

水温に左右されるサケ科魚類の生活～地球温暖化の影響を考えるために～

メタデータ	言語: Japanese
	出版者: 水産総合研究センター
	公開日: 2024-07-03
	キーワード (Ja):
	キーワード (En):
	作成者: 森田, 健太郎
	メールアドレス:
URL	所属:
	https://fra.repo.nii.ac.jp/records/2009666

This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License.



研究成果情報

水温に左右されるサケ科魚類の生活

～地球温暖化の影響を考えるために～

もりた けんたろう

森田 健太郎（北海道区水産研究所 さけます資源部）

はじめに

我々人間は恒温動物であり、気温変化に対して体温を制御することができますが、魚類は変温動物であるので、周囲の水温に対応して体温を制御することができません（図 1）。つまり、棲み場所の水温に応じて体温が受動的に決まるため、水温は魚類の生活を大きく左右します。魚類を温度勾配のある環境下におくと、ある水温を能動的に選択することが実験的に確かめられており、魚類には適水温が存在することが分かります（Golovanov 2013）。空間的に水温が不均一である海洋に棲む海水魚では、回遊や鉛直移動によって能動的に水温を選べる機会が多くあります。一方、限られた空間に棲む淡水魚（特に川魚）では、自由に水温を選ぶことは難しいでしょう。このような背景から、水温が魚類の生息場所の選択や成長などに及ぼす影響は、古くから魚類生態学の研究テーマとなってきました。本稿では、水温がサケ科魚類に及ぼす影響について筆者が行ってきた研究を中心に紹介します。そして、近年心配される地球温暖化がサケ科魚類にもたらす影響について紹介したいと思います。

サケの生息水温～ダイナミックな移動～

① 水平的な移動

本誌でも度々紹介されていますが、日本系のサケは北太平洋全域を大きく回遊することが古くから知られています（米盛 1975; 浦和 2000, 図 2）。日本の川を下ったサケの稚魚は、まずオホーツク海で半年ほど暮らした後、冬になると南下して北西北太平洋で越冬し、翌年の夏になると北上してベーリング海で餌を食べて成長します。2 年目以降は、冬になると南下してアラスカ湾で越冬し、夏になると再び北上してベーリング海で暮らす生活を繰り返します。また、近年の DNA 分析と耳石標識魚の再捕記録から、春の中西部北太平洋に 2 歳以上の日本系サケが分布することが分かりました（Sato et al. 2007, 2009）。これは、春にアラスカ湾から移動する際、中西部北太平洋を経由するルートが存在するか、あるいはアラスカ湾以外にも越冬場所があることを示唆しています（図 2）。いずれにせよ、このようなダイナミックな移動のおかげで、生息場所の表面水温は四季を通じて 3～12℃の範囲と安定しています。このような海で

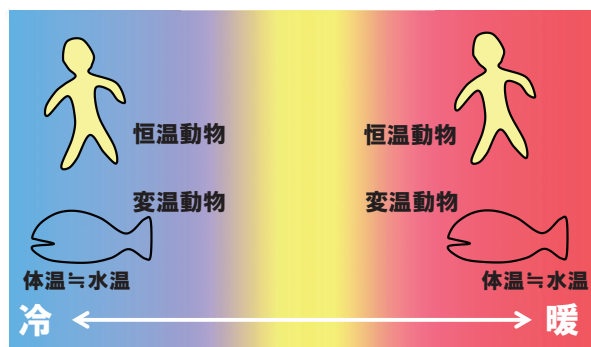


図 1. 魚類の体温と水温の関係。

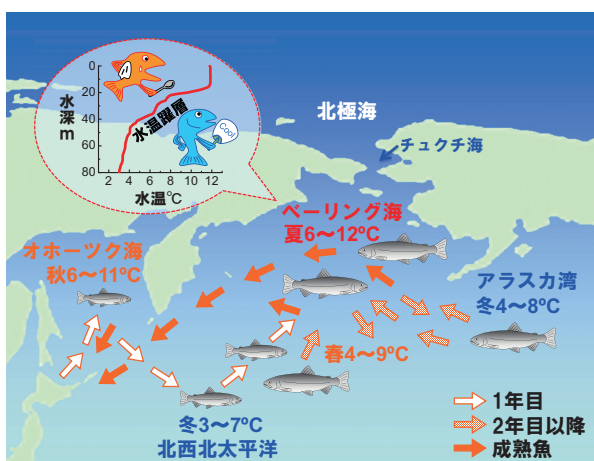


図 2. サケ（日本系）の回遊経路と生息水温（米盛 1975; 浦和 2000 を改図）。

の移動には制限はありません。人間に喩えると、夏は北海道で、冬は沖縄で暮らすようなイメージでしょう。恒温動物の人間と違い、変温動物のサケにとって、生息水温（＝体温）は代謝率などを決める重要な要素であり、生息水温の安定化はサケの恒常性を維持する上で欠かせません。

② 鉛直的な移動

北極圏に近いベーリング海といえども、夏場は表面水温が 12℃近くになります。しかし、数十メートル潜ることにより、体温を低下させることができます。サケマス類は基本的に表層に分布しており、水深 40 m 以深ではあまり漁獲されませんが（Morita 2010）、大型のサケに限っては水深 30 m 以深の中層にも分布します（Morita 2011）。夏のベーリング海では 30～40 m ほど潜ると、水

温が5~7℃くらいにまで低下します(図2左上)。
 実際、ベーリング海のスケは水深40 mくらいまで頻繁に潜ることが知られており、その目的は餌を食べるということも言われていますが、結果的に体温を著しく低下させています。このように、スケは水温躍層を跨ぐ鉛直移動によっても体温を調節することができるのです。

