

博士論文

三陸に回帰するサケ親魚の行動生理に関する研究

阿部 貴晃

第 1 章 緒言	1
1-1 はじめに	1
1-2 サケの生活史と生物学的特性	1
1-3 これまでの三陸でのサケに関する知見	2
1-4 サケ科魚類の温度適応に関する研究	4
1-5 遡上生態における遊泳能力	6
1-6 本研究の目的と内容構成	8
第 2 章 2 河川のサケの遡上状況, 経験水温について	12
2-1 はじめに	12
2-2 方法	13
放流調査	13
テレメトリーシステムと追跡方法	15
水温情報の取得	15
サケの捕獲情報収集	16
2-3 結果	16
北上川のサケの放流調査	16
甲子川のサケの放流調査	17
2-4 考察	18
2 河川のサケの産卵状況について	19
2 河川のサケの遡上場所について	20
2 河川のサケが遡上に要する時間について	21
2 河川のサケの経験水温について	22
2-5 本章のまとめ	23
第 3 章 三陸のサケの適水温範囲について	43
3-1 はじめに	43

3-2 材料と方法	44
供試魚の確保, 形態計測	44
水温情報の取得	45
遊泳実験による酸素消費速度の計測	45
臨界水温 (CT_{max}) の計測	47
データ解析	47
3-3 結果	48
休止代謝速度 (RMR) と最大酸素消費速度 (MMR)	48
CT_{max} について	49
AAS の温度パフォーマンス曲線について	49
T_{optAAS} を中心としたときの代謝速度の温度パフォーマンス曲線について	49
相対心室重量	50
3-4 考察	50
本実験で用いたサケの由来について	50
AAS と回遊環境の水温	51
代謝速度の温度パフォーマンスの差異を鑄造した生理的基盤	53
サケの温度順応様式と河川遡上時の経験水温が T_{optAAS} を下回ることの適応的意義	55
3-5 本章のまとめ	56

第 4 章 温度パフォーマンスと 流速環境に応じたサケの遡上行動の関係	66
4-1 はじめに	66
4-2 材料と方法	68
遊泳モデルの構築	68
遊泳モデルの各式のパラメータの導出, 計算結果の推定	71
行動データの解析	73
河川流速の測定と流速断面図の再現	74
4-3 結果	75

遊泳モデルについて	75
水温と流速条件を変えたときの U_{opt} と COT_{min} について	75
河川流速について	76
遊泳行動	77
4-4 考察	77
温度パフォーマンスとの関連	77
遊泳モデルの推定値について	79
理論解と現実のサケの行動の差を生み出した要因	80
サケの遊泳行動について	81
沿岸河川後期群への移動モデルの適用について	82
4-5 本章のまとめ	82
第 5 章 総合考察	97
5-1 本研究の結果と特色	97
5-2 温度パフォーマンスと経験水温との関係	98
5-3 温度適応様式について他のサケ科魚類との比較	100
5-4 今後の課題	101
略語表	103
謝辞	105
引用文献	107

第 1 章 緒言

1-1 はじめに

サケ (*Oncorhynchus keta*) は秋鮭ともいわれ、日本人にとってはもっとも身近な魚種の一つである。多くのサケ科魚類が認知されている現代では、“サケ”を他種と区別するためにシロザケと呼ぶことがあるが、“サケ”は本種の標準和名である。サケは、少なくとも縄文時代には東日本で食料として利用されていたようである (山田, 2005)。サケは古来よりさまざまな文献に記されており、贈呈品としても利用されてきた (東北歴史博物館, 2003)。現代においても、北日本では新巻鮭を歳暮や正月の贈答品とする地域がみられる (東北歴史博物館, 2003)。加えて絵画などのモチーフとしても新巻鮭は使われるなど、単なる食料としてだけではなく、文化的にもサケは日本人にとって根強い魚であるといえよう (東北歴史博物館, 2003)。

1-2 サケの生活史と生物学的特性

サケはサケ属 (*Oncorhynchus*) の中で、最も広い分布域をもっている (Salo, 1991)。サケの産卵場は北極域から分布し、日本はアジア側の分布の南限に近い。サケは河川残留型の生活史型をもたず、全ての個体が降海型となる (Salo, 1991)。日本系のサケは冬から初春にかけて河床の礫間でふ化し、卵黄吸収ののち浮上する。浮上した稚魚は、春先に尾叉長 4-6 cm にまで成長すると降海し、沿岸域に滞留しながら成長する。尾叉長 7-10 cm ほどに成長すると沿岸に沿って北上し、生まれた年の夏にオホーツク海へと移動する (帰山・秦, 2015; 斎藤ら, 2015)。オホーツク海で晩秋まで過ごしたのちに、北太平洋へと移動し、最初の越冬を行うとされる。越冬後は、夏季にベーリング海へと生活の場を移し、それ以降はアラスカ湾で冬から春を、夏から秋はベーリング海を行き来して過ごす。数年後の夏季にベーリング海で成熟したサケは 7-8 月にベーリング海を離れ、産卵のために日本へと回帰するとされている (Urawa et al., 2018)。個体によりサケの成熟年齢には 1-7 歳と開きはあるが、多くの個体は 3-4 歳で成熟する (斎藤ら, 2015)。

サケは秋サケと呼ばれるように日本でのサケの遡上は秋から始まる。しかし、日本でのサケの遡上は冬まで続き、秋サケだけではなく、冬サケと呼ばれる系群がみられる

(森田・大熊, 2015). この秋サケ, 冬サケと呼ばれる系群は日本サケの分布域に広くみられ, 一般的に前期群, 後期群と呼ばれる. ロシアやアラスカでの前期群, 後期群は夏サケ, 秋サケと呼ばれている (森田・大熊, 2015). 同じ河川であっても, 前期群と後期群が遡上する河川は多い. しかし, これらの2系群のサケは, 産卵場所が異なることが知られている. つまり, 前期群と後期群は, 同じ河川であっても時空間的に異なる生活史をもった系群であるといえる.

前期群と後期群では, 稚魚のふ化時期も異なることが報告されている. ただ, サケの稚魚の降海時期は2-5月と親魚の遡上時期(9-2月)よりも短い期間となる. これは前期群と後期群で産卵床の水温が異なり, 前期群の産卵床の温度は後期群の産卵床の温度と比較して低くゆっくりと発生が進むことに由来する. このような特性は, サケ稚魚にとって生残に適した時期が限られているからであると解釈されている (斎藤ら, 2015). 実際に, 稚魚の初期生残は, 河川 (Morita et al., 2015) や沿岸 (Wagawa et al., 2016) の水温や餌料環境の影響を強く受けているとされることから, 適切な時期に稚魚がふ化し, 回遊を開始することは, サケが集団を維持していく中で重要な課題といえるだろう. サケは初期生活と産卵回遊のごく限られた期間しか河川を利用しないものの, その生活史の中でサケ親魚が河川内で適切な時期と場所で産卵することは重要であると考えられる.

遡上時期や, 産卵場所選択を始めとし, 個体の発生・成長速度, 降海, 回遊のタイミングや成熟時期といった生活史に関連する形質は生活史形質と呼ばれ, 地域によってサケの生活史形質には多様性が認められる. この生活史形質の多様性は, サケが個々の河川環境に適応してきた結果であると考えられている (斎藤ら, 2015). そして, この多様性は多くのサケ科魚類が有する母川回帰性によって形づくられ, 維持されているとされる.

1-3 これまでの三陸でのサケに関する知見

本研究の主な調査地域は岩手県と宮城県であり, 一般的に三陸地方としてまとめられる. 三陸地方は, 「陸前」, 「陸中」, 「陸奥」の三国を総称した地域であり, 現在の宮城県, 岩手県, 青森県にあたる. 三陸海岸の沿岸部にはサケが遡上する小河川が多く

流れ、内陸部には東北最大である北上川が流れる。本州のサケの漁獲量の9割以上を三陸三県が占めており、特に岩手県は北海道に次いで2番目の漁獲量を誇る県である。古くからサケを利用してきた地域でもあり、縄文時代からサケの骨が出土することがある。ただ、岩手県以南でサケの骨が出土するのは縄文時代中期以降であることから、この時期に起こった寒冷化に伴って、サケは岩手県以南に進出したと考えられている(山田, 2005)。

現在の岩手県では、河川ごとに遡上盛期は異なるものの9月から2月までサケが遡上する。近年のマイクロサテライトDNAをもちいた集団解析から、岩手県のサケは大きく北上川水系に回帰する集団(北上川集団)と沿岸の小河川に回帰する集団に分かれ、後者の沿岸河川集団が前期集団(沿岸河川前期集団)と後期集団(沿岸河川後期集団)に分かれることが報告されている(Tsukagoshi et al., 2017)。

岩手県のサケ資源は11月下旬から1月上旬の冬季に来遊する後期群に偏重した資源構造をしており(宇部, 1992)、これは沿岸河川後期集団によって主に構成されているとされる(Tsukagoshi et al., 2017; 塚越・阿部, 2015)。一方で沿岸河川前期集団は、9月下旬から11月上旬の秋季に三陸沿岸河川を遡上する集団である(Tsukagoshi et al., 2017)。北海道からの卵の移植によって増産が図られた経緯をもっていることから(小川, 2010)、遺伝的距離も北海道集団に近い傾向がみられる(Tsukagoshi et al., 2017)。北上川集団は、9月下旬から11月上旬まで、北上川水系の支流へ遡上する集団で、主に前期群のみで構成されるとされる(Tsukagoshi et al., 2017)。これらのサケ3集団は、明確な集団構造を示し、時空間的にも離れた集団であることから、異なった生活史形質をもっていると考えられる。しかし、その生物学的特性については、沿岸河川後期集団に関するいくつかの研究がみつかるとは(Aoyama, 2017; 奥津, 1962)、十分に理解されていないのが現状である。特に、地球温暖化の影響を強く受けるのは分布の南限に近い岩手県のサケであると考えられるが、サケの適水温範囲といった温度特性については調べられていない。

三陸にサケが来遊する10月から1月にかけて、三陸沿岸域の水温は大きく変動する。10月の海面水温は20°Cを越えることがある一方で、1月は12°Cを下回る(Tanaka et al., 2000)。一般的にサケの致死水温は24°Cであることから(Schmidt-Nielsen, 1997)、秋季の海面水温はサケにとっては非常に高い水温であろう。水温の季節変動に伴って、

沿岸域におけるサケの遊泳行動も季節的な変化を示す (Tanaka et al., 2000). 9月下旬から11月上旬の秋季に来遊するサケは、鉛直移動を繰り返すことが報告されている (Kitagawa et al., 2016; Tanaka et al., 2000). この鉛直移動は、沿岸域の表層に分布する河川水を含んだ水塊を探索しつつ、表層の高水温を避け、体温を下げるための行動性体温調節であると解釈されている (Tanaka et al., 2000). 一方で、海水温が低下した11月下旬以降の冬季では、サケは秋季のサケのような鉛直移動はみられず、表層を遊泳して母川を探索する (Tanaka et al., 2000). 10月に三陸沿岸域を回遊するサケは、行動性体温調節によって経験水温を海面水温より低くすることができるものの、個体ごとの1日の平均経験水温は13–17°Cであり、海面水温12–15°Cの表層を回遊する冬季のサケと比較して高い水温を経験する (Tanaka et al., 2000). また、鉛直移動によってサケは水温環境を選択できると考えられているが、秋季に来遊するサケは産卵回遊において常に行動性体温調節を行えるわけではない. 秋季の日本では低気圧が頻発し、台風による鉛直混合作用によって水温躍層は崩壊することがあるからである (Kitagawa et al., 2016). そのような状況下ではサケは鉛直移動を試みるが、深い深度に低水温塊を見つけることはできず、経験水温は表層水温と同じになる (Kitagawa et al., 2016). その結果、低気圧通過後のサケの1日の平均経験水温は18–19°Cとなる (Kitagawa et al., 2016). 加えて、河川では水が常に流れているため、沿岸とは異なり水温躍層のような低水温塊は形成されにくいため、行動性体温調節による体温調節はできないと考えられる (Hynes, 1970).

以上のことから、秋季に来遊するサケと冬季に来遊するサケが経験する水温は大きく異なると考えられる. このような回遊環境の違いは、サケ科魚類において集団あるいは系群ごとに固有の温度適応を引き起こしうるものが、近年の研究より示されている (Eliason et al., 2011).

1-4 サケ科魚類の温度適応に関する研究

魚類は一部の例外的な種を除いて、体温が外部の熱源に依存する外温動物である. 哺乳類や鳥類のような内温動物は体内の熱産生による体温保持機構によって、自身の内的状態を一定に保つ戦略とる一方で、魚類を始めとした外温動物は外部の温度環境に対して、生理的、行動的に適応することで自身の内的状態を一定に保つ戦略をとる (Eliason

and Farrell, 2016; Willmer et al., 2005). 水温は代謝を介して魚の生理状態に大きな影響を与えるため、魚類の温度適応の研究では水温とエネルギー代謝、特に有酸素代謝との関係が古くから調べられてきた (Fry, 1947; Schmidt-Nielsen, 1997).

近年は、酸素消費速度の最大値である最大酸素消費速度 (Maximum (aerobic) metabolic rate, MMR) と生命維持に必要な最低限の酸素消費速度である休止代謝速度 (Resting metabolic rate, RMR) の差である (絶対) 有酸素代謝余地 (Absolute aerobic scope, AAS) が、魚類のある水温下でのパフォーマンス (温度パフォーマンス) の指標として注目されている。以前は活動余地 (scope for activity) という語が当てはめられていた (塚本, 2013)。ただ、活動時の代謝には、有酸素代謝だけでなく、無酸素代謝も動員されることがあるため (Ejbye-Ernst et al., 2016), AAS という語の方が適切であろう。AAS は、有酸素代謝から供給されるエネルギーの最大速度から生命維持にかかる代謝速度を差し引いたものであるから、遊泳や、餌の消化、成熟に費やすことができる有酸素代謝の容量と捉えることができる。実際に AAS と遊泳能力、あるいは AAS と餌の消化能力には正の相関があることが報告されている (Auer et al., 2015; Eliason and Farrell, 2016)。そのため、AAS が高値をしめす水温は適応的であろうと考えられている (Eliason and Farrell, 2016; Farrell, 2016)。

動物の体温とパフォーマンスの関係は、上に凸の曲線の関係になることが経験的に知られている (Fry, 1947)。これは温度パフォーマンス曲線 (thermal performance curve) と呼ばれ (Angilletta, 2009), AAS も温度パフォーマンス曲線に従う (Farrell, 2016)。極値を示す体温は至適温度 (optimal temperature, T_{opt}) と呼ばれ、AAS については AAS 至適水温 (optimal temperature for AAS, T_{optAAS}) とされる。また、AAS が高値を示す水温は適水温 (pejus temperature, T_{pejus}) とされ、その水温範囲は適水温範囲 (T_{pejus} range) と呼ばれる。温度上昇や低下により最終的に、パフォーマンスが 0 となる際の温度は臨界温度 (critical temperature, CT) とされる。この有酸素代謝からのエネルギー供給を基盤とした温度適応の考え方は Oxygen capacity limited thermal tolerance (OCLTT) 仮説として、Pörtner ら (2000) が提唱して以来、多くの魚類に適用されてきた (Sandblom et al., 2014)。中でも、サケ属魚類は多くの種で、AAS の温度パフォーマンスが測定され、種間、地域集団間の比較がされてきた (ギンザケ, *O. kisutsh*: Lee et al., 2003, Raby et al., 2016; ベニザ

ケ, *O. nekra*: Eliason et al., 2011, Eliason et al., 2013, Lee et al., 2003; カラフトマス, *O. gorbuscha*: Clark et al., 2011; ニジマス, *O. mykiss*: Chen et al., 2015).

特に代表的なのは Fraser 川水系のベニザケの地域集団間の比較研究であろう (Eliason et al., 2011). Fraser 川水系では, 支流ごとにベニザケの地域集団が形成されており, 集団間で遡上開始時期 (7-9 月) や産卵場への到達時期 (8-11 月), 遡上距離 (100-1100 km), 河川水温 (8-22°C) が大きく異なるとされる (Eliason et al., 2011). Fraser 川水系の地域集団間で AAS の温度パフォーマンス曲線を推定すると, 集団ごとに固有の温度パフォーマンス曲線をもつことが明らかとなった. 加えて, 推定された適水温範囲は, 遡上時に想定される経験水温の頻度分布と一致していたことから, ベニザケは AAS の温度パフォーマンスを最大化させることで, それぞれの水温環境に適応していると結論づけられた (Eliason et al., 2011).

AAS が温度パフォーマンスの指標として重要であるという主張もある一方で, AAS が魚の生息水温に一致しない例も報告されており, AAS の最大化は必ずしも生態的に重要ではないだろうという疑問も近年提示されている (Norin et al., 2014). サケ属魚類であるギンザケでも, 遡上時の河川水温の最頻値 (10°C) のときの AAS よりも, 最高水温時 (15°C) の AAS の方が高い値を示していたことから (Raby et al., 2016), 遡上時のサケ属魚類でも AAS の最大化が必ずしも重要ではないようである. 過去のカラフトマス (Clark et al., 2011) や, ベニザケの Harrison 集団 (Eliason et al., 2013) の研究例においても, 両者の T_{optAAS} と河川水温の最頻値とは一致していない. T_{optAAS} は最頻値よりも 2-6°C 高く, カラフトマスの T_{optAAS} はギンザケ同様に河川の最高水温に近い値だった. これらの結果は, AAS を最大化させる水温は必ずしも生態的に最適ではないことを暗に示すものであろう.

1-5 遡上生態における遊泳能力

サケが産卵のために川を上ることは一般的に「遡上」という言葉が当てはめられる。「遡」という字には, 流れをさかのぼる, という意味があり, サケを始めとした遡河回遊魚は河川の流れに逆らって移動する, という点において他の回遊魚と大きく異なる. 特に河川は環境によっては秒速 1 m を超える流れが存在し, サケはこれらの流れに打ち

克つために高い遊泳速度を発揮する能力が必要とされる。遡上するサケ属の魚は学術論文のなかでも *athletic species* という表現が使われることがある (Clark et al., 2013). これはサケ属の魚は, AAS や持続的な遊泳速度の最大値である臨界遊泳速度 (Critical swim speed, U_{crit}) が高いことに由来する. しかし, サケの遡上を考えた時に必要とされる遊泳能力とは単にパフォーマンスの最大値だけではないだろう.

サケを含んだ一回繁殖型のサケ科魚類は共通して産卵回遊時に餌をとらなくなるため, 体内に蓄積したエネルギーのみで遡上, 繁殖を完了させる必要がある. 故に, サケの産卵回遊においては, 遡上に費やすエネルギーを節約することも重要な課題であるとされ, 遡上にかかるコストが古くから注目されてきた (Hinch and Rand, 2000; Lee et al., 2003; Rand et al., 2006).

サケの遡上に要するコストを考える上で重要な概念として, 移動コスト (Cost of transport, *COT*) が挙げられる (Videler, 1993). 移動コストは単位距離あたりを移動するのに費やされるエネルギー量を指し, 古くから移動効率の指標として利用されてきた. 移動コストはある距離まで移動するのにかけた代謝コストと遊泳コストの和を, 移動速度で除することによって算出される. 移動コストと遊泳速度の関係は一般的に下に凸の曲線を描く. これは遊泳速度が遅すぎれば, 移動時間の増加に伴った代謝コストの増大が起こり, 遊泳速度が速すぎれば, 抵抗が増えることによる遊泳コストの増大が起こるためである (Fig. 1-2) (Videler, 1993). そのため, 移動コストを最小化する遊泳速度を理論的に推定することができ, この遊泳速度は最適遊泳速度 (Optimal swim speed, U_{opt}) とされる (Videler, 1993).

魚類の代謝コストは水温により上下するため, 移動コストは水温の影響を受ける (Claireaux et al., 2006; Hein and Keirsted, 2012). また, 移動速度は同じ遊泳速度 (対水速度) であっても, 流れの向きと速さによって変わるので, 移動コストは流れによる影響も受ける (Hinch and Rand, 2000). U_{opt} は水温の上昇や, 流速の増加にともなって上昇するとされるが, 従来の移動コストのモデルでは U_{opt} が U_{crit} を超える状況を説明できていないという問題があった. 現実の魚は U_{crit} を超えた時には疲労し, 休息を要するからである. つまり, これまでのモデルでは, U_{crit} という制限や, 回復に要する時間を組み込むことができていなかった.

近年、 U_{crit} による制限や休息时间といった概念を組み込んだ移動コストのモデルが示された (Martin et al., 2015). このモデルでは U_{crit} は有酸素代謝によって賄われるエネルギー供給速度の容量によって定まるとされており、つまりは AAS による制約を組み込んだモデルと換言できる. 実際に河川遡上するマスノスケにこのモデルを適用したところ、AAS による制約を与えたモデルによって推定された遡上速度は、制約を与えないモデルと比較して実際の遡上速度に近い値を示したことが報告されている (Martin et al., 2015).

1-6 本研究の目的と内容構成

外温動物の温度適応は外温動物研究における古くから続く中心的な課題のひとつである (Angilletta, 2009; Farrell, 2016; Fry, 1947; Pörtner et al., 2000). OCLTT による AAS という指標ができてから、多くの魚種で有酸素代謝を中心とした温度適応が議論されてきた. サケ属について多くの知見が集積されていく中で、サケについては、これらの研究が盛んな北米では水産学的価値がさほど高くなかったことから、あまり研究がされてこなかった (Eliason and Farrell, 2016). 分布の南限近くの三陸のサケが現在どのような生物学的特性をもっているのか、特に温度特性を持っているのかという問いは地球温暖化が魚類に与える影響が懸念されている現在において、まず第一に重要な問題であろう. また、AAS が魚類の生理機能と密接な関係であることは疑いようのない一方で、実際の動物の生態との関連については研究上の空白が多く残されている.

本研究では三陸地方でも特に早い遡上盛期を有する北上川水系のサケと岩手県のサケ資源の中心である沿岸河川後期集団に注目し、北上川と甲子川を調査河川として、三陸のサケの温度適応の実態を明らかにするとともに、AAS と生態がどのように結びついているのかを探索することを目的とした.

本論文は、本章を含めた全 5 章で構成した. 第 2 章では、バイオテレメトリー、バイオリギング手法を用いて北上川と甲子川のサケの遡上調査を行い、産卵場への遡上に要する時間、遡上中に経験する水温を明らかにした. 続く第 3 章では、遊泳実験により代謝計測を行い、2 河川のサケがどのような AAS の温度パフォーマンスを持っているのかを明らかにした. さらに第 4 章では、第 3 章で得られた温度パフォーマンスをもとに

AASによる制約を組み込んだ移動コストのモデルを作成し、コストという観点からAASの温度パフォーマンスが有する適応的意義を考察した。また、実際に河川を遡上するサケの遊泳行動と照らし合わせることで作成したモデルの妥当性と推定値について検討した。第5章では、本研究によって得られた結果と、これまでに報告されてきたサケ科魚類の温度適応に関する研究を含めて、三陸のサケの温度適応とその様式の適応的意義について横断的に議論した。

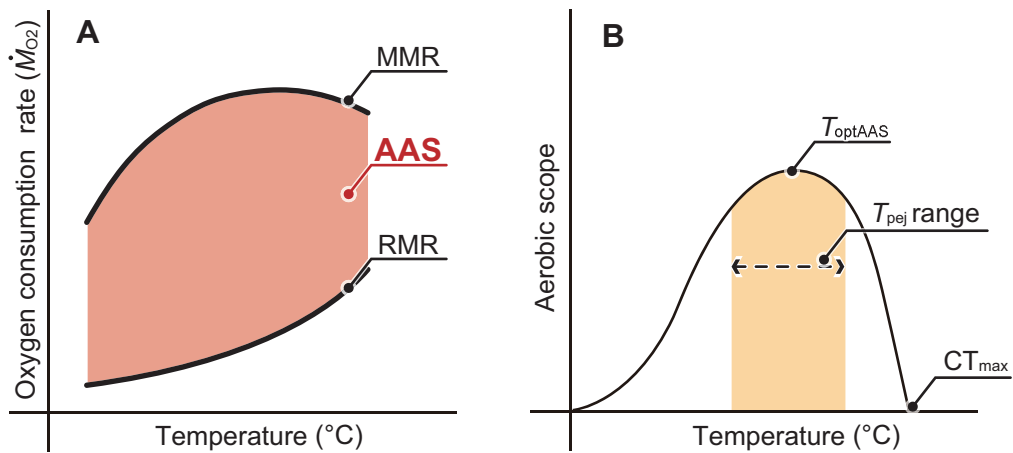


Figure 1-1. The effect of temperature on metabolic traits in fish.

(A) Resting metabolic rate (RMR) exponentially increases with temperature. Maximum (aerobic) metabolic rate (MMR) exponentially increase with temperature, but MMR reaches a plateau. Absolute aerobic scope (AAS) is the difference between RMR and MMR. (B) Thermal sensitivity of AAS is described by the thermal performance curve, where AAS increases with temperature up to a peak (which is defined as the optimum temperature of aerobic scope, T_{optAAS}), and declines thereafter. Sub-optimal temperatures are known as pejus temperatures (T_{pej}) and critical temperature maxima (CT_{max}) is the highest temperature at which AAS is zero.

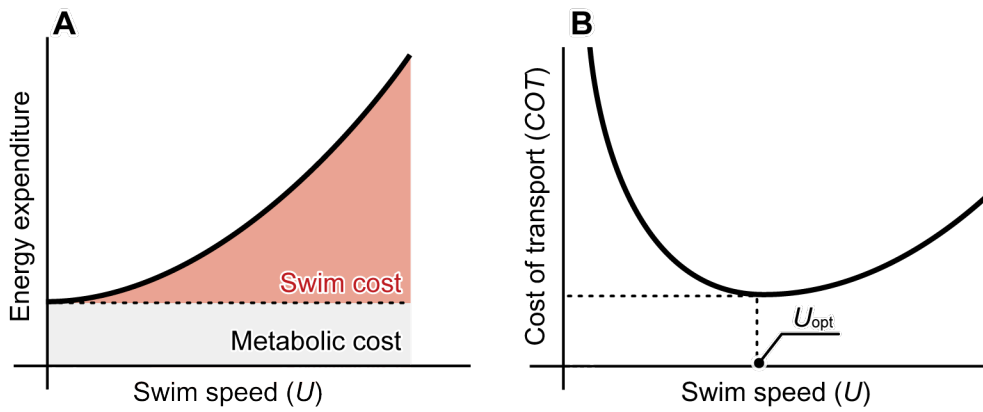


Figure 1-2. The relationship between swim speed and cost of transport (COT).

(A) Metabolic rate increase with swim speed (U). Metabolic rate during swimming can be explained by the component of metabolic cost and swim cost. (B) When plotted in relation to U , COT is a J-shaped function. COT reaches a minimum and thereafter increases with U . The U at the bottom of the COT curve is defined as optimal swim speed (U_{opt})

第2章 2 河川のサケの遡上状況、経験水温について

2-1 はじめに

サケは個々の地域や河川環境に合わせた生活史形質をもつとされる。日本国内においてもサケの遺伝的特性や、河川遡上時期の地域性は古くから関心がもたれ、調べられてきた(能勢, 1970; Okazaki, 1982; 斎藤ら, 2015)。資料解析によると、本州太平洋側のサケの遡上盛期は青森県から南下するに従って遅くなる傾向にあり、岩手県宮古市を流れる津軽石川がもっとも遅いとされる(斎藤ら, 2015)。津軽石川よりも南になると今度は逆に遡上盛期が早くなるということが報告されている(斎藤ら, 2015)。

岩手県のサケの漁獲情報まとめた岩手県のさけ・ますに関する資料によると、岩手県内では、現在 13 の支流で北上川水系のサケがふ化放流事業のために捕獲されている(Fig. 2-1)。支流によって漁期は異なるものの、おおむね 10 月上旬から河川捕獲が始まり 10 月の中旬から下旬にかけて盛期を迎え、11 月の中旬に終了する(Table 2-1, Fig. 2-2)。北上川水系のサケは、宮城県でも漁獲されており、旧北上川の分流地点を中心とした下流域で漁獲されている(Fig. 2-3)。岩手県内での漁期は 11 月中旬までなのに対して、宮城県では 11 月下旬から 12 月まで漁期が続くが(Table 2-1)、北上川水系内でみられる差異が単なる漁期の違いに由来するものかはわかっていない。甲子川水系では 11 月の下旬から 1 月の下旬までサケが捕獲され、他の後期集団主体の河川と同様に 12 月の中旬に遡上盛期を迎える(Fig. 2-2)。河川遡上期については資料解析によって一定の水準までは議論できるものの、サケが河口から産卵場までの遡上にどの程度の時間を要するのか、どこで産卵するかといった詳細スケールでの本種の生活史形質については、十分な知見が集積されていない。

これはふ化放流事業のひとつの成功によって、河川内でのサケの行動がさほど重要視されてこなかったことによる(有賀ら, 2009)。加えて、遡上するサケを追跡する有用な手段として、電波発信器を用いたバイオテレメトリー手法が挙げられるが、長期間、広範囲の調査になると調査員の負担が大きくなるという欠点があるため(有賀ら, 2009)、サケを直接的に追跡した遡上調査は国内においてサケの研究が最も盛んな北海道でも数件の研究例が知られるのみである(Akita et al., 2006; 有賀ら, 2009; Makiguchi et al.,

2007). また、これらの研究は河口に近い下流域の数 km 区間や (Makiguchi et al., 2007), 中流域からの放流調査であり (有賀ら, 2009), 下流域から産卵場までサケを直接追跡した研究はなく, 河口から標識放流し上流の採捕場で再捕獲した研究が知られる程度である (西野, 1958).

三陸沿岸の多くの河川は短く急勾配で, サケは河口近くの伏流水が湧き上がる川床礫で産卵するとされている (岩田, 1987; 奥津, 1962). 後期集団の遡上河川である大槌川でも産卵床は河口より 1-3 km の範囲に集中することが報告されている (Aoyama, 2017). しかし, 実際に他の沿岸河川後期集団にも共通する特性か否かは明らかではない. 北上川は東北地方では最大, 最長の河川であり, 日本の河川としては勾配が緩い (国土交通省東北地方整備局, 2012). 北上川水系のサケの産卵生態については上流域の支流である中津川についてのみ調べられている (渡辺ら, 2017). 中津川のサケは, 9 月の下旬から 11 月の月上旬まで自然産卵が観察され, 伏流水が湧昇する河床で産卵するとされている (渡辺ら, 2017).

河川には海洋における水温躍層のような鉛直的な水温勾配は形成されないとされるが, 伏流水やよどみの影響によって水平的に水温が異なることがある (Kramer et al., 1999; 奥津, 1962). また, 本流と支流では水温に差がみられることがあるため, 定点観測による水温情報は必ずしもサケの経験水温と一致しないと考えられる.

本章では北上川水系と甲子川水系の 2 水系のサケの遡上・産卵場所や, 遡上に要する時間, その間のサケの経験水温といった微細スケールでの遡上生態を明らかにすることを目的とした. 遡上・産卵場所, 遡上に要する時間は装着機器を回収せずとも情報を電波により取得することができるバイオテレメトリー手法が適し, 実際にサケが経験する微細環境情報の取得には回収の必要がある行動記録計を用いるバイオリギング手法が適している. そこで, 両手法を組み合わせた放流調査をおこなった.

2-2 方法

放流調査

野外調査を実施したのは第 1 章で述べた通り, 北上川水系と, 甲子川水系の 2 水系である. 北上川は流路延長 249 km で岩手県から宮城県へと流れる一級河川である (Fig. 2-

1). 北上川は宮城県の登米市津山町付近で旧北上川と北上川に分派し、旧北上川は仙台湾へ、北上川は追波湾へ注ぐ (Fig. 2-1). 一方で甲子川は、岩手県釜石市を流れる流路延長 24.2 km の二級河川である。どちらも古くからサケが遡上する河川として知られている。北上川の調査個体は、北上川と旧北上川の分流地点に位置する脇谷洗堰で捕獲されたものを使用した。脇谷洗堰は、旧北上川の河口から約 35 km 上流に位置する分流施設である。サケの遡上時期になると堰の淀みにサケが定位することが知られており、漁業者たちはサデアミと呼ぶ巨大なタモ網でサケを捕獲している (Fig. 2-3B).

