

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*

関 二郎

〒062-0922 札幌市豊平区中の島2-2 独立行政法人 さけ・ます資源管理センター調査研究課

Study of Characteristic of Feeding Habitat of Juvenile Chum Salmon and Their Food Environment in the Pacific Coastal Waters, Central Part of Hokkaido

Jiro Seki

*Research Division, National Salmon Resources Center
2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062-0922, Japan
(sekijiro@salmon.affrc.go.jp)*

Abstract. - This study is to investigate the ecological characteristics of juvenile chum salmon and the behavior of zooplankton during spring and early summer in the Pacific coastal waters off the coast of Hokkaido. The coastal waters were covered with the Coastal-Oyashio in early spring, and surface temperatures increased to 10°C in early-mid June and above 13°C in July. Juvenile chum salmon scattered extensively at surface temperature 8°C, and the fish abundances decreased when over 13°C. Instantaneous growth rates of fish were -0.0025 to 0.0138 in the coastal waters. Zooplankton biomass peaked from late May to early June. Cold-water zooplankton species dominated at all times. Four types of diel vertical migrations of zooplankton were recognized. The mean distances between peaks of zooplankton number were almost 80 to 140 m. Zooplankton body lengths decreased in later periods. Due to the increased water temperature, zooplankton biomass and growth rate of fish in this area, it is desirable for fish to be released at fork length 56 mm at a surface temperature of 5°C.

Key words: juvenile chum salmon, feeding habitat, zooplankton, horizontal distribution, vertical distribution, diel migration, coastal waters

目 次

序 章	2
第1章 調査河川，海域および調査方法	4
第2章 調査海域の海洋特性	10
第3章 サケ幼稚魚の分布特性	12
第4章 サケ幼稚魚の胃内容物と摂餌特性の解析	26
第5章 太平洋沿岸域における春季の動物プランクトン群集の特性	58
第6章 総合考察	89
要 約	94
謝 辞	98
文 献	99

*東北大学審査学位論文

Contribution A No. 37 from the National
Salmon Resources Center.

©2005 National Salmon Resources Center

序 章

日本におけるサケ (*Oncorhynchus keta*) の人工孵化放流事業は1878年に開始され、すでに120年以上の歴史を有している。サケの回帰資源は1900年代から1960年代までは500万尾前後で推移していた。しかし、1970年代から増加し始め、1996年には最大に達し日本全体で8,800万尾を数えた。この資源の増大は孵化施設の拡充と「適期放流」の概念に示される、サケ稚魚にとって最適と考えられる時期に放流を行うという努力によって実現した。すなわち、施設の拡充による放流数の増大と、給餌飼育による放流サイズの大型化と放流時期の調整によって達成されたものである。

サケ幼稚魚の最適な放流時期は一義的なものではなく、放流時における稚魚のサイズと放流水域の環境で決定される。放流時の稚魚のサイズに限ってみれば、放流時期が遅くなるに従って、自然界で得られる成長量に見合った大型サイズまでの飼育を施して放流する必要がある。塚本 (1991) および山下 (1997) は、人工孵化放流を行っている魚種では、放流サイズと生残率とが密接に関連し、同一時期に放流した個体のうち大きいサイズのもののほど生残率が高くなることを指摘しており、サケの放流でも同様な結果になることが推測される。一方、サケ稚魚が放流される河川と沿岸海洋環境からみて、早過ぎる放流は、放流稚魚に低水温下での生活を強いるために、生残率の低下の一因となっている可能性が指摘されてきた。関・清水 (1996) は実験放流の結果に基づき、放流サイズと放流時期の影響の割合を明らかにすることはできなかったものの、遅く放流した大型稚魚ほど回帰率が高かったことを明らかにした。また、帰山 (1996) は、給餌放流の開始以降に資源量が著しく増大したことを指摘している。給餌による大型稚魚の育成には長期の飼育期間が必要であり、そのために放流時期が遅くなった。しかし、この大型化により環境への適応能力が増大し、さらに遅い放流により低水温下への放流が回避されるようになり、その結果回帰資源の増大が実現した。

一方、長期間の給餌飼育による大型稚魚の生産は、飼育管理上のリスク (例えば魚病、飼育設備の破損、停電、大雨や大雪による断水など) と餌代、電気代、人件費などの経済的負担の増大をもたらした。人工孵化事業の安定的な継続のためには飼育管理時のリスクや経済的負担の軽減は不可欠で、そのためには天然の生産力の効果的な利用を図ることが重要である。それを実現するためには、放流後のサケ稚魚の自然界での生態と環境との関わりを明らかにし、その生態に応じた放流技術の改善をさらに進展させる

必要がある。

河川に放流された稚魚の河川内滞留期間は短く、孵化場から河口までの距離が80 kmと長い石狩川支流の千歳川でも、河川内滞留日数は7-10日に過ぎない (真山ら 1982)。すなわち、放流から沖合へ回遊するまでの数ヶ月間の大半は、海洋の沿岸域に生息していることが知られている。サケの回帰資源量は、海洋生活初期における幼稚魚の多寡に大きく依存している (渡辺 1999) 一方で、この時期の減耗が大きい (Healey 1982; Bax 1983) ため、安定的な資源造成には、海洋生活初期の減耗を抑制することが最も重要である。

北海道内では、沿岸水域における表面水温が5に達した時期をサケ幼稚魚の放流開始時期としている。この時期は海域によって異なるものの、おおそ日本海沿岸南部では3月下旬、日本海沿岸北部では4月上～中旬、オホーツク海では4月下旬～5月上旬、太平洋沿岸西部では4月下旬～5月中旬、太平洋沿岸東部では5月中～下旬頃である (さけ・ます資源管理センター 2001)。サケ幼稚魚は、降海直後は主に距岸1 km以内のごく沿岸域に分布し、表面水温が10-12

に上昇すると沖側に分布域を拡大し、13に達すると沿岸域における分布密度は急激に低下する (真山ら 1982; 入江 1990)。また、温度耐性試験 (小山・上田 1981) や摂餌生理機能の実験 (興石 1980) でも、好適水温は15以下であることが明らかにされているので、沿岸域に分布する期間の水温の実質的上限は13と見なすことができる。一方、下限の水温は明らかにされていない。しかし、天然産卵から浮上した稚魚の降海時期は河川の融雪増水期とほぼ一致しているので、かなりの低水温に耐えられるものと推察される。サケ稚魚が融雪増水期に降海することには、融雪水の低水温による制限を補う利点があると考えなければならない。その一つとして、河川水による栄養塩の供給が、沿岸海域の一次生産を高め (Gallegos et al. 1992; 濱・半田 1996)、餌となる動物プランクトンの生産を高めることを挙げることができよう。

北海道の太平洋沿岸海域は、冬から初夏にかけて親潮および親潮が変質した沿岸親潮の影響を強く受けているが (大谷・村上 1987)、沖合では3月にすでに暖水が分布し (清水・磯田 1999)、6月にはごく沿岸域まで暖水の影響が及び始める。沿岸域が沿岸親潮に覆われている時期から暖水の影響を受け始めるまでの期間は、サケ幼稚魚の沿岸域での生活期間とほぼ重複する。動物プランクトンの現存量は一般に親潮域で多く、暖水域では少ないので、この期間内には動物プランクトンの現存量が低下し構成種が変化するなど、餌環境が劣化すると推測される。

ところで、分布域が沖合まで拡大する時期には、

水域によるサケ幼稚魚のサイズの差が明瞭になり、小型の個体はより岸側に、大型の個体はより沖側に分布するようになる（真山ら 1982; 鈴木ら 1994）。

沿岸滞泳期におけるサケやカラフトマス（*O. gorbuscha*）幼稚魚の減耗要因については、鳥類や魚類による捕食（長澤・帰山 1995; Nagasawa 1998; 河村ら 2000; Cooney et al. 2001）、沿岸環境への不適応（Fukuwaka and Suzuki 2002）、飢餓、混獲などが考えられているものの、いずれも減耗度合の定量的な知見は極めて乏しい（長澤・帰山 1995; 河村ら 2000）。しかし、カラフトマス幼稚魚の死亡率が、主要な餌料動物プランクトンである橈脚類の増殖継続期間の長さとの逆相関を示す（Willette et al. 1999）ことを考慮すると、餌環境が大きく関与していることには疑いの余地はない。

サケ幼稚魚の分布、移動や成長については、1950年代以降生息海域である日本、ロシア、アメリカおよびカナダの北太平洋沿岸域において、数多くの調査が行われてきた（佐野・小林 1953; 三原 1958; Sibert 1976; 小林・阿部 1977; 小林 1977; 1985; Chupakhin and Kaev 1980; 真山ら 1982; Healey 1982; Fukuwaka and Suzuki 2002）。また、分布移動の生態と平行して、摂餌生態および餌環境についても調査研究が行われてきた（関ら 1982; 帰山 1986; Karpenko and Nikoraeva 1989; 入江 1990; 小島ら 1992; Budnikova 1994; Pushchina and Goryainov 1994; Karpenko 1998; 河村ら 2000）。それらを要約すると、沿岸域に分布するサケ幼稚魚は、真の浮遊性種とepibenthicな動物プランクトンおよび陸上昆虫類までの多様な生物を餌として利用している（Kaczynski et al. 1973; Feller and Kaczynski 1975; Healey 1979; 関ら 1982, 1998; 箕田・原野 1982; Ken 1987; Moulton 1997; Karpenko 1998; 河村ら 2000）。

サケ幼稚魚が広範囲な動物群を餌として利用しているとはいうものの、その利用度合は動物群によって異なっている。例えば、尾虫類など集群性の高い動物群（帰山 1986）や一時的に大発生する尾虫類や腹足類（Cooney et al. 2001）は、胃内容物としてしばしば卓越する。このことは、餌生物の集群性や分布密度とサケ幼稚魚の利用度合が密接に関係していることを示唆している。また、サケ幼稚魚のサイズと利用可能な餌のサイズにも密接な関係がある。餌サイズの下限は稚魚の体長に拘わらず常にほぼ一定しているものの、稚魚期から幼魚期に変化する体長48～55 mmの時期（帰山 1986）には、餌サイズの上限が急激に拡大することが指摘されている（Okada and Taniguchi 1971; 入江 1990）。また、帰山（1986）および鈴木ら（1994）も、大型の幼稚魚は大型の動物群を、小型個体は小型の動物群をそれぞれ利用すると述べている。一方、Zaret and Kerfoot（1975）およびHays et al.（1994）は、目視型の摂餌を行う魚に

とって重要なのは、餌の体サイズ全体でなく餌の体のうちの彩色部のサイズであることを指摘している。また、ニジマス（*O. mikiss*）は、高い飢餓レベルでは餌の選択性が低くなることが知られており（Ware 1972）、同様にサケやカラフトマスでも飢餓レベルの違いによる餌の選択性の強弱が発現している可能性が高い。これらのことから、目視型の摂餌を行うと考えられるサケ幼稚魚の餌選択性については、餌生物の量だけでなく質的条件を含めて検討する必要がある。

サケ幼稚魚の遊泳層は海表面付近であると言われている（Moulton 1997）。また、サケやカラフトマス幼稚魚は、夜間や暗黒下では摂餌せず、表面付近で一定以上の明るさがあることが摂餌の条件となる（Bailey et al. 1975; 帰山 1986）。したがって、サケ幼稚魚が餌として利用できる可能性のある動物群とは、日出時から日没時までの間に表面付近に分布するものに限られるであろう。一般に動物プランクトンは夜間に上昇して、昼間に下降するという鉛直移動を行うため、サケの遊泳層である上層の餌環境は、昼間には劣化すると考えられる。特に水深の深い沖合域では、動物プランクトンはサケ幼稚魚の遊泳層よりも下方まで移動可能なため、水深の浅い沿岸域よりも昼間の餌環境は劣ると考えられる。動物プランクトンが日周鉛直移動を行うときの照度は種によって異なり、例えば*Neocalanus plumchrus*はまだ明るい夕方方に表面へ上昇し、*Metridia lucens*は夜暗くなってから表面に移動する（Dagg et al. 1989）。したがって、目視型の摂餌を行う魚種にとって、前者は餌として利用し易く、後者は利用し難いことになる。また、動物プランクトンの日周鉛直移動の距離は、大型の動物プランクトンほど大きいので（Hays et al. 1994; Tsuda et al. 1998）、昼間の上層には相対的に小型の動物プランクトンが多くなると予測される。さらに、動物プランクトンの棲息水深や集群性の強弱は、季節や成長ステージに伴って変化するのが普通である。例えば、*N. plumchrus*はコペポディッドV(C5)期以降のステージでは終日深所に留まる（Fulton 1973）ため、C5期以降のステージの個体はサケやカラフトマスの幼稚魚の餌とはなり得なくなる（Cooney et al. 2001）。一方、前述のようにサケ幼稚魚のサイズは、分布が沖側に拡大する時期には、離岸距離が大きいほど大きくなる。以上のことから、魚体サイズが増大するにつれて分布域が拡大すると同時に、遭遇する動物群およびそれらのサイズ組成も異なると予想される。すなわち、サケ幼稚魚にとっての餌を明らかにしようとする場合、動物プランクトン群集全体の量と共に、個々の種毎の発育ステージとそれらの分布と移動および出現時期に関する綿密な調査が必要である。ところが、今日までに行

われてきた調査にはそうした観点が不足していた。多くの場合、プランクトンネットの鉛直曳きで動物プランクトンを採集していたため、次の様な欠陥を伴っていた。1) サケ幼稚魚の摂餌生態に即した動物プランクトンの鉛直分布とその変動が明らかでない。2) 水平に遊泳しながら摂餌する幼稚魚にとっての餌環境の指標となる、動物プランクトン現存量の水平的な変動が明らかでない。3) 多くの場合採集時間が昼間であるため、動物プランクトンの分布と現存量の昼夜の変化が明らかでない。

北太平洋において主要な動物プランクトンの水平および鉛直的な分布と移動、現存量や発育ステージ組成の季節変化などについては、沖合海域での研究例は多く、生活史まで明らかにされている種もある。それに対して、沿岸域においては、同様な研究例は極めて少ないのが実状である。サケ幼稚魚の放流時から沿岸滞泳期に相当する春季のプランクトン調査は、サケ回帰資源が増加した近年になってやや多くなったものの(平川 1984; Shiga 1985; 関・清水 1996, 1998; 鈴内・渡辺 1982; 浅見・平野 1993; 平野ら 2000 など)、ごく沿岸域におけるサケ幼稚魚の生残率と成長を解析するために必要な精度の動物プランクトンデータはほとんど得られていなかった。本研究では、北海道の太平洋岸に位置する、広尾、静内および敷生の沿岸域において、動物プランクトン群集の種組成の変遷、鉛直および水平方向の分布と昼夜での変動などの解析を行った。さらに、得られた結果をサケ幼稚魚の分布およびその変化と対比することによって、サケ幼稚魚の摂餌生態に及ぼしている動物プランクトンの影響を明らかにした。それらの成果を受けて、サケ稚魚の効率的な放流方法を考案して提案する。

第1章 調査河川、海域および調査方法

調査方法

標識サケ幼稚魚の放流方法 サケ幼稚魚の降海移動と、放流時期の違いによる回帰率を明らかにするため、1986年4月14日に左腹鰭と脂鰭を切除した幼稚魚11.16万尾(HE群)および5月8日に右腹鰭と脂鰭を切除した幼稚魚11.28万尾(HL群)を広尾川(Fig. 1-A)に放流した。これらの放流幼稚魚は1985年9月24日に十勝川で採卵した同一採卵群を、広尾川孵化場で孵化し、飼育されたものであった。

上記と同じ目的で敷生川(Fig. 1-B)においても、1987年10月20日に千歳川で採卵、孵化し、敷生川事業場で飼育したサケ幼稚魚の右腹鰭を切除した31.6万尾(SE群)を1988年3月29日に、また、左腹鰭を切除した37.3万尾(SL群)を4月28日から5月13日にかけて、飼育池から幼稚魚が自力流下できる状態で

放流した。また、沿岸海域に直接放流したサケ幼稚魚の回帰率を明らかにするために、1986年10月23日に千歳川で採卵してから、翌年2月25日まで千歳事業場で、その後静内事業場で育成管理されたサケ幼稚魚20万尾に右腹鰭切除の標識を施した上で(SZ群)、5月12日正午から13日の15時までの間に数回に分けて、静内事業場から18 km離れた東静内港(Fig. 3)に放流した(Table 1)。

河川内でのサケ幼稚魚の採捕 標識魚を放流した広尾川と敷生川は、北海道でサケ幼稚魚の放流を行っている河川の中では小規模な河川で、河口付近の河幅は10 m程度である。

広尾川では、孵化場と3 km下流の河口の間に4定点を設け、5月中旬から6月下旬の間に3回サケ幼稚魚の採捕を行った(Fig. 1-A)。敷生川では、河口から1 km上流にある支流メッ川と本流の合流点から、さらにメッ川の支流である松川とメッ川との分岐点までの4 kmの間に、上流から下流に向かって4定点(Stn. 1-4)を、また、敷生川本流内のメッ川との合流点から100 m上流に1定点(Stn. 5)を設け、合計5定点において3月下旬から5月上旬にかけて6回採捕を行った(Fig. 1-B)。なお、Stn. 5の100 m上流に堰堤があるため、放流されたサケ幼稚魚がこれより上流に移動することはなかった。また、サケ幼稚魚の放流水路がある松川では、毎日午前9時に水温を測定した。

河川内のサケ幼稚魚の採捕は、長さ32 m、高さ1.5 m、網目6 mm(魚取り部4 mm)の曳網で行った。曳網面積は定点で異なったので、分布密度の計算はできなかった。また、曳網時には現場の水温測定を行った。

なお、放流に先だって、標識放流群の中から任意に100尾前後の幼稚魚を標本として保管した。この標本は1986年のHE群では放流4日前の4月10日に、1988年のSE群では放流4日前の3月25日に、SL群では放流2日前の4月26日に、その他の放流群では放流時に、それぞれ抽出保管した。

海洋域でのサケ幼稚魚の採捕

港湾内でのサケ幼稚魚の採捕 標識放流幼稚魚の採捕は、沿岸水域とともに、沿岸各地にある港湾の中でも行った。サケ幼稚魚の採捕を行った港湾はFigs. 2, 3および4に示すa-jの10力所である。1986年には、広尾川の河口から北東約1 kmの十勝港(a)、南6.5 kmの音調津港(b)および南15 kmの目黒港(c)で、5月中旬から6月下旬にかけて3回サケ幼稚魚の採捕を行った。1987年にはサケ幼稚魚を放流した東静内港(e)と、そこから7.5 km西側で静内川の河口部にある入船港(d)および6 km東側の春立港(f)

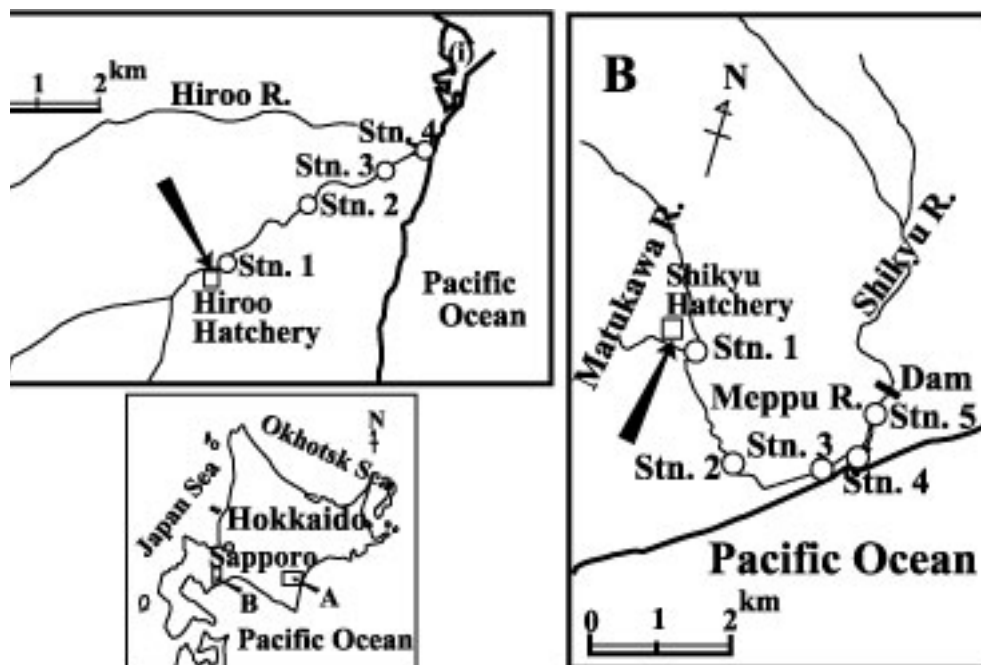


Fig. 1. Maps of experimental sites of Shikyu River (A) and Hiroo River (B) where the marked juvenile chum salmon were released. Locations of release and recapture are indicated by arrows and open circles, respectively.

Table 1. Data on release experiments of the marked juvenile chum salmon carried out at three sites in central Hokkaido, Japan.

Site	Year	Released day	Marked fish		Clipped fin	Measured number	Fork length (mm)		
				10^3			Mean	Max.	Min.
Hiroo River	1986	April 14	HE	111.6	Left ventral+adipose	100	41	48	38
		May 8	HL	112.8	Right ventral+adipose	100	46	57	37
Higashi-Shizunai Harbor	1987	May 12-13	SZ	200.0	Right ventral	83	54	63	39
Shikyu River	1988	March 29	SE	316.0	Right ventral	127	49	55	43
		April 28	SL	373.0	Left ventral	81	57	63	50

で、3月下旬から6月下旬にかけて7回採捕を行った。1988年には敷生川の河口から西方8 kmの登別港 (g) と、東方7 kmの白老港 (h) で3月末から5月下旬までの間で6回採捕した。さらに、分布域の広がりを見るため、4月20日には敷生川の河口から東方33 kmの苫小牧港 (i) と47 kmの厚真港 (j) でも採捕を行った。

港湾内でのサケ幼稚魚の採捕は、河川内で使用した曳網を用いた。河川内での採捕時と同様に、曳網による掃海面積が一定でなかったので分布密度は求めなかった。水温と塩分は海表面から1 m毎に測定した。

採捕したサケ幼稚魚は、10%フォルマリン海水に保存し、後日、尾叉長、体重の測定および胃内容物の分析に供した。

沿岸域でのサケ幼稚魚の採捕 1986年には北海道襟裳岬東側沿岸の、広尾川河口より北側19 kmと南側22 kmとの間に4定線を設け、およそ5 mの水深のところを岸寄りの定点とし、沖に向かって距岸1.8 km毎に4～6定点を設けた (Fig. 2)。広尾沿岸の海岸線は単調で、底質は、Stns. 11および12が岩礁地帯であること除いて、全体が砂泥または砂礫であり、また、水深は距岸9 kmでも25 m程度に過ぎない遠浅海域である。調査海域には比較的流量の多い歴舟川と、広尾川をはじめ、およそ10筋の小河川が流入し、調査海域の北端からさらに北北東約35 kmには北海道でも有数の大川である十勝川が流入している。

1987年には、北海道襟裳岬西側沿岸の静内川河口から春立港までの14 km間に3定線を設け、水深5 mの測点から沖側へ1.8 km毎に最大9 kmまでの間に、合計17定点を設けた (Fig. 3)。静内沿岸の海岸線も

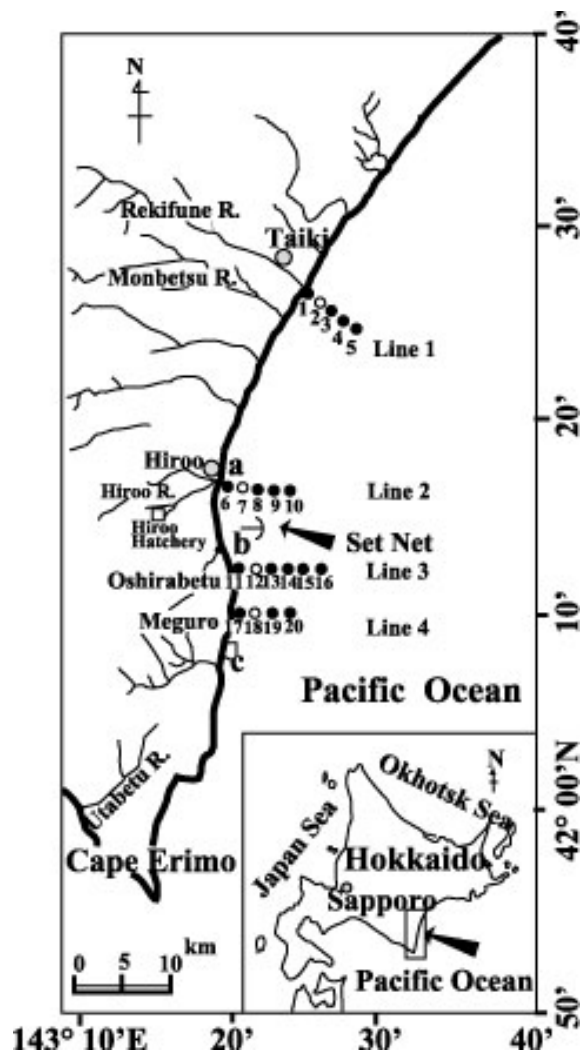


Fig. 2. Map showing the sampling stations in the Pacific coastal waters near Hiroo, central Hokkaido. Closed circles show the stations where measurements of temperature and salinity and collections of zooplankton and juvenile chum salmon were made; open circles show the stations where measurements of temperature and salinity and collections of juvenile chum salmon were made. An arrow shows the set net to collect juvenile chum salmon.

単調で、定線2上の Stns. 6および7が岩礁地帯であることを除き、全体の底質は砂泥か泥である。ただし、水深は距岸9 kmで100 mを超え、遠浅でない点で広尾沿岸域とは異なっている。調査海域を含む近隣には大河川がなく、定線1に流出している静内川がやや流量の多い河川である。

1988年には、北海道中央部の敷生川河口東側から白老港までの7 km間に、沖に向かう2定線を設け、水深5 mの測点を始点として、そこから距岸0.9 km、その後距岸1.8 km毎に最大9 kmまでの間に合計7定点を設け、さらに、登別港の西側から白老港にかけて5 m等深線沿いに6定点を設けた (Fig. 4)。敷生沿

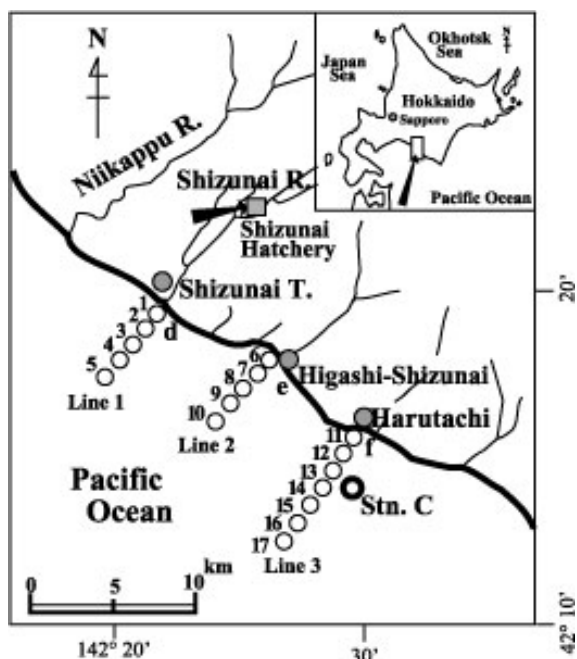


Fig. 3. Map showing the sampling stations in the Pacific coastal waters near Shizunai, central Hokkaido. An arrow shows the station where marked juvenile chum salmon were released; open circles show the stations where measurements of temperature and salinity and collections of zooplankton and juvenile chum salmon were made; e-h show the stations where measurements of temperature and salinity and collections of juvenile chum salmon were made. Zooplankton were also collected at Stn. C to investigate of diel vertical migration.

岸の海岸線も単調で、距岸2 kmに海岸線とほぼ並行に水深20 mの等深線が走り、距岸9 kmでも水深は90 m前後である。底質はStn. 1の岩礁域を除いて全て砂泥である。調査海域に流入する河川は小河川ばかりで、サケ放流河川である敷生川と白老川でも河口幅は20 mに満たない。

上記のように、広尾、敷生、静内の各海域とも最も岸寄りの定点を水深5 mの位置に定めたため、海岸線からの距離は一定でなく、100 mから500 mの間にあった。また、調査点の数は調査時の海況条件により適宜増減することがあった。

これらの海域でサケ幼稚魚を採捕するために、長さ120 m、網丈10 m、網目9.5-27 mmの巻網を用いた。網丈は10 mであるが、操業時の沈子部分の浮き上がりのため、有効採集水深は約7 mと見積られた。巻網はほぼ全回完全に近い円形に保つことができた。巻網の掃海面積は、 $\pi \times 19.1 \times 19.1 = 1,146 \text{ m}^2$ と計算される。なお、広尾沿岸では、1995年5月28-30日と1996年5月13-14日に2定点連続して巻網で幼稚魚が採集されなかったことがあった。そのときは、その2点の次の沖側の定点では海洋観測だけを実施した。

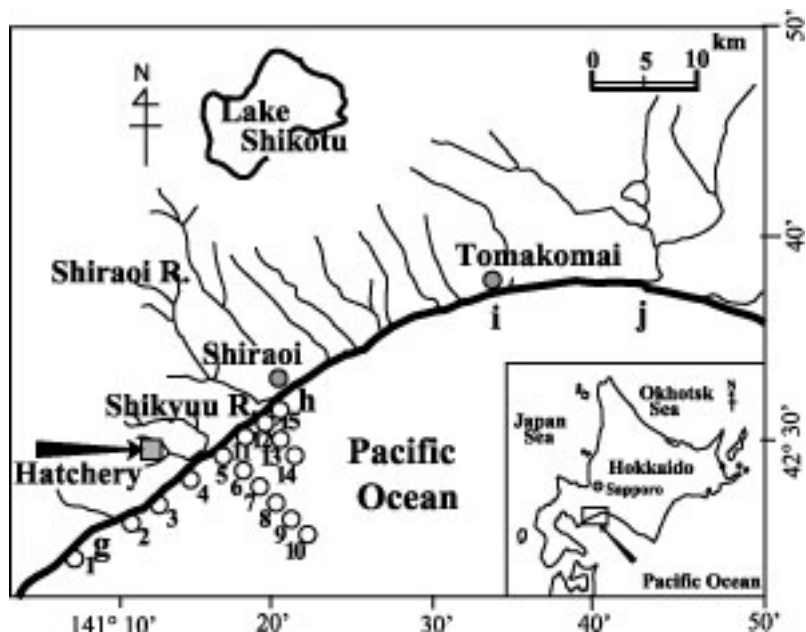


Fig. 4. Map showing the sampling stations in the Pacific coastal waters near Shikyu, western part of Hokkaido. An arrow shows the station where marked juvenile chum salmon were released; open circles show the stations where measurements of temperature and salinity and collections of zooplankton and juvenile chum salmon were made; a-d show the stations where measurements of temperature and salinity and collections of juvenile chum salmon were made.

また、1986年6月25日には、広尾沿岸のStn. 17で1,000尾以上の幼稚魚が採捕されたので、その一部を無作為に取り出した後、残りは再放流した。

二段網によるサケ幼稚魚の採集 1999年6月27日には北海道東部根室海峡に面する標津沿岸の沖合1.5 kmの海域で (Fig. 5), 表層水柱を上下二層に区分してサケ幼稚魚の採集を行った。上下二層の区分は、網幅5 m, 網丈3 m, 網目6 mmの網を上下二段にセットした二段網で行った。この二段網の両端には6 mの支柱を取り付け、開口部の高さを一定に保った (Fig. 6)。操業海域の水深は8 mであり、上下二層を合わせた網丈は6 mなので、上層は0-3 m, 下層は3-6 mを採集し、網の下端は海底より2 m上部にあったことになる。船速と移動距離はGPSにより求めた。その結果、船速は約1.56ノットであり、移動距離は235 mであった。したがって、このときの二段網による掃海面積は、5 m × 235 m = 1,175 m²と計算される。

定置網に入網したサケ幼稚魚の採集 1985年と1986年にはFig. 2に示されている広尾沿岸の広尾6号定置網に入網したサケ幼稚魚をタモ網で採集した。この方法で採集できる幼稚魚は入網していた一部に過ぎないので、分布密度は計算できなかった。

海洋観測および動物プランクトンの採集

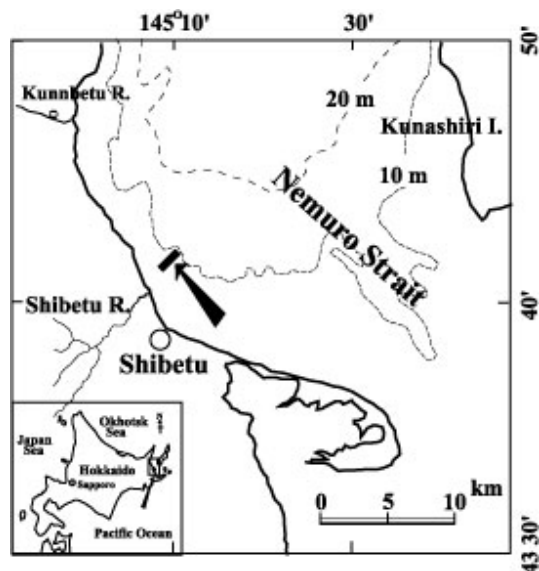


Fig. 5. Map showing the sampling station in the Nemuro Strait, eastern Hokkaido. An arrow shows the line where collections of juvenile chum salmon were made with the double nets.

水温、塩分の測定 水温と塩分の測定は、1985年と1986年の広尾沿岸ではCT (アレック社製、ADS-II) を使用して水深1 m毎に測定した。1987年以降の敷生沿岸と静内沿岸では、CTD (アレック社製、AST-1000) を使用して水深0.2 m毎に測定した。各定点に

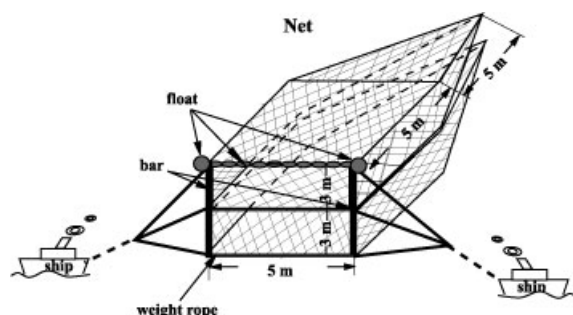


Fig. 6. The "Double nets" to divide sampling layer into upper and lower layers. Mesh is 6 mm.

において0, 5, 10および20 m深で各層採水を行い、得られた試水についてオートラボ社のサリノメータで塩分を測定し、上記のCTおよびCTDの器差更正を行った。

水平同時多層曳きによる動物プランクトンの採集
 広尾沿岸では1986年に、静内沿岸では1987年に、敷生沿岸では1988年に、それぞれ水平同時多層曳きによる動物プランクトンの採集を行った。採集した時期と回数は、広尾沿岸では5月13日から7月8日までに4回、静内沿岸では3月19日から6月25日の間に5回、敷生沿岸では3月30日から7月8日の間に6回採集した。一つのネットの仕様は口径30 cm、側長180 cm、網目0.27 mm（ニップ70目）であり、これを定点の深度に応じて4～8個を1本の曳網に装着して水平に曳網した。広尾沿岸および静内沿岸では距岸1.8 kmの定点を除く全定点で、敷生沿岸ではStn. Bにおいて、それぞれ船速2ノットで沖方向に5分間曳網した。採集層は、広尾沿岸では水深0, 1, 3, 5, 10および20 mとし、敷生と静内沿岸ではさらに30 mと50 mを加えた。なお、1 mと10 m層のネットの口輪中央には濾水計を装着し、濾水計の回転数から濾水量を求めた。他の深度層での濾水量は、この1 mおよび10 m両層のネット濾水量を外挿して求めた。

動物プランクトンのポンプによる連続航走採集
 上記の水平同時多層曳きネットに加えて、静内沿岸域においてポンプによる動物プランクトンの連続航走採集を行った。採集時期は1990年3月28日、4月19日、5月15日、5月29日、6月12日および6月24日の6回であった。3月28日には水深5 mの地点から始めて沖に向かって、水深3 m層の海水を汲み上げながら30分間航走し採集した（L1）。4月12日以降には、5 m等深線（L1）と距岸1.8 km線（L2）に沿って海岸線と平行に各々20分間、さらに1.9 kmから沖に向かう航跡上で（L3）10-20分間、それぞれ採集を行った（Fig. 7）。採集時のポンプの揚水量は340 l/min、

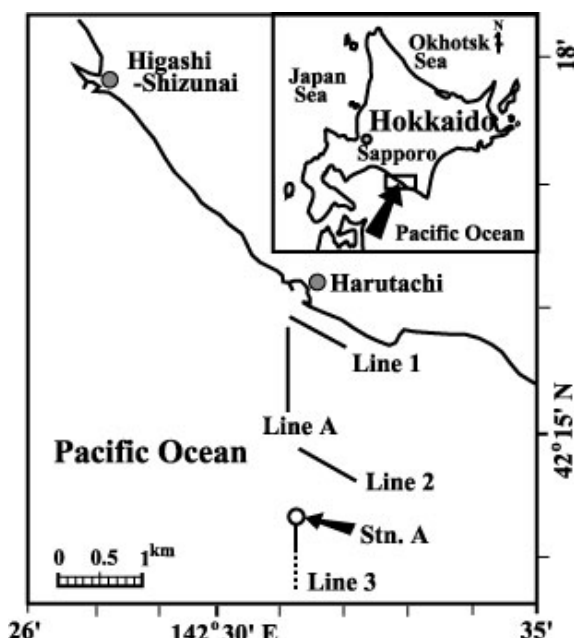


Fig. 7. Map showing the sampling lines in the Pacific coastal waters near Shizunai, central Hokkaido. Temperature and salinity were measured and zooplankton were collected horizontally at 3 m along Line A only on 28 March and repeatedly along Line 1, Line 2 and Line 3. Vertical distributions of temperature and salinity were measured at Stn. A (Arrow).

船速は40 m/minであった。使用したポンプは、セミボルテックスタイプの水中ポンプ（荏原 DVS40）で、揚水口を水深3 mに固定した。揚水した海水を船上で0.212 mm（GG 74）メッシュのネットで、1分間毎に濾過して捕集物を順次標本とした。

動物プランクトン採集と同時に、3月28日から6月12日までの間には、水中ポンプと懸垂ロープとの接続部の上部10 cmにサーミスター型自記水温計のセンサーを取り付け、採集開始から終了までの間1分間隔で水温を記録した。塩分は揚水した海水を1分間隔で採水し、実験室に持ち帰ってオートラボ社のサリノメータで測定した。6月26日はCT（アレック社製、ADS-II）を使用し、採集開始時から水温、塩分の値を1分間隔で読み取り記録した。また、Stn. Aにおいて水温、塩分の鉛直分布をCTD（アレック社製、AST-1000）を用いて測定した。ただし、6月24日にはCTDが故障したため鉛直分布の測定はできなかった。また、5月15日には発電機の不調のため、L2では開始10分後で採集を打ち切り、L3では5分間にわたり水温と塩分の測定だけを行った。

動物プランクトンの昼夜採集 動物プランクトンの昼夜鉛直移動を明らかにするため、1991年5月と6月に静内町春立沖距岸3 kmの水深37 mのStn. C

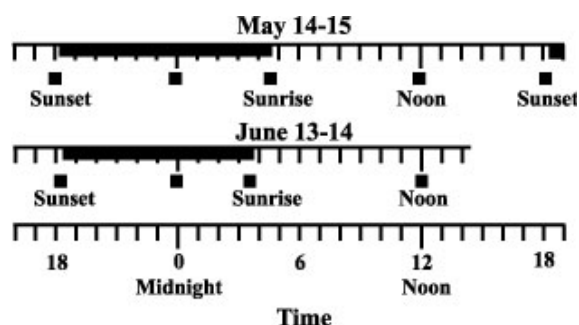


Fig. 8. Sampling times of zooplankton arranged on 14-15 May and 13-14 June in 1991. Shaded areas show nighttime and black squares show sampling times.

(Fig. 3)において、昼夜水平同時多層曳き採集を行った。使用したネットは前出の多層曳きネットと同一で、0, 1, 3, 5, 10, 20および30 mの7層で採集した。動物プランクトンの採集は、日没時、24時、日出時、12時および日没時の5回行った。5月から6月にかけて日中の時間が長くなるため、5月に比べ6月の日没は26分遅く、日出は19分早かった。なお、1991年6月14日の日没時の採集は時化のため中止した (Fig. 8)。

動物プランクトンの体長および体積測定 体長測定に供した動物プランクトンは、1986年5月13日、6月4日、6月24日、および7月8日の4回にわたって、広尾沿岸の距岸3.6 kmのStn. 13 (Fig. 2) で、水平同時多層曳きで採集した標本を使用した。出現した動物プランクトンで個体数の多かった23種について、性別および発生ステージ別にTable 2に示す部位をそれぞれ最大部位長および最小部位長とし、実体顕微鏡にデジタル測微計 (尾崎製作所製 C-5S) を取り付け0.001 mm単位で測定した。また、得られた最小部

位長と最大部位長の値から、動物プランクトンを円柱と見なした時の体積を (1) 式により計算した。体積 = $\pi \times (\text{最小部位長} \div 2)^2 \times \text{最大部位長}$ ---- (1)

標本の処理 採捕したサケ幼稚魚標本は10%中性ホルマリン海水で固定し、実験室に持ち帰り尾叉長、体重および胃内容物重量を測定した。胃内容物は実体顕微鏡下で分類群の査定と計数を行った。胃内容物の分析に供した幼稚魚の尾数は、1986年の広尾沿岸の標本については、100尾前後の標本は全数を、100尾を大きく超えた場合は、無作為に抽出した100尾前後を分析に供した。1987年の静内沿岸および1988年の敷生沿岸の5月10-11日と5月30-31日の標本については無作為に選択した50尾を、6月16日の標本は全数を分析に供した。

胃内容物重量と体重の値から、胃充満度 (SF) を (2) 式により計算した。

$$\text{胃充満度 (SF)} = \text{胃内容物重量} \div \text{体重} \times 100 \text{ ---- (2)}$$

ただし、体重 = 全体重 - 胃内容物重量

また、採捕尾数が4個体以上で空胃率が10%以上の標本について、空胃個体と摂餌個体との尾叉長について、分散分析による有意差検定を行った。

採集した動物プランクトン標本は10%中性ホルマリン海水で固定し、実験室に持ち帰り分類群の査定と個体数の計数を行った。分類群の査定は原則として、種、性別および発生ステージ別に行ったが、それらの判別の出来なかったものは、より高次の分類段階に止めた。

Table 2. Body parts of major zooplankters where the maximum and minimum sizes were measured.

Zooplankton	Maximum dimension	Minimum dimension
Cheato gnath	Total length	Body width
Cheato gnath egg	Diameter	
Copepod C1-adult stage	Cephalothorax+Abdomen	Body width
Amphipod	Head+Pereon+Pleon+Uropod	Body width
Euphausiid	Carapace+Abdomen+Uropod	Body width
Euphausiid larvae	Total length	Body width
Mysid	Carapace+Thoracic+Abdomen+Telson	Body width
Cirripedia nauplii	Carapace	Carapace width
Cirripedia cypris	Carapace+Thoracic+Abdomen+Uropod	Body width
Gastropod	Diameter of shell	Shell height
Crab megalopa	Total length	Body width
Appendicularia	Trunk height+Urochord	Trunk width
Fish larvae	Total length	Body width

データの数理的处理法

類似度指数 サケ幼稚魚の胃内容物と動物プランクトン群集間について(3)に示す木元(1976)の式により類似度指数($C\pi$)を求めた。

$$C\pi = \frac{2 \sum_{i=1}^S n_{1i} \cdot n_{2i}}{(\sum \pi_1^2 + \sum \pi_2^2) N_1 \cdot N_2} \quad 0 \leq C\pi \leq 1 \dots (3)$$

$$\sum \pi_1^2 = \frac{\sum_{i=1}^S n_{1i}^2}{N_1^2} \quad \sum \pi_2^2 = \frac{\sum_{i=1}^S n_{2i}^2}{N_2^2}$$

ただし、 n_{1i} と n_{2i} は比較するそれぞれの標本の個体数で、 N_1 と N_2 はそれぞれの標本に出現した合計個体数。

類似度は、 $C\pi$ の値が1に近いほど高く、0に近くなるほど低くなる。

重なり度指数 群集を構成している動物プランクトン分類群の重なり度指数($C\delta$)を(4)に示すMorishita(1959)の式により求めた。

$$C\delta = \frac{2 \sum_{i=1}^q n_{xi} \cdot n_{yi}}{(\delta_x + \delta_y) N_x \cdot N_y} \quad (\delta_x + \delta_y > 0) \dots (4)$$

$$\delta_x = \frac{\sum_{i=1}^q n_{xi}(n_{xi}-1)}{N_x(N_x-1)} \quad \delta_y = \frac{\sum_{i=1}^q n_{yi}(n_{yi}-1)}{N_y(N_y-1)}$$

ただし、 n_{xi} と n_{yi} はそれぞれi番目の区画($i=1, 2, 3, \dots, q$)に見られるx種およびy種の個体数。

$C\delta$ の値は、分類群相互の分布密度の比が等しければほぼ1となり、分類群相互の重なり度が全く認められなかった場合は0となる。

クラスター分析 類似度指数の値について、セントロイド法によりクラスター分析を行った。計算ソフトはマッキントッシュ用のSYSTAT 5.1を用いた。

主成分分析 主成分分析は、空胃個体は一つのクラスターとして分離し、残りの個体について、胃内に出現した餌生物分類群だけを選択し、それらの相関行列の値を用い主成分分析の計算を行い第3成分まで求めた(累積寄与率の目安は60%以上)。それらの計算結果に基づいて散布図を描き、その散布図に基づき任意のクラスターに分離した。

第2章 調査海域の海洋特性

沿岸域の水温と塩分

広尾沿岸域における水温および塩分の季節変化

Fig. 9は、広尾沿岸に沿った4定線のうち、最も陸水

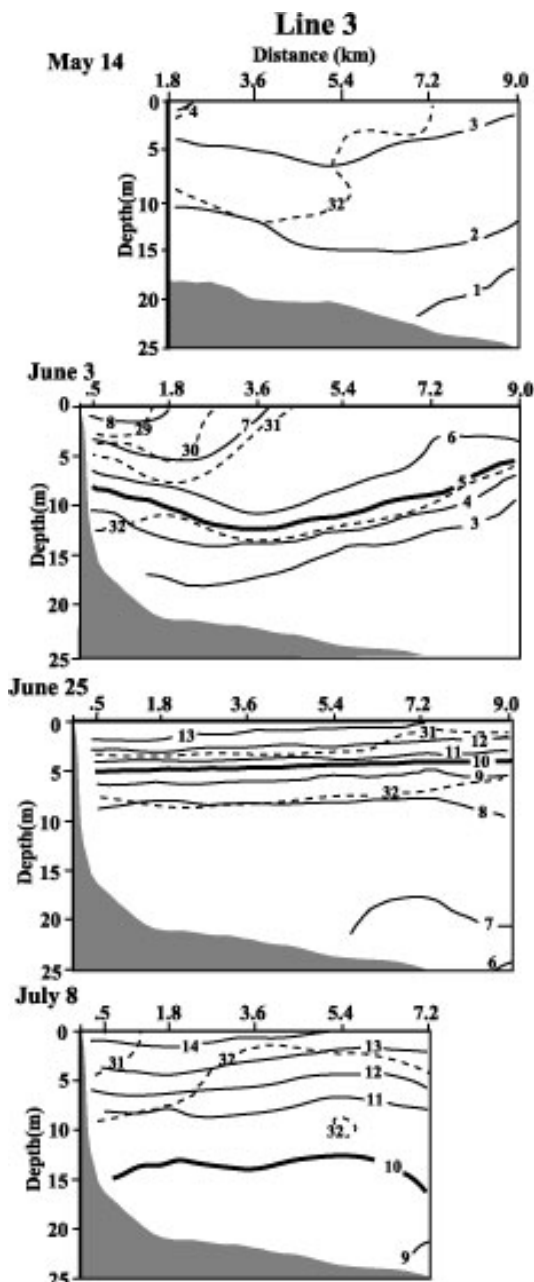


Fig. 9. Temporal changes in vertical distribution of water temperature (solid line) and salinity (dotted line) along Line 3 in Hiroo coastal waters from 13-14 May to 8 July in 1986.

の影響が小さかった定線3における水温と塩分の経時変化を示している。水温は5月14日には岸寄りの表面では4℃で、距岸9.0 kmの水深2 mでは3℃と沖側で低く、7.2 kmより沖側の20 m以深には1℃以下の低水温帯が認められた。6月3日には5月14日に比較して全体に3-4℃上昇し、表面水温は岸寄りで8℃となり、距岸1.8 kmでも7℃を超え、水温の鉛直差は6℃以上に達した。また、水深10 m前後に緩やかな水温躍

層が形成されていた。6月25日には水温はさらに上昇し、表面付近では距岸7.2 kmまで13℃以上となり、距岸9.0 kmでも12℃を超え、5 m付近に水温躍層が形成されていた。7月8日には、表面水温は6月25日より1℃ほど上昇した。また、10℃の等温線は15 m付近まで降下したため、上下層の水温差は減少した。

塩分は、5月14日には岸側の表層部で低く、距岸1.8-5.4 km間の水深10 m前後に32の等塩分線が分布していた。しかし、7.2 kmより沖側では、全層で32を越えた。表面塩分は6月3日に最も低く、定線3の5 mの等深線では29より低く、32の等塩分線が距岸9 kmまでの水深8-12 m間に分布していた。6月25日には表面塩分は31を超え、水深7-9 mに32の等塩分線が形成された。7月8日には塩分はさらに上昇し、31以下の水塊は5 mの等深線から岸寄りにわずかに分布し、距岸1.8 kmより沖側では32の等塩分線が5 m以浅まで上昇した。

静内沿岸域における水温および塩分の季節変化
1987年の静内沿岸での定線における3-6月の水温および塩分の鉛直分布をFig. 10に示す。3月19日には、水温および塩分の鉛直差は小さく、水温は岸から距岸5.4 kmまでの表面付近で1℃台を示し、距岸7.4 kmより沖側の50 m以深にも1℃の水塊が分布していた。塩分は陸水の影響を受けた距岸0.3 km付近で低く、30の低塩分の水塊が分布していた。4月26日も、水温は全層で1℃前後と低く、3月とほとんど変わらなかった。5月19日には水温は全層で上昇し、表面では6℃以上となり、水温の鉛直差は表面と水深30 mの間で5℃に拡大した。塩分は表面付近で31以下と比較的低かった。6月10日には、表面水温は11-12℃に上昇し、5 mの等深線から距岸7.2 kmまでの間の水深10-20 mに6℃の等温線が分布し、水温躍層が発達した。また、距岸5.4 kmより沖側の水深25-40 m層には、沖側から6℃以上の暖水塊が舌状に延び、距岸9.0 kmの25 m以深では、塩分は34以上となった。6月25日には表面と水深25 mの間では水温差が9℃に達し、強い水温躍層が形成された。また、距岸5.4 kmより沖側の水深30-40 m層には、6月10日同様に、水温8℃以上で塩分が33以上の暖水塊が分布していた。

敷生沿岸域における水温および塩分の季節変化
1988年の敷生沿岸の定線における3-7月の水温、塩分の鉛直分布をFig. 11に示す。3月30日には水温は全層にわたって1℃前後で、塩分も32前後と鉛直差は小さかった。5月10日には、最も岸寄りの定点では河川水の影響を受け、表面に水温6℃で塩分27以下の高温で低鹹な水塊が形成された。しかし、これより沖側では水温および塩分の鉛直差は小さかった。5月30日には表面水温は8-9℃に上昇し、水深20 m前後に5℃

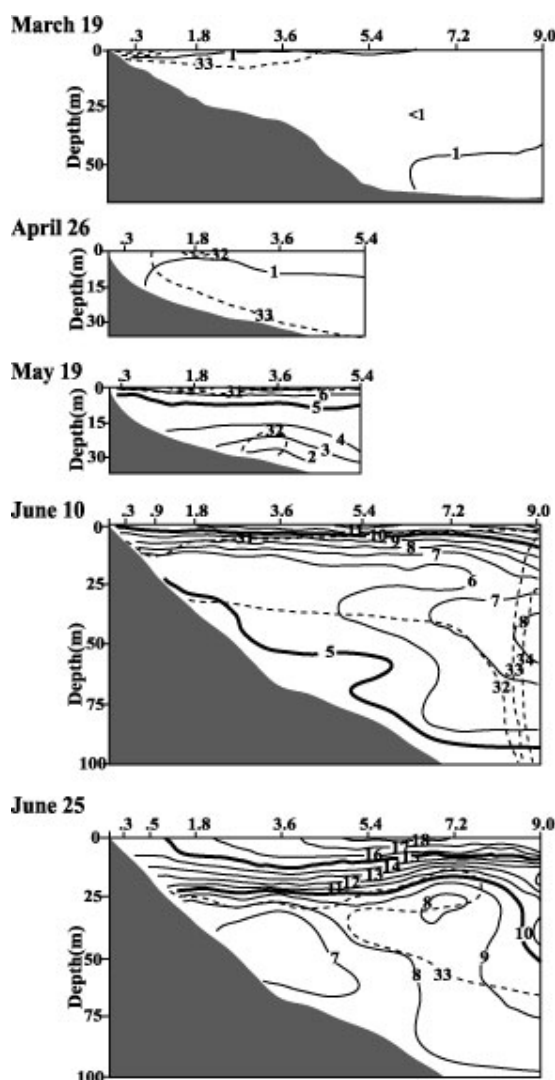


Fig. 10. Temporal changes in vertical distribution of water temperature (solid line) and salinity (dotted line) along a surveyed line in Shizunai coastal waters from 19 March to 25 June in 1987.

の等温線が分布し、弱い水温躍層が形成された。6月15日には表面水温がさらに上昇し、距岸3.6 kmより岸側で12℃を超えた。また、距岸5.4-7.2 km間の水深30-50 m層には水温8℃以上で塩分33以上の暖水塊が分布していた。7月6日には水深25 m前後に水温10℃の等温線があり、強い水温躍層が形成された。また、前回と同様に、距岸5.4 kmの水深40-50 m層から距岸7.2 kmの水深30 m付近に塩分33以上の水塊が分布していた。

考察 北海道では、4月から5月中旬の間に融雪増水により河川水が年間で最も多く沿岸域に流入するため、沿岸域では低鹹な水域が発達する。しかし、本調査海域に流入するのはいずれも中小河川である

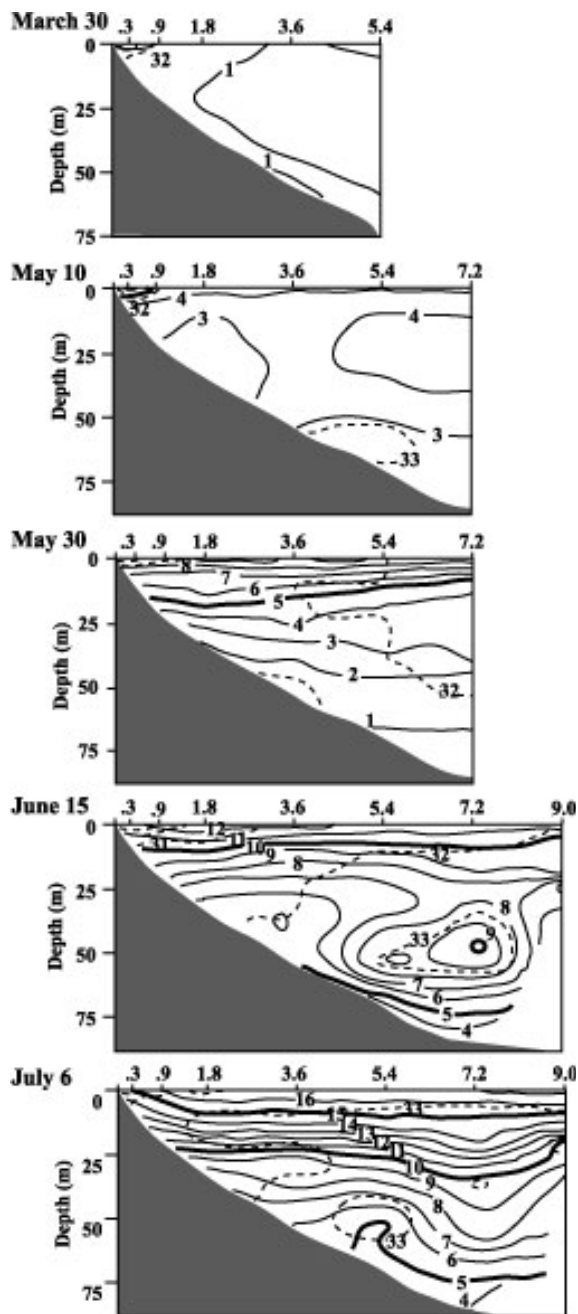


Fig. 11. Temporal changes in vertical distribution of water temperature (solid line) and salinity (dotted line) along a surveyed line in Shikyu coastal waters from 30 March to 6 July in 1988.

ため、流入水量は比較的少い。また、海岸線が単調で湾も開放的で、流入した河川水は外洋水と容易に混合し、そのため、塩分30以下の低鹹な水域は最大でも距岸3.6 km前後の狭い範囲に限られていた。

北海道太平洋沿岸域では晩冬から初夏にかけて、親潮分枝 (<3.0°C, 塩分33.0-33.3) と親潮の変質した沿岸親潮 (<2.0°C, 塩分<33.0) に覆われるが、その

後東流する津軽暖流 (>6°C, 塩分>33.6) の影響を受ける (大谷1971; 大谷・村上1987; 小笠原1987)。調査3海域でも、距岸9.0 kmより岸側では4月下旬まで全層が沿岸親潮に覆われていたが5月中下旬には表面水温が5-9°Cに上昇した。しかし、下層部の水温は1-2°Cと低く、依然として沿岸親潮が分布していた。襟裳岬西側の日高沿岸の沖側では3月上旬には親潮系の水塊中に暖流系の水塊がパッチ状に分布しているのが認められている (清水・磯田 1999)。静内および敷生沿岸の岸寄りの海域では6月になると距岸3.6 kmのごく岸近くまで津軽暖流の影響を受け、高温で高塩分 (>33.0) の水塊が水深30 m前後の中層部に舌状に貫入していた。一方、襟裳岬東側の広尾沿岸では暖流の影響は小さく7月上旬まで塩分が33を超えることはなく、襟裳岬の東西で暖流の影響度合は異なっていたことがわかる。また、水温の鉛直差は全ての海域で春から初夏に向かって大きくなり、5月中旬以降に形成された水温躍層は遅くなるに従って発達した。しかし、その発達度合と形成された水深は海域により異なった。すなわち、襟裳岬より西側の静内および敷生沿岸では、温度傾斜が強く水温躍層が発達し、その下端は25 m前後と深かったのに対し、東側の広尾沿岸では水温傾斜が緩く、水温躍層の下端も10 m前後と浅かった。

第3章 サケ幼稚魚の分布特性

サケの生活史で、河川から沿岸域にかけての生活期は、初期減耗の度合を左右する重要な時期である (Healey 1982; Bax 1983) にも拘わらず、この時期の分布、移動などの生態についてはまだ十分解明されていない (Kaeriyama and Urawa 1992)。入江 (1990) は北海道太平洋沿岸海域のうちの比較的沖合の海域におけるサケ幼稚魚の分布と成長を報告している。より沿岸近くの水域における分布や成長については、三原 (1958)、小林・阿部 (1977)、入江 (1985a, b, 1987, 1990)、入江・中村 (1985)、小島ら (1992) が報告しているものの、これらの調査海域は狭い範囲に限られている。また、北海道の河川から放流されたサケ幼稚魚の沿岸海域での移動および成長についての報告例は極めて少なく、太平洋沿岸では噴火湾に流入する遊楽部川 (小林・阿部 1977) と、襟裳岬近くの歌別川 (小島ら 1992) の2河川について報告があるに過ぎない。日本海側でも報告例は少なく、1980年および1981年の石狩川と (加藤・真山 1980; 真山ら 1982)、1995年から1999年までの5年間にわたって暑寒別川 (工藤ら 2000) から放流したサケ幼稚魚についての追跡結果がみられるだけである。Mayama (1982) は、石狩川支流の千歳川から放流した標識サケ幼稚魚の沿岸滞留期の成長度合を追

跡した結果、石狩沿岸でサケ幼魚が沖合回遊に移行する条件として、尾叉長で7 cm以上、体重で3 g以上であること、かつ対馬暖流の影響を受けて水温が上昇する前にこのサイズに達している必要があることを指摘している。このことは、放流するサケ幼稚魚のサイズを、放流する河川および滞留する沿岸の環境条件、ならびに放流時期から水温が滞留の限界以上に上昇するまでの期間の長さによって慎重に決定する必要があることを示している。

北海道の沿岸域では、表面水温が13℃を超すとサケ幼稚魚の分布密度が急激に減少することから、主群が沿岸域に分布する上限の水温は、表面水温で13℃と見なされていて、その時期は、日本海では6月中旬（真山ら 1982; 河村ら 2000）、太平洋沿岸では6月下旬から7月上旬（三原 1958; 入江 1990）とされている。これらの時期の違いは、日本海側では早い時期から対馬暖流の影響を受けるのに対し、太平洋側では遅くまで寒流である親潮および沿岸親潮の影響を受けているためである。昇温時期が遅い太平洋沿岸でも、5月中旬以降には暖水の影響が及び、昇温は西側の海域から始まり、6月上旬にはその影響は日高沿岸まで達する。

本章の前半では、1986年に広尾川と1988年に敷生川に、それぞれ時期を変えて放流した標識サケ稚魚の河川と沿岸域での追跡結果と、1987年に静内沿岸の港湾内に放流した標識サケ幼稚魚の追跡結果から、それらの標識幼稚魚の河川と沿岸における移動と成長を中心とした生態を明らかにする。後半では1985年から1988年の4ヶ年にわたる北海道太平洋中西部沿岸での、サケの分布調査と海洋観測の結果に基づき、これらの海域における分布の時期的変動および分布に及ぼしている海洋学的条件について考察する。

標識サケ幼稚魚の分布と成長

河川内の水温変動 敷生川水系のうちサケ幼稚魚放流が行われている河川は、支流のメッ川の中流で分枝する小支流松川である。松川の水温状況は常にモニターされており、その結果とStns. 1, 3および5 (Fig. 1 B)における調査時の水温の変化をFig. 12に示す。松川では、上流にある湧水のために水温の変化が比較的少ないことが読みとれる。すなわち、3月上旬の積雪期にも4℃以下になることは少なく、夏季の水温上昇期の6月上旬には逆に昇温は緩やかで、12℃を超えることはほとんどない。

メッ川との合流点にあるStn. 1およびその下流のStn. 3における水温は、3月23日にはそれぞれ4.8℃と4.9℃でほぼ等しかった。しかし、SE群を放流した翌日の3月30日には、Stn. 1では9.2℃、Stn. 3では11.3℃へと急激に昇温し、4月11日には10.4-13.2℃となっ

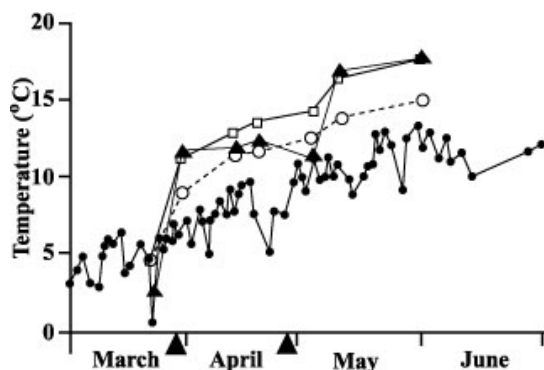


Fig. 12. Temporal change of water temperature in Matsu-kawa River from March to June in 1988. Those stations where the minimum (Stn. 1, circle) and the maximum (Stn. 3, square) were recorded and the station located in the main stream (Stn. 5, triangle) were also shown.

