

## 鱗解析によるサケ幼魚の成長速度の計算法

福若雅章・帰山雅秀

〒062 札幌市豊平区中の島2-2 水産庁北海道さけ・ますふ化場調査課

### A Back-Calculation Method for Estimating Individual Growth of Juvenile Chum Salmon by Scale Analysis

Masa-aki Fukuwaka and Masahide Kaeriyama

Research Division, Hokkaido Salmon Hatchery, Fisheries Agency of Japan,  
2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062, Japan

*Abstract.*—We proposed a back-calculation method to estimate individual growth of juvenile chum salmon during their early ocean life. Scale pattern was examined for marked juvenile chum salmon reared at a hatchery and those recaptured in the coastal water. The interval of scale circuli decreased during the rearing period, while it increased during the coastal-migrating period. A check appeared on the scales just after release. Thus, the individual growth rate could be estimated by using the individual fork length at release back-calculated from the scale radius of check. Ricker's (1992) modified Fraser-Lee method was appropriate to the back-calculation of juvenile chum salmon using scale analysis. The individual growth rate of coastal-migrating chum salmon estimated by this method ranged from 0.0106 to 0.0173, which was equivalent to the value (0.0100-0.0242) estimated from fish size at release.

#### はじめに

野外での動物の成長速度を求める方法には、同時出生群を連続的に採集しそのサイズ組成の変化を追跡する連続採集法、齢形質が体サイズを反映することを利用した back-calculation 法および標識放流時と再捕時の体サイズの差を計測する標識再捕法などがある。方法によって得られる成長速度の性質は異なり、集団内の多数の個体の成長をひとまとめにして追跡すると集団の平均値としての平均成長が得られ、個体別に追跡すると個成長が得られる(清水 1957)。連続採集法を用いると集団の追跡になるので平均成長が得られ、back-calculation 法を用いると個体の追跡も可能なので個成長が得られる。標識再捕法には個体識別のできる個体マーキング法と集団識別のみのグループ・マーキング法の2種類があり、前者では個成長が得られ、後者では平均成長が得られる。

野外において実際に成長速度を測定する際には、用い

る方法によって特定の制約がある。沿岸域のサケ幼魚の成長速度を計測する場合、連続採集法では同時出生群を連続して追跡することが難しい。閉鎖的な水域では採集標本が同時出生群とみなすことができる場合もあり、このときは採集標本のサイズ分布の経時的変化から成長速度が計測されている(Murphy et al., 1988)。しかし開放水域では他の水域からの移入があるので採集標本は単一の同時出生群とみなすことができない。この場合、採集標本のサイズ分布から同時出生群を分離しなければならない(入江・中村 1985)。Back-calculation 法では、用いる齢形質が周期的に形成されることとそれが体成長を反映することをあらかじめ検証しなければならない。サケ幼魚においては耳石の日輪を用いた成長速度の計測の可能性はすでに検証されている(Volk et al., 1984)。

これまで多くの場合、サケ幼魚の成長速度は鱗切除(小林・阿部 1977; 帰山 1986; Pearcy et al., 1989)や体組織への微量元素Euの蓄積(真山他 1982)、体内への染色物の挿入(Healey, 1979)などのグループ・マーキングを用いて求められている。この場合、標識群の放流時の

サイズ組成のばらつきが極めて小さく明らかに集団全体を代表する場合にのみ、その後の個体別の成長速度が得られると考えられている(真山他 1982)。

サケ属魚類の幼魚期においては個体群内に個体サイズのばらつきがある場合、体サイズの大きい個体はより小さい個体にくらべ死亡率が低いことが報告されている(Parker, 1971; Healey, 1982; Hargreaves and LeBrasseur, 1986; Ward et al., 1989; Holby et al., 1990)。またサケ幼魚においては同時期に放流あるいは沿岸域に滞泳している個体の中でも、体サイズがより大きな(あるいは発育段階の進んだ)個体は体サイズの小さな個体に比べより早期に沖合移動や北上移動を始めることも知られている(シェルシネフ 1970; 真山他 1982; 梶山 1986; Percy et al., 1989; 入江 1990)。このようなサイズ依存的な死亡や移動があった場合、採集された標本のサイズ組成に偏りがあるため連続採集法で得られた平均成長は実際の体成長を反映しない(Murphy et al., 1988; Percy et al., 1989)。またグループ・マーキング法を用いても、放流時の体サイズ組成のばらつきが大きく、さらにサイズ依存的な死亡や移動があった場合には、得られた平均成長速度には偏りが生じる。

