

学 位 論 文 題 名

海洋生活期におけるサケ *Oncorhynchus keta* の
摂餌生態の季節変化に関する研究

学位論文内容の要旨

サケ (*Oncorhynchus keta*) は北太平洋・オホーツク海・ベーリング海に分布し、海洋生活期に大きく成長して母川に回帰する遡河性回遊魚である。本種の資源変動、回帰個体の小型化および高齢化には、いずれも海洋生活期での成長が影響していると考えられている。海洋生活期における成長には、サケが回遊系路上にてどのような餌生物をどれだけ捕食しているかが大きく影響すると考えられるが、これまでサケの海洋生活期を通した季節的な摂餌生態を包括的に検討した研究は行われていない。

日本に母川を持つサケの回遊経路は、近年の遺伝学的手法を用いた研究により解明が進んでいる。それによると、日本系サケは降海後、沿岸に滞留した後にオホーツク海へ移動し、最初の越冬期は西部北太平洋に回遊するとされている。その後、夏季・秋季にはベーリング海へ索餌回遊、冬季には東部北太平洋で越冬すると考えられている。本研究では、これらの回遊経路に沿って本種の胃内容物を洋上調査にて採集し、胃内容物分析により各季節・海域の食性を精査した。さらに、摂餌により得られるエネルギーの成長への転換効率と消化速度を飼育実験により明らかにし、本種の各季節・海域における摂餌量を定量的に評価した。また、摂餌量の季節変化が本種の成長に与える影響を検討するため、定量化された摂餌量と成長量との関係を検討した。

【材料及び方法】

1. 野外調査

日本系サケの海洋生活期における食性を明らかにするため、2002 年秋季のオホーツク海、2002-2003 年夏季・秋季のベーリング海、および 1992・2006 年冬季の西部・東部北太平洋において、表層トロールにより採集したサケの胃内容物を分析した。胃内容物は可

能な限り種まで査定し、各海域・季節・体長群で乾燥重量組成を比較した。なお、ベーリング海については、偶数年と奇数年での比較も行なった。また、摂餌強度の指標として胃内容物重量指数 (SCI) を、魚体特性の情報として肥満度 (CF) の比較も併せて行なった。

2. 飼育実験

サケの摂餌量の定量化に資するパラメータを得るため、海水飼育したサケを用いて餌料転換効率と消化管内容物排出速度を複数の水温環境下にて調べた。飼育実験の餌として、ツノナシオキアミを用いた。餌料転換効率については、小型個体と大型個体による差異も検討した。

3. 数理モデル化

野外調査と飼育実験の結果に基づき、各海域・季節・体調群での摂餌量を定量化するための数理モデルを構築した。一般化線形モデルに基づき、算出した各海域・季節等での胃内容物重量指数の標準化した平均値、胃内容物の単位重量あたりのカロリー価、魚体のカロリー価を入力情報として、餌料転換効率もしくは瞬間消失係数を用いた摂餌量の定量化モデルを試作した。これを、既往の季節的な魚体サイズの統計値にあてはめて、モデルの妥当性の検討および補正を行なった。構築したモデルから摂餌量を推定し、さらに生体エネルギーモデルを用いて潜在的な成長量を算出した。

【結果と考察】

1. 胃内容物分析結果

サケの海洋生活期における食性は、季節・海域で大きく変化した。すなわち、秋季のオホーツク海および夏季のベーリング海では、動物プランクトンを主体とした餌生物が利用されていた。一方、秋季のベーリング海および冬季の北太平洋では、主に魚類を捕食する傾向が認められた。また、同一海域・季節においても、体長群により胃内容物組成の傾向は異なり、動物プランクトンについては、小型のサケほど *Neocalanus* 属カイアシ類・*Themisto* 属端脚類、大型のサケほど *Thysanoessa* 属オキアミが多い傾向にあった。魚類については、主にハダカイワシ科魚類 (特にコヒレハダカ) が捕食される傾向にあったが、秋季のベーリング海では小型のサケでスケトウダラ稚魚、大型のサケでキタノホッケ未成魚の捕食が見られた。

