

学 位 論 文 題 名

Growth, abundance and maturity of Pacific salmon
in the central North Pacific Ocean

(中部北太平洋におけるサケ属魚類の成長・豊度および成熟に関する研究)

学位論文内容の要旨

北太平洋には、様々な生活史を持つサケ属魚類が同所的に分布している。サケ属魚類全体の資源量は、1970年代初頭から1990年代にかけて2倍以上に増加したものの、複数種のサケ属魚類で回帰親魚の小型化や高齢化が認められている。その要因として、資源量増加に伴う密度効果が指摘されている。一方、地球規模での気候変動に伴う海洋環境変化もサケ属魚類の資源量変動と関係しており、特に1970年代後半の温暖から寒冷への大規模な海洋環境のレジームシフトと資源量増加との関連性も指摘されている。サケ属魚類は、数ヶ月から数年にわたり、その成長の場として北部北太平洋およびベーリング海などの亜寒帯海洋を利用している。そのため、これらを取り巻く環境の変化は、資源量のみならずその成長量にも影響を与えと考えられる。しかし、資源変動や成長変化に関する研究の多くが母河回帰した親魚を用いているため、サケ属魚類の海洋生活期における環境変化が、それらの資源変動および成長に与える要因については未だ不明な点が多い。

そこで本研究では、1979-1998年に中部北太平洋(40° -50° N、165° -175° 30' E)で、北海道大学練習船北星丸によって得られた魚体計測および海洋観測データを用い、主にサケ属魚類3種(シロザケ・カラフトマス・ギンザケ)について、1) CPUE(調査用流網1反当たりの個体数)、成長および環境要因の経年変化、2) CPUE、成長および環境要因の海域ごとの変化、3) 成長に影響をおよぼす生物・非生物要因を調べた。なお、本研究では成長の指標として体長および過去の成長を反映しない標準化成長率(以下成長率)を用いた。さらに、回帰親魚が顕著に小型化・高齢化している日本系シロザ

ケを用いて、4) 海洋生活期における成長の変化が成熟体長・年齢にどのような影響を与えるか調べた。

1 CPUE、成長および環境要因の経年変化

1979-1998年の20年間の表層水温とクロロフィル量には経年的な変化が認められなかったが、表層塩分は全ての海域で有意な低下傾向が認められた。サケ属魚類6種（前述3種+マスノスケ・ベニザケ・スチールヘッド）全体のCPUEは経年的に増加傾向を示した。種ごとでは、カラフトマスとギンザケのCPUEに経年的な変化傾向はみられず、シロザケのみでCPUEの有意な増加傾向が認められた。また、シロザケCPUE中における各年齢群の相対頻度は、経年的に2歳魚が減少し、4歳魚が増加していた。サケ属魚類のCPUEと気候変動指数との相関関係を調べたところ、サケ属全体のCPUEはAFI(大気強制指数)、シロザケはPCI(太平洋循環指数)、カラフトマスはAFIおよびALPI(アリュースシャン低気圧指数)と有意な正の相関が認められた。種ごとの成長の経年変化では、シロザケの体長および成長率は、2歳・3歳魚ともに経年的に有意な低下傾向がみられた。一方、ギンザケおよびカラフトマスは、体長および成長率ともに経年的な低下傾向は認められなかった。このように、同所的に生息する3種であっても資源量と成長の経年変動は種によって異なっていた。

2 CPUE、成長および環境要因の海域ごとの変化

表層の水温および塩分は海域によって有意に異なり、両者とも移行領域（北緯40-44.5度）で高く、亜寒帯海域（北緯44.5-50度）で低い傾向が認められた。クロロフィル量は海域間で有意差はみられなかったが、亜寒帯海域で僅かに多い傾向が認められた。シロザケのCPUEは、年齢ごとに異なる分布傾向を示し、2歳魚は亜寒帯海域の南部で、3歳および4歳魚は亜寒帯海域北部で高かった。シロザケの体長は2,3,4歳魚とも、亜寒帯海域の北部ほど大きかったものの、成長率は移行領域で高い傾向が認められた。ギンザケのCPUEは亜寒帯海域北部で高い傾向を示した。ギンザケの体長は移行領域で大きかったが、成長率は海域間で有意差はみられなかった。また、カラフトマスは移行領域には出現せず、亜寒帯海域でのCPUEは、海域間で有意

差はみられなかった。カラフトマスの体長は海域間で有意差があり、亜寒帯海域北部で大きい傾向を示したが、成長率は海域間で有意差は認められなかった。このような種特異的な成長および CPUE の海域ごとの変化は、海域間で水温などの物理環境や餌生物環境が異なることに起因する代謝活性および摂餌量の違いなどが影響していると考えられた。

