

道北日本海の一定点における*Neocalanus*属カイアシ類 (*Neocalanus plumchrus/flemingeri*) の個体数密度の年変動とその要因

浅見大樹*

北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場

Annual fluctuations and factors affecting the abundance of *Neocalanus plumchrus/flemingeri* in the Sea of Japan off northern Hokkaido

HIROKI ASAMI*

Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization,
Eniwa, Hokkaido 061-1433, Japan

Annual fluctuations, i. e., between winter and summer in the abundance of the calanoid copepod *Neocalanus* spp. (*Neocalanus plumchrus/flemingeri*) in the northern Sea of Japan were investigated at a station from 1989 to 2011. *Neocalanus* spp. increased from June to August. The maximum abundances increased continuously from 1998, and prominently high abundances were observed in 2001. Except for 2000, these years were characterized by low water temperatures in April. After 2001, high abundances were found in 2003, 2005 and 2010. The abundance peaks in these years corresponded with a sharp decrease in water temperature in April. Significant negative correlations between water temperature in April and the maximum abundances of *Neocalanus* spp. in each year were recognized, suggesting that water temperature was the most important factor for the abundances of *Neocalanus* spp.

キーワード： *Neocalanus*, 個体数密度, 水温, 道北日本海, 年変動

*Neocalanus*属カイアシ類は亜寒帯域およびその縁海に分布する大型の植食性動物プランクトンで (Motoda and Minoda, 1974), その生物量は表層の動物プランクトン生物量の80~95%に達するとも言われ (Vinogradov, 1970; Vidal and Smith, 1986), 魚類や鯨類などの高次生産者の餌生物として重要である (Fukataki, 1967, 1969; Kawamura, 1982; Odate, 1994など)。これまで, *Neocalanus*属カイアシ類のうち, *Neocalanus plumchrus*と*Neocalanus flemingeri*について, 分類学的研究 (Miller, 1988), 春季ブルーム期に同調した個体発生に伴う鉛直移動を行う生活史 (Miller and Terazaki, 1989; Tsuda *et al.*, 1999; 小針・池田, 2000), *Neocalanus plumchrus*について, 年代による現存量ピーク時期のシフト (Mackas *et al.*, 1998; Batten and Mackas, 2009), 豊度や現存量が水温やクロロフィルa濃度などの環境要因に影響されること (Liu and Peterson, 2010; Ashlock *et al.*, 2021) などの研究がある。

*Neocalanus plumchrus/flemingeri*は北海道周辺海域でも春季から夏季にかけて動物プランクトン現存量の多くを占める (嶋田ら, 2012)。そして, 特に北海道日本海では, 水産資源であるニシン成魚 (元田・竹内, 1949), ホッケ稚魚 (石森, 2016) と成魚 (元田・佐藤, 1949, 浅見, 2015), サケ稚魚 (箕田・原野, 1982) などの餌生物として重要である。一般に, 動物プランクトンの変動は魚類の初期生残や成長などを通して資源豊度に影響を及ぼす (Cushing, 1990)。このため, 動物プランクトンの変動を明らかにすることは水産資源の変動要因を考える上で重要である (例えば, Brodeur and Ware, 1992; 二平, 2007)。本研究は, 水産資源の変動要因解明に資することを目的に日本海北部の一定点で動物プランクトンを採集し, 特に餌生物として重要な*Neocalanus plumchrus/flemingeri*の個体数密度の年変動とその要因を考察したものである。

試料及び方法

本研究は、北水試の礼文島西沖に設けた定期海洋観測定点の一つであるJ15 (Fig.1, 水深561 m, 45° 30'N, 140° 40'E) で、1989年から2011年にわたり概ね2月に1回の頻度で、試験調査船北洋丸で採集された合計80本の標本を検鏡して行った。本研究では、2月あるいは3月の調査は

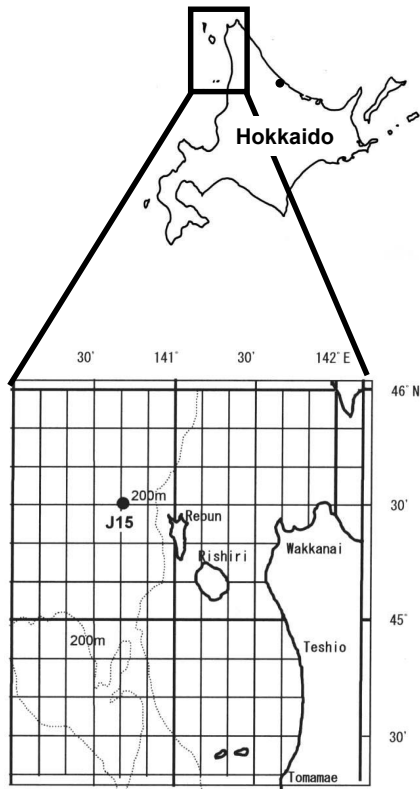


Fig.1 The location of Station (J15) in the Sea of Japan off northern Hokkaido.

