

日本系サケの海洋における分布と回遊

浦和 茂彦*

Ocean distribution and migration of Japanese chum salmon

Shigehiko URAWA *

Abstract: The migration route of Japanese chum salmon (*Oncorhynchus keta*) has been estimated using recent information on fish abundance, otolith marks and genetic stock identification (GSI) of mixtures sampled on the high seas. Japanese chum salmon globally shift their marine distribution depending on the life stage and season. Juvenile chum salmon leave from the coastal areas in the spring and early summer, and inhabit in the Okhotsk Sea during the summer and fall. With the decrease of surface seawater temperature (SST) in November, juveniles move to the western North Pacific Ocean, where they are distributed in a narrow area of SST 4-6°C during the first winter. After the first wintering, young chum salmon (ocean age 1) migrate to the Bering Sea by the next summer for feeding. In the late fall, immature chum salmon move southeast to the Gulf of Alaska for their second wintering. They migrate between the summer feeding ground in the Bering Sea and the winter habitat in the Gulf of Alaska until they return to natal rivers in Japan through the Bering Sea for spawning. Intensive research on the survival mechanism of juvenile chum salmon migrating to the Okhotsk Sea and the long-term monitoring of salmon stocks in the major feeding waters in the Okhotsk Sea and Bering Sea are indispensable for the sustainable salmon fishery management in Japan.

Key words: Japanese chum salmon, ocean migration, genetic stock identification, otolith mark

サケ（シロザケ, *Oncorhynchus keta*）は北日本の沿岸漁業にとって重要な魚種であり、毎年約18億尾のサケ稚魚が日本のふ化場より放流されている。日本系サケの回帰資源量は、1996年に8,859万尾と史上最高を記録したが、最近では4年連続して減少するなど放流数がほぼ一定にも関わらず変動がみられる（永沢, 2015）。また、産卵回帰するサケの年齢や体サイズにも変動がみられ、海洋における環境収容力、種間や種内相互関係、気候変動の影響などが懸念されている。日本系サケの海洋生態系における位置付けや資源変動要因を究明するためには、まず海洋における回遊経路と分布域を知る必要がある。

日本系サケは北太平洋を広範囲に回遊することが沖合での標識放流により確認されているが、沿岸を離れ

た幼魚の回遊経路、越冬場所、未成魚や成魚の主な摂餌場所など生残と成長に関わる分布情報は長い間不明だった。しかし、公海さけ・ます漁業が全面禁止された1992年以後、遠洋水産研究所（現在は北海道区水産研究所）が行った沖合分布調査と近年発達した系群（個体群）識別技術により、日本系サケの全海洋生活史を通じた移動と分布が解明されつつある。ここでは、遺伝的系群識別と耳石標識を利用して行った日本系サケの回遊経路に関する研究成果を総説すると共に、各回遊ステージにおける研究課題を整理した。

系群識別法

海洋に分布するサケの主な系群識別方法は、(1)外部

2014年11月14日受理 (Received on November 14, 2014)

* 独立行政法人水産総合研究センター北海道区水産研究所 〒062-0922 札幌市豊平区中の島2条2丁目 (Hokkaido National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062-0922, Japan)

標識放流, (2)生物標識, (3)耳石標識, (4)鱗相分析, (5) 遺伝的系群識別がある。これまでは、主に沖合における標識放流により日本系サケの分布情報が得られてきた。しかし、再捕されるのは大部分がその年に産卵のため母川回帰する成魚であり、幼魚や未成魚の分布についてはほとんど知られていない。また、標識放流を行う海域も限定され、再捕努力には地域差があるため系群組成を推定することはできなかった。これを補う方法として開発されたのが、遺伝的系群識別と耳石温度標識である。

遺伝的系群識別 遺伝的系群識別法は、サケ属魚類が母川回帰するために河川あるいは地域個体群毎に遺伝子頻度が異なることを利用して混合群の個体群組成を推定する方法であり、天然魚やふ化場魚さらには稚魚から成魚までほぼ全生活期において使用できる。サケについては、各国研究者の協力によりアジアから北米まで主要な地域個体群をカバーする約300河川個体群からアロザイム多型20遺伝子座の基準データが作り上げられた (Kondzela *et al.*, 2002)。判別できる地域個体群は日本系, ロシア系4個体群, 北米系7個体群であり、地域個体群の判別精度は82-96%である。ミトコンドリアDNA調節領域の変異性 (ハプロタイプ) を迅速に検出できるマイクロアレーが開発されたが (Moriya *et al.*, 2005)、識別できる地域個体群は日本, ロシア, 北米の3地域個体群に留まる。さらに、サケの河川個体群まで識別できるマイクロサテライトDNAによる系群識別法が開発されているが (Beacham *et al.*, 2008a, 2008b, 2009a)、汎用性がやや乏しい。このような状況の中で、最近注目されているのがSNP (一塩基多型) 法で、有効なSNPのスクリーニングと基準データの整備が進行している (Seeb *et al.*, 2011; Sato *et al.*, 2014)。

耳石温度標識 耳石温度標識は、水温を変化させることにより耳石に識別可能な標識パターンを作る方法である。水温を下げれば暗いリングが、逆に水温を上昇させれば明るいリングが耳石に形成される (Fig. 1; 浦和, 2001)。2時間から数日間のサイクルで飼育水を冷却するか加熱して水温を4°C前後変化させることにより、バーコード状のさまざまなパターンを耳石に記録することができる。

ふ化場で飼育されるサケ属魚類は、標識可能な発眼卵から仔魚期まで孵化槽などで集約的に飼育されているので、大量に温度標識を行うのに向いている。日本では、耳石温度標識されたサケ稚魚が1999年春にはじめて放流され、標識放流数はその後大幅に増加した (Fig. 2)。2013年春には各地のふ化場から約2億3000

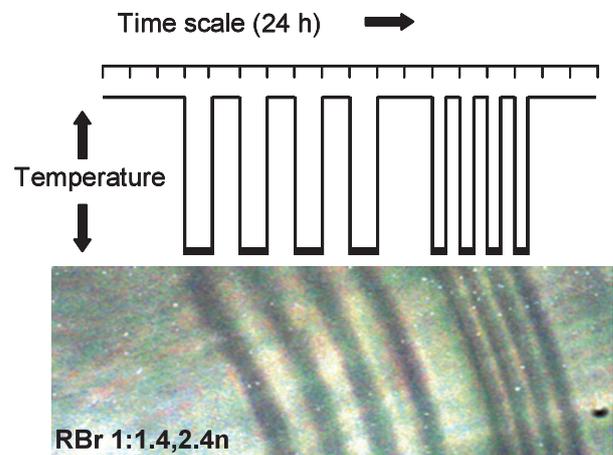


Fig. 1. Thermal otolith marks in the otolith of chum salmon. During the eyed egg stage, 4 thick rings were created by decreasing 4°C at 24 h intervals. After a 48 h interval, 4 thin rings were created by decreasing 4°C at 12 h intervals (cited from Urawa, 2001).