北上川の放流調査は 2016 年 11 月上旬 (1-10 日) と下旬 (21-30 日), 2017 年 10 月上旬 (1-10 日), 中旬 (11-20 日), 下旬 (21-30 日), 11 月上旬の 6 旬で実施した。2016 年度の放流調査では、9 個体のサケに電波発信器 (MM130B; 13 mm in diameter, 40 mm in length, 20 g; Advanced Telemetry System, USA) と動物搭載型の行動記録計を装着した (Fig. 2-4C, H). 今回、使用した動物搭載型の行動記録計の一覧は Table 2-2 に示した。北上川水系で放流されたサケは再度捕獲することが困難であったため、行動記録計の回収には時限式自動切り離しシステムを用いた (Watanabe et al., 2004) (Fig. 2-4H). 2017 年度の調査では、32 尾のサケを用いて放流実験を行った。2017 年度の調査では、調査時期が岩手県での漁期と重なっていたことから、再捕獲率の推定のために全個体に標識を装着した (Fig. 2-4B, F). その内 19 尾に電波発信器を (Fig. 2-4G), 8 尾に電波発信器と行動記録計を装着した (Fig. 2-4H).

甲子川水系の放流調査は 2016 年 12 月上旬, 中旬, 下旬と 2017 年 11 月下旬, 12 月上旬, 下旬の計 6 旬で実施した。調査個体は、河口から 2 km 上流に設置された小型の箱網で捕獲されたものを使用し、2016 年に 8 個体, 2017 年に 9 個体を放流した。甲子川で放流した個体には全て電波発信器と行動記録計を装着した (Fig. 2-4I). 甲子川での調査では下流にウライが設置されていたこと (Fig. 2-5B), 河川規模が小さく、踏査が可能であったことから切り離し装置は用いなかった。

サケへの機器の装着は全て麻酔下でおこない、麻酔薬には FA100 (DS ファーマアニマルヘルス, 大阪, 日本) を用いた。捕獲後, FA100 を 0.5 ml l^{-1} に希釈した水槽にいれ、麻酔を施した。尾叉長と体重を測定したのち、装置を調査個体の背鰭基部付近にナイロンバンドを通して外部装着した。

テレメトリーシステムと追跡方法

サケから発せられる信号の受信には、八重洲無線社製の電波受信機 (FT-817ND, 八重洲無線株式会社, 東京, 日本) を用いた (Fig. 2-4A). 北上川水系の調査では、河川に広範囲に散らばった複数の個体を限られた時間内で探索する必要があった。そのため、北上川水系での調査は車載型のホイップアンテナ (Fig. 2-4D), および指向性の八木アンテナにより構成した (Fig. 2-4E). 車載型のホイップアンテナは、事前に水平距離で半径約 500 m 以内の範囲を受信できることを確認している。北上川は川幅が広がったことに加え、踏査が困難な河川区間が多かったため、数 10 m 単位の位置精度でサケを測位することができなかった。そのため、河川の上下流で 2 方向からの受信によって主に位置を特定し、河川の分流地点などでは八木アンテナを用いて探索し、約 300 m の位置精度で測位した。甲子川水系の放流調査も同様の構成で行なったが、甲子川は河川横に歩道があることに加え、川幅も狭かったため指向性アンテナと目視を組み合わせ、10 m 単位の位置精度で追跡調査をおこなった。

北上川水系の産卵場は支流と本流にそれぞれあったため、北上川水系の産卵場は支流と本流で分け、本流は国土交通省が発行している北上川水系河川整備計画の河川区分に従って、下流域 (放流地点より 0-18 km), 狭窄域 (18-51 km), 中流域 (51-147 km) の 3 区域に分類した (Fig. 2-3A) (国土交通省東北地方整備局, 2012). また、産卵場への到達は支流への進入、あるいは追跡個体が 1 日以上その場に滞在し、周囲に繁殖行動を行なっているサケが確認された時とした。甲子川での産卵場への到達は追跡個体を目視で確認することができたため、遡上行動を止めた場所で 1 日以上滞在し、繁殖活動に参加している場合とした。遡上期間の算出は、追跡期間中に全てのサケを毎日追跡できていなかったため、産卵場到達日の前日に位置特定をできなかった個体の情報は計算から除いた。

水温情報の取得

サケが河川遡上時に経験する水温を把握するために、動物搭載型行動記録計を装着した個体から経験水温情報を抽出した。今回の放流調査では複数種類の行動記録計を装着したが (Table 2-2), 今回使用した行動記録計の水温分解能は全て 0.1°C である。水温の

記録間隔はどの行動記録計でも 1 秒とした。水温情報は放流直後からサケが生存していた期間のみを抜き出した。サケの生死は加速度情報をもとに判別し、サケの動きに由来する加速度波形が検出されず、サケの姿勢角が変化しなかったら死亡とした。

河川内の水温は水平的に変化することがあるため、遡上するサケの経験水温とは別に定点観測に基づいた河川水温情報も参照のために収集した。北上川の水温情報の取得には、国土交通省の水門水質データベース (<http://www1.river.go.jp/>) を利用した。国土交通省の水門水質データベースより 1 時間ごとの水温記録を取得した。取得定点は登米 (Fig. 2-1) とした。甲子川水系の水温情報は、データベース化されていなかったため、水温記録計 (DFEI2-T, JFE アドバンテック, 兵庫, 日本) を用いて定点観測をおこなった。放流地点より 2km 離れた地点に設置し (Fig. 2-5A), 2016 年 9 月から 2018 年 1 月までの水温情報を 15 分間隔で測定した。

サケの捕獲情報収集

岩手県内のサケの漁獲情報については、岩手県のさけ・ますに関する資料を参照した (岩手県農林水産振興課, 2010-2016)。2010 年度から 2016 年度の計 7 年分の資料を参照し、漁期を調べた。漁期はそれぞれの年度ごとに開始日と終了日をそれぞれ抽出し、7 年間分の中央値を求めた。宮城県で漁獲されている北上川水系のサケの漁期の算出には、本調査で使用したサケの捕獲場所である旧北上川と北上川との分流施設での漁獲情報をもちいた。2013 年度から 2017 年度の計 5 年分の情報を北上川漁業協同組合より取得した。また、各年度の河川捕獲数が、その年度の全河川捕獲数の 50% を越した日を 50% 遡上日として算出した。

2-3 結果

北上川のサケの放流調査

2017 年に標識放流した 32 個体のうち、1 個体が岩手県一関市を流れる磐井川で、2 個体が同市を流れる砂鉄川で再捕獲された (Fig. 2-3)。磐井川で捕獲された個体は 10 月 1 日に放流した発信器付きの個体で、再捕獲日は 10 月 17 日だった (KT1701, Table 2-3)。また、砂鉄川で捕獲された 2 個体は両個体とも 11 月 2 日に放流した行動記録計と発信

器つきの個体 (KT1728 と KT1732, Table 2-3) で 11 月 5 日に KT1732 が, 11 月 6 日に KT1728 が再捕獲された.

2016 年と 2017 年にかけて電波発信器を装着した 36 個体のサケについて, 産卵場まで追跡することができたのは 15 個体だった (Table 2-3). 追跡したサケは磐井川, 砂鉄川, 黄海川 (岩手県一関市), 大関川 (宮城県登米市) に加えて, 本流の中流域, 狭窄域, 下流域で繁殖行動をおこなっていた (Table 2-3, Fig. 2-3). 追跡個体の中でもっとも上流まで追跡した個体は KT1703 だった. 10 月 1 日から 7 日までの 6 日間を追跡し, 放流地点より 93 km 上流 (胆沢川と和賀川の合流地点の中間点にあたる) まで追うことができたものの支流には入らず, 産卵場までは特定できなかった (Table 2-3).

特定した産卵場を放流匂ごとにみていくと, 10 月上旬から中旬にかけて放流した個体は本流の中流域や中流域の支流に遡上していた (Fig. 2-3). 10 月の下旬になると本流の狭窄域や狭窄域の支流に主に遡上し, 11 月に入ると下流域を産卵場とする個体が出現していた (Fig. 2-3). 放流した個体は放流地点から中流域の産卵場や, 支流への遡上に平均して 5 日を要していた (Table 2-4). また, 狭窄域の産卵場や, 支流へは 3-4 日かけて遡上し, 下流域は 1 日以内で到達していた (Table 2-4).

回収した行動記録計からサケの経験水温を抽出すると, 本流ではサケは河川水温にほぼ等しい水温を経験していた (Table 2-5, Fig. 2-6, 2-7). 本流の水温は 10 月の中旬では 15°C 前後あったが, 10 月の下旬にかけて 12°C 前後に低下していた (Fig. 2-7). また, 11 月はさらに水温が低下し (Fig. 2-6, 2-7), 2016 年の 11 月の中旬は 7°C まで水温が下がっていた (Fig. 2-6). 砂鉄川に進入した個体の経験水温は, 本流の水温と大きく変わらなかったが, 黄海川や大関川では経験水温の上昇がみられ, 黄海川では河川水温よりも 1-2°C 高い水温 (Fig. 2-6, 2-7), 大関川では 7°C 近く高い水温 (Fig. 2-6) が記録されていた.

甲子川のサケの放流調査

甲子川水系では放流した 17 個体について, 全ての個体を回収することができた. そのうち放流地点より遡上し, 繁殖活動をおこなっていたのは 11 個体だった (Table 2-6). 放流調査は 11 月下旬から 12 月下旬にかけて調査し, もっとも上流を繁殖場とした個体

は放流地点より 1.4 km 地点だった (KS1602; Table 2-6). 河川を放流地点より 250 m ごとに区分し、サケが繁殖していた場所を分けていくと、放流地点から 500 m よりも下流は繁殖場として利用されず、500–750 m 区間で 6 個体、750–1000 m 区間で 3 個体、1000–1250 m 区間で 1 個体、1250–1500 m 区間で 1 個体が分布した (Fig. 2-5). 放流直後から半日追跡した個体について、遡上し、産卵場を決めるのにサケが要した時間は短い個体で 3 時間であった (Table 2-5). 放流日翌日にも追跡できた個体について、放流日には産卵場が決まらなくても、翌日には決まっていた (Table 2-5). ある一定の場所に決めてからは数 10 m を移動する個体はいたが、250 m 区分の区画をまたいで移動する個体はいなかった.

遡上した 11 個体に装着した行動記録計のうち、1 個体の行動記録は、記録計の不調によりデータが欠損してしまったため、取得した水温記録は計 10 個体となった. 旬ごとに、各個体の行動記録計に記録された水温をみると、11 月の下旬に遡上した個体の経験水温の中央値は 9.8°C (n=1), 12 月の月上旬は 7.7–10.7°C (n=4), 12 月の中旬は 9.4°C (n=1), 12 月の下旬は 7.5–9.4°C (n=3) であった (Table 2-7, Fig. 2-10). 行動記録計が記録した水温は、放流地点より 2 km 上流に設置した水温計よりも 1–4°C 高い水温であった (Fig. 2-8, 2-9). 設置した水温計ともっとも近い水温を経験していたのは、最も上流 (放流場所から 1.4 km 上流地点) で繁殖行動を行っていた個体だった (KS1602; Table 2-7, Fig. 2-8). また、甲子川のサケ全個体の行動記録形に、日変動に由来しない数分規模の水温変化が記録されていた (Fig. 2-8, 2-9).

2-4 考察

本章では、北上川水系と甲子川水系のサケの遡上行動や経験水温を電波テレメトリーとバイオリギング手法を組み合わせることで、広範囲かつ長期間にわたって追跡し、三陸のサケの遡上に関する基礎的情報を収集することができた. これまで、日本国内におけるサケの遡上に関する知見は限定的で、特に本州のサケの遡上に関する情報はなかった. 本章の結果は本州のサケの遡上行動、経験環境を初めて記録した研究となる.

2 河川のサケの産卵状況について

北上川のサケは、その資源量が沿岸漁獲にどの程度寄与しているのかは定かではなかったことから、これまで研究対象として注目されてこなかったとされている (塚越・阿部, 2015)。しかしながら、ふ化場が東日本大震災による津波の影響を受けなかった内陸部にあること、遡上時期が早いことから高温耐性がある可能性が示唆されていること、旧北上川と北上川の下流域だけでも毎年 7.5 万尾が採捕されていることから、水産資源としての価値が注目され始めている (塚越・阿部, 2015)。2012 年から 2014 年における北上川水系全体の稚魚放流尾数は 210-220 万尾であり、甲子川の稚魚放流尾数が 500-700 万尾であることを考えると、非常に小規模なふ化放流である (岩手県農林水産振興課, 2010-2012)。そのため、北上川水系のサケの個体数は主に自然産卵により維持されている可能性が指摘されてきた (塚越・阿部, 2015)。標識を装着した個体の再捕獲率が 9.4% (32 個体中 3 個体) であったこと、ふ化放流がおこなわれていない黄海川や本流で産卵が行われていたという結果 (Fig. 2-1, 2-3C) は、これまでの指摘の通り、北上川水系のサケ集団は主に自然産卵によって、維持されているということを示すものであろう。

一方で、甲子川を始めとした沿岸河川に來遊するサケ資源は沿岸漁獲の大部分を占めるとされており、その資源量はふ化放流事業によって維持されているとされる (塚越・阿部, 2015)。しかし、近年の報告だと、ふ化放流事業をおこなっている河川においても野生魚による自然再生産が確認されていることに加え、日本国内で地方をまたいだ移卵が行われてきたが日本のサケは地方規模の集団構造は明瞭に検出される (斎藤ら, 2015)、それぞれの地域に適応したサケが失われていない可能性が示唆されている (斎藤ら, 2015)。岩手県のサケでも明確な集団構造を示すこと (Tsukagoshi et al., 2017)、ふ化放流事業が本格化する前の 1960 年代の大槌川 (奥津, 1962) と現在での産卵床の分布 (Aoyama, 2017) が大きくは変わらないことから、ふ化放流事業による影響は否定できないが、現代においても、沿岸河川後期のサケは本来の生態的な特性を少なからず残していると考えられる。

2 河川のサケの遡上場所について

本章では、北上川水系のサケの漁期である 10 月の下旬から 11 月の下旬にかけてバイオテレメトリー手法を用いた追跡調査をおこない、河川への進入時期ごとに遡上場所が異なること、早期に遡上する個体ほど上流へ晩期に近づくにつれて下流へ遡上場所が移動していくことが示された (Fig. 2-3C)。この傾向は岩手県内の 13 の支流の漁獲情報からも読み取ることができ、下流の支流ほど漁期、遡上盛期が共に遅い (Table 2-1)。北上川水系では支流間で遺伝的分化がみられており (Tsukagoshi et al., 2017)、サケの遡上時期は遺伝的な影響を強く受けることを踏まえると (O'Malley and Banks, 2008; O'Malley et al., 2010)、本章でみられた時間経過に伴った遡上場所の移動は、支流集団ごとに河川遡上期が固有のものであることを示唆するものだろう。また、中流域 (岩手県) と下流域 (宮城県) で漁期が一致せず、11 月上旬には漁がほぼ終了する中流域に対し、11 月の下旬まで下流域の漁期が続いているのは、11 月に河川遡上を開始するサケの多くが岩手県の河川捕獲に反映されないような産卵場所 (黄海川、大関川、本流狭窄域、本流下流域) での再生産に由来していると考えるのが妥当であろう。本章では遺伝的分析が十分になされていないため、これらのサケを集団として明確に区分することはできないが、すくなくとも異なった生態的特性をもった系群とすることができるだろう。

甲子川のサケの産卵場所は実験時期によって遡上場所が異なった北上川水系とは対象的に、放流地点より 0.5–1.5 km の間に集中していた (Fig. 2-5C)。放流地点は河口から 2 km 程度であることから、河口より 1–3 km の水域に産卵場所が集中していたとされる大槌川の結果とおおむね一致している (Aoyama, 2017)。

甲子川の放流実験において遡上しなかった個体は行動記録計や、電波発信器の装着による影響が原因としてあげられる。しかし、本章の実験で使用した行動記録計の大きさ、重量はこれまで正常とされる行動が観察されてきたサケのバイオロギング研究で使用された記録計と比較して、大きく異なるものではなかった (Kudo et al., 2007; Tanaka et al., 2000)。遡上しなかったことについて、明確な理由について十分な考察を与えることは現状では難しい。

2 河川のサケが遡上に要する時間について

放流してから遡上に要した時間に注目してみると、中流域へと遡上する北上川のサケは遡上を完了するのに1週間程度の時間を要していた (Table 2-4)。今回の放流実験で北上川のサケが遡上した中流域の産卵場は岩手県における北上川のサケの産卵場の中では相対的に下流に位置するので (Fig. 2-1)、より上流の産卵場には1週間以上の時間がかかるものと推察される。一方で狭窄域の産卵場へは2-3日程度、下流域へは1日程度で到達していた (Table 2-4)。

今回、北上川での放流実験に用いたサケは、旧北上川の河口より約35 kmほど上流で捕獲されたものを用いた。そのため、河口からの正確な遡上日数ではないと考えられる。ただ、試験的に放流実験を下流域でおこなった際には、採捕場より15 kmほど下流で放流したサケが約12時間後に採捕場の関の淀みに定位していた。そのため、明確なことは言えないが河口域での滞留時間を除けば河口から1-2日でサケは採捕場まで到達するものと推測される。河口域で標識したサケを上流の採捕場で再捕獲した北海道における研究例では、4河川 (西別川、十勝川、常呂川、天塩川) で試験を実施しており、約30-100 kmの距離をサケは平均して10-30日程度で遡上していたとされている (西野, 1958)。河口域での滞留時間や情報自体が荒いため、単純な比較は難しいがそれぞれの河川で遡上が早い個体は30 kmを3日間 (十勝川)、50 kmを5日間 (西別川)、100 kmを8日間 (天塩川) であったことから、北上川のサケが遡上に要する時間はこれらの北海道の河川のサケと近いと考えられる。

一方で、甲子川で放流したサケには、行動記録計を装着する際に使用した麻酔は少なくとも6時間は影響が残るとされるものだったにも関わらず (Hayashida et al., 2016)、遡上し産卵するまでの時間が数時間の個体があった。甲子川でのサケの河川捕獲は、11月の下旬か1月に入るまで休日を除いてほぼ毎日行われ、箱網自体も感潮域に設置されていることから、本章の実験で用いたサケは淡水域へ進入して間もない個体だったと考えられることも踏まえると、甲子川のサケが遡上し、産卵を開始する時間は北上川のサケや、北海道のサケと比較して極端に短いと考えられる。

2 河川のサケの経験水温について

北上川の河川水温は 10 月から 11 月にかけて大きく低下し (Fig. 2-2), 遡上するサケが経験した水温も放流時期に伴って経験水温の中央値は 15°C から 6°C まで大きく変化していた (Table 2-6). 河川は本流と支流で水温が異なることがある. 黄海川と大関川に入った個体が経験していた水温は本流よりも高い水温であり, 特に大関川は高い水温を示していた (Fig. 2-6, 2-7). また, 本流の下流域で産卵行動を示していた KT1630 の行動記録計には数分規模の一時的な経験水温の上昇が記録されているが (Fig. 2-6), KT1630 が遡上を終えた場所は大関川の分流地点であることから (Table 2-3, Fig. 2-3), この水温の上昇はおそらく大関川の影響によるものであろう (Fig. 2-6). 本流よりも高い水温を示していた黄海川と大関川に対して砂鉄川の水温は本流の水温と明瞭な差はみられなかったことから (Fig. 2-7), 支流によって本流との水温差は大きく異なっているようである.

遡上時期による経験水温の差が大きかった北上川のサケに対して, 11 月下旬から 12 月下旬にかけて甲子川のサケが河川内で経験していた水温は 11°C から 8°C であり (Table 2-7), 時期による経験水温の差は相対的に小さかった (Fig. 2-10). 水温だけでみると 11 月の月上旬から下旬にかけて放流した北上川のサケが経験水温と甲子川のサケの経験水温は近かった (Fig. 2-10).

また, 放流した日時が同じ個体同士でも滞在していた区間によって経験水温が異なっており, 追跡した個体のなかでももっとも上流で産卵していた個体 (KS1602) は, 同時期に放流したサケ (KS1601, KS1603) と比較して低い水温を経験していた (Fig. 2-8). 甲子川で放流した全ての個体の経験水温は放流地点より約 2 km 上流で定点観測した水温よりも高かったが, 興味深いことに KS1602 の経験水温は上流で計測した水温にもっとも近くなる. これらのことは甲子川では水平的に河川水温が異なっており, 1.5 km 付近を境に水温が大きく下がることを示唆している.

甲子川のサケの個体ごとの経験水温をさらに微細スケールでみると, 明らかに日変動に由来しない数分-数時間規模での経験水温の変化が見られている (Fig. 2-8, 2-9). 甲子川のサケは放流から数時間から数日の短い期間で産卵場を決めた後に, その場から

大きく移動することはなかったことから、この水平的な水温のばらつきは 10–数 100 m 以内の非常に狭い範囲で起こっているものと考えられる。

このような水温の微細環境の多様性に関連するものとして、河川間隙水域 (hyporheic zone) が挙げられる (笠原, 2013)。河川間隙水域とは、河道に隣接して河床・河畔へと広がる間隙水域のことで、河川水と地下水が混じり合う場として機能する (笠原, 2013)。河川水は常に河道を流れているわけではなく、瀬や河川の湾曲部にぶつかることで河床や河畔へと伏流し、淵や別の湾曲部で湧出する。伏流した河川水は、このときに河床間隙水域で地下水との間で熱交換が起こる。地下水は季節変動の影響を受けにくく、夏季は河川水温と比較して相対的に低く、冬季は高い性質をもつため、河床より湧出した伏流水は冬季では河川水よりも高い水温を示す。実際に甲子川のサケでみられた水平的な水温のばらつきは上流の水温と比較して高かったことから、甲子川のサケが利用していた水域は少なからず伏流水の影響を強く受けているものと推察される。また、この推察は三陸沿岸の後期のサケは伏流水のある温かい河床礫に産卵床をつくとされている生態的特性ともよく一致している。

伏流水が湧出する河床礫で産卵する生活史形質は三陸沿岸河川の後期集団のサケだけでなく、相対的に遅く来遊する後期群の全体的な特徴であるとされている。北上川水系の支流においても、遡上時期が相対的に遅かった黄海川と大関川の河川水温は高かった。伏流水の影響が強い河川ほど秋季や冬季における水温は高くなる傾向にあることから (笠原, 2013)、これらの河川は伏流水の影響が強い支流である可能性が考えられる。11 月に北上川に遡上したサケの経験水温が 12 月に甲子川を遡上するサケの経験水温と近かったことも踏まえると、11 月に北上川を遡上していたサケは、後期群に近い生物学的特性をもっているのかもしれない。

2-5 本章のまとめ

本章では、北上川水系と甲子川水系のサケの遡上特性に関する知見を得た。そして、北上川水系には集団遺伝学的研究で示されていた以上に、さまざまな生活史形質をもったサケの集団が存在する可能性が示され、少なくとも 10 月に北上川を遡上するサケと 11 月に北上川を遡上するサケは異なる生物学的特性をもつ系群であることが考えられ

た. 11月の北上川のサケが, 進入する傾向にあった支流は, 伏流水の影響が強いと推察された. これらの北上川のサケは経験水温も相対的に甲子川のサケと近しかったことから, 後期群に近い生物学的特性をもった系群であると考えられる. 次章では, 高水温期(10月)に北上川を遡上するサケと低水温期(12月)に甲子川を遡上するサケを用いて, 2河川のサケの温度パフォーマンスを環境水温と関連づけて論じる

Table 2-1. The returning season of adult chum salmon in the Kitkami River Watershed

Capture Location	Prefecture	Distance from river mouth (km)	Catch season (Date at 50% adult returns)	Data source
Shizukuishi	Iwate	193.4	09/26–11/09 (10/16)	Iwate Fisheries Technology Center
Yana	Iwate	191.45	09/29–11/06 (10/12)	Iwate Fisheries Technology Center
Hikobe	Iwate	181.41	09/29–11/12 (10/17)	Iwate Fisheries Technology Center
Kuzumaru	Iwate	168.76	10/12–11/18 (10/28)	Iwate Fisheries Technology Center
Hienuki	Iwate	161.13	10/03–11/20 (10/20)	Iwate Fisheries Technology Center
Sarugaishi	Iwate	150.41	10/08–11/08 (10/21)	Iwate Fisheries Technology Center
Toyosawa	Iwate	147.98	10/06–11/12 (10/21)	Iwate Fisheries Technology Center
Iide	Iwate	143.76	10/18–11/07 (10/24)	Iwate Fisheries Technology Center
Waga	Iwate	133.51	10/12–11/14 (10/26)	Iwate Fisheries Technology Center
Nisawa	Iwate	120.94	10/14–11/09 (10/25)	Iwate Fisheries Technology Center
Koromo	Iwate	96.69	10/15–11/21 (10/29)	Iwate Fisheries Technology Center
Iwai	Iwate	86.98	10/08–12/03 (11/01)	Iwate Fisheries Technology Center
Satetsu	Iwate	76.14	10/18–11/29 (11/04)	Iwate Fisheries Technology Center
Konomi	Iwate	67.28	—	—
Oozeki	Miyagi	47.45	—	—
Kyu-Kitakami	Miyagi	34	10/01–11/29 (10/25)	the Fisheries Cooperative Association of the Kitakami River

Distance from river mouth was calculated from the river mouth of the Kyu-Kitakami river. Chum salmon are not caught in the Konomi River and the Ozeki River.

Table 2-2. The profiles of animal-borne behavioural recorders

Recorder	Maker	Parameter	Shape	Size (mm)	Mass (g)
		data type		Φ, length or width, length, height	in air
W190-PDT	Little Leonardo	Temperature, Depth, Speed	Cylinder	20, 115	45
W380-PD2GT	Little Leonardo	Temperature, Depth, Speed, 2-axis Acceleration	Cylinder	23, 123	55
W380-PD3GT	Little Leonardo	Temperature, Depth, Speed, 3-axis Acceleration	Cylinder	23, 123	55
W1000-3MPD3GT	Little Leonardo	Temperature, Depth, Speed, 3-axis Acceleration, 3-axis Magnetic	Cylinder	26, 175	140
ORI400-PD3GTC	Little Leonardo	Temperature, Depth, Speed, 3-axis Acceleration, Salinity	Cylinder	16, 74	29
ORI400-3MPD3GT	Little Leonardo	Temperature, Depth, Speed, 3-axis Acceleration, 3-axis Magnetic	Cylinder	17, 84	42
Axy-Depth	TechnoSmArt	Temperature, Depth, 3-axis Acceleration	Rectangular	12, 31, 11	6.5

Table 2-3. Release information for tagged chum salmon in the Kitakami River.

Fish ID	Device	Sex	FL (cm)	BM (kg)	Date released	Tracking	Spawning ground	Duration for upriver	Distance from
						duration (days)		migration (days)	release site (km)
KT1624	radio / logger	Male	75.2	4.8	2016/11/09	3	—	—	54
KT1625	radio / logger	Male	72.6	4.0	2016/11/23	4	Lower basin	1	13
KT1626	radio / logger	Female	64.3	2.7	2016/11/23	5	Oozeki River	1	13
KT1628	radio / logger	Female	73.2	3.3	2016/11/25	3	Konomi River	3	36
KT1630	radio / logger	Male	58.4	2.1	2016/11/27	2	Lower basin	1	13
KT1701	radio	Male	65.8	2.9	2017/10/01	6	Iwai River	5	53
KT1702	radio	Female	61.8	2.4	2017/10/01	6	Iwai River	5	53
KT1703	radio	Male	73.9	4.1	2017/10/01	6	—	—	93
KT1704	radio	Female	70.6	2.9	2017/10/01	6	Iwai River	5	52
KT1711	radio / logger	Male	71.5	4.2	2017/10/02	3	—	—	55
KT1714	radio	Male	68.9	3.1	2017/10/15	12	Iwai River	<7	55
KT1720	radio	Male	59.2	2.4	2017/10/15	10	Middle basin	<7	67
KT1723	radio	Male	70.1	3.6	2017/10/22	7	Narrow	3	48
KT1726	radio / logger	Male	81.1	6.6	2017/10/22	4	Konomi River	2	38
KT1728	radio / logger	Male	80.6	5.7	2017/11/03	3	Satetsu River	3	47
KT1729	radio	Male	74.7	4.3	2017/11/03	5	Satetsu River	<5	53
KT1730	radio	Female	75.9	4.7	2017/11/03	3	Oozeki River	1	13
KT1732	radio / logger	Female	71.8	3.6	2017/11/03	2	Satetsu River	2	47

Continue to the next page

Shaded lines indicate the individuals we could not track to spawning site. In the case of missing for tracking individuals, distance from release site shows the distance from release site to the last location. The sign of inequality in duration for upriver migration indicate the individuals which has already arrived at the spawning site.

Table 2-4. The summary of migration duration to arrive at each spawning site.

Spawning site	n	Distance from release site (km)	Migration duration (days)		
			Average	min	max
Iwai	3 (4)	52–55 (52–)	5.0	5	5
Satetsu	2 (3)	47–53 (41–)	2.5	2	3
Konomi	2	36–38 (32–)	3.5	3	4
Ozeki	2	13 (13–)	1.0	1	1
Middle basin	(1)	67 (51–147)	—	—	<7
Narrow	1	48 (18–51)	3.0	3	3
Lower basin	2	13 (0–18)	1.0	1	1

The number between parentheses in n showed the total number of individuals included individuals that were not used in the calculation for migration duration. The number between parentheses in distance from release site indicated the distance from release site to the jointing points of each tributary or the range of each river basin in main stream.

Table 2-5. Release information for tagged chum salmon in the Kasshi river.

Fish ID	Device	Sex	FL (cm)	BM (kg)	Date released	Tracking	Duration for upriver	Distance from
						duration (days)	migration (days (hour))	release site (km)
KS1601	radio / logger	Male	77.0	5.0	2016/12/10	4	<2	0.9
KS1602	radio / logger	Male	66.3	3.5	2016/12/10	4	<2	1.4
KS1603	radio / logger	Male	68.7	3.7	2016/12/15	7	1	0.7
KS1604	radio / logger	Male	65.3	2.7	2016/12/25	5	1	0.7
KS1607	radio / logger	Female	70.8	4.9	2016/12/28	3	1	0.6
KS1704	radio / logger	Female	66.2	3.4	2017/11/22	8	<1 (8)	1.0
KS1705	radio / logger	Female	61.8	2.1	2017/12/10	5	<1 (4)	0.6
KS1706	radio / logger	Male	79.2	4.4	2017/12/10	5	<1 (3)	0.7
KS1707	radio / logger	Female	68.5	2.8	2017/12/10	5	<1 (3)	1.1
KS1708	radio / logger	Male	81.5	5.3	2017/12/28	3	<3	0.5
KS1709	radio / logger	Female	73.4	4.0	2017/12/28	3	<3	0.9

The number between parentheses in duration for upriver migration represent hours in case chum salmon reached spawning site within a day. The signs of inequality represent in case chum salmon reached spawning site within a day or the tracking of salmon is not performed on the previous day.

Table 2-6. The median temperatures for chum salmon tagged with animal-borne behavioural recorders in the Kitakami River

FishID	Log period	Spawning site	Experience temperature (°C)	River temperature (°C)
KT1624	11/09–11/12	—	7.2 (6.8–7.9)	7.6 (6.6–8.2)
KT1626	11/23–11/28	Oozeki River	12.1 (11.2–12.4)	5.8 (5.4–7.1)
KT1628	11/25–11/28	Konomi River	5.7 (5.2–7.2)	5.4 (5.3–5.7)
KT1630	11/27–11/29	Lower basin	6.7 (6.0–7.0)	6.2 (5.7–6.8)
KT1711	10/02–10/06	—	15.1 (14.7–15.8)	15.5 (15.0–15.8)
KT1726	10/22–10/27	Konomi River	12.4 (12.2–13.1)	12.2 (11.9–12.6)
KT1728	11/03–11/06	Satetsu River	11.6 (10.9–12.3)	12.0 (11.2–12.3)
KT1732	11/03–11/05	Satetsu River	12.1 (11.7–12.4)	12.2 (12.0–12.4)

The ranges between parentheses represent the interquartile ranges.

Table 2-7. The median temperatures for chum salmon tagged with animal-borne behavioural recorders in the Kasshi River

FishID	Log period (Month/Day)	Spawning section	Experience temperature (°C)	River temperature (°C)
KS1601	12/10–12/15	750–1000	10.7 (9.9–11.5)	6.7 (6.0–7.8)
KS1602	12/10–12/18	1250–1500	7.7 (7.2–8.5)	6.8 (6.2–7.7)
KS1603	12/15–12/18	500–750	9.4 (9.0–10.0)	6.8 (6.3–7.7)
KS1604	12/25–12/30	500–750	9.2 (8.5–9.8)	6.5 (5.6–7.1)
KS1607	12/28–12/31	500–750	9.4 (9.0–9.7)	5.5 (5.1–6.1)
KS1704	11/22–12/03	750–1000	9.8 (9.3–10.3)	8.3 (7.8–9.1)
KS1705	12/10–12/14	500–750	10.2 (9.4–10.5)	7.0 (6.4–7.5)
KS1706	12/10–12/15	500–750	9.3 (9.0–9.9)	6.9 (6.3–7.3)
KS1708	12/28–12/31	500–750	7.7 (7.0–8.4)	4.5 (4.2–5.2)
KS1709	12/28–12/31	750–1000	7.5 (7.2–7.9)	4.5 (4.2–5.2)

The ranges between parentheses represent the interquartile ranges. Spawning sections correspond with Figure 2-5.

