

等浸透圧環境による馴致がサケ稚魚の海水適応能に対する 効果と河川放流におよぼす影響

誌名	北海道立水産孵化場研究報告 = Scientific reports of the Hokkaido Fish Hatchery
ISSN	02866536
著者	小島, 博 岩田, 宗彦 小松, 志知子 宮本, 真人 黒川, 忠英 松原, 貞夫
巻/号	41号
掲載ページ	p. 31-38
発行年月	1986年12月

等浸透圧環境による馴致がサケ稚魚の海水適応能に
対する効果と河川放流におよぼす影響

小島 博・岩田 宗彦・小松 志知子
(北海道立水産孵化場) (東京大学海洋研究所大槌臨海研究センター)
宮本 真人・黒川 忠英・松原 貞夫
(北海道立水産孵化場) (えりも町漁業協同組合)

Effects of Preacclimation to Isotonic Environment on
Seawater Adaptability and Seaward Migration of Chum
Salmon, *Oncorhynchus keta*, Fry

Hiroshi Kojima,

(Hokkaido Fish Hatchery)

Munehico Iwata, Shichiko Komatsu,

(Otsuchi Marine Research Center, Ocean Research Institute, University of Tokyo)

Mahito Miyamoto, Tadahide Kurokawa,

(Hokkaido Fish Hatchery)

and Sadao Matsubara

(Erimo-cho Fishermen Cooperative Association)

Abstract

Improvement of seawater adaptability in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) fry, weighing 0.8-2.1 g, was examined with plasma sodium (Na) regulatory ability after various process of preacclimation with fresh water (FW), diluted seawater (DSW, 11‰ in salinity: isotonic seawater to the fry), and seawater (SW, 33-34‰). After direct transfer of chum fry (1.4 ± 0.02 g) from fresh water to seawater, the plasma Na concentrations reached the maximum (172 ± 4.3 mEq/L) after 24 hours. These fry attained at a seawater-acclimated level (150-160 mEq/L) after 48 hours. The plasma Na concentrations of fry acclimated to DSW for 24 hours reached the seawater-acclimated level without showing any peak. When these fry maintained in DSW for 24 hours, then transferred to SW, the plasma Na concentrations increased slightly after 4 hours in SW and reached at the seawater-acclimated level 9 hour after the transfer. When the fry were preacclimated in DSW and FW for 24 hours, then transferred to SW, the plasma Na concentrations were maintained at the seawater-acclimated level over 48 hours. When the fry were maintained in DSW for 24 hours, then returned to FW, the plasma Na level decreased and reached at a freshwater-adapted level of 130-150 mEq/L. Chum fry acclimated to the DSW for 8 hours in a outdoor pond were released to a

small-sized river at 300 meter from the river-mouth where there was no estuary. The plasma Na concentrations of the fry in the acclimation pond at 4 and 8 hours and of migrating fry in the river were maintained at the seawater-acclimated level. Behaviors of chum fry during the acclimation in the pond were similar to the fry in hatchery ponds. The major school of fry migrated downstream within 10 minutes and reached to ocean. The present results suggest that the preacclimation of chum salmon fry with the diluted seawater is effective to improve their seawater adaptability.

近年のサケ回帰量の増大は、本邦北海道および岩手県を中心として著しいものがあるが、依然として停滞している地域も少なくない。これら地域の不振原因としては不適当な時期での放流や小型稚魚、不健康な稚魚の放流および河川ならびに沿岸域での被捕食等が推測される。Iwata and Komatsu(1984)は、岩手県大槌川産サケ稚魚(平均体重 0.6-2.1 g)の河口域における海水適応行動と浸透圧調節能を調べ、大型サケ稚魚は小型稚魚より海水適応能において劣るが、放流稚魚は淡水から直接海水に進入するのではなく、河口汽水域に滞泳し、その場所の塩分は 30-40% 海水域(1/3海水域)に限定されていることを明らかにした。また、1/3海水に 6-12時間馴致すると大型稚魚でも低浸透圧調節能を完全に回復することを野外観察と室内実験により明らかにした。サケはその一生の間に浸透圧環境が著しく異なる河川と海洋を回遊するが、体液の浸透圧は恒常的に海水の約 30%に維持されている。前記の実験結果はサケ稚魚の体液と類似した河口汽水域の等浸透圧環境が、浸透圧調節を効率的に行える場所であることを示唆していると考えられる。しかし、サケ放流河川のすべてが稚魚を収容するに十分な大きさの1/3海水域を備えているわけではなく、河口汽水域が存在しないサケ放流河川も数多くある。最近是被捕食率を下げるために大型のサケ稚魚を放流する傾向にあるが、一定以上の大きさのサケ稚魚の海水適応能が低下する系統群もあり(Iwata *et al.*, 1982b)、これを補うために稚魚の低浸透圧調節能に合ったゆるやかな適応調節を可能にする環境(河口汽水域)が必要となる。低浸透圧調節に多くのエネルギーを浪費すると、緩慢な行動(Iwata and Komatsu, 1984)のために捕食されたり、成長不良から北洋への回遊コースに乗り遅れる危険性もある。

