

根室海峡沿いの諸漁港内におけるサケ稚魚の餌としての カイアシ類(甲殻類)の季節分布

平川 和正^{1*}・加賀 敏樹^{2**}・佐藤 智希³・大橋 寿教⁴

1. 337-0051 埼玉県さいたま市見沼区東大宮4丁目72-12, 私設研究所プランクトン-サイエンス 2. 236-8648 神奈川県横浜市金沢区福浦2-12-4, 国立研究開発法人水産研究・教育機構水産資源研究所水産資源研究センター (** 現所属: 100-8907 東京都千代田区霞が関1-2-1, 水産庁増殖推進部) 3. 062-0922 北海道札幌市豊平区中の島2条2丁目4-1, 国立研究開発法人水産研究・教育機構水産資源研究所さけます部門 4. 086-0522 北海道野付郡別海町本別海5-167

Seasonal Distributions of Copepoda (Crustacea) as Food for Juvenile Chum Salmon (*Oncorhynchus keta*) in Fishing Ports along the Nemuro Strait, eastern Hokkaido

HIRAKAWA Kazumasa^{1*}, KAGA Toshiki^{2**}, SATO Tomoki³, OHASHI Toshinori⁴

1. Private Research Institute Plankton-Science, 4-72-12 Higashiohmiya, Minuma-ku, Saitama 337-0051, Japan *✉ info@plankton-science.jp 2. Fisheries Stock Assessment Center, Fisheries Resources Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, 2-12-4 Fukuura, Kanazawa-ku, Yokohama, Kanagawa, 236-8648, Japan (** present address: Resources Enhancement Promotion Department, Fisheries Agency, 1-2-1 Kasumigaseki, Chiyoda-ku, Tokyo 100-8907, Japan) 3. Salmon Research Department, Fisheries Resources Institute, Japan Fisheries Research and Education Agency, 2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo, Hokkaido 062-0922, Japan 4. 5-167 Honbetsukai, Betsukai-cho, Notsuke-gun, Hokkaido 086-0522, Japan

We investigated regional characteristics of the seasonal distributions of copepods as an important food for juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in littoral zone along the Nemuro Strait, eastern Hokkaido. Samples were collected by vertical hauls using a Kitahara net (mesh opening: 0.10mm) at the quay (one station) of seven fishing ports (Hashirikotan, Betsukai and Odaito in the southern part, Shibetsu, Kumbetsu, Rausu and Aidomari in the northern part) at different months, once or twice in a year from 2013 to 2023 (except 2019, 2021 and 2022). The spring-early summer distributions of the dominant copepods, *Pseudocalanus newmani*, *Acartia hudsonica*, *Eurytemora herdmani* and Harpacticoida (mainly *Harpacticus uniremis*, neritic (estuarine) cold-water species of small-medium sizes (body length: ≤ 3.0 mm), were closely associated with food supply to juvenile chums in the Nemuro Strait (fishing ports). In addition to these copepods, seven large oceanic cold-water copepods (body length: ≥ 3.1 mm) abundantly occurred in the north from spring to early summer, transported by oceanic cold-water such as Eastern Sakhalin Current Water. They were not dominants. However, it was suggested that *Calanus glacialis*, *Neocalanus flemingeri* and *N. plumchrus* are significant indicators for evaluating qualitatively favorable food conditions, due to their large sizes and lipid-rich reservoirs, affecting growth and survival of juvenile chums during early sea life. Thus, food availability of juvenile chum salmon was considered to be higher in the north (especially Rausu and Aidomari ports, east coastal waters of Shiretoko Peninsula) under oceanic conditions than in the south (Nemuro Bay).

Keywords regional characteristics, dominant copepods, large oceanic cold-water copepods, *Neocalanus flemingeri*, food availability

はじめに

根室海峡(図1)は北海道東岸と国後島の間位置し、北側の知床半島先端(知床岬)から南側の根室半島先端(納沙布岬)までの範囲と定義され、オホーツク海と太平洋を繋ぐ海域である。本海域は、流況に基づき、野付半島以北を海峡北部、またそれ以南を海峡南部として各々区分される(小熊ら2007)。北部(知床

半島東岸側)では千島海盆を源とする大陸斜面(水深: 200m以深)が侵入しているのに対して、南部(主に根室湾)では水深の浅い(平均水深: 20~30m)平坦な海底が続く地形的特徴(南浅北深)を示す。また、北部では、南部と比べ、山岳地帯が多いため、大河川である標津川および忠類川(図1)の河口域を除き、沿岸域への河川水の影響は少ない(小熊ら2007)。本海

域の水塊は、冬季から春季および夏季から秋季には各々東樺太海流水（寒流）および宗谷暖流水の影響を受けるといわれている（藤井・阿部 1982; Takizawa 1982; 佐藤ら 2006; 小熊ら 2007; 森ら 2010）。

本海域では古くから主要漁業としてサケ漁が盛んに行われている。しかしながら、本研究で対象とするサケ稚魚の放流数は1980年代以降ほぼ一定にもかかわらず、サケの漁獲（回帰）量は北海道全体としてみると、近年減少傾向にあり（Saito 2021）、今後の社会・経済的問題として無視することはできない状況である。特に、本研究の対象水域である根室海峡（海区）では海峡北部と南部（根室湾）でサケ稚魚の放流量がほぼ同じであるが、南部での回帰量は北部の約1/3といわれている（Kasugai et al. 2012）。

太平洋サケは生活史の初期の二つの段階、すなわち、1) ふ化仔稚魚の降海直後と、2) 海洋生活最初の秋季から冬季に死亡率が高く、これらは回帰量（年級群の豊度）を決定するうえで重要な要因であるといわれている。1) については、Parker (1968) および Wertheimer & Thrower (2007)、2) については Beamish & Mahnken (2001) および Moss et al. (2005) によって各々提唱された。本研究では、2) については1) と比べ死亡率が低く、重大ではないと推定されていること（Naydenko et al. 2016）、また野外調査の簡便さから、1) およびそれに続く沿岸滞泳期までを取り上げ、海洋生活初期におけるサケ稚魚の死亡要因として挙げられた捕食、餌不足（飢餓）、生息不適環境への物理的移送など（関 2005）のうち、餌不足に直接関わる餌料環境について調べた。これまで、根室海峡においてはサケ稚魚の主要餌料である動物プランクトンの春季から夏季にかけての時空間的推移を明らかにするとともに、それらとサケ稚魚の餌料環境との関連などについて調査研究が行われてきた（笠原 1985; 関 2004, 2005; 関ら 2006; 加賀ら 2016）。しかしながら、サケ稚魚の河川から降海直後一時期を過ごすといわれている港内や渚帯などを含む極沿岸域のうち、港内における調査研究（例えば、入江 1990）は、これまで根室海峡の北部（知床半島東側）から南部（根室湾）に至るまでの広域を通して実施されなかった。また、調査期間は主としてサケ稚魚の放流時期（概して4～6月、主に4～5月）（高橋 2015, 2020）や沿岸滞泳期（5月～7月中旬）

（関 2004; Saito et al. 2009）に限られたため、これらの知見は、サケ稚魚の主要餌料生物種の四季を通じての季節変動パターンという視点からみると、その餌料環境の実態を的確に評価するうえで必ずしも十分ではないと考えられる。

本研究では根室海峡沿いの7漁港内において、動物プランクトンのうち、サケ稚魚の主要餌料グループであるカイアシ類の季節的推移（冬季～秋季）を時空間的に明らかにすることを目的とした。また、これらカイアシ類のなかでも、特に重要な大型冷水性種（平川ら 2019）の出現・分布特性から、サケ稚魚の“Food availability”（餌料の有効性：サケ稚魚の成長・生残に対する餌の有効利用の可能性）を海峡南北間で比較することにより、その水域特性と仕組みについて考察した。これらの基礎的知見に基づくサケ稚魚の餌料環境の良否に対する評価は、今後サケの初期成長・生残と回帰との関係を明らかにし、放流技術を改善していくうえで重要な意義をもつと考えられる。また、知床半島ではサケ・マス類は海洋からの陸域への物質輸送を果たすばかりでなく、陸域生態系の多様性も担っていることから（埴山 2006）、本研究の成果は海洋生態系と陸域生態系の相互作用の究明に重要な役割を果たすといえよう。

