

## 特別寄稿

サクラマス<sup>1</sup>の生活史パラメータの推定と資源回復、  
保全をめざした今後の方向

おおくま かずまさ

大熊 一正（北海道区水産研究所 さけます資源研究部）

## はじめに

サクラマスは本州の日本海側、関東以北の太平洋側、北海道の河川に生息し、降海魚は沿岸での漁業資源となるだけでなく、河川内でも遊漁の対象としても高い人気を持っています（待鳥・加藤 1985；大熊ら 2016）。しかし、その沿岸漁獲量は 1980 年代以降減少し、年による変動が認められる中、近年はほぼ 1 千トン程度で推移しています（玉手 2008）。

サクラマスもサケやカラフトマスと同様、古くから人工増殖も広く行われていますが（真山 1992；宮腰 2006）、サクラマスは降海するまで 1 年は河川内にとどまる生活史を有しているため、単純にサケやカラフトマスのように稚魚を放流するだけでは効果が得られにくく、これまでも放流手法やサイズなどといった増殖技術の改良がなされてきているものの十分な効果は得られていません（宮腰 2008）。

このようなことから低迷しているサクラマス資源の回復、安定は喫緊の課題となっています。サクラマスの資源を回復させるためには河川で生産するスマルト（降海型幼魚）の数を増やす必要があります（杉若・小島 1984）、資源の多くは自然再生産に支えられていることから、その再生産の実態を把握することも重要と考えられています（宮腰 2006；下田・川村 2012）。

さらに、降海するまでの河川生活中の個体（いわゆるヤマメ、北海道ではヤマベ）は溪流での遊漁の対象としてアユに次いで人気が高く、釣獲による資源への影響も指摘されています（杉若 1992；安藤ら 2002）。

そこで、今回、北海道の日本海側でサクラマスの増殖も実施され、なおかつ自然再生産も行われている一般の河川（特別な遊漁規制のない河川）において、放流を実施した年と自然再生産のみの年での河川内の稚魚の密度や成長を調査し、翌春に降海するスマルト数や自然再生産効率の推定も行い、それらを基にサクラマス資源の保全、回復に向けた方策について検討を行いましたので（Ohkuma in press）、その概要をお伝えします。

## 調査河川

本研究では北海道南西部の日本海に注ぐ流程約 45km の二級河川朱太川<sup>2</sup>の支流、幌加朱太川を調査河川としました（図 1）。朱太川は、河口は寿都町に位置していますが流域の大部分が黒松内町を流れています。周辺の土地利用は畑作と酪農で、目名峠を挟んで北側に隣接する蘭越町では水田が主となっているのと対照的です。これは気候の違いを反映しているものと考えられていて、朱太川が流れる黒松内低地帯では噴火湾からの冷たい空気が入り、霧が発生しやすく蘭越町に比べ日照時間が短く、冷涼となっているため水稻栽培には不向きとなっています。そのため、河川内に取水用堰堤などの構造物が少なく、流程方向の連続性が保たれていて（宮崎ら 2011）、ほとんどの支流の上流域までサクラマスが遡上でき再生産が行われています。また、北海道内では数少ない河川の漁協があり、アユ釣りが人気となっています。河川内でのサクラマス釣りに関して、北海道内全域で降海型親魚の釣獲は北海道内水面漁業調整規則第 45 条で禁じられています。また、降海前の幼魚並びに河川残留型のいわゆるヤマベ（本州ではヤマメ）については朱太川では降海時期に当た

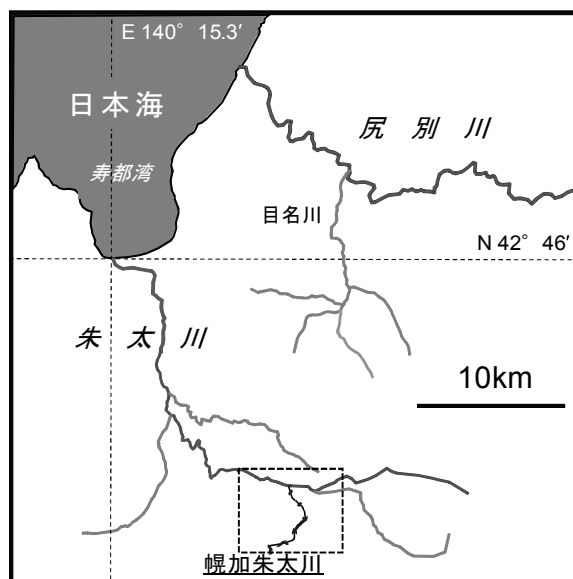


図 1. 調査河川位置図

る4月1日から5月31日までの2ヶ月間のみ採捕が禁じられているだけで、残りの10ヶ月間は釣りによる遊漁が可能となっています (Ohkuma and Nomura 1991; 宮腰 2006)。また黒松内町は平成24(2012)年度に生物多様性地域戦略を策定し、朱太川の生態系の保全に力を入れているほか (<http://www.kuromatsunai.com/townlife/kankyo/file001/>), 朱太川河口の寿都湾周辺ではサクラマス漁業が行われており、春期の重要な漁獲物となっているので、資源の回復には漁業者も期待しています。

