魚類学雑誌 65(2):151–163
DOI: 10.11369/jji.18–009
2018 年 11 月 5 日発行

原著論文　*Original Paper*

耳石 Sr:Ca 比分析による栃木県那珂川に生息するサクラマスの回遊履歴の推定

綱川孝俊 [1]・白井厚太朗 [2]

[1] 〒 324–0404　栃木県大田原市佐良土 2599　栃木県水産試験場
[2] 〒 277–8564　千葉県柏市柏の葉 5–1–5　東京大学大気海洋研究所　国際沿岸海洋研究センター

（2018 年 3 月 6 日受付；2018 年 5 月 18 日改訂；2018 年 5 月 20 日受理；2018 年 6 月 30 日 J–STAGE 早期公開）

キーワード：耳石 Sr:Ca 比 , サクラマス , ヤマメ , 回遊履歴 , 海洋生活期間 , 降海時期

魚類学雑誌
Japanese Journal of Ichthyology
© The Ichthyological Society of Japan 2018

Takatoshi Tsunagawa* and Kotaro Shirai. 2018. Migration history of masu salmon *Oncorhynchus masou* in the Naka River, Tochigi, Japan, estimated from otolith Sr:Ca ratio analysis. Japan. J. Ichthyol., 65(2): 151–163. DOI: 10.11369/jji.18-009.

Abstract　The migratory histories of individual masu salmon *Oncorhynchus masou* collected from the Naka River, Tochigi, Japan were clarified from otolith strontium (Sr) and calcium (Ca) concentrations using X–ray electron microprobe analysis. Mapping and line analysis indicated three migratory types of the species. In addition to the conventional types, such as freshwater resident and typical anadromous (spending one year in marine waters), a new migratory pattern of short marine term anadromous (remaining in marine waters for several months) was apparent. Detailed life histories of short marine term anadromous individuals were estimated from otolith Sr fluctuations and ageing, from both scale and otolith daily increments. Consequently, more than half of the Naka River population was estimated to migrate to a marine environment upon reaching a total length of 178–252 mm (one year old) in December–January, thereafter staying in marine waters for approximately five months, before returning to the river in May–July at 345–463 mm total length. These findings may help establish an enhancement method for this species as a recreational fishery stock. Future investigations, including tagging, verification of age evaluation methods, and gene analysis are necessary to confirm the existence of the short marine term anadromous form.

**Corresponding author: Tochigi Prefectural Fisheries Experimental Station, 2599 Sarado, Ootawara, Tochigi, 324–0404, Japan (e-mail: tsunagawat01@pref.tochigi.lg.jp)*

那珂川は，那須岳に源を発し，栃木県から茨城県を流下して太平洋に注ぐ幹川流路延長約 150 km の一級河川であり，全国有数の天然アユ漁場として知られ（農林水産省，2015），1993–1997 年には約 53 万人もの釣り人が訪れた．しかし，釣り人の高齢化や新たな釣り人の参入がないこと等が原因となり，2011–2016 年には約 21 万人と半数以下にまで減少した（酒井・横塚，2017）．このような状況の中，近年那珂川を含む鬼怒川，思川，渡良瀬川等の県内河川の中流域においては，春から夏に全長 60 cm を越える大型のサクラマス *Oncorhynchus masou* や戻りヤマメと称される全長 30–40 cm 程の大型ヤマメの釣果が数多く聞かれ，人気を集めている（栃木県水産試験場，2017）．それゆえ，釣り人からは，これら資源の維持・増大を望む声が寄せられているほか，漁業関係者からもアユの漁期以外の期間における河川の有効活用や若い釣り人などの新規参入が期待できる対象種として注目されている．このことから，本資源の持続的利用を可能にするため，その生態を解明し，効果的な増殖手法を確立する必要がある．

サクラマスには，孵化後 1–2 年が経った春に銀毛個体（スモルト）で降海し，海域で約 1 年間生活した後，春から夏にかけて産卵のため再び生まれ育った川に回帰する降海型のほか，河川で一生

を過ごす河川残留型のヤマメが存在する（眞山，1992；眞山・木村，2002；木曾，2014）．北海道と東北・北陸地方では多くのものが降海型になる一方，関東・北陸地方以西の本州日本海側と九州ではヤマメが主に生息するとされる（眞山・木村，2002）．サクラマスの海域での移動生態は，北海道や本州太平洋側，本州日本海側から放流したスモルト標識魚の漁獲および回帰調査によって明らかにされている．それによれば，降海魚は日本海あるいは太平洋を北上してオホーツク海で越夏した後，津軽海峡東部周辺や福井県以北の日本海ないしは宮城県以北の太平洋で越冬し，翌年の夏までに母川回帰すると考えられている（大熊，2002；藤原ほか，2004；木曾，2014；佐藤・渋谷，2015）．また，サクラマスの中には，降海した年の秋に回帰するジャックと呼ばれる早熟雄の存在がロシア沿海州南部の河川で報告されており（Tsiger et al., 1994），日本では湖沼型サクラマスで確認されているものの（Tamate and Maekawa, 2000），天然河川集団での海洋生活を経たジャックの報告例はない（宮腰，2006）．鉾碕・根本（2016）は，九頭竜川産サクラマスの耳石 Sr:Ca 比を分析し，海洋生活期を表す Sr:Ca 比の高値を示す範囲が著しく短い個体の存在を報告している．このように，サクラマスには降海型と河川残留型の生活史 2 型が存在するばかりでなく，前者の中には多様な海洋生活期間を示す個体が存在することが予想される．

関東地方北部を流れる那珂川は，サクラマスの分布南限に位置することから（眞山・木村，2002），生息に関する情報がきわめて少なく，釣り資源としての利用状況も不明であったことから，これまで調査は行われてこなかった．そのため，県内河川に生息するサクラマスや戻りヤマメの降海回遊の有無はもとより，降海時期や降海全長，遡上時期等の詳細な生態情報も不明な状況にある．

耳石中の微量元素を指標とすることで，通し回遊魚の回遊履歴を個体ごとに推定することが可能である（Campana, 1999；新井，2002）．耳石中の微量元素の中でもストロンチウム（Sr）は濃度も高く，さらには環境水中の Sr 濃度あるいは Sr:Ca 比（カルシウムに対するストロンチウムの濃度比）によって変化することから（新井，2002），様々な回遊魚の回遊履歴解明に広く活用されている．また，耳石中のストロンチウム濃度あるいは Sr:Ca 比の挙動と日周輪とを組み合わせて解析することで，降海日や遡上日などの詳細な回遊履歴を解読できる（新井，2002）．

そこで，本研究ではサクラマス資源の増殖手法を検討するための基礎情報を得ることを目的に，耳石 Sr:Ca 比分析を用いて那珂川で採捕したヤマメやサクラマスの降海回遊の有無，降海時期や降海全長，海洋生活期間，遡上時期の解明を行った．

材料と方法

試料　試料は，2011 年から 2016 年の各年 3–9 月に那珂川本流，同水系支流の箒川および蛇尾川（河口から 47–127 km の範囲の淡水域：Fig. 1, Table 1）において，釣り，投網，銛および電気ショッカー（モデル 12，Smith-Root）により採捕されたヤマメおよびサクラマス 85 個体を用いた．採捕した個体は，速やかに冷凍保存した．

Table 1. Specimens of masu salmon *Oncorhynchus masou* collected in the Naka River system, Tochigi Prefecture, Japan and used for otolith microchemistry analysis

Sampling locations	Sampling date	Number of fish	Total length (mm)	Body weight (g)
Naka River	July 2−13, 2011	3	298−428	358−965
	May 26−September 9, 2012	33	283−629	232−2894
	April 18−August 29, 2013	13	261−598	211−2784
	March 30−August 13, 2014	13	213−630	103−3036
	June 25−July 10, 2015	4	311−390	355−634
	May 1-30, 2016	9	153−400	41−799
Houki Stream	June 12, 2011	2	248, 293	152, 282
	July 16, 2012	1	354	512
	June 7−July 20, 2013	3	288−332	308−424
	July 5−26, 2014	3	282−377	254−583
Sabi Stream	May 21, 2016	1	281	204