③体サイズ依存性

スケが生息する水温は、年齢や体サイズによっても異なります(図3, Morita et al. 2010a)。ベルクマンの法則というのを聞いたことがある人もいると思いますが、これは、寒冷な高緯度に住む動物の方が、温暖な低緯度に住む動物よりも体が大きいという現象です。魚類においても、大きい魚ほど深い場所や冷たい水を好むことが知られており、スケにおいても、北に行くほど、あるいは深い場所ほど、獲れるスケの魚体は平均的に大きくなります(Morita et al. 2010b; Morita 2011)。2009年の夏、スケの分布北限を明らかにするため、北極海の属海であるチュクチ海(図2)まで北上し調査を行いました(Morita et al. 2009a)。さすがに冷たすぎるためか、スケは僅かしか獲れませんでした。獲れたスケは大物ばかりでした(図4)。以上は野外で観察された結果ですが、体サイズの異なるブラントラウトを温度勾配のある実験環境下におくと、体サイズの大きい個体ほど冷たい水温を能動的に選択することが確かめられています(Elliott and Allonby 2013)。

なぜ、大きいスケは冷たい海を好むのでしょうか?それは、大型のスケの方が、成長を最大化する水温が低いためであると考えています(図5, Morita et al. 2010b)。北海道沿岸に分布するホッケでも似た現象が確認されており、大きいホッケ(>25 cm)は水温が低い年ほど、逆に小さいホッケ(<25 cm)は水温が高い年ほど、成長が良い傾向にあります(Morita et al. 2015a)。

水温が生活史に及ぼす影響

①成長と成熟率の関係

水温はスケ科魚類の性成熟に直接的にも作用しますが(Morita et al. 2009b)、成長を介して成熟率(回帰年齢)により大きな影響を及ぼします。先に述べたように、魚類の成長には最適な水温帯があり、水温が低すぎたり高すぎたりすると、成長が悪化します。

外洋での成長の良し悪しは、成熟時(回帰時)の体サイズに影響するだけではなく、成熟するまでに必要な年数にも影響します。つまり、外洋での成長が悪くなると、小型化するだけではなく、高齢化するようにもなります。1970年代以降に

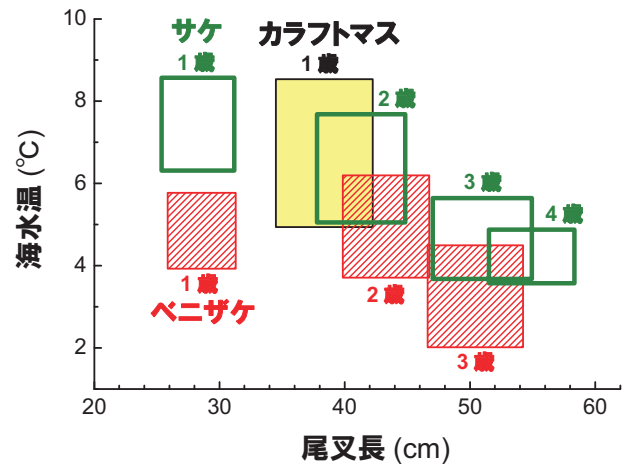


図3. 春の北西北太平洋におけるサケマス類の年齢別生息水温(Morita et al. 2010a)。高齢の大きい個体ほど冷たい海域に分布する。

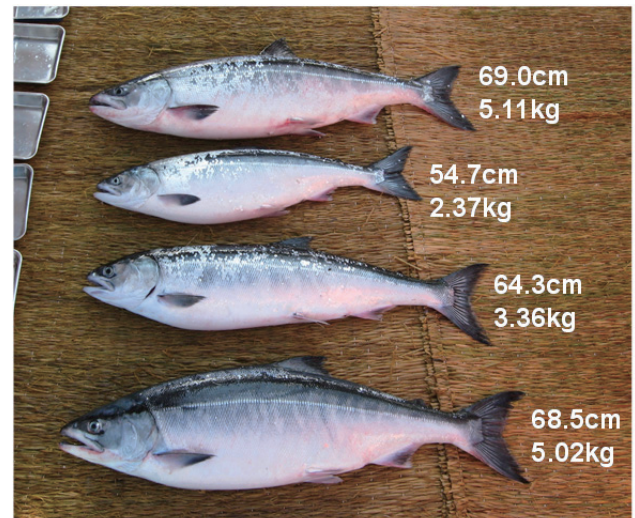


図4. チュクチ海(北緯 69°)で捕獲されたスケ(Morita et al. 2009a)。沖合を回遊中のサケマス類は皆銀色で種判別が難しいが、尾鰭の模様で種判別できる(森田 2009)。

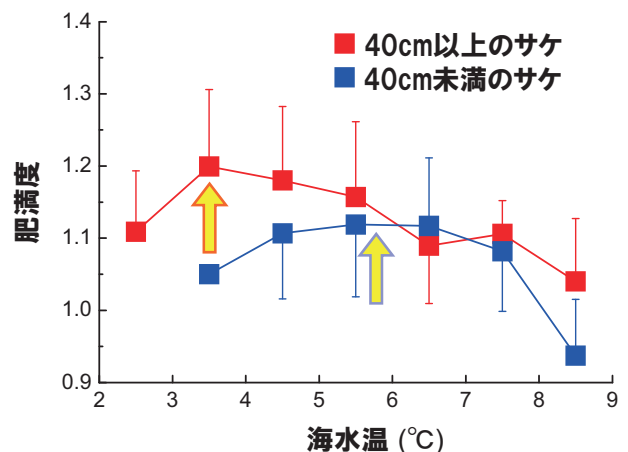


図5. 春の北西北太平洋におけるスケの生息水温と肥満度の関係(Morita et al. 2010b)。矢印は高い肥満度が観測された海水温で、大きいスケの方が冷たい海水温で肥満度が最大化される。