朱太川でのさけます増殖事業は大正12(1923)年に始まり、昭和33(1958)年にふ化場が廃止となった後しばらくは隣接の尻別事業場から輸送放流を行っていましたが (秋庭 1986), 尻別川での捕獲親魚が少なかったときには朱太川への放流は見送られることが多くありました。耳石標識を施した稚魚を放流するまでは朱太川でのサクラマス稚魚の放流効果を確かめる調査は一部を除いてほとんど行われてきませんでした (Ohkuma and Nomura 1991)。しかし、北水研では1998年級のサケに耳石温度標識を導入したあと、2003年級からサクラマスへの施標も開始し、2006年級以降には北水研のすべての放流魚に標識が施されるようになり野生魚と放流魚の識別が可能となったため今回の調査ができるようになりました (浦和 2001; 高橋 2006; 高橋 2010)。

### 生息密度及び体長組成調査

調査を行った幌加朱太川は、河口から29kmの付近で朱太川本流に合流している流程約8kmの一次支流です。上流部約4kmは比較的勾配のある森林内を流下していて水量は少なく、イワナ(アメマス)に適した環境となっていて、サクラマスの生息は多くありませんが、下流部の約4kmは比較的勾配が緩く牧草地に囲まれたところを流下していて水量も増え、サクラマスが多く生息しています。そこで、本研究ではこの下流部のうちの約3.5km区間を調査区間としました (図2)。

密度及び分布魚の体長組成は本流合流点の0.5km上流の桜井橋から約4km上流の大谷川との合流点までの調査区間に設定した3つの調査点 (St.1~St.3) で2008年から2017年に行いました。調査点の長さは30-40m, 川幅は3-5mでそれぞれ2リーチ (リーチ: 河川形状を示す単位で、ここでは「淵-早瀬-平瀬」が連続する部分を1リーチとしました) を含むように設定しました (図2)。魚の採集は2-3名の採集者で投網の裾を持って広げ、各点の下流側から区間上端まで流路を数回に分けてかぶせて採捕しました。調査の実施は遊漁の解禁前の5月末 (但し2008年は6月10日), 盛夏期の8月, および水温が低下し越冬期を控えた

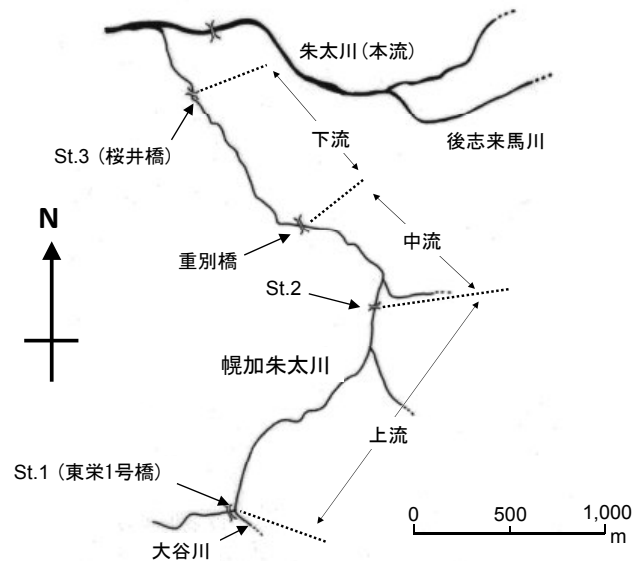


図2. 幌加朱太川の調査区間概要図

10月中下旬の3回実施しました。但し、本研究では放流魚の生残率を求めた2008-2010年のみ8月の調査データを用いました。現場では体長(尾叉長)の測定と採捕数の計数を行いました。投網は稚魚が小さい5月末のみ26節(半目5.5mm)の目合を用い、それ以外では21節(半目7.5mm)を用いました。また、2016年と2017年は投網に代えて電気ショッカーを用いて採集しました。密度推定は3回除去法で行いました。ただし、2008年は2回除去法で推定しました。密度推定の計算にはPROGRAM CAPTURE(ZIPPEN)を利用しました (<https://www.mbr-pwrc.usgs.gov/software/capture.html>)。

成熟度, 耳石標識の確認, 年齢査定等の分析に供するため各調査区間に隣接する調査区間外の場所で魚を採集し, 採集魚から10尾を無作為で抽出し実験室に持ち帰りました。持ち帰った魚以外の魚はすべて採集した場所に再放流しました。