年齢査定　鱗による年齢査定は，加藤（1970），大熊（1991），伊藤・石田（1998）に従い，魚体の背鰭と脂鰭の中間に位置する側線上方部から鱗を 20 枚程度採取し，鱗の中心付近の淡水帯（鱗相の狭い範囲）と海洋帯（縁辺の鱗相の広いところ）における年輪（成長停滞相）を計数することで行った．年齢表記は 1 歳魚を 1+，2 歳魚を 2+，3 歳魚を 3+，4 歳魚を 4+ とした．なお，サクラマスの海洋帯における年輪は，1 年間の海洋生活を経ていても形成されない事例が報告されている（加藤，1970；大熊・眞山，1985；加藤，1990）．そこで，本研究では，耳石 Sr:Ca 比分析で得られた海洋生活期間の比率の比較や日周輪解析を行うことで，年齢査定の信頼性を高めた．

耳石の前処理　魚体の全長測定や雌雄判別を行った後，頭部から耳石（扁平石）を摘出し，エタノールで付着物を除去した後，耳石の凸面が上になるようエポキシ樹脂で包埋し，スライドグラスに接着した．研磨機（Marumoto Struers S5629，丸本ストルアス）を用いて耳石の核が露出するまで凸面から研磨紙（#2000 と #4000，Struers）で磨いた．その後，酸化物琢磨懸濁液（OP-S，Struers）を滴下しながら琢磨布（MD クロス，Struers）上で鏡面仕上げを施した．

電子線プローブマイクロアナライザー分析　耳石表面には，真空蒸着装置（Ion sputter E-1030, HITACHI）を用いて白金パラジウム蒸着を施した．電子線プローブマイクロアナライザー（JXA-8230，日本電子；以下，EPMA）により耳石の中心から縁辺における線上で線分析を行い，成長に伴う Sr と Ca の濃度変化を調べた．この線分析の位置は，遡上日数や海洋生活日数を耳石縁辺域の日周輪本数から遡って計数できるように，基本的には耳石の中心核から日周輪が最もよく見える耳石上部の縁辺域とした．EPMA の設定は，分析点 1 点あたりの分析時間を 4 秒，ビーム径 5 μm，加速電圧および照射電流値はそれぞれ 15.0 KV, 5.0×10^{-8} A とし，測定間隔を 5 μm とした．両元素の X 線強度の濃度変換（重量 %）は，それぞれ $CaSiO_3$ および $SrTiO_3$ を標準試料に用い，Ca に対する Sr の濃度比を 1000 倍して耳石 Sr:Ca 比とした．一部の個体では，耳石研磨面の両元素の濃度分布を見るため面分析を行った．面分析の加速電圧および照射電流はそれぞれ 15.0 KV, 3.0×10^{-7} A，1 画素あたりの測定時間は 0.02 秒，画素の大きさは 2×2 μm とした．

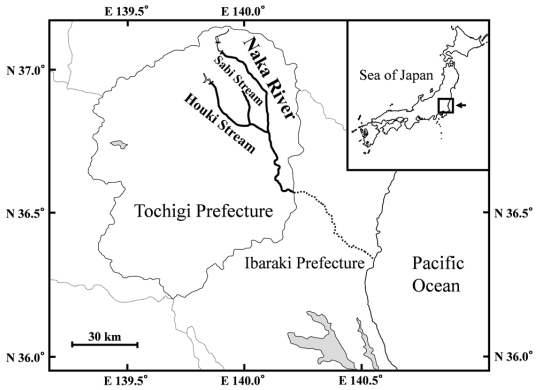

Fig. 1. Sampling sites for the masu salmon *Oncorhynchus masou* in the Naka River system in Tochigi Prefecture, Japan. Black line indicates the sampling regions of the specimens.

回遊型の判別　耳石中の Sr:Ca 比は，環境水中の Sr:Ca 比によって変化することが知られており，その値は淡水域に比べて海水域で高い（Campana, 1999；新井，2002）．新潟県加治川や荒川，新潟県山北町と村上市沿岸の日本海で採捕されたサクラマスでは，耳石縁辺域の海洋生活期に相当する範囲の耳石 Sr:Ca 比の値は 3.31–3.69，その内側の河川生活期（河川での淡水生活期を示す）に相当する範囲の値は 1.04–1.38 を示し（Arai and Tsukamoto, 1998），北海道の屈斜路湖およびその流入河川である尾札部川で採捕された湖沼型サクラマスの値は 0.29–1.38 を示したことが報告されている（Kasugai et al., 2014）．そこで，本研究では耳石 Sr:Ca 比の値が一貫して 3 未満を示した個体を河川残留型のヤマメ，耳石縁辺域における Sr:Ca 比が 3 以上の高値を示した個体を降海型のサクラマスと判別した．また，降海型のサクラマスの海洋生活期間の長さを比較するため，耳石 Sr:Ca 比分析で得られた海洋生活期間の比率（全分析距離に対する海洋生活期の値を示した距離）を算出した．

遡上時期および降海時期，降海全長の推定　サクラマスの耳石には，自然光周期条件下において 1 日 1 本の日周輪が形成されることが知られているが（Tsukamoto et al., 1989；西村・畑山，1992），これらの耳石日周輪の有効性を検証した知見は，受精後約 5ヶ月の稚魚期と孵化後 9ヶ月を過ぎた幼魚期までであり，成魚における微細輪紋の日周性を証明した報告はない．西村・畑山（1992）は天然回帰したサクラマスの肥厚な耳石であっても，研磨処理により光学顕微鏡の光が十分透過する薄

い切片を作成できれば稚魚期の微細輪紋を観察できることや，幅が狭く必ずしも明瞭ではないものの耳石外縁まで輪紋の重なりが観察されることを報告している．そこで，本研究では耳石縁辺域に観察される微細輪紋を 1 日 1 本の日周輪と仮定して解析を行った．耳石日周輪の観察および計数は光学顕微鏡（BX51，OLYMPUS）の倍率 60 倍条件下で行い，検鏡による観察と平行してパソコン画面上に耳石画像を映し出し観察することで日周輪の計数精度を高めた．耳石画像のパソコン画面上への映し出しは，画像解析ソフト Image–Pro Plus（Media Cybernetics，USA）を使用した．降海型のサクラマスと判別された個体では耳石 Sr:Ca 比の変動履歴に基づいて，耳石縁辺域の日周輪から遡上日数（河川淡水域に遡上後，採捕されるまでの日数）と海洋生活日数（期間）を遡って計数し，遡上日（採捕日－遡上日数）と降海日（遡上日－海洋生活日数）を推定した．なお，遡上日数は，原則として耳石 Sr:Ca 比の最縁辺分析点から計数したが，これより外側の 1 点が耳石とエポキシ樹脂との両方にかかり Sr:Ca 比がエラー値を示した場合には，この耳石部分の日周輪も合わせて計数した．また，河川に遡上して間もない降海型のイトヨやウグイ，サクラマスでは，河川淡水域で採捕したにも関わらず，耳石縁辺域の Sr:Ca 比が高いままとなることが報告されている（Arai et al., 2003b；石崎ほか，2009；新井ほか，2014）．そのため，本研究において耳石縁辺域の Sr:Ca 比が高いままであった個体では，耳石 Sr:Ca 比の最縁辺分析点より 1 点外側におけるエポキシ樹脂を除いた耳石部分の日周輪を遡上日数として計数した．また，降海時の全長を推定するため，耳石 Sr:Ca 比分析の結果から河川残留型と判明したヤマメに加え，栃木県水産試験場で淡水飼育していた浮上直後のヤマメ稚魚 10 個体（全長 31–34 mm），那珂川の天然水域で採捕した 0+ 魚 7 個体（全長 72–93 mm）の全長（y）と耳石上部半径（x）の関係式（$y=ax^b$）を統計ソフト R version 2.12.1（https://www.r-project.org/）の非線形回帰分析により求めた．降海全長（y）は，得られた回帰式にサクラマスの河川生活期に相当する（降海直前を示す耳石 Sr:Ca 比の急上昇する手前まで）耳石中心からの距離（x）を代入することで推定した．なお，代入するサクラマスの河川生活期に相当する耳石中心からの距離は，耳石 Sr:Ca 比の分析位置によって個体毎に変化することから，耳石の全分析距離に対する河川生活期の分析距離の比率を研磨前の耳石上部半径に乗じることで補正した．研磨前の耳石上部半径の測定は，顕微鏡下で耳石を撮影後，画像解析ソフト ImageJ（Wayne Rasband，NIH）を用いて行った．