2. 飼育実験により得られた生体パラメータ

体重増加量に対する餌要求量を示す餌料転換効率には、飼育水温と飼育魚の魚体サイズによる差異がみられた。すなわち、飼育水温が高いほど転換効率が良いこと、および小型個体のほうが大型個体よりも転換効率が良い傾向が明らかとなった。このことは、サケが摂餌により得たエネルギーを成長に使用する効率には、環境水温と魚体サイズがサケの代謝に影響し、摂餌によって得られたエネルギーを成長に使用する効率に差異をもたらしたと考えられた。消化管内容物の排出速度についても、飼育水温による差異が観察された。すなわち、胃内容物が飽食状態から半減するのは水温 7℃で 16 時間後、水温 10℃で 10.1 時間後、水温 13℃で 6.6 時間後であり、水温が高いほど消化速度が速いことが明らかとなった。胃内容物の瞬間消失係数と環境水温の関係は、指数関数モデルで表現された。

3. 摂餌量および潜在的成長量の推定

胃内容物分析結果と飼育実験から得たパラメータを用いて、摂餌量推定モデルを構築した。餌料転換効率に基づいた摂餌量推定モデルでは、非現実的に過大な日間餌要求量が算出されたため、摂餌量の定量化への使用は行なわなかった。過大推定の原因は、餌料転換効率のパラメータに含まれるバイアスによるものと考えられた。消化管内容物排出速度に基づいた摂餌量推定モデルでは、推定された日間摂餌量を生体エネルギーモデルに組み入れ、潜在成長量の推定も行った。モデルにより推定された潜在的成長量は、既往の統計値に基づいて算出された観察成長量に対して低い値を示したが、その傾向には一貫した線形関係が認められた。そのため、モデル式の中に補正項を追加することで、摂餌量・成長量の推定に供した。推定された摂餌量・潜在成長量として、冬季の北太平洋では、他の季節・海域と比べて極めて何が少ない値が示された。冬季は摂餌量の低下のため、摂餌により得られるエネルギーは魚体を維持する代謝量程度に過ぎず、魚体の成長に配分できる量は少ないと考えられた。一方、秋季のオホーツク海、夏季・秋季のベーリング海では、冬季の北太平洋と比べて高い日間摂餌量・潜在成長率を示した。ベーリング海では、偶数年と比べて奇数年での摂餌量・潜在成長率が小さい結果となった。この奇数年における成長の低下の度合いは、夏季よりも秋季で大きいことが明らかとなった。サケが夏季から秋季にかけて餌生物を動物プランクトンから魚類へ大きく変化させることを考慮すると、これらの結果は、動物プランクトンよりも魚類マイクロネクトンの利用において、サケとカラフトマスの種間の密度効果による影響を受けやすい可能性が示唆された。

【総合考察】

本研究で得られた知見を中心に、サケの海洋生活期を通した摂餌生態を概観すると、その食性は、環境中に分布する餌生物の利用可能性を反映した季節変化を示すことが明らかにできた。すなわち、北太平洋・オホーツク海・ベーリング海では、一次生産の季節変化に応答した動物プランクトンの豊度の季節的な増減を反映して、サケは春季～夏季に動物プランクトンを中心とした食性を示す。しかし、秋季～冬季には、サケが分布する表層域での動物プランクトン豊度が減少すると、ハダカイワシ科魚類等の魚類マイクロネクトンへ食性を変化させると考えられた。この主要餌生物の変化が起きる夏季～秋季のベーリング海では、偶数年・奇数年での差異はみられるものの、越冬期の北太平洋と比べるとサケの摂餌による推定エネルギー摂取量が非常に多く、夏季・秋季の双方において高い成長をすると考えられた。このことは、サケの高い成長が、外洋域の生態系の餌生物の季節変化に非常に柔軟に対応していることを示唆している。このような餌環境の変化に柔軟な食性は、サケに特定の餌生物に依存しない成長戦略をとることを可能にしていると考えられた。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 桜 井 泰 憲

副 査 教 授 埴 山 雅 秀

副 査 准教授 綿 貫 豊

学 位 論 文 題 名

海洋生活期におけるサケ *Oncorhynchus keta* の 摂餌生態の季節変化に関する研究

【目的】

サケ (*Oncorhynchus keta*) は北太平洋・オホーツク海・ベーリング海に分布し、海洋生活期に大きく成長して母川に回帰する遡河性回遊魚である。本種の資源変動、回帰個体の小型化および高齢化には、いずれも海洋生活期での成長が影響していると考えられている。海洋生活期における成長には、サケが回遊系路上にてどのような餌生物をどれだけ捕食しているかが大きく影響すると考えられるが、これまでサケの海洋生活期を通した季節的な摂餌生態を包括的に検討した研究は行われていない。