### 放流魚の生残率

朱太川水系にはこれまでサクラマス稚魚の放流が行われており, 今回の調査河川である幌加朱太川への放流は2010年まで行われていました。調査期間内の放流内訳は以下の通りです。2008年には重別橋と東栄1号橋 (St.1) の2箇所から合計231千尾, 2009年および2010年は東栄1号橋からそれぞれ61千尾, 20千尾を放流しました。放流時の体サイズは体重1.0-1.5g, 尾叉長4.6-5.0cmの範囲にあり, これらの稚魚はいずれも尻別川へ帰った親魚(遡上系)由来の種苗で尻別事業所から輸送放流しました。放流日はたまたま3年とも4月8日でした。

放流稚魚の生残率の推定を行うため、放流を行った2008-2010年の密度推定の結果を用い、0<sup>+</sup>稚魚の生息密度と耳石標識魚の混在比率から放流稚魚の生息密度を求め、さらにそれを調査区間の総面積11,690 m<sup>2</sup> (平均川幅3.5 m, 長さ3,340 mとして) に引き延ばして生残数を推定し、放流数で除して生残率を求めました。

その結果、いずれの年も放流魚は放流直後の減耗が著しく、その後は秋までは緩やかに減少していました(図3)。そしてこの生残率は放流数が多いほど低くなり、231千尾放流した2008年の生残率は1.3% (生残数2,930尾) と推定され、逆に最も放流数の少なかった2010年の生残率が8.0% (生残数1,600尾) と高い結果となりました。これは、サクラマスは種内の競争が顕著で、これが放流後の成長や生残に影響を及ぼしているためと考えられました (Hasegawa et al. 2014; Sahashi et al. 2015)。

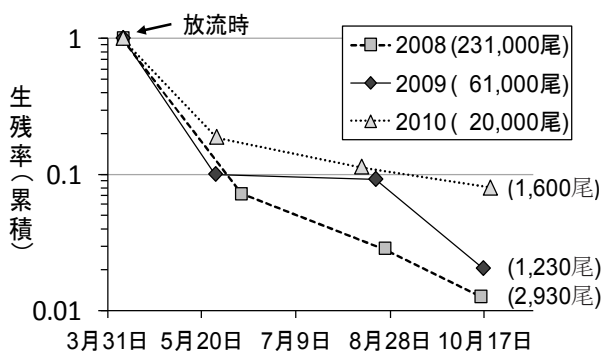


図3. 放流魚の生残率の経時変化(枠囲みの中の数字は放流数、図中の数字は生残数)

## スマルト出現数の推定

減少したサクラマス資源の回復のためには降海型の幼魚(スマルト)を増やす必要があります(真山 1992; 宮腰 2006)。サクラマスの場合はサケやカラフトマスと違い降海するまでに少なくとも1年間河川で生活する上、すべてがスマルトとなって降海するわけではありません。そのため、放流後河川内で生き残りを高くし、なおかつスマルトとなる魚を増やす必要があります(杉若・小島 1984)。スマルト化については一定のサイズに達することが必要とされている上、雄の場合一旦成熟に向かい始めた個体はスマルトとしないことも知られています(宇藤 1976)。成熟もせずスマルトにもならなかった小型個体はさらに1年間の淡水生活を送ることになりますが、この間に雄の大部分は成熟するため、2年間の淡水生活を経てスマルトになる雄は稀です。また、生き残った

雌についてはほぼすべてスマルト化して降海します。さらに、スマルト化する体サイズには地理的な傾斜が見られ、北方ほど小型となる傾向があり(Morita et al. 2014)、そのサイズは北海道ではおよそ11-15 cmとなっており、Tamate and Maekawa (2003) は実験により秋の体サイズと翌春のスマルト化率について調べています。そこで本研究ではそのサイズを元に翌春にスマルト化する魚の出現率を求め、それをもとに幌加朱太川で生産されるスマルト数を計算してみました。

具体的には Tamate and Maekawa (2003) で示されたロジスティック曲線をもとに4つの体長階級区分を設定し、それぞれ雌雄別にスマルト化率をあたはめ(表1)、10月の0<sup>+</sup>魚の体長組成から雌雄別、体長階級毎にスマルト化率を求め、それらを加算して全体のスマルト化率を求めました。

調査区間全体の生息数は放流魚の生残率推定と同様に生息面積(11,690 m<sup>2</sup>) に密度を乗じて算出しました。さらに、この生息数に上述のスマルト化率を乗じてスマルト出現数を推定するとともに生息数からスマルト出現数を減じて残留魚数としました。

