

## 研究成果情報

## 同じ種。でも結構違う？

## ～サケ科魚類の野生魚にみられる種内の多様性～

さし げんき もりた けんたろう よしやま たく  
佐橋 玄記\*1・森田 健太郎\*1・芳山 拓\*2

## はじめに

サケ科魚類を見ていると、同じ種であっても川や支流ごとに姿や形が異なることがあります。つまり、同じ種内において多様性がみられる場合があるのです。では、こうした種内に生じる多様性は、漁業にどのように貢献するのでしょうか？近年、アラスカ湾のベニザケを対象に行われた研究では、河川・支流ごとに成熟年齢や回帰時期が異なるという種内の多様性が存在することで、アラスカ湾全体の漁獲量が安定するということが明らかになりました (Schindler et al. 2010)。この個々の要素よりも要素の集合体で経年変動が安定するという効果は、金融工学の世界における、複数の投資対象に分散投資すると利益が安定するというポートフォリオ効果に類似していることから、生物多様性のポートフォリオ効果として注目を集めています。つまり、種内の多様性は、漁獲物の安定供給や漁業者の安定経営を実現することで漁業に貢献する、ということが言えそうです。

上の事例で見たように、漁業は生物多様性が健全に維持されていることによって成立している環境依存型の産業と言えます (環境省 2002; 2012)。しかし、種内の多様性は、人間活動に伴って失われていきます。特に、個体群レベルの多様性の喪失速度は早く、種レベルの 1000 倍以上の速度で失われていると言われています (Hughes et al. 1997)。そのため、種内の生物多様性の形成機構を理解し、多様性を維持していくことは、持続可能な漁業を実現するためにも欠くことのできない課題であると言えます。

その中で我々は、さけます資源の種内の生物多様性の形成機構とその適応スケールを検討するために、北海道に棲む在来のサケ科魚類サクラマス、カラフトマス、イワナ、オシロコマに注目してこれまで研究を行ってきました。今回はその中から 3 つの研究を紹介したいと思います。

### 研究 1：回遊コストのかかる支流ほど残留型が多く、降海型が少ない (Sahashi and Morita 2013)

北海道の東部を流れる釧路川には無数の支流が

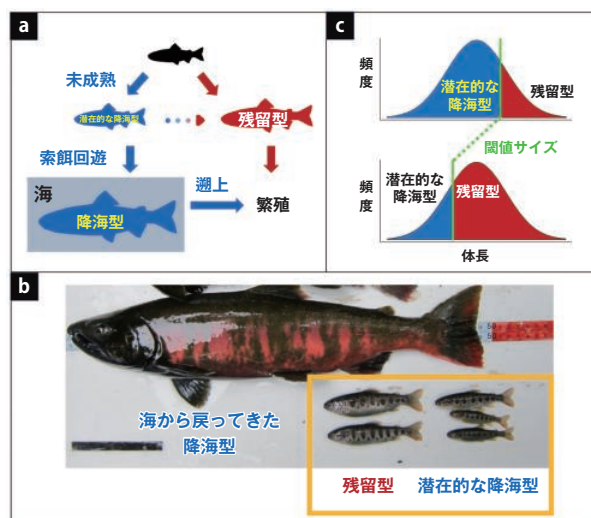


図 1. a, サクラマスとイワナの雄における生活史二型。b, サクラマスにおける海から戻ってきた降海型、残留型、潜在的な降海型。生活史型が分岐する河川生活期の個体と比較すると (黄色枠内)、潜在的な降海型に比べて残留型のほうが体サイズが大きいことに注目。c, サクラマスとイワナの雄における生活史二型分岐機構。閾値サイズを超えたものが成熟し残留型に、超えなかったものが潜在的な降海型になる。

存在し、その支流の多くにはサクラマスとイワナが同所的に棲んでいます。釧路川水系のサクラマスとイワナの雄には生活史二型が存在し、川で数年間を未成熟として過ごした後、海へ回遊する「降海型」と一生を川で生活し、成熟する「残留型」に生活史が分岐します (図 1a)。つまり、海へ行かず成熟したものは残留型に、未成熟のものは潜在的な降海型になります (図 1a)。ここで、サクラマス雄の両生活史型の写真を見てみると (図 1b)、海から戻ってきた降海型は餌の豊富な海で成長したため、体サイズが 5-20 倍程度大きくなっています。しかし、生活史型の分岐時期である河川生活期の個体で比べると、潜在的な降海型は残留型に比べ体サイズが小さくなっています。こうした河川生活期に生じる両種の生活史型分岐を模式的に示すと図 1c のように表すことができ、閾値サイズ (生活史型の分岐点となる体サイズ) を超えたものが成熟し残留型に、超えなかったものが潜在的な降海型になります。また、各生活史型の割合も閾値サイズの位置により変化します。こうした同所的に棲む種間では表現型の変異が

