

태평양 연어류(*Oncorhynchus* spp.)의 장기 풍도 변화 및 개체 크기 변화

서현주 · 강수경 · Kohei Matsuda¹ · Masahide Kaeriyama^{2*}

국립수산과학원 자원관리과, ¹국립홋카이도대학교 해양생물생산과학과, ²국립홋카이도대학교대학원 수산과학연구원

Long-term Variation in the Relative Abundance and Body Size of Pacific Salmon *Oncorhynchus* species

Hyunju Seo, Sukyung Kang, Kohei Matsuda¹ and Masahide Kaeriyama^{2*}

Fisheries Resources Management Division, National Fisheries Research and Development Institute, Busan 619-705, Korea

¹*Graduate School of Fisheries Science, Hokkaido University, Hokkaido 041-8611, Japan*

²*Faculty of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Hokkaido 041-8611, Japan*

To clarify relationships between the abundance and biological characteristics of Pacific salmon *Oncorhynchus* spp., we analyzed spatiotemporal changes in fork length, body weight, and an index of relative abundance (catch per unit effort, CPUE) for pink salmon (*O. gorbuscha*), chum salmon (*O. keta*), and sockeye salmon (*O. nerka*) collected by research gill-nets from the T/V *Oshoro-maru* and the T/V *Hokusei-maru* of Hokkaido University in the North Pacific during 1953-2007. Populations of each species were distributed throughout the western Bering Sea, eastern Bering Sea (EB), western North Pacific (WNP), central North Pacific (CNP), eastern North Pacific (ENP), and Okhotsk Sea. Since 1970, the average body size of chum salmon at ocean ages 0.3-0.4 has generally declined in the WNP and CNP. However, the average body sizes of sockeye and pink salmon have not shown temporal changes. Chum salmon showed significant negative (positive) correlations between CPUE and body size for populations in CNP (ENP) at ocean ages 0.2-0.3 (age 0.1) for both sexes. In general, sockeye salmon also showed significant negative (positive) correlations between CPUE and body size for populations in the EB at ocean ages X.2-X.3 (age X.1) for both sexes, except in CNP at age 2. Our results suggest that better growth by chum and sockeye salmon in the early periods of their ocean life histories might produce higher abundance. This higher abundance, which might also be affected by overlapping distributions among Pacific salmon species and populations in certain seas, in turn appears to cause density-dependent declines in growth in the following ocean life history period due to the limited carrying capacity of the seas. To understand complex dynamics in Pacific salmon species in the North Pacific Ocean, research on interactions among species and populations is needed.

Key words: Pacific salmon, Abundance, Biological characteristic, CPUE, Density-dependent effect

서 론

북태평양을 넓게 회유하는 연어속어류(*Oncorhynchus* spp.)에는 홍연어(*O. nerka*), 연어(*O. keta*), 곱사연어(*O. gorbuscha*), 은연어(*O. kisutch*), 왕연어(*O. tshawytscha*), 시마연어(*O. masou*), steelhead trout (*O. mykiss*), cutthroat trout (*O. clarkii*) 등 총 8종이 있다(Quinn, 2005). 이 중 주로 북태평양에서 어획되는 종은 홍연어, 연어, 곱사연어, 은연어, 왕연어의 5종이며 그 중에서도 홍연어, 연어, 곱사연어가 전체 어획량의 약 90%를 차지하고 있다(Eggers et al., 2004).

홍연어, 연어, 곱사연어의 세 종은 해양 회유시 북태평양에 넓게 분포하는데, 이들의 주요 분포 해역은 종 및 계군에 따라 다르다. 일반적으로 여름에서 가을까지의 경우, 러시아산 홍연어는 오호츠크해를 거쳐 북태평양 서부 및 베링해 서부에 회유해 분포하며, 서부 알래스카산은 베링해 동부 및 북태평양 중부에 주로 분포한다. 캐나다산(British Columbia) 및 남동 알래스카산은 북태평양 동부에 분포한다(Burgner, 1991; Myers et al., 2007). 연어의 경우 러시아산은 주로 오호츠크해와 북태평양 서부 및 베링해 서부에 분포하며, 서부 알래스카산은 북태평양 동부 및 베링해 동부에 분포한다. 그 외 북아메리카산(남동 및 중앙 알래스카산)은 북태평양 동부에, 일본산은 주로 베링해 동부에 분포한다(Salo, 1991; Urawa, 2000; Myers et al., 2007). 곱

*Corresponding author: salmon@fish.hokudai.ac.jp

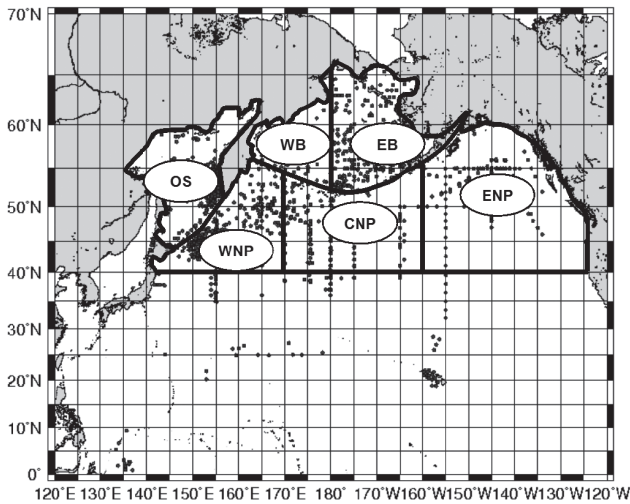


Fig. 1. Map showing the study areas and sampling stations in the North Pacific; WNP (western North Pacific), CNP (central North Pacific), ENP (eastern North Pacific), WB (western Bering Sea), EB (eastern Bering Sea), OS (Okhotsk Sea). Closed circle represents sampling location (Matuda, 2009).

사연어는 러시아산이 오호츠크해, 북태평양 서부, 그리고 베링해 서부에 분포하며 일본산은 오호츠크해 및 북태평양 서부, 서부 알래스카산은 베링해 동부, 중부 및 남동 알래스카산이 북태평양 동부에 분포하고 있다(Heard, 1991; Myers et al., 2007). 따라서 일부 종 및 계군은 해양에서의 분포 시 북태평양 중부를 비롯한 특정 해역들을 공유하기도 하여(e.g., Myers et al., 2007), 명확하게 분포 경계를 한정 짓기 어렵다. 이러한 분포 영역의 공유 현상은, 또한, 생물량이 충분히 크고 종내경쟁 및 종간경쟁이 존재하는 종들의 경우 그 종들의 환경수용력이 제한된 해역에서 밀도종속효과를 불러오거나 혹은 강화시키는 원인이 될 수 있다(e.g., Ruggerone et al., 2003).

북태평양 연어속어류의 생물량, 즉 어획량 및 회유량은 특히 1970년대 후반부터 급격하게 증가하였다(Beamish and Bouillon, 1993; Kaeriyama, 1995). Kaeriyama (1995)에 의하면 1930년대에 약 77만톤이었던 연어속어류의 어획량은 1970년대에는 약 40만톤으로 감소하였지만 1981-1988년에는 다시 약 65만톤에 이르기까지 증가하였으며 1989년에는 약 86만톤을 기록하였다. 그리고 북태평양 연어속어류의 어획량 증가에 수반하여 개체 크기의 감소와 평균 성숙 연령의 증가 현상이 홍연어(Rogers and Ruggerone, 1993; Pyper and Peterman, 1999), 연어(Kaeriyama, 1989, 1998; Helle and Hoffman, 1998), 곱사연어(Bigler et al., 1996)등에서 관찰되었다. 이러한 시계열적 변화의 원인으로 밀도종속효과가 고려되고 있다(Kaeriyama, 1998). 하지만, 선행된 장기 풍도 변화 및 생물학적 특성 조사 연구들은 주로 담수 혹은 연안에서 채집된 개체 및 연안 혹은 모천으로 회유한 성어를 대상으로 이루어지는 등 실제 북태평양 연어속어류가 해양생활의 상당기간 존재하는 원양을 포함한 비롯한 북태평양에서 조사를 실시한 경우는 드문 편이다. 게다가, 장

기 현장 조사를 통해 북태평양 연어의 변동을 밝히고, 그 원인이 무엇이고 기작이 어떠한지를 고찰한 연구는 손에 꼽을 만큼 적다. 그럼에도 불구하고 효율적이고 지속적인 자원 이용 및 관리를 위해서는 이러한 장기 조사 및 연구를 통한 기초 정보 획득이 필요한 것은 사실이다.