日本に母川を持つサケの回遊経路は、近年の遺伝学的手法を用いた研究により解明が進んでいる。それによると、日本系サケは降海後、沿岸に滞留した後にオホーツク海へ移動し、最初の越冬期は西部北太平洋に回遊するとされている。その後、夏季・秋季にはベーリング海へ索餌回遊、冬季には東部北太平洋で越冬すると考えられている。本研究では、これらの回遊経路に沿って本種の胃内容物を洋上調査にて採集し、胃内容物分析により各季節・海域の食性を精査した。さらに、摂餌により得られるエネルギーの成長への転換効率と消化速度を飼育実験により明らかにし、本種の各季節・海域における摂餌量を定量的に評価した。また、摂餌量の季節変化が本種の成長に与える影響を検討するため、定量化された摂餌量と成長量との関係を検討した。

【材料及び方法】

日本系サケの各季節・海域での食性は、2002 年秋季のオホーツク海、2002-2003 年夏季・秋季のベーリング海、および 1992・2006 年冬季の西部・東部北太平洋において、表層トロールにより採集したサケの胃内容物分析によって明らかにした。胃内容物分析により得られた結果から日間摂餌量・成長量を推定するための数理モデルを構築した。数理モデルに

使用する餌量転換効率および胃内容物排出速度を推定するため、複数の水温環境下にて飼育実験を行った。

【結果と考察】

胃内容物分析の結果、サケは秋季オホーツク海・夏季ベーリング海では、主に動物プランクトンを捕食するが、秋季ベーリング海・冬季北太平洋では、魚類へ餌生物をシフトさせることが明らかとなった。また、同一海域・季節においても、体長群により胃内容物組成の傾向は異なり、動物プランクトンについては、小型のサケほど*Neocalanus*属カイアシ類・*Themisto*属端脚類、大型のサケほど*Thysanoessa*属オキアミが多い傾向にあった。魚類については、主にハダカイワシ科魚類（特にコヒレハダカ）が捕食される傾向にあったが、秋季のベーリング海では小型のサケでスケトウダラ稚魚、大型のサケでキタノホッケ未成魚の捕食が見られた。これらの季節・魚体サイズでの食性の相違は環境中の餌生物の季節的なバイオマスの変化と、サケの成長に伴う利用可能な餌サイズの拡大を反映したものと考えられた。

飼育実験により、サケの体重増加量に対する餌要求量を示す餌料転換効率、および消化管内容物の排出速度に対する飼育水温の影響を検討した。飼育水温が高いほど餌量転換効率が高く、胃内容物排出速度が速いことが明らかになった。本研究では、これらの餌料転換効率、もしくは消化管内容物のパラメータに基づき、摂餌量の定量化のための数理モデルを試作した。餌料転換効率に基づいた摂餌量推定モデルでは、非現実的に過大な日間餌要求量が算出され、摂餌量の定量推定へは使用しがたいと判断された。過大推定の原因は、餌料転換効率のパラメータに含まれるバイアスによるものと考えられた。消化管内容物排出速度に基づいた摂餌量推定モデルでは、推定された日間摂餌量を生体エネルギーモデルに組み入れ、潜在成長量の推定も行った。モデルにより推定された潜在的成長量は、既往の統計値に基づいて算出された観察成長量に対して低い値を示したが、その傾向には一貫した線形関係が認められた。そのため、モデル式の中に補正項を追加することで、摂餌量・成長量の推定に供し得ると判断した。

補正項を含んだ摂餌量・成長量推定モデルの推算結果より、秋季オホーツク海、夏季・秋季ベーリング海では日間摂餌量と成長量が大きいことが考えられた。一方、冬季北太平洋では摂餌量が小さく、魚体維持に必要なエネルギーを除くとほとんど成長が見込めないと考えられた。ベーリング海では、主要餌生物が動物プランクトンである夏季と、魚類である秋季の双方にて高い成長率が推定された。このことは、サケが、外洋域の生態系の餌生物の季節変化に非常に柔軟に対応して、高い成長を維持していることを示唆する。なお、同海域では、偶数年と比べて奇数年で摂餌量・成長量が低く推定された。この奇数年における成長の低下の度合いは夏季よりも秋季で大きく、カラフトマス豊度の隔年変動によるサケの摂餌生態への影響が、季節により異なる可能性が示唆された。

以上のように，本研究ではサケの食性の季節変化を明らかにし，その海洋生活期を通じた成長への影響を，初めて定量的に解明した。これはサケの海洋生活期を通じた摂餌生態の把握に大きく寄与するものと評価される。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。