北海道日高地方の歌別川では、1976-1982年の7年間に計約4千万尾のサケ稚魚を放流しているが、遡河ならびに沿岸への回帰量は約71万尾、回帰率約1.8%および河川遡上率(遡上数/回帰数)は約5%と推定されており(小島, 未発表)、これら値は北海道の平均値より低く、再生産が不可能になっている。本河川は、稚魚の降海過程に必要な河口汽水域がないことが事業不振の最大原因と予測できる代表的な小河川である。

そこで、回帰量を増大して再生産を行い得る河川遡上数の確保を目的として、放流稚魚の降海時における浸透圧調節能に対する海水馴致処理の有効性を明らかにするために、歌別川において大規模な実験放流を行った。本報告は、放流実験魚の低浸透圧調節能の変化を室内で行った海水適応能に関する実験から明らかにし、併せて馴致池および放流河川での稚魚の調節能変化を知るために行動観察等を行った結果である。

材料および方法

供試魚

放流および室内実験に用いたサケ稚魚は、北海道日本海石狩湾に注ぐ石狩川の支流千歳川(Fig. 1)に遡上した親魚から1984年10月8日に採卵した群で、北海道日高地方のえりも町漁業協同組合歌別ふ化場(Fig. 1)で飼育された。飼

育中に奇形や魚病の発生は認められなかった。室内実験と実験放流に用いたサケ稚魚の大きさは、それぞれ 1.4 ± 0.02 g, 1.7 ± 0.04 g (平均値 ± 標準誤差) であった。

室内実験

室内実験は1985年5月20-25日に行い、サケ稚魚に対して次の5種類の処理過程を設定し、最終実験環境水投入後のサケ稚魚血漿ナトリウム濃度を経時的に測定した。

1. 淡水から海水へ投入してナトリウム濃度を測定(以下、淡水→海水)。
2. 淡水から1/3海水(塩分濃度 11 ‰)へ投入してナトリウム濃度を測定(以下、淡水→1/3海水)。
3. 淡水から1/3海水へ移し24時間後、海水へ投入してナトリウム濃度を測定(以下、淡水→1/3海水→海水)。
4. 淡水から1/3海水へ移し24時間後再び淡水へ投入してナトリウム濃度を測定(以下、淡水→1/3海水→淡水)。
5. 淡水から1/3海水へ移し24時間後再び淡水中で24時間維持し、さらに海水へ投入してナトリウム濃度を測定(以下、淡水→1/3海水→淡水→海水)。

採血方法は Jozuka and Adachi (1979) に従い、採血後のナトリウム濃度の測定は Iwata *et al.*, (1982a) のとおりである。

実験魚は、飼育池から井戸水 ($8.0 \pm 0.1^\circ\text{C}$) の流水槽 ($76 \times 33 \times 25$ cm) に移し、数日間静置したサケ稚魚を各5種の実験に供した。5種類の処理における‘淡水’は井戸水の流水槽 ($44 \times 29 \times 21$ cm) 1個を、‘1/3海水’と‘海水’は大きさの異なる底面濾過(小砂利)水槽 ($87 \times 29 \times 26$ cm, 1個; $117 \times 39 \times 26$ cm, 1個; $80 \times 63 \times 25$ cm, 3個) 5個を使用した。実験期間中水温は $9-11^\circ\text{C}$ に保たれた。海水槽の塩分濃度は塩分計 (Yellow Springs, 5890 型) により 33-34 ‰, 1/3海水槽は 11-12 ‰ に調整した。各水槽の上部には蓋をし、魚になるべくストレスを与えないようにした。実験開始2日前から実験終了まで給餌は行わなかった。

