層別 Petersen 法を用いたサクラマスモルトの個体数推定

宮腰靖之,^{1*} 隼野寛史,¹ 永田光博,¹ James R. Irvine²

(2000年7月13日受付, 2000年9月28日受理)

¹北海道立水産孵化場, ²Fisheries and Oceans CanadaApplication of the Stratified-Petersen Estimator to Estimate Numbers of Masu Salmon *Oncorhynchus masou* SmoltsYasuyuki Miyakoshi,^{1*} Hirofumi Hayano,¹ Mitsuhiro Nagata,¹ James R. Irvine²¹Hokkaido Fish Hatchery, Hokkaido 061-1433, Japan, ²Fisheries and Oceans Canada, Pacific Biological Station, British Columbia V9R 5K6, Canada

Multiple marking and recapture were conducted to estimate numbers of masu salmon *Oncorhynchus masou* smolts in a river in Hokkaido, northern Japan. A partial fence and a rotary-screw trap, located approximately 5 km apart, were used to capture downstream migrating smolts from May to early July 1998 and 1999. Marking and recovery data were initially stratified at 7-day intervals although data for some weeks were subsequently pooled to increase sample sizes. Diagnostic chi-square tests indicated that pooled Petersen estimates, which were formed by pooling all of the marks applied and all of the recoveries, were not consistent, and the stratified-Petersen, i.e., maximum likelihood Darroch, estimates were appropriate. The stratified-Petersen estimate was 30% higher than the pooled Petersen in 1998, and was 16% higher in 1999. The migratory behavior of masu salmon smolts changed during each run and the capture efficiency of the trap varied as water flow fluctuated. Under these conditions, heterogeneity in the capture probability of smolts apparently occurred, which violated a critical assumption required for the pooled Petersen estimator.

キーワード: サクラマス, スモルト, トラップ, 標識再捕, Petersen 法, 層別

サクラマス *Oncorhynchus masou* はサケ属 6 種のうち最も資源量の少ない魚種であり,¹⁾ 北太平洋のアジア側にのみ分布する。日本における分布域の中心は北日本の日本海およびオホーツク海に面した地域である。²⁾ 秋に来遊するサケ *O. keta* とは対称的にサクラマスは冬から春にかけて沿岸漁業の対象となることから、北日本の特に日本海沿岸での重要な漁業資源の一つである。^{3,4)}

サクラマスの資源増殖は河川における遊漁規制などによる野生資源の保護と人為的なふ化放流によって行われてきた。サクラマスは浮上後 1 年あるいは 2 年間に河川で過ごした後、銀毛 (スモルト) 変態し海洋生活へと移行する。そのため、河川における幼魚の生残の良し悪しが増殖効果に強く影響する。河川生活期の最終発育段階であるスモルトの降河尾数を定量的に調べることは、放流された稚幼魚の降海までの生き残りを評価したり、野生サクラマスの資源量を把握する上で重要と考えられ

る。Power⁵⁾ はスモルト降河尾数の定量調査の意義を次のように述べている。(1) 資源管理の効果を評価する指標、(2) 数年後の成魚の来遊量の予測と漁業管理を行うための資料、(3) 淡水域の生息環境の変化 (環境汚染など) を評価する指標。

サケ科魚類のスモルトの降河尾数を算定する技術は北米を中心として古くから開発されてきた。一般的に、スモルトの降河尾数を定量的に調べるには河川横断面を遮断するフェンスを設置し、⁶⁾ スモルト全数を採捕、算定することが最も有効かつ正確とされている。⁵⁾ しかしながら、算定用フェンスの設置には資材費、人件費など相当なコストが必要な上、流量の変動の大きな河川ではスモルトの降河時期を通じてフェンスを維持することが困難である。ゴミや枯れ葉などがフェンスのスリットをふさいで越流したり、増水時にはフェンスが倒壊するなどして算定が不完全になる場合が多い。このようなことか

* Tel : 81-123-32-2135, Fax : 81-123-34-7233, E-mail : miyakoshiy@fishexp.pref.hokkaido.jp

ら, 算定用フェンスは流量が比較的安定した小規模河川でのみ実用可能と考えられる。サクラマスのスモルトが降河移動する時期は融雪により河川が増水しやすく, たとえ規模の小さな河川であっても多くの場合, スモルトの全数採捕は容易ではない。