2月期, 4月の調査は4月期, 5月下旬または6月上旬の調査は6月期, 7月下旬または8月上旬の調査は8月期の調査と呼ぶ。各年の採集日をTable 1に示した(ただし, 定期海洋観測は1989年4月から始まったため, 1989年2月期の標本は無い。その他, 1991年2月期, 1995年のすべての月, 1996年の6月期, 1997年の6月期と8月期, 2001年4月期, 2003年の8月期, 2010年2月期の標本は無い)。動物プランクトンの標本は, 濾水計を装着した口径45 cm, 側長180 cm, 網目幅0.335 mmの改良型ノルパックネット(元田1994)を用いて, 昼夜の区別なく, 深度150 mから表面まで鉛直曳きすることにより採集した。標本の採集後, 船上で直ちに標本の容量に対して中性ホルマリンが約10%になるように固定した。また, 動物プランクトンの採集時にはCTD (SBE 911 plus) 観測を実施した。表面水はバケツにより採水し, 表面水温は棒状水温計で計測した。動物プランクトンの標本は実験室に持ち帰った後, 元田式分割器(Motoda, 1959)で動物プランクトンの個体数に応じて, 適宜分割(1/2~1/32)した後, 实体顕微鏡を用いて*Neocalanus*属カイアシ類(*Neocalanus plumchrus/flemingeri*)についてコペポダイト期の発育段階別(コペポダイトI~V期)にソートしながら計数した。*Neocalanus*属カイアシ類の年変動と環境要因との関連を考察するにあたり, 水温および対馬暖流流量のデータを用いた。水温は表面から50 mまでを平均して, 個体数密度の年変動との関係を検討した。また, 北水試では道西日本海の定期海洋観測で得た水温と塩分のデータから対馬暖流の傾圧地衡流量を毎年推定してきた。本研究では, 水温と同様に対馬暖流流量と個体数密度の年変動との関係を検討した。対馬暖流流量データは, 中央水産試験場資源管理部海洋環境グループから提供を受けた。

Table 1 Sampling date of zooplankton at J15 from 1989 to 2011.

Year	Date	Year	Date	Year	Date	Year	Date	Year	Date
1989		1990	Feb. 19	1991	No sample	1992	Feb. 18	1993	Feb. 16
	Apr. 10		Apr. 16		Apr. 9		Apr. 13		Apr. 13
	June 5		May 28		June 4		June 2		May 31
	July 31		July 30		July 29		July 31		July 29
1994	Feb. 16	1995	No sample	1996	Feb. 13	1997	Mar. 4	1998	Feb. 16
	Apr. 20		No sample		Apr. 17		Apr. 9		Apr. 15
	May 30		No sample		No sample		No sample		June 2
	Aug. 1		No sample		Aug. 2		No sample		July 28
1999	Feb. 23	2000	Feb. 23	2001	Feb. 19	2002	Feb. 20	2003	Feb. 17
	Apr. 15		Apr. 14		No sample		Apr. 10		Apr. 10
	June 2		May 31		May 28		May 28		May 26
	July 26		July 26		July 23		July 31		No sample
2004	Feb. 17	2005	Feb. 14	2006	Feb. 6	2007	Feb. 5	2008	Feb. 5
	Apr. 19		Apr. 15		Apr. 12		Apr. 16		Apr. 16
	May 24		June 1		May 29		May 28		May 26
	July 29		July 24		July 28		July 29		July 30
2009	Feb. 25	2010	No sample	2011	Feb. 9				
	Apr. 15		Apr. 25		Apr. 21				
	June 1		June 7		June 6				
	July 22		Aug. 2		July 28				

Table 2 Date of maximum individual densities in each year. Because the continuous samplings from April to August were not conducted in 1995, 1996, and 1997, peaks of individual densities were unclear in these years.

Year	Date of maximum individual density	Surveyed month namely
1989	June 5	June
1990	May 28	June
1991	June 4	June
1992	June 2	June
1993	May 31	June
1994	May 30	June
1998	July 28	August
1999	July 26	August
2000	May 31	June
2001	May 28	June
2002	May 28	June
2003	May 26	June
2004	May 24	June
2005	June 1	June
2006	July 28	August
2007	July 29	August
2008	July 30	August
2009	June 1	June
2010	June 7	June
2011	June 6	June

結果

個体数密度の年変動 調査年を通じて、*Neocalanus*属カイアシ類の個体数密度は0~407 個体/m³ (平均35個体/m³) まで変動した (Fig. 2)。1994年、1996年および2003年の2月期には*Neocalanus*属カイアシ類の出現は見られなかった。*Neocalanus*属カイアシ類の個体数密度は2月期から4月期にかけて低密度であったが、それ以降は急激な増加が認められた。個体数密度は1993年および1994年は50個体/m³を超えたものの、概ね1989年から1997年までは約50個体/m³以下、1998年8月期 (7月下旬) には、59個体/m³、1999年8月期 (7月下旬) には99個体/m³となり、以降連続して増加傾向にあり、2001年6月期 (5月下旬) には調査年を通して最高の407 個体/m³のピークに達した。2002年6月期には再び50個体/m³まで減少した。これ以降、1990年代と比べてその個体数密度は激しく変動し、中でも2001年以降は、約150個体/m³以上の高密度が2003年6月期 (5月下旬) に205個体/m³、2005年6月期 (6月上旬) に149個体/m³および2010年6月期 (6月上旬) に315個体/m³としばしば観察された。

動物プランクトンの採集を4月期、6月期 (5月下旬または6月上旬) および8月期 (7月下旬または8月上旬) と連続して3回調査が出来た年で、それぞれの年の個体数密度の

極大時期を見ると、概ね6月期 (5月下旬から6月上旬) にあったが、1998年、1999年、2006年、2007年、2008年の5年間は7月下旬の8月期と遅い時期にピークがあった (Table 2)。1995年、1996年および1997年の3カ年は4月から8月期まで連続した採集ができなかったため、個体数密度のピークを捉えることができなかった。