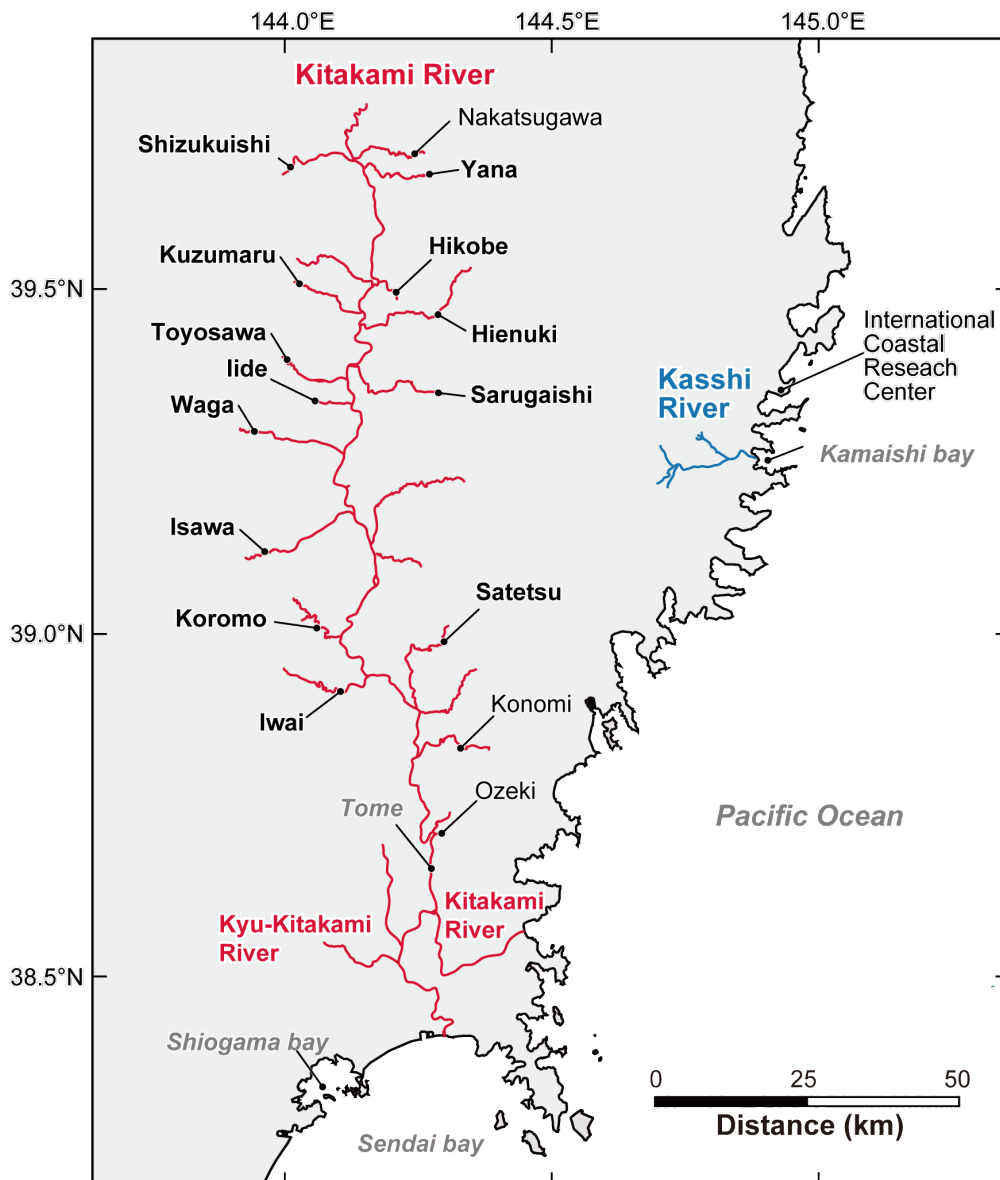


Figure 2-1. Map of the study area.

Solid lines represent the Kitakami River Watershed (red) and the Kasshi River (blue). The letters in the Kitakami River Watershed represent tributaries.

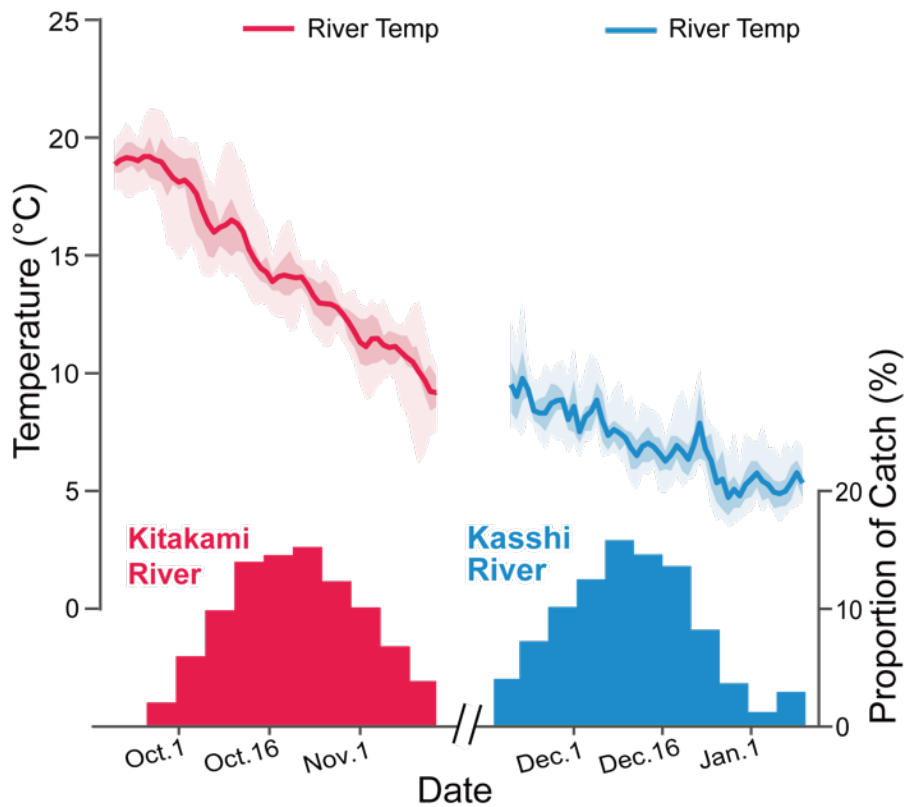


Figure 2-2. River temperature and catch of returning adults.

Solid lines represent daily means of river temperatures (red/blue) in October (Kitakami River) and December (Kasshi River). The shaded areas indicate the interquartile ranges (dark red/blue) and the maximum and minimum (light red/blue) temperature. The histograms show the proportion of weight average number of adults returning out of the total number of adults caught at spawning grounds in each river from 2013 to 2016 in 5 day periods.

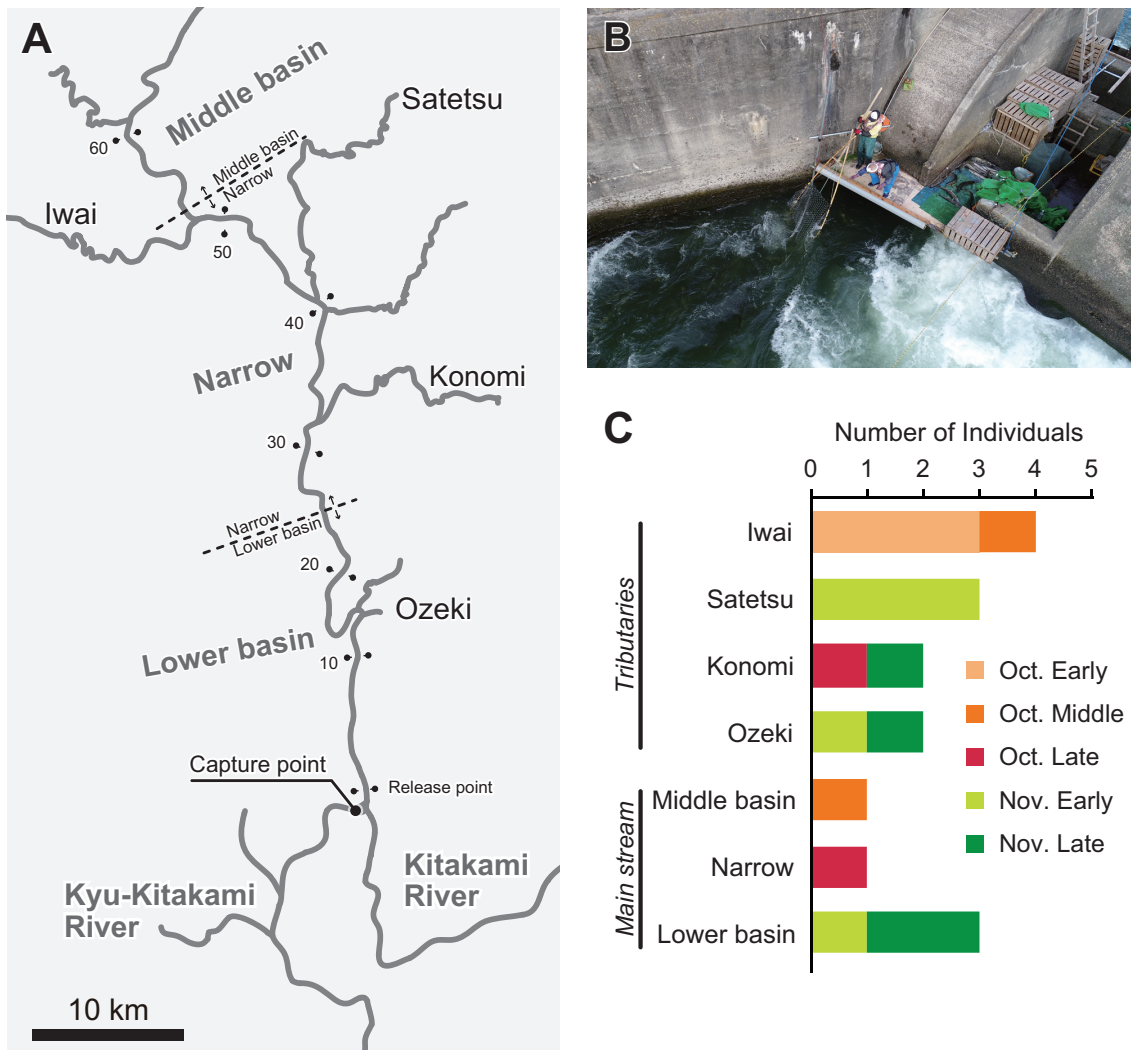


Figure 2-3. Locations of fish release in the Kitakami River Watershed and the result of tracking.

(A) Maps of the Kitakami River Watershed. Numbers along the river indicate the distance from the release point (km). (B) Chum salmon captured with a dip net in Wakuya Araizeki, which is an overfall weir, approximately 35 km from the mouth of the Kyu-Kitakami River. (C) The result of tracking chum salmon to each spawning area.

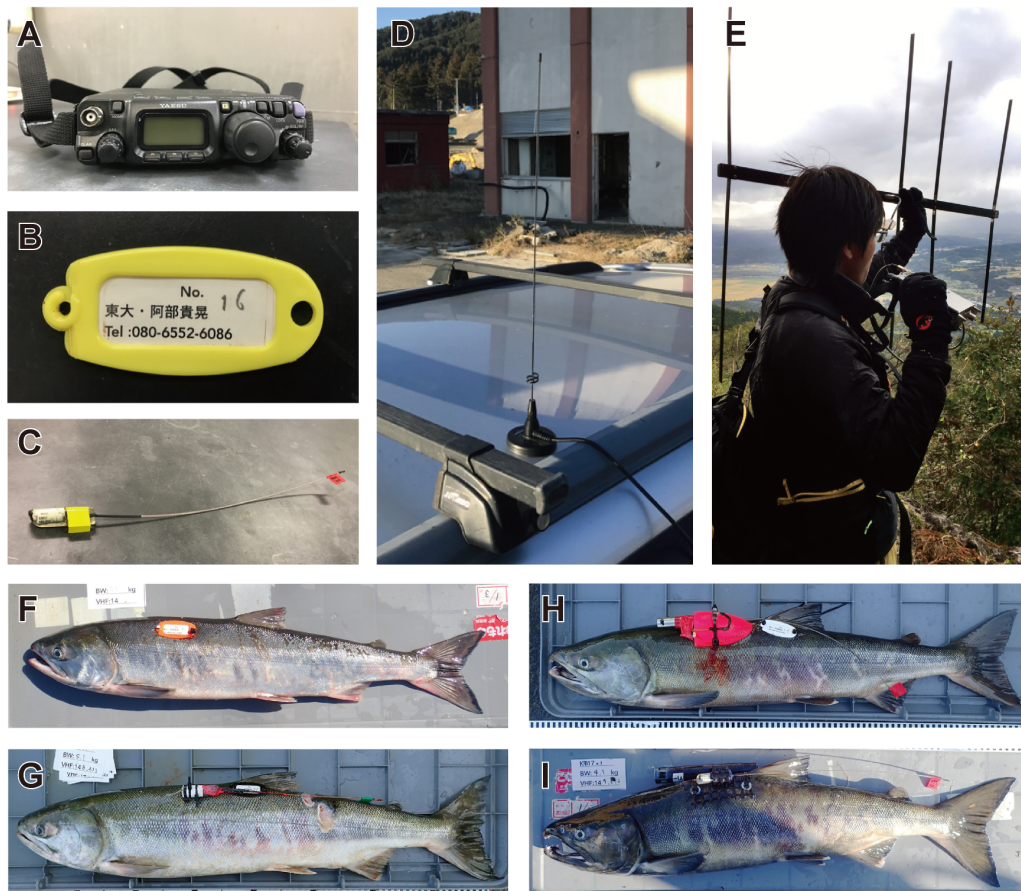


Figure 2-4. The devices using this survey

(A) Tracker. (B) Marker attached to chum salmon. (C) VHF transmitter used in this survey. (D) VHF vehicle magnetic mount antenna. (E) Yagi antenna. (F) Chum salmon attached the marker. (G) Chum salmon attached the marker and VHF transmitter. (H) Chum salmon attached the marker and retrieval tag package composed with VHF transmitter and animal-borne data-logging devices. (I) Chum salmon attached the marker, VHF transmitter and animal-borne data-logging devices.

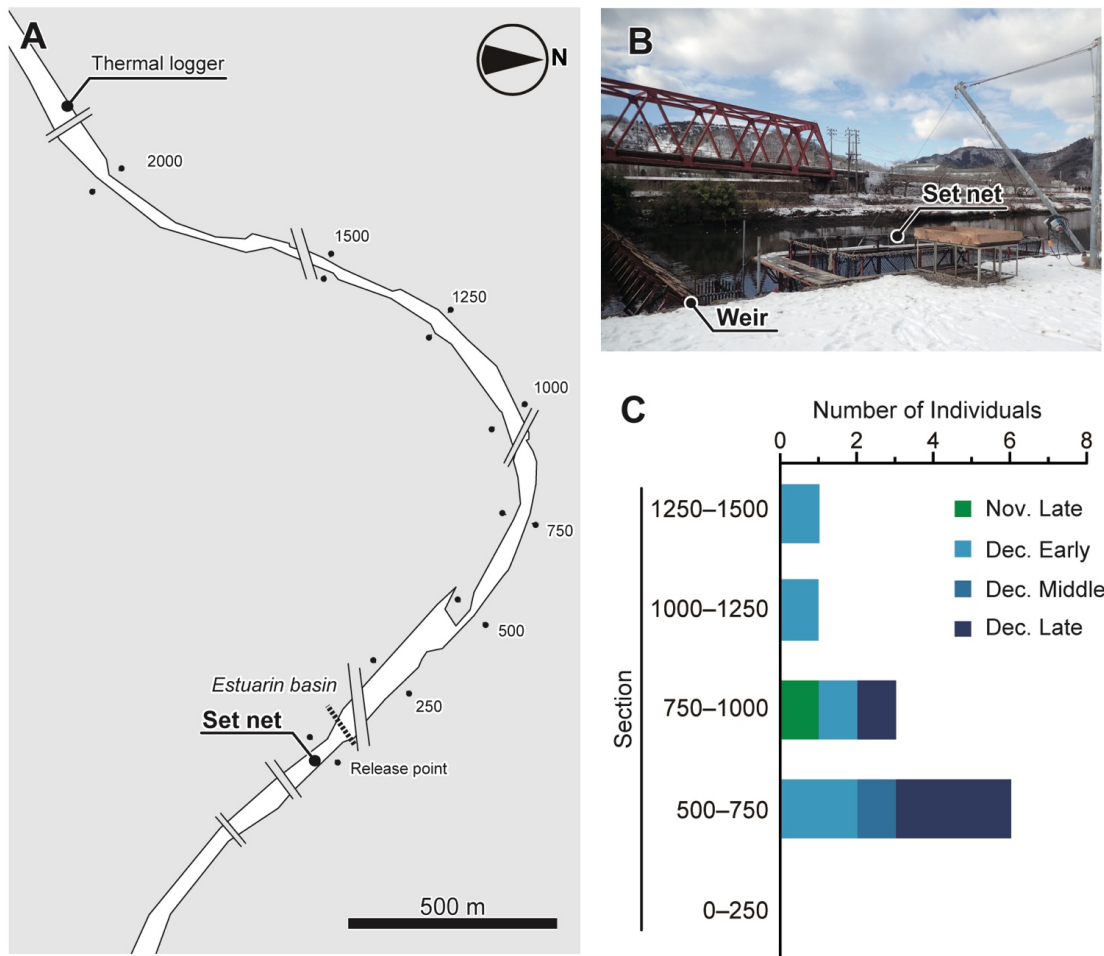


Figure 2-5. Locations of fish release in the Kasshi River and the result of tracking.

(A) Map showing the locations of the capture point (set net), the release points, mobile tracking area, and temperature measurement point (thermal logger). Numbers along the river indicate the distance from the release point (m). (B) Set net settled in the Kasshi River. (C) The result of tracking chum salmon to each spawning site.

Kitakami river in 2016

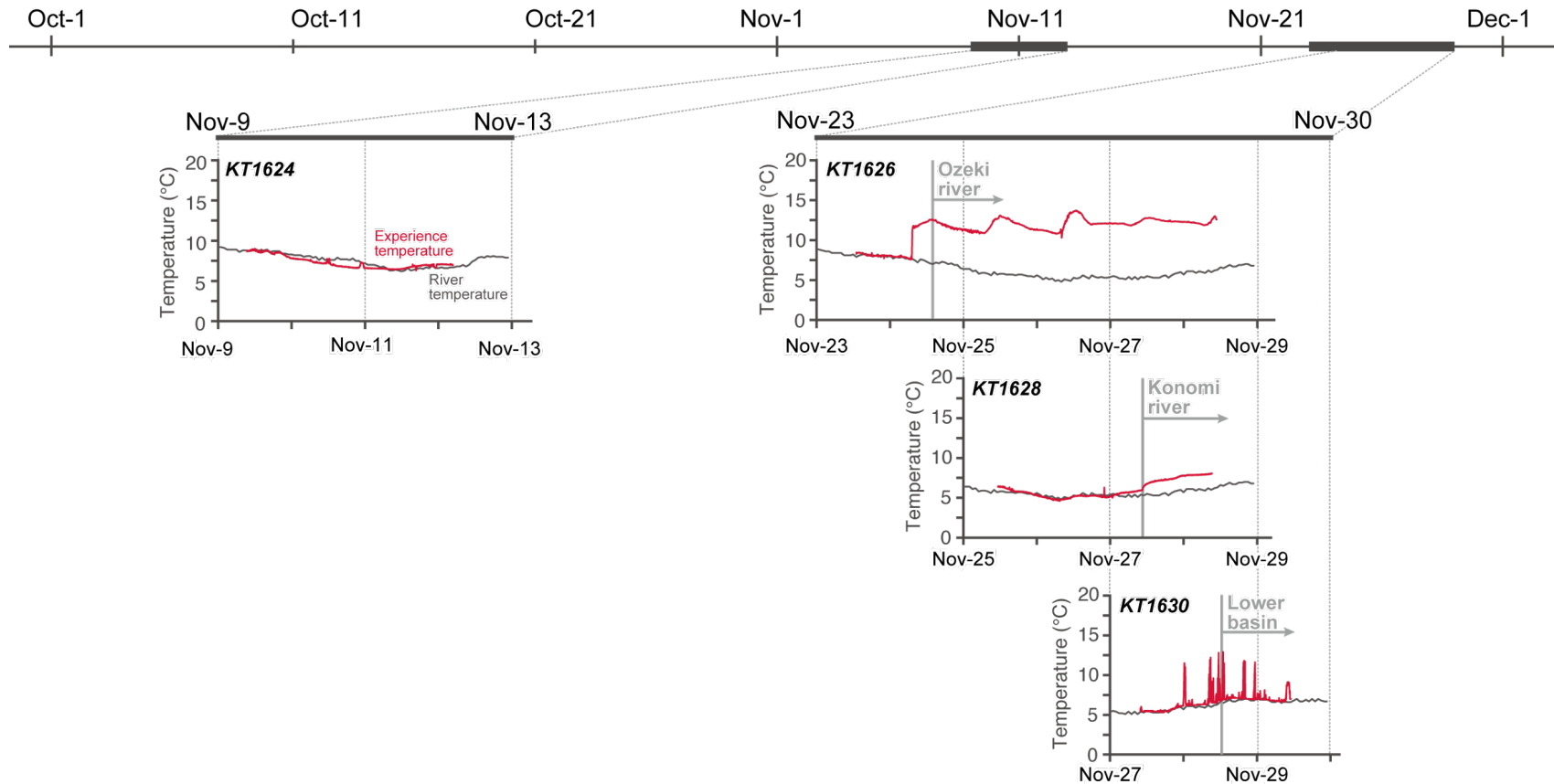


Figure 2-6. River temperature and ambient temperature for chum salmon migrating upriver in the Kitakami River Watershed in 2016.

Time-series showing experience temperature for chum salmon (red), river temperature (grey) measured at Tome (see Figure 2-1). Arrival for spawning site pale grey.

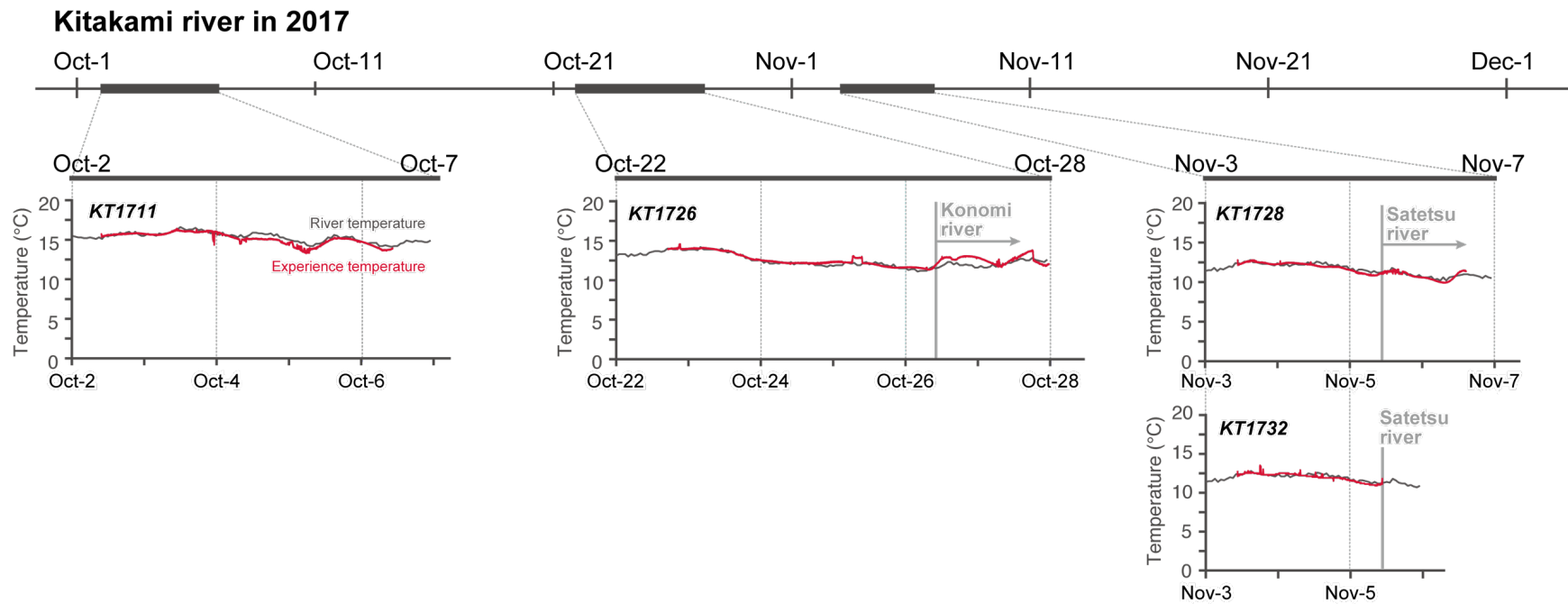


Figure 2-7. River temperature and ambient temperature for chum salmon migrating upriver in the Kitakami River Watershed in 2017.

Time-series showing experience temperature for chum salmon (red), river temperature (grey) measured at Tome (see Figure 2-1). Arrival for spawning site pale grey.

Kasshi river in 2016

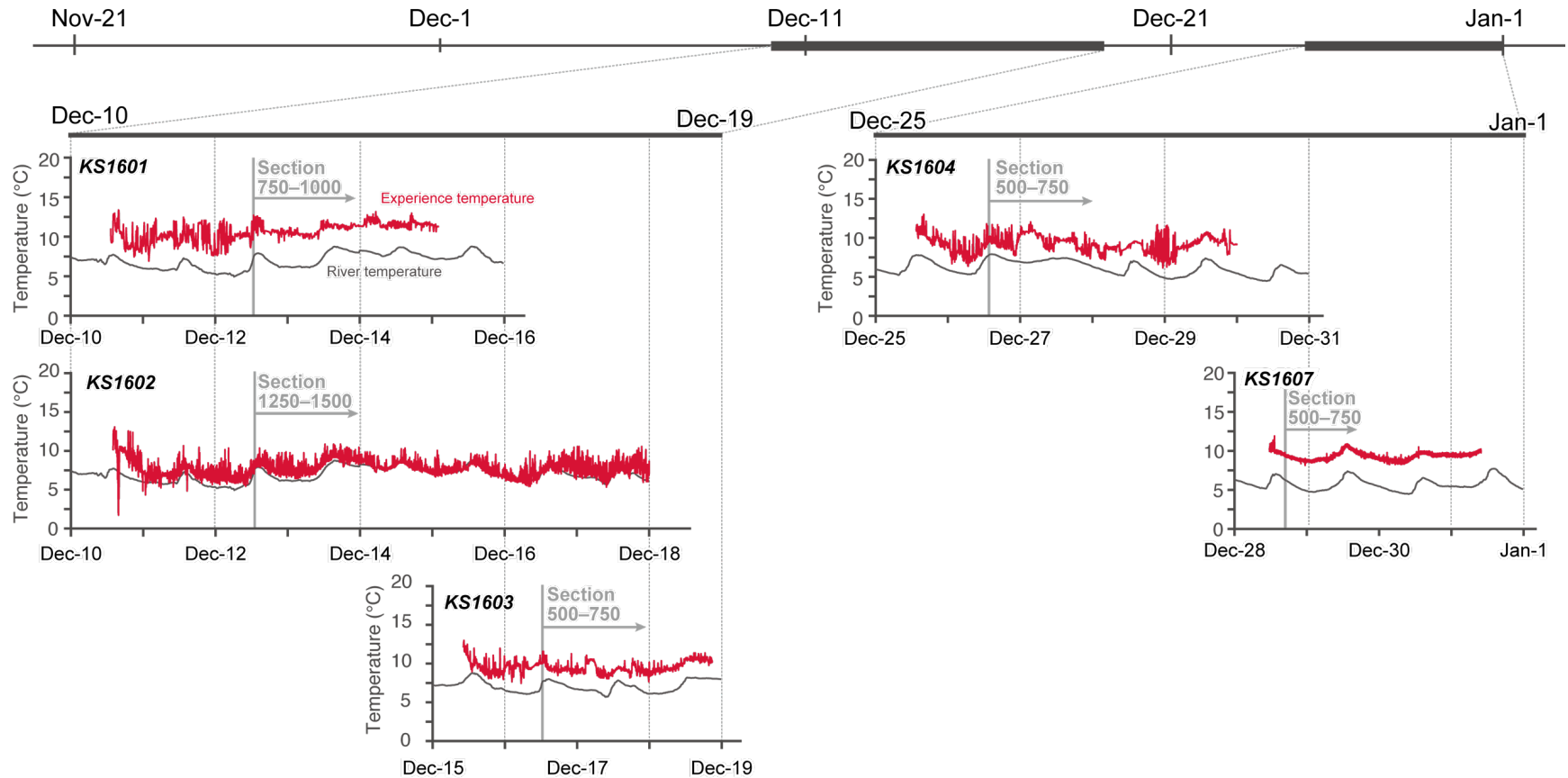


Figure 2-8. River temperature and ambient temperature for chum salmon migrating upriver in the Kasshi River in 2016.

Time-series showing experience temperature for chum salmon (red), river temperature (grey). Arrival for spawning site pale grey.

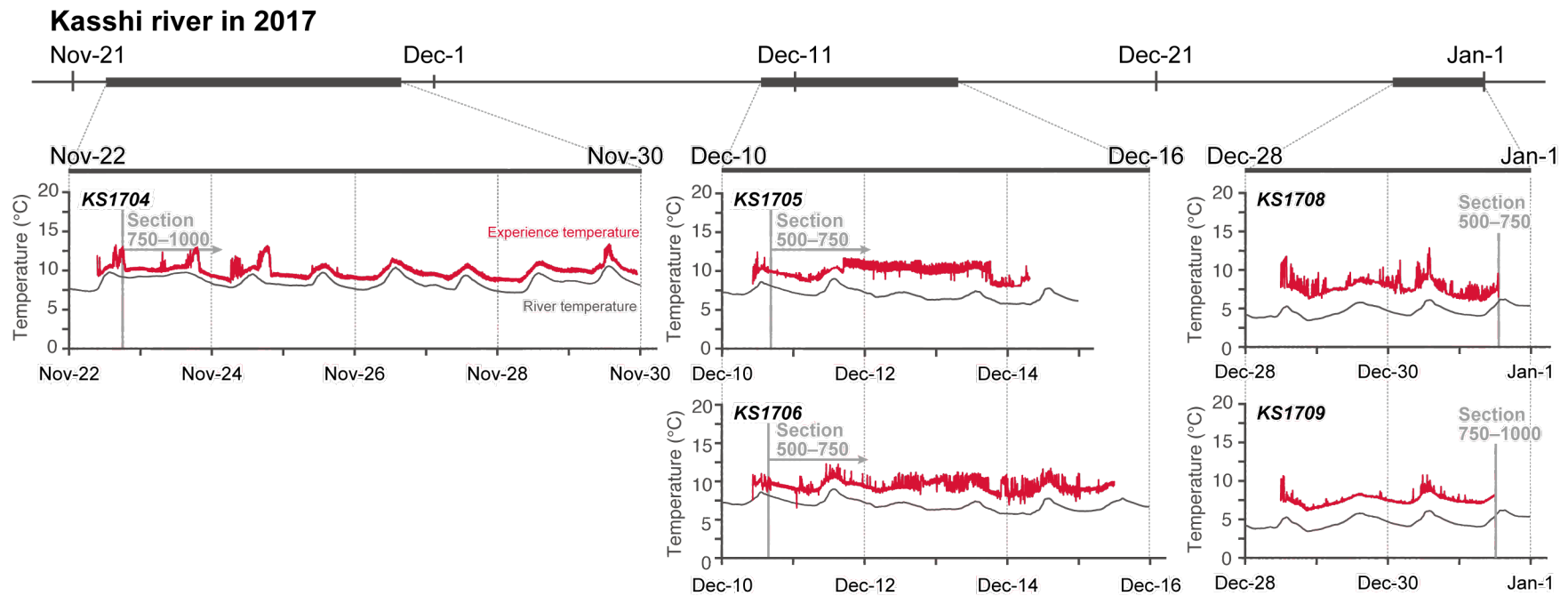


Figure 2-9. River temperature and ambient temperature for chum salmon migrating upriver in the Kasshi River in 2017.

