

資料

# 飼育下における岩手県由来サクラマスの 海水順応性と成熟, 海水移行後の生残・成長の季節変化

小島大輔\*1,\*2・今井 智\*1・前田知己\*1,\*3・清水大輔\*1,\*4

Seasonal changes in seawater adaptability, maturation, and survival and growth following seawater transfer in reared Masu salmon *Oncorhynchus masou* native from Iwate Prefecture

Daisuke OJIMA, Satoshi IMAI, Tomoki MAEDA and Daisuke SHIMIZU

Anadromous masu salmon must exceed a critical body size (12 cm fork length) to undergo smoltification. While smoltification at age 0 in spring/summer is reported in masu salmon from Hokkaido, little is known about this phenomenon in masu salmon from other Japanese regions. Here, we investigated 0-age spring/summer smoltification in masu salmon originating from the Iwate Prefecture. Experimental period was from age 0 in winter (February 2021) to age 1 in autumn (September 2022). To assess the occurrence of smoltification, seawater adaptability (gill Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>-ATPase [NKA] activity), maturation (gonadosomatic index: GSI), and survival and growth rates for one month after seawater transfer were evaluated monthly throughout the experimental period. The experimental fish exceeded the critical body size in age-0 spring (March–April) and gill NKA activity increased only in age-0 spring/summer (April–June). Furthermore, survival, daily growth, and daily weight gain rates were also highest in age-0 spring (May). The GSI increased both males and females in the autumn (September/October) at age 0 and age 1. These results indicate that masu salmon originating from Iwate Prefecture smoltify at age 0 in spring upon exceeding their critical body size like those from Hokkaido.

キーワード：0歳春スマルト，銀化変態，海水移行，水温差  
2025年2月26日受付 2025年7月9日受理

サケ科魚類の多くは，銀化変態により海水順応性を獲得して降海する個体と，銀化変態できずに，あるいは早熟して河川に残留する個体に相分化する (Hoar 1988)。この相分化の仕組みは，20世紀半ば頃から盛んに研究され，内的要因として体サイズと成長率，外的

要因として光周期と水温による制御が明らかになっている (Hoar 1988, McCormick 2013)。銀化変態は，自然環境下では通常1歳の春以降に起こるが (Hoar 1988)，人為環境下では，より早い0歳春～秋にも起こる (小島・喜多 1984, Beckman *et al.* 2003, Ban 2006)。

\*1 国立研究開発法人水産研究・教育機構水産技術研究所養殖部門生産技術部 (宮古庁舎)  
〒027-0097 岩手県宮古市崎山4-9-1

Miyako Field Station, Production Engineering Division, Aquaculture Research Development, Fisheries Technology Institute (FTI), Japan Fisheries Research and Education Agency (FRA), Sakiyama, Miyako, Iwate 027-0097, Japan  
E-mail: ojima\_daisuke54@fra.go.jp

\*2 現所属 国立研究開発法人水産研究・教育機構水産技術研究所養殖部門生産技術部 (宮津庁舎)

\*3 現所属 国立研究開発法人水産研究・教育機構水産技術研究所養殖部門病理部 (玉城庁舎)

\*4 現所属 水産庁増殖推進部栽培養殖課

銀化変態が完了して海水順応性が高まった個体（スマルト）は、海水中で高成長を示すため（Arnesen *et al.* 2003）、この特長を生かした海面養殖が亜寒帯各国を中心に行われている（FAO 2022）。

近年、日本におけるサケ科魚類の海面養殖の事業者数が増加している（今井 2022）。ギンザケ *Oncorhynchus kisutch* やニジマス *O. mykiss* に加えて、日本在来種であるサクラマス *O. masou* も養殖され始めている（佐野 2019, 浦沢 2019）。これらの海面養殖は、主に次のような工程で行われる。秋に内水面養殖場で採卵し、翌年秋までの1年間淡水中で飼育する。海水温が18°C程度まで下がる晩秋～初冬、スマルトを海水に移して海面養殖を開始し、18°C程度を越える翌年の初夏までに出荷する。このように、海面養殖が可能な期間は海水温に制限される。近年顕在化している海水温の上昇は、海面養殖の開始を遅らせるだけでなく出荷時期も早めるため、海水養殖期間の短縮による出荷サイズの小型化が懸念される。対策の一つとして、従来よりも半年早い0歳春から海水移行する方法があり、海水養殖期間の延長による出荷サイズの大型化が期待できる。ただし、海水温が高まる夏～秋は、適水温を維持するための冷却設備が必須になる。そして、0歳春のスマルトを生産するには、孵化から約半年間の淡水飼育期間に銀化変態の臨界体サイズを超えなければならない。気温の下がる秋～冬に成長させる必要があることから、水温制御が可能な閉鎖循環飼育が有効である。この方法による0歳春スマルトの生産は、サクラマスやニジマスで報告がある（今井ら 2024）。