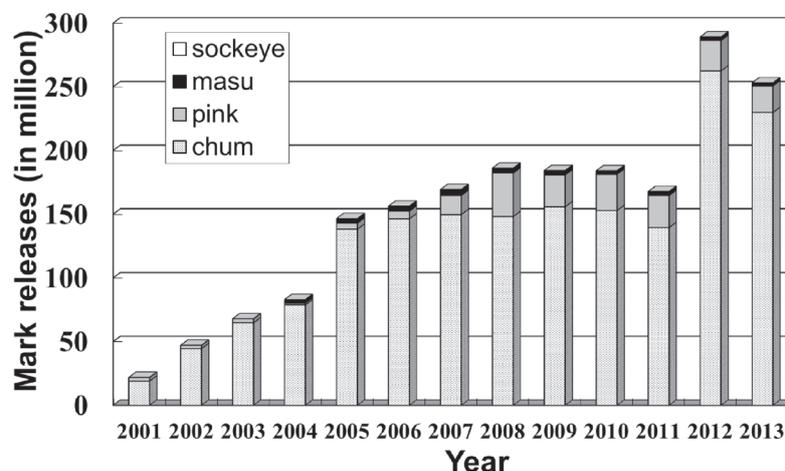


Fig. 2. Annual otolith mark releases of juvenile chum, pink, masu and sockeye salmon from Japanese hatcheries in 2001-2013.

万尾のサケ稚魚が耳石標識を施して放流されている (Tomida *et al.*, 2013)。米国, カナダやロシアのふ化場でも耳石標識が導入され, 2013年には北太平洋全体で約26億尾 (そのうちサケは13億尾) の耳石標識魚が放流された。2013年におけるサケ属魚類の総放流数は約50億尾 (サケは約31億尾) なので, ふ化場からの放流魚の52% (サケは42%) に耳石標識が付けられていることになる。耳石標識のパターン調整やデータ管理は, 北太平洋湖河性魚類委員会 (NPAFC) のサーモン標識作業グループが行っており (浦和, 2001), 各国のふ化場から放流された耳石標識魚の標識パターンや画像などをインターネット (<http://npafc.taglab.org/>) で検索・閲覧できる。

離岸した幼魚の分布

3月より5月にかけて日本のふ化場より放流されたサケ稚魚は, 沿岸で数カ月間生活した後初夏までに離岸する (Mayama and Ishida, 2003)。しかし, その後の幼魚の回遊経路については長い間謎であった。一方, オホーツク海には夏から秋にかけてサケ属魚類の幼魚が多数分布することが以前より知られていた。遠洋水産研究所はこれに着目し, 日本系サケ幼魚もオホーツク海に回遊するとの仮説を立てて分布調査を開

始した。その結果, オホーツク海には8月から11月にかけてサケ幼魚が大量に分布し, 水温が低下する11月中旬頃より太平洋側へ移動を開始することがわかった (Ueno, 1998)。

これらの幼魚の遺伝的系群識別を行ったところ, 1993年10月にオホーツク海南部でトロール網により漁獲されたサケ幼魚 (平均体長 233 mm) は79%が日本系と推定された (Fig. 3, Urawa *et al.*, 2001)。日本系サケ幼魚の割合は11月中旬にオホーツク海南部で漁獲されたサケ幼魚 (平均体長 221 mm) で56%に減少したが, 11月下旬に千島列島沿いの太平洋側で漁獲されたサケ幼魚 (平均体長 226 mm) では79%であった。

以上の結果から, オホーツク海には日本系サケが大量に分布することがわかった。夏から秋にかけて北海道東部から千島列島にかけての太平洋側でも幼魚の分布調査がかなり行われたが, 11月以前にサケ幼魚は捕獲されていない (Ueno, 1998)。北海道のオホーツク海沿岸や日本海沿岸起源の日本系サケ幼魚がオホーツク海に移動することは比較的容易に想像されるが, 太平洋沿岸のサケ幼魚もオホーツク海へ回遊するのだろうか。その疑問は, その後の耳石標識調査により解明された。太平洋沿岸のふ化場 (静内さけます事業所) より放流された耳石標識魚を含む北海道産耳石標識魚が2002年秋にオホーツク海で14尾再捕された (Fig. 4;