おきたサケの小型化・高齢化は、成長速度の変化によるものでほぼ説明できることが分かりました (Morita et al. 2005, 図 6). また、ある年に成熟 (回帰) するかどうかの決定には、前年の成長が最も強く影響することも分かりました (Morita and Fukuwaka 2006). つまり、ある年のベーリング海の水温が上昇し、成長が悪化すると、翌年に成熟 (回帰) するのをやめて、翌々年に成熟 (回帰) するようになると予想されます。

ただし、成熟 (回帰) するかどうかを決める閾値サイズは遺伝的に決まっています、その閾値サイズが変化する可能性もあります。実際、大型魚を選択的に漁獲する沖合流し網漁業が盛んであった 1970～1980 年代は閾値サイズが小型化し、200 カイリ規制により沖合漁業が衰退した 1990 年代には閾値サイズが再び大型化する傾向が見られています (Fukuwaka and Morita 2008; 森田 2015)。

②水温と回帰率の関係

幼稚魚期の沿岸水温と回帰率 (生存率) に相関があることは、日本のサケを含めて、多くのサケマス類で報告されています (Pearcy 1992; Mueter et al. 2002; Saito and Nagasawa 2009). 北米の 120 個体群を対象とした研究では、北方の個体群では沿岸水温が高いほど回帰率が高まるが、南方の個体群では沿岸水温が低いほど回帰率が高まることが報告されています (Mueter et al. 2002). これらの研究は、ある適水温帯で回帰率が高まること、そして、降海直後の沿岸域で大きな死亡があることを示唆しています。

ところが近年の研究で、放流直後に河川内で死亡する個体が相当数あり、回帰率を左右することが分かりました (Chittenden et al. 2010; Melnychuk et al. 2014). 例えば、スチールヘッドトラウト (降海型ニジマス) では、スモルト化した個体が最初のたった 3 km の区間を下る間に、放流魚は 30%～40%、野生魚は 7%～13% の個体が死亡したと報告されています。千歳川に放流されたサケでは、放流期間中の河川水温や 10 km 下流での稚魚目視数と回帰率に相関があることが分かりました (図 7). すなわち、海に到達する前に、河川内でも大きな減耗があると考えられます (Morita et al. 2015b). 今後は、河川水温と河川内での死亡についても注目する必要があるようです。

③河川水温とサクラマスの生活史

ほとんどのサケマス類は、川で生まれ、降海するまでは川で過ごします。川では限られた生息空間を利用しなければならず、基本的には受動的な水温環境に支配されます。サクラマスは 1 年以上の河川生活期を必要とするため、河川水温の影響を特に受けやすいサケマス類と言えます。サクラ

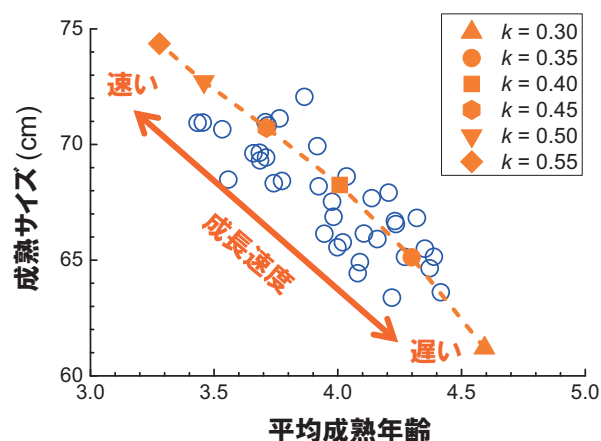


図 6. サケの平均成熟年齢 (回帰年齢) と 4 年魚の成熟サイズの関係 (Morita and Fukuwaka 2007). 青丸は観測値 (1962～1998 年級), 橙記号はサイズ構成モデル (Morita et al. 2005) によるシミュレーション値, k は von Bertalanffy の成長係数。

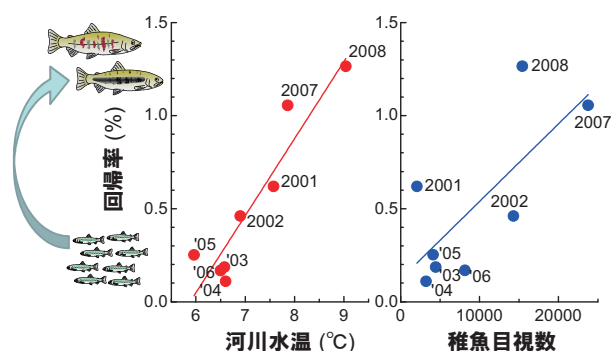


図 7. 千歳川におけるサケ放流魚の年級別の回帰率と 4 月下旬 (降下ピーク時期) の河川水温および千歳サケのふるさと館 (放流地点の 10 km 下流) における稚魚目視数の関係 (Morita et al. 2015b を改変). 注: ここでの回帰率は河川再捕率で、沿岸漁獲された個体や河川捕獲されなかった個体は含まれない。

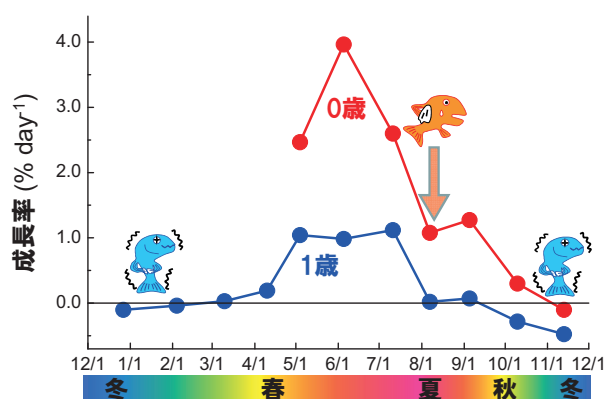


図 8. サクラマス幼魚の成長率の季節的变化 (Morita et al. 2010c).