同調する場合があります。例えば、イノシシとニホンジカでは、両種はともに北に行くほど体が大きくなる傾向を示します(ベルクマンの法則)。したがって同所的に分布し、同じような生活史を送る種間では生活史二型の分岐は同調するのではないかと考えられます。そこで、本研究では同所的に棲むサクラマスとイワナの雄の閾値サイズを調べ、生活史二型分岐の種間同調性と要因を検討することを目的としました。

調査は2010年9月から10月に釧路川水系のサクラマスとイワナが同所的に分布している10支流で行いました。通常、川幅が狭い支流ほど水温が低いなど、水温や流速、川幅などの環境要因の間には関係性がみられることが多いのですが、本研究では環境要因の間に関係性がみられないように調査区設定を行いました。そのため、各環境要因の影響を独立に評価できるようになっています。電撃捕魚機を用いて、生活史型の分岐時期にあたる河川生活期のサクラマス計890個体、イワナ計1106個体を採集しました(海から遡上した降海型は採集していません)。得られた個体について尾叉長、体重、内臓除去重量の測定と性成熟の判別、耳石を用いた年齢査定を行いました。

釧路川水系の10支流で両種の閾値サイズを調べた結果、サクラマスとイワナの閾値サイズには種間で正の相関が見られ、種間で同調した変異をしていることがわかりました(図2a)。また、閾値サイズは海からの距離のみと負の相関を示し、海から遠くなるほど閾値サイズが小さい(≒残留型になりやすい)という傾向が見えました(図2b)。

ではなぜ海からの距離によって閾値サイズは変異するのでしょうか?海からの距離は、支流と海の間で降海と遡上を行う降海型の移動に必要なエネルギーや移動時の死亡リスクを左右する回遊のコストになります(Bernatchez and Dodson 1987; Cooke et al. 2004; Hendry et al. 2004)(図3)。そのため、海からの距離が長くなるほど、回遊コストが増加し、降海型の適応度(≒次世代に残す子孫の数の期待値)は減少するでしょう(Bohlin et al. 2001; Thorstad et al. 2012)。一方で回遊しない残留型の適応度は海からの距離により変わらないと考えられます(Bohlin et al. 2001)。以上のことから、回遊コストという選択圧が働くことで、両種の閾値サイズに多様性が生じ、回遊コストのかかる支流ほど残留型になりやすいという共通の傾向が見えたと考えられました。