材料および方法

動物プランクトン採集は、図1に示す根室海峡における7漁港、すなわち、海峡南部に位置する走古丹（水深：3.3m）、別海（水深：4.0m）、尾岱沼（水深：6.2m）および海峡北部に位置する標津（水深：4.5m）、薫別（水深：4.4m）、羅臼（水深：7.7m）、相泊（知円別）（水深：4.9m）において、2013～2023年までの期間中（但し、2019, 2021および2022年を除く）、年に1～2回各年異なる月に実施された（表1）。本研究における季節分けは、気象庁による四季区分（冬季：12～2月、春季：3～5月、夏季：6～8月、秋季：9～11月のうち、11月のみ）を参考にした。採集は、各漁港内の岸壁（1定点）から北原式定量プランクトンネット（口径：22.5cm、網目：0.1mm、ろ過部の側長：80cm）を海中に投入し、海底近くから表面までをほぼ鉛直に曳くことによって行われた。試料は、このような鉛直曳採集を各定点で数回繰り返す。

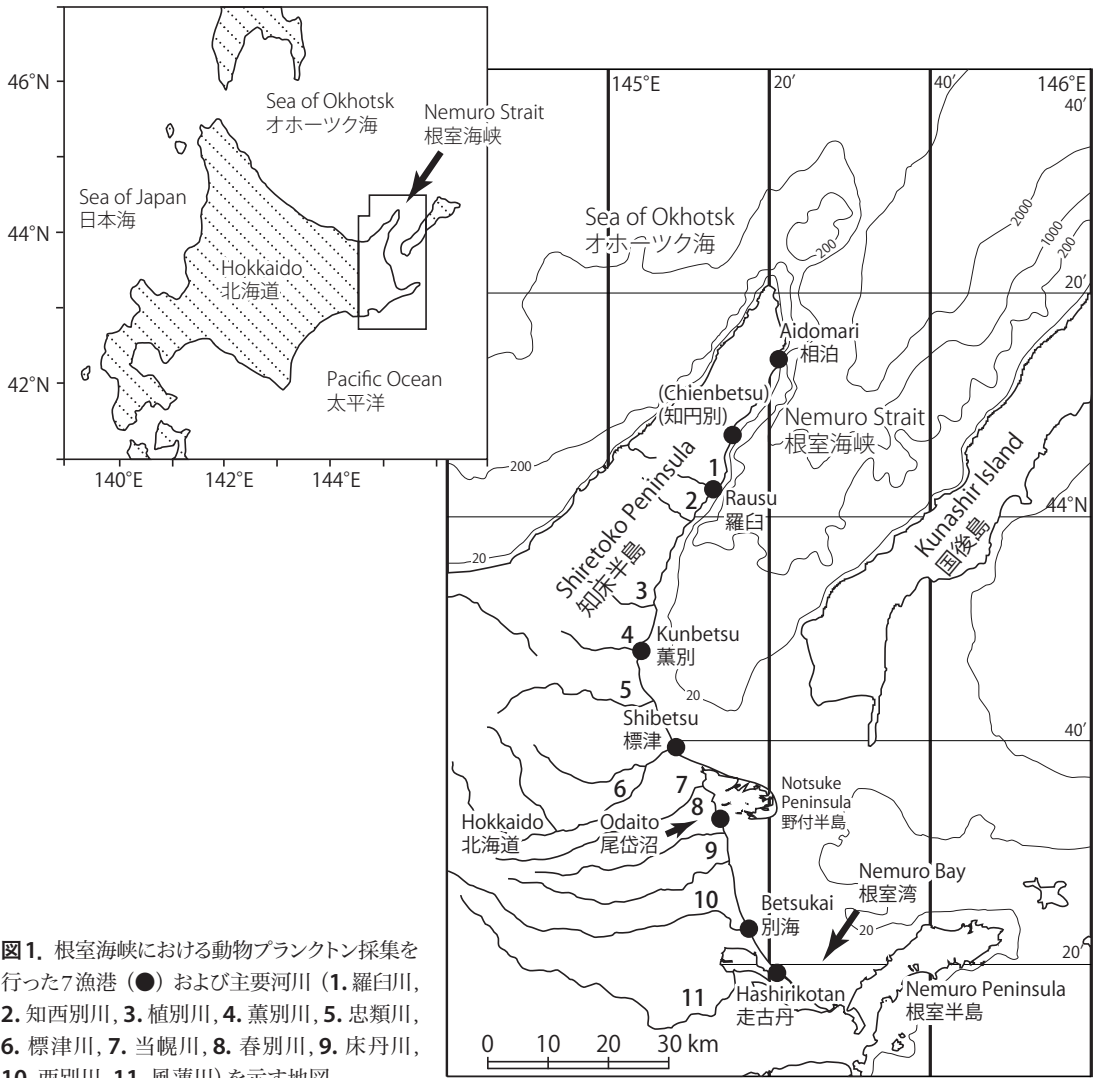


図1. 根室海峡における動物プランクトン採集を行った7漁港(●)および主要河川(1. 羅臼川, 2. 知西別川, 3. 植別川, 4. 薫別川, 5. 忠類川, 6. 標津川, 7. 当幌川, 8. 春別川, 9. 床丹川, 10. 西別川, 11. 風蓮川)を示す地図。

返し行い、同一の採集瓶に集められ、直ちに10%ホルマリン海水で固定・保存された。採集調査後、実験室において、これら試料中の大型生物や水塊指標種の出現状況を調べるため、まず各試料の全量を検鏡(種査定および計数)した。次に、動物プランクトン出現個体数の多寡に応じて各試料を1/2～1/16に分割し、それらを種査定するとともに計数した。また、同方法で採集した2008年3月、8月および11月並びに2009年3月の標本(採集定点: 走古丹, 尾岱沼, 標津および羅臼)についても採集年の違いによるカイアシ類における同一月の優占種組成を比較するため、検鏡した。なお、ネット口部には濾水計を装着し

なく、濾水率は一律1.0とした。

カイアシ類の優占種は、各漁港の採集定点における各採集時のカイアシ類(ただし、カイアシ類のノープリウス幼生を除く)の出現個体数の合計値を出現種数(分類群を含む)の合計値で割ること、すなわち、一種当たり出現個体数(平均値)より高い値を示す種と定義した(加藤・細川1968)。

$$Ni \geq 1/S \sum_{i=1}^S Ni$$

Ni : 各漁港定点での各採集時における第*i*番目の種(分類群を含む)の出現個体数

S : 総種数(分類群を含む)

表 1. 7漁港(北部: 標津, 薫別, 羅臼および相泊, 南部: 走古丹, 別海および尾岱沼) における動物プランクトンの採集調査についての記録.

季節	採集調査年月日
冬季	2014年1月14日～15日
	2015年2月13日*
春季	2020年3月29日
	2014年4月27日
	2019年5月26日
夏季	2013年6月30日
	2023年7月22日～23日
	2016年8月14日
秋季	2017年11月5日

*: 悪天候のため相泊から知門別へシフト

動物プランクトン採集定点では物理的環境要因を把握するため, 水銀棒状水温計(最少目盛り: 0.5°C)により, 表面水温を測定するとともに, 1月(2014年), 2月(2015年), 4月(2014年), 6月(2013年) および 8月(2016年) にはバケツによる表面塩分測定用の採水を行った. 塩分測定には国立研究開発法人水産研究・教育機構旧北海道区水産研究所(現水産資源研究所釧路庁舎)においてギルドライン社オートサル塩分計 8400Bを用いた.

結果

海洋環境

本調査期間中の各採集定点における表面水温および塩分の季節分布を図2に示した.