マス幼魚の成長率と河川水温の季節変化は同調しており、水温が低下する冬季には全く成長せず、水温が上昇する春から夏にかけて成長率が高まりますが、水温が著しく高い 8 月には成長が鈍くなる傾向も認められます (図 8)。また、サクラマス幼魚の体サイズは地理的変異が大きく、河川水温と正の相関があり、負の緯度クラインを示します (図 9)。一方、サクラマスの卵サイズは正の緯度クラインを示し、稚魚期の成長条件を補償するための適応だと考えられます (Morita et al. 2009c)。

北海道の河川水温は、冬季は 0℃ 近くまで低下し、夏季は 20℃ を越えることも少なくありません。北太平洋を回遊するサケが四季を通じて 3～12℃ の範囲に生息するのとは比べると、サクラマス幼魚の生息水温は相当に広範囲であると言えます。しかし、最近の研究によると、サクラマス幼魚も本流と支流を移動することによって、生息水温を安定化させる例があることが分かってきました。庶路川と釧路川で行った研究では、水温が 0℃ に近づく冬場に、本流よりも暖かい支流にサクラマス幼魚が遡上することが分かりました (Morita et al. 2011; Sahashi and Morita 2014)。これまでサクラマス幼魚の越冬場所は下流の流れが緩やかな場所とされてきましたが、上流の支流へ移動する場合もあるのです (図 10)。また、朱太川で行われた研究では、水温が上昇する夏場に、本流よりも冷たい支流にサクラマス幼魚が遡上することも報告されています (Terui et al. 2014)。

サクラマスの生活史には、海へ回遊する降海型に加え、川で一生を過ごす残留型があります (図 11)。通常、残留型になるのは雄が多く、雌の残留型は非常に稀です (森田ら 2009)。北日本を流れる 13 河川で調べた結果、河川水温が高く成長が良い川では、雄は海へ下らずに残留型となる個体が多く出現することが分かりました (図 12B)。その結果、河川水温が高い川では、降海型となる個体の性比が雌に偏りました (図 12D)。また、降海型となる場合でも、河川水温が低い川では通常の 1 歳ではなく 2 歳以上で降海する個体が多く出現することも分かりました (図 12C)。

このような河川水温と生活史の関係を取り入れた確率論的個体群モデルを構築し、水温上昇の影響をシミュレーションしました。その結果、河川水温が上昇するに従い、①残留型となる雄の割合が増えるため漁業対象となる降海型サクラマスの資源量が減る、②降海年齢が単純化するため環境確率性の影響を受けやすくなり資源変動の幅が増加する (例：極端な不漁年が生じる)、が予測されました (Morita et al. 2014)。

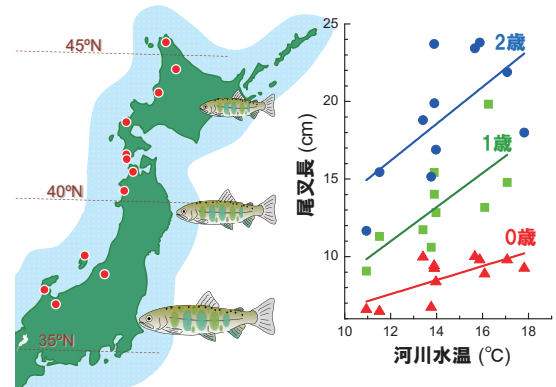


図 9. 日本海側 12 河川におけるサクラマス幼魚の年齢別尾叉長と河川水温の関係 (Morita and Nagasawa 2010)。

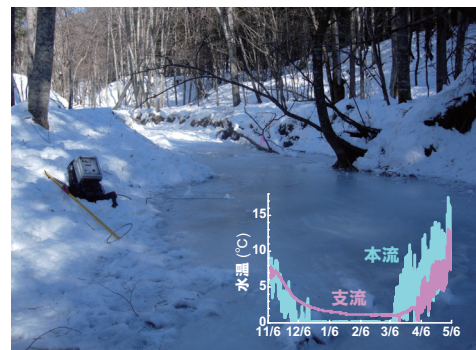


図 10. 庶路川支流 (2008 年 1 月)。表面は結氷しているが、この支流にサクラマス幼魚が越冬遡上し、翌春この支流からスモルト化して降海した (Morita et al. 2011)。



