

博士（水産科学） ナンシー キャサリン ドラモンド デイビス

学 位 論 文 題 名

Feeding Ecology of Pacific Salmon (*Oncorhynchus* spp.)
in the Central North Pacific Ocean
and Central Bering Sea, 1991-2000

（1991－2000年の中部北太平洋および
中央ベーリング海における太平洋サケ類の摂餌生態）

学位論文内容の要旨

目 的

アジア・北米系のサケ属（SALMONIDAE）サケ科魚類（*Oncorhynchus* spp.，以下サケ類と略す）は、北太平洋やベーリング海などの亜寒帯表層生態系を中心とする索餌海域で成長する。そのため、サケ類の摂餌生態と成長に関わるエネルギー動態研究は、海洋の環境収容力と資源変動の関係の解明に極めて重要である。1976/77年の気候の寒冷レジームシフト以降、カラフトマス（*O. gorbuscha*，以下マスと略す）、ベニザケ（*O. nerka*），およびシロザケ（サケ，*O. keta*）が急激に増加し、これとは逆に親魚サイズの小型化が報告されている。このような現象は、索餌海域の環境収容力の変化や種間での密度依存型の餌競争が存在するためと推定されている。こうした現象の解明には、索餌海域におけるサケ類の摂餌生態および成長様式の経年的調査研究が不可欠である。

そこで本研究では、1991-2000年の10年間、海洋生活期の成長期に相当する夏季の中部北太平洋とベーリング海中央部におけるサケ類の摂餌生態および成長に関わるエネルギー動態を明らかにすることを目的とした。サケ類の食性については、種ごとの未成魚と成魚の経年的な胃内容物と摂餌量の変化、その地理的差違、および摂餌の日周変化などを調べた。さらに、サケ類の摂餌と成長との関係の解析には、各餌生物のカロリー価などを算出して、サケ類の成長に伴うエネルギー動態モデルを適用して解析を行なった。

材 料 と 方 法

解析に用いたサケ類は、1991-2000 年の 6-7 月、北海道実習船管理局所属の実習船「若竹丸 (666 トン)」によるサケ・マス流網調査航海に乗船して収集した。調査海域は、中部北太平洋の経度 180° 上の北緯 38.5° からベーリング海中央部の 58° 30' 南北の調査ライン上であり、サケ類の採集には公海上では調査用表層流網 (30 反, 目合: 48-158mm, 各目合: 3 反, 1 反: 50 m), アリューシャン列島沿岸のアメリカ 200 海里内では延縄 (30 鉢, 3.3km, 1 鉢: 111m, 1 鉢の針数: 49 本) を用いた。各調査点では、CTD による水温・塩分観測を計測した。サケ類の食性の日周変化は、1997 年 7 月中旬に、ベーリング海中央部 (57° 33' N, 178° 41' W ~ 57° 27' N, 178° 20' W) で、24 時間に 8 回の表層流網操業を行い、サケ類の胃内容物組成とその重量変化を調べた。また、サケ類の食性解析は、ベニザケ、シロザケ、マスノスケ (*O. tshawytscha*), スチールヘッド (*O. mykiss*) の成魚と未成魚、およびギンザケ (*O. kisutch*) とマス成魚を対象として行なった。なお、ロシア系マスは偶数年に高豊度、奇数年に低豊度であるため、この豊度の年変動を利用して索餌海域内におけるサケ類の摂餌と成長の種間関係を解析した。

結 果 お よ び 考 察

調査海域における 10 年間のサケ類分布と食性は、中部北太平洋南部 (移行領域: 41° -44° N) と北部 (亜寒帯海流域: 45° -51° N), およびベーリング海中央部 (海盆域: 52° -58° N) の 3 海域で、大きく異なった。中部北太平洋域南部は、シロザケ、ギンザケ、スチールヘッドが分布し、シロザケはゼラチン質の動物プランクトンやサルパ類 (以下ゼラチン質プランクトンと略す) を、スチールヘッドは主に多毛類を摂餌していた。この海域は、3 海域の中で餌生物豊度が最も少なかった。