Time-series showing experience temperature for chum salmon (red), river temperature (grey). Arrival for spawning site pale grey.

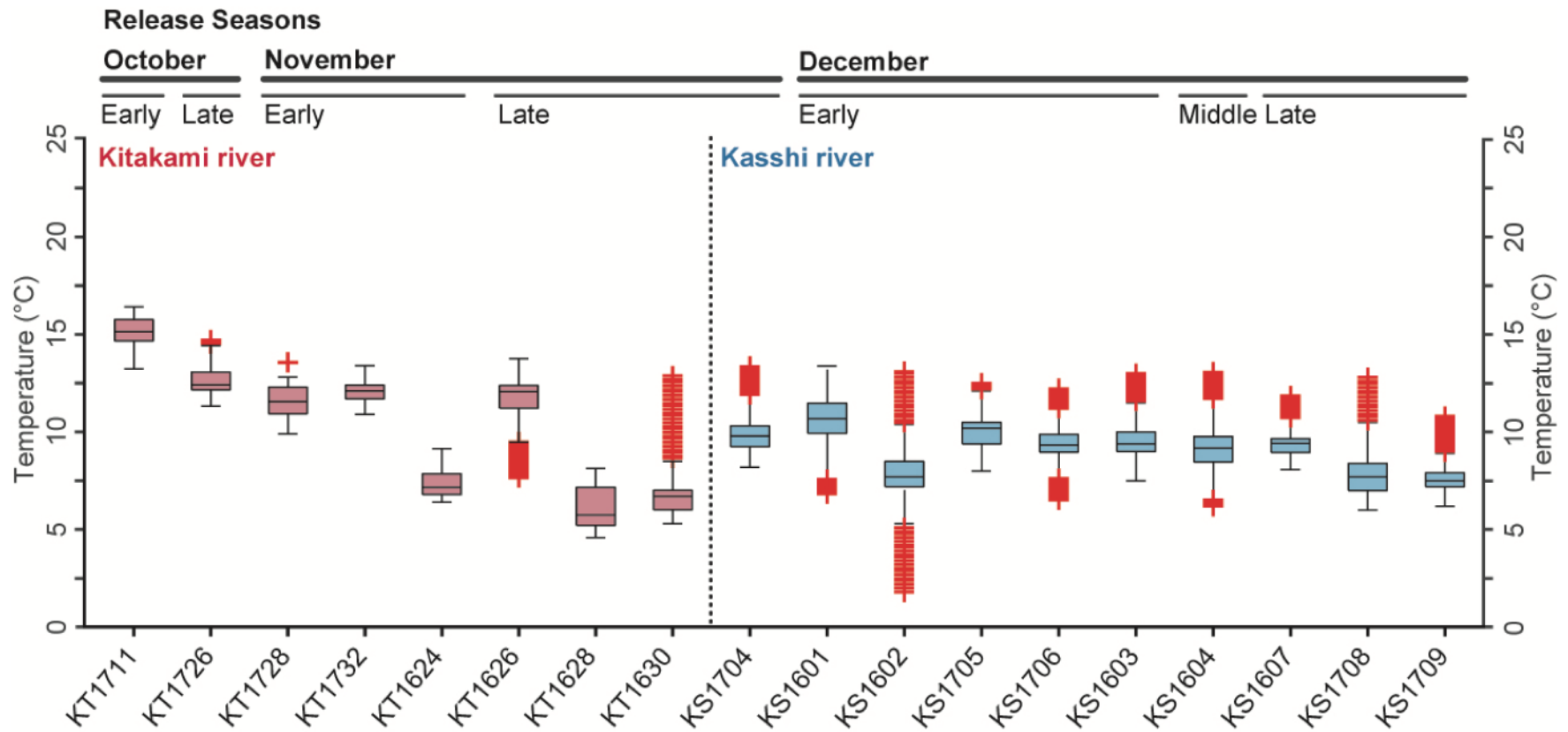


Figure 2-10. Ambient temperature of electrically tagged chum salmon in the Kitakami River and the Kashi River.

Box plots show the median value, range 25th and 75th percentiles, and outliers.

第3章 三陸のサケの適水温範囲について

3-1 はじめに

サケは冷水性、かつ狭温性の魚類とされるものの、第2章で述べた通り10月の北上川を遡上するサケと、12月に甲子川を遡上するサケでは経験する水温環境が異なることがわかった (Fig. 2-10)。これまでにこなわれてきたサケ科魚類の温度適応の研究を踏まえると、三陸のサケも集団 (population) ごとに固有の適水温範囲 (T_{pej} range) を有する可能性が考えられる。

サケ科魚類の温度適応は、ベニザケの地域集団にみられた遺伝的な適応に代表される (Eliason et al., 2011; Eliason et al., 2013; Lee et al., 2003)。ベニザケの地域集団でこなわれた有酸素代謝範囲 (AAS) の温度パフォーマンスに関する一連の研究は、ベニザケ地域集団がそれぞれ固有の適水温範囲を持つことを示した。心臓、特に血流の駆動力となる心室の形態と機能の改変によって達成されることを明らかにした (Eliason et al., 2011; Eliason et al., 2013; Lee et al., 2003)。しかしながら、遺伝的な適応による生理機能の改変だけでなく、魚類が様々な水温環境へと適応する仕組みは、個体レベルの生理的な応答によっても達成される。

魚類の体温は環境水温に大きく依存するが、冬季でも夏季でも活動量が大きく変わらないことがある。これは温度環境への馴化によって、代謝速度を始めとした生理的なパフォーマンスをある程度一定に保つ機能によって果たされる (Schmidt-Nielsen, 1997; Willmer et al., 2005)。この応答は、本来であれば水温変化によって引き起こされる影響を打ち消す (補償する) 現象であることから温度補償 (thermal compensation) と呼ばれている (Schmidt-Nielsen, 1997; Willmer et al., 2005)。

いくつかの種では温度馴化によって休止代謝速度 (RMR)、最大酸素消費速度 (MMR)、AAS を広い温度帯で水温変化の影響を完全に補償できることが報告されている (Norin et al., 2014; Sandblom et al., 2014)。さらにいえば、タイセイヨウサケ (*Salmo salar*) はサケ同様に冷水性、狭温性の魚類とされているが、高水温に対して高い馴化能力を示すことがわかってきている (Anttila et al., 2014)。Anttila らは南限集団と北限集団に由来するタイセイヨウサケの稚魚をそれぞれ低水温環境 (12°C) と高水温環境 (20°C) でそれぞれ

馴化させ、心機能の高水温に対する馴化能力を比較しているが、馴化能力に大きな集団差はみられなかったことを報告している (Anttila et al., 2014).

また、種ごとに水温への適応機構が異なることが示唆されているように、AAS の温度パフォーマンスと環境水温との対応も種ごとに異なるらしいことを 1 章で紹介した。Fraser 川水系の上流-中流域に遡上するベニザケは経験する河川水温下で AAS を最大化させるような AAS の温度パフォーマンス曲線を持っているのに対し (Eliason et al., 2011), Fraser 川水系の下流域を遡上するベニザケ集団 (Eliason et al., 2013) や、ギンザケ (Raby et al., 2016), カラフトマス (Clark et al., 2011) では、河川で経験する水温のヒストグラムの山よりも高い T_{optAAS} をもつことが報告されている。

そこで本章では、北上川と甲子川を遡上するサケの AAS の温度パフォーマンスに着目して、集団間で温度パフォーマンスに違いがあるのか、AAS の温度パフォーマンスは環境水温とどのように対応しているのか、また、仮に他のサケ科魚類でもみられているような集団差がみられたときに、どのような差異が温度パフォーマンスの差を産み出しているのかを調べることを目的とした。

3-2 材料と方法

供試魚の確保、形態計測

本章の実験は 2015 年から 2018 年にかけて東京大学大気海洋研究所国際沿岸海洋研究センター (岩手県上閉伊郡大槌町) にておこなった。各河川にて 2 章と同様の方法で捕獲されたサケを 250-liter あるいは 500-liter 活魚水槽を用いて国際沿岸海洋研究センターまで輸送した。移送後、実験に用いるサケは 500-l 円形水槽 (直径 1.05 m, 深さ 0.75 m) に収容し、円形水槽内で 1-2 日間馴致した。北上川のサケ ($n=20$; Table 3-1) の採集は 2016 年と 2017 年に 6 回、10 月 4 日から 18 日の間に行った。一度の運搬で 5-7 尾を輸送し、3 時間以内に完了するようにした。この期間中の水温は 12.4-19.6°C であった。甲子川のサケ ($n=23$; Table 3-1) は、2015 年 12 月 16 日から 2016 年 1 月 9 日と 2017 年 12 月 7 日から 2018 年 1 月 9 日に採集した。この期間中の河川水温は 7.0-12.0°C だった。250-l の活魚水槽で 1 尾ずつ運搬し、輸送時間は 30 分以内に収めた。

実験開始前に、供試魚に麻酔を施し、魚体の尾叉長と体重を計測した。麻酔には FA100 を用い、濃度は 0.5 ml l^{-1} とした。FA100 が酸素消費速度に与える影響は 6 時間後には無視できるとされているため (Hayashida et al., 2013), 酸素消費速度や臨界水温の計測を始める 6 時間以前となるように形態計測を済ませた。また、実験終了後、全ての個体は断頭により安楽死処置をした。胸部から心臓を摘出し、脱血後、心室重量を測定した。心室重量と体重から相対心室重量 (Relative ventricle mass, *RVM*) を算出した。*RVM*(%) は下式に従う:

$$RVM = 0.1 \times (M_v/M_b) \quad (3.1)$$

ここでは M_v は心室重量 (g), M_b は体重 (kg) である。

水温情報の取得

本章では河川水温と海面水温情報を利用した。河川水温は 2 章と同様の方法で取得した。北上川のサケの温度パフォーマンスとの比較に用いる海水温には、10 月の塩釜湾で観測された海面水温を、甲子のサケの比較に用いる海水温には 12 月の釜石湾で観測された海面水温を用いた。塩釜湾の海面水温情報の取得には、東北区水産研究所が運営する東北ブロック沿岸水温速報 (<http://tohokubuoy.net.myg.affrc.go.jp/>) を、釜石湾の海面水温情報の取得には岩手県水産技術センターが運営する「いわて大漁ナビ」(<http://www.suigi.pref.iwate.jp/>) を利用し、1 時間ごとの水温記録を抽出した。甲子の河川水温は 2016 年と 2017 年の計 2 年分、その他の水温情報は 2013 年から 2017 年の計 5 年分の水温情報をもちいた。全ての水温情報のサンプリング間隔は 1 時間とした。

遊泳実験による酸素消費速度の計測

遊泳実験は、国際沿岸海洋研究センターに設置されている閉鎖型の循環水槽 (西日本流体技研, 長崎, 日本) を用いておこなった (Fig. 3-1)。この閉鎖型循環水槽は容量 250 l で魚の遊泳区間は縦幅 95 cm, 横幅 26 cm, 深さ 30 cm である。上部をアクリル製の蓋で閉じることで、密閉状態となる。実験開始前に、水だけで循環水槽を満たし、試運転することで外部との酸素交換が起こらないことを確認した。循環水槽内部の溶存酸素量

と水温は光ファイバー酸素モニター (Firesting O2, PyroScience, GmbH, Aachen Germany) を用いて測定した。

AAS ($AAS = MMR - RMR$) を算出するために、RMR と MMR を各河川で5つの水温区を設けて測定した。調温機器の冷却能力の限界により、秋季には12°C、冬季では8°Cよりも低い水温を維持することができなかつたため、北上川のサケでは12, 14, 16, 20, 24°C (1水温区あたり $n=3-5$)、甲子川のサケでは8, 12, 16, 20, 22°C (1水温区あたり $n=3-5$) の水温区を設定した。

水温区 8-16°C の実験区では、遊泳実験を開始する前に供試魚を1日間、実験水温にて馴致した。水温馴致後、供試魚を循環水槽に移し、流速 0.3 FL sec^{-1} で5-8時間環境馴致した。この流速環境下ではサケは活発な遊泳を行わなくなり、遊泳区間の底に定位することを確認している。一方で、20°C以上の水温区では、サケを1日間保持することができなかつた。同じサケ属であるベニザケでも20°C以上の水温では保持できなかつたことが報告されており (Eliason et al., 2011)、本章の実験も Eliason ら 2011 の方法に従い、8-16°Cとは異なる馴致条件で実験をおこなった。20°C以上の水温区では、実験前に供試魚を16°Cで1日間水温馴致をおこない、循環水槽に移した。循環水槽で1時間環境馴致をおこなった後、実験水温まで 4°C h^{-1} の速度で昇温した。この昇温速度は、先行研究と同様の値であること (Eliason et al., 2011)、野外環境下では産卵回遊時のサケ属の親魚は同等の水温変化を経験するとされること (Clark et al., 2011; Eliason et al., 2011) から採用した。実際にベニザケでは馴致期間を挟まずに 2°C h^{-1} の速度で昇温し、15-24°Cの範囲内で RMR を計測したときに RMR の温度係数 (Q_{10}) は3.6の値をとったことから、産卵回遊時のサケ属親魚は急激な水温変化に対して強い耐性があると考えられている (Steinhausen et al., 2008)。試験水温に達した後は、3時間の環境馴致期間を設けた。循環水槽内部への環境馴致ののち、 0.3 FL s^{-1} の流速下で酸素消費速度 (\dot{M}_{O_2}) を最低でも3回計測し、計測値の中から最低値を RMR とした。RMR の計測後、臨界遊泳試験 (critical swim test) を行い、サケを疲労困憊まで遊泳させ、MMR を計測した。臨界遊泳試験は循環水槽内部の一定流速で魚を遊泳させ、一定時間を完泳したときに流速を漸次上昇させ、疲労困憊まで遊泳させる試験である。今回の実験では 0.9 FL s^{-1} の流速から実験を開始し、15分間完泳した時に、流速を 0.3 FL s^{-1} ずつ上昇させ、遊泳不能となるま

で実験を続けた。疲労困憊は、遊泳区間の後部のメッシュにサケが接した後 10 秒以上経過してもサケが前に復帰できなかった状態を判定基準とした。先行研究では、遊泳速度ごとに \dot{M}_{O_2} を測定し、遊泳速度と \dot{M}_{O_2} の関係式を算出していたが、本章の実験で用いた循環水槽の遊泳区間の長さはサケの体長に対して小さすぎたため、本章の実験では遊泳速度ごとの \dot{M}_{O_2} は算出しなかった。遊泳試験が終了したのち、供試魚に 1 時間以上の休息を取らせた後、循環水槽より取り出し、500-l の円形水槽に戻した。

ある測定期間 (Δt_{mes}) での酸素消費速度 (\dot{M}_{O_2}) は循環水槽内の酸素分圧減少率 ($\Delta[O_2]$) から下式のように算出した:

$$\dot{M}_{O_2} = \frac{\frac{\Delta[O_2]}{\Delta t_{mes}}(V_{ch} - V_b)}{M_b} \quad (3.2)$$

ここで、 $[O_2]$ は循環水槽内の溶存酸素濃度 ($mgO_2 l^{-1}$) を、 t_{mes} は時間 (min)、 V_{ch} は循環水槽の容量 (l)、 V_b はサケの体積 (l、体積は体重から算出し、その際密度は $1 kg l^{-1}$ とした)、 M_b はサケの体重 (kg) とした。

臨界水温 (CT_{max}) の計測

サケの高温耐性を調べるために、先行研究と同様の方法で臨界水温試験をおこなった。供試魚を 24 時間、 $16^\circ C$ で馴致したのち、閉鎖型循環水槽に供試魚を封入した。1 時間の環境馴致後、供試魚の臨界水温 (CT_{max}) に達するまで、水温を $4^\circ C h^{-1}$ ずつ上昇させた。 CT_{max} は先行研究と同様に実験魚が 10 秒間、平衡感覚を失ったときの水温とした。 CT_{max} を測定したのち、ただちに冷水 ($<12^\circ C$) を給水することで魚体を復帰させた。魚体が復帰したのちに、魚体を循環水槽からとりだした。その 1 時間後に断頭により屠殺した。水温は水温モニター (Firesting O2, PyroScience, GmbH, Aachen, Germany) により 1 秒間隔で計測した。

データ解析

全ての統計解析には R を用いた。集団差が RMR と水温に及ぼす影響について検討するために一般化線形モデル (Generalized linear model, GLM) をもちいた。RMR は水温の

関数とし、底を e とする指数関数を当てはめた。赤池情報量基準 (Akaike's Information Criterion, AIC) により尤もらしいモデルを選択した。集団ごとの MMR は先行研究にならない、水温の二次関数を仮定し、非線形回帰二乗法 (non-linear regression) を用いてパラメータを推定した。集団間の RVM と CT_{\max} は、Mann-Whitney の U -test を用いて比較した。

集団ごとに得られた AAS と CT_{\max} のデータをもとに AAS の温度パフォーマンス曲線を推定した。一般的に温度パフォーマンスは頂点よりも左側と右側で曲線の形が変わることが経験的にわかっている。そこで今回は Deutsch ら (2008) と Payne ら (2016) に倣い、下式:

$$AAS = \begin{cases} S \times e^{-\left(\frac{T - T_{\text{optAAS}}}{2\sigma}\right)^2} & \dots T \leq T_{\text{optAAS}} \\ S \times \left(1 - \left(\frac{T - T_{\text{optAAS}}}{T_{\text{optAAS}} - CT_{\max}}\right)^2\right) & \dots T > T_{\text{optAAS}} \end{cases} \quad (3.3)$$

を当てはめた。この式では T_{optAAS} よりも低水温側には正規分布関数を、高水温側には二次曲線を当てはめている。ここでは T は水温、 T_{optAAS} は AAS が最大となる水温、 σ は正規分布の標準偏差、 CT_{\max} は AAS が 0 となる高温側の水温、 S は AAS の最大値 (AAS_{\max}) とした。 CT_{\max} の結果は AAS が 0 となる水温情報として扱った。これらのパラメータ推定には R の nls 関数を用いた。また、適水温範囲 ($T_{\text{pej range}}$) は AAS が AAS_{\max} の 90% 値を示す水温の範囲とし、90% となる水温の低温側を $T_{\text{pej,Lower}}$ 、高温側を $T_{\text{pej,Upper}}$ とした

3-3 結果

休止代謝速度 (RMR) と最大酸素消費速度 (MMR)

北上川のサケと甲子川の RMR の温度係数 (Q_{10}) の値はそれぞれの測定水温区範囲の中で 2.6 ± 0.5 (mean \pm s.d.) と 2.3 ± 0.4 だった。水温上昇に伴った RMR の上昇率には大きな差がみられないにも関わらず、北上川のサケの RMR は甲子川のサケと比較して低い値を示していた (Fig. 3-2A)。GLM による解析の結果、RMR と水温には集団差が関係しているモデルが選択された (Fig. 3-2A, Table 3-2)。RMR と水温 (T) の関係式は北上川のサケでは $RMR = 0.707e^{0.088T}$ 、甲子川のサケでは $RMR = 0.915e^{0.088T}$ と推定された。北上

川のサケの MMR は水温上昇とともに上昇し、20°C で付近で頭打ちとなり、甲子川のサケの MMR は 16°C 付近で頭打ちとなった (Fig. 3-2A)

CT_{max} について

北上川のサケの CT_{max} の中央値は 27.8°C (n=4; Fig. 3-2B), 甲子川のサケは 24.9°C (n=5; Fig. 3-2B) だった. この CT_{max} の集団間の差は統計学的に有意だった (Mann-Whitney U-test: $U=0$, $P<0.05$).

AAS の温度パフォーマンス曲線について

集団ごとに AAS の温度パフォーマンスを推定した結果, 北上川と甲子川のサケの T_{optAAS} はそれぞれ 17.6°C と 14.0°C となった (Fig. 3-3, Table 3-3). 北上川の $T_{pej,Upper}$ と $T_{pej,Lower}$ は甲子川の値よりも高値を示した (Table 3-3). 2 水系のサケの適水温範囲は異なっていたものの, 適水温範囲の幅と AAS_{max} は大きく変わらなかった (Table 3-3). 推定された AAS の温度パフォーマンスと河川水温と海面水温情報を比較したとき, 北上川のサケの AAS は環境水温の範囲内で高値を示していた (Fig. 3-3). 10 月に北上川で放流したサケの経験水温と対応させると, 10 月に北上川で放流したサケの経験水温は T_{optAAS} (17.6°C) を超えることはなく (Fig. 3-4), 80%AAS_{max} を下回る水温 (9.1°C) も経験していなかった (Fig. 3-4).

甲子川のサケの適水温範囲は測定した河川水温のヒストグラムには一致しなかった一方で, 海面水温とは一致していた (Fig. 3-3). また, 11 月下旬から 12 月下旬にかけて放流したサケの経験水温は, T_{optAAS} (14.0°C) から 60%AAS_{max} となる水温 (6.8°C) の間に収まっていた (Fig. 3-4)

T_{optAAS} を中心としたときの代謝速度の温度パフォーマンス曲線について

AAS の温度パフォーマンス曲線は集団間で異なっていたものの, その曲線の形状は類似していたことから, 他の代謝形質が AAS の温度パフォーマンス曲線の類似性に関与している可能性が考えられた. そこで, 2 河川のサケから得られた RMR と MMR のデータを T_{optAAS} を中心として再配置したところ, RMR と MMR の集団差が小さくなる

ことがわかった (Fig. 3-3A). 実際に, GLM によって RMR と水温の関係に集団差が与える影響の大きさを検討したところ, 集団差を含めないモデルが選択された (Table 3-4).

MMR を RMR で割ることで算出される相対有酸素代謝範囲 (Factorial aerobic scope, FAS) は, MMR と RMR の比を示す. 2 河川のサケの FAS は T_{optAAS} の前後で急激に減少していた (Fig. 3-5B). 北上川のサケの FAS の平均値は 2.0 から 5.9, 甲子川のサケの FAS の平均値は 2.2 から 5.2 を示していた.

相対心室重量

本章で使用した北上川のサケの相対心室重量 (median=0.185%, n=20; Table 3-1) は甲子川のサケの値 (median=0.192%, n=23; Table 3-1) と比較して, 統計的に有意な差は認められなかった (Mann-Whitney U-test: $U=195$, $P=0.087$).

3-4 考察

サケはサケ属の中で, もっとも広い分布域をもつ種であり, 海洋におけるバイオマスもカラフトマス (*O. gorbuscha*) について 2 番目に多い (Salo, 1991). 近年, 多くのサケ属魚類で AAS の温度パフォーマンス曲線が測定されてきた (Chen et al., 2015; Clark et al., 2011; Eliason et al., 2011; Lee et al., 2003a; Raby et al., 2016). しかしながら, これらの研究は, 1 章でも述べた通りサケの水産的価値が相対的に低い地域である北アメリカに集中しており, サケの温度パフォーマンス曲線は調べられてこなかった (Eliason and Farrell, 2016). 本章の結果は, サケ (*O. keta*) の結果として新たな知見といえる.

本実験で用いたサケの由来について

現在, 三陸のサケを水系, 支流規模でその由来を検出できるような遺伝 (e.g. マイクロサテライトや, 一塩基多型) や, 回遊 (e.g. 耳石や, 安定同位体) マーカーは開発されていないため, 本章で使用したサケの由来については明確なことはいえない. サケの母川回帰性は他のサケ属と比較した時に相対的に低いとされているものの, それでもなお, その迷入率は 0.2-5% と低い値を示すことが報告されている (Brenner et al., 2012; 福澤,

2016; Keefer and Caudill, 2013). よって、本章の実験で採集したサケを河川規模で考えた時、多くの個体はそれぞれの水系由来であろう。

サケは遡上時期によっても集団が分かるとされており、第2章でみたように北上川を遡上するサケは時期ごとに遡上場所が異なる傾向がみられた (Table 2-3, Fig. 2-3). 事実、北上川水系では支流ごとに地域集団が形成されていることが報告されている (Tsukagoshi et al., 2017). 本章で用いた北上川のサケは10月の月上旬から中旬にかけて漁獲されたものを使用した。これらの時期に上流へ放流したサケの遡上場所は岩手県の中流域以上に遡上したものが多かった (Table 2-3, Fig. 2-3). よって、本章の実験で使用した北上川のサケは、中流域以上の支流集団由来であると考えるのが妥当であろう。遺伝的に異なっていたとしても、遡上時期自体は近いことから、経験する水温環境に大きな違いはないものと考えられる。甲子川のサケは12月の月上旬から1月の月上旬にかけて採集した個体を使用した。支流集団が形成されていないような状況下においても、遡上時期によってサケは遺伝的な分化が生じるとされている。ただ、2章でみたとおり、甲子川のサケは11月の下旬から1月の中旬にかけて、個体ごとの経験水温に大きな差がみられなかった (Fig. 2-10). よって、北上川のサケと同様に今回採集した甲子川のサケについて、経験していた水温環境の採集時期による違いは大きくないと推察される。

サケ属は一部の種や、生活史型除いて、一回繁殖型であることから、回遊環境に対し強い選択圧がかかっているのではないかと予想されてきた (Eliason and Farrell, 2016; Eliason et al., 2011). 実際にサケ属親魚では、遡上環境ごとに種ないしは集団特異的に適水温範囲が変わることが報告されている。これらの研究の多くは、遡上時の水温環境の違いが温度パフォーマンスの差異を生み出すと考察している (Eliason et al., 2011; Lee et al., 2003) ことを考えると、本章で推定された2河川のサケの温度パフォーマンス曲線に対し、採集時期や遺伝的な特性に由来する個体差の影響は、大きなものではなかったと考えられる。

AAS と回遊環境の水温

本章の実験から、10月に北上川を遡上するサケと12月に甲子川を遡上するサケの適水温範囲は異なることが明らかとなった (Fig. 3-2). 加えて、北上川のサケは甲子川のサ

ケと比較して高い水温帯に適水温範囲をもち、北上川のサケは、秋季の極端に高い海面水温を除いて高いパフォーマンスを発揮できることが考えられた (Fig. 3-2). 秋季に三陸沿岸域に來遊するサケは、鉛直移動によって行動性体温調節を繰り返して母川探索を行なうと考えられている. 実際、田中らの報告によると表層にサケがいる時間割合は15%であり、経験水温の個体ごとの平均値は13–19°Cであることが報告されている (Tanaka et al., 2000). これらの経験水温の平均値は北上川のサケの適水温範囲に近い (Table 3-3, Fig. 3-3). また、2章で得られた10月に北上川を遡上する個体の経験水温は適水温の範囲内であり、水温が下がってきた10月の下旬の個体でも T_{optAAS} の時の AAS の80%値以上を保って遡上しているようである (Fig. 3-4).

2章でみたように甲子川のサケは水温が相対的に高い水域で産卵をしていたことが示唆されている (Table 2-7, Fig. 2-8, 2-9). 定点観測した河川水温の最頻値は7°Cであり (Fig. 3-3), これは約60%AAS_{max} (6.8°C) に相当する. 一方で、実際に甲子川でサケが経験していた水温に対応させると、おおよそ60–90%AAS_{max} の中で甲子川のサケは活動していたことが推測される. 遡上するサケが産卵場所を選択する上で、重要なのは稚魚が適切な時期にふ化することであることから、12月の甲子川のサケが地下水の影響を受けている可能性が高い水域を利用していた生態学的な理由は主には稚魚の都合であると考えられるが、親魚のAASのパフォーマンスの観点からも利点があると考えられる.

それでも、甲子川のサケの適水温は河川水温よりは、海面水温に位置する傾向にあった (Fig. 3-3, Fig. 3-4). このことは、三陸の沿岸小河川で産卵するサケの生態と関連しているのだろう. 一般的に後期群のサケは前期群と比較して下流域に産卵する傾向があるが (Salo, 1991), 特に三陸沿岸小河川で産卵するサケは河口より数 km の範囲内で産卵するとされる (Aoyama, 2017). 実際に2章でもみたとおり、12月以降に甲子川に遡上する個体は河川に放流してから1日以内で繁殖場所に到達していた (Table 2-5). 加えて、三陸沿岸小河川で冬季に産卵するサケは、湾内で最終成熟を迎えている可能性が、行動情報 (田中, 1999) や生理情報 (Kusakabe et al., 2019; Osanai et al., 1972) より示唆されている. つまり、甲子川のサケは河川内で温度パフォーマンスを高くする必要が低いために、海水温よりの適水温範囲を有しているのかもしれない. 事実、環境が厳しい地域集団では90%AAS_{max}が遡上に必要であるとされるのに対して、遡上環境が相対的に

短いようなベニザケ地域集団では、70%AAS_{max}があれば遡上を完遂できるということが経験的に知られている (Eliason et al., 2011; Farrell et al., 2008).

ただ、浸透圧環境の変化が AAS の温度パフォーマンス曲線に与える影響は十分に明らかにされていないため、本項における海水温と AAS の関係についての考察には注意を要する。数少ない研究例として、ベニザケ親魚の AAS を海水と淡水で比較した研究が挙げられる (Wagner et al., 2006)。この研究では、海水条件では AAS が淡水条件と比較して低かったとされているが、1 温度区しか設けられていない。そのため、海水温と淡水で計測した AAS の関係についてはさらなる検証が必要となる。

代謝速度の温度パフォーマンスの差異を鑄造した生理的基盤

RMR の温度パフォーマンス曲線は北上川と甲子川の間で異なり、北上川の RMR の温度パフォーマンス曲線は甲子川の曲線を高温側に 3°C ずらしたものであることがわかった (Fig. 3-2)。加えて、AAS の温度パフォーマンス曲線の形状を決めるパラメータである T_{optAAS} 、 T_{pej} range と $CT_{max,pc}$ (パラメータ推定によって得られた CT_{max}) も集団間の差が 3°C であった (Table 3-3)。これらのことから 2 河川のサケは、RMR や MMR といった代謝速度のシフトによって、適水温範囲の差異に関係することが考えられた。実際に RMR と MMR の結果を集団ごとの T_{optAAS} を中心として並び替えたときに、集団間の RMR と MMR の明瞭な差はみられなくなった (Fig. 3-3, Table 3-4)。これらの結果は、代謝速度と温度の関係をシフトさせることによって適水温範囲を変えていることを示唆している。

このような代謝速度の温度に対する応答性のシフトは、温度補償 (thermal compensation) と呼ばれ、温度馴化、つまりは個体レベルの生理的応答の文脈で報告、議論されてきた (Sandblom et al., 2014; Schmidt-Nielsen, 1997; Willmer et al., 2005)。Fraser 川のベニザケでみられたような集団レベルの遺伝的な適応とは別に近年では、個体レベルの生理的応答もサケ科魚類の温度環境への順応に関係している可能性が提示されている (Anttila et al., 2014)。実際に、心機能の観点からタイセイヨウサケ (*Salmo salar*) の高温耐性を検討した研究では、北限集団と南限集団は同程度の温度馴化能力を持つことが示されており、南限集団はタイセイヨウサケという種が共通してもつ馴化能力が、南

限の暖かい温度環境への順応に重要な役割果たしているだろうと結論づけている。また、地理的にも生態的に非常に近いギンザケ 2 集団の温度パフォーマンスを比較した研究では、稚魚期の高温耐性には違いがみられないにも関わらず (McGeer et al., 1991), 親魚の AAS の温度パフォーマンスは異なっていたことを報告している (Raby et al., 2016). この要因として著者らが指摘しているのは採集時期の違いによる温度環境の差である。一方の集団は 11 月から 1 月にかけて採集されたのに対し、もう一方の集団は 10 月の下旬から 11 月の月上旬にかけて採集されていた。採集時期までに経験していた水温環境の違いが温度馴化を引き起こし、温度パフォーマンスの差異を生み出したという考察がなされている (Raby et al., 2016). ギンザケの研究例と同様、北上川のサケを含んだ前期群のサケは三陸沿岸域で後期群のサケと比較して高水温に直面するとされている (Kitagawa et al., 2016; Tanaka et al., 2000). また、サケの索餌海域であるベーリング海で夏季に採集されたサケの成熟個体に深度温度記録計を内部装着し、放流した研究では、7 月にベーリング海で放流してしばらくは 4-9°C の水温を経験していたが、放流から日本沿岸に近づくにつれて経験水温が上昇し、9-10 月に北海道で漁獲される直前には 20°C 付近の水温を経験することが報告されている (Azumaya and Ishida, 2005). サケがベーリング海から日本沿岸に到達するには 60-90 日間程度を要し (Azumaya and Ishida, 2005; Tanaka et al., 2005), これは温度馴化が引き起こされるには十分な期間であることから、回遊中の温度履歴が 2 水系のサケの温度パフォーマンスの差異に関係する可能性が考えられる。

ただし、2 河川のサケにおいてみられた温度パフォーマンスの差異に遺伝的な要因が関連している可能性は十分にありうる。上述したタイセイヨウサケの北限集団と南限集団の比較研究においても、南限集団は北限集団と比較して、 CT_{max} に近いような極端な高水温条件下では南限集団の最大心拍数は、北限集団よりも高いことが示されており、遺伝的な要因による心機能の改善も、南限集団の温度順応に関係していると考察されている (Anttila et al., 2014). 外温動物において温度馴化できる限界水温それ自体は遺伝的な要因も影響することが報告されており、実際に、馴化能力の改変によって局所適応している例は、魚類全体を通して広くみられている (e.g. マミチヨグ, *Fundulus heteroclitus*: Fanguet et al., 2006; タイセイヨウダラ, *Gadus morhua*: Lucassen et al., 2006; ニジマス,

Oncorhynchus mykiss: Chen et al., 2015, 2018; Narum et al., 2013). これらの例を考慮すると、本章の結果に遺伝的要因の関与があるとするならば、北上川のサケは温度馴化できる能力が甲子川のサケと比較して単純に高い、あるいは異なることがまず考えられよう。加えて、高水温環境下での心機能が北上川のサケは甲子側水系のサケと比較して高いといった可能性が挙げられる。

サケの温度順応様式と河川遡上時の経験水温が T_{optAAS} を下回ることの適応的意義

環境水温の変動に対して、外温動物は生理的、行動的に順応し、温度変化の影響を軽減すると考えられている (Farrell, 2016)。これまでの研究では、三陸沿岸域の秋季に来遊するサケは鉛直移動を行うことが示され、これはサケにとっては高すぎる表層水温を避けつつ、母川探索行動を行うための行動的適応であると考えられてきた (Tanaka et al., 2000)。つまり、サケは鉛直移動を行うことで、高水温によって増大する代謝コストを軽減しているという解釈である。行動性体温調節の例と同様に、本章の実験によって得られたサケの温度順応様式は、コストという観点でみたときに利益があることを提示している。サケ親魚は沿岸域に到達するころには摂餌をしなくなり、サケは身体に蓄積したエネルギーのみで遡上と、繁殖を完遂させなければならない。従って、産卵回遊を行うサケにとって、母川探索や河川遡上に費やすエネルギーコストを低く抑えることは重要な課題であるといえよう。

北上川のサケは、甲子川のサケと比較して、同じ水温のときに低い RMR を示していた (Fig. 3-2A)。つまり、高水温下であっても北上川のサケは生存にかかる代謝コストが大きく増大しないことを意味する。加えて、温度補償による代謝速度のシフトでは、パフォーマンスが低下することもない。よって、高水温環境下での回遊を考えた時に、温度補償による水温環境への順応は、無駄なエネルギー消費を抑えたパフォーマンスの最適化であると捉えることができよう。

パフォーマンスの最適性という視点でみると、遡上時の経験水温と AAS の温度パフォーマンスでも同様の見方ができるかもしれない。北上川のサケも甲子川のサケも、それぞれの温度パフォーマンスと実際の経験水温を対応させると、経験水温は T_{optAAS} を超えることはなく、 T_{optAAS} よりも低い水温帯であった (Fig. 3-4)。特に北上川水系のサケは

高い AAS の温度パフォーマンスを発揮していたと考えられるが、 T_{optAAS} よりも高い水温を経験することはなかった (Fig. 3-4). 同じ AAS の温度パフォーマンスであれば、低い水温の方が RMR が低いためコストの観点で利点がある. そのように考えると Fraser 川水系下流域集団のベニザケや (Eliason et al., 2013), ギンザケ (Raby et al., 2016), カラフトマス (Clark et al., 2011) の遡上時の AAS の温度パフォーマンスと環境水温との対応も同様の説明ができる可能性が考えられる. しかし、この問題を具体的に論ずるには AAS の温度パフォーマンスとコストを同じ枠組みで議論する必要があるだろう.