た。敷生川本流にあるStn. 5での水温変化はメッ川内の定点でみられた変化とは異なっており、3月下旬から4月下旬にかけては11-12℃と安定していたが、5月2日から9日にかけて、短期間に急激に上昇して16.6℃となった。

河川内における標識魚の分布と成長 放流した標識稚魚の平均尾叉長は次のようであった。広尾川に放流したHE群の尾叉長は放流の4日前にあたる4月10日に測定したが、そのときの尾叉長は41 mmであり、HL群の尾叉長は放流日の5月8日に46 mmと測定された。敷生川に放流したSE群の尾叉長は放流の4日前である3月25日に測定された値で49 mmであり、4月28日に放流したSL群の放流時の尾叉長は57 mmであった (Table 1)。

広尾川では2回目の放流の6日後にあたる5月14日に3定点で計364尾のサケ幼稚魚が採捕され、この中にHE群の1尾とHL群の3尾の標識魚が含まれていた。これらの再捕標識魚の尾叉長は、HE群は53 mm、HL群は54, 56および60 mmで、いずれも放流時の平均尾叉長よりも大きかった。その次の採集日は6月5日であったがこの日も、その後の採集日にも標識魚の再捕は全くなき、大部分の標識魚は5月中に降海し終えたものと推測された。

敷生川のSE群は放流された翌日の3月30日に全定点で再捕され、一日以内に河川全域に広く分布していたと考えられる。この日の再捕尾数は79尾に達し、当日の各定点での全採集稚魚数に対し、標識魚の割合は6.5-19.5%に相当し、混入率は極めて高かった。しかし、4月11日の再捕尾数は、Stn. 3での10尾、Stn. 2およびStn. 4での各1尾で、合計12尾に減少した。標識魚の採捕数は日数の経過とともに上流の方から減少し、4月18日にはStn. 3で1尾およびStn. 4で

の2尾に過ぎず、5月2日にはStn. 3およびStn. 4で1尾ずつと、さらに低下した。一方、5月9日にもStn. 3で標識魚が1尾再捕され、標識魚の一部が放流後1ヶ月以上も河川内に滞留していたことが明らかになった。

SL群は、放流から4日後の5月2日に、放流点から下流に200 m離れたStn. 1で多数(34尾)再捕された。これらの個体の消化管内は配合飼料で充満していたので、孵化場から降下して間もないものとみられた。Stn. 2より下流でのSL群の混入率は常に少なく、最も混入率の高かった5月9日の混入率でも7%に過ぎなかった。この理由として、SL群を放流した4月28日前後から無標識魚の放流数も増加したため、河川全域でサケ幼稚魚の分布密度が高まったことを指摘できよう。

敷生川の各定点で、放流直後の3月30日と5月2日に再捕された標識魚の尾叉長をFig. 13に示す。これらの再捕標識魚群相互の分散分析の結果、SE群には3月30日にStn. 3とStn. 4との間で、またSL群では5月2日にStn. 1とStn. 4との間でそれぞれ有意差 ($p < 0.05$) が認められた。

敷生川の河川内で再捕された標識サケ幼稚魚の成長をFig. 14に、放流時と再捕時の尾叉長の差から求めた瞬間成長係数(IGR)をTable 3に示す。SE群の平均尾叉長は放流直前の3月25日から再捕日の4月11日までの間に2 mm減少していたので、瞬間成長係数は-0.0025と計算された。しかし、それ以後に採捕された個体は全て正の成長を示し、4月18日および5月2日には、それぞれに4 mmと2 mm増加しており、それぞれの瞬間成長係数は0.0033および0.0009と計算された。

4月26日に放流されたSL群は、5月2日までは2 mm増加し、5月9日には4 mm増加していたので、瞬間成長係数は、それぞれ0.0086と0.0097と計算される。以上のことを要約すると、河川内で再捕された標識群の瞬間成長係数は、放流日から再捕までの期間の長短による一定の傾向はみられなかった。

沿岸域における標識魚の分布と成長

広尾沿岸 広尾沿岸では、巻網によって5月13-14日に1尾、6月3-4日に2尾、6月24-25日に5尾の合計8尾が再捕され、曳網では5月14日に十勝港 (Fig. 2, a) で3尾再捕された。さらに、6月25日と26日には定置網 (Fig. 2) に各1尾が入網し、合計13尾が再捕された。その内訳は、HE群が4尾、HL群が9尾であった。巻網での再捕定点は、6月上旬までは全て距岸3.6 km以内に設定された定点であり、6月24日には距岸7.2 kmのStn. 15でも1尾再捕されるようになった。また、放流5日後に広尾川から北東へ19 km離れた歴舟川河口のStn. 1で、尾叉長53 mmのHL群1尾が再捕さ

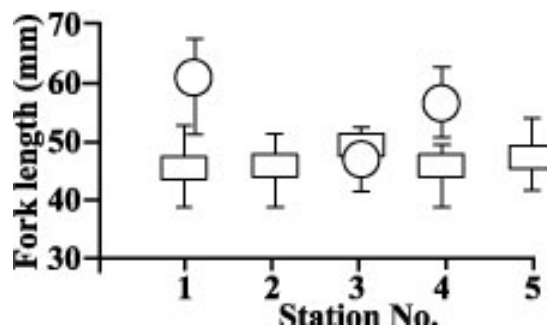


Fig. 13. Mean and range of fork length of the marked juvenile chum salmon recaptured at five stations in Shikyu River on 30 March (circle) and 2 May (square) in 1988. Size of released larvae on 29 March and 28 April are given in Table 1.

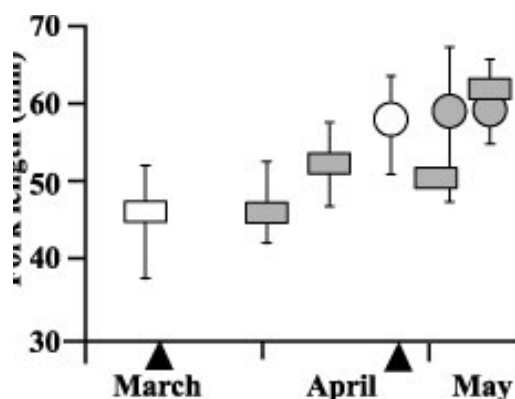


Fig. 14. Mean and range of fork length of marked juvenile chum salmon recaptured in the Shikyu River on different days in 1988. Shaded: released on 29 March; circle: released on 28 April. Open square and circle indicated the size of larvae just before released.

Table 3. Computed instantaneous growth rates (IGR) of marked juvenile chum salmon during the period from release to recapture Shikyu River in 1988.

Group	Period T (day)	Mean fork length(mm) at		IGR
		Release (lt)	Recapture (lt)	
SE	March 25-April 11 (17)	49	47	-0.0025
	March 25-April 18 (24)	49	53	0.0033
	March 25-May 2 (43)	49	51	0.0009
SL	April 26-May 2 (4)	57	59	0.0086
	April 26-May 9 (7)	57	61	0.0097

$$IGR = (\ln(lt) - \ln(l_0)) / T$$

れた。これらが放流点から直線的に移動したと見なして移動速度を計算すると4.4 cm/sec (3.8 km/day) となった。

広尾の沿岸域で再捕された標識魚の尾叉長を再捕日に対してプロットしたのがFig. 15である。HE群は、6月3日には79 mmであったが、6月25-26日に定置網では70および73 mmとなり小型化した。HL群

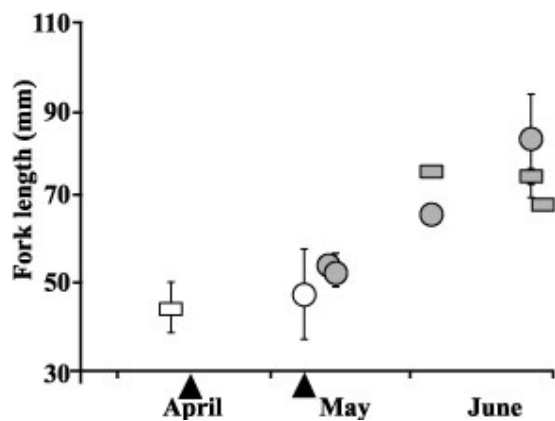


Fig. 15. Mean and range of fork length of marked juvenile chum salmon recaptured on different days in the coastal area off Hiroo in 1986. Shaded square: released on 14 April; Shaded circle: released on 8 May. Open square and circle indicated the size of the larvae just before release.

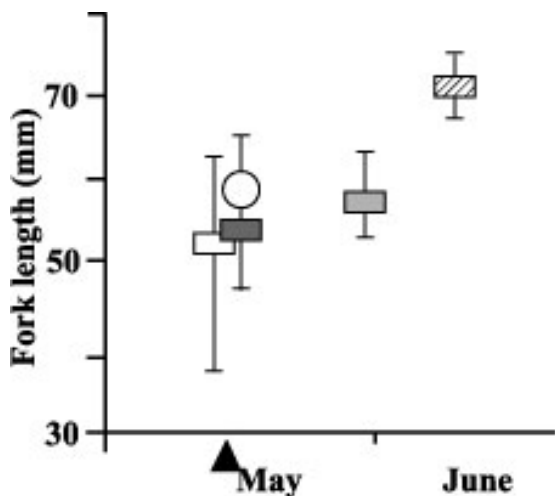


Fig. 16. Mean and range of fork length of marked juvenile chum salmon recaptured on different days in the harbors and coastal area off Shizunai in 1987. Dark shaded square: recaptured in the Irifune harbor; Open circle: recaptured in the Harutachi harbor; Light shaded square: recaptured in the Higashi-Shizunai harbor. Oblique square: recaptured in the coastal area. Open square indicated the size of the larvae just before release.

は、放流の5-6日後に相当する5月13-14日に再捕されたときには49-53 mm、さらに6月24日には94 mmに達した。

静内沿岸 1987年5月12-13日に東静内港 (Fig. 3, e) へ放流された標識魚 (SZ群) の、再捕時の尾叉長組成をFig. 16に示す。標識魚は放流を開始した5月12日の正午から48時間後の5月14日の正午に、東側に6 km離れた春立港 (Fig. 3, f) で11尾再捕され、その平均尾叉長は59 mmであった。東静内港でのサケ

幼稚魚の放流は、開始から終了までにほぼ27時間費やしていたので、春立港での再捕群が直線的に移動したと見なしたときの移動速度は3.5-7.9 cm/sec (3.0-6.8 km/day) となった。同じ放流から48時間後に東静内港で再捕された標識魚13尾の平均尾叉長は、放流群の尾叉長 (54 mm) と変わっていなかった。したがって、春立港へ移動した群は有意な成長を達成した群であったと言える ($p < 0.05$)。なお、この5月14日には、東静内港より7.5 km西側に位置する入船港 (Fig. 3, d) では再捕されなかった。

放流から14日後の5月28日には入船港で4尾再捕されたが、その平均尾叉長は59 mmで、放流時よりは大きかったが、春立港で再捕された群よりは小さかった。

静内沿岸で巻網により再捕された標識魚は、6月9日に静内川沖のStn. 2で再捕された1尾と、春立港沖の5 mラインの定点で再捕された2尾の合計3尾であった。6月25日には標識魚は全く再捕されず、したがって、6月9日以降6月25日以前に標識魚は沿岸から沖合へ移動していたことが示唆された。これが正しいとすると、サケ幼稚魚が沿岸水域から外洋へ移動した時期は、1986年の広尾沿岸より、1988年の敷生沿岸のほうが早かったと言える。

敷生沿岸 敷生沿岸では、1988年には、SE群の標識魚が45尾とSL群の標識魚19尾、合計64尾が再捕された。それらの再捕水域は、SE群では、5月30日および6月15日に各1尾が湾港外で再捕されたことを除き全て港湾内であり、SL群では全て湾港外の距岸3.6 km以内の水域であった。すなわち、SE群は、放流から13日後の4月11日には、放流地点から7 km離

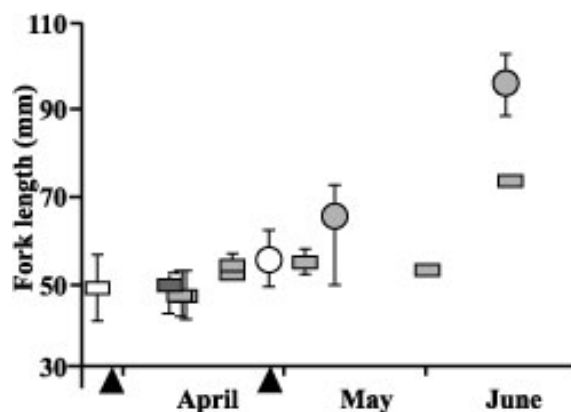


Fig. 17. Mean and range of fork length of marked juvenile chum salmon recaptured on different days in the Shikyu River and coastal area off Shikyu in 1988. Shaded square: released on 29 March; Dark shaded: recaptured in the Shikyu River; Light shaded: recaptured in the coastal area. Shaded circle: released on 28 April; Open square and circle indicated the size of the larvae just before release.

Table 4. Computed instantaneous growth rates (IGR) of the marked juvenile chum salmon during the periods from release to recapture three different coastal off Hiroo, Shizunai and Shikyu.

Year	Group	Period T (days)	Recaptured number	Mean fork length (mm) at		IGR	
				Release (lt)	Recapture (lt)		
1986	HE	April 10-June 3	(54)	1	41	79	0.0121
		-June 24-26	(75)	2	41	72	0.0075
	HL	May 8 -June 24-26	(47)	2	46	88	0.0138
1987	SZ	May 12 -June 9-10	(28)	3	54	72	0.0103
1988	SE	March 25-April 11	(17)	26	49	47	-0.0025
		-April 18-20	(24)	12	49	53	0.0033
		-May 2	(38)	2	49	55	0.0030
		-May 30	(66)	1	49	53	0.0012
	SL	April 26-May 10-11	(14)	17	57	64	0.0083
		-June 15-16	(50)	2	57	97	0.0106

$$IGR=(\ln(lt)-\ln(l_0))/T$$

れた登別港 (Fig. 4, g) で7尾, 放流地点から8 km離れた白老港 (Fig. 4, h) で19尾再捕され, その平均尾叉長は両群とも47 mmで, 放流時よりも2 mm減少していた (Fig. 17). さらに放流から21日後の4月20日には, 東側に47 km離れた厚真港 (Fig. 4, j) で1尾が, また, 33 km離れた苫小牧港で9尾が再捕された (Fig. 4, i). この2群と, 4月11日の敷生川で再捕されたSE群との間では尾叉長に有意差が認められなかった ($p>0.05$).

港湾外で再捕されたSE群の記録は, 放流から62日後の5月30日および79日後の6月16日に各1尾ずつに過ぎなかった. SL群は, 放流から49日後の6月16日に2尾再捕され, このときの尾叉長は90 および103 mmで, 同時期のSE群の尾叉長 (74 mm) よりも明らかに大きかった.

標識魚の瞬間成長係数の変動 放流時と再捕時の尾叉長の差から求めた標識魚の瞬間成長係数を Table 4に示す. SE群が3月26日から4月11日の間で魚の成長を示した一例を除き, 広尾, 静内および敷生沿岸域のいずれにおいても放流日から再捕までの日数が短いほど瞬間成長係数は大きかった.

考察 敷生川に放流されたSEおよびSL群の尾叉長は, 放流後数日後に河川内のいくつかの定点間では有意に異なった. また, 東静内港内へ放流した群では, 港内残留群と港外移動群とで大きさが異なった. さらに, 放流から14日後に入船港で再捕されたSZ群では, 放流から1日後に春立港で再捕された群より小型であったことから, 尾叉長の違いによるグループ化が短時間に成立し, それぞれのグループは異なった生息水域を選択するようになる可能性が伺われる.

1988年に放流したSE群では, 放流から13日後に登

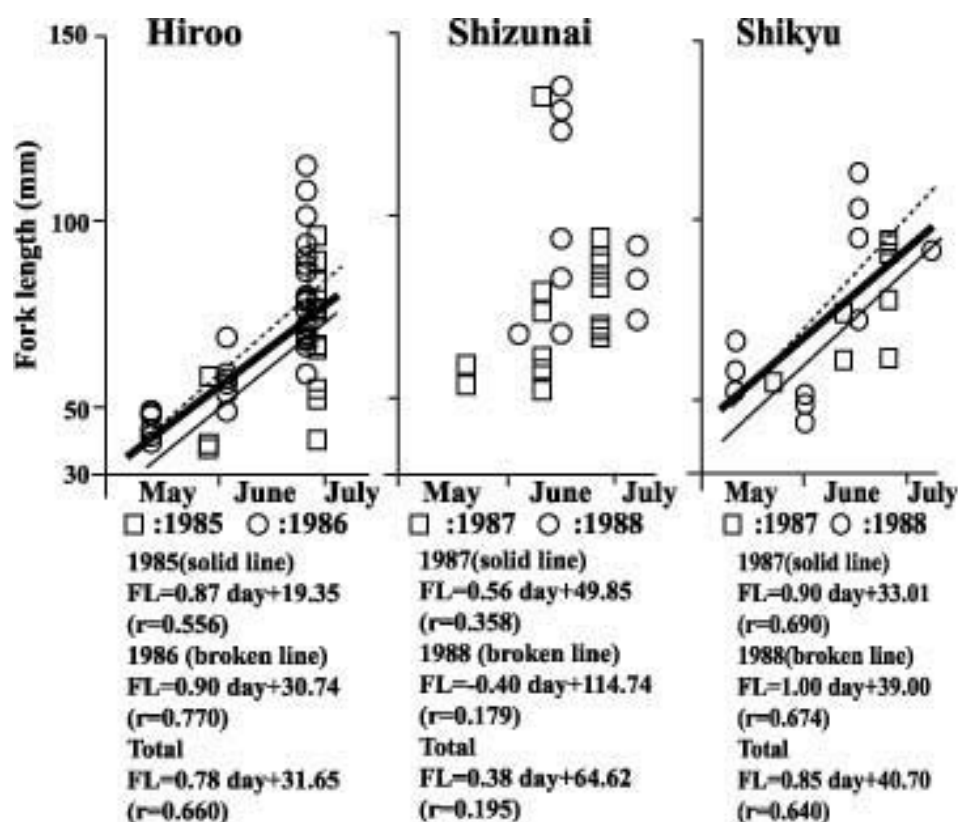
別港および白老港で再捕された群と, それまで河川内に残留していた群との間で尾叉長に有意差はみられず, とともに放流時の尾叉長のままであった. すなわち, 河川内と沿岸域のいずれにおいても, この期間内にはほとんど成長しなかったと言える.

放流後の降海後の分布には偏りがみられるのが普通であり (小林・阿部 1977), 本研究で東静内港に放流した群でも, 放流直後には東側の春立港へ分布し, 14日後には西側の入船港に分布していた. また, 敷生沿岸でも放流から13日後には放流河川の両側で再捕されたが, その再捕尾数には偏りがあり, 河口の西側の登別港では7尾であったのに対して, 東側の白老港では19尾再捕された. こうした分布の偏りには潮流や海流などが大きく関与しているものと推察されるが, 十分なデータは得られてない. 今後は, こうした分布の拡がりを支配する要因を明らかにする必要がある.

サケ幼稚魚の成長速度は, 淡水環境でも海水環境でも, とともに10-11℃で最大になり, 5℃以下では著しく減少する (帰山 1986) が, 敷生川の水温は放流翌日の3月30日にはすでに9℃以上であり, 4月11日には10.4-13.2℃まで上昇し, サケ幼稚魚が活発に成長できる水温となった. 一方, 登別港および白老港での表面水温は, 4月11日にはそれぞれ3.9℃と2.6℃で, 敷生沿岸から30 km西方にある室蘭沿岸でも4月上旬の平均水温は3.1℃と低く (北海道栽培漁業公社 1989), ほとんど成長を望めない水温であった. このことから, この時期には, 水温は河川内では成長の制限要因となっていないが, 沿岸水域では制限要因となっていると言える. 一方, サケ幼稚魚は放流後流程の短い河川ではほぼ1日以内で, 80 km以上の大河川でも7-10日後には感潮域に達し (Iwata 1984; 真山ら 1982) その降海は速やかに行われることが知られている. 本研究でも敷生川に放流した標識魚の

Table 5. Temporal changes in mean fork length (mm) of juvenile chum salmon captured with a purse seine net during the period from May to June in the coastal waters off Hiroo, Shizunai and Shikyu.

Area	Year	Date	Sampling time (A)	Captured number (B)	B/A	Mean fork length (mm)		
						Range of mean fork length of each station	Min.	Max.
Hiroo	1985	May 28-30	12	42	3.5	39-40	32	68
		June 26-28	18	1,129	62.7	39-94	32	105
	1986	May 13-14	7	142	20.3	41-49	35	69
		June 3-4	10	419	41.9	51-68	41	80
		June 24-25	19	1,673	88.1	65-108	52	156
	Sum		66	3,405	51.6	39-108	32	156
Shizunai	1987	May 19	6	13	2.2	53-58	44	67
		June 10	13	383	29.5	58-133	57	152
		June 25	16	118	7.4	67-93	52	107
	1988	June 2	3	1	0.3	-	-	-
		June 14	6	473	78.8	67-136	48	146
		July 5	6	7	1.2	92	84	98
	Sum		47	995	21.2	53-136	152	44
Shikyu	1987	May 21	2	64	32.0	54	43	65
		June 11	11	61	5.5	60-74	49	79
		June 25-26	16	189	11.8	61-94	53	107
	1988	May 10-11	11	368	33.5	52-65	45	107
		May 30-31	12	165	13.8	49-51	38	64
		June 16	19	327	17.2	72-113	67	121
		July 6	10	5	0.5	91	84	98
	Sum		81	1,179	14.6	49-113	43	121
Total			197	5,579	28.3	39-136	32	156

**Fig. 18.** Temporal changes in mean fork length (mm) of juvenile chum salmon captured with a purse seine net in the coastal waters off Hiroo in 1985-1986 and off Shizunai and Shikyu in 1987-1988.

一部は一日で河口まで到達したこと、広尾川および敷生川に放流した標識魚は放流7-10日後には河川内への分布が大幅に減少したこと、さらに敷生川のSE群が放流13日後には河口から離れた港湾に大量に移動していたことなど、河川から沿岸域への移動が速やかに行われていたことを示す結果が得られた。反対に、沿岸では、放流1ヶ月半以上経過した6月下旬にも標識魚が分布していて、河川内に比較して沿岸海域での生活期間が長期間におよぶことを示している。これらのことから、サケ幼稚魚の沿岸域での成長と生残を高めるためには、放流時における沿岸海域の水温と降海後の沿岸域の環境を選択することが極めて重要であることが指摘できる。

入江・中村(1985)および入江(1990)は、港湾内でのサケ幼稚魚の生態の観察結果から、初期海洋生活の場としての港湾が重要であることを指摘している。本研究でも広尾、静内および敷生沿岸域における港湾内で61尾のサケ標識魚が再捕されたが、そのうち44尾は放流から2週間弱しか経っていないものであった。港湾内はその外に比較して波浪や潮流が穏やかで、運動エネルギーの消費を抑制するには有利な生活圏である。とりわけ、放流間もない小型稚魚や成長の悪い個体にとっては恵まれた生息環境であると推測される。このような水域への移動の成否は、以後の生残を大きく左右する可能性が大きいので、サケ幼稚魚の生息の場として港湾が果たしている役割を明らかにする必要がある。

沿岸水域では、サケ幼稚魚が成長に伴って沖合に

移動すること(真山ら 1982; 帰山 1986)が知られている。本研究海域では、サケ幼稚魚の分布水域は6月上旬までは距岸3.6 km以内に限られ、6月中旬以降には大型になった幼稚魚から沖合に分布を拡大することが明らかになった。同時に、海岸線沿いに移動する標識魚の瞬間成長係数は、放流河川からの移動距離および移動速度が大きいほど大きかった。このことは、海岸線沿いにも大型個体ほど早く移動し、その距離も大きいことを示している。このため、調査海域が狭い場合には大型個体ほど調査水域外に移動する割合が高くなり、調査水域内に残留している幼稚魚だけから見積もる成長量は実際の成長量より低くなると推察される。一方、沿岸域での生残率は尾叉長が45-55 mmを超えると高くなる(Healey 1982)ため、大型個体の生残率は小型個体のそれよりも相対的に高くなる。このため、時期を経るにつれて大型個体の比率が高くなるので生残個体から見積もられる成長量は実際よりも大きくなる可能性が高い。今回の結果から、この2つの誤差を補正する係数を示すことはできないが、この2つの影響度合いを明らかにするためには、調査の対象水域と期間を拡大することが必要であると言える。

沿岸域におけるサケ幼稚魚の分布と成長

巻網による採捕結果 広尾沿岸、静内沿岸および敷生沿岸で、巻網によって採捕されたサケ幼稚魚の調査日別の尾数、定点別の平均尾叉長と、最大、最小尾叉長および巻網の操業回数当たりの平均採捕数

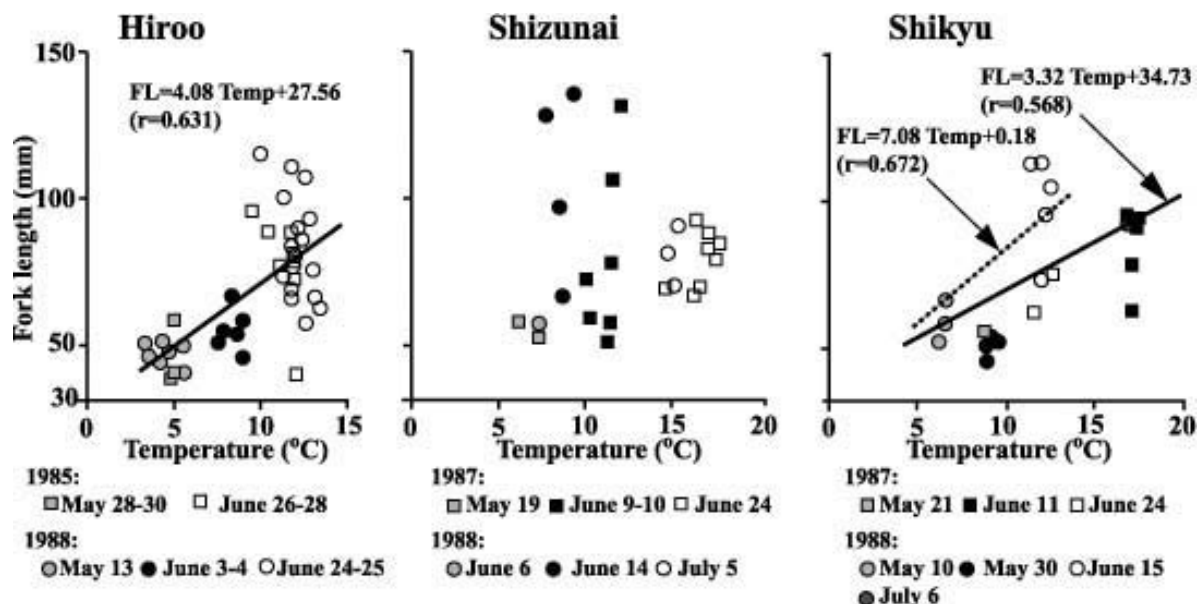


Fig. 19. Mean fork length (mm) of juvenile chum salmon plotted against the surface temperature which were captured with a purse seine net in the coastal waters off Hiroo in 1985-1986 and off Shizunai and Shikyu in 1987-1988. Lines were fitted by linear regression analyses.

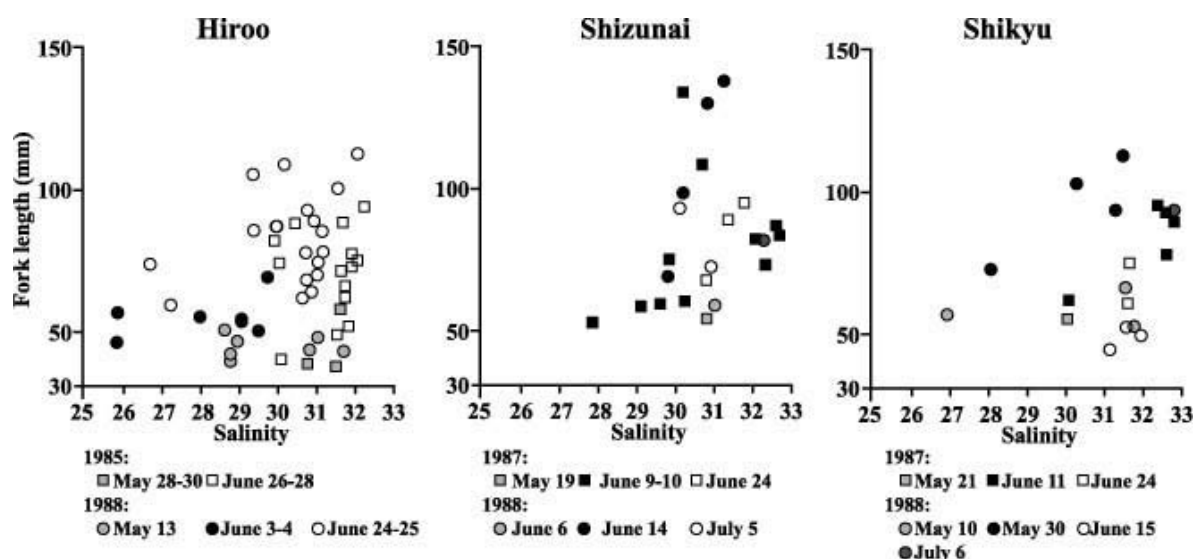


Fig. 20. Mean fork length (mm) of juvenile chum salmon plotted against the surface salinity which were captured with a purse seine net in the coastal waters off Hiroo in 1985-1986 and off Shizunai and Shikyu in 1987-1988.

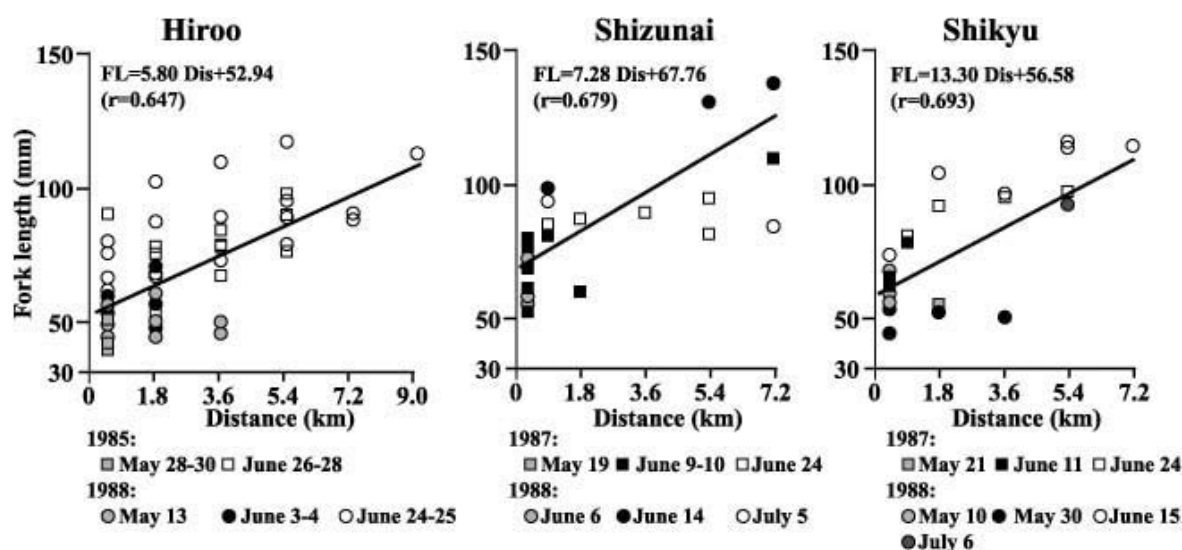


Fig. 21. Mean fork length (mm) of juvenile chum salmon plotted against the surface salinity which were captured with a purse seine net in the coastal waters off Hiroo in 1985-1986 and off Shizunai and Shikyu in 1987-1988.

をTable 5に示す．1985年から88年までの4年間で197回操業し、総数で5,579尾を採捕した．調査日別の平均採捕数は0.3-88.1尾で、その値は1987年に敷生沿岸で観察された例を除き、6月までは時期が遅くなるに従って増大したが、7月にはいずれの海域でも減少した．平均採捕数が最も高かったのは、1986年6月24-25日に広尾沿岸で採捕したときの平均数が最も高く88.1尾記録されているが、Stn. 17で実際にはこのときには1,000尾以上採捕されたため、その一部を計数しないで再放流した．したがって、このときの平均

採捕数は88.1尾を超えていた．

調査期間を通じて、採捕されたサケ幼稚魚の尾叉長範囲は32-156 mmで、海域毎の最大尾叉長は、広尾沿岸で156 mm、静内沿岸では152 mm、敷生沿岸では109 mmで、いずれも6月に記録された．各定点において平均尾叉長は日数の経過とともに増加したが、その増加量は敷生沿岸で最も大きく、1987年には0.90 mm/day、1988年には1.00 mm/dayであった．広尾沿岸でも、敷生沿岸におけるよりもやや劣るものの、1985年と1986年には、それぞれ0.87および0.90

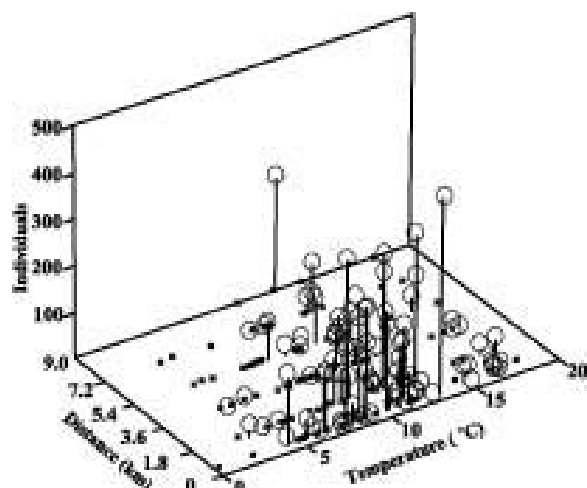


Fig. 22. Numbers of juvenile chum salmon plotted against distance from the shore and the surface temperature in the coastal waters off Hiroo in 1985-1986 and off Shizunai and Shikyu in 1987-1988.

mm/dayであった。これに対し、静内沿岸では、1987年には0.56 mm/day、1988年には-0.40 mm/dayと低かった (Fig. 18)。この理由として、静内沿岸では1987年、1988年の両年とも6月中旬に130 mmの大型群が採捕されたが、その後7月上旬にかけて100 mm以下に減少したことがあげられる。

広尾沿岸では、1985年と1986年の5月下旬および6月下旬に採捕されたサケ幼稚魚全体の平均尾叉長は、1985年にはそれぞれ40.0 mmおよび64.9 mmであったのに対し、1986年には56.7 mmおよび77.5 mmで、1986年には12-14 mm大きかった ($p < 0.001$)。また、平均幼稚魚採捕数も常に1986年により多かった。

本研究では表面水温が3.3-17.2°Cのときに分布が認められたが、1987年6月中旬以降と1988年7月の例を除いて、全て15°C以下の海域に分布していた (Fig. 19)。平均尾叉長は、広尾沿岸および敷生沿岸では水温の上昇とともに増加し ($r > 0.568$)、その増加量は広尾沿岸では4.08 mm/°Cで、敷生沿岸でも3.32 mm/°Cに上った。静内沿岸では、12°C以下では水温の上昇とともに平均尾叉長は増加したが、12°C以上では減少した ($r < 0.061$)。

サケ幼稚魚は塩分25.9-33.6の間に分布したが、広尾沿岸および静内沿岸では31付近に集中的に分布したのに対し、敷生沿岸では27-32の間に分散した。これらの平均尾叉長は塩分が高くなるとともに増大したが、相関は低く、最大でも広尾沿岸での0.287に過ぎなかった (Fig. 20)。

サケ幼稚魚の平均尾叉長は、すべての海域で沖側の定点ほど大きく ($r > 0.647$)、小型個体は岸側に、大型個体は沖側に分布していた (Fig. 21)。

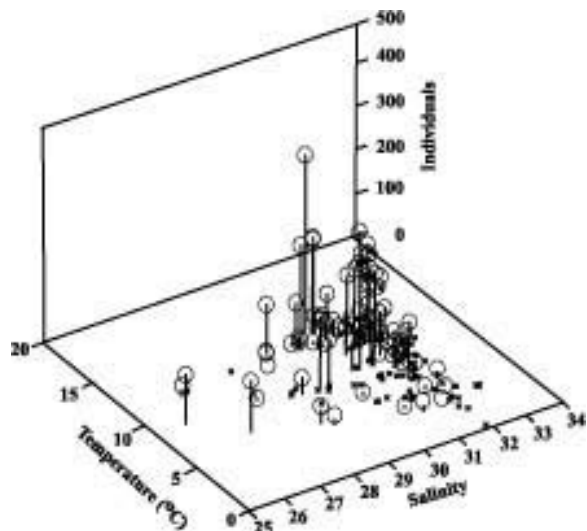


Fig. 23. Numbers of juvenile chum salmon plotted against distance from the shore and the surface temperature and salinity in the coastal waters at Hiroo in 1985-1986 and off Shizunai and Shikyu in 1987-1988.

サケ幼稚魚の採捕数は5°Cを超えると増加し始め、10-12°Cでピークとなったが15°Cを超えると激減した。その分布海域は、表面水温が7°Cまでは距岸3.6 kmより岸側に分布し、7°Cを超えるとより沖側へ分布を拡大した (Fig. 22)。

サケ幼稚魚の採捕時の表面水温および表面塩分と採捕尾数の関係をFig. 23に示す。採捕尾数は表面水温7°C以上で、表面塩分26-32の間で増加したが、特に表面水温10°C付近で、かつ塩分30-32の間で多かった。

サケ幼稚魚の分布に及ぼす暖水塊の影響 1987年6月24日敷生沿岸の定線1上の6定点のうち、最も岸寄りのStn. 5から距岸5.4 kmのStn. 9までの5定点で連続してサケ幼魚が採捕された。その採捕数は距岸3.6 kmのStn. 8より岸側の定点では最大でも11尾に過ぎなかったが、Stn. 9では156尾にのぼった (Fig. 24)。さらに、1988年6月14日には静内沿岸の定線3でも、最も岸寄りのStn. 11から距岸7.2 kmのStn. 17までの7定点のうち、距岸3.6 kmのStn. 14と距岸9.0 kmのStn. 17を除く5定点で総計473尾が採捕された (Fig. 25)。このうち、Stn. 14より岸側のStn. 13では68尾、沖側のStn. 15でも69尾とほぼ同数が採捕され、平均尾叉長はそれぞれ124.1 mmおよび129.4 mmであり、両群に有意差はみられなかった ($p = 0.379$)。

以上の採捕日における敷生沿岸と静内沿岸での水温と塩分の鉛直分布は次のようであった。敷生沿岸のStn. 9 (距岸5.4 km) では表面水温は岸側よりやや低い15°C台で、9°Cの等温線が沖側から水深40 m付近に入り込み、10°Cの等温線が岸側の定点よりやや

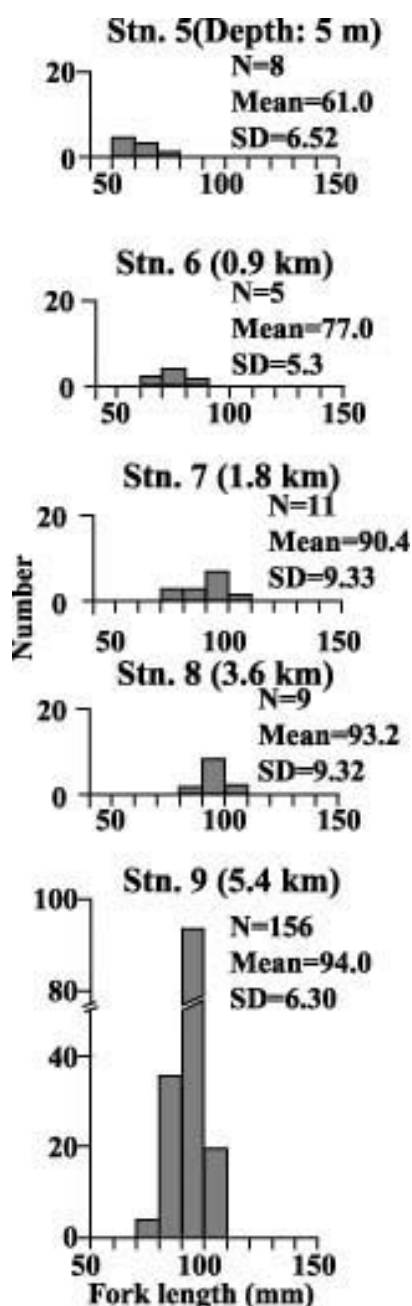


Fig. 24. Fork length (mm) of juvenile chum salmon captured at five stations on the survey line in the coastal waters off Shikyu on 24 June in 1987.

深い水深20 m付近に分布していた (Fig. 26)。静内沿岸では、サケ幼稚魚が採捕されなかったStn. 14 (距岸5.4 km) の表面付近の塩分は31.5とやや低かったが、水深20 m付近には7℃を超える暖水が分布していた (Fig. 27)。これらの、サケ幼稚魚が採捕されなかった定点は、いずれも沖から流入した暖水の影響を受けており、水温および塩分は不安定であった。

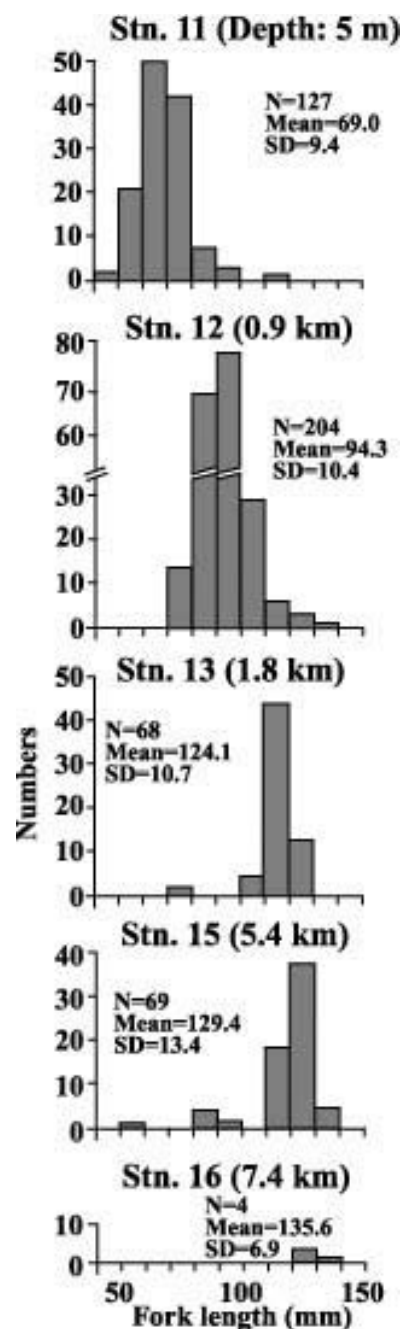


Fig. 25. Fork length (mm) of juvenile chum salmon captured at five stations on the survey line in the coastal waters off Shizunai on 14 June in 1988.

港湾内で採捕されたサケ幼稚魚の尾叉長変動
1986年に広尾沿岸の十勝港、音調津港および目黒港と、沿岸域で最も岸寄りの定点で採捕されたサケ幼稚魚の尾叉長と、広尾沿岸に面する河川に放流されたサケ稚魚の、放流時の尾叉長をFig. 28に示す。

港湾でのサケ幼稚魚の採捕は、1986年5月14日には

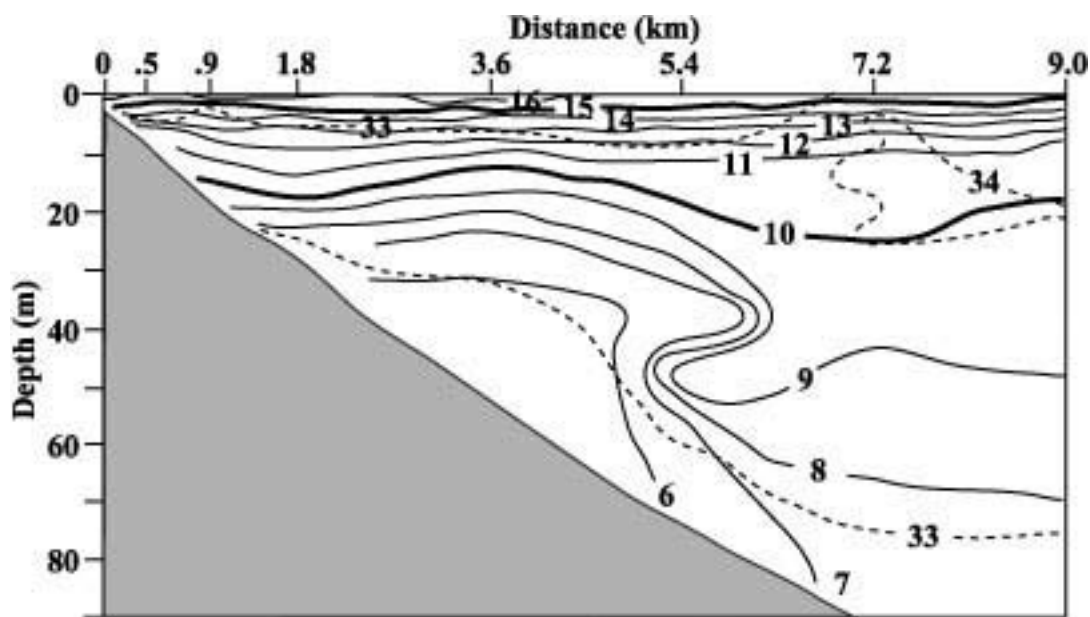


Fig. 26. Temperature (solid line) and salinity (dotted line) in vertical section in the coastal waters off Shikyu on 24 June in 1987.

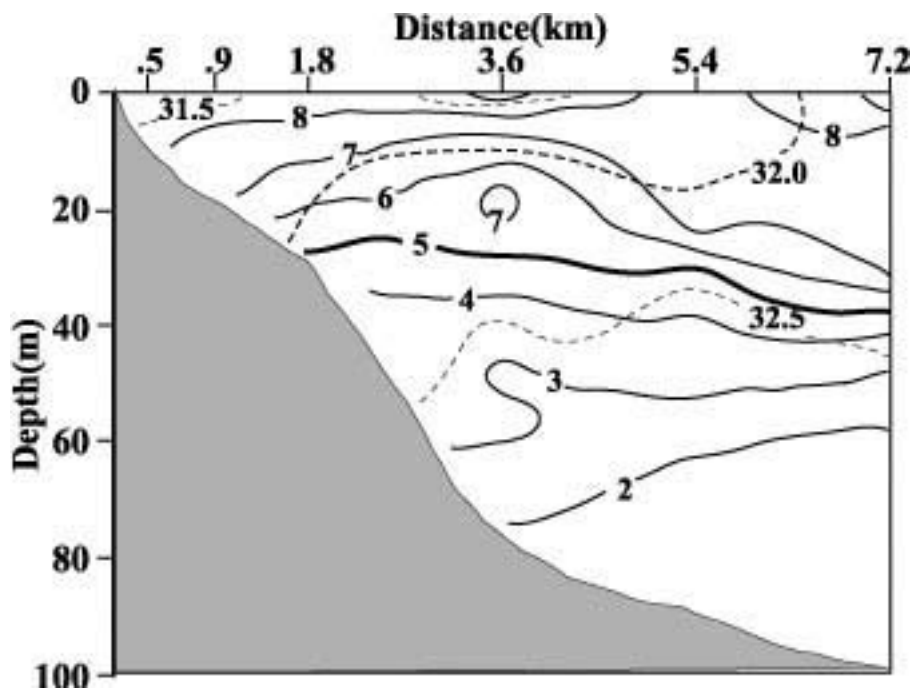


Fig. 27. Temperature (solid line) and salinity (dotted line) in vertical section in the coastal waters off Shizunai on 14 June in 1988.

十勝港と音調津港で、6月5日には十勝港と目黒港で、6月23日には目黒港で行われ、採捕数は合計915尾にのぼった。最も多かったのは6月5日の十勝港で採捕された245尾で、最も少なかったのは6月23日に目黒港で採捕された44尾であった。尾叉長は、5月14日に音調津港で、また6月23日に目黒港で採捕された2群で小さく、他の3群との間に有意差がみられた。この

間に採捕された全稚魚の尾叉長範囲は、5月14日には31-65 mm、6月5日には36-57 mm、6月23日には35-52 mmであり、全体に小さいだけでなく、最大尾叉長は時期が遅くなるに従って減少し、それらの平均尾叉長は、4月上旬から5月中旬にかけて近隣の河川に放流されたサケ稚魚の平均尾叉長(39-47 mm)とほとんど変わらず、放流後の成長はみられなかった。5

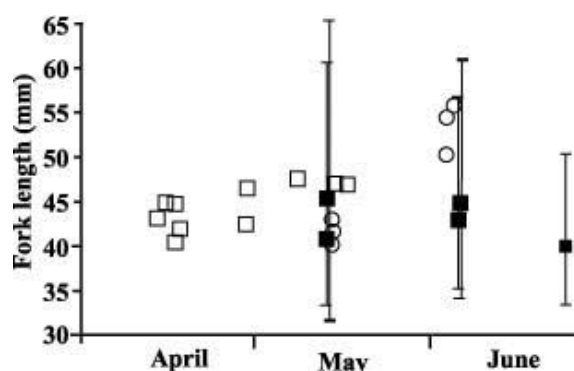


Fig. 28. Temporal changes in each station of mean fork length (mm) of juvenile chum salmon captured with a purse seine net in the coastal waters off Hiroo and in the harbors. Fork length (mm) of juveniles at released periods to the neighboring rivers are also indicated Hiroo in 1986. Bars indicate the range of fork length at harbors.

月13-14日には、港外の定点で最も岸寄りのStns. 1, 6, 11および14での尾叉長範囲は35-69 mmで、港湾内で採捕された群とほとんど同じであった。しかし、6月5日には平均尾叉長は51-55 mmに増加し、港湾内の幼稚魚よりも10 mm 近く大きかった ($p < 0.01$)。

定置網に入網したサケ幼稚魚の尾叉長変動 1985年および1986年に、広尾の6号定置網には、6月上旬から7月上旬までのほぼ1ヶ月間にわたりサケ幼稚魚が入網した。この定置網の網目は6 cmと大きく、入網した幼稚魚の多くは揚網中に網外に逃避したため、正確な分布密度は求められなかった。入網最終

日は、1985年には6月25日で、1986年には7月3日であった (Table 6)。聞き取り調査でも、広尾沿岸の定置網にサケ幼稚魚の入網がみられなくなるのは例年6月下旬から7月上旬にかけての時期だったので、1985, 86年の結果はほぼ例年通りの傾向を反映しているものと考えられた。

採集されたサケ幼稚魚の平均尾叉長は、1985年には、6月5日に採捕された137 mmを超える大型群を除いて全て50 mm台で、それらの群の最大尾叉長も75 mm前後で一定していた (Fig. 29)。これに対し、1986年には、平均尾叉長は58-88 mmに増大し、最大尾叉長も70-138 mmと大きくなるとともに変動幅が広がった (Fig. 30)。ただし、両年とも入網最終日における平均尾叉長は、その直前の採集日に採捕された群よりも小さかった ($p < 0.01$)。

考察 春季に太平洋沿岸に分布するサケ幼稚魚は、三陸沿岸では5月上旬にすでに140 mm以上に達する個体がみられるが (帰山 1986)、本調査海域でも、1985年に広尾沿岸と1987年に静内沿岸で、いずれも6月上旬に140 mmを超える幼魚が採捕された。入江 (1990) も襟裳岬西側の日高沖で6月上旬には136 mmの幼魚を採捕しており、北海道太平洋沿岸では、三陸沿岸より1ヶ月ほど遅いものの、6月上旬には広い海域に150 mm前後の大型幼魚が回遊することがわかる。これらの大型幼魚は、いずれも距岸1.8 kmより岸側の定置網や定点で採捕されており、また、これらの定置網への連続入網日数は、最大でも3日間に過ぎなかったことから、大型魚でも岸近くまで回遊することはあるが、ほとんど滞泳することな

Table 6. Each station of mean stomach content weight (mg/ind.) and number of empty stomachs of juvenile chum salmon captured with a set net off Hiroo in 1985 and 1986.

Year	Date	Captured number	Examine number	Stomach content weight (mg/ind.)	Empty stomach	
					number	%
1985	June 4	18	18	18.1	11	61.1
	June 5	6	6	190.1	4	66.6
	June 6	103	103	35.3	16	15.5
	June 13	125	125	64.0	2	1.6
	June 17	160	160	126.1	0	1.6
	June 21	36	36	34.3	1	2.8
	June 22	56	56	13.1	37	66.1
	June 25	32	32	75.5	0	0.0
	Total	536	536	70.2	71	13.2
1986	June 3	44	44	4.4	29	65.9
	June 5	6	6	45.2	0	0.0
	June 6	52	52	29.5	0	0.0
	June 9	127	100	65.7	0	0.0
	June 16	11	11	2.3	0	0.0
	June 24	66	66	5.4	48	72.7
	June 25	107	107	1.6	95	88.8
	June 26	139	139	1.5	126	90.6
	July 3	30	30	6.6	28	93.3
	Total	582	555	25.4	291	54.6

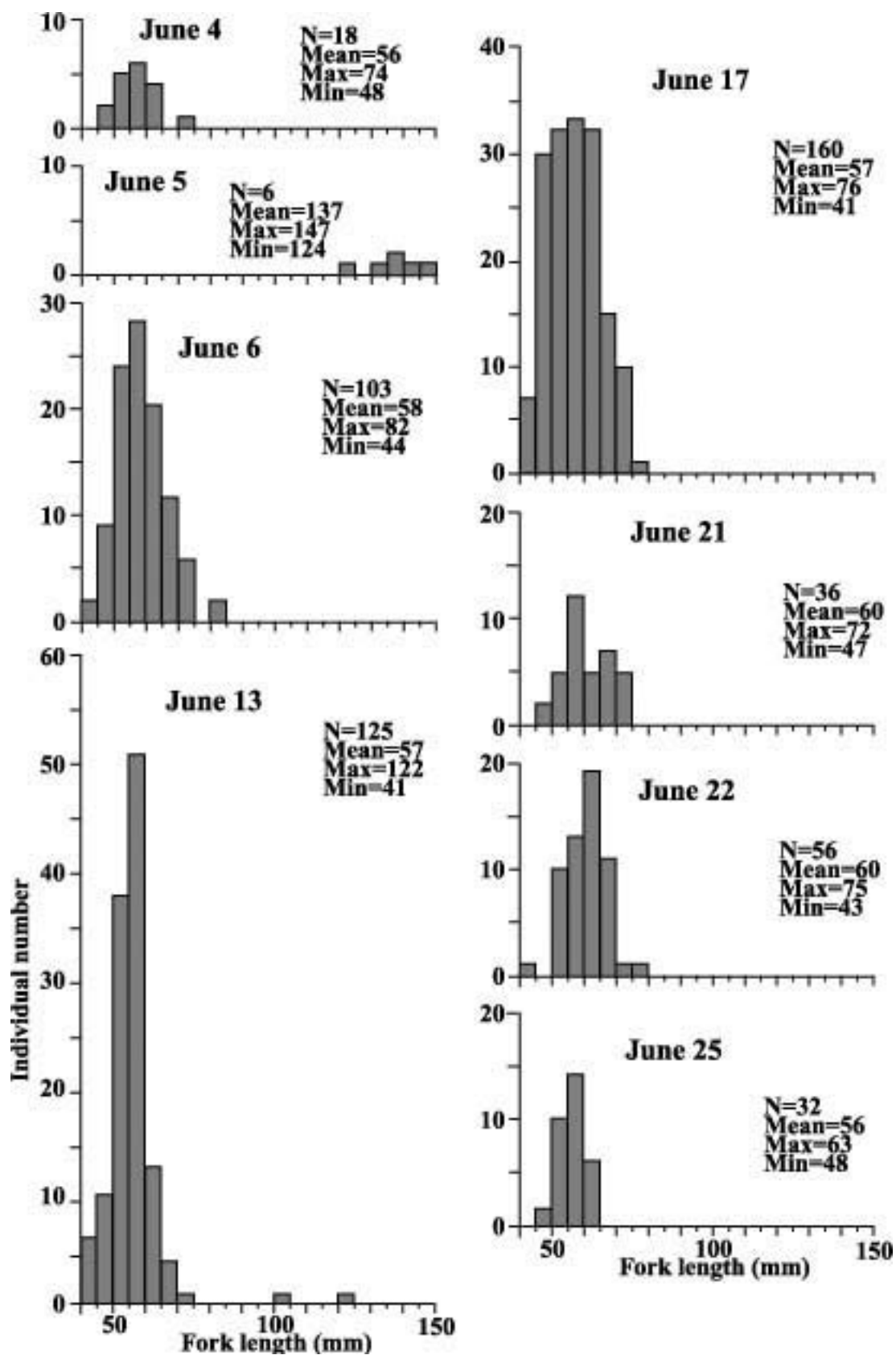


Fig. 29. Composition of fork length (mm) of juvenile chum salmon captured with a set net 1.6 km off the shore of Hiroo in June in 1985.

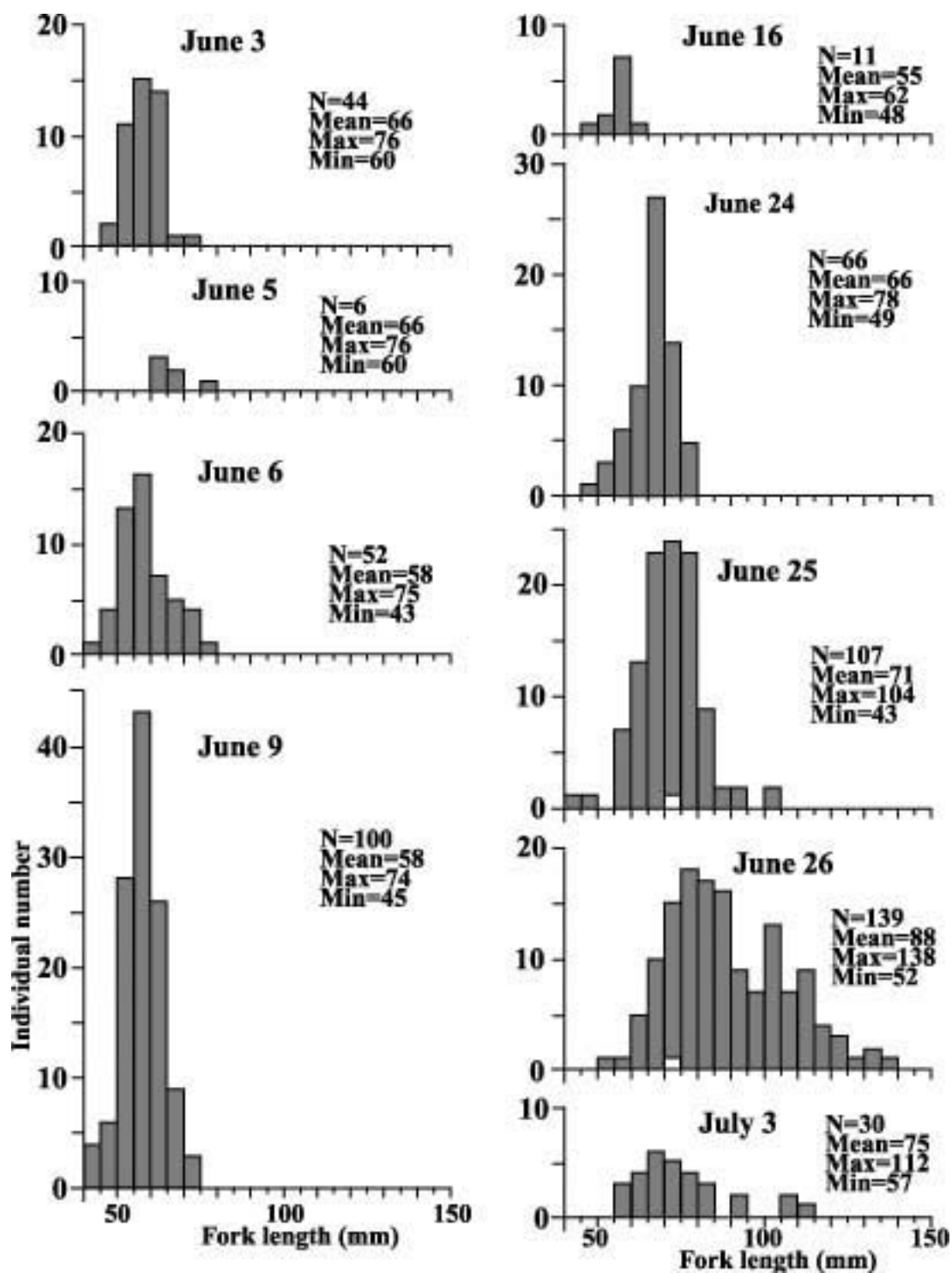


Fig. 30. Composition of fork length (mm) of juvenile chum salmon captured with a set net 1.6 km off the shore of Hiroo from June to early July in 1986. Open bar indicated number of marked fishes.