遡上・降海時期の河川水温および海水温を把握するため，2010–2016 年の 7 年間の水温データを整理し，月別の平均水温を求めた．なお，河川水温は国土交通省水文水質データベース（国土交通省，2017）の那珂川常北観測所（河口より 25 km 地点）から，海水温は茨城県那珂湊定地水温データ（茨城県水産試験場，2017）から取得した．

結　　果

回遊型の推定　那珂川で採捕されたヤマメ・サクラマスの耳石断面の Sr 濃度分布は，耳石縁辺域における Sr 濃度が高く海洋生活を経験した個体（Fig. 2a, b）と Sr 濃度が低く海洋生活を経験していない個体（Fig. 2c, d）に大別された．前者 53 個体のうち，全長 466–630 mm の 11 個体は，鱗の海洋帯（縁辺の鱗相の広いところ）に 1 本の年輪（成長停滞相）が観察され，これらの個体の耳石 Sr:Ca 比は，耳石中心から広い範囲で平均 1.37（範囲 0.95–2.05）と河川生活期の値を示し，その後急上昇して 210–790 μm（平均 415.0 μm）の広い範囲で平均 5.88（4.17–7.40）と海洋生活期の値で推移した後，最縁辺域で平均 2.70（2.21–3.64）と河川生活期の値を示したことから（Figs. 2a, 3a），海洋生活期間が 1 年の典型的なサクラマス（以下，長期降海型サクラマス）と判断された．なお，耳石の全分析距離に対する海洋生活期の値を示した距離の比率は，平均 31.5%（18.5–45.9）であった（Fig. 4）．また，鱗の淡水帯を示す鱗相の狭い範囲には，年輪が 1 本あるいは 2 本の個体が観察され，約 1 年の海洋生活期間を含めた長期降海型サクラマスの年齢は，2+（9 個体）と 3+（2 個体）と推定された（Fig. 5a）．長期降海型サクラマスに占める雌の割合は 81.8%（9/11 個体）と高かった．

耳石縁辺域において Sr 濃度が高かった残りの 42 個体は，全長 313–512 mm と長期降海型サクラマスより小型であり，鱗の海洋帯における年輪はすべての個体で観察されなかった．これらの個体の耳石 Sr:Ca 比は，長期降海型サクラマスと同様に耳石中心から広い範囲で平均 1.09（0.79–1.87）と河川生活期の値を示した後，縁辺域の 45–435 μm（平均 179.4 μm）の狭い範囲で Sr:Ca 比が平均 4.25（3.24–6.07）に上昇し，その後，最縁辺域の

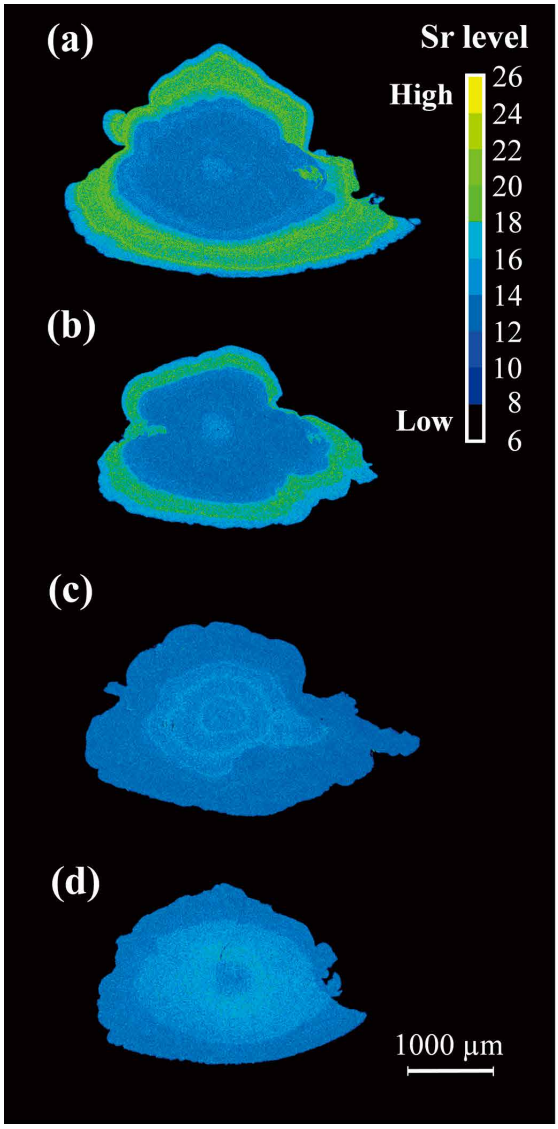

Fig. 2. Four representative patterns of X-ray intensity maps for strontium (Sr) content in the otoliths of masu salmon *Oncorhynchus masou* from the Naka River system, Japan. Sr concentration level is represented by 10 colors from yellow (highest) to black (lowest). (a) A wide area of bluish color around the core surrounded by a wide area of greenish color, (b) a wide area of bluish color around the core surrounded by a narrow area of greenish color, (c) consistent bluish color from the otolith core to the edge, and (d) a wide area of greenish color just outside the low Sr core surrounded by an area of bluish color. Fish total lengths; (a) 584 mm, (b) 398 mm, (c) 364 mm, and (d) 346 mm.

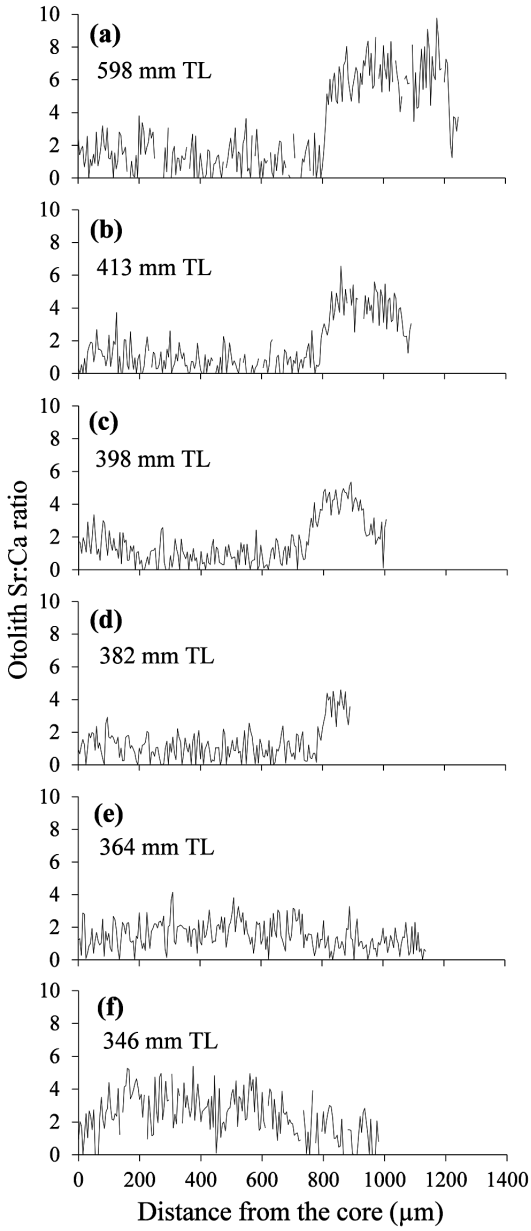

Fig. 3. Four representative types of the otolith Sr:Ca ratio profiles along a transect line from the core to the edge of the otolith of specimens collected in the Naka River system, Japan. (a) Typical anadromous remaining in marine waters for 1 year, (b–d) short marine term anadromous remaining in marine waters for 6.4, 5.1 and 2.5 months in order of b to d, (e) freshwater resident; constantly low range of Sr:Ca values with no marine record, and (f) freshwater resident; a wide area of middle range Sr:Ca values around the core. Fish total lengths; (a) 598 mm, (b) 413 mm, (c) 398 mm, (d) 382 mm, (e) 364 mm, and (f) 346 mm.