サクラマスの銀化変態の臨界体サイズは、尾叉長12cm以上とされる（Ugachi *et al.* 2023）。一方で、スマルトの出現には遺伝的背景も影響し（小山ら 1998, Inatani *et al.* 2018）、継代によって0歳春～夏スマルトの出現頻度が向上した系統もある（小島・喜多 1984, 浦沢 2019）。この0歳春～夏スマルトについて、北海道由来に関する報告は多いものの（下田 2002, Ugachi *et al.* 2023）、本州由来に関する報告は殆どない。本州のサクラマスは、北海道よりも河川残留型の割合が高いとされる（長谷川ら 2020）。また、北海道由来の降海型の雌に対して、関東由来の残留型の雄、あるいは北海道由来の降海型の雄を交配すると、前者の次世代のスマルト出現率は低下する（大熊ら 2016）。したがって、サクラマスの0歳春～夏スマルトの出現状況は、地域的由来によって異なる可能性があり、特に情報が乏しい本州由来魚について知見の集積が必要である。

そこで本研究では、本州由来の0歳春～夏スマルトに関する知見を得るため、飼育環境下における岩手県由来のサクラマスのスマルト出現時期を調査した。0歳春から1歳秋までを対象に、銀化変態の各指標および海水移行後の生残と成長の経月変化を調べた。さらに、海水移行時の調温の必要性を評価するため、淡水と海水

の温度差が移行後の生残と成長に及ぼす影響を調べた。

## 材料と方法

**供試魚と飼育環境** 供試魚は岩手県由来のサクラマスを用いた。この魚は、岩手県宮古市にある閉伊川漁業協同組合が、岩手県由来の魚を始祖として養魚池内で継代したものである。2020年10月に同漁協で採卵された発眼卵を購入し、同年11月上旬から水産機構宮古庁舎で飼育した。発眼卵は2020年11月中旬に孵化し、同年12月中旬から給餌を開始した。給餌開始から2021年4月下旬までは、ライトリッツの給餌率表（Leitritz and Lewis 1976）に準じて毎日給餌した（1.6～6.7%/g体重）。その後は摂餌状況に応じて、2021年7月下旬までは給餌率表の0.8倍～0.9倍量（1.1～1.4%/g体重）、それ以降は0.5～0.8倍量（0.5～0.8%/g体重）を毎日給餌した。餌料は、日清丸紅飼料（株）のマス餌付スーパー（AとB）、マス稚魚スーパー（0と1）、マススーパー（2, 3, 4, 5）を各製品の対象魚体サイズに基づき与えた。2020年11月上旬から2021年1月下旬までは、閉鎖あるいは半閉鎖循環式の容積200～1,000Lの水槽で加温飼育した。その期間の水温範囲は10.8～15.4°Cで平均13.2°Cであった。2021年1月下旬から2022年9月下旬までは、容積2,000～50,000Lの水槽を用い、地下水由来の淡水をかけ流して飼育した。その期間の水温範囲は9.5～14.2°Cで平均11.5°Cであった。光周期は自然日長を基本とし、屋外から入る自然光に加えて、7時～17時は屋内照明を点灯した。

