

学 位 論 文 題 名

Long-term fluctuations in growth, survival, and
population dynamics of chum salmon, *Oncorhynchus keta*
in the North Pacific linking to climate changes

（長期的な気候変動とリンクしたシロザケ *Oncorhynchus keta* の成長，
生残および個体群動態に関する研究）

学位論文内容の要旨

海洋生態系は、気候変動やエル・ニーニョなどの自然要因と温暖化や乱獲などのヒューマン・インパクトにより常に攪乱されている複雑でダイナミックな不確実性の高いシステムである。亜寒帯海域に広く分布するサケ属魚類は環北太平洋生態系におけるキーストン種および生態系サービスとして貢献し、そのバイオマス変動は長期的な気候変化とリンクすることが知られている(Kaeriyama 2008; Drinkwater et al. 2009)。シロザケ、ベニザケおよびカラフトマスの 3 種の環境収容力は、亜寒帯海域生態系の生産力に影響を及ぼす冬季アルーシャン低気圧の勢力(ALPI)とリンクして変動する。また、サケ属魚類の密度依存効果は、バイオマスと環境収容力の変動と関係することが報告されている。しかし、環境変動がどのようなメカニズムに基づきサケ属魚類の生活史パターンや個体群動態に影響を及ぼすのかについては、必ずしも十分明らかでない。本研究では、温暖化やレジームシフトなどの長期的な気候変動により変化する海洋生態系にシロザケはどのように適応しているかを、鱗形成、成長および生残率などの生活史パラメータおよび個体群動態の長期的な変動から明らかにすることを目的とする。

主論文は英文で書かれ、「GENERAL INTRODUCTION」、「気候変動とシロザケの鱗形成」、「アジア系シロザケの鱗形成と成長の時空間変化」、「気候とリンクしたシロザケの成長、生残率と個体群動態に関する長期的変動」および「GENERAL DISCUSSION」の 5 章からな

る。第 1 章では、長期的な気候変動とサケ属魚類の資源量との関係、研究対象種であるシロザケの鱗形成と体成長との関係、日本系シロザケの分布と回遊ルートなどより本研究の背景をレビューするとともに研究目的を明確にした。

第 2 章では、1984-1998 年に回帰した韓国産シロザケの鱗分析の結果、海洋初期生活期の鱗形成は沿岸域の動物プランクトン・バイオマスの時系列変化と、海洋生活 2 年～4 年目の鱗形成は生息域であるベーリング海の動物プランクトン・バイオマス変動とリンクすることを示した。本章の結果は、1988/89 年レジームシフトによる海洋生態系のボトム・アップ制御を支持する。

第 3 章では、鱗分析と成長バックカルキュレーション法により、1984-1998 年に北海道の石狩川と韓国のナムダエ川へ回帰したシロザケの成長パターンに関する時空間変動を明らかにした。両河川のシロザケは、(1) 沿岸離脱時の体サイズに差がないこと、(2) 夏季までにオホーツク海へ回遊するが、その移動サイズはナムダエ川系(20 cmFL)の方が石狩川系(12 cmFL)より大型であること、(3) オホーツク海から最初の越冬場所である北西亜寒帯環流域への移動期には両者の体サイズに差がみられないこと、(4) 回帰親魚の体サイズは、密度依存効果により両個体群とも 1980 年代以降減少傾向を示すが、その傾向はナムダエ川系より石狩川系シロザケの方が顕著であることが分かった。また、ANCOVA 分析の結果、親魚の FL と回帰数との間には (1) 負の直線関係があり、(2) メタ個体群レベルと種レベルでは等質性が見られ、(3) 個体群レベルでは異質性を示すことが分かった。この結果は、密度依存効果が個体群レベルでは顕著に観察されるが、メタ個体群間および種内では顕著でないことを示唆している。

第 4 章では、1945-2005 年に石狩川へ回帰したシロザケ親魚の鱗分析と成長バックカリキュレーションにより、シロザケの体成長と生残率に関する生活史パラメータと個体群動態の長期的な変動を分析し、それらの変動メカニズムに関与する種々の要因、特に気候変動指数との関係からパス・モデルを用いて生態学的解析を行った。北海道系シロザケは、越冬期を除く海洋生活期において 1 年目が沿岸域とオホーツク海、2 年目以降がベーリング海