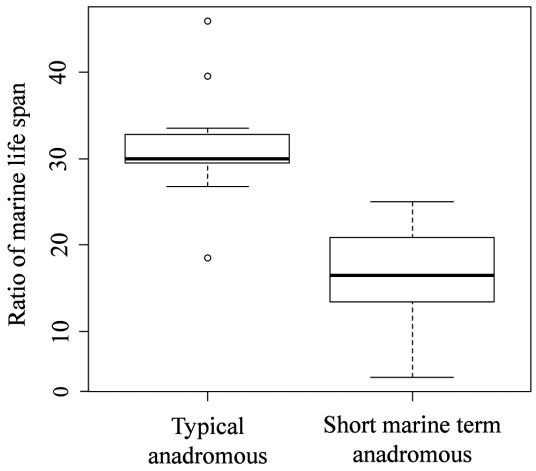

Fig. 4. Changes in marine life span in typical anadromous and short marine term anadromous forms of *Oncorhynchus masou.* Description of boxplots: Each rectangle spans the interquartile range (IQR) and shows the median as a thick line. Whisker lines include data within 1.5 × IQR of each quartile, beyond which outliers are represented as circles.

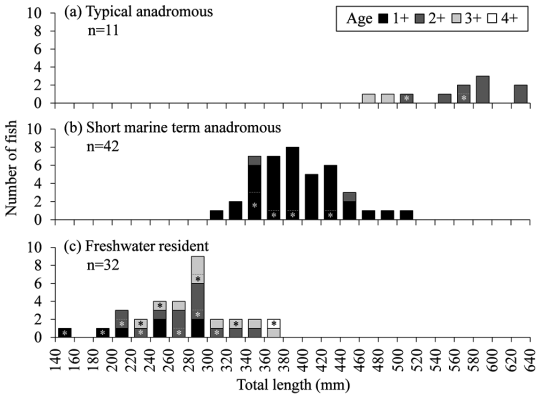

Fig. 5. Total length distribution of *Oncorhynchus masou* in each migration type; (a) typical anadromous, (b) short marine term anadromous, and (c) freshwater resident. Black bars, dark gray bars, gray bars, and open bars represent ages 1+, 2+, 3+ and 4+, respectively. Asterisks indicate male individuals at each age.

狭い範囲で平均 2.20（1.36–3.58）と河川生活期の値を示したことから，降海型のサクラマスと判別された（Figs. 2b, 3b–d）．耳石の全分析距離に対する海洋生活期の値を示した距離の比率は平均 16.8%（4.7–25.0）と，長期降海型サクラマスの比率に比べて著しく低かった（Mann–Whitney の U 検定，$U = 17.0$，$P = 0.0001$）（Fig. 4）．また，耳石の日周輪解析から得られた海洋生活期間は 76–226 日間（後述）であったことから，海洋生活期間が 1 年に満たないサクラマス（以下，短期降海型サクラマス）と推定された．これら短期降海型サクラマスの年齢は，鱗の淡水帯を示す鱗相の狭い範囲に 1 本の年輪が観察された個体が 40 個体，2 本観察された個体が 2 個体と大部分が 1+ であった（Fig. 5b）．短期降海型サクラマスに占める雌の割合は 85.7%（36/42 個体）と高かった．

耳石縁辺域において Sr 濃度が低かった全長 153 − 364 mm の 32 個体は，一生を淡水域で過ごした河川残留型のヤマメと判断され，28 個体は核から縁辺にかけての Sr:Ca 比が平均 1.29（範囲 0.82–2.07）と一貫して低かった（Figs. 2c, 3e）．一方，4 個体の耳石 Sr:Ca 比は耳石中心付近から 470–775 μm の範囲で平均 3.17（2.84–3.58）とやや高く，縁辺域で平均 1.72（範囲 1.38–2.15）と低値を示した（Figs. 2d, 3f）．これらの河川残留型ヤマメの年齢は，鱗の年輪の数から 1+ から 4+ と判別され，そのうち 2+ と 3+ が 75.0%（24/32 個体）を占めた（Fig. 5c）．河川残留型のヤマメに占める雌の割合は 62.5%（20/32 個体）であった．また，全長 30 cm 以上の個体に占める降海型サクラマスの割合は 86.9%（53/61 個体）と大部分を占め，その中でも短期降海型サクラマスの割合が 68.9%（42/61 個体）と最も高かった．

遡上時期の推定　耳石縁辺域における日周輪は，降海型サクラマスと推定された個体の多くで観察することができた（Fig. 6）．耳石の最縁辺域における Sr:Ca 比が低値を示した範囲の日周輪本数から遡上日数を計数したところ，長期降海型サクラマス 11 個体の遡上日数は 3–117 日間の範囲であり，遡上時期は 4–6 月と推定された（Fig. 7b）．一方，短期降海型サクラマス 39 個体（3 個体は耳石最縁辺域がきわめて薄く，日周輪が不鮮明であったため読み取れなかった）における遡上日数は 5–96 日間の範囲で，遡上時期は 5–7 月と長期降海型サクラマスよりもやや遅れる傾向が示された（Fig. 7b）．また，両降海型サクラマスの遡上時期である 4–7 月の海水温の平均値は 11.3–19.9°C，河川水温の平均値は 12.6–23.1°C であった（Fig. 7a）．

降海時期および降海全長の推定　長期降海型サクラマスの海洋生活期間が日周輪から計数できたのは 11 個体中 2 個体のみで，その期間は 391，448 日間であった（Fig. 6a）．なお，9 個体は耳石が分厚く黒化し，光学顕微鏡の光が十分に透過しないため，降海時まで日周輪を読み進めることが

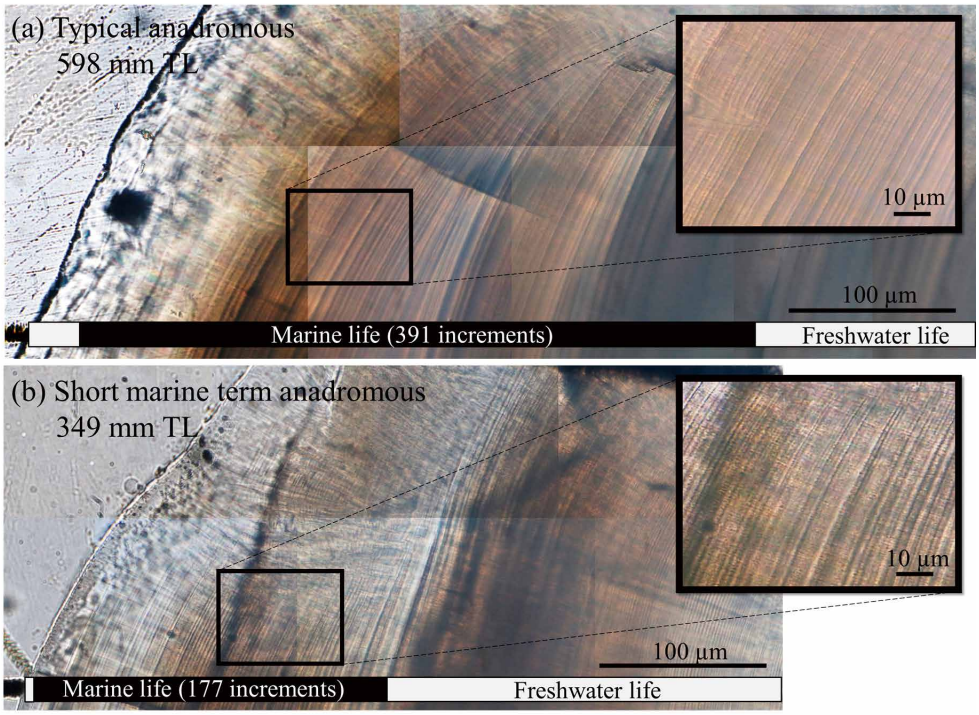

Fig. 6. Sagittal otolith of (a) typical anadromous and (b) short marine term anadromous forms of *Oncorhynchus masou* after being polished to the core. Otolith photographed under a white light using a light microscope. Open bars and black bar indicate freshwater life and marine life, respectively.