따라서 본 연구는 원양을 비롯한 북태평양에서의 연어속어류의 장기 풍도 변화 및 생물학적 특성 변동을 파악하고 이들의 관계를 규명해보고자 하였다. 본 연구를 위해 사용된 자료는 홋카이도 대학의 조사선 Oshoro-maru와 Hokusei-maru가 과거 약 50년 이상의 기간 동안 북태평양에서 실시해 온 북태평양 연어속어류 채집 조사의 자료, 'Data Record of Oceanographic Observations and Exploratory Fishing (No. 1-50)'로 매년 발간되어 온 것인데, 이는 북태평양의 다양한 해역에서 실시한, 연어속어류와 관련해 현존하는 가장 장기의 해양 채집 조사이지만, 'Hokkaido University long-term Fisheries and Oceanographic Data Base (HUFO-DAT)'라는 이름으로 이 자료가 데이터베이스화되어 공표된 것은 2009년이 최초이다. 따라서 이를 이용해 장기 분석을 시도한 연구는 거의 없으며, 부분적 자료를 이용한 연구도 매우 적다(e.g., Nagasawa, 2007; Batten et al., 2010). 본 연구에서는 홍연어, 연어, 곱사연어의 분포 영역 및 계군별 공유해역을 고려해 단위노력당 어획량(CPUE; catch per unit effort)을 구하고 이를 생물량(Eggers et al., 2004)과 비교해 세 종의 생물량을 반영하고 있는지 아닌지 검증하였다. 그 후 검증된 단위노력당 어획량과 세 종의 연령별 체장·체중의 시공간적 변화를 파악하고 단위노력당 어획량, 체장·체중, 생물량 간의 관계를 검토하였다.

재료 및 방법

본 연구에서는 북태평양 연어속어류 중 전체 어획량의 90% 이상을 차지하는 홍연어, 연어, 곱사연어를 연구대상으로 선정하였다. 그리고 조사가 수행된 정점 및 해역들 중, 연구대상종 및 계군이 여름부터 가을까지 주로 분포하는 해역에 근거해, 북태평양에서 연어속어류가 주로 분포하는 북위 40° 이북의 해역을 북태평양 서부(WNP; western North Pacific), 북태평양 중부(CNP; central North Pacific), 북태평양 동부(ENP; eastern North Pacific), 베링해 서부(WB; western Bering Sea), 베링해 동부(EB; eastern Bering Sea), 그리고 오호츠크해(OS; Okhotsk Sea)의 여섯 해역으로 나누어 분석하였다(Fig. 1).

조사는 5월부터 8월까지 이루어졌는데, 1970년 이전 조사의 경우 사용된 어구의 사양이 불분명한데다 조사망(C-Gear; A non-selective research-type gill nets for salmon, Takagi [1975])을 항상 사용한 것이 아니었기에 단위노력당 어획량을 계산하기에 무리가 있었다. 그 이후부터 조사망을 표준 채집 어구로 사용함으로써 채집된 개체들의 가량이 체장 조성에 비교적 편향적인 조사가 시행되었다(Nagasawa, 2007). 따라서 1970년부터 2007년까지의 연령별 체장, 체중 및 단위노력당 어획량의 시공

Table 1. Survey year of (a) CPUE and (b) fork length of three Pacific salmon *Oncorhynchus* species in the North Pacific Ocean from 1970 to 2007. N indicates number of survey year used in HUFO-DAT. Survey year of body weight is very similar to that of fork length

(a)

Species	Area	Year	N
Sockeye salmon	WNP	1972-2007	35
	CNP	1975-2003	28
	ENP	1980-2006	25
	WB	1973	1
	EB	1974-1988	9
	OS	1972-1977	6
Chum salmon	WNP	1972-2007	35
	CNP	1975-2003	28
	ENP	1980-2006	25
	WB	1971-1973	2
	EB	1974-1988	9
	OS	1972-1977	6
Pink salmon	WNP	1972-2007	35
	CNP	1975-2003	28
	ENP	1980-2006	25
	WB	1971-1973	2
	EB	1974-1988	9
	OS	1972-1977	6

(b)

Species	Sex	Age	Year							
			WNP	N	CNP	N	ENP	N	EB	N
Sockeye salmon	Female	X.1	1979-1996	4	1975-2003	11	1980-1999	17	1974-1988	5
		X.2	1979-2003	13	1975-2003	16	1980-1999	17	1974-1988	8
		X.3	1985-2003	7	1975-2003	8	1980-1999	17	1974-1988	8
	Male	X.1	1979-2003	5	1975-2003	13	1980-1999	17	1974-1988	6
		X.2	1979-2003	15	1975-2003	13	1980-1999	17	1974-1988	8
		X.3	1988-2003	3	1975-2003	6	1980-1999	17	1974-1988	8
Chum salmon	Female	0.1	1982-2003	11	1974-2003	19	1980-1999	17	1976-1988	5
		0.2	1979-2003	17	1976-2003	22	1980-1999	17	1974-1988	8
		0.3	1979-2003	18	1975-2003	22	1980-1999	17	1974-1988	8
		0.4	1979-2003	16	1976-1999	17	1982-1998	8	1974-1988	6
	Male	0.1	1979-2003	14	1978-2003	19	1980-1999	17	1974-1988	5
		0.2	1979-2003	15	1978-2003	20	1980-1999	17	1974-1988	5
		0.3	1979-2003	18	1975-2003	24	1980-1999	17	1974-1988	6
		0.4	1979-2003	16	1975-2003	18	1982-1998	11	1974-1988	3
Pink salmon	Female	0.1	1972-2005	29	1975-2001	23	1980-2005	21	1974-1988	9
	Male	0.1	1972-2005	29	1975-2001	16	1980-2005	21	1974-1988	9

간적 변화를 파악하였다.

HUFO-DAT에서는 한 패널(tan)당 50 m, 총 30개의 패널로 이루어진 조사망을 사용하였기에 패널당 어획마리수로 단위노력당 어획량을 구하였다. 단, 베링해 서부의 경우 조사 실시 횟수가 매우 적어 분석에 사용하지 않았다(Table 1a). 오토츠크해에서는 1970-1977년에 조사가 이루어졌지만 1970-1976년의 채집 장소(러시아 캄차카 반도 서쪽 연안)와 1977년의 채집 장소(일본 시레토코 반도 연안)가 현저하게 달라 동일한 시공간적 변화 파악을 위해 1970-1976년의 자료만을 분석에 사용하였다. 그 후 단위노력당 어획량의 검증을 위해 Eggers et al. (2004)의 자료를 사용해 각 해역에 분포하는 종별 계군별 생물량을 구하고, 단위노력당 어획량과의 관계를 상관분석하였다. 단, 이 테스트에서 북태평양 중부의 경우를 제외하였다.

세 종의 연령 표기법은 담수에서 겨울을 보낸 횟수와 해양에서 겨울을 보낸 횟수로 소수점으로 분리하여 각각 나타냈다(Table 1b). 홍연어의 경우 담수에서 겨울을 보낸 횟수가 연령 사정을 위해 사용한 비늘에서 명확하게 나타나지 않기 때문에 이를 X로 표시하였다. 연령별 평균 가량이 체장과 체중의 시공간적 변동은 표본수가 현저하게 부족한 연령대를 제외하자 홍연어의 경우 X.1-X.3세어, 연어의 경우는 0.1-0.4세어, 곱사연어는 0.1세어에 대해 파악이 가능해 이를 분석하였다. 오토츠크해의 홍연어와 연어는 표본이 채집된 년도수가 적어(N=6) 연령별 시공간적 변동을 파악하기에는 무리가 있어 제외하였다. 각 해역의 종별, 성별, 연령별 평균 가량이 체장(mm) 및 체중(g)을 조사하였으며, 단위노력당 어획량, 생물량, 연령별 평균 가량이 체장, 체중의 관계를 상관분석을 이용해 테스트하였다.

결 과

연령별 평균 가량이 체장과 체중의 시공간적 변화

1970년 이후의 연령별 평균 가량이 체장과 체중은 특히 북태평양 서부와 북태평양 중부 연어의 후기 생활사 시기에서 주로 감소하는 경향을 보였다(Fig. 2-4, Table 2). 각 해역의 홍연어 및 곱사연어의 성별, 연령별 평균 가량이 체장과 체중은 북태평양 서부 곱사연어의 암컷 0.1세어의 체중 감소현상을 제외하고 모두 유의한 증감 현상이 나타나지 않았다. 반면, 연어는 총 15건에서 시간에 따른 체장과 체중의 관계가 유의하게 감소하는 것으로 나타났다. 이러한 현상은 북태평양 서부와 중부에서의 후기 생활사 시기, 특히 0.3-0.4세어에 집중되는 양상을 보였다. 또한 연령별 평균 가량이 체장이 유의하게 감소하면 체중도 유의하게 감소하는 경향을 나타냈다.

단위노력당 어획량과 생물량의 시공간적 변화

단위노력당 어획량이 생물량과 유의한 관계를 보이는 경우는 5건이었으며 모두 양의 상관관계를 보여 단위노력당 어획량이 생물량을 반영하고 있음을 나타냈다(Table 3). 어종별로는 홍연어의 경우 베링해 서부, 연어의 경우 북태평양 서부와 동부, 곱사연어의 경우 북태평양 동부와 베링해 동부에서 유의한 상관관계를 보였다. 따라서 이후 단위노력당 어획량에 관련해 이루어지는 분석은 이 해역들과 북태평양 중부의 총 8건으로 국한하였다.

홍연어 및 곱사연어의 단위노력당 어획량(Fig. 5)은 어떠한 특정한 경향이 나타나지 않았고 또 해역별로 나타나는 양상이 달랐다. 비록 베링해 동부에서의 홍연어의 단위노력당 어획량이 1977년에 세 종을 통틀어 가장 높은 수치를 기록하였지만, 베링해 동부 홍연어 및 곱사연어의 단위노력당 어획량 자료는 상대적으로 년도수가 적음에다 불연속적이어서 장기 경향을 파악하기에는 무리가 있었다. 연어의 단위노력당 어획량은 북태평양 서부와 중부, 그리고 동부를 통틀어 대체적으로 1980년대 중·후반 보다 1990년대 초·중반에 높았다. 하지만, 1970년 이후 세 종의 단위노력당 어획량은 북태평양 중부에서의 연어에서만 유의하게 증가하여 1990년대 후반에도 대체적으로 높았으며 2001년에 가장 높은 수치를 기록하였다(Table 4a).