## 研究2: 回遊コストとヒグマの捕食圧に応じてカラフトマスの形態は異なる(Sahashi and Yoshiyama 2016)

カラフトマスはサケ科魚類の中でも著しく成熟

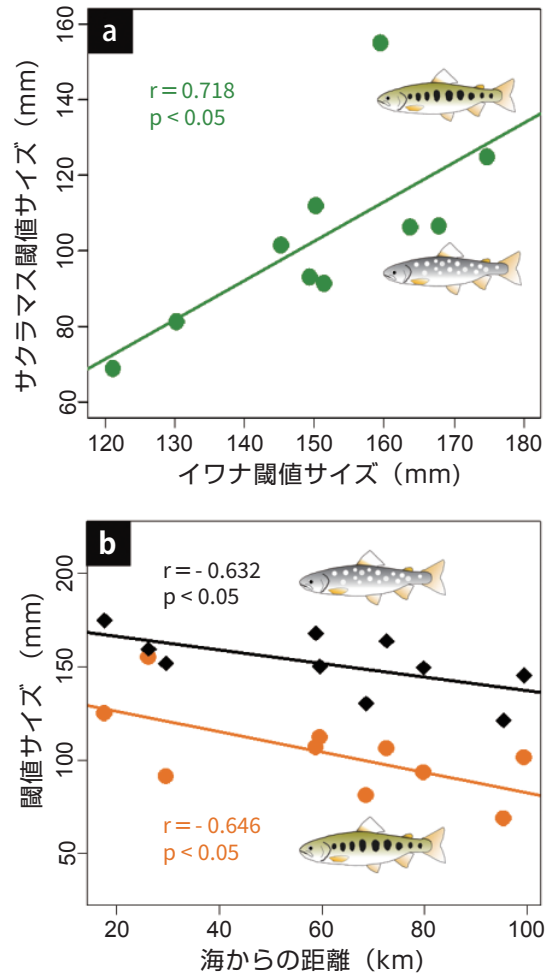


図2. a, イワナとサクラマスの閾値サイズの関係。b, 海からの距離とイワナ・サクラマスの閾値サイズの関係。

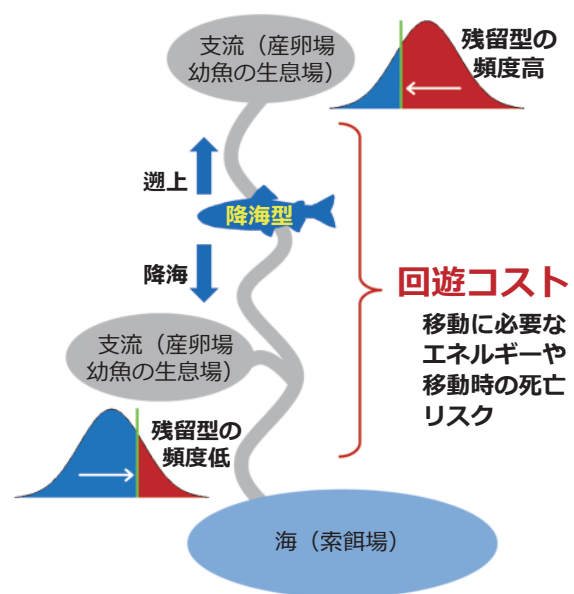


図3. 回遊コスト仮説の模式図

時の形態を発達させることが知られており、オスは上顎をカギ状に曲げ、背中を隆起させることが、メスはオスよりも成熟時の形態の発達程度は小さいのですが、より多くの卵を保持できるよう腹部を膨張させることが知られています(図4)。では、このようなカラフトマスの顕著な成熟時の形態発達はどのような要因によって形成されるのでしょうか。

カラフトマスは、ほぼすべての個体が2年で成熟するという特殊な生活史を持ちます(Heard 1991)。各河川の個体は浮上後、直ちに降海し、1年半を共通環境下の海で索餌回遊を行なって過ごします(Heard 1991)。そして、索餌回遊を終えたカラフトマスは、母川に遡上して繁殖後、死亡し、一生を終えます。つまり、各河川のカラフトマスは、繁殖時以外のほとんどを共通の環境下である海で過ごしている(Takagi et al. 1981)、と考えることができます。そのため、もし、カラフトマス雌雄の成熟時の形態に河川間に変異が生じるならば、各河川の繁殖環境に適応した結果ではないか、と考えることができます。

そこで、本研究では、カラフトマス雌雄の成熟時の形態の河川間変異を調べ、河川間に形態差をもたらす進化的な要因を検討しました。本研究では、特に、各河川の繁殖環境への適応という観点に注目しました。

調査は2012年の9月から10月に北海道と青森の16河川で行いました。各河川の繁殖場でカラフトマスの採捕を行うとともに、幾何学的形態測定手法の1つであるランドマーク法を用いて各個体の形態を定量化しました。

雌雄の形態はともに海からの距離のみと上に凸の関係を示しました(図5)。つまり、海から一定の距離にある繁殖場において成熟時の形態が最も発達し、海から近すぎても遠すぎても成熟時の形態はあまり発達しない傾向が認められました。また、海からの距離と他の環境要因の関係性を調べると、ヒグマの出現頻度との間に有意な相関がみられ、繁殖場が海から近い河川では、海から遠い河川に比べて、ヒグマの出現頻度が高くなっていました(図6)。

では、なぜ海からの距離とヒグマの出現頻度に応じてカラフトマスの形態は変異がするのでしょうか？海からの距離は遡上に必要なエネルギーや移動時の死亡リスクを左右する回遊コストになります(Bernatchez and Dodson 1987; Cooke et al. 2004; Hendry et al. 2004)。また、形態が発達した個体のほうが、あまり発達しない個体に比べ、遡上時の抵抗が大きくなり、回遊コストが増加するでしょう(例えば、Kinnison et al. 2003; Crossin et al. 2004)。そのため、海から遠い繁殖場で繁殖する個体ほど、形態の発達を抑制した方が適応的だろうと考えら