従って、実際の体成長パターンを明らかにするために個成長速度を求める必要がある。そこで筆者らはサケ幼魚の沿岸生活期における個体別の成長速度を得るため、標識再捕された個体の鱗相から放流サイズを推定し、成長速度を計算する方法について検討した。

### 材料と方法

**供試魚** 富山県庄川養魚場で飼育、両腹鰭を切除し、1993年4月5日に庄川へ放流したサケ標識幼魚を材料として用いた。庄川は富山湾に流入し、庄川養魚場は庄川の河口より約10 km上流に位置する。

放流以前(3月29日)に採集した30個体および放流時(4月5日)に採集した173個体を10%フォルマリンで固定後、尾叉長を計測し、背鰭後端から尻鰭前端の間の側線付近より採鱗を行った。

再捕個体は本州北部日本海沿岸域で再捕された両腹鰭切除標識個体を用いた。得られた標本は10%フォルマリンで固定後、適正な部位より採鱗できる個体について尾叉長を計測し採鱗を行った。

**鱗相分析** 得られた鱗は他の組織を取り除いたのち、グリセリン・ジェリー液で封入しプレバート標本とした。プレバートより鱗径とcirculi間隔を鱗の中心から最長軸に沿ってそれぞれ計測した。

放流時の標本24個体と沿岸域で再捕された標本37個

体のcirculi間隔の増減のパターンを調べた。鱗の中心から1本目のcirculusまでの距離は他のcirculi間隔よりはるかに大きいので分析より省いた。個体の成長にもなるcirculi間隔の増減の傾向を見るため、中心からのcirculi数とcirculi間隔との相関係数を求めた。個体の成長にもなるcirculi間隔の変化のパターンを明らかにするため、3項単純移動平均を用いて増減の変動を平滑化した。本来単純移動平均ではデータの両端は欠項となるが、ここでは両端の項を2項の平均値として計算した。移動平均の最初の項(第1-2 circuli間隔と第2-3 circuli間隔の2項平均値)は第1-2 circuli間隔が単独で大きく影響するので集計の際に無視した。

さらに沿岸再捕個体では鱗にみられるcirculi間隔の狭い部分(check; Bilton and Robins, 1971a)を検出し、フォーカスの中心からこのcheckまでのcirculi間隔の積算値をcheck形成時の鱗径とした。

**Back-calculation** 3月29日の放流以前の採集群30個体と4月5日の放流時採集群24個体、採鱗できた37個体の再捕魚の尾叉長と鱗径の関係からRicker (1973)の幾何平均回帰(GMR: geometric mean regression)を計算した。これを用いてFraser-Lee法のRicker (1992)による変換式

$$\frac{L_i - L_p}{S_i - S_p} = \frac{L_c - L_p}{S_c - S_p}$$

からcheck形成時の体長 $L_i$ を計算した。ここで、 $L_i$ はcheck形成時の体長、 $S_i$ はcheck形成時の鱗径、 $L_c$ は採集時の体長、 $S_c$ は採集時の鱗径、 $L_p$ と $S_p$ はback-calculationの基準点とするGMR上の1点の座標(体長と鱗径)を表す。このとき鱗径は鱗形成時の尾叉長は40-50 mmであるとの知見(梶山・文谷 1982; 入江 1990)に基づいて体長40 mmをGMRに代入して求めた。

さらにcheck形成は放流直後であると仮定して、放流から再捕時までの成長速度を瞬間成長係数

$$g(L) = \frac{\ln L_t - \ln L_0}{T}$$

として求めた(LeBrasseur and Parker, 1964)。ここで、 $L_t$ は再捕時の体長、 $L_0$ は放流時の体長、 $T$ は放流から再捕までの日数を示す。

### 結果

**放流群の鱗相** 放流時の尾叉長は平均59.2 mmであった。放流時の標本の体長頻度分布は52-54 mmと66-68 mmの区間に2つのモードがあり、大きな分散を持つことが示された(Fig. 1)。

放流時採集群の24個体についてcirculi数とcirculi間隔

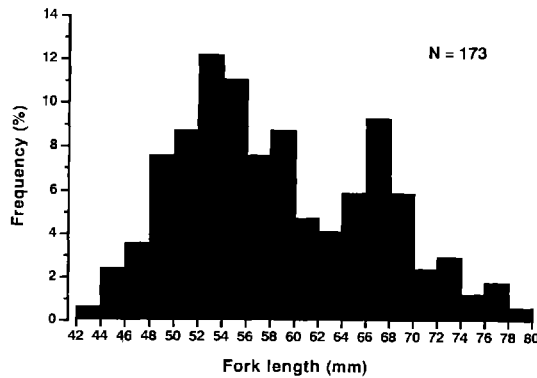


Fig. 1. Size frequency distribution of juvenile chum salmon released on April 5, 1993.