算定用フェンスを用いた全数採捕に代わる手段として標識再捕が用いられることが多い。⁷⁾ただし, 標識再捕を利用して個体数を推定する場合でも十分な数のサンプルが得られることが必須であり,⁸⁾対象種を効率的に採捕する手段が不可欠である。最近ではロータリー式スクリュートラップに代表される, 河川流量の変動に強いトラップが開発されている。⁹⁻¹¹⁾また, 河川横断面の一部を遮断する部分フェンス (partial fence) は全面を遮断するフェンスに比べて架かる負荷が小さいために倒壊することが少なく, スモルトの採捕に有効であることも報告されている。⁷⁾そこで, 本研究では北海道北部を流れる増幌川において部分フェンスとロータリー式スクリュートラップを用いて, サクラマススモルトの降河尾数を推定することを試みた。

サクラマスなどサケ科魚類のスモルトの降河移動は1-2ヵ月の期間にわたるため,^{12,13)}それらを対象として標識再捕を行う場合は移動時期全般を通じて標識と再捕を繰り返す必要がある。閉鎖系個体群を対象として標識再捕により個体数を推定する方法としては, 1回放流・1回再捕を基本とする Petersen 法が広く知られているが,¹⁴⁾標識と再捕を複数回にわたって繰り返す場合でも, 標識尾数, 再捕尾数それぞれを合計した数値を用いて Petersen 法により推定値を得ることができる (pooled Petersen 法)。¹⁵⁾しかし, pooled Petersen 法により偏りのない推定値を得るには前提となるいくつかの仮定が満たされなくてはならない。^{15,16)}Schwarz and Taylor¹⁶⁾は pooled Petersen 法が有効な場合の条件を詳しく解説している。それによると, 通常, Petersen 法が偏りのない推定値を与えるために必要な仮定のうち代表的なものとしては, (1)個体群は閉鎖系である, (2)標識は脱落せず, かつ正確に報告される, (3)すべての個体の獲られやすさは等しい, ことなどがあるが, このうち pooled Petersen 法では(3)の仮定が満たされないことが多い。具体的な原因として, Schwarz and Taylor¹⁶⁾は遡上するサケの親魚における標識再捕を例に挙げ, 早い時期に移動する個体と遅い時期に移動する個体が均一に混合しなかったり, 時期によって採集効率が変化することなどを指摘している。これに対して, Darroch¹⁷⁾が示した推定方法に代表される層別 Petersen 法では個体の獲られやすさの層間の違いは許されるため, pooled Petersen 法による推定値が偏りを持つ場合でも層別 Petersen 法を用いると偏りのない推定値を得られることが知られている。そこで, 本研究ではサクラマススモ

ルトの降河尾数の推定における pooled Petersen 法の妥当性を検討するとともに, 標識および再捕を時期ごとに層別した層別 Petersen 法の有効性についても検討を加えた。

材料および方法

標識再捕 1998年および1999年の5月, 北海道北部を流れる増幌川に部分フェンスとロータリー式スクリュートラップを設置した (Fig. 1)。部分フェンスは河口から約15 km 上流に位置する北海道立水産孵化場宗谷支場の取水口横に設置した。部分フェンスは幅36 cm, 高さ100 cm, スリット幅8 mm のプラスチック製のパネルをつなぎ合わせたもので, 完成時の延長は約4 m であった。設置箇所の川幅は増水時が約5 m, 渇水時は3 m 程度であったので, 渇水時には河川の横断面すべてを遮断し, 増水時にはその一部を遮断するにとどまった。

上流から降河してきたスモルトは部分フェンスにより下流への移動を妨げられ, 取水口に入り, 導水路を經由して宗谷支場の飼育池へと誘導された。宗谷支場の飼育池では土曜日, 日曜日を除く毎日, タモ網を用いてサクラマス幼魚を採捕した。採捕したサクラマス幼魚は3-アミノ安息香酸エチル (MS-222) を用いて麻酔した後, 久保¹⁸⁾の基準に従い外観からスモルト化の進行度合いを判別し, 前期スモルト以降の様相を示すサクラマス幼魚の背鰭基底部に番号入りリボンタグを付けた。標識したスモルトは尾叉長を測ったのち, 飼育池の池尻から放流した。