表面水温: 冬季(1月および2月) 海峡南部では全定点で0°C以下を示した. 春季(3月) から夏季(7月) にかけて海峡北部・南部共に昇温し, この期間中, 平均水温は北部では南部に比べ低いことが分かった [北部: 平均9.6 (-1.7 ~ 20.5) °C, 南部: 平均11.8 (3.5 ~ 21.0) °C]. 羅臼, 標津および別海における3~7月の平均表層(海面下3m深) 水温の比較では, 羅臼(北部) が最も低く, 別海(南部) が最も高いことが報告されている(高橋 2015). 秋季(11月) には全体として降温し, 南部では10°C以下を示した. 北海

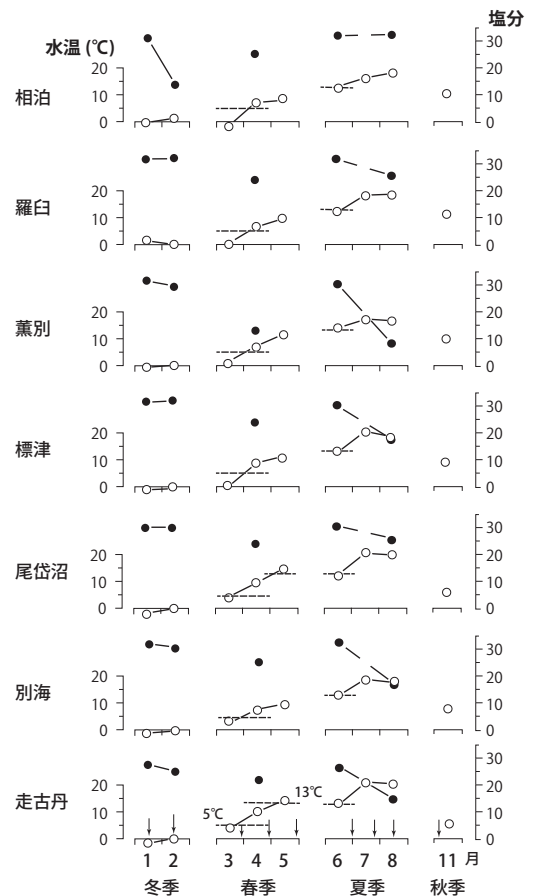


図 2. 7漁港(採集定点) における表面水温(黒丸) および塩分(白丸) の季節変化. 図中の破線は各々水温5および13°Cを示す. 最下段の横軸上の矢印は採集日を示す. 各月に対応する調査年月日は表1参照.

道沿岸域におけるサケ稚魚の放流適水温(表層3m深: 5 ~ 13°C) (北海道さけ・ますふ化場 1996) からみた放流期間は, 本研究 [表面(0m) 水温] においては, 全採集定点を通して月単位でみると(図2), 概して4月から5月(晩春), あるいは6月(初夏) に該当した. この期間は北海道における過去40年間の放流パターン(高橋 2020) に基づく, 根室海区(北部および南部) におけるサケ稚魚の主な放流時期(適期) (4月下旬~5月下旬) をカバーしていることがわかった.

表面塩分: 調査期間中, 最大値(32.5) は相泊の夏季(6月) に, また最小値(8.9) は薫別の夏季(8月) にみられた. 季節別にみると, 低塩分が春季(4月) に全採

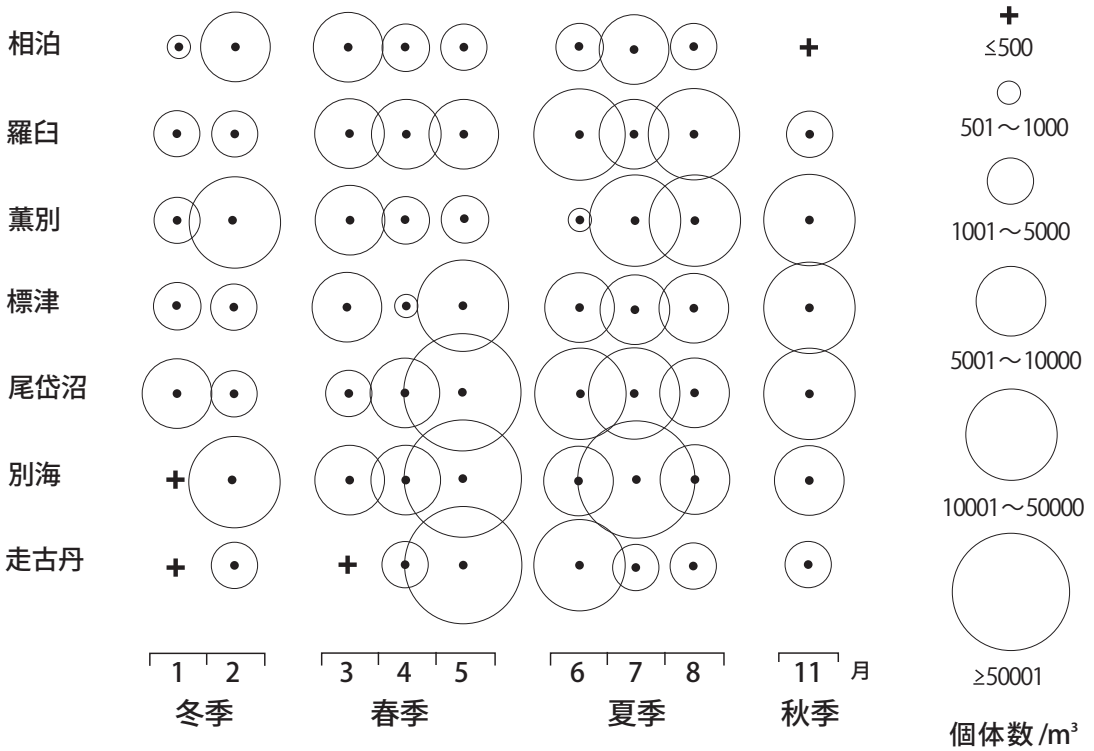


図3. 7漁港(採集定点)におけるカイアシ類の出現総個体数の季節分布. 各月に対応する採集年月日は表1参照.

集定点で、また夏季(8月)には相泊を除く各定点でみられた。この低塩分化は春季には海水(流水)の融解を含む融雪水の影響によると考えられる。一方、夏季には近くに大河川のない相泊での塩分はほぼ同じ(6月: 32.5, 8月: 32.2)であったのに対して、大河川の河口域に隣接する定点、特に薫別(薫別川, 忠類川), 標津(標津川), 別海(西別川), 走古丹(風蓮川)では塩分は20以下を示した。このことから、夏季の塩分低下には河川水(降雨)の影響が挙げられる。各採集定点を通して調査期間中の平均値は20.6~30.3を示した。北部の羅白および相泊では外洋域が陸域へと迫り、外洋水の影響を直接受けるとともに、付近に大河川が少ないため(図1), 平均塩分は南部(22.9~28.1)と比較し、高い傾向(羅白: 28.8, 相泊: 30.3)を示した。なお、冬季2月の相泊に替わって観測した知円別の塩分は、港内へ流入する用水路からの淡水の影響を受けるため、平均値算出から除外した。

しかしながら、本調査における海表面の水温・塩分との相互関係からのみでは、水塊構造や海流系について明確に把握することはできなかった。

カイアシ類の出現総個体数の季節分布

本研究において動物プランクトンはカイアシ類を含む枝角類, オキアミ類, 端脚類, 尾虫類, クラゲ類, 底生・付着生物の幼生類など13分類群(グループ)が出現した。

調査毎の各採集定点におけるこれら分類群の出現個体数の動物プランクトン総個体数に対する割合(%)をみると、全体を通してカイアシ類が49.9~100%(平均89.20%)を占め、最優占グループとなった。カイアシ類の出現総個体数(ノープリウス幼生を除く)の季節分布(図3)をみると、春季5月には南部(走古丹~尾岱沼)で多かったが(5.1~11.0×10⁴個体/m³), その他の季節(月)では北部(標津~相泊)と南部との間で顕著な差異は見出されなかった。

カイアシ類の出現種の特徴

本研究において最優占群となったカイアシ類は、5目22属少なくとも39種(未査定種を含む)が出現し、Calanoidaで最多の種数(少なくとも25種)を示した(表2)。これらの出現種は、春季から夏季にか

表 2. 本研究におけるカイアシ類出現種の一覧表. 種毎に水塊指標 (冷: 冷水性種, 暖: 暖水性種), 主な生息域 (沿: 沿岸性種, 外: 外洋性種) および体サイズ (頭部先端から又肢末端までの全長) (小: 小型 $\leq 1.4\text{mm}$, 中: 中型 $1.5 \sim 3.0\text{mm}$, 大: 大型 $\geq 3.1\text{mm}$) によって各々区分された.