各実験処理群の血漿ナトリウム濃度に関する統計学的検定は、淡水から直接海水へ投入した実験群の血漿ナトリウム濃度平均値と、その他4種の実験処理方法で得られた血漿ナトリウム濃度平均値を Duncan の新多範囲検定法 (石居, 1985) を用いて比較した。このことにより、種々馴致処理方法が、直接稚魚を海水へ投入する場合に比べて有意に有効であるかを調べた。

馴致放流実験

歌別川の全長は 13 km, 大部分の川幅は 2-4 m で、河川形態 (可児, 1944) は中-下流区がなく、山地-中間溪流型である。流量は伐採により年々少なくなり、 2×0.2 (深さ) m の河口が急傾斜で海に注いでいること等から本河川は河口汽水域がない典型的な小河川である。

1/3海水馴致池は歌別川河口から約 300 m 上流に素掘池 ($19.6 \times 3.1 \times 0.3$ m) を設け、ポンプにより海水を送って河

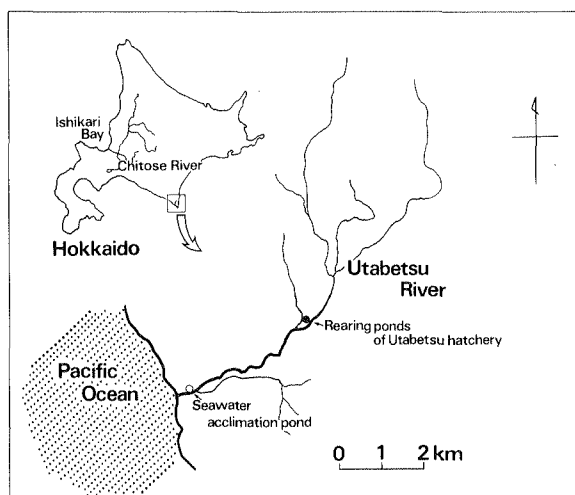


Fig. 1. Maps showing the location of the Chitose River, Utabetu River, hatchery, and the pond for preacclimation. Chum salmon fry were released from the pond to the Utabetu River.

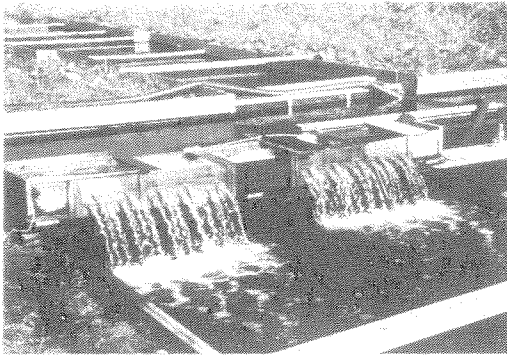


Fig. 2. Outdoor pond for preacclimation to seawater where chum salmon fry were acclimated to 1/3 seawater (11‰) for 8 hours. Fresh water and seawater pumped up from the sea (27-28‰) were mixed in a wooden box upper waters of the pond.

川水と混合した (Fig. 1, Fig. 2)。海水馴致池中の稚魚の数は30-50 (30, 50, 50および49.9) 万尾, 平均密度は7,400尾/m²であり, 浮上稚魚から飼育したふ化場の池での密度(8,900尾/m²)より小さかった。塩分濃度は塩分計により1-2時間ごとに測定し, 池の塩分濃度を河川水の量によって調整した。馴致池に導水した海水の塩分濃度は27-28‰で, 淡水と混合することにより11(7-14)‰に調整し, 約600-700L/分の注水量を維持した。池の塩分濃度の分布をFig. 3に示した。各測定箇所は池を等分に区分けすることにより設定した。図から明らかなように海水は極めて良く混合した。歌別ふ化場飼育池から実験用サケ稚魚を毎朝馴致池へ約5分間でトラック輸送し, 馴致池で約8時間処理を行った後, 1985年5月22-25日に放流した。放流稚魚の降海行動は目視観察し, 放流稚魚群の先端および主群が海に到達するまでの時間を計測した。また, 放流群の採血は馴致中, 放流直前および降河中の魚から行い, 直ちに血漿を分離した。