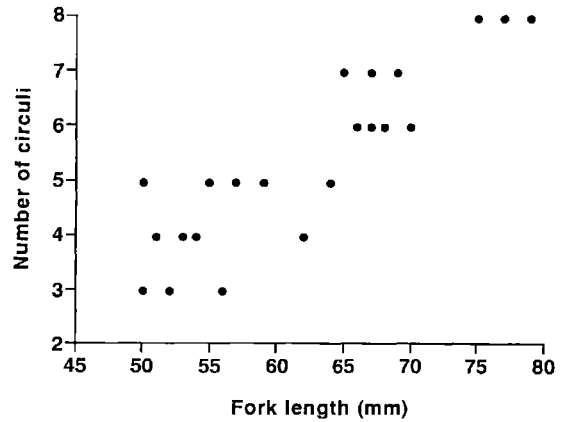


Fig. 2. Relationship between fork length and number of scale circuli in juvenile chum salmon at release.

の平均値をFig. 2とFig. 3に示した。circuli数は3本から8本までの範囲にあり、体サイズの増加にともない増加した (Fig. 2)。初生鱗の鱗径 (平均84.3  $\mu\text{m}$ ) はそれ以降のcirculi間隔よりはるかに大きい値を示し、1本目以降のcirculi間隔の平均値はcirculi数の増加にともない減少した (Fig. 3)。

Circuli間隔の増減のパターンをTable 1に示した。ここで、正の相関係数はcirculi間隔が成長にともなって増加する傾向にあり、負の相関係数は減少する傾向にあることを示す。相関係数が得られた21個体のうち、circuli間隔が減少傾向を示したものは15個体 (71%) であった。その15個体のうち、移動平均により平滑化するとcirculi間隔が単調減少するものは11個体 (52%) であった。このことは、多くの個体のcirculi間隔が放流時まで連続的に減少したことを示している。

**沿岸域で再捕された個体の鱗相** 沿岸域で再捕された個体の鱗におけるcirculi間隔の増減のパターンをTable 2に示した。Circuli間隔が減少傾向を示した個体は37個体中32個体 (86%) であった。移動平均を用いて平滑化すると、circuli間隔が単調減少を示した個体は17個体 (46%) であった。この17個体はいずれも放流から再捕までの日数が14日以下であった。移動平均により平滑化したcirculi間隔が増加する部位を持つ標本は15個体、増加傾向の標本は5個体であった。

再捕日数15日以上個体におけるcirculi間隔のパターンをFig. 4に示した。移動平均により平滑化した結果、circuli間隔が初め減少して増加に転ずる個体は8個体中5個体 (No. 1, 3-6)、いったん増加した後減少してからまた増加に転ずる個体が2個体 (No. 7, 8)、ほぼ単調に減少する個体が1個体 (No. 2) に分類された。平滑化していないcirculi間隔からは、いずれの個体においても3-7本目

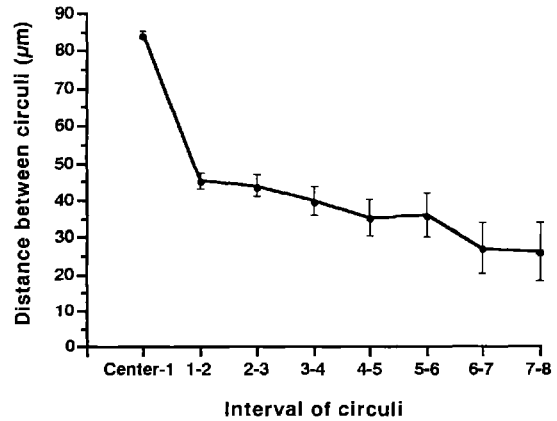


Fig. 3. Average distances between scale circuli in juvenile chum salmon at release. Vertical bars indicate 95% confidence limits.