目	種類	水塊指標	主な生息域	体サイズ
Calanoida (カラヌス目)	<i>Calanus glacialis</i>	冷	沿～外	大
	<i>Calanus sinicus</i>	暖	外	中～大
	<i>Neocalanus cristatus</i>	冷	外	大
	<i>Neocalanus flemingeri</i>	冷	外	大
	<i>Neocalanus plumchrus</i>	冷	外	大
	<i>Eucalanus bungii</i>	冷	外	大
	<i>Mesocalanus tenuicornis</i>	暖	外	中
	<i>Paracalanus</i> spp.*	暖	沿～外	小
	<i>Pseudocalanus minutus</i>	冷	外	中
	<i>Pseudocalanus newmani</i>	冷	沿～外	小
	<i>Clausocalanus perygens</i>	暖	外	小
	<i>Metridia okhotensis</i>	冷	外	大
	<i>Metridia pacifica</i>	冷	外	中～大
	<i>Eurytemora herdmani</i>	冷	沿	中
	<i>Eurytemora pacifica</i>	冷～暖	沿	中
	<i>Tortanus komachi</i>	冷	沿	中
	<i>Tortanus discaudatus</i>	冷	沿	中
	<i>Centropages abdominalis</i>	冷	沿	中
	<i>Centropages maigo</i>	-	沿	小
	<i>Stephos pacificus</i>	-	沿	小
	<i>Acartia hudsonica</i>	冷	沿	小
	<i>Acartia longiremis</i>	冷	沿	小
	<i>Acartia steueri</i>	冷～暖	沿	中
<i>Acartia tumida</i>	冷	沿	中	
<i>Pseudodiaptomus inopinatus</i> s.l.	冷～暖	沿	中	
Cyclopoida (キクロプス目)	<i>Oithona atlantica</i>	冷	外	小
	<i>Oithona similis</i>	冷～暖	沿～外	小
	<i>Saphirella</i> sp.	-	沿	小
Cyclopoida (未査定)	-	-	-	
Poecilostomatoida (ポエキロストム目)	<i>Oncaea media</i>	暖	外	小
	<i>Oncaea scottodicarloi</i>	暖	外	小
	<i>Oncaea</i> sp. (?コベボデイド幼体)	-	-	-
	<i>Triconia borealis</i> (= <i>Oncaea borealis</i>)	冷	外	小
<i>Corycaeus affinis</i>	暖	外	小	
Harpacticoida (ハルパクチクス目)	<i>Microsetella norvegica</i>	冷～暖	沿～外	小
	<i>Microsetella rosea</i>	暖	外	小
	<i>Harpacticus uniremis</i>	冷	沿	小
	Harpacticoida (未査定)	-	-	-
Monstrilloida (モンストリラ目)	<i>Monstrilla</i> sp.	冷～暖	沿	小～中

*: *Paracalanus* 属は複数種によって構成されることが考えられるが³ (Hidaka et al. 2016), そのうち *Paracalanus orientalis* (Ueda et al. 2022) 1 種の出現が確認された.

-: 不明

けて根室湾（南部）においても同様に報告されている（加賀ら2016）。また、これらカイアシ類の種特性を1) 水塊指標（冷水性種、暖水性種）、2) 主な生息域（沿岸性種、外洋性種）および3) 体長（成体の頭部先端から又肢末端までの長さ）から3つの体サイズ・グループ（小型： $\leq 1.4\text{mm}$ 、中型： $1.5 \sim 3.0\text{mm}$ 、大型： $\geq 3.1\text{mm}$ ）の各々1)～3)に区分し、表2に示した。Calanoidaでは冷水性種が多く、*Pseudocalanus newmani*などの小型種から大型種（*Calanus glacialis* および *Neocalanus* 属3種など計7種）まで多くの種が出現した。*C. glacialis*は比較的沿岸性であるが、これら大型種は一般に外洋性種として知られている。他方、暖水性種として*Calanus sinicus*、*Mesocalanus tenuicornis* および *Paracalanus* spp. (*P. orientalis* 1種を含む複合種と考えられる)が出現し、いずれも沿岸～外洋性あるいは外洋性である。また、*Eurytemora* 属2種 (*E. herdmani* および *E. pacifica*) および *Acartia* 属4種 (*A. hudsonica*、*A. longiremis*、*A. tumida* および *A. steueri*) などは一般に汽水域を含む沿岸域で生活史を完結するといわれている。

Calanoida以外の4目では中・大型種はみられず、ほぼ小型種によって構成された。Poecilostomatoidaでは主に暖水性あるいは冷水性の外洋性種のみが出現する特徴を示した。Harpacticoidaは、浮遊性種 (*Microsetella norvegica* および *M. rosea*) と表在（底生）・葉状付着性種から成り、後者では本研究において出現した Harpacticoida のうち、冷水性種の *Harpacticus uniremis* が3～4月に多く出現した。本種は、海藻を生息場所としている生態特性（Ito 1971）からみて、真の浮遊性種と異なり、極沿岸域において自力での大きな移動はなく、ほとんど定着した生活様式を示すと考えられる。

カイアシ類の優占種（分類群）組成の季節分布

本調査期間中の各定点におけるカイアシ類の優占種組成（上位3～4種）の季節分布（図4）についてみると、冬季（1～2月）には、尾岱沼を除く6定点では、全体として冷水性の *Pseudocalanus newmani* が第一優占種となり、更に本種に続き *Oithona similis* が北部のみで第二あるいは第三優占種として出現した。このことから、*P. newmani*-*O. similis* は冬季北部

の代表的カイアシ類優占種組成であることがわかった。尾岱沼では、このグループに替わって、同じく冷水性種 *Acartia hudsonica* が第一優占種となった。Harpacticoidaは北部・南部で全定点ではないが、優占種として出現した。

春季（3～5月）には、北部の羅臼および相泊では冬季同様、専ら *P. newmani*-*O. similis* グループによって支配されたが、薫別以南ではこのグループは優占しなくなった。替わって、優占種の順位とその組成は、冬季優占種（群）に新たな優占種（群）、すなわち、*Acartia tumida*（冷水性種）、*Eurytemora herdmani*（冷水性種）および *Eurytemora* spp. (*E. herdmani* および *E. pacifica* のコペポデイドIII期以前の幼体) が加わり、冬季と比較し複雑多様化した。特に、*A. hudsonica* は南部だけでなく、5月には北部の標津でも第一優占種として出現した。また、Harpacticoidaは3～4月の期間中、南部の3定点および北部の薫別、更に5月には相泊でも各々第一優占群となった。

夏季（6～8月）では、初夏（6月）に北部（羅臼および相泊）の優占種組成は、冬季から引き続き *P. newmani*-*O. similis* グループによって維持された。しかしながら、7～8月になると、その優占種組成は暖水性種の *Paracalanus* spp. あるいは *O. similis* を第一優占種とする新たなグループ (*Paracalanus* spp.-*O. similis*-*Eurytemora* spp.-*A. hudsonica* -*Microsetella norvegica*) によって置き換えられた。これら優占種のうち、*A. hudsonica* は7～8月の標津と薫別では春季（5月）の標津以南と同様に第一優占種として、また7月には更に北部の羅臼および相泊でも第三～四優占種として出現するに至った。

秋季（11月）には、北部（羅臼および相泊）においては夏季（7～8月）同様 *Paracalanus* spp. が、また薫別以南では *A. hudsonica* が各々第一優占種を占め、基本的には7～8月と類似した優占種組成を示した。*Paracalanus* spp. の優占種（第二位）としての出現は、他の季節では観察されなかった薫別、更に南部（別海および走古丹）まで及ぶことが見出された。このような本種の優占種としての季節的出現特性（夏季から秋季にかけての北部から南部への分布拡大）は、*P. newmani* のそれ（冬季から初夏にかけての南部から北部への分布後退）とは対照的であるといえる。他

採集地点	優占 順位	月,日 年	冬季		春季			夏季			秋季			
			1, 14~15	2, 13	3, 29	4, 27	5, 26	6, 30	7	8, 14	11, 5			
			2014	2015	2020	2014	2019	2013	2023	2016	2017			
相泊	1		PN	HP	OS	PN	HP	OS	Pe	Pe	Pe	PN	1	
	2		HP	PN	PN	OS	PN	PN	PN	OS	Es	OS	HP	2
	3			OS		HP				AH	MN			
羅臼	1		PN	PN	OS	PN	OS	PN	OS	Pe	Pe	Pe	AT	3
	2		OS	OS	PN	OS	PN	OS	Pe	OS	OS	OS	EH	4
	3									MN	MN	AH		
	4									AH			EP	5
薫別	1		PN	PN	EH	HP	Es	EH	AH	AH	AH	AH	Es	6
	2		HP	OS	AT	EH	HP	HP				Pe		
	3		OS	HP	HP		OS	OS					Pe	7
	4			EH	OS			OS						
標津	1		PN	PN	AT	Es	AH	AH	AH	AH	AH	AH	AH	8
	2			EH	EH	HP	Es	EH				EP		
	3			OS		HP	HP					Es	OS	9
尾岱沼	1		AH	AH	HP	AH	AH	AH	AH	AH	AH	AH	MN	10
	2		PN	HP		Es								
	3			PN		HP								
	4			EP										
別海	1		PN	PN	AH	HP	AH	OS	AH	AH	AH	AH		
	2			HP	HP	AH	Es	HP		OS	OS	Pe		
	3					Es					OS	OS		
走古丹	1		PN	PN	HP	HP	AH	AH	AH	AH	AH	AH		
	2			AH	PN	AH					Es	Pe		
	3					Es						Es		

図4. 7漁港(採集定点)におけるカイアシ類の優占種(分類群)組成の季節分布. 1: *Pseudocalanus newmani*, 2: Harpacticoida, 3: *Acartia tumida*, 4: *Eurytemora herdmani*, 5: *Eurytemora pacifica*, 6: *Eurytemora* spp. (コペポデイドI~III期), 7: *Paracalanus* spp., 8: *Acartia budsonica*, 9: *Oithona similis*, 10: *Microsetella norvegica*.