コペポダイトIV-V期の出現は現存量に大きく反映されることから、Fig. 3に各年で個体数密度がピークとなった時の*Neocalanus*属カイアシ類のコペポダイト期の組成率を示した。その結果、コペポダイトV期は度々高い組成率を示したが、とりわけ個体数密度が増加し始めた1999~2001年に約66~96%と卓越した。また、コペポダイトIV期も含めると1998年~2001年にはこれらで常に90%以上を占めた。これ以降、2008年もコペポダイトV期は97.5%、コペポダイトIV期も合わせるとこれらで99.5%を占めた。

水温 Fig. 4にはJ15における2月期、4月期、6月期および8月期の表層50 mまでの平均水温を示した。2月期の水温は1990年の5.4℃、1991年の6.2℃から以降、1999年の3.0℃まで下降し、調査年の中で最低となった。その後、2000年には4.9℃まで上昇したが2001年と2002年は再び3.4~3.5℃まで下降した。その後、2005年まで再び5.1~5.3℃まで上昇した。2006年には3.3℃まで下降し、その

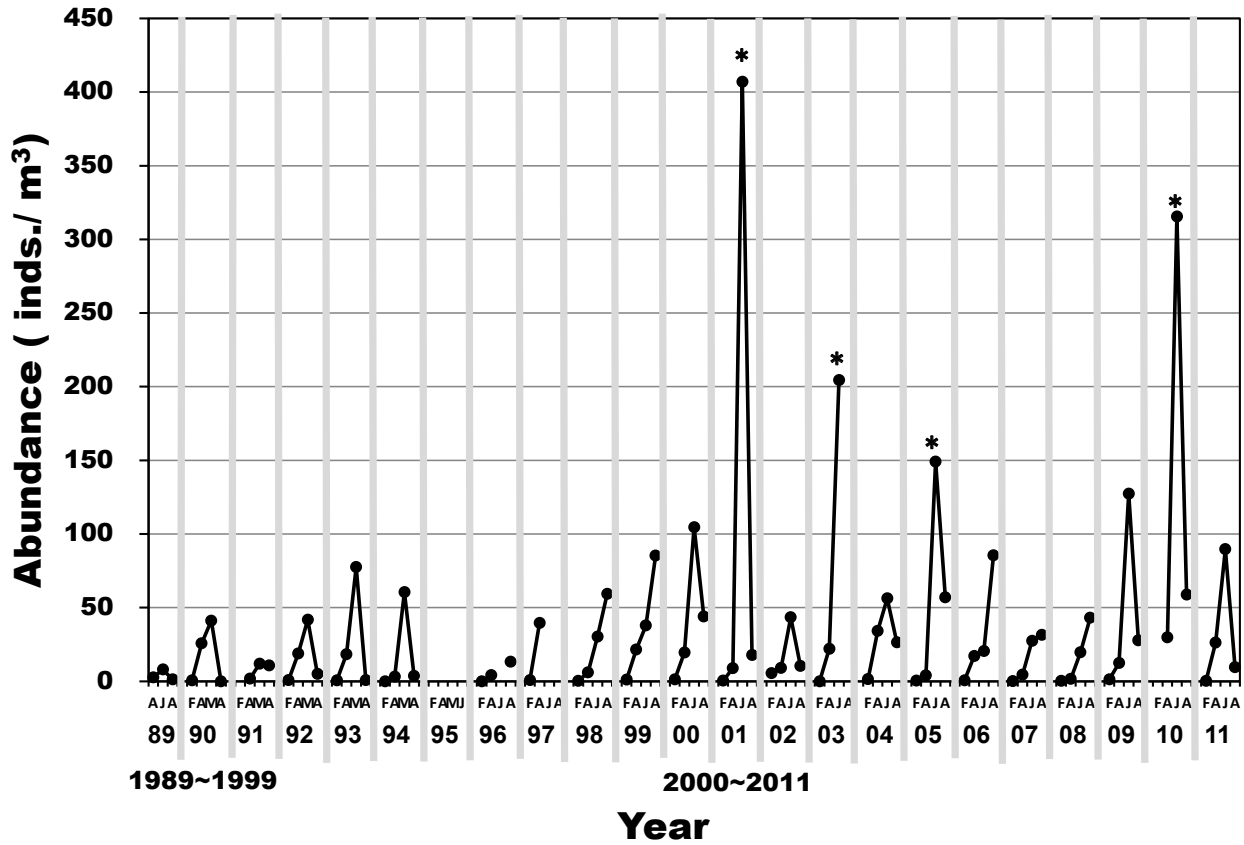


Fig.2 Abundance of *Neocalanus plumchrus/flemingeri* at J15 from 1989 to 2011. Asterisks (*) indicate the peaks of individual densities that were higher than about 150 inds. /m³.