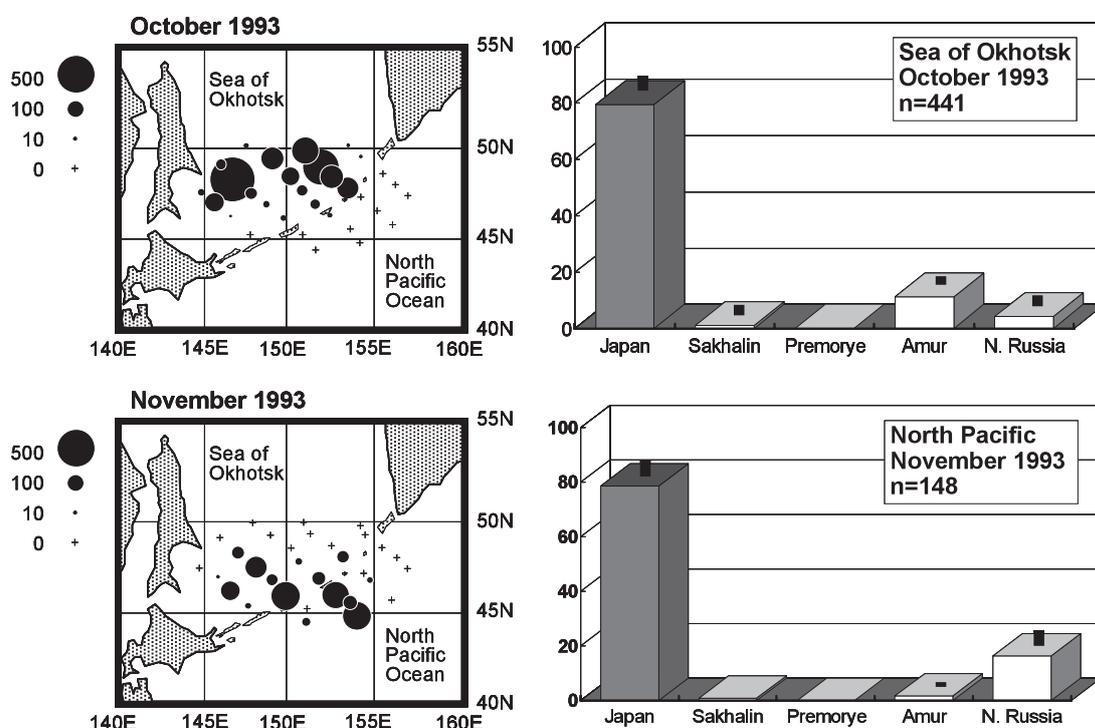


Fig. 3. CPUE distribution of juvenile chum salmon in the Okhotsk Sea during October and November 1993 (Ogura, 1995), and stock composition of juvenile chum salmon estimated by allozyme analysis (Urawa *et al.*, 2001). CPUE = number of catches per 1-h trawl.

Urawa *et al.*, 2004)。さらに、2012年10月から11月初旬にかけてロシアの研究者がオホーツク海で行った調査船調査では、耳石標識されたサケ幼魚211尾が採集され、そのうち169尾（79%）は北海道と本州のふ

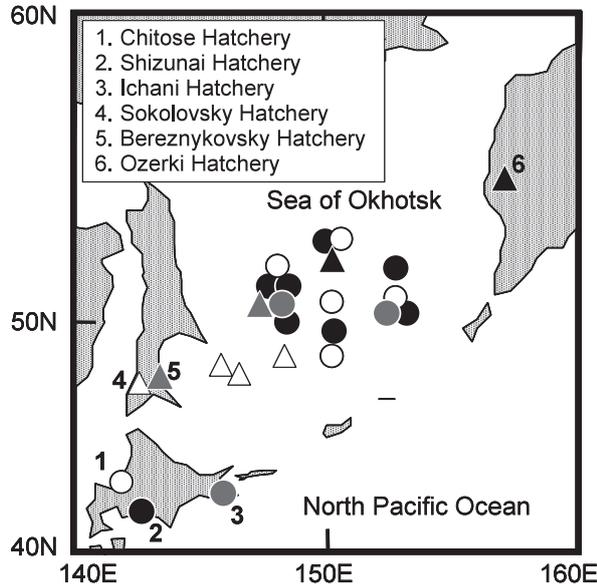


Fig. 4. Otolith-marked juvenile chum salmon found in the Okhotsk Sea during September and October 2002.

化場起源であった (Chistyakova and Bugaev, 2013)。地域個体群別の再捕数は、北海道のオホーツク個体群44尾、根室個体群26尾、えりも以東個体群16尾、えりも以西個体群36尾、日本海個体群16尾、本州の太平洋個体群8尾、日本海個体群21尾であり、北日本のすべての地域個体群がオホーツク海へ移動することが確認された (地域個体群については佐藤・浦和 (2015) を参照)。オホーツク海における耳石標識魚の再捕割合 (再捕尾数/耳石標識魚放流数) は、地域個体群により大きく異なる (Fig. 5)。これは、地域的な生息環境の影響を反映した結果と推測される。再捕された耳石標識魚の体サイズは、サハリンおよび本州太平洋個体群を除き、オホーツク海よりも遠い地域のふ化場より放流されたサケほど大型となる傾向にあった (Fig. 5)。これは各地域個体群における降海時期と成長速度の違いを反映すると共に、オホーツク海に到達するには、遠方より回遊する魚ほど大型で遊泳力が強い方が有利となるためかもしれない。

オホーツク海は、比較的閉鎖された海域であり、生産力が高く、餌となる大型動物プランクトンも豊富で、競合種も少なく、幼魚の生息場所として適していると考えられる。海流や水温などの影響を受けてオホーツク海にたどり着けなかったサケ幼魚は、生残率

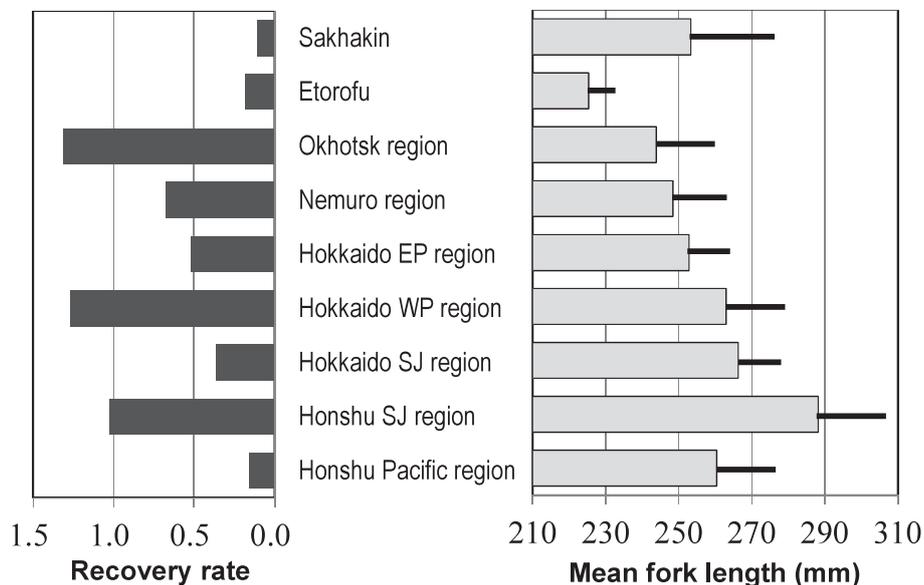


Fig. 5. Region-specific recovery rate and mean fork length of otolith marked juvenile chum salmon (brood year 2011) caught in the Okhotsk Sea in the fall of 2012. Recovery rate = (number of catches of region-specific otolith marked fish in the Okhotsk Sea/number of otolith marked fish releases in a region)*10⁰. Catch data in the Okhotsk Sea was cited from Chistyakov and Bugaev (2013). Data of otolith marked fish releases was cited from Okamoto *et al.* (2012) and Akinicheva *et al.* (2012). EP, East Pacific; WP, West Pacific; SJ, Sea of Japan. Bars indicate SD.