できなかった．この海洋生活期間に遡上日数を足して算出した長期降海型サクラマスの降海時期は，いずれも 3 月であった．一方，遡上期間が判明した短期降海型サクラマス 39 個体のうち，海洋生活期間が日周輪から計数できたのは 20 個体で，その期間は 76–226 日間であった（Fig. 6b）．この期間に遡上日数を足して算出した短期降海型サクラマスの降海時期は，11–3 月であった（Fig. 7c）．残り 19 個体の海洋生活期間は，長期降海型サクラマスの耳石と同様に日周輪が不鮮明で計数できなかったため，20 個体の海洋生活期間（日数 : y）と耳石 Sr:Ca 比分析で得られた海洋生活期間の比率（耳石の全分析距離に対する Sr:Ca 比が高値を示した距離の比率 : x）の関係式（$y=ax^b$）を構築することで，海洋生活期間を便宜的に推定した（Fig. 8）．なお，海洋生活期間の比率は，降海時の耳石半径（推定された降海全長）が個体間で変わらないことを前提としている（後述）．その結果，海洋生活期間（y）は $24.9471x^{0.6397}$（定数 a：t = 2.256，P = 0.0367，定数 b：t = 4.172，P < 0.0006）で表され，その期間は 82–196 日間と推定された．この期間に遡上日数を足して算出した短期降海型サクラマスの降海時期は，11–4 月であった（Fig. 7c）．つまり，短期降海型サクラマスの海洋生活期間は 76–226 日間（平均 153 日間）であり，降海時期は 11–4 月と幅広いことがわかった．また，最も多くの個体が降海すると推定された時期は 12–1 月であった（Fig. 7c）．降海個体が最も多かった 12–1 月は，河川水温が 10°C 以下に低下する一方で海水温が 10°C 以上である時期であった（Fig. 7a）．

降海型サクラマスの降海全長を推定するために構築した河川残留型ヤマメ 49 個体の全長（y）と耳石上部半径（x）の回帰式（$y=ax^b$）は，$0.04096x^{1.26687}$（定数 a：t = 1.977，P = 0.054，定数 b：t = 17.425，P < 0.0001）で表された．この回帰式に降海直前（河川生活期終了時）の耳石半径を代入して求めた長期降海型サクラマス 11 個体の降海全長の平均±標準偏差は，218 ± 32 mm（163–262 mm）であった．一方，短期降海型サクラマス 42 個体の降海全長は，227 ± 26 mm（178–311 mm）と両者で差はみられなかった（Mann–Whitney の U 検定，U = 207.5，P = 0.614）．また，短期降海型サクラマスの降海全長を月別に集計したところ，月毎の全長の平均値には差がみられなかった（一元配置分散分析，F = 2.5026，P = 0.2678；Fig.

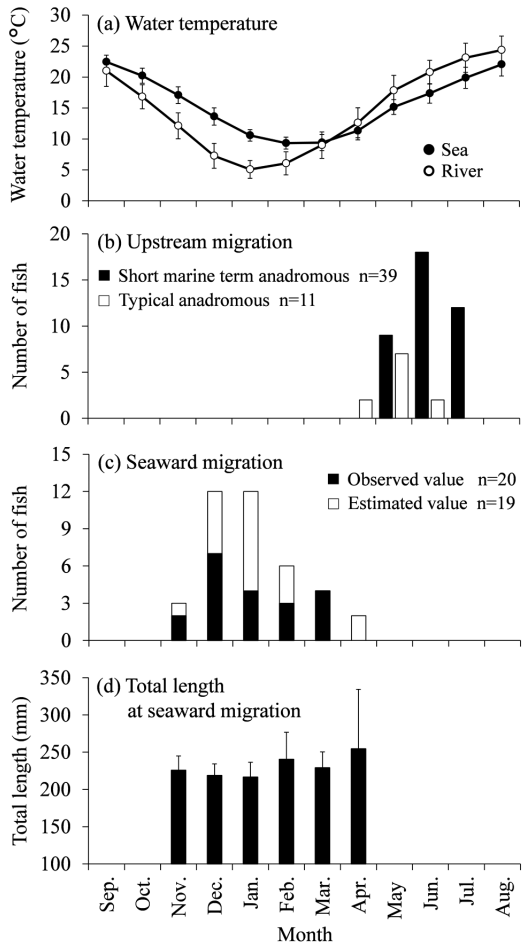

Fig. 7. Monthly changes in (a) water temperature at "Jyouhoku" in lower reach of the Naka River (open circles) and "Nakaminato" in the sea (solid circles), (b) number of upstream migrations of short marine term anadromous (black bars) and typical anadromous forms (open bars) , (c) number of seaward migrations of short marine term anadromous form: black bars and open bars, respectively, indicate the values observed from otolith daily ages and the values estimated from regressions, and (d) average of estimated total length in short marine term anadromous form. Error bars indicate standard deviation.

7d)．降海した個体が最も多く出現した 12–1 月の全長は，218 ± 17 mm（178–252 mm，n = 24）であった（Fig. 7c, d）．

考　　察

耳石 Sr:Ca 比の変動要因　生息環境水中の微量元素は，耳石に取り込まれ生涯にわたり蓄積保存される（新井，2007）．耳石中の微量元素の中でも Sr は濃度も高く，さらに環境水中の Sr 濃度，あるいは塩分や水温などの変化に応じてその濃度も変化することが知られている（Campana, 1999；新井，2002，2007）．とりわけ，生活史の中で海水と淡水との行き来をする通し回遊魚では，その移動に際して耳石の Sr 濃度あるいは Sr:Ca 比が顕著に変化する（新井，2007）．この変化は個体の回遊行動に良く合致し，これを利用することで個体の回遊履歴を再構築することができることから，両側回遊性のアユ（Otake and Uchida, 1998）やヨシノボリ属魚類（Tsunagawa and Arai, 2011），降河回遊性のウナギ属魚類（Arai et al., 2003a；Chino and Arai, 2010）のほか，遡河回遊性のニジマス（Kalish, 1990），サケ（Rieman et al., 1994），ベニザケ（春日井ほか，2014）など多種多様な回遊魚の生活履歴の構築に活用されてきた．サクラマスやヤマメ（Arai and Tsukamoto, 1998；新井ほか，2014；Kasugai et al., 2014），同属亜種のサツキマスやアマゴ（海野ほか，2001）についても，耳石中の Sr:Ca 比の変化を基に，個体の回遊履歴を推定できることが報告されている．既往の研究と同様に，那珂川で採捕されたヤマメとサクラマスの耳石中の Sr:Ca 比は，降海型サクラマスで観察される耳石縁辺域における高い Sr:Ca 比を示す個体のほか，河川残留型ヤマメで観察される耳石中心から縁辺まで一貫して低値を示す個体が観察された．那珂川に生息するシマヨシノボリやオオヨシノボリ，天然アユの耳石中の Sr:Ca 比は，耳石中心域で高値を示した後，縁辺域にかけて一貫して低値を示し，両側回遊性の生活史の特徴を明確に示したことが報告されている（Tsunagawa and Arai, 2008, 2011；綱川，未発表）．本研究においても，

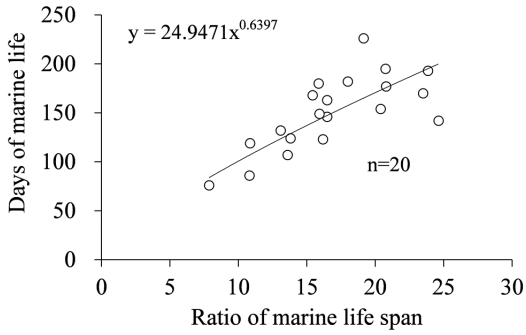

Fig. 8. Allometric relationship between the marine life span (%) and days of marine life in short marine term anadromous form (n = 20) of *Oncorhynchus masou*. Marine life span (%) = (width of high Sr:Ca ratio in otolith edge) / (scan width of EPMA analysis) × 100.