標識地点より約5 km 下流の地点にはロータリー式スクリュートラップ (E. G. Solution 社製, Oregon) を設置し, 降河してきたスモルトを採捕した。スクリュートラップは装置全体を水面に浮かべる役目をする2基のフロート (pontoon), 魚類を採集するコーン (cone), 採集した魚類を収容するライブボックス (livebox) から成る。¹¹⁾コーンは開口部の直径が1.5 m の円錐形で, その内側には螺旋状のプレートが取り付けられており, 水流を受けて回転する構造になっている。回転速度は流速によって変動する。コーンの後方にはライブボックスが設置されており, 一度ライブボックス内に入った魚はコーンの螺旋状プレートが回転しているために逃げることはできない構造となっている。

ライブボックスに収容されたスモルトは土曜日, 日曜日を除く毎日回収し, MS-222 で麻酔した後, 尾叉長を測り, 標識魚についてはリボンタグの番号を記録して放流した。スクリュートラップ設置地点の水深も記録した。トラップ設置地点の流量を週に1度測定して, 水深-流量換算式を求めておき, 水深のデータから毎日の流量を推定した。標識と再捕の作業はスモルトが採捕さ

Fig. 1. Map of the Masuhoro River, northern Hokkaido, illustrating the locations of marking and recovery sites.

れなくなる7月中旬まで続した。

リボンタグの脱落およびタグの取り付け作業による幼魚の死亡率を調べるため、50尾の標識スモルトを無給餌で2週間、宗谷支場の飼育池に設置した200 L水槽に収容した。2週間後までにタグを保有し、生き残った個体の率を放流尾数に乗じて、有効放流尾数を算出した。⁷⁾

スモルト降河尾数の推定 スモルトの降河尾数の推定には解析プログラム SPAS (Stratified Population Analysis System)¹⁵⁾を用いた。SPAS では pooled Petersen 法と層別 Petersen 法 (maximum likelihood Darroch, ML Darroch 法)により推定値が計算される。Darroch¹⁷⁾は pooled Petersen 法が偏りを持たないための条件として、(1)標識魚の再捕率が放流各層にわたり等しい、あるいは、(2)再捕時の標識魚の割合が再捕各層にわたり等しい、ということを示し、これらの条件が満たされているか否かを診断するための2通りの χ^2 検定を示している。SPAS ではそれら2通りの χ^2 検定が実行され、pooled Petersen 法の偏りを診断することができる (Arnason *et al.*¹⁵⁾は(1)の条件の検定を Equal proportions test, (2)の条件の検定を Complete mixing test と呼んでいる)。

層別 Petersen 法を用いる場合、層の数が多くなると数多くの組み合わせの層の結合が可能である。SPAS では最尤法によって求められたパラメータと実測値の適合度を G 検定で評価する。利用者は G 検定の結果を見て、どのような層の結合が最適かを判断することができる。

増幌川における調査データの解析では、日毎の標識尾数および下流での採捕尾数は必ずしも多くはなく、特に

標識魚の再捕尾数は少ない日 (<5 尾) がほとんどであったので、まず最初に日毎の標識尾数、再捕尾数のデータを1週間ごとに合計し、7つの放流層と7つの再捕層に層別した。SPAS を用いてこれらの各放流層および各再捕層の結合を繰り返し、その都度、ML Darroch 法によりスモルトの個体数を推定した。その中から実際のデータと推定されたパラメータの適合度の最も高いモデル、すなわち適合度検定の P 値が最大となるモデルを最終的な推定値とした。その際、pooled Petersen 法が偏りのない推定値を与えるかどうかを2通りの χ^2 検定により診断した。