図 11. サクラマスの残留型雄 (左上) と降海型雌 (右)。白楕円内はスモルト化した個体で、海へ下る直前の降海型。

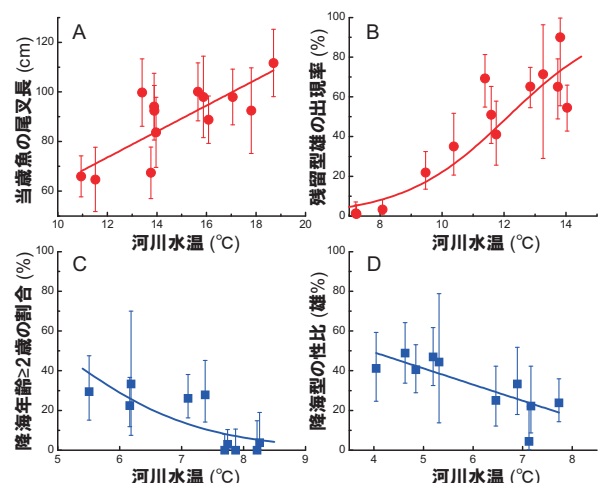


図 12. サクラマスの生活史形質と河川水温の関係 (Morita et al. 2014)。注：水温はそれぞれの項目で時期が異なる。

コラム1

―アメマスの回遊―

アメマスはサケ科魚類ですが、産卵後も死ぬことなく、海と川を数年にわたり行き来します(森田・森田 2007)。アメマスが川に遡上する理由は、産卵だけとは限らず、越冬や越夏などの理由も考えられています。道東におけるアメマスの河川遡上は8月中旬から始まりますが、8月上旬までは親潮(寒流)の影響で海の方が川よりも冷たく、8月下旬以降は海水温が上昇するため川の方が海よりも冷たくなります。アーカイバルタグ*に記録された水温と塩分のデータから、8月下旬以降は海洋も利用するが水温の低い河川に滞在する時間の方が長いことが分かりました(図13, Morita et al. 2013)。アメマスは海水温が16℃以上になると浸透圧調節能が低下するため(Takami 1998)、低水温の河川を利用することで体温を調節している可能性があります。

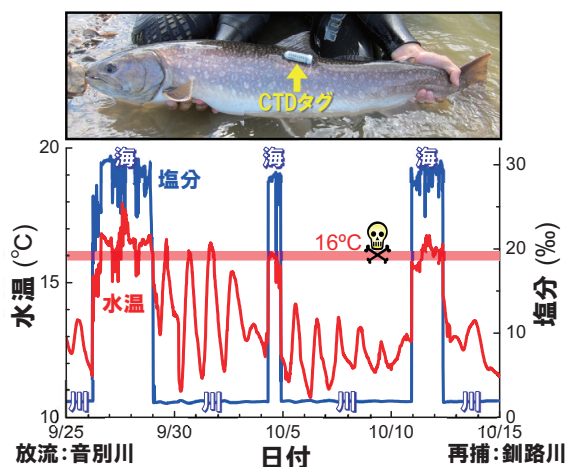


図13. アメマスに装着したアーカイバルタグに記録された水温と塩分の変化(Morita et al. 2013を改変)。

*アーカイバルタグとは、水温や水圧(水深)を記録できるデータ記録標識のことで、写真は電気伝導率(塩分)も記録できるCTDタグ(アイスランド, Star-Oddi社製)。

コラム2

―ベーリング海への回遊・渡り―

夏のベーリング海に訪れるのはサケマスだけではなく、航海中は、シャチ、オットセイ、イシイルカなどの海産哺乳類、サケの天敵であるネズミザメ(英名はSalmon shark)、サケに寄生するヤツメウナギ、降海型のオショロコマやイトヨ(Morita et al. 2009d,e)、奇妙な容姿のホテイウオ(図14)など様々な魚類に遭遇します。ホテイウオ(地方名ゴッコ)は、北海道沿岸にも産卵のために来遊し、ゴッコ汁は道南の郷土料理として有名ですが、その回遊ルートは良く分かっていません。

魚では移動のことを“回遊”と言いますが、鳥では“渡り”と言います。夏のベーリング海には、色々な渡り鳥たち、コアホウドリ、エトピリカ、ツノメドリ、フルマカモメ、ハシボソミズナギドリ、ハイイロミズナギドリなどが渡ってきます(図15)。驚くことに、ハシボソミズナギドリとハイイロミズナギドリは、夏のベーリング海へ“越冬”のために渡ってくることがアーカイバルタグを用いた研究等で分かっています(Shaffer et al. 2006; 綿貫 2013)。これらは南半球のタスマニアやニュージーランド周辺で索餌・繁殖するので、北半球であるベーリング海への渡りは越冬ということになるのです。



図14. 夏のベーリング海で混獲されたホテイウオ(ゴッコ)。大小様々なサイズが生息する。



図15. 夏のベーリング海に漂うミズナギドリ科鳥類。右上は誤って網にかかった個体。

地球温暖化の影響

温暖化すると生物にはさまざまな影響が生じると考えられています。第一にフェノロジー（開花や繁殖期などの季節的におこる自然界の諸現象）が変化する、第二に種の分布域が北上する、そして、第三に体サイズが小さくなる可能性があると言われています（Gardner et al. 2011）。

フェノロジーについては、近年サケマス類の来遊時期が世界的に早まっていることが報告されています（Juanes et al. 2004; Kovach et al. 2012, 2013）。日本ではカラフトマスでその傾向が顕著に表れており（森田ら 2014）、ロシアで報告されている来遊時期の早まりと同調しています（図 16）。日本のサケの遡上時期は、北海道から南に行くと遅くなるが、さらに南に進むと逆に早くなることが知られています（能勢 1970; 待鳥 1978; 岡崎 1982）。このように、温暖化したり、分布南限域になると遡上時期が早まる理由は、稚魚が沿岸水温の低いときに降海するための適応であると考えられています（待鳥 1978; 岡崎 1982）。つまり、親サケは自分のためではなく、子供のために（わざわざ暑い時期に）早く帰ってくると言えます。京都府を流れる由良川では、ふ化放流事業が実施される以前に野生サケに関する調査研究が行われ、南限域の野生サケは遡上時期が早く、親サケの接岸期の沿岸水温は 20~22℃という高水温であることが報告されています（藤原ら 1983）。ただし、注意すべき点として、温暖化に伴う来遊時期の早まりは進化的な応答であるという点です。可塑的な応答としては、水温が高ければ来遊時期の遅れをもたらすと考えられています。