方, *A. budsonica* は, 夏季と同様に北部でも優占(第三位)したことから, 本種の生息分布域が時期の進行につれて冬季の南部(走古丹および尾岱沼)から夏・秋季にかけて北部へと拡大(延伸)する特徴を示した. 換言すると, 本種は夏・秋季には *P. newmani* の北部への分布後退を補うようにして出現・分布することがわかった.

2008年3月29日(走古丹, 尾岱沼, 標津および羅臼), 8月22日(尾岱沼および羅臼) および 11月23日(尾岱沼および羅臼) 並びに 2009年3月1日(尾岱沼および羅臼) における各採集定点でのカイアシ類の優占種(分類群)組成(図5: 各季節の左側)と本研究結果(図5: 各季節の右側)とを比較し, 各月における優占種の組成および順位の年による違いを調べた. なお, 2009年3月1日の採集時期は, 一般に年間最低水温期に当たることから, 冬季として区分された. 各年の優占種組成は, 春季の標津では年により異なったが, 羅臼では夏季には両年共に一致し(第一優占種: *Paracalanus* spp., 第二優占種: *Oithona*

similis, 第三優占種: *Microsetella norvegica*), その他の季節でも年より第一優占種と第二優占種の順位が入れ替わるにとどまった(冬・春季の *Pseudocalanus newmani*-*Oithona similis*, 秋季の *Paracalanus* spp.-*O. similis*). 尾岱沼では, 春季に Harpacticoida が, その他の季節には *Acartia budsonica* が両年共に第一優占種(群)となり, また走古丹では春季の優占種組成は両年共に一致した(第一優占種: Harpacticoida, 第二優占種: *P. newmani*).

上記の結果に加え, 本研究と同様に, *A. budsonica* では冬季から秋季にかけて南部(尾岱沼)から北部(羅臼)への優占種としての出現とその移行がみられた. 更に, 冷水性種(主に *P. newmani*) から暖水性種(主に *Paracalanus* spp.) への季節的遷移(冬・春季~夏・秋季)には年の違いによる顕著な差異は見出されなかった. これらの結果から, 2008~2020年までの期間中には, 春季の標津を除き, 全体としてカイアシ類優占種(群)の組成とそれらの順位には年による大きな違いがほとんど認められなかった. また, これらカ

採集定点	優占順位	冬季				春季		夏季		秋季		種名	順位			
		月,日	3, 1		2, 13		3 29	3, 29	8, 22	8, 14	11, 23			11, 5		
		年	2009	2015	2008	2020	2008	2016	2008	2017						
羅臼	1		OS	PN	PN	OS	Pe	Pe	OS	Pe	PN	1				
	2		PN	OS			OS	OS	OS	OS			HP	2		
	3								AH	AH			AT		3	
	4								MN				EH			4
標津	1				HP	AT					EP	5				
	2												Pe	6		
	3														AH	
尾岱沼	1		AH	AH	HP	HP	AH	AH	AH	AH	OS	8				
	2						EP		OS				MN	9		
	3														CY	10
	4															
走古丹	1				HP	HP					MN	9				
	2				PN	PN							CY	10		
	3														CY	10

図5. 2008年(3月, 8月, 11月) および2009年(3月)の4漁港(走古丹, 尾岱沼, 標津および羅臼)の採集定点におけるカイアシ類の優占種(分類群)組成の季節分布と本研究(2015年2月, 2020年3月, 2016年8月および2017年11月)におけるそれらとの比較. 1: *Pseudocalanus neumani*, 2: *Harpacticoida*, 3: *Acartia tumida*, 4: *Eurytemora herdmani*, 5: *Eurytemora pacifica*, 6: *Paracalanus* spp., 7: *Acartia hudsonica*, 8: *Oithona similis*, 9: *Microsetella norvegica*, 10: *Cyclopoida*.

イアシ類優占種は大型種を含まず, 小・中型種によって構成された.

大型冷水性カイアシ類の季節分布

本研究において優占種には至らなかった大型冷水性カイアシ類7種 (*Calanus glacialis*, *Neocalanus cristatus*, *Neocalanus flemingeri*, *Neocalanus plumchrus*, *Euclanus bungii*, *Metridia pacifica* および *Metridia okhotensis*) の出現個体数からみた季節分布をみると(図6), これらカイアシ類グループは晩冬(2月)から春季に北部, 特に薫別以北では南部と比べ多量に出現し, 3月の相泊では最大個体数(687個体/m³)に達した. 主要種は*C. glacialis*および*M. okhotensis*の2種から構成された. これら両種の他に, *N. flemingeri*も比較的多量に出現し, 4月の相泊では最大出現個体数(100個体/m³)を示した. 本種は既に冬季(1月)から出現し, 薫別では冬・春季(2~4月)にはこのグループの中では最も多く出現するとともに, 少量ながら南部まで出現する傾向を示した. また, 本種は上記7種のうちでは, 出現期間が最も長かった(1~5月). 他方, *C. glacialis*は北部(相泊および羅臼)では4月にも3月と同様に多量に分布したが, 5月以降に全定点で消失した. この大型冷水性カイアシ類グループは夏季には薫別

以南では全種類が消失したが, 北部(特に, 羅臼)では*N. flemingeri*に替わって本種と近縁種である*N. plumchrus*のみが少量ながら出現する特徴を示した. しかしながら, 両種共に秋季には南北全採集定点から消失した. したがって, これらカイアシ類の季節分布状況とサケ稚魚の放流時期(降海直後~極沿岸生息期: 4~5月)および沿岸滞泳期(5月~7月中旬)との対応関係についてみると, *C. glacialis*単一種だけでなく, *Neocalanus*属2種(主に*N. flemingeri*)の加入が, 放流サケ稚魚とのマッチング(一致)期間をより延長させていることがわかった.

これら7種のなかで, 比較的多量に出現し, また出現頻度の高い*N. flemingeri*, および夏季にのみ少量出現した*N. plumchrus*の出現個体数による両種のコペポデイド期組成の推移についてみると(表3), 前者は冬季(2月)にコペポデイドII期(40.0%), 春季にはコペポデイドV期(3月: 43.4%, 4月: 31.8%)が各々主要構成群となった. また, コペポデイドI期が3月(18.4%)に, II期が4月(21.2%)にそれぞれV期に次いで多量に出現するとともに, I期は5月には最優占(83.3%)した. すなわち, 本種の発育期組成は春季としてみると, 初期コペポデイド期(I~II期)および後期コペポデイド期(V期)に各々ピークをもつ二峰型を示した. また, 北部で得られたV