のcirculusの部分で間隔が急激に減少したのち増加に転ずるパターンがみられた。このことから、再捕日数の長い個体においては、circuli間隔ははじめ徐々に減少し、その後増加に転ずることが示された。

放流時の鱗相とこれらのことから、標識魚の鱗のcirculi間隔は、1) 放流時までは徐々に減少し、2) 放流後に著しく減少しcheckを形成した後、3) 沿岸生活期に再び増加に転ずる場合が多いことがうかがわれる。

**Back-calculation** 体長と鱗径の関係をFig. 5に示した。これらのデータからRicker (1973) のGMR式は

$$Y = -178.7 + 7.329X$$

と計算された。ここで、Yは鱗径 ( $\mu\text{m}$ )、Xは尾叉長 (mm) を示す。前式よりRicker (1992) のFraser-Lee法の変法における基準点の座標 ( $L_p$ ,  $S_p$ ) は (40, 114) が得られた。

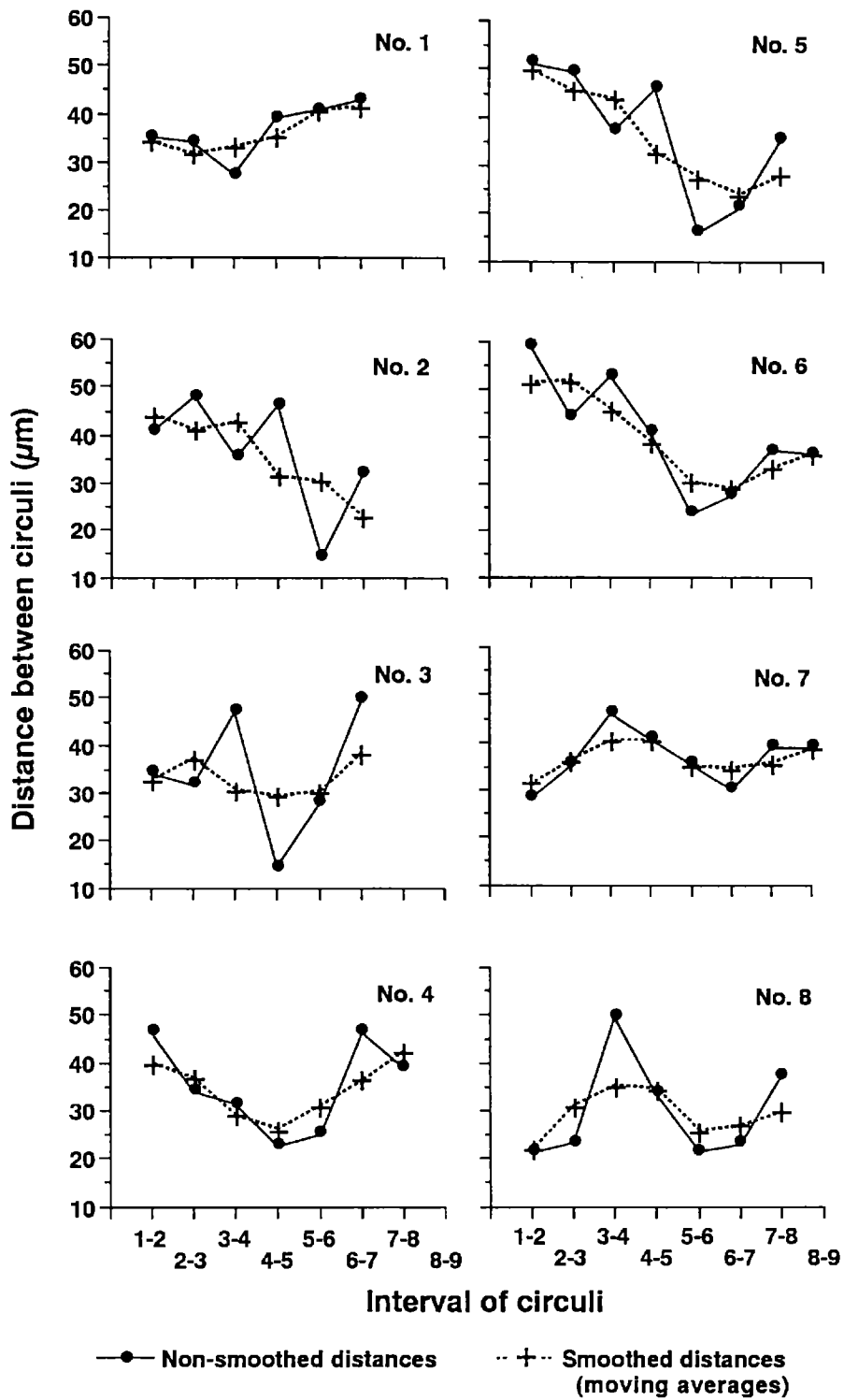


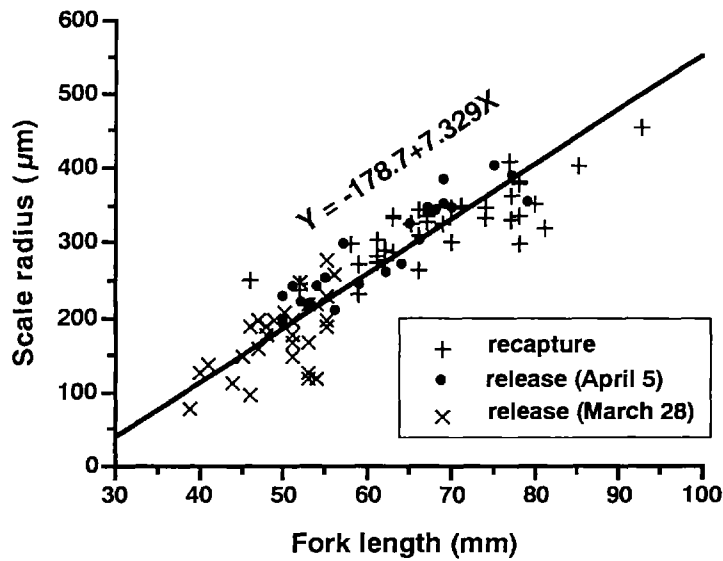
Fig. 4. Scale circuli spacing patterns in 8 juvenile chum salmon recaptured in the coastal water.

**Table 1.** Number of chum salmon by each pattern of scale circuli spacing.

Sign of correlation coefficient	Negative		Positive	
	Simple decrease	Partial decrease	Partial increase	Simple increase
Smoothed	11	4	4	2
Non-smoothed	2	13	6	0

**Table 2.** Patterns of scale circuli spacing in recaptured chum salmon in the coastal water.

Sign of correlation coefficient		Negative		Positive	
		Simple decrease	Partial decrease	Partial increase	Simple increase
Smoothed	Number of individuals	17	15	5	0
	Days after release	2-14	2-30	9-23	
Non-smoothed	Number of individuals	6	26	5	0
	Days after release	3-11	4-30	9-23	



**Fig. 5.** Relationship between fork length and scale radius in juvenile chum salmon. The linear indicates Ricker's (1973) geometric mean regression line.

**Table 3.** Scale radii, fork lengths and growth rates of 8 juvenile chum salmon recaptured in the coastal water more than 14 days after release in 1993.

Sample No.	1	2	3	4	5	6	7	8