**海水移行試験** 試験期間は2021年2月下旬～2022年9月下旬とした。上述の淡水飼育の約4,500個体を「淡水区」とし、その中から毎月別個体を自然海水、あるいは淡水温に近づけた調温海水に移して1か月間飼育した。前者を「自然海水区」、後者を「調温海水区」とした。ただし、2021年5月は自然海水区のみ実施した。両海水区の供試数と海水飼育後の生残数を表1に示した。海水移行とその後の海水飼育には、容積500Lの円形水槽を用い、自然海水あるいは調温海水を毎分10Lかけ流した（水量400L、36回転/日）。海水移行は段階的に行い、移行当日は25%海水（淡水7.5L海水2.5L/分）、1日後から50%海水、2日後から75%海水、3日後から100%海水（31.0～35.1 PSU）を供給した。両海水区の飼育水は、供給開始の翌日までに各供給水と同じ水温および塩分濃度に置き換わった。海水移行直前の淡水と100%海水の温度差を表2に示した。餌料は淡水区と同じものを用い、残餌が出る量を自動給餌機（CLOCKWORK FEEDER 3K-12 H, FIAP社）で毎日与えた。給餌量は、ライトリッツの給餌率表の0.7～2.9倍量（1.1～3.8%/g体重）であった。月平均水温の範囲と全期間の平均値は、淡水区が9.9～13.5°Cで平均11.6°C、自然海水区が7.0～20.5°Cで平均

表 1. 海水移行試験の供試個体数

年	試験区	開始月											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
2021	自然海水	-	126	99	60	51	39	39	39	29	30	14	20
			(72)	(78)	(51)	(50)	(37)	(24)	(23)	(14)	(15)	(6)	(1)
2021	調温海水	-	126	96	59	-	40	39	41	31	30	15	20
			(88)	(86)	(45)		(34)	(30)	(37)	(20)	(12)	(8)	(5)
2022	自然海水	20	22	20	20	20	15	16	15	12	-	-	-
		(10)	(10)	(3)	(7)	(10)	(10)	(8)	(0)	(4)			
2022	調温海水	20	20	20	20	18	15	15	15	11	-	-	-
		(14)	(14)	(11)	(9)	(6)	(10)	(11)	(10)	(8)			

括弧内の数字は試験終了時の生残個体数を示す

表 2. 海水移行時の水温変化

年	試験区	開始月											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
2021	自然海水	-	-4.1	-1.5	-0.1	2.1	5.7	9.0	8.0	7.0	3.9	0.2	-1.8
	調温海水	-	-0.3	0.3	0.3	-	5.6	5.9	6.6	4.3	4.1	0.3	-0.7
2022	自然海水	-4.6	-6.4	-4.6	-0.8	1.1	3.8	7.5	9.2	7.3	-	-	-
	調温海水	-1.1	-0.4	0.5	0.0	0.8	3.9	7.5	5.0	4.9	-	-	-

移行直前の淡水温と100%海水の塩分濃度に達した4日後の海水温との温度差を示す

13.7°C, 調温海水区が10.5~18.3°Cで平均14.1°Cであった(図1)。各試験区の成長を評価するため, 群日間成長率と群日間増重率を次式により算出した。

$$\text{群日間成長率(\%)} = (\log FL2 - \log FL1) / D \times 100$$

$$\text{群日間増重率(\%)} = (\log BW2 - \log BW1) / D \times 100$$

FL1は開始時の尾叉長 (FL, mm) の平均値, FL2は終了時の平均FL, Dは飼育日数, BW1は開始時の体重 (BW, g) の平均値, BW2は終了時の平均BWである。

**試料採取と分析** 2021年2月下旬~2022年9月下旬, 淡水区から毎月50個体を取り上げ, 0.03%の2-フェノキシエタノールで麻酔し, FLとBWの計測および鰓と生殖巣の採取を行った。銀化変態期には肥満度が下がることから (Hoar 1988), 肥満度 (CF) を次式により算出し, 銀化変態の外部形態指標とした。