調査を行った2008年から2017年までの間の10月の0<sup>+</sup>魚の生息密度と平均体長および推定されたスマルト化率との関係を図4に示しました。生息密度には年変動が見られましたが、稚魚を放流していた2008-2010年はいずれも0.7尾/m<sup>2</sup>を超える高い値を示し、2010年には最大値となる0.96尾/m<sup>2</sup>を示しました。最小値(0.13尾/m<sup>2</sup>)は自然再生産のみの2013年に記録しました。平均体長は最小密度を記録した2013年が最大で109.4 mm、最小は77.8 mm(2008年)でした。

スマルト化率は0.1-0.7と大きな変動幅を示していました。そして稚魚放流を実施した2008-2010年のスマルト化率はいずれも0.1程度と、調査を行った10年間で最低の3年となりました。また、これらの生息密度と尾叉長、スマルト化率との関係はいずれも明瞭な負の相関が示され(p<0.01)、密度の増加とともに体長もスマルト化率も低下することがうかがわれました。

表1. スマルト化率の推定に用いた Tamate and Maekawa (2003) に基づいた雌雄別のスマルト化係数

| 尾叉長階級          | 雌   | 雄    |
|----------------|-----|------|
| FL >110 mm     | 1   | 0.9  |
| 110 >= FL >100 | 0.8 | 0.6  |
| 100 >= FL >90  | 0.5 | 0.25 |
| 90 mm >= FL    | 0   | 0    |

そこで、図4に示した密度とスマルト化率の関係式を用いて、各年秋に分布していた幼魚のうち

どれくらいの魚が翌年スマルトまたは残留型となるかを推定したところ、スマルトとなる魚の出現数は密度が0.5-0.6尾/m<sup>2</sup>あたりをピークとし、それより高くても低くても減少することが示されました(図5)。一方残留魚は密度の増加に伴い急激に増加することが示されました。

幌加朱太川には自然再生産由来の野生魚も分布しており、種内の競争関係は放流魚と野生魚の間でも当然生じると考えられます。放流した魚がそのまま添加され、その分スマルトが増えれば放流の効果があったと見なされますが、放流河川での調査では特に密度が増加したわけではなく、放流魚が野生魚に置き換わったことが観察されていません(Sahashi et al. 2015)。本研究でも添加効果はあまり見られず、その上生息密度が増えた時には成長が低下し、残留魚が増えるという結果が導かれました。これは Hasegawa and Nakashima (2018) が指摘しているような種内競争による密度依存効果の影響とも考えられ、自然再生産により幼稚魚が生息している場所への稚魚の添加(放流)がかえって逆効果になることが示唆されました。さらに、放流を行っていた場合、通常、放流される稚魚は同時期の野生稚魚よりも大きく、大型稚魚が多数分布すると野生稚魚の成長を抑制することとなり、翌春のスマルト化率を下げ、残留魚を増やすことになることが今回の研究結果からも示唆されました。

## 産卵床密度の経年変化と再生産パラメータの推定

続いて、再生産パラメータの推定のために産卵床調査を行いました。本報告では2010年から2015年までの結果を用いました。2010年と2011年は重別橋から東栄1号橋直下の St. 1(大谷川合流点)までの中流および上流区間約2,300mを調べ(図2)、2012年からは区間を下流側に延長し、St. 3(桜井橋)から St. 1までの3,340m区間を調べました。いずれも下流から上流に向かって川を遡行しながら産卵床を計数しました。朱太川でのサクラマス産卵時期は隣接する尻別川とほぼ同じで、9月中下旬頃がピークとなっています。

この結果を産卵床密度(河川距離100mあたりの産卵床数)として示したところ平均1.4床/100m(上, 中流区間平均。範囲0.6-2.0床/100m)となり、遊漁が規制されている厚田川(杉若ら1999)や見市川(青山・畑山1994)での観察値よりも高い値で、朱太川でも下田・川村(2012)が示したように遊漁の規制がなくても再生産関係は維持されていると考えられました。

この産卵床密度を元に雌親魚1尾の孕卵数を3,100粒として、1産卵床で1尾の雌が全卵産卵

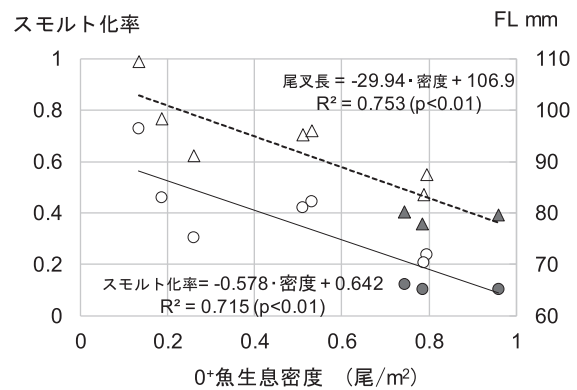


図4. 10月の0<sup>+</sup>魚生息密度と平均尾叉長 (FL) 及び計算された翌春のスマルト化率の関係  
△, ▲及び破線は平均尾叉長 (FL), ○, ●及び実線はスマルト化率を示す  
いずれも濃色のシンボルは放流魚を含む2008-2010年のデータ