Location of recapture	Toyama	Toyama	Yamagata	Niigata	Yamagata	Yamagata	Yamagata	Akita
Date of recapture	Apr. 20	Apr. 21	Apr. 28	May 5	Apr. 20	Apr. 28	Apr. 28	Apr. 20
Days after release	15	16	23	30	15	23	23	15
<b>Recapture</b>								
Fork length (mm)	78	74	81	80	85.1	92.7	76.8	69
Scale radius ( $\mu\text{m}$ )	301.7	335.1	321.9	353.9	404.6	455.9	411.9	326.8
Number of circuli	7	7	7	8	8	9	9	8
<b>Check formation</b>								
Number of circuli	3	5	4	4	5	5	6	5
Scale radius ( $\mu\text{m}$ )	136.3	244.7	196.9	184.5	302.1	305	277.6	211.3
<b>Back-calculated</b>								
fork length (mm)	44.5	60.1	56.3	51.8	69.2	69.4	60.2	53.3
<b>Instantaneous growth rate</b>								
From mean fork length at release	0.0184	0.0139	0.0136	0.0100	0.0242	0.0195	0.0113	0.0102
From back-calculated fork length	0.0374	0.0130	0.0158	0.0145	0.0138	0.0126	0.0106	0.0173

以上の計算結果に基づく標識魚のcheck形成時の体長をTable 3に示した。Checkの位置が放流時のcirculi数とほぼ一致すること (Fig. 2) とcheck形成時の計算体長が放流時の体長とほぼ一致すること (Fig. 1), 放流まではcirculi間隔が減少する (Table 1) がcheck形成以降のcirculi間隔は増加に転じていること (Fig. 4) から, checkが放流直後に形成されたとする事は妥当であると判断した。この仮定に基づいて計算した放流から再捕までの8個体の成長速度は, 瞬間成長係数で0.0374の1個体を除き, 0.0106から0.0173の範囲を示した (Table 3)。またこれとは別に放流時の平均尾叉長59.2 mmから計算した瞬間成長係数は平均0.0151 (範囲0.0100-0.0242) を示した (Table 3)。