分布域の変化については、野外データに基づく実証研究は限られていますが、表面水温のシミュレーションに基づく予測研究が幾つか行われています（Kishi et al. 2010; Abdul-Aziz et al. 2011）。それによると、地球温暖化が進行した場合、サケの海洋分布域は全体的に北上し北極海で分布域が広がること、日本系サケの回遊ルートであるオホーツク海の生息範囲が減少すること、日本系サケの索餌海域であるベーリング海環境収容力が減少することが予測されています。ただし、サケは鉛直移動によってある程度は体温を下げるのが可能であるので（前述）、表面水温の変化だけではやや厳しめの予測になっているかも知れません。

体サイズの小型化については、既に影響が生じている可能性があります。先に述べたように、大型のサケの方が冷たい水を好むため、温暖化は大型のサケに対して負の影響を及ぼすと考えられます。実際、1970 年代からベーリング海で実施されてきた調査結果を見ると、40 cm 以上のサケの

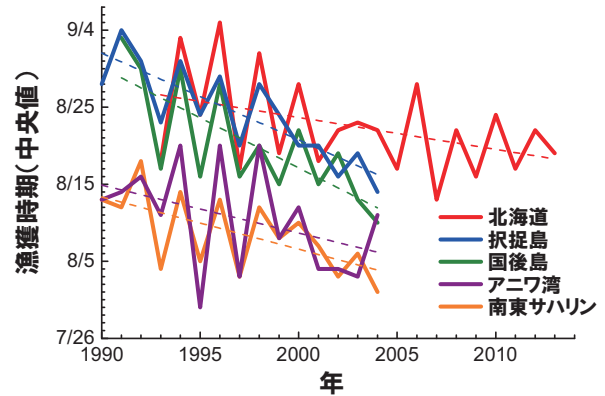


図 16. カラフトマスの来遊時期の推移 (Kaev and Romasenko 2007; Kaev et al. 2007; 森田ら 2014)。

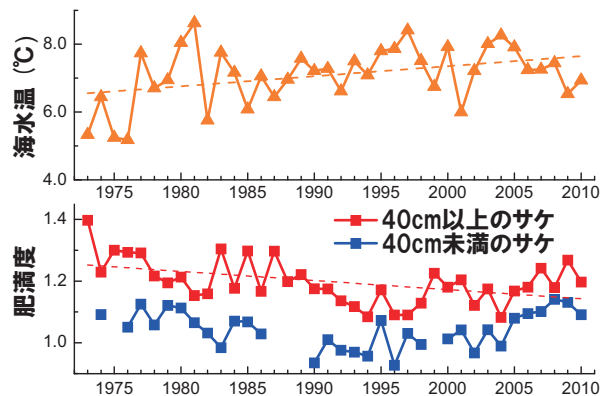


図 17. ベーリング海のサケの肥満度と海水温の推移 (Morita et al. 2010b を改変)。

肥満度が僅かながら低下している傾向にあり、他要因の効果（生息密度や年のトレンド）を考慮しても、ベーリング海の水温上昇と有意な対応を示すことが明らかとなっています（図 17, Morita et al. 2010b）。肥満度は成長率の指標となるので、沖合のサケの肥満度低下は、回帰するサケの小型化に繋がります。

おわりに

温暖化がサケ科魚類へ及ぼす影響はまだ不十分にしか把握されていません。例えば、温暖化の影響をもっとも被るのは分布南限域と考えられますが、太平洋側南限の利根川では、近年サケが急激な増加傾向にあります（齊藤 2013; 佐々木 2013）。温暖化に伴うサケ資源への影響を監視し、予測するためのデータを充実させることが大切です。一方、この分野の研究は影響評価のみに焦点が当てられる傾向にありますが、影響評価のみでは適切な対策は実現できません。今後は、温暖化が進行

することを想定し、予防的対策を講じるための研究を行う必要があります。

遺伝的多様性を守ることは温暖化対策の一つになるでしょう。サケ科魚類は、それぞれの川ごと、さらには産卵場ごとに生態や生活史が異なることがあります(ト部ら 2013; Sahashi and Morita 2013)。環境変動に対する資源変動の応答が個々の個体群によって異なれば、遺伝的に多様な個体群を守ることは気候変動に対する予防的対策となるでしょう。また、自然産卵を行う野生魚は環境変化に対する適応力が高いという指摘もあります(帰山 2012)。移植放流は行わず、それぞれの支流ごとに産卵する野生魚を保全するという試みは、温暖化対策の一つとなるかも知れません。

謝辞

ここで紹介した研究は、北海道教育庁「若竹丸」、水産庁「開洋丸」、北海道区水産研究所「北光丸」を用いた調査によって得られたもので、乗組員の方々には惜しみないご協力を頂きました。また、福若雅章氏、永沢亨氏、森田晶子氏を始めとする多くの研究者と共同で実施したものです。なお、水産庁国際資源評価等推進事業および JSPS 科研費 16780143, 19780155, 22780187, 25450293 の助成を受けて実施しました。