結 果

室内実験

最終実験環境水に投入したサケ稚魚の血漿ナトリウム濃度の経時変化を Fig. 4 に示した。馴致処理を行わず, 淡水稚魚を直接海水へ移した場合, すなわち本実験の対照群における血漿ナトリウム濃度は淡水中では 142±1.9 mEq/L であったが, 海水投入 4 時間後に 169±1.2 mEq/L へ達し, その後大きく低下することなく 24 時間後に最高値(172±4.3 mEq/L)を記録した。この値はすべての測定値の中で最も高いものであった。しかし, 48 時間後にはサケ稚魚の海水適応レベル(150-160 mEq/L; Iwata *et al.*, 1982b)である 155±4.4 mEq/L まで降下した。それに対し, 淡水

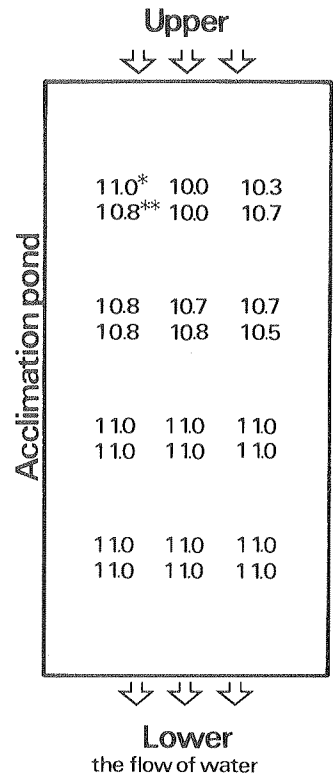


Fig. 3. Distribution of salinity (‰) in the acclimation pond (19.6×3.1×0.3 m) for chum salmon fry. * An upper layer, and ** a lower layer at 30 cm deep.

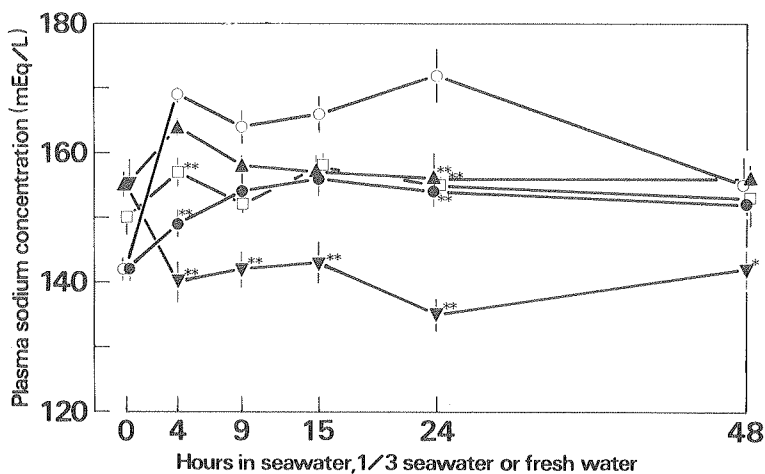


Fig. 4. Changes in plasma sodium (Na) concentrations of chum salmon fry after transfer into final experimental waters in a process of serial transfer among different salinities of the test waters. Marks showing means of plasma Na concentrations of five different process in the experiment: after direct transfer from fresh water to seawater (○: FW-SW), or to one-third seawater (●: FW-1/3SW); freshwater fish were maintained in one-third seawater for 24 hours, then transferred to seawater (▲: FW-1/3SW-SW), or to fresh water (▼: FW-1/3SW-FW); fish were transferred to one-third seawater for 24 hours, then returned to fresh water for 24 hours and transferred to seawater subsequently (□: FW-1/3SW-FW-SW). Vertical bars represent standard errors. Significantly (* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$) different from the level in FW-SW group (○).