く活発に移動していたことが理解される。広尾川、敷生川および東静内港内に3月下旬から4月下旬にかけて放流した標識魚は、6月上旬には尾叉長が60-80 mm前後になっていたことから、これらの大型魚は

本州や北海道南部の河川から、早期に放流された稚魚が回遊したものと考えられる

北海道太平洋沿岸域では、サケ幼稚魚は6月上旬までは主に港湾内を含むごく岸寄りの水域に分布し、

その後の移動も岸沿いに行なわれるが、表面水温が上昇するとともに分布域を沖合に拡大し、表面水温10-12℃になると調査域全体で密度が高くなった。しかし、一部の幼稚魚はこの時期でも港湾内に分布し、その平均尾叉長は放流時からほとんど増大しておらず、最大尾叉長はむしろ減少していた。このことから、港湾内には成長の悪い個体が残留していたことがわかる。

サケ幼稚魚の分布移動に関しては、降海直後から小型の個体は岸寄りに分布し、成長するに従って沖側に移動して分布域を拡大することが明らかにされているが（真山ら 1982; 帰山 1986; 鈴木ら 1994）、北海道太平洋中西部沿岸域で行われた本研究の成果はそれを確認するものであった。本研究海域で大型の個体が沖側へ分布を拡大し始めるのは6月中旬から下旬までの2週間前後で、さらにその後全てが沿岸域から姿を消すというように、この時期は活発な移動の期間に相当することを示していた。表面水温16℃まで沿岸域に分布する現象が知られているものの（Pearcy et al. 1989）、北海道の太平洋沿岸域では表面水温5.9-14.1℃の範囲に分布がほぼ限られており、特に水温10-12℃、表面塩分32-33の範囲での出現頻度が高いと報告されている（入江 1990）。本研究海域のうち静内沿岸および敷生沿岸では、沖側から高温高塩分水の影響を受ける始め、表面水の水温が13℃以上、塩分は32以上となった。これらの水域では、表面水温17.2℃、塩分33までサケ幼稚魚の分布が認められたが、水温13℃以上の水域に出現した幼稚魚の平均尾叉長は小さかった。大型になった個体の遊泳能力は高く（Wissmar and Simensted 1988; 大熊・小林 1983）好適な水温の海域に能動的に移動するのに対し、成長が劣った個体は遊泳力が弱いために能動的に移動できず、沿岸域の水温が限界近くまで上昇したときに、高水温に追われるように受動的に移動したと考えられる。静内沿岸や敷生沿岸では、表面水が加熱されるだけでなく沖合から暖水塊が侵入して昇温を促進している。その結果、沿岸域に残っていたサケ幼稚魚は昇温したところを避けてその両側に受動的に蟄集した結果、その分布は不連続となり、かつ分布密度が高くなったと推察される。

第4章 サケ幼稚魚の胃内容物と摂餌特性の解析

沿岸域はサケ幼稚魚にとって淡水生活から海洋生活に移行する際の極めて重要な場で、ここでの生活期間はサケの生活史の中で最も減耗の高い時期と見なされている（Parker 1968; Healey 1982; Bax 1983）。沿岸域での減耗要因はいくつか考えられており（長

澤・帰山 1995; 河村ら 2000）、餌環境も重要な要因の一つであることは疑いない。特に、餌生物量の多寡は成長量とも密接に関係するため、河口から沿岸にかけての水域でのサケ幼稚魚の食性と餌環境について多くの研究が行われてきた（Okada and Taniguchi 1971; 小林・阿部 1977; 関 1978; 白旗・羽鳥 1979; Terasaki and Iwata 1983; 関ら 1984; 帰山 1986; Karpenko and Nikolaeva 1989; 入江 1990; Bundnikova 1994; Pushchina and Goryainov 1994; 鈴木ら 1994; 三坂・内藤 1995）。

サケ幼稚魚は、尾叉長43~55 mmを境に急激に大型の餌を利用するようになり、その餌の種類数も飛躍的に増大することが知られている（Okada and Taniguchi 1971; 入江 1990）。また、成長に伴って胃内容物に占める大型の餌の割合が高くなること、すなわち、大型の餌生物へのサイズ選択性の変化が起これると報告されている（帰山 1986; 鈴木ら 1994）。サケ幼稚魚の胃内容物は、同一採捕群内においても多様であるとともに、胃充満度にも空胃から10%以上に及ぶ変動が観察されている（関ら 1981）。一般に、沿岸域では大型個体は沖側に、小型個体は岸寄りに分布するが（真山ら 1984; 入江 1990）、餌の動物プランクトン群集の組成も水平的、鉛直的に異なっている。そのため、サケ幼稚魚の体サイズの違いによる胃内容物組成と餌サイズの変化は、それらが分布する海域に出現する餌生物の種類、分布密度、遊泳速度などの生態的特性と関連していると考えられる。Suzuki and Fukuwaka（1998）は、胃内に出現したいくつかの餌生物が、同時に採集した動物プランクトン標本中には全く出現しなかったことを観察している。このような例はしばしば見られ、動物プランクトンの採集方法に問題があると指摘されているが、そのほかに、サケ幼稚魚の採餌と動物プランクトン採集の時空間的な隔たりも考慮しなければならない。また、可能性は低いものの海域中の動物プランクトンが食べ尽されて、餌生物が消滅したことも考えられよう。しかし、そのような餌生物の生態的特性がサケ幼稚魚の摂餌に対しどのように関与しているかを調査した例は今日までほとんどなかった。

サケ幼稚魚群の小スケールでの分布に関する知見もまた、ほとんど得られていない。しかし、多くの生物がそうであるように、サケ幼稚魚が均一な分布をしているとは考えられない。したがって、一回当たりの採捕面積が広範囲であればあるほど、得られた標本にはより多くの群が混在するため、その生物学的特性は不均一になるであろう。このとき、餌生物の水平的、鉛直的分布も不均一であり、それからまた時間とともに変化しているとすれば、サケ幼稚魚の胃内容物組成の類似あるいは差異は群の由来を示すと見なすことができる。すなわち、胃内容物組

成が類似した個体は、同一群で同一の餌環境下に生息していた可能性が高いと判断できる。そうして、こうした識別をすることにより、サケ幼稚魚群のサイズやそれらが過ごした餌環境を推測できるものと考えられる。

本章では、胃内容物組成の時期的な変動と、サケ幼稚魚のサイズと胃内容物組成との関連について、1986年に広尾沿岸で採捕したサケ幼稚魚を中心にして、1987年に静内沿岸で、また1988年に敷生沿岸で採捕したサケ幼稚魚も併せて、それらの胃内容物の分析結果から考察する。さらに、1999年6月に標津沖で水深別に採捕した2群のサケ幼稚魚の分布特性および胃内容物組成を明らかにし、胃内容物組成に基づくクラスター分析と主成分分析を行った。この2つの分析法により分離されたサケ幼稚魚群のクラスターごとの胃内容物組成の違いから、餌生物の生態的特性を考慮してその分布の状態を推定する。さらにまた、1986年に広尾沿岸で採捕した幼稚魚群をもとに同一水域で、異なる日に採捕したものと、同一

採捕日に異なる水域で採捕したものの胃内容物分析を行い、分離されたクラスターごとに胃内容物組成および動物プランクトン群集との変動の関係について検討する。

サケ幼稚魚の摂餌特性 1986年に広尾沿岸でサケ幼稚魚が採捕された定点数は、5月13-14日には6定点、6月3-4日には5定点で、6月24-25日には20定点中18定点と時期が遅くなるにつれて増加し、採捕尾数も増加した。サケ幼稚魚の空胃個体は、5月13-14日には3定点、6月24-25日には11定点の延べ14定点で見られ、6定点ではその割合が10%を超えていた(Table 7)。これらの6定点で採捕された幼稚魚のうち摂餌個体と空胃個体の尾叉長は、Stns. 10および14の2定点では有意差が認められたものの、全体的にみれば差はなかったといえる(Table 8)。もっとも多くの定点でサケ幼稚魚が採捕された6月24-25日に、このとき空胃率が10%以上と高かったか、あるいは採捕尾数が4尾以下と少なかった定点は、歴舟川と広尾川の

Table 7. Number of captured, examined and with an empty stomach of juvenile chum salmon captured with a purse seine net off Hiroo in 1986.

Date	Station	Distance from shore (km)	Captured number	Examine number (A)	Empty stomach (B)	B/Ax100 (%)
May 13-14	Stn. 1	0.3	136	136	2	1.5
	Stn. 2	1.8	11	11	1	9.1
	Stn. 3	3.6	8	8	0	0.0
	Stn. 6	0.3	31	31	0	0.0
	Stn. 11	0.3	2	2	1	50.0
	Stn. 12	1.8	1	1	0	0.0
	Sum		189	189	4	2.6
June 3-4	Stn. 1	0.3	4	4	0	0.0
	Stn. 6	0.3	169	120	0	0.0
	Stn. 7	1.8	113	113	0	0.0
	Stn. 17	1.8	35	35	0	0.0
	Stn. 18	1.8	97	97	0	0.0
	Sum		418	369	0	0.0
June 24-25	Stn. 1	0.3	16	16	5	31.3
	Stn. 2	1.8	116	109	3	2.8
	Stn. 3	3.6	4	4	0	0.0
	Stn. 4	5.4	3	3	0	0.0
	Stn. 6	0.3	1	1	0	0.0
	Stn. 7	1.8	53	53	1	1.9
	Stn. 8	3.6	34	34	0	0.0
	Stn. 9	5.4	38	38	1	2.6
	Stn. 10	7.2	86	85	22	25.9
	Stn. 11	0.3	411	100	0	0.0
	Stn. 12	1.8	218	218	2	0.98
	Stn. 13	3.6	40	40	0	0.0
	Stn. 14	5.4	99	97	14	14.4
	Stn. 15	7.2	243	100	13	13.0
	Stn. 16	9.0	15	15	1	6.7
	Stn. 17	0.3	>1,000	101	9	8.9
	Stn. 18	1.8	71	71	26	36.6
	Stn. 20	5.4	1	1	0	0.0
	Sum		>1,175	1,086	96	8.8

Table 8. Number, mean fork length (mm) and correlation coefficient of fed and empty stomachs of juvenile chum salmon captured with a purse seine net at six stations where empty stomach ratios over 10% off Hiroo on 24-25 June in 1986.

Station	Examined number	Fed		Empty		p-value
		Number	Fork length (mm)	Number	Fork length (mm)	
Stn. 1	16	11	74.9	5	72.6	0.49
Stn. 10	86	64	80.6	22	94.4	<0.01
Stn. 14	97	83	90.0	14	100.0	0.02
Stn. 15	100	87	87.6	13	92.7	0.25
Stn. 17	101	92	79.6	9	78.8	0.80
Stn. 18	71	45	99.7	26	97.3	0.13



Fig. 31. Areas of low densities (<20 Nos./tow) of juvenile chum salmon, or high rates (>10%) of empty stomachs in the coastal waters off Hiroo on 24-25 June in 1986.

河口付近のStn. 1とStn. 6およびStn. 3からほぼ南に延長した沖側の水域に偏っていた (Fig. 31)。

同一定点でサケ幼稚魚が4尾以上採捕された24ケースについて、そのケースごとの離岸距離と最大胃充満度をプロットしたのがFig. 32である。5月13-14日には最大胃充満度はともに岸寄りのStn. 2およびStn. 7にみられた。6月3-4日には、5定点中4定点で8%以上の高い値がみられ、6月24-25日には全定点で3%以上となり、そのうちの3定点では8%を超えたが、いずれもに最大胃充満度と離岸距離との相関は低かった。

定点ごとに全個体の平均値として求めた胃内容物重量と、空胃個体を除いた個体について求めた平均胃内容物重量をTable 9に示す。全個体平均の胃内容

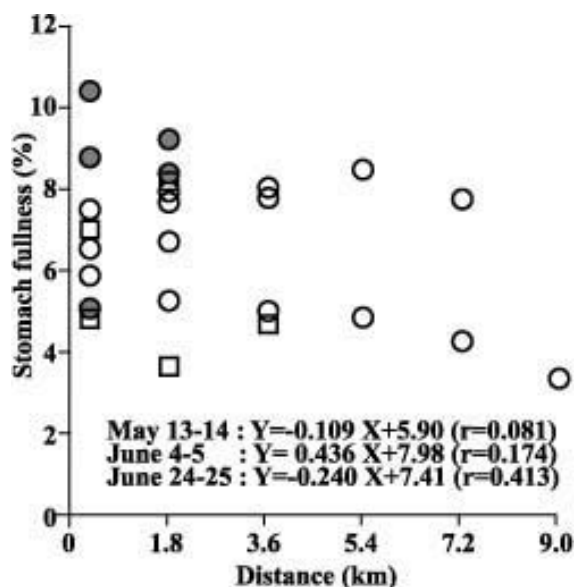


Fig. 32. Relationship between the maximum stomach fullness (%) and distance from shore for juvenile chum salmon collected with a purse seine net on 13-14 May (squares), on 3-4 June (shaded circles) and on 24-25 June (open circles) in 1986 off Hiroo.

物重量は定点間で変動があり、その変動幅は、5月13-14日には12-26 mgであったが、6月3-4日には41-106 mgに増加し、6月24-25日には5-657 mgとなり、時期が遅くなるに従って変動幅が拡大した。それらの全定点全個体平均胃内容物重量を計算すると、6月3-4日と6月24-25日にはそれぞれ70 mgと67 mgでほぼ等しかったが、空胃個体を除いて摂餌していた個体だけに限って平均値を求めると、6月24-25日が74 mgとなり、最も高い値を示した。

帰山 (1986) は、サケの初期発育段階を仔魚、稚魚、前期幼魚、後期幼魚および若魚の5段階に区分し、各々の尾叉長の範囲を示した。その区分によれば、本研究では広尾沿岸域に稚魚期から若魚までの4発育段階があったと認められた。その各々について空

Table 9. Mean weights (mg/No.) of stomach contents averaged for all numbers examined and for fed numbers and maximum stomach fullness (%) of juvenile chum salmon captured with a purse seine net off Hiroo in 1986.

Date	Station	Distance from shore (km)	Examined number	Over all mean stomach content (mg/No.)	Fed juveniles		Maximum stomach fullness (%)
					Number	Mean stomach content (mg/No.)	
May 13-14	Stn. 1	0.3	136	24.8	134	25.2	7.1
	Stn. 2	1.8	11	21.8	10	24.0	3.7
	Stn. 3	3.6	8	12.1	8	12.1	4.8
	Stn. 6	0.3	31	25.9	31	25.9	4.9
	Stn. 11	0.3	2	18.3	1	27.8	8.2
	Stn. 12	1.8	1	23.0	1	23.0	3.6
	Sum		189	24.2	185	24.6	
June 3-4	Stn. 1	0.3	4	41.5	4	41.5	5.0
	Stn. 6	0.3	120	44.1	120	44.1	8.8
	Stn. 7	1.8	113	66.5	113	66.5	9.2
	Stn. 17	1.8	35	71.2	35	71.2	10.5
	Stn. 18	1.8	97	106.6	97	106.6	8.3
	Sum		369	69.9	369	69.9	
June 24-25	Stn. 1	0.3	16	66.9	11	97.3	5.6
	Stn. 2	1.8	109	80.7	106	83.0	7.7
	Stn. 3	3.6	4	657.3	4	657.3	7.9
	Stn. 4	5.4	3	20.3	3	20.3	0.7
	Stn. 6	0.3	1	5.0	1	5.0	6.4
	Stn. 7	1.8	53	77.5	52	78.9	7.7
	Stn. 8	3.6	34	84.4	34	84.4	7.9
	Stn. 9	5.4	38	71.4	37	73.3	4.9
	Stn. 10	7.2	85	56.7	63	75.6	7.8
	Stn. 11	0.3	100	71.0	100	71.0	6.6
	Stn. 12	1.8	218	63.7	216	64.2	6.8
	Stn. 13	3.6	40	67.3	40	67.3	5.0
	Stn. 14	5.4	97	93.3	83	111.3	4.3
	Stn. 15	7.2	100	57.9	87	66.6	3.0
	Stn. 16	9.0	15	146.5	15	146.5	3.0
	Stn. 17	0.3	101	57.9	92	63.6	7.6
	Stn. 18	1.8	71	75.4	45	118.9	5.3
	Stn. 20	5.4	1	505.0	1	505.0	4.5
	Sum		1,086	67.4	990	74.0	

胃個体を除いて発育段階別の平均胃充満度を求めると、Table 10のようになる。5月13-14日には稚魚期と前期幼魚期がみられたが、このうち前期幼魚期が全定点で優占し169尾を数えたのに対し、稚魚期の個体はその10%以下の16尾に過ぎなかった。6月3-4日にも前期幼魚期が優占し、稚魚期と後期幼魚期の個体はわずかに1尾ずつに過ぎなかった。6月24-25日には発育が進み、稚魚期の個体がみられなくなり、若魚がみられるようになったが、その数はわずかに8尾に過ぎず、依然として前期幼魚の卓越度が高かった。発育段階による分布海域の分離は明瞭で、前期幼魚期はStn. 1、定線2および定線3の距岸3.6 kmより岸側に、後期幼魚期は定線3の沖側および定線4の全定点に、若魚はより沖側にそれぞれ主に分布していた。すなわち、広尾沿岸では、時期の経過とともに発育が進み、その発育とともに分布域は沖側に拡大していたと言える。

平均胃充満度は、6月3-4日には全ての定点で3.6%以上で、5月13-14日および6月24-25日に比較して高かった。複数の発育段階の幼稚魚がみられた6月24-25日には、平均胃充満度は11定点中8定点で発育段階の進んだ個体でより高かった。

1986年に広尾沿岸で、また1988年に静内沿岸および敷生沿岸で採捕した幼稚魚について、サケ1尾に最も多く摂餌されていた分類群毎に個体数（最多被摂餌数）およびそれらの被摂餌頻度の関係をFig. 33に示す。調査3海域の全ての調査日において、最多被摂餌数は、摂餌頻度の増加とともに指数関数的に増加し、その相関係数は、6月15日に敷生沿岸で採捕した標本にみられた0.486と低い値を除いて、全て0.61以上であった。胃内にみられた分類群について、その分類群を10個体以上摂餌していたサケ幼稚魚が少なくとも1尾以上いたかどうか、および同一標本内のサケ幼稚魚の50%以上がその分類群を摂餌していたか

Table 10. Composition of development stages of fed juvenile and correlation coefficient (R) between stomach fullness (SF) (%) and fork length observed off Hiroo. ***: $p < 0.001$; **: $p < 0.01$; *: $p < 0.05$; NS: $p > 0.05$.

Date	Station	Distance (km)	Fed number	Fry		Fingerling				Young		Correlation coefficient (R)
				No.	SF	Pre		Post		No.	SF	
						No.	SF	No.	SF			
May 13-14	Stn. 1	0.3	134	13	2.6	121	2.8					0.111 ^{NS}
	Stn. 2	1.8	10			10	2.6					0.431 ^{NS}
	Stn. 3	3.6	8	1		7	1.4					0.136 ^{NS}
	Stn. 6	0.3	31			31	2.7					0.156 ^{NS}
	Stn. 11	0.3	1	1								
	Stn. 12	1.8	1	1								
June 3-4	Stn. 1	0.3	4			4	3.6					0.981 [*]
	Stn. 6	0.3	120	1		119	3.9					0.408 ^{***}
	Stn. 7	1.8	113			113	4.4					0.064 ^{**}
	Stn. 17	1.8	35			35	4.6					0.389 ^{NS}
	Stn. 18	1.8	97			96	4.2	1				0.137 ^{NS}
June 24-25	Stn. 1	0.3	11			8	1.6	3	5.2			0.697 [*]
	Stn. 2	1.8	106			21	1.3	85	1.4			0.351 ^{**}
	Stn. 3	3.6	4					4	6.5			0.958 ^{NS}
	Stn. 4	5.4	3			3						
	Stn. 6	0.3	1			1						
	Stn. 7	1.8	52			51	3.1	1				0.136 ^{NS}
	Stn. 8	3.6	34			30	3.3	4	3.0			0.097 ^{NS}
	Stn. 9	5.4	37			26	2.1	11	1.8			0.166 ^{**}
	Stn. 10	7.2	62			41	1.5	21	1.8	1		0.045 ^{NS}
	Stn. 11	0.3	100			99	3.6	1				0.620 ^{***}
	Stn. 12	1.8	216			210	2.8	6	4.1			0.174 ^{***}
	Stn. 13	3.6	40			29	1.4	11	2.1			0.244 ^{NS}
	Stn. 14	5.4	83			29	1.3	54	2.0			0.150 ^{NS}
	Stn. 15	7.2	87			39	0.8	43	1.1	5	1.8	0.417 [*]
	Stn. 16	9.0	15					13	2.2	2	1.2	0.262 ^{NS}
	Stn. 17	0.3	92			45	1.3	47	1.8			0.158 ^{NS}
	Stn. 18	1.8	45					45	1.5			0.159 ^{NS}
	Stn. 20	5.4	1					1				

という2つの指標を基に、Table 11に示す4つのカテゴリーにまとめた。すなわち、カテゴリー 1は、1尾のサケ幼稚魚に10個体以上摂餌されていた例がみられ、かつ標本内での出現頻度が50%以上のもの。カテゴリー 2は、10個体以上摂餌されていたサケ幼稚魚がみられたものの、標本内での出現頻度が50%以下のもの。カテゴリー 3は、10個体以上摂餌されていた例がみられなかったものの、標本内での出現頻度が50%以上のもの。カテゴリー 4は、10個体以上摂餌していた例はなく、かつ標本内での出現頻度が50%以下のものと定義した。1尾のサケ幼稚魚に10個体以上摂餌されていた分類群は、餌として集中的に利用されていた分類群であり、出現頻度が高いことは餌として広く利用されていたことを示している。従って、カテゴリー 1の分類群は最も広汎かつ集中的に利用されたもので、カテゴリー 4の分類群は最も利用程度の低い餌生物であったといえる。全ての海域で、カテゴリー 4に含まれた分類群数が最も多く、1986年には広尾沿岸で59%以上、1988年には静内沿岸と敷生沿岸で58%以上を占めていた

(Table 12)。また、海域と採集日によってカテゴリーの異なった分類群がみられた。

海域と採集日毎に見られた分類群をカテゴリー別にTables 13, 14および15に示す。それぞれのカテゴリーに属した分類群は延63分類群で、最も少なかったのは、広汎に利用されたものの集中的には利用されなかったカテゴリー 3に属した分類群で、延10分類群に過ぎなかった。

カテゴリー 1には、*E. bungii*, *Pseudocalanus* spp., *E. herdmani*および*A. longiremis*が、カテゴリー 2には前記の分類群とともに*Centropages abdominalis*およびオキアミ幼生がみられた。

1986年の広尾沿岸で、1尾のサケ幼稚魚が最も多く摂餌していた分類群は、5月13-14日には*A. tumida* (Fa)の73個体で、次いで*Neocalanus* spp. (Fa)の41個体であった。6月3-4日には*Eucalanus bungii* naupliiが1,000個体以上摂餌されていたが、その重量は44 mgに過ぎなかった。次いで多かったのは*E. herdmani* (Fa) 365個体で、その重量は62 mgであった。6月24-25日には*E. herdmani* (Ma)と*Fritillaria* sp.がそれぞれ1,300個体

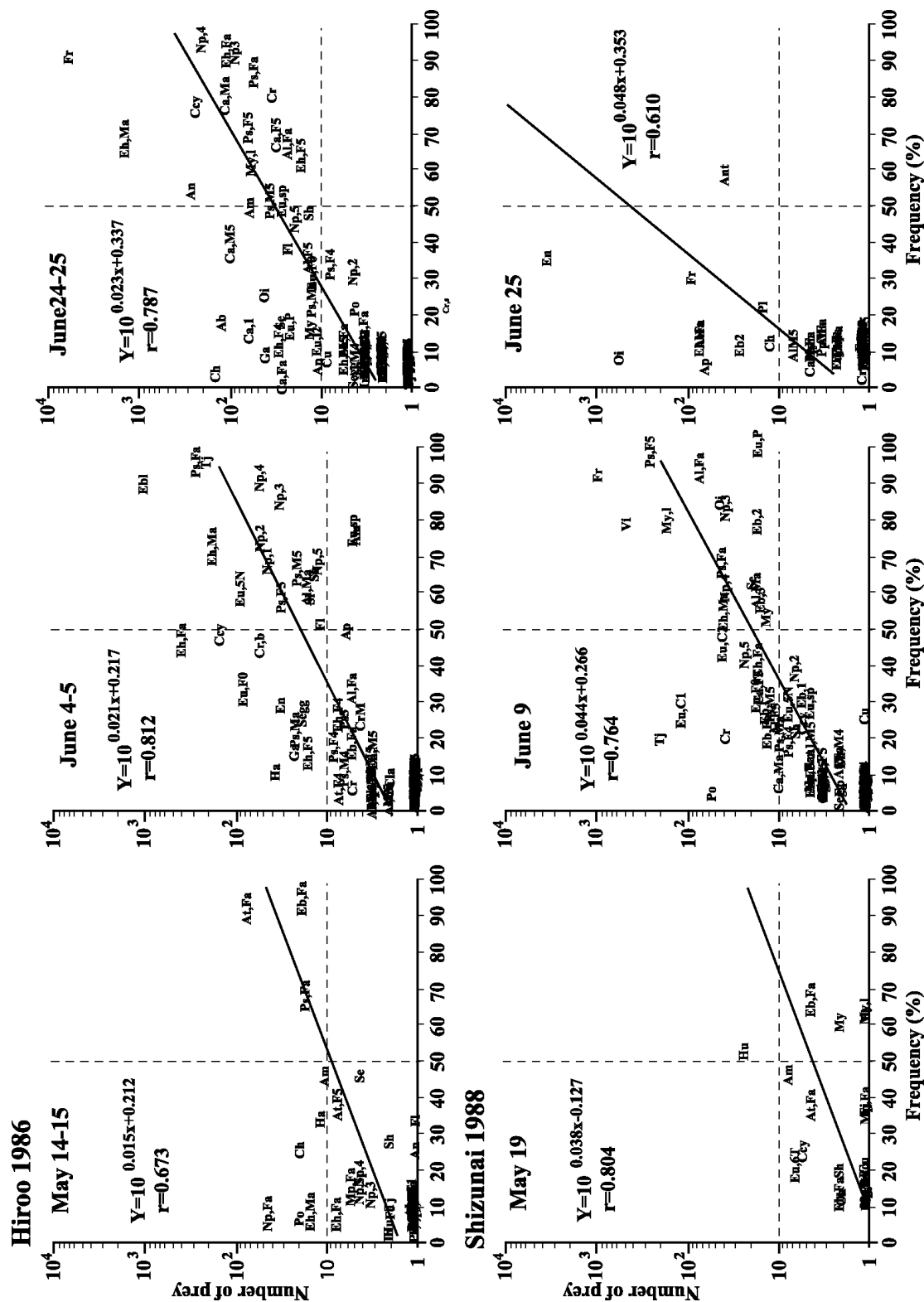


Fig. 33. Relationship between maximum number of each prey item per stomach and frequency of the item fed by juvenile chum salmon captured in the coastal waters off Hiroo in 1986, Shizunai in 1987 and Shikyu in 1988. Lines are fitted by linear regression analysis (to be continued).

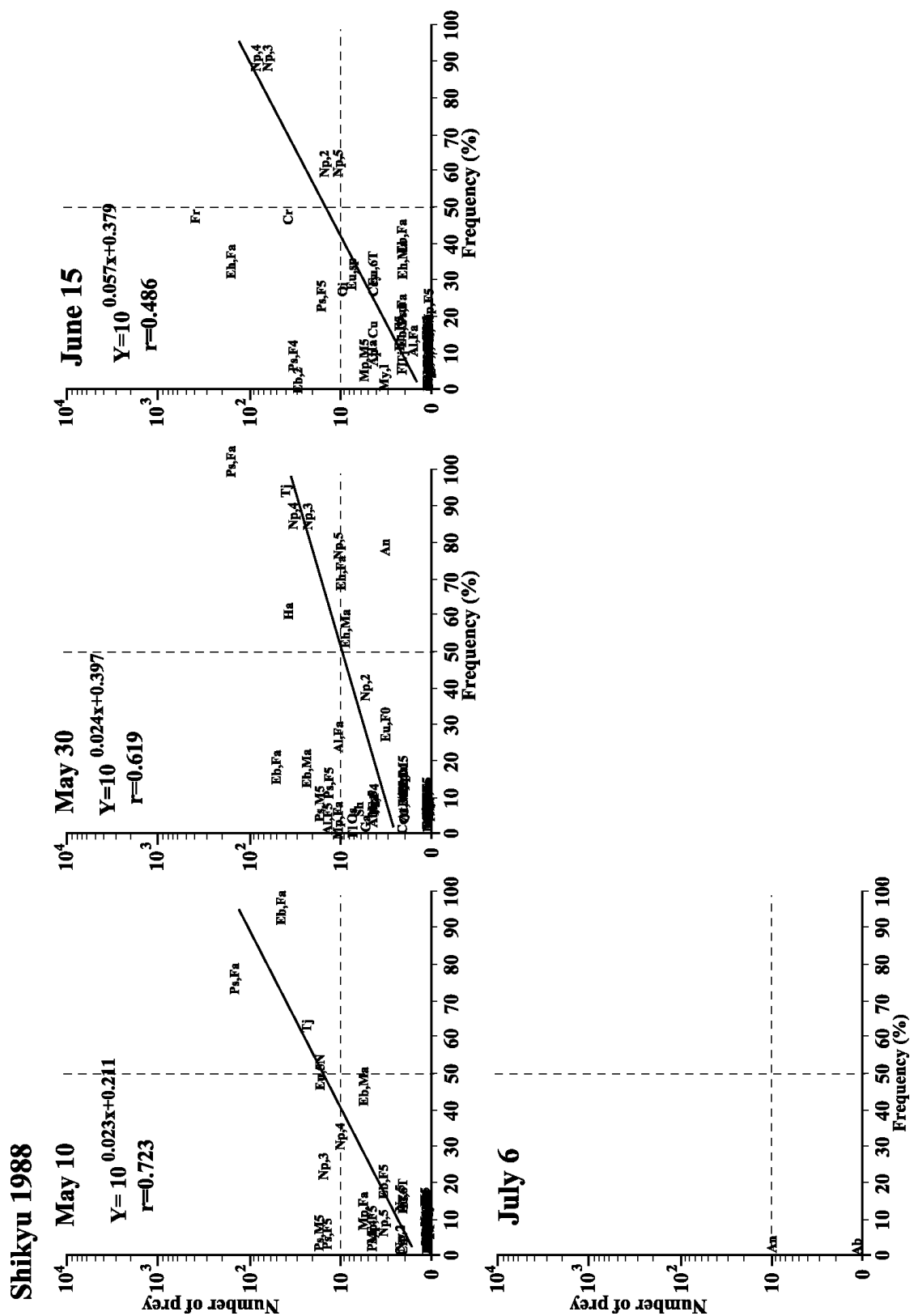


Fig. 33. (continued)

Table 11. Four categories of prey items classified by the maximum individual number per stomach and frequency of occurrence in stomachs examined.

Category	Number of food items eaten most frequently	Frequency of occurred items in stomachs
1	>10 individuals	>50 %
2	>10 individuals	<50 %
3	<10 individuals	>50 %
4	<10 individuals	<50 %

Table 12. Number of prey items of juvenile chum salmon belonged the four categories in the coastal areas off Hiroo in 1986, Shizunai in 1987 and Shikyu in 1988.

Station	Date	Category			
		1	2	3	4
Hiroo	May 13-14	3	5	0	37
	June 3-4	16	19	2	49
	June 24-25	18	19	0	65
Shizunai	May 19	2	5	4	22
	June 9	15	11	0	63
	June 25	1	9	0	33
Shikyu	May 10	3	5	0	33
	May 30	5	7	3	21
	June 15	4	6	0	36

Table 13. Prey items of juvenile chum salmon were classified four categories defined in Table 11. Juvenile chum salmon were captured with a purse seine net off Hiroo on three sampling dates in 1986. M: male; F: female

Category	Sampling date		
	May 14-15	June 4-5	June 24-25
1	<i>Eucalanus bungii</i> (F) adult <i>Acartia tumida</i> (F) adult <i>Pseudocalanus</i> spp. (F) adult	<i>Sagitta elegans</i> <i>Eucalanus bungii</i> larvae <i>Neocalanus</i> spp. C1, C2, C3, C4, C5 <i>Pseudocalanus</i> spp. (M) C5 <i>Pseudocalanus</i> spp. (F) C5 <i>Pseudocalanus</i> spp. (F) adult <i>Eurytemora herdmanni</i> (M) adult <i>Acartia longiremis</i> (M) adult <i>Themisto japonica</i> Euphausiid 5N Fish larvae Shrimp	<i>Neocalanus</i> spp. C3, C4 <i>Pseudocalanus</i> spp. (M) C5 <i>Pseudocalanus</i> spp. (F) C5, adult <i>Eurytemora herdmanni</i> (M) adult <i>Eurytemora herdmanni</i> (F) C5, adult <i>Centropages abdominalis</i> (M) adult <i>Centropages abdominalis</i> (F) C5 <i>Acartia longiremis</i> (F) adult Crab megalopa Mysid larvae Amphipoda sp. Euphausiacea sp. <i>Fritillaria</i> sp. Cirripede larvae (cyprid form) Winged ants
2	Polychaeta <i>Neocalanus</i> spp. (F) adult <i>Eurytemora herdmanni</i> (M) adult Harpacticoid Chromomida	<i>Sagitta</i> egg <i>Evadne nordmanni</i> <i>Pseudocalanus</i> spp. (M) adult <i>Eurytemora herdmanni</i> (F) C5 <i>Eurytemora herdmanni</i> (F) adult Harpacticoid Euphausiid F0 Gastropod Cirripede Cirripede larvae (cyprid form)	<i>Sagitta elegans</i> <i>Neocalanus</i> spp. C5 <i>Pseudocalanus</i> spp. (M), adult <i>Eurytemora herdmanni</i> (F), C4 <i>Centropages abdominalis</i> C1 <i>Centropages abdominalis</i> (M), C5 <i>Centropages abdominalis</i> (F), adult <i>Acartia longiremis</i> (F), C5 Mysid Shrimp Euphausiid larvae stage 2 Euphausiid F0, post-furcillus Gastropod Oikopleuridae <i>Ammodityis personatus</i> Fish larvae Chromomida Aphididae
3		Amphipod Euphausiacea sp.	

Table 14. Prey items of juvenile chum salmon were classified four categories defined in Table 11. Juvenile chum salmon were captured with a purse seine net off Shizunai on three sampling dates in 1987. M: male; F: female.

Category	Sampling date		
	May 19	June 9	June 25
1	Harpacticoid Amphipod	<i>Sagitta elegans</i> <i>Eucalanus bungii</i> C2 <i>Eucalanus bungii</i> C3 <i>Neocalanus</i> spp. C3 <i>Neocalanus</i> spp. C4 <i>Pseudocalanus</i> spp. (F) C5, adult <i>Eurytemora herdmanni</i> (M) adult <i>Acartia longiremis</i> (M) adult <i>Acartia longiremis</i> (F) adult Mysid Mysid larvae Euphausiid post-furcilis Vivalvia <i>Fritillaria</i> sp.	Winged ants
2	Polychaeta <i>Neocalanus</i> spp. (F) adult <i>Eurytemora herdmanni</i> (M) adult Chromomida	Polychaeta <i>Eucalanus bungii</i> larvae <i>Eucalanus bungii</i> (F) adult <i>Neocalanus</i> spp. C5 <i>Pseudocalanus</i> spp. (M) C5 <i>Eurytemora herdmanni</i> (F) adult <i>Centropages abdominalis</i> (F) C5 <i>Acartia longiremis</i> (Female) C5 <i>Themisto japonica</i> Crab megalopa Euphausiid larvae	<i>Evadne nordmann</i> <i>Podon leuckarti</i> <i>Eucalanus bungii</i> C2 <i>Eurytemora herdmanni</i> (M) adult <i>Acartia tumida</i> (F) adult Amphipod <i>Fritillaria</i> sp. Oikopleuridae Chromomida
3	<i>Eucalanus bungii</i> (F) adult Mysid Mysid larvae Fish larvae		

Table 15. Prey items of juvenile chum salmon were classified four categories defined in Table 11. Juvenile chum salmon were captured with a purse seine net off Shikyu on three sampling dates in 1988.

Category	Sampling date		
	May 10	May 30	June 15
1	<i>Eucalanus bungii</i> (F) adult <i>Pseudocalanus</i> spp. (F) adult <i>Themisto japonica</i>	<i>Neocalanus</i> spp. C3, C4, C5 <i>Pseudocalanus</i> spp. (F) adult Harpacticoid	<i>Neocalanus</i> spp. C2, C3, C4, C5
2	<i>Neocalanus plumchrus</i> C3, C4 <i>Pseudocalanus</i> spp. (M) C5 <i>Pseudocalanus</i> spp. (F) C5 Euphausiid 5N	<i>Eucalanus bungii</i> (M) adult <i>Eucalanus bungii</i> (F) adult <i>Pseudocalanus</i> spp. (M) C5 <i>Pseudocalanus</i> spp. (F) C5 <i>Acartia longiremis</i> (F) C5 <i>Acartia longiremis</i> (F) adult <i>Metridia pacifica</i> (F) adult	<i>Eucalanus bungii</i> C2 <i>Pseudocalanus</i> spp. (F) C4, C5 <i>Eurytemora herdmanni</i> (F) adult Crab megalopa <i>Fritillaria</i> sp.
3		<i>Eurytemora herdmanni</i> (M) adult <i>Eurytemora herdmanni</i> (F) adult Winged ants	

と5,500個体摂餌されていたが、その重量は前者が201 mgで、後者(92 mg)の2倍以上であった。1988年の静内沿岸では*Pseudocalanus* spp.(F5)、二枚貝、*Themisto japonica*および*Fritillaria* sp.が最大被摂餌数で200個体以上摂餌されていたが、敷生沿岸では200個体を越えたのは*Fritillaria* sp.だけであった。

1986年に広尾沿岸の定点で観察された、サケ幼稚魚の胃内容物の個体数組成をFig. 34に示す。5月13-14日には5分類群が10%を超え、そのうち*A. tumida* (Fa)はStns. 1, 2および3で60%を超え、Stn. 6では*E. bungii* (Fa)が36%を占めた。6月3-4日に10%以上を占めたのは8分類群で、Stn. 1ではオキアミ幼生、

Table 16. Number of juvenile chum salmon mean fork length (mm), stomach content weight (mg/ind.) and stomach fullness (%) and their captured with the "Double nets" in two layers, i.e., 0-3 m (P) and 3-6 m (N). Sampling was made in the coastal waters off Shibetsu on 27 June in 2000.

Group	Captured number	Mean fork length (mm)	Mean stomach content weight (mg)	Mean stomach fullness (%)
Upper (P)	39	52.6	37.0	3.9
Lower (N)	11	61.1	48.7	3.4

Table 17. Mean numbers and compositions of prey items occurred in stomachs of juvenile chum salmon captured in two layers in the coastal waters off Shibetsu on 27 June in 2000.

Prey item	Group			
	Upper layer		Lower layer	
	Number of preys	%	Number of preys	%
<i>Eurytemora herdmani</i> Female copepodit V	0.04	0.02	0.00	0.00
<i>E. herdmani</i> Female adult	3.44	1.34	5.58	4.91
<i>E. herdmani</i> Male copepodit V	0.06	0.02	0.00	0.00
<i>E. herdmani</i> Male adult	230.67	90.17	84.00	73.85
<i>Harpacticus uniremis</i>	0.02	0.01	0.00	0.00
Harpacticoida spp.	0.15	0.06	0.00	0.00
Amphipod sp.	0.35	0.14	0.33	0.29
Caprellidae	0.02	0.01	0.00	0.00
Cirripede cypri form	0.06	0.02	0.17	0.15
Shrimp larvae	0.08	0.03	0.08	0.07
Gastropod	0.00	0.00	0.08	0.07
Fish larvae	0.00	0.00	0.25	0.22
Winged ants	18.13	7.09	21.50	18.90
Aphididae	2.75	1.08	1.75	1.54
Chromomida	0.04	0.02	0.00	0.00
Total	255.81	100.00	113.75	100.00

Stns. 6, 7および17では*E. bungii* nauplii, Stn. 18では*T. japonica* がそれぞれ優占した。6月24-25日には*Fritillaria* sp.が16定点中の10定点で50%以上と卓越し、最大のStn. 15では97%に達した。また、Stns. 7および14では*E. herdmani*, Stn. 7では羽アリが優占した。広尾沿岸では、陸棲生物の羽アリ、ユスリカ幼生およびハマトビムシが摂餌されており、ユスリカ幼生は5月13-14日にStn. 3で20%、羽アリが6月25日のStn. 16で40%以上を占めた。

1986年に広尾沿岸において同一定点で異なる发育段階のサケ幼稚魚が採捕されたのは、5月13-14日および6月24-25日の2回の調査日で、5月13-14日にはStn. 1で稚魚期と前期幼魚期が、6月24-25日には10定点で前期幼魚期と後期幼魚期が採捕され、Stns. 15および16には若魚も出現した。これらの发育段階毎の胃内容物組成と、发育段階間での胃内容物組成の類似度 (C_{π}) をFig. 35に示す。5月13日には稚魚期と前期幼魚期との間では類似度が高く、 C_{π} は0.99に達しいずれも主に*A. tumida* (Fa)を利用していた。6月24-25日には前期幼魚期と後期幼魚期の間では類似度は、Stns. 1, 8, 13および16の4定点で0.5以下と低か

ったが、Stns. 2, 9, 10, 15および17では0.89以上の高い値を示した。また、Stn. 14では前期幼魚期と後期幼魚期の間と、Stn. 15では後期幼魚期と若魚の間でも C_{π} は0.7以上と高い値を示した。これらの類似度が高かった定点では、*E. herdmani* (Ma)および*C. abdominalis* (Ma)が大半を占めたStn. 14を除き、*Fritillaria* sp.が卓越して利用されていた。一方、類似度の低い定点では*Fritillaria* sp.の利用度合が低く、特に後期幼魚期はほとんど利用しておらず、*E. herdmani* (Ma), *E. herdmani* (Fa), *C. abdominalis* (Ma), フジツボ幼生およびカニメガロパ幼生など多彩な分類群を利用していた。

二段網で採捕された2群のサケ幼稚魚の分布と胃内容物の変動

二段網で採捕されたサケ幼稚魚の尾叉長と胃内容物 1999年6月27日に根室海峡の標津沿岸の定点で、二段網によってサケ幼稚魚が50尾採捕された。その内訳は、上段の0-3 m層で39尾 (P群)、下段の3-6 m層で11尾 (N群) であった。これらの胃内容物はほとんどが未消化で、種、性別および発生ステージま

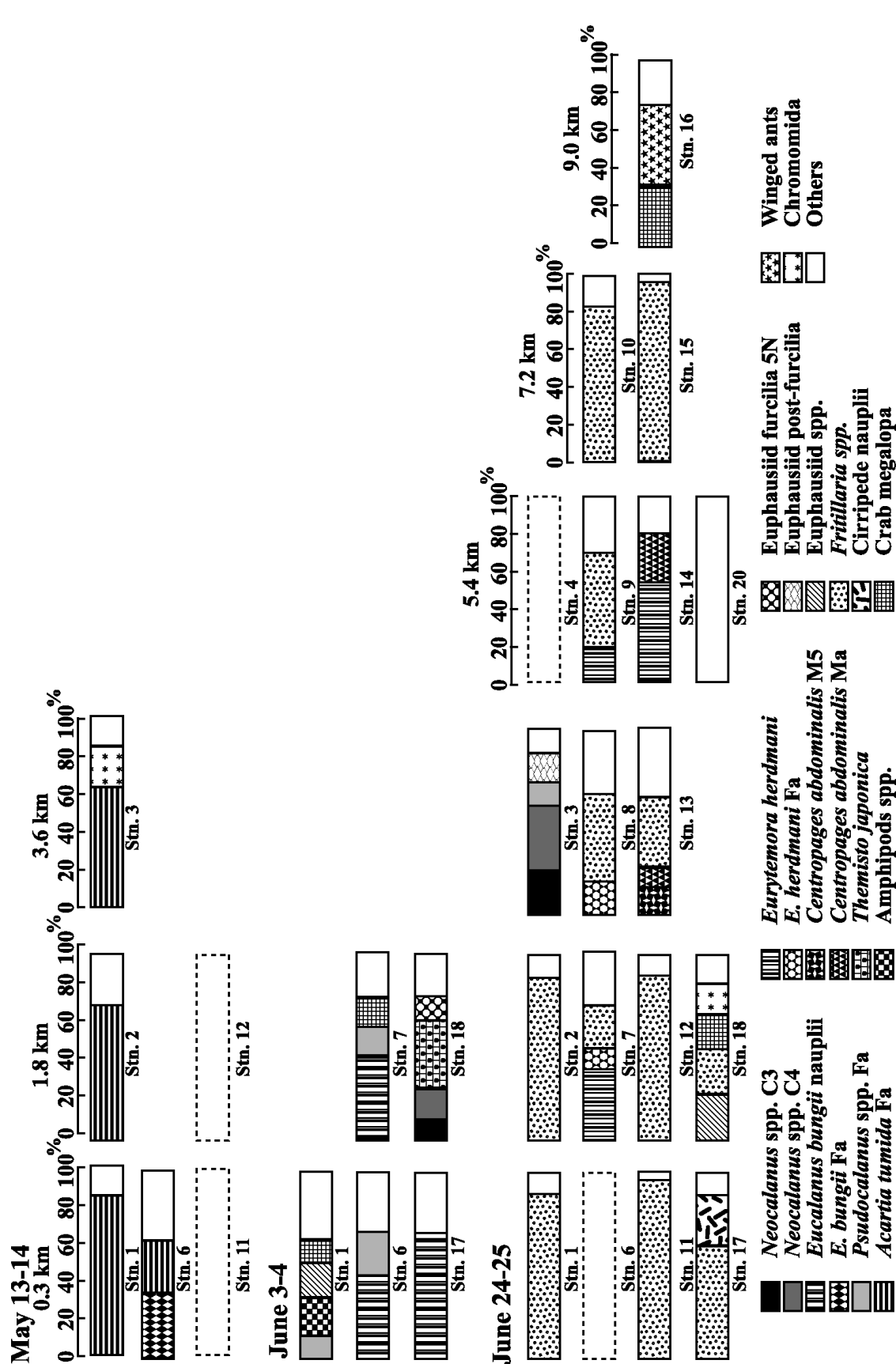


Fig. 34. Mean composition of stomach content of juvenile chum salmon in the coastal waters off Hiroo captured at different stations on different days in 1986. All the items that occurred in or more than 10% of the juvenile's stomach.

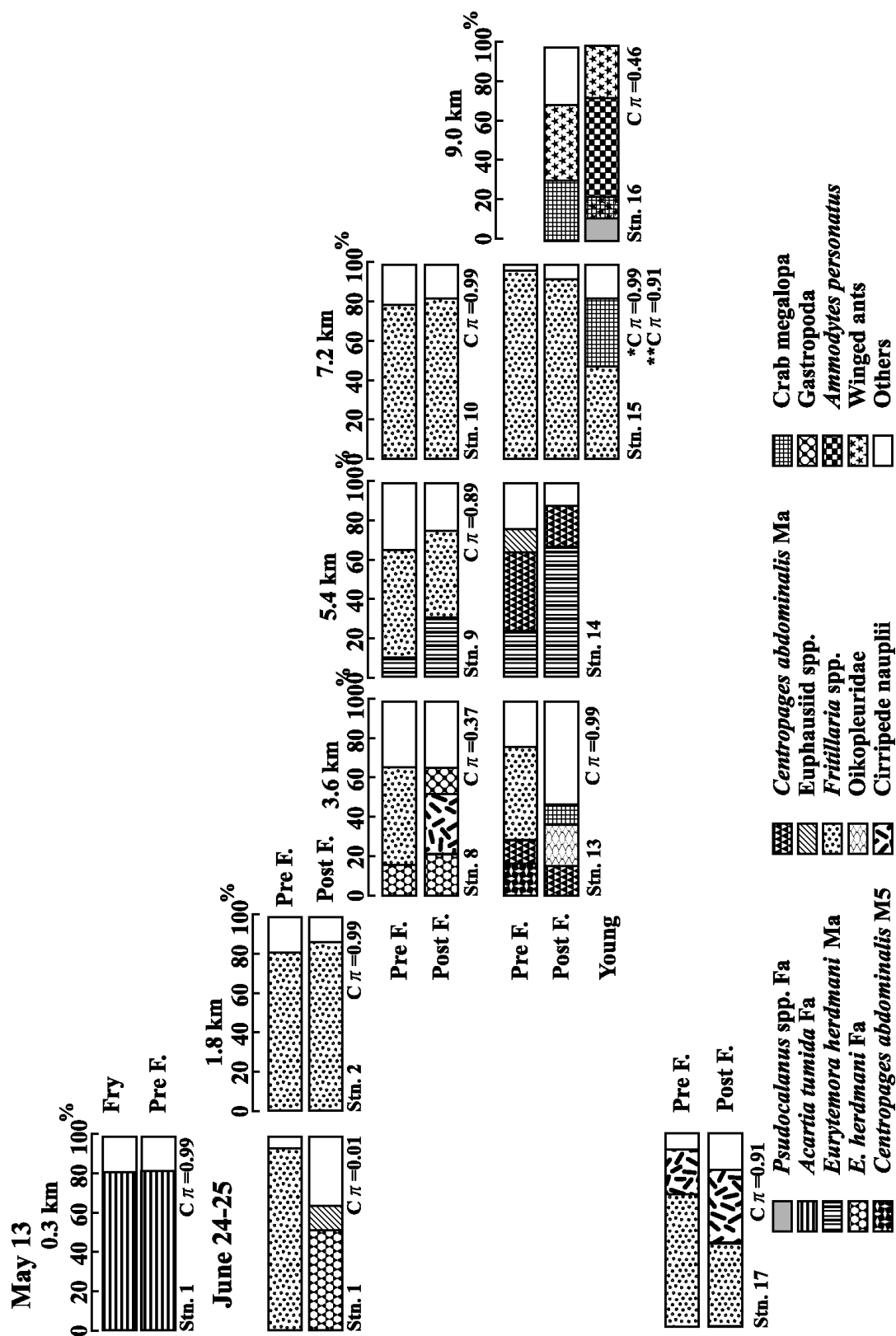


Fig. 35. Mean composition of stomach content and similarity indexes ($C\pi$) between different stages of juvenile chum salmon in the coastal waters off Hiroo captured at different stations on different days in 1986. All the items that occurred in or more than 10% of the juvenile's stomach. (*: between Pre-fingerling and Post-fingerling; **: between Post-fingerling to Young)

で容易に判定可能であった。これらの上下2層で採捕された幼稚魚群の尾叉長、体重および胃内容重量の平均値をTable 16に示す。両群とも前期幼魚期の個体が優占したが、採捕尾数の多かったP群には稚魚期の個体が11尾含まれ、それぞれの平均尾叉長は、

N群が61.1 mmであったのに対し、P群は52.6 mmと有意に小さかった($p<0.01$)。両群ともに空胃個体は認められず、それらの平均胃内容重量は、P群では37.0 mg、N群では48.7 mgとN群の方が重かった($p=0.15$)ものの、平均胃充満度ではN群の方が低かった。た

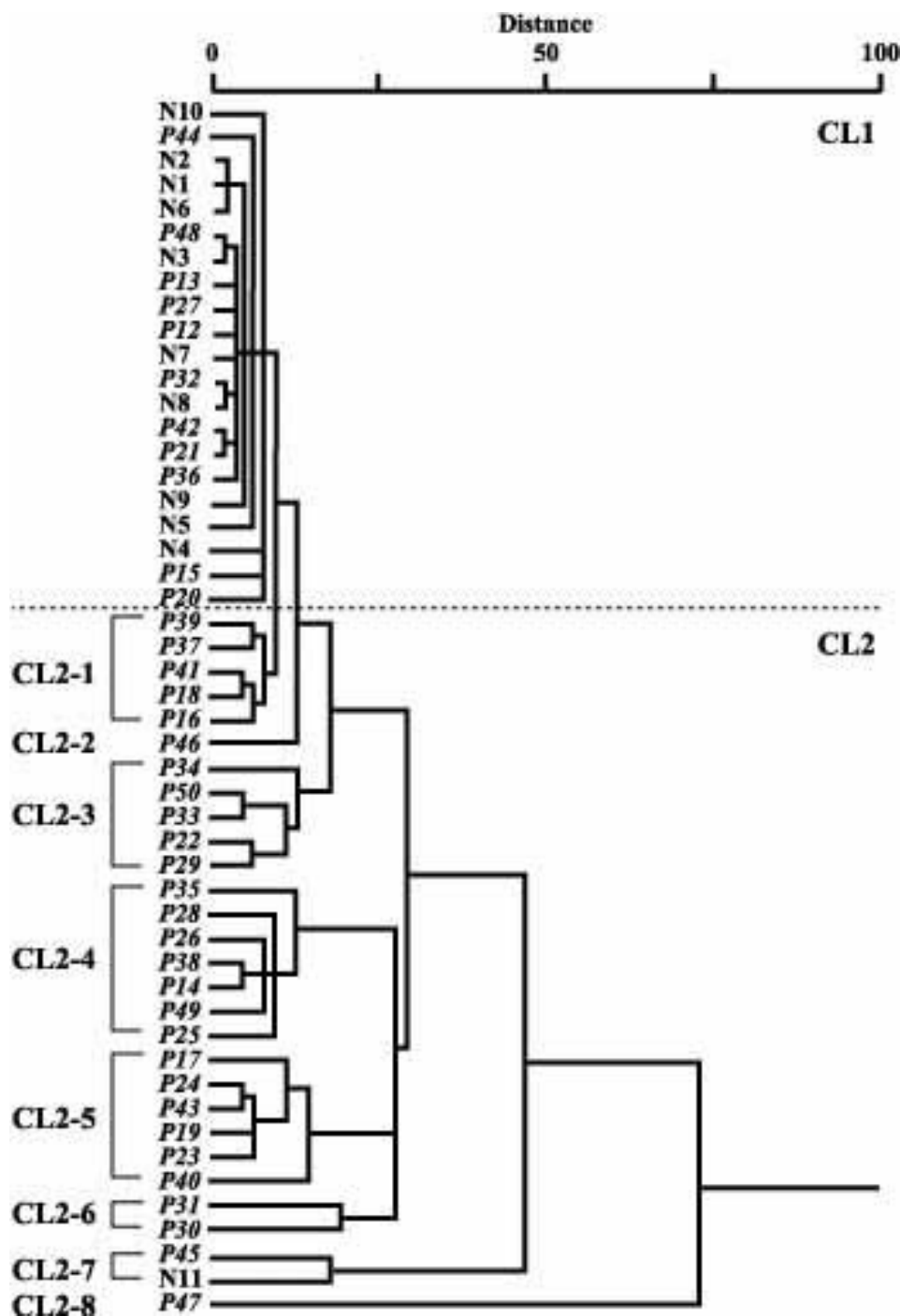
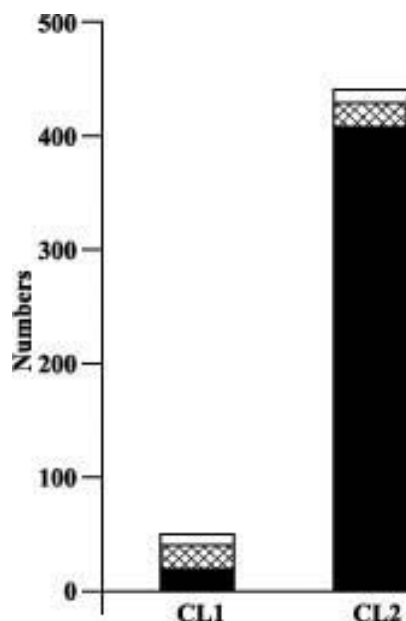
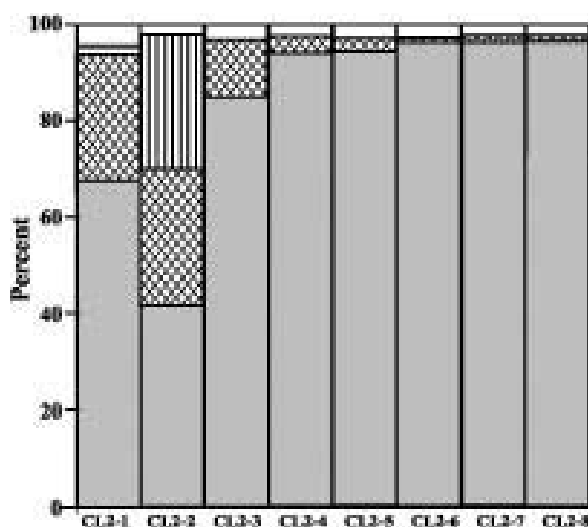


Fig. 36. Clusters of juvenile chum salmon captured in two layers in the coastal water off Shibetsu, which were divided by similarity index of their stomach contents. Suffixes P and N indicate upper and under layers, respectively. Cluster CL1 and CL2 were divided by the distance of 14% and clusters CL2-1 to CL2-8 by 16%.

Table 18. Included number from P and N and their mean fork length of each cluster of CL1 and CL2.

Cluster	Captured group			
	P		N	
	Number	Fork length (mm)	Number	Fork length (mm)
CL1	11	54.4	10	62.7
CL2	28	52.1	1	45.5

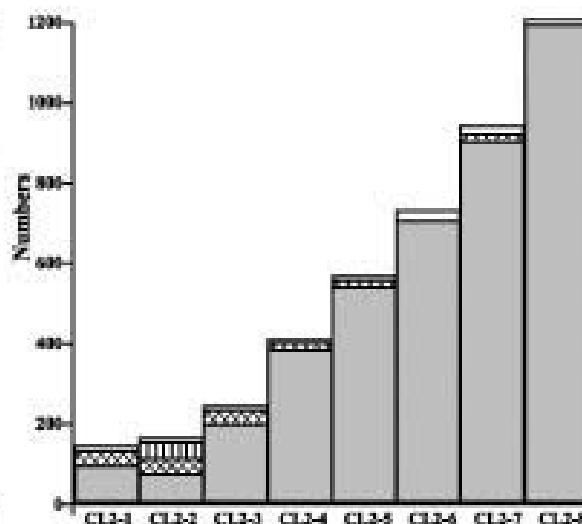
**Fig. 37.** Mean number of dominant prey items per stomach of two cluster of juvenile chum salmon. Meshes: Winged ants; Shaded: *Eurytemora herdmani* male adult; Open: Others.**Fig. 38.** Mean composition and number of three dominant prey items (*Eurytemora herdmani* male adult, Winged ants, Aphididae) in stomach of 8 clusters of CL2-1, CL2-2, CL2-3, CL2-4, CL2-5, CL2-6, CL2-7 and CL2-8 of juvenile chum salmon. Meshes: Winged ants; Shaded: *Eurytemora herdmani* male adult; Open: Others.

だし、ともに有意差は認められなかった ($p>0.10$).