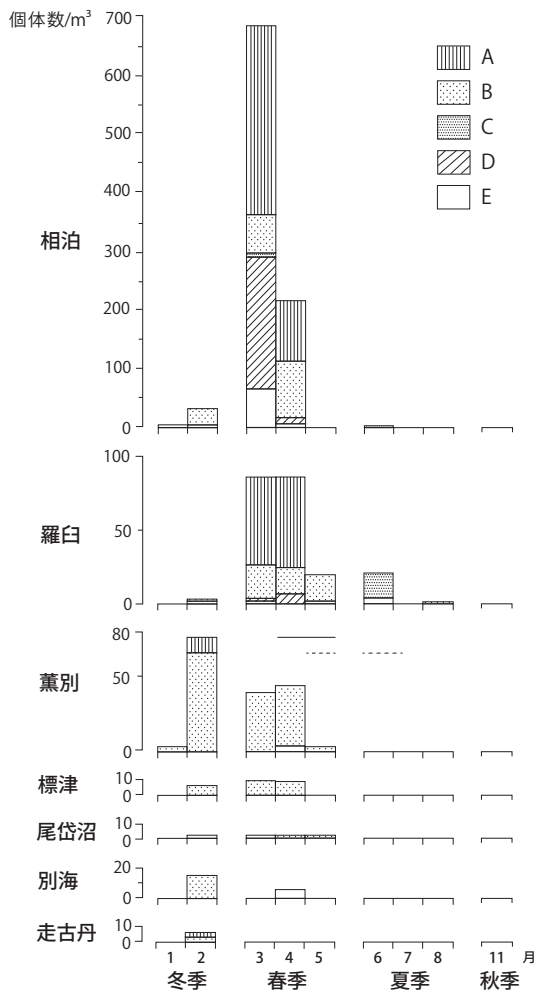


図6. 7漁港（採集定点）における大型冷水性種カイアシ類7種（そのうち、3種は“その他”として一括表示）の出現個体数の季節分布. 図中の実線および破線は根室海峡におけるサケ稚魚の各々放流時期（4～5月）および沿岸滞泳期（5～7月中旬）を示す（本文中参照）. 各月に対応する採集年月日は表1参照. A: *Calanus glacialis*, B: *Neocalanus flemingeri*, C: *Neocalanus plumchrus*, D: *Metridia okhotensis*, E: その他 (*Neocalanus cristatus*, *Eucalanus bungii* および *Metridia pacifica*).

期では体内蓄積脂質（油球）の体のほぼ50%以上（体側面からみたおおよその割合）を占める充満型個体（図7）が、4月の北部の採集定点を通してみると、V期総個体数の約60%を占めた. 他方、6月以降に出現した *N. plumchrus* では観察個体数が *N. flemingeri* と比べて少ないが、初期コペポデイド期（I～III期）が *N. flemingeri* に替わって夏季に出現する

傾向を示した. この両種間でみられた初期コペポデイド期の出現時期の遅早は、*N. flemingeri* の産卵期（冬季～春季）が *N. plumchrus* と比較しより早いことを意味する.

カイアシ類の水塊指標種（グループ）の季節分布と寒・暖流水の季節交替との関係

上記の大型冷水性カイアシ類7種（外洋性）および外洋暖水性カイアシ類7種, *Calanus sinicus*, *Mesocalanus tenuicornis*, *Paracalanus* spp.（便宜的に *P. orientalis* 1種として扱った）, *Clausocalanus pargens*, *Corycaeus affinis*, *Oncaea media* (*O. scottodicaloi* を含む) および *Microsetella rosea* を各々冷水および暖水性水塊指標種として各グループ別の季節分布をみると（図8）, 前者は主に冬季（1月）から晩春（5月）まで出現し、海峡南部と比北北部（特に、羅臼および相泊）で多量に分布した. これに対して、後者は前者に替わって、初夏（6月）から北部で出現し始め、夏季から秋季に北部から南部にかけて増加しながら、生息分布域を南部まで広げた. このような季節分布特性と前述した根室海峡における水塊（寒・暖流水）の一般的な季節交替（“はじめに”参照）とを比較してみると、前者の出現（消失）は主に寒流の東樺太海流水（宗谷暖流水）、また後者の出現（消失）は宗谷暖流水（東樺太海流水）の流入と各々密接な関係にあることが明らかとなった.

考察

港内と港外（沿岸域）における既往知見との比較

本研究で得られた根室海峡沿いの漁港内（採集定点）のカイアシ類のうち、外洋大型冷水性種 *Neocalanus* 属 2種 (*N. flemingeri* および *N. plumchrus*) および *Eucalanus bungii* の季節分布状況を海峡南北間で比較してみると、これまでに調査船調査により報告された港外（沿岸域）における知見（笠原 1985; 加賀 2012; 加賀ら 2016）と同様に、北部ではより多く出現することがわかった. このことから、本研究で採用した漁港内での岸壁採集調査でも、沿岸（汽水）性カイアシ類群集と異なり、根室海峡における外洋大型冷水性種の地域的分布特性を把握することができた.

表3. 根室海峡北部における *Neocalanus flemingeri* および *Neocalanus plumchrus* のコペポデイド発育期 (I~V) 構成の季節変化. 数値は各採集地点 (標津, 薫別, 羅臼および相泊) の出現個体数の合計に対する割合 (%) を示す.

	季節	冬季		春季			夏季			秋季
	月, 日	1, 14-15	2, 13	3, 29	4, 27	5, 26	6, 30	7, 23	8, 14	11, 5
	年	2014	2015	2020	2014	2019	2013	2023	2016	2017
	観察個体数 (合計)	1	40	76	66	12				
<i>N. flemingeri</i>	I	100.0	17.5	18.4	12.1	83.3				
	II		40.0	13.2	21.2	16.7				
	III		32.5	6.6	18.2					
	IV		10.0	18.4	16.7					
	V			43.3	31.8					
	合計	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0				
	観察個体数 (合計)						9	1		
<i>N. plumchrus</i>	I						66.7			
	II						33.3			
	III								100.0	
	IV									
	V									
	合計						100.0	100.0		

優占カイアシ類の出現状況からみたサケ稚魚の餌料環境

カイアシ類優占種 (分類群) のうち, 根室海峡沿岸におけるサケ稚魚の胃内容物として報告されているカイアシ類は, *Pseudocalanus newmani* (春日井 2010; 関未発表資料), *Acartia hudsonica* (春日井 2010; 大橋 未発表資料), *Acartia tumida* (春日井 2010), *Eurytemora berdmani* (関 2005; 春日井 2010), *Eurytemora pacifica* (春日井 2010) および Harpacticoida (大橋・酒本 2018) の6種 (分類群) である. これらは小・中型種であり, *E. pacifica* を除き沿岸, あるいは沿岸・外洋冷水性種である (表2).

上記6種 (分類群) のうち, *P. newmani* は北部のうち羅臼および相泊で, *E. berdmani* は北部でも南側の標津および薫別で, *A. hudsonica* は南部から北部 (標津) で, 各々春季に優占したことから, 根室海峡におけるサケ稚魚の放流時期 (主に4~5月) (高橋

2020) との関係からみると, これらの採集地点ではサケ稚魚とこれら餌料生物とのマッチングが高くなると考えられる. 一方, Harpacticoida では, 北部と南部を通してその優占頻度がほぼ一定していたため, 両者のマッチングは全域で高い傾向にあると考えられる. 本研究で出現した *Harpacticus uniremis* は, カナダ太平洋沿岸 (Sibert 1979 など) および北海道北部日本海沿岸 (増毛) (浅見・平野 1993) ではサケ稚魚の重要な餌料であり, 本研究で出現した Harpacticoida の中では大型 (成体の体長: 雌 1.4mm, 雄 1.2mm) である. 道東太平洋岸釧路近郊の昆布森港内では, サケ稚魚は Harpacticoida のうち, 体長 0.9mm 以上の大型個体を選択的に捕食していることが推察されている (入江 1990). したがって, 本研究においては胃内容物の種査定は行われなかったが, 根室海峡では降海直後のサケ稚魚が *H. uniremis* を選択的に捕食していることが示唆される. しかしながら, *A. tumida* は北