那珂川に生息するヤマメとサクラマスの耳石 Sr:Ca 比の変化は，本種の生活史を十分に反映しており，回遊履歴の推定に活用可能と考えられる．ただし，河川残留型と判断した 32 個体のうち 4 個体の耳石 Sr:Ca 比は，耳石縁辺域で低値を示したものの，耳石中心付近から 470–775 μm の範囲でやや高い値を示した．このような変動パターンは，群馬県の神流湖や同県水産試験場で淡水飼育されたヤマメのほか，広島県太田川のアマゴやサツキマス，同県養魚場で淡水飼育されたアマゴ，高知県の海面養殖サツキマスでも確認されており，その原因として生息水温の低下や餌の種類，ハンドリング，卵黄吸収による親魚由来の可能性が指摘されている（Limburg，1995；海野ほか，2001；新井ほか，2014）．つまり，耳石中心付近のやや高い Sr:Ca 比の値は，環境以外の要因によるものであり，降海履歴を反映するものではないと考えられる．

回遊履歴の推定　サクラマスは，一般的に春に産卵床から浮上した稚魚が 1–2 年の河川生活を経て春に川を降り，約 1 年間の海洋生活を過ごした後，春に川を遡上して満 3 歳となる秋に産卵し死亡する（眞山・木村，2002；木曾，2014）．北海道のサクラマスの海洋生活期間は，幼稚魚標識放流・再捕試験から 1 年間であることが確認されており（眞山，1992），東北・北陸日本海側および東北太平洋側の河川に遡上するサクラマスも鱗を用いた年齢査定の結果から，北海道同様に 1 年間であることが報告されている（木曾，2014；佐藤・渋谷，2015）．那珂川においても，海洋生活期間が約 1 年間である全長 466–630 mm の長期降海型サクラマスが 11 個体確認され，その降海時期は 2 個体のみでしか特定できなかったものの，いずれも 3 月であり，富山県庄川の 3–4 月（田子，1993），秋田県米代川の 4 月（佐藤，2008），宮城県北上川での 4–5 月（木曾，2014）と同様に春であった．また，降海時の年齢は 1 歳で，推定された降海全長は 163–262 mm（平均 218 mm）であった．つまり，那珂川の長期降海型サクラマスは，産卵からおおよそ 1 年半を河川で過ごし，全長 163–262 mm（平均 218 mm）に成長した春に降海し，約 1 年間の海洋生活を過ごした春に河川に遡上し，満 3 歳となる秋に産卵し死亡するものと推察される．

那珂川には，これらの長期降海型サクラマスに加え，全長 313–512 mm と中型で海洋生活期間が平均 5ヶ月間（2.5–7.5ヶ月の範囲）と短い，短期降海型のサクラマスが存在する可能性が示された．短期降海型サクラマスの遡上時期は 5–7 月と推定され，長期降海型サクラマスの 4–6 月よりも 1ヶ月ほど遅く，その時期の河川水温や海水温も平均 15.2–23.1°C の範囲と長期降海型サクラマスの平均 11.3–20.8°C よりも高水温期に遡上していることがわかった．北海道や東北地方のサクラマスは，降海後にオホーツク海で越夏し，その後，津軽海峡東部周辺や福井県以北の日本海ないしは宮城県以北の太平洋で越冬することが知られており（木曾，2014；佐藤・渋谷，2015），好適水温とされる 6–16°C（海洋生物環境研究所，2012）の範囲を回遊しているものと考えられる．しかし，短期降海型サクラマスの遡上時水温はこれらの知見よりも高く，むしろ海洋生活期間が 5ヶ月程度とされる広島県太田川のサツキマス（海野ほか，2001）に近いことは興味深い．茨城県沿岸海域は親潮と黒潮が交わる海域であり，2–4 月頃に黒潮の影響が強まることで海水温が高くなる．それゆえ，那珂川に遡上するサクラマスは，北海道や東北地方のサクラマスに比べ，高水温に対する適応範囲が広いと考えられる．

短期降海型サクラマスの降海時期と降海全長を月別に集計したところ，11–4 月に降海した個体が出現し，12–1 月に降海した個体は全体の 61.5%（24/39 個体）に及んだ．降海全長は，長期降海型サクラマスと同様に 178–311 mm（平均 227 mm）であり，サツキマスの降海体長 160–300 mm にきわめて近い（中野ほか，2002）．また，降海全長は月間で差が見られなかったことから，那珂川におけるスモルト魚は，全長 220 mm 前後に達した時期に降海していることが示唆された．サクラマス幼魚のスモルト化の引き金を引く日長時間は，13 時間付近にあるとされ（河村，2012），栃木県では 8 月下旬から 9 月上旬がこの時期に相当する．つまり，那珂川に生息する短期降海型サクラマスの幼魚は，日長時間が短くなる 9 月頃にスモルト化し，全長 220 mm ほどに成長して満 1 歳となった 12–1 月に多くの個体が降海するものと推察される．また，12–1 月は河川水温が 5°C 前後に低下する一方，海水温は 10°C 以上と温かいことから，摂餌活動を活発に行えることも降海個体数が多い要因と考えられる．このように短期降海型サクラマスの降海生態は，降海回遊の範囲が湾内およびその周辺に限られ，かつ海洋生活期間も約 5ヶ月間とされる同属亜種のサツキマスに酷似するものと考えられる（海野ほか，2001）．本研究にお

ける那珂川産の長期降海型サクラマスの降海後の回遊経路は明らかではないが，オホーツク海まで約 1 年間の回遊を行う一般的なサクラマスに比べれば，短期降海型サクラマスの回遊範囲は，サツキマス同様に沿岸域の狭い範囲に限られるものと推察される．

海洋生活期間が 1 年に満たないサクラマスとしては，国内の天然河川集団では報告例のないジャックのほか（Tsiger et al., 1994；Tamate and Maekawa, 2000；下田，2001），サツキマスと同様に短期間の海洋生活を送り，かつ回遊範囲が沿岸域に限られる小型のサクラマスの存在が予想されているが（木曾・小坂，1988；木曾，2014），今回の短期降海型サクラマスは 85.7%（36/42 個体）が雌であることから，ジャックではなく，後者のサクラマスに区分されると考えられる．鉾碕・根本（2016）は，九頭竜川産サクラマスにおいて耳石 Sr:Ca 比分析を行い，海洋生活期を表す Sr:Ca 比の高値を示した範囲が全分析距離の 10.6–21.1% と著しく短い全長 275–420 mm の小型のサクラマスが存在すること（全長 425–700 mm の大型のサクラマスでは 36.2–50.2% と比率が高い），その遡上時期は大型の 3–4 月に比べて 1ヶ月遅い 5 月であることを報告している．また，東京湾（旧江戸川・荒川河口，三枚州，羽田沖）および多摩川で 5–6 月に採捕された全長 330–460 mm のサクラマス，宮城県小泉川に 7 月に遡上した尾叉長 301–350 mm のサクラマスは，鱗による年齢査定の結果，海洋帯に年輪が観察されない孵化後 1 年半を経過した個体であったことが報告されている（東京都水産試験場，1995；木曾，2014）．サケ科の他種や養殖ヤマメでは 5 月に油球期の卵をもつ個体はその年に産卵するとされ（石田ほか，1961；隆島，1986），12–3 月に採捕された接岸・索餌回遊期のサクラマス（満 2 歳）でも卵巣が油球期または第一次卵黄球期の初期を示すことが報告されているが（広井，1984），宮城県牡鹿半島周辺海域で採捕されたサクラマス幼魚においても 4 月上旬から卵巣の発達段階が油球期を示す個体が確認されている（木曾・小坂，1988）．これらの知見は，いずれも海洋生活期間の短い短期降海型サクラマスの存在を示唆するものであり，本研究の結果を支持する．一方で，幼稚魚標識放流・再捕試験の結果に加え，耳石や鱗の年齢表示に基づき海洋生活期間が 1 年であることが明白なサクラマスであっても，回帰時の尾叉長が 50 cm 未満という個体群も北海道や東北・北陸地方において数多く知られており（Tamate, 2012；佐藤・渋谷，2015；Tamate, 2015），とりわけ北海道北部のシモナエフトロ川，風裂布川，中西部の厚田川，濃昼川，毘砂別川，千歳川，新潟県加治川では尾叉長 30 cm 台のサクラマスが報告されている（小池ほか，1992；今井ほか，2010；Yamamoto and Kitanishi, 2012；Morita et al., 2014）．つまり，那珂川で短期降海型サクラマスと判断された個体においても，実際には海洋生活期間が 1 年間であったにも関わらず，海洋での成長が著しく悪かったために小型となり，耳石の微細輪紋が日周性をもって形成されていなかった可能性も考えられる．本研究では，耳石の微量元素組成による回遊履歴の解析に加え，鱗による年齢査定や耳石日周輪解析といった現時点で成し得る最良の手法を用いることでサクラマスの詳細な生活史の構築を試みた．しかし，加藤（1970）や大熊・眞山（1985）および加藤（1990）が指摘しているように 1 年間の海洋生活を過ごしたサクラマスであっても鱗の海洋帯に年輪が形成されない個体がいることや，成魚における耳石微細輪紋の日周性について検証されていない状況下では，短期降海型サクラマスの存在を証明することは難しい．今後，これらの齢形成に関する妥当性の検証に加え，那珂川において秋から春にかけてのスモルト魚のサイズ組成や形態的な特徴（相分化）を調査することで降海時期や降海サイズの裏付けをとるとともに，全長 22 cm ほどのスモルト 1 年魚を作出して冬期に標識放流し，その回帰時期と耳石の微量元素組成から海洋生活期間を明らかにするなど，短期降海型サクラマスの存在証明および詳細な生活史の解明に向けて多角的なアプローチが必要と考えられる．