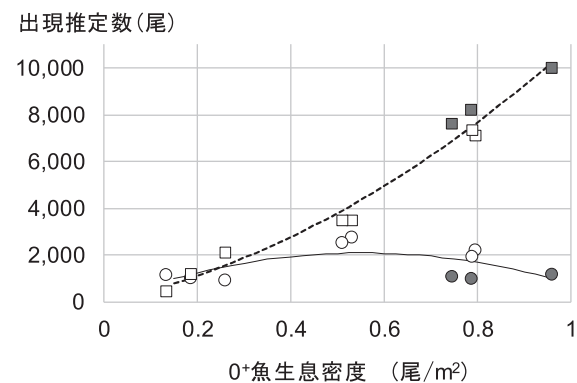


図5. 10月の0<sup>+</sup>幼魚密度と生息面積を乗じた翌春のスマルト (○, ●) と残留魚 (□, ■) 出現推定数  
いずれも濃色のシンボルは放流魚を含む2008-2010年のデータ

したと仮定し、調査区間内で産卵された総数を母数としてサクラマスの自然再生産に関するパラメータを求めてみました(表2)。この孕卵数は人工ふ化放流における尻別川サクラマス親魚からの平均採卵数を用いました。まず、5月の0<sup>+</sup>稚魚生息密度を用いて産卵から稚魚期までの生残率を求めたところ、調査を行った2010-2015年級の5月の平均の0<sup>+</sup>稚魚密度は0.93尾/m<sup>2</sup>、最も高かったのは2013年級の1.72尾/m<sup>2</sup>、最低は2014年級の0.39尾/m<sup>2</sup>で、生残率は平均8.1%(範囲3.7-15.9%)でした。この結果は既存の杉若ら(1994)の報告やサケに関する報告(森田ら2013a; 有賀ら2014)に比べやや低い値ではありましたが、特に低い値ではありませんでした。しかしサクラマスの場合には降海するまで浮上からほぼ1年間河川生活を送るので稚魚期以後の生き残りも重要な要素となる上、一定以上の体サイズに成長しないと残留魚ばかりが増えスマルトが増えないことにもつながります。そして10月の平均密度は0.40尾/m<sup>2</sup>、最高は2013年級の0.80尾/m<sup>2</sup>、最低は2012年級の0.13

尾/m<sup>2</sup>, 5月から10月までの間の生残率は約40%程度であることが示されました(表2)。その10月の生息密度と推定されたスマルト化率を用いて翌年春のスマルトの出現率(冬期の死亡減耗は考慮していない)を求めたところ, 卵からのスマルト出現率は平均1.44%(範囲0.49-3.36%)となり, 1尾の雌(3,100粒)から生み出されるスマルトは平均45尾(範囲15-104尾)となることが示され, 単純に生息魚の多寡だけでスマルトが増えないこともうかがわれました(図5)。越冬後スマルトとならなかった幼魚は先に述べたようにもう1年河川に残留するわけですが, すでに一定の成長を遂げているため, 6月1日の釣り解禁時にはその対象となることが容易に想像できます。そこで, 次に釣獲の実態について述べたいと思います。

### 試験釣獲による CPUE と釣獲魚の体長及び年齢

朱太川ではヤマベ遊漁も盛んに行われており, サクラマス資源保全の方向を議論するためには遊漁による影響を調べることも重要と考えられました。そこで, 試験釣獲を実施し, 釣獲魚のサイズ, CPUE(単位努力量あたりの漁獲数。ここでは調査員1名, 1時間あたりの釣獲数)について調査を行いました。釣獲は生息密度調査と同じ日に密度調査に先だてて行いました。本報告では2014年の5月末, 8月および10月に密度調査区間から離れた重別橋周辺区域で調査員により約1時間試験釣獲を行った結果を示しました。釣獲は「いくら」を用いた餌釣りでを行い, CPUEを求めるとともに, 現場で尾叉長測定を行った後持ち帰って冷凍保存し, 解凍後分析に供しました。持ち帰った標本の測定項目は密度調査で採集した標本と同じ内容としました。

試験釣獲により漁獲された幼魚の体長頻度分布を図6に示しました。ここでは同時に行った分布調査で採集された幼稚魚の体長頻度分布も合わせて示しました。遊漁解禁直前の5月末の調査では生息魚と釣獲魚の体長組成には大きな乖離が見られ, 生息魚は大部分が0<sup>+</sup>稚魚であるのに対し, 釣獲魚は小型の4尾を除きすべて1<sup>+</sup>以上の幼魚でした。その生殖腺を調べたところ, 体長80mmを超える釣獲魚26尾中雌は1尾のみで, 残りは成熟あるいは成熟に向かいつつある雄([精巣重量/体