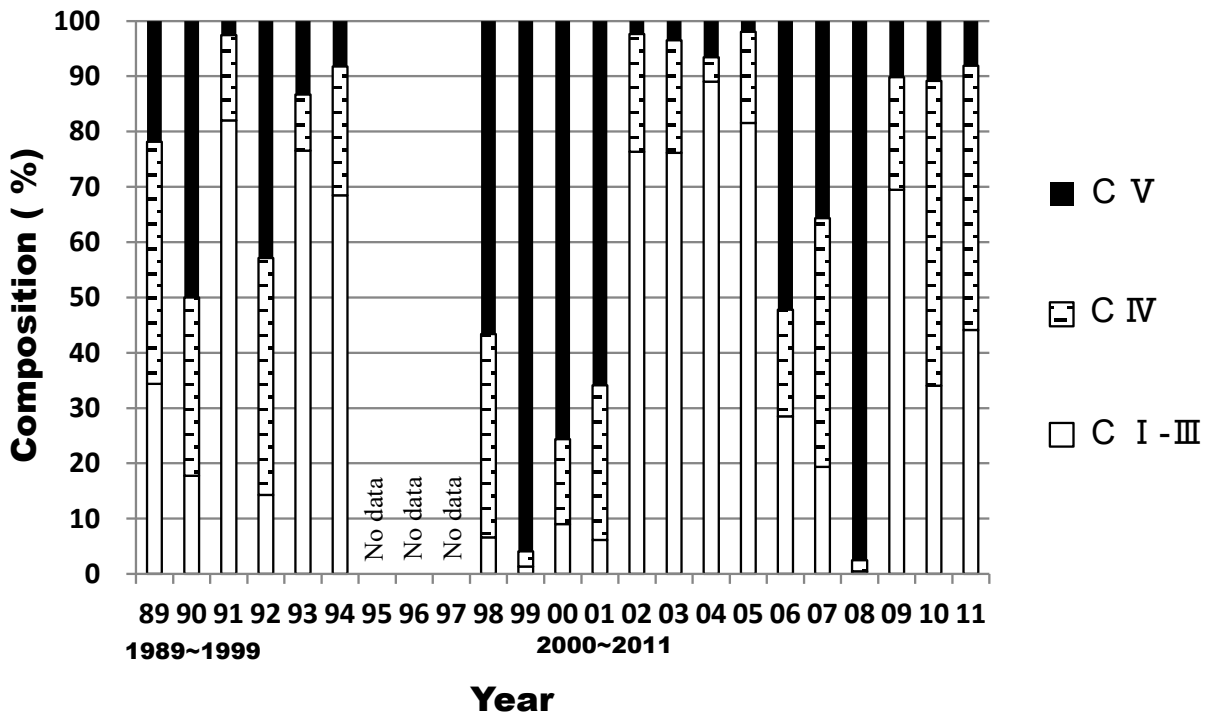


Fig.3 Percentage composition of developmental stages of *Neocalanus* spp. at the peak abundance each year. Because the continuous samplings from April to August in 1994 and 1997 were not conducted, the abundance peaks in these years were unclear (see Table 1).

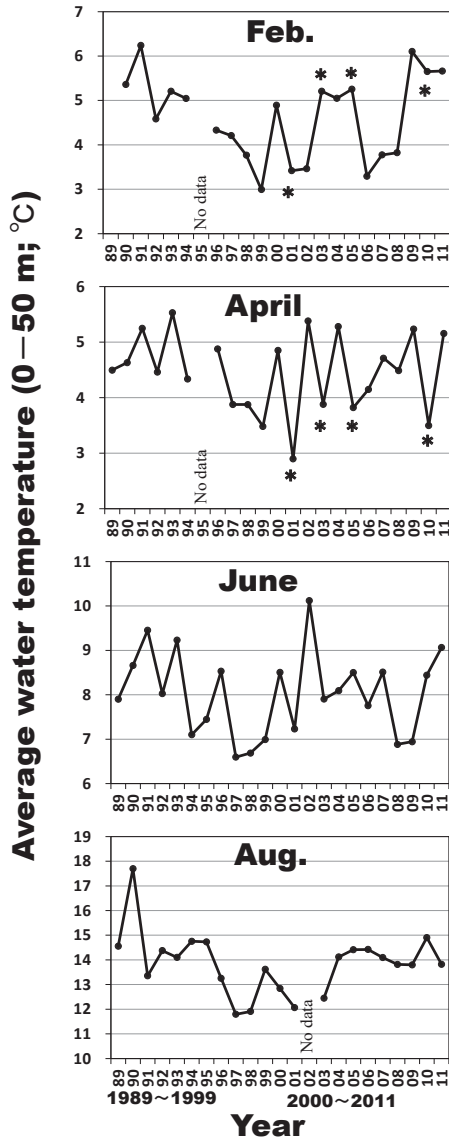


Fig.4 Average water temperature at 0-50 m at J15 in February, April, June, and August. Asterisks (*) in February and April indicate the peaks of individual densities that were higher than about 150 inds. /m³ in June (see Figure 2).

後は2011年まで上昇に転じた。4月期の水温は1989年から1996年まで4.3~5.5℃の間を変動して推移した。しかし、1997年以降1999年には3.5~3.9℃まで下降した。2000年には再び4.9℃まで上昇したが、2001年には調査期間を通じて最低の2.9℃まで下降した。2002年には5.4℃まで上昇し、以降、2011年まで上昇と下降を繰り返しながら変動した。この間、2003年には3.9℃、2005年には3.8℃、2010年には3.5℃といずれも4℃以下の低水温が観測された。4月期の水温が、特に低水温であった2001年、2003年、2005年および2010年はいずれも*Neocalanus*属カイアシ類が約150個体/m³以上の高密度で出現した年である。6月期の水温は1989年から1996年まで、7.1~9.7℃の間を