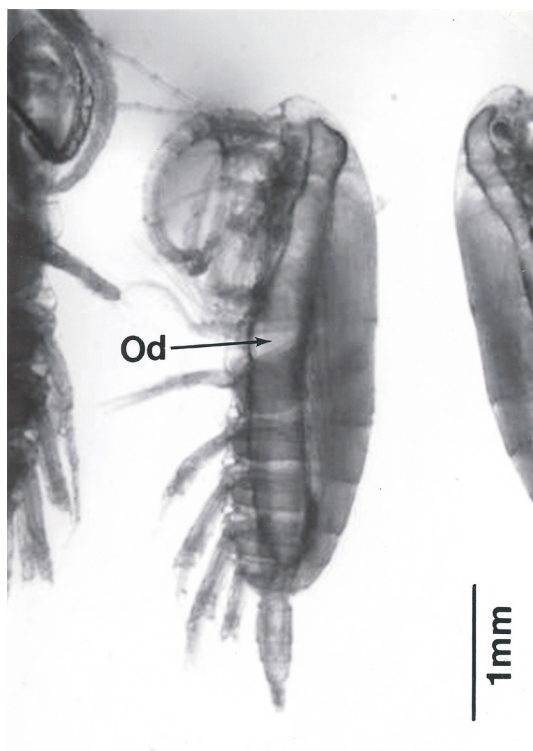


図7. 体内に豊富な蓄積脂質 (Od: 油球) をもつ *Neocalanus flemingeri* (コペポデイドV期)。

部 (標津および薫別) では3月には放流時期から判断して、未だ時期的に餌として利用されず、その季節分布 (加賀ら 2016) からみて、本種は春季から夏季にかけて昇温に伴い港内ではなく、港外 (沿岸～沖合) において増加し、サケ稚魚によって捕食される機会が多くなると考えられる。また、*E. pacifica* では種査定可能なコペポデイドⅢ期以上の個体が、この期間中未だ優占種として出現しなかったため、マッチングは把握できなかった。それゆえ、サケ稚魚の放流適期における各餌料生物に対する“Food availability”は、餌料生物の種 (分類群) によって時空間的に異なることが推定された。

これらカイアシ類のうち、夏季の標津沿岸 (海峽北部) において *Pseudocalanus* spp. (恐らく *P. newmani*) が昇温の遅れに伴い、主要餌料として未だ優占していた年には同時にサケ稚魚の高い成長率が北部全体 (羅臼～野付半島基部までのデータの合計) として報告された (Saito et al. 2009)。しかしながら、野付半

島を境界とした海峽南北間での冷水性大型カイアシ類の分布特性 (特に、北部の羅臼および相泊で多量出現)、すなわち、餌料条件として体サイズ分布の違いからみると、*Pseudocalanus* spp. (小型種) に対する高い“Food availability”に加えて、大型カイアシ類の出現・分布とサケ稚魚の餌料生物との関係について考察する必要がある。

大型冷水性カイアシ類の出現状況からみたサケ稚魚の餌料環境

河川に放流された、あるいは自然界でふ化したサケ稚魚は降海直後には港湾や渚帯などにおいて一時期を過ごした後、成長 (尾又長 FL: $\geq 4 \sim 5$ cm) とともに大型餌料生物を求めて沿岸 (沿岸滞泳期)、更に沖合へと移動 (離岸期) するといわれている (埴山 1986; 入江 1990; Perry et al. 1996)。その理由として、成長に伴う生残率 (飢餓耐性および捕食者からの逃避行動) の向上を図るうえで、餌料生物サイズ (最大体長および最大体幅) の急激な増大 (Okada & Taniguchi 1971; 入江 1990) と大型餌料生物の選択・確保 (LeBrasseur 1969; Simenstad & Salo 1980) が挙げられる。

本海域に出現した大型冷水性カイアシ類7種のうち、サケ稚魚の餌料生物としては比較的沿岸性の *Calanus glacialis* 1種が南部 (根室湾) で報告されているが (春日井 2010)、北海道周辺沿岸域 (入江 1990; Kawamura et al. 2000; 関 2005; Nagata et al. 2007; 平川ら 2019 など) や三陸沿岸 (山田湾) (Yamada et al. 2021) でその代表種として知られている *Neocalanus flemingeri* および *N. plumchrus* (*Neocalanus* spp. あるいは *Calanus plumchrus* としての記載もあり) は、根室海峽においてはサケ稚魚の胃内容物としての報告はない。しかしながら、笠原 (1985) によれば、*Calanus plumchrus* (*N. flemingeri* および *N. plumchrus*) は、カイアシ類では根室海峽北部 (羅臼～薫別沿岸域) において5～6月 (特に、6月上旬) に優占種の1種として出現したことが報告されている。また、海峽北部 (薫別沿岸) でのサケ稚魚と主なプランクトンの炭素・窒素安定同位体比の関係 (加賀 2012) から、本種はその餌となっている可能性が高い。オホーツク海網走湾沿岸では *Neocalanus* 属2種 (*N. flemingeri* および

N. plumchrus) の卓越年 (Asami et al. 2007) の5月には、サケ稚魚の瞬間成長係数が高まるといわれているが (Nagata et al. 2007), 本研究における *Neocalanus* 属2種の季節分布とサケ稚魚の出現時期との対応関係 (図6) からみると、根室海峡北部においては *N. flemingeri* に対する“Food availability”は *N. plumchrus* と比べ、より高いと考えられる。これは、オホーツク海南部海域においては前者の再生産時期が後者より早いと示唆されていること (Tsuda et al. 2015) に起因するであろう。

Calanus glacialis および *Neocalanus* 属2種は、共に豊富な脂質 (主にワックスエステル) を体内に蓄積するといわれている (前者: Arashkevich & Kosobakova 1988; Scott et al. 2000 など, 後者: Kobari & Ikeda 2001; Tsuda et al. 2001 など)。また、サケ科魚類の生残率は降海時での脂質に富んだ多量な餌料生物の有効利用 (Food availability) と正の相関を示すことから (Peterson et al. 2017), 上記3種は大型の冷水性高カロリー餌料生物としてサケ稚魚の成長・生残向上に不可欠であると考えられる。それゆえ、これら3種は、本研究ではカイアシ類の優占種ではないが、サケ稚魚の放流から沿岸滞泳期における餌料環境の良否 (好適性) を水域的に評価するうえでの指標生物種として重要な意義をもつといえよう。

本研究から、根室海峡北部、特に羅臼および相泊 (知床半島東側沿岸域) でのサケ稚魚の餌料環境 (Food availability) は、大型冷水性カイアシ類の補給源 (オホーツク海外洋域) に近接し、また河川水の影響が少ないという地形的背景から海峡南部 (根室湾) と比較し、外洋水の強い影響、すなわち、海流輸送による大型餌料生物の直接的供給を受けやすく好適であると結論される。このことは、北部におけるサケ回帰率が南部より優っている一要因となっているかも知れない。しかしながら、宗谷暖流水の流入時期が早まれば、この良好な餌料環境の期間は短くなることが予測されることから、今後はこの暖流水の動向を監視するとともに、サケ稚魚の放流適期、更に放流適サイズについても検討する必要がある。

謝辞

北海道大学水産学部准教授山口篤氏にはカイアシ類 *Neocalanus flemingeri* の体内蓄積脂質 (油球) についての貴重な写真 (本文中の図7) を提供して頂き、また国立研究開発法人水産研究・教育機構水産資源研究所さけます部門資源増殖部技術課長高橋昌也氏にはサケ稚魚の放流適水温についての有益なコメントなどを頂いた。ここに、両氏に対して心から感謝申し上げます。

引用文献

- Arashkevich YEG & Kosobakova KN. 1988. Life strategy of plant-eating copepods: physiology and biochemistry of overwintering *Calanus glacialis* under starvation condition. *Oceanology* 28: 513-517.
- 浅見大樹・平野和夫. 1993. 北海道増毛沿岸域 (北部日本海) におけるサケ稚魚放流期のプランクトン環境. *北海道水産孵化場研報* 47: 7-14.
- Asami H, Shimada H, Sawada M, Sato H, Miyakoshi Y, Ando D, Fujiwara M & Nagata M. 2007. Influence of physical parameters on zooplankton variability during early ocean life of juvenile chum salmon in the coastal waters of eastern Hokkaido, Okhotsk Sea. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.* 4: 211-221.
- Beamish RJ & Mahnken C. 2001. A critical size and period hypothesis to explain regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change. *Prog. Oceanogr.* 49: 423-437.
- 藤井浄・阿部深雪. 1982. 根室湾および周辺海域の海洋構造の特徴とその季節変化. 昭和56年度根室湾海域総合開発事業調査報告書 (北海道区水産研究所担当). 27-38. 北海道区水産研究所, 釧路.
- Hidaka K, Itoh H, Hirai J & Tsuda A. 2016. Occurrence of the *Paracalanus parvus* species complex in the offshore waters south of Japan and their genetic and morphological identification to species. *Plankton Benthos Res.* 11: 131-143.
- 平川和正・加賀敏樹・佐藤智希・葛西広海. 2019. 北海道周辺沿岸域におけるサケ稚魚の餌としての動物プランクトン、特にカイアシ類の群集構造の海域特性. *日本プランクトン学会報* 66: 72-85.