단위노력당 어획량과 동일한 해역들의 생물량의 시계열 변동은 단위노력당 어획량에서 볼 수 있었던 북태평양 중부에서의 변동은 볼 수 없지만, 베링해 동부의 경우처럼 단위노력당 어획량에서 파악할 수 없었던 장기 변동을 볼 수 있는 경우도 있다(Fig. 6). 1970년 이후의 생물량은 대부분의 해역에서 유의하게 증가하는 경향을 보였는데 (Table 4b), 베링해 동부의 곱사연어의 경우 생물량이 가장 적고 유의한 증감 현상이 나타나지 않았지만 특징적인 2년 주기의 생활사에 의한 격년변동이 좀 더 두드러지게 나타났다.

한편, 세 종의 단위노력당 어획량을 해역별로 비교해 본 결과, 북태평양 중부에서 홍연어와 연어(N=28, R=0.44, P<0.05),

홍연어와 곱사연어(N=28, R=0.45, P<0.05)간에 동일한 시계열 변화가 나타났다. 하지만, 오토츠크해에서는 연어와 곱사연어의 시계열 변화가 역으로 나타났다(N=5, R=-0.94, P<0.05).

개체 크기 변화와 단위노력당 어획량 및 생물량 변화의 관계

연령별 평균 가량이 체장 및 체중과 단위노력당 어획량의 관계는 특히 홍연어 및 연어에서 유의하게 나타났는데, 이는 주로 초기 생활사 시기와 후기 생활사 시기에 상관관계가 다르게 나타나는 양상을 보였다(Table 5). 즉, 홍연어의 경우, 북태평양 중부에서 나타난 암수의 0.2세어의 체중의 경우를 제외하고 베링해 동부 암컷 0.2-0.3세어와 수컷 0.2에서 유의한 관계가 나타났는데 모두 음의 상관관계를 보였다. 반대로 0.1세어의 경우 유의한 관계가 나타난 것은 수컷의 체중뿐이었는데 이는 양의 상관관계를 보였다. 연어의 경우에서는 이러한 현상이 좀 더 강하게 나타나 유의한 관계가 나타난 경우 모두 홍연어와 같이 초기 생활사 시기에는 단위노력당 어획량과 양의 상관관계를 보여주었고(북태평양 동부) 후기 생활사 시기에는 음의 상관관계를 보였다(북태평양 중부). 곱사연어의 경우는 북태평양 동부의 암수의 0.1세어에서 유의한 관계가 나타났지만, 곱사연어는 특징적인 2년 주기의 생활사를 가져 해양에서 0.1세어 외에는 볼 수 없으므로 홍연어 및 연어와 같은 맥락에서 해석하는 것은 무리가 있다.

연령별 평균 가량이 체장 및 체중과 생물량의 관계 또한 같은 맥락에서 유사하게 나타났다(Table 6). 유의한 관계가 나타난 것은 대부분 연어의 북태평양 동부 암수 0.1세어의 가량이 체장 및 체중과 생물량의 관계로 양의 상관관계를 보였다.

고 찰

북태평양의 연어속어류는 북태평양 주변 국가들의 중요한 생물학적·경제적 자원으로 캘리포니아의 샌프란시스코만에서부터 북쪽으로는 캐나다와 알래스카, 남쪽으로는 일본 및 한국의 연안에 이르기까지 분포한다(Eggers et al., 2004). 연어속어류(홍연어, 곱사연어, 연어, 은연어, 왕연어, 시마연어)의 2009년 생산량은 약 6억 9백만 마리였으며(North Pacific Anadromous Fish Commission "the 18th Annual Meeting", Busan, Korea, November 1-5, 2010) 가장 많이 어획된 홍연어, 연어, 곱사연어의 생산량은 약 6억 2백만 마리였다. 이들 연어속어류의 어획은 1970년대 후반부터 급증하였는데, 방류·증식사업과 연어의 서식에 보다 유리하게 변화한 북태평양의 해양환경이 주요하게 작용한 것으로 보인다(Pearcy, 1992; Beamish and Bouillon, 1993; Beamish et al., 1997; Kaeriyama, 2003). Brodeur and Ware (1992)는 알류산 저기압의 발달이 베링해 및 알래스카만의 해양생산력 강화에 영향을 주었음을 보고하였으며, 이것이 곧 이 해역을 이용하는 연어속어류의 생산량 증가로 연결되었을 가능성을 제시하였다. Beamish and Bouillon (1993)은 1925년부터 1989년까지의 북태평양에서의 세 종 각각의 생산량 변

Table 2. Spatiotemporal changes in (a) fork length (i.e., correlation between fork length and year) and (b) body weight (i.e., correlation between body weight and year) of three Pacific salmon *Oncorhynchus* species in the North Pacific Ocean from 1970 to 2007 (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$). Data were updated from Batten et al. (2010). Details are same as Fig. 1

(a)

Species	Sex	Age	WNP	CNP	ENP	EB	OS
Sockeye salmon	Female	X.1	0.70	0.29	0.23	-0.52	
		X.2	0.16	-0.10	0.16	-0.06	
		X.3	-0.48	0.16	-0.16	-0.04	
	Male	X.1	-0.70	0.48	0.03	-0.33	
		X.2	-0.10	-0.25	0.20	-0.06	
		X.3	-0.94	-0.56	-0.07	0.07	
Chum salmon	Female	0.1	0.27	0.43	0.21	0.69	
		0.2	-0.45	-0.19	-0.06	0.05	
		0.3	-0.48*	-0.69**	0.16	0.47	
		0.4	-0.72**	-0.24	-0.11	-0.96**	
	Male	0.1	0.31	0.09	0.41	0.43	
		0.2	-0.32	-0.65**	-0.11	0.64	
		0.3	-0.09	-0.59**	-0.03	0.37	
		0.4	-0.40	-0.51*	-0.32	-0.94	
Pink salmon	Female	0.1	-0.37	-0.21	-0.13	-0.47	-0.71
	Male	0.1	-0.30	-0.07	-0.26	-0.47	0.45

(b)

Species	Sex	Age	WNP	CNP	ENP	EB	OS
Sockeye salmon	Female	X.1	0.88	0.31	0.23	-0.36	
		X.2	0.17	-0.22	0.19	-0.07	
		X.3	-0.48	0.23	-0.29	0.02	
	Male	X.1	-0.43	0.55	0.06	-0.01	
		X.2	-0.18	-0.29	0.22	-0.05	
		X.3	-0.98	-0.59	-0.13	0.34	
Chum salmon	Female	0.1	0.30	0.15	0.24	0.63	
		0.2	-0.45	-0.16	-0.10	0.00	
		0.3	-0.59*	-0.68**	0.20	-0.39	
		0.4	-0.82**	-0.25	-0.15	-0.96**	
	Male	0.1	0.48	0.10	0.38	0.49	
		0.2	-0.38	-0.60**	-0.14	-0.60	
		0.3	-0.12	-0.63**	-0.01	-0.41	
		0.4	-0.71**	-0.57*	-0.28	0.50	
Pink salmon	Female	0.1	-0.40*	-0.02	0.01	-0.49	-0.57
	Male	0.1	-0.35	0.01	-0.12	-0.25	0.17

화와 알류산 저기압 지수(ALPI; Aleutian Low Pressure Index) 및 태평양 순년 진동 지수(Pacific Decadal Oscillation) 등 북태평양의 주요 환경 지수의 변화, 수온 변화, 동물플랑크톤량 등 해양생산력의 변화가 모두 유사함을 보여 이를 뒷받침하였다. Mundy (2005)는 북극진동지수(Arctic Oscillation)에 의해 영향을 받은 알류산 저기압의 발달이 알래스카만 북부 연안의 서풍에 영향을 줌으로써 에크만 수송에서부터 알래스카 해류, 소용돌이, 조석운동, 용승, 용승에 의한 해저의 영양염 펌프, 식물 및 동물플랑크톤량, 소형어류를 비롯한 먹이생물, 그리고 연어를 비롯한 어류에서 바다새 및 해양포유류에 이르기까지 연결되는 모델을 제시하였다. 본 연구에서 분석한 세 종의 단위노력당 어획량은 북태평양 중부에서 홍연어와 연어, 홍연어와 곱사연어간에 동일한 시계열 변화를 나타내었다. 북태평양 중부는 세 종의 아시아산의 분포 영역의 동쪽 한계와 북미산의 분포 영역의 서쪽 한계에 해당해 세 종 모두의 공유 영역이다(Myers et al., 2007). 따라서 Beamish and Bouillon (1993)의 결론과 같이, 이들이 기후변화에서부터 상향조절(bottom-up process)에 의해 영향을 받음으로써 곧 이것이 공통원인이 되어 단위노력당 어획량의 종간의 시계열적 유사성이 나타났을 가능성을 시사하고 있다. 다만 홍연어의 장기 단위노력당 어획량 변화를 분석할 수 있었던 해역이 북태평양 중부뿐이었고, 따라서 그 외의 영역에서는 세 종의 단위노력당 어획량이 모두 검증된 경우가 없어 이러한 관계를 본 연구에서 좀 더 검토하기에는 한계가 있었다. 향후, 이에 대한 정밀한 분석이 요구된다. 더불어, 생물량이 가장 큰 곱사연어와 두 번째로 큰 연어 간에 존재하는 종간경쟁이 다양한 연구들로부터 보고되어왔는데(reviewed in Salo, 1991; Tadokoro et al., 1996), 본 연구에서도 첫째, 북태평양 중부에서 홍연어와 연어, 홍연어와 곱사연어간에는 유의하게 단위노력당 어획량의 시계열 변화가 동일하게 나타났던 반면, 연어와 곱사연어간에는 이러한 관계가 나타나지 않았으며, 둘째, 곱사연어의 개체군들 중 가장 자원량이 큰 러시아산의 분포 영역 중 하나인 오희크크해에서 조사가 실시된 년도수는 상대적으로 적었지만 연어와 곱사연어간에 유의하게 단위노력당 어획량의 시계열 변화가 반대로 나타나는 등, 두 종간에 종간경쟁 또한 존재할 가능성을 시사하는 결과들이 나타나 추후 이 또한 확인하는 연구가 필요하다.