$$CF = BW / FL^3 \times 100$$

BWとFLの単位はgとcmである。海水順応性は鰓Na<sup>+</sup>,

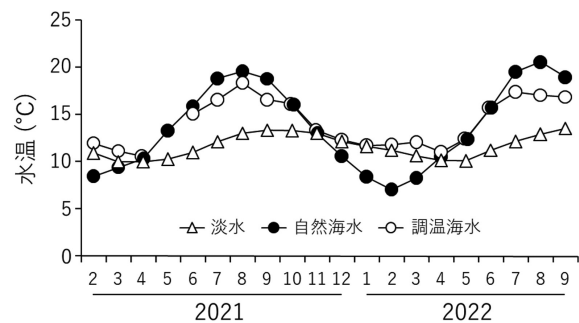


図 1. 淡水区, 自然海水区, 調温海水区の月平均水温の推移  
横軸の数字は試験開始月を示し, 各記号は開始から1か月の平均値を示す

K<sup>+</sup>-ATPase (NKA) 活性を指標とした。McCormick (1993) の方法に準じて, 鰓の採取と保存, NKA 活性の測定を行った。鰓試料中の蛋白質量は, TaKaRa BCA Protein Assay Kit (タカラバイオ社) を用いて分析し, 蛋白質量あたりのNKA活性値を算出した (ADP μmol/h/mg protein)。生殖巣の発達は銀化変態を抑制することから (Hoar 1988, Aida *et al.* 1984), 生殖巣重量 (GW) を計

測し、生殖巣重量指数 (GSI) を次の式で算出した。

$$\text{GSI} = \text{GW} / \text{BW} \times 100$$

GWとBWの単位はgである。本研究では、肥満度の低下、鰹NKA活性の上昇、海水移行後の高生残・高成長、これらを全て示した時期をスマルトの出現盛期とした。

**統計処理** 淡水区のCFと鰹NKA活性は、Steel-Dwass検定により多重比較を行った。危険率 ( $p$ ) が0.05未満を有意水準とした。統計解析ソフトウェアは、EZR version 1.68 (Kanda 2013) を用いた。

## 結果

### 淡水区の成長、CF、鰹NKA活性、GSIの経月変化

2021年2月下旬から2022年9月下旬にかけて、淡水区の平均FLは84.8mmから307.7mmに増加し (図2A)、平均BWは7.2gから402.7gに増加した (図2B)。平均FLは、2021年3月~4月に銀化変態の臨界体サイズとされる12cmを超えた。CFは、2021年3月から7月 ( $p < 0.001$ , 図3A)、同年10月から11月 ( $p < 0.001$ )、2022年2月から4月 ( $p = 0.040$ ) にそれぞれ有意な減少を示した。鰹NKA活性は、2021年3月から5月に有意に上昇し ( $p = 0.029$ , 図3B)、同年6月から7月にかけて有意に減少した ( $p = 0.049$ )。2021年10月と11月の間 ( $p = 0.098$ )、および2022年2月と4月との間に有意差は認められなかった ( $p = 0.806$ )。ただし、2022年4月は10

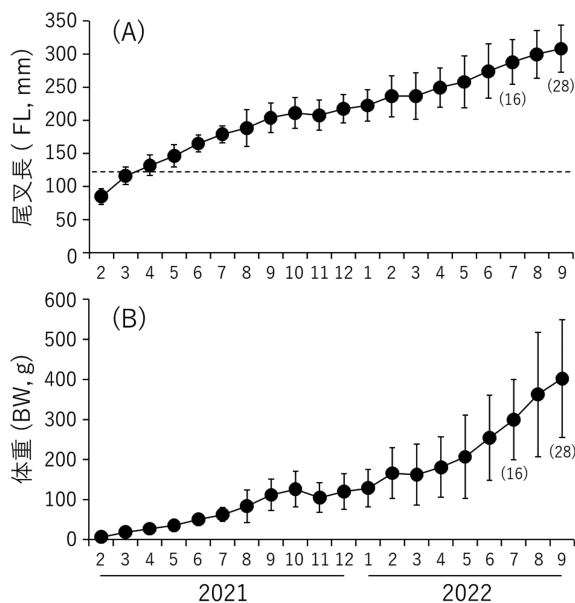


図2. 淡水区の尾叉長 (A) と体重 (B) の推移

横軸の数字はサンプリング月、黒丸と誤差範囲は平均値と標準偏差を示す。(A) の点線は尾叉長120mmを示す。各月の個体数は50で、それ以外を括弧内の数字で示す

個体中1個体が15.8 ADP  $\mu\text{mol/h/mg protein}$  の高値を示した。雌のGSIは、2021年10月から2022年2月に高値を示し、その後減少傾向を示した後に9月に再び増加した (図4A)。雄のGSIは、両年とも7~8月から増加し始め、9月に明確なピークを示した (図4B)。