- 北海道さけ・ますふ化場. 1996. 稚魚の放流. さけ・ますふ化事業実施マニュアル 56-57.
- 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. 西海区水産研究所研究報告 68: 1-142.
- Ito T. 1971. The biology of a harpacticoid copepod, *Harpacticus uniremis* Kröyer. Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. IV, Zool. 18: 235-255.
- 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. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 40: 31-92.
- 帰山雅秀. 2006. 陸域-海域生態系の相互作用. 月刊海洋 38: 647-650.
- 加賀敏樹. 2012. 根室南部沿岸における動物プランクトン. 根室南部沿岸調査 (H19-H22) 結果報告書. 77-106. (社) 根室管内さけ・ます増殖事業協会, 中標津.
- 加賀敏樹・小熊幸子・春日井潔・東屋知範・門谷茂・荒内勉・福若雅章. 2016. 北海道東部根室湾における春季～夏季の動物プランクトンの群集構造の特性および環境要因との関係. 沿岸海洋研究 53: 179-191.
- 笠原惠介. 1985. 根室海峡沿岸域の1984年春におけるサケ稚魚の生態および環境調査. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 39: 91-111.
- 春日井潔. 2010. 根室南部沿岸におけるサケ稚魚の分布と成長. 平成21年度根室南部沿岸調査結果報告書. 105-127. (社) 根室管内さけ・ます増殖事業協会, 中標津.
- Kasugai K, Torao M, Kakizaki H, Adachi H, Shinhama H, Ogasawara Y, Kawahara S, Adachi T & Nagata M. 2012. Distribution and abundance of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Nemuro Bay, eastern Hokkaido. N. Pac. Anadr. Fish Comm. Tech. Rep. 8: 58-61.
- 加藤陸奥雄・細川隆英. 1968. 第3章群生態学. I. 静的群生態学. 八木誠政・野村健一ほか, 新編生態学汎論 (第4版). 82-216. 養賢堂, 東京.
- Kawamura H, Kudo S, Miyamoto M, Nagata M & Hirano K. 2000. Movements, food and predators of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) entering the coastal Sea of Japan off northern Hokkaido in warm and cool years. N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. 2: 33-41.
- Kobari T & Ikeda T. 2001. Ontogenetic vertical migration and life cycle of *Neocalanus plumchrus* (Crustacea: Copepoda) in the Oyashio region, with notes on regional variations in body sizes. J. Plankton Res. 23: 287-302.
- LeBrasseur RJ. 1969. Growth of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) under different feeding regimes. J. Fish. Res. Board Can. 26: 1631-1645.
- 森文洋・磯田豊・阿部祥子・小林直人・矢幅寛・磯貝安洋. 2010. 根室海峡における表層流の季節変化. 海の研究 19: 89-110.
- Moss, JH, Beauchamp DA, Cross AD, Myers KW, Farley EV, Murphy JM & Helle JH. 2005. Evidence for size-selective mortality after the first summer of ocean growth by pink salmon. Trans. Am. Fish. Soc. 134: 1313-1322.
- Nagata M, Miyakoshi Y, Ando D, Fujiwara M, Sawada M, Shimada H & Asami H. 2007. Influence of coastal seawater temperature on the distribution and growth of juvenile chum salmon, with recommendations for altered release strategies. N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. 4: 223-235.
- Naydenko SV, Temnykh OS & Figurkin AL. 2016. Is winter the critical period in the marine life history of Pacific salmon? N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull. 6: 139-152.
- 小熊幸子・川崎康寛・東屋知範. 2007. 根室海峡における春季および秋季の水質変化過程. 海の研究 16: 3631-374.
- 大橋勝彦・酒本秀一. 2018. シロザケ稚魚を無給餌で海中飼育した時の生残率に影響する要因. New Food Indust. 60: 49-65.
- Okada S & Taniguchi A. 1971. Size relationship between salmon juveniles in shore waters and their prey animals. Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ. 22: 30-36.
- Parker RR. 1968. Marine mortality schedules of pink salmon of the Bella Coola River, central British Columbia. J. Fish. Res. Board Can. 25: 757-794.

- Perry RT, Hargroves NB, Waddell BJ & Mackas DL. 1996. Spatial variations in feeding and condition of juvenile pink and chum salmon off Vancouver Island, British Columbia. *Fish. Oceanogr.* 5: 73-88.
- Peterson WT, Fisher JL, Strub PT, Du X, Risien C, Peterson J & Shaw CT. 2017. The pelagic ecosystem in the Northern California Current off Oregon during the 2014-2016 warm anomalies within the context of the past 20 years. *J. Geophys. Res. : Oceans* 122: 7267-7290.
- Saito T. 2021. An overview of the recent salmon returns in Japan: Poor returns of chum and pink salmon. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Tech. Rep.* 17: 32-34.
- Saito T, Shimizu I, Seki J & Nagasawa K. 2009. Relationship between zooplankton abundance and the early marine life history of juvenile chum salmon *Oncorhynchus keta* in eastern Hokkaido, Japan. *Fish. Sci.* 75: 303-316.
- 佐藤政俊・河野時廣・川崎康寛. 2006. 夏季の北部根室海峡における風による流入過程. *海の研究* 16: 455-470.
- Scott CL, Kwasniewski S, Falk-Petersen S & Sargent JR. 2000. Lipid and life strategies of *Calanus finmarchicus*, *Calanus glacialis* and *Calanus hyperboreus* in late autumn, Kongsfjorden, Svalbard. *Polar Biol.* 23: 510-516.
- 関二郎. 2004. 根室海峡沿岸における動物プランクトンの変動とサケ幼稚魚の分布. *さけ・ます資源管理センターニュース* 12: 1-16.
- 関二郎. 2005. 北海道太平洋沿岸域におけるサケ幼稚魚の摂餌特性と餌料環境に関する研究. *さけ・ます管理資源センター研究報告* 7:1-104.
- 関二郎・斎藤寿彦・清水幾太郎. 2006. 根室海峡標津沿岸域における春季の動物プランクトンの鉛直分布. *さけ・ます資源管理センター研究報告* 8: 37-46.
- Sibert JR. 1979. Detritus and juvenile salmon production in the Nanaimo estuary: II. Meiofauna available as food to juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *J. Fish. Res. Board Can.* 36: 497-503.
- Simenstad CA & Salo O. 1980. Foraging success a determinant of estuarine and nearshore carrying capacity of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Hood Canal, Washington. 21-37. *Pro. No. Pac. Aquaculture Symp.* Anchorage, AK.
- 高橋昌也. 2015. 日本系サケ地域個体群におけるふ化放流の現状. *水研センター研報* 39: 49-84.
- 高橋昌也. 2020. 北海道におけるサケ稚魚の放流パターン及び回帰率の変遷～40年間を俯瞰して～ *SALMON情報* 14: 21-24.
- Takizawa T. 1982. Characteristics of the Sôya Warm Current in the Okhotsk Sea. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.* 38: 281-292.
- Tsuda A, Saito H & Kasai H. 2001. Life history strategies of subarctic copepods *Neocalanus flemingeri* and *N. plumchrus*, especially concerning lipid accumulation patterns. *Plankton Biol. Ecol.* 48: 52-58.
- Tsuda A, Saito H, Kasai H, Nishioka J & Nakatsuka T. 2015. Vertical segregation and population structure of ontogenetically migrating copepods *Neocalanus cristatus*, *N. flemingeri*, *N. plumchrus*, and *Eucalanus bungii* during the ice-free season in the Sea of Okhotsk. *J. Oceanogr.* 71: 271-285.
- Ueda H, Ito H, Hirai J & Hidaka K. 2022. *Paracalanus orientalis* n. sp. (Copepoda, Calanoida), formerly referred to as *P. parvus* in Japanese coastal waters. *Plankton Benthos Res.* 17: 221-230.
- Wertheimer AC & Thrower FP. 2007. Mortality rates of chum salmon during their early marine residency. *Am. Fish. Soc. Symp.* 57: 233-247.
- Yamada Y, Sasaki K, Yamane K, Shimizu Y, Nagakura Y, Kurokawa T & Nikaido H. 2021. The utilization of cold-water zooplankton as prey for chum salmon fry in Yamada Bay, Iwate, Pacific coast of northern Japan. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Tech. Rep.* 17: 180-183.