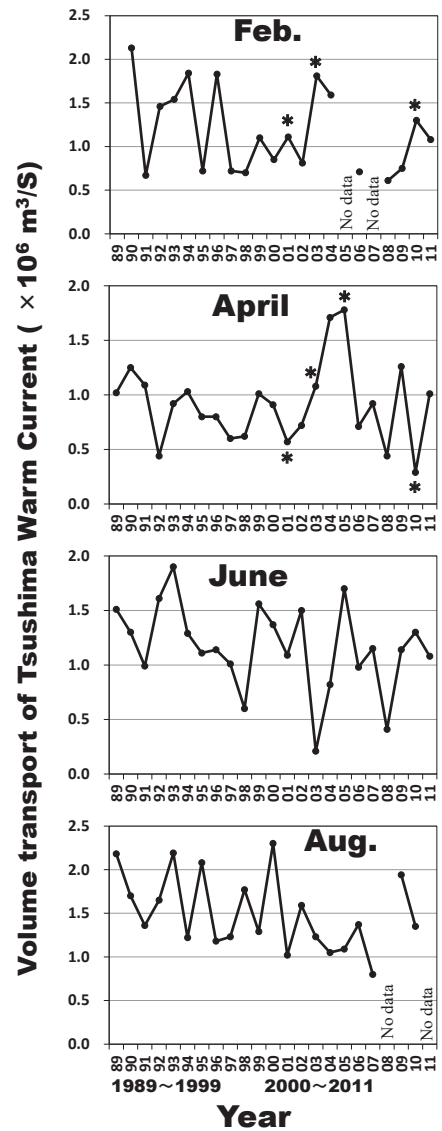


Fig.5 Volume transport of Tsushima Warm Current in the south-western area of the Sea of Japan in Hokkaido in February, April, June, and August. Asterisks (*) in February and April indicate the peaks of individual densities that were higher than about 150 inds. /m³ in June (see Figure 2).

激しく変動しながらも下降した。そして、1997年には調査期間を通じて最低の6.6℃となった。約7.0℃の低水温は1998年および1999年まで続いた。2000年には8.5℃まで上昇し、その後2007年まで7.2~10.0℃の間を大きく変動して推移した。2008~2009年には再び6.9℃まで下降した。それ以降は2011年まで上昇に転じた。8月期の水温は1989年に14.6℃であったが、1990年には17.7℃まで上昇した。しかし、1991年には再び13.4℃まで下降した。1995年までは約14~15℃の間を変動したが、1997~1998年には12℃以下となった。1999年には13.6℃と上昇したが、2003年まで13℃以下と低水温が続いた。その後は2011年

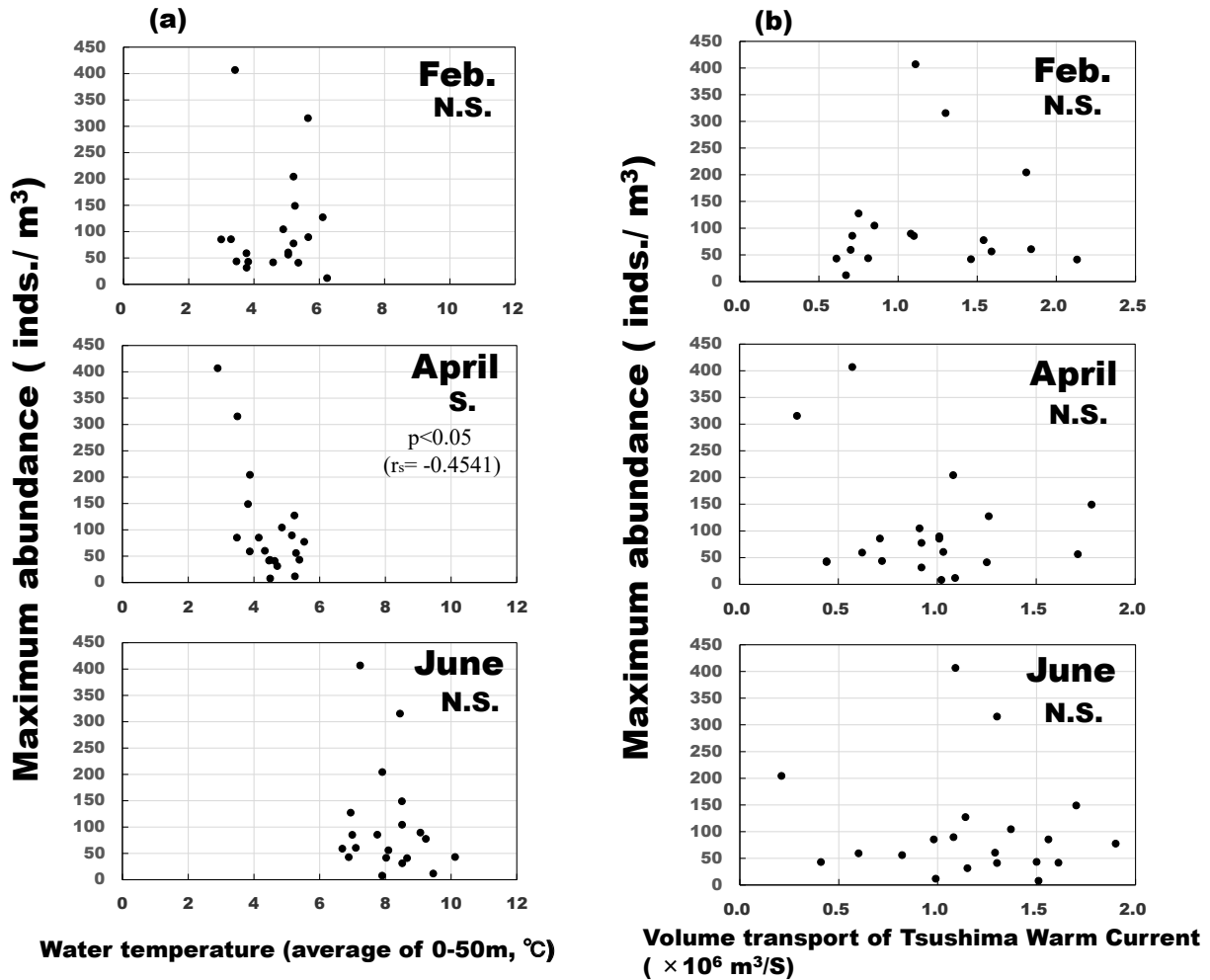


Fig. 6 (a) Relationships between average water temperature (0-50 m) and maximum abundance of the *Neocalanus* spp. in each year in February, April, and June. (b) Relationships between volume transport of Tsushima Warm Current in the southwestern area of the Sea of Japan in Hokkaido in February, April, and June. S. and N.S. superimposed onto figures indicate the Significance and Not Significance, respectively.