に生息する（浦和 2000）。北海道系シロザケの生残率は、降海時の体サイズと、オホーツク海における体成長との間にそれぞれ顕著な正の相関を示した。このことは、サケ属魚類の生活史における降海時と最初の海洋越冬期の 2 つのクリティカル死亡期（Healy1982; Beamish et al. 2004）によく対応しており、シロザケは降海時の体サイズが大型であり、オホーツク海での成長がよく大型で最初の海洋越冬期をむかえるほど生残率が高いことを示唆している。石狩川シロザケ 4 歳魚の成長偏差の長期的変動をみると、1980 年代後半以降、オホーツク海（1 年目）における成長は著しい増加傾向を示したのに対し、ベーリング海（2～4 年目）では、特に 3 年目の成長がその逆の傾向を示した。

これらの結果を、パス・モデルから解析した。北海道系シロザケの沿岸離脱後の生残率は、オホーツク海での成長量(G_1)に直接依存しており、 G_1 と直接的な因果関係をもつパラメータはオホーツク海における夏-秋季の表層水温(SST_o)であった。また SST_o に直接影響を及ぼすパスは地球表層気温の偏差(SAT)であり、これまで有力と考えられていた気候変動指数(e.g., ALPI, PDO, AO, SI, OH)とは因果関係が認められなかった。また SAT は直接的に ALPI へ、間接的に PDO へ影響を及ぼすことも分かった。これらのことは、1980 年代後半以降、地球の温暖化(SAT)が直接 SST_o に影響を及ぼし、その結果が北海道系シロザケのオホーツク海での成長増加をもたらし、最初の海洋での越冬期における死亡率の軽減に寄与し、結果的に生残率(SR)を高め、個体群サイズ(PS)を増大させたことを意味する。またパス・モデルは、3 年目のベーリング海における成長(G_3)の減少は水温環境(SST_B)や餌環境(ZP)と関係せず、 PS と直接的な因果関係が認められること、 G_3 は回帰親魚の大きさ(FL)に直接影響することを示した。このことは、北海道系シロザケのベーリング海での成長減少と回帰親魚の小型化がベーリング海における海洋環境ではなく、個体群の密度依存効果に起因することをあらためて示したことになる。

最終章の GENERAL DISCUSSION では、以上の結果に基づき総合的に考察し、シロザケの生活史と個体群動態に影響を及ぼす要因を温暖化、 SST や環境収容力などの外発的要因と、密度依存効果などの内発的要因に分け解析した。その結果、シロザケの生活史と個体

群動態は、地球の気候変動に伴う海洋環境の変化に影響されるが、(1) 特に温暖化が直接オホーツク海の SST に作用し、G1 を促進し、それが結果的に SR を高めていること、(2) SR の上昇が PS を増大させ、ベーリング海の限られた環境収容力の中で密度依存効果をもたらしていること、(3) その密度依存効果は、個体群レベルでは顕著であるが、メタ個体群レベルおよび種レベルでは著しくないと結論づけられた。

本研究成果は、これまでのような個体群レベルや種レベルの水産資源管理に限界があること、複雑でダイナミックな不確実性の高い生態系をモニターしつつ持続可能な生態学的資源管理に取り組むことの重要性を示唆しており、地球温暖化時代に次世代の水産資源を確実にするために役立つものと期待される。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 梶 山 雅 秀
副 査 教 授 桜 井 泰 憲
副 査 研究室長 福 若 雅 章
副 査 准教授 工 藤 秀 明

学 位 論 文 題 名

Long-term fluctuations in growth, survival, and population dynamics of chum salmon, *Oncorhynchus keta* in the North Pacific linking to climate changes

(長期的な気候変動とリンクしたシロザケ *Oncorhynchus keta* の成長,
生残および個体群動態に関する研究)

海洋生態系は、気候変動やエル・ニーニョなどの自然要因と温暖化や乱獲などのヒューマン・インパクトにより常に攪乱されている複雑でダイナミックな不確実性の高いシステムである。亜寒帯海域に広く分布するサケ属魚類は環北太平洋生態系におけるキーストン種および生態系サービスとして貢献し、そのバイオマス変動は長期的な気候変化とリンクすることが知られている。シロザケ、ベニザケおよびカラフトマスの3種の環境収容力は、亜寒帯海域生態系の生産力に影響を及ぼす冬季アルーシャン低気圧の勢力(ALPI)とリンクして変動する。また、サケ属魚類の密度依存効果は、バイオマスと環境収容力の変動と関係することが報告されている。しかし、環境変動がどのようなメカニズムに基づきサケ属魚類の生活史パターンや個体群動態に影響を及ぼすのかについては、必ずしも十分明らかでない。本研究では、温暖化やレジームシフトなどの長期的な気候変動により変化する海洋生態系にシロザケはどのように適応しているかを、鱗形成、成長および生残率などの生活史パラメータおよび個体群動態の長期的な変動から明らかにすることを目的とする。