が極めて低くなると推測される。なお、アジア系サケ幼魚は、オホーツク海以外にベーリング海のカムチャツカ半島東部陸棚海域に生息することが知られているが、この海域で日本系サケ幼魚が採集された記録はない。

サケ稚魚が降海してからオホーツク海に至るまでの数ヶ月間は、海洋生活を通して死亡率が最も高く、その年変動や地域差も大きいと思われる。今後は、サケ幼稚魚が沿岸からオホーツク海に至るまでの回遊経路、時期と生残条件を地域別に調べる必要がある。また、オホーツク海に移動した幼魚をトロール網で漁獲するモニタリング調査を行い、遺伝分析や耳石温度標識を利用して地域個体群毎に資源量を推定し、海洋生活初期の生残率を特定して資源変動との関係を明らかにする必要がある。

海洋での越冬場所

サケ属魚類はどこでどの様に冬を過ごすのだろうか？ 沖合域の厳しい気候に阻まれて答えを得るのは困難であった。しかし、水産庁の大型調査船「開洋丸」が1991年7月に竣工して厳冬期の航海調査が可能となり、北太平洋を中心とした海域で1993年12月、1996年1月、1998年2月および2006年2-3月の4回にわたりトロール網によるサケ属魚類の分布調査が行われた。

その結果、冬期にサケはベーリング海には出現せず、北太平洋の限られた水域に分布することが判った。太平洋の西部海域には若齢魚（海洋年齢1年）が北緯42-45°の狭い範囲に高密度に分布するのに対し、中部海域からアラスカ湾にかけては海洋年齢2年以上の未成魚が卓越していた（Fig. 6）。

遺伝的系群識別の結果、北太平洋の西部海域で越冬するサケ若齢魚（平均尾叉長230 mm）の34-47%が日本系と推定された（Fig. 6; Urawa and Ueno, 1997, 1999; Urawa *et al.*, 1997, 1998）。ロシア系サケ幼魚の割合は43-59%と高いが、これはオホーツク海北部およびカムチャツカ半島東岸沖合に分布していたロシア系サケ幼魚が南下して加わったためと考えられる。一方、北太平洋中部（179°W-180°）に分布するサケ未成魚（海洋年齢2-3年）は大部分（89%）がロシア系なのに対し、アラスカ湾中部（144-148°W）に分布するサケ未成魚（海洋年齢2-4年）の系群組成は日本系19%、ロシア系10%、アラスカ系35%、カナダ系19%、ワシントン系17%と推定され、アラスカ湾ではアジアと北米の様々な地域個体群に由来するサケが混合して越冬していることがわかった（Urawa *et al.*, 1997）。なお、アラスカ湾中部では、北米系サケが北方、アジア系サケが南方に多く分布する傾向にあった（Beacham *et al.*, 2009b）。

冬期のサケ属魚類はあまり活発に摂餌せず、比較的

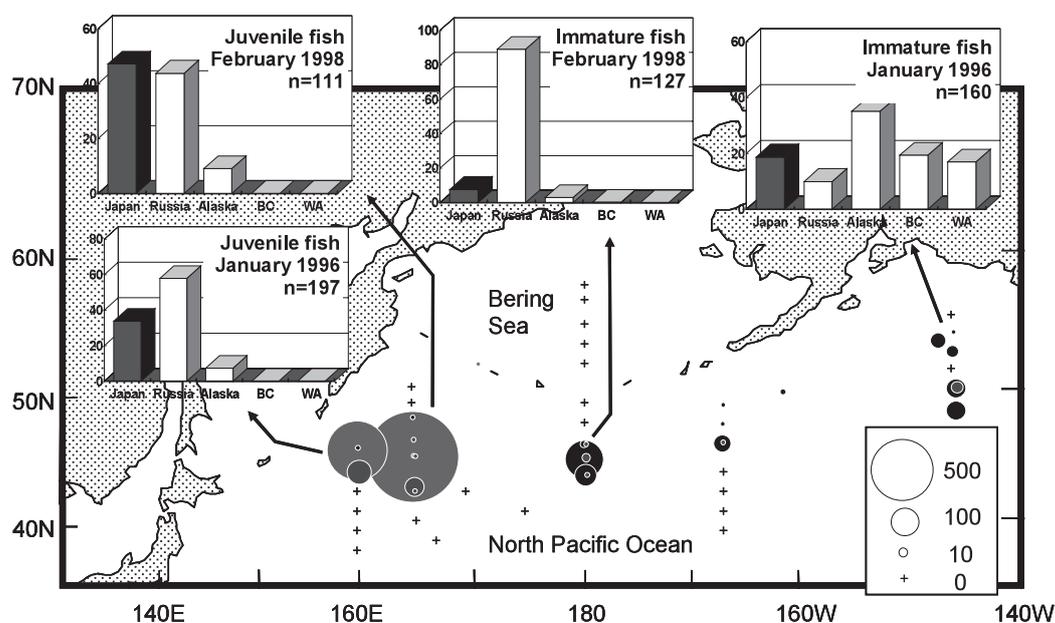


Fig. 6. CPUE distribution of young (ocean age 1, gray circles) and older (ocean age 2-4, black circles) chum salmon in the North Pacific Ocean during the winter of 1996 and 1998, and their stock composition estimated by allozyme analysis (Urawa *et al.*, 2001). CPUE = number of catches per 1-h trawl. BC, British Columbia; WA, Washington.