まで約14~15°Cの間で推移した。以上、どの月の水温も調査を開始した1989年から1997年にかけて下降傾向となり、その後、2000年を除いて、比較的低水温が続き、その後は2月期、4月期および6月期は大きく変動しながら、そして8月期は比較的一定して推移していた。

対馬暖流流量 Fig.5に、道西日本海において得られた対馬暖流の流量の年変化について、2月期、4月期、6月期および8月期について示した。2月期の対馬暖流流量は1989年から1996年まで $0.7\sim 2.1 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ の間を変動しながら推移したが、1997年から2002年には $0.7\sim 1.1 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ と減少傾向となった。2003~2004年には $1.6\sim 1.8 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ まで増加するものの、2006年以降は2009年まで再び $0.6\sim 0.8 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ と減少した。しかし、2010~2011年には $1.1\sim 1.3 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ となった。4月期の対馬暖流流量は、1989年から2002年まで $0.5\sim 1.3 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ と、2月期の低水準にあったレベルと同程度の間を変動して推移した。その後、

2005年までには増加し、 $1.8 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ となった。しかし、2006年には再び減少し $0.7 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ となり、以降、2010年の $0.3 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ から2009年の $1.3 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ の間を変動した。6月期の対馬暖流流量は、1989年から1993年は $1.0\sim 1.9 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ の間を変動したが、1994年以降、1998年まで減少し、1998年には $0.6 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ となった。1999年から2002年には再び $1.1\sim 1.6 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ まで上昇した。これ以降は2003年の $0.2 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ から2005年の $1.7 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ まで大きく増減を繰り返し推移した。8月期の対馬暖流流量は、1989年から2000年まで $1.0\sim 2.5 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ の間を大きく変動しながら推移した。2001年から2006年には $1.0\sim 1.6 \text{ m}^3/\text{s}$ で変動し、2007年には $0.8 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ と調査期間を通じて最小となった。しかし、2009年以降は $1.4\sim 1.9 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{s}$ まで再び増加した。以上、対馬暖流流量の特徴として、特に2月期には1997~2002年の間に、流量の少ない年代が続いた。

環境要因とNeocalanus属カイアシ類の個体数密度との関係 Fig.6 (a) (b)には、植物プランクトンの春季ブルームに影響を及ぼす時期と考えられる2月期、4月期および6月期の表層水温および対馬暖流流量と各年のNeocalanus属カイアシ類のピーク時の個体数密度との関係について示した。その結果、表層水温と最大個体数密度の間には、4月期に有意な負の相関が認められた（スピアマンの順位相関、 $p < 0.05$ ）。対馬暖流流量と最大個体数密度との間には、どの月も両者には有意な関係は見出せなかった。

考 察

日本海北部定点でのNeocalanus属カイアシ類について過去23年間、その個体数密度を観察した結果、Neocalanus属カイアシ類は1998年に増加の兆しが見え始め、そして2001年に顕著なピークに達した。Neocalanus属カイアシ類は亜寒帯域およびその縁海に分布する典型的な冷水性種である。日本海ではNeocalanus plumchrusは春季増殖期に同調してコペポダイトI期からV期まで急速に成長する（Miller and Terazaki, 1989）。Neocalanus flemingeriについては、春季2~4月にコペポダイトI期からIV期まで表層で急速に成長し、IV期で深層に潜り休眠する。次の年の春季の4~5月に表層でV期となり、再び深層に潜り成体となって成熟後、冬季に産卵する。卵は表層で春季にノープリウスとなり、再びI期からIV期まで発育し、二年一世代の生活史を持つとされる。本研究ではNeocalanus plumchrusとN. flemingeriを区別せず、一括して扱ったが、本研究ではNeocalanus属カイアシ類のピークは6月期（5月下旬~6月上旬）あるいは8月期（7月下旬~8月上旬）であったことから、そのほとんどはN. plumchrusであったと考えられる。いずれにしても、両種ともに植物プランクトンの春季大増殖期に同調した季節的な個体発生に伴う鉛直移動を行う（Tsuda et al., 1999, 小針・池田, 2000）。これらのことから、本属にとっては低水温や高いクロロフィルa濃度がより好適な環境要因と考えられる。日本海北部の表層水温は、2000年を除いて1997~2001年の2月期および4月期において低水温であった。また、対馬暖流の流量も特に2月期で少ない傾向があった。本研究ではクロロフィルa濃度の測定は行わなかったが、Neocalanus属カイアシ類個体数密度の1998~2000年までの増加傾向、そして2001年に見られた極大は、これらの年代の低水温および対馬暖流流量の低下などによってもたらされたと考えられる。

2001年以降は、しばしばNeocalanus属カイアシ類の個体数密度のピークが認められた。すなわち、2003年、2005

年および2010年の各年にも、個体数密度は約150個体/m³を超え、調査年の中では比較的高密度となった。2001年は2月期と4月期、2003年、2005年および2010年は4月期の水温が低水温という共通した現象が認められた（Fig.4参照）。この低水温は、極前線北側の冷水（磯田, 1999）の移流や海面冷却などの物理機構によってもたらされたものと推察されるが、本研究からは明らかではない。しかし、低水温は混合層が深いことを意味し、それによって栄養塩が持続的に表層へ供給されたと考えられる。これに、有光層が混合層よりも深くなり、栄養塩に加えて光条件も整うことで大規模な春季ブルームが起こったことが推察される（Sverdrup, 1953; 川原田, 1975）。その結果、Neocalanus属カイアシ類の生残にとって好適な一次生産環境が形成され、2001、2003、2005および2010年の高密度に繋がったと考えられる。しかし、1997~1999年も4月期の水温が4℃以下と低かったものの（Fig.4）、Neocalanus属カイアシ類の個体数密度は必ずしも高くはなかった。ただし、これらの年代はNeocalanus属カイアシ類の増加の兆しが見られた年代に相当し、低水温が何らかの影響を及ぼしたことも考えられる。