위의 원인들로 인해 증가한 막대한 생물량은 곧 변화하되 한계가 있는 환경수용력(e.g., demonstrated for three Pacific salmon species by Kaeriyama et al. [2009] and by Mantua et al. [2009])에 기인해 밀도종속효과를 야기하였다(Rogers, 1980; Kaeriyama, 1998; Helle et al., 2007; Mathisen et al., 2007). 본 연구에서도 기후 및 해양환경 변화의 영향 및 종간경쟁의 영향의 가능성과 동시에 가장 명확히 나타난 것은 종내경쟁의 영향의 가능성이었다. 특히 연어의 경우, 아시아산과 북미산이 북태평양의 일정 해역을 공유하는 세 종 중 가장 넓은 영

Table 3. Results of correlation analysis (Pearson correlation coefficients, R) on the biomass (i.e., number of return based on data from Eggers, 2004) and CPUE of three Pacific salmon *Oncorhynchus* species at the same area in 1970-2007. Details are same as Fig. 1

Species	Area	Pearson correlation		
		N	R	P
Sockeye salmon	WNP	29	-0.25	0.20
	ENP	21	0.24	0.29
	EB	9	0.73	<0.05
	OS	6	-0.64	0.17
Chum salmon	WNP	29	0.61	<0.01
	ENP	21	0.63	<0.01
	EB	9	-0.24	0.54
	OS	6	-0.70	2.78
Pink salmon	WNP	29	0.28	0.15
	ENP	21	0.52	<0.05
	EB	9	0.70	<0.05
	OS	8	0.58	0.13

역을 북태평양 중부에서 공유하는데(Myer et al., 2007), 그 북태평양 중부에서의 단위노력당 어획량 및 생물량이 시계열적으로 유의하게 증가하되 후기 생활사 시 연령별 평균 가량이 체장 및 체중은 감소하는 현상을 보였다. Ishida et al. (2002) 또한 연어가 공통으로 이용하는 해역 중 하나인 베링해 중부에서 1970년대-1990년대까지의 연어의 단위노력당 어획량과 연령별 평균 가량이 체장, 체중을 조사한 결과, 본 연구의 결과와 유사하게 후기 생활사 시에 단위노력당 어획량의 유의한 증가 경향, 연령별 가량이 체장 및 체중의 유의한 감소 경향을 발견하였다. 연령별 평균 가량이 체장과 체중의 후기 생활사 시 감소경향의 원인으로 Ishida et al. (2002)은 단위노력당 어획량의 증가와 특히 이 시기의 기후 변화(i.e., ALPI)에서 기인한 수온의 변화에 따른 연어의 분포 영역의 변화를 보여주며 이들의 복합작용에 의해 강화된 밀도종속효과를 꼽았다. 본 연구의 경우, 비록 추후 HUFO-DAT 혹은 기타 데이터베이스를 이용해 수온을 비롯한 해양환경 변화를 분석하여 밀도종속효과에 강도에 어떠한 부가적인 영향을 주었는지 검토할 필요가 있지만 이에 의해 밀도종속효과가 강화 혹은 약화되었다하더라도 궁극적으로 나타난 결과는 밀도종속효과에 의한 현상을 반영하고 있었으므로, 밀도종속효과 존재를 지지하는 것으로 판단된다. 더불어 연어의 어획량은 일반적으로 연어속어류 중 가장 어획량이 큰 곱사연어의 다음으로 많지만 곱사연어는 특징적인 2년 주기의 생활사에 의

해 기수년과 우수년 연급군이 교대로 해양을 회유하는 반면, 연어는 상대적으로 긴 생활사에 의해 0.7세까지 살며 해양을 회유하기 때문에 해양에서의 현존하는 생물량은 가장 큰 것으로 추정된다(Myer et al., 2007). 따라서 본 연구의 결과와 같이 밀도종속효과에 기인한 현상들이 다른 종 보다 연어에서 현저하게 발견된 것으로 사료된다.

한편, 북태평양 동부에서 나타난 연어의 초기 생활사 시의 연령별 평균 가량이 체장 및 체중과 단위노력당 어획량 및 생물량의 유의한 양의 관계는 첫째, 북태평양 동부를 주로 이용하는 남동 및 중부 알래스카산 연어의 풍도가 초기 생활사 시 성장의 정도에 따라 변화함을 시사하고 있다. 즉, 예를 들어 초기 성장이 증가한다면 그 결과 초기 생활사 시 존재하는 과도기(critical periods of mortality in salmon [Healey, 1982; Beamish and Mahnken, 2001])에 보다 많은 개체가 살아남을 수 있어 풍도가 높아진다(Ruggerone et al., 2007; Seo et al., 2011). 둘째, 풍도가 높아지면 이들이 연안 및 보육장을 떠나 섭이장으로 이동했을 때, 즉, 초기 생활사 시가 아닌 후기 생활사 시에, 이들이 주로 이용하는 북태평양 동부뿐 아니라 다른 계군들과 함께 이용하는 북태평양 중부에서도 시계열적으로 풍도가 높아지게 되는 것을 의미한다. 특히, 북태평양 중부의 경우 다른 계군들과 함께 이용하는 해역이어서 한층 더 높은 풍도의 증가가 예상되므로, 시계열적으로 한층 강화된 밀도종속효과 또한 북태평양 중부에서 일어나 위의 후기 생활사 시의 연어의 생물학적 특성 변동이 나타난 것으로 사료된다. 단, 본 연구에서는 북태평양 동부에서 연어의 초기 생활사 시 성장 증가와 단위노력당 어획량의 증가가 나타나 북미산에서 이 기작이 존재함을 보여주었지만, 일본산과 러시아산을 비롯한 아시아산이 주요하게 이용하는 해역 중 하나인 오호츠크해에서도 유사한 기작이 나타난다(Seo et al., 2011). 비록 HUFO-DAT의 오호츠크해에서의 홍연어와 연어는 표본이 채집된 년도수가 적어 시계열적으로 이러한 기작의 존재 유무를 파악하기에는 무리가 있었지만, 현재 계속되고 있는 조사를 통해 추후 충분한 자료가 모인다면 동일한 기작이 HUFO-DAT의 아시아산에서도 나타날 가능성을 시사하고 있다. 홍연어도 베링해 동부에서 연어와 유사한 경향이 나타났는데, 베링해 동부를 주로 이용하는 홍연어가 서부 알래스카산이라는 것을 고려했을 때, 이는 Ruggerone et al. (2007)의 보고와 일치하고 있다. Ruggerone et al. (2007)은 1955년-2002년 동안 서부 및 중부 알래스카산 홍연어가 초기 생활사 시 성장이 클수록 생존율 및 풍도가 높아지며 그 결과 밀도종속효과에 의해 후기 생활사 시 성장이 작아진다는 가설을 제시하고 이를 증명할 바 있다.