3-5 本章のまとめ

北上川のサケと甲子川のサケがそれぞれ系群特有の AAS の温度パフォーマンスをもち、北上川のサケは甲子川のサケと比較して高い水温帯に適水温範囲をもっていることが明らかとなった. そして、この適水温範囲の差異は、代謝速度の補償的応答によって引き起こされていることがわかった. このことは、三陸のサケがそれぞれの水温環境に温度馴化、つまりは個体レベルの生理的応答によって引き起こされている可能性を示している. しかしながら、魚類の温度適応は可塑的応答だけでなく、遺伝的な適応も関係し、今回の実験デザインでは本章の結果に遺伝的な要因がどこまで寄与しているのかについては明確なことはいえない. よって、サケという種の温度適応の生理的機構の解明にはさらなる検証が必要とされる.

また、推定された AAS の温度パフォーマンスと実際のサケの遡上時の経験水温を比較するとサケは一定水準以上の AAS のパフォーマンスもつが、 T_{optAAS} を超える水温はほとんど経験していないことが示唆された. この結果は、他のサケ科魚類でも複数の種と系群でみられているが、その適応的意義は具体的には論じられてこなかった. 続く 4 章では、サケのこのような行動形質がサケの生態を考えた時にどのような利点があるのかを、移動コストという切り口から議論する.

Table 3-1. Median fork length, body mass and ventricle size for early-run and late-run chum salmon

Population	N	Fork length (cm)	Body mass (kg)	Ventricle size	
				Mass (g)	RVM (%)
Kitakami	20	71.8 (66.4–73.1)	3.4 (2.7–3.8)	6.8 (5.2–7.6)	0.19 (0.18–0.22)
Kasshi	23	65.8 (62.0–67.7)	2.7 (2.4–3.0)	4.9 (4.1–5.8)	0.19 (0.17–0.20)

RVM, relative ventricular mass. The interquartile range is given in parentheses.

Table 3-2. Generalized linear model of the effect of independent variables on resting metabolic rate (RMR; mgO₂ kg⁻¹ min⁻¹) in chum salmon

Parameters	Estimates		
	AIC	ΔAIC	P-Value
<i>Temperature + Population</i>	69.96	0.00	<0.01
<i>Temperature</i>	80.09	10.13	<0.01
Null model	126.79	56.84	

A likelihood ratio test was used to test the significance of the fixed effects compared with the null model. Bold indicates a selected model.

Table3-3. Summary of two-part performance curve fitting to aerobic scope data collected from chum salmon populations

Population	T_{optAAS} (°C)	$T_{pej,Lower}$ (°C)	$T_{pej,Upper}$ (°C)	$CT_{max,pc}$	σ	AAS_{max}	T_{pej} breadth
Kitakami	17.6	12.8	20.8	27.8	7.4	10.7	8.0
Kasshi	14.0	10.7	17.5	25.2	5.1	10.3	6.8

Estimates were generated from individual fish data using a two-part performance curve. Using these equations, T_{optAAS} was defined as the temperature with maximum aerobic scope, upper and lower T_{pej} were defined as the maximum and minimum temperature at which absolute aerobic scope (AAS) remained above 90% of the maximum AAS (AAS_{max}), and $CT_{max,pc}$ was defined as the maximum temperature at which AAS was zero for the performance curve.

Table3-4. Generalized linear model of the effect of independent variables on RMR ($\text{mgO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ min}^{-1}$) in chum salmon, after RMR was aligned to T_{optAAS} in each population

Parameters	Estimates		
	AIC	ΔAIC	P-Value
<i>Temperature + Population</i>	69.96	1.15	
<i>Temperature</i>	68.81	0.00	<0.01
Null model	126.79	57.98	

A likelihood ratio test was used to test the significance of the fixed effects compared with the null model. Bold indicates a selected model.

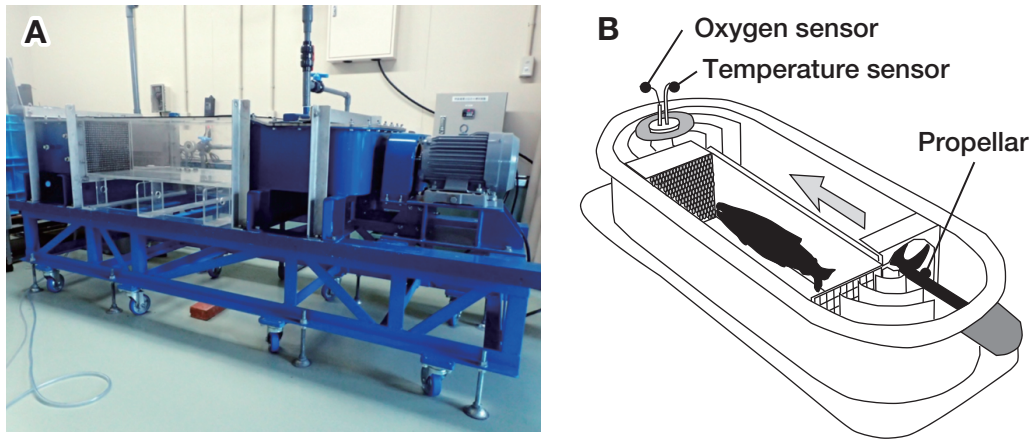


Figure 3-1. Respirometer used for this study.

(A) Swim tunnel respirometer (view from side). (B) Schematic diagram of the respirometer. The flow velocity is controlled by propeller. Dissolved oxygen concentration in the chamber was measured using a fibre optic oxygen meter with automatic temperature compensation.

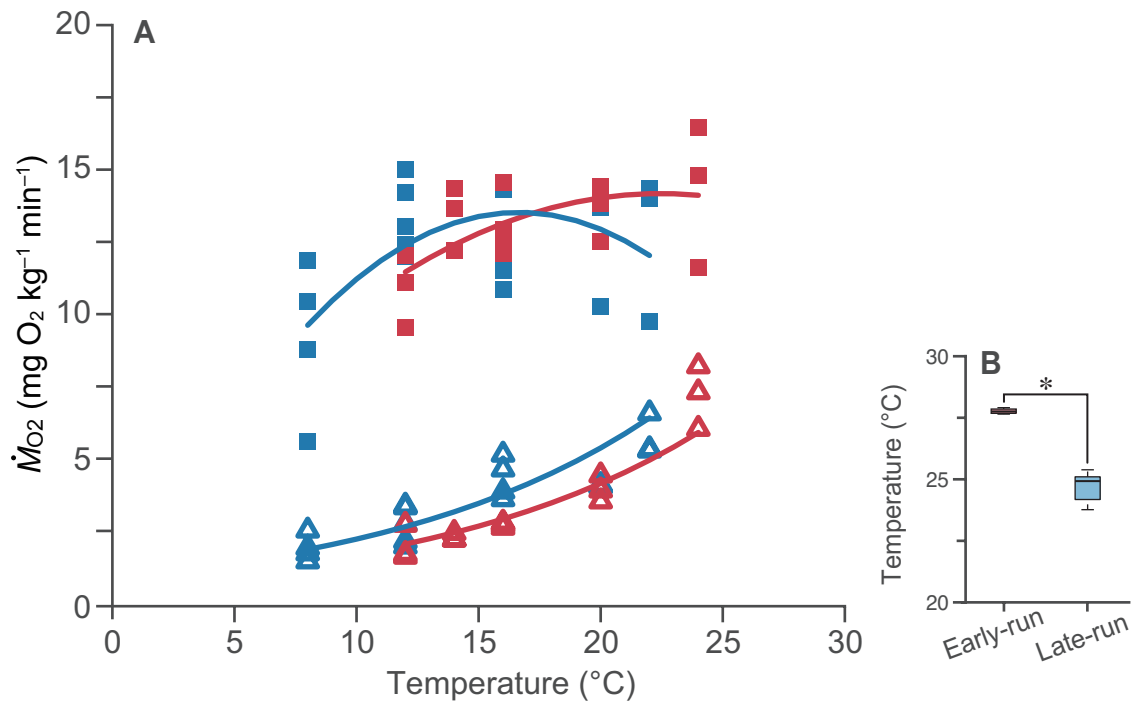


Figure 3-2. Comparison of metabolic traits and critical thermal maxima (CT_{max}), between Kitakami River chum salmon and Kasshi River chum salmon.

(A) Resting metabolic rate (RMR; open triangles) and maximum metabolic rate (MMR; filled squares) in Kitakami River (red) and Kasshi River (blue) chum salmon (Kitakami River: n=16, Kasshi River: n=18). Upper and lower curves indicate estimated MMR and RMR, respectively. (B) CT_{max} of each population (Kitakami River: n=4, Kasshi River: n=5). Box plots show the median value, range, 25th and 75th percentiles, and outliers. Asterisk denotes a significant ($P \leq 0.05$) difference between populations.

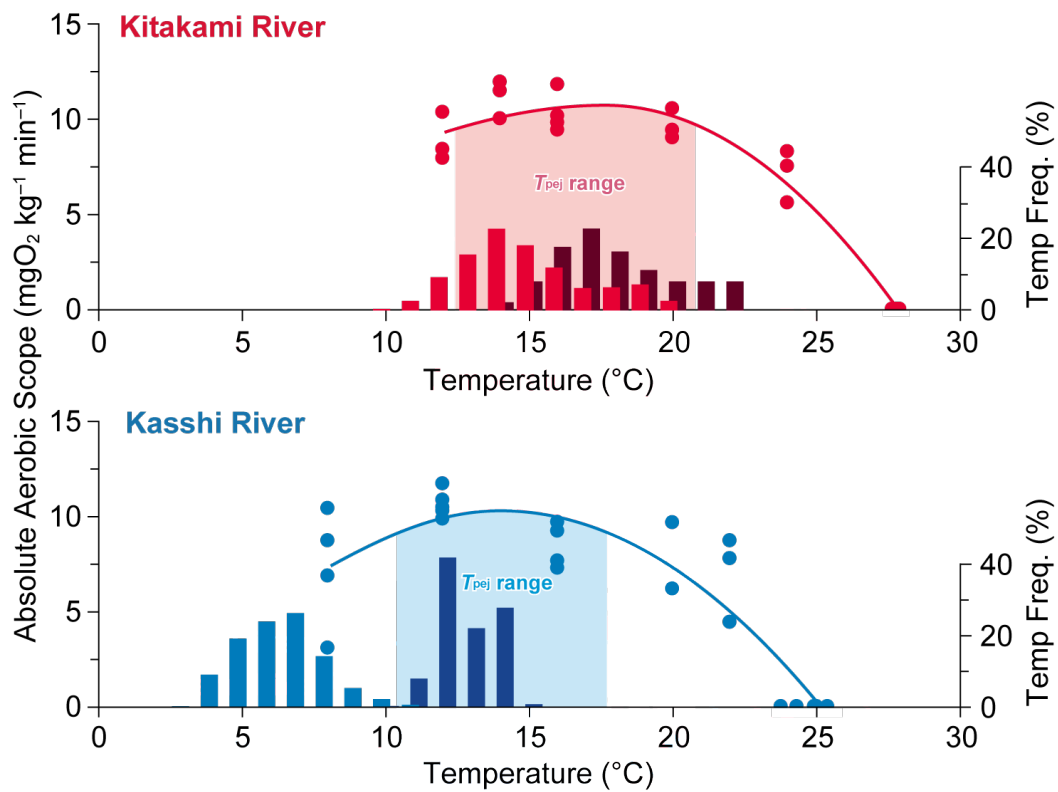


Figure 3-3. Aerobic scope of Kitakami River chum salmon and Kashi River chum salmon.

Solid lines represent a two-part performance curve fitted for each population. The data for CT max were assigned to zero for absolute aerobic scope (AAS). The frequency histograms show the distribution of mean river (light red/blue) and sea surface temperatures (dark red/blue) from 2013 to 2017 in October (Kitakami River and Shiogama Bay) and December (Kamaishi Bay). Temperatures in the Kashi River were collected from 2016 to 2017.

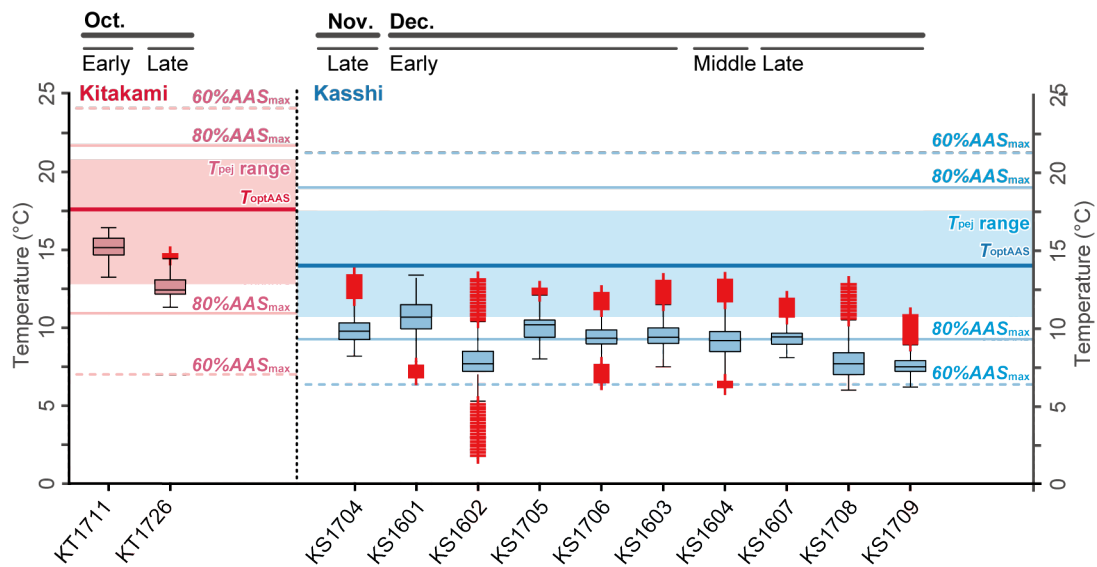


Figure 3-4. Comparison between ambient temperature and thermal performance of AAS for chum salmon migrating upriver.

Box plots show ambient temperature of electrically tagged salmon migrating upriver

Box plots show the median value, range, 25th and 75th percentiles, and outliers. Asterisk denotes a significant ($P \leq 0.05$) difference between populations. The shaded areas indicate the T_{pej} ranges. Solid lines indicate represent T_{optAAS} (dark colour), the temperatures where AAS become 80% AAS_{max} (pale colour). Dashed lines indicate the temperatures where where AAS become 60% AAS_{max} .

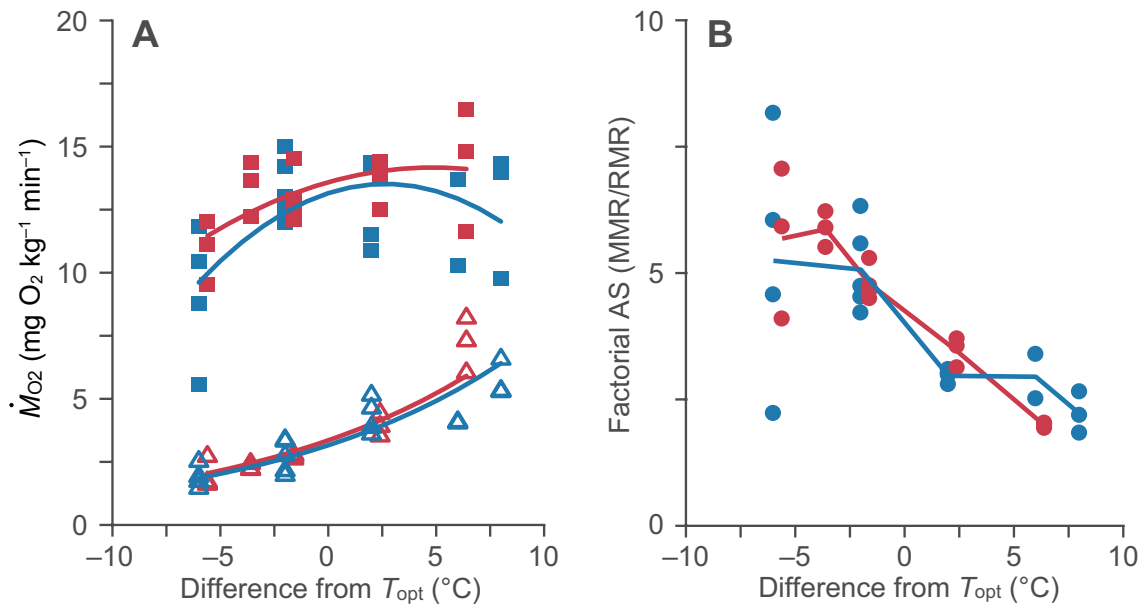


Figure 3-5. Relationship between metabolic traits and the difference from optimum temperature of AAS (T_{optAAS}) in chum salmon.

(A) Open triangles indicate indicate RMR of the Kitakami River (red) and Kasshi River (blue) salmon aligned to the difference from T_{optAAS} (experimental temperature $- T_{optAAS}$). MMR is represented by filled red (the Kitakami River) and blue (the Kasshi River) squares. Upper and lower curves represent the fitted curves for MMR and RMR, respectively. The best GLM estimation for thermal sensitivity of RMR after the alignment was without the effect of population (see Table 5). However, even if the estimation for RMR included the effect of population, the effect was negligible. (B) Filled circles represent the factorial aerobic scope (FAS=MMR/RMR) for the Kitakami River (red) and the Kasshi River (blue) salmon and solid lines indicate the moving average of FAS for the Kitakami River (red) and the Kasshi River (blue) salmon.

第4章 温度パフォーマンスと 流速環境に応じたサケの遡上行動の関係

4-1 はじめに

第2章から第3章にかけて、北上川と甲子川のサケで異なる絶対有酸素代謝範囲(AAS)の至適水温(T_{optAAS})をもつこと、両河川のサケは適水温よりも低い水温帯で遡上していることが明らかとなった。ギンザケやカラフトマスもサケと同様に T_{optAAS} よりも低い水温帯で遡上することが報告されている(Clark et al., 2011; Raby et al., 2016)。このことは、サケ科魚類がAASを最大化させるような水温帯で遡上しているわけではないことを意味する。

地球温暖化が魚類の有酸素代謝のパフォーマンス(AAS)に与える影響が懸念されているが、代謝コスト(RMR)に与える影響も懸念されている。加えて、これまでも述べてきたように遡上期に外からのエネルギー摂取を断つサケにとって遡上や生存にかかるコストをある程度削減することは重要な課題であるといえる。

産卵遡上するサケは、ある流速環境下で瞬発的な遊泳と休息を繰り返して遡上することが観察されてきた(Akita et al., 2006; Makiguchi et al., 2008; Miyoshi et al., 2014)。しかし、第1章でも述べた通り古典的な移動コスト(COT)のモデルでは、休息という効果を含めることができず、サケの遡上を休息時の代謝エネルギーコストも含めた移動コストという枠組みで議論することができなかった。

近年、ヒトの運動生理学の分野で開発されたクリティカルパワーモデルを移動コストのモデルに応用することで、移動モデルに遊泳の継続時間と回復に要する時間(休息)の2つを組み込んだ移動コストのモデルが提示された(Martin et al., 2015)。このモデルの中では、速い流れの中では休息を伴うような遊泳が移動コストを最小化するための最適な振る舞いとなることを示されている(Martin et al., 2015)。クリティカルパワーモデルは、持続的に活動できる運動強度の閾値をクリティカルパワー(P_{crit})と仮定して、持続できる運動と持続できない運動をわけて扱っているのが特徴である。現実のどんな動物も持続できる運動強度は限られていて、その強度を超えると疲労するため、そこから回復する休息が必要となる。クリティカルパワーが高ければ高いほど、高い遊泳強度で

の運動時間比 (遊泳継続時間/回復に要する時間) が高くなり、低くなれば運動時間割合が小さくなると予想されている。そして、このクリティカルパワーは有酸素代謝の能力によって定まるとされる。ヒトでこのモデルの例を考えると、有酸素代謝能力の優れるアスリートは運動習慣のないヒトと比較して、持続できる運動の運動強度は高い、といった例が挙げられる。

この考え方を速い流れを遡上するサケに当てはめたときには、高い有酸素代謝のパフォーマンスをもつ高いサケほど、高い運動強度で持続的に遊泳できることから、速い流速下を遡上する際に、休息に必要な時間が短くなることが予想される。休息時間の短縮化は休息時にかかる代謝コストを抑えることができるので、コストの観点からも利点がある。これまでの移動コストのモデルでは、AAS の温度パフォーマンスを移動コストという枠組みで議論することができなかったが、 P_{crit} を移動コストのモデルにとり入れることで、AAS がコストに与える影響を評価することが可能となる。

第3章でみたように有酸素代謝のパフォーマンスである AAS は T_{optAAS} で最大値をとることから、サケは T_{optAAS} に近い水温ほど、速い遊泳速度での休息時間割合が短くなると推測される。一方で休息時にかかる代謝コストは水温に対して指数関数的に上昇する。以上のことから回復時にかかるコストを最小化する水温は、休息時間割合の短縮化 (T_{optAAS} に近い水温) と休息時にかかるコスト (低水温) のバランスによって定まると考えられる。

先行研究では、 P_{crit} を水温によらず一定としているために、水温によって変化する有酸素代謝のパフォーマンスに関する議論は十分ではなく、AAS の温度パフォーマンスによって推定される適水温と COT との関連はよくわかっていない。加えて、理論解とバイオテレメトリー手法によって得られた遡上速度 (対地速度) の比較がなされたが、実際に流況の変化に伴って遊泳行動、特に対水速度がどのように変化していくのかについては記述されてこなかった。

そこで、本章では第3章で得られたパラメータをもとに遊泳モデルを作成し、流速や水温といった環境の変化がサケの最適な遊泳行動、移動コストにどのような影響をあたえるのかを推定した。加えて、移動コストの観点から、サケが適水温よりも低い水温帯

で遡上することの生態学的意義について考察した。最後に、北上川を遡上するサケの行動記録と理論解を比較し、推定値を評価した。

4-2 材料と方法

遊泳モデルの構築

COT は第 1 章で述べた通り単位距離あたりを移動するのに費やされるエネルギー量 ($J m^{-1} kg^{-1}$) を指す。ある距離まで移動する間の総パワー ($J kg^{-1} s^{-1}$ 或いは $mgO_2 kg^{-1} s^{-1}$) を P_t 、移動速度 (対地速度) ($m s^{-1}$) を U_g とすると COT は下式となる

$$COT = \frac{P_t}{U_g} \quad (4.1)$$

遊泳中のパワー (もしくは仕事率) P_t は生存に要するパワー (Metabolic power, P_m) と遊泳行動に必要なパワー (Swimming Power, P_s) の和であると考えられるため

$$P_t = P_m + P_s \quad (4.2)$$

となる。

このうち P_s は遊泳速度 (対水速度) U_s の上昇に対して 2-3 乗で上昇する関数であるため (Videler, 1993), P_s は

$$P_s \propto U_s^\gamma \quad (4.3)$$

となり, U_s と P_t の関係は Figure 4-1A に示す通りになる。

流れの速度 U_c が 0 のとき, U_s は U_g と等しくなるから,

$$COT = \frac{P_m + P_s}{U_s} \quad (4.4)$$

が成立する。つまり, COT は U_s と P_t のグラフにおいて原点から引いた直線の傾きを意味し, U_s - P_t の曲線と原点から引いた直線の交点はある U_s における COT となる (Fig. 4-1)。そのため, 流れの速度が 0 の時に COT を最小にする遊泳速度 U_{opt1} は, 原点から U_s - P_t の曲線に引いた接線の接点の遊泳速度となる (Fig. 4-1A)。3 章の RMR の結果でも見た通り, P_m は水温の影響を受ける。 P_m は U_s - P_t 曲線の切片となるため, 原点から U_s - P_t 曲線に引いた接線の接点の位置も曲線の上下移動に伴って変化する。次に $U_c > 0$ のときは, 対地速度 U_g は対水速度 U_s から流速 U_c を差し引いたものなのでこのとき COT は

$$COT = \frac{P_m + P_s}{U_s - U_c} \quad (4.5)$$

となるから、流れがあるときの U_{opt2} は $(U_c, 0)$ を原点とする U_s-P_t 曲線に引いた接線の接点の遊泳速度となり、流れがある環境下における最適な遊泳速度は流れが無い時に比べて速くなる ($U_{opt2} > U_{opt1}$) (Fig. 4-1). 以上が流速の影響を含めた COT のモデルとなる。

本章では流速環境に応じたサケの遡上行動を説明するために、このモデルにさらにエネルギー供給の制約を組み込んだ Martin らの COT モデルを採用した (Martin et al., 2015). この COT モデルの特徴は、ヒトの運動生理学のクリティカルパワーモデル (Critical power model, CP model) をとりいれ、持続可能な遊泳と不可能な遊泳をクリティカルパワー (Critical power, P_{crit}) によって分けた点である。

CP モデルはヒトが発揮できるパワー P_t を時間の関数として表すもので、Monod (1965) が提唱し、現在も運動生理学の分野でアスリートの無酸素代謝能力を評価するのに使われるモデルである (Jones and Vanhatalo, 2017; Morton and Billat, 2004). この CP モデルでは運動時のエネルギー要求は有酸素代謝と無酸素代謝の 2 つの系から供給されるものとして、有酸素代謝から供給されるエネルギー量は無限、無酸素代謝から供給されるエネルギー量を有限とする仮定をおいている。この有酸素代謝から供給されるエネルギー供給速度の最大値は P_{crit} 、無酸素代謝から供給できる有限のエネルギー容量は無酸素性作業容量 (Anaerobic work capacity, N_{max} ($J\ kg^{-1}$)) とされる (Fig. 4-2). ヒトがある運動強度 P_t において疲労困憊するまでの時間を t_e (exhaustion time (s)) とすると、

$$t_e = \begin{cases} \infty & \dots P_t \leq P_{crit} \\ \frac{N_{max}}{P_t - P_{crit}} & \dots P_t > P_{crit} \end{cases} \quad (4.6)$$

が成立するとされる。この条件式は、運動時のエネルギー要求量 P_t が P_{crit} を下回る場合は有酸素代謝から全てのエネルギー供給がなされるために運動時間に制限はないとする一方で、 P_{crit} を超えた強度の運動では、 $(P_t - P_{crit})$ の速度で N_{max} が消費されていき、枯渇すると運動の継続が不可能となることを意味する (Fig. 4-2).

また、CP モデルでは、 N_{max} を消費尽くした後の回復時間 t_r (recovery time (s)) も仮定され (Morton and Billat, 2004), 回復速度を P_r として t_r は

$$t_r = \frac{N_{\max}}{P_r} \quad (4.7)$$

とされる。

P_{crit} は有酸素代謝から供給できるエネルギー速度が関係するため、Martin らのモデルでは MMR が P_{crit} に当てられている。また、 N_{\max} の回復には有酸素代謝によって産生されるエネルギーを介するので、Martin らのモデルでは P_r は有酸素代謝から供給される速度の最大速度から代謝コスト P_m を引いたもの、つまりは

$$t_r = \frac{N_{\max}}{P_{\text{crit}} - P_m} \quad (4.8)$$

とされた。

また、回復中には代謝コスト P_m が常にかかるため、 P_{crit} を超えた遊泳を行なった際には回復に要する時間 t_r と運動の継続時間 t_e の割合比分の P_m がかかることになるので、移動にかかるコストの合計値は

$$P_m + P_s + P_m \left(\frac{t_r}{t_e} \right) \quad (4.9)$$

となる。遡上するサケ属の魚は岩陰や淀みで休息することが知られているので (Makiguchi et al., 2008)、休息中は流れが移動距離に及ぼす影響はないと考えることができる。よって、CP モデルを踏まえると COT について

$$COT = \begin{cases} \frac{P_m + P_s}{U_s - U_c} & \dots P \leq P_{\text{crit}} \\ \frac{P_m + P_s + P_m \left(\frac{P_m + P_s - P_{\text{crit}}}{P_{\text{crit}} - P_m} \right)}{U_s - U_c} & \dots P > P_{\text{crit}} \end{cases} \quad (4.10)$$

の条件式が成立する。

ここまでの COT のモデルでは、 N_{\max} の回復には消費分と同じ分だけのエネルギー量が使用されると仮定しているが、実際のサケや野生動物では、 N_{\max} の回復には余剰のコストがかかることが考えられる。高強度の運動時の無酸素性のエネルギー源は ATP とクレアチンリン酸 (PCr)、グリコーゲンの3つが挙げられ、寄与率の高いグリコーゲンの再合成過程 (糖新生) にはエネルギーのロスが起こるからである。これは、解糖系でグリコーゲンから乳酸まで分解する過程で 3ATP が生成されるが、乳酸からグリコーゲ

ンを再生成するには7ATPが使われることに由来する。糖新生では乳酸以外にもアミノ酸が主要な基質となるが、糖源性アミノ酸からの糖新生は乳酸と同様の経路を辿るので、同じくエネルギーの消失が生じる。グルコースからグリコーゲンを再合成する過程ではエネルギーの消失が起こらないが、これはヒトの様に糖質を外部より摂取できる動物にしか当てはまらないため、現実的な仮定ではない。

よって、 N_{\max} の回復には過剰なコストがかかることが考えられるため、この過剰コストを回復効率 (recovery yield, y_r) を仮定すると、 y_r は各無酸素性のエネルギー源の効率と寄与率 (fraction, f) との荷重平均と捉えることができるので、

$$y_r = \sum f_i y_i = f_{\text{ATP}} y_{\text{ATP}} + f_{\text{PC}_r} y_{\text{PC}_r} + f_{\text{Gly}} y_{\text{Gly}} \quad (4.11)$$

と考えることができる。

この N_{\max} の回復効率 y_r は回復時間比と、再合成過程におけるエネルギーロスに関係するとされ、Martin ら (2015) では

$$COT = \begin{cases} \frac{P_m + P_s}{U_s - U_c} & \dots P \leq P_{\text{crit}} \\ \frac{P_m + P_s + P_m \left(\frac{y_r (P_m + P_s - P_{\text{crit}})}{P_{\text{crit}} - P_m} \right) + (y_r - 1)(P_m + P_s - P_{\text{crit}})}{U_s - U_c} & \dots P > P_{\text{crit}} \end{cases} \quad (4.12)$$

が最終的な式の形とされている。

遊泳モデルの各式のパラメータの導出、計算結果の推定

COT のモデルに用いたパラメータには3章で得られた北上川水系のサケのパラメータと Martin らの文献値をもちいた (Table 4.1)。代謝コスト P_m は3章で推定した水温の T と指数関数の関係にあるとし、

$$P_m = c_0 e^{dT} \quad (4.13)$$

とした。 c_0 , d は理論的に導出されるパラメーターを示し、3章で得られた北上川のサケの推定値を代入した (Table 4.1)。

また遊泳コスト P_s は、3章で述べた様に遊泳実験にもちいた循環水槽の遊泳区間がサケの体長に対して小さかったため、 U と \dot{M}_{O_2} の関係が正確性を欠くと予想されたため以下のモデル式に従うとした。

$$P_s = c_1 M^\beta U_s^\gamma \quad (4.14)$$

c_1 , β , γ はパラメーターを示し, M は体重を示す. 本章では, AAS を用いるが, 体重を含めて AAS を推定したときに, 計算が発散してしまったため, 体重を組み込むことができなかつた. そこで, P_s における M には 3 章で用いた北上川水系のサケの体重の中央値である 3.6 kg をもちいた.