さらに，短期降海型サクラマスは，その生活史がサツキマスに酷似することから，サツキマスとの交雑魚である可能性も否定できない．サクラマスは，一般的に体側に朱点がないことでサツキマスと区別できることが知られているが（中野ほか，2002），その交雑魚には朱点を有さない個体が出現することも報告されている（茂木ほか，1975；Yamazaki et al., 2005）．サクラマス河川として有名な本州日本海側の富山県神通川では，アマゴの人為的放流の影響により，サツキマスあるいはサツキマスとの交雑魚である，海洋生活期間が短いと推測される小型個体の生息が明らかにされている（田子，2002；Yamazaki et al., 2005；北西ほか，2017）．日本海側におけるサツキマスの生息は，九頭竜川上流域のダム湖とその流入河川において

も確認されており（加藤，2003），鉾碕・根本（2016）が報告している小型のサクラマスは，その生活史の特徴からサツキマスあるいはサツキマスとの交雑魚である可能性も考えられる．那珂川では，渓流魚の解禁である 3 月にあわせてヤマメ成魚の放流が本流域および支流において実施されているが，過去には那珂川上流部の支流においてアマゴが放流（放流年代や放流量，産地等の情報は不明）されており，現在でもアマゴの生息が確認される水域がある．本研究で解析した那珂川の降海型サクラマスおよび河川残留型ヤマメの中には，朱点を有する個体は 1 個体も確認できなかったが，那珂川水系にアマゴが生息する水域がある以上，短期降海型サクラマスがサツキマス（アマゴ）との交雑魚でないとは断定できない．まずは，那珂川水系における過去のアマゴの放流実態や現在の生息状況を把握するとともに，短期降海型サクラマスをはじめとする降海型サクラマスがアマゴと交雑しているのかどうかを遺伝的側面から解明することも今後の課題である．

謝　　辞

耳石微量元素分析に際し，電子線プローブマイクロアナライザーの使用についてご指導くださった東京大学大気海洋研究所共同利用共同研究推進センター小川展弘氏並びに国際沿岸海洋研究センター天野伶氏に深謝します．那珂川産サクラマスを快くご提供くださった米竹博教氏，和久茂氏，小山敏弘氏，髙尾昌一氏，武田維倫氏，髙木優也氏，耳石研磨器を作成くださった小堀功男氏，耳石の切片試料作成にご協力いただいた鈴木和美氏，橋本知恵氏，福田小百合氏，鱗による年齢査定方法についてご教示くださった国立研究開発法人水産研究・教育機構北海道区水産研究所の大熊一正氏に心から感謝します．

本研究は東京大学大気海洋研究所共同利用研究（受付番号 145，2016）として行われた．

引 用 文 献

新井崇臣．2002．魚類の回遊履歴：解析手法の現状と課題．魚類学雑誌，49: 1–23.

新井崇臣．2007．耳石が解き明かす魚類の生活史と回遊．日本水産学会誌，73: 652–655.

Arai, T. and K. Tsukamoto. 1998. Application of otolith Sr:Ca ratios to estimate the migratory history of masu salmon, *Oncorhynchus masou*. Ichthyol. Res., 45: 309–313.

Arai, T., A. Kotake, M. Ohji, N. Miyazaki and K. Tsukamoto. 2003a. Migratory history and habitat use of Japanese eel *Anguilla japonica* in the Sanriku Coast of Japan. Fish. Sci., 69: 813–818.

Arai, T., A. Goto and N. Miyazaki. 2003b. Migratory history of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus*. Ichthyol. Res., 50: 9–14.

新井　肇・神澤裕平・清水延浩・松岡栄一・海野徹也．2014．利根川で釣獲された大型ヤマメの耳石微量元素分析．群馬県水産試験場研究報告，20: 22–28.

Campana, S. E. 1999. Chemistry and composition of fish otolith: pathways, mechanisms and applications. Mar. Ecol. Prog. Ser., 188: 263–297.

Chino, N. and T. Arai. 2010. Migratory history of the giant mottled eel (*Anguilla marmorata*) in the Bonin Islands of Japan. Ecol. Fresh. Fish., 19: 19–25.

広井　修．1984．サクラマス親魚の育成技術．昭和 58 年度マリーンランチング計画．プログレス・レポート．サクラマス（4）．北海道さけますふ化場，120–128.

鉾碕有紀・根本　茂．2016．九頭竜川「サクラマス」の生態系および生息環境保全による資源安定化．耳石分析による海洋生活史（時期，期間）の解明．福井県水産試験場報告，27: 121–122.

藤原　真・青山智哉・小山達也・大久保進一・伊藤敏穂．2004．後志管内の河川へ放流した 1 ＋スモルトの回遊特性．魚と水，40: 34–35.

茨城県水産試験場．2017．定着性資源部那珂湊（平磯地先）定地水温．http://www.pref.ibaraki.jp/nourinsuisan/suishi/teichaku/wt/hiraisoteichi-wt-top.html（参照 2017-4-7）.

今井　智・大本謙一・高橋昌也・宮本幸太・小野郁夫・大熊一正．2010．北海道千歳川に遡上するサクラマス産卵親魚の由来と移動様式．日本水産学会誌，76: 652–657.

石田力一・高木健治・有田節子．1961．北洋べにさけとしろさけの成熟と未成魚の識別基準について．北太平洋漁業国際委員会研究報告，5: 23–39.

石崎大介・大竹二雄・佐藤達也・淀　太我・吉岡　基・柏木正章．2009．耳石微量元素分析を用いた三重県加茂川におけるウグイの回遊履歴の推定．日本水産学会誌，75: 419–424.

伊藤外夫・石田行正．1998．鱗相によるさけ・ます類の種の同定と年齢査定．遠洋水産研究所研究報告，35: 131–154.

海洋生物環境研究所．2012．経済産業省原子力安全・保安院委託．平成 23 年度火力・原子力関係環境審査調査（遡河性魚類温排水行動影響調査）報告書．85 pp.

Kalish, J. M. 1990. Use of otolith microchemistry to distinguish progeny of sympatric anadromous and non-anadromous salmonids. Fish. Bull., 88: 657–666.