3 成長に影響を与える要因

サケ属 3 種について、亜寒帯海域および移行領域で成長率に影響を与える要因を調べた。海洋環境パラメータとして、表層水温・塩分およびクロロフィル量、北太平洋全体の気候変動パラメータとして、ALPI、AFI、PCI および LOD(日長)、密度効果のパラメータとして個々の CPUE を用いた。その結果、シロザケでは標準化成長率と表層塩分との間に正の相関が認められた。しかし、標準化成長率と表層塩分は過去 20 年間で低下しており、両者に擬似相関が生じる可能性がある。そこで、年に対する残差の相関関係を調べたところ、依然として有意な正の相関が認められた。表層塩分の低下は動物プランクトンの減少を引き起こすことなどが報告されており、シロザケの成長に間接的に影響している可能性が示唆された。ギンザケの成長率では、クロロフィル量と負の相関、マスノスケ・ベニザケ・スチールヘッドの CPUE と正の相関が認められた。カラフトマスの成長率では、ALPI と正の相関、LOD と負の相関が認められた。このように、同所的に分布する 3 種であっても、成長に影響を及ぼすと考えられる要因は種によって大きく異なっていた。

4 成熟体長・年齢の変化が生じるメカニズム

2002 年の 9 月下旬に北海道沿岸に回帰したシロザケを用いて、年齢と体長が性成熟に及ぼす影響を調べた。得られた標本の成熟年齢および成熟体長は、3-6 歳および 52-84 cm であった。これらの個体について、過去の体長を鱗より逆算したところ、成長の早い個体ほど若齢かつ大型で成熟を開始する傾向が認められた。さらに、成熟年齢と成熟体長の実測値は、適応度を最大にする最適戦略モデルと一致したことから、シロザケは適応度を最大にするように、個々の成長に応じて可塑的に成熟を開始することが考えられた。次

に、1970 年以降の成長率の低下が回帰親魚の小型化・高齢化を説明することが可能かどうかサイズ構成モデルを用いて調べた。その結果、成長率が約 20% 低下すると平均成熟年齢は 3.7 歳から 4.2 歳と高齢化し、また成熟サイズは各年齢でおよそ 50mm ずつ小型化するという結果が得られた。北海道に回帰した親魚のデータをこの結果と比較すると、過去 50 年間で平均成熟年齢は 3.7 歳から 4.3 歳と高齢化し、成熟サイズは各年齢でおよそ 50mm ずつ小型化しており、シミュレーション結果と良く一致した。つまり、成熟開始年齢・体長が変化していないと仮定しても、成長率の低下だけで現実的な小型化・高齢化が生じることが明らかとなった。したがって、サケ属魚類の小型化・高齢化は、遺伝的な変化によるものではなく、海洋環境変化に応答した成長の低下によってもたらされたものと推察された。

以上の結果から、サケ属魚類の CPUE および成長は、寒冷・温暖などの気候変化に応答した生息環境の変化によって種特異的な変動傾向を示すことが明らかになった。また、成長率に影響を及ぼす生物・非生物的要因も種間で大きく異なり、このような種特異的な変化が生じた要因として、3 種の海洋生活期を通した生息海域や摂餌生態の違いなどが関係していることが推察された。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 桜 井 泰 憲

副 査 教 授 高 橋 豊 美

副 査 助 教 授 松 石 隆

副 査 教 授 梶 山 雅 秀 (北海道東海大学)

学 位 論 文 題 名

Growth, abundance and maturity of Pacific salmon in the central North Pacific Ocean

(中部北太平洋におけるサケ属魚類の成長・豊度および成熟に関する研究)

北太平洋には、様々な生活史を持つサケ属魚類が同所的に分布している。サケ属魚類全体の資源量は、1970年代初頭から1990年代にかけて2倍以上に増加したものの、複数種のサケ属魚類で回帰親魚の小型化や高齢化が認められている。その要因として、資源量増加に伴う密度効果が指摘されている。一方、地球規模での気候変動に伴う海洋環境変化もサケ属魚類の資源量変動と関係しており、特に1970年代後半の温暖から寒冷への大規模な海洋環境のレジームシフトと資源量増加との関連性も指摘されている。しかし、資源変動や成長変化に関する研究の多くが母河回帰した親魚を用いているため、サケ属魚類の海洋生活期における環境変化が、それらの資源変動および成長に与える要因については未だ不明な点が多い。

そこで本研究では、1979-1998年に中部北太平洋(40°-50°N, 165°-175°30'E)で、北海道大学練習船北星丸によって得られた魚体計測および海洋観測データを用い、主にサケ属魚類3種(シロザケ・カラフトマス・ギンザケ)について、1) CPUE(調査用流網1反当たりの個体数)、成長および環境要因の経年変化、2) CPUE、成長および環境要因の海域ごとの変化、3) 成長に影響をおよぼす生物・非生物要因を調べた。なお、本研究では成長の指標として体長および過去の成長を反映しない標準化成長率(以下成長率)を用いた。さらに、回帰親魚が顕著に小型化・高齢化している日本系シロザケを用いて、4) 海洋生活期における成長の変化が成熟体長・年齢に