P群とN群の胃内容物として延べ15分類群が出現したが、個体数組成で1%を超えたのは、*Eurytemora herdmani* 雌成体(Fa), 雄成体(Ma), 羽アリおよびトビムシ類の4分類群で、いずれの群でも *E. herdmani* (Ma)と羽アリが卓越し、ともにこの2分類群だけで90%以上を占めた。胃内容物の平均個体数は、P群では255.8個体でN群(113.7個体)の2倍以上となり、この両群の差は *E. herdmani* (Ma)の個体数の差にほぼ等しかった (Table 17)。

胃内容物のクラスター分析によるクラスターの分離 P群とN群を一括して胃内容物の個体数についてクラスター分析を行い、その結果に基づいて描いた樹状図がFig. 36である。この樹状図上でDistance 14%を境として、21尾のCL1と、29尾のCL2の2クラスターに分離した。CL1にはN群が10尾、P群が11尾とほぼ同じ尾数が含まれたが、CL2ではP群が28尾と大半を占めN群は1尾に過ぎなかった (Table 18)。これらの両クラスターの平均尾叉長はCL1では58.3 mmで、CL2の51.8 mmより6.5 mm大きかった ($p<0.01$)。

CL1とCL2の平均胃内容物では、羽アリおよび *E. herdmani* (Ma)が10個体以上出現し (Fig. 37)、特にCL2では *E. herdmani* (Ma)が400個体と卓越し、CL2のほとんどを占めたP群の255.8個体よりさらに多かった。これに対し、CL1では *E. herdmani* (Ma)は30個体に過ぎなかった。CL1およびCL2とも *E. herdmani* (Ma)以外の胃内容物は羽アリを含めて30個体程度に過ぎず、その組成もほとんど変わらず、CL1とCL2



よびPC4の胃内容物はいずれも *E. herdmani* (Ma)と羽アリの2分類群で90%以上を占めたが、*E. herdmani* (Ma)の平均個体数はクラスターにより大きく変動し、PC1では460個体を超えたがPC4では8個体に過ぎなかった。また、胃内容物一個当たりの重量は、*E. herdmani* (Ma)の個体数が少なくなるに従って増加した。PC5は他のクラスターと大きく異なり、平均胃内容物がわずか1個体で、そのほとんどが稚魚で占められた。

分離されたクラスターの胃内容物組成の違いによる分布水域の推定 サケ幼稚魚は、大型の個体が沖側に、小型の個体は岸寄りに分布することが知られている。また、*E. herdmani* (Ma)は汽水性で、その分布密度は低鹹な水域で高いとされ、標津沿岸でも *E. herdmani* (Ma)の分布密度は陸水の影響が強い岸寄りで高かったと推測される。同一日に行った巻網での採集調査では、尾叉長の大きいサケ幼稚魚が沖側に分布していた。これらの条件を考慮し、クラスター分析および主成分分析によって分離した各クラスターの分布パターンの模式図をFig. 41に示した。

Aは最も単純な分布パターンで、*E. herdmani* (Ma)の高密度域が水深3 mに満たない上層にあり、尾叉長の小さいP群が岸寄りに、尾叉長の大きいN群が沖側に分布する。Bは、CL1に分離された個体が3 mよ

り上部と下部では異なった群であったと仮定した分布パターンで、全部で3群から構成されている。Cは、CL2をDistance 16%以上で分離したCL2-1からCL2-8までの集まりとして示した図である。摂餌されていた *E. herdmani* (Ma)の個体数はCL2-8からCL2-1まで直線的に減少しているの、岸寄りで密度が高いという *E. herdmani* (Ma)の密度勾配に応じて、岸から沖に向かってCL2-8からCL2-1を順に配置した図である。Dは、主成分分析で分離された5群の分布を示している。すなわち、*E. herdmani* (Ma)の平均個体数の多いPC1が最も岸寄りにあり、沖に向かってPC2、PC3、PC4が順に分布しているとする図である。このとき、PC2およびPC3の一部の個体が水深3 m以深にも分布する。また、PC5は *E. herdmani* (Ma)と羽ア리를全く利用していなかったの、餌生物の組成が異なる水域に分布しているとした。

Fig. 41の模式図は、本研究中に二段網で採捕されたそれぞれの網のサケ幼稚魚の尾数、尾叉長および胃内容物組成に関するデータに、既に知られている餌生物の生態的特徴を加味して推測したものであるが、今後はサケ幼稚魚と餌生物の分布データを同時に得ることによって、実際の両者の分布状態を明らかにすることが必要であると考えられる。

同一採捕群のサケ幼稚魚の胃内容物の変動

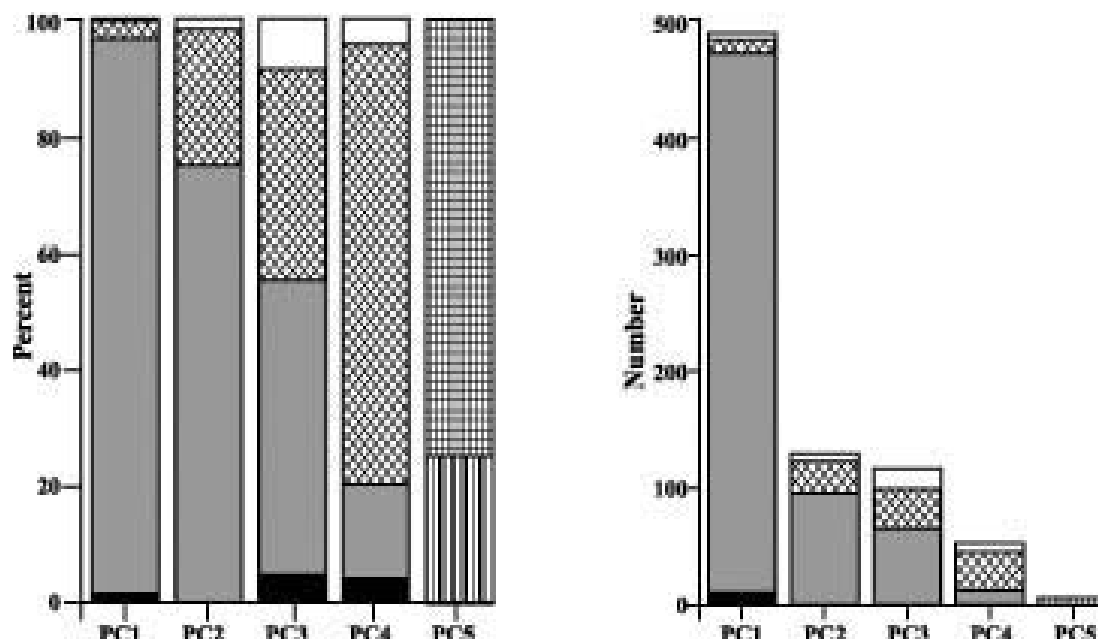


Fig. 40. Mean composition and individual numbers of five dominant prey items (*Eurytemora herdmani* female adult, male adult, Amphipod, Fish larvae, Winged ants) per stomach observed for PC1, PC2, PC3, PC4 and PC5 identified by the principal component analysis. Dark shaded: *Eurytemora herdmani* female adult; Light shaded: *Eurytemora herdmani* male adult; Bar: Amphipoda spp. checker: Fish larvae; Meshes: Winged ants; Open: Others.

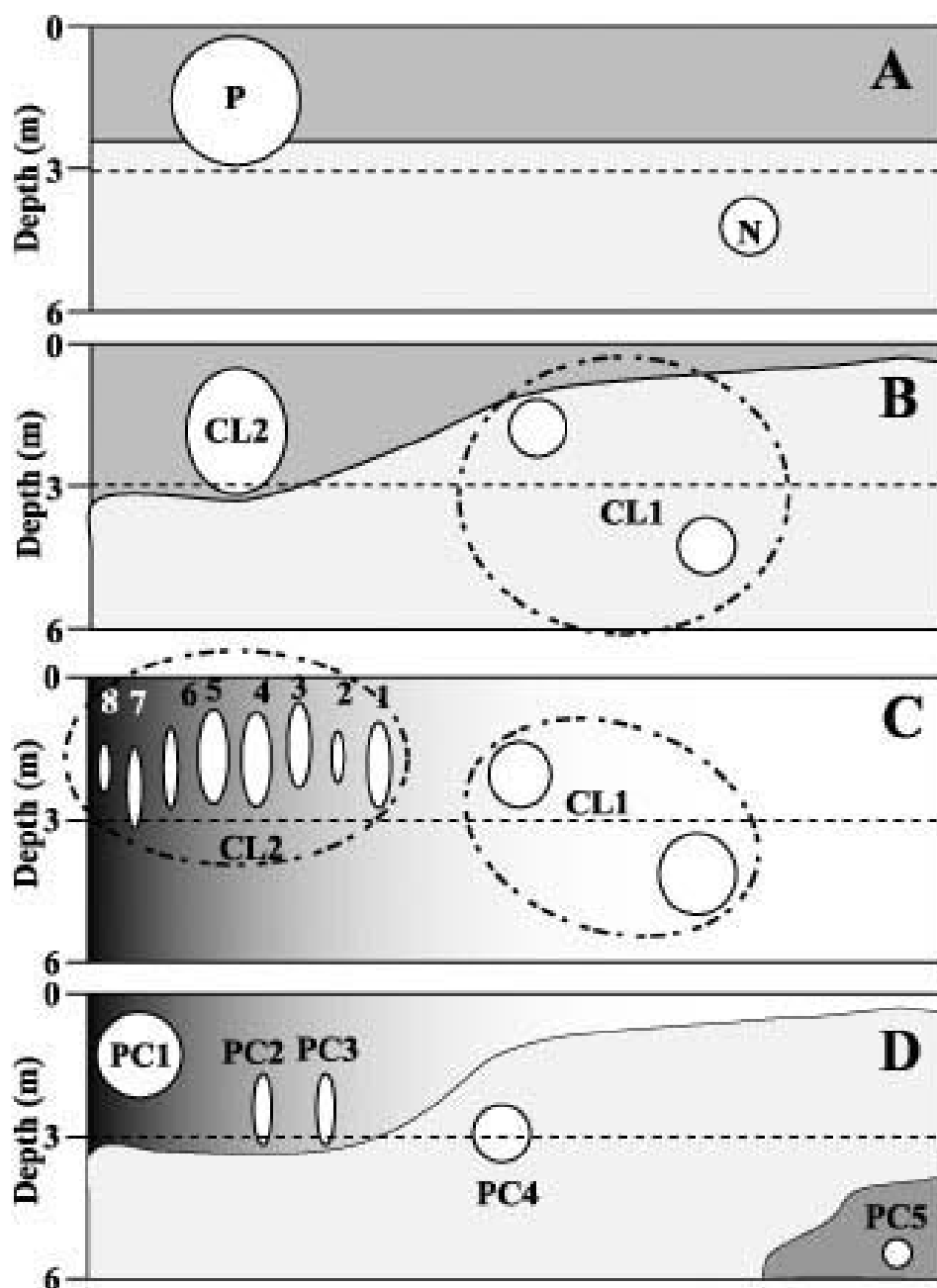


Fig. 41. Model of distribution patterns for juvenile chum salmon based on the captured with "Double nets" at two layers of 0-3 m and 3-6 m in the coastal waters off Shibetsu on 27 June in 2000. Graduation of darkness in figures C and D: density of *Eurytemora herdmani*; figure A: Group P distributed in the upper 3 m covered with low density water and Group N in the underlie layer of high density water; figure B: Cluster of CL1 distributed farther than CL2 from the shore; figure C: Clusters CL1 to CL8 distributed correspondence from density of *E. herdmani*; figure D: Clusters of PC1, PC2 and PC3 distributed in the high density zone of *E. herdmani* but PC5 distributed differ.

サケ幼稚魚の胃内容物の経時変化

胃内容物と動物プランクトン分類群数の経時変化

1986年に広尾沿岸で行われた5月13-14日, 6月4-5日および6月24-25日の3回の調査で, 同一定点で連続して100尾前後採捕された定点はなかったので, 以下に考察する分析では100尾前後採捕された最も岸寄

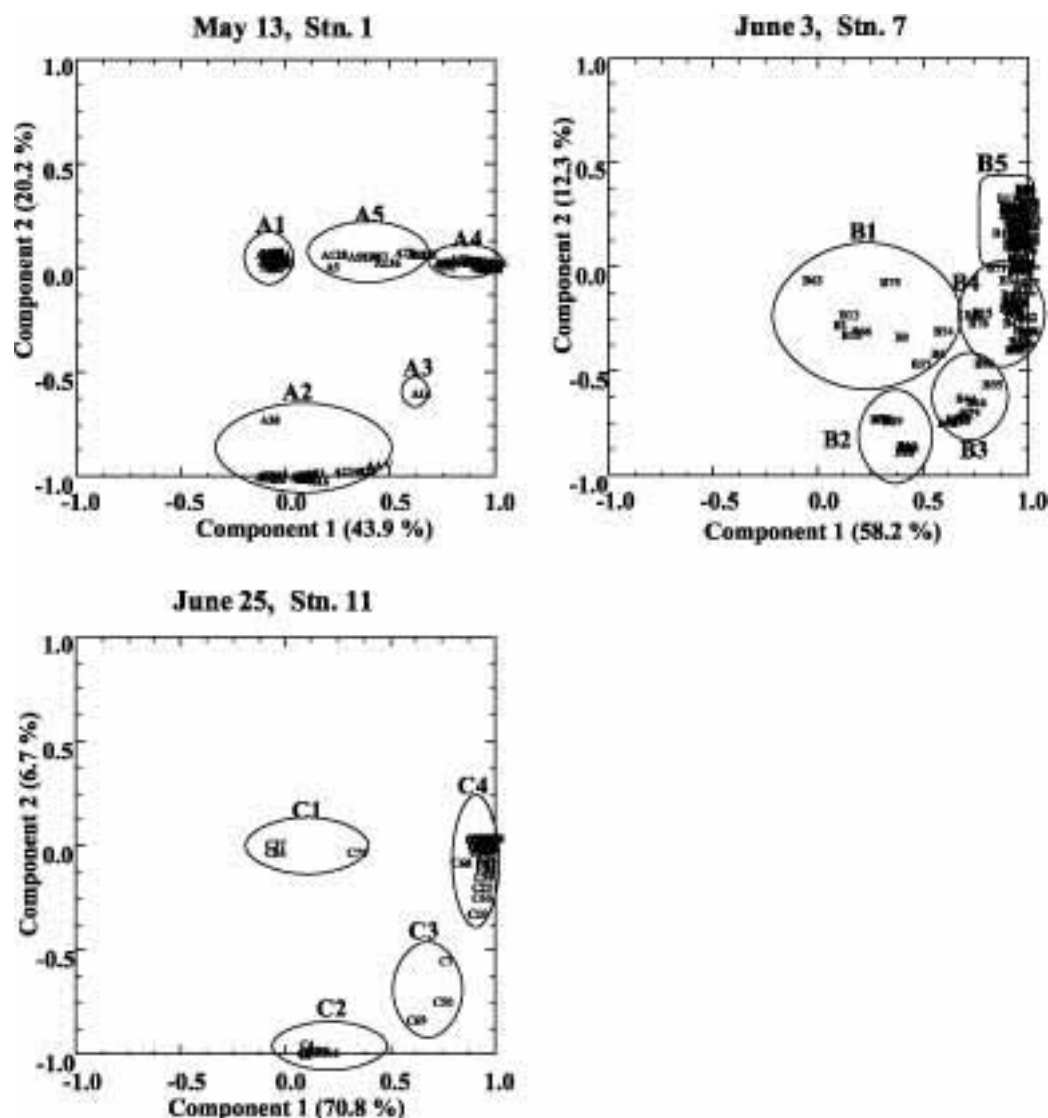
りの異なった定点の標本を用いた。解析に供したサケ幼稚魚の採捕定点と採捕尾数は, 5月13日にStn. 1で採捕された136個体, 6月4日にStn. 7で採捕された113個体そして6月25日にStn. 12で採捕された218個体の合計467個体であった (Table 21)。このとき, Stn. 1およびStn. 7で採捕されたものの全数を, また,

Table 21. Summary of sampling data and percent of factors calculated by principal component analysis off Hiroo on 13 May, 4 June and 25 June in 1986.

Station	Date	Captured number	Measured number	Empty stomach	Classified groups	Factor (%)		
						1	2	Total
1	May 13	136	121	2	6	43.9	20.2	64.1
7	June 4	113	113	0	5	58.2	12.3	70.5
11	June 25	218	84	0	4	70.8	6.7	77.5

Table 22. Number of prey items occurred in zooplankton samples and stomachs of juvenile chum salmon captured at Stns. 1, 7 and 12 in the coastal waters off Hiroo in 1986.

	Number of prey items			Total number of items	Number of common items
	Stn. 1	Stn. 7	Stn. 12		
Zooplankton	62	62	68	97	30
Stomach content	26	58	66	82	17
Number of Common items	8	38	31	-	-

**Fig. 42.** Scatters of first component on second component based on composition of stomach contents of juvenile chum salmon captured in the coastal waters off Hiroo in 1986. Clusters at Stn. 1, Stn. 7 and Stn. 12 are identified by principal component analysis.

Stn. 12で採捕されたものについては任意に選択した84個体をそれぞれ分析の対象とした。胃内容物のほとんどは未消化で、餌生物の種、性別および発生ステージまで容易に判定可能であった。なお、空胃個体はStn. 1における2個体に過ぎなかった。

それぞれのサケ幼稚魚群の胃内に出現した分類群数と、動物プランクトン標本中に出現した分類群数をTable 22に示す。胃内に出現した分類群数はStn. 1では26分類群、Stn. 7では58分類群そしてStn. 12では66分類群で、その数は時期が遅くなるに従って増加した。いずれかの定点にみられた分類群は延べ82分類群に上り、そのうちの17分類群が全ての定点に出現した。また、調査期間内に出現した動物プランクトンは延べ97分類群で、5月13日と6月4日には62分類群、6月25日には68分類群で、全期間を通じて出現したのは30分類群であった。動物プランクトンと胃内容物の双方に共通して出現したのは、5月13日には8分類群、6月4日には38分類群、6月24日には31分類群であった。

サケ幼稚魚の胃内容物の主成分分析によるクラスターの分離。全ての定点で採集された標本に対し、予め空胃個体を1クラスターとして分離した。残りの摂餌していた個体の胃内容物について行った主成

分分析の、第1成分と第2成分の値をTable 21に、その第1成分の値を横軸に、第2成分の値を縦軸にした散布図をFig. 42に示す。散布図からStn. 1で採捕された標本を5クラスター（A1-A5）に分離し、これを空胃個体群（A0）を含め全部で6クラスターとした。同様に、Stn. 7での標本を5クラスター（B1-B5）に、Stn. 12での標本を4クラスター（C1-C4）に、それぞれ分離した。いずれも第1成分は-0.08から0.999、第2成分は-0.999から0.398の範囲にあって第4象限に集中した。なお、第1成分と第2成分の累積寄与率はStn. 1では64.1%で最も低く、Stn. 12では77.5%で最も高かった。

サケ幼稚魚胃内容物の個体数および胃充満度の変化。以上の標本群およびクラスターの胃内容物の平均個体数および胃充満度をTable 23に要約した。平均個体数は標本群により大きく変動し、Stn. 1では23個体と少なかったが、Stn. 7では230個体と10倍に達し、最も多かったStn. 12では488個体に上り、採集時期が遅くなるに従って摂餌個体数が増加した。しかし、クラスター間における平均個体数の変動幅は逆の傾向を示し、Stn. 1では、0というデータを除外しても最小（3）と最大（27）の比は9倍であったが、Stn. 7およびStn. 12ではそれぞれ65:278（4.3倍）およ

Table 23. Number of preys per stomach and stomach fullness (%) of three juvenile chum salmon groups clustered by the principal component analysis. Juvenile chum salmon groups captured in the coastal waters off Hiroo on 13 May at Stn. 1, on 4 June at Stn. 7 and on 24 June in 1986.

Cluster	Number of fish	Number of preys per stomach			Stomach fullness (%)		
		Mean	Min.	Max.	Mean	Min.	Max.
Stn. 1							
A0	2	0	0	0	0.0	0.00	0.00
A1	41	18	1	44	3.6	0.25	6.21
A2	24	27	3	80	2.3	0.72	5.63
A3	1	3	-	-	1.2	-	-
A4	59	25	1	62	2.8	0.64	7.09
A5	9	17	5	37	2.7	1.44	5.86
Total	136	23	0	80	2.9	0.25	7.09
Stn. 7							
B1	10	65	1	165	4.4	2.04	8.07
B2	8	105	11	206	4.5	2.69	9.24
B3	9	141	35	242	4.5	2.68	7.03
B4	26	166	47	396	4.4	0.86	8.57
B5	57	278	46	825	4.3	0.63	8.04
Total	110	230	1	825	4.4	0.63	9.24
Stn. 12							
C1	3	114	1	235	2.9	2.44	3.62
C2	6	90	7	186	2.8	0.87	6.55
C3	3	390	255	639	2.6	1.86	2.93
C4	72	540	47	1894	2.7	0.87	6.79
Total	84	488	1	1894	2.7	0.87	6.79

Fork length						
Cluster	Number of fish	Fork length (mm)	Total	A1	A2	A4 A5
A0	2	42.0				
A3	1	50.0				
Total	136	49.5		0.003	0.113	0.003 0.811
A1	41	44.7			0.204	0.000 0.089
A2	24	46.9				0.001 0.484
A4	59	53.1				
A5	9	48.9				

Stomach content weight						
Cluster	Stomach content weight (mg)	Total	A1	A2	A4	A5
A0	0.0					
A3	10.0					
Total	26.3		0.044	0.528	0.030	0.441
A1	19.5			0.352	0.000	0.048
A2	23.7				0.050	0.344
A4	32.6					0.832
A5	31.2					

Stomach fullness						
Cluster	Stomach fullness (%)	Total	A1	A2	A4	A5
A0	0.0					
A3	1.2					
Total	2.9		0.101	0.568	0.365	0.050
A1	3.6			0.108	0.025	0.012
A2	2.3				0.954	0.159
A4	2.8					0.095
A5	2.7					

Fig. 43. Results of calculated with one way ANOVA at mean fork length (mm), stomach content weight (mg) and stomach fullness (%) among the groups of separated from results by principal component analysis at Stn. 1 of coastal waters off Hiroo on 13 May in 1986. Shaded square: p -value <0.1 .

Fork length							
Cluster	Number of fish	Total	B1	B2	B3	B4	B5
		Fork length (mm)					
		56.5	65.0	57.8	61.7	57.6	53.6
Total	110		0.001	0.623	0.042	0.509	0.007
B1	10			0.040	0.371	0.009	0.000
B2	8				0.258	0.948	0.045
B3	9					0.150	0.000
B4	26						0.006
B5	57						

Stomach content weight							
Cluster	Total	B1	B2	B3	B4	B5	
		Stomach content weight (mg)					
		66.9	109.8	74.6	85.9	71.0	53.4
Total		0.005	0.626	0.197	0.663	0.029	
B1			0.248	0.365	0.056	0.000	
B2				0.629	0.853	0.065	
B3					0.150	0.007	
B4						0.028	
B5							

Stomach fullness							
Cluster	Total	B1	B2	B3	B4	B5	
		Stomach fullness (%)					
		4.4	4.4	4.5	4.5	4.4	4.3
Total		0.958	0.869	0.834	0.966	0.906	
B1			0.942	0.916	0.950	0.913	
B2				0.983	0.879	0.824	
B3					0.844	0.781	
B4						0.969	
B5							

Fig. 44. Results of calculated with one way ANOVA at mean fork length (mm), stomach content weight (mg) and stomach fullness (%) among the groups of separated from results by principal component analysis at Stn. 7 of coastal waters off Hiroo on 3 June in 1986. Shaded square: p -value <0.1 .

び90:540 (6倍)となり,平準化が進行したものと考えられた。

平均胃充満度も同様に,Stn. 1ではクラスター間の変動幅が大きく,空胃群を除いても,最も低かったA3 (1.2%)と,最も高いA1 (3.6%)とでは3倍の差が見られ,A5とA1,A2および全体との間,A1とA4との間には有意差が認められた ($p<0.1$)。これに対して,Stn. 7およびStn. 12ではクラスター間の差が小さく,胃充満度でも時期が進むにつれて平準化したことが伺える。

クラスター毎の尾叉長組成および胃内容物重量 Stns. 1, 7および12における各クラスターの個体数と,クラスター間の尾叉長,胃内容物重量および胃充満度の平均値とクラスター間での,それぞれの要素についての分散分析の結果のクラスターをFigs. 43, 44, 45に示した。ただし,Stn. 1のA0とA3では2個体に満たなかったので分散分析から除いた。

Stn. 1ではクラスター A4が59尾で最も多く,次いでA1の41尾とA2の24尾で,この3クラスターで全体のほぼ90%を占めた (Fig. 43)。クラスターで平均尾叉長および平均胃内容物重量が最大であったのはA4で,いずれのクラスターの値に比較して有意に大きかった ($p<0.05$)。平均胃内容物重量が最も小さかったA1は,群全体およびA5に対し有意に小さかった ($p<0.05$)。

Stn. 7ではクラスター B5が57個体で最も多く過半数を占め,次いでB4の26個体であった (Fig. 44)。平均尾叉長は,群全体では57 mmでStn. 1より7 mm大きかった。最小のB5は最大のB1より11 mm小さく,全てのクラスターとは有意に小さかった ($p<0.05$)。平均胃内容物重量で最も軽かったのはクラスター B5 (53.4 mg)で,最も重かったB1 (109.8 mg)の半分以下であった。B5は全てのクラスターとの間では有意に小さかった ($p<0.05$)。

Stn. 12ではC4が72個体と全体の86%を占め,C1,C2およびC3は6個体以下に過ぎなかった (Fig. 45)。平均尾叉長は,群全体では67 mmで,Stn. 7より10 mm大きく時期の経過とともに成長したことを示していた。平均尾叉長が最も大きかったのはクラスターC2でその値は74 mmに達し,最小のC1 (60 mm)より14 mmも大きかった。C2の尾叉長は,C1およびC4に対し有意に大きかった ($p<0.05$)。平均胃内容物重量は群全体では71 mgでStn. 7とほとんど同じで,クラスターC2が108 mgと最も重く,最も軽かったC1 (53 mg)のほぼ2倍であった。

クラスター毎の胃内容物組成 Stn. 1, Stn. 7およびStn. 12で採捕されたサケ幼稚魚の胃内容物組成

Fork length						
Cluster	Number of fish	Total	C1	C2	C3	C4
		Fork length (mm)				
		66.8	60.3	74.3	68.3	66.4
Total	84		0.141	0.020	0.732	0.715
C1	3			0.043	0.359	0.138
C2	6				0.430	0.010
C3	3					0.641
C4	72					

Stomach content weight						
Cluster	Total	C1	C2	C3	C4	
		Stomach content weight (mg)				
		71.3	53.0	108.0	73.7	68.9
Total			0.575	0.161	0.941	0.777
C1				0.477	0.516	0.578
C2					0.892	0.108
C3						0.826
C4						

Stomach fullness						
Cluster	Total	C1	C2	C3	C4	
		Stomach fullness (%)				
		2.7	2.9	2.8	2.6	2.7
Total			0.833	0.973	0.828	0.995
C1				0.918	0.577	0.829
C2					0.892	0.971
C3						0.826
C4						

Fig. 45. Results of calculated with one way ANOVA at mean fork length (mm), stomach content weight (mg) and stomach fullness (%) among the groups of separated from results by principal component analysis at Stn. 12 of coastal waters off Hiroo on 25 June in 1986. Shaded square: p-value<0.1.

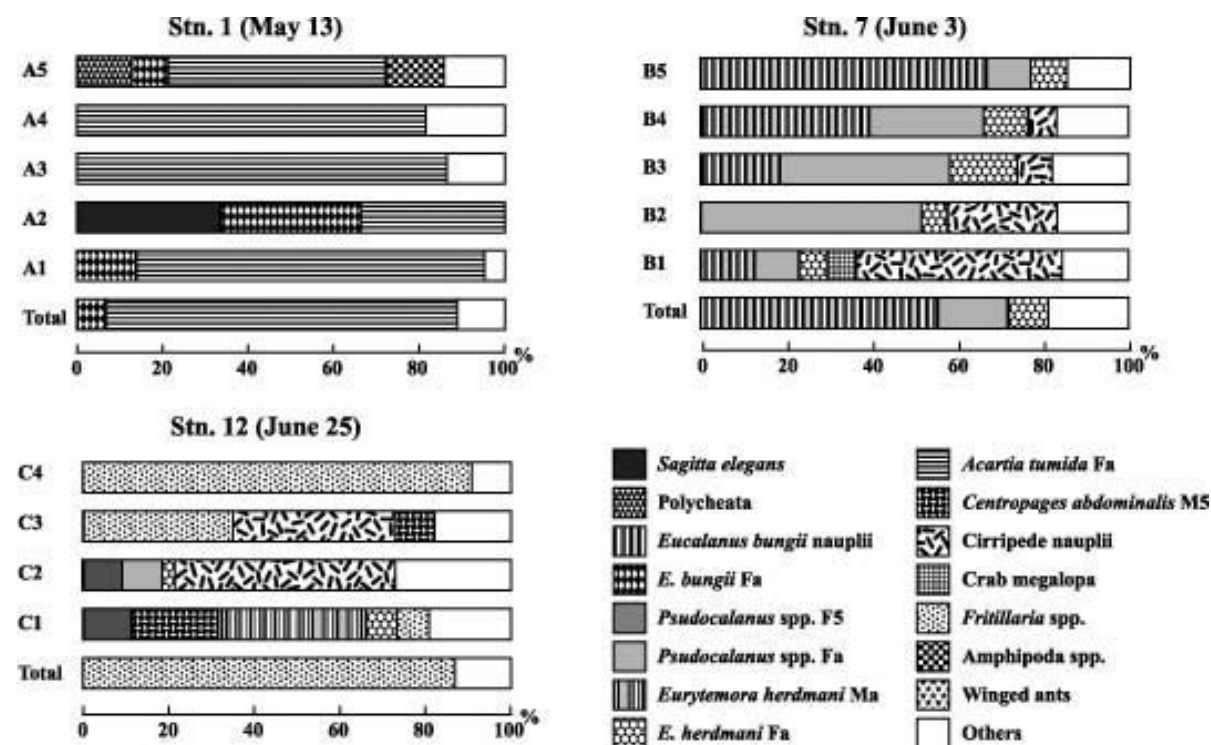


Fig. 46. Mean composition of stomach contents of juvenile chum salmon in the coastal waters off Hiroo captured at Stn. 1, Stn. 7 and Stn. 12 and their samples classified by principal component analysis. All the prey items that occurred in or more than five% of the juvenile's stomachs.

を、標本全体およびクラスター毎にFig. 46に示した。標本全体をまとめると、底棲性の端脚類と多毛類、浮遊性の*Acartia tumida* Female adult (Fa), *Eucalanus bungii* (Fa)および*Sagittia elegans*の5分類群で胃内容物全体の90%以上を占め、中でも*A. tumida* (Fa)の卓越度が高くこの単一群だけで全体の80%近くを占めていた。クラスター別に組成をみても、*A. tumida* (Fa)の優占度は高く、A3を除く全クラスターで50%以上を占めていた。しかし、クラスター A3では*E. bungii* (Fa)および*S. elegans*の2種類が卓越し、あわせて60%以上を占めており、その組成は他の4クラスターと大きく異なっていた。

Stn. 7全体では*E. bungii* naupliiが50%以上を占め、次いで*Pseudocalanus* spp. (Fa)と*Eurytemora herdmanni* (Fa)が優占した。ただし、*E. bungii* naupliiはクラスター B2でほとんどみられず、クラスター B1およびB3でも20%弱に過ぎなかった。これらの*E. bungii* naupliiの卓越度が低かったクラスターのうち、B1ではフジツボ幼生が、B2およびB3では*Pseudocalanus* spp. (Fa)が、それぞれ50%以上を占めていた。

Stn. 12全体では、*Fritillaria* sp.が卓越し、90%近くを占めていた。しかし、クラスター C1, C2およびC3では*Fritillaria* sp.の割合が低く、代わってC1では*E. herdmanni* (Ma)および*Centropages abdominalis* コペポデット1期 (C1)が50%を占める卓越種であり、C2

ではフジツボ幼生が60%を占め、次いで *Pseudocalanus* spp. (Fa)および(F5)がそれぞれ約10%を占め、C3ではフジツボ幼生と *Fritillaria* sp.とが同程度に卓越し、それぞれ35%を占めた。

クラスター毎の胃内容組成と動物プランクトン群集相互間の類似性 サケ幼稚魚のクラスター毎の胃内容物と、それらの採捕定点と同一ライン上の定点で採集した層別の動物プランクトン群集との類似度

を、木元(1976)の式で計算した(Figs. 47, 48, 49)。

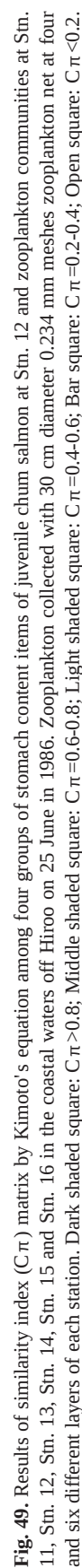
まず胃内容物同士の類似度は、Stn. 1ではクラスター A3を例外として、全体に0.80以上の高い類似度を示した(Fig. 47)。Stn. 7ではクラスター B4に対して群全体、B3およびB5が、また、B5と群全体の間で、それぞれ0.80以上の高い類似度を示した。しかし、これ以外のクラスター相互間での類似度は0.60以下であり、特にB2とB5間では0.18という低い値になった(Fig. 48)。Stn. 12では、群全体とクラスター C4

		Total	A1	A2	A3	A4	A5	Stn. 1	Stn. 1	Stn. 1	Stn. 1	Stn. 3	Stn. 3	Stn. 3	Stn. 3	Stn. 3	Stn. 3	Stn. 4	Stn. 4	Stn. 4	Stn. 4	Stn. 4	Stn. 4
	Depth							0 m	1	3	5	0	1	3	5	10	20	0	1	3	5	10	20
Total			0.99	1.00	0.60	1.00	0.86	0.00	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
A1				1.00	0.55	0.99	0.85	0.00	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
A2					0.56	0.99	0.83	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
A3						0.63	0.64	0.00	0.01	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
A4							0.87	0.00	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
A5								0.00	0.01	0.02	0.05	0.00	0.00	0.01	0.01	0.01	0.02	0.00	0.00	0.00	0.01	0.00	0.02
Stn. 1	0 m								0.88	0.38	0.25	0.80	0.84	0.90	0.82	0.72	0.75	0.80	0.80	0.95	0.62	0.93	0.94
Stn. 1	1									0.60	0.54	0.60	0.64	0.95	0.94	0.85	0.88	0.59	0.60	0.90	0.83	0.94	0.94
Stn. 1	3										0.71	0.17	0.18	0.58	0.53	0.59	0.55	0.16	0.16	0.36	0.55	0.48	0.45
Stn. 1	5											0.10	0.11	0.46	0.55	0.73	0.67	0.10	0.10	0.29	0.54	0.46	0.46
Stn. 3	0												1.00	0.61	0.57	0.48	0.49	1.00	1.00	0.82	0.40	0.71	0.73
Stn. 3	1													0.64	0.60	0.51	0.52	1.00	1.00	0.85	0.43	0.74	0.76
Stn. 3	3														0.87	0.86	0.86	0.60	0.60	0.86	0.69	0.94	0.93
Stn. 3	5															0.84	0.92	0.56	0.56	0.88	0.89	0.89	0.91
Stn. 3	10																0.93	0.47	0.47	0.70	0.61	0.87	0.87
Stn. 3	20																	0.48	0.48	0.75	0.73	0.88	0.89
Stn. 4	0																		1.00	0.81	0.39	0.70	0.72
Stn. 4	1																			0.81	0.39	0.70	0.72
Stn. 4	3																				0.75	0.91	0.93
Stn. 4	5																					0.67	0.71
Stn. 4	10																						0.98
Stn. 4	20																						

Fig. 47. Results of similarity index ($C\pi$) matrix by Kimoto's equation among five groups of stomach content items of juvenile chum salmon at Stn. 1 and zooplankton communities at Stn. 1, Stn. 3 and Stn. 4 in the coastal waters off Hiroo on 13 May in 1986. Zooplankton collected with 30 cm diameter, 0.234 mm meshes zooplankton net at four and six different layers of each station. Dark shaded square: $C\pi > 0.8$; Middle shaded square: $C\pi = 0.6-0.8$; Light shaded square: $C\pi = 0.4-0.6$; Bar square: $C\pi = 0.2-0.4$; Open square: $C\pi < 0.2$.

		Total	B1	B2	B3	B4	B5	Stn. 6	Stn. 6	Stn. 6	Stn. 6	Stn. 8	Stn. 8	Stn. 8	Stn. 8	Stn. 8	Stn. 8	Stn. 9	Stn. 9	Stn. 9	Stn. 9	Stn. 9	Stn. 9
	Depth							0 m	1	3	5	0	1	3	5	10	20	0	1	3	5	10	20
Total			0.35	0.33	0.66	0.94	0.98	0.04	0.04	0.03	0.03	0.10	0.11	0.15	0.11	0.04	0.03	0.14	0.16	0.16	0.20	0.06	0.07
B1				0.38	0.43	0.41	0.28	0.04	0.04	0.04	0.04	0.09	0.08	0.11	0.10	0.05	0.04	0.12	0.12	0.12	0.16	0.07	0.07
B2					0.88	0.59	0.18	0.11	0.09	0.08	0.07	0.27	0.28	0.41	0.32	0.09	0.07	0.39	0.45	0.46	0.62	0.17	0.20
B3						0.85	0.52	0.08	0.09	0.07	0.03	0.27	0.27	0.40	0.32	0.10	0.07	0.39	0.44	0.44	0.59	0.17	0.19
B4							0.85	0.07	0.07	0.06	0.06	0.19	0.19	0.27	0.23	0.08	0.07	0.27	0.30	0.30	0.39	0.13	0.14
B5								0.02	0.02	0.02	0.02	0.06	0.06	0.08	0.06	0.02	0.02	0.08	0.09	0.09	0.11	0.03	0.04
Stn. 6	0 m								0.70	0.66	0.72	0.35	0.29	0.30	0.45	0.43	0.31	0.37	0.32	0.32	0.27	0.33	0.32
Stn. 6	1									0.91	0.94	0.39	0.33	0.35	0.52	0.52	0.38	0.42	0.33	0.38	0.30	0.38	0.37
Stn. 6	3										0.94	0.37	0.33	0.36	0.55	0.71	0.64	0.49	0.32	0.35	0.31	0.63	0.61
Stn. 6	5											0.32	0.25	0.28	0.49	0.61	0.49	0.41	0.25	0.29	0.25	0.49	0.45
Stn. 8	0												0.90	0.86	0.86	0.43	0.35	0.80	0.89	0.87	0.85	0.36	0.54
Stn. 8	1													0.97	0.85	0.40	0.36	0.80	0.95	0.96	0.76	0.34	0.52
Stn. 8	3														0.88	0.43	0.40	0.83	0.98	0.99	0.81	0.39	0.55
Stn. 8	5															0.66	0.52	0.86	0.87	0.88	0.80	0.55	0.64
Stn. 8	10																0.85	0.64	0.39	0.41	0.41	0.93	0.82
Stn. 8	20																	0.57	0.34	0.36	0.33	0.95	0.93
Stn. 9	0																		0.88	0.84	0.79	0.61	0.72
Stn. 9	1																			0.98	0.85	0.35	0.52
Stn. 9	3																				0.84	0.37	0.51
Stn. 9	5																					0.42	0.57
Stn. 9	10																						0.92
Stn. 9	20																						

Fig. 48. Results of similarity index ($C\pi$) matrix by Kimoto's equation among four groups of stomach content items of juvenile chum salmon at Stn. 7 and zooplankton communities at Stn. 6, Stn. 8 and Stn. 9 in the coastal waters off Hiroo on 3 June in 1986. Zooplankton collected with 30 cm diameter 0.234 mm meshes zooplankton net at four and six different layers of each station. Dark shaded square: $C\pi > 0.8$; Middle shaded square: $C\pi = 0.6-0.8$; Light shaded square: $C\pi = 0.4-0.6$; Bar square: $C\pi = 0.2-0.4$; Open square: $C\pi < 0.2$.



との間に限って0.80以上の高い類似度指数がみられた。クラスター C3も群全体、C2およびC4との間で0.58-0.73の比較的高い類似度を示したが、これらの4組以外の組み合わせでは0.20以下と極めて低い値

であった (Fig. 49)。

サケ幼稚魚の胃内容物組成と動物プランクトン群集の組成との間の類似度指数は全体的に低く、特に Stn. 1およびStn. 12における全てのクラスターは、全

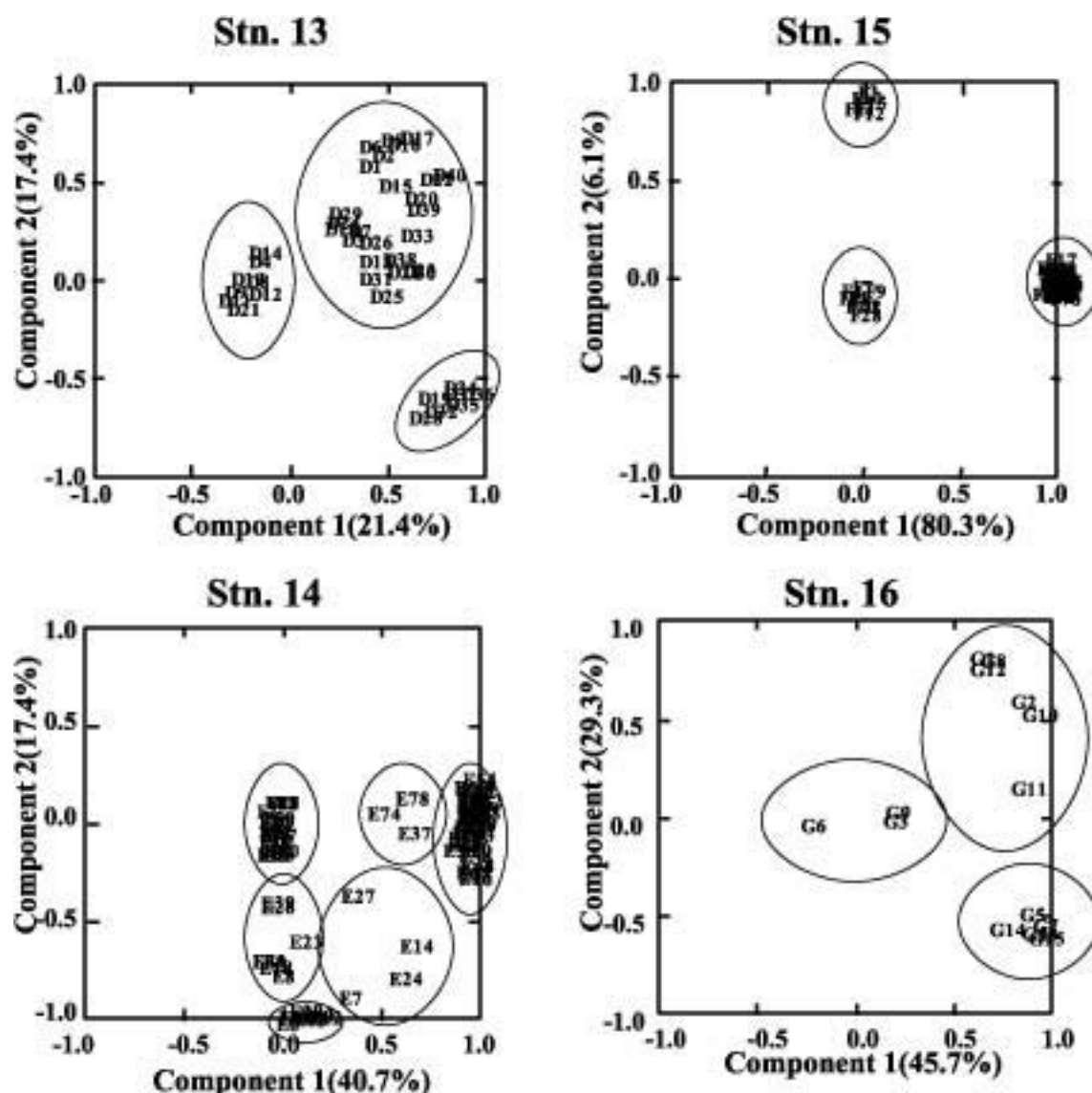


Fig. 50. Relationships between first component score and second component score from the results by principal component analysis of four samples of juvenile chum salmon at Stns. 13, 14, 15 and 16 in the coastal waters at Hiroo on 24 June in 1986.

Table 24. Summary of sampling data and percent of components calculated by principal component analysis and juvenile chum salmon captured at Stns. 13, 14, 15 and 16 in the coastal waters off Hiroo on 25 June in 1986.

Station	Captured number	Examined number	Empty stomach	Number of cluster	Component (%)		
					1	2	Total
13	40	40	0	3	21.4	17.4	39.1
14	99	97	14	6	40.7	17.4	58.1
15	243	100	13	3	80.3	6.1	86.4
16	15	15	0	3	45.7	29.3	75.0

Table 25. Mean fork length (mm), mean stomach content weight (mg), mean number of prey per stomach, stomach fullness (%) and weight per one prey (mg) at separated clusters by principal component analysis and stomachs of juvenile chum salmon captured at Stns. 13, 14, 15 and 16 in the coastal waters off Hiroo in 1986.

Cluster	Number of fish	Mean fork length (mm)	Mean stomach content weight (mg)	Mean number of prey in stomach	Mean stomach fullness (%)	Weight per one prey (mg)
Stn. 13						
D total	40	72.8	67.3	71.4	1.6	0.9
D1	8	93.6	172.0	27.3	2.5	6.3
D2	25	72.8	44.5	63.4	1.4	0.7
D3	7	67.6	67.3	256.1	1.6	0.3
Stn. 14						
E Total	97	89.8	108.4	41.6	1.7	2.6
E0	14	102.0	-	-	-	-
E1	10	106.5	241.7	9.3	2.7	26.0
E2	7	100.3	237.1	9.3	3.3	25.5
E3	24	89.8	74.5	81.0	1.4	0.9
E4	3	83.7	41.3	31.3	1.7	1.3
E5	35	81.7	60.0	34.8	1.4	1.7
E6	4	106.3	227.3	8.8	2.5	25.8
Stn. 15						
F Total	100	87.7	66.6	280.3	1.0	0.2
F0	13	92.9	-	-	-	-
F1	8	104.5	232.0	9.6	2.2	24.2
F2	6	115.7	205.0	20.5	1.8	10.0
F3	73	83.6	37.0	330.7	0.8	0.1
Stn. 16						
G Total	15	107.8	147.0	31.9	1.6	4.6
G1	6	106.5	213.3	23.7	2.3	9.0
G2	3	111.3	126.3	20.0	1.0	6.3
G3	6	107.3	89.8	46.2	1.2	1.9

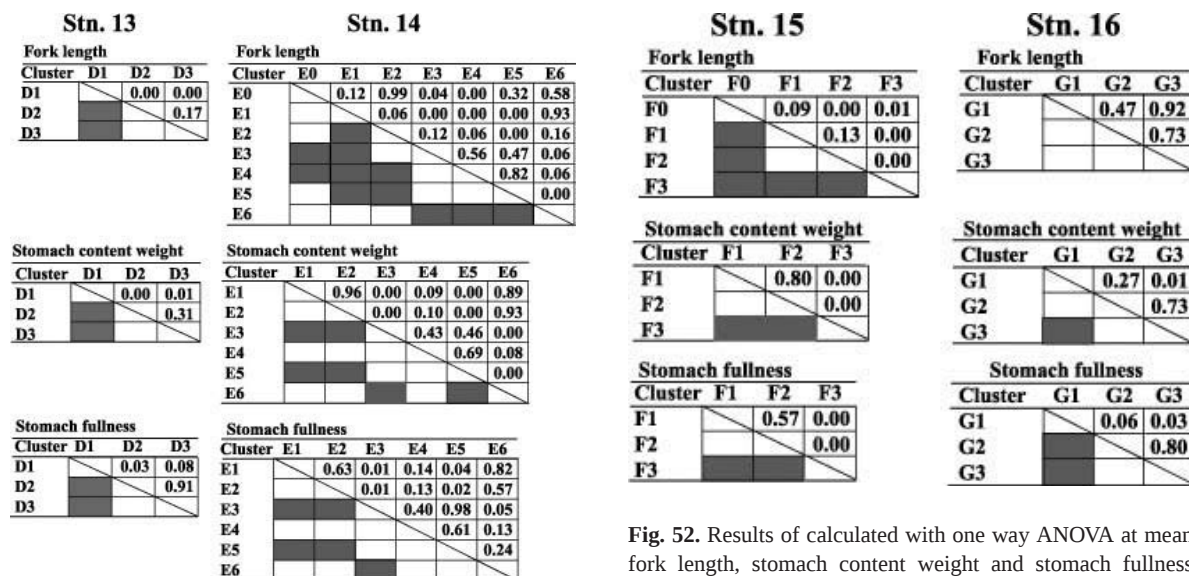


Fig. 51. Results of calculated with one way ANOVA at mean fork length, stomach content weight and stomach fullness among the clusters of separated from results by principal component analysis at Stns. 13 and 14 in the coastal waters off Hiroo on 24 June in 1986. Shaded square indicate p-value<0.1.

Fig. 52. Results of calculated with one way ANOVA at mean fork length, stomach content weight and stomach fullness among the clusters of separated from results by principal component analysis at Stns. 15 and 16 in the coastal waters off Hiroo on 24 June in 1986. Shaded square indicate p-value<0.1.

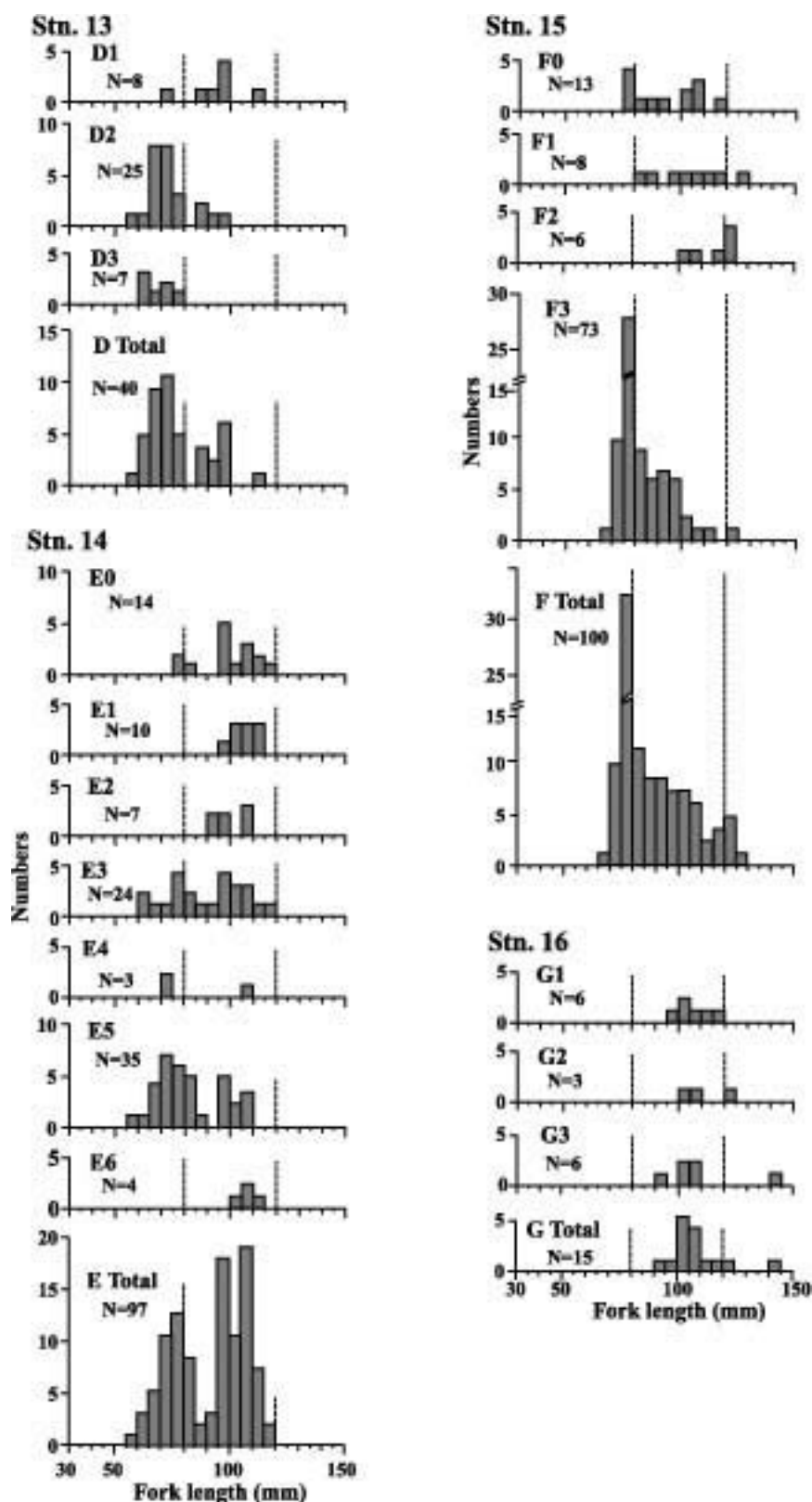


Fig. 53. Composition of fork length each cluster of juvenile chum salmon at Stn. 13, 14, 15 and 16 in the coastal waters off Hiroo on 24 June 1986. Broken lines indicated boundary of development stages of chum salmon. Broken line at 80 mm indicates between Pre- and Post-fingerling and broken line at 120 mm indicates between Pre-fingerling and Young.

での動物プランクトン群集との間で類似度指数が0.2を超えることはなかった。これに対し、Stn. 7におけるクラスターと動物プランクトン群集との間では比較的類似度が高く、クラスター B2とStn. 9の5 m層との間では0.62という最高値が観察された。これらのStn. 7におけるクラスターのうちB2, B3およびB4と高い類似度を示す動物プランクトン群集は、やや沖側の定点であるStn. 8およびStn. 9で採集されたものであり、特にStn. 8とStn. 9の0, 1, 3および5 m層で採集された動物プランクトン群集との類似度指数は0.20-0.60であり、他の組み合わせに比較すると高かった。反対に、Stn. 6の各層で採集された動物プランクトン組成はいずれのクラスターの胃内容物組成とも類似していなかった(0.20以下)。

同一採集日における定点間での胃内容物の変動

サケ幼稚魚の胃内容物の主成分分析によるクラスターの分離 1986年6月25日に広尾沿岸の定線4上のStns. 13, 14, 15および16で採捕されたサケ幼稚魚の胃内容物について主成分分析を行い、第1成分を横軸に、第2成分を縦軸にプロットして散布図を作成した(Fig. 50)。これらの散布図に基づいて、Stn. 13で採捕された標本を3クラスター(D1-D3)に、Stn. 14での標本を、空胃個体群を含む7クラスター(E0-E6)に、Stn. 15での標本を、空胃個体群を含む4クラスター(F0-F3)に、Stn. 16での標本を3クラスター(G1-G3)に分離した。第1成分と第2成分の累積寄与率は、Stn. 13では39%と低かったが他の定点では58-86%であった(Table 24)。

各定点のクラスター毎のその尾数、平均尾叉長、平均胃内容物重量、平均胃充満度および餌生物1個体当たりの重量を整理してTable 25に示し、クラスター間の尾叉長、胃内容物重量および胃充満度の分散分析の結果をFigs. 51および52に示す。Stn. 13にみられたクラスターのうち平均尾叉長および胃充満度が最大であったのはD1であり、D2およびD3の値に比較して有意に大きかった($p < 0.05$)、胃充満度でもD1はD2およびD3に対し有意に高かった。

Stn. 14では平均尾叉長が100 mmを超えるクラスター E0, E1, E2およびE6と、80 mm台のクラスター E3, E4およびE5 に大別され、E5 はE4を除く5クラスターに対し、それぞれ有意に小さく、E0はE3およびE4に対して、E1はE3およびE4に対して、それぞれ有意に大きかった。平均胃充満度では、E1はE3およびE5に対し、E2はE3およびE5に対して、それぞれ有意に高かった($p < 0.05$)。

Stn. 15ではクラスター毎に平均尾叉長がほぼ10 mm程度ずつ異なり、最大値F2は115 mmで、最小値83 mmはF3でみられた。F3の平均尾叉長は全てのクラスターと比較して小さく、また、F2の平均尾叉長

はF0と比較してそれぞれ有意に異なっていた($p < 0.05$)。平均胃内容物重量は、クラスター F1およびF2では200 mgを超え、F3の値(37 mg)の5倍以上で、いずれもF3よりも有意に多く、平均胃充満度でもF1およびF2の値はF3よりも有意に大きかった($p < 0.05$)。

Stn. 16では3クラスターとも平均尾叉長は100 mmを超え、全ての組み合わせ間で有意差は認められなかった。ただし、平均胃充満度はG1とG2およびG3との間で、また平均胃内容物重量はG1とG3との間でそれぞれ有意に異なっていた。

クラスター毎のサケ幼稚魚の発育段階 Stns. 13, 14, 15および16に見られたクラスター毎に、その尾叉長の組成をFig. 53に示す。Stn. 13のクラスター D1およびD2の標本は前期幼魚期と後期幼魚期とで構成されていたが、D3の標本は前期幼魚期だけからなっていた。Stn. 14では、大型個体からなるクラスター E1, E2およびE6の標本は全て後期幼魚期で構成されていたのに対し、小型個体が多かったE3, E4およびE5の標本には前期幼魚期と後期幼魚期が混合していた。Stn. 15のクラスター F0に含まれる13個体のうち4個体は前期幼魚期で、残りは全て後期幼魚期であった。また、F1およびF2の標本はともに後期幼魚期を主体とした1-3個体の若魚で構成されていた。個体数が最も多かったF3の標本は、75-80 mmに大きなピークを、95-100 mmに小さなピークを持つ双峯型の組成を示した。Stn. 16ではG2とG3に若魚が含まれていたが、主体は後期幼魚期で構成されていた。

全クラスターの平均尾叉長と平均胃内容物重量に

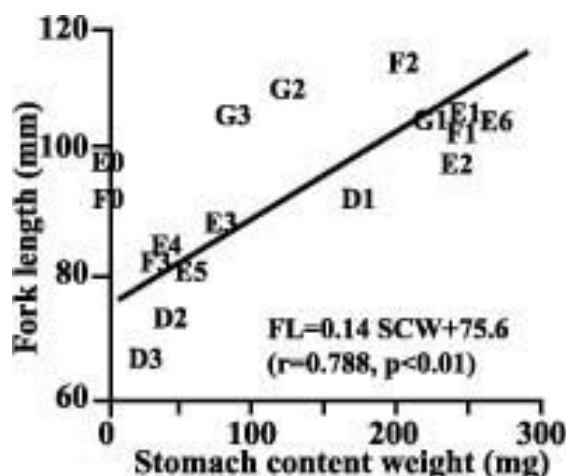


Fig. 54. Relationship between mean fork length (mm) and mean stomach content weight (mg) of clusters of juvenile chum salmon at Stns. 13, 14, 15 and 16 in the coastal waters off Hiroo on 24 June in 1986.

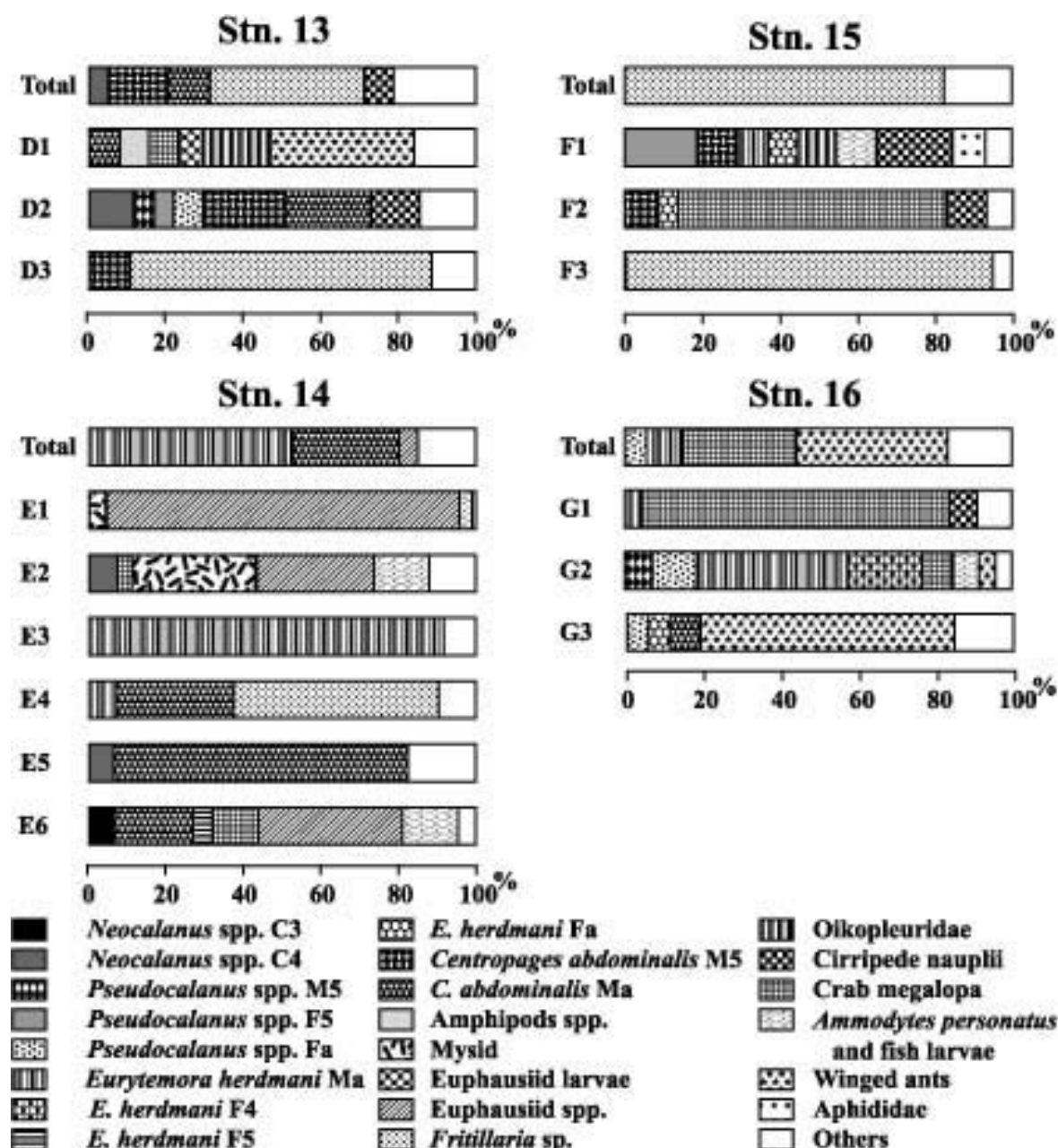


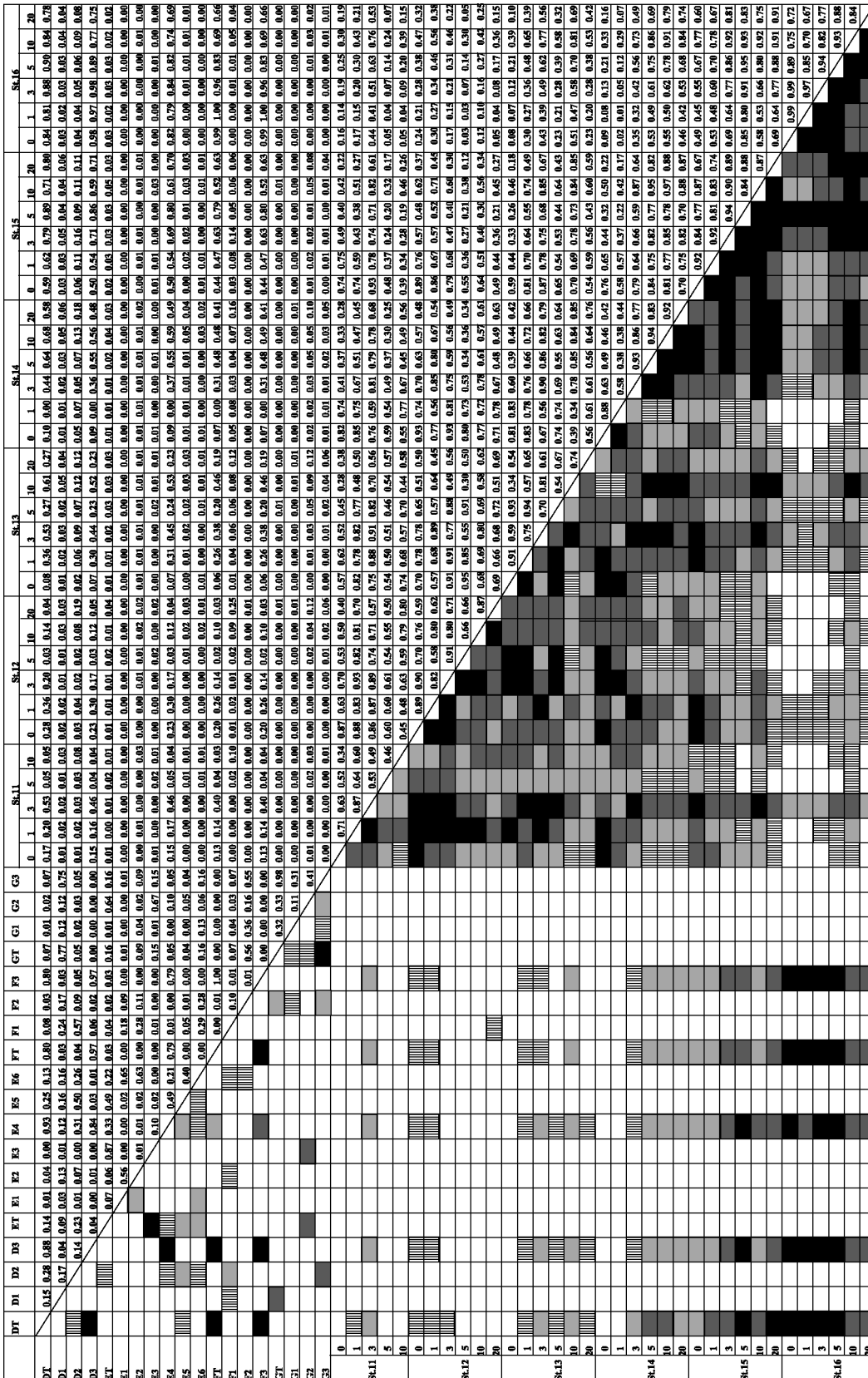
Fig. 55. Mean composition of stomach contents occurred of classified clusters by principal component analysis of juvenile chum salmon in the coastal waters off Hiroo captured at Stns. 13, 14, 15 and 16 on 24 June in 1986.