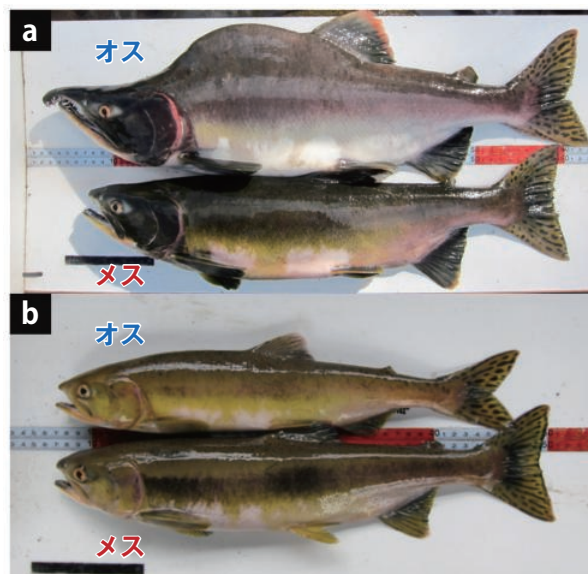


図4. 自然産卵している場所で捕獲した成熟したカラフトマスの雌雄。a. フーレップ川。b. 風蓮川。繁殖場が海から遠い風蓮川の個体には、二次性徴の発達があまり見られなかった。

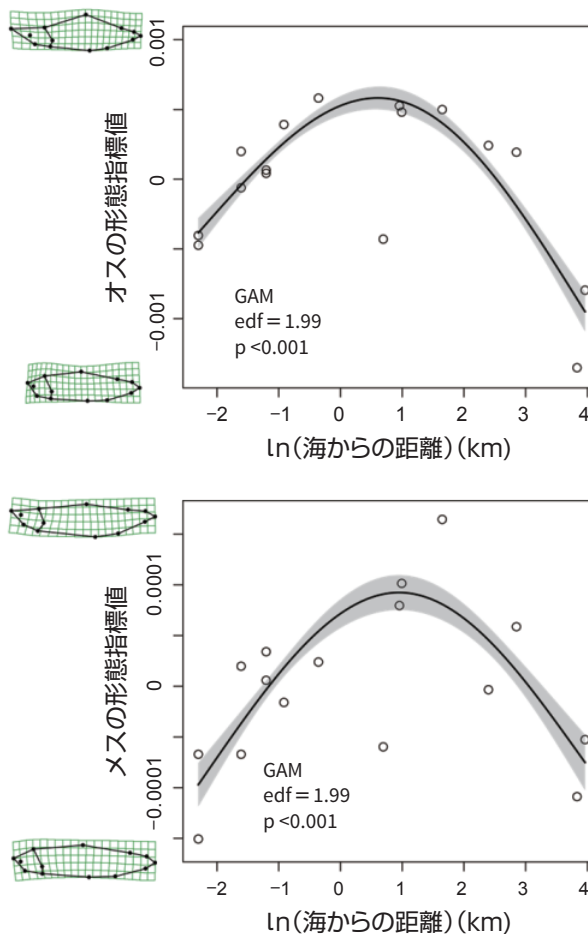


図5. 海からの距離とカラフトマス雌雄の形態指標値の関係。形態指標値の値が大きいほど、成熟時の形態が発達していることを意味する。

れます。つまり、繁殖場が海から遠い河川における成熟時の形態の発達抑制は、回遊コストの増加に伴って生じたと考えられました。

次に、ヒグマの出現頻度についてです。本研究では、繁殖場が海から近い河川では、ヒグマの出現頻度が高く、雌雄の形態はあまり発達していませんでした。ヒグマはカラフトマスの捕食者であり、秋になると河川の河口部でサケマス類を捕食することが知られています（間野・羽澄 1988）。さらに、クマは体高の高いサケを選択的に捕食することも知られています（Carlson et al. 2009）。実際に調査した河川において熊に襲われたサケ科魚類をみてみても、熊に襲われた際についてと思われる傷跡は、体高が最も高くなるあたりに集中していました（図 7）。よって、クマによる捕食リスクが高い場所では、形態が発達しないほうが、カラフトマスの適応度が高くなるだろうと考えられ