低水温帯（4–8℃）に分布することにより代謝を抑制していると推定されている。特に、北太平洋西部のサケ若齢魚が越冬する海域は表面水温が4–5℃であり、南の亜寒帯境界と北の移行領域北限により若齢魚の分布域が極端に狭められている。それに対し、アラスカ湾では越冬に適した水温帯が広がり、様々な地域から魚が集まって格好の越冬場所となっていると推定される。しかし、11月までオホーツク海で生活したサケ幼魚にとって、アラスカ湾への移動は時期的に不可能である。越冬したサケ若齢魚の筋肉中脂質含量は致死限界近くまで低下しており、深刻な生存状況におかれていると想像される (Nomura *et al.*, 2000)。

今後の課題として、冬期における日本系サケ（特に若齢魚）の更に詳細な分布状況や栄養状況を調べ、越冬期の生残機構と資源変動との関係を調べる必要がある。また、温暖化によりサケの越冬場所がどのようにシフトするか予測することも興味深い。

夏期の未成魚と成魚の分布

夏期におけるサケの分布密度（CPUE）は北太平洋西部と中部で低く、ベーリング海では極めて高い。アラスカ湾ではサケの分布密度が比較的高いが、遺伝的系群識別によると7月にアラスカ湾中部（145°W）では北米起源のサケが卓越して日本系は出現せず、6月にアラスカ湾西部海域（165°W）に日本系が若干みられるだけである (Urawa *et al.*, 2000)。北太平洋の西部（165°E）と中部海域（180°）で夏期に漁獲されたサケは大部分がロシア起源で、日本系サケの占め

る割合は3–18%と低く、その分布密度も低い。

対照的に、ベーリング海では日本系サケの分布密度は他の海域よりもはるかに高まっていることが遺伝的系群識別により示された (Fig. 7; Urawa *et al.*, 2005, 2009)。日本系の耳石標識サケも大部分がベーリング海で再捕されているのに対し、北米系耳石標識魚は北太平洋東部（アラスカ湾）に多い (Fig. 8; Urawa *et al.*, 2009)。さらに2006年から2013年にかけての夏にベーリング海で日本の調査船が行ったモニタリング調査で、日本系耳石標識サケが360個体採集されたが、これらは北緯55度以北に比較的多く分布し、地域個体群間に明確な分布差はみられなかった（北海道区水産研究所沖合調査チーム、未発表データ）。一方、9月から10月にかけて千島列島沖合（42–50°N, 145–160°E）を産卵回帰のため南下するサケ成魚では、日本系が78%と推定されている (Winans *et al.*, 1998)。

以上のことから、夏期になると日本系サケの多くは成魚と未成魚が共にベーリング海に北上すると判断される。そして、産卵条件が整った成魚は7月頃より順次母川へ向けて移動を開始し、成熟できなかった未成魚は水温が5–6℃に低下する11月頃までベーリング海に滞在して引き続き摂餌を行い、その後北太平洋東部のアラスカ湾へ越冬のため南下すると推定される (Fig. 9; Urawa *et al.*, 2009)。

日本系サケは1990年代に資源量の増大に伴って回帰親魚の小型化と高齢化が起きたが、鱗相解析によると海洋生活2年目以後に成長が著しく低下した個体が多く観察されている (Kaeriyama, 1998)。日本系サケにとって、海洋生活2年目以後の成長期にはベーリング

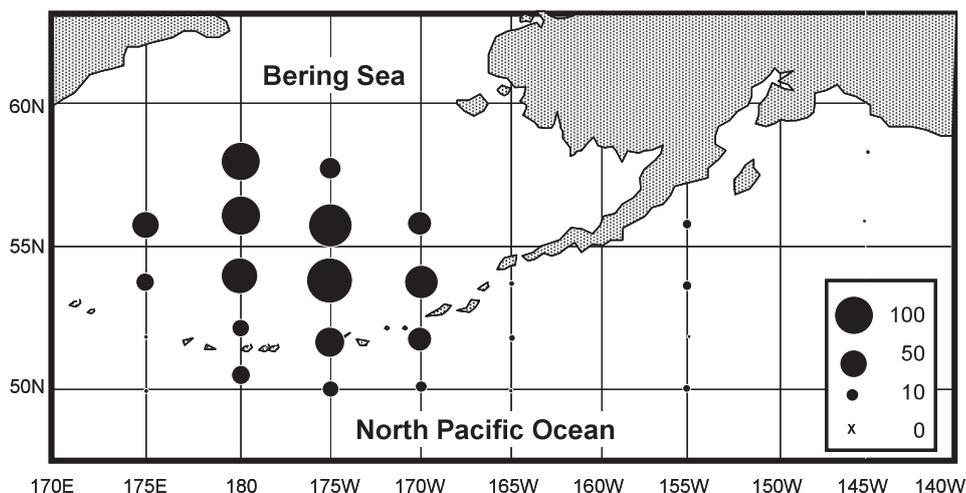


Fig. 7. CPUE distribution of immature Japanese chum salmon in the Bering Sea and North Pacific Ocean during August and September 2003, estimated by allozyme analysis. CPUE = number of catches per 1-h trawls (Urawa *et al.*, 2009).

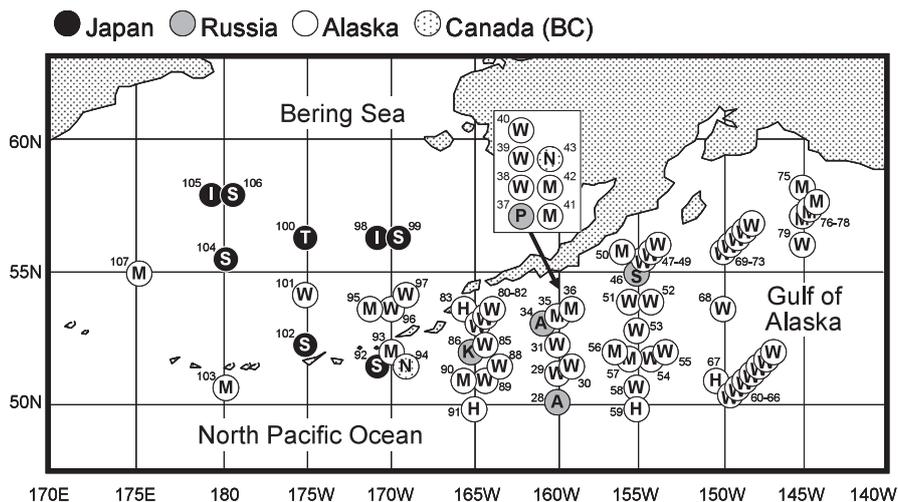


Fig. 8. Distribution of otolith-marked immature chum salmon in the Bering Sea, North Pacific Ocean and Gulf of Alaska in August and September 2003 (Urawa *et al.*, 2009). Japanese hatcheries: I, Ichani; S, Shizunai; T, Tokushibetsu; Russian hatcheries: A, Armansky; K, Ketkinsky; P, Paratunsky; S, Sokolovsky; Alaskan hatcheries: H, Hidden Falls; M, Macaulay/Gastineau; W, Wally Noerenberg; Canadian hatchery: N, Nitinat. Numerals indicate sample number listed in Appendix 1 of Urawa *et al.*, 2009.