は正の直線関係がみられ ($r=0.79$), 大型になるほど捕食量が多くなることを示していた (Fig. 54). 平均胃充満度も平均尾叉長と正の関係を示したもののその相関係数は低く, 有意ではなかった ($r=0.40$).

クラスター毎の胃内容物と動物プランクトン群集の類似性 クラスター毎の胃内容物の組成を個体数ベースで示すと Fig. 55 のようになる. Stn. 13 全体で

は *Fritillaria* sp. が 40% 以上を占めていたものの, クラスター別にみると *Fritillaria* sp. が優占していたのは D3 だけであった. また, 羽アリが優占していた D1 の胃内容組成は, 群全体, D2 および D3 とは大きく異なっていた.

Stn. 14 全体では, *C. abdominalis* (Ma) および *E. herdmani* (Ma) が大半を占めていた. *C. abdominalis* (Ma) は E5 で 75% を占めて最も卓越し, E4 および E6 で



も20%を占めていた。E3およびE4では、*E. herdmanni* (Ma)が出現し、E3では90%を占め卓越した。これに対し、平均摂餌個体数の少なかったE1、E2およびE6では、オキアミ、アミ幼生およびイカナゴ稚魚などの大型の生物が餌として利用されており、E1およびE2では小型な*C. abdominalis* (Ma)と*E. herdmanni* (Ma)は利用されていなかった。

Stn. 15全体では、*Fritillaria* sp.が80%を占めて最も卓越していた。クラスター別にみると、F3では*Fritillaria* sp.が、F2ではカニメガロパ幼生が、それぞれ90%と70%を占めて卓越していた。しかし、F1では最も多い*Pseudocalanus* spp. (F5)でもその優占度は20%に過ぎず、特定できる卓越分類群はみられなかった。

Stn. 16全体では、カニメガロパ幼生と羽アリが優占し、それぞれ30%と35%を占めていた。クラスター別にみると、カニメガロパ幼生はG1で80%、羽アリはG3で60%を超え、G2では*E. herdmanni* (Ma)が40%以上を占める卓越分類群と認められた。

Stns. 13, 14, 15および16で採捕されたサケ幼稚魚を、胃内容物によって分離した各クラスターの胃内容組成と、Stns. 12, 13, 14, 15および16の各水深で採集された動物プランクトン群集組成との類似度の計算結果をFig. 56に示す。サケ幼稚魚の各クラスター間での類似度および動物プランクトン群集内での類似度を求めたところ、大半の組み合わせで類似度は低く、指数は0.2以下であった。しかし、胃内容物中で*Fritillaria* sp.が優占したクラスターすなわち、Stn. 13の全体とD3、Stn. 14の全体とF3およびStn. 15の全体との相互間では類似度が高かった。また、これらのクラスターの胃内容物組成は、Stns. 14, 15および16における各水深層の動物プランクトン群集組成と類似しており、指数は0.4以上であった。特にStns. 15の1 m以深および16の全層の動物プランクトン群集と胃内容物間の類似度は高く、指数は0.6以上であった。

考察 沿岸水域に分布するサケ幼稚魚が、成長とともに大型の餌を利用するようになることは以前より観察されている(LeBrasseur 1969; Feller and Kaczynski 1975; 入江 1990; 鈴木ら 1994; Pushchina and Goryainov 1994)。Tsuda et al. (1998)は、尾叉長が40-50 mm以上になると大型の餌に対する選択性が強まることを飼育実験で明らかにした。北海道沿岸域では摂餌する餌サイズの下限はサケ幼稚魚の尾叉長に拘わらずほぼ一定しているものの、稚魚期から幼魚期に変化する尾叉長43~55 mmの時期には、摂食できる最大の餌サイズが急激に拡大する現象が観察されている(Okada and Taniguchi 1971; 入江 1990)。これらのことは、サケ幼稚魚の餌生物に対するサイズ選択幅が、

尾叉長で40~55 mmを境として、飛躍的に拡大することを示している。一方、沿岸水域におけるサケ幼稚魚は、小型の個体が岸寄りに、大型の個体が沖側に分布することが知られており(真山ら 1982; 帰山 1986; 鈴木ら 1994)、本研究の結果も同様な分布を示していた。したがって、サケ幼稚魚の体サイズの違いによって胃内容物組成が異なる要因としては、成長に伴う餌に対するサイズ選択性の拡大だけではなく、成長に伴う分布域の変化によって遭遇する餌生物群集の密度と組成が変化することをあげなければならない。

ところで、証拠は未だ十分とは言えないが、サケ幼稚魚の分布水深は主に表面付近であると考えられている(入江 1990; Coony et al. 2001)。秋季のオホーツク海に分布するサケの当歳魚は、水温躍層直上の水深30-50 m付近までしか分布しない(関 未発表)。しかし、成魚は水深100 mまたはそれ以深まで鉛直移動を行う(Walker et al. 2000)ことが知られており、成長とともに鉛直移動水深を拡大することが伺われることから、幼稚魚期の分布が浅層に限られていることは大いにありうることであろう。鉛直方向への分布の拡大がどの発育段階から始まるかは現在のところ明らかではないが、標津沿岸域で行った二段網による採集結果は、上層(0-3 m)に小型魚が、下層(3-6 m)に大型魚が分布し、その胃内容物組成も異なっていることを示した。このように、沿岸滞泳期にはすでにサイズによって分布水深が異なっていることは、サケ幼稚魚の成長に伴う胃内容組成の変化の要因として、水深による動物プランクトン群集組成の差異も考慮する必要があることを示している。さらに、サケ幼稚魚の胃内容物には、採捕時に分布していた水中の動物プランクトン群集中には全く存在しない分類群がみられることがあり(Suzuki and Fukuwaka 1998)、このような場合には摂餌選択性を論議することができなくなる。したがって、サケ幼稚魚の摂餌特性を明らかにするときには、サケ幼稚魚の移動特性とともに、プランクトン群集の分布や移動特性についても考究することが極めて重要である。

ところで、沿岸域に分布するサケ幼稚魚の、群のスケールや群間の距離などに関してはほとんど未解明である。本研究では標津沿岸で二段網を用いて鉛直分布を調べたが、その結果、0-3 m層と3-6 m層に分布しているサケ幼稚魚の尾叉長および胃内容組成には有意な差が検出された。このことは、わずか3 mの水深差の間に異なる特性の幼稚魚群が分布したことを示している。本研究ではサケ幼稚魚の採捕に多くの場合巻網を使用した、その最大水深は7 mであり、二段網の最大水深6 mとほぼ同じであった。したがって、巻網で採捕された標本中には、特性の

異なる複数の幼稚魚群が混在していたと考えられ、実際に、多くの標本では胃内容物組成が多様であった。サケ幼稚魚の胃内容物組成が、分布していた海域の餌環境を反映していると仮定すれば、こうした胃内容物組成の多様性は分布特性の異なる幼稚魚群の数の多少を反映していると考えられる。その妥当性を吟味するために、標津沿岸で二段網によって得られた、上段に入網したP群と下段に入網したN群とを一括して、その胃内容物に対して主成分分析とクラスター分析を行った。主成分分析では、大まかな情報量を得るには60%以上の累積寄与率で十分であるとされているが(奥野 1971)、本研究で胃内容物に対して行った主成分分析では、第1成分と第2成分の累積寄与率は91%に上り、第1成分と第2成分の値でクラスターを分けることは妥当であると判断された。

標津沿岸のサケ幼稚魚の胃内容物個体数に対するクラスター分析では、大きくCL1とCL2の2クラスターが分離されたが、N群はほぼ1:2の割合でCL1とCL2に分離され、P群はそのほとんどがCL1に含まれ、CL2はさらにCL2-1からCL2-8までの8グループに細分することができた。一方、主成分分析ではPC1からPC5までの5クラスターが分離され、そのうちPC2、PC3、PC4およびPC5がCL1に含まれ、PC1はCL2とほぼ対応した。クラスター分析と主成分分析で共通した個体数は、CL1では21個体中20個体、CL2では29個体中22個体で、両分析方法で分離したクラスターに含まれた個体の共通性は、かなり高いことがわかる。また、PC5を構成していた個体数は3個体に過ぎないが、その胃内容物組成は他のクラスターとは全く異なっていた。同じように、1986年に広尾沿岸でみられたクラスター A3は1個体だけであったが、その胃内容物中では *S. elegans* と *E. bungii* (Fa) が70%近くを占めていた。このような構成個体数が少ないクラスターの幼稚魚が利用していた餌生物は、標本全体における割合が小さくなるため、普通の方法では餌生物としての重要性が過少評価されてしまうが、本研究ではクラスター分析を行ったことにより、その重要性を明らかにすることができた。ただし、主成分分析で分離できたPC5はクラスター分析では分離されず、一方、クラスター分析では細分されたCL2の CL2-1からCL2-8までの8グループは主成分分析では分離できなかった。これらのことから、両方の分析法を併用してクラスター解析をすることが望ましいと言える。

標津沿岸において二段網で採集した上下二層にサケ幼稚魚標本、すなわちP(0-3 m)およびN(3-6 m) 2群の胃内容物には、*E. herdmani* (Ma)と羽アリが共通して高頻度に出現したが、P群ではとりわけ *E. herdmani* (Ma)の卓越度が高かった。カイアシ類の

*E. herdmani*は汽水性で(Katona 1970)集中分布し易いことが知られており(Flinkman et al. 1991)、本研究水域でも河川水の影響が強かった岸側の海表面付近に高密度に蟻集していたものと推測された。これに対し、羽アリは能動的な飛翔や受動的な吹送によって陸上から供給され、風向と風力によって沿岸域の広い範囲に分散し、水面に落下後はその移動力を全く喪失する。このような両者の移動特性の違いによって、*E. herdmani* (Ma)は上層に分布したP群に集中的に利用され、羽アリは上下層の幼稚魚に広く利用されたものの、1胃当たりの被摂食個体数はわずかになっていたと推測される。

主成分分析で分離されたPC1、PC2、PC3およびPC4の4クラスターは主に *E. herdmani* (Ma)の個体数の多寡によって区分され、CL2はさらに *E. herdmani* (Ma)の個体数の違いによってCL2-1からCL2-8までの8クラスターに細分された。一般に、動物プランクトンは水平的にも垂直的にも不均一に分布し、沿岸浅海域の近底層では分布密度の高い範囲は数10 cm程度と小さく(Kimoto et al. 1988)、水柱表層でもパッチの水平的サイズは20 m以下である(Wiebe 1970)。本研究を行った標津沿岸においても *E. herdmani* (Ma)の分布が狭い範囲で不均一であったとすれば、サケ幼稚魚の胃内における *E. herdmani* (Ma)の個体数の違いは、それぞれの幼稚魚が分布していた水域における *E. herdmani* (Ma)の分布密度を反映していると思なすことができる。しかし、クラスター間の類似度は、胃内容物同士の組み合わせや動物プランクトン群集同士の組み合わせのときに比べて、胃内容物組成と周囲の動物プランクトン群集との組み合わせでは極めて低かった。広尾沿岸で5月13日にStn. 1で、6月3日にStn. 7で、および6月25日にStn. 12で採捕されたサケ幼稚魚標本で分離されたクラスターでは、6月3日に *Pseudocalanus* spp.が動物プランクトン群集と胃内容物の両方に共通して高い割合で出現したクラスター B2、B3およびB4を除き、胃内容物組成と動物プランクトン群集組成間の類似度指数は全て低く0.2以下であった。また、6月25日に定線4上の定点で採集された標本についても動物プランクトン群集中で卓越していた *Fritillaria* sp.は全標本、クラスター D3、E4およびF3に胃内容物中에서도卓越していたが、その他のクラスターの胃内容物との類似度は低かった。上述の、胃内容物組成と動物プランクトン群集間で類似度が高かった例は、いずれも特定の卓越動物プランクトン分類群を集中的に利用していたクラスターにみられたものである。サケ幼稚魚が少数の動物プランクトン種を集中的に利用すること(Karpenko and Nikoraeva 1989)、それらは尾虫類などの集群性の高い動物群(帰山 1986)や、一時的に大発生する尾虫類や腹足類(Cooney et

al. 2001) であることが多いことは既に知られている。本研究でも1996年には広尾沿岸で、胃内容物の個体数中で10%以上を占めた少数の分類群は、多くの場合最多被摂餌数も多く、かつ出現頻度も高かった(多数の幼稚魚に摂食されていた)こと、すなわち少数の分類群が集中的に利用されていたことが明らかになった。1986年に広尾沿岸で採捕されたサケ幼稚魚標本について、発育段階間の胃内容物組成の類似度指数C_πを求めたところ、5月13日と6月24-25日には12組中8組で0.7を超え、発育段階が異なっても高い類似度が維持されていることがわかった。これらの高い類似度がみられた定点では、5月13日には *A. tumida* が、6月24-25日には *Fritillaria* sp. が少数の優占種として卓越していた。

一方、主成分分析によって分離した各群のクラスター相互間で尾叉長、胃内容物重量および胃充満度について行った分散分析による検定で最も多く有意差を示したのは尾叉長で、有意差がみられた組み合わせは全体のほぼ40%に上った。しかし、サケ幼稚魚の体サイズの大小と餌サイズとの間に特定の傾向はみられず、例えば、*C. abdominalis* (Ma) は、1986年6月24日にStn. 13に認められた小型幼稚魚からなるクラスター D2とD3には利用されていたのに対し、Stn. 14では大型の幼稚魚からなるクラスター F1とF2に利用されており、さらにStn. 15では最大幼稚魚のクラスター E6と最小幼稚魚のクラスター E4の両方の胃内容物中で20%以上を占めていた。この結果は、沿岸域に分布するサケ幼稚魚の摂餌選択性は成長に伴って変化するとは必ずしも言えず、第一義的には分布水域における餌生物群集のAvailabilityに支配されていることを暗示している。

沿岸水域に分布しているサケ幼稚魚の平均胃充満度は、水域や時期によって異なり、その平均値は2.0-5.5%という数字が報告されている(箕田・原野1982; 飯岡ら1983; 入江1990)。すなわち、空胃を除いたとしてもなお2倍以上の変動がみられている。1986年に広尾沿岸で行った研究でも、6月24-25日には、平均胃充満度が6.5%という最高値を示したStn. 3で採捕された個体のほとんどが満腹と見なされる7%まで摂食していた(関ら1981)のに対し、0.8%という最低値がみられたStn. 15では空胃個体の割合が13%に達するなど、定点によって摂食状態は大きく異なっていた。しかし、このときでも、各定点でみられた最大胃充満度の数値は、空胃率が10%以上の定点においてすら5%を超えるなど、ほとんどの定点で3%以上を示し、同一標本内でも一部の個体は活発な摂食活動によって十分な餌を得ていたことがわかる。サケ幼稚魚の胃充満度の変動は、基本的には餌生物との遭遇の機会の多寡によって生じると考えるならば、一部の個体だけが低い胃充満度を持って

いたことは、餌生物が狭い範囲で不均一に分布していたことを反映していると理解することができる。上に例としてあげた1986年6月24-25日に広尾沿岸で行った研究では、沖側と南側の水域で採捕されたサケ幼稚魚標本では空胃個体が多く、採捕個体数も少なかった。サケ幼稚魚がより良好な餌環境を求めて能動的に移動していたとすれば、採捕数が少なかった水域では餌環境が劣っていたと見なすことができる。すなわち、広尾沿岸域におけるサケ幼稚魚の餌環境はこの時期には岸側より沖側で、北側より南側でそれぞれ劣っていたと判断される。

サケ幼稚魚が、汽水域や港湾内ではepibenthicな動物プランクトン(端脚類やHarpacticoida)を(Kaczynski et al. 1973; Feller and Kaczynski 1975; Healey 1980; 帰山1986; Ken 1987; 入江1990; Budnikova 1994; Pushchina and Goryainov 1994)、沖合では真の浮遊性の動物プランクトン(カイアシ類、枝角類、オキアミ幼生、矢虫類、尾虫類および稚仔魚)をそれぞれ主要な餌として利用しているとされる(Healey 1980; 入江1990; Bordeur and Percy 1990; 鈴木ら1994)。しかし、汽水域でも満潮時には浮遊性のカイアシ類が主な餌となっていて(Mason 1974)、浮遊性の動物プランクトンは沖合でも汽水域でもサケ幼稚魚の餌として重要な地位を占めていると見なさなければならない。広尾沿岸で行った本研究の結果では、サケ幼稚魚が餌として利用していた延べ102分類群のうち、20分類群はいずれかの定点で個体数の10%以上を占めていたが、そのうちの16分類群は浮遊性種であった。広尾沿岸、静内沿岸および敷生沿岸の3海域での観察結果を総合すると、サケ幼稚魚の餌生物カテゴリーの1, 2, 3に含まれた分類群は63分類群に上ったが、その中の90%以上に相当する57分類群が浮遊性種であった。これらの結果は、いずれの海域あるいは水域においても、サケ幼稚魚の餌としては浮遊性の動物プランクトンが重要であることを示している。同時に、従来の報告と同様に本研究でも陸棲生物であるユスリカ幼生、羽アリおよびトビムシ類も普通に摂食されており、広尾沿岸では5月13-14日にユスリカ幼生が、6月25日には羽アリが、それぞれ胃内容物個体数の20%と40%以上を占め、また、静内沿岸および敷生沿岸でも、6月には羽アリおよびユスリカ幼生がカテゴリー1および2に含まれていた。これらの陸棲生物が普通にサケ幼稚魚に摂食されていることは、沿海州のピョートル大帝湾やアラスカ沿岸でも知られており(Pushchina and Goryainov 1994; Moulton 1997)、沿岸域では無視できない餌生物である。その量が真の浮遊性動物プランクトンを凌ぐことはまれであるとしても、こうした陸棲生物の季節的な変動を沿岸域におけるサケ幼稚魚の餌環境の1要素として考慮に加える必要がある。

第5章 太平洋沿岸域における春季の動物プランクトン群集の特性

春季の北海道の太平洋沿岸域はサケ幼稚魚の重要な生育の場であり、河川に放流された幼稚魚は短時間で降海し、放流河川の付近の沿岸水域で数ヶ月間生活して成長する。降海直後のサケ幼稚魚は水深5 m以浅の水域に滞留し、時期の推移とともに生息域を沖合に拡大する(真山ら 1981)。この時期のサケ幼稚魚は主に真の浮遊性の動物プランクトンを利用し、また、補足的に近底層プランクトンや海中に落下した陸棲動物さらには他魚種の稚仔魚を餌として利用している(関ら 1982; 三坂・内藤 1995)。その主な生活域は表面付近と考えられており(入江 1990; Moulton 1997)、したがって、沿岸水域の表面付近の浅層における餌生物環境はサケ幼稚魚の生き残りに大きく関与していると考えられる。

北海道の太平洋沿岸域における、サケ幼稚魚の主要な餌生物である動物プランクトンの分布性状については、襟裳岬以西海域(鈴内・渡辺 1982)や噴火湾(西浜ら 1976; 平川 1984)での報告がある。しかし、襟裳岬以东では、入江(1990)が襟裳岬から根室半島にかけての沖合域における動物プランクトンの分布を報告しているに過ぎない。しかも、これらの報告は、平川(1984)以外は鉛直曳きか表面の水平曳きによって得られた標本の分析結果であるため、動物プランクトンの詳細な鉛直分布に関する知見は得られていない。また、サケ幼稚魚の餌料生物となっている動物プランクトンや稚魚類の多くの種類は昼間に降下し、夜間に浮上する能動的な鉛直移動を行うことが知られており(元田 1972; Dawson 1978; Huang et al. 1993; Gibbson 1993; Gray 1998; Leising and Franks 2000; Solow et al. 2000)、そのことが餌生物の鉛直的な不均一分布をもたらしている。さらにこれらの鉛直的な不均一性ととともに、動物プランクトンが水平的にも不均一な分布をしていることが明らかになっており、その水平的な高密度域(パッチ)は数kmから数mまで大小さまざまである(Wiebe 1970; Hebert et al., 1980; Kawamura and Hirano 1985; Kawamura 1990; Nomura et al. 1993)。これらの高密度域の形成に関する数値モデルも数多く見られ、その分布は非ランダムであり(大久保 1975; Fasham 1978; Steele and Henderson 1992)、フラクタルである(Tsuda 1995)と言われている。これらの動物プランクトンの高密度域の形成と持続(パッチネス)や、昼夜鉛直移動の理由の1つは、捕食者からの逃避であると考えられているが(Hamner and Carleton 1979; Meester et al. 1993; Tsuda et al. 1998)、一方では、餌生物の高密度域が存在することで、捕

食者が効率的な摂餌を行なうことができると言える。サケ幼稚魚も、動物プランクトンが高密度域を形成しているときにはそれを活発に利用しているものと推測されている(帰山 1986, 入江 1990)。

また、サケやカラフトマス(*O. gorbuscha*)の幼稚魚は視覚により餌を認識するため、夜間や暗黒下では摂餌しない(Bailey et al. 1975; 帰山 1986)。そのため、動物プランクトンが昼間に下層へ降下する移動は、サケ幼稚魚にとって利用可能な餌料生物の減少をもたらしことになる。

サケ幼稚魚の餌環境を考える場合、餌生物の個体数だけでなく、そのサイズや蓄積されているエネルギー量など質的な側面も考慮しなければならない。主要な餌生物である動物プランクトンの体サイズは、動物プランクトンの餌の量と水温とに影響され、水温が高くなることと、餌の量が減少することによって小型になることが知られている(Vidal 1980; McLaren and Corkett 1981; Warren et al. 1986; Richardson 1999)。動物プランクトン体内のエネルギー蓄積もこの小型化に伴って減少するため、サケ幼稚魚はその減少を補うために摂餌個体数を増加させる必要がある。一方、サケ幼稚魚は成長に伴って大型の餌を選択し(LeBrasseur 1969; Feller and Kaczynski 1975; 入江 1990; 鈴木ら 1994; Pushchina and Goryainov 1994)、尾叉長が40~50 mmになると頭胸長で2 mm以上の大型の甲殻類プランクトンに対する選択性が高くなる(Tsuda et al. 1998)。ところが、春季の北海道太平洋沿岸域では、時期の推移とともに、分布するサケ幼稚魚の体サイズが大きくなり、大型の餌に対する選択性が強まるのに対し、動物プランクトンの体サイズは、水温の上昇とブルーミングの終焉による餌の減少により小型化するのが普通である。

本章では、北海道中部太平洋沿岸域における、プランクトンネットの水平同時多層曳きによって採集された動物プランクトン標本の解析結果から、サケ幼稚魚の沿岸滞泳期に相当する春から初夏にかけての、動物プランクトン群集の鉛直分布および現存量の時期的推移を明らかにするとともに、動物プランクトンの日周鉛直移動がサケ幼稚魚の餌環境に及ぼす影響、特に、昼間に下部で高い分布密度を持つ動物プランクトンを、サケ幼稚魚が餌として利用するための条件について明らかにする。また、1990年3月から6月にかけて、6回にわたって北海道中部の静内沿岸で行った、ポンプを利用した動物プランクトンの連続航走採集の解析結果に基づき、動物プランクトンの水平分布の時期的な変動と、これらの分布の変動がサケ幼稚魚の摂餌に及ぼしている影響について考察する。さらに、春から初夏にかけての太平洋沿岸に分布する動物プランクトン群集と、サケ幼稚魚が利用していた餌生物の体サイズの変動について

明らかにする。

春季の動物プランクトン群集の鉛直分布に見られる経時変化

動物プランクトン群集総個体数鉛直分布の経時変化 広尾沿岸の定線3における動物プランクトンの1 m³当たりの個体数（以下単に個体数と記す）の経時変化を Fig. 57に示す。5月14日には個体数は下層で増加する傾向がみられたが、上層と下層との差はそれほど大きくなかった。6月3日以降に個体数のピ

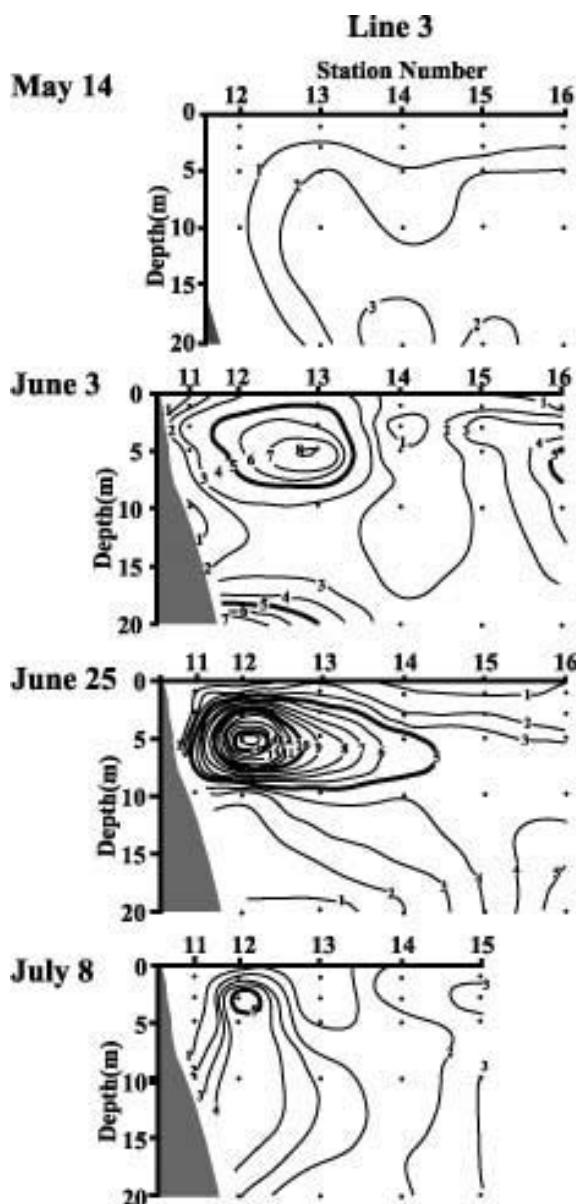


Fig. 57. Temporal changes of vertical distribution of total zooplankton abundance (10^3 inds/m³) along Line 3 in the coastal waters off Hiroo from 14 May to 8 July in 1986.

ークが形成されたが、その形成水深は比較的浅く、5 m以深に形成された6月3日のStn. 12, 6月25日のStn. 16の20 m層および7月8日のStn. 11, 13の10 m層におけるピークを除きほとんどの定点では1-5 m層にピークが形成されていた。

定線3の各採集日の最大個体数は5月中旬から6月下旬までは時期を追って増加し、その後は減少した。すなわち、5月14日にはStn. 14の20 m層で3,500 inds/m³、6月3日にはStn. 13の5 m層で8,000 inds/m³そして6月25日にはStn. 12の5 m層で調査期間中の最大の

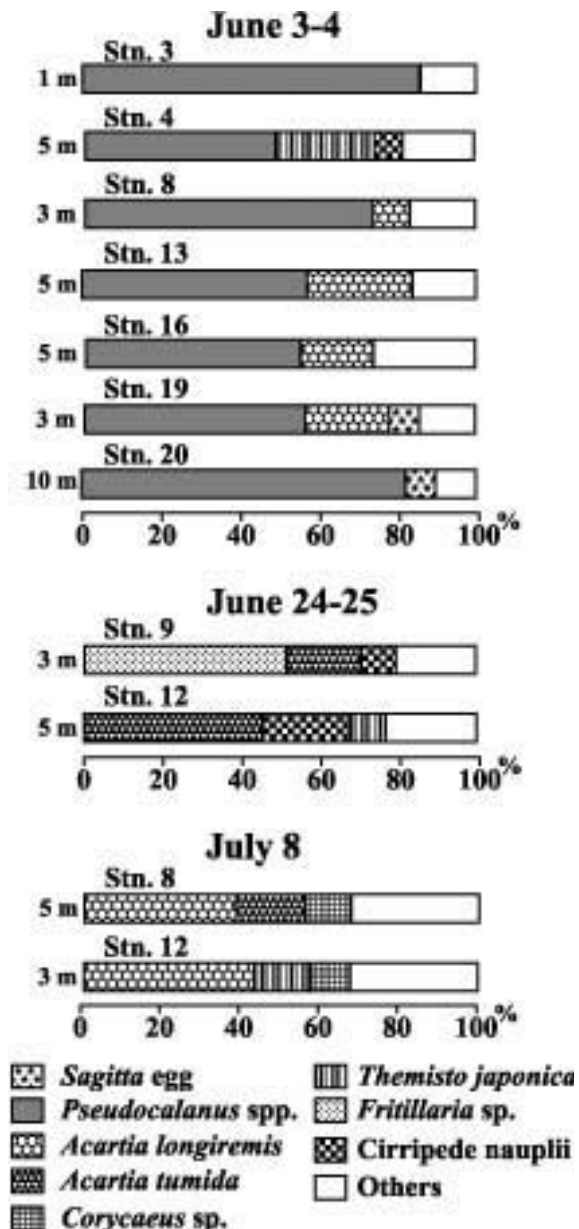


Fig. 58. Taxonomic group composition (occupied above 10 %) of zooplankton communities forming subsurface maximum layers at each station on Lines 1 to 4 in the coastal waters off Hiroo from June 3-4 to July in 1986.

Table 26. Dominant zooplankton items and compositions of their number occupied above five percent at ten classified groups based on cluster analysis, in the coastal waters off Hiroo from 13 May to 8 July in 1986.

Classified groups	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j
Number of samples	12	21	17	8	32	4	3	3	3	4
<i>Sagitta</i> eggs	0.0	0.0	8.0	12.2	9.6	28.1	37.7	88.1	0.0	0.0
<i>Neocalanus</i> spp.	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.2	0.0	0.0	0.0
<i>Pseudocalanus</i> spp.	5.1	11.3	10.5	54.8	36.7	27.6	36.0	0.0	5.7	8.8
<i>Acartia longiremis</i>	8.4	0.0	39.8	17.4	14.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Acartia tumida</i>	34.5	28.4	0.0	0.0	0.0	5.7	0.0	5.2	0.0	32.5
<i>Corycaeus</i> sp.	5.7	0.0	8.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	15.0
<i>Microsetella</i> sp.	6.8	5.4	6.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.7
Copepod nauplii	6.4	0.0	5.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Themisto japonica</i>	7.3	5.9	8.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Euphausiid larvae	0.0	0.0	0.0	0.0	5.5	0.0	6.6	0.0	0.0	0.0
<i>Fritillaria</i> sp.	0.0	23.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	85.3	19.4
Cirripede nauplii	16.2	5.6	6.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	6.0
Fish laevae	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	7.8	0.0	0.0	0.0	0.0
Others	9.6	20.3	8.1	15.6	34.1	30.8	14.5	6.7	9.0	12.6

15,000 inds/m³を記録した。しかし、7月8日に見られた最大個体数は、Stn. 12の3 m層における5,000 inds/m³であった。また、これら以外にも、6月3日にはStn. 16の5 m層、Stn. 12の3 m層でそれぞれ5,000 inds/m³以上となり、さらに、定線3以外でも、6月3-4日、6月24-25日および7月8日には5,000 inds/m³以上の高密度域が7例みられ (Fig. 58)、いずれも水温躍層あるいはそれ以浅に存在していた。

以上のように、局所的に形成される動物プランクトンの高密度域は、ほとんどの場合水温躍層より上部に形成されており、水温躍層と密接に関係していることが示された。また、広尾沿岸域における調査期間中の動物プランクトンの最大個体数は、6月4日にStn. 20の10 m層でみられた値で、19,000 inds/m³に達した。このときには、定線3を含めた全海域で高い分布密度がみられた (Fig. 57)。引き続き6月24-25日にも分布密度が高かったため、当海域では6月上旬から下旬にかけて動物プランクトン現存量が増大することが明らかになった。

動物プランクトン高密度域における優占種 上述したように、6月3-4日、6月24-25日および7月8日に11例の動物プランクトンの高密度分布 (>5,000 inds/m³) が認められたが、そこで総個体数が10%以上を占めた8卓越分類群をFig. 58に示す。

Pseudocalanus spp.は、6月3-4日には高密度域の全て (7例中7) で最優占し、90% (Stn. 3の1 m層) から50% (Stn. 4の5 m層) を占めていた。これらの高密度域では、Stn. 19の3 m層で雌のコペポデイト5期 (C5) が2番目に優占していたことを除き、雄のC5と雌の成体 (Fa) が最優占するか2番目に優占していた。6月24-25日には、Stn. 9の3 m層で *Fritillaria* sp.が、Stn. 12の5 m層では *Acartia tumida* 雄の成体 (Ma) がそ

れぞれ最優占したが、優占率はともに50%以下であった。7月8日には、Stn. 8の5 m層とStn. 12の3 m層で *Acartia longiremis* (M4) が最優占したが、その優占率は30%に過ぎなかった。すなわち、高密度域で最優占する分類群は採集日によって異なり、その優占率には時期が進むにつれて低下する傾向がみられた。

動物プランクトン群集クラスターの鉛直分布変化調査期間を通じて定線3で得られた動物プランクトン標本は合計122本であった。この全標本中には、性別及び発育ステージまで識別できたものを含めると、総計124の分類区分ができた。この区分組成に基づき、標本間の動物プランクトン群集の類似度指数 (C_{π}) を求めた。さらに、その値についてクラスター分析を行い、ユークリッドの距離0.1を上限にして動物プランクトン群集のクラスター分けを行った。その結果、複数の標本からなる10クラスター (Table 26) と、14の単独の標本に分離された。

クラスター分析によって分離された10クラスターのうちで、総個体数で5%以上の優占率を有した分類群は13群であった。クラスターa, b, c, d, eおよびjではカイアシ類の *Pseudocalanus* spp., *A. tumida*, *A. longiremis* のいずれかが最優占し、これらのクラスターは全標本の77%を占めていた。*Pseudocalanus* spp.はクラスターdおよびeで最優占し、標本数は両クラスターの合計で40本を数え、全体の33%に達した。*A. tumida*はクラスターa, bおよびjで最優占し、標本数は37本で全体の30%に相当した。*A. longiremis*はクラスターcのみで最優占し、標本全体に占める割合は14%で、前2種の半分以下であった。残りの4クラスターのうちクラスターiでは *Fritillaria* sp.が最優占した。また、クラスターf, gおよびhでは平均直径0.33 mmの卵が最優占した。この卵はほぼ球形で、胚胎はKotori

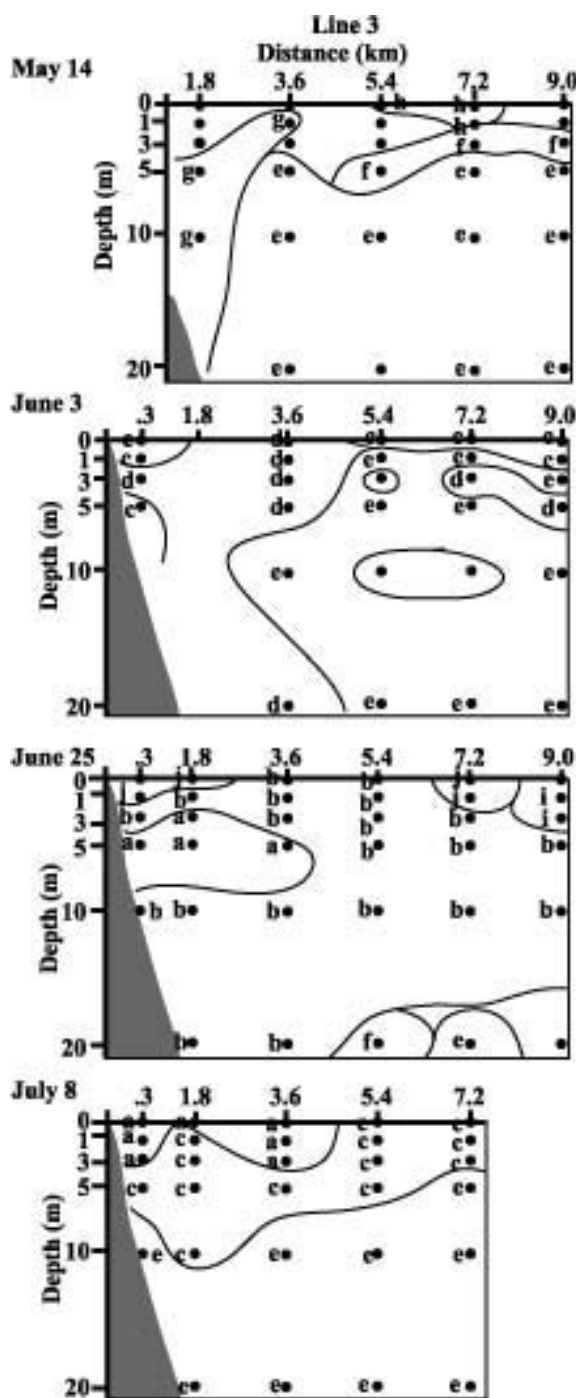


Fig. 59. Vertical distribution of zooplankton groups (a-j; see Table 26) along Line 3 in the coastal waters off Hiroo from May 14 to July 8 in 1986. Dots indicate sampling depths.

(1975)が描いた *Sagitta elegans* の卵と同様な形状を呈していた。また、太平洋の千島列島沖での *S. elegans* の産卵時期は4-5月であること (Terasaki et al. 1995), 広尾沿岸では調査期間を通じて出現した *Sagitta* 属の成体は全て *S. elegans* であり、その中には抱卵個体も含まれていたことを考慮すると、この

卵は *S. elegans* の卵であると判断される。

Pseudocalanus spp.が優占率5%以上に達するのは10クラスターのうち9クラスターであり、*Pseudocalanus* 属が全域に広く分布していたことを示している。しかし、*A. longiremis* あるいは *A. tumida* のいずれかが最優占するクラスターでは、*Pseudocalanus* spp.の優占率は最大でも11%に過ぎなかった。一方、*A. longiremis* および *A. tumida* が5%以上の優占率で出現したのは、それぞれ4および5クラスターだけであり、そのうち *A. longiremis* と *A. tumida* が共に優占していたクラスターはクラスター a だった1つだけであった。このことから、3種のカイアシ類は互いに異なった分布特性を持つことが示唆される。特に、同属の *A. longiremis* と *A. tumida* の間では、互いに分布の重複を避けているようにみえた。

定線3上に認められたクラスター a-j の動物プランクトン群集の時空間的分布の推移をFig. 59に示す。これらのクラスターには時期的な分布の変遷が明瞭にみられ、それは *Pseudocalanus* spp.から始まって *A. longiremis* を経て *A. tumida* に至る優占分類群の消長とほぼ対応していた。すなわち、5月14日には岸寄りのStn. 13から沖側のStn. 16までの5-20 m層に *Pseudocalanus* spp.が最優占するクラスター e が広く分布し、上層の3 m層は *Pseudocalanus* spp.と *S. elegans* 卵が共に28%前後を占めるクラスター f に、さらにその上層の表面は *S. elegans* 卵が最優占するクラスター h に薄く覆われていた。6月3日には *Pseudocalanus* spp.の最優占するクラスター e および d が広く分布していた。この2クラスターのうちクラスター e は主にStn. 14より沖側に分布していたのに対し、クラスター d は岸寄りに分布していた。また、*A. longiremis* が最優占するクラスター c は、最も岸寄りのStn. 11の3 m層を除く全層と、Stn. 14からStn. 16の表面に分布していた。

6月25日には *A. tumida* が最優占するクラスター a, b および j は全標34本中の85%を占め、調査水域のほぼ全域に認められた。6月3日には広く分布していたクラスター e はわずかにStn. 15の20 m層にみられただけであった。また、最も沖合のStn. 16では、0-1 m層に *Fritillaria* sp.が85%を占めるクラスター i がみられた。7月8日にはクラスター b は消滅し、再びクラスター e が10 m以深層に出現した。その上層にはクラスター a および c が分布していたが、そのうちクラスター a はより岸寄りのStns. 11, 12 および 13 の3 m以浅に分布し、またクラスター c はStns. 11, 12 および 13 ではクラスター a の下層に、より沖合のStns. 14 および 15 では全層に分布していた。

考察 広尾沿岸域で春から初夏にかけてみられた動物プランクトン群集は、基本的にはカイアシ類の

Pseudocalanus spp., *Acartia tumida*および*A. longiremis*に代表されるが、詳細にみるとそれらの優占時期、分布域は微妙に異なっていることが観察された。すなわち、5月14日と6月3日には*Pseudocalanus* spp.を最優占種とする動物プランクトン群集がほぼ全域に分布し、加えて*Sagitta elegans*卵が沖合の0-1 m層にのみ優占していた。群集全体の個体数が最大となった6月24日には最優占種は*A. tumida*となり、その群集がほぼ全域を占め、加えて*Fritillaria* sp.が沖合の0-1 m層に局所的に出現した。7月18日には、*A. tumida*を最優占種とする群集の分布は岸寄りの上層に限定され、代わって*A. longiremis*群集が岸寄りの垂表層から沖合の0-5 m層で優占し、それ以深では*Pseudocalanus* spp.群集が再び優占した。

これらの動物プランクトン群集の、5,000 inds/m³を超える高密度域は全て水温躍層より上層の10 m以浅に形成されていた。夏季に動物プランクトン群集が水温躍層内に濃縮されることはすでに報告されていて(箕田・大沢1967; Magneson 1989; Atkinson et al. 1996), 水温躍層が動物プランクトンの鉛直移動を制限していることが暗示されている。事実, Pillar (1984) は、カイアシ類の分布が種類によって水温躍層の上下に分かれる現象を観察しているし、箕田・大沢(1967)は夏季のオホーツク海では*Pseudocalanus minutus*, *A. longiremis*, *O. similis*の日中下降が水温躍層で制限された結果、水温躍層内に音波散乱層(DSL)が形成されたと報告している。本研究中に広尾沿岸域で観察された躍層内の動物プランクトン高密度分布層の存在は箕田・大沢(1967)やMagneson(1989)の観察結果と似ているが、その成因が同じであったか否かは今回のデータだけでは判定はできない。しかし、いずれにしても広尾沿岸では動物プランクトンのピーク層が日中にも水温躍層下限よりも上層に形成されていたことは、海面付近の浅層を主な生息域とするさけ・ます類幼稚魚にとって有利な摂餌環境となっていることは疑いない。

広尾沿岸で優占した(占有率5%以上)カイアシ類の多くの種、すなわち*N. plumchrus*, *N. flemingeri*, *Pseudocalanus* spp., *A. tumida*および*A. longiremis*は冷水性種とされている(Brodskii 1950, 平川1984)。これに対し、暖水性種は*Corycaeus* sp.(平川1984)の1種に過ぎなかった。カイアシ類以外では、端脚類の*T. japonica*が冷水性種であり(Irie 1959), *Sagitta* eggsも*S. elegans*の卵であるとすれば冷水性種に含められる。この区分に従ってクラスター毎に冷水性種と暖水性種の構成を見れば、6月25日にみられた*Fritillaria* sp.が85%と圧倒的な割合を占めたクラスターiと、*Corycaeus* sp.の割合が比較的高いクラスターjを除く全てのクラスターで冷水性種が優占して

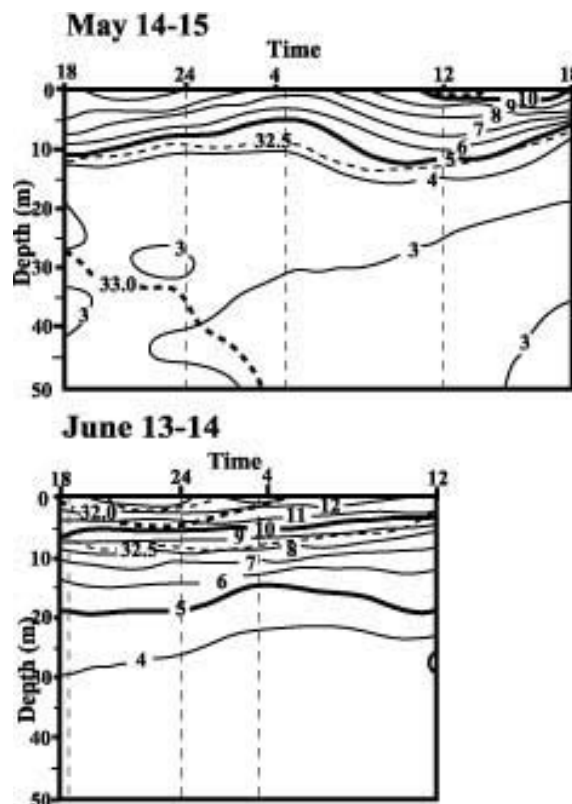


Fig. 60. Diel changes of vertical distributions of temperature and salinity at Stn. C in the coastal waters off Shizunai on 14-15 May and 13-14 June in 1991. Solid line: temperature; Broken line: salinity.

いた。すなわち、春季から初夏にかけて広尾沿岸に出現する動物プランクトンは、優占種に遷移がみられるものの、基本的には冷水性種によって構成されていたと言える。

広尾沿岸域でのサケ幼稚魚の放流時期は3月下旬から5月中旬に及んでいる(関・清水1996)。したがって、今回明らかになった広尾沿岸域における動物プランクトンの増大期である6月上旬は、放流してから半月~2ヶ月後に相当し、サケ幼稚魚にとって有利な餌料条件が確保されていると言えよう。また、水温躍層の発達とともに中層に高密度域を形成した*Pseudocalanus* spp.と*Fritillaria* sp.は、サケ幼稚魚が最も多量かつ高頻度利用したカテゴリー1の餌生物群に含まれた。すなわち、サケ幼稚魚がこれらの動物プランクトンを主要な餌として利用しているのは、これらの動物プランクトンが幼稚魚の分布水深内に高密度域を形成するからであると言える。

動物プランクトンの日周鉛直移動

水温、塩分の鉛直分布 静内沿岸で、動物プランクトン採集を行った1991年5月14日の日没時の表面水温は8℃台で、日出時には7℃まで低下し、その後

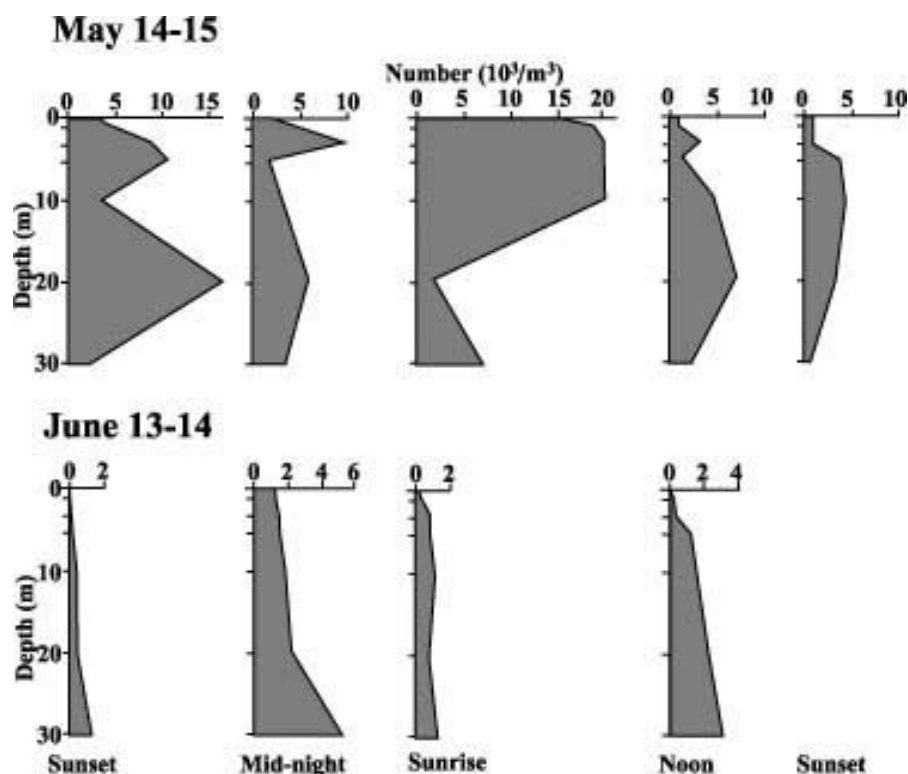


Fig. 61. Diel changes of vertical distributions of zooplankton abundance ($10^3/\text{m}^3$) at Stn. C in the coastal waters off Shikyu on 14-15 May and 13-14 June in 1991.

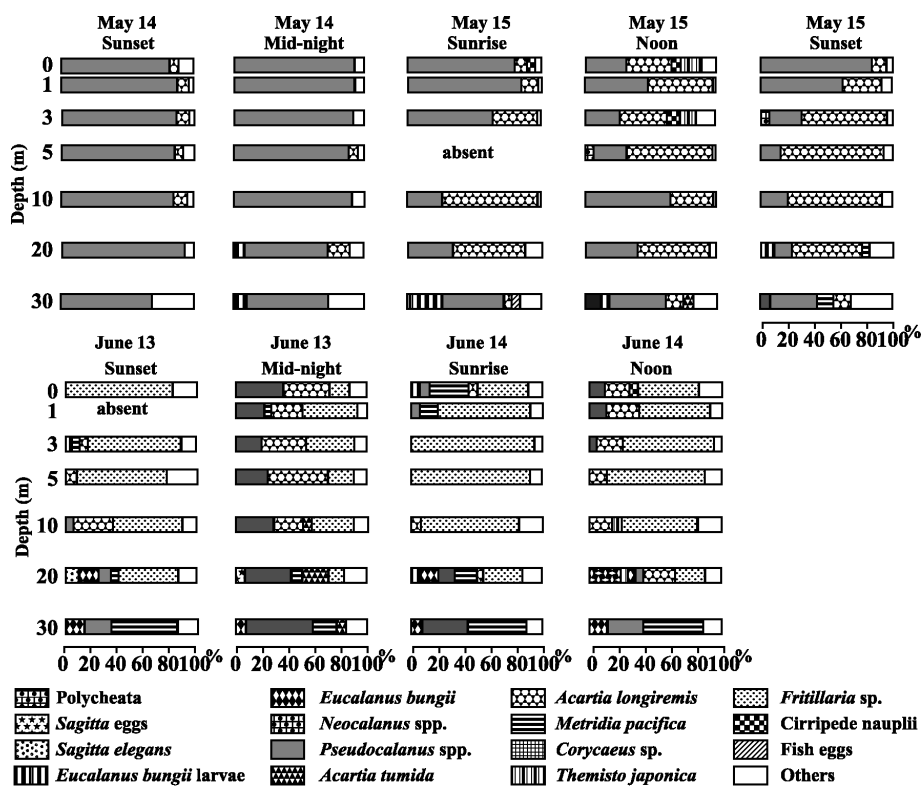


Fig. 62. Composition of zooplankton items at Stn. C in the coastal waters off Shizunai sampled at seven different layers and five times on 14-15 May and four times on 13-14 June in 1991.

再び10℃台に上昇した (Fig. 60). 水深10 m以浅に水温躍層が形成され, 10 m付近にみられた5℃等温線は5月15日の日出時と日没時は8 mまで上昇した. 塩分の鉛直分布の日変化は小さく, 最小値は15日正午の表面での32で, 10 m付近に32.5の等塩分線が水温4-5℃に沿うように形成された. 6月13-14日の表面水温は12-13℃台で, 5月よりも2-5℃程度上昇した. 水深10 mに7℃の等温線が形成され, 表面と10 mの水温差は5-6℃となり, 水温躍層は更に発達していた. 塩分の鉛直断面では8 m付近に32.5の等塩分線が形成されていた.

動物プランクトン群集の組成 動物プランクトンの個体数は採集時刻によって変動し, 最大値と最小値の比は4倍以上に達した. また, 時期的変動も大きく, 5月の値は6月の値の2-15倍に相当した. 5月14日の日没時に, 20 mには第1極大が, 5 mに第2極大が形成された. 第1極大は真夜中には3 mに上昇した. 日出時には5-10 m間で最大となり, 個体数は20,000 inds/m³を超えたが, 正午には20 mに降下した. 6月には第1極大は常に30 mにみられたが, 日没時の10 m, 真夜中の表面と3 m, 日出時の3 mおよび10 mにも小さな極大がみられた (Fig. 61).

5月と6月の各層で, 出現個体数の5%以上を占めた動物プランクトンの分類群は延べ21分類群であった (Fig. 62). ただし, 5月に優占したのは *Pseudocalanus* spp. か *A. longiremis* に限られていた. *Pseudocalanus*

spp. は5月14日の日没時と真夜中に全層で60%以上を占め, 15日の日出時には0, 1および3 m, 正午には10 m, 日没時には0および1 mでも優占していた. *A. longiremis* は, 15日の日出時以降に増加し, 日出時には10および20 m, 正午には5 m, 日没時には3-20 m層で, それぞれ60%以上を占めていた. すなわち, *Pseudocalanus* spp. は14日の真夜中まで優占し, *A. longiremis* は15日の日出時以降の3-20 m層で優占していた.

6月には表面から20 mまで *Fritillaria* sp. が大量に出現し, 13日の日没時には0-20 m層で, 14日の日出時および正午には0-10 m層で卓越していた. しかし, 真夜中には全層でプランクトン群集全体の個体数が増加し, 5 m以浅では *A. longiremis* が, 10 m以深では *Pseudocalanus* spp. が, それぞれ *Fritillaria* sp. を凌駕して最優占種となっていた. *M. pacifica* と *A. tumida* は常に採集最深層である30 m層に高密度に分布しており, そこでは *M. pacifica* の優占率は, 真夜中を除き50%以上であった.

主要動物プランクトン種の昼夜鉛直分布 動物プランクトン群集中で優占した *A. longiremis*, *Pseudocalanus* spp., *Neocalanus* spp., *M. pacifica*, *A. tumida*, *Eucalanus bungii*, *Fritillaria* sp. および *Evadne nordmanni* の個体数の昼夜の鉛直分布を Figs. 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69 および 70 に示す.

A. longiremis は, 5月には日没時と真夜中に, それ

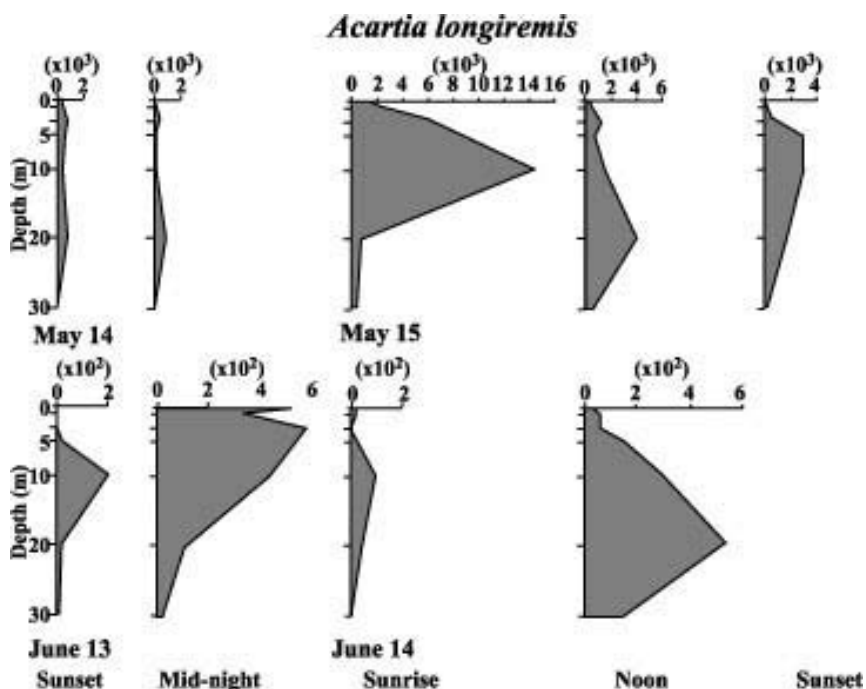


Fig. 63. Diel variation in the vertical distributions of *Acartia longiremis* abundance (ind/m³) at Stn. C in the coastal waters off Shizunai on 14-15 May and 13-14 June in 1991.

ぞれ3 mと20 mに極大を形成したが、その個体数は最大でも718 inds/m³であった。15日の日出時には10 mに極大を形成し、その個体数は14,000 inds/m³に上った。正午には20 mに第1極大を、3 mに第2極大を

形成した。15日の日没時には5 mに極大を形成したが、個体数は10 m層とほとんど変わらなかった。6月には日没時には極大が10 mに形成されたが、真夜中には分布層が上昇し、3 mに第1極大が、表面に第

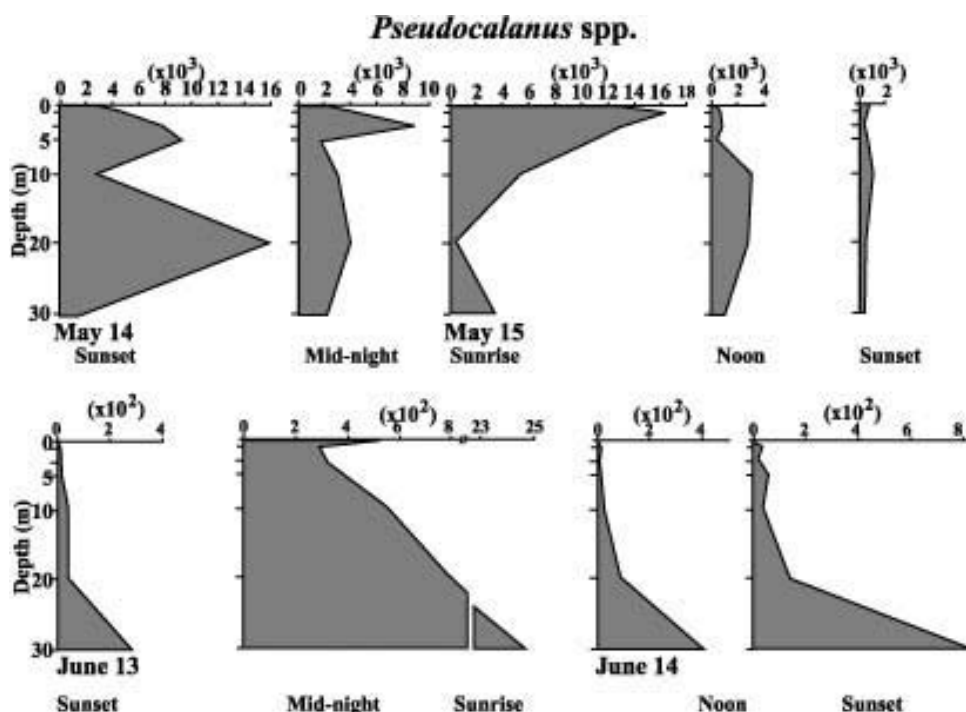


Fig. 64. Diel variation in the vertical distributions of *Pseudocalanus* spp. abundance (ind/m³) at Stn. C in the coastal waters off Shizunai on 14-15 May and 13-14 June in 1991.