Martin らの研究では P_{crit} は MMR と同値として扱われていた. 本章では AAS の温度パフォーマンスと COT との関連をみるのが目的であるため, AAS から供給できるエネルギー供給速度を P_{AAS} として, P_{crit} を下式

$$P_{\text{crit}} = P_m + P_{\text{AAS}} \quad (4.15)$$

とした. P_{AAS} は式 (3.3) に基づき, パラメータは北上川のサケで推定された値を用いた (Table 3-3). それぞれ P_m , P_{AAS} はともに温度によって決まるため, P_{crit} も同様に温度の関数となる.

U_{crit} はある温度 T において

$$P_t(U_s) = P_{\text{crit}} \quad (4.16)$$

となる遊泳速度とした.

また, COT を算出する際には, エネルギー消費速度の単位を mgO_2 から kJ へと変換するために酸素熱量係数 $14.1 \text{ J mgO}_2^{-1}$ を用いた (Videler, 1993).

遊泳モデルを通して, 最適遊泳速度 U_{opt} と最小移動コスト COT_{min} とは別に, 休息時間割合と最適な速度 (対地速度) を算出した. 休息時間割合 prop_{t_r} は

$$\text{prop}_{t_r} = \frac{t_r}{t_e + t_r} \quad (4.17)$$

遡上速度 U_g は

$$U_g = \begin{cases} U_s - U_c & \dots U \leq U_{\text{crit}} \\ (U_s - U_c) \times \left(\frac{t_e}{t_e + t_r} \right) & \dots U > U_{\text{crit}} \end{cases} \quad (4.18)$$

により算出した.

行動データの解析

今回の行動解析にもちいたのは 10 月 2 日に北上川で放流した KT1711 の行動記録を用いた。バイオテレメトリー手法による追跡調査からは KT1711 は少なくとも放流から 11 時間はほとんど遡上を行っていなかったため、放流から 11 時間は解析に用いず、それ以降の行動記録を解析に用いた。時系列データのグラフ化、解析には、解析ソフト Igor Pro 7.06 (WaveMetrics 社製) と Igor Pro 上で動作するアプリケーション Ethographer ver.2.0.4 を用いた (Sakamoto et al., 2009)。

本章では、サケの遊泳速度を動的加速度から推定した。これは、河川内では装着期間中を通じた遊泳速度は記録されなかったためである。動物の動的加速度から遊泳速度を推定する指標は尾びれ周波数を含めて複数存在する (Makiguchi et al., 2008; Mori et al., 2015)。今回は数日規模の加速度記録を取得するために加速度のサンプリング周波数を 8 Hz としたため、強度の高い遊泳時の尾びれ周波数を正確に分解することができなかった。そのため、動物の運動量を相対的に表す指標であるベクトル性動的加速度 (Vectorial Dynamic Body Acceleration, *VeDBA*) を遊泳速度の指標とした (Wright et al., 2014)。*VeDBA* は、動的加速度の二乗和平方根をとったもので下式:

$$VeDBA = \sqrt{A_x^2 + A_y^2 + A_z^2} \quad (4.19)$$

によって示される。この式における A_x , A_y , A_z はそれぞれ左右, 前後, 背腹軸の動的加速度成分を示す。

研究に用いた行動記録計の加速度センサーには、サケの尾びれ振動を含めた動きによる動的加速度成分と重力に由来する静的加速度の両方が記録されている。サケの遊泳時の加速度時系列データから求めたパワースペクトル密度を調べると、2.5 Hz 付近にピークがあり、0.7 Hz 付近が谷となっていた (Fig. 4-3A)。このパワースペクトル密度の谷よりも高い周波数成分を尾びれ振動に由来する動的加速度として、*VeDBA* の算出にもちいた。高周波成分との分離には 0.7 Hz のローパスフィルターを作成して、低周波成分を分離した (Fig. 4-3B)。

遊泳速度と *VeDBA* の関係を調べる際にはプロペラによって記録された速度と *VeDBA* の 5 秒平均値を指数関数で回帰した (Fig. 4-3C)。求められた回帰式をもとに *VeDBA* から遊泳速度を推定した。

加速度記録の時系列データには、Martin らのクリティカルパワーモデルが予測したように不活発な時間が含まれていた (Fig. 4-4A). そこでこの不活発な時間をサケの休息行動と定義するために、加速度情報から推定される遊泳速度を用いた. 不活発な時間では、加速度情報から推定される遊泳速度は約 0.4 m s^{-1} であった (Fig. 4-4A). そこで遊泳速度が 0.5 m s^{-1} 以下を記録し続けている時間区間を抽出し、その時間区間の継続時間のヒストグラムを作成したところ 30–45 秒の間で継続時間の頻度分布が変わっていた (Fig. 4-4B). よって、本章では 0.5 m s^{-1} 以下の遊泳速度が 30 秒以上続いている時間区間をサケの休息行動として定義した.

また、休息行動を除いた時の遊泳速度の頻度分布から、サケが持続して遊泳できる速度の推定を試みた. U_{crit} 以上の遊泳速度は持続できない遊泳であるから、頻度分布において頻度が低くなり始める遊泳速度であると考えられる. 休息時間を除いて遊泳速度の頻度分布のヒストグラムを作成すると $0.8\text{--}1.1 \text{ m s}^{-1}$ の遊泳速度で頻度分布が急激に下がっていたことから、遊泳速度 0.9 m s^{-1} を Ecological U_{crit} (U_{critE}) とした (Fig. 4-4C).

河川流速の測定と流速断面図の再現

サケが遡上していた環境の流速情報を得るために、プロペラ式速度ロガー (PDT-180) を重りと羽をつけた土台に固定した流速計を用いて河川流速の測定を試みた (Fig. 4-5A, B). 河川流速の計測は、2017 年 10 月上旬に下流域から狭窄域に分布する 4 基の橋で計測した (Fig. 4-6).

流速計を橋の上からロープをつけて川底に着底するまで降ろし、引き上げた (Fig. 4-5C). 流速の測点は川幅の 10–20% ずつに設定した. 川幅は事前に Bluetooth によりスマートフォンと接続する GPS 受信機 (Garmin GLO Add-on GPS Receiver, Garmin Ltd, Olathe, USA) を用いて測位し、iOS のアプリケーションである Geographica 上で測定した. 今回使用した GPS の受信機により iPhone の位置精度は $\pm 5 \text{ m}$ 以内に収まることを事前に確認している. 速度ロガーが記録した深度と速度をもとに、各測点の深度と流速をプロットし、二次元線形補完をすることで河川流速の横断面図を作成した.

4-3 結果

遊泳モデルについて

3章の遊泳実験により得られたパラメータをもとに、遊泳モデルを作成した (Fig. 4-7).

T_{optAAS} において式 (4.15) により P_{crit} を推定し、式 (4.16) を用いて推定された P_{crit} から U_{crit} を算出すると U_{crit} は 1.42 m s^{-1} と推定された (Fig. 4-7A). 実験によって得られる U_{crit} は、ある一定時間維持できる遊泳速度として測定される。魚種ごとに計測時間は異なり、サケ属魚類では 15 分間維持できる遊泳速度が U_{crit} として測定される。この U_{crit} を $U_{\text{crit}15}$ とし、式 (4.6) を用いて $U_{\text{crit}15}$ を推定すると 1.80 m s^{-1} であった (Fig. 4-7B). 水温を T_{optAAS} 、流速を 0 m s^{-1} としたときの COT と遊泳速度の関係は Fig. 4-7C のように U_{crit} を境に大きく変化した。

次に水温を 12°C から 24°C まで変えて P_{crit} 、 P_m を推定し (Fig. 4-7D)、水温が U_{crit} に与える影響を評価した (Fig. 4-7E). 算出された P_{crit} から U_{crit} を推定すると適水温範囲 ($12.8\text{--}20.8^{\circ}\text{C}$) の中では、 U_{crit} は $1.36\text{--}1.42 \text{ m s}^{-1}$ と推定された (Fig. 4-7E). 次に推定されたパラメータをもとに水温と流速がサケの COT に与える影響を検討した。流れがない状況であれば、水温を $12\text{--}24^{\circ}\text{C}$ の間で変化させても上昇してもサケの U_{opt} は U_{crit} を超えないと推定された (Fig. 4-7F). 一方で、水温を 17.6°C (T_{optAAS}) に固定化し、 $0\text{--}1.5 \text{ m s}^{-1}$ の流速条件を与えたときには、流速の上昇に伴い U_{opt} も Fig. 4-1 で予想されるように速くなっていった (Fig. 4-7G). 流速が 0.6 m s^{-1} に達すると U_{crit} が U_{opt} となる状態が続き、 1.1 m s^{-1} 以上の流速で U_{opt} は U_{crit} を超える遊泳速度になると推定された (Fig. 4-7G). また、 U_{opt} における COT である最小移動コスト (COT_{min}) に与える影響は、水温よりも流速の方が大きくなった (Fig. 4-7F, G).

水温と流速条件を変えたときの U_{opt} と COT_{min} について

流速と水温の2つの条件下で U_{opt} とそのときの休息时间割合を推定し (Fig. 4-8A)、その際の遡上速度 (Fig. 4-8B)、 COT_{min} (Fig. 4-8C) を算出した。水温が変化しても、適水温内では U_{opt} が U_{crit} 以上となる流速は $1.0\text{--}1.1 \text{ m s}^{-1}$ と推定されたのに対し (Fig. 4-8A)、AAS が $61\%AAS_{\text{max}}$ に低下する 24°C では 0.8 m s^{-1} の流速条件下で U_{opt} が U_{crit} となると推定さ

れた (Fig. 4-8A). 回復時間割合についても適水温の範囲内であれば, 回復時間割合が 75%に達するのは $1.2\text{--}1.3\text{ m s}^{-1}$ の流速条件下であったのに対し (Fig. 4-8A), 24°C では 1.0 m s^{-1} の流速条件下で回復に費やす時間割合が 75%を超えると推定された (Fig. 4-8A). その結果として, 最適遡上速度も適水温範囲内であれば大きく変化しないのに対し, 24°C では最適な遡上速度が他の水温帯と比較して大きく低下すると推定された (Fig. 4-8B).

また, 式 (4.12) をもとに COT_{\min} を見積もった (Fig. 4-8C). 適水温範囲内について, U_{opt} が U_{crit} を下回るとなる流速条件下 ($U_c < 1.0\text{ m s}^{-1}$) での COT_{\min} は適水温範囲内では $0.5\text{ kJ km}^{-1}\text{ kg}^{-1}$ 以上の差はみられなかった (Fig. 4-8C). 一方で U_{opt} が U_{crit} 以上となる流速条件下 ($U_c \geq 1.0\text{ m s}^{-1}$) での COT_{\min} は T_{optAAS} の高水温側と低水温側とで大きな違いが見られる. 流速 1.0 m s^{-1} の流速条件下で $T_{\text{pej, Lower}}$, T_{optAAS} , $T_{\text{pej, Upper}}$ における COT_{\min} はそれぞれ $7.6, 7.6, 9.1\text{ kJ km}^{-1}\text{ kg}^{-1}$ と推定され, 流速 1.5 m s^{-1} では $16.1, 16.9, 19.1\text{ kJ km}^{-1}\text{ kg}^{-1}$ と推定された (Table 4-2). また, この COT_{\min} の差は水温変化に伴い大きくなり, 同じ $80\%AAS_{\max}$ となる水温でも高水温側 (22.2°C) と低水温側 (10.6°C) における COT_{\min} の差は流速 1.5 m s^{-1} の条件下で $5.0\text{ kJ km}^{-1}\text{ kg}^{-1}$ となっていた (Table 4-2).

また, 適水温よりも低い水温でみたときに, $80, 90, 100\%AAS_{\max}$ となる水温 ($10.6, 12.8, 17.6^{\circ}\text{C}$) で COT_{\min} を比較すると, 遅い流速環境 ($U_c < 0.5\text{ m s}^{-1}$) では水温が低ければ低いほど COT_{\min} は低い値をとったが, 速い流速環境 ($U_c > 1.0\text{ m s}^{-1}$) $90\%AAS_{\max}$ となる水温がもっとも COT_{\min} を最小化していた (Table 4-2).

河川流速について

収集したデータをもとに再現した河川流速の横断図を Figure 4-6B に示した. 下流域に位置する登米大橋と米谷大橋における最大水深はそれぞれ 2.2 m , 3.8 m であった (Fig. 4-6B). また, 川底付近の河川流速は 0.5 m s^{-1} であり, 表層の流速は 1 m s^{-1} を超えることはなかった. それに対し, 狭窄域に位置する花藤橋, 千歳橋は最大水深が 2 m よりも浅く, 川底付近の流速でも 0.7 m s^{-1} を超えていた. 特に表層では 1.5 m s^{-1} に達する流れがみられた (Fig. 4-6B).

遊泳行動

遡上中のサケの遊泳行動を区画化するために、バイオテレメトリー手法によりサケを測位できた地点をもとに6区画に分けた (Table 4-3, Fig. 4-9A). 区画ごとで分けた時、相対的に下流域であった Section 1,2 (放流地点より 2–27 km) ではサケの遡上速度 (対地速度) は 1.24–2.10 km h⁻¹であった (Table 4-3). Section 3 以降 (放流地点より 27 km) 遡上速度は 0.19–0.82 km h⁻¹となった (Table 4-3). また, Section 3 以降でサケの休息行動がみられ, その時間割合は 26.5–47.7%であった (Table 4-3, Fig. 4-9D).

休息した時間を差し引いて遊泳している時間区間を抽出し, 遊泳速度 (対水速度) に注目すると, Section 1,2 では遊泳速度の最頻値は 0.6–0.7 m s⁻¹となっていた (Fig. 4-9B, C). 一方で Section 3 以降では遊泳速度の最頻値が 0.5 m s⁻¹となっていた (Fig. 4-9B, C). 持続できる遊泳速度の臨界値として設定した U_{critE} 以上の遊泳速度が占める時間割合は 2.5–8.2%だった (Table 4-3, Fig. 4-9D).

4-4 考察

これまでにおこなわれてきた室内実験から, AAS と生理機能には密接な関わりがあることが示されてきた. しかしながら, 外温動物は AAS を最大化させるような水温帯に常に分布するわけではなく, AAS の温度パフォーマンスのもつ生態学的な意義については十分な考察が与えられてこなかった. そこで本章では, COT に注目し, 生理実験によって得られた結果を P_{crit} による制約を含んだ遊泳モデルに組み込むことで, AAS の温度パフォーマンスとコストの関係の議論を試みた.

温度パフォーマンスとの関連

本章が遊泳モデルを引用した先行研究では P_{crit} が水温によらず一定とされており, 温度パフォーマンスと COT の関係は示されていなかった (Martin et al., 2015). 本章では3章で得られた AAS の温度パフォーマンスを遊泳モデルに取り入れたことで AAS の温度パフォーマンスが COT にどのような影響を与えるのかを推定することができた.

P_m (RMR) と P_{AAS} (AAS) の和を P_{crit} としたときに, 適水温内 (12.8–20.8°C) では U_{crit} 以上の遊泳速度が最適になる流速には大きな差がみられない. これは式 (4.16) を変形す

ると U_{crit} を決定するのは結局 P_{AAS} となるからである. 一方で COT という観点でみると, $T_{pej, Upper}$ と $T_{pej, Lower}$ の間で $T_{pej, Upper}$ の方が高い COT を支払うことが示され, 同じ P_{AAS} をとる水温間でも水温の差が広がるにつれて COT の差も広がっていった (Table 4-2). 同じ程度の P_{AAS} であれば, 休息时间割合はほとんど差がみられないため, これは休息時の代謝コスト P_m によるものである (Fig. 4-8A). つまり, 水温上昇にともなう P_m の上昇が $T_{pej, Lower}$ と $T_{pej, Upper}$ の COT の差を決めている. また, これまでの COT のモデルでは有酸素代謝のパフォーマンスに制約を設けていなかったために, 水温が低ければ低いほど COT_{min} は低下するといった予測しかされてこなかった. しかし, 有酸素代謝によるエネルギー供給速度の制約を遊泳モデルに組み込むことで, 速い流れのなかでは, ある一定の P_{AAS} を保つことが移動コストの最小化に貢献することが示唆された (Table 4-2). これは, 水温があまりに低下しすぎると U_{crit} が低くなり, 速い流れの中で遊泳できる時間割合が小さくなることに由来する.

サケの河川遡上において, 移動コストを最小化する戦略を考えると, 速い流れの中で遊泳できる時間割合を大きくし, かつ, 休息時の代謝コストを低くするという二点が重要となることが予想される. そのように考えた時に水温が高過ぎると, 休息時の代謝コストが高くなりすぎて COT は上昇し, 低過ぎると P_{crit} が低下するために速い流れの中で遡上できる時間割合が小さくなること (休息时间割合の増加) で COT は上昇すると予測される. 実際に本章のモデルでは速い流れ ($1.0\text{--}1.5\text{ m s}^{-1}$) の中で遡上するのに最適な水温は T_{optAAS} から $T_{pej, Lower}$ の間になっているようである (Table 4-3, Fig. 4-8C).

このモデルの結果は, 少なくとも 10 月に北上川を遡上するサケや, ギンザケ (Raby et al., 2016), カラフトマス (Clark et al., 2011) が T_{optAAS} よりも低い水温帯で遡上する生態的な意義の一端を示すものであろう. T_{optAAS} よりもやや低い水温帯で遡上することは移動コストの削減につながっているのだろう.

遡上するサケ科魚類において, 遡上に費やすコストは遡上・繁殖成功に大きな影響をあたえることが示されてきた. そのため, 適水温の中で低い水温帯での遡上という行動形質は, 合目的的な形質であるといえよう. しかし, COT 上の利点を定性的に示すことができたものの, 実際に今回モデルで示した COT の差が, どの程度の影響を及ぼしているのかについてはさらなる検証が必要であろう. Fraser 川水系の上流域に遡上するべ

ニザケは約 1100 km を移動するのに約 5 MJ kg⁻¹ の体蓄積エネルギーをつかうことが報告されている (Rand et al., 2006). 今回の遊泳モデルでは適水温範囲内での COT_{min} の差は流速 1.25 m s⁻¹ において 2.3 kJ km⁻¹ kg⁻¹ であった. このことは 1.25 m s⁻¹ の流れの中というやや非現実的な流速の仮定の中で, サケがその水温下で 100 km 遡上したときに 230 kJ kg⁻¹ の差つくことを意味するが, この移動コストの差が及ぼす影響については, Fraser 川水系を遡上するベニザケで調べられてきたように (Rand et al., 2006), 現実のサケが遡上・産卵回遊に配分しているエネルギー量を元に議論する必要があるだろう.

遊泳モデルの推定値について

加えて, このモデルによって推定される COT_{min} の値が現実のサケの行動と比較して過大評価になっているか過小評価になっているかについては吟味すべき問題である. 本章では理論解との比較のために 1 個体ではあるものの, 10 月の上旬に北上川水系を遡上する個体の行動記録を解析した. 遊泳モデルにおいて, 適水温内における COT_{min} の違いに大きな影響を与えていたのは休息中の代謝コストであったことから, サケの休息行動にまず注目すると, 現実のサケで遡上中に休息行動がみられたのは狭窄域に入ってからであった (Fig. 4-9). 狭窄域に位置する花藤橋と千歳橋で測定した河川流速の範囲は, それぞれ 0.3–1.2 m s⁻¹ と 0.5–1.5 m s⁻¹ であった (Fig. 4-6). 測定した河川流速自体には 1.0 m s⁻¹ を超過していた箇所があったものの, 一般的に遡上時のサケは流れの強い流心を避けて河岸沿いに遡上することが報告されていること (Makiguchi et al., 2008), 河岸の流速は 1.0 m s⁻¹ 未満であったことを考えると (Fig. 4-6), サケが常に 1.0 m s⁻¹ 以上の流速環境で遡上していたとするのは妥当ではないだろう. つまり, 行動記録計を装着したサケは遊泳モデルよりも低い流速環境で休息を伴うような遊泳を行っていたと考えられる.

また, 行動記録計の装着は魚の形状抵抗を増加させることから, 行動記録計が遊泳コスト P_s に与える影響も懸念されるものの, 遊泳モデルが示した U_{crit15} の値は 1.8 m s⁻¹ であり, この値はこれまで遊泳実験により求められてきた U_{crit15} が 0.8–1.2 m s⁻¹ であったことを考えると明らかに高い (Makiguchi et al., 2008; Miyoshi et al., 2014). 本章では遊泳速度の頻度分布からサケの U_{critE} を 0.9 m s⁻¹ としたが, 行動記録計を装着したサケの遊泳

速度の頻度分布が大きく変わっているのも、 $0.8\text{--}1.2\text{ m s}^{-1}$ の間であったことから (Fig. 4-4C), 行動記録形を装着したサケの U_{crit} もこの速度の範囲内であると推察される。

以上のことから、本章のモデルで U_{crit} となる遊泳速度を過大に評価していることが考えられる。このことは、サケはモデルで推定されるよりも遅い遊泳速度で休息を必要とすることを意味するので、本章のモデルが推定した COT_{min} は現実のサケの COT を過小評価している可能性が高い。

理論解と現実のサケの行動の差を生み出した要因

式 (4.15)と(4.16) から U_{crit} の閾値には P_t と P_{crit} が関係することが考えられる。 P_t は P_m と P_s の和であり P_m は実測値をもとにしていることから、 P_m は現実的なパラメータであろう。 P_s の曲線の立ち上がり方も U_{crit} に関係する可能性が考えられるが、個体 KT1711 が経験した水温の幅 ($T_{\text{pej, Lower}} - T_{\text{optAAS}}$) において流速 0 m s^{-1} のときに推定される U_{opt} は $0.64\text{--}0.78\text{ m s}^{-1}$ であり、下流域において KT1711 が主に採用していた遊泳速度は $0.5\text{--}0.7\text{ m s}^{-1}$ であったことから P_s に関連したパラメータも現実から大きく乖離したパラメータではないと考えられる。そのため、設定した P_{crit} の値に原因があると考えられる。本章では先行研究に倣って P_{crit} を MMR と同値としたが、運動・遊泳生理学の観点から P_{crit} を MMR と同値とするのは好ましくない。

ヒトやサラブレッドの運動生理学において魚類の MMR に相当するものとして、最大酸素摂取量 ($\dot{V}_{\text{O}_2\text{max}}$) が挙げられるが (Kitaoka et al., 2011; Vinetti et al., 2017), P_{crit} は $\dot{V}_{\text{O}_2\text{max}}$ よりは低くなる (Vinetti et al., 2017)。これは、無酸素代謝の動員は有酸素代謝の限界を超えて初めて起こるわけではないことに由来する。

実際にヒトにおいてグリコーゲンの利用は $\dot{V}_{\text{O}_2\text{max}}$ を超えてからではなく、それよりも下の強度ですでに使われ、 $75\% \dot{V}_{\text{O}_2\text{max}}$ の運動時には、エネルギー基質としてグリコーゲンが全体に占める割合は 50% を超える (Loon et al., 2001)。ブリ (*Seriola quinqueradiata*) に漸増負荷を与えた遊泳実験においても、解糖系の亢進を意味する血中乳酸の上昇は U_{crit} よりも低い遊泳速度でみられている (Tsukamoto, 1984)。以上のことから魚類においても無酸素代謝の動員の閾値を有酸素代謝の限界に当てはめるのは適切ではない。

今後より確度の高い遊泳モデルへと改良していくにあたっては遊泳時におけるサケの運動強度と用いられるエネルギー基質の関係を明確にし、ヒトの運動生理学でみられるように無酸素性代謝が動員される遊泳強度を明らかにしていく必要があるだろう。

サケの遊泳行動について

行動記録計の装着は魚の形状抵抗を増加させることから、サケの遊泳行動に影響を与えた可能性がある。追跡期間中のサケの遡上速度は $0.2\text{--}0.8\text{ km h}^{-1}$ であった (Table 4-3)。本研究よりも小型の発信機をもちいた追跡調査では、平均勾配 $1/200$ から $1/1000$ の区間でサケの遡上速度は $0.3\text{--}0.8\text{ km h}^{-1}$ であった (有賀ら, 2009)。勾配だけでいえば、北上川の狭窄域の勾配は $1/2000\text{--}1/3000$ で、中流域の勾配は $1/800\text{--}1/1500$ であり北上川の方が緩い勾配であった。また、他のサケ科魚類の広範囲にわたった遡上調査では、タイセイヨウサケ ($0.8\text{--}1.1\text{ km h}^{-1}$, Økland et al., 2001)、マスノスケ ($0.4\text{--}1.3\text{ km h}^{-1}$, Keefer et al., 2004)、ベニザケ ($0.7\text{--}1.6\text{ km h}^{-1}$, English et al., 2005) の事例がある。実際にそれぞれの魚がどのような流速環境を経験していたのかについては情報が不足しているため、単純な比較は難しいものの、本章で追跡したサケの遡上速度はこれらの結果よりもやや低いものであると考えられよう。そのため、本章で装着した行動記録計のパッケージがサケの遡上速度に及ぼした影響は軽微とはいえにせよ、重篤なものではなかったと考えられる。

遊泳速度に注目すると、サケは上流に登るにつれて遊泳時間における U_{critE} が占める時間割合が上昇し、休息行動時間も上述のように上昇していった。加えて、狭窄域のなかでは初めに位置する Section2 において一時的に対水速度の上昇がみられた (Fig. 4-8A)。これらの結果は、遊泳モデルによって推定される (1) U_{crit} が U_{opt} にならないような遅い流速環境であれば、流速に伴って U_{opt} は上昇し (Fig. 4-8A)、(2) U_{crit} 以上の遊泳速度が U_{opt} になるような速い流速環境であれば、休息行動を伴い、休息時間割合も上昇していく (Fig. 4-8A) という2つの特性を定性的に示す結果であると考えられる。

しかし、遊泳速度のヒストグラムをみると、Section3 以降では遊泳速度の最頻値が 0.5 m s^{-1} となり、ヒストグラムの幅自体も広がっていることから、遊泳モデルとの単純な比較は難しい。このようなヒストグラムの幅が広がった要因としては、狭窄域以降では流れの速い瀬と遅い淵の構造が連続するためであると考えられる。本章では、作成

したモデルの推定値の妥当性を検討するためにサケの行動情報を用いたが、今後、遊泳モデルと実際の遊泳行動を詳細に対応させていくには、微細スケールでの遊泳行動に対応した流速環境の情報が必要であろう。

沿岸河川後期群への移動モデルの適用について

本章で、温度パフォーマンスが移動コストにもたらす利益について議論した。しかし、遡上距離が短い甲子川のサケに本章の移動コストと温度パフォーマンスの議論を単純に当てはめるのは適切ではない。

ただ、サケはオス同士での闘争やメスの穴掘り行動といった活動時の加速度波形は持続的な遊泳と比較して明らかに激しく (Tsuda et al., 2006)、放精、放卵時には、心拍が停止することから (Makiguchi et al., 2009)、繁殖行動にも無酸素代謝は動員されているだろう。そのため、穴掘り行動や闘争にかかるパワーを定量化できれば、運動と休息の時間割合を示す CP モデルを当てはめることができると考えられる。そして、そのモデルを通して繁殖行動にかかるコストを最適化するような AAS の温度パフォーマンスを示すことができるかもしれない。

4-5 本章のまとめ

これまで国内外を含んだサケ科魚類の遡上行動はバイオテレメトリー手法による追跡調査が主であり、遡上速度（対地速度）が主に議論されてきた。また、上流域について遡上速度が低下すること、ある一定以上の流速環境下では U_{crit15} を超える遊泳と休息を交互に行うことが示されてきたものの (Makiguchi et al., 2007)、従来の COT のモデルでは休息という効果を含めることができていなかったため、この高流速環境下での行動を COT という枠組みで議論することができていなかった。

本章では CP モデルを組み込んだ移動コストのモデルを作成し、さらに P_{crit} に 3 章で求めた AAS の温度パフォーマンスを組み込むことで、AAS の温度パフォーマンスが移動コストにどのように貢献するのかを示すことができた。加えて、 T_{optAAS} よりもやや低い水温帯は速い流速環境下での移動コストを最小化することができることを定性的に示すことができた。

また、先行研究では、バイオテレメトリーによって得られた遡上速度との理論解との比較がなされたが、実際に流況の変化に伴って遊泳行動、特に対水速度と休息時間割合がどのように変化していくのかについては記述されてこなかった。本章ではバイオロギング手法によってサケの加速度記録をもとにサケが河川遡上期の長期間データを記録し、遡上時のサケの遊泳速度（対水速度）の頻度分布の変化と休息行動の変化を記述することができた。

Table 4-1. Parameter estimates for the model

Symbol	Description	Value	Unit	Reference
c_0	Intercept for maintenance rate	42.4	$\text{mgO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$	Chapter 3
d	Temperature exponent for maintenance rate	0.088	—	Chapter 3
c_1	Intercept for swimming cost	420.6	$\text{mgO}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1} \text{ m}^{-\gamma}$	Martin et al., 2015
M	Body mass	3.6	kg	Martin et al., 2015
β	Mass exponent for mass-specific swim costs	-0.369	—	Martin et al., 2015
γ	Velocity exponent for mass-specific swim costs	2.13	—	Martin et al., 2015
N_{max}	Anaerobic work capacity	103	$\text{mgO}_2 \text{ kg}^{-1}$	Martin et al., 2015
y_r	Recovery yield	1.82	—	Martin et al., 2015

Table 4-2. Predicted values of minimum COT (COT_{min}) at the temperatures where AAS become 80%, 90% and 100% of maximum value.

Temperature (°C)	%AAS _{max}	RMR (kJ kg ⁻¹ day ⁻¹)	Predicted COT_{min} (kJ km ⁻¹ kg ⁻¹)				
			$U_c = 0$ m s ⁻¹	$U_c = 0.5$ m s ⁻¹	$U_c = 1.0$ m s ⁻¹	$U_c = 1.25$ m s ⁻¹	$U_c = 1.50$ m s ⁻¹
22.2	80	101.3	2.3 (0.4)	4.0 (0.5)	10.8 (3.1)	16.2 (3.5)	21.1 (4.2)
$T_{pej, Upper}$	20.8	89.5	2.2 (0.3)	3.8 (0.3)	9.1 (1.4)	14.5 (1.8)	19.1 (2.2)
T_{optAAS}	17.6	67.6	1.9 (0.0)	3.5 (0.0)	7.6 (0.0)	12.7 (0.0)	16.9 (0.0)
$T_{pej, Lower}$	12.8	44.3	1.5 (-0.4)	3.2 (-0.3)	7.6 (0.0)	12.2 (-0.5)	16.1 (-0.9)
10.6	80	36.5	1.4 (-0.5)	3.1 (-0.4)	8.1 (0.5)	12.3 (-0.3)	16.1 (-0.8)

The number in baskets represent the difference between the Predicted COT_{min} at T_{optAAS} and that at each temperature. Shaded lines indicate the U_{opt} need to rest.

