

耳石安定同位体比によるサケ稚魚の回遊履歴の復元

所属 東京大学大気海洋研究所博士課程 氏名 勾 玉暁

【要旨】

サケ (*Oncorhynchus keta*) は北日本の重要な水産資源であるが、2010 年以降、親魚の回帰数の低迷が続いている (図-1)。その要因として、降海後 1 年目の海洋生活期における大量減耗が挙げられているが、初期回遊中の経路すらわかっていないため、減耗の具体的なプロセスは十分に理解されていない。電子標識などの追跡手法は、物理的制約が大きく稚魚に対しては適していない。

そこで本研究では、耳石酸素・炭素安定同位体比をサケ稚魚の環境水温・代謝状態の無負荷トレーサーとして利用し、西太平洋側沿岸起源の本種稚魚の経験水温と代謝履歴を復元した。

【本文】

背景 日本産サケの回遊時期や、各時期に利用する生息海域は、断片的にはあるものの北太平洋における漁獲調査によって、推定されてきた (浦和, 2000; Urawa et al., 2018, 図-2)。河川でふ化したサケ稚魚は、直ちに降海する。降海したサケ稚魚は、沿岸で成長した後、遊泳能力が発達し、海水水温が約 13°C に達すると沖合に移動するとされる (Iwate, 1995; Saito and Nagasawa, 2009; Kaeriyama, 2023)。離岸した個体は北上回遊を開始し、夏季にはオホーツク海に分布し、秋以降は北西太平洋で越冬することが報告されている (Ishida et al., 1999; Ueno et al., 1999)。しかし、日本沿岸におけるサケの自然分布範囲は広いため、異なる集団間の初期回遊経路や回遊戦略の違いについて、詳細に調べられた例は少ない。さらに、冬の北西太平洋の厳しい天候により、一年目の越冬期に関する知見はかなり限られている。従来の乗船調査では断片的な情報しか得られず、標識放流は物理的制約により困難であることから、新たな追跡手法の開発が求められてきた。

近年、耳石の酸素 ($\delta^{18}\text{O}$) と炭素 ($\delta^{13}\text{C}$) 安定同位体比が、魚類の経験水温および代謝速度の指標となることが示されており (坂本, 2021; Chung et al., 2019)、耳石の日周輪と照らし合わせ分析することで、回遊・代謝履歴を個体レベルで把握できるようになりつつある。そこで、本研究では、サケ稚魚で耳石 $\delta^{18}\text{O}$ ・ $\delta^{13}\text{C}$ と実測した水温・代謝速度照らし合わせることで妥当性を検証し、稚魚期の経験環境および代謝履歴を復元することを目的とした。

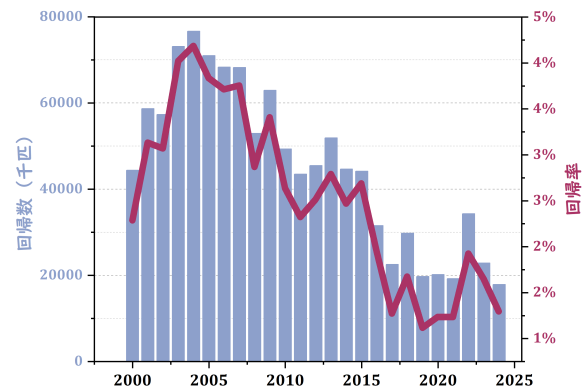


図-1. 日本沿岸へサケ回帰数 (青棒) および回帰率 (赤線) の結果 (北水研より)。

材料方法 酸素および炭素同位体が耳石まで沈着する過程は、種や成長段階によって異なるため、本研究では、まずそれぞれの関係を検証した上で、野外で採集した個体への応用を試みた（図-2）。