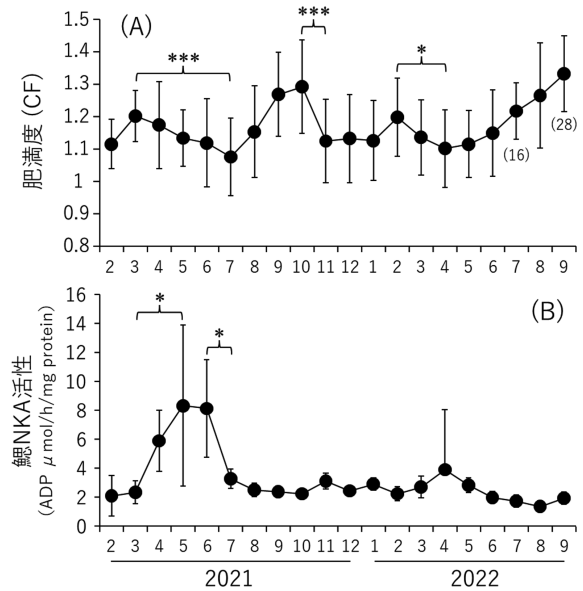


図3. 淡水区の肥満度 (A) と鰹NKA活性 (B) の推移

横軸の数字はサンプリング月、黒丸と誤差範囲は平均値と標準偏差を示す。各月の個体数は、肥満度が50、鰹NKA活性が10である。アスタリスクは統計的有意差を示す (\*\*\*)  $p < 0.001$ , \*  $p < 0.05$ )

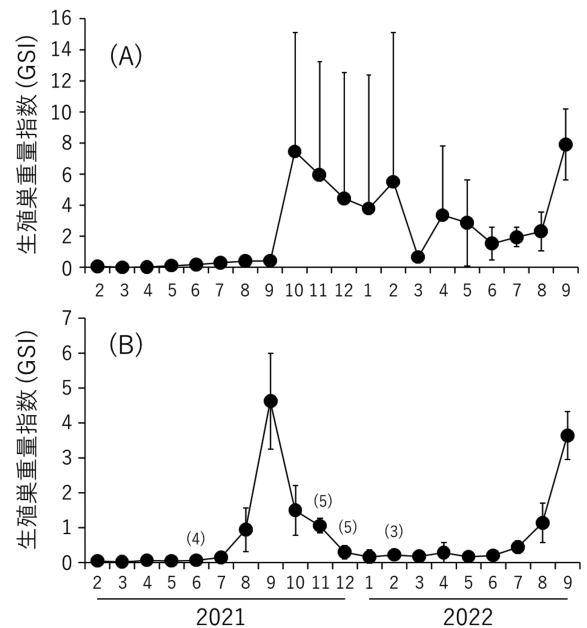


図4. 淡水区の雌 (A) と雄 (B) の生殖巣重量指数の推移

横軸の数字はサンプリング月、黒丸と誤差範囲は平均値と標準偏差を示す。各月の個体数は雌が6~13、雄が6~10で、それ以外を括弧内の数字で示す

**海水移行後の生残・成長の経月変化** 試験期間中の毎月の生残率は、淡水区が平均 99.3% (93.6～100%)、自然海水区が平均 51.3% (0～98.0%)、調温海水区が平均 64.4% (25.0～90.2%) であった (図 5)。海水移行後の生残率の最高値は、自然海水区が 2021 年 5 月の 98.0% で、調温海水区が同年 8 月の 90.2% であった。群日間成長率は、淡水区が平均 0.22 % (-0.05～0.95%)、自然海水区が平均 0.12 % (-0.33～0.58%)、調温海水区が平均 0.11% (-0.23～0.55%) であった (図 6A)。群日間増重率は、淡水区が平均 0.68 % (-0.52～3.02%)、自然海水区が平

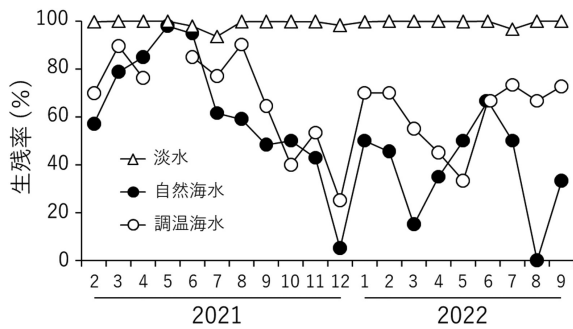


図 5. 淡水区, 自然海水区, 調温海水区の生残率  
横軸の数字は試験開始月, 各記号は 1 か月後の生残率を示す。2021 年 5 月の調温海水区は欠損値である