Table 4-3. Proportions of time occupied by high-intensity swimming (Over U_{critE}) and resting.

Sections	Distance from		Time proportion			Time duration		
	release site (km)	Ground speed (km h ⁻¹)	Over U_{critE}	Resting	Over U_{critE} (min)	Swimming (h)	Resting (h)	Total (h)
Section 1	2–25	1.24	2.52%	0.1%	18.0	11.9	0.0	11.9
Section 2	25–27	2.10	6.00%	0.0%	3.6	1.0	0.0	1.0
Section 3	27–48	0.82	4.37%	17.1%	54.3	20.7	4.3	25.0
Section 4	48–52	0.19	5.38%	47.7%	28.6	8.9	8.1	17.0
Section 5	52–55	0.74	6.48%	43.1%	11.0	2.8	2.1	5.0
Section 6	55–	–	8.23%	26.5%	66.8	13.5	4.9	18.4

Time proportion of Over U_{critE} indicate the proportion of time occupied by Over U_{critE} during swimming. Time proportion of resting indicate the proportion of time occupied by total time. Sections correspond with Figure 4-9.

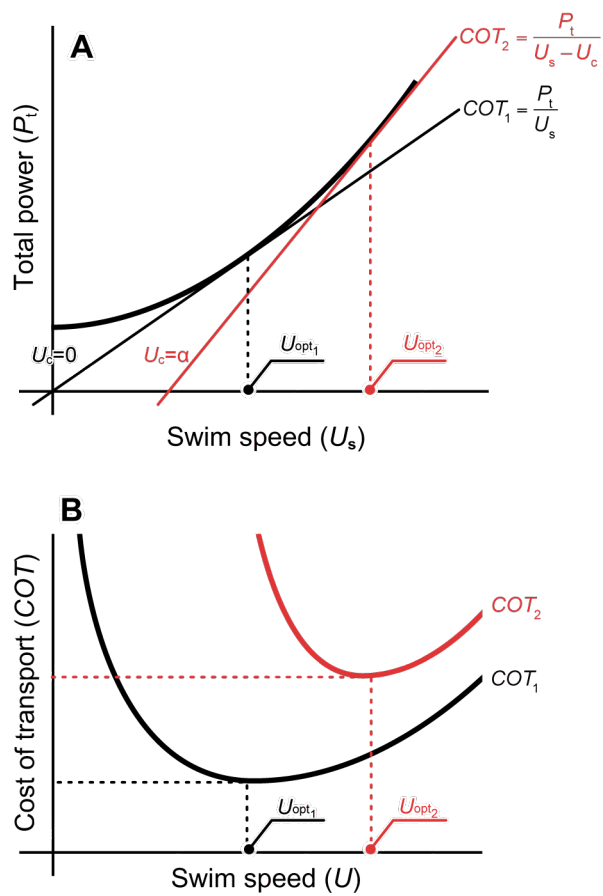


Figure 4-1. The effect of current on cost of transport (COT) and optimal swim speed (U_{opt}).

- (A) The relationship between swim speed (U_s) and total power (P_t). The amount of work per unit distance covered is at a minimum at U_{opt} . Theoretically, U_{opt} increase with head current (U_c).
- (B) Under head current condition, the COT curve shift to upper right.

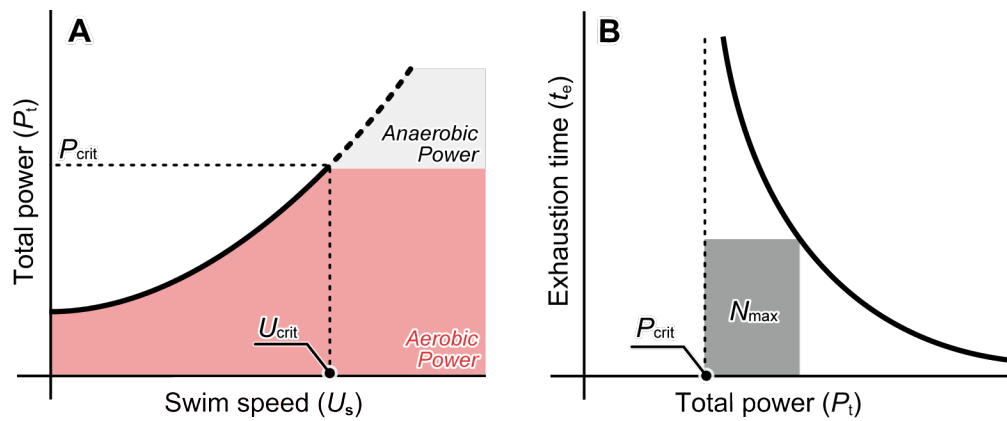


Figure 4-2. Schematic diagram of critical power model (CP model).

(A) Total power (P_t) as a function of swim speed (U_s). Power supplied from aerobic metabolism has a maximum limit. In Martin et al., 2015, critical power (P_{crit}) was assumed it was equal to the maximum aerobic power, that is MMR. (B) When fish work over P_{crit} , the overhead power was supplied from anaerobic metabolism. Anaerobic work capacity (N_{max}) is limited. Therefore, the time duration fish continue to swim is limited when fish work over P_{crit} .

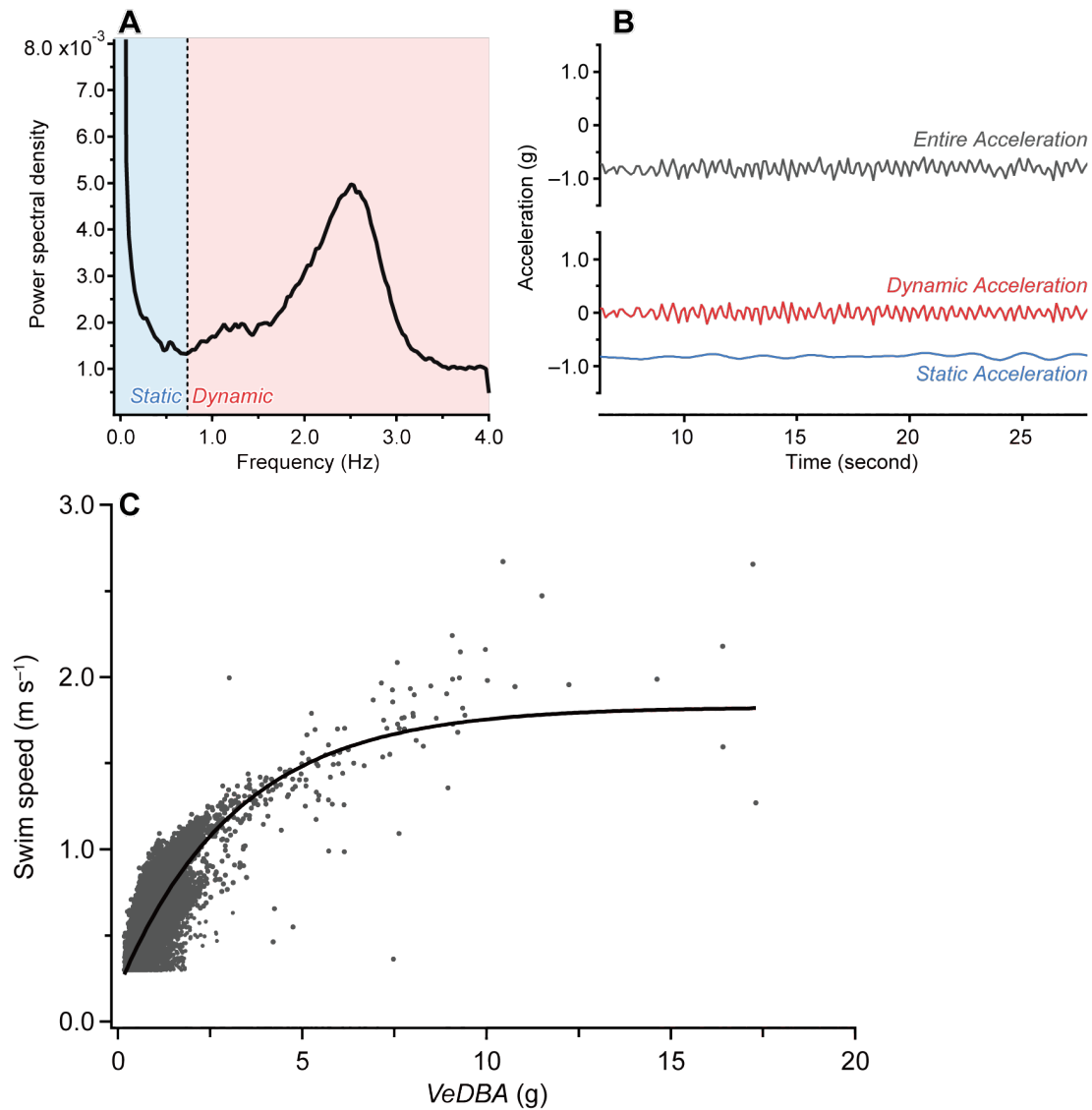


Figure 4-3. The relationship between dynamic acceleration and swim speed in electrically tagged salmon.

(A) Example of power spectral density (PSD) calculated from lateral accelerations obtained from chum salmon (KT1711). (B) Dynamic and static accelerations are separated from entire acceleration. (C) V_{eDBA} was calculated from 3-axis dynamic acceleration obtained from migrating salmon, and the swim speed was predicted from V_{eDBA} .

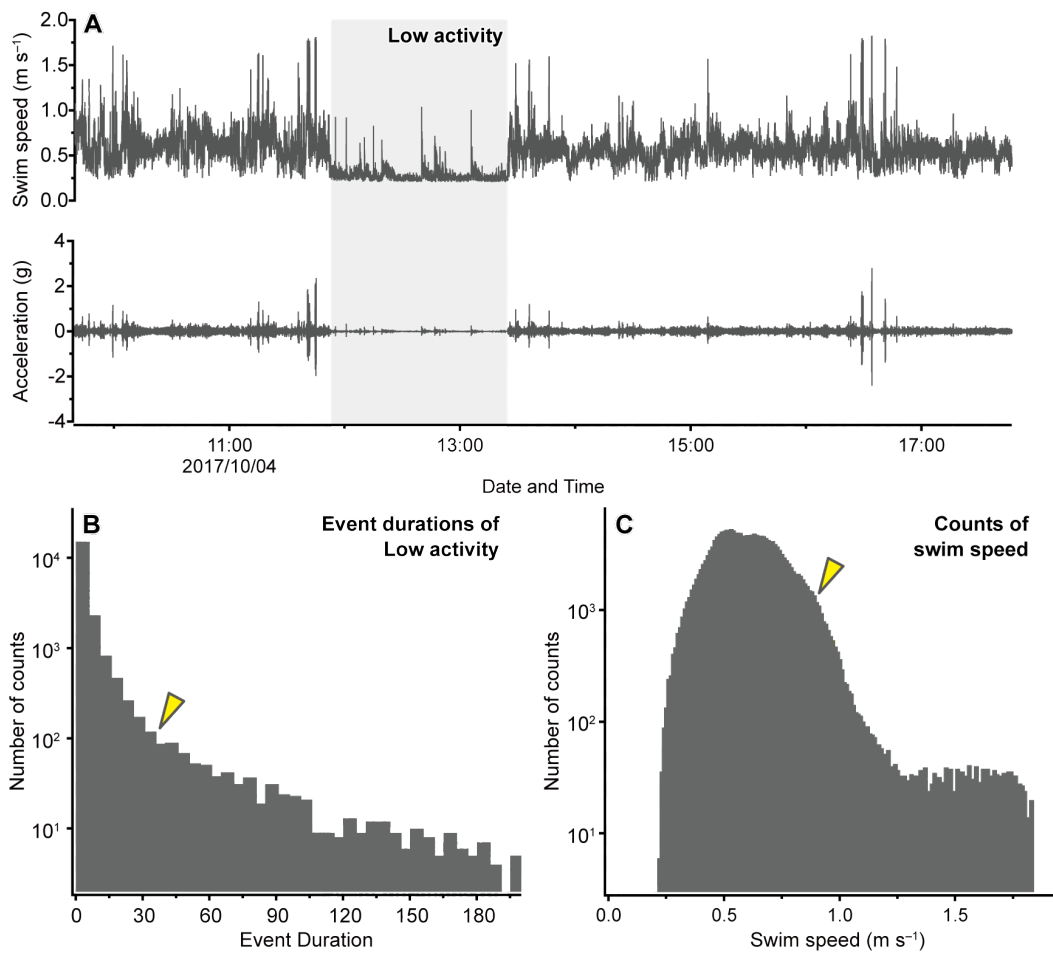


Figure 4-4. Resting behaviour of chum salmon and environmental critical swim speed (U_{critE}).

(A) Time-series showing lateral acceleration and swim speed predicted from dynamic body acceleration. Low activity phase was observed during recording period. (B) Histogram of the duration of the predicted swim speed below 0.5 ms^{-1} . The event numbers decreased with the duration longer. The reduction was gentle around the duration of 35 sec (yellow arrow). (C) Histogram of the predicted swim speed after removal of resting behaviour. Yellow arrow indicates the drop point of swim speed (0.9 ms^{-1}).

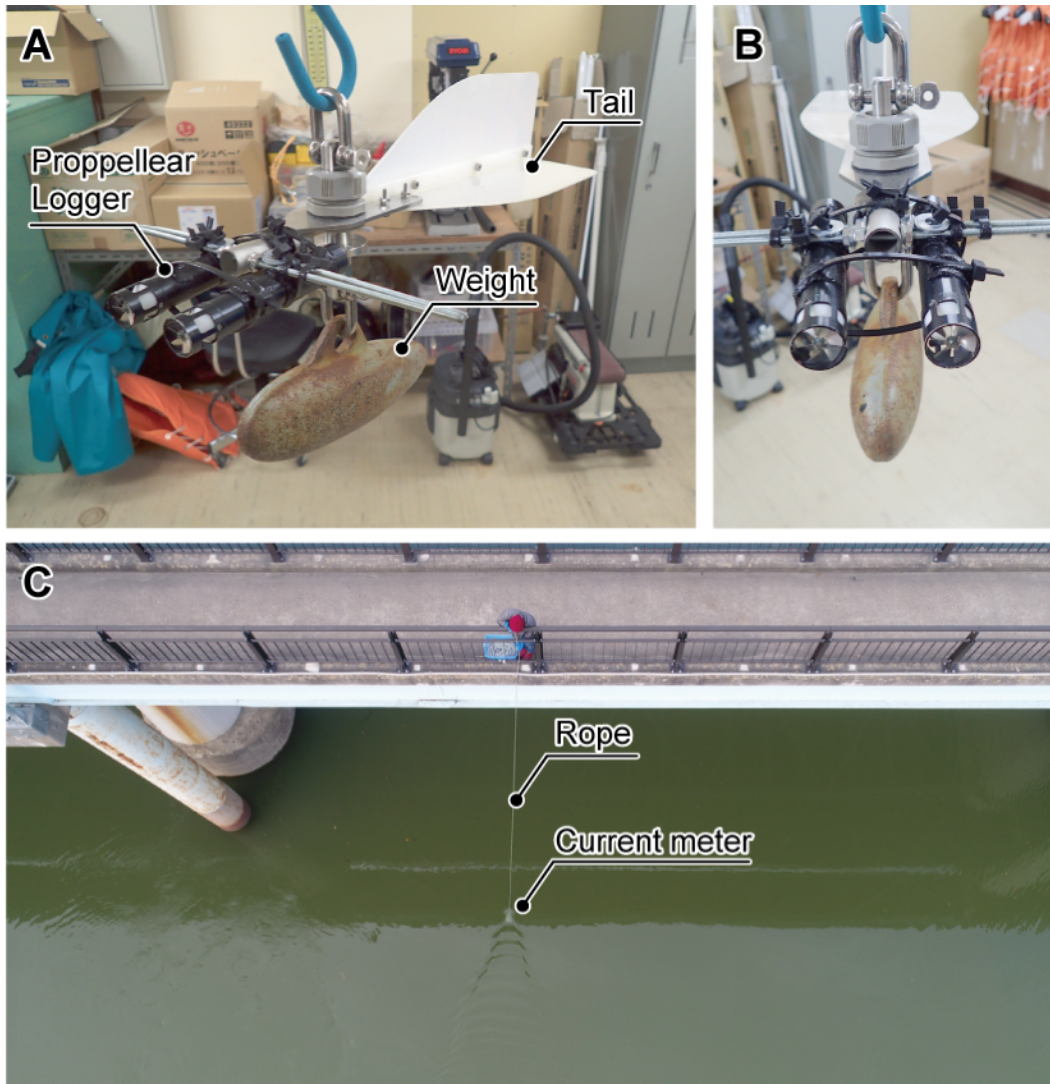


Figure 4-5. The measurement for flow velocity.

(A) The current meter used in the present study. For the propeller logger facing current of river, tail was attached to the current meter. In addition, weight also was attached so as not to float. (C) The current meter took down with rope on the bridge.

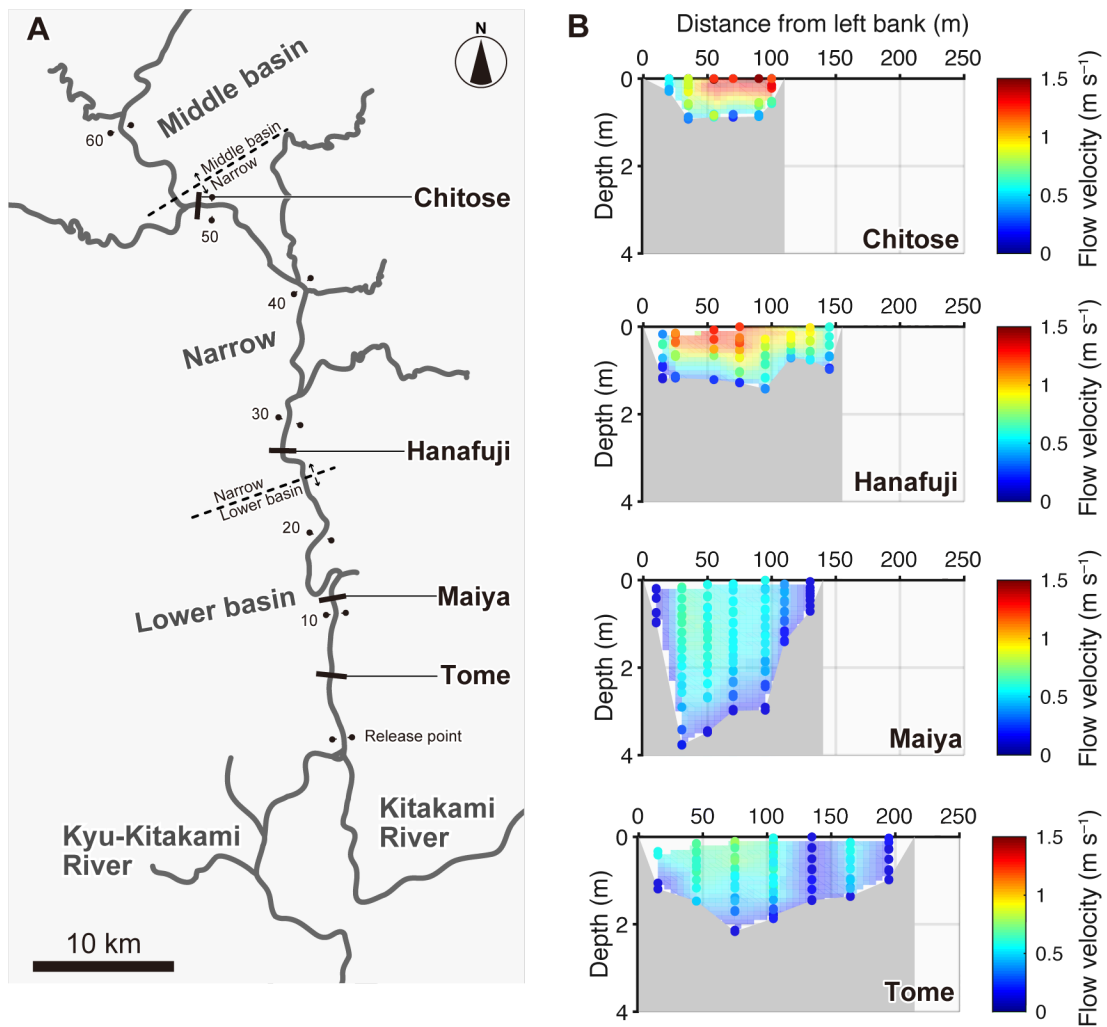


Figure 4-6. The measurement point of current and the distributions of flow velocity.

(A) The measurement of flow velocity was performed at four bridges. (B) The distributions of flow velocity at the bridges. Colour represent flow velocity and the filled circles indicate the measured values with current meter. Colour meshes created using two-dimensional linear interpolation.

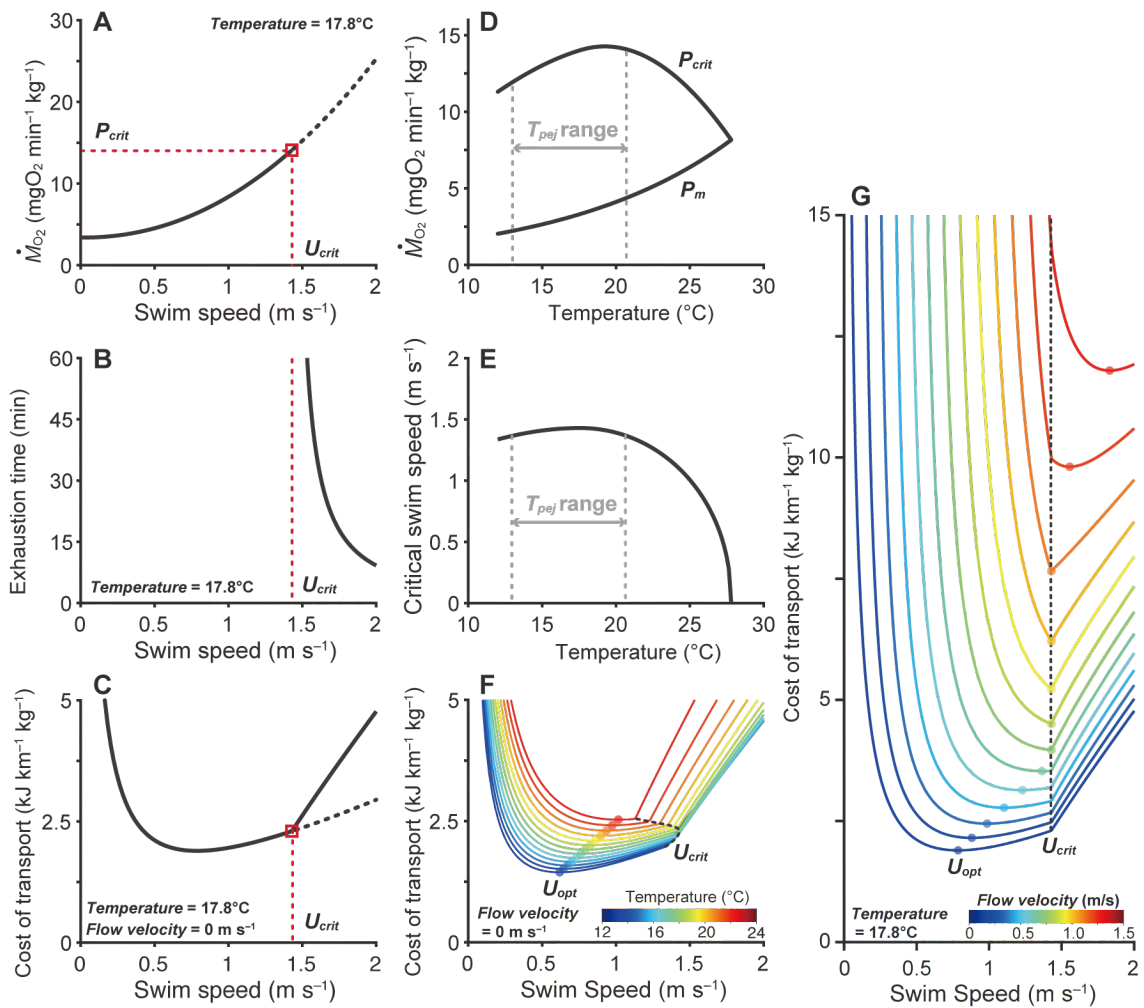


Figure 4-7. Swimming model and simulation.

(A) Power supplied from aerobic metabolism is limited. In the present study, we assumed critical power (P_{crit}) is equal to the maximum aerobic power. (B) The curvilinear relationship between swim speed and the time for which it can be sustained when fish swimming over U_{crit} . (C) COT increase sharply over U_{crit} , because fish need to rest. (D) P_{crit} and P_m were predicted using parameters estimated in chapter 3. (E) U_{crit} was predicted with P_{crit} . Grey arrow indicates T_{pej} range. (F) Cost of transport (COT) as a function of the speed the fish swims under no current velocity. Colour indicates water temperature. Filled circles denote the COT minimizing swim speed at each temperature. (G) COT as a function of the speed the fish swims at T_{optAAS} . Colour indicates flow velocity. Filled circles denote the COT minimizing swim speed at each flow velocity.

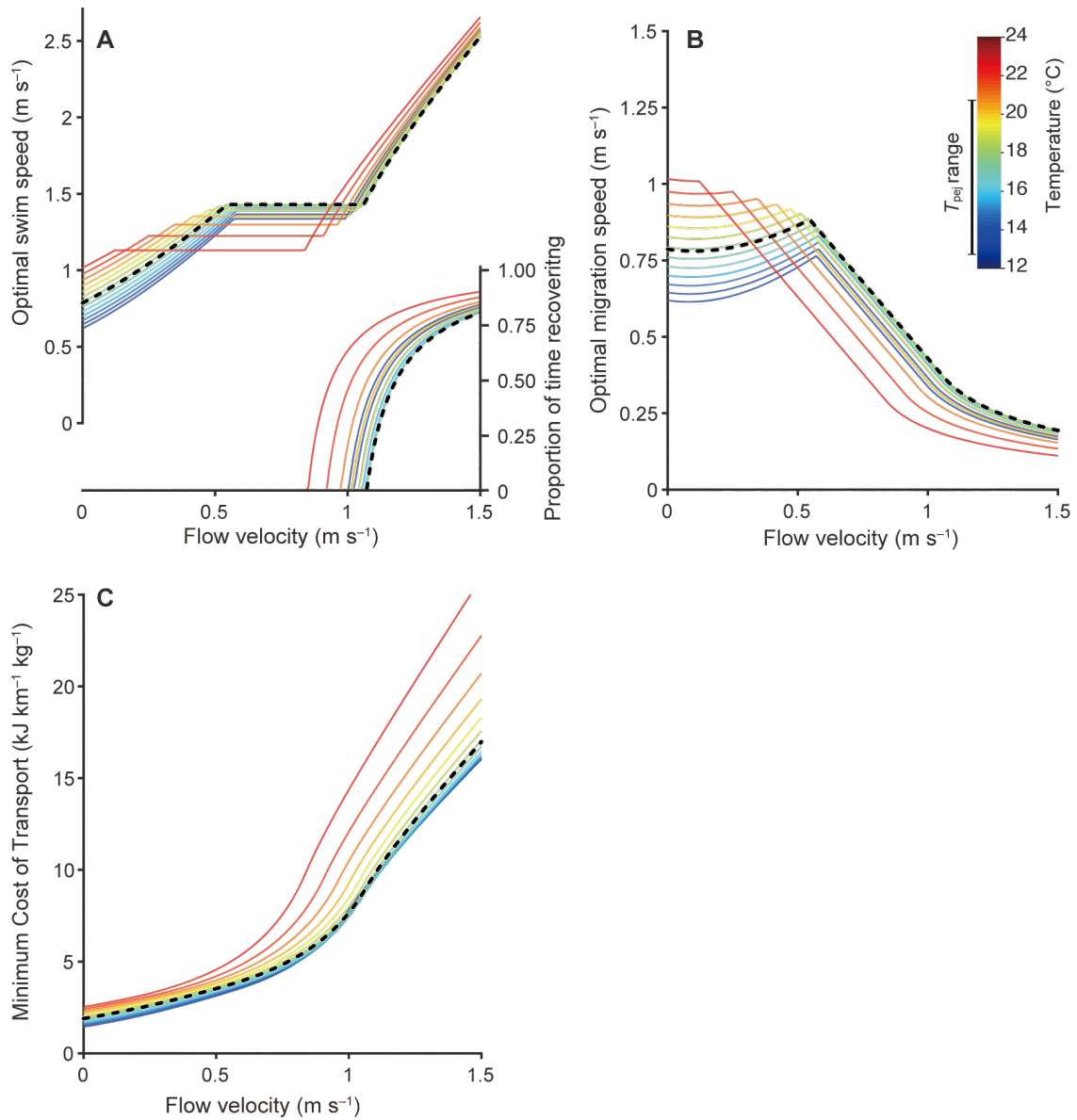
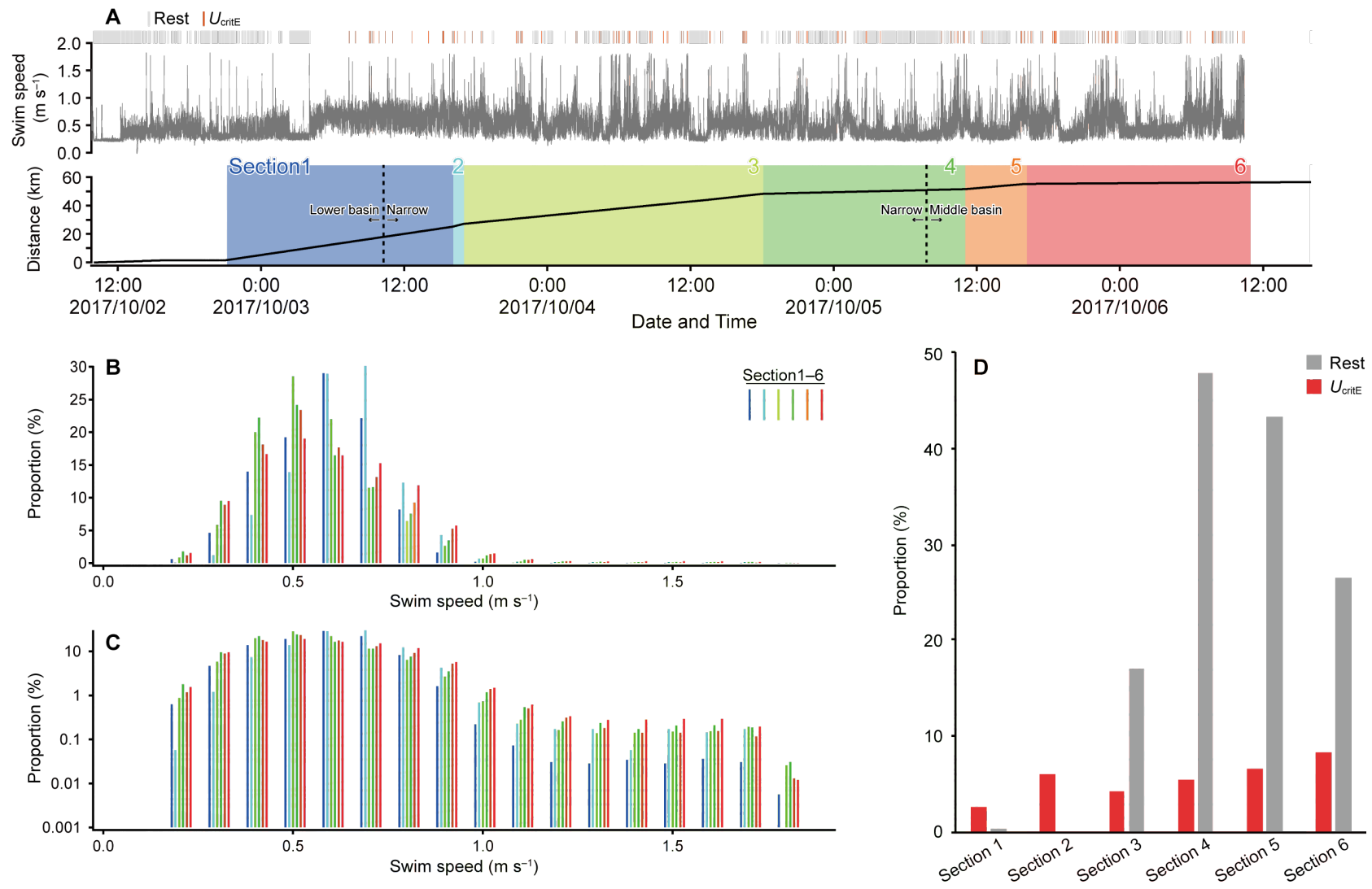


Figure 4-8. Optimal swim speed (U_{opt}) and energy costs of swimming as a function of temperature and flow velocity in the swimming model.