どのような影響を与えるか調べた。

1. CPUE、成長および環境要因の経年変化

1979-1998 年の 20 年間における海洋環境要因の中で、表層塩分のみが全ての海域で有意な低下傾向を示した。サケ属魚類 6 種全体の CPUE は経年的に増加傾向を示し、これはシロザケの CPUE の経年的な増加を反映していた。サケ属魚類の CPUE と気候変動指数との相関関係を調べたところ、サケ属全体の CPUE は AFI(大気強制指数)、シロザケは PCI(太平洋循環指数)、カラフトマスは AFI および ALPI(アリューシャン低気圧指数)と有意な正の相関が認められた。種ごとの成長の経年変化では、シロザケの体長および成長率は、2 歳・3 歳魚ともに経年的に有意な低下傾向がみられた。一方、ギンザケおよびカラフトマスは、体長および成長率ともに経年的な低下傾向は認められなかった。このように、同所的に生息する 3 種であっても資源量と成長の経年変動は種によって異なっていた。

2. CPUE、成長および環境要因の海域ごとの変化

表層の水温および塩分は海域によって有意に異なり、両者とも移行領域（北緯 40-44.5 度）で高く、亜寒帯海域（北緯 44.5-50 度）で低い傾向が認められた。クロロフィル量は海域間で有意差はなかった。シロザケの CPUE は、2 歳魚は亜寒帯海域の南部で、3-4 歳魚は亜寒帯海域北部で高かった。シロザケの体長は 2,3,4 歳魚とも、亜寒帯海域の北部ほど大きい、成長率は移行領域で高かった。ギンザケの CPUE は亜寒帯海域北部で高く、成長率は海域間で有意差はみられなかった。また、カラフトマスは移行領域には出現せず、亜寒帯海域での CPUE と成長率は海域間で差はなく、体長は亜寒帯海域北部で大きい傾向を示した。このような種特異的な成長および CPUE の海域ごとの違いは、海域間で水温などの物理環境や餌生物環境が異なることに起因する代謝活性や摂餌量の違いなどを反映すると推定した。

3. 成長に影響を与える要因

サケ属 3 種について、亜寒帯海域および移行領域で成長率に影響を与える要因を調べた。海洋環境パラメータとして、表層水温、塩分およびクロロフィル量、北太平洋全体の気候変動パラメータとして、ALPI、AFI、PCI および LOD(日長)、密度効果のパラメータとして個々の CPUE を用いた。その結果、シロザケでは標準化成長率と表

層塩分との間に正の相関、また年に対する残差にも有意な正の相関が認められた。表層塩分の低下は動物プランクトンの減少を引き起こすことなどが報告されており、シロザケの成長に間接的に影響している可能性が示唆された。この他、ギンザケの成長率はクロロフィル量と負の相関、逆にマスノスケ・ベニザケ・スチールヘッドの CPUE と正の相関があり、カラフトマスの成長率は ALPI と正の相関、LOD と負の相関が認められた。このように、同所的に分布する 3 種であっても、成長に影響を及ぼすと考えられる要因は種によって大きく異なっていた。

4 成熟体長・年齢の変化が生じるメカニズム

2002 年の 9 月下旬に北海道沿岸に回帰したシロザケを用いて、年齢と体長が性成熟に及ぼす影響を調べた。得られた標本の成熟年齢・体長は、3-6 歳、52-84 cm の範囲であった。これらの個体について、過去の体長を鱗より逆算したところ、成長の早い個体ほど若齢かつ大型で成熟を開始する傾向が認められた。さらに、成熟年齢と成熟体長の実測値は、適応度を最大にする最適戦略モデルと一致したことから、シロザケは適応度を最大にするように、個々の成長に応じて可塑的に成熟を開始することが考えられた。次に、1970 年以降の成長率の低下が回帰親魚の小型化・高齢化を説明することが可能かどうかサイズ構成モデルを用いて調べた。その結果、成長率が約 20% 低下すると平均成熟年齢は 3.7 歳から 4.2 歳と高齢化し、また成熟サイズは各年齢でおよそ 50mm ずつ小型化するというシミュレーション結果が得られ、この値はシロザケの小型化・高齢化の実測値と一致した。これらの解析から、海洋生活期の成長率の低下だけで現実的な小型化・高齢化を説明できることを見出した。

以上の結果から、サケ属魚類の CPUE および成長は、寒冷・温暖などの気候変化に応答した生息環境の変化によって種特異的な変動傾向を示すことが明らかになった。また、成長率に影響を及ぼす生物・非生物的要因も種間で大きく異なり、このような種特異的な変化が生じた要因として、3 種の海洋生活期を通した生息海域や摂餌生態の違いなどが関係していることが推察された。