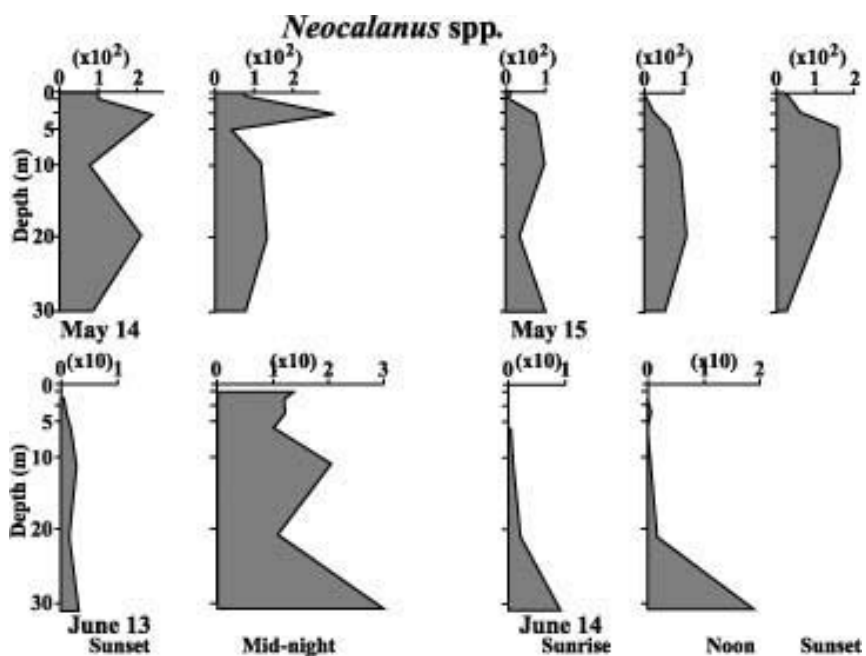


Fig. 65. Diel variation in the vertical distributions of *Neocalanus* spp. abundance (ind/m³) at Stn. C in the coastal waters off Shizunai on 14-15 May and 13-14 June in 1991.

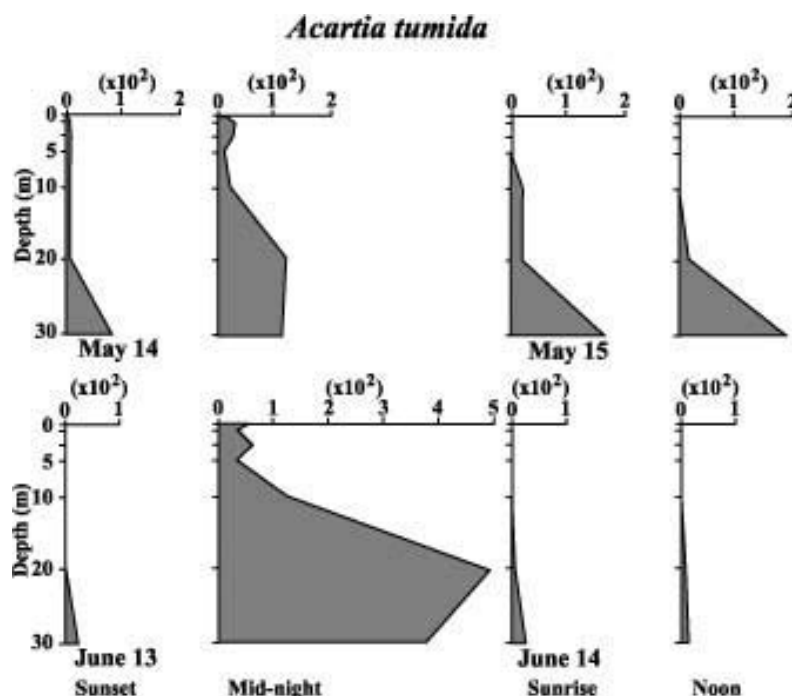


Fig. 66. Diel variation in the vertical distributions of *Acartia tumida* abundance (ind/m^3) at Stn. C in the coastal waters off Shizunai on 14-15 May and 13-14 June in 1991.

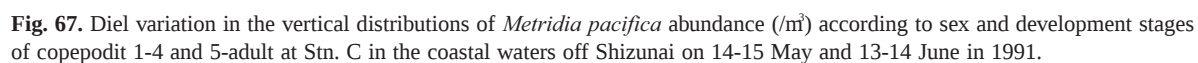
2極大が形成され、いずれの層でも個体数が500 inds/m^3 を超えていた。日出時には極大は10 mに形成されたが、正午には20 mまで降下した (Fig. 63)。出現したステージで優占していたのは、雌雄のコペポディト5期(C5)以上の個体で、5-6月を通じ76%以上を占めていた。特に5月には雄成体が卓越し、その鉛直分布パターンは *A. longiremis* 総個体数のパターンと類似していた ($r=0.99$)。また、雌のC5と成体の鉛直分布パターンは類似しており ($r>0.85$)、雄C5の分布パターンも日出時を除いて両者と類似していた。6月には常に雌雄の成体が優占していた。その他の、ステージの出現量は少なかったが、それらを含めた全ステージの鉛直分布パターンは常に同調していた ($r>0.83$)。

Pseudocalanus spp.は5月14日の日没時には20 mに第1極大を、5 mに第2極大を形成していた。第1極大は真夜中には1 mまで上昇し、その個体数は16,000 inds/m^3 を超えたが、正午には10 mに降下し、個体数は3,000 inds/m^3 まで減少していた。15日の日没時には個体数は全層で減少し、表面と10 mに極大を形成した。6月には採集最深層である30 mに常に最も多く、これに加えて第2極大が真夜中には表面に、正午には5 mに形成された (Fig. 64)。出現ステージでは、5月には雄C5が真夜中を除いて常に優占し、その鉛直分布は総個体数の分布と類似していた ($r=0.96$)。

Neocalanus spp.は5月には14日の日没時から15日

の日出時まで常に2つの極大を形成しており、そのうち第1極大は14日の日没時と真夜中には3 mに形成され、その個体数は250 inds/m^3 以上に達した。この第1極大は、日出時には10 mに、正午には20 mまで降下したが、15日の日没時には再び5 mに上昇した。また、第2極大は、15日の日中を除いて、20 mまたは30 mにみられた。6月には個体数が減少して最大でも17 inds/m^3 に過ぎなかった。採集最深層30 mにおける分布量は常に最大で、第2極大は日没時および真夜中に10 mに形成され、真夜中にはさらに表面に第3極大が形成された (Fig. 65)。5-6月を通じてコペポディト1-5期が出現したが、その中では常にC3までの若い個体が優占していた。

*Acartia tumida*の最大出現個体数は、5月には187 inds/m^3 であったが、6月には498 inds/m^3 に増加した。本種の分布の中心は常に下層にあり、真夜中には20 mまで上昇したことを除いて、常に採集最深層の30 mに最も多かった。最も浅い分布水深は時間とともに変動し、5月14日の日没時には1 m層まで上昇し、真夜中にはさらに表面まで上昇したが、この間1 mに第2極大が形成された。しかし、日出時と正午には分布最浅層の水深は、それぞれ10 mと20 mに下降した。6月には、日没時、日出時および正午には20 m以深だけに分布していたが、真夜中には表面まで上昇し、全個体数が大幅に増加した (Fig. 66)。5-6月を通じてC1から成体までの全ステージがみられた



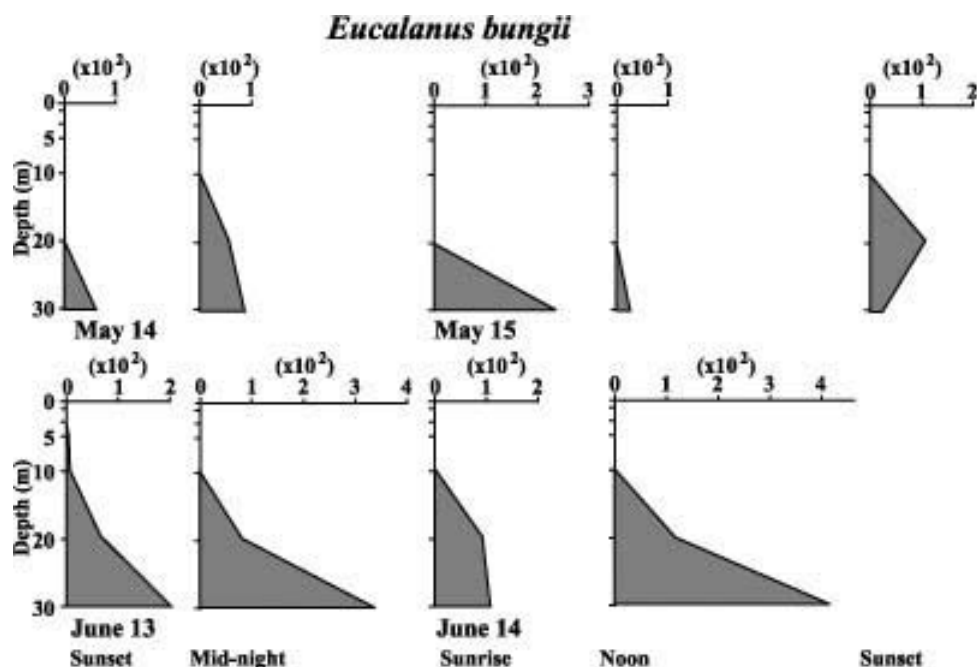


Fig. 68. Diel variation in the vertical distributions of *Eucalanus bungii* abundance (m^{-3}) at Stn. C in the coastal waters off Shizunai on 14-15 May and 13-14 June in 1991.

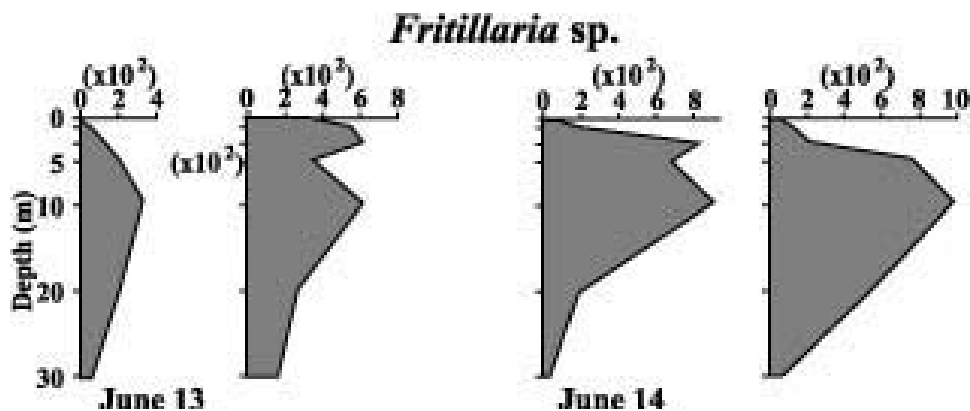


Fig. 69. Diel variation in the vertical distributions of *Fritillaria* sp. abundance (m^{-3}) at Stn. C in the coastal waters off Shizunai on 14-15 May and 13-14 June in 1991.

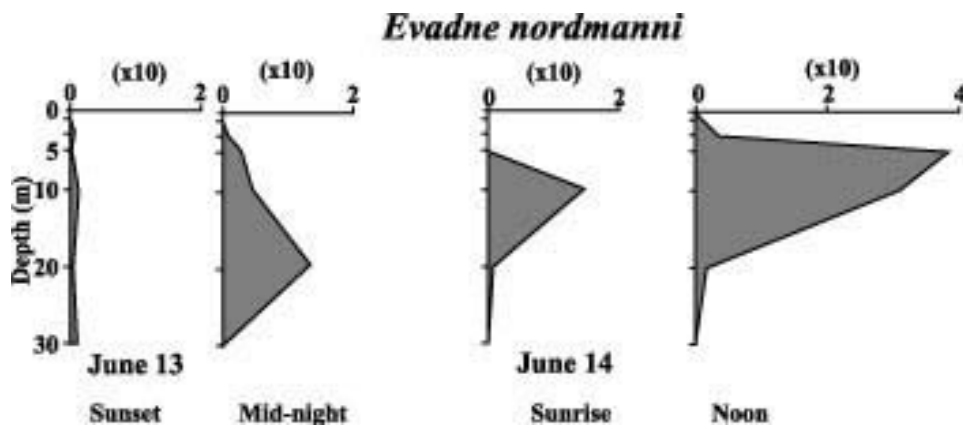


Fig. 70. Diel variation in the vertical distributions of *Evadne nordmanni* abundance (m^{-3}) at Stn. C in the coastal waters off Shizunai on 14-15 May and 13-14 June in 1991.

が、常に優占していたのは成体であった。

Metridia pacifica の全個体数とC1-C4までのいずれのステージも、5-6月を通じて常に採集最深層30 mに最も多かった。より発育段階の進んだC5と成体では、5月の真夜中には10 mに第1極大を形成した。しかし、日出時には全層から姿を消し、全く採集されなくなった。6月にはC5が真夜中に第2極大を3 mに形成したが、日出時に0-3 m間に残留していた個体はわずかであった。すなわち、*M. pacifica* のC5と成体のステージの個体の多くは、夜間には表面付近まで浮上するものの、日出以前に30 m以深まで降下したといえる。これに対して、若いC1-C4ステージの個体は常に30 mに最も多く、夜間でも表面付近まで浮上する個体は少なかった (Fig. 67)。このように、*M. pacifica* では、発育段階の進んだC5-成体の方が、若いステージC1-C4よりも顕著な日周鉛直移動をし、夜間には若いステージよりも浅い層に上昇する割合が高かった。この現象は、他の多くの種で観察されている、発育段階の進んだ個体が下層に分布するという鉛直分布パターンとは異なった、特徴的な分布パターンである。

Eucalanus bungii は5月および6月ともに、主に20 m以深に分布しており、5月15日の日没時に20 mに形成された一例を除き、常に30 mに最も多かった (Fig. 68)。優占したステージは、5月には成体であったが、6月にはC1-C3の若い個体になり、出現個体数が増加した。

Fritillaria sp. は6月だけ出現し、その最大出現個体数は971 inds/m²であった。真夜中と日出時には水深3 mと10 mに2つの極大を形成していたが、正午と日没時には10 mの極大1つになった (Fig. 69)。6月には、多くの動物プランクトン種の分布層は深くなり、採集最深層である30 mに最も多いという分布パターンを示したが、本種の分布の中心は常に10 m以浅にあった。

Evadne nordmanni は夏の沿岸性種として知られており、静内沿岸でも出現したのは6月だけであった。分布極大は、真夜中には20 mに形成され、日出時には10 m、正午には5 mまで上昇し、個体数も増加した (Fig. 70)。この夜間よりむしろ日中に浅い層に分布するという分布パターンは、他の種にはみられない特徴的なものであった。

考察 静内沿岸では、動物プランクトン現存量は、表面水温が8℃前後の5月中下旬にピークになるが (関・清水 未発表)、本研究でも、表面水温が13℃になった6月には動物プランクトン現存量は減少した。動物プランクトン群集中で総個体の5%以上を占めた21分類群のうち、9分類群 (*Sagitta elegans*, *Eucalanus bungii* larvae, *Eucalanus bungii*, *Neocalanus* spp.,

Pseudocalanus spp., *Acartia tumida*, *A. longiremis*, *Metridia pacifica*, *Themisto japonica*) は冷水性で、暖水性種は2分類群 (*Corycaeus* sp., *Fritillaria* sp.) に過ぎなかった。これらのうち、5月には *Pseudocalanus* spp. と *A. longiremis* が優占したが、6月には *Pseudocalanus* spp. の優占率は低下し、代わって20 m以浅では *A. longiremis* と *Fritillaria* sp. が優占し、30 mでは *M. pacifica* が優占した。すなわち、この海域では、春から初夏にかけて起こる動物プランクトン現存量と鉛直分布の変動は、*Pseudocalanus* spp., *A. longiremis*, *M. pacifica* および *Fritillaria* sp. の4分類群の分布生態によって決定されていたと言える。これらの種を含め、ほとんど全ての動物プランクトンは、夜間は上層へ、昼間は下層へ向かう明らかな日周鉛直移動を行っていたが、その移動は、全動物プランクトン現存量が多かった5月には、より顕著であった。水柱当たりの個体数密度は採集時間により変動したが、その個体数の変動には採集時刻による一定の傾向は認められず、5月には最大値は日出時に、6月には真夜中にみられた。

動物プランクトンの鉛直分布の極大は水温躍層付近に形成され易く、時には濃密な分布層を形成して音波散乱層 (DSL) の原因となる (Magnesen 1989; Atkinson et al. 1996)。その理由として、カイアシ類の鉛直移動が水温躍層によって制限されることが指摘されているが (Pillar 1984)、種によって受ける制限の強さが異なっていることも明らかになっている。例えば、*N. plumchrus* のステージC1-C5は塩分躍層の影響を受けるものの (Mackas and Louttit 1988)、水温が異なる下層から表面まで分布すること (Fulton 1973)、*M. pacifica* の若い個体も、14℃以下の範囲ならば水温躍層の影響を受けることはない (Batchelder 1985) と報告されている。また、動物プランクトンの分布密度とそれらの餌の量とは密接に関係し、植食性が強いカイアシ類である *Calanus sinicus* (Morioka et al. 1991) や *Pseudocalanus minutus* と *P. newmani* (山口・志賀 1997) が高密度に分布する水温躍層付近は、普通クロロフィルa極大層を形成している。さらに、クロロフィルa極大層に集中分布したオキアミ類がDSLの原因であった例も知られている (Sameoto 1976)。本研究海域では、5月には10 m以浅に水温躍層が形成され、6月にはさらに発達し、クロロフィルa濃度は、5月と6月ともに採集時間を通じて水温躍層下部の10 mで最大であった (清水・関 未発表)。しかし、動物プランクトン総個体数の極大は、5月には常に10 m以浅に形成され、6月にも日没時から日出時にかけては10 m以浅に形成された。分類群別にみても、常に10 mに極大を形成していた *Fritillaria* sp. を除き、10 mに極大層を形成した分類群はほとんどみられなかった。このことは、

本研究海域においては、動物プランクトンの分布極大はクロロフィルaの極大層と関連していなかったことを示していると理解できる。

暖水性の *Fritillaria* sp. と *E. nordmanni* は、表面水温が上昇した6月に出現し、日中は10 m以浅に極大を形成したが、動物プランクトン群集に占める割合は極めて低かった。*Fritillaria* は、北海道の太平洋沿岸のエリモ岬以東海域では、6月下旬に増加し(志賀1990)、噴火湾でも6月中旬に10 m以浅に多いことが知られている(Shiga 1985)。本研究でも、1986年6月下旬には広尾沿岸の広い水域で卓越した。また、*E. nordmanni* が石狩湾では6月以降に表層から20 m層にかけて卓越し、サケ幼稚魚に餌として高頻度利用されていることが知られている(関ら1982)。本研究でも、*E. nordmanni* が6月以降に表面水温が上昇したときに分布密度が高くなり、その極大が日中にも表面近くに形成されることが明らかになった。以上のことが理由となって、この2種が、表層付近を主な遊泳層としているサケ幼稚魚に良く利用されていたものと考えられる。

一方、冷水性の動物プランクトンである *E. bungii*, *Neocalanus* spp., *Pseudocalanus* spp., *A. tumida* および *A. longiremis* もサケ幼稚魚の主要な餌として利用されていた。5月にはこれらの多くは複数の深度層に分布極大を形成しており、そのうち第一極大は10 m以浅に形成されていることが多く、サケ幼稚魚の主な遊泳層とされている3 m以浅(Moulton 1997)に極大を形成していた例もあった。しかし、6月には、*A. longiremis* 以外のほとんどの分類群は、採集最深層である30 mに最も多く、真の分布極大層は30 m以深にあったことをうかがわせる。これらの種が3 mより浅層に上昇するのはほぼ夜間に限られていたので、日中に視認した餌を摂食するサケ幼稚魚にとっての餌環境は、6月には急激に悪化したと言える。

動物プランクトンの日周移動のパターンは種類や発育ステージによって異なり、例えば、*Calanus pacificus* は日没前から海表面に浮上し、日出後も表面に残っているのに対し、*Metridia* は日没後に海表面に上昇し日出前に降下する(Dagg et al. 1989)。サケ幼稚魚は日出直後と日没時に摂餌のピークを持つ(Karpenko and Nikoraeva 1989)ので、常に上層に分布している *Fritillaria* sp. と *E. nordmanni* などと、*C. pacificus* のように、まだ明るい夕方に上層まで移動し、夜が明けて明るくなってもまだ表層にいる *Neocalanus* 属の種 (*pacificus*, *plumchrus* および *fre-migeri*) は餌として利用し易く、常に下層に分布する *E. bungii* や暗くなってから表面に上昇する *M. pacifica*, *A. tumida*, *A. longiremis* および6月に出現した *Pseudocalanus* spp. のような行動タイプの種は利用し難いと考えられる。しかし、実際には、*M.*

pacifica の雌雄の成体が1988年6月2日に静内沿岸の最も岸寄りの定点で、*A. tumida* が1986年5月14-15日に広尾沿岸で *E. bungii* が1988年5月10日および30日に敷生沿岸で餌として利用されていた。1987-88年には静内沿岸における、サケ幼稚魚の分布域は、6月中旬以降には沖合まで拡大したものの、上記の調査時には依然として距岸1.8 km以内の水深の浅い定点に集中していた。それにも拘わらず、サケ幼稚魚の胃内容物には下層に分布していたはずの動物プランクトンが認められた。このことは、岸寄りの水域の表層に、下層に分布しているはずの種が持ち上げられたメカニズムがあることを暗示している。

陸水の影響が絶えず及んでいるような沿岸域では、表面水の塩分は低下して下層水とは混合し難くなる。それが陸水の補給を受けることによって沖側へと流れ出るため、その補流として沖側の下層水が岸寄りに移動してきて上昇することになる。この現象は河口循環(Estuarine circulation)と呼ばれていて、大河川の河口だけでなく、陸水の影響下にある沿岸域では一般的に知られている現象である。また、陸から海に向かって風が吹き続けることにより沖出しの吹送流や離岸流がEpisodicに発生し、それによって誘引される沿岸湧昇流(George 1981; 大谷・出口 1981; 1983, 大谷 1986; 宇野木 1993)によって、沖側の底層水が岸寄りに移動する。これらの要因によって移動する底層水が下層に分布している動物プランクトンを岸寄りの表層へと移送している可能性が高い。また、浅い海域では強い風力時に発生する海水の鉛直混合によっても、下層に分布していた動物プランクトンが表層にもたされることがある(Gómez-Erache et al. 2000)。これらの物理的な過程が、ごく沿岸部でもサケ幼稚魚が高い分布密度を保つことを可能にしていると考えられる。

動物プランクトンの水平分布と変動

調査水域における水温・塩分の鉛直構造 本研究ではサケ幼稚魚の餌環境の詳細を明らかにするために、沿岸域において3 m層水中の動物プランクトンの水平微細分布を航走ポンプ連続採水により調査した。3 m層を採水したのは、沿岸域におけるサケ幼稚魚の主分布水深および摂食水深が0-3 m層である(入江1990)という知見に基づく。本章ではこの3 m層が本研究水域中でどういう深度であったかを示すために、まず、水温塩分の鉛直分布について述べることにする。

静内沿岸のStn. Aにおける水温の鉛直分布の経時変化をFig. 71に示す。Stn. Aの水温は、3月28日には表面の20℃から5 m層まで緩やかに低下し、5 m以深では1.4℃とほぼ一定であった。4月19日には50 mまで2℃台でほとんど鉛直変化はみられなかった。5月15

日には、表面水温が6℃台に上昇し、水深17 mまでゆるやかに低下する間に水温躍層が形成され始めていた。5月29日には、表面水温が9℃に上昇し、4.9℃の水深7 mとの間に明瞭な水温躍層が形成されていた。12 m以深から水温が再び上昇して19 mで6.2℃に達したのち、20 mで5.1℃に低下したことを除いて、深層に向かってゆるやかに低下していた。6月12日には、水温の鉛直分布が複雑に変動した。すなわち、表面水温は13℃台で5月29日より4℃以上上昇した。水深5 m付近に水温躍層が形成され、8 mから13 mの間で再び上昇して12℃に達し、15 m層で急激に低下し、20 m層では再び8.7℃まで上昇し、それ以深ではゆるやかに下降した。

塩分は調査期間を通じて31.6-33.0の範囲で変動した。4月19日には0-28 mの間全体で32.8前後でありほとんど変動していなかったが、30 m付近に不規則な変動がみられた。5月15日には表面塩分は31.6であったが、これは調査期間を通じて最も低い値であった。塩分は水深とともに緩やかに上昇し、40 mで32.8となった。5月29日の表面塩分は32.2であったが、15 mで33に上昇した。6月12日の塩分の鉛直分布は水温の分布とほぼ連動しており、水温が低下した層では塩分も低下し、上昇した層では塩分も上昇し、5 m付近と16 m付近の2層に塩分躍層が形成されていた。以上のことは、この水域における水塊は単一ではなく、低塩分で冬期は低温であった沿岸水中に、低温低塩分の沿岸親潮系と高温高塩分の津軽暖

流系の水塊が変質しながら層別に侵入していることを示していよう。

採集線上の水温および塩分の水平分布 連続ポンプ採集を行った各採集線における採水深度3 m層の水温および塩分の水平分布をFig. 72に示す。採水層における水温は、3月28日には採集線LAでは、岸から沖まで1.4-1.5℃でほとんど変化していなかった。4月19日には採集線L1で3℃台後半まで上昇したが、採集線L2およびL3ではやや低く2℃台後半から3℃台前半であった。いずれの採集線でも、同一採集線上の採水点間の水温変動は小さく、最大でも0.5℃に過ぎなかった。5月15日には、岸側と沖側の採集線で水温のレベルが異なり、岸側の採集線L1およびL2では6℃前後と高かったのに対し、最も沖側の採集線L3では3℃と低かった。しかし、いずれの採集線でも採水点間の変動幅は小さかった。5月29日の3 m層水温は、採集線L1では5月15日に比較して約1℃低下して4.7℃であったのに対し、沖側の採集線L2およびL3では5月15日より上昇し、特に採集線L3では5℃以上上昇していた。また、採集線L3では採水点間の水温変動が大きく、明瞭な3つのピークが観察された。6月12日には、3 m層水温は全採集線で10℃を超え、5月29日と同様に、岸側より沖側で高く採集線L3では航走採水終了点付近で13℃を超える水温が記録された。採水点間の変動は、採集線L1上では0.3℃と小さかったが、沖側の定線ではやや大きかった。6月24

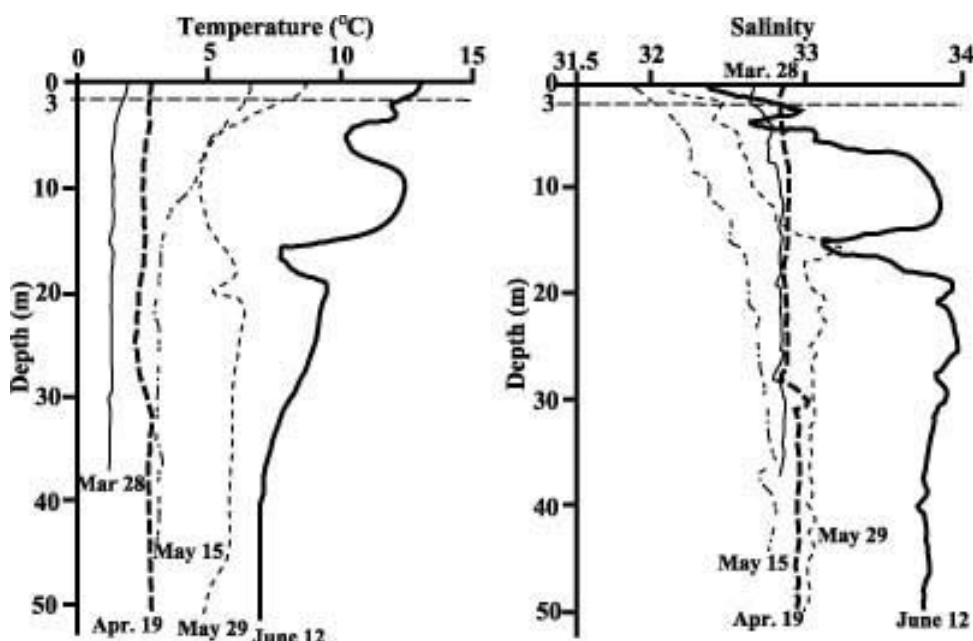


Fig. 71. Temporal changes of vertical profiles of water temperature (A) and salinity (B) at Stn. A in the coastal waters off Shizunai from 28 March to 12 June in 1990. Thin solid line: 28 March; Bold broken line: 19 April; Chain line: 15 May; Thin broken line: 29 May; Bold solid line: 12 June.

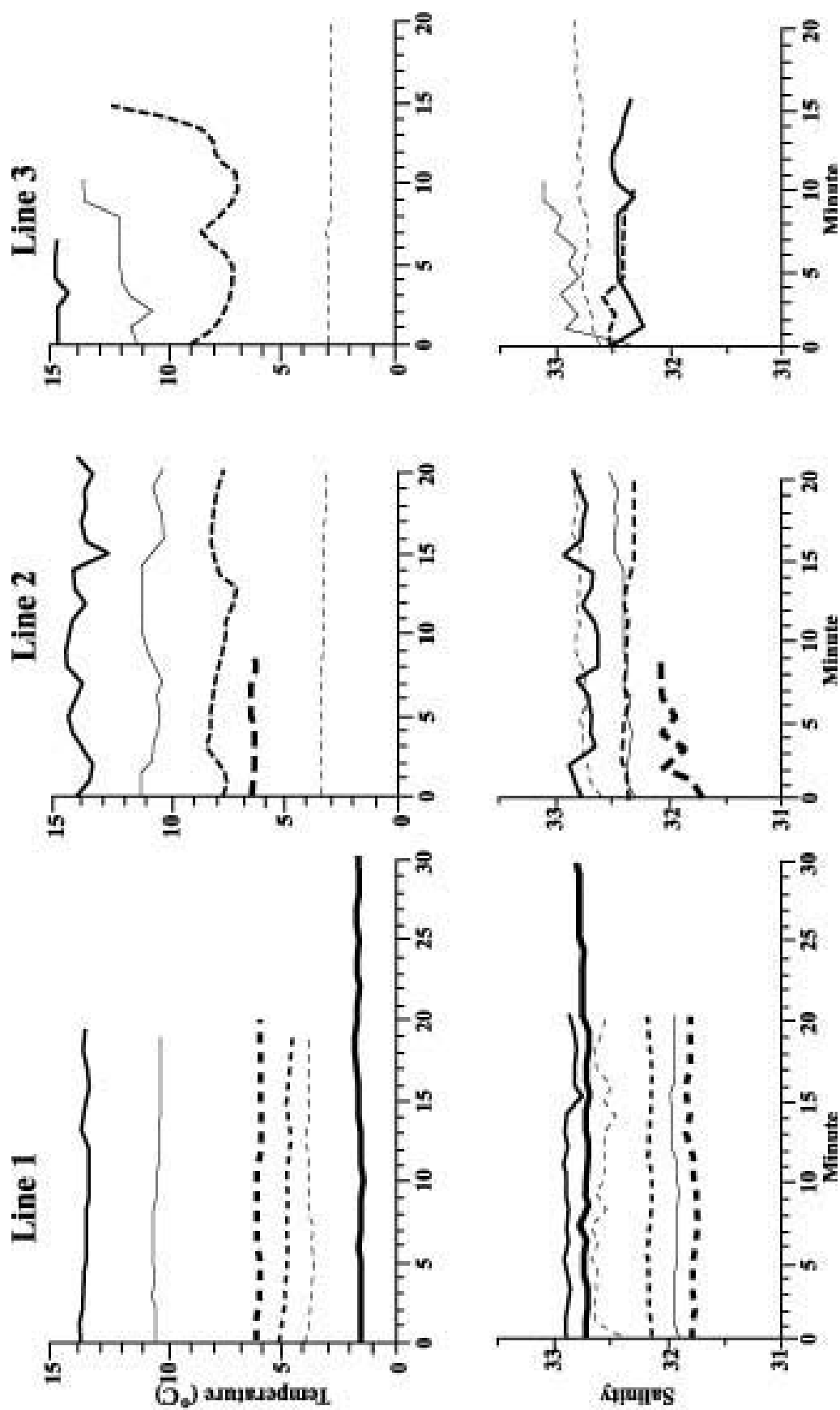


Fig. 72. Frequencies of water temperature (°C) and salinity at three m deep along observation lines in the coastal waters off Shizunai from 28 March to 24 June in 1990. Bold solid line: 28 March; Thin broken line: 19 April; Bold broken line: 12 June; Middle broken line: 29 May; Middle solid line: 24 June.

日には、3 m層水温は岸側の採集線L1でも13℃を超え、沖側の採集線L3上の採水点4では15℃に達した。採水点間の変動は、6月12日と同様に、採集線L1で小さく採集線L2およびL3で大きかった。

3 m層における塩分は、31台と低かった5月15日を除き、全体に32半ばから33の間で変動し、採水点間および時期的な変化は小さかった。5月15日には採

集線L1では調査期間中の最低値が記録され、全採水点で31.8であった。採集線L2では航走採水開始点における31.7から、終了点における32までわずかに上昇した。5月29日の採集線L1では、塩分は採水点間でほとんど変動せず32.1とほぼ一定であった。採集線L2およびL3では3 m層塩分は32.3-32.4に上昇したが、採水点間の変動はほとんどみられなかった。6月

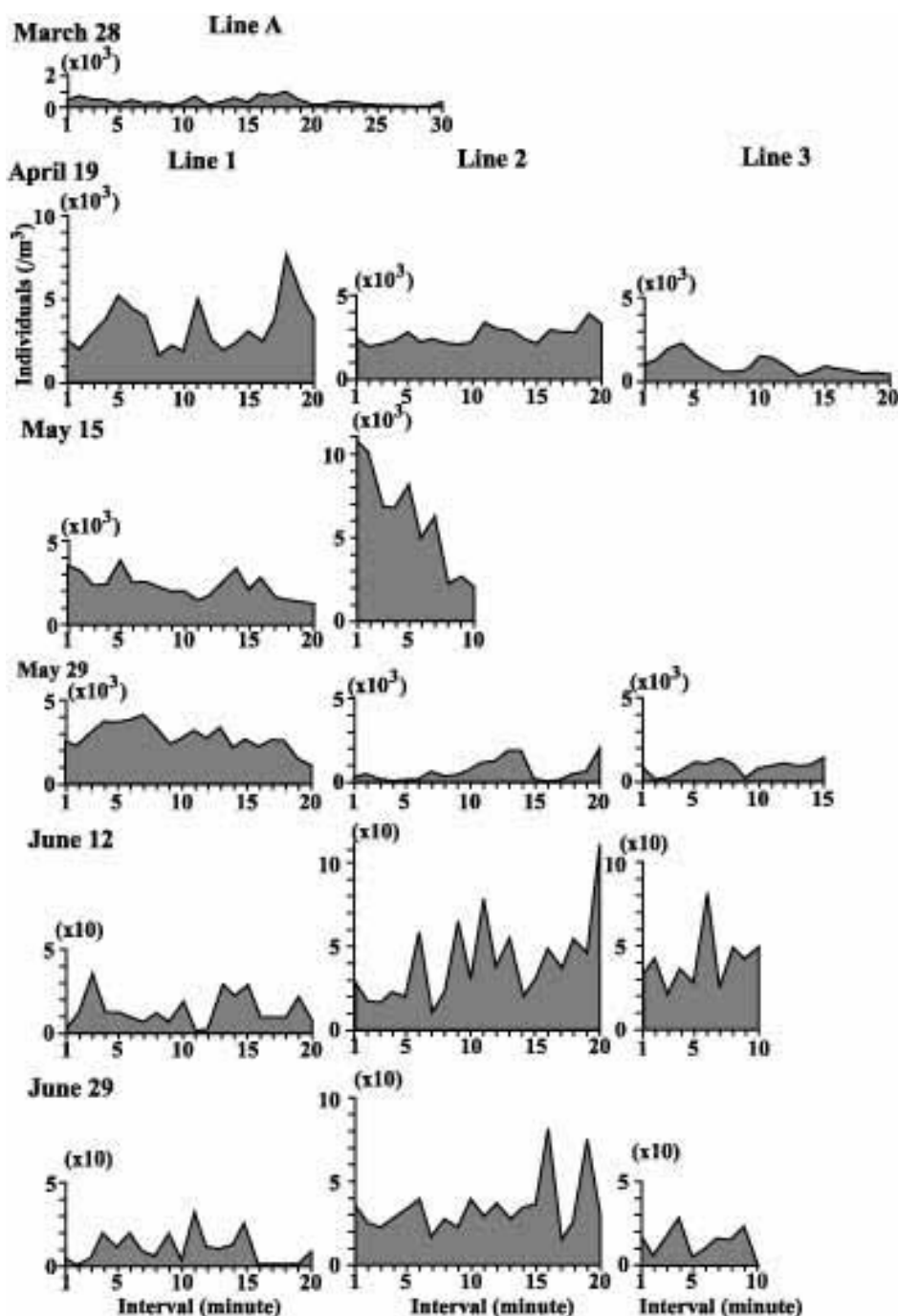


Fig. 73. Frequencies of zooplankton abundance ($/m^3$) at three meter deep along observation lines in the coastal waters off Shizunai from 28 March to 24 June in 1990.

12日には、塩分は岸寄りの採集線で低く沖側の採集線で高いという傾斜がみられた。6月24日には、3 m 層塩分の採水点間の変動は岸側の採集線L1で小さく、沖側の採集線になるに従って変動幅が大きくなっていた。

動物プランクトン群集の出現個体数の経時変化 連続航走採集を行った日別に、各採集線の測点毎の動物プランクトンの分布密度と、採集線毎の平均個体数をFig. 73に示す。3月28日に採集を行った採集線LAでは、動物プランクトンの平均個体数は364 inds/m³と少なく採水点間の変動も少なかった。4月19日には平均個体数は全採集線で増大し、特に採集線L1およびL2ではともに3,000 inds/m³を超え、それぞれ3,405 inds/m³と3,033 inds/m³となった。しかし、採集線L3では平均個体数が1,106 inds/m³で、前2線での値の約30%に過ぎなかった。採水点間の個体数の変動は採集線L1上で大きく、最大と最小との間で4.5倍の開きが見られたが、採集線L2およびL3ではそれぞれ1.9倍と2.5倍と小さかった。5月15日には、採集線L2で平均個体数が6,000 inds/m³を超えて調査期間中の最大値となり、採水点間の変動も大きく、採水開始点では10,000 inds/m³を超えたが、航走するに従って減少し、最後の採水点10では2,081 inds/m³へと減少した。5月29日には全採集線で平均個体数が減少し、特に沖側の採集線L2およびL3では、5月15日の15%以下にまで低下し、それぞれ733 inds/m³および978 inds/m³となった。6月12日以降には、動物プランクトンが全く採集されなかった採水点もみられるように

なり、平均個体数はさらに減少した。このときの平均個体数は、最多の採集線L2でも36 inds/m³で、最少の採集線L1では12 inds/m³に過ぎなかった。6月24日にも同様に少なく、採集線L1, L2およびL3における平均個体数は、それぞれ10 inds/m³, 36 inds/m³および15 inds/m³で、平均個体数が最も多かった5月15日の採集線L2における平均値の0.16-0.59%に過ぎなかった。

主要分類群の出現個体数の経時変化 3月28日から6月24日までにわたって5回行った連続ポンプ採集結果を日別に、各採集線における平均値で5%以上を占めた分類群をTable 27に示す。該当する動物プランクトンは調査期間中に延べ15分類群を数え、その分類群数は6月12日および6月24日に採集した採集線L1で7分類群と最も多く、次いで5月29日に採集した採集線L2の6分類群で、その後時期が遅くなるに従って増加した。

優占したのは *Acartia longiremis* で、その割合は、6月24日には採集線L1で7%であった例を除き常に25%以上を占め、最大で88%に達した。*A. longiremis* 以外で優占した主な分類群は、*Neocalanus* spp., *Eucalanus bungii*, *Pseudocalanus* spp., *Eurytemora herdmanni*, *Acartia tumida*, *Themisto japonica* および *Eucalanus bungii* nauplii であった。このうち *Pseudocalanus* spp. は、4月19日および5月15日には *A. longiremis* に次いで多く、*E. bungii* は5月29日に採集線L1に多く出現した。

Table 27. Composition of zooplankton items occupied over five percent of numbers at three difference sampling lines at Shizunai coastal waters from 28 March to 24 June in 1990.

Items	Date															
	Mar. 28	April 19				May 15		May 29			June 12			June 24		
	LA	L1	L2	L3	L1	L2	L1	L2	L3	L1	L2	L3	L1	L2	L3	
<i>Evadne nordmanni</i>												32.4	5.4			
Polycheata											8.3		16.9			
<i>Eucalanus bungii</i>							24.7				9.5					
<i>Pseudocalanus</i> spp.	8.7		22.9	10.1		7.4	13.5				5.0		8.5			
<i>Eurytemora herdmanni</i>	5.0								7.1				5.6			
<i>Acartia longiremis</i>	67.7	88.2	52.2	57.6	68.1	88.1	54.7	48.5	46.5	26.2	32.8	37.7	7.0	45.0	42.0	
<i>Acartia tumida</i>	6.4		11.8													
<i>Corycaeus</i> sp.								12.1			5.7			9.5		
<i>Microsetella</i> sp.								6.5								
Copepod nauplii								8.5	7.4	14.3	15.7	18.0		14.5	12.0	
Cirripede nauplii								7.2	11.9			6.6	7.0		6.0	
<i>Themisto japonica</i>								6.4	18.7				5.6	5.4	8.0	
<i>Fritillaria</i> sp.			10.3								6.0	25.1	17.2			
<i>Ammodytis personatus</i>			10.5													
Others	12.3	11.8	13.1	11.5	24.1	4.5	7.1	10.8	15.5	23.6	26.4	14.8	17.0	20.2	22.0	

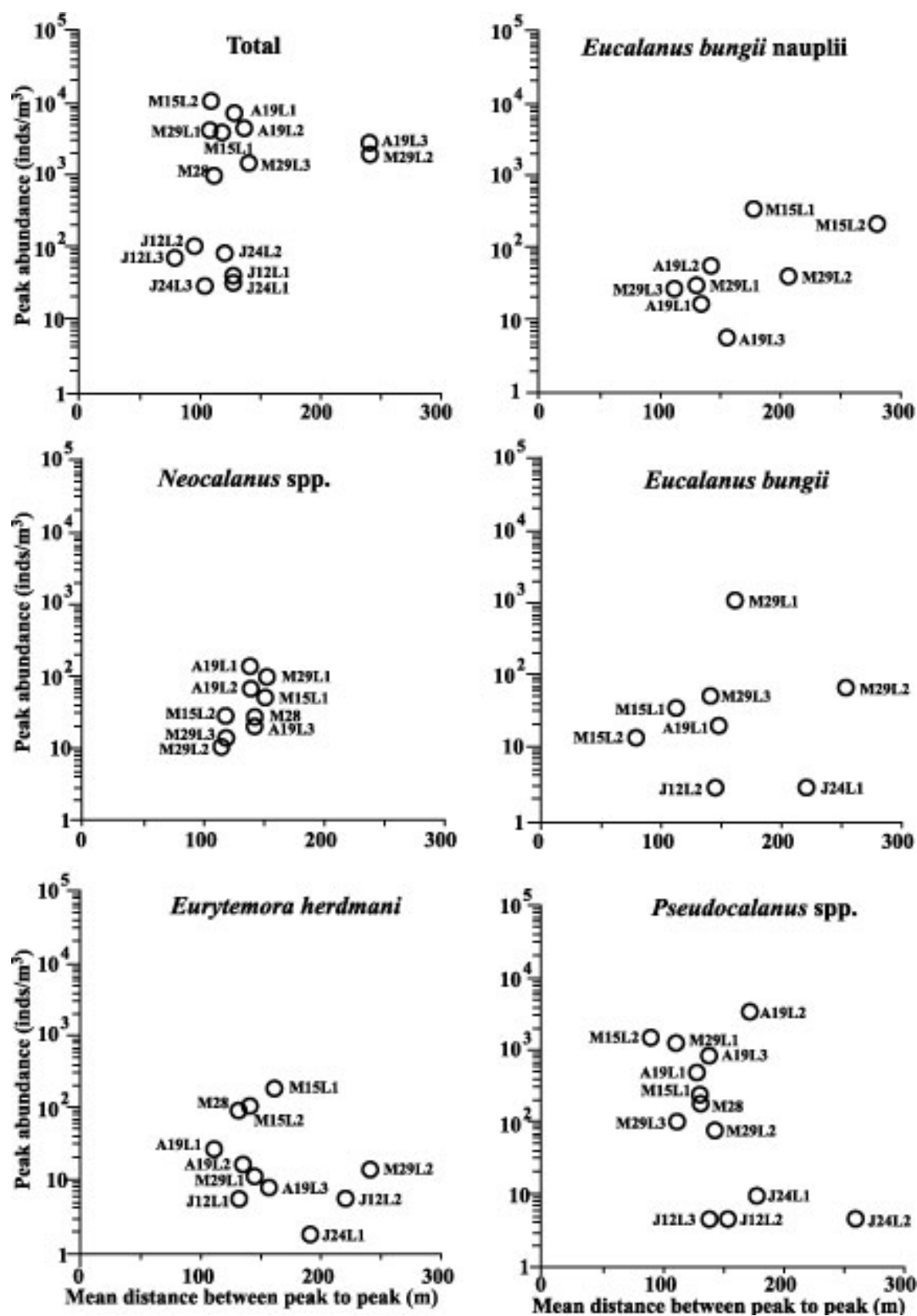


Fig. 74. Relationship of mean distance from peak to peak of zooplankton abundance and maximum number of zooplankton of total number in nine dominant items and others at observation lines in the coastal waters off Shizunai from 28 March to 24 June in 1990 (to be continued).

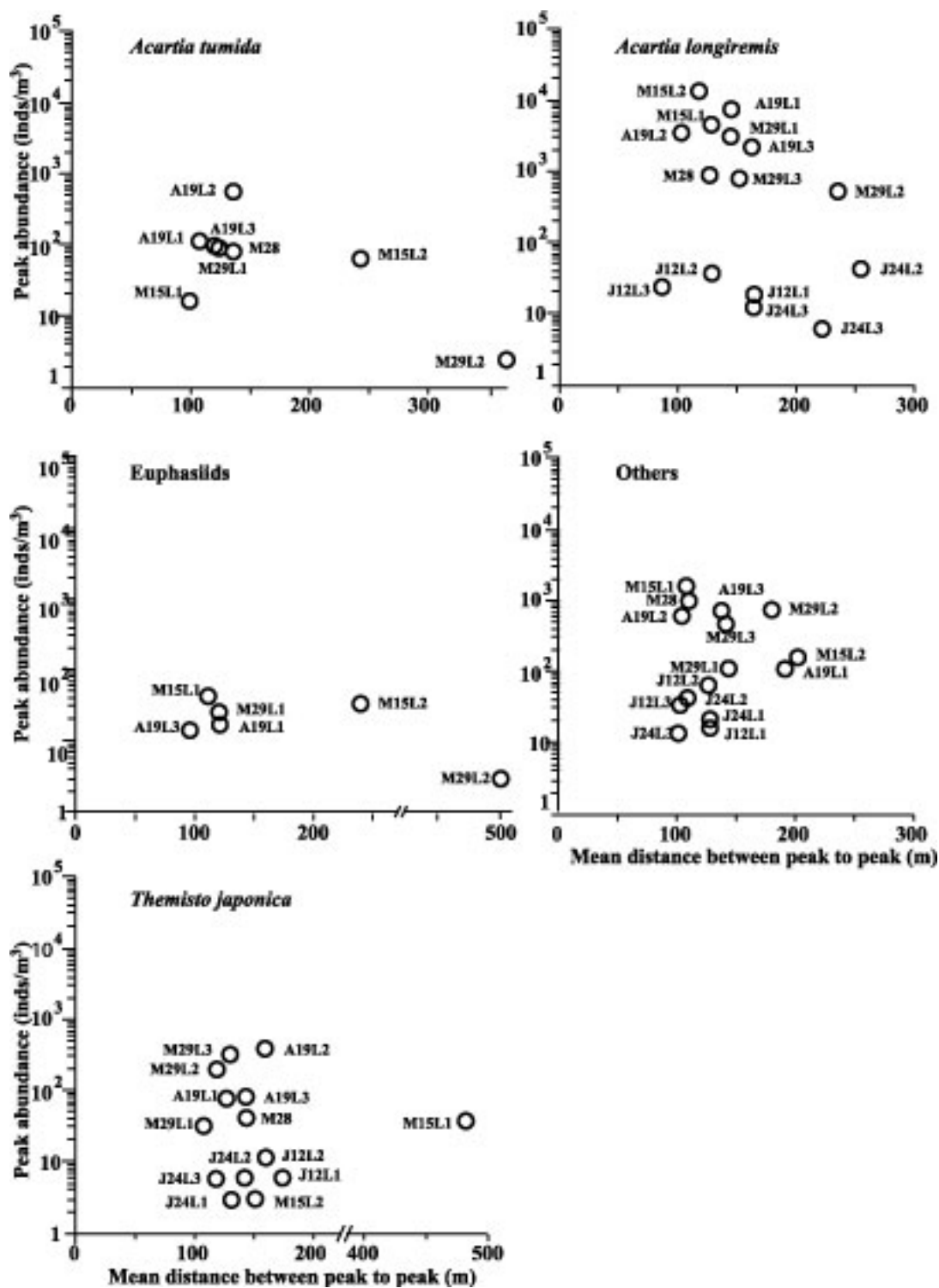


Fig. 74. (continued)

動物プランクトン群集の水平分布変動 同一採集線上の採水間の出現個体数の変動は、動物プランクトン分類群毎に異なっていた。標本全体と主要な分類群毎に各採集線上の水平分布図を描き、そこに現れた個体数のピーク間の平均距離を求め、それと各ピークにおける個体数との関係を示したのがFig. 74である。ピーク間の平均距離は、標本全体では、4月19日に採集した採集線L3および5月29日に採集したL2での240 mという大きな値が得られたことを除き、全体に80-140 mの範囲にあった。分類群毎のピーク間の平均距離は *Neocalanus* spp. *E. bungii* nauplii & copepodit, *A. longiremis*, *A. tumida*, *Pseudocalanus* spp., オキアミ幼生, *T. japonica* および *Fritillaria* sp. では、106例中69%に当たる73例が150 m以内で、300 mを超えたのは5月29日に採集した採集線L2における *A. tumida*, オキアミ幼生および *T. japonica* に限られていた。

動物プランクトン総個体数と、出現個体数が最も多かった *A. longiremis* について、各採集線上の最大値と最小値の比をTable 28に示す。6月12日の採集線L1, 6月24日の採集線L1およびL2の3採集線では動物プランクトンが全く採集されなかった採水点があったため、この日は数字上無限大になる。これらの例外的な数字を除くと、総個体数でみた比は3月28日に採集した採集線LAおよび5月29日に採集した採集線L2では30倍を超え、比が最も小さかった4月19日も1.9倍であった。*A. longiremis* でみた比は、5月29日には採集線L2上で88倍に達し、最小値は4月19日に採集線L2で観察された2.5倍であった。Kawamura (1990) は300 inds/m³程度をカイアシ類の集群状態の最低密度と見なしているが、静内沿岸では4月19日、5

月15日および5月29日に採集線L1上の全測点で300 inds/m³を超えていた。

採集日毎に各採集線に出現した分類群間で、ピークの形成位置についてその分布域の重なり度指数 (C_{δ}) の頻度分布をFig. 75に示す。5月29日までは全ての採集線上で重なり度指数が高く、 C_{δ} の値が0.5以上の割合が50%以上を占めた。しかし、重なり度指数は6月12日以降には低下し、 C_{δ} が0.5以上の割合は50%以下となり、6月24日には採集線L3では14%まで減少した。

出現頻度の高かった9分類群について、相互の重なり度指数によってクラスター分析して得られた樹状図をFig. 76に示す。分析を行った9分類群の中で *Neocalanus* spp. と *A. longiremis* が最も重なり度指数が高く、この2分類群は *Pseudocalanus* spp. とともに重なり度が高かった。したがって、この3分類群は同所的に分布のピークを形成することが多いと言える。これらに対して、*T. japonica* と *Fritillaria* sp. はいずれの分類群との間でも重なり度指数が低く、独自の分布様式を有していたことが理解される。また、*E. bungii* は成体とそのノウブリウス期との間の重なり度指数が比較的低く、发育ステージによって分布様式が異なっていたと言える。

動物プランクトンのパッチに関する考察 本調査期域のStn. Aにおける水温、塩分の鉛直分布の経時変化を観察した。その結果この水域では異なる性質の水塊の層状構造が形成され、極めて複雑な海洋構造を呈すること、それが時期によって変化することが明らかになった。しかし、連続採水を行った水深3 m層では、時期が進むに従って徐々に暖水の影響

Table 28. Ratio of maximum to minimum and maximum to mean of total numbers of zooplankton and dominated species of *Acartia longiremis* at three sampling lines in the coastal waters off Shizunai coastal waters from 28 March to 24 June in 1988. Asterisks indicate that minimum number were zero at Line 1 on 12 June and Line 1 and Line 3 on 24 June.

	Date	Ratio of maximum to minimum number			Ratio of maximum to mean number		
		Line 1	Line 2	Line 3	Line 1	Line 2	Line 3
Total	March 28	30.5	-	-	3.4	-	-
	April 19	4.5	1.9	5.1	2.2	1.5	2.3
	May 15	3.2	5.2	-	1.7	1.8	-
	May 29	3.5	30.2	8.9	1.4	2.9	1.6
	June 12	*	11.3	5.0	2.6	2.8	2.0
	June 24	*	5.8	*	3.1	2.4	2.0
<i>Acartia longiremis</i>	March 28	17.9	-	-	3.0	-	-
	April 18	5.0	2.5	7.2	2.4	1.5	2.5
	May 15	3.6	5.9	-	1.8	1.9	-
	May 29	4.0	88.3	9.0	1.5	2.9	1.6
	June 12	*	10.0	4.2	4.5	2.5	2.2
	June 24	*	7.0	*	8.0	2.6	1.9

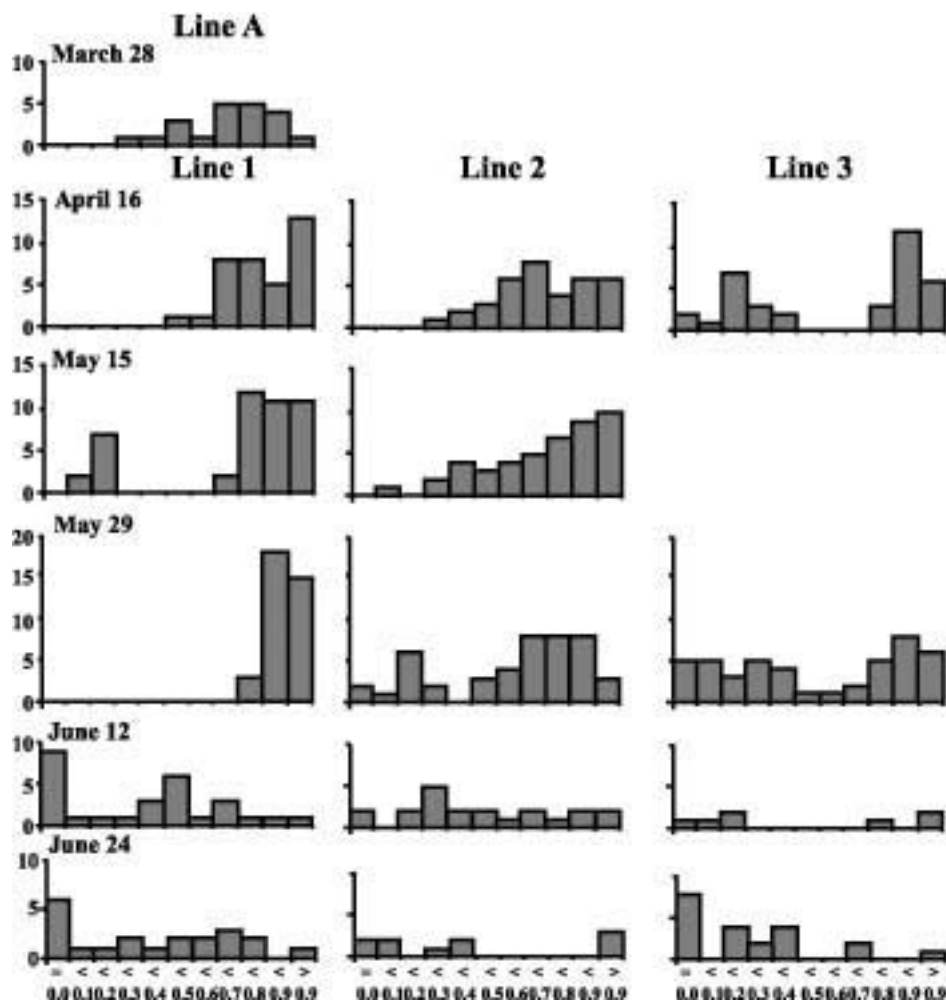


Fig. 75. Composition of the value of overlap indexes of the zooplankton communities at observation lines at Lines 1, 2 and 3 in the coastal waters off Shizunai from 28 March to 24 June in 1990.

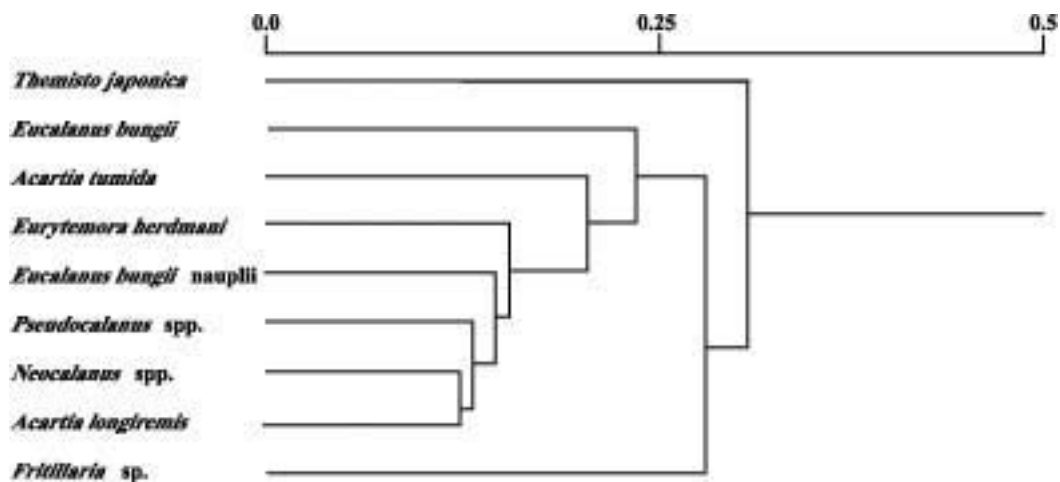


Fig. 76. Dendrogram of 9 dominant zooplankton items collected at Lines 1, 2 and 3 in the coastal waters off Shizunai from 28 March to 24 June in 1990, which were calculated by cluster analysis among overlap indexes of the items.