春日井潔・隼野寛史・眞野修一・渡辺智治・吉川朋子・斎藤真美・脇元理恵．2014．耳石微量元素から推定した屈斜路湖に生息する湖沼型ベニザケの降海遡上履歴（短報）．北海道水産試験場研究報告 , 86: 145–149.

Kasugai, K., H. Hayano, S. Mano, T. Watanabe, T. Yoshikawa, M. Saito, R. Wakimoto and K. Sugiwaka. 2014. Preliminary study of migration history estimated from otolith Sr:Ca ratios of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in Lake Kussharo. Ichthyol. Res., 61: 178–182.

加藤文男．1990．福井県の水域にみられるサクラマスの生活史に関する 2, 3 の知見．日本海域研究所報告 , 22: 153–172.

加藤文男．2003．九頭竜川上流域のダム湖とその流入河川で獲れたサツキマス．福井市自然史博物館研究報告，50: 37–40.

加藤　守．1970．サクラマス成魚の鱗による年令査定上の問題点に関する 2，3 の検討．日本海区水産研究所研究報告，22: 15–29.

河村　博．2012．サクラマス *Oncorhynchus masou masou* のスモルト化に関する生理生態学的研究およびその増殖事業への応用（学位論文）．北海道水産試験場研究報告 , 81: 57–116.

木曾克裕．2014．二つの顔をもつ魚サクラマス　川に残る‘山女魚’か海に降る‘鱒’か．その謎にせまる！成山堂書店，東京．186 pp.

木曾克裕・小坂　淳．1988．牡鹿半島周辺海域における海洋生活初期サクラマスの卵巣発達．日本水産学会誌，54: 1681–1686.

北西　滋・向井貴彦・山本俊昭・田子泰彦・尾田昌紀．2017．サクラマス自然分布域におけるサツキマスによる遺伝的撹乱．日本水産学会誌，83: 400–402.

小池利通・塚本勝巳・関　泰夫・大矢真知子・星野正邦．1992．加治川における耳石標識サクラマスの回帰について．新潟県内水面水産試験場調査研究報告，18: 38–44.

国土交通省．2017．那珂川常北観測所．水文水質データベース．http://www1.river.go.jp/cgi-bin/SrchWquaData.exe?ID=403021283322090&KIND=5&PAGE=0（参照 2017-4-7）.

Limburg, K. E. 1995. Otolith strontium traces environmental history of subyearling American shad *Alosa sapidissima*. Mar. Ecol. Prog. Ser., 119: 25–35.

眞山　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: 11–56.

眞山　紘・木村清朗．2002．サクラマス・ヤマメ．川那部浩哉・水野信彦・細谷和海（編），pp. 156–168．日本の淡水魚．山と渓谷社，東京．

宮腰靖之．2006．北海道におけるサクラマスの放流効果および資源評価に関する研究．北海道水産孵化場研究報告，60: 1–64.

Morita, K., T. Tamate, M. Kuroki and T. Nagasawa. 2014. Temperature-dependent variation in alternative migratory tactics and its implications for fitness and population dynamics in a salmonid fish. J. Anim. Ecol., 83: 1268–1278.

茂木　博・本荘鉄夫・立川　亘．1975．ヤマメとアマゴの交雑について –I．交雑種 F1 の形質．岐阜県水産試験場研究報告，20: 55–60.

中野　繁・田口茂男・柴田勇治・古川哲夫．2002．サツキマス・アマゴ．川那部浩哉・水野信彦・細谷和海（編），pp. 169–179．日本の淡水魚．山と渓谷社，東京．

西村　明・畑山　誠．1992．サクラマス仔稚魚における日周輪形成．北海道水産孵化場研究報告，46: 9–16.

農林水産省．2015．2013 年漁業センサス結果の概要（確定値）：http://www.maff.go.jp/j/tokei/census/fc/2013/kekkano_gaiyou.html（参照 2017-3-29）.

大熊一正．1991．サクラマス魚体各部位の鱗形質の相違と鱗の発現．北海道さけ・ますふ化場研究報告，45: 35–46.

大熊一正．2002．サクラマス．さけ・ます資源管理センターニュース，8: 11–14.

大熊一正・眞山　紘 . 1985. サクラマスの成長と鱗相に関する研究 2．1982 年に回帰したスモルト放流魚の鱗相と成長．北海道さけ・ますふ化場研究報告，39: 17–25.

Otake, T. and K. Uchida. 1998. Application of Otolith Microchemistry for Distinguishing between Amphidromous and Non-amphidromous Stocked Ayu, *Plecoglossus altivelis*. Fish. Sci., 64: 517–521.

Rieman, R. E., D. L. Myers and R. L. Nielsen. 1994. Use of otolith microchemistry to discriminate *Oncorhynchus nerka* of resident and anadromous origin. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 51: 68–77.

酒井忠幸・横塚哲也．2017．那珂川アユ漁獲量調査．栃木県水産試験場研究報告，60: 22–24.

佐藤正人．2008．河川生態系評価事業．資源動態モニタリング調査．平成 18 年度サケ・マス資源管理推進事業報告書，53–112.

佐藤正人・渋谷和治．2015．米代川から放流されたサクラマスの回遊経路の推定，成長速度および回帰魚の母川選択率．Aquacult. Sci., 63: 283–290.

下田和孝．2001．サクラマスのジャックの分岐に関わる成長および雄親の生活型の影響．北海道立水産孵化場研究報告，55: 13–17.

隆島史夫．1986．ヤマメ卵巣卵数の周年変化．日本水産学会誌，52: 231–237.

田子泰彦．1993．庄川へ放流したサクラマス降海幼魚の大きさと降海時期．富山県水産試験場研究報告，4: 41–52.

田子泰彦．2002．サクラマス生息域である神通川へのサツキマスの出現．水産増殖，50: 137–142.

Tamate, T. 2012. A concise review of geographic variation in adult body size in anadromous masu salmon,

Oncorhynchus masou. Environ. Biol. Fish., 94: 527–532.

Tamate, T. 2015. Interpopulation comparison of sex-biased mortality and sexual size dimorphism in sea-run masu salmon, *Oncorhynchus masou*. Zool. Sci., 32: 364–371.

Tamate, T. and K. Maekawa. 2000. Life cycle of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in Shumarinai Lake, northern Hokkaido, Japan. Eur. J. For. Res., 1: 39–42.

栃木県水産試験場．2017．サクラマス・本流ヤマメ・戻りヤマメ情報：http://www.pref.tochigi.lg.jp/g65/sakuramasu.html（参照 2017-3-28）．

東京都水産試験場．1995．東京湾及びその流入河川におけるサクラマスの復活．平成 5 年度事業報告．東京都水産試験場，374: 6.

Tsiger, V. V., V. I. Skirin, N. I. Krupyanko, K. A. Kashkin and A. Y. Semenchenko.1994. Life history forms of male masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in South Primor'e, Russia. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 51: 197–208.

Tsukamoto, K., Y. Seki, T. Oba, M. Oya and M. Iwahashi. 1989. Application of otolith to migration study of salmonids. Physiol. Ecol. Jpn., 1: 119–140.

Tsunagawa, T. and T. Arai. 2008. Flexible migration of Japanese freshwater gobies *Rhinogobius* spp. as revealed by otolith Sr:Ca ratios. J. Fish. Biol., 73: 2421–2433.

Tsunagawa, T. and T. Arai. 2011. Migratory history of the freshwater goby *Rhinogobius* sp. CB in Japan. Ecol. Fresh. Fish., 20: 33–41.

海野徹也・清家　暁・大竹二雄・西山文隆・柴田恭宏・中川平介．2001．耳石微量元素分析による広島県太田川サツキマスの回遊履歴の推定．日本水産学会誌，67: 647–657.

Yamamoto, T. and S. Kitanishi. 2012. Variable incidences and morphological characteristics of female masu salmon *Oncorhynchus masou* with growth hormone pseudogene. J. Fish. Biol., 80: 378–386.

Yamazaki, Y., Shimada, N. and Y. Tago. 2005. Detection of hybrids between masu salmon *Oncorhynchus masou masou* and amago salmon *O. m. ishikawae* occurred in the Jinzu River using a random amplified polymorphic DNA technique. Fish. Sci., 71: 320–326.