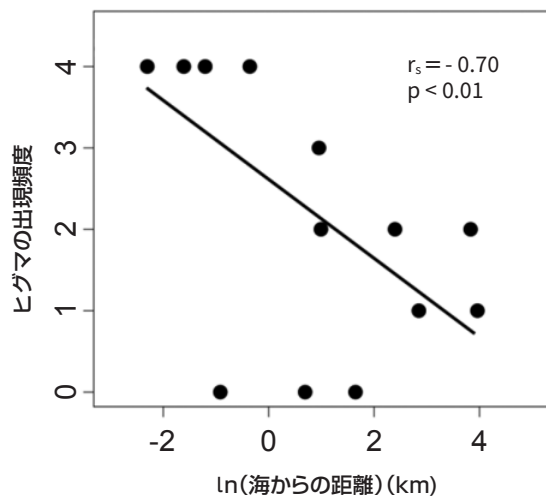


図 6. 海からの距離とヒグマの出現頻度の関係性。各河川のヒグマの出現頻度は、北海道環境科学研究センター（2000）から求めた。なお、青森県の河川のデータは本解析では除いた。



図 7. ヒグマに襲われたとみられるサケ科魚類とカラフトマスを食べるヒグマ

ます。

以上のことから、繁殖場が海から近い河川における形態発達の抑制は、ヒグマによる選択的な捕食リスクの増加に伴って生じたと考えられました。

### 研究 3：サクラマスに対する人為選択（ふ化放流）と自然選択（滝）の作用 (Sahashi and Morita 2018)

北海道の斜里川水系では、サクラマスとオショロコマが同所的に分布しています。サクラマスとオショロコマの雄は異なる生活史を持ちます。斜里川水系のサクラマスには研究 1 の釧路川水系と同様に生活史二型が存在し、川で数年間を未成熟として過ごした後、海へ回遊する「降海型」と一生を川で生活し、成熟する「残留型」に生活史が分岐します。一方、オショロコマの雄はすべての個体が残留型に分岐します。また、斜里川水系ではサクラマスの降海型のみを親魚に用いたふ化放流が約 80 年間に亘って行われていること、中流部に一部のサクラマス降海型のみが遡上可能な滝（さくらの滝）が存在することが知られています（図 8）。よって、サクラマスでは、①放流魚は人為選択を受け、野生魚に比べて降海型になりやすいこと（≒閾値サイズが大きくなる）、②滝上流の野生魚は自然選択を受け、滝下流の野生魚に比べて残留型になりやすいこと（≒閾値サイズが小さくなる）が予測されます。一方、降海型が生じないオショロコマの閾値サイズは、滝の影響を受けないでしょう。本研究では、同所的に棲むサクラマスとオショロコマの雄の閾値サイズの変異を斜里川の 13 支流において調べ、ふ化放流と滝の影響を検討することを目的としました。

調査は 2013 年 8 月に斜里川水系の 13 支流で行いました。電撃捕魚機を用いて、生活史型の分岐時期にあたる河川生活期のサクラマス計 1563 個体、オショロコマ計 1038 個体を採集しました（海から遡上した降海型は採集していません）。得られたサンプルについて、尾叉長、体重、内臓除去重量の測定、年齢査定（耳石）と性成熟の判別を行いました。また、放流魚と野生魚は、放流魚の耳石温度標識を元に区分しました。

サクラマス放流魚の閾値サイズは、野生魚に比べて大きくなっていました（図 9）。また、サクラマス野生魚の閾値サイズは、滝下流の支流に比べ、滝上流の支流の方が小さくなっていました（図 9）。一方、オショロコマの閾値サイズは、滝の上下で変わりませんでした。

ではなぜ滝と放流の区分によってサクラマスの閾値サイズは変異するのでしょうか？ まず、ふ化放流についてです。サケ科魚類の生活史二型分岐には、可塑的な要因に加えて (Morita et al. 2009;