表2. 幌加朱太川での生活史パラメータとサクラマスの卵-スマルトまでの出現率の経年値(2010-2015年級)

| 年 級                                       | 2010        | 2011        | 2012        | 2013        | 2014        | 2015        | 平均          |
|---|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| <b>産卵床密度 (/100 m)</b>                     | <b>1.96</b> | <b>1.83</b> | <b>1.20</b> | <b>1.23</b> | <b>1.20</b> | <b>0.72</b> | <b>1.35</b> |
| <b>0<sup>+</sup> 魚密度 (/m<sup>2</sup>)</b> |             |             |             |             |             |             |             |
| 5月  | 1.38        | 0.87        | 0.48        | 1.72        | 0.39        | 0.71        | 0.93        |
| 10月                                       | 0.53        | 0.26        | 0.13        | 0.80        | 0.19        | 0.51        | 0.40        |
| <b>スマルト化率 (10月の0<sup>+</sup>魚の中で)</b>     | <b>0.44</b> | <b>0.30</b> | <b>0.73</b> | <b>0.24</b> | <b>0.46</b> | <b>0.42</b> | <b>0.43</b> |
| <b>生残率 (%)</b>                            |             |             |             |             |             |             |             |
| 卵-稚魚                                      | 8.0         | 5.3         | 4.5         | 15.9        | 3.7         | 11.2        | 8.1         |
| 稚魚-幼魚 (5~10月)                             | 38.3        | 30.0        | 27.9        | 46.1        | 47.9        | 71.5        | 43.6        |
| <b>卵-スマルト*</b>                            | <b>1.35</b> | <b>0.49</b> | <b>0.92</b> | <b>1.74</b> | <b>0.80</b> | <b>3.36</b> | <b>1.44</b> |

\*: 残留魚を除く

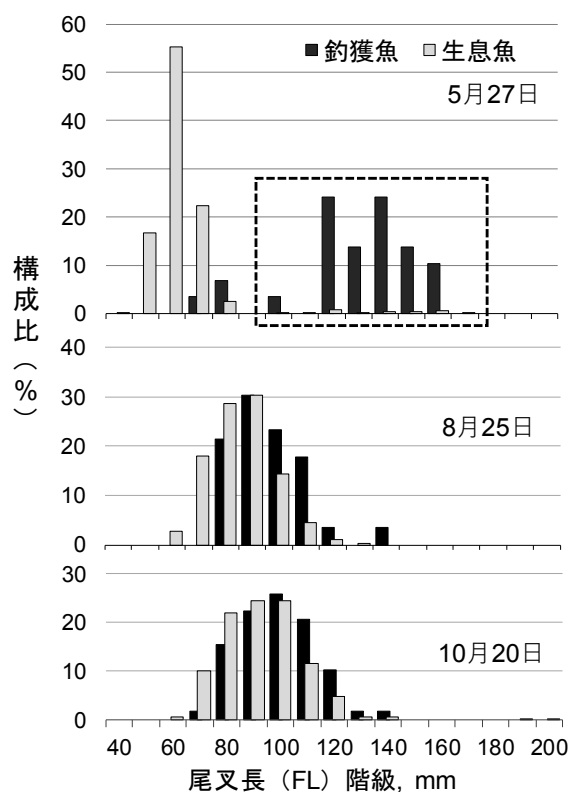


図6. 釣獲魚と生息魚の体長組成の比較(2014年)  
枠囲みの中は年齢が1<sup>+</sup>以上と判定された魚で, その90%以上が成熟または成熟途上の雄であった

重)>0.1%)でした。一方8月, 10月では釣獲魚と分布魚の体長組成はほぼ重なり, 成長した0<sup>+</sup>幼魚が釣獲されていたことが示されました。また図7に釣獲魚の平均体長とCPUEの時期別変化を示しました。平均体長は1<sup>+</sup>魚を釣獲する5月に約120mmと最も大きく, 8月, 10月は100mmを下回るサイズとなっていました。一方CPUEは時期が遅いほど増える傾向が示されました。これは

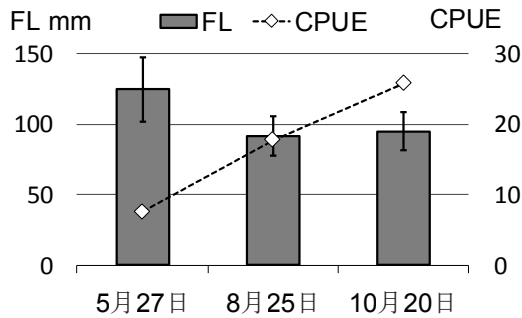


図7. 試験釣獲でのCPUEと釣獲魚の平均尾長の変化(2014年)