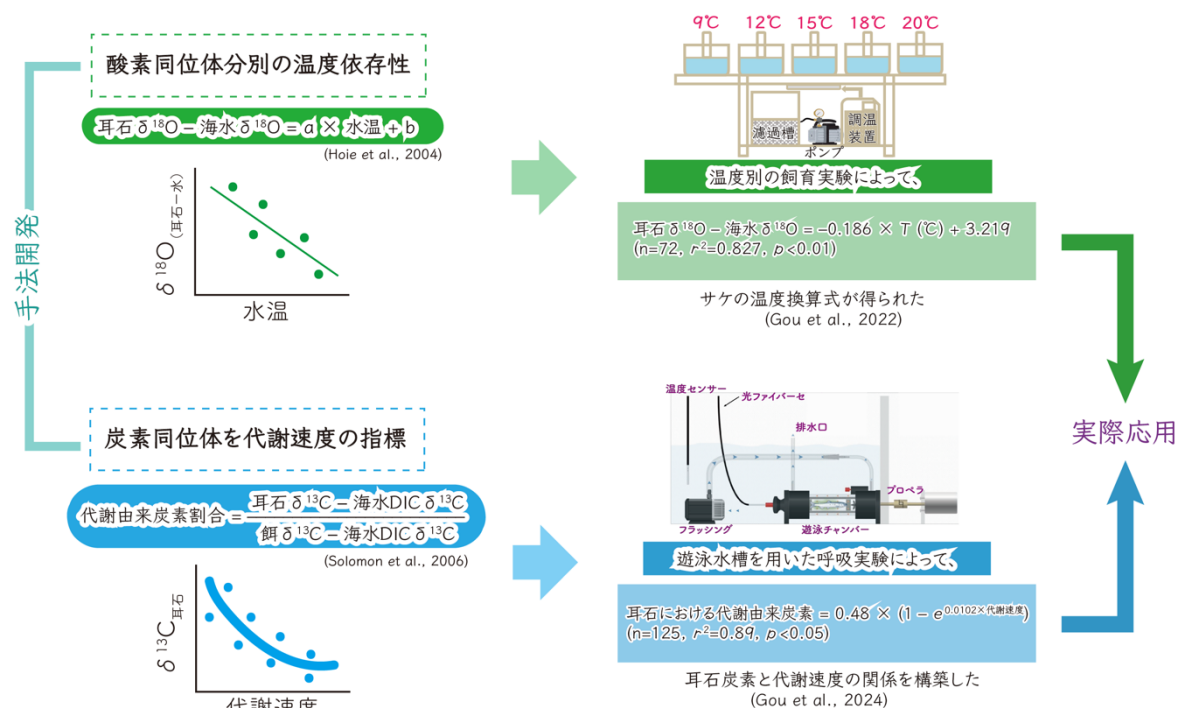


図-2. サケ稚魚における耳石安定同位体トレーサの確立を示すフローチャート. 緑色のパネルは酸素同位体 ($\delta^{18}\text{O}$) 分別の温度依存性の説明、水色のパネルが耳石炭素同位体 ($\delta^{13}\text{C}$) を代謝速度指標とする検証を示している。

耳石酸素同位体比と水温との関係は（図-2 の緑色パネル）には、岩手県水産技術センターから入手した 340 個体のサケ稚魚（熊野川採卵場にて生産）を、5 つの水温区（9, 12, 15, 18, 20 $^{\circ}\text{C}$ ）で 90 日間の海水飼育することにより調べた。飼育中は週 1 回の頻度で飼育水を採取し、水の $\delta^{18}\text{O}$ 値を分析した。飼育後、稚魚から耳石を摘出し、エポキシ樹脂に包埋・研磨して、飼育期間中に形成した耳石部分をマイクロドリリングにより切削し、 $\delta^{18}\text{O}$ 値を測定した。得られた耳石と飼育水の $\delta^{18}\text{O}$ 値の差を同位体分別として計算し、水温との関係を線形回帰分析で評価した。

耳石 $\delta^{13}\text{C}$ による代謝速度を推定する手法を確立するために、遊泳トンネルを用いて稚魚の代謝速度を計測し、耳石 $\delta^{13}\text{C}$ 値を調べた（図-2 の水色パネル）。また、水中の溶存無機炭素と飼育中の人工餌の $\delta^{13}\text{C}$ 値を測定し、耳石の $\delta^{13}\text{C}$ と比較することで、耳石における代謝由来炭素の割合 (C_{resp}) を計算した。 C_{resp} と計測した代謝速度を、指数関数モデルにより当てはめ、サケ稚魚の C_{resp} と代謝速度の関係式を求めた。

これらの手法を野外で採集された海洋年齢 1 歳魚の耳石標本に適用し、経験水温・代謝履歴を個体レベルで復元した。分析には 2020 年および 2021 年 7 月下旬にベーリング海で漁獲された西太平洋沿岸に生まれた 9 個体を用いた。耳石は前処理後、耳石輪紋解析ソフトを用いて日齢査定を行い、漁獲日から逆算することで回遊期間中の日付を推定した。また、耳石径と体長の関係によって、成長履歴を推定した (Honda et al., 2017)。