標識地点と下流の再捕地点の間には大きな支流はないが (Fig. 1), その間の区間にもサクラマス幼魚は生息している。それらのスモルトが再捕地点を通過することは標識と再捕の間に未標識個体が入り込めることに相当する。このような場合には標識時点の個体数を推定することはできないが、再捕時点の個体数を推定することは可能である。¹⁵⁾ よって、本研究で得られる推定値は下流の再捕地点、すなわち、スクリュートラップを設置した地点を通過するスモルトの個体数の推定値ということになる。再捕時点の個体数のみの推定が可能な条件下において ML Darroch 推定値を用いる場合には、放流層の数 (s) が再捕層の数 (t) 以上となる必要があるため、^{15,16)} データの各層を結合する時には $s \geq t$ となるように配慮した。

なお、増幌川には人工飼育された幼魚が秋に放流されているが、本研究では野生魚のみを対象とした。また、本研究では1998および1999年の2ヶ年分の調査データを取り扱ったが、詳細の説明には1999年のデータの

Table 1. Summary statistics for the mark-recapture of masu salmon smolts in the Masuhoro River, Hokkaido, in 1999

Release stratum	Beginning date* ¹	Number of fish marked* ²	Number of fish recaptured				Recapture rate
			Weeks 1+2	Week 3	Weeks 4+5	Weeks 6+7	
Week 1	21 May	75	19	11	0	0	0.40
Week 2	29 May	111	10	13	3	0	0.23
Week 3	5 June	172	0	27	5	0	0.19
Weeks 4+5	12 June	435	0	0	38	5	0.10
Weeks 6+7	26 June	294	0	0	0	93	0.32
Number of unmarked fish			236	523	362	72	
Mark ratio			0.11	0.09	0.11	0.58	

*¹ Each week consisted of 7 day with the exception of Week 1 which consisted of 9 days.

*² Numbers were adjusted for tag loss and tagging induced mortality.

みを用いた。

結 果

1998 年は 5 月 19 日から 7 月 8 日までスモルトの採捕を行い、この間に計 1,990 尾を標識、放流し、下流のスクリュートラップでは 2,043 尾を採捕、このうち標識魚は 350 尾であった。1999 年は 5 月 21 日から 7 月 12 日までスモルトの採捕を行い、この間に計 1,110 尾を標識、放流し、下流のスクリュートラップでは 1,417 尾を採捕、このうち標識魚は 224 尾であった。

リボンタグの脱落と標識付け作業による死亡率を調べる試験に供したスモルトのうち、タグが脱落したり、あるいは死亡した個体数は 1998 年が 50 尾中 4 尾、1999 年は 50 尾中 1 尾であった。そこで、両年の実際の標識尾数にそれぞれ 0.92 (46/50), 0.98 (49/50) を乗じて標識尾数を補正した。

最終的な推定結果を導いた標識再捕データは 1998 年は 6×5 行列、1999 年は 5×4 行列となった (Table 1)。1999 年の各放流層における標識尾数に対する再捕率は 10~40% の範囲で変動しており、各再捕層における採捕尾数に対する標識魚の割合も 9~58% の範囲で大きく変動した。サクラマススモルト降河尾数の推定値は 1998 年は pooled Petersen 法では 10,666 尾 (SE : 465), ML Darroch 法では 13,821 尾 (SE : 1,203), 1999 年は pooled Petersen 法では 6,861 尾 (SE : 373), ML Darroch 法では 7,988 尾 (SE : 682) であった (Table 2)。ML Darroch 法による推定値は pooled Petersen 法と比べ、1998 年は 30%, 1999 年は 16% 大きな値となった。一方、変動係数は両年とも ML Darroch 法よりも pooled Petersen 法のほうが小さく、推定精度は pooled Petersen 法のほうが優っていた。しかしながら、両年とも Equal Proportions test, Complete mixing test ではいずれも有意な差が見られ (Table 2), pooled Petersen 法による推定値は偏りを持つものと判断された。

Table 2. Results from analyzing mark-recapture data for masu salmon smolts in the Masuhoro River

(A) Estimates by pooled Petersen and ML Darroch

	pooled Petersen	ML Darroch	pooled Petersen	ML Darroch
	1998		1999	
Estimate	10,666	13,821	6,861	7,988
SE	465	1,203	373	682
CV	0.044	0.087	0.054	0.085

(B) Results of diagnostic tests for complete pooling

	P-value	df	P-value	df
	1998		1999	
Test 1* ¹	$P < 0.01$	4	$P < 0.01$	3
Test 2* ²	$P < 0.01$	5	$P < 0.01$	4