Neocalanus属カイアシ類の増加の兆しが見られた1998年から、ピークに達した2001年の豊度のピーク時のコペポダイト期は、コペポダイトIV-V期が90%以上を占めた。Neocalanus plumchrusに関して、アラスカ環流域においても、現存量のピーク時にはコペポダイトV期が個体群の80%以上を占めることが知られる（Batten and Mackas, 2009）。コペポダイトIV-V期が多くを占めたことは、1998~2001年の年代の現存量も高かったことを示唆する。コペポダイトIV-V期が多くを占めた1998年と1999年のピークは8月期に見られ（Table 2）、これら両年の直近の6月期の水温は23年間の調査の中では最も低水温であった（Fig.4）。また、2008年のピークも8月期に見られ（Table 2）、コペポダイトIV-V期の組成率が90%以上を占めて卓越した。これも、この年の環境要因の特徴として直近の6月期の水温が低水温だった（Fig.4）。一般にカイアシ類では、卵からある発育段階までに要する期間は水温が低いほど長いことが知られている（Corkett and McLaren, 1978; Kimoto et al., 1986; Uye, 1988）。このことから、本研究で観測された6月期の低水温により、Neocalanus属カイアシ類の各ステージまでの発育時間が延長されたことで、ピークが8月期となった可能性がある。2001年は6月期にピークにあり（Table 2）、直近の4月期は低水温であった（Fig.4）こともコペポダイトIV-V期の優占に繋がったのかもしれない。しかし、同じく6月期にピークがあった2000年（Table 2）は、直近の4月は必ずしも低水温ではなかった（Fig.4）。おそらくコペ

ポダイトIV-V期が卓越した要因は他にもあり、本研究からは明らかではない。

本研究では、各年の個体数密度のピークは概ね6月期の5月下旬から6月上旬に観察されたものの、8月期にピークが観察された年が5年（1998～1999年、2006～2008年）であった（Table 2）。そして、極大の時期のシフトは連続して2～3年続いた。Mackas *et al.* (1998) は太平洋東岸のSt. Pで1956年から1980年の25年間に亘って*Neocalanus plumchrus*の出現量を調べた結果、現存量のピーク時期が年代によってしばしば、シフトしたことを明らかにしている。また、小鳥（2001）は道西日本海の石狩湾において1989年から1999年に亘り動物プランクトン現存量を調べたところ、1992年を境にそれ以前は現存量のピークが4月であったのに対し、それ以後は6月にピークがシフトしたことを述べている。そして、これらのピーク時の動物プランクトンの種組成は主に*Neocalanus plumchrus*であったとしている。このような*Neocalanus*属カイアシ類のピークのシフトはこれを餌とする魚類の来遊時期や漁期に影響を及ぼすことが示唆されている（浅見, 2015）。さらに、本研究で示した*Neocalanus*属カイアシ類の個体数が増加した1990年代後半から2000年代初期にかけては、本種を主に摂餌するホッケ道北系群の0～1歳魚の資源量が増大した時期であった（中央水産試験場ら, 2022）。このように、餌料生物としての動物プランクトンの変動は水産資源の変動に影響を及ぼしていることは充分考えられる。水産資源の変動を考察するに当たり、今後も動物プランクトンのモニタリングを継続して、*Neocalanus*属カイアシ類をはじめとした動物プランクトンの年変動を明らかにすることが重要と考える。

謝 辞

本研究を行うにあたり、北海道立稚内水産試験場（当時）試験調査船北洋丸の歴代船長並びに乗組員の皆様に深く感謝致します。また、動物プランクトンの標本を採集していただきました歴代の稚内水産試験場の担当者に深く感謝致します。対馬暖流流量のデータを提供していただくとともに、本論文に有益なコメントをいただきました中央水産試験場資源管理部海洋環境グループの西田芳則研究主幹、および有馬大地主査に感謝致します。

引用文献

浅見大樹. 北海道北部日本海における餌料プランクトンの動態とホッケ漁業. 2015年日本ベントス学会・日本プランクトン学会合同大会公演要旨集. 2015；講演

番号S06.