耳石マイクロドリリングにより、約 30 日の解像度で耳石を 10 層程度に分けて切削し、 $\delta^{18}\text{O}$ および $\delta^{13}\text{C}$ を分析した。得られた耳石 $\delta^{18}\text{O}$ 値を、耳石 $\delta^{18}\text{O}$ 分別の温度依存性（式-1）および既知の海水 $\delta^{18}\text{O}$ —塩分関係（式-2）に代入することで、経験水温を推定した（式-3）。

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{otolith}} - \delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}} = a \times T + b \quad (\text{式-1})$$

$$\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}} = A \times \text{Sal} + B \quad (\text{式-2})$$

$$T = \frac{\delta^{18}\text{O}_{\text{otolith}} - (A \times \text{Sal} + B)}{a} - b \quad (\text{式-3})$$

$\delta^{18}\text{O}_{\text{otolith}}$ と $\delta^{18}\text{O}_{\text{seawater}}$ はそれぞれ耳石と海水の $\delta^{18}\text{O}$ 比值、 T と Sal が海水水温および塩分、 a, b, A, B が定数を表している。各耳石レイヤーの形成期間に対応する海水水温と塩分は、JCOPE2M 再解析モデルから抽出した。

同じ個体から得られた耳石 $\delta^{13}\text{C}$ 値と確立された代謝速度の推定手法を用いて、野外のサケ稚魚の代謝履歴を推定した（式-4）。

$$MR = \frac{1}{k} \times \ln \left(1 - \frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{otolith}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}}{C \times (\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}} - A)} \right) \quad (\text{式-4})$$

その中、 MR は代謝速度、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{otolith}}$ 、 $\delta^{13}\text{C}_{\text{muscle}}$ と $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ はそれぞれ耳石、筋肉と水中溶存無機炭素の $\delta^{13}\text{C}$ の比值を表している。 k 、 C と A は定数であり、それぞれ減衰係数 (1.02×10^{-2})、 C_{resp} の上限値 (0.48) と餌—筋肉の炭素同位体濃縮係数 (2.02‰) を表している。北太平洋における表層海水溶存無機炭素の $\delta^{13}\text{C}$ 値が一定値として扱うとされる (Ge et al., 2022) ことにより、耳石 $\delta^{13}\text{C}$ を用いて代謝履歴を個体レベルで求めた。

結果

1. 経験水温履歴の復元結果

確立した手法を用いて、サケ稚魚が初期回遊中に経験した水温を推定した。その結果、経験水温の範囲は 3.20–15.56°C であるとわかった。図-3 は、全ての個体の各回遊時期における経験水温を示した箱ひげ図である。離岸後の回遊時期から経験水温は上昇し、10 月から 11 月にかけて、経験水温がおよそ 14°C に達してから、翌年の 2 月にかけて徐々に低下していった。2 月から 5 月にかけて経験水温は再び上昇し、その後、ベーリング海で漁獲される時点まで低下する傾向が認められた。冬の経験水温（深青色ボックス）はばらつきが大きく、翌年の 2 月から 5 月にばらつきが小さくなっていった。

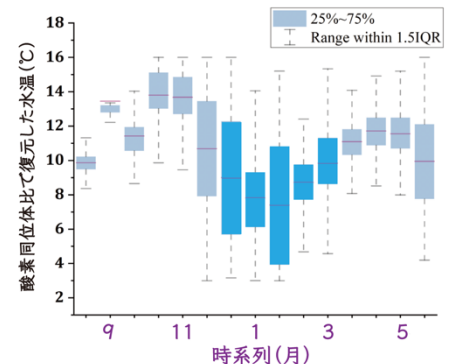


図-3. 時系列に沿った各回遊時期の平均経験水温の結果を示す箱ひげ図である。箱は四分位範囲 (IQR) の 1.5 倍の範囲で、真ん中の線は中央値を表している。深青色の箱は、冬の経験水温を示している。

2. 代謝履歴の復元結果

耳石 $\delta^{13}\text{C}$ によりサケ稚魚の初期回遊中の代謝速度履歴を推定し、耳石径により推定した相対成長速度 (specific growth rate) と比較した。図-4 は越冬前と越冬期での代謝速度と相対成長速度の散布図を示している。復元した代謝速度と水温に正の相関が確認できた ($r^2=0.59$)。そして越冬前には、代謝速度と相対成長速度の間に正の相関が見られ、高水温を経験した個体がより高い代謝速度と高い相対成長速度を示した。これに対して、越冬期には、負の相関が見られ、高水温を経験した個体は、代謝速度が高い一方、相対成長速度が低下する傾向を示した。