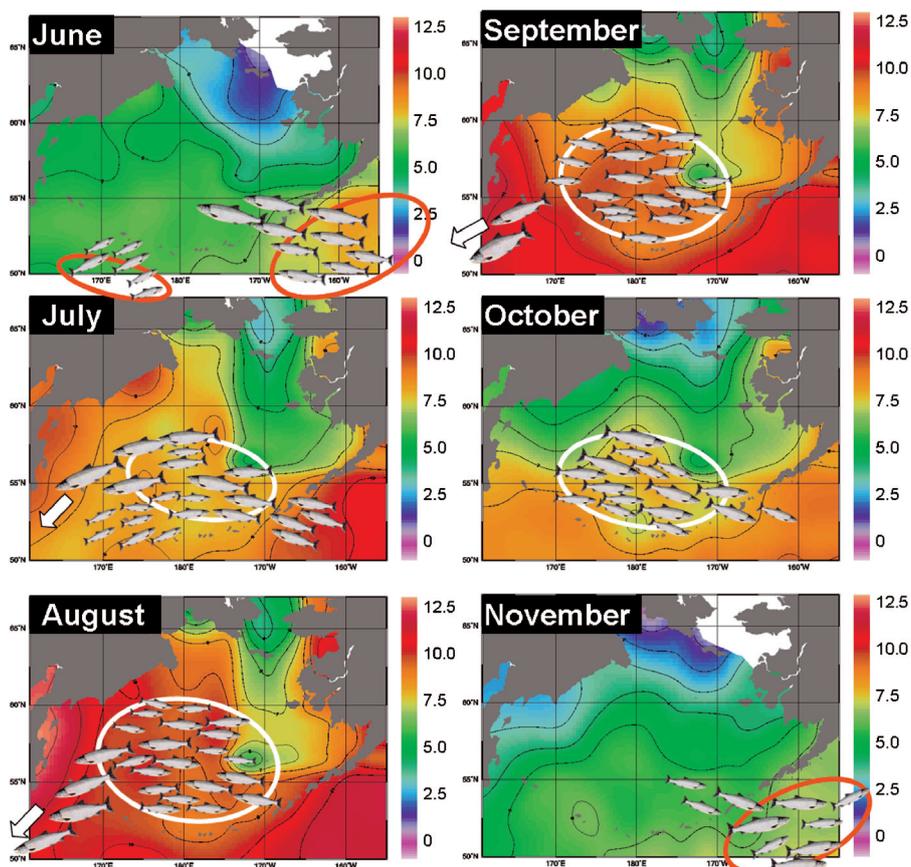


Fig. 9. Estimated migration pattern of Japanese chum salmon in the Bering Sea and North Pacific Ocean with the 10-year average of sea surface temperatures ($^{\circ}\text{C}$; (http://www.emc.ncep.noaa.gov/research/cmb/sst_analysis/)). Orange and white circles indicate the estimated major ocean distributions of Japanese chum salmon during winter and summer/fall, respectively (Urawa *et al.*, 2009).

海が主要な摂餌海域になると考えられる。従って、資源変動と小型・高齢化機構を解明するにはベーリング海における研究が必須である。この海域において、サケ属魚類の分布、資源量、系群組成、摂餌、成長と栄養状況、餌生物や生息環境などに関する長期的モニタリングを実施し、日本系サケと他国のサケ属魚類との相互関係や環境収容力を明らかにして、資源変動予測や適正な放流量の推定に役立てる必要がある。

日本系サケの回遊経路

サケの海洋における分布密度と遺伝的系群識別結果および海面水温の季節変化などに基づき、日本系サケの回遊モデルが提唱された (Fig. 10; 浦和, 2000)。この回遊モデルによると、日本系サケは春から初夏にかけて沿岸を離脱して、オホーツク海に入り、そこで晩秋まで生活する。水温の低下に伴い11月には北太平洋へ移動を開始し、西部海域で最初の越冬を行う。越冬期間中に幼魚(若齢魚)は海流などの影響により少しずつ東側へ移動し、その後夏までにベーリング海へ北上する。水温変化を考慮すると、この移動時期はベーリング海の水温が上昇する6-7月と推定される (Fig. 9)。若齢魚(海洋年齢1年)はベーリング海で未成魚や成魚と合流する。水温が急激に低下する11月になると、海洋年齢1年魚を含む未成魚は南下して北太平洋東部のアラスカ湾で越冬する。未成魚はベーリング海とアラスカ湾の間を季節による南北移動を繰り返し、成熟した魚は7月頃より順次ベーリング海を離脱し、9-12月に日本沿岸の母川に産卵のため帰る。

2000年に仮説として提唱されたこの回遊モデルは、

その後の沖合調査と採集されたサケ標本の遺伝的系群識別や耳石標識分析などによって支持されている。日本系サケが降海後に大回遊して母川に帰るまでの総遊泳距離は数万キロメートルに及ぶ。このように海洋を大回遊する溯河性魚類は希であるが、その理由の一つはサケの最適な越冬場所がアラスカ湾に限定されているためかもしれない。温暖化など今後の気候変動により、越冬場所を含めた日本系サケの海洋分布と回遊経路がどのような影響を受けるか懸念される。

今後の研究課題

日本系サケの回遊モデルに従い、各海洋生活期における今後の研究課題をTable 1にまとめた。いずれの海洋生活期でも気候変動による影響、特に温暖化による生息環境の変化とサケの生残率の低下が懸念される。