を強く受けるようになるという、比較的単純な海洋条件下にあり、表層水が異なる性質の水塊と入れ替わるということは起こっていないと認められた。日高沿岸の沖合では3月にはすでに暖水が分布することが知られているが(清水・磯田 1999), 本研究の結果は、静内沿岸のごく岸寄りの水域では、5月下旬以降に暖水の影響を受けることが明らかになった。また、静内沿岸の海岸線は単調で、流入する河川水の量も少ないために、陸水の影響は弱く、汽水域の発達は顕著ではない。しかし、それでも陸水の影響は確実に及んでおり、岸側では塩分がより低く、その傾向は特に4月から6月上旬にかけて明瞭であった。

上述のような海洋条件を有する静内沿岸で1990年の3月から6月までの期間に連続ポンプ採水による動物プランクトンの航走採集を行った。その結果、この水域においては常に *A. longiremis* が卓越し、ネット採集では3-5 m層でより卓越していた *Pseudocalanus* spp. よりも多かった。動物プランクトンの種やサイズの組成から採集方法によって異なることはよく知られており、採集効率が高いネットで採集される標本に比べて、ポンプで採集した標本では小型な分類群の割合が高くなると言われている(Cada and Loar 1982)。しかし、本研究でみられる卓越種 *A. longiremis* と *Pseudocalanus* spp. とのサイズはほぼ同じであり、ネット採集とポンプ採集という方法の違いによる影響を異なる強度で受けていたとは考えられない。したがって、本研究の結果は、口径の小さなホースによってポンプ採集層から精度良く3 m層に固定されていたのに対して、口径が大きなプランクトンネットで3 mないし5 m層を水平曳網したときには採集層が変動したことによる差異を示していたと考えられる。それが正しいとすれば、静内沿岸における3 m層は常に *A. longiremis* が卓越していたと言える。

汽水域の沖側への広がりの範囲は潮汐によって決まり、それによって塩分耐性が異なる動物プランクトン分布が支配される(Lewis and Thomas 1986; Dauvin et al. 1998)。本調査では、ポンプ採水による動物プランクトン採集は常に日中に行われ、それは4月19日を除いて、常に干潮から満潮に向かう時刻に相当していたため、標本に対する潮汐による影響はほぼ一定であったと見なすことができる。本標本中に現れた汽水性の分類群の中で、個体数組成で5%以上を占めたのは *Eurytemora herdmanni* だけであり、その出現は最も岸寄りの採集線L1に限られていた。*E. herdmanni* が出現したのは、5月15日、5月29日および6月12日であったが、その時の採集線L1における塩分は、実際に他の採集線L2およびL3におけるよりも低かった。これらのことから、静内沿岸では陸水の影響は岸寄りに限られており、採集線L2およびL3

が設定された沖方向の範囲までは及び難いことが理解される。

動物プランクトンの不均一分布の水平空間スケールは、10数メートルから数キロメートルまでさまざまであるとされる(Wiebe 1970; Haury and Wiebe 1982; Hamner et al. 1983; Sekiguchi et al. 1988; Kawamura 1990; Zhou and Huntley 1996)。本研究で対象とするのは、そのうち小スケールでの分布の偏りであり、一般にパッチ分布と言われる現象である。その水平空間スケールは、プランクトンの種類と時刻(昼夜)によって変化する。そのサイズを精度良く測定するには採集点の配置を高密度にしなければならない。したがって、プランクトンネットは大量の海水を濾過する目的のものであるため、パッチの解析には不向きであるとされる。そこで本研究では連続航走ポンプ採水法を用いた。

パッチの定義密度は種類によって異なり、一般には周囲の分布密度よりも5倍程度高い密度範囲とされるが(Wiebe 1970; Kawamura 1990)、本研究では連続航走採集の結果を水平分布図に描き、そこに現れたピークを単純にパッチと見なすことにした。そこでの密度が採集線上の全採水点平均の密度に比べてより高ければ、サケ幼稚魚の摂餌場としての価値はより高いと判断されるからである。実際に得られたデータによれば、静内沿岸では、全体に動物プランクトンの分布密度が高かった4月19日に採集した採集線L1およびL2上での平均個体数は3,000 inds/m³を超え、5月15日にはさらに増加して、採集線L2上では6,000 inds/m³以上となった。このときには同一採集線上の採水点間の密度変動も拡大し、その最大と最小の比は30倍に達した。動物プランクトンの分布密度が高ければ、その捕食者にとって餌に遭遇する機会が増大する(Wissmer and Simenstad 1988)ばかりでなく、集群の存在は餌の視認を容易にすることにもなるため、こうした餌生物のパッチ形成はサケ幼稚魚の生残にとって重要な環境要因であると考えなければならない。さらに考慮すべきことは、そうしたパッチが複数形成されたときに、その間隔が近いか遠いかということである。パッチ間距離が近ければ捕食者はより少ない遊泳エネルギーでより多くの餌を得ることができる。本研究結果では、静内沿岸では動物プランクトン全個体数でみたピーク間の平均距離は、4月19日に採集線L3で、また5月29日に採集線L2で200 m以上という値であったことを除いて、全て140 m以内であった。分類群別にみてもピーク間の平均距離は約70%のケースで150 m以内であった。北西大西洋では動物プランクトンの多くの種が同様な水平分布を示し、高密度分布域は複数の種によって構成される(Haury and Wiebe 1982)。静内沿岸でも多くの分類群のピークは重なってお

り、同じ場所でピークを形成していた。すなわち、複数の動物プランクトン種が同所的にパッチを形成する例が多かった。このことは、さまざまな動物プランクトンを有効な餌として利用しうるサケ幼稚魚にとってパッチの利用価値をさらに高める要素となる。

動物プランクトンの体長組成および体積組成の経時変化

動物プランクトンの最大部位長と最小部位長の経時変化 1986年5月13日、6月4日、6月24日および7月8日の4回にわたり広尾沿岸で採集された動物プランクトンのうち、採集個体が十分多く、かつ形態の保存状態が良かった分類群を選んでそのサイズ計測を行った。それらの分類群数、サケ幼稚魚の胃内容物として出現した分類群数および両方に共通した分類群数をTable 29に示す。サケ幼稚魚の胃内容物に認められた分類群は5月13-14日には最小で31分類群であったが、6月24-25日には最大となり91分類群まで増加した。これに対して、プランクトン標本から体サイズ計測に供した分類群数は、5月13-14日には58分類群、6月3-4日には69分類群、6月24-25日には53分類群で、餌として利用されていた分類群数の56-81%にあたる。動物プランクトン標本中の分類群群より胃内容物中の分類群数のほうが多かったのは、胃内容物中に出現した近底棲性動物プランクトンなどの分類群がプランクトン標本中にみられなかったためである。また、少なくともサケ幼稚魚1尾に10個体以上捕食されていた分類群は、5月から6月の間で延べ43分類群であった。

計測できた分類群のそれぞれについて、最大部位長と最小部位長の個体群平均値を求め、全ての分類群を合わせて、最大部位長と最小部位長の関係を探集日別示したのがFig. 77である。この図の中では、サケ幼稚魚に捕食されていた分類群をTable 11の基準によって4カテゴリーに分け、カテゴリー1と2に含まれた分類群をそれぞれ円と四角で囲んで示してある。平均最大部位長と平均最小部位長は正の直線

関係にあり、測定値のほとんどが回帰直線上に分布し、いずれの調査時にも相関係数は0.75以上と高かった。しかし、*Sagitta elegans* と尾虫類はこの回帰直線から大きく外れ、特に *S. elegans* では、最大部位長が20 mmを超えた5月13日および6月4日にはその隔たりが大きく、そのためこの両日には両者を除いた相関係数を別に求めた。その結果、係数は0.94まで高まった。カテゴリー毎の分類群数はカテゴリー4に属するものが最も多く、それらの体サイズは6月4日と6月25日には平均最大部位長1 mm以内、平均最小部位長0.2 mm以内に集中していた。

1986年に広尾沿岸に出現した動物プランクトンで、*Sagitta elegans* とその卵、*Fritillaria* sp.および主要なカイアシ類6種類を、性別およびステージまで区分し採集日毎の平均最大部位長を求め、最初に出現したときの値を基準として採集日によるサイズの変化をTable 30に示した。計測した中で主要な49分類群のうち、全ての調査日に出現したのは18分類群であった。分類群の平均最大部位長は *S. elegans* が最も大きく、5月13日および6月4日には20 mmを超えた。しかし、6月24日以降はその主体が幼体に代わったため、平均最大部位長は6-7 mmに減少した。カイアシ類の *Neocalanus* spp. (Fa), (C5), *Eucalanus bungii* (Fa), (F5), (F4), (M5), (M4), (C3)および尾虫類の平均最大部位長は常に2 mmを超えていた。*Neocalanus* spp. (C3) も5月13日と6月4日には2 mmを超えたが、6月24日以降は1 mm台に減少した。*Neocalanus* spp., *E. bungii*の発育が進んだステージであるC5と成体および *Acartia tumida* の若いステージC1-C3は早い時期に出現し、時期が遅くなると消滅した。一方、*E. bungii* (C1), (C2), (C3), *Eurytemora herdmanni*, *Acartia longiremis* (C3), (C4)および(C5)は6月4日以降になって出現した。

主要な49分類群中で45分類群が2回以上出現し、そのたびに全ての分類群の最大部位長の平均値が変動した。変動の傾向は34分類群で経時的に減少したが、その減少割合は分類群によって異なっていた。最も減少割合が大きかったのは *S. elegans* で、個体

Table 29. Number of occurred items in stomachs (A), measured items (B), common items between stomach and measured items, number of food items eaten most frequently over 10 numbers in stomachs and measured items among them in the coastal waters off Hiroo from 13-14 May to 8 July in 1986.

Date	Occurred items in stomachs (A)	Number of measured items (B)	Common items between A and B A/B(%)	Number of food items eaten most frequently (C)	Number of measured items from C
May 13-14	37	58	21 (56.8%)	9	5 (55.5%)
June 4-5	76	64	52 (81.3%)	26	17 (65.0%)
June 24-25	91	62	53 (68.1%)	39	24 (61.5%)
July 8	-	60	-	-	-

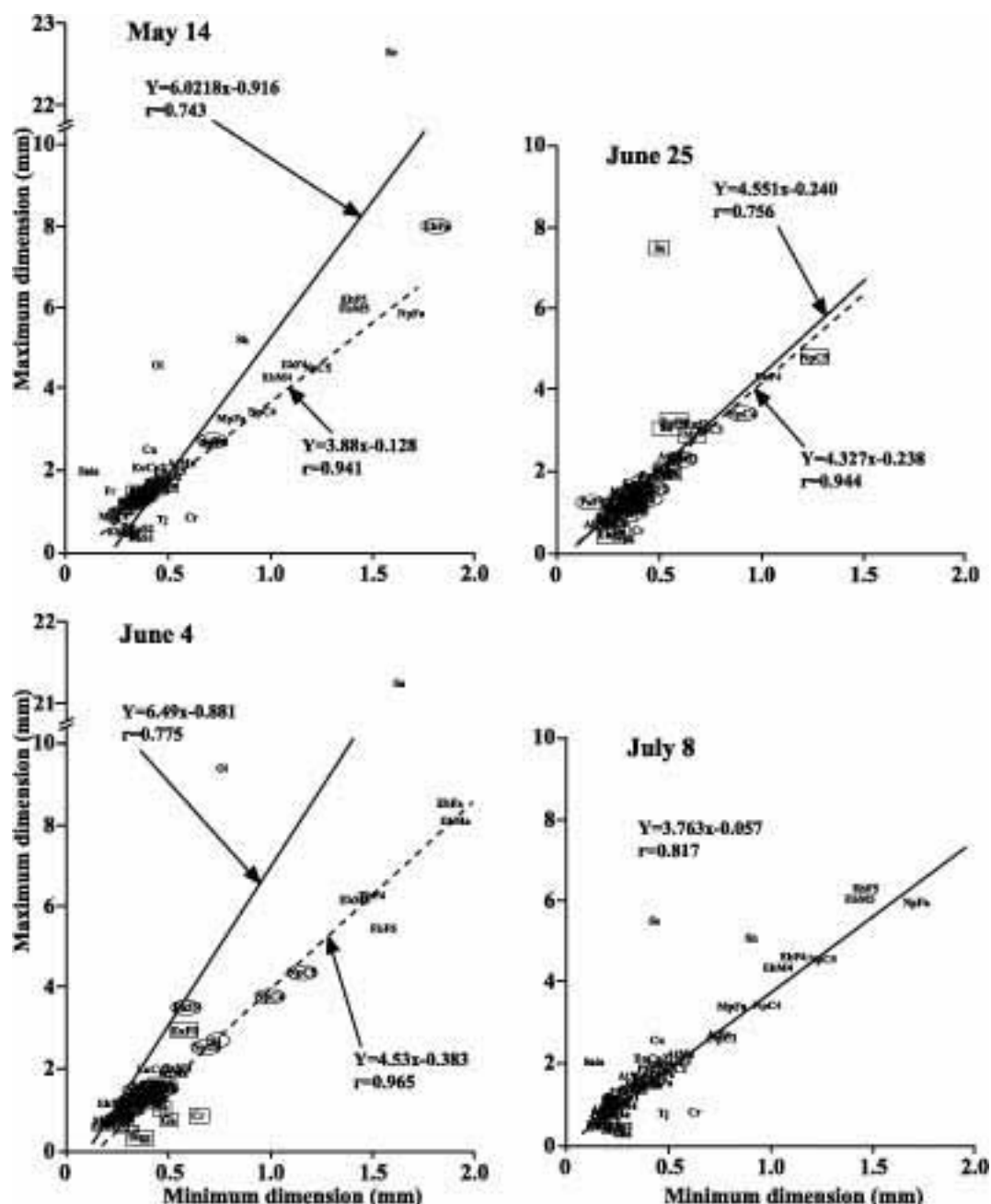


Fig. 77. Relationship between minimum and maximum dimension of zooplankton items in the coastal waters off Hiroo from 14 May to 8 July in 1986. The lines were fitted by linear regression analysis. Solid line: result of every measured items; Broken line: result of exclude *Sagitta elegans* and Oikopleuridae; Circle: zooplankton item classified category 1; Square: zooplankton item classified category 2.

群の主体が成体であったのが幼体主体の個体群へと変化したことに伴ったものであり、減少割合は0.26となった。次いで *Fritillaria* sp.の減少割合も顕著で0.67となった。カイアシ類では *Pseudocalanus* spp. (F5)でその割合は0.77、その次には *Neocalanus* spp. (C4), (C3)が0.78となっていた。*E. bungii* (Fa)の平均体サイズも減少したものの、減少割合はわずかであった。

一方、平均サイズが増大したのは *Neocalanus* spp.(C5), *E. bungii* nauplii (M5), *E. herdmanni* (F5), *A. longiremis* (Fa), (Ma), *A. tumida* (M5)および尾虫類の9分類群であった。このうち *E. bungii* naupliiは発育ステージが進んだため、この種では6月4日にはnaupliiよりステージの進んだC1、6月24日と7月8日にはC3まで出現した。

動物プランクトン体積の経時変化 サイズを計測した各動物プランクトン分類群について各々の個体の最大部位長と最小部位長の値から体積を求め、その頻度分布を求めた。さらにネットで採集された動物プランクトン全群集の分類群ごとの個体数から、

各分類群の体積頻度分布に応じた個体数を求めた。それらの分類群のサイズ累積曲線を採集日別に描いたのがFig. 78である。得られた累積曲線は全て小さなサイズ範囲で100%近くに達し、動物プランクトン群集全体としては小型の分類群が圧倒的に優占して

Table 30. Temporal changes of urosome length (mm) of five species of copepods and total length (mm) of *Fritillaria* sp., *Sagitta elegans* and diameter of *Sagitta* eggs collected at Stn. 13 in the coastal waters off Hiroo from 13 May to 8 July in 1986.

Items		Mean length (mm)				Ratio of mean length of first appearance time to later times			
		May 13	June 4	June 24	July 8	May 13	June 4	June 24	July 8
<i>Sagitta</i> eggs		0.363	0.359	0.344	0.341	1.00	0.99	0.95	0.94
<i>Sagitta elegans</i>		21.474	22.182	7.510	5.859	1.00	0.98	0.33	0.26
<i>Neocalanus</i> spp.	Fa	4.915							
(plumchrus and flemingeri)	C5	3.494	3.489	3.884		1.00	1.00	1.11	
	C4	2.764	3.045	2.714	2.151	1.00	1.10	0.98	0.78
	C3	2.126	2.080	1.848	1.648	1.00	0.98	0.87	0.78
	C2	1.405	1.236	1.185	1.209	1.00	0.88	0.84	0.86
	C1	0.856	0.827	0.839	0.784	1.00	0.96	0.98	0.91
<i>Eucalanus bungii</i>	Fa	7.167	7.195			1.00	1.00		
	F5	5.476							
	F4	3.888			3.602	1.00			0.93
	M5	5.265	5.505			1.00	1.05		
	M4		3.840	3.833	3.456		1.00	1.00	0.90
	C3			2.696	2.566			1.00	0.95
	C2			1.888	1.762			1.00	0.93
	C1		1.264	1.265	1.180			1.00	0.95
	nauplii	0.562	0.839	0.827		1.00	1.49	1.47	
<i>Pseudocalanus</i> spp.	Fa	1.054	1.040	0.970	0.956	1.00	0.99	0.92	0.91
(minutus and newmani)	F5	1.099	0.963	0.880	0.851	1.00	0.88	0.80	0.77
	F4	0.772	0.783	0.752	0.724	1.00	0.99	0.70	0.93
	Ma	0.890	0.849	0.774	0.728	1.00	0.95	0.87	0.82
	M5	0.967	0.861	0.829	0.808	1.00	0.89	0.86	0.84
	M4	0.772	0.783	0.752	0.724	1.00	1.01	0.97	0.94
	C3	0.778	0.728	0.692		1.00	0.94	0.89	
	C2	0.633							
	C1								
<i>Eurytemora herdmanni</i>	Fa	1.105	1.087	1.041	1.057	1.00	0.98	0.94	0.96
	F5		0.860	0.819	0.868		1.00	0.95	1.01
	F4		0.731	0.676			1.00	0.93	
	Ma	0.901	0.857	0.825	0.837	1.00	0.91	0.93	
	M5	0.816	0.758	0.722		1.00	0.93	0.89	
	M4		0.689	0.684			1.00	0.99	
<i>Acartia longiremis</i>	Fa	0.909	1.031	0.957	0.969	1.00	1.14	1.05	1.07
	F5		0.885	0.827	0.840		1.00	0.93	0.95
	F4		0.718	0.683	0.693		1.00	0.95	0.96
	Ma	0.844	0.903	0.861	0.854	1.00	1.07	1.02	1.01
	M5	0.788	0.779	0.755	0.770	1.00	0.99	0.96	0.98
	M4		0.691	0.655	0.683		1.00	0.95	0.99
	C3		0.559	0.545	0.572		1.00	0.97	1.02
	C2	0.484							
<i>Acartia tumida</i>	Fa	1.864		1.550	1.558	1.00		0.83	0.84
	F5	1.428							
	F4	1.084			0.995	1.00			0.92
	Ma	1.458	1.392	1.310	1.336	1.00	0.95	0.90	0.92
	M5	1.142	1.140	1.154		1.00	1.00	1.01	
	M4	1.072	0.989			1.00	1.92		
	C3	0.827	0.807			1.00	0.98		
	C2	0.738	0.661			1.00	0.90		
	C1	0.544							
<i>Oikopreuridae</i>		4.550	9.411			1.00	2.07		
<i>Fritillaria</i> sp.		1.411	1.128	1.255	0.944	1.00	0.80	0.88	0.67

いたことを示している．すなわち，調査期間を通じて動物プランクトン群集全個体の97%以上が体積2 mm³以下の小型群で，10 mm³以上の大型分類群は5

月13日から6月24日の間に出現したもの，その個体数は極めて少なかった．そこで体積が2 mm³以下の分類群についてサイズ組成をより詳しくみるこ

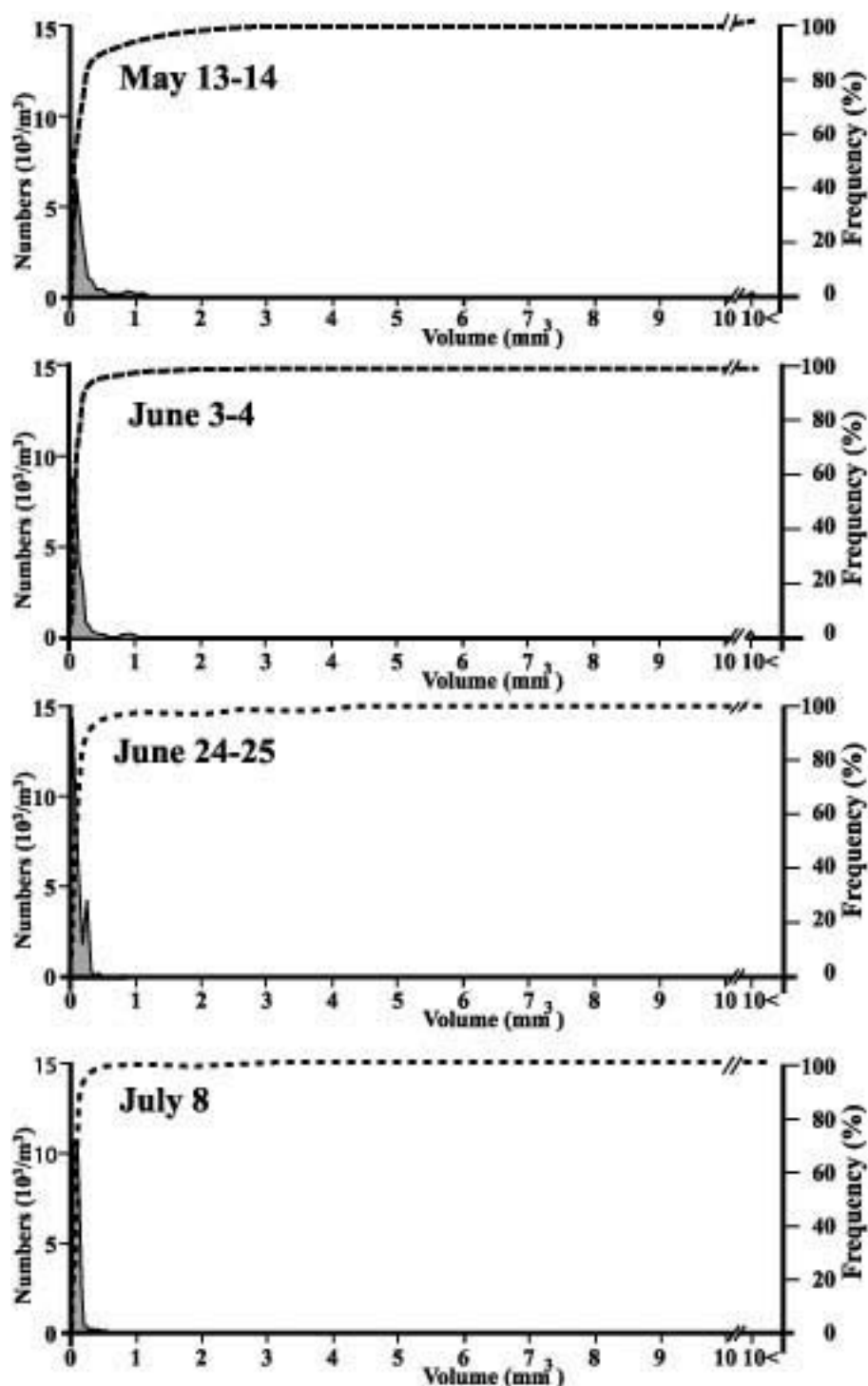


Fig. 78. Changes in the mean numbers and integration of composition rates in the volume ranges in the coastal waters off Hiroo from 14 May to 8 July in 1986. Numbers of zooplankton were estimate that mean density over water columns calculated each station at first and later calculated mean of them.

にした。このとき、全動物プランクトン群集と被捕食の量と頻度で区分したカテゴリー別にサイズ組成を図示した (Fig. 79)。5月13-14日には群集全体とカテゴリー 3に属した分類群のサイズ組成の極大は 0.10 mm^3 にみられ、このときの個体数はともに $5,000 \text{ inds/m}^3$ を超えていた。カテゴリー 1の極大は 0.15 mm^3 で、カテゴリー 3よりやや大型であったが、その個体数は $1,056 \text{ inds/m}^3$ に過ぎなかった。6月4-5日には群集全体とカテゴリー 1の極大が 0.10 mm^3 にみられ、 0.05 mm^3 にはカテゴリー 2および3の極大がみられた。6月24-25日には群集全体では 0.05 mm^3 に第1極大が、 0.25 mm^3 に第2極大がみられたが、第1極大は主にカテゴリー 1によって、第2極大はカテゴリー 3によって形成されていた。

以上の動物プランクトン群集全体の個体数ベースでのサイズ組成に、それぞれの体積を乗じて、体

体積ベースのサイズ組成に転換したのが Fig. 80である。そうすると、個体数ではごく少なかった大型分類群の存在が顕在化し、個体数で圧倒していた小型分類群をしのぐことも希ではなかった。すなわち、5月13-14日をみると、 0.15 mm^3 にあった個体数のピークは体積でみると小さな極大に過ぎず、代わって個体数では極く小数であった 10 mm^3 以上の分類群の体積が全体の60%を占めるようになった。さらに6月3-4日には、大型分類群である *S. elegans* 成体の個体数が 480 inds/m^3 に増加したため、 10 mm^3 以上の大型群の割合が全体積の99.8%を占めた。大型分類群から幼生期個体に置き替わった6月24-25日には 0.05 mm^3 および 0.25 mm^3 の小型サイズ範囲に明瞭な極大が形成され、*S. elegans* の幼体によって $0.5\text{--}7.5 \text{ mm}^3$ 間に小さなピークを多数形成していた。大型分類群の大型個体がほとんど出現しなかった7月8日には、 0.10

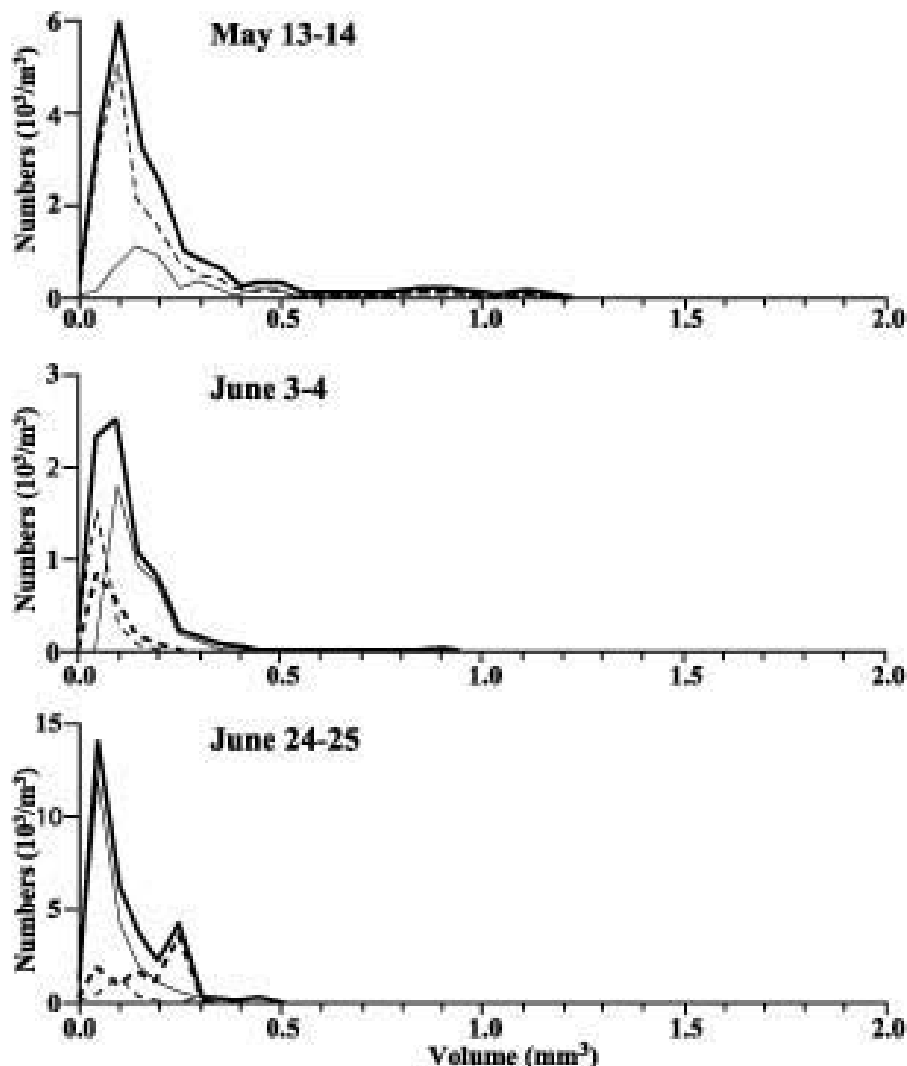


Fig. 79. Changes in the zooplankton numbers and integration of composition rates in the volume ranges within two mm^3 of total and four categories in the coastal waters off Hiroo from 13-14 May to 24-25 June in 1986. Bold solid line: Total; Thin solid line: Category 1; Thin broken line: Category 2; Bold broken line: Category 3.

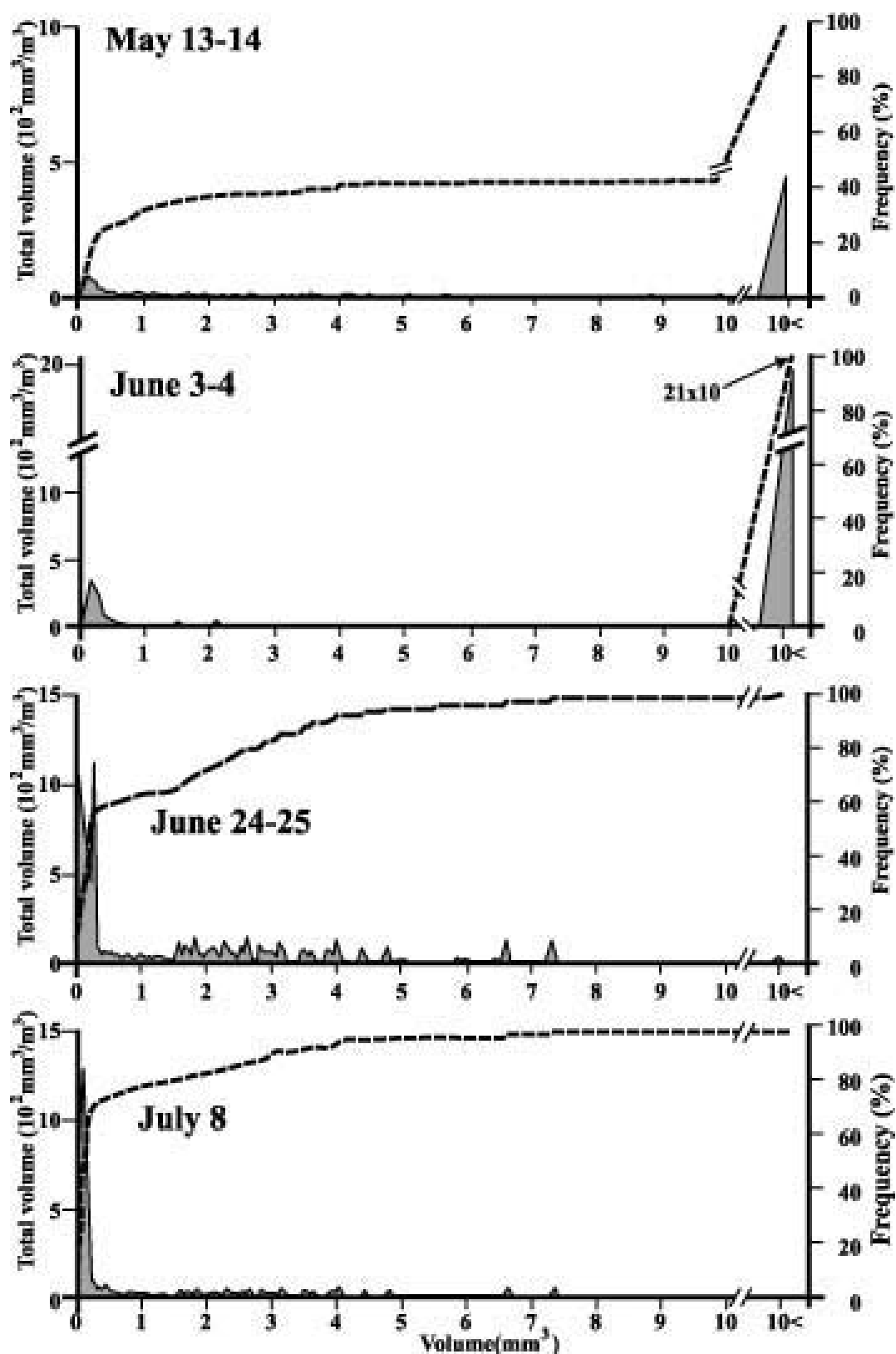


Fig. 80. Changes in the zooplankton volumes and integration of composition rates in the volume ranges in the coastal waters off Hiroo from 13-14 May to 8 July in 1986.

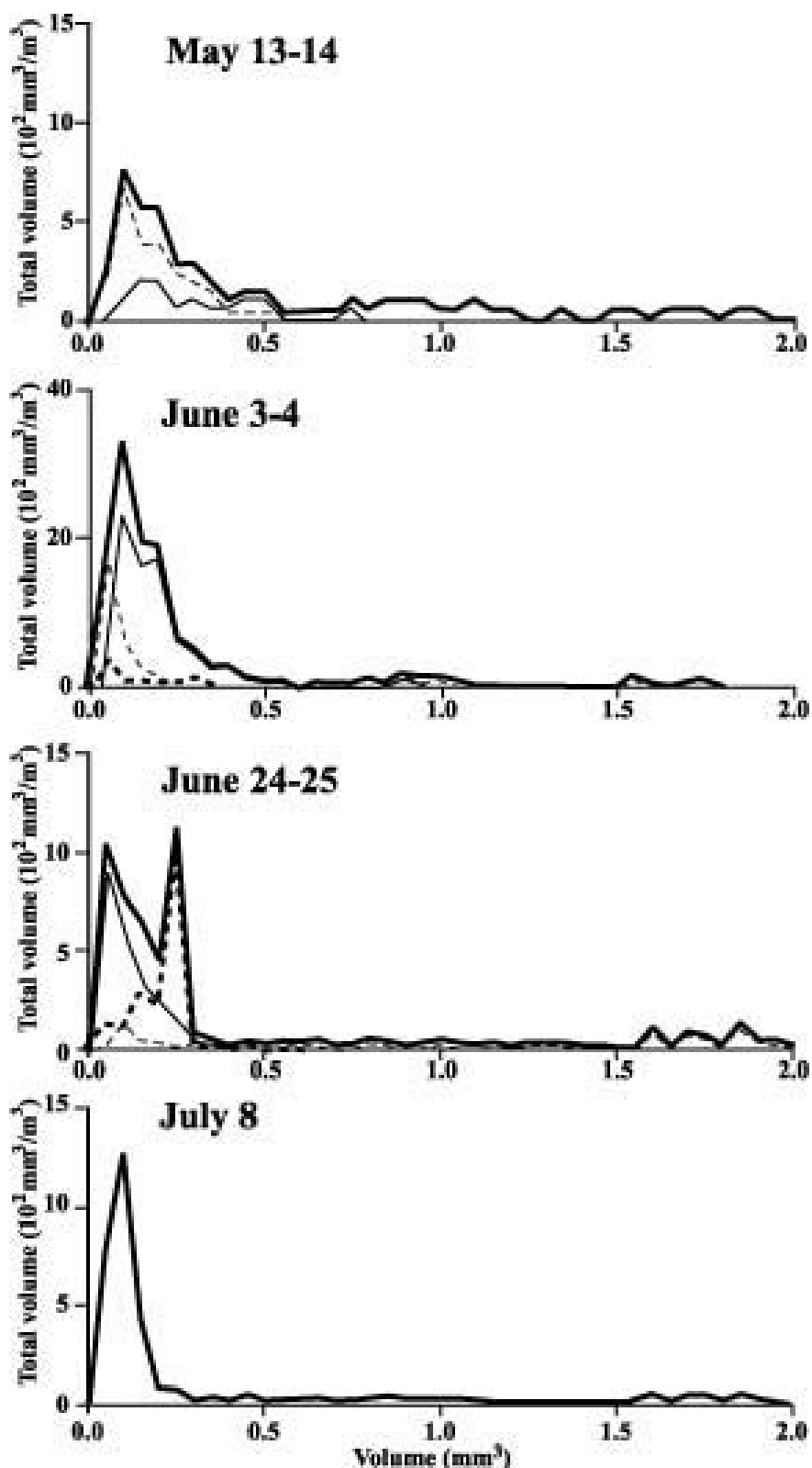


Fig. 81. Changes in the zooplankton volumes and integration of composition rates in the volume ranges within two mm³ of total and four categories in the coastal waters off Hiroo from 13-14 May to 8 July in 1986. Bold solid line: Total; Thin solid line: Category 1; Thin broken line: Category 2; Bold broken line: Category 3.

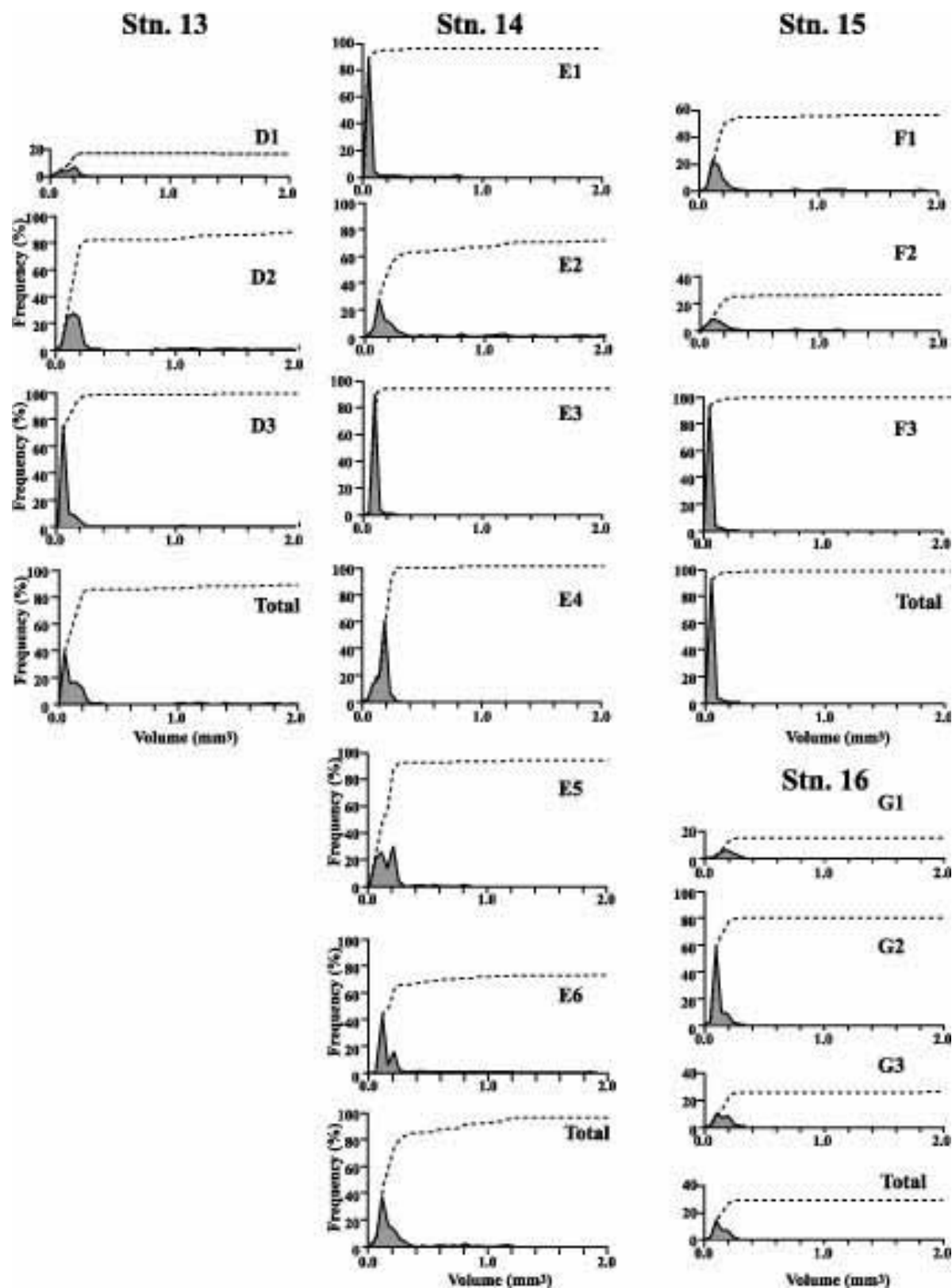


Fig. 82. Compositions of volume of prey items in the stomach of juvenile chum salmon at 15 clusters, which classified by principal component analysis, captured at Stns. 13, 14, 15 and 16 in the coastal waters off Hiroo on 24 June in 1986.

mm³に第1極大が形成され、個体数ベースでみたサイズ組成と相同であった。これらの体積ベースのサイズ組成についても、2 mm³以下の範囲で詳細図を描くとFig. 81のようになる。5月13-14日には群集全体とカテゴリー 3が0.10 mm³に極大を形成した。6月4-5日には、0.10 mm³に群集全体とカテゴリー 1の極大が形成され、0.05 mm³にはカテゴリー 2および3の極大が形成された。6月24-25日には、群集全体では0.25 mm³に第1極大が、0.05 mm³に第2極大が形成され、それぞれがカテゴリー 1とカテゴリー 3の極大と重なっていた。この時の極大の重なりは、個体数ベースの組成でもみられたが、重なり組み合わせは逆転した。体積ベースの組成では0.05 mm³の極大は *Fritillaria* sp.によって、0.25 mm³の極大はカイアシ類によって形成されていた。この両分類群の最大部位長はいずれも1-1.5 mmの範囲であったが、*Fritillaria* sp.は尾部の厚みがないため体積ではカイアシ類の20%に過ぎず、個体数では卓越していたものの(Fig. 79)、個体群の体積に換算するとカイアシ類より小さくなった(Fig. 81)。

主成分分析で分離されたクラスター毎の体積組成
1986年6月24日の広尾沿岸のStns. 13, 14, 15および16で採捕されたサケ幼稚魚について、それぞれ標本全体と、主成分分析で分離された延べ15クラスター別に胃内容組成物のサイズ組成と体積ベースでその累積曲線を求め、個体数ベースで卓越した2.0 mm³以下の範囲の詳細図を示したのがFig. 82である。胃内容物の全てが2.0 mm³以下であったクラスターはD3およびE3の2例しかないが、2.0 mm³以上の餌が占める割合が総胃内容物体積の50%を越えた例も3クラスターで、これらに含まれた個体数は20尾で全体の9%に過ぎなかった。すなわち、この時のサケ幼稚魚は小型の分類群を多食しており、全調査尾数の91%の幼稚魚は、2.0 mm³以下の餌を、より大きな餌の倍以上の割合で利用していた。カニメガロパ幼生、羽アリをより多く捕食していたクラスター D1, F1, F2, Stn. 16全体, G1およびG3では、それらの大型分類群の合計体積は胃内容物の総体積の50%以上に達することがあった。

考察 体サイズ測定に供された分類群では、最大部位長が特に長い *Sagitta elegans* と尾虫類を除き、最大部位は最小部位の3.7-4.5倍の範囲にあり、両部位長は正の直線関係を持ち強い相関を示した。この比をもとに、本研究で動物プランクトン採集に使用したプランクトンネットの網目0.27 mmを通り抜けるプランクトンの最大部位長は約1.0 mm程度であったと見積もることができる。すなわち、最大部位長が1.0 mm以下の個体数は本研究では過小評価され

ていると考えられる。

動物プランクトンの体サイズは水温と餌の量に影響され、餌の量が十分であれば水温が高くなるに従ってサイズは小さくなり、水温が同じであれば餌の量が多いほど大型になることが知られている(Vidal 1980; McLaren and Corkett 1981; Warren et al. 1986; Richardson 1999)が、大型の動物プランクトンのサイズ変化には餌の量が、小型の動物プランクトンのサイズ変化には水温の方が、それぞれより強い影響を与えることが明らかになっている(Vidal 1980, Richardson 1999)。McLaren and Corkett (1981)は、十分な餌条件下で飼育した *E. herdmani* の頭胸長は水温と負の直線関係を持ち、水温10.3℃では5.3℃で飼育されたときよりも、雌では10%、雄では6%それぞれ減少したことを報告している。また、バルト海のカイアシ類でも水温と体サイズには負の関係があり、水温が上昇する春から夏にかけて体長は77-90%に減少した(Viitasalo et al. 1995)。1986年には広尾沿岸の表面水温は、5月13-14日(3.3-5.5℃)から7月8日(13.8-14.8℃)にかけてほぼ10℃上昇し、この間に主要な分類群の80%近くで体サイズが減少し、*E. herdmani*では最大部位長が最大で11%減少した。北海道の太平洋沿岸に位置する噴火湾では、春季ブルーミングが2-3月にみられ、4月以降には動物プランクトンの餌となるクロロフィル量は減少する(中田 1982; Odate 1987; Maita and Odate 1988; 梁田ら 1999)。一方、沿岸水温は4月下旬以降に上昇するため、春から夏に向かって動物プランクトンは分類群を問わず小型化する。

沿岸域でサケ幼稚魚が利用している主な餌サイズは、0.4-2 mmの範囲にあるものが最も多く(Murphy et al. 1988; Feller and Kaczynski 1975)、利用可能な最大の餌の最大部位長は約20 mmと見積もられている(入江 1990)。しかし、本研究で1986年に広尾沿岸で観察した中では最も大きな胃内容物は *S. elegans* であったが、その最大サイズは28 mmに達していた。一方、5月13-14日から6月24-25日の間にサケ幼稚魚の平均尾叉長は40 mmから77.5 mmに増大したが、餌生物の最大部位長には目立った大型化はみられなかった。6月5日に *E. bungii* (Ma)および(Fa)がやや大型であったことを除くと、全て6 mm以下の餌で占められていた。被摂食頻度が50%以上で、少なくとも幼稚魚1尾に10個体以上摂食されていたカテゴリー 1や、被摂食頻度が50%以下であるが、少なくとも1尾に10個体以上摂食されているカテゴリー 2に属する分類群では、そのほとんどで最大部位長は4 mm以下であった。また、1986年に広尾沿岸に出現した動物プランクトン分類群の体積はほとんどが0.5 mm³以下であり、2 mm³を超えた個体数は全個体数のわずか3%に過ぎなかった。以上のことを要約すると、広

尾沿岸では小型の動物プランクトンがサケ幼稚魚の主要な餌となっていて、特に時期が遅くなるとより小型の動物プランクトンが大量に利用されていたと言える。

1986年に広尾沿岸で行った調査は、動物プランクトン群集の総個体数は5月13-14日に比べて6月以降に増加したものの、個体数ベースでみた体積組成曲線の極大は常に体積が2 mm³以下の小型分類群によって形成されていた。極大をなす分類群の体積は、5月13日と6月4-5日には0.10 mm³であったが、6月24-25日には0.05 mm³へと減少した。この間に、最も高頻度にかつ大量に捕食されていたカテゴリー 1に属する餌分類群の体積モードも、5月13-14日には0.20 mm³であったが6月4-5日には0.10 mm³に減少し、さらに6月24-25日には0.05 mm³まで減少していた。また、動物プランクトン全群集に占めるカテゴリー 1群の優占度は時期が遅くなるに従って増大し、6月24-25日に著しく卓越度が高くなった。このことは、サケ幼稚魚がサイズは小さくとも動物プランクトン群集中に卓越する分類群を高頻度で摂食するため、小型群がカテゴリー 1になったことを示している。ニジマス(*O. mykiss*)の餌の選択性は高い飢餓レベルでは低下すること(Ware 1972)、ブルーギル(*Lepomis macrochirus*)やウイークフィッシュ(*Cynoscion regalis*)でも、餌が多い時には大型の餌を選択するが、餌の少ない場合には摂餌選択性が失われることが知られている(Steven 1982; Pryor and Epifanio 1993)。仮に、サケ幼稚魚も、餌が豊富な時期にはより大型の餌を選択するとしても、広尾沿岸では6月下旬には、*S. elegans*を除いてほとんど大型の餌は存在しなかった。動物プランクトン群集の体積ベースでのサイズ組成では大型分類群が卓越し、5月13-14日には10 mm³以上の体積を有する分類群の積算体積は全群集の全体積の60%、6月3-4日には99%以上を占めたが、その大部分は*S. elegans*であった。しかし、その個体数はわずかで、6月3-4日でも480 inds/m³に過ぎなかった。

S. elegans 個体群は6月24-25日以降には成体から幼体世代に代わり、0.5-7.5 mm³の間に積算体積で100 mm³前後のピークを数多く形成する原因になっていた。このときの*S. elegans*はカテゴリー 2に含まれた。サケ幼稚魚が餌に遭遇する機会は餌生物の個体群密度に比例するが(Wissmer and Simenstad 1988)、この時の*S. elegans*の個体数密度が低かったため、カテゴリー 2になっていたと考えなければならない。このように、一般に大型の動物プランクトン分類群の分布個体群密度が低いので、大型群を選択捕食することは必ずしも有利ではない。特に遊泳力が十分に発達していない幼稚魚にとっては個体群密度が高い小型分類群を大量に摂餌するほうが有利であ

ったと考えられる。

広尾沿岸では、採集した動物プランクトン標本中には同時期に採捕したサケ幼稚魚の胃内容物として出現していた分類群のうち12の分類群が全くみられなかった。Suzuki and Fukuwaka (1998)も、胃内容物としては出現割合が高かった *Themisto japonica*をはじめとする端脚類や稚仔魚は、プランクトンネットの鉛直曳きで採集した動物プランクトン標本中に全く出現しなかったことを報告している。そうした不一致の原因は様々なものが考えられよう。第1に、水平に遊泳して餌を探すサケ幼稚魚にとって有利な摂餌場を提供する動物プランクトンのパッチあるいはスオームは、水平方向には大きい、鉛直方向には薄い(Hamner 1983; Sekiguchi et al. 1988)ため、鉛直曳きでは採集個体数が少なくなることがあげられる。第2に、幼稚魚の採捕と動物プランクトン採集との間に時間差がある場合、得られた動物プランクトン標本は幼稚魚が摂餌していたときの動物プランクトンの分布状況を反映していないことになる。特に、昼夜の鉛直移動の範囲が大きい種類では、採集時間によっては全くプランクトンネット鉛直曳網で採集できないこともめずらしくない。さらに、端脚類のような大型の動物プランクトンや稚仔魚は遊泳能力が高いため、鉛直曳網ネットから逃避する割合が高い。すなわち、プランクトンネットの鉛直曳網だけではサケ幼稚魚の摂餌環境としての動物プランクトン群集の実際を的確に示しえないことがあると考えなければならない。特に、大型プランクトンの現存量は過小評価されているので、そのデータだけでサケ幼稚魚の摂餌選択性を計算すると、選択性を過大評価することになる。今後サケ幼稚魚と餌生物との関係をさらに解明するためには、動物プランクトンの採集方法について検討する必要がある。

第6章 総合考察

本邦産のサケ(*Oncorhynchus keta*)資源は1970年代から急激に増大した。その資源の造成は、生物学的な調査研究に基づく人工孵化放流技術の確立に負うところが大きく(Kobayashi 1980; Kaeriyama 1989)、特に給餌飼育を行うようになってからの回帰率は著しく向上した(帰山 1996)。

多くの魚種で孵出直後から一週間以内の摂餌の成否は以後の生残を左右するので、仔魚期初期の餌環境は資源量に大きく影響を及ぼすと言われている(Rice et al. 1987; Goshorn and Epifanio 1991)。サケ幼稚魚の場合にも、初期生活期に餌を安定的に供給する給餌飼育は、初期減耗を防ぐ有効な方法であると

言える．河川内に産卵された天然の卵から孵出したサケが稚魚期に達するまでの減耗率は40%近くに上る（佐野 1960）．これに対し，人工孵化飼育管理では，餌の確保が安定的である上に，外敵による食害を防ぐことができるため，減耗率は10-20%程度に抑えることができる．それでも，人工飼育稚魚を自然界に放流した後は，カラフトマスでは最初の数ヶ月間の減耗が大きいこと（Heard 1991），また，サケの場合にも沿岸滞泳期間における減耗が大きいこと（Healey 1982; Bax 1983）が知られているので，この間の減耗を抑制する方途を施すことが資源量増大にとって重要である（渡辺 1999）．しかし，一旦幼稚魚を自然系に放流した後は直接的な保護を施すことは不可能である．従って，放流以前に健康な種苗に育成するとともに，自然系におけるサケの生態に即した放流を行うことによって，放流後の，特に生

残率が低下し易い沿岸滞泳期間の減耗を抑制することが重要となる．

北海道では1970年前後から人工飼料給餌によるサケ稚魚の飼育が開始され，1980年代後半には全孵化場で全ての稚魚を給餌後放流するようになった．給餌飼育の完全実施は，放流時の稚魚サイズの大型化をもたらしただけでなく，飼育管理期間の延長をもたらした．結果的に放流時期の調整をも可能にした．1990年代には，可能な限り沿岸水温が5℃に達してから放流を行うようになり，放流時期は無給餌で放流していた時代に比較して2ヶ月以上遅くなった．放流時期の遅れにもかかわらず，沿岸域から沖合への移動時期はほとんど変化しないため，給餌放流はサケ幼稚魚の河川内および沿岸域における生活期間の短縮をもたらした．

本研究の主な調査海域である北海道太平洋中部沿

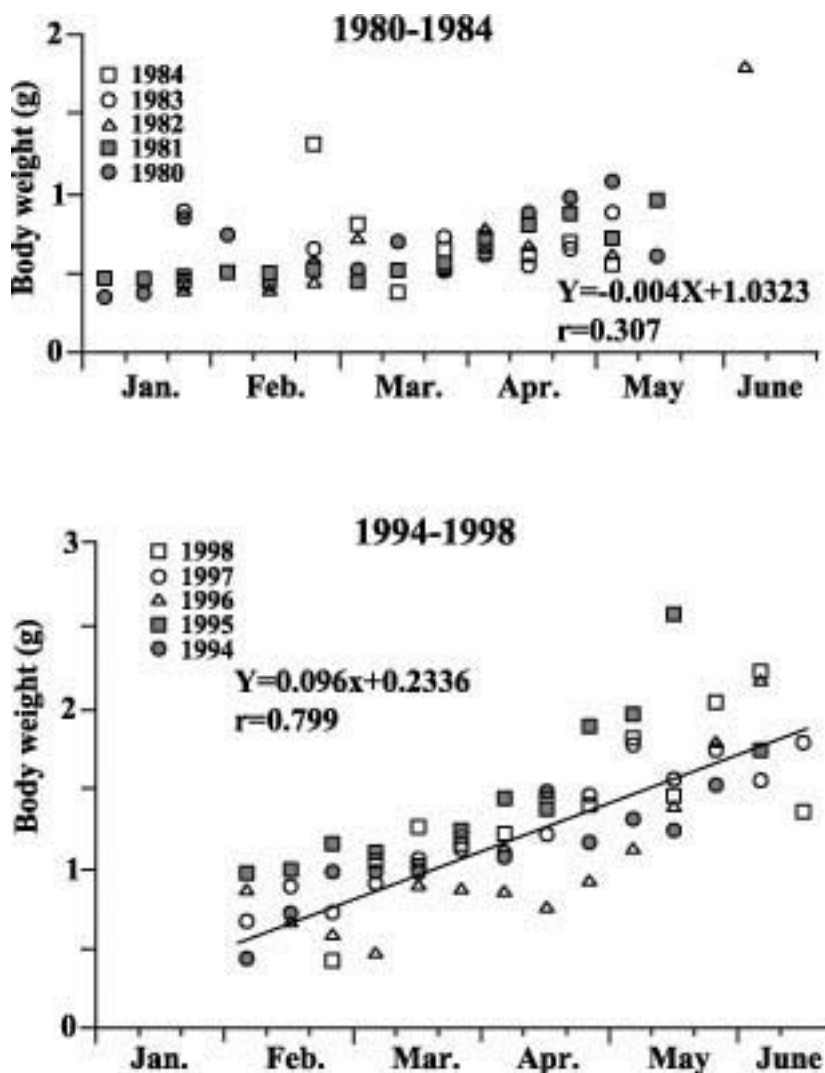


Fig. 83. Changes of mean fork length of the released fish and released periods at the four rivers of Shikyu, Shizunai, Tokachi and Kushiro southern part of Hokkaido. Upper from 1980 to 1984 and lower from 1994 to 1999.

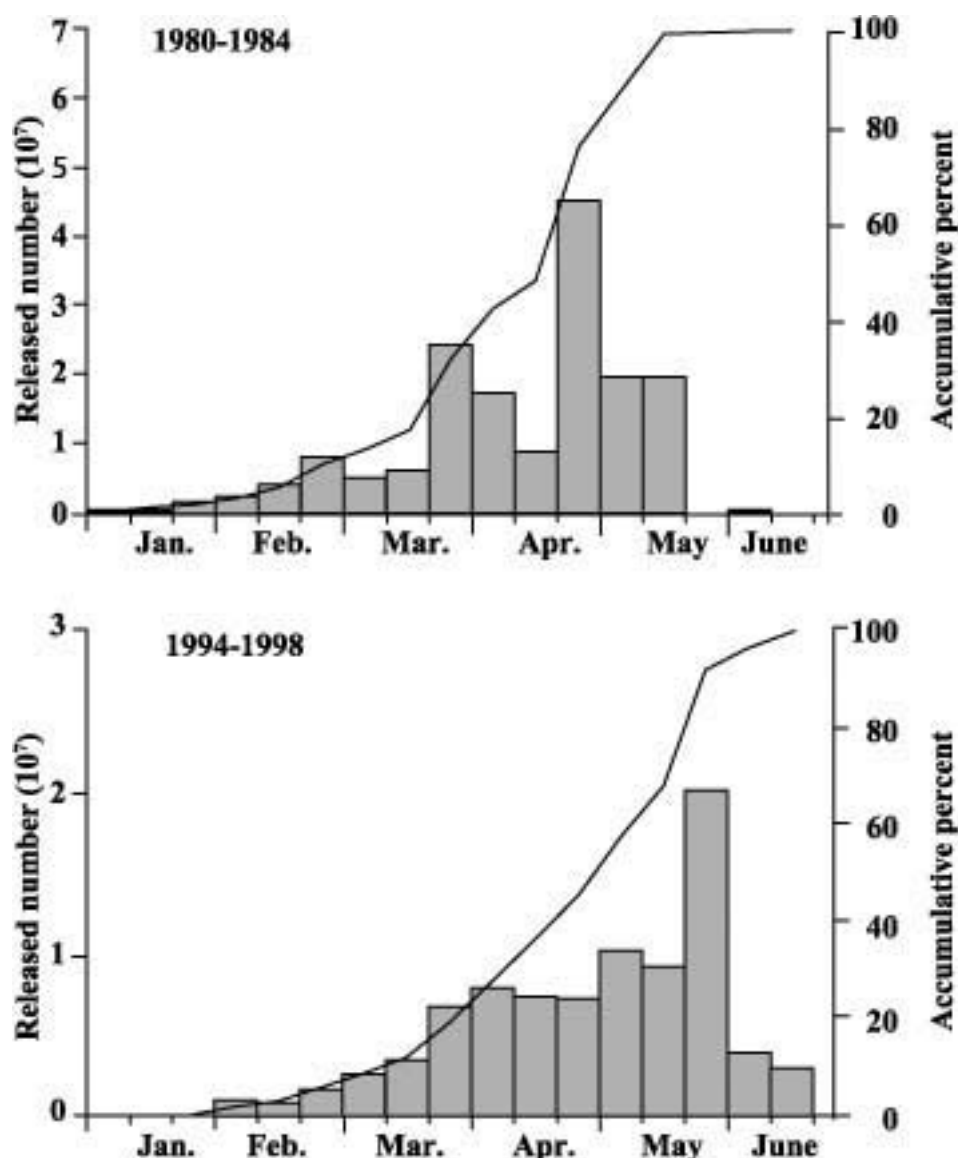


Fig. 84. Changes released pattern of the juvenile chum salmon between the earlier periods from 1980 to 1984 and later periods from 1994 to 1998 at the four rivers of Shikyu, Shizunai, Tokachi and Kushiro southern part of Hokkaido. Upper from 1980 to 1984 and lower from 1994 to 1999.