HUFO-DAT를 구성한 조사들은 연어속어류를 채집하는 것이 목적이어서 항상 같은 위치에서 채집되는 것은 아니었다. 따라서 비록 채집된 연어속어류의 연령별 평균 가량이 체장 및 체중은 추가적인 검증과정이 필요치 않았고 여태까지 HUFO-DAT에 관련해 이루어진 연구들 또한 이러한 과정을 거치지 않

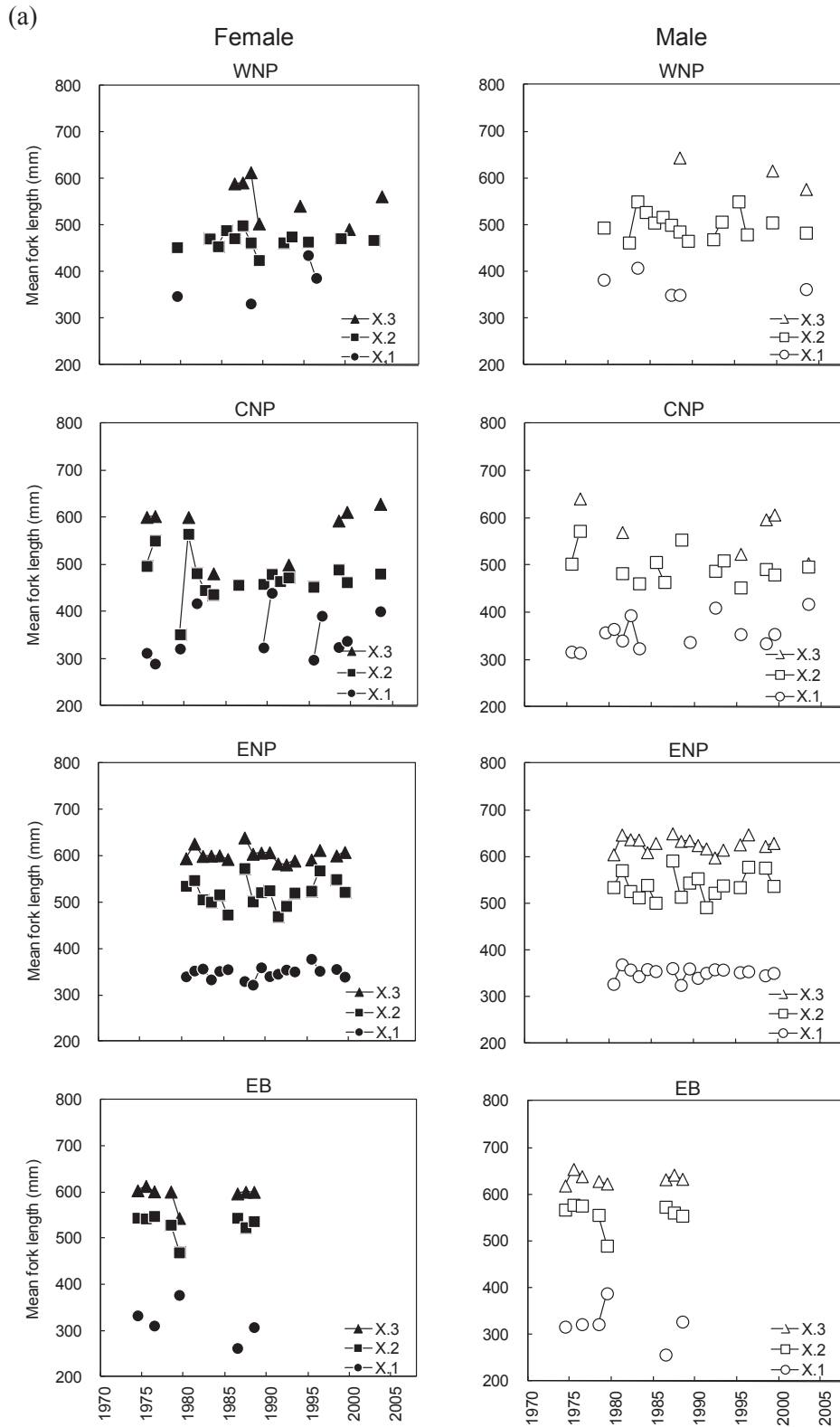


Fig. 2. Interannual variation in (a) fork length and (b) body weight of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* in the North Pacific Ocean.

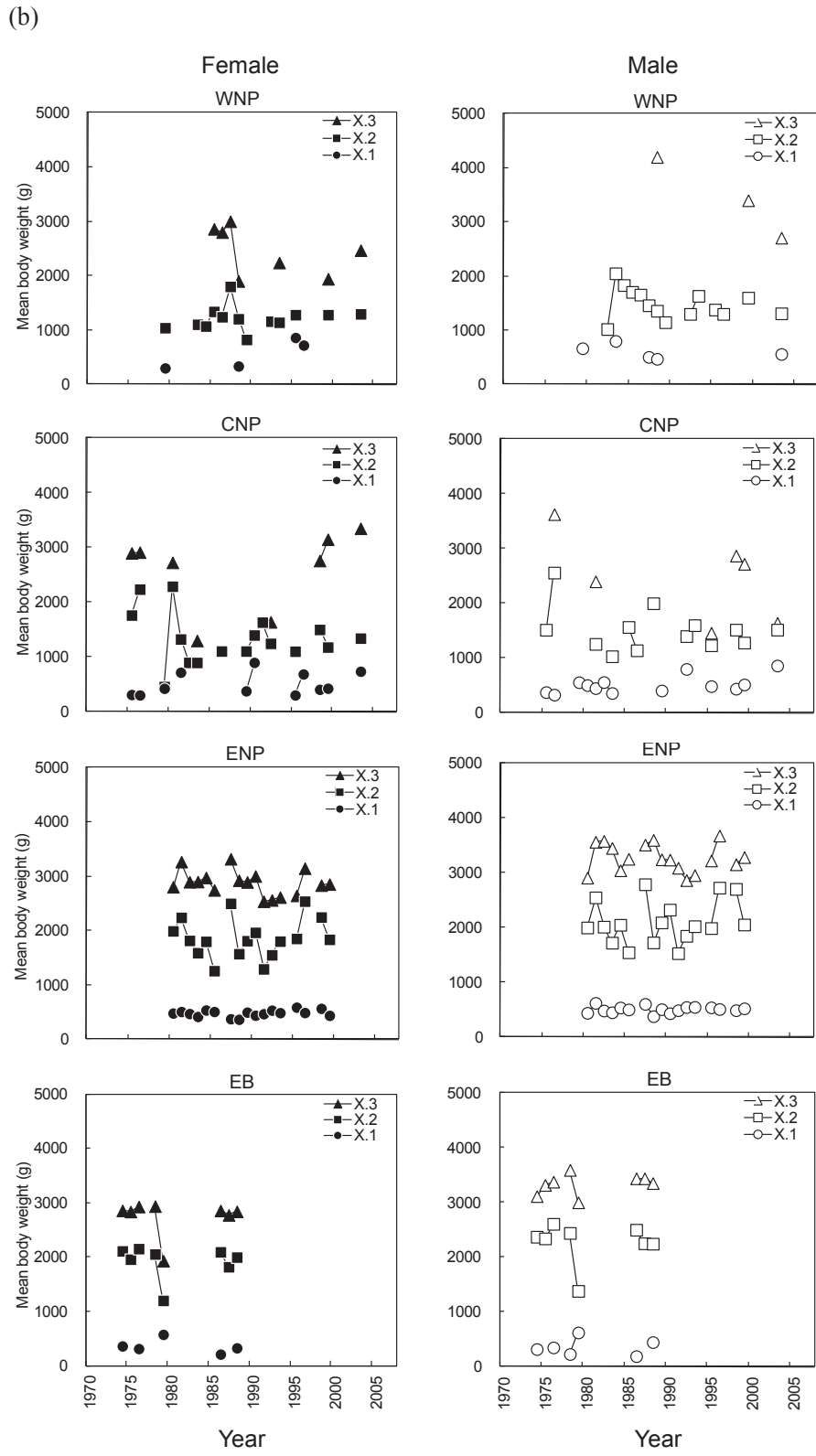


Fig. 2. Continued.