### 考 察

ここでは標識魚の放流直後に形成されたと考えられるcheckを利用して個体の成長速度を計算する方法を提案したが, この方法を汎用するには常に放流直後にcheckが形成されるかどうかを確かめなければならない。魚類の鱗のcirculi間隔が極端に狭くなるcheck形成要因については, 年輪形成機構の解明の一端として研究が進められてきた。その中では水温や食物の量・質などの生息環境の変化が外的要因としてあげられている (小林 1961; Bilton and Robins, 1971a, b; 池田他 1974a, b)。庄川養魚場から河口までの距離は約10 kmと短いので, 観察した標識魚は放流後まもなく降海したと考えられ, 淡水中で

の人工飼育環境から沿岸域の生息環境へと大きな環境変化を放流直後に短時間に経験したとみなすことができる。これらのことから, checkは放流直後の大きな環境変化によって形成されたと考えられる。

標識放流群の多くの個体において, 放流まではcirculi間隔が漸減し, 放流直後にcheckを形成した後circuli間隔は増加に転ずることを示した。circuli間隔の連続的な変化は体成長との関連があり, 体成長速度が大きいほどcirculi間隔は広くなることが報告されている (Bilton, 1975; Fisher and Percy, 1990)。またSchwartzberg and Fryer (1993) はふ化場産魚の鱗には顕著な成長停滞が観察されないと述べ, 鱗相からふ化場産魚と天然魚との判別が可能であることを示した。circuli間隔が漸減していた結果から, 放流以前の飼育期間中に徐々に成長速度は低くなっていったと考えられる。

ここではback-calculationの方法としてRicker (1992) によるFraser-Lee法の変法を用いた。通常Fraser-Lee法では鱗径に対する体長の直線回帰式の切片がback-calculationの基準点として用いられているが, これは誤用であり体長に対する鱗径の回帰直線の体長軸とぶつかる座標を用いるべきであるとされている。またWhitney-Carlander法は鱗径にたいする体長の回帰直線が鱗径軸とぶつかる座標を基準点としている (Francis, 1990)。これらに対し, Ricker (1992) は個体毎の体長-鱗径関係のデータの中央軸となるGMRを回帰直線として使用し, 基準点はこの直線上の座標を選択することを提案してい

る。なお、ここには基準点を選択する方法は特定されていない。このback-calculation式とほぼ等値の式はBelding (1934) によって提案され、その中で基準点は鱗形成時の体長と鱗径とされている。近年になってこれと同様の提案が、鱗に関してはSmale and Taylor (1987) によって示され、耳石に関してはCampana (1990) によってbiological intercept法として示されている。

標識放流群の鱗形成時の標本が得られなかったため、Ricker (1992) に従いGMR上の1点(尾叉長40 mm, 鱗径114  $\mu\text{m}$ )をback-calculationの基準点として用いた。鱗形成時の体長と鱗径に関して、久保(1949)は被鱗体長3.1-3.2 cm (胴長2.4-2.5 cm)の時に鱗の原基ができ、それから第1 circulusが形成されるまで体サイズに大きな差異はなくこの間の鱗径は0.07-0.1 mmであると述べている。また体長を尾叉長で表した例では40-50 mm付近で鱗が形成されることが報告されている(帰山・文谷 1982; Kaeriyama, 1989; 入江 1990)。観察結果からは最小39 mmを含む全ての個体が鱗を形成していた。この尾叉長39 mmの個体では第1 circulusは形成しておらず、鱗径は80  $\mu\text{m}$ であった。これらのことからback-calculationに用いた尾叉長40 mm, 鱗径114  $\mu\text{m}$ は鱗におけるbiological intercept (Campana, 1990) としてもほぼ妥当な値であると考えられる。

グループ・マーキング法で求められた沿岸域での標識魚の成長速度では、1979年石狩川放流群の0.0055-0.0126(真山他 1982)や、1981と1982年宮城県気仙沼大川放流群の平均値0.0104-0.0116および1983年宮城県北上川放流群の平均値0.0050-0.0118(帰山 1986)などがある。今回得られた成長速度は1個体(0.0374)を除き、これらの報告よりもやや大きいもののほぼ近い値が得られた。得られた7個体の成長速度が他の報告より大きくなったことの原因については、i) 計算方法による、ii) 生育沿岸環境の違い、iii) 個成長と平均成長の違いなどが考えられる。しかし、結果より放流時の平均体長から計算した成長速度もback-calculation法と同様の値の範囲となったこと(Table 3)から、ここで用いた計算方法によるズレはないと考えられる。成長速度を支配する環境要因(水温、塩分、餌など; Brett, 1979)が時期および場所により異なることが考えられる。ここでは本州北部の日本海で採集したサケ幼魚を観察したが、真山他(1982)は北海道の日本海において、帰山(1986)は本州北部の太平洋で観察を行っている。このことから今回の結果は個体をとる環境要因が他の報告と異なったため、他の結果よりやや高い成長速度が得られたことも考えられる。