引用文献

- Abdul-Aziz, O.I., Mantua, N.J., and Myers, K.W. 2011. Potential climate change impacts on thermal habitats of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the North Pacific Ocean and adjacent seas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 68: 1660-1680.
- Chittenden, C.M., Melnychuk, M.C., Welch, D.W., and McKinley, R.S. 2010. An investigation into the poor survival of an endangered coho salmon population. *PLoS ONE*, 5: e10869.
- Elliott, J.M., and Allonby, J.D. 2013. An experimental study of ontogenetic and seasonal changes in the temperature preferences of unfed and fed brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwater Biol.*, 58: 1840-1848.
- Fukuwaka, M., and Morita, K. 2008. Increase in maturation size after the closure of a high seas gillnet fishery on hatchery-reared chum salmon *Oncorhynchus keta*. *Evol. Appl.*, 1: 376-387.
- 藤原正夢・大橋 徹・生田哲郎. 1983. 南限域における天然サケの産卵および降海回遊と水温との関係について. 京都海洋センター研報, 7: 1-8.
- Gardner, J.L., Peters, A., Kearney, M.R., Joseph, L., and Heinsohn, R. 2011. Declining body size: a third universal response to warming? *Trends Ecol. Evol.*, 26: 285-291.
- Golovanov, V.K. 2013. Ecophysiological patterns of distribution and behavior of freshwater fish in thermal gradients. *J. Ichthyol.*, 53: 252-280.
- Juanes, F., Gephard, S., and Beland, K.F. 2004. Long-term changes in migration timing of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the southern edge of the species distribution. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 61: 2392-2400.
- 帰山雅秀. 2012. 海魚～サケなどへの影響. モーリー, 29: 18-21.
- Kaev, A.M., and Romasenko, L.V. 2007. Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of Kunashir Island, a population near the southern limit of its range in Asia. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, 4: 319-326.
- Kaev, A.M., Antonov, A.A., Chupakhin, V.M., and Rudnev, V.A. 2007. Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon of southern Sakhalin and Iturup Islands. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, 4: 23-33.
- Kishi, M.J., Kaeriyama, M., Ueno, H., and Kamezawa, Y. 2010. The effect of climate change on the growth of Japanese chum salmon (*Oncorhynchus keta*) using a bioenergetics model coupled with a three-dimensional lower trophic ecosystem model (NEMURO). *Deep Sea Research Part II*, 57: 1257-1265.
- Kovach, R.P., Gharrett, A.J., and Tallmon, D.A. 2012. Genetic change for earlier migration timing in a pink salmon population. *Proc. R. Soc. B.*, 279: 3870-3879.
- Kovach, R.P., Joyce, J.E., Echave, J.D., Lindberg, M.S., and Tallmon, D.A. 2013. Earlier migration timing, decreasing phenotypic variation, and biocomplexity in multiple salmonid species. *PLoS ONE*, 8: e53807.
- 待鳥精治. 1978. 本州日本海沿岸地方のシロザケ増殖と水温問題. さけとます, 33: 6-23.
- Melnichuk, M.C., Korman, J., Hausch, S., Welch, D.W., McCubbing, D.J., and Walters, C.J. 2014. Marine survival difference between wild and hatchery-reared steelhead trout determined during early downstream migration. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 71: 831-846.
- Morita, K., Morita, S.H., Fukuwaka, M., and Matsuda, H. 2005. Rule of age and size at maturity of chum salmon (*Oncorhynchus keta*): implications of recent trends among *Oncorhynchus* spp. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 62: 2752-2759.

- Morita, K., and Fukuwaka, M. 2006. Does size matter most? The effect of growth history on probabilistic reaction norm for salmon maturation. *Evolution*, 60: 1516-1521.
- Morita, K., and Fukuwaka, M. 2007. Why have age and size at maturity changed in Pacific salmon? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 335: 289-294.
- 森田健太郎・森田晶子. 2007. イワナ（サケ科魚類）の生活史二型と個体群過程. *日本生態学会誌*, 57: 13-24.
- Morita, K., Sato, S., Kato, M., and Yamamoto, J. 2009a. The summer 2009 Japanese salmon research cruise of the R/V Hokko maru: exploration of the northern limit of offshore distribution and annual survey in the Bering Sea. NPAFC Doc. 1191. 12 pp.
- Morita, K., Tsuboi, J., and Nagasawa, T. 2009b. Plasticity in probabilistic reaction norms for maturation in a salmonid fish. *Biol. Lett.*, 5: 628-631.
- Morita, K., Tamate, T., Sugimoto, Y., Tago, Y., Watanabe, T., Konaka, H., Sato, M., Miyauchi, Y., Ohkuma, K., and Nagasawa, T. 2009c. Latitudinal variation in egg size and number in anadromous masu salmon *Oncorhynchus masou*. *J. Fish Biol.*, 74: 699-705.
- Morita, K., Morita, S.H., Fukuwaka, M., and Nagasawa, T. 2009d. Offshore Dolly Varden charr (*Salvelinus malma*) in the North Pacific. *Environ. Biol. Fish.*, 86: 451-456.
- Morita, K., Morita, S.H., and Fukuwaka, M. 2009e. Offshore distributions of anadromous lamprey and threespine stickleback. NPAFC Doc. 1192. 4 pp.
- 森田健太郎. 2009. 北光丸によるベーリング海のサケ資源調査. 北の海から, 第6号.
- 森田健太郎・永沢 亨・山本祥一郎. 2009. 北海道の放卵ヤマメについて. *SALMON 情報*, 3: 8-10.
- Morita, K. 2010. Vertical distribution of Pacific salmon in the central Bering Sea in summer 2007. NPAFC Doc. 1266. 4 pp.
- Morita, K., and Nagasawa, T. 2010. Latitudinal variation in the growth and maturation of masu salmon (*Oncorhynchus masou*) parr. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 67: 955-965.
- Morita, K., Fukuwaka, M., and Tanimata, N. 2010a. Age-related thermal habitat use by Pacific salmon. *J. Fish Biol.*, 77: 1024-1029.
- Morita, K., Fukuwaka, M., Tanimata, N., Yamamura, O. 2010b. Size-dependent thermal preferences in a pelagic fish. *Oikos*, 119: 1265-1272.
- Morita, K., Morita, S.H., and Nagasawa, T. 2010c. Seasonal growth patterns of wild masu salmon parr in a subarctic river. *Nat. Taiwan Mus. Spec. Publ.*, 14: 87-93.
- Morita, K. 2011. Body size trends along vertical and thermal gradients by chum salmon in the Bering Sea during summer. *Fish. Oceanogr.*, 20: 258-262.
- Morita, K., Morita, S. H., and Nagasawa, T. 2011. Seasonal changes in stream salmonid population densities in two tributaries of a boreal river in northern Japan. *Ichthyol. Res.*, 58: 134-142.
- Morita, K., Morita, S.H., Nagasawa, T., and Kuroki, M. 2013. Migratory patterns of anadromous white-spotted charr *Salvelinus leucomaenis* in eastern Hokkaido, Japan: the solution to a mystery? *J. Ichthyol.*, 53: 809-819.
- 森田健太郎・大熊一正・永沢 亨. 2014. 57 カラフトマス日本系. 「平成 25 年度国際漁業資源の現況」(水産庁編) 水産庁・水産総合研究センター, 東京. URL: <http://kokushi.job.affrc.go.jp/index-2.html>, (参照 2015-01-28).
- Morita, K., Tamate, T., Kuroki, M., Nagasawa, T. 2014. Temperature-dependent variation in alternative migratory tactics and its implications for fitness and population dynamics in a salmonid fish. *J. Anim. Ecol.*, 83, 1268-1278.
- Morita, S.H., Morita, K., Hamatsu, T., Chimura, M., Yamashita, Y., Sasaki, K., and Sato, T. 2015a. Differential effects of the environment on the growth of arabesque greenling (*Pleurogrammus azonus*): does rising temperature benefit young but not old fish? *Environ. Biol. Fish.*, 98: 801-809.
- Morita, K., Nakashima, A., and Kikuchi, M. 2015b. River temperature drives salmon survivorship: is it determined prior to ocean entry? *Royal Soc. Open Sci.*, 2: 140312.
- 森田健太郎. 2015. 漁業の特性と生物の適応. シリーズ現代の生態学第3巻 人間活動と生態系 (日本生態学会・森田健太郎・池田浩明編), 共立出版, 東京. pp. 150-167.
- Mueter, F.J., Peterman, R.M., and Pyper, B.J. 2002. Opposite effects of ocean temperature on survival rates of 120 stocks of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in northern and southern areas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59: 456-463.
- 能勢幸雄. 1970. サケの遡上生態と品種改良. *化学と生物*, 8: 738-744.
- 岡崎登志夫. 1982. シロサケの集団構造. *遺伝*, 36: 61-70.
- Pearcy, W.G. 1992. Ocean ecology of north Pacific salmonids. Seattle, WA: University of Washington Press.
- Sahashi, G., and Morita, K. 2013. Migration costs