解禁時には釣獲対象魚が1+魚のみでその生息数が少なかったためと考えられ、8月、10月には数の多い0+魚が釣獲サイズにまで成長してくるのでCPUEが上昇するものと考えられました。

幼魚の釣りは北海道では人気が高く、遊漁に関する特別な規制のない都市近郊の一般河川では特に解禁後の遊漁で大部分が釣獲されることも報告されています(安藤ら2002)。本研究で選んだ朱太川もヤマベ釣り場として有名で(例えば塩田2008)、解禁直後にはかなりの遊漁者が入渓するため、釣りによる減耗についても考慮する必要があります。朱太川では4月1日から5月31日までが禁漁期間となっていますが、冬期間は寒冷かつ積雪があり、道路も不通となっているため、実際の釣り期間は6月1日から水温が低下する10月末頃までとなります。実際、本調査を行った2008年から2017年にかけて、釣り解禁当日には幌加朱太川にも多くの遊漁者が入渓していましたが、1週間も過ぎるとまばらになり、その後は遊漁者に遭遇することはほとんどありませんでした。そして、図6で示したように漁獲圧の高い解禁直後に釣獲されているのはほとんどが1+の残留雄であったことから降海するスマルト数に与える影響は少ないと考えられましたが、0+稚魚が成長する夏以降には釣獲の対象となるため、夏から越冬までの釣獲についてはスマルト生産数に及ぼす影響は大きいと考えられました。このことから今後の釣りの動向についての情報を収集することは必要だと考えられます。遊漁が現状のように春先の1+残留魚釣りに限られるのであれば、自然再生産のみでも沿岸での漁業資源を保ちつつ遊漁の存続も十分可能となるでしょう。ただしこの場合、1+魚がほとんど釣獲されるので産卵親魚が3年魚のみと言う単純な構成となってしまうため、環境変動などによる回帰率の変化の影響を小さくするポートフォリオ効果(資源構造の多様性が高いと資源変動の安定性が増す効果)がなくなってしまうことが心配されます(森田ら2013b)。

## 最後に

本研究から、このような自然再生産が行われている河川でさらに資源を回復させるには、人工ふ化放流により生息密度を増すよりも生息面積を増やすことが一番容易かつ合理的な方法で、そのためには親魚の遡上範囲を回復させることが最も重要と考えられました。また本報告で示したように、種内競争により生息数が少なくなったときにスマルト化率が高まりかえって降海するスマルトが減らないという現象は、資源変動の安定化にもつながると考えられる訳ですが、それが十分に機能している間は人工ふ化放流がかえって逆効果となる可能性も示されました。

## 謝辞

本調査に際し協力いただいた歴代の尻別さけます事業所職員の方々、本稿を執筆するにあたって有益なご助言いただいた北海道区水産研究所さけます資源研究部資源保全グループの方々にお礼申し上げます。

## 引用文献

- 秋庭鉄之. 1986. 道南地方の鮭鱒ふ化事業史. 北海道さけ・ますふ化放流事業百年史編さん委員会, 札幌. 188pp.
- 安藤大成・宮腰靖之・竹内勝巳・永田光博・佐藤孝弘・柳井清治・北田修一. 2002. 都市近郊の河川におけるサクラマス幼魚の遊漁による釣獲尾数の推定. 日本水産学会誌, 68(1): 52-60.
- 青山智哉・畑山 誠. 1994. 見市川におけるサクラマス天然産卵床について. 魚と水, 31:71-73.
- 有賀 望・森田健太郎・鈴木俊哉・佐藤信洋・岡本康寿・大熊一正. 2014. 大都市を流れる豊平川におけるサケ *Oncorhynchus keta* 野生個体群の存続可能性の評価. 日本水産学会誌, 80(6): 946-955.
- Hasegawa, K., Morita, K., Ohkuma, K., Ohnuki, T., and Okamoto, Y. 2014. Effects of hatchery chum salmon fry on density-dependent intra- and interspecific competition between wild chum and masu salmon fry. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 71(10): 1475-1482.
- Hasegawa, K., and Nakashima, A. 2018. Wild masu salmon is outcompeted by hatchery masu salmon, a native invader, rather than brown trout, a nonnative invader. *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1765-5>.
- 待鳥精治・加藤史彦. 1985. サクラマス (*Oncorhynchus masou*)の産卵群と海洋生活. 北太平洋漁業国際委員会研究報, 43: 1-118.
- 真山 紘. 1992. サクラマス *Oncorhynchus masou*