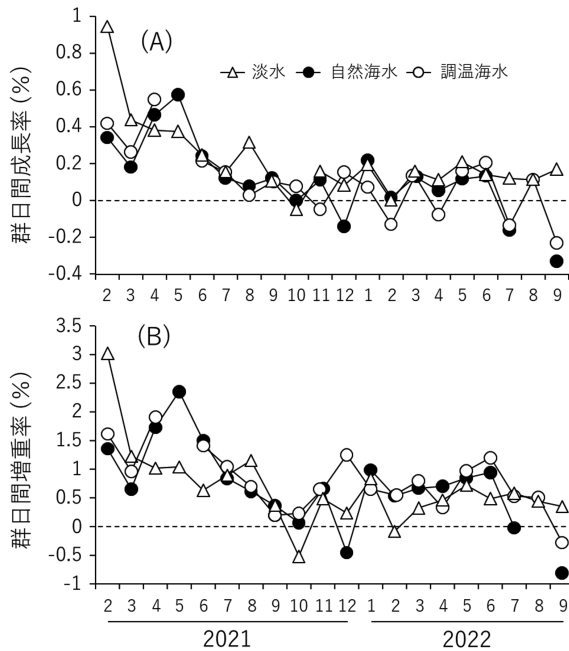


図 6. 淡水区, 自然海水区, 調温海水区の群日間成長率 (A) と群日間増重率 (B)  
横軸の数字は試験開始月, 各記号は 1 か月後の平均値を示す。図中の点線は縦軸 0% を示す。2021 年 5 月の調温海水区および 2022 年 8 月の自然海水区は欠損値である

均 0.71% (-0.81～2.35%), 調温海水区が平均 0.80% (-0.28～1.91%) であった (図 6B)。群日間成長率および増重率の最高値は、淡水区が 2021 年 2 月, 自然海水区が同年 5 月, 調温海水区が同年 4 月であった。なお, 2021 年 5 月の調温海水区は試験未実施のため, 2022 年 8 月の自然海水区は海水移行後に全滅したため, 両数値の算出はできなかった。

### 考察

本種の銀化変態の臨界体サイズは, FL12cm とされる (Ugachi *et al.* 2023)。淡水区の平均 FL は, 0 歳春の 3 月下旬～4 月下旬に 12cm を超え (図 2A), 銀化変態の指標である CF は, 0 歳春～夏, 0 歳秋, 1 歳冬～春の 3 回減少した (図 3A)。この減少は, 1 歳秋を除き, 銀化変態が起こり得る春と秋に確認された。一方, 鰹 NKA 活性の上昇は 0 歳春～夏 (4 月～6 月) のみで起こり (図 3B), 自然海水区における海水移行後の生残率, 群日間成長率および増重率は, 0 歳春の 5 月に最高値を示した (図 5, 6)。これらの結果は, スモルトの出現盛期が 0 歳春の 5 月であることを示唆する。生殖巣発達の指標である GSI は, 雌雄ともに 0 歳秋と 1 歳秋にピークを示した (図 4)。生殖巣発達を促す性ステロイドホルモンの投与は, サクラマスやサツキマス *O. masou ishikawae* の海水順応性を低下させ (Miwa and Inui 1986, Ikuta *et al.* 1987), 生殖巣の除去はサクラマスの銀化変態を促進する (Aida *et al.* 1984)。このことから, 0 歳秋以降に鰹 NKA 活性の上昇が起こらなかった理由として, 成熟による銀化変態の抑制が考えられる。以上の結果から, 銀化変態の臨界体サイズを超えた岩手県由来のサクラマスは殆どが 0 歳春に銀化変態し, この時期に海水移行することで高生残・高成長を示すことが確認された。知見の乏しい本州由来の 0 歳春～夏スモルトの出現について, 本州北部の一例を示すことができた。