中部太平洋北部海域では、大型未成魚 (魚体重>1 kg) と成熟中のベニザケ、マス、ギンザケ、マスノスケ、スチールヘッドが出現した。サケ類は、カロリー価の高い大型のヒメドスイカ (*Berryteuthis anonychus*, 外套長: 40-125mm) を最も多く摂餌していた。さらに、大型のギンザケ、マスノスケおよびスチールヘッドは、イトヨ (*Gasterosteus aculeatus*), キタノホッケ (*Pleurogrammus monopterygius*), ホ

クヨウハダカの1種 (*Tarletonbeania crenularis*) などの魚類 (尾叉長: 30-80mm) を摂餌し、大型のシロザケは、ヒメドスイカ以外にゼラチン質プランクトン、翼足類、異足類、尾虫類、貝虫類を摂餌していた。この海域は、餌としてヒメドスイカの利用率が高く、大型サケ類未成魚・成魚にとって特に適した索餌海域であると考えられた。

ベーリング海中央部では、体重 1kg 以下のベニザケ、シロザケ、マス、およびマスノスケの若魚は、この海域に豊富に分布する幼魚類 (尾叉長: 12-30 mm)、イカ類幼体 (外套長: 9-30 mm)、オキアミ類や大型動物プランクトンなど多様な餌生物を摂餌していた。夏季の当海域は、小型のベニザケ、シロザケおよびマスノスケ若魚 (海洋生活 1 年目) の索餌海域として重要と判断された。マス豊度が高い偶数年では、ベニザケ、シロザケおよびマスの胃内容物重量指数 (SCI) は低下し、餌組成も高カロリーなイカ類、魚類とオキアミ類が減少し、替わりに低カロリーな翼足類と端脚類が増加していた。このようなサケ類の食性の年変化は、偶数年には成熟途中のマスがベーリング海中央部で積極的に摂餌して東部カムチャツカの河川へ回帰するため、密度依存的な餌の種間競争が生じたためと判断される。特に、シロザケはこの種間競争によって遊泳力の弱いゼラチン質プランクトンを摂餌する特有の摂餌生態に転換していた。

次に、ベーリング海中央部におけるサケ類の食性と SCI の日周変化を調べた。日中に実施した流し網では、ベニザケ、マスおよびシロザケが採集され、日中においても表層を遊泳することが明らかとなった。マスとシロザケの SCI は、昼夜間で差はなかった。ベニザケとマスは、夜間にオキアミ類とカイアシ類を、日中は幼魚を摂餌していた。一方、シロザケは夜間にオキアミ類、日中は幼魚を、またゼラチン質プランクトンを昼夜とも摂餌していた。マスが多い偶数年では、高緯度の夏季は暗い夜が短いため、夜間表層に移動するオキアミ類をめぐる餌競争が激しくなる可能性が想定される。日中のベニザケ、マス、シロザケの幼魚やゼラチン質プランクトンへの餌生物の転換は、餌をめぐる種間競争を軽減させている可能性が示唆された。

サケ類とその餌料生物、サケ類胃内容物のカロリー価を燃烧式熱量計により測定した。翼足類、端脚類、カレイ類稚魚 (尾叉長約 20mm)、小型イカ類 (外套長 20mm 未満) のカロリー価は湿重量 1g あたり約 470-1000cal で、やや大型の幼魚 (尾叉長約 21-40mm) と中型イカ類 (外套長 40mm) は 1100-1500cal であった。最も高いカロリー

価 (>1500cal) の餌生物は、大型のヒメドスイカ (外套長 80-90mm) とトガリイチモンジイワシ (*Leuroglossus schmidtii*), コヒレハダカ (*Stenobranchius leucopsarus*: 尾叉長約 43-112mm) であった。サケ類魚体中のカロリー価の比較では、シロザケとマスの0歳魚, およびスチールヘッド2歳魚は, スチールヘッド3歳魚とベニザケの海洋生活1年魚よりもカロリー価は低かった。同サイズのサケ類胃内容物カロリー価の比較では, シロザケが一番低かった (270 -739 cal)。なお, 本研究ではサケ類や他の海洋生物の餌生物となりうる動物プランクトンから魚類・イカ類 280 種のカロリー価を求めた。これらの値は, 今後の亜寒帯表層生態系での食物関係やエネルギー動態研究に有益な情報を提供している。