図8. さくらの滝をジャンプするサクラマス降海型。6月頃になると、各種メディアによく取り上げられる。

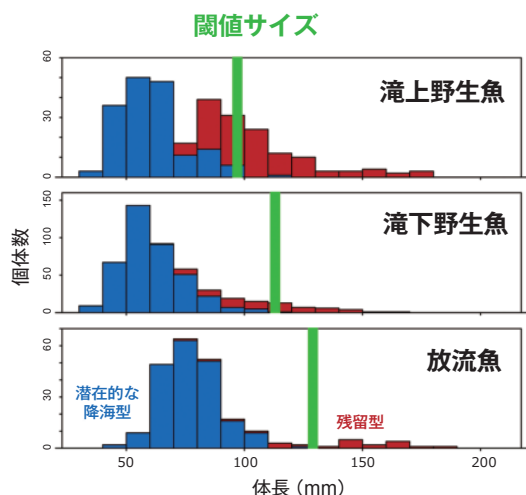


図9. サクラマス雄の体サイズ分布と閾値サイズを個体群区分(滝上野生魚, 滝下野生魚, 放流魚)ごとに並べた図。青は潜在的な降海型, 赤は残留型, 緑は閾値サイズを示す。滝上野生魚, 滝下野生魚, 放流魚の順に閾値サイズが大きくなり、残留型の頻度が徐々に減少する。

Jonsson et al. 2012, 2013), 遺伝基盤が作用することが知られており(Hecht et al. 2013), 降海型の子は残留型の子に比べて、降海型になりやすくなっています。また、斜里川のサクラマス放流魚は、約80年間(約25世代)に亘って降海型のみを親魚に用いて生産されてきました(図10)。つまり、放流魚には25世代に亘って残留型が一切親魚になっていないことを意味します。そのため、サクラマス放流魚は、生活史が残留型に分岐しづらくなると考えられます。よって、サクラマス放流魚の閾値サイズが野生魚よりも大きくなり、生活史が残留型に分岐しづらくなったのはふ化放流に伴う人為選択がはたらいた結果であると考えられま

した。

次に滝についてです。滝は、海から遡上を行うサクラマス降海型の移動に必要なエネルギーや遡上時の死亡リスクの局所的な増加をもたらす回遊のコストになると考えられます。そのため、滝の存在によって、滝上流のサクラマス個体群の降海型の適応度は相対的に低くなるでしょう。一方で回遊しないサクラマス残留型やオショロコマにはこの回遊コストは影響しないと考えられます。よって、サクラマス野生魚の閾値サイズが、滝下流の支流に比べ、滝上流の支流の方が小さかったのは滝による自然選択がはたらいた結果であると考えられました。

以上のことから、人為選択(ふ化放流)と自然選択(滝)はサクラマスの閾値サイズに作用し、サクラマスが海に行くか川に残るかの生活史戦略に影響することが示唆されました。一方で、生活史二型が生じないオショロコマの閾値サイズに対しては、自然選択(滝)が作用しないことが示唆されました。

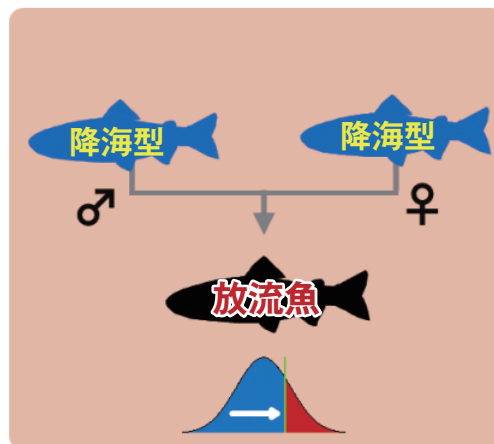
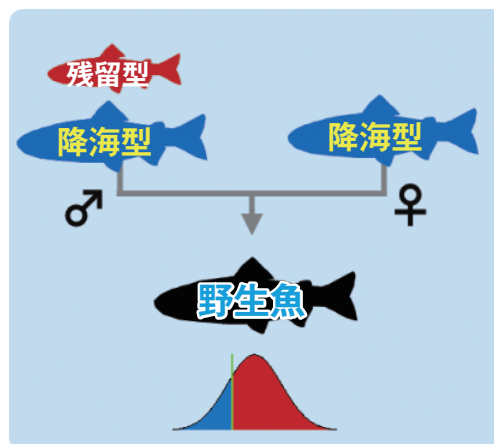


図10. サクラマス野生魚と放流魚の再生産様式の違い。野生魚は残留型と降海型の両方の雄が繁殖に参加できるが、放流魚は降海型雄のみが種苗生産に用いられる。斜里川のサクラマス放流魚は、約80年間(約25世代)に亘って降海型のみを親魚に用いて生産されてきた。