*¹ Test labelled "Equal proportions" by Arnason *et al.* (1996)

*² Test labelled "Complete mixing" by Arnason *et al.* (1996)

ML Darroch 法で推定された層毎の降河尾数を各層の日数で除し、1 日あたりの降河尾数を推定した (Fig. 2)。1998 年と 1999 年では層の結合の仕方に違いがあるので単純に比べることはできないが、両年とも 6 月に入ってスモルトの降河尾数が増え、1998 年は 6 月中旬、1999 年は 6 月下旬にはスモルトの降河移動はほぼ終了する傾向が見られた。

考 察

標識再捕によりサクラマススモルトの降河尾数を推定する際に、標識尾数と再捕尾数それぞれを合計した数値を用いて計算する pooled Petersen 法が妥当かどうかを検討した。その結果、北海道北部の増幌川において調査を実施した 2 ヶ年ともに pooled Petersen 法により得られた推定値は偏りを持つと判断された。しかし、pooled Petersen 法のほうが層別 Petersen 法 (ML Darroch 法) と比べて高い推定精度を示した。Arnason *et al.*¹⁵⁾ および Plante *et al.*¹⁹⁾ は層別 Petersen 法の理論的な研究の

Fig. 2. Numbers of masu salmon smolts for each stratum estimated by maximum likelihood Darroch estimator.

中で、前提となる仮定が満たされない場合には pooled Petersen 法による推定値は大きな偏りを持つことを明確に記している。その一方で、偏りの少ないモデル（層別 Petersen 法）を選択するか、高い推定精度のモデル（pooled Petersen 法）を選択するかの判断基準は確立されていないことも述べている。実際の野外調査においては推定値の偏りの大きさを判断できる情報（例えば、全数採捕を目的とした漁具による採捕尾数、など）が得られなければ、偏りと推定精度のどちらを重要視すればよいのか一概には決められない。その場合、Darroch¹⁷⁾が示した 2 つの検定（Equal proportions test および Complete mixing test）の結果は推定方法を選択する上での判断基準となるであろう。本研究では pooled Petersen 法と ML Darroch 法による推定値の差は大きく、Darroch が示した検定で有意差が見られたことから、標識および再捕データを時期的に層別した ML Darroch 法により得られた推定値がより適切であると結論する。

本研究において、pooled Petersen 法による推定値の偏りを招いた原因としては、第一にロータリー式スクリュートラップの構造的特徴が考えられる。スクリュートラップは河川の流量変動に強く、スモルトの降河期間中を通して維持することができた。その一方で、トラップの採集効率が調査期間を通して一定ではなく、時期によって大きく変動した（Fig. 3）。スクリュートラップでは魚類を採集する部位が水流を受けて回転する構造となっており、流量が多いほど回転数が高くなり、その結果、トラップの採集効率も向上したものと考えられる。²⁰⁾ 第二にはスモルトの移動のパターンの時期別の変化が挙げられる（Table 3）。5 月から 6 月初め頃までは（Week 1 および Week 2）放流した週のうちに再捕地点まで到達する個体は多くはないが、6 月中旬以降

Fig. 3. Mean discharge and trap efficiency (estimated by maximum likelihood Darroch estimator) in 1999. Vertical bars indicate standard error of the estimated trap efficiency.

Table 3. Estimated probability that a smolt in a particular release stratum moved to a particular recovery stratum, Masuhoro River, 1999

Release stratum	Recovery stratum			
	Weeks 1+2	Week 3	Weeks 4+5	Weeks 6+7
Week 1	0.36	0.64	0.00	0.00
Week 2	0.13	0.54	0.33	0.00
Week 3	0.00	0.69	0.31	0.00
Weeks 4+5	0.00	0.00	0.96	0.04
Weeks 6+7	0.00	0.00	0.00	1.00