最後に, 夏季2ヶ月間におけるサケ類の摂餌と成長に関して, 北太平洋とベーリング海中央部で実測した海表面水温, 既往のサケ類のエネルギー動態に関する知見, 本研究で求めたサケ類の月平均体重の推移などを用いて, この間のサケ類の成長に必要な食物要求量を試算した。その結果, 日間食物要求量は, 水温 5-9℃の環境下で海洋生活1年目のベニザケでは 16-19g/日 (魚体重あたり 3.6-4.1%), シロザケ未成魚は 42-49g/日 (3.3-3.9%), 成熟途中のマスでは 30-35g/日 (2.3-3.1%), 成熟途中のギンザケでは, 水温 9-11℃の環境下で 63-68g/日 (2.6-2.9%) と推定された。これら種ごとの食物要求量を既往の飼育実験で得られた最大の日間摂餌要求量と比較すると, 自然下でもほぼ飽食状態まで摂餌していると推定された。したがって, 夏季の餌生物資源量の減少は, この間の水温環境よりもその成長を大きく遅らせる原因と判断された。一方, サケ類の餌生物が豊富である場合, 生息水温範囲内の高水温では熱代謝エネルギーを補償するために, より高い食物要求量となり, 低水温では熱代謝エネルギーの損失は少ないために, 食物要求量も低くなると推定された。

以上の結果から, 夏季のベーリング海中央部は, 成長期のサケ類にとって最も重要な索餌海域であると判断された。また, 当海域は他の魚類やイカ類の幼・稚仔の育成場でもあるが, これらの生物資源量の経年変化は, 成長期のサケ類の成長に大きな影響を及ぼすと考えられる。1990年代後半からは, ベーリング海生態系の生産力の低下が懸念されている。外洋域におけるサケ類の成長と食性のモニタリングは, 今後のサケ類の最適資源管理のために極めて重要である。

学位論文審査の要旨

主査	教授	桜井泰憲
副査	教授	山内皓平
副査	教授	池田勉
副査	教授	原彰彦
副査	教授	齊藤誠一
副査	教授	帰山雅秀 (北海道東海大学)

学位論文題名

Feeding Ecology of Pacific Salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the Central North Pacific Ocean and Central Bering Sea, 1991-2000

(1991-2000年の中部北太平洋および

中央ベーリング海における太平洋サケ類の摂餌生態)

サケ類(以下サケ類と略す)は、北太平洋やベーリング海などの亜寒帯表層生態系を中心とする索餌海域で成長する。そのため、サケ類の摂餌生態と成長に関わるエネルギー動態研究は、海洋の環境収容力と資源変動の関係の解明に極めて重要である。1970年代半ば以降、カラフトマス(以下マスと略す)、ベニザケ、およびシロザケ(サケ)が急激に増加し、これとは逆に親魚サイズの小型化が報告されている。このような現象は、索餌海域の環境収容力の変化や種間での密度依存型の餌競争が存在するためと推定されている。そこで本研究では、1991-2000年の10年間、海洋生活期の成長期に相当する夏季の中部北太平洋とベーリング海中央部におけるサケ類の摂餌生態および成長に関わるエネルギー動態を明らかにすることを目的とした。

解析に用いたサケ類は、1991-2000年の6-7月、北海道実習船管理局実習船「若竹丸」によるサケ・マス流網調査航海に乗船して収集した。調査海域は、中部北太平洋の経度180°上の北緯38.5°からベーリング海中央部の58°30'であり、サケ類の採集には公海上では調査用表層流網、アメリカ200海里内では延縄を用いた。サケ類の

食性の日周変化は、1997 年 7 月中旬に、ベーリング海中央部で、1 日 8 回の表層流網操業を行い、サケ類の胃内容物組成とその重量変化を調べた。なお、ロシア系マスは偶数年に高豊度、奇数年に低豊度であるため、この豊度の年変動を利用して索餌海域内におけるサケ類の摂餌と成長の種間関係を解析した。

調査海域における 10 年間のサケ類分布と食性は、中部北太平洋南部（移行領域：41° -44° N）と北部（亜寒帯海流域：45° -51° N），およびベーリング海中央部（海盆域：52° -58° N）の 3 海域で、大きく異なっていた。移行領域は、シロザケ、ギンザケ、スチールヘッドが分布し、シロザケはサルパなどのゼラチン質動物プランクトンを、スチールヘッドは主に多毛類を摂餌していた。この海域は、3 海域の中で餌生物豊度が最も低かった。亜寒帯寒流域では、大型未成魚（魚体重>1 kg）と成熟中のサケ類が出現した。サケ類は大型のヒメドスイカ（外套長：4-12 cm）を最も多く摂餌していた。さらに、大型のギンザケ、マスノスケおよびスチールヘッドは、キタノホッケなどの小型魚類（尾叉長：3-8 cm）を、大型のシロザケはヒメドスイカ以外にゼラチン質動物プランクトンなどを摂餌していた。この海域は、餌としてヒメドスイカの利用率が高く、大型サケ類にとって特に適した索餌海域と判断された。