最近、日本系サケの回帰数は地域差が顕著で(斎藤ら, 2015)、その原因は初期生残の違いによると推定される。そのため、各地域の沿岸生活期およびオホーツク海に移動するサケ幼稚魚の初期生残機構に関する研究が重要である。ふ化場より様々な条件で放流した耳石標識サケ稚魚の沿岸における追跡調査に加え、オホーツク海まで到達した耳石標識魚の状態を把握するのが効果的である。本総説で紹介した通り、オホーツク海で採集された耳石標識魚のデータを使って、地域個体群や放流群別の初期生残や成長を推定できる。

最初の越冬期にも大きな減耗が起きると推定されているが、冬の北太平洋での調査船によるモニタリング調査は天候の関係で困難を極める。越冬期の死亡は小型魚ほど高まるとの仮説が提唱されている (Beamish

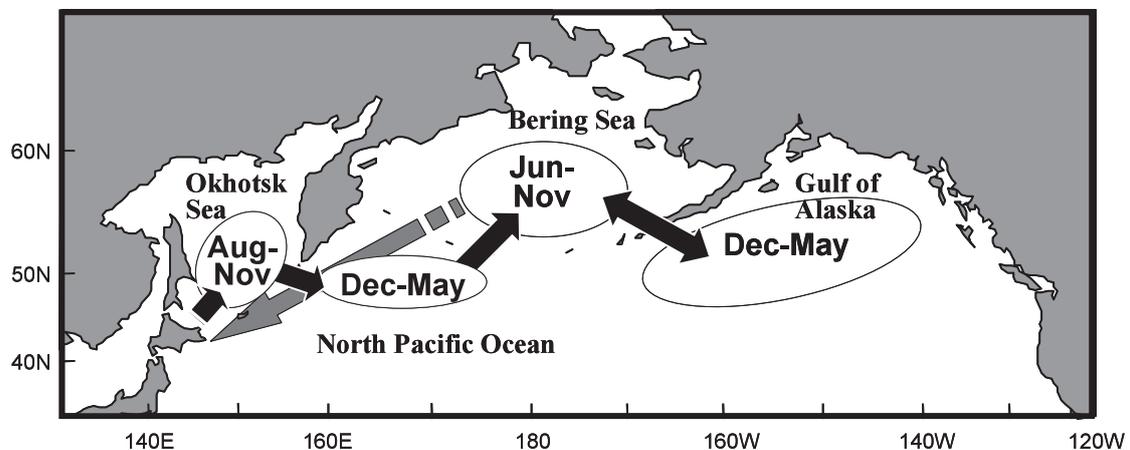


Fig. 10. Seasonal migration model of Japanese chum salmon in the North Pacific Ocean and adjacent waters (Urawa, 2000, 2004).

Table 1. Research topics in the ocean for sustainable management of chum salmon populations in Japan.**1. Juvenile chum salmon in coastal waters**

- Stock-specific migration timing and route to the Okhotsk Sea
- Stock-specific growth and survival mechanism
- Effects of climate change on early fish mortality

2. Juvenile chum salmon in the Okhotsk Sea

- Stock-specific feeding and growth
- Stock-specific biomass for estimate of early mortality
- Inter-specific interaction with other salmon
- Effects of climate change on salmon production

3. Chum salmon in winter

- Winter distribution, production and health status
- Trophic linkages, growth and mortality at different stages
- Stock-specific biomass for estimate of winter mortality
- Effects of climate change on winter salmon distribution and survivals

4. Chum salmon in the Bering Sea

- Stock-specific biomass for long-term estimate of adult returns
- Linkage between salmon production and climate change
- Effects of intra- or inter-specific interaction on feeding, growth and maturation

5. Migration of chum salmon for reproduction

- Effects of climate change on migration and survival of maturing salmon
- Forecast models for estimating stock-specific returns
- Biological status of key salmon populations

and Mahnken, 2001)。従って、越冬前のオホーツク海におけるサケ幼魚の成長状態を把握すれば、越冬期の生残の程度を推定できるかもしれない。

1990年代に続き2012年にも日本に産卵回帰したサケ親魚で体サイズの小型化が起きたが、これはベーリング海における成長の低下が原因と考えられる。最近、日本系サケの来遊数は減少傾向にあるが、日本系と海洋分布の重複するロシア系サケは逆に増加傾向にある（永沢, 2015）。そのため、ベーリング海でサケの密度が高まり成長が低下した可能性がある。また、気候変動によってもベーリング海の生産力は変化する（Mantua *et al.*, 1997; Martinson *et al.*, 2009）。ベーリング海は日本系サケの摂餌と成長に重要な場であることから、この海域で夏期に行われている調査船によるモニタリング調査を継続することにより、サケ資源の変動予測と管理に貢献することが期待される。

以上のように、最も死亡が起きやすい降海後オホー

ツク海に至るまでの時期におけるサケの初期生残機構を地域別に解明すると共に、日本系サケの主要な摂餌海域であるオホーツク海（幼魚期）とベーリング海（未成年魚と成魚期）で資源状態と生息環境に関する長期的なモニタリング調査を行うことが、サケ資源の持続的な維持と利用のため不可欠と思われる。

文 献

- Akinicheva E., Volobuev V., and Fomin E., 2012: Marked salmon production by the hatcheries of Russia in 2012. NPAFC Doc. 1400, Rev. 1. 6 pp.
- Beacham T. D., Sato S., Urawa S., Le K. D., and Wetklo M., 2008a: Population structure and stock identification of chum salmon *Oncorhynchus keta* from Japan determined by microsatellite DNA variation. *Fish. Sci.*, **74**, 983-994.