（Weeks 4～7）はほとんどの個体が放流した週のうちに再捕地点まで到達している。すなわち、時期が遅くなるほどスモルトのトラップ間の移動速度が速くなったことを示している。標識時期ごとにスモルト化の進行度合いを見ると（Fig. 4）、早い時期には前期スモルトの割合が高いが、次第に中期スモルト以降の割合が高くなり、終盤になるに従いスモルト化変態の進んだ個体の比率が高まっている。降河行動、移動速度はスモルト化の進行度合いと深く関わっているものと推測される。¹⁸⁾ このようなスモルトの移動速度の変化とトラップの時期的な採集効率の変動が重なり、各放流層における標識魚の再捕率や各再捕層における標識魚の割合に違いが生じ、結果として pooled Petersen 法の要求する条件が満たされなかったものと考えられる。

層別 Petersen 法の歴史は古く、主に統計学者によって理論的に研究され、発展を続けてきたが、^{15,16)} その一方、水産研究の現場で実際に利用された研究例は多くはなかった。最近、Miyakoshi and Kudo²¹⁾が遡上するサ

Fig. 4. Smoltification phase of marked masu salmon in the Masuhoro River in 1999 (phases defined in Kubo¹⁸⁾).

クラマス親魚の全数捕獲が可能な河川において pooled Petersen 法と ML Darroch 法による推定値と実際の遡上尾数を比較して, ML Darroch 法のほうがより正確な推定値を与え, かつ時期別の遡上尾数も正確に推定できた事例を示し, 層別 Petersen 法は実用的にも有効な推定方法であることを実証している。層別の基準も本研究で用いた時期別の層別のほかに, 採捕場所による層別²¹⁾や雌雄による層別等も可能であり, また, 降河移動中のスモルトや遡上中のサケ科魚類親魚のみならず様々な個体群に適用可能である。使いやすい解析プログラムも開発されたことから,¹⁵⁾ 層別 Petersen 法の使用は今後広まるものと予測される。

以上, 本研究では降河するサクラマスのスモルト個体数の推定方法の一つについて論じたが, 採集に用いる漁具⁶⁾や推定方法²²⁻²⁴⁾は他にも数多く考えられており, 場所や時期, 予算などの都合によってどれか一つを選択することになる。サケ科魚類の資源増殖において野生資源の保護およびその効果的な管理を重視してきた北米では資源量の推定技術も盛んに研究され,^{25,26)} 様々な発育段階における生残率に関する研究結果が蓄積されてきた。²⁷⁾ 一方, 日本のサクラマスでは人工ふ化放流に重点が置かれ, 放流種苗の増殖効果は調べられているものの,^{3,4)} 野生資源の個体群動態やその資源管理に関する研究はまだ不十分と言える。各発育段階においてサクラマスの資源量を推定する技術をさらに研究し, 生活史全般を通じた資源量の変動を把握し, 有効な資源管理手法を確立することが今後のサクラマス資源増殖のためには必要であろう。

謝 辞

本研究での野外調査にご協力いただいた大久保進一氏, 鈴木研一氏, 藤原 真氏ならびに北海道立水産孵化場の諸氏に感謝申し上げます。杉若圭一氏にはサクラマス幼魚の生態について, Carl J. Schwarz 博士には層別 Petersen 法について貴重なご助言とご指導を賜った。深く感謝申し上げます。