主論文は英文で書かれ、5章からなる。第1章「GENERAL INTRODUCTION」では、サケ属魚類のバイオマスと長期的な気候変動との関係、鱗形成と体成長との関係、日本系シロザケの分布と回遊ルートなどより本研究の背景をレビューするとともに研究目的を明確にした。第2章「気候変動とシロザケの鱗形成」では、海洋生活期におけるシロザケの鱗形成が動物プランクトン・バイオマス変動とリンクし、1988/89年レジームシフトによる海洋生態系のボトム・アップ制御を支持する結果を示した。第3章「アジア系シロザケの鱗形成と成長の時空間変化」では、シロザケの鱗分析、成長バックカルキュレーション法およびANCOVA分析の結果、シロザケ回帰親魚の体サイズは密度依存効果の影響を受けるが、その密度依存効果は個体群レベルでは顕著に観察されるが、メタ個体群間および種内では顕著でないことが示唆された。

第4章「気候とリンクしたシロザケの成長、生残率と個体群動態に関する長期的変動」では、1945-2005年(約60年間)に石狩川へ回帰したシロザケ親魚の鱗分析と成長バックカリキュレーションを行い、

シロザケの体成長と生残率に関する生活史パラメータと個体群動態の長期的な変動を分析し、それらの変動メカニズムに關与する種々の環境要因指数との關係をパス・モデルを用いて解析した。北海道系シロザケの生残率は降海時と最初の海洋越冬期の2つのクリティカル死亡期によく対応しており、シロザケは降海時の体サイズが大型であり、オホーツク海での成長がよく大型で最初の海洋越冬期をむかえるほど生残率が高いことが知られた。パス・モデルの解析結果、北海道系シロザケの沿岸離脱後の生残率は、オホーツク海での成長量(G1)に直接依存しており、G1と直接的な因果關係をもつパラメータはオホーツク海における夏-秋季の表層水温(SST_o)であった。また SST_oに直接影響を及ぼすパスは地球表層気温の偏差(SAT)であり、これまで有力と考えられていた気候変動指数(e.g., ALPI, PDO, AO, SI, OH)とは因果關係が認められなかった。これらのことは、1980年代後半以降、地球の温暖化(SAT)が直接 SST_oに影響を及ぼし、その結果が北海道系シロザケのオホーツク海での成長増加をもたらし、最初の海洋での越冬期における死亡率の軽減に寄与し、結果的に生残率(SR)を高め、個体群サイズ(PS)を増大させたと考えられる。またパス・モデルは、3年目のベーリング海における成長(G3)の減少が水温環境(SST_B)や餌環境(ZP)と關係せず、PSと直接的な因果關係が認められること、G3は回帰親魚の大きさ(FL)に直接影響することを示した。このことは、北海道系シロザケのベーリング海での成長減少と回帰親魚の小型化がベーリング海における海洋環境ではなく、個体群の密度依存効果に起因することを示す。

最終章「GENERAL DISCUSSION」では、以上の結果からシロザケの生活史と個体群動態に影響を及ぼす要因を温暖化、SSTや環境収容力などの外発的要因と、密度依存効果などの内発的要因に分け解析した。すなわち、シロザケの生活史と個体群動態は、地球の気候変動に伴う海洋環境の変化に影響されるが、(1)特に温暖化が直接オホーツク海の SST に作用し、G1を促進し、それが結果的に SR を高めていること、(2)SRの上昇が PS を増大させ、ベーリング海の環境収容力の中で密度依存効果をもたらしていること、(3)その密度依存効果は、個体群レベルでは顕著であるが、メタ個体群レベルおよび種レベルでは著しくないと結論づけられた。

本研究は、これまでのような個体群レベルや種レベルの水産資源管理に限界があること、複雑でダイナミックな不確実性の高い生態系をモニターしつつ持続可能な生態学的資源管理に取り組むことの重要性を示唆しており、地球温暖化時代に次世代の水産資源を確実にするために役立つものと評価した。

よって審査員一同は申請者が博士(水産科学)の学位を授与される資格のあるものと判定した。