- drive convergence of threshold traits for migratory tactics. *Proc. R. Soc. B*, 280: 20132539.
- Sahashi, G. and Morita, K. 2014. Fall-winter collection of two salmonid species: seasonal changes in population densities in four tributaries of the Kushiro river system. *Ichthyol. Res.*, 61: 189-192.
- Saito, T., and Nagasawa, K. 2009. Regional synchrony in return rates of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in Japan in relation to coastal temperature and size at release. *Fish. Res.*, 95: 14-27.
- 斉藤裕也. 2013. 利根川のサケはどのように増えたのか. ぐんまの自然の「いま」を伝える報告会 2012 要旨集, 群馬県立自然史博物館. pp. 9-10.
- 佐々木牧雄. 2013. 利根川水系の鮭と環境学習, 手賀沼ブックレット No.3. たけしま出版, 千葉県柏市. 79 pp.
- Sato, S., Kaga, T. Chiba, T., Takasaki, D., Morita, K., Nagoya, H., and Urawa, S. 2007. Origins and distribution of chum salmon in the western North Pacific Ocean during the spring of 2006. *NPAFC Doc.* 1047. 9 pp.
- Sato, S., Takahashi, M., Watanabe, N., Kitatsuji, S., Takasaki, D., Chiba, T., Imai, S., Goda, Y., Katayama, Y., Kagaya, M., Fukuwaka, M., Agler, B.A., and Urawa, S. 2009. Preliminary records of otolith-marked chum salmon found in the Bering Sea and North Pacific Ocean in 2006 and 2007. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, 5: 99-104.
- Shaffer, S.A., Tremblay, Y., Weimerskirch, H., Scott, D., Thompson, D.R., Sagar, P.M., Moller, H., Taylor, G.A., Foley, D.G., Block, B.A., and Costa, D.P. 2006. Migratory shearwaters integrate oceanic resources across the Pacific Ocean in an endless summer. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 103: 12799-12802.
- Takami, T. 1998. Seawater tolerance of white-spotted charr (*Salvelinus leucomaenis*) related to water temperature. *Sci. Rep. Hokkaido Fish Hatchery*, 52: 11-19.
- Terui, A., Miyazaki, Y., Yoshioka, A., Kadoya, T., Jopp, F., and Washitani, I. 2014. Dispersal of larvae of *Margaritifera laevis* by its host fish. *Freshw. Sci.*, 33: 112-123.
- ト部浩一・三島啓雄・宮腰康之. 2013. 十勝川水系におけるサケ・サクラマス産卵環境評価(資料). 北水試研報, 84: 47-56.
- 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.
- 綿貫 豊. 2013. ペンギンはなぜ飛ばないのか? 海を選んだ鳥たちの姿. 恒星社厚生閣, 東京. 128 pp.
- 米盛 保. 1975. 北海道起源シロザケに対する標識放流から得られた結果の分析についての試み. 北太平洋漁業国際委員会研究報告, 32: 123-151.