岸海域に流入している河川でサケの放流事業を行っている河川は32河川に上るが、その中で放流尾数の多い主要河川は釧路川、十勝川、静内川および敷生川の4河川である。この4河川の1980-84年と1994-98年との各5年間に放流された稚魚の平均体重と放流尾数の旬毎の推移を比較すると、放流時の体重は1980-84年には全期間を通じてほとんど1 g以下であったのに対し、1994-98年には4月以降に大半が1 gを超えていたことが明らかである (Fig. 83)。また、放流開始時期は、1980-84年には1月上旬であったのに対し、1994-98年には2月上旬とほぼ1ヶ月遅くなり、放流のピークも4月下旬から5月下旬へと約1ヶ月遅

くなっていた (Fig. 84)。すなわち、北海道太平洋中部沿岸に面する河川に限ってみても、近年は放流時期が遅くなるとともに放流稚魚は大型になっている傾向が明らかにみてとれる。

サケ稚魚が沿岸域に分布する期間の水温の下限は明らかになっていないものの、北海道の孵化放流事業では、南部地域を除いて5℃としている。北海道において沿岸水域の表面水温が5℃に達する時期というのは融雪増水期にほぼ重なり、4月下旬から5月中旬に相当する。天然のサケ稚魚が融雪増水期に降海することは以前から知られており、また、秋季のオホーツク海で当歳魚が分布する表面水温の下限は4

℃なので(小倉 1995), 放流開始時の表面水温の目安を5℃とすることは, 妥当なことであると考えられる。一方, 沿岸滞泳期間の上限水温は, 13℃以上に達するとサケ幼稚魚の分布密度が急激に減少するという観察事実(入江 1990)に基づき, ほぼ13℃と見なすことができる。その時期は, 北海道太平洋中西部沿岸では6月下旬から7月上旬にあたる。近年では, 2月に放流が開始されるものの本格的な放流は3月下旬以降に行われるので(Fig. 84), 放流サケ幼稚魚が沿岸域に滞留する期間は, 3月下旬から7月上旬までのほぼ3ヶ月半と見なすことができる。

一方, サケ幼稚魚の重要な餌である動物プランクトンの湿重量と個体数は, とともに5月下旬から6月上旬にピークに達する(Fig. 85)。すなわち, サケ幼稚魚は, 動物プランクトン現存量のピーク時期にはごく沿岸域の狭い海域に分布し, 動物プランクトン現存量の減少が始まるのにやや遅れて沖側へと分布を拡大することになる。ごく沿岸域におけるサケ幼稚魚群の密度はかなり高いが, その時期には幼稚魚の体サイズが小さくて餌要求量は少ないことに加えて, 餌となる動物プランクトン現存量も多いことにより, 狭い水域内に高密度で分布することが可能となっていると推察される。

サケ幼稚魚は夜間にほとんど摂餌しないことが知られているので(帰山 1986; 入江 1990), その餌環境は, 遊泳層内における日出から日没までの餌生物の分布密度によって評価される。サケ幼稚魚は6月中旬に沖側に移動を開始した後も主に距岸10 km以内に分布しているため, それよりも沖側に存在する動物プランクトンは餌になり得ない。また, 本研究で明らかになったように, 動物プランクトンの分布の中心は, 5月, 6月ともに日中には10 m以深にある。一方, サケ幼稚魚の遊泳水深は終日海表面付近に限られている(入江 1990; Moulton 1997)ので, 日中10 m以深に分布している豊富な動物プランクトンが餌として利用される可能性は低い。すなわち, サケ幼稚魚の餌として利用されるのは, 日中表層に分布している動物プランクトンに限られる。それゆえ, サケ幼稚魚の餌環境を定量的に明らかにするためには, 昼夜別に動物プランクトンの鉛直分布を明らかにしなければならない。

動物プランクトンは一般に日中は下層に下降し, 夜間には表層に上昇するという日周鉛直移動を行い, そのパターンは種類によって異なっている。例えば, *Metridia* は暗くなってから表面に上昇して日出前に下降し *Calanus pacificus* は明るいうちに上昇し, 日出後に下降する(Dagg et al. 1989)。本研究の結果でも, 静内沿岸では*Metridia pacifica*のC5期幼体と成体が表面まで上昇分布したのは夜間に限られていたのに対し, *Neocalanus* spp. (*plumchrus* および

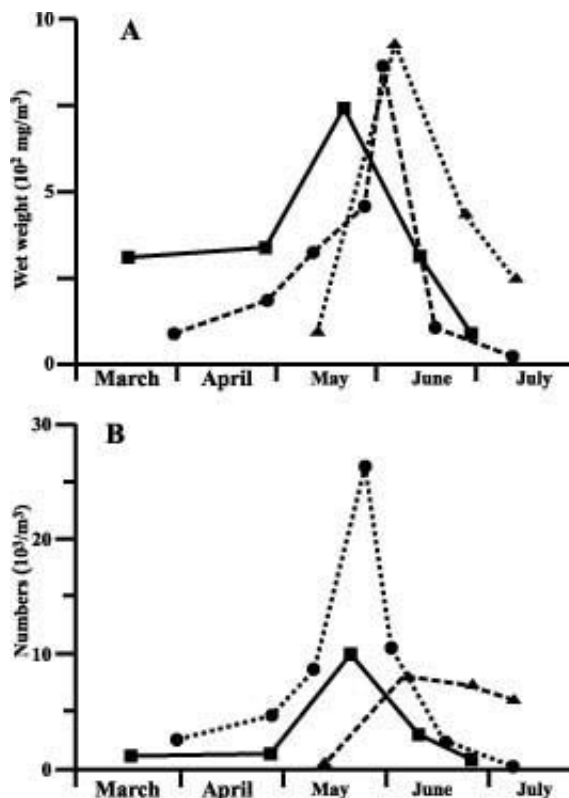


Fig. 85. Temporal changes in wet weight (10^3 mg/m^3) and numbers ($10^3/\text{m}^3$) of zooplankton in the coastal waters off Hiroo in 1986, Shikyu in 1987 and Shizunai in 1987. Triangle and dotted line: Hiroo; Circle and dotted line: Shizunai; Square and solid line: Shikyu.

flemingeri) は日没時にはすでに上昇を完了して, 3 m層に極大分布層を形成していた。このような条件下では, 朝と夕方(18-22時)に摂餌のピークを持つサケ幼稚魚(Karpenko and Nikoraeva 1989)にとっては *Calanus pacificus* 型の日周移動を行う種類は餌として利用し易く, *Metridia* 型の種類は利用し難いと考えられる。しかし, 実際には *E. bungii* (Fa)が5月の広尾沿岸と静内沿岸で, それぞれカテゴリー1とカテゴリー3に含まれ, *M. pacifica* も1988年5月30日の敷生沿岸ではカテゴリー2に含まれた。また, 1988年6月2日の静内沿岸では, 最も岸寄りの定点で67個体(雄成体57, 雌成体16)が摂餌されていた。このことは, ごく沿岸域では, 日中下層に分布しているはずの動物プランクトンが利用可能になる状況が生ずることを示している。その原因として考えられるのは, 陸から海に向かって吹く風によって発生する離岸流と湧昇流(George 1981; 大谷・出口 1981, 1983; 大谷 1986; 宇野木 1993)である。この物理的な力によって, 海底付近に分布する動物プランクトン群集が表面付近へ移送されることがあると考えられる。また, 河口付近やごく沿岸部では表層に

低鹹水が安定して存在し、その中に汽水性の *Tortanus discaudatus* や *Eurytemora* 類などが高密度で集められるため、サケ幼稚魚の餌として利用され易いということも知られている(関 1978; 関ら 1982; 河村ら 2000)。この現象もまた、本研究中に根室海峡沿岸域で観察された。これらのことから、サケ幼稚魚の餌環境を評価するには、水柱中の動物プランクトン群集の積算現存量だけでなく、その鉛直分布と日周鉛直移動パターン、風成湧昇の発生条件などの知見が重要だということが理解されよう。

本研究海域では、春季から初夏にかけての動物プランクトン群集の現存量は、*Pseudocalanus* spp., *A. longiremis*, *Fritillaria* sp. および *M. pacifica* の優占種である4分類群の量によって決定されていた。このうち、*M. pacifica* を除く3分類群は、サケ幼稚魚の餌として利用される頻度が高く、1回の摂餌で捕食される個体数も多かった。暖水性の *Fritillaria* sp. は、同じ暖水性の *E. nordmanni* とともに、表面水温が上昇した6月に大量に出現し、しかも日中にも10 m以浅に分布極大層を形成するので、サケ幼稚魚に高頻度かつ大量に利用されていることが明らかになった。一方、冷水性の *Pseudocalanus* spp. は、同じ冷水性の *Neocalanus* spp., *A. tumida* および *A. longiremis* とともに5月の日中に3 m以浅に、6月には昼夜を通じて下層に分布していた。その他の冷水性プランクトンである *E. bungii* および *M. pacifica* も、5月には表層に多く、6月には下降すると同時に積算現存量も減少した。このような、暖水性と冷水性の動物プランクトンの現存量と分布深度の変化は、サケ幼稚魚の餌環境を決定する要因となっていると考えなければならない。北海道の太平洋中西部沿岸海域では、西側の水域から暖水の影響を受け始めるので、水温上昇は西側で早く東側で遅いという地理的傾斜がみられる。それにつれて動物プランクトン群集の現存量と種組成も変化し、現存量のピークは表面水温が8-10℃になる5月下旬から6月上旬にかけて主に冷水性種によって形成され、その後、暖水の影響を受け始めると暖水種が優占するようになり、同時に現存量は激減することが、本研究の結果から明らかになった。すなわち、表面水温が10℃以上になることが餌環境の転換点の指標であると言える。

多くの動物プランクトン個体群では、そのサイズ組成は水温と餌の量に影響され、餌が十分であれば水温が高くなるに従ってサイズは小さくなり、水温が同じであれば餌の量が多いほど大型になる(Vidal 1980; McLaren and Corkett 1981; Warren et al. 1986; Richardson 1999)。また、動物プランクトン体内に蓄積される油球の体積は餌の減少と水温の上昇によって減少すること(Reiss et al. 1999)、体内のワックスとトリグリセライドも餌条件の悪化から3日程度で

減少すること(Hakanson 1984)、餌の減少により体サイズは変化しなくとも乾重量は減少する(Durbin et al. 1983)ことが知られている。ところで、北海道の太平洋沿岸海域では春から初夏に向かって水温が上昇し、クロロフィル量は減少するのが一般的である(中田 1982; Odate 1987; Maita and Odate 1988; 梁田ら 1999)。この変化が動物プランクトン群集のサイズ組成と現存量の変化をもたらすと考えなければならない。ブルーミングの終了に伴って動物プランクトン体内のエネルギーの蓄積量が減少するとともに、優占種群も変化する。しかも、沿岸性動物プランクトンの多くは、短い生活史を繰り返すので、ブルーミング終了の影響を短時間に受け、群集全体が小型化するのが早い。1986年の広尾沿岸域でも、サケ幼稚魚が利用していた餌の体積頻度分布のピークは、5月13日と6月4-5日には0.10 mm³であったものが、6月24-25日には0.05 mm³に減少し、また、最も高頻度かつ大量に摂食されていたカテゴリー1に含まれる餌生物の体体積組成のピークも、5月13-24日には0.20 mm³であったのが、6月24-25日には0.05 mm³まで減少していた。このように、ブルーミングが終了した後は、サケ幼稚魚の餌環境は質的にも量的にも顕著に劣化すると判断される。

サケ幼稚魚は、成長に伴って大型の餌を選択するようになり(LeBrasseur 1969; Feller and Kaczynski 1975; 入江 1990; 鈴木ら 1994; Pushchina and Goryainov 1994)、尾叉長が40~50 mmに達した頃から大型の動物プランクトンに対する選択性は強まるものの(Tsuda et al. 1998)、サイズの下限にほとんど変化は見られない(Okada and Taniguchi 1971; 入江 1990)。また、サケ幼稚魚の成長率は大きいサイズの餌を利用したときには高くなる(LeBrasseur 1969)。しかし、すでに述べたように、北海道の太平洋沿岸海域では、表面水温が10℃前後を超える頃から表層における餌群集の現存量は低下し、そのサイズ組成も小型化する。したがって、この間に成長したサケ幼稚魚が大型の餌を利用する能力を獲得しても、沿岸域の表層ではその能力を十分発揮することはできないと考えなければならない。

サケ幼稚魚は主に表面付近を遊泳層とし(入江 1990; Moulton 1997)、北太平洋に分布する未成熟魚(2歳以上)の分布層は水温躍層の上部に限られており、最大でも水深40-50 mを超えないとされている(待鳥 1966, 1967)。一方、Walker et al. (2000)は、アーカイバルタグ標識魚の放流結果から、成魚が夜間に浮上し昼間に降下するときに、表面水温が10℃以上のときには昼間の降下深度がより深くなること、すなわち、高水温からの逃避を明らかにしている。こうした鉛直移動能力がどの発育ステージに獲得されるかは明らかではないが、北海道太平洋沿岸

域における幼稚魚が、表面水温が10℃を超える6月頃にこの能力を獲得できると仮定すれば、彼らは日中水温躍層付近またはそれ以深に移動していたと見なしうる。それが正しいとすれば、この時期の胃内容物の主体が水温躍層に集中分布していた動物プランクトンであったという本研究の結果の説明がつく。そのように時期を追って摂餌水深を拡大することにより、ブルーム後にも餌の獲得が可能になり、高い生産性が維持されていると言える。

サケ稚魚の放流開始適期は、前述のように表面水温が5℃に達した時期である。一方、サケ幼稚魚が沿岸域から沖合へ移動時期は表面水温が13℃を超えるときである。この間に尾叉長で70 mmあるいは体重が3 gに達する必要がある (Mayama 1982)。しかし、主要な餌生物である動物プランクトンは、表面水温10℃前後で量的、質的にピークとなったのち急激に減少する。従って、成長に必要なエネルギーを十分に得られる時期は、表面水温が10℃に達する頃までと考えるのが妥当である。

北海道の太平洋沿岸域における春季の表面水の昇温には地理的な傾斜がみられるが、既往の水温データ (さけ・ます資源管理センター 2001) を参考として5℃から10℃になるまでの平均的な日数を計算すると、道東の昆布森では40日間、道南の八雲では23日間である。平均でこの中間値である30日間を例にとって、放流時の好適放流サイズを試算することができる。すなわち、標識魚の追跡結果から求めた北海道太平洋沿岸域における幼稚魚の瞬間成長係数は -0.0025 - 0.0138であった。ここで、瞬間成長係数をおおよそ平均に近い0.007とすれば、30日間で沖合へ移動するための最低条件である尾叉長70 mm、体重3 gを満たすためには、放流時の尾叉長と体重はそれぞれ、56 mm、1.6 g以上でなければならない。また、その時期は表面水温が5℃に達していなければならないが、その時期から遅くなる場合には、遅れた期間内に沿岸域で達成されるはずの成長量を補うサイズで放流することが望ましい。

要 約

日本におけるサケ (*Oncorhynchus keta*) の回帰資源は1970年代から増加し始め、1996年には日本全体で8,800万尾を数えた。この資源量は、放流数の増大と、給餌飼育の導入による放流サイズの大型化と放流時期の調整によって達成された。しかし、一方では飼育期間の長期化により、飼育管理時のリスクや経済的負担の増大をもたらしている。これらの負担を軽減し、人工孵化放流事業の安定的な継続を図るためには、河川と海洋での自然の生産力を効果的に利用し、放流後の生残を高めることが重要である。

特に、サケ幼稚魚の減耗が最も大きいと考えられている海洋生活初期における死亡率の削減は最も重要な課題であると言える。

その減耗要因については、海水適応能の不足、魚病、魚類や鳥類による食害、不適海域への物理的移送、沿岸漁業による混獲、沿岸環境への不適応、餌不足 (飢餓) などがあげられているが、まだ十分に明らかにされていない。これらの要因の中で、カラフトマス幼稚魚の死亡率が、主要な餌料プランクトンである、カイアシ類の増殖期間の長さや逆相関することなどから、餌環境の重要性が特に指摘されている。

サケ幼稚魚の餌として、真の浮遊性種、epibenthic な動物プランクトンそして陸棲昆虫などが高頻度利用されていることが報告されている。サケ幼稚魚がこれらの餌生物をどのように利用しているのかは、時期や海域によって異なっているが、利用を決定する条件として、餌生物の生態的特性からは、餌生物の水平および鉛直的集群性、サイズ、色素、体色 (視認の難易)、遊泳速度 (捕食者からの逃避速度) などがあげられる。また、サケ幼稚魚の生態的特性からは、摂餌時間帯 (夜間は摂餌しない)、分布水深 (浅い)、遊泳速度 (餌生物に対する追跡速度)、口器のサイズなどがあげられている。

本研究では、北海道太平洋沿岸に位置する、広尾、静内および敷生沿岸域において、サケ幼稚魚の分布、移動、成長および摂餌生態などの生態的特性について研究した。また、これらの餌料として重要な動物プランクトンの種組成の変遷、鉛直と水平方向への分布および昼夜の鉛直移動などの生態について明らかにした。さらに、水温、塩分などの海洋学的調査を実施した。これらによって得られたサケ幼稚魚と動物プランクトンの生態的特性とを対応することによって、サケ幼稚魚の摂餌生態に及ぼしている動物プランクトンの影響を明らかにした。

1. 調査海域への流入河川はいずれも中小河川で流入水量が少なく、また、湾が未発達のため、塩分30以下の低鹹な海域は最大でも距岸3.6 km前後の狭い範囲に過ぎない。この水域は4月下旬までは全層が沿岸親潮に覆われ、水温は5月中下旬には上層では5-9℃まで上昇するものの、下層部は依然として沿岸親潮に覆われていた。6月になると沖側から暖流の影響を受け始めた。水温躍層は5月中旬以降に形成され、時期が遅くなるに従って発達し、その形成水深は海域により異なり、広尾沿岸では10 m前後と浅かったのに対し、静内沿岸および敷生沿岸では25 m前後と深かった。

2. サケ幼稚魚は5月上旬から6月上旬までの水温の低い時期は港湾を含む距岸1.8 km以内の岸沿いに分布し、表面水温が8℃まで上昇すると分布域を沖合

に拡大し、13℃以上になると分布密度は急激に減少した。しかし、成長の悪い一部の幼稚魚は遅くまで港湾内に分布した。また、サケ幼稚魚はほとんどが塩分32以下の沿岸親潮の海域に分布した。

3. サケ幼稚魚は尾叉長により分布海域が異なり、小型の個体は岸寄りに、大型になるに従って沖側に分布し、尾叉長と距岸とは正の直線関係がみられた($r>0.65$)。このような分布傾向は日本各地でみられていることから、サケ幼稚魚は大型の個体から沖側へ移動していると言える。

4. 6月上旬の早い時期から150 mm前後の大型個体が襟裳岬以東の広尾沿岸の定置網に入網した。これらのサケ幼魚は、付近の河川から放流された標識魚よりも大きく、本州や北海道南部の河川から、早い時期に放流された稚魚が回遊したものと考えられた。また、これらの分布海域は全て距岸1.8 kmより岸側で、定置網への連続入網日数が最大でも3日間と短期間であることから、岸寄りの水域を速い速度で移動していると考えられた。

5. 標識サケ幼稚魚の分布から見て、尾叉長の違いによるグループ化が短時間に行なわれ、それらは異なった生息水域を選択している可能性が高い。サケ幼稚魚の河川から沿岸域への移動は数日以内の短期間に行われるが、沿岸域への滞留は放流後1ヶ月半以上が経過した6月下旬まで及んでいた。再捕された標識魚が放流点から直線的に移動したと見なした移動速度は、広尾沿岸では4.4 cm/sec(3.8 km/day)、静内沿岸では3.5-7.9 cm/sec(3.0-6.8 km/day)であった。

6. 標識魚の放流時と再捕時の尾叉長から求めた瞬間成長係数は、河川内では-0.0025から0.0057、沿岸域では-0.0025から0.0138の間で、それらの瞬間成長係数はいずれも放流日から再捕までの期間が短いほど高く、また、河口からの移動距離が大きかった個体ほど高かった。移動距離は大型の個体ほど大きかったことから、より大型個体はすでに調査水域外に出ていった可能性が高く、したがって成長量は実際の値よりも低く見積られている可能性がある。

7. サケ幼稚魚の分布密度および空胃率には地理的な差異が認められ、これらは餌環境の善し悪しを反映していると考えられた。また、同一採捕群内でも胃充満度や空胃率の変動は大きく、一部の個体は十分な餌を得ていた。このような変動は餌生物との遭遇の機会の違いを反映していると考えられた。主要な餌としては、浮遊性の動物プランクトン分類群が90%以上を占めていた。また、羽アリやユスリカ幼生などの陸起源動物群も多量に摂餌されており、沿岸域における餌の量的な問題を考える際に十分考慮する必要がある。

8. 1986年の広尾沿岸で異なる4発育段階のサケ幼稚魚が採捕された5月13日と6月24-25日では、同一定

点での異なる発育段階間の胃内容物について木元の式による類似度指数の計算結果では、12組中の8組で0.7以上と高く、発育段階による餌選択性の変化はないようにみえた。また、胃内容物に対する主成分分析の結果でも、体サイズの差による胃内容物組成の違いはみられなかった。これらのことから、魚体サイズに伴う胃内容物の違いは選択性の差によるものでなく、魚体サイズによる分布空間の差が遭遇する餌生物群集の違いをもたらした結果であったと考えられる。

9. 北海道の太平洋沿岸では動物プランクトンの現存量のピークは、表面水温が8-10℃になる5月下旬から6月上旬にかけて主に冷水性種によって形成され、そのピークを形成する時期は西側で早く、東側で遅いという地理的な傾斜がみられた。沖から暖水の影響を受け始める6月以降には暖水種が優占するようになると同時に、現存量は激減した。すなわち、表面水温10℃以上が餌環境の転換点の指標になると考えられる。

10. 広尾沿岸で春季から初夏にかけて卓越した動物プランクトンは常に冷水性種で、特にカイアシ類の *Pseudocalanus* spp., *Acartia longiremis* および *A. tumida* が優占したが、同属の *A. longiremis* と *A. tumida* の間では分布の重複が少なかった。また、暖水性種は *Fritillaria* sp. だけであった。これらの動物プランクトンは、日中に水温躍層より上層の10 m以浅に5,000 inds/mを超える高密度域を形成し、*Pseudocalanus* spp., *Fritillaria* sp. と *A. tumida* はサケ幼稚魚に高頻度利用されていた。このような動物プランクトンの高密度分布域の形成は、海面付近を主な生息域とするサケ幼稚魚に好適な摂餌環境を提供していると考えられた。

11. 動物プランクトンの日周移動のパターンは、種類、ステージおよび時期によって異なり、次の4タイプに分けられた。1) 夜間のみ表層に移動し、日出時と日没時には下層にいる (*M. pacifica*, 6月の *Pseudocalanus* sp.), 2) 常に下層に分布する (*E. bungii*), 3) 日出後に降下し、日没前に上昇する (*Neocalanus* spp.), 4) 日中も上層に分布する (*Fritillaria* sp., *E. nordmanni*)。サケ幼稚魚は常に表面近くを遊泳しており、明るい時間に摂餌し、夜間には摂餌しないため、常に下層に分布する *E. bungii* や、日周移動を行っても暗くなってから表面まで上昇する *M. pacifica* のタイプはサケの餌として利用され難く、*Fritillaria* sp. や *E. nordmanni* のように常に上層に分布するタイプや、まだ明るい時間に上層まで移動する *Neocalanus* spp. のようなタイプは餌として利用され易いと考えられた。しかし、最も岸寄りの定点では *M. pacifica* や *E. bungii* が利用されていた。この理由として、長期間沖に向かって風が吹き続けることによってEpisodic

に起きる離岸流や沿岸湧昇などの物理的条件が深く関与し下層の動物プランクトンが上層に輸送されたためと考えられた。

12. 静内沿岸における動物プランクトン群集のピーク間の平均距離は、ほとんどが140 m以内であった。また、分類群別のピーク間の平均距離は、約70%は150 m以内であった。このため、捕食者が相対的に分布密度の高い海域へ移動するための距離は、選択的に餌を利用する場合は、無選択に利用するよりも7%多く移動する必要がある。また、静内沿岸では分布密度の高い4-5月には多くの分類群間での重なり度が高く、これらの重なり度の高い分類群では、個体数の増減は同じ区間で生じていたと言える。

13. 動物プランクトンの現存量は海域全体のレベルが高い時期(4-5月)は岸側の方が高く、全体のレベルが低下した時期(6月以降)は沖側で高かった。時期によるピーク間の距離の違いは認められなかった。餌環境の善し悪しは動物プランクトンの分布密度によって決定されと考えられ、4-5月には餌環境は岸側の方が良かったと言える。

14. 広尾沿岸では、主要な動物プランクトン分類群の93分類群中76分類群で時期が遅くなるに従って体サイズが減少した。また、体積で見た動物プランクトン個体数のピークも5月13-14日と6月4-5日には0.1 mm³であったが、6月24-25日には0.05 mm³に低下した。北海道の太平洋沿岸では、4月以降には動物プランクトンの餌となるクロロフィルa量が減少し、春から夏に向かって動物プランクトンの体サイズも減少することから、蓄積エネルギー量も減少していると考えられる。これらのことから、この間にサケ幼稚魚が成長して大型の餌を利用する能力を獲得しても、沿岸域ではその能力を発揮することはできなくなると考えられる。

15. 主要なサケ放流河川である釧路川、十勝川、静内川および敷生川では、放流時平均体重は1980-84年にはほとんどが1 g以下であったのに対し、1994-98年には4月以降には大半が1 gを超える大型稚魚に変わった。また、放流尾数のピークも4月下旬から5月下旬へと約1ヶ月遅くなっていた。

16. サケ稚魚放流の開始時期を沿岸の表面水温が5℃に達したときとし、その後の成長に必要なエネルギーを十分に得るために、動物プランクトンが量的、質的にピークとなる表面水温10℃に達するまでの期間沿岸域に滞留するとすれば、その日数は平均で30日間となる。瞬間成長係数をおおよそ平均の0.007と見積もって沖合へ移動するための最低条件とされている尾叉長70 mm、体重3 gを満たすためには、表面水温5℃の時期に、尾叉長で56 mm、体重で1.6 gを超えた稚魚を放流する必要がある。

Summary

The adult chum salmon (*Oncorhynchus keta*) returns have increased since the 1970's in Japan to a maximum number of 88 million fish in 1996. Such stocks were made by increasing the release number, enlarging their body size and adjusting the release period. On the other hand, long-term management of the fish is very risky and an economical burden. Mortality rates of juvenile chum salmon when first released must be reduced to resolve this problem.

Although some survival factors have been presented, we still do not know enough about the survival mechanisms of these fish. Above all, the fish's food supply is one of the most important factors. It is known that juvenile chum salmon frequently eat pelagic zooplankton, epibenthic zooplankton and terrestrial insects.

The deciding factors for the type of zooplankton that they eat are the ecological character of the horizontal and vertical swarm, body size, including pigment and body color (can create search difficulty) and swimming speed (to escape from predators). On the other hand, the ecology character of juvenile chum salmon are feeding time (they do not eat at night), distribution depth, swimming speed (to chase prey), mouth vessel size and so on.

This study investigated the ecological characteristics of juvenile chum salmon (distribution, migration, development and feeding habitat), behavior of zooplankton (seasonal succession, vertical and horizontal distribution and diel migration) and oceanographical conditions from 1985 to 1990 in the Pacific coastal waters off Hiroo, Shizunai and Shikyu, the central coast of Hokkaido.

1. The research areas did not develop brackish waters because not much river water was discharged. Therefore, surface densities below 30 were distributed within 3.6 km from shore. The areas were covered with the Coastal-Oyashio of 1℃ and density below 33 at all layers from March to late April. However, although the surface temperature increased to 6℃ in mid-late May, the Coastal-Oyashio still remained at lower layers. The surface temperature increased to 11℃ in early-mid June and above 13℃ in July. These temperature increases were geographical determined with the west area being earlier than the east side. A warm water mass flowed inshore in early-mid June. Thermoclines formed in May, and these developed at a later period. These layers

formed different depths between the east and west side of Cape Erimo. The thermocline was shallower (10 m deep) at Hiroo than Shizunai and Shikyu (25 m deep).

2 . Low numbers of juvenile chum salmon were found within 1.8 km from shore during the low temperature period. The fish distributed extensively when the temperature increased to 8°C, and the fish abundances decreased markedly over 13°C. Juvenile chum salmon distributed almost below salinity 32 of the Coastal-Oyashio .

3 . Large fish were distributed farther from the shore than small fish. The relationship between distance from the shore and mean fork length of fish had a liner regression ($r > 0.65$). As these distribution patterns were shown widely in all coastal waters in Japan, large juvenile chum salmon migrated farther from shore.

4 . Large juvenile chum salmon, about 150 mm, were captured with a set net in early June in the coastal waters near Hiroo. Accordingly, these fish were larger than the marked fish to be released from surrounding rivers; they were released at an earlier time from Honshu or the southern part of Hokkaido. Moreover, all of these fish captured within 1.8 km from shore and consecutive capture days were within three days. This indicates that juvenile chum salmon were not confined for a long time.

5 . Marked juvenile chum salmon grouped quickly depending on size, and these groups possibly selected different waters. Juvenile chum salmon remained for a few days in the river they were released from, and these lived over 90 days in the coastal waters. Migration speeds of these marked fish, if the fish moved straight between the release and recapture point, were estimated at 4.4 cm/sec (3.8 km/day) at Hiroo and 3.5-7.9 cm/sec (3.0-6.8 km/day) at Shizunai.

6 . Instantaneous growth rates of marked fish between the release day and recapture day were -0.0025 to 0.0057 in the river and -0.0025 to 0.0138 in the coastal waters. The results show that the shorter the period to recapture and the longer the movement distance from the river mouth created higher growth values. Because the movement distance was farther for larger fish, the larger fish escaped from the research area. Therefore, their growth rates were estimated to be low.

7 . Abundances and empty stomach rates of juvenile chum salmon were geographically different. It seemed that these results reflected food environment conditions for the fish. Moreover, stomach fullness and empty stomach rates fluctuated in each group of fish. Some fish in the group ate enough food. This fluctuation showed

the difference in chance encounters between predators of the fish and prey. Pelagic zooplankton occupied more than 90% of prey. Many terrestrial insects of winged ants and chromomids were eaten by the fish. Therefore, we must take the biomass of such prey into consideration.

8 . Four development stages of fry (40-60 mm), pre-fingerling (60-80 mm), post-fingerling (80-120 mm) and young (120-150 mm) occurred from May to late June near Hiroo in 1986. The similarity index ($C\pi$) was calculated with Kimoto's equation between developmental stages of stomach contents in 12 pairs. $C\pi$ exceeded 0.7 in 8 pairs. The results show that juvenile chum salmon do not select prey size according to development stages, the difference of their stomach contents reflected the consumption of different zooplankton communities.

9 . Zooplankton biomass reached a maximum from late May to early June, when the surface temperatures were 10°C in these research areas. This period had geographical inclinations such as surface temperature. As the peak showed a sharp rise, the food environments were very different during the peak period before and after that. The amount of zooplankton biomass should determine the juvenile chum salmon behaviors both during the period when they remain in the coastal waters and the migration toward off shore.

10 . Cold-water zooplankton species of *Pseudocalanus* spp., *Acartia tumida* and *A. longiremis* dominated at all times from spring to early summer and warm-water species of *Fritillaria* sp. predominated during the late period in the coastal waters near Hiroo in 1986. Although individual numbers of zooplankton was at a low level in May, high abundance layers formed after 3 June, and a maximum density of 16,000 inds/m³ formed at 10 m deep on 25 June. These high abundance layers were composed of these species and formed above thermocline. These species were frequently eaten by juvenile chum salmon, and such layers give a favorable food environment for fish.

11 . However, diel vertical migrations of zooplankton were always different from the development stage and sampling period. Four types were categorized as follows: Type 1: Migrated to upper layer before sunset and fell after sunrise (*Neocalanus* spp. *Pseudocalanus* spp in May). Type 2: Remained at the surface only at night, and stayed at a lower layer at other times (*Metridia pacifica*, *Pseudocalanus* spp. in June, *Acartia tumida*, *Acartia longiremis*). Type 3: Always stayed at a lower layer (*Eucalanus bungii*). Type 4: Always stayed at an upper layer (*Fritillaria* sp., *Evadne nordmanni*). It

is known that juvenile chum salmon always swim near the surface and eat during the daytime. Therefore, the juvenile chum salmon couldn't eat types 2 and 3 easily, but ate types 1 and 4 easily. However, the juvenile chum salmon had eaten *Metridia pacifica* (type 2) and *Eucalanus bungii* (type 3) at all the research areas. This was because wind was blowing for long times from land to off shore, the up-welling occurred frequently, so zooplankton were transported from lower layers to upper layers and became food for juvenile chum salmon.

12. Zooplankton distributed heterogeneously. The mean distance of total zooplankton number between peaks was almost even (80 to 140 m) and that of each kind was 90 to 150 m from March to June. If the juvenile chum salmon had selective feeding habits, then the fish movement distance to eat food would be seven percent higher than the eating habits that were shown. High values of an overlap index between zooplankton types showed that each of the individual fluctuations occurred at the same place.

13. Since the whole zooplankton abundance level was high in April to May, the level near shore was higher than that off shore, and the level reversed to a low level in June. As the results of the mean distance between peaks were not different between periods, the high zooplankton abundance levels in coastal waters is a good food environment for salmon. Consequently, the food environment near shore is better than that of off shore in April and May.

14. Seasonal changes of mean lengths of maximum dimensions of zooplankton items decreased by 76 items of 93 items in the coastal waters near Hiroo in 1986, and the zooplankton number peaked at 0.10 mm^3 both sampling days on 13-14 May and on 4-5 June, and that peak decreased to 0.05 mm^3 on 24-25 June. Since chlorophyll a decreased and many zooplankton types' body size decreased later, accumulation energy in the body also decreased. Even if juvenile chum salmon developed and are able to eat larger prey, the fish are not able to be exercise this ability at a later time.

15. The mean body weight of released juveniles at the four main rivers of Shikyu, Tokachi, Shizunai and Kushiro on the Pacific coast from 1994 to 1998 were larger than those below 1 g from 1980 to 1984, and each released group of mean body weight was almost even from 1980 to 1984 but was clearly larger from 1994 to 1998. Juvenile chum salmon began being released in early January, peaked in late April, and finished in mid May from 1980 to 1984. From 1994 to 1998 the release was later than in 1980 to 1984. As a result of the study,

the distribution limit temperature is believed to be 13°C . Moreover, a peak of food biomass formed at 10°C and reduced rapidly later on. The fish attained offshore moving size by that time.

16. The surface temperature increased from 5 to 10°C during 30 days, and mean instantaneous growth rates of the fish was 0.007 in these research areas. The fork length and body weight at release were calculated to substitute these values for the growth formula. The fork length and the body weight were 56.7 mm and 1.6 g, when surface temperature was 5°C . When the fish were released at a later time, the fish had to grow quickly to reach the coastal waters in that period.

謝 辞

本研究を取りまとめるに当たり、ご指導とご助言と心からの励ましをいただいた東北大学大学院農学研究科谷口旭教授に衷心から感謝申し上げます。また、東北大学大学院農学研究科大森迪夫教授ならびに谷口和也教授には有益なご助言と御教示をいただいた。深く感謝申し上げます。

サケ幼稚魚の生態的な調査と分析方法について元北海道さけ・ますふ化場長の小林哲夫博士と、さけ・ます資源管理センター調査研究課長の真山紘博士に初歩から教えていただいた。動物プランクトンの同定について紋別市職員浜岡莊司氏にお世話になった。また、北海道大学大学院水産科学研究科志賀直信助教授と水産総合研究センター北海道区水産研究所亜寒帯海洋部長平川和正博士には動物プランクトンの分布についての有益なご助言をいただいた。心からお礼申し上げます。

海洋の調査と資料の分析に当たってはさけ・ます資源管理センター調査研究課、清水幾太郎室長、浦和茂彦博士、鈴木俊哉主任研究員、斉藤寿彦研究員にお世話になった。海洋の調査に当たっては広尾町亀田漁業部、静内町大沢漁業部、白老町虎杖浜漁業協同組合自営定置、標津町馴山水産、標津町漁業協同組合の皆様にお世話になった。また、標識魚の飼育放流を始め河川および海洋での調査にはさけ・ます資源管理センター（旧北海道さけ・ますふ化場）の支所、事業所の職員の皆様と旧広尾町さけ・ます増殖振興協会職員成田伝彦氏（現北海道庁職員）にご協力をいただいた。以上の方々に心からお礼申し上げます。

本研究を進めるに当たり北海道さけ・ますふ化場の元調査課長（故）阿部進一氏、さけ・ます資源管理センター前調査研究課長である廣井修博士からは数々のご便宜とご指導とご助言をいただいた。深く感謝の意を表します。

なお、第3章と5章の一部について、水産海洋研究(61, 1-9)と日本プランクトン学会報(44, 21-30)からの転載を許可して頂いた。また、海洋出版株式会社からは月刊海洋号外27に記載してある図表の使用を承諾して頂いた。記してお礼申し上げます。

文 献

- 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.
- Atkinson, A., P. Ward, and E. J. Murphy. 1996. Diel periodicity of Subantarctic copepods: relationships between vertical migration, gut fullness and gut evacuation rate. J. Plankton Res., 18: 1387-1405.
- Bailey, E. J., B. L. Wing, and C. R. Mattson. 1975. Zooplankton abundance and feeding habits of fry of pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, and chum salmon, *Oncorhynchus keta*, in Traitors Cove, Alaska, with speculations on the carrying capacity of the area. Fish. Bull., 73: 846-861.
- Batchelder, P. H. 1985. Seasonal abundance, vertical distribution, and life history of *Metridia pacifica* (Copepoda: Calanoida) in the oceanic subarctic Pacific. Deep-Sea Res., 32: 949-964.
- Bax, N. J. 1983. Early marine mortality of marked juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) released into Hood Canal, Puget Sound, Washington, in 1980. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40: 426-435.
- Bordeur, D. R., and W. G. Pearcy. 1990. Tropic relations of juvenile Pacific salmon off the Oregon and Washington coast. Fish. Bull., 88: 617-636.
- Brodskii, K. A. 1950. Calanoida of the Far Eastern Seas and Polar Basin of the USSR. Nauka, Moskva-Leningrad, 440 p. (Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem, 1967)
- Budnikova, L. L. 1994. Amphipods in the diet of smolt chum salmon and some other fishes in Kalininka Bay, southwestern Sakhalin. Biol. Mor., 20: 190-196. (In Russian.)
- Cada, F. G., and J. M. Loar. 1982. Relative effectiveness of two ichthyoplankton sampling techniques. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 39: 811-814.
- Chupakhin, V. M., and A. M. Kaev. 1980. 択捉島沿岸におけるカラフトマス及びシロサケの分布並びにいくつかの生物学的特徴について(大屋喜延訳), 魚と水, 20: 33-38.
- Coony T. R., J. R. Allen, M. A. Bishop, D. L. Eslinger, T. Kline, B. L. Norcross, C. P. Mcroy, J. Milton, J. Olsen, V. Patrick, A. J. Paul, D. Salmon, D. Scheel, G. L. Thomas, S. L. Vaughan, and T. M. Willette. 2001. Ecosystem control of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and Pacific herring (*Clupea pallasii*) populations in Prince William Sound, Alaska. Fish. Oceanogr., 10 (Suppl. 1): 1-13.
- Coony T. R., K. O. Coyle, E. Slockmar, and C. Stark. 2001. Seasonality in surface-layer net zooplankton communities in Prince William Sound. Fish. Oceanogr., 10 (Suppl. 1): 97-109.
- Dagg, J. M., B. W. Frost, and W. E. Walker, Jr. 1989. Copepod diel migration, feeding, and the vertical flux of pheopigments. Limnol. Oceanogr., 34: 1062-1071.
- Dauvin, C. J., E. Thiébaud, and Z. Wang. 1998. Short-term changes in the mesozooplankton community in the Seine ROFI (Region of Freshwater Influence) (eastern English Channel). J. Plankton Res., 20: 1145-1167.
- Dawson, K. J. 1978. Vertical distribution of *Calanus hyperboreus* in the central Arctic Ocean. Limnol. Oceanogr., 23: 950-957.
- Durbin G. E., A. G. Durbin, T. J. Smayda, and P. G. Verity. 1983. Food limitation of production by adult *Acartia tonsa* in Narragansett Bay, Rhode Island. Limnol Oceanogr., 28: 1199-1213.
- Fasham, J. R. M. 1978. The statistical and mathematical analysis of plankton patchiness. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 16: 43-79.
- Feller, J. R., and V. W. Kaczynski. 1975. Size selective predation by juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) on epibenthic prey in Puget Sound. J. Fish. Res. Board Can., 32: 1419-1429.
- Flinkman J., I. Vuorinen, and E. Aro. 1991. Planktivorous Baltic herring (*Clupea harengus*) prey selectively on reproducing copepods and cladocerans. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 48: 73-77.
- Fukuwaka M., and T Suzuki. 2002. Early sea mortality of mark-recaptured juvenile chum salmon in open coastal waters. J. Fish. Biol., 60: 3-12.
- Fulton, J. 1973. Some aspects of the life history of *Calanus plumchrus* in the Strait of Georgia. J. Fish. Res. Board Can., 30: 811-815.
- Gallegos, L. C., T. E. Jordan, and D. L. Correll. 1992. Event-scale response of phytoplankton to watershed inputs in a subestuary: Timing, magnitude, and location of blooms. Limnol. Oceanogr., 37: 813-828.
- George, G. D. 1981. Zooplankton patchiness. Rep. Freshwat. Biol. Ass., 49: 32-44.
- Gibson, J. M. 1993. Vertical migration and feeding of *Euphausia lucens* at two 72h stations in the southern Benguela upwelling region. Mar. Biol., 116: 257-268.

- Gómez-Erache, M., W. Norbis, and D. Bastrieri. 2000. Wind effect as forcing factor controlling distribution and diversity of copepods in a shallow temperate estuary (Solis Grande, Uruguay). *Sci. Mar.*, 64: 87-95.
- Goshorn, D. M., and C. E. Epifanio. 1991. Diet of larval weakfish and prey abundance in Delaware Bay. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 120: 684-692.
- Gray, A. C. 1998. Diel changes in vertical distributions of larval fishes in unstratified coastal waters off southeastern Australia. *J. Plankton Res.*, 20: 1539-1552.
- Hakanson, L. J. 1984. The long and short term feeding condition in field-caught *Calanus pacificus*, as determined from the lipid content. *Limnol. Oceanogr.*, 29: 794-804.
- 濱 順子・半田暢彦. 1996. 出水期における植物プランクトン生産の動態 - 衣浦湾を例にして - . 月刊海洋, 28: 134-142.
- Hamner, M. W., and J. H. Carleton. 1979. Copepod swarms: attributes and role in coral reef eco-systems. *Limnol. Oceanogr.*, 24: 1-14.
- Hamner, M., W. Hamner P. P., W. S. Strand, and R. W. Gilmer. 1983. Behavior of Antarctic krill, *Euphausia superba*: chemoreception, feeding, schooling and molting. *Science*, 220: 433-435.
- Haury, R. L., and P. H. Wiebe. 1982. Fine-scale multi-species aggregations of oceanic zooplankton. *Deep-sea Res.*, 29: 915-921.
- Hays, C. G., C. A. Proctor, A. W. G. John, and A. J. Warner. 1994. Interspecific differences in the diel vertical migration of marine copepod: The implications of size, color, and morphology. *Limnol. Oceanogr.*, 39: 1621-1629.
- Healey, M. C. 1979. Detritus and juvenile salmon production in the Nanaimo estuary: I. Production and feeding rates of juvenile chum salmon. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36: 488-496.
- Healey, M. C. 1980. The ecology of juvenile salmon in Georgia Strait, British Columbia. In *Salmonid Ecosystems of the North Pacific* (edited by McNeiland, W. J. and D. C. Himsworth), Oregon State Univ. Press, Corvallis. pp. 209-229.
- 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.
- Heard, W. R. 1991. Life history of pink salmon. In *Pacific Salmon Life Histories* (edited by Groot, C. and L. Margolis), UBC Press, Vancouver. pp. 119-230.
- Hebert, D. N. P., A. G. Good, and M. A. Mort. 1980. Induced swarming in the predatory copepod *Heteroscoptes septentrionalis*. *Limnol. Oceanogr.*, 25: 747-750.
- 北海道栽培漁業公社. 1989. 養殖漁場海峡観測取まとめ. 札幌. 179 p.
- 平川和正. 1984. 噴火湾水域における浮游性橈脚類の季節分布並びに *Calanus pacificus*, *Calanus plumchris* および *Eucalanus bungii bungii* の生活史に関する研究. 日本海洋生物研究所, 東京. 48 p.
- 平野和夫・今田和史・安富亮平・河村 博・工藤智. 2000. 増毛沿岸における海洋環境とサケ幼魚の餌料プランクトンの変動. 日本海区さけます回帰率向上対策調査報告書, 北海道水産孵化場, 恵庭. pp. 39-67.
- Huang, C., S. Uye, and T. Onbe. 1993. Ontogenetic diel vertical migration of the planktonic copepod *Calanus sinicus* in the Inland Sea of Japan. *Mar. Biol.*, 117: 289-299.
- Irie, H. 1959. Studies on pelagic amphipods in the adjacent seas of Japan. *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.*, 8: 20-42.
- 入江隆彦. 1985a. 北日本の太平洋海域における離岸期サケ稚魚の分布. 日水誌, 51: 749-754.
- 入江隆彦. 1985b. 北日本の太平洋沿岸に出現する離岸期サケ稚魚の起源と回遊経路. 日水誌, 51: 1103-1107.
- 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, 西水研報, 68: 1-142.
- 入江隆彦・中村健蔵. 1985. 海洋生活初期のサケマス幼魚の生態に関する研究 - IV. 道東沿岸の小港におけサケ稚魚の滞留と成長. 北水研報, 50: 13-25.
- 入江隆彦. 1987. 海洋生活初期のサケマス稚魚の生態に関する研究-V. 道東沿岸の小港に滞泳するサケ稚魚の食性と餌のサイズについて. 北水研報, 51: 1-10.
- 飯岡主税・支倉 理・古館治美. 1983. 沿岸域滞留稚魚生態調査. 昭和56年度さけます資源増大対策調査報告書, 岩手県, 盛岡. pp. 10-38.
- Iwata, M., and S. Komarsu. 1984. Importance of estuarine residence for adaptation of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) fry to seawater. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41: 744-749.
- Kaczynski, W. V., R. J. Feller, J. Clayton, and R. J. Gerke. 1973. Trophic analysis of juvenile pink and chum salmon (*Oncorhynchus gorbuscha* and *O. keta*) in Puget Sound. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30: 1003-1008.
- 帰山雅秀. 1986. サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum) の初期生活史に関する生態学的研究. さけ・ます研報, 40: 31-92.

- Kaeriyama, M. 1989. Aspects of salmon ranching in Japan. *Physiol. Ecol. Jan., Spec.* 1: 625-638.
- 帰山雅秀. 1996. サケ属魚類の再生産と最適放流技術. *月刊海洋*, 28: 589-594.
- Kaeriyama, M., and S. Urawa. 1992. Future research by the Hokkaido Salmon Hatchery for the proper maintenance of Japanese salmonid stocks. *Proceeding of the International Workshop on Future Salmon Research in the North Pacific Ocean*, Nat. Res. Inst. of Far Seas Fish., Shimizu. pp. 57-62.
- Karpenko, V. I. 1998. The early sea life of Pacific salmon. *Vniro Publishing*, Moscow. 165 p.
- Karpenko, I. V., and E. T. Nikolaeva. 1989. Daily feeding rhythm and rations of juvenile chum salmon, *Oncorhynchus keta*, during river and early marine part of their life cycle. *Voprosy Ikhtiologii*, 2: 318-325.
- Katona, K. S. 1970. Growth characteristics of the copepods *Eurytemora affinis* and *E. herdmanni* in laboratory cultures. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 20: 373-384.
- Kawamura, A. 1990. Local aggregations of surface zooplankton in the pelagic regions of the northern North Pacific, Bering Sea and the Gulf of Alaska. *Bull. Fac. Bioresources, Mie Univ.*, 3: 41-56.
- Kawamura, A., and K. Hirano. 1985. The spatial scale of surface swarms of *Calanus plumchrus* Marukawa observed from consecutive plankton net catches in the northwestern North Pacific. *Bull. Marine Sci.*, 37: 626-633.
- 河村 博・工藤 智・宮本真人・永田光博. 2000. サケ幼魚の沿岸生態. 日本海区さけます回帰率向上対策調査報告書, 北海道水産孵化場, 恵庭. pp. 68-99.
- 加藤 守・真山 紘. 1980. 石狩川水系(千歳川)で行われた希土類元素ユーロピウム(Eu)によるシロザケ稚魚の標識放流. 幼魚期及び接岸期を中心とした沖合生態調査. 昭和54年度プログレスレポート, 遠洋水研, 清水. pp. 37-44.
- Ken, M. S. 1987. Plankton and feeding of young chum and pink salmon near the sea of Okhotsk coast of Inturuf Island. *Plenum Publishing Corp.*, 111-116, (Translated from *Biologiya Morya*, No. 2, 60-65, 1986).
- 木元新作. 1976. 動物群集研究法I. 共立出版, 東京. 192 p.
- Kimoto, K, J. Nakashima, and Y. Morioka. 1988. Direct observations of copepod swarm in a small inlet of Kyusyu, Japan. *Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.*, 66: 41-58.
- 小林哲夫. 1977. 沿岸滞泳期におけるサケ・マス幼魚の生態. *水産海洋研究*, 31: 39-44.
- 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.
- Kobayashi, T. 1980. Salmon propagation in Japan. In "Salmon Ranching" (edited by J. E. Thorpe). *Acad. Press, London*. pp. 91-107.
- 小島 博・新谷康二・山下幸悦・佐々木義隆・宮本真人・黒川忠英・松原貞夫・岩田宗彦. 1992. 海水馴致処理を経たサケの回帰. *水産孵化場研報*, 46, 17-22.
- 興石裕一. 1980. 海中飼育サケ稚魚の餌料要求量. *日水研報*, 31: 41-55.
- Kotori, M. 1975. Morphology of *Sagitta elegans* (Chaetognatha) in early larval stages. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 31: 139-144.
- 小山純正・上田一夫. 1981. シロザケ稚魚の行動に及ぼす温度の影響. 一離岸の要因について. 遡河性さけ・ますの大量培養技術の開発に関する総合研究. 海中飼育放流による稚魚減耗の抑制. 昭和55年度報告, 東北水研, 塩釜. pp. 79-83.
- 工藤 智・河村 博・宮本真人・鈴木研一・永田光博・今田和史・平野和夫. 2000. ALC標識放流サケの幼魚期の成長とその母川回帰状況. 日本海区さけます回帰率向上対策調査報告書, 北海道水産孵化場, 恵庭. pp. 100-110.
- LeBrasseur, J. R. 1969. Growth of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) under different feeding regimes. *J. Fish. Res. Board Can.*, 26: 1631-1645.
- Leising, W. A., and P. J. S. Franks. 2000. Copepod vertical distribution within a spatially variable food source: a simple foraging-strategy model. *J. Plankton Res.*, 22: 999-1024.
- Lewis, G. A., and A. C. Thomas. 1986. Tidal transport of planktonic copepods across the sill of a British Columbia fjord. *J. Plankton Res.*, 8: 1079-1089.
- 待鳥精治. 1966. 北西太平洋におけるサケマス類の垂直分布 I. *北水研報*, 31: 11-17.
- 待鳥精治. 1967. 北西太平洋におけるサケマス類の垂直分布 II. *北水研報*, 33: 13-20.
- Mackas, L. D., and G. C. Louttit. 1988. Aggregation of the copepod *Neocalanus plumchrus* at the margin of the Fraser River Plume in the Strait of Georgia. *Bull. Mar. Sci.*, 43: 810-824.
- Magnesen, T. 1989. Vertical distribution of size-fraction in the zooplankton community in Lindåspollene, western Norway. 1. Seasonal variations. *Sarsia*, 74: 59-68.
- Maita, Y., and T. Odate. 1988. Seasonal changes in size-fractionated primary production and nutrient concen-

- trations in the temperate neritic waters of Funka Bay, Japan. J. Oceanogr. Soc. Japan, 44: 268-279.
- Mason, J. C. 1974. Behavioral ecology of chum salmon fry (*Oncorhynchus keta*) in a small estuary. J. Fish. Res. Board Can., 31: 83-92.
- Mayama, H. 1982. Technical innovations in chum salmon enhancement with special reference to fry condition and timing of release. NOAA Tech. Rep. NMFS 27: 83-86.
- 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移動と沿岸帯での分布回遊. さけ・ますふ研報, 36: 1-17.
- 真山 紘・関 二郎・清水幾太郎・野村哲一・大熊一正. 1981. 石狩沿岸におけるサケ稚魚の分布、移動 (1979、1980). サケ別枠1980年「河川型研究グループ」レポート, 北水研, 釧路. pp. 185-198.
- McLaren A. I., and C. J. Corkett. 1981. Temperature-dependent growth and production by a marine copepod. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38: 77-83.
- Meester D. L., S. Maas, K. Dierckens, and H. J. Dumont, 1993. Habitat selection and patchiness in *Scapholeberis*: horizontal distribution and migration of *S. mucronata* in a small pond. J. Plankton Res., 15: 1129-1139.
- 三原健夫. 1958. 北海道沿岸に出現するサケ稚魚の生態について. 水産孵化場研報, 13: 1-14.
- 箕田 嵩・原野茂樹. 1982. 沿岸滞泳期シロザケ稚魚の食性と餌要求量. サケ別枠 1981「河川型研究グループ」レポート, 北水研, 釧路. pp. 119-127.
- 箕田 嵩・大沢圭介. 1967. 夏季オホーツク海に生ずる音波散乱層のプランクトン. 北大水産彙報, 18: 9-19.
- 三坂尚行・内藤一明. 1995. 北海道南西部日本海沿岸域における春季の動物プランクトンとサケ稚魚の食性. 北海道水産孵化場研報, 49: 67-68.
- Morioka, Y., F. Shinohara, J. Nakashima, and T. Irie. 1991. A diel vertical migration of the copepod *Calanus sinicus* in relation to well-developed thermocline in the Yellow Sea, October 1987. Bull. Seikai Natl. Fish. Reg. Inst., 69: 79-85.
- Morishita, M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. Mem. Fac. Sci. Kyusyu Univ. Ser. E. (Biol.), 3: 65-80.
- 元田 茂. 1972. 動物プランクトンの生態特に日周鉛直移動の習性について. 日本海洋学会誌, 28: 278-292.
- Moulton, L. L. 1997. Early marine residence, growth, and feeding by juvenile salmon in northern Cook Inlet, Alaska. Alaska Fish. Res. Bull., 4: 154-177.
- Murphy, L. M., 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.
- 中田 薫. 1982. 北海道噴火湾の1981年春季増殖期における植物プランクトンの組成. 水産海洋研究会報, 41: 27-32.
- Nagasawa, K. 1998. Fish and seabird predation on juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Japanese coastal waters, and an evaluation of the impact. NPAFC Bull., 1: 480-495.
- 長澤和也・帰山雅秀. 1995. 総説 日本沿岸水域における魚類と海鳥類によるサケ幼稚魚の捕食. さけ・ますふ化場研報, 49: 41-53.
- 西浜雄二・岩崎良教・金子 実・広海十朗. 1976. 噴火湾鹿部沖における海洋条件および動植物プランクトンの季節変化. 特に栄養塩類と植物プランクトンの増殖との関係. 北水試月報, 33 (2): 1-22.
- Nomura, H., T. Ishimura, and M. Murao. 1993. Dense swarms of calanoid copepoda in Tokyo Bay, Japan. Bull. Plankton Soc. Japan, 39: 147-149.
- Odate, T. 1987. Temporal and horizontal distribution of the diatom community during the spring bloom in Funka Bay, southern Hokkaido. Bull. Plankton Soc. Japan, 34: 33-42.
- 小笠原惇六. 1987. 親潮と道東沿岸流. 海洋科学, 19: 21-25.
- Okada, S., and A. Taniguchi. 1971. Size relationship between salmon juveniles in shore waters and their prey animals. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 22: 30-36.
- 小倉末基. 1995. 1993年10・11月のオホーツク海南部海域および千島列島沖合い太平洋におけるさけます類幼魚の分布. 平成5年度開洋丸第2次航海調査報告書. さけ・ます調査報告 40, 水産庁, 東京. pp. 57-64.
- 奥野忠一・久米 均・芳賀敏郎・吉沢 正. 1971. 多変量解析法. 日科技連出版社, 東京. 430 p.
- 大久保明. 1975. 生態学と拡散. 築地書館, 東京. 217 p.
- 大熊一正・小林哲夫. 1983. サケマス稚魚の体力測定装置について. さけ・ますふ研報, 37: 41-44.
- 大谷清隆. 1971. 噴火湾の海峡変動の研究 II. 噴火湾に流入・対流する水の特性. 北大水産彙報, 22: 58-66.
- 大谷清隆. 1986. 短時日吹く風によって生じる沿岸湧昇. 沿岸海洋研究ノート, 23: 155-165.
- 大谷清隆・出口良二. 1981. 渡島半島東岸の沿岸湧昇-1. 北大水産彙報, 32: 77-96.
- 大谷清隆・出口良二. 1983. 渡島半島東岸の沿岸湧昇-

2. 北大水産彙報, 34: 291-311.
- 大谷清隆・村上 敬. 1987. 北海道沿岸の流動特性. 海洋科学, 19: 13-20.
- Parker, R. R. 1968. Marine mortality schedules of pink salmon of the Bella Coola river, central British Columbia. J. Fish. Res. Board Can., 25: 757-794.
- Pearcy, G. W., D. C. Wilson, W. A. Dhung, and W. J. Chapman. 1989. Residence times, distribution, and production of juvenile chum salmon, *Oncorhynchus keta*, in Netarts Bay, Oregon. Fish. Bull., 87: 553-568.
- Pillar, S. C. 1984. Diel variation the vertical distribution of some common zooplankton species of the west coast of South Africa. S. Afr. J. Mar. Sci., 2: 71-80.
- Pryor V. K., and C. E. Epifanio. 1993. Prey selection by larval weakfish (*Cynoscion regalis*): the effects of prey size, speed, and abundance. Mar. Biol., 116: 31-37.
- Pushchina, I. O., and A. A. Goryainov. 1994. Zooplankton and its role in feeding of juvenile chum salmon in the coastal waters of Amurskiy Bay (Sea of Japan). Russian J. Mar. Biol., 20: 10-15.
- Reiss, S. C., I. A. McLaren, and P. A. Avendaño. 1999. Utility of storage lipid volumes in inferring recent trophic history of copepods. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 56: 2444-2449.
- Rice A. J., L. B. Crowder, and M. E. Holey. 1987. Exploration of mechanisms regulating larval survival Lake Michigan bloater: A recruitment analysis based on characteristics of individual larvae. Trans. Am. Fish. Soc., 116: 703-718.
- Richardson, J. A. 1999. Growth rates of copepods in the southern Benguela upwelling system: The interplay between body size and food. Limnol. Oceanogr., 44: 382-392.
- さけ・ます資源管理センター. 2001. 初期生活史データ2000. Salmon Database 9, 札幌. pp. 37-52.
- Sameoto, D. D. 1976. Distribution of sound scattering layers caused by Euphausiids and their relationship to chlorophyll a concentrations in the Gulf of St. Lawrence Estuary. J. Fish. Res. Board Can., 33: 681-687.
- 佐野誠三. 1960. 北海道産サケの生態学的研究 (特に産卵生態) と繁殖保護. 北海道さけ・ますふ化場資料, 108, 札幌. 58 p.
- 佐野誠三・小林哲夫. 1953. さけ稚魚の生態調査 (2) 標識放流試験に於けるさけ稚魚の移動と成長について. 孵化場試験報告, 8: 71-79.
- 関 二郎. 1978. 気仙沼付近におけるサケの生態 - I 感潮域での餌料生物と成長. 宮城県気仙沼水試研報, 4: 1-9.
- 関 二郎・清水幾太郎. 1996. 広尾川におけるサケ幼稚魚の放流時期の違いによる回帰率について. 水産海洋研究, 60: 339-347.
- 関 二郎・清水幾太郎. 1998. 北海道中部太平洋沿岸域における動物プランクトンの昼夜移動とサケ幼稚魚の摂餌生態. さけ・ます資源管理センター研報, 1: 13-27.
- 関 二郎・真山 紘・清水幾太郎. 1984. 石狩湾沿岸におけるサケ稚魚の餌料環境と食性について-I. 春季の沿岸部における餌料生物の水平分布. さけ・ますふ研報, 38: 1-24.
- 関 二郎・真山 紘・清水幾太郎・大熊一正・野村哲一. 1981. 沿岸域におけるサケ稚魚の食性と餌料生物について. 1980年石狩湾におけるサケ稚魚の胃内容と餌料生物量. さけ別枠1980年「河川型研究グループ」レポート, 北水研, 釧路. pp. 123-131.
- 関 二郎・真山 紘・清水幾太郎・大熊一正・野村哲一. 1982. 石狩湾沿岸におけるサケ稚魚の食性と餌料生物の消長について. サケ別枠1981年「河川型研究グループ」レポート, 北水研, 釧路. pp. 129-144.
- Sekiguchi, H., S. Itokawa, and T. Ikeda. 1988. An example of anchovy egg patches. Bull. Japan Soc. Oceanogr., 53: 1-5.
- Sibert, J. R. 1976. Detritus and juvenile salmon production in the Nanaimo Estuary: II. Meiofauna available as food to juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*). J. Fish. Board Can., 36: 497-503.
- Shiga, N. 1985. Seasonal and vertical distributions of Appendicularia in Volcano Bay, Hokkaido, Japan. Bull. Mar. Sci., 37: 425-439.
- 志賀直信. 1990. 北太平洋北部およびその縁辺海域における尾虫類の分類並びに季節分布に関する研究. 北海道大学博士論文, 函館. 155 p.+14 plates.
- 清水 学・磯田 豊. 1999. 日高湾陸棚域における沿岸親潮の流動構造. 沿岸海洋研究, 36: 163-169.
- 白旗総一郎・羽鳥達也. 1979. 1978年サロマ湖放流シロザケ稚魚の追跡. さけ別枠1978年河川型研究グループレポート, 北水研. pp.197-246.
- Solow, R. A., S. M. Bollens, and A. Beet. 2000. Comparing two vertical plankton distributions. Limnol. Oceanogr., 45: 506-509.
- Steele, H. J., and E. W. Henderson. 1992. A simple model for plankton patchiness. J. Plankton Res., 14: 1397-1403.
- Steven, M. B. 1982. Influence of prey abundance on size-selective predation by Bluegills. Trans. Am. Fish. Soc., 111: 453-461.

- Suzuki, T., and M. Fukuwaka. 1998. Variation in prey size selectivity of fingerling chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in sea life: effect of stomach fullness and prey abundance. NPAFC Bull., 1: 138-145.
- 鈴木俊哉・福若雅章・清水幾太郎・関 二郎・帰山雅秀・真山 紘. 1994. 本州日本海沿岸におけるサケ稚魚の摂餌選択性. さけ・ます研報, 48: 11-16.
- 鈴内孝行・渡辺安広. 1982. 襟裳岬以西太平洋海域における動物プランクトンの年変化. 北水試月報, 39: 39-60.
- Terasaki, M., and M. Iwata. 1983. Feeding habits of chum salmon fry *Oncorhynchus keta* collected from Otsuchi Bay. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 49: 1187-1193.
- Terasaki, M., H. Saito, H. Kasai, T. Kono, Y. Kawasaki, and S. Taguchi. 1995. Horizontal distribution and seasonal variability of the ephipelagic chaetognath *Sagitta elegans* in relation to hydrography in the western subarctic Pacific Ocean. Fish. Oceanogr., 4: 158-170.
- Tsuda, A. 1995. Fractal distribution of an oceanic copepod *Neocalanus cristatus* in the subarctic Pacific. J. Oceanogr., 51: 261-266.
- Tsuda A., H. Saito, and T. Hirose. 1998. Effect of gut content on the vulnerability of copepods to visual predation. Limnol. Oceanogr., 43: 1944-1947.
- 塚本勝巳. 1991. 魚類の初期減耗過程とそのメカニズムに関する標識放流実験. 水産学シリーズ 83, 魚類の初期発育. 田中克編, 恒星社厚生閣, 東京. pp. 105-118.
- 宇野木早苗. 1993. 沿岸の海洋物理学. 東海大学出版会, 東京. 672 p.
- Vidal, J. 1980. Physioecology of zooplankton. 1. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. Mar. Biol., 56: 111-134.
- Viitasalo, M., Koski M., K. Pellikka, and S. Johansson. 1995. Seasonal and long-term variations in the body size of planktonic copepods in the northern Baltic Sea. Mar. Biol., 123: 241-250.
- Walker V. R., K. W. Myers, N. D. Davis, K. Y. Audin, K. D. Friedland, H. R. Careson, G. W. Boehlert, S. Urawa, Y. Ueno, and G. Anma. 2000. Diurnal variation in thermal environment experienced by salmonid in the North Pacific as indicated by data storage tags. Fish. Oceanogr., 9: 171-186.
- Ware, D. M. 1972. Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*): the influence of hunger, prey density, and prey size. J. Fish. Res. Board Can., 29: 1193-1201.
- Warren, J. G., M. S. Evans, D. J. Jude, and J. C. Ayers. 1986. Seasonal variation in copepod size: effect of temperature, food abundance, and vertebrate predation. J. Plankton Res., 8: 841-853.
- 渡辺一俊. 1999. 北海道系サケ稚魚の生残率の算定と人工ふ化放流事業の効果の評価. さけ・ます資源管理センター研報, 2: 29-37.
- Wiebe, H. P. 1970. Small-scale spatial distribution in ocean zooplankton. Limnol. Oceanogr., 15: 205-217.
- Willette T. M., R. T. Cooney, and K. Hyer. 1999. Predator foraging mode shifts affecting mortality of juvenile fishes during the subarctic spring bloom. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 56: 364-376.
- Wissmer, C. R., and C. A. Simensted. 1988. Energetic constraints of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) migrating in estuaries. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 45: 1555-1560.
- 山口 篤・志賀直信. 1997. 北海道南西部恵山沖における *Pseudocalanus minutus* と *P. newmani* (Copepoda; Calanoida) の鉛直分布および生活史. 日本プランクトン学会報, 44: 11-20.
- 山下 洋. 1997. 放流技術と生態. 水産学シリーズ 112, ヒラメの生物学と資源培養. 南卓志・田中克編, 恒星社厚生閣, 東京. pp. 107-116.
- 梁田 満・志賀直信・田中仁詞・品田晃良. 1999. 1996 年春季噴火湾周辺海域における親潮系水中の栄養塩組成: 春季ブルームに対する影響. 北大水産彙報, 50: 123-138.
- Zaret M. T., and W. C. Kerfoot. 1975. Fish predation on *Bosmina longirostris*: Body-size selection versus visibility selection. Ecology, 56: 232-237.
- Zhou, M., and M. E. Huntley. 1996. The principal of biological attraction, demonstrated by the bio-continuum theory of zooplankton patch dynamics. J. Mar. Res., 54: 1017-1037.