- (Brevoort) の淡水域の生活および資源培養に関する研究. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, 46: 1-156.
- 宮腰靖之. 2006. 北海道におけるサクラマス放流効果および資源評価に関する研究. 北海道立水産孵化場研究報告, 60:1-64.
- 宮腰靖之. 2008. 種苗放流効果と資源増殖-北海道のサクラマスを事例として. 水産資源の増殖と保全, (北田修一・埴山雅秀・浜崎活幸・谷口順彦編), 成山堂書店. 東京. pp. 48-55.
- 宮崎佑介・照井 慧・久保 優・畑井信男・高橋興世・齋藤 均・鷺谷いづみ. 2011. 北海道南西部の朱太川水系における魚類相とその保全生態学的評価. 保全生態研究, 16(2): 213-219.
- 森田健太郎・平間美信・宮内康行・高橋 悟・大貫努・大熊一正. 2013a. 北海道千歳川におけるサケの自然再生産効率. 日本水産学会誌, 79(4): 718-720.
- 森田健太郎・高橋 悟・大熊一正・永沢 亨. 2013b. 人工ふ化放流河川におけるサケ野生魚の割合推定. 日本水産学会誌, 79(2): 206-213.
- Morita, K., Tamate, T., Kuroki, M., and Nagasawa, T. 2014. Temperature - dependent variation in alternative migratory tactics and its implications for fitness and population dynamics in a salmonid fish. *Journal of Animal Ecology*, 83(6): 1268-1278.
- Ohkuma, K., and Nomura, T. 1991. An approach to the efficient enhancement of masu salmon through the release of juveniles into streams. In *Marine ranching: Proceedings of the seventeenth US-Japan meeting on aquaculture*; Ise, Mie Prefecture, Japan. NOAA Tech. Rep. NMFS, 102: 151-159.
- 大熊一正・福田勝也・戸嶋忠良・小野郁夫. 2016. 関東産河川型オスサクラマスとの交配による千歳川産サクラマス種苗のスマルト化への影響. 日本水産学会誌, 82(1), 18-27.
- Ohkuma, K. 2018. Proposal for conservation and utilization of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) stock based on their life history parameters during the freshwater period. *Proceedings of International Symposium on the discovery of Formosa landlocked salmon's 100th anniversary*. Bull. Natl. Taiwan Museum, (in press).
- Sahashi, G., Morita, K., Ohnuki, T., and Ohkuma, K. 2015. An evaluation of the contribution of hatchery stocking on population density and biomass: A lesson from masu salmon juveniles within a Japanese river system. *Fisheries Management and Ecology*, 22(5): 371-378.
- 下田和孝・川村洋司. 2012. 群別川, 昆砂別川および濃昼川におけるサクラマスの産卵床分布(短報). 北海道水産試験場研究報告, 81:145-148.
- 塩田彦隆. 2008. 「溪流釣り北海道 120 河川ガイド」. 271pp.北海道新聞社, 札幌.
- 杉若圭一・小島 博. 1984. 厚田川におけるサクラマス幼魚のスマルト化に及ぼす生息密度の影響. 北海道立水産孵化場研究報告, (39): 19-37.
- 杉若圭一. 1992. 放流サクラマス稚魚の生残率と遊魚の関係. 魚と水, 29: 27-31.
- 杉若圭一・川村洋司・竹内勝巳・鈴木研一・永田光博・宮本真人. 1994. 厚田川におけるサクラマス天然産卵量と生残率. 魚と水, 31: 75-82.
- 杉若圭一・竹内勝巳・鈴木研一・永田光博・宮本真人・川村洋司. 1999. 厚田川におけるサクラマス産卵床の分布と構造. 北海道立水産孵化場研究報告, 53: 11-28.
- 高橋史久. 2010. 耳石温度標識放流魚から得られた知見 その2 (放流時期とサイズの検討). *Salmon 情報*, 4: 12-14.
- 高橋昌也. 2006. 耳石温度標識技術を用いたサケ・マス類の標識放流と調査研究. 月刊養殖 542: 82-85. 緑書房, 東京.
- 玉手 剛. 2008. 1980年以前の北海道沿岸におけるサクラマス漁獲量の推定. 水産増殖, 56(1): 137-138.
- Tamate, T., and Maekawa, K., 2003. Sexual differences in size - dependent smolting rate of masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Fisheries Management and Ecology*, 10(4): 277-279.
- 浦和茂彦. 2001. さけ・ます類の耳石標識:技術と応用. さけます資源管理センターニュース, 7:3-11.
- 宇藤 均. 1976. サクラマス *Oncorhynchus masou* Brevoort の降海型と河川残留型の分化機構に関する研究: 1. 早熟な河川残留型の体生長と性成熟. 北海道大学水産学部研究彙報, 26(4): 321-326.