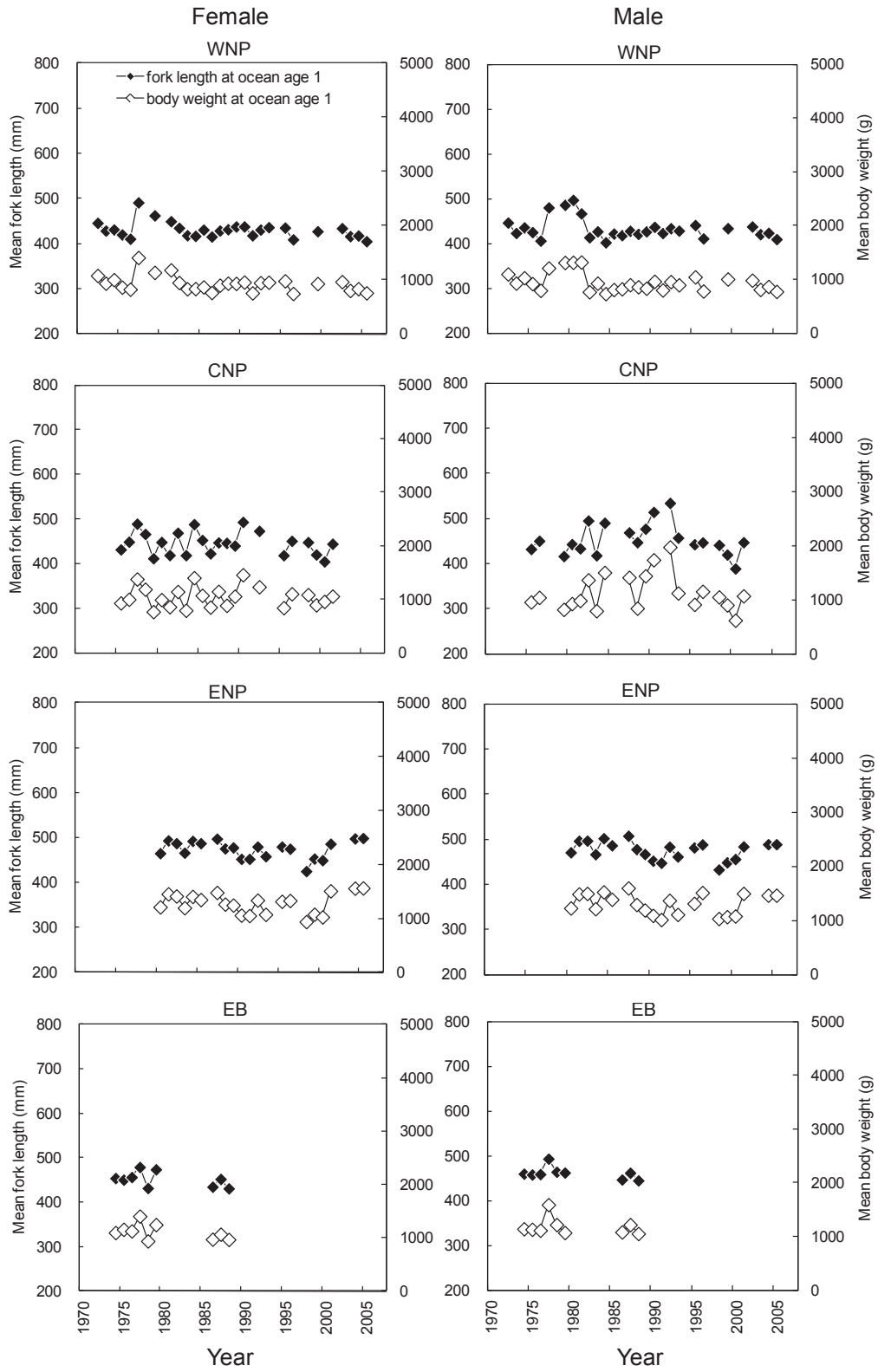


Fig. 3. Interannual variation in fork length and body weight of pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* in the North Pacific Ocean.

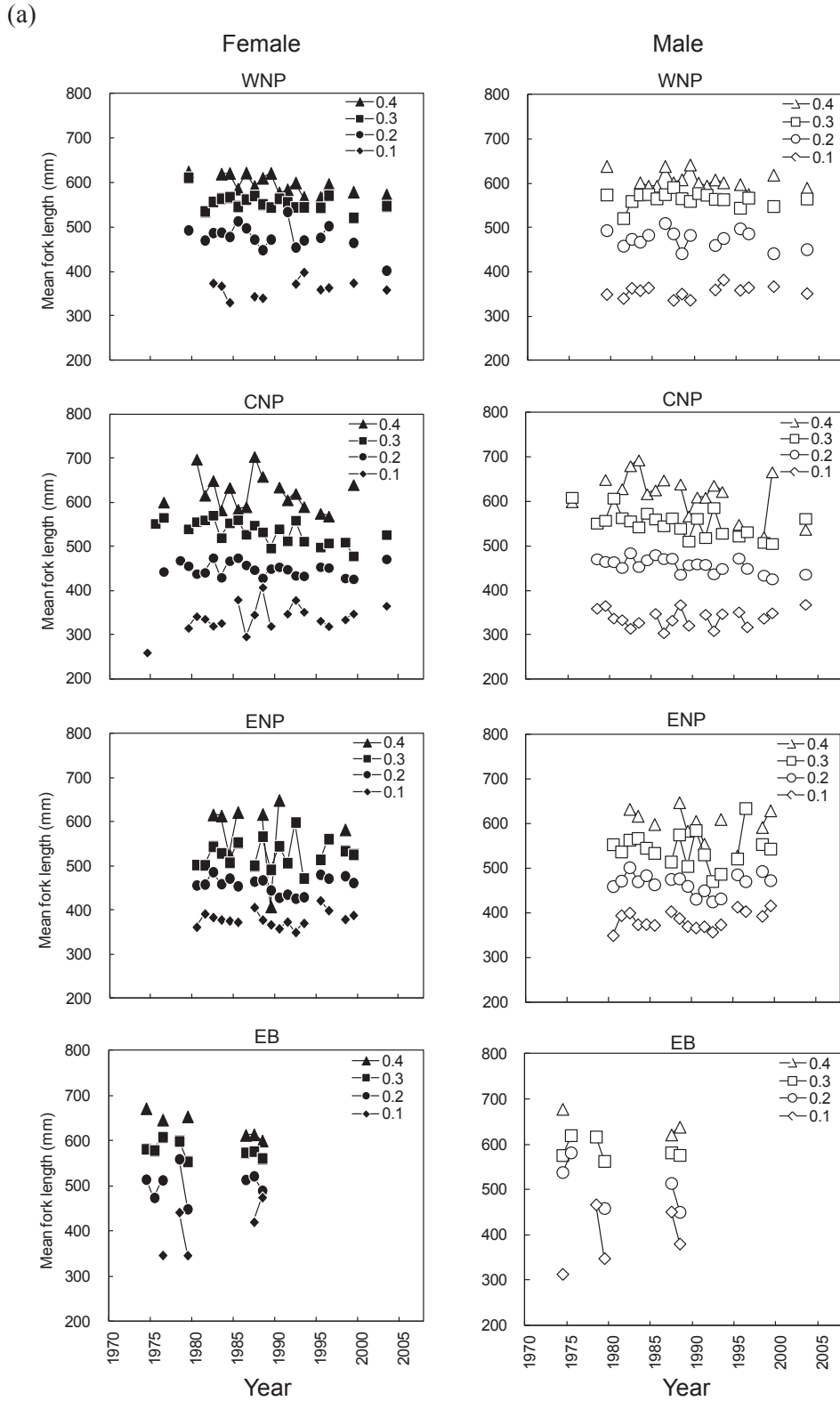


Fig. 4. Interannual variation in (a) fork length and (b) body weight of chum salmon *Oncorhynchus keta* in the North Pacific Ocean.

(b)

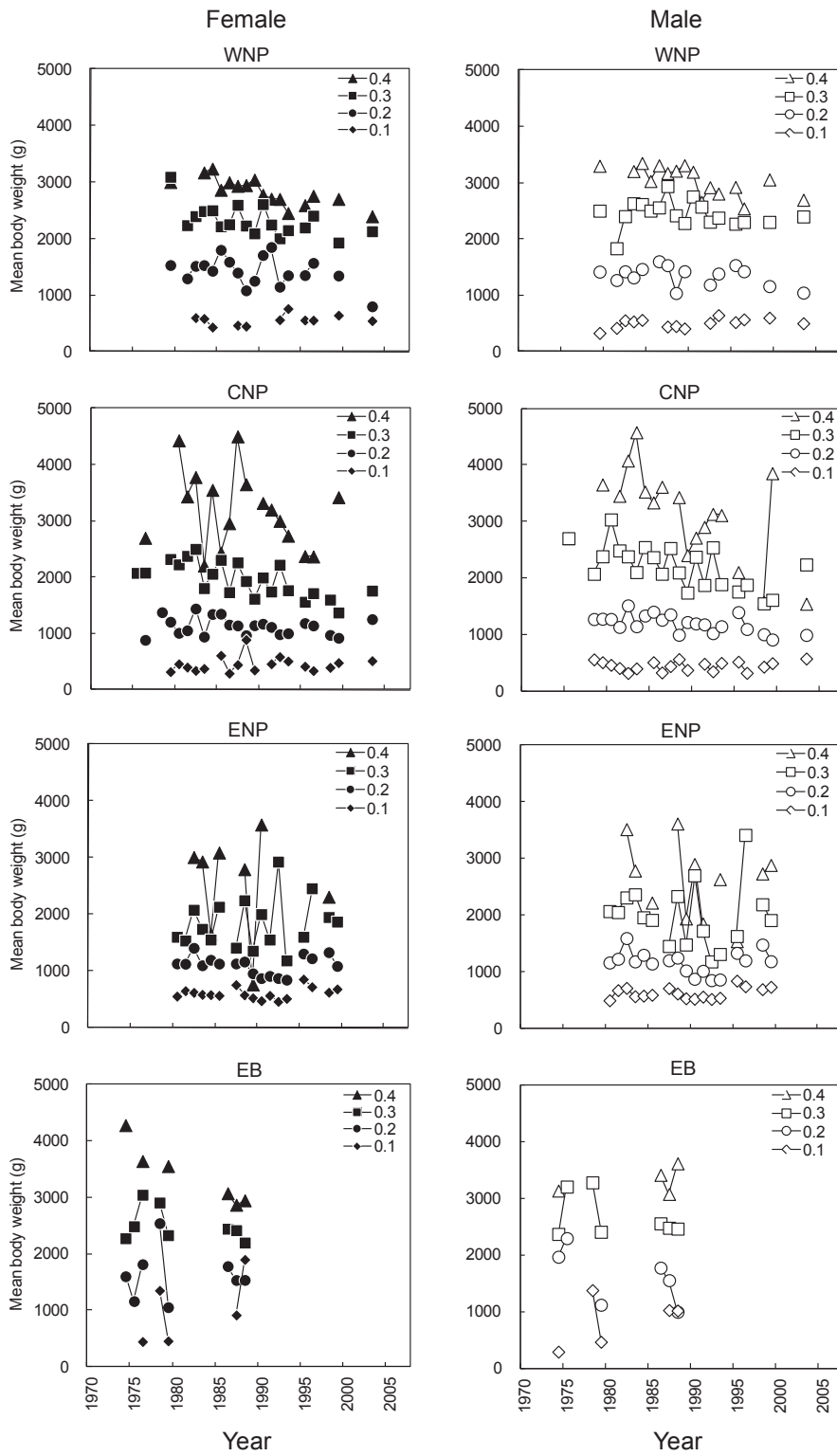


Fig. 4. Continued.

