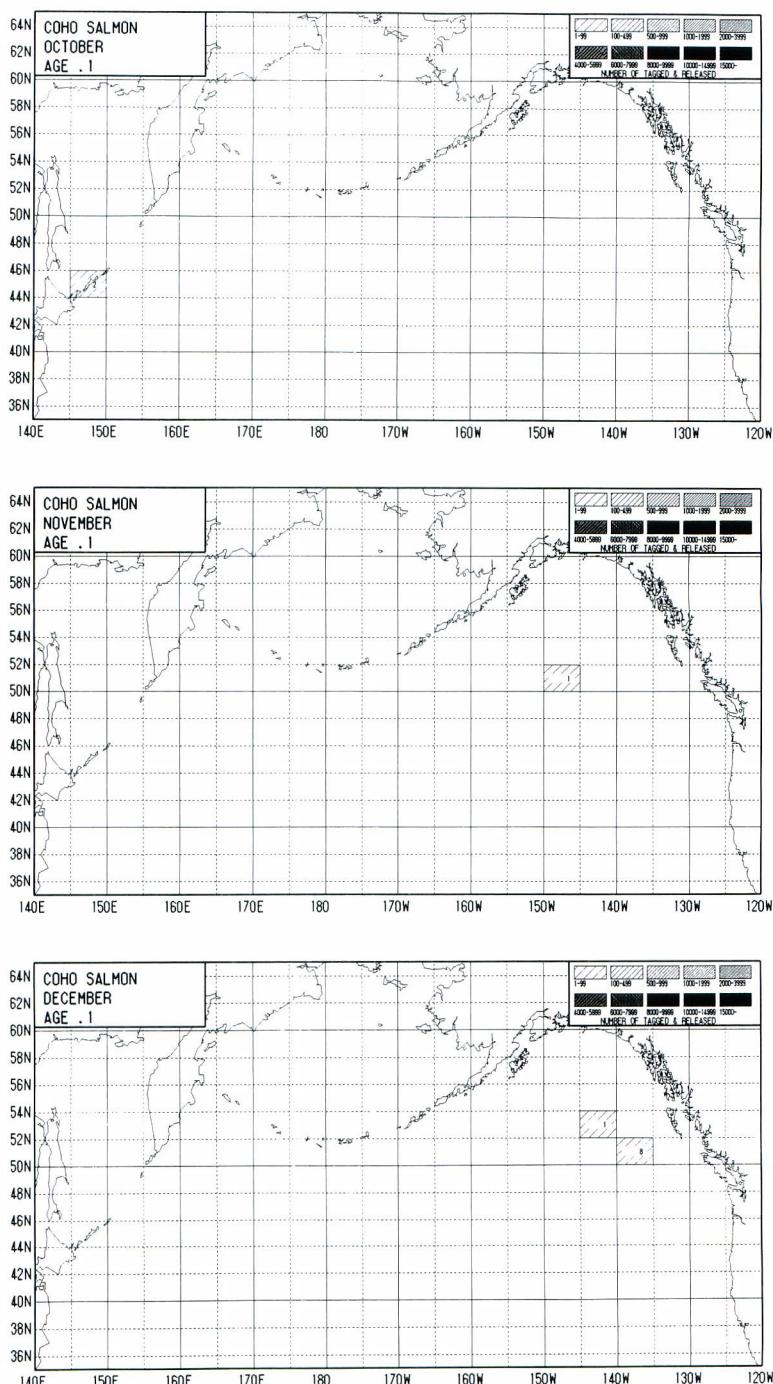
**Appendix Figure 4.** Numbers of 0.1 coho salmon tagged in 2° latitude x 5° longitude areas, by month, 1956 to 1991.



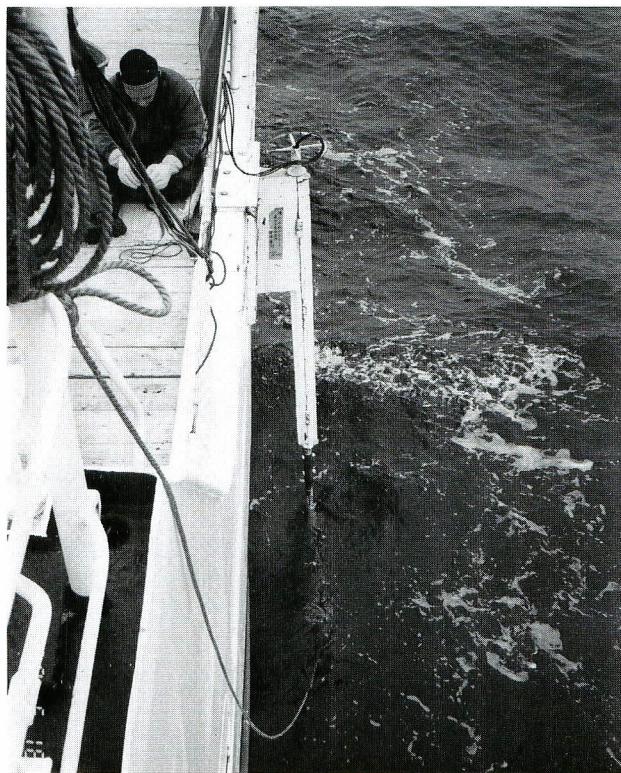
Appendix Figure 4. Continued



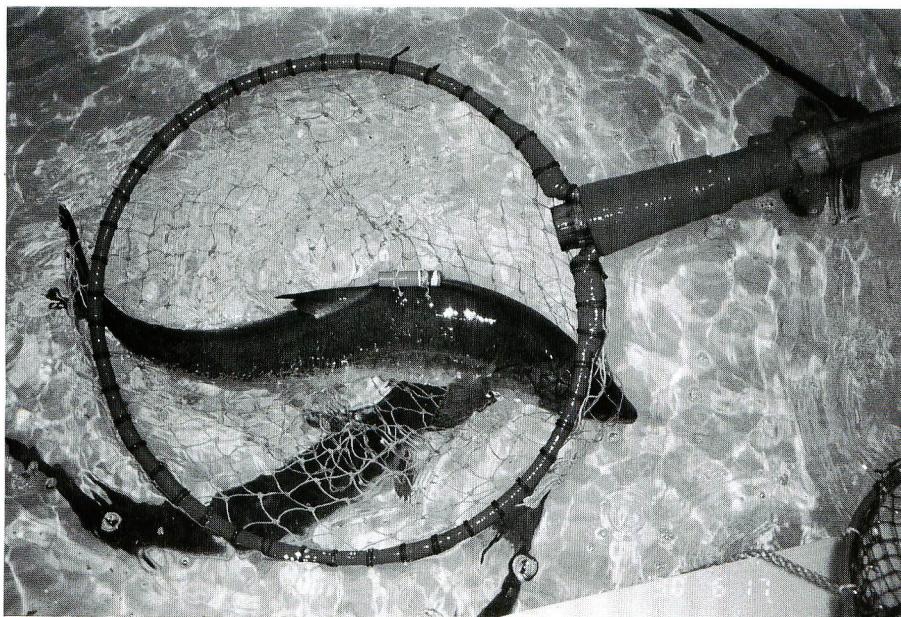
Appendix Figure 4. Continued



Appendix Figure 4. Continued



**Appendix Figure 5.** A pole with three hydrophones equipped on the starboard of the research vessel.



**Appendix Figure 6.** Chum salmon fitted with an ultrasonic transmitter.