→1/3海水群は淡水適応レベル(130-150 mEq/L; Iwata *et al.*, 1982a)から徐々に上昇し、9時間後では海水適応レベルに達しており、その後も同様な値を維持し、48時間の実験期間中血漿ナトリウム濃度のピークは認められなかった。1/3海水へ投入4時間後ならびに24時間後の血漿ナトリウム濃度は、直接海水投入された場合のそれより有意($P < 0.01$)に低かった。淡水→1/3海水→海水群の血漿ナトリウム濃度は、4時間後に低いピークを示したが、その後は48時間まで150-160 mEq/Lに維持された。

サケ稚魚を野外の馴致池から放流する場合には、必ず淡水の河川を通過することを考慮し設定した淡水→1/3海水→淡水→海水群は、再び淡水を24時間経過したにもかかわらず、海水へ移されて4時間と24時間では淡水→海水群の血漿ナトリウム濃度より有意($P < 0.01$)に低かった。また、48時間中の測定値は海水適応範囲内に維持された。このことから1/3海水で馴致した後、すくなくとも24時間以内の淡水静置ならば、良好な低浸透圧調節能を維持することが明らかである。

1/3海水馴致により良好な低浸透圧調節能を回復したサケ稚魚が、淡水に移行した場合に円滑な淡水適応を行えるか否かを判断するため、淡水→1/3海水→淡水群の血漿ナトリウム濃度の経時変化をみた。血漿ナトリウム濃度は淡水に投入後4時間で 140 ± 3.3 mEq/Lに達し、その後133-143 mEq/Lに維持された。淡水中へ移されたサケ稚魚の血漿ナトリウム濃度は、1/3海水あるいは海水に移された場合より常に有意($P < 0.01$)に低いレベルであった。ただし、淡水→1/3海水(24時間)→淡水(24時間)→海水群の0時間の値と淡水→1/3海水→淡水群の24時間の値は一致するはずであるが、今回の実験では有意($P < 0.05$)な差があった。

馴致放流実験

稚魚の行動 池中サケ稚魚は馴致開始から終了まで異常な行動を示すことなく、池全体に分布し、池面に降下した昆虫やゴミ等に対し積極的な摂餌行動を示すなど、淡水池での行動と変ることがなかった。

約8時間の馴致終了後(16-17時)、堰を取りはずすことによって稚魚の放流を行った。稚魚は群として降河を開始し、4-5分で群の先端が、主群は先端から5-6分遅れて海へ達した。稚魚は河口の波打ち際に留まることなく、沖合へ向けて泳ぎ去った。

実験放流群の血漿ナトリウム濃度 馴致開始から4時間後と8時間後(放流直前)および放流河川内で採捕した稚魚の血漿ナトリウム濃度を Table 1 に示した。測定値は 150-160 mEq/L の海水適応範囲内にあり、河川に放流されてからも異常値は認められなかった。

Table 1. Plasma sodium (Na) concentrations (mean±SEM) of chum salmon fry after acclimation to 1/3 seawater (1/3SW, 11 ‰) for 4 and 8 hours in outdoor pond, and the Na concentration of downstream migrators

Group	Hours in 1/3SW	Sampling station	Sample size	Na concentration
1	4	Acclimation pond	11	151±2.7mEq/L
2	8	Acclimation pond	9	155±2.0
3	8	Utabetu River	9	154±3.0

考 察

稚魚を直接海水に投入する場合を対照として、馴致処理群の血漿ナトリウム調節能の比較を行う本室内実験は、実際の放流稚魚の行動経過を考慮して5種の実験処理を設定した。淡水から1/3海水に投入した群の血漿ナトリウム濃度は、高い値を示すことなく海水適応レベルに達し、1/3海水で馴致した後海水に投入した群も海水適応レベルを維持したことから、Iwata and Komatsu(1984)が示したと同様に、1/3海水による馴致が海水適応能の向上に効果のあることが千歳川産サケ稚魚においても確認された。1/3海水馴致魚を24時間淡水に維持した後、海水に投入した群は、淡水を経過するにもかかわらず淡水→1/3海水→海水群と同様に良好な海水適応能を示したことで、さらに1/3海水馴致群を再び淡水に投入した群のナトリウム濃度は淡水適応レベルに降下後、その値を維持したことから、1/3海水馴致群は少なくとも淡水24時間の静置では獲得した良好な海水適応能を保持しつつ、淡水適応能も失なわなことが明らかになった。