海水移行時の水温と塩分濃度は, 3～4 日かけて段階的に変化させた。自然海水区と調温海水区の生残率は, 後者の方が高い月が多く (図 5), この傾向は自然海水水温が 18℃ を超える 7～9 月や 10℃ 以下になる 1～3 月で顕著であった。日間増重率も同様の傾向であることから (図 6), 海水移行時の水温変化は基本的に小さい方が望ましいと考えられる。しかし, 鰹 NKA 活性が高い 0 歳 4～6 月における自然海水区の移行時の水温差は, 4 月が -0.1℃, 5 月が 2.1℃, 6 月が 5.7℃ であり (表 2), 生残率はそれぞれ 85%, 98%, 95% であった。0 歳 6 月の生残率は, 約 6℃ の水温変化にもかかわらず高値を示し, 日間増重率は 0 歳 4 月や 0 歳 5 月より低かったものの, 同時期の淡水区よりも高かった。マスノスケ *O. tshawytscha* のスモルトを 8℃ 淡水から 14℃ 海水へ 3 日かけて移行 (2℃/日の昇温) させた報告 (Clarke and Shelbourn 1985) では, その後の生残や成長に負の影響

は認められない。同じく 8°C から 14°C へ海水移行させたタイセイヨウサケ *Salmo salar* のスマルトでは、24 時間後の血漿 Cl<sup>-</sup> 濃度に有意な変化は認められない (Staurnes *et al.* 2001)。このことから、サクラマスにおいても海水順応性が高い時期であれば、6°C 程度の水温変化の影響は小さい可能性が推察される。スマルト盛期における海水移行時の水温差が移行後の生残・成長に及ぼす影響について、その水温帯も含めて、詳細に調べる必要があるだろう。

スマルトの出現盛期である 2021 年 5 月下旬の平均 BW は 36.6g で、孵化からの飼育水温は平均 11.6°C であった。北海道由来のサクラマスでは、13 ~ 15°C の飼育下でも、0 歳春~夏スマルトが高頻度で出現することから (下田 2002)、岩手県由来魚においても、飼育水温を上げることで 0 歳春スマルトの出現頻度の向上と大型化が可能かもしれない。しかし、タイセイヨウサケでは 13°C 程度でも雄の成熟が促されること (Immland *et al.* 2014)、サクラマスでも 0 歳春~夏に早熟雄が一部出現することから (小島・喜多 1984, 下田 2002)、水温を上げることによる早熟雄への誘導が懸念される。早熟雄の出現を抑制しつつ、0 歳春スマルトの生産に適した水温を明らかにする必要があろう。大型の 0 歳春スマルトを用いて、従来よりも長く海水養殖することができれば、出荷サイズのさらなる向上に繋がると思われる。