- Beacham T. D., Spilsted B., Le K. D., and Wetklo M., 2008b: Population structure and stock identification of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) from British Columbia determined with microsatellite DNA variation. *Can. J. Zool.*, **86**, 1002-1014.
- Beacham T. D., Candy J. R., Le K. D., and Wetklo M., 2009a: Population structure of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) across the Pacific Rim, determined from microsatellite analysis. *Fish. Bull.*, **107**, 244-260.
- Beacham T. D., Candy J. R., Sato S., Urawa S., Le K. D., and Wetklo M., 2009b: Stock origin of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the Gulf of Alaska during winter as estimated with microsatellites. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **5**, 15-23.
- Beamish R. J., and Mahnken C., 2001: A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the linkage to climate and climate change. *Prog. Oceanogr.*, **49**, 423-437.
- Chistyakova A. I., and Bugaev A. V., 2013: A portion of hatchery pink and chum salmon juveniles during migration period in the Okhotsk Sea in 2012. *Bull. Pacific Salmon Studies in the Russian Far East*, **8**, 150-171. (In Russian)
- Kaeriyama M., 1998: Dynamics of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, population released from Hokkaido, Japan. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **1**, 90-112.
- Kondzela C. M., Crane P. A., Urawa S., Varnavskaya N. V., Efremov V., Luan X., Templin W.B., Hayashizaki K., Wilmot R.L., and Seeb L.W., 2002: Development of a comprehensive allozyme baseline for Pacific Rim chum salmon. NPAFC Doc. 629. 23 pp.
- Mantua N. J., Hare S. R., Zhang Y., Wallace J. M., and Francis R. C., 1997: A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bull. Am. Meteorol. Soc.*, **78**, 1069-1079.
- Martinson E. C., Helle J. H., Scarnecchia D. L., and Stokes H. H., 2009: Alaska sockeye salmon scale patterns as indicators of climatic and oceanic shifts in the North Pacific Ocean, 1922-2000. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **5**, 177-182.
- Mayama H., and Ishida Y., 2003: Japanese studies on the early ocean life of juvenile salmon. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **3**, 41-67.
- Moriya S., Urawa S., Suzuki O., Urano A., and Abe S., 2005: DNA microarray for rapid detection of mitochondrial DNA haplotypes of chum salmon. *Mar. Biotechnol.*, **6**, 430-434.
- 永沢 亨, 2015: サケ資源の現状. 水産総合研究センター研究報告, 39, 3-7.
- Nomura T., Urawa S., and Ueno Y., 2000: Variations in muscle lipid content of high-seas chum and pink salmon in winter. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **2**, 43-54.
- 小倉未基, 1995: 1993年10・11月のオホーツク海南部水域及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. さけ・ます調査報告, **40**, 57-64.
- Okamoto Y., Ohnuki T., Sato S., Watanabe N., Miyauchi Y., Arauchi T., Iida M., and Urawa S., 2012: Releases of otolith marked salmon from Japan in fall of 2011 and spring of 2012. NPAFC Doc. 1418. 11 pp.
- 斎藤寿彦, 岡本康孝, 佐々木 系, 2015: 日本系サケの生物学的特性. 水産総合研究センター研究報告, **39**, 85-120.
- Sato S., Templin W. D., Seeb L. W., Seeb J. E., and Urawa S., 2014: Genetic structure and diversity of Japanese chum salmon populations inferred from single-nucleotide polymorphism markers. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **143**, 1231-1246.
- 佐藤俊平, 浦和茂彦, 2015: 日本系サケの遺伝的個体群構造. 水産総合研究センター研究報告, **39**, 21-47.
- Seeb L. W., Templin W. D., Sato S., Abe S., Warheit K., Park J. Y. and Seeb J. E., 2011: Single nucleotide polymorphisms across a species' range: implications for conservation studies of Pacific salmon. *Mol. Ecol. Resour.*, **11**, 195-217.
- Tomida Y., Ohnuki T., Watanabe N., Miyauchi Y., Okada Y., Iida M., and Urawa S., 2013: Releases of otolith marked salmon from Japan between fall of 2012 and spring of 2013. NPAFC Doc 1484. 11 pp.
- Ueno Y., 1998: Distribution, migration, and abundance estimation of Asian juvenile salmon. *Salmon Report Series*, **45**, 83-103.
- 浦和茂彦, 2000: 日本系サケの回遊経路と今後の研究課題. さけ・ます資源管理センターニュース, **5**, 3-9.
- 浦和茂彦, 2001: さけ・ます類の耳石標識: 技術と応用.

- さけ・ます資源管理センターニュース, 7, 3-11.
- Urawa S., 2004: Stock identification studies of high seas salmon in Japan: a review and future plan. *NPAFC Tech. Rep.*, 5, 9-10.
- Urawa S., and Ueno Y., 1997: Genetic stock identification of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean in the winter of 1996. *Salmon Report Series*, 43, 97-104.
- Urawa S., and Ueno Y., 1999: The geographical origin of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) caught in the western and central North Pacific Ocean in the winter of 1998. *Salmon Report Series*, 48, 52-58.
- Urawa S., Ishida Y., Ueno Y., Takagi S., Winans G., and Davis N., 1997: Genetic stock identification of chum salmon in the North Pacific Ocean and Bering Sea during the winter and summer of 1996. NPAFC Doc. 259. 11 pp.
- Urawa S., Ueno Y., Ishida Y., Takagi S., Winans G., and Davis N., 1998: Genetic stock identification of young chum salmon in the North Pacific Ocean and adjacent seas. NPAFC Doc. 336. 9 pp.
- Urawa S., Kawana M., Anma G., Kamei Y., Shoji T., Fukuwaka M., Munk K., Myers K.W., and Farley E.V., 2000: Geographical origin of high-seas chum salmon determined by genetic and thermal otolith markers. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, 2, 283-290.
- Urawa S., Ueno Y., Ishida Y., Seeb L. W., Crane P. A., Abe S., and Davis N. D., 2001: A migration model of Japanese chum salmon during early ocean life. *NPAFC Tech. Rep.*, 2, 1-2.
- Urawa S., Seki J., Kawana M., Saito T., Crane P. A., Seeb L., Gorbatenko K., and Fukuwaka M., 2004: Juvenile chum salmon in the Okhotsk Sea: their origins estimated by genetic and otolith marks. *NPAFC Tech. Rep.*, 5, 87-88.
- Urawa S., Kawana M., Azumaya T., Crane P. A., and Seeb L. W., 2005: Stock-specific ocean distribution of immature chum salmon in the summer and early fall of 2003: estimates by allozyme analysis. NPAFC Doc. 896. 14 pp.
- Urawa S., Sato S., Crane P. A., Agler B., Josephson R., and Azumaya T., 2009: Stock-specific ocean distribution and migration of chum salmon in the Bering Sea and North Pacific Ocean. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, 5, 131-146.
- Winans G. A., Paebersold P. B., Ishida Y., and Urawa S., 1998: Genetic stock identification of chum salmon in highseas test fisheries in the western North Pacific Ocean and Bering Sea. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, 1, 220-226.