本室内実験の直接海水投入群の血漿ナトリウム濃度の変化は、0-24時間に最大値を持ち、その値は180 mEq/Lを超えず、48時間後には150-160 mEq/Lに調整された。この変化は、サケ属の中ではサケよりも淡水依存性の強い天然サクラマスモルトの変化(小島・泉, 1985)と概ね同様である。したがって、カラフトマスとともに最も海水依存性の強いサケ(Hoar, 1976)であることから推察すると、Iwata *et al.*, (1982a)が大槌川産サケ稚魚で明らかにしたように、千歳川産サケ稚魚でも卵黄吸収期前後～後2-3週間の直接海水投入群は、12時間以内に155 mEq/L以下でピークなしに海水に適応できるかもしれない。海水馴致は、海水移行後の魚の生死あるいは成長に重大な障害が懸念される場合に、ニジマスやギンザケ等に対して行われている技術であるが、放流サケ稚魚が海水順応のために河口汽水域を利用している(Iwata and Komatsu, 1984)事実から、サケ稚魚にとっても本来の海水適応力を回復さ

せるためには、海水馴致がサケ稚魚の海洋初期生活に対して重要な意味を持つことを示唆している。

1/3海水を経た群の海水水中での血漿ナトリウム濃度は、概ね 150-160 mEq/L の海水適応範囲内で変動したことから、1/3海水で馴致した群の海水適応のためのエネルギー消費量は、直接海水投入群より少ないことは容易に想像できる。しかし、今回の実験放流では稚魚に標識を施すことができず*、処理群が数年後にサケ資源として回帰した時、どの程度1/3海水処理が回帰率に寄与したかについて詳細に定量することは困難である。ただし、海産親魚から生産された稚魚や移殖による稚魚は、少なくとも次の代では生理・生態・形態的な特徴を維持して回帰するとされている(永田ら, 1984; 岡崎, 1982)。このことから、本実験材料である千歳川産サケは数年後に回帰した時、小型で銀白の程度が強く、河川遡上後成熟採卵まで相当な期間を要することが予想されるので、従来の回帰率等との比較によってある程度の馴致処理の成否が判断されよう。

今回の馴致処理実験放流で行われた仕切網と堰を取り外すことによる稚魚の放流は、急激な水位低下と流速の増加、約 300 m 先の河口まで淵がないことから半強制的に稚魚を淡水から海に移行させた可能性がある。実験放流では先端が約 5 分、主群は約 10 分で海に到達しており、河川の浮遊物が流下する速度と同じであった。毎秒 50 cm の流速は稚魚の耐泳力の限界付近(小林・大熊, 1983)であるが、稚魚が岸付近の遅い流速域に移動し滞泳することは可能である(小島, 1984)。また、通常池から稚魚を放流するために堰等を取り外しても抗流性を示す稚魚が池に残るが、本実験での馴致放流の場合は順調に稚魚は池から姿を消し、頭を下流に向けている傾向が強いなどの観察結果から、単に受動的な降河行動とはいえないかもしれない。

本実験結果から、1/3海水によるサケ稚魚の馴致が、河口汽水域を有しない小河川で放流される稚魚の海水移行時における海水適応能の向上に大きく貢献することは明らかである。各河川でサケの母川回帰率が低い原因は種々考えられている(広井, 1985; 農林水産技術会議事務局, 1985)が、本研究によって、その原因の 1 つである稚魚放流時の海水適応能の向上に関する方法は基本的に解明されたと言える。