## おわりに

サクラマスやイワナのように、個体群内に回遊を行う降海型と回遊を行わない残留型の両方が生じる Partial migration は、プランクトンから大型哺乳類まで幅広い分類群で見られる一般的な回遊様式の1つです (Chapman et al. 2011)。しかし、これまで多くの先行研究が閾値サイズに多様性をもたらす種特異的な要因を明らかにしてきたものの、複数種に広く適用可能な要因を調べる統合的な試みは殆ど行われて来ませんでした。研究①では同所的に棲み、共通の生活史二型をもつ2種を用いて、研究③では同所的に棲み、異なる生活史をもつ2種を用いて、閾値サイズの多様性を生む要因の解明に取り組みました。その結果、回遊距離や滝の存在などの回遊コストの増減が Partial migration を行う動物の生活史型分岐を左右する閾値サイズの多様性を生む種間で共通の要因となることを実証的に示しました。回遊コストは回遊を行う個体に必ず生じるものなので、もしかすると回遊コストの増減に応じた生活史型の分岐機構は、サケ科魚類以外にも共通して当てはめることができる機構なのかもしれません。同時に、一連の研究はサクラマスとイワナの閾値サイズの多様性が水系内という小さな空間スケールに生じることを示しました。サクラマスとイワナの多様性を守るためには、支流単位で環境を保全していくことが重要だと考えられます。

漁業は降海型のみを漁獲するため、残留型雄は漁業資源に貢献しない、とこれまで考えられてきました (Myers 1984)。そのため、放流事業の現場では、残留型ではなく、降海型に生活史を分岐させるためにはどのような方法を取ればよいか、研究が長年進められてきました (例えば、Myers and Hutchings 1986)。しかし、近年の研究によって、残留型雄が繁殖に加わることで、個体群内の遺伝的多様性が高まる、あるいは近親交配の可能性が低下する、という新たな効果が明らかになってきました (Johnstone et al. 2013; Perrier et al. 2014)。本研究では、支流間、あるいは野生魚と放流魚の間で残留型のなりやすさが異なることを明らかにしました。今後、持続的な漁業を実現していくためには、降海型だけではなく、残留型の存在も考慮していくことが重要になると考えられます。

カラフトマスの形態に関する研究では、カラフトマス野生魚の表現型レベルの多様性と繁殖環境への適応過程を初めて明らかにしました。この知見は、集団間で唯一異なる利用空間であると想定される繁殖環境の違いに着目し、成熟時の形態との関係を定量的に調べることで得られたものです。日本系のカラフトマスでは、放流種苗の確保のために海区を超えた移植放流が行われる場合があり

ます。本研究は、カラフトマスの表現型レベルの多様性を保全するためには、河川間の移植放流を避け、河川単位の多様性を保全していくことの重要性を示唆するものだと考えられます。

## 引用文献

- Bernatchez, L., and Dodson, J.J. 1987. Relationship between bioenergetics and behavior in anadromous fish migrations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44: 399–407.
- Bohlin, T., Pettersson, J., and Degerman, E. 2001. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost. *J. Anim. Ecol.*, 70: 112–121.
- Carlson, S.M., Rich, H.B., and Quinn, T.P. 2009. Does variation in selection imposed by bears drive divergence among populations in the size and shape of sockeye salmon? *Evolution*, 63: 1244–1261.
- Chapman, B.B., Brönmark, C., Nilsson, J.-Å., and Hansson, L.-A. 2011. The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, 120: 1764–1775.
- Cooke, S.J., Hinch, S.G., Farrell, A.P., Lapointe, M.F., Jones, S.R.M., Macdonald, J.S., Patterson, D.A., Healey, M.C., and Van Der Draak, G. 2004. Abnormal migration timing and high en route mortality of sockeye salmon in the Fraser River, British Columbia. *Fisheries*, 29: 22–33.
- Crossin, G.T., Hinch, S.G., Farrell, A.P., Higgs, D.A., Lotto, A.G., Oakes, J.D., and Healey, M.C. 2004. Energetics and morphology of sockeye salmon: effects of upriver migratory distance and elevation. *J. Fish Biol.*, 65: 788–810.
- Hecht, B.C., Campbell, N.R., Holecek, D.E., and Narum, S.R. 2013. Genome-wide association reveals genetic basis for the propensity to migrate in wild populations of rainbow and steelhead trout. *Mol. Ecol.*, 22: 3061–3076.
- Heard, W.R. 1991. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). In *Pacific salmon life histories* (edited by C. Groot and L. Margolis), University of British Columbia Press, Vancouver, BC. pp. 119–230.
- Hendry, A.P., Bohlin, T., Jonsson, B., and Berg, O.K. 2004. To sea or not to sea? Anadromy versus non-anadromy in salmonids. In *Evolution illuminated: salmon and their relatives* (edited by A.P. Hendry and S.C. Stearns), Oxford University Press, New York, NY. pp. 92–125.
- 北海道環境科学研究センター. 2000. ヒグマ・エゾシカ生息実態調査報告書 IV. 北海道環境科学研究センター, 札幌市. pp. 1–118 + 21.