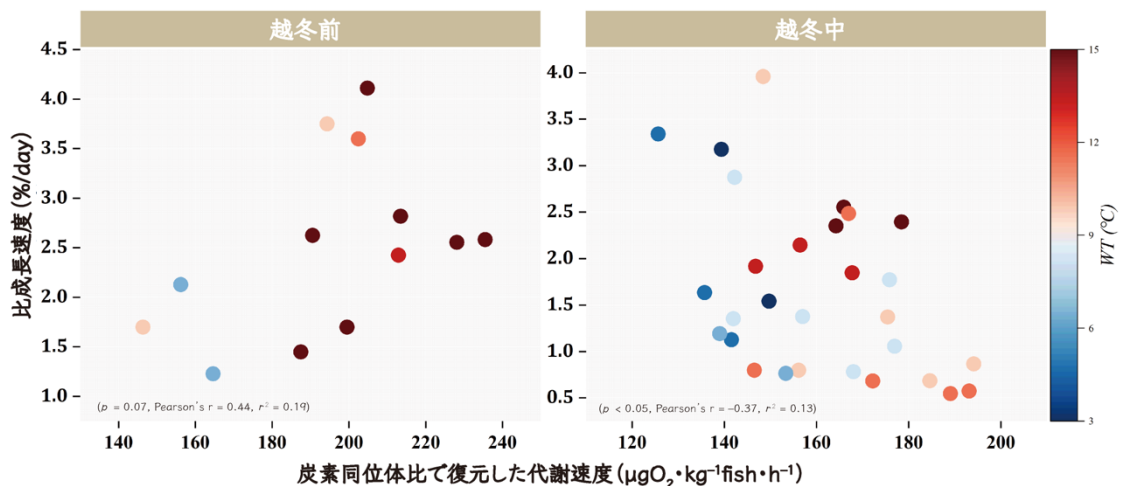


図-4. 越冬前と越冬中における復元した代謝速度と比成長速度の関係を示す図である。色合い（青から赤）は経験水温（低から高）を示している。

考察 耳石炭素同位体比によって復元した経験水温は、推定生息地における表層海水温の変動トレンド (Kitada et al., 2023) と概ね一致していた。一方、冬の経験水温は、これまで認められている 4–8°C より (Ueno et al., 1997; Nagasawa et al., 2000) 約 2°C 高かった。冬の経験水温のばらつきは他の時期と比較して広がったことから、この違いは同じ時期でもサケ稚魚が異なる海域を利用していたことに由来すると考えられる (図-3)。また、春の経験水温はばらつきが小さかったことから、春には類似した海域を利用していた可能性が示唆される。ただ、春の経験水温は先行研究と比べてより広い範囲を示していたので (Morita et al., 2010)、これまでの想定 (42–45° N) よりも南側の海域を利用すると予想される。

耳石炭素同位体比によって復元した代謝履歴の結果から、越冬前と越冬中で代謝速度—成長速度のパターンが異なっていた。一般的に、代謝速度の高い個体は摂餌量も多くなると考えられる。夏季では餌環境が良いため、高い代謝速度の個体はより多くの餌を摂取することができ、その結果として、代謝が高だけでなく成長も速くなったと考えられる。一方、冬期には利用できる餌資源が限られるため、代謝速度が高くなってしまうと、体躯維持に費やすエネルギーの割合が増加すると考えられるため、成長が遅くなると考えられる。つまり、逆説的に、サケ稚魚は冬前後で経験した餌環境が異なっていたことが示唆される。

参考文献 浦和 (2000). さけ・ます資源管理センターニュース; 坂本 (2021). 日本水産学会誌; Chung et al. (2019). *Communication Biology*; Ge et al. (2022). *Frontiers in Marine Science*; Gou et al. (2022). *Frontiers in Marine Science*; Gou et al. (2025). *Fisheries Research*; Honda et al. (2017). *Fisheries Science*; Ishida et al. (1999). *Salmon Report Series*; Iwata (1995). *Aquaculture*; Kaeriyama (2023). *Fisheries Oceanography*; Kitada et al. (2023). *bioRxiv*; Morita et al. (2010). *Journal of Fish Biology*; Nagasawa (2000). *NPAFC Bulletin*; Salo & Nagasawa (2009). *Fisheries Research*; Ueno et al. (1997). *Salmon Report Series*; Ueno et al. (1999). *Salmon Report Series*; Urawa et al. (2018). <Ocean Ecology of Chum Salmon>.