- Ashlock L, Garcia-Reyes M, Gentemann C, Batten S, Sydeman, W. Temperature and patterns of occurrence and abundance of key copepod taxa in the Northeast Pacific. *Front. Mar. Sci.* 2021；8：670795.
- Batten SD, Mackas DL. Shortened duration of the annual *Neocalanus plumchrus* biomass peak in the Northeast Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2009；393：189-198.
- Brodeur RD, Ware DM. Long-term variability in zooplankton biomass in Subarctic Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.* 1992；1：32-38.
- 中央水産試験場, 稚内水産試験場, 網走水産試験場. ホッケ道央日本海～オホーツク海海域. 2022年度北海道周辺海域における主要魚種の資源評価書. 道総研水産研究本部. 2022；94-120.
- Corkett CJ, McLaren IA. The Biology of *Pseudocalanus*. *Adv. mar. Biol.* 1978；15：1-231.
- Cushing DH. Plankton production and year-class strength in fish populations; an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv. mar. Biol.* 1990；26：249-293.
- Fukataki H. Stomach contents of the pink salmon, *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum), in the Japan Sea during spring season of 1965. *Bull. Jpn Sea Reg. Fish. Res. Lab.* 1967；17：49-66.
- Fukataki H. Stomach contents of the masu salmon, *Oncorhynchus masou* (Brevoort), in the offshore regions of the Japan Sea. *Bull. Jpn Sea Reg. Fish. Res. Lab.* 1969；21：17-34.
- 石森謙太郎. 北海道沖日本海におけるホッケ仔稚魚の食性. 修士論文, 北海道大学, 函館. 2016.
- 磯田豊. 日本海における冬季海面水温の6～8年スケール変動. *海と空* 1999；74：156-164.
- Kawamura A. Food habits and prey distributions of three rorqual species in the North Pacific Ocean. *Sci. Rep. Whale Res. Inst.* 1982；34：59-91.
- Kimoto K, Uye S, Onbe T. Growth characteristics of a brackish - water calanoid copepod *Sinocalanus tenellus* in relation to temperature and salinity. *Bull. Plankton Soc. Japan.* 1986；33：43-57.
- 川原田裕. 第4章 植物プランクトンの季節変化. 「海洋プランクトン 海洋科学基礎講座 6」元田茂編 東海大学出版会, 東京都. 1975；33-37.
- 小針統, 池田勉. 親潮域における*Neocalanus*属カイアシ類の生活史. *日本プランクトン学会報.* 2000；47：129-135.
- 小鳥守之. 北海道近海における動物プランクトン群集の

- 長期変動. 月刊海洋 総特集 動物プランクトン. 海洋出版株式会社, 東京. 2001 ; 号外 No.27 19-24.
- Liu H, Peterson WT. Seasonal and inter-annual variations in the abundance and biomass of *Neocalanus plumchrus* in continental slope waters off Oregon. *Fish. Oceanogr.* 2010 ; **19** : 354-369.
- Mackas DL, Goldblatt R, Lewis AG. Interdecadal variation in developmental timing of *Neocalanus plumchrus* populations at Ocean Station P in the subarctic North Pacific. *Can. J. Aquat. Sci.* 1998 ; **55** : 1878-1893.
- Miller CB. *Neocalanus flemingeri*, a new species of Calanidae (Copepoda: Calanoida) from the subarctic Pacific Ocean, with a comparative redescription of *Neocalanus plumchrus* (Marukawa) 1921. *Prog. Oceanogr.* 1988 ; **20** : 223-273.
- Miller CB, Terazaki M. The life histories of *Neocalanus flemingeri* and *Neocalanus plumchrus* in the Sea of Japan. *Bull. Plankton Soc. Japan.* 1989 ; **36** : 27-41.
- 箕田嵩, 原野茂樹. 石狩湾沿岸におけるサケの食性と餌要求量. さけ別枠1981河川型研究グループレポート. 発行 北海道区水産研究所, 釧路市. 1982 ; 119-127.
- 元田茂, 竹内勇. 春鯀食餌調査(昭和23年度). 北海道水産試験場研究報告1949 ; **1** : 32-44.
- 元田茂, 佐藤重勝. ホッケ (*Pleurogrammus azonus*) の食餌 並に漁場プランクトンの観察. 日本水産学会誌1949 ; **15** : 343-353.
- Motoda S, Minoda T. Plankton of the Bering Sea. In: Hood DW, Kelley EJ (eds). *Oceanography of the Bering Sea*. Inst. Mar. Sci. Univ. Alaska, Fairbanks. 1974 ; 207-241.
- Motoda S. Devices of simple plankton apparatus. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 1959 ; **14** : 152-162.
- 元田茂. 簡単なプランクトン器具の考案 (第8報). 日本プランクトン学会報1994 ; **40** : 139-150.
- 二平章. 第5章7. 動物プランクトン量の増加シフトと底魚類の生き残り. 「レジーム・シフト—気候変動と生物資源管理—」川崎健, 花輪公雄, 谷口旭, 二平章 編著 成山堂書店, 東京都. 2007 ; 157-173.
- Odate K. Zooplankton biomass and its long-term variation in the western north Pacific Ocean, Tohoku Sea area, Japan. *Bull. Tohoku Natl. Fish. Res. Inst.* 1994 ; **56** : 115-173.
- 嶋田宏, 坂口健司, 森泰雄, 渡野遼雅道, 板谷和彦, 浅見大樹. 北海道周辺4海域 (道東・道南太平洋, 北部日本海および南部オホーツク海) における動物プランクトンバイオマスおよび種組成の季節変化と年変動. 日本プランクトン学会報 2012 ; **59** : 63-81.
- Suverdrup HU. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *J. Cons. Explor. Mer.* 1953 ; **18** : 287-295.
- Tsuda A, Saito H, Kasai H. Life histories of *Neocalanus flemingeri* and *Neocalanus plumchrus* (Calanoida: Copepoda) in the western subarctic Pacific. *Mar. Biol.* 1999 ; **135** : 533-544.
- Uye S. Temperature-dependent development and growth of *Calanus sinicus* (Copepoda: Calanoida) in the laboratory. *Hydrobiologia.* 1988 ; **167/168** : 285-293.
- Vidal J, Smith SL. Biomass, growth, and development of populations of herbivorous zooplankton in the southeastern Bering Sea during spring. *Deep-Sea Res.* 1986 ; **33** : 523-556.
- Vinogradov ME. *Vertical distribution of the oceanic zooplankton*. Israel program for Scientific Translations. Jerusalem. 1970.