- Hughes, J.B., Daily, G.C., and Ehrlich, P.R. 1997. Population diversity: its extent and extinction. *Science*, 278: 689–692.
- Johnstone, D. L., O'Connell, M. F., Palstra, F. P., & Ruzzante, D. E. 2013. Mature male parr contribution to the effective size of an anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*) population over 30 years. *Mol. Ecol.*, 22: 2394–2407.
- Jonsson, B., Finstad, A.G., and Jonsson, N. 2012. Winter temperature and food quality affect age at maturity: an experimental test with Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 69: 1817–1826.
- Jonsson, B., Jonsson, N., and Finstad, A.G. 2013. Effects of temperature and food quality on age and size at maturity in ectotherms: an experimental test with Atlantic salmon. *J. Anim. Ecol.*, 82: 201–210.
- 環境省. 2002. 新・生物多様性国家戦略. URL: [http://www.kantei.go.jp/jp/singi/kankyo/kettei/020327tayosei\\_f.html](http://www.kantei.go.jp/jp/singi/kankyo/kettei/020327tayosei_f.html)
- 環境省. 2012. 生物多様性国家戦略 2012-2020. URL: <http://www.env.go.jp/press/files/jp/20763.pdf>
- Kinnison, M.T., Unwin, M.J., and Quinn, T.P. 2003. Migratory costs and contemporary evolution of reproductive allocation in male chinook salmon. *J. Evol. Biol.*, 16: 1257–1269.
- 間野 勉・羽澄 俊裕. 1988. 大会記録 日本哺乳類学会 1988 年大会自由集会の記録, 2. 日本産クマ類の研究の現状と今後の課題. *哺乳類科学*, 28: 80–83.
- Morita, K., Tsuboi, J., and Nagasawa, T. 2009. Plasticity in probabilistic reaction norms for maturation in a salmonid fish. *Biol. Lett.*, 5: 628–631.
- Myers, R.A. 1984. Demographic consequences of precocious maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 1349–1353.
- Myers, R.A., and Hutchings, J.A. 1986. Selection against parr maturation in Atlantic salmon. *Aquaculture*, 53: 313–320.
- Perrier, C., Normandeau, É., Dionne, M., Richard, A., and Bernatchez, L. 2014. Alternative reproductive tactics increase effective population size and decrease inbreeding in wild Atlantic salmon. *Evol. Appl.*, 7: 1094–1106.
- Sahashi, G., and Morita, K. 2013. Migration costs drive convergence of threshold traits for migratory tactics. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 280: 20132539.
- Sahashi, G., and Morita, K. 2018. Adoption of alternative migratory tactics: a view from the ultimate mechanism and threshold trait changes in a salmonid fish. *Oikos*, 127: 239–251.
- Sahashi, G., and Yoshiyama, T. 2016. A hump-shaped relationship between migration distance and adult pink salmon morphology suggests interactive effects of migration costs and bear predation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 73: 427–435.
- Schindler, D.E., Hilborn, R., Chasco, B., Boatright, C.P., Quinn, T.P., Rogers, L.A., and Webster, M.S. 2010. Population diversity and the portfolio effect in an exploited species. *Nature*, 465: 609–612.
- 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.
- Thorstad, E.B., Whoriskey, F., Uglem, I., Moore, A., Rikardsen, A.H., and Finstad, B. 2012. A critical life stage of the Atlantic salmon *Salmo salar*: behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration. *J. Fish Biol.*, 81: 500–542.