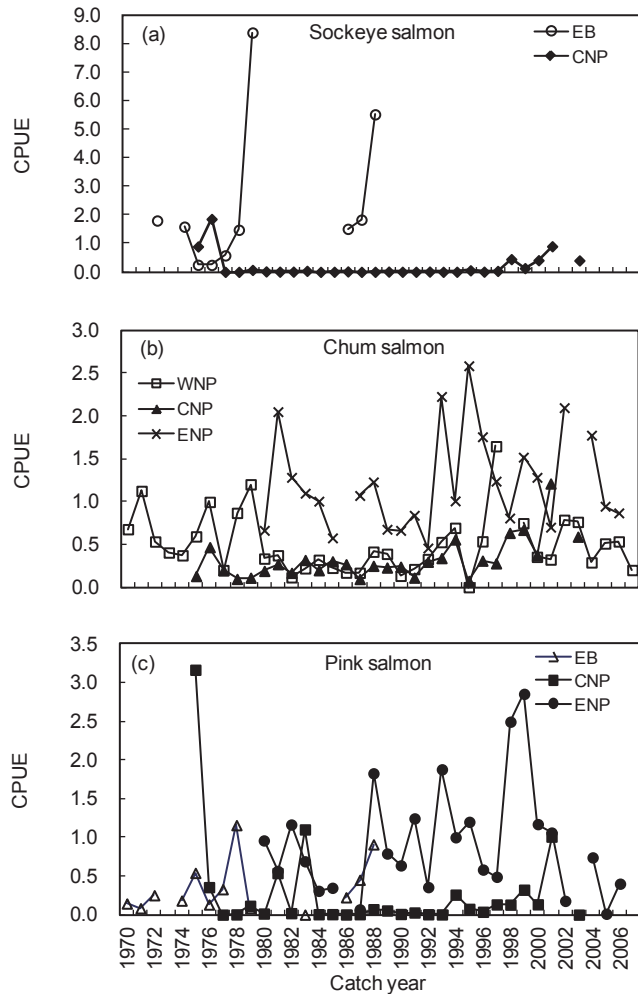


Fig. 5. Interannual variation in (a) sockeye *Oncorhynchus nerka*, (b) chum *O. keta*, and (c) pink salmon *O. gorbuscha* CPUE (individuals per tan) in the North Pacific. Details are same as Fig. 1.

았지만, 단위노력당 어획량은 해역별로 생물량과 비교해 검증할 필요가 있다고 판단되어 본 연구에서 이를 시도하였다. 그 결과 해역별 단위노력당 어획량이 미검증되는 경우가 있었던 반면, 검증된 단위노력당 어획량은 연령별 평균 가랑이 체장 및 체중의 시공간적 변화와 유의한 관계를 나타내는 경우가 생물량이 그러한 경우보다 많았다. 즉, 이러한 과정을 통해 적절한 자료를 선정함으로써 좀 더 명확한 해석이 가능해진 것으로 판단된다.

태평양 연어속어류의 주요 세 종의 풍도 및 연령별 성장의 해역별 장기 변동은 기후 및 해양환경 변화와 태평양 연어속 어류의 환경수용력에 관련해 강한 중내경쟁 및 중간경쟁의 영향을 받는 것으로 사료된다. 특히 그 중에서도 해양에서의 현존하는 생물량이 가장 큰 것으로 추정되는 연어는 중부 북태평양에서 아시아산과 북미산이 세 종 중 가장 넓은 영역을 공유하는데, 그곳에서 풍도는 증가하되 후기 생활사 시 성장은 감소하는 경

향을 보였다. 이는, 북미산과 아시아산에서 각각 초기 생활사 시 성장의 증가와 풍도의 증가 현상이 나타난 것에 미루어볼 때 초기 생활사 시의 성장의 증가가 생존율을 높여 전체 풍도의 증가를 불러오고 그 후 공유해역으로 이동했을 때 초기 생활사 시 증가된 풍도와 공유해역의 제한된 환경수용력에 의해 후기 생활사 시 밀도종속효과가 강화된 것에 기인한 것으로 판단된다.

Table 4. Spatiotemporal changes in (a) CPUE (i.e., correlation between CPUE and year) and (b) number of return (i.e., correlation between return and year; based on data from Eggers, 2004) as an indicator of biomass of three Pacific salmon *Oncorhynchus* species in the North Pacific Ocean in 1970-2007 (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$). Details are same as Fig. 1

(a)

Area	Sockeye salmon	Chum salmon	Pink salmon
WNP	0.23	0.02	0.09
CNP	-0.09	0.58	** 0.26
ENP	-0.02	0.16	0.07
EB	0.34	0.20	0.25
OS	0.49	0.51	0.52

(b)

Area	Sockeye salmon	Chum salmon	Pink salmon
WNP	0.90	** 0.43	* 0.77
ENP	0.15	0.58	** 0.86
EB	0.54	** 0.90	** 0.21
OS	0.89	** 0.43	* 0.77

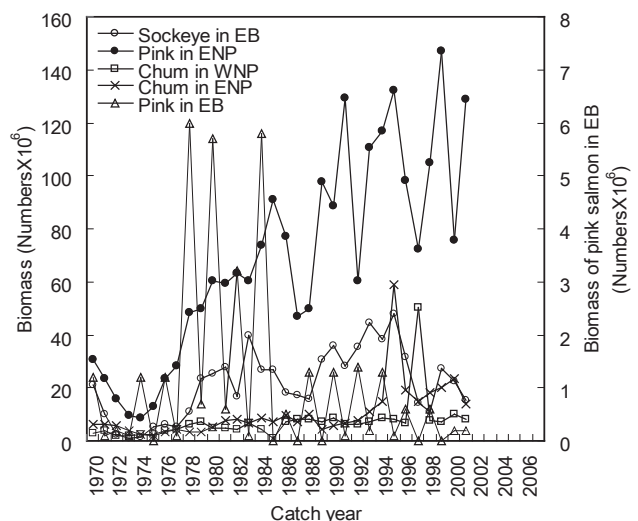


Fig. 6. Interannual variation in sockeye *Oncorhynchus nerka*, chum *O. keta*, and pink salmon *O. gorbuscha* biomass (i.e., number of return) in the North Pacific (based on data from Eggers, 2004). Details are same as Fig. 1.

Table 5. Results of correlation analysis (Pearson correlation coefficients, R) on the body size (i.e., (a) fork length and (b) body weight) and CPUE of three Pacific salmon *Oncorhynchus* species at the same area in 1970-2007 (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$). Data were updated from Batten et al. (2010). Details are same as Fig. 1

(a)

Species	Sex	Age	WNP	CNP	ENP	EB
Sockeye salmon	Female	X.1	- †	-0.49	-	0.66
		X.2	-	0.49	-	-0.83*
		X.3	-	0.40	-	-0.85**
	Male	X.1	-	-0.44	-	0.73
		X.2	-	0.61	-	-0.91**
		X.3	-	0.60	-	-0.48
Chum salmon	Female	0.1	0.22	0.18	0.71**	-
		0.2	-0.29	-0.35	0.32	-
		0.3	0.30	-0.32	-0.35	-
		0.4	0.15	-0.19	0.24	-
	Male	0.1	0.04	0.07	0.64**	-
		0.2	-0.24	-0.80**	0.24	-
		0.3	-0.04	-0.37	0.04	-
	0.4	0.27	-0.20	-0.22	-	
Pink salmon	Female	0.1	-	-0.28	-0.70**	-0.66
	Male	0.1	-	-0.30	-0.70**	-0.14

† Data unavailable, return was used to verify CPUE.

(b)

Species	Sex	Age	WNP	CNP	ENP	EB
Sockeye salmon	Female	X.1	-	-0.45	-	0.79
		X.2	-	0.57*	-	-0.81*
		X.3	-	0.39	-	-0.83*
	Male	X.1	-	-0.34	-	0.88*
		X.2	-	0.73**	-	-0.89**
		X.3	-	0.72	-	-0.58
Chum salmon	Female	0.1	0.28	0.11	0.63**	-
		0.2	-0.28	-0.46*	0.25	-
		0.3	0.24	-0.46*	-0.31	-
		0.4	-0.13	0.27	0.14	-
	Male	0.1	-0.28	0.05	0.64**	-
		0.2	-0.39	-0.73*	0.20	-
		0.3	-0.21	-0.43*	0.04	-
	0.4	-0.06	-0.24	-0.14	-	
Pink salmon	Female	0.1	-	-0.29	-0.65**	-0.08
	Male	0.1	-	-0.27	-0.65**	-0.45

Table 6. Results of correlation analysis (Pearson correlation coefficients, R) on the body size (i.e., (a) fork length and (b) body weight) and number of return as an indicator of biomass (based on data from Eggers, 2004) of three Pacific salmon *Oncorhynchus* species at the same area in 1970-2007 (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$). Details are same as Fig. 1

(a)