## 謝 辞

宮古庁舎の沼崎正明氏、前川裕弥氏、菊地哲子氏、佐々木翼氏、および湯浅 啓博士には、供試魚の日常管理やサンプリングに協力を頂いた。ここに記して謝意を表する。

## 文 献

- Aida K, Kato T, Awaji M (1984) Effects of castration on the smoltification of precocious male masu salmon *Oncorhynchus masou*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, **50**, 565–571.
- Arnesen AM, Tofte H, Agustsson T, Stefansson SO, Handeland So, Björnsson BH (2003) Osmoregulation, feed intake, growth and growth hormone levels in 0+ Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) transferred to seawater at different stages of smolt development. *Aquaculture*, **222**, 167–187.
- Ban M (2006) Rearing conditions to develop seawater tolerance in underyearling sockeye salmon smolt. *Fish. Sci.*, **72**, 128–135.
- Beckman BR, Larsen DA, Dickhoff WW (2003) Life history plasticity in chinook salmon: Relation of size and growth rate to autumnal smolting. *Aquaculture*, **222**, 149–165.
- Clarke WC, Shelbourn JE (1985) Growth and development of seawater adaptability by juvenile fall chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in relation to temperature. *Aquaculture*, **45**, 21–31.
- FAO (2022) Fisheries and Aquaculture, Global aquaculture production Quantity (1950–2022), Rome, Italy, [https://www.fao.org/fishery/statistics-query/en/aquaculture/aquaculture\\_quantity](https://www.fao.org/fishery/statistics-query/en/aquaculture/aquaculture_quantity), 2025 年 1 月 24 日
- 長谷川功, 北西 滋, 宮本幸太, 玉手 剛, 野村幸司, 高木優也 (2020) 沿岸漁業および内水面の遊漁における重要種 *Oncorhynchus masou masou* (サクラマス・ヤマメ) の包括的な資源管理に向けた提言. *日水誌*, **86**, 2–8.
- Hoar WS (1988) The Physiology of smolting salmonids. in “Fish Physiology, vol. XIB” (ed. by Hoar WS, Randall DJ), Academic Press, New York, pp. 275–343.
- Ikuta K, Aida K, Okumoto N, Hanyu I (1987) Effects of sex steroids on the smoltification of masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, **65**, 99–110.
- 今井 智 (2022) サーモン養殖業界の動向と陸上養殖技術. *アグリバイオ*, **6**, 1195–1199.
- 今井 智・小島大輔・森田哲男・相馬智史・圓谷 猛・吉武政広・椎名康彦・林 和希・吉田 誠・鈴木雄大・向井龍男 (2024) 閉鎖循環飼育システムを活用したサーモン養殖用種苗の新規生産方法の実証. *北日本漁業*, **52**, 76–84.
- Immland AK, Handeland SO, Stefansson SO (2014) Photoperiod and temperature effects on growth and maturation of pre- and post-smolt Atlantic salmon. *Aquacult. Int.*, **22**, 1331–1345.
- Inatani Y, Ineno T, Sone S, Matsumoto N, Uchida K, Shimizu M (2018). Assessment of the timing and degree of smolt development in southern populations of masu salmon *Oncorhynchus masou*. *J. Fish Biol.*, **93**, 490–500.
- Kanda Y (2013) Investigation of the freely available easy-to-use software “EZR” for medical statistics. *Bone Marrow Transplant.*, **48**, 452–458.
- 小島 博・喜多正広 (1984) 池中継代飼育サクラマス零歳魚の銀毛化変態と早熟雄の出現. *北海道立水産孵化場研究報告*, **39**, 113–121.
- 小山達也・佐々木義隆・大森 始・小出展久 (1998) サクラマス 0+ スマルトの出現に関する遺伝率の推定. *北海道立水産孵化場研究報告*, **52**, 55–63.
- Leitritz E, Lewis RC (1976) Trout and Salmon Culture (Hatchery Methods). State of California the Resources Agency Department of Fish and Game Fish Bulletin, **164**, UC San Diego, San Diego, p.109.
- McCormick SD (1993) Methods for nonlethal gill biopsy and measurement of Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>-ATPase activity. *Can. J. Aquat. Sci.*, **50**, 9–11.
- McCormick SD (2013) Smolt physiology and endocrinology. in “Fish Physiology vol. 32 Euryhaline Fishes” (ed. by McCormick SD, Brauner CJ, Farrell AP), Academic press, Amsterdam, pp. 199–251.
- Miwa S, Inui Y (1986) Inhibitory effects of 17  $\alpha$ -methyltestosterone and estradiol-17  $\beta$  on smoltification of sterilized amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*). *Aquaculture*, **53**, 21–39.
- 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. *日水誌*, **82**, 18–27.

- 佐野雅昭 (2019) 日本におけるサーモン養殖展開の機序、特徴、展望. 地域漁業研究, **59**, 117–128.
- 下田和孝 (2002) 春季の成長率および体サイズがサクラマスの<sup>+</sup>スモルト化に与える影響. 北海道水産孵化場研究報告, **56**, 97–10.
- Staurnes M, Sigholt T, Åsgård T, Baeverfjord G (2001) Effects of a temperature shift on seawater challenge test performance in Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt. *Aquaculture*, **201**, 153–159.
- Ugachi Y, Kitade H, Takahashi E, Suzuki S, Hayashi M, Yamada T, Cui W, Shimizu M (2023) Size-driven parr-smolt transformation in masu salmon (*Oncorhynchus masou*). *Sci. Rep.*, **13**, 1–11.
- 浦沢知紘 (2019) 早期スモルト化サクラマスの由来とその利用及び有用性について. 日本海洋生物研究所 2019 年報, 44–48.