文 献

- 1) NPAFC (North Pacific Anadromous Fish Commission). Statistical yearbook 1996, NPAFC, Vancouver, 2000; 1-22.
- 2) 待鳥精治, 加藤史彦. サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の産卵群と海洋生活. 北太平洋漁業国際委員会研報 1985; 43: 1-118.
- 3) 真山 紘. 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・ますふ化場研報 1992; 46: 1-156.
- 4) Miyakoshi Y, Nagata M, Sugioka K, Kitada S. Commercial harvest of hatchery-reared masu salmon *Oncorhynchus masou* estimated by a coast-wide sampling program in Hokkaido, northern Japan, and the two-stage sampling schemes of landings. *Fisheries Sci.* 2001; 67: 126-133.
- 5) Power G. Estimating and understanding smolt output from Atlantic salmon rivers. 1985 Northeast Atlantic salmon workshop, Atlantic Salmon Federation and New Brunswick Wildlife Federation, Moncton, 1985; 108-124.
- 6) Conlin K, Tutty BD. Juvenile salmonid field trapping manual. Fisheries and Marine Service Manuscript Report. No. 1530, Department of Fisheries and Oceans Canada, Vancouver, 1979; 1-136.
- 7) Dempson JB, Stansbury SE. Using partial counting fences and a two-sample stratified design for mark-recapture estimation of an Atlantic salmon smolt population. *North Am. J. Fish. Manage.* 1991; 11: 27-37.
- 8) Robson DS, Regier HA. Sample size in Petersen mark-recapture experiments. *Trans. Am. Fish. Soc.* 1964; 93: 215-226.
- 9) Kennen JG, Wisniewski SJ, Ringler NH, Hawkins HM. Application and modification of an auger trap to quantify emigrating fishes in Lake Ontario tributaries. *North Am. J. Fish. Manage.* 1994; 14: 828-836.
- 10) Roper B, Scarnecchia DL. A comparison of trap efficiencies for wild and hatchery age-0 chinook salmon. *North Am. J. Fish. Manage.* 1996; 16: 214-217.
- 11) Thedinga JF, Murphy ML, Johnson SW, Lorenz JM, Koski KV. Determination of salmonid smolt yield with rotary-screw traps in the Situk River, Alaska, to predict effects of glacial flooding. *North Am. J. Fish. Manage.* 1994; 14: 837-851.
- 12) Irvine JR, Ward BR. Patterns of timing and size of wild coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) smolts migrating from the Keogh River watershed on northern Vancouver Island. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1989; 46: 1086-1094.
- 13) 小林美樹, 岩見俊則, 岡田鳳二, 永田光博. サクラマスの生態学的研究 I. 古宇川に放流した池中継代サクラマスの降海行動について. 北海道立水産孵化場研報 1988; 43: 57-64.

- 14) 田中昌一. 「水産資源学総論」 恒星社厚生閣, 東京, 1985.
- 15) Arnason AN, Kirby CW, Schwarz CJ, Irvine JR. Computer analysis of data from stratified mark-recovery experiments for estimation of salmon escapements and other populations. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences No. 2106, Department of Fisheries and Oceans, Ottawa, 1996; 1-37.
- 16) Schwarz CJ, Taylor CG. Use of the stratified-Petersen estimator in fisheries management: estimating the number of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) spawners in the Fraser River. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1998; **55**: 281-296.
- 17) Darroch JN. The two-sample capture-recapture census when tagging and sampling are stratified. *Biometrika* 1961; **48**: 241-260.
- 18) 久保達郎. サクラマスの相分化と変態の様相. 北海道さけ・ますふ化場研報 1974; **28**: 9-26.
- 19) Plante N, Rivest LP, Tremblay G. Stratified capture-recapture estimation of the size of a closed population. *Biometrics* 1998; **54**: 47-60.
- 20) Nagtegaal DA, Carter EW, Riddell B. A preliminary report on juvenile chinook production in the Cowichan River, 1995. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences No. 2360, Department of Fisheries and Oceans Canada, Nanaimo, 1996; 1-43.
- 21) Miyakoshi Y, Kudo S. Mark-recapture estimation of escapement of masu salmon *Oncorhynchus masou* with a comparison to a fence count. *North Am. J. Fish. Manage.* 1999; **19**: 1108-1111.
- 22) Carlson SR, Coggins LG Jr, Swanton CO. A simple stratified design for mark-recapture estimation of salmon smolt abundance. *Alaska Fishery Res. Bull.* 1998; **5**: 88-102.
- 23) Schwarz CJ, Dempson JB. Mark-recapture estimation of a salmon smolt population. *Biometrics* 1994; **50**: 98-108.
- 24) Schwarz CJ, Seber GAF. A review of estimating animal abundance III. *Statistical Sci.* 1999; **14**: 427-456.
- 25) Cousens NBF, Thomas GA, Swann CG, Healey MC. A review of salmon escapement estimation techniques. Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences No. 1108, Department of Fisheries and Oceans, Nanaimo, 1982; 1-122.
- 26) Irvine JR, Nelson TC (eds). Proceedings of the 1994 salmon escapement workshop plus an annotated bibliography on escapement estimation. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences No. 2305, Department of Fisheries and Oceans Canada, Nanaimo, 1995; 1-97.
- 27) Bradford MJ. Comparative review of Pacific salmon survival rates. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1995; **52**: 1327-1338.