得られたサケ幼魚の成長速度は個体別の成長速度であ

るが、この個成長を平均して標識放流群の平均成長とするには、標本が放流群全体を十分に反映していなければならない。しかし成長速度が得られた標本数が8個体と少なく、標本は標識放流群全体を代表していない可能性がある。さらに、ここで用いた標本はいずれも沿岸域で再捕された個体なので、体サイズの大きい個体が先に沖合移動したとすればここで得られた値は標識放流群の平均成長速度にくらべ過小評価となる。サケ幼魚は指数関数的成長パターンを取る(小林・阿部 1977; Healey, 1979; 帰山・文谷 1982)とすれば、瞬間成長係数で表した成長速度は体サイズが大きくなってでも低下しない。この条件下で、体サイズの小さい個体が大きな個体より死亡率が高いようなサイズ依存的死亡が再捕以前に起こったとすると、死亡した個体を含めた平均成長速度にくらべ得られた成長速度は過大評価となる。

ここではグループ・マーキングとback-calculationを用いて、サケ幼魚の個体別の体成長速度を求めることができた。サケ幼魚については、生息環境と成長の関連やサイズ依存的現象など成長に関連した興味深い点も多い。これらを明らかにするためには個体レベルで成長速度を比較する必要があるが、今回は個体数が少なく、それに対応する生息環境の情報も少ないため十分に検討できなかった。個体群の平均成長速度の計算や個体別成長速度の比較のためには標本数を増やすだけではなく、偏りのない標本採集・抽出法の検討や耳石を用いた詳細な個成長の分析をする必要がある。本州北部の日本海沿岸におけるサケ幼魚の成長パターンを明らかにし、それに関連する生態学的現象を解明するにはさらに今後の精査が必要である。

## 謝 辞

本研究の遂行にあたり種々のご配慮を賜り、かつ貴重な標本の提供をいただいた山形県水産試験場、鈴木裕之氏ならびに齊藤祐氏に深く感謝する。また貴重な標本を提供して下さった富山県水産試験場、若林信一氏、新潟県水産試験場、石川義美氏、秋田県水産振興センター、藤田学氏ならびに北海道さけ・ますふ化場調査課、鈴木俊哉氏に深謝の意を表す。本研究の計画から遂行に当たって数々のご助言とご協力をいただいた當場調査課、真山絃博士に謝意を表す。最後に本研究を遂行する機会を与えて下さり、数々のご協力をいただいた當場場長、下村政雄氏ならびに調査課長、広井修博士に感謝する。