要 約

サケ稚魚の初期海洋生活での海水適応能に対する1/3海水による海水馴致処理の有効性を明らかにするために、室内実験ならびに事業規模の放流実験を行い、次の結果を得た。

1. 直接海水投入実験から1985年5月下旬のサケ稚魚(1.4±0.02 g)の血漿ナトリウム濃度は最高 172 mEq/L(海水投入後24時間)で、48時間後には海水適応レベルに達した。
2. 1/3海水馴致(24時間)後に海水へ投入した群の血漿ナトリウム濃度は高い値を示すことなく海水適応レベル(150-160 mEq/L)に達し、その値は維持された。
3. 淡水から1/3海水(24時間)に移し、再び淡水中で維持した(24時間)後、海水に投入した群も前記の馴致処理群と同様に良好な海水適応能を示した。
4. 淡水から1/3海水に移し24時間後、再び淡水に投入した群のナトリウム濃度は、淡水適応レベル(130-150 mEq/L)に降下し、その値を維持した。すなわち、1/3海水馴致群は新たに獲得した良好な海水適応能とそれまで有していた淡水適応能の両方を維持することが明らかになった。

* 1986年の実験放流では1/3海水処理群と無処理群各々に標識を施した。

5. 馴致池におけるサケ稚魚は、池全体に分布し、摂餌行動等淡水池と全く変わらない行動を示した。
6. 1/3海水で8時間馴致して放流した稚魚は約5分で群の先端が海に到達し、10分後には主群が海に進入したが、降海中反転等の行動は観察されなかった。
7. 実験放流(30-50万尾/回, 計4回)における1/3海水処理(8時間)群は、河口から約300m上流の馴致池から放流後約10分で海に進入したので、室内実験の淡水→1/3海水→海水群とほぼ等しい馴致処理を受けたと考えられる。
8. 馴致池で馴致中(4時間)、放流直前(8時間)および放流後河川内で採捕したサケ稚魚の血漿ナトリウム濃度は、海水適応濃度範囲にあった。

以上の結果から、1/3海水による馴致処理は、サケ稚魚の海水適応能の向上に対して有効であるとともに、数年後の回帰に対しても有益な影響を与えることが期待される。

文 献

- 広井 修(1985). 秋サケの人工ふ化管理に関する技術的要点について. UJNR(天然資源の開発利用に関する日米会議)水産増養殖専門部会, 第11回日米合同会議シンポジウム, サケ・マス増養殖の強化, 漁政叢書(日本水産資源保護協会), 15: 9-30.
- Hoar, W. S. (1976). Smolt transformation: evolution, behavior, and physiology. J. Fish. Res. Bd. Can., 33: 1233-1252.
- 石居 進(1985). 生物統計学入門, 培風館, 東京, 290 pp.
- Iwata, M., T. Hirano, and S. Hasegawa (1982a). Behavior and plasma sodium regulation of chum salmon fry during transition into seawater. Aquaculture, 28: 133-142.
- Iwata, M., S. Hasegawa, and T. Hirano (1982b). Decreased seawater adaptability of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) fry following prolonged rearing in freshwater. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39: 509-514.
- Iwata, M. and S. Komatsu (1984). Importance of estuarine residence for adaptation of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) fry to seawater. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 41: 744-749.
- Jozuka, K. and H. Adachi (1979). Environmental physiology on the pH tolerance of teleost. II. Blood properties of Medaka, *Oryzias latipes*, exposed to pH environment. Ann. Zool. Jpn., 52: 107-113.
- 可児藤吉(1944). 溪流棲昆虫の生態, 研究社, 東京, 271 pp.
- 小林哲夫・大熊一正(1983). サケマス稚魚の体力測定装置について, 北海道さけ・ますふ化場研報, 37: 41-44.
- 小林哲夫(1985). 放流稚魚の健苗化, 溯河性さけ・ますの大量培養技術の開発に関する総合研究(農林水産技術会議事務局), 17-24.
- 小島 博(1984). 記録的大雨は川のサクラマスに何をしたか, 魚と水, 22号: 5-11.
- 小島 博・泉 孝行(1985). 天然サクラマス幼魚のスマルト変態過程における海水適応能の変化, 北海道水産孵化場研報, 40: 77-86.
- 永田光博・外崎 久・宮本真人・河村 博・渡辺克彦(1984). 海産卵サケ稚魚の標識放流試験, 第2報1978年級群の回帰, 北海道水産孵化場研報, 39: 47-54.
- 岡崎登志夫(1982). シロサケの集団構造, 遺伝, 36: 61-70.