Species	Sex	Age	WNP	ENP	EB
Sockeye salmon	Female	X.1	-	-	0.11
		X.2	-	-	-0.69
		X.3	-	-	-0.69
	Male	X.1	-	-	0.25
		X.2	-	-	-0.67
		X.3	-	-	-0.16
Chum salmon	Female	0.1	-0.00	0.69**	-
		0.2	-0.39	0.44	-
		0.3	0.18	-0.02	-
		0.4	-0.06	0.21	-
	Male	0.1	-0.21	0.60**	-
		0.2	0.15	0.33	-
		0.3	0.20	-0.00	-
	0.4	0.28	-0.58	-	
Pink salmon	Female	0.1	-	-0.38	-0.49
	Male	0.1	-	-0.49*	-0.05

(b)

Species	Sex	Age	WNP	ENP	EB
Sockeye salmon	Female	X.1	-	-	0.35
		X.2	-	-	-0.68
		X.3	-	-	-0.63
	Male	X.1	-	-	0.46
		X.2	-	-	-0.63
		X.3	-	-	-0.07
Chum salmon	Female	0.1	0.02	0.73**	-
		0.2	-0.6	0.42	-
		0.3	0.16	-0.02	-
		0.4	-0.18	0.04	-
	Male	0.1	-0.23	0.73**	-
		0.2	0.04	0.31	-
		0.3	0.21	-0.03	-
	0.4	0.09	-0.43	-	
Pink salmon	Female	0.1	-	-0.34	-0.51
	Male	0.1	-	-0.42	-0.06

사 사

본 원고의 초고를 심사해 주시고, 귀한 조언을 해 주신 심사자 세 분께 감사드립니다. 이 연구는 국립수산물과학원의 연근해 어업자원 평가 및 관리연구(RP-2011-FR-038), 일본 문부과학성(the Ministry of Education Culture, Sports, Science and Technology, Japan)의 Grant-in-Aid for Scientific Research (B) (license number 21380113), 그리고 the Gordon and Betty Moore Foundation의 지원으로 수행되었다.

참고문헌

- Batten S, Chen X, Flint EN, Freeland HJ, Holmes J, Howell E, Ichii T, Kaeriyama M, Landry M, Lunsford C, Mackas DL, Mate B, Matsuda K, McKinnell SM, Miller L, Morgan K, Pena A, Polovina JJ, Robert M, Seki MP, Sydeman WJ, Thompson SA, Whitney FA, Woodworth P and Yamaguchi A. 2010. Status and trends of the North Pacific oceanic region, 2003-2008. In: Marine Ecosystems of the North Pacific Ocean 2003-2008. McKinnell SM and Dagg MJ, eds. PICES Special Publ 4, Sidney, B.C., Canada, 56-105.
- Beamish RJ and Bouillon DR. 1993. Pacific salmon production trends in relation to climate. *Can J Fish Aquat Sci* 50, 1004-1016.
- Beamish RJ, Mahnken C and Neville CM. 1997. Hatchery and wild production of Pacific salmon in relation to large-scale, natural shifts in the productivity of the marine environment. *ICES J Marine Sci* 54, 1200-1215.
- Beamish RJ 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.
- Bigler BS, Welch DW and Helle JH. 1996. A review of size trends among North Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.). *Can J Fish Aquat Sci* 53, 455-465.
- Brodeur RD and Ware DM. 1992. Long-term variability in zooplankton biomass in the Subarctic Pacific Ocean. *Fish Oceanogr* 1, 32-38.
- Burgner RL. 1991. Life history of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). In: Pacific salmon life histories. Groot C and Margolis L, eds. University of British Columbia Press, Vancouver, B.C., Canada, 3-117.
- Eggers DM, Fukuwaka M, Irvine J and Karoenko V. 2004. Marine ecosystems of the North Pacific. PICES Special Publ 1, Sidney, B.C., Canada, 230-259.
- Healey MC. 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 WR. 1991. Life history of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*). In: Pacific salmon life histories. Groot C and Margolis L, eds. University of British Columbia Press, Vancouver, B.C., Canada, 121-230.
- Helle JH and Hoffman MS. 1998. Changes in size and age at maturity, growth, and abundance of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) before and after a major regime shift in the North Pacific Ocean. *N Pac Anadr Fish Comm Bull* 1, 81-89.
- Helle JH, Martinson EC, Eggers DM and Gritsenko O. 2007. Influence of salmon abundance and ocean conditions on body size of Pacific salmon. *N Pac Anadr Fish Comm Bull* 4, 289-298.
- Ishida Y, Azumaya T, Fukuwaka M and Davis N. 2002. Inter-annual variability in stock abundance and body size of Pacific salmon in the central Bering Sea. *Prog Oceanogr* 55, 223-234.
- Kaeriyama M. 1989. Aspects of salmon ranching in Japan. *Physiol Ecol Jpn Spec* 1, 625-638.
- Kaeriyama M. 1995. Ecology of salmonids in the North Pacific Ocean. *Environ Biol Fish* 42, 105-108.
- Kaeriyama M. 1998. Dynamics of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, population released from Hokkaido, Japan. North Pacific Ocean. *N Pac Anadr Fish Comm Bull* 1, 90-120.
- Kaeriyama M. 2003. Evaluation of carrying capacity of Pacific salmon in the North Pacific Ocean for ecosystem-based sustainable conservation management. *N Pac Anadr Fish Comm Tech Rep* 5, 1-4.
- Kaeriyama M, Seo H and Kudo H. 2009. Trends in run size and carrying capacity of Pacific salmon in the North Pacific Ocean. *N Pac Anadr Fish Comm* 5, 293-302.
- Mantua NJ, Taylor NG, Ruggerone GT, Myers KW, Preikshot D, Augerot X, Davis ND, Dorner B, Hilborn R, Peterman RM, Rand P, Schindler D, Stanford J, Walker RV and Walter CJ. 2009. The salmon MALBEC Project: a North Pacific-scale study to support salmon conservation planning. *N Pac Anadr Fish Comm* 5, 333-354.
- Mathisen OA, Fair L, Beamish RJ and Bugaev VF. 2007. Density dependent growth of sockeye salmon in the North Pacific Ocean. *N Pac Anadr Fish Comm Bull* 4, 299-310.
- Matsuda K. 2009. Study of long-term variations in body size and abundance of Pacific salmon collected by T/V of Hokkaido University. B.S. thesis, Hokkaido University, Hokkaido, Japan, 80.
- Mundy PR. 2005. Hypothesis-driven ecosystem monitoring in the Gulf of Alaska. Retrieved from http://www.pices.int/publications/presentations/PICES_14/W4/W4_Mundy.pdf on June 1

- Myers KW, Klovach NV, Gritsenko OF, Urawa S and Royer TC. 2007. Stock-specific distributions of Asian and North American salmon in the open ocean, inter annual changes, and oceanographic conditions. *N Pac Anadr Fish Comm Bull* 4, 159-177.
- Nagasawa T. 2007. Salmon monitoring by gill net in the Bering Sea. *Salmon information* 1, 6-8.
- Pearcy WG. 1992. Ocean ecology of North Pacific salmonids. University Washington Press, Seattle, U.S.A., 179.
- Pyper BJ and Peterman RM. 1999. Relationship among adult body length, abundance, and ocean temperature for British Columbia and Alaska sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*), 1967-1997. *Can J Fish Aquat Sci* 56, 1716-1720.
- Quinn TP. 2005. The behavior and ecology of Pacific salmon and trout. University of Washington Press, Seattle, U.S.A., 378.
- Rogers DE. 1980. Density-dependent growth of Bristol Bay sockeye salmon. In: Salmonid ecosystems of the North Pacific. McNeil WJ and Himsforth DC eds. Oregon State University Press, Corvallis, U.S.A., 267-283.
- Rogers DE and Ruggerone GT. 1993. Factors affecting the marine growth of Bristol Bay sockeye salmon. *Fish Res* 18, 89-103.
- Ruggerone GT, Zimmermann M, Myers KW, Nielsen JL and Rogers DE. 2003. Competition between Asian pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and Alaskan sockeye salmon (*O. nerka*) in the North Pacific Ocean. *Fish Oceanogr* 12, 209-219.
- Ruggerone GT, Nielsen JL, Bumgarner J. 2007. Linkage between Alaskan sockeye salmon abundance, growth at sea, and climate, 1955-2002. *Deep-Sea Res Part II* 54, 2776-2793.
- Salo EO. 1991. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*). In: Pacific salmon life histories. Groot C and Margolis L, eds. University of British Columbia Press, Vancouver, B.C., Canada, 233-309.
- Seo H, Kudo H and Kaeriyama M. 2011. Long-term climate-related changes in somatic growth and population dynamics of Hokkaido chum salmon. *Environ Biol Fish* 90, 131-142.
- Tadokoro K, Ishida Y, Davis ND, Ueyanagi S, Sugimoto T. 1996. Change in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stomach contents associated with fluctuation of pink salmon (*O. gorbuscha*) abundance in the central subarctic Pacific and Bering Sea. *Fish Oceanogr* 5, 89-99.
- Takagi K. 1975. A non-selective salmon gillnet for research operation. *Bull Int North Pacific Fish Comm* 32, 13-41.
- Urawa S. 2000. Migration of Japanese chum salmon and future studies. *Natl Salmon Resour Center News* 5, 3-9.

2011년 8월 25일 접수
 2011년 9월 30일 수정
 2011년 11월 25일 수리