### 引用文献

- Belding, D. L. (1934): Improved technical method for determining the annual growth of salmon parr by scale measurements. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **64**, 103-106.
- Bilton, H. T. (1975): Factors influencing the formation of scale characters. *Bull. Int. North Pacific Fish. Comm.*, (32), 102-108.
- Bilton, H. T., and G. L. Robins (1971a): Effect of feeding level on circulus formation on scales of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **28**, 861-868.
- Bilton, H. T., and G. L. Robins (1971b): Effects of starvation, feeding, and light period on circulus formation on scales of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **28**, 1749-1755.
- Brett, J. R. (1979): Environmental factors and growth. In *Fish Physiology*, Vol. VIII (edited by W. S. Hoar, D. J. Randall, and J. R. Brett). Academic Press, New York. pp. 599-675.
- Campana, S. E. (1990): How reliable are growth back-calculations based on otoliths? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**, 2219-2227.
- Fisher, J. P., and W. G. Pearcy (1990): Spacing of scale circuli versus growth rate in young coho salmon. *Fish. Bull.*, **88**, 637-643.
- Francis, R. I. C. C. (1990): Back-calculation of fish length: a critical review. *J. Fish Biol.*, **36**, 883-902.
- Hargreaves, N. B., and R. J. LeBrasseur (1986): Size selectivity of coho (*Oncorhynchus kisutch*) preying on juvenile chum salmon (*O. keta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 581-586.
- Healey, M. C. (1979): Detritus and juvenile salmon production in the Nanaimo Estuary: I. Production and feeding rates of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **36**, 488-496.
- Healey, M. C. (1982): Timing and relative intensity of size-selective mortality of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) during early sea life. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **39**, 952-957.
- Holtby, L. B., B. C. Andersen, and R. K. Kadowaki (1990): Importance of smolt size and early ocean growth to interannual variability in marine survival of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **47**, 2181-2194.
- 池田弥生・尾崎久雄・安田秀明 (1974a): キンギョの鱗成長に及ぼす給餌量の影響. 日水誌, **40**, 859-868.
- 池田弥生・尾崎久雄・安田秀明 (1974b): キンギョの鱗成長に対する種々の飼料の効果. 日水誌, **40**, 877-887.
- 入江隆彦 (1990): 海洋生活初期のサケ稚魚の回遊に関する生態学的研究. 西水研研報, (68), 1-142.
- 入江隆彦・中村健蔵 (1985): 海洋生活初期のサケ・マス稚魚の生態に関する研究—IV. 道東沿岸の小港におけるサケ稚魚の滞留と成長. 北水研報告, (50), 13-25.
- 帰山雅秀 (1986): サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum) の初期生活に関する生態学的研究. さけ・ますふ研報, (40), 31-92.
- Kaeriyama, M. (1989): Comparative morphology and scale formation in four species of *Oncorhynchus* during early life. *Japan. J. Ichthyol.*, **35**, 445-452.
- 帰山雅秀・文谷俊雄 (1982): サケの稚魚期から幼魚期への発育段階における形態的, 生態的特徴. 日水誌, **48**, 1537-1544.
- 小林哲夫 (1961): サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum) の年齢, 成長並びに系統に関する研究. さけ・ますふ研報, (16), 1-102.
- 小林哲夫・阿部進一 (1977): 遊楽部川におけるサケマス生態調査. 2. サケ稚魚の降海移動, 成長と標識親魚の回帰. さけ・ますふ研報, (31), 1-11.
- 久保達郎 (1949): 鱗相より見た鮭の生態 (2). 網走川, 常呂川のサケの成長. 水産孵化場試報, **4**, 79-94.
- LeBrasseur, R. J., and R. R. Parker (1964): Growth rate of central British Columbia pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **21**, 1101-1128.
- 真山紘・加藤守・関二郎・清水幾太郎 (1982): 石狩川産サケの生態調査—I. 1979年春放流稚魚の降海行動と沿岸帯での分布回遊. さけ・ますふ研報, (36), 1-17.
- Murphy, M. L., J. F. Thedinga, and K. V. Koski (1988): Size and diet of juvenile Pacific salmon during seaward migration through a small estuary in southeastern Alaska. *Fish. Bull.*, **86**, 213-222.
- Parker, R. R. (1971): Size selective predation among juvenile salmonid fishes in a British Columbia inlet. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **28**, 1503-1510.
- Pearcy, W. G., C. D. Wilson, A. W. Chung, and J. W. Chapmann (1989): Residence times, distribution, and production of juvenile chum salmon, *Oncorhynchus keta*, in Netarts Bay, Oregon. *Fish. Bull.*, **87**, 553-568.
- Ricker, W. E. (1973): Linear regressions in fishery research. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **30**, 409-434.



- Ricker, W. E. (1992): Back-calculation of fish lengths based on proportionality between scale and length increments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **49**, 1018-1026.
- Schwartzberg, M., and J. K. Fryer (1993): Identification of hatchery and naturally spawning stocks of Columbia basin spring chinook salmon by scale pattern analysis. *N. Am. J. Fish. Manage.*, **13**, 263-271.
- シェルシネフ, A. P. (1970): 間宮海峡南東沿岸水域のケタ幼魚の生物学的特性. 太平洋漁業海洋学研究所報告, **74**. (斉藤一郎訳, ソ連北洋漁業関係文献集, (95), 74-92.)
- 清水三雄 (1957): 動物の成長. 北隆館, 東京. 154 p.
- Smale, M. A., and W. W. Taylor (1987): Sources of back-calculation error in estimating growth of lake whitefish. *In Age and Growth of Fish* (edited by R. C. Summerfelt, and G. E. Hall). Iowa State University Press, Ames. pp. 189-202.
- Volk, E. C., R. C. Wissmar, C. A. Simenstad, and D. M. Eggers (1984): Relationship between otolith microstructure and the growth of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) under different prey rations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **41**, 126-133.
- Ward, B. R., P. A. Slaney, A. R. Facchin, and R. W. Land (1989): Size-biased survival in steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*): back-calculated lengths from adults' scales compared to migrating smolts at the Keough River, British Columbia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **46**, 1853-1858.