ベーリング海中央部では、体重 1kg 以下の成長期の小型サケ類が生息し、この海域に豊富に分布する多様な餌生物を摂餌しており、小型サケ類の索餌海域として重要と判断された。マスが多い偶数年では、ベニザケ、シロザケおよびマスの胃内容物重量指数（SCI）の低下と、餌組成も高カロリーなイカ類、魚類とオキアミ類から低カロリーな翼足類と端脚類への転換が確認された。このようなサケ類の食性の年変化は、ロシア系マスの奇数年・偶数年の資源豊度変化に影響された密度依存的な餌の種間競争が生じたためと判断される。特に、シロザケはこの種間競争によってゼラチン質動物プランクトンへと餌生物を変えていた。次に、ベーリング海中央部におけるサケ類の食性と SCI の日周変化を調べた。その結果、ベニザケ、マスおよびシロザケは日中でも表層遊泳すること、ベニザケとマスは、夜間にオキアミ類とカイアシ類、日中は幼魚を摂餌し、シロザケは夜間にオキアミ類、日中は幼魚を、またゼラチン質プランクトンを昼夜とも摂餌していた。マスが多い偶数年では、高緯度の夏季は夜が短く、夜間表層に移動するオキアミ類をめぐる餌競争が激しくなる可能性が想定された。

サケ類とその餌料生物，サケ類胃内容物のカロリー価を求めた。カロリー価は，翼足類，端脚類，カレイ類稚魚，小型イカ類では湿重量 1g あたり 1 Cal 以下，やや大型の幼魚（2-4 cm）と中型イカ類（外套長 4 cm）は 1-1.5 Cal であった。最も高いカロリー価（>1.5 Cal）の餌生物は，大型のヒメドスイカ（外套長 8-9 cm）と中深層性魚類（約 4-11 cm）であった。サケ類魚体中のカロリー価の比較では，シロザケとマスの 0 歳魚，およびスチールヘッド 2 歳魚は，スチールヘッド 3 歳魚とベニザケの海洋生活 1 年魚よりもカロリー価は低く，同サイズのサケ類の胃内容物カロリー価は，シロザケが一番低かった（0.3-0.7 Cal）。なお，本研究では動物プランクトンから魚類・イカ類 280 種のカロリー価を求めた。これらの値は，今後の亜寒帯表層生態系での食物関係やエネルギー動態研究に利用可能である。

最後に，夏季 2 ヶ月間におけるサケ類の摂餌と成長に関して，生息水温と本研究で求めたサケ類の月平均体重の推移などを用いて，この間のサケ類の成長に必要な食物要求量を試算した。その結果，日間食物要求量は，水温 5-9℃の環境下で海洋生活 1 年目のベニザケでは魚体重あたり 3.6-4.1%，シロザケ未成魚は 3.3-3.9%，成熟途中のマスで 2.3-3.1%，成熟途中のギンザケでは，水温 9-11℃の環境下で 2.6-2.9% と推定された。これら種ごとの食物要求量を既往の飼育実験で得られた最大の日間摂餌要求量と比較すると，自然下でもほぼ飽食状態まで摂餌していると推定された。したがって，夏季の餌生物資源量の減少は，この間の水温環境よりもその成長を大きく遅らせる原因と判断された。

以上の結果から，夏季のベーリング海中央部は，成長期のサケ類にとって最も重要な索餌海域であると判断された。また，当海域は他の魚類やイカ類の幼・稚仔の育成場でもあるが，これらの生物資源量の経年変化は成長期のサケ類の成長に大きな影響を及ぼすと考えられる。1990 年代後半からは，ベーリング海生態系の生産力の低下が懸念されている。外洋域におけるサケ類の成長と食性のモニタリングは，今後のサケ類の最適資源管理のために極めて重要である。