Coloured lines indicate predicted (A) optimal swim speed, (B) optimal migration speed, and (C) minimum cost of transport at a temperature. The colours indicate temperature.



次ページに続く

Figure 4-9 Swimming behaviour of chum salmon during upriver migration.

(A) Time-series data of the swim speed predicted using *VeDBA* (obtained from KT1711) are shown. Grey and red bars above the time-series data indicate the resting and the swim speed over 0.9 ms^{-1} (U_{critE}), respectively. The time-series data were classified with positioning of chum salmon through radio telemetry tracking. (B, C) Frequency of the swim speed of chum salmon migrating upriver shown on (B) absolute scale and (C) logarithmic scale. (D) Time proportion of time occupied by over U_{critE} during swimming and time proportion of time occupied by total time in each section.

第5章 総合考察

5-1 本研究の結果と特色

これまで三陸に回帰するサケの生態に関する知見は限定的で、その知見も沿岸域に集中したものであった。沿岸域においてサケは季節的な水温変動に行動的に応答している可能性は示されていたものの (Tanaka et al., 2000), 行動的に体温を調節できない河川という環境でサケがどのように適応しているのかについては明らかではなかった。

サケの集団ごとの温度適応について、本研究はこれまで調べられてこなかった北上川と沿岸河川のサケの遡上生態の記載から始め (第2章), 代謝測定を通して、三陸のサケが系群ごとに異なる適水温範囲を有することを示した (第3章)。また、この適水温の差異は代謝速度の補償的応答によって達成されていることが示唆された (第3章)。加えて、遡上時の河川水温と適水温範囲との比較により、三陸のサケは適水温範囲のなかでも低い水温帯で遡上していることが示された (第3章)。そしてこの行動形質は、速い流速環境下での移動コストの削減に貢献していることが遊泳モデルによって示された (第4章)。

これまで数多くの AAS の温度パフォーマンスに関する研究が行われてきたが (Clark et al., 2011; Eliason et al., 2011; Norin et al., 2014; Raby et al., 2016), これらの研究の多くは、環境水温と温度パフォーマンスの相関をみるだけに留まっており、AAS の温度パフォーマンスによる適水温が現実の魚類の生態にどのように反映されるのかについて十分な考察が与えられてこなかった。本研究は代謝測定で得られたパラメータを遊泳モデルに組み込むことで、サケの遡上生態において AAS の温度パフォーマンスが持つ適応的意義を検討することができた (第4章)。

本章では本研究によって得られた結果を、これまでに報告されてきたサケ科魚類の研究を含めて検討していくことで、遡上期におけるサケ科魚類の温度適応について考察する。

5-2 温度パフォーマンスと経験水温との関係

三陸のサケは温度パフォーマンスを最大化させる水温帯よりも低い水温を経験しながら遡上していることが示された (第 2 章, 第 3 章). 10 月に北上川を遡上するサケは適水温のなかでも低めの水温帯 ($T_{\text{optAAS}} - T_{\text{pej, Lower}}$) で, 12 月に甲子川を遡上するサケは適水温よりも低い水温帯を経験していた (Fig. 3-5). 本研究が示した T_{optAAS} よりも低い水温で遡上するという行動形質は, カラフトマスやギンザケでも示されている (Eliason et al., 2011; Raby et al., 2016). カラフトマスが遡上期の河川水温よりも高い適水温範囲を有することについて, AAS という考え方が定着し始めた時期の研究であったためか (Eliason et al., 2011), 第 4 章やベニザケ (Rand et al., 2006) で議論されてきたようなコストという観点からは考察されずに, カラフトマスは温暖化に対する抵抗性 (resilience) をもっているとされた (Clark et al., 2011). AAS の最大化が当てはまらない事例 (Eliason et al., 2013; Norin et al., 2014) も報告されるようになってきてからは, 遡上期の河川水温よりも高い T_{optAAS} をギンザケが持つことについて, AAS という指標への疑問が示されている (Raby et al., 2016). 少なくともギンザケや, カラフトマスについては第 4 章で示したように T_{optAAS} を超えないような安全圏を見込んだ水温帯で遡上することで, 移動コスト増加を回避している可能性が考えられる.

ベニザケでは, 遡上期の環境水温のヒストグラムと温度パフォーマンスの形状が一致していることから, 特に上流域に遡上する地域集団は AAS の温度パフォーマンスを最大化させるような適応が起こっていると紹介されている (Eliason and Farrell, 2016). しかし, ベニザケの地域集団の結果で留意したいのは, ベニザケの上流集団は 1 ヶ月にも及ぶ長い遡上期間をもっており, 長い時間規模で AAS の温度パフォーマンス曲線を当てはめているという点である. 第 4 章でみたように温度パフォーマンスが移動コストへと与える影響の度合いは流速環境に依存していた (Fig. 4-8, Table 4-2). 多少の高水温環境であっても流速が小さければ移動コストへと与える影響は小さいし, 逆に流速が大きい環境下では移動コストへと与える影響は大きくなることが予想される (Fig. 4-8, Table 4-2). そのため, ベニザケは遡上期の前半, つまりは低流速環境下では多少の高水温を我慢し, 一方で, 遡上期の後半にあまり高水温環境にならないような遡上生態になっているのかもしれない. 上流集団が流況ごとにいかなる AAS の温度パフォーマンスをとっ

ているのかを詳細にみていくことは、AAS の温度パフォーマンスと遡上時の水温の関係について、サケ科魚類全体としてさらなる横断的な議論への展開が期待される。

ただ、明らかに河川遡上期にとりうる AAS の温度パフォーマンスの値は、種や系群、集団毎に異なっていることから、移動コスト以外にも AAS の温度パフォーマンスの最適性を決める要因はあるだろう。第 1 章でも述べた通り、AAS は消化能力といった生理的なパフォーマンスと正の相関が認められることから (Auer et al., 2015)、遊泳能力以外の生理機能と密接に関わっていることは疑いようがないからである。

しかし、最適性を決める生理機能は遊泳能力以外であっても、コストとのトレードオフの上になりたつことが多いだろう。例えば、ヨーロッパスズキ (*Dicentrarchus labrax*) では種内において RMR の個体差がみられ、RMR が高い個体ほど飢餓に弱く、危険を冒しても採餌することが報告されている (Killen et al., 2011)。一般的に RMR が高い個体ほど餌の消化率がいいことから餌が十分な環境であれば、成長率は高くなる。つまり、捕食者が少なく豊富な餌料環境であれば高い代謝速度という生理形質は適応的で、逆に捕食者が多く貧弱な餌料環境であれば高い代謝速度は不適であると考えることができる (Auer et al., 2015)。このように環境に応じて代謝速度の最適性が変わる考え方は 'Context dependence' 仮説として提示されている (Burton et al., 2011)。サケの稚魚を複数の水温条件と餌料条件を組み合わせる飼育した実験でも、適切な水温、代謝速度は餌料環境によって異なるとする結果が得られている (飯野, 2019)。 $T_{pej, Lower}$ と T_{optAAS} の間 (12.8–17.6°C) でも RMR には約 1.5 倍近くの差があることから (44.3–67.6 kJ kg⁻¹ day⁻¹, Table 4-2)、種や系群、集団が置かれている物理的、生物的環境に応じて AAS の最適性を決める要因が異なっても、コストとの間でトレードオフが成立していると考えることが妥当であるように思える。

三陸のサケにおいても沿岸河川のサケは北上川のサケと比較して河川内では相対的に低い AAS の温度パフォーマンスをとっている可能性が示された (Fig. 3-5)。第 3 章でも議論したように沿岸河川後期集団のサケは河川進入前に最終成熟を迎えること (Kusakabe et al., 2019)、遡上距離も極端に短いことから北上川のサケほどは高い AAS の温度パフォーマンスを保持する必要性が低いということを意味しているのかもしれない。三陸の沿岸河川の後期集団は、北海道のサケの後期群と比較しても非常に短い遡上

距離をもっているとされている。そのため今後、北海道の後期群のサケと比較することで、サケという種における AAS の温度パフォーマンスとその最適性を決める要因について議論を深めることができるだろう。

以上のことをまとめると、AAS の温度パフォーマンスにはコストとのトレードオフが存在し、それぞれの種や集団ごとの生態的な事情に応じて AAS の温度パフォーマンスを最適化していると考えられる。温度パフォーマンスの最適化という視点で考えた時に、第 3 章でみられた代謝速度の補償的応答はまさに温度パフォーマンスの最適化に合致した適応様式であると捉えることができる。

5-3 温度適応様式について他のサケ科魚類との比較

本研究でみられた代謝速度の補償的応答という温度適応様式は、古くから RMR では認知されてきたが (Schmidt-Nielsen, 1997; Willmer et al., 2005), AAS や MMR についても代謝速度の補償的応答が認められたのは近年に入ってからである (Sandblom et al., 2014). 北上川水系のサケは代謝速度の補償的応答によって同じ水温で甲子川のサケと比較して少なくとも RMR を 23%削減することができる。第 3 章でも述べた通り、代謝速度の補償的応答は高水温環境下での有酸素代謝のパフォーマンスの向上と代謝抑制に利点があると考えられる。特に第 4 章で示したように無酸素代謝を動員するような遊泳様式が最適となる河川環境下では移動コストに RMR が与える影響は大きいと考えられるので、10 月の北上川のような遡上距離が長く、低水温を経験しない系群では重要な機能を果たしているだろう。

第 3 章で示した AAS や MMR の補償的応答が、サケ科魚類の地域的な温度適応において、普遍的な現象かどうかは重要な問題であろう。第 3 章で紹介したようにタイセイヨウサケでは北限集団でも南限集団でも概ね同程度の温度馴化能力を有しており、温度補償によって地域的な水温環境の違いに適応している可能性が示されている (Anttila et al., 2014). 加えて、遡上期のギンザケにおいてもその可能性が議論されていることから (Raby et al., 2016), 遡上期のサケ科魚類はそれぞれの季節的な水温環境に合わせて代謝速度を環境に合わせている可能性が考えられる。そのため、今後研究が進むにつれて、

遡上期のサケ科魚類の親魚においても代謝速度の補償的応答が見つかることは十分にありうる。

ベニザケでは、AAS による温度パフォーマンスの集団差が注目されている一方で、RMR の集団差については十分な議論がなされていない。これは単に集団間で実際に RMR に差がない可能性も考えられるものの、興味深いことに Rand et al., (2006) では体重と水温の関係から RMR を推定し、予測値を実測したベニザケの値と比較しているが、実測値は予測値より低い値を示した (Rand et al., 2006)。ベニザケの地域集団間は心臓形態をはじめとして、AAS のパフォーマンスの最大値も地域集団ごとに異なっている (Eliason et al., 2011)。高い有酸素能力を有し維持すること自体が RMR を高くするため (Killen et al., 2016)、地域集団の RMR の差を代謝速度の補償的応答に結びつけて単純に議論するのは難しいと考えられる。しかし、ベニザケにおいても RMR が予測されるよりも低い値を示す傾向が報告されていることは、代謝速度の補償的応答が起きている可能性を示すことから、ベニザケの地域集団間における AAS の温度パフォーマンスの調節にも寄与している可能性を示すには十分であるだろう。

5-4 今後の課題

本研究を通して三陸のサケの温度適応とその適応様式について、生態学的な利益も含めて新たな知見を得ることができた。しかしながら、本研究の結果はサケの生活史の産卵回遊という一つの生活史段階の非常に短い期間を切り取ったものに過ぎないということは本研究の結果を解釈していく上で留意すべきであろう。第3章でみられた代謝速度の補償的応答が起こっていることが示唆された一方で、代謝速度の補償的応答がいつ、どのような要因によって引き起こされているのかについては明らかではない。サケの回遊は遺伝的に高度にプログラミングされた行動である。代謝速度の補償的応答自体は可塑的な応答であるとしても、その引き金自体は遺伝的にプログラミングされていても不思議なことではない。実際に、代謝速度の補償的応答は温度馴化だけでなく、日照時間の変化によっても生じることが報告されており、補償的応答を引き起こす内的要因については十分に理解されていない。今後、さまざまな生活史段階、季節における野外のサケの温度パフォーマンスをみていくことで明らかになっていくと考えられるが、同時に

野外で採集したサケの遺伝的な由来についても合わせて検証していくことが必要だろう。そのために、野外で採集したサケの由来を検出する精度の良い遺伝マーカーの開発が望まれる。

また、水温上昇がサケの代謝に与える影響を評価するための基盤となる情報は本研究によって得られたものの、水温変動がサケ親魚の繁殖投資量に与える影響について予測するには、実際のサケが沿岸域での回遊や河川遡上、産卵、繁殖に配分するエネルギー量を明らかにしていく必要がある。加えて、第4章で考察したように、流速がサケの移動コストに与える影響を適切に評価していくには、無酸素代謝を含めたエネルギー代謝についてさらなる知見が必要とされるほか、微細な流速環境の変化に応じて現実のサケがどのように行動的に対応するのかを明らかにしていく必要があるだろう。

古典的な移動コストモデルにみられるように、これまでの行動生態学は生理的な過程をブラックボックスとして扱い、時には現実の動物の生理とは明らかに乖離した仮定が置かれることがあった。それは、生理学も同様に AAS を巡る議論にみられるように生物の生態に根ざさない議論は、多くの場合、現実と大きくかけ離れた結果となる。本博士論文は両研究分野を融合させ、サケという種の温度適応機構の一端を明らかにした。本研究の発展は、単なるサケ科魚類における温度適応機構の解明だけではなく、行動生態学と生理学の融合領域の新たな地平に繋がることが期待されよう。

略語表

2019 年において定訳がない専門用語には日本語訳に括弧をつけた

AAS	Absolute aerobic scope	(絶対有酸素代謝余地)
AAS _{max}	Absolute aerobic scope maxima	(最大有酸素代謝余地)
AIC	Akaike information criterion	赤池情報量規準
CT	Critical temperature	(臨界水温)
CT _{max}	Critical temperature maxima	(臨界最大水温)
CT _{max, pc}	Critical temperature maxima of performance curve	(パフォーマンス曲線の臨界最大水温)
COT	Cost of transport	移動コスト
COT _{min}	Minimum cost of transport	最小移動コスト
CP model	Critical power model	クリティカルパワーモデル
N _{max}	Anaerobic work capacity	無酸素性作業容量
\dot{M}_{O_2}	Oxygen consumption rate	酸素消費速度
M _b	Body mass	体重
MMR	Maximum (aerobic) metabolic rate	最大(有酸素)代謝速度
M _v	Ventricle mass	心室質量
FAS	Factorial aerobic scope	(相対有酸素代謝余地)
RMR	Resting metabolic rate	休止代謝速度
RVM	Relative ventricle mass	相対心室質量
OCLTT	Oxygen capacity limited thermal tolerance	(酸素容量制限高温耐性)
P _{AAS}	AAS power	AAS パワー
P _m	Metabolic power	代謝パワー
prop _{tr}	Proportion of recovery time	休息時間割合
P _s	Swim power	遊泳パワー
P _{crit}	Critical power	クリティカルパワー
T	Temperature	水温
t _e	Exhaustion time	疲労困憊時間

t_{mes}	Measurement time	計測時間
T_{optAAS}	Optimal temperature for AAS	AAS の至適水温
t_r	Recovery time	回復時間
T_{pej}	Pejus temperature	(適水温)
$T_{\text{pej range}}$	T_{pej} range	(適水温範囲)
$T_{\text{pej, Lower}}$	Lower pejus temperature	(低水温側適水温)
$T_{\text{pej, Upper}}$	Upper pejus temperature	(高水温側適水温)
U_c	Current speed	流速
U_{crit}	Critical swim speed	臨界遊泳速度
U_{crit15}	Critical swim speed for 15 min	15 分間臨界遊泳速度
U_{critE}	Ecological critical swim speed	生態的臨界遊泳速度
U_g	Ground speed	移動速度 (対地速度)
U_{opt}	Optimal swim speed	最適遊泳速度
U_s	Swim speed	遊泳速度 (対水速度)
$\dot{V}_{\text{O}_2\text{max}}$	Maximum oxygen consumption rate	最大酸素消費速度
V_b	Volume of body	体の体積
V_{ch}	Volume of chamber	チャンバーの容積
$VeDBA$	Vectorial Dynamic Body Acceleration	(ベクトル性動的加速度)

謝辞

本研究をおこなうにあたって研究の計画から論文の執筆に至るまでご指導ご鞭撻を賜りました東京大学大気海洋研究所・海洋生命科学部門・行動生態計測分野 佐藤克文教授に心より感謝いたします。また、同所・国際沿岸海洋研究センター・沿岸海洋社会学分野の北川貴士准教授には、本論文の御校閲、公私にわたる御厚情をいただいた。国際沿岸海洋研究センター・沿岸保全分野 青山潤教授には本論文の御校閲以外にも、三陸での野外調査においてご助力をいただいた。海洋生命科学部門・生理学分野 兵藤晋教授には論文審査に際して多くの貴重なご指摘を賜った。行動生態計測分野 坂本健太郎准教授には論文の御校閲と研究遂行にあたり有益なご助言と激励をいただいた。厚く御礼申し上げます。

本研究は、漁業関係者のみなさまの御厚意なしに完成することはなかった。釜石湾漁業共同組合の佐々木有賀氏を始め、釜石湾漁業共同組合員のみなさまには研究にあたりさまざまなご尽力をいただいた。北上川漁業共同組合の白石定利氏を始め、北上川漁業共同組合員のみなさまには実験で用いるサケを提供いただいた。宮城県には北上川で調査する機会をいただいた。御厚意に深謝いたします。

日本大学 牧口祐也専任講師には循環水槽を用いた代謝測定について貴重なご助言をいただいた。大気海洋研究所 米原善成博士 (現・株式会社ポケモン) には遊泳モデルの作成にあたって懇切なご協力をいただいた。長崎大学 中村乙水助教、千葉県水産技術センター 宮田直幸氏、岩手県水産技術センター 森友彦博士には研究の初期に野外実験の進め方をご教示いただいた。大気海洋研究所 青木かがり助教、後藤佑介博士、木下千尋氏、国立環境研究所 吉田誠博士とのディスカッションは研究を進めるに当たって大きな支えとなった。大気海洋研究所 飯野佑樹氏、富山嶺氏 (現・北海道立総合研究機構)、日本大学 小糸智子講師、フクダ海洋企画 福田介人氏には長期間にわたる三陸での野外実験、室内実験にご協力いただいた。所国際沿岸海洋研究センターの職員のみなさまには調査期間中、常に暖かいお言葉をいただきました。深く御礼申し上げます。そして研究室生活において支えとなってくれた行動生態計測分野のみなさまは心から感謝申し上げる。

最後になりますが, 研究生生活を常に温かく見守ってくれた母, 兄, 弟を始めとした親族,
そして山田梨紗子様にあらためて心から謝意を表します.

引用文献

- Akita, M., Makiguchi, Y., Nii, H., Nakao, K., Sandahl, J. F. and Ueda, H.** (2006). Upstream migration of chum salmon through a restored segment of the Shibetsu River. *Ecol. Freshw. Fish* **15**, 125–130.
- Angilletta, M. J.** (2009). *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. New York: Oxford University Press.
- Anttila, K., Couturier, C. S., Øverli, Ø., Johnsen, A., Marthinsen, G., Nilsson, G. E. and Farrell, A. P.** (2014). Atlantic salmon show capability for cardiac acclimation to warm temperatures. *Nat. Commun.* **5**, 4252.
- Aoyama, J.** (2017). Natural spawning of chum salmon *Oncorhynchus keta* within a hatchery stock enhancement program – a case in the Otsuchi River at the Sanriku coast –. *Coast. Mar. Sci.* **40**, 1–6.
- 有賀誠・津田祐一・本多健太郎・光永靖・三原孝二・宮下和士 (2009). 石狩川におけるシロザケ *Oncorhynchus keta* の遡上行動—テレメトリーシステムの利用—. 応用生態工学 **12**, 119–130.
- Auer, S. K., Salin, K., Anderson, G. J. and Metcalfe, N. B.** (2015). Aerobic scope explains individual variation in feeding capacity. *Biol. Lett.* **11**, 20150793.
- Azumaya, T. and Ishida, Y.** (2005). Mechanism of body cavity temperature regulation of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) during homing migration in the North Pacific Ocean. *Fish. Oceanogr.* **14**, 81–96.
- Brenner, R. E., Moffitt, S. D. and Grant, W. S.** (2012). Straying of hatchery salmon in Prince William Sound, Alaska. *Environ. Biol. Fishes* **94**, 179–195.
- Burton, T., Killen, S. S., Armstrong, J. D. and Metcalfe, N. B.** (2011). What causes intraspecific variation in resting metabolic rate and what are its ecological consequences? *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **278**, 3465–3473.
- Chen, Z., Snow, M., Lawrence, C. S., Church, A. R., Narum, S. R., Devlin, R. H. and Farrell, A. P.** (2015). Selection for upper thermal tolerance in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum). *J. Exp. Biol.* **218**, 803–812.
- Claireaux, G., Couturier, C. and Groison, A.-L.** (2006). Effect of temperature on maximum swimming speed and cost of transport in juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *J. Exp. Biol.* **209**, 3420–3428.

- Clark, T. D., Jeffries, K. M., Hinch, S. G. and Farrell, A. P.** (2011). Exceptional aerobic scope and cardiovascular performance of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) may underlie resilience in a warming climate. *J. Exp. Biol.* **214**, 3074–3081.
- Clark, T. D., Sandblom, E. and Jutfelt, F.** (2013). Aerobic scope measurements of fishes in an era of climate change: respirometry, relevance and recommendations. *J. Exp. Biol.* **216**, 2771–2782.
- Ejbye-Ernst, R., Michaelsen, T. Y., Tirsgaard, B., Wilson, J. M., Jensen, L. F., Steffensen, J. F., Pertoldi, C., Aarestrup, K. and Svendsen, J. C.** (2016). Partitioning the metabolic scope: The importance of anaerobic metabolism and implications for the oxygen- and capacity-limited thermal tolerance (OCLTT) hypothesis. *Conserv. Physiol.* **4**, 1–13.
- Eliason, E. J. and Farrell, A. P.** (2016). Oxygen uptake in Pacific salmon *Oncorhynchus* spp.: when ecology and physiology meet. *J. Fish Biol.* **88**, 359–388.
- Eliason, E. J., Clark, T. D., Hague, M. J., Hanson, L. M., Gallagher, Z. S., Jeffries, K. M., Gale, M. K., Patterson, D. A., Hinch, S. G. and Farrell, A. P.** (2011). Differences in thermal tolerance among sockeye salmon populations. *Science* **332**, 109–112.
- Eliason, E. J., Wilson, S. M., Farrell, A. P., Cooke, S. J. and Hinch, S. G.** (2013). Low cardiac and aerobic scope in a coastal population of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka* with a short upriver migration. *J. Fish Biol.* **82**, 2104–2112.
- English, K. K., Koski, W. R., Sliwinski, C., Blakley, A., Cass, A. and Woodey, J. C.** (2005). Migration timing and river survival of late-run Fraser river sockeye salmon estimated using radiotelemetry techniques. *Trans. Am. Fish. Soc.* **134**, 1342–1365.
- Farrell, A. P.** (2016). Pragmatic perspective on aerobic scope: peaking, plummeting, pejus and apportioning. *J. Fish Biol.* **88**, 322–343.
- Farrell, A. P., Hinch, S. G., Cooke, S. J., Patterson, D. A., Crossin, G. T., Lapointe, M. and Mathes, M. T.** (2008). Pacific salmon in hot water: applying aerobic scope models and biotelemetry to predict the success of spawning migrations. *Physiol. Biochem. Zool.* **81**, 697–709.
- Fry, F. E. J.** (1947). Effects of the environment on animal activity. *Univ. Toronto Stud. Biol. Ser.* **55**, 1–62.
- 福澤博明** (2016). サケの母川回帰精度について. *SALMON情報* **10**, 16–19.
- Hayashida, K., Nii, H., Tsuji, T., Miyoshi, K., Hamamoto, S. and Ueda, H.** (2013). Effects of anesthesia and surgery on U_{crit} performance and MO_2 in chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Fish Physiol. Biochem.* **39**, 907–915.

- Hein, A. M. and Keirsted, K. J. (2012). The rising cost of warming waters: effects of temperature on the cost of swimming in fishes. *Biol. Lett.* **8**, 266–269.
- Hinch, S. G. and Rand, P. S. (2000). Optimal swimming speeds and forward-assisted propulsion: energy-conserving behaviours of upriver-migrating adult salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57**, 2470–2478.
- Hynes, H. B. N. (1970). *The ecology of running waters*. Toronto: University of Toronto Press.
- 飯野佑樹 (2019). サケ稚魚の代謝速度と成長速度に及ぼす水温と餌料環境の影響. 修士論文, 東京大学大学院.
- 岩田宗彦 (1987). 降海行動と海水適応. In 回遊魚の生物学 (ed. 森沢正昭) and 会田勝美), pp. 140–155. 東京: 学会出版センター.
- 岩手県農林水産振興課 (2010). 平成19年度岩手県のさけ・ますに関する資料.
- 岩手県農林水産振興課 (2011). 平成20年度岩手県のさけ・ますに関する資料.
- 岩手県農林水産振興課 (2012). 平成21年度岩手県のさけ・ますに関する資料.
- 岩手県農林水産振興課 (2013). 平成22年度岩手県のさけ・ますに関する資料.
- 岩手県農林水産振興課 (2014). 平成23年度岩手県のさけ・ますに関する資料.
- 岩手県農林水産振興課 (2015). 平成24年度岩手県のさけ・ますに関する資料.
- 岩手県農林水産振興課 (2016). 平成25年度岩手県のさけ・ますに関する資料.
- Jones, A. M. and Vanhatalo, A. (2017). The ‘Critical Power’ concept: Applications to sports performance with a focus on intermittent high-intensity exercise. *Sport. Med.* **47**, 65–78.
- 帰山雅秀・秦玉雪 (2015). 三陸沿岸のシロザケ個体群の回復に向けて. In 三陸のサケ復興のシンボル, pp. 85–99.
- 笠原玉青 (2013). 河川間隙水域. In 河川生態学 (ed. 中村太士), pp. 198–205. 東京: 講談社.
- Keefer, M. L. and Caudill, C. C. (2013). Homing and straying by anadromous salmonids: a review of mechanisms and rates. *Rev. Fish Biol. Fish.* **24**, 333–368.
- Keefer, M. L., Peery, C. A., Jepson, M. A. and Stuehrenberg, L. C. (2004). Upstream migration rates of radio-tagged adult Chinook salmon in riverine habitats of the Columbia River basin. *J. Fish Biol.* **65**, 1126–1141.
- Killen, S. S., Marras, S. and McKenzie, D. J. (2011). Fuel, fasting, fear: routine metabolic rate and food deprivation exert synergistic effects on risk-taking in individual juvenile European sea bass. *J. Anim. Ecol.* **80**, 1024–1033.

- Killen, S. S., Glazier, D. S., Rezende, E. L., Clark, T. D., Atkinson, D., Willener, A. S. T. and Halsey, L. G.** (2016). Ecological Influences and Morphological Correlates of Resting and Maximal Metabolic Rates across Teleost Fish Species. *Am. Nat.* **187**, 592–606.
- Kitagawa, T., Hyodo, S. and Sato, K.** (2016). Atmospheric depression-mediated water temperature changes affect the vertical movement of chum salmon *Oncorhynchus keta*. *Mar Env. Res* **119**, 72–78.
- Kitaoka, Y., Masuda, H., Mukai, K., Hiraga, A., Takemasa, T. and Hatta, H.** (2011). Effect of training and detraining on monocarboxylate transporter (MCT) 1 and MCT4 in Thoroughbred horses. *Exp. Physiol.* **96**, 348–355.
- 国土交通省東北地方整備局 (2012). 北上川水系河川整備計画.
- Kramer, D. L., Rangeley, R. W. and Chapman, L. J.** (1999). Habitat selection: patterns of spatial distribution from behavioural decisions. In *Behavioural ecology of teleost fishes* (ed. Godin, J.-G. J.), pp. 37–80. England: Oxford University Press.
- Kudo, T., Tanaka, H., Watanabe, Y., Otomo, T. and Miyazaki, N.** (2007). Use of fish-borne camera to study chum salmon homing behavior in response to coastal features. *Aquat. Biol.* **1**, 85–90.
- Kusakabe, M., Nobata, S., Saito, K., Ikeba, K., Ogasawara, S., Tanaka, K., Takei, Y. and Hyodo, S.** (2019). Body condition and reproductive status of chum salmon during homing migration in Otsuchi Bay, Japan, after the 2011 Great East Japan Earthquake and Tsunami. *Fish. Sci.* **85**, 43–51.
- Lee, C. G., Farrell, A. P., Lotto, A., MacNutt, M. J., Hinch, S. G. and Healey, M. C.** (2003). The effect of temperature on swimming performance and oxygen consumption in adult sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon stocks. *J. Exp. Biol.* **206**, 3239–3251.
- Loon, L. J. C. van, Greenhaff, P. L., Constantin-Teodosiu, D., Saris, W. H. M. and Wagenmakers, A. J. M.** (2001). The effects of increasing exercise intensity on muscle fuel utilisation in humans. *J. Physiol.* **536**, 295–304.
- Makiguchi, Y., Nii, H., Nakao, K. and Ueda, H.** (2007). Upstream migration of adult chum and pink salmon in the Shibetsu River. *Hydrobiologia* **582**, 43–54.
- Makiguchi, Y., Nii, H., Nakao, K. and Ueda, H.** (2008). Migratory behaviour of adult chum salmon, *Oncorhynchus keta*, in a reconstructed reach of the Shibetsu River, Japan. *Fish. Manag. Ecol.* **15**, 425–433.

- Makiguchi, Y., Nagata, S., Kojima, T., Ichimura, M., Konno, Y., Murata, H. and Ueda, H.** (2009). Cardiac arrest during gamete release in chum salmon regulated by the parasympathetic nerve system. *PLoS One* **4**, 6.
- Martin, B. T., Nisbet, R. M., Pike, A., Michel, C. J. and Danner, E. M.** (2015). Sport science for salmon and other species: Ecological consequences of metabolic power constraints. *Ecol. Lett.* **18**, 535–544.
- McGeer, J. C., Baranyi, L. and Iwama, G. K.** (1991). Physiological responses to challenge tests in six stocks of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **9**, 1761–1771.
- Miyoshi, K., Hayashida, K., Sakashita, T., Fujii, M., Nii, H., Nakao, K., Ueda, H. and Tierney, K.** (2014). Comparison of the swimming ability and upstream-migration behavior between chum salmon and masu salmon. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **71**, 217–225.
- Monod, H. and Scherrer, J.** (1965). The work capacity of a synergic muscular group. *Ergonomics* **8**, 329–338.
- Mori, T., Miyata, N., Aoyama, J., Niizuma, Y. and Sato, K.** (2015). Estimation of metabolic rate from activity measured by recorders deployed on Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus*. *Fish. Sci.* **81**, 871–882.
- Morita, K., Ayumi, N. and Kikuchi, M.** (2015). River temperature drives salmon survivorship: is it determined prior to ocean entry? *R. Soc. Open Sci.* **2**, 140312.
- 森田健太郎・大熊一正** (2015). サケ：ふ化事業の陰で生き長らえてきた 野生魚の存在とその保全. 魚類学雑誌 **62**, 189–195.
- Morton, R. H. and Billat, L. V.** (2004). The critical power model for intermittent exercise. *Eur. J. Appl. Physiol.* **91**, 303–307.
- 西野一彦** (1958). 北海道の鮭産卵河川に於ける標識放流試験. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 **12**, 51–61.
- Norin, T., Malte, H. and Clark, T. D.** (2014). Aerobic scope does not predict the performance of a tropical eurythermal fish at elevated temperatures. *J. Exp. Biol.* **217**, 244–251.
- 能勢幸雄** (1970). サケの遡上生態と品種改良. 化学と生物 **8**, 738–744.
- O'Malley, K. G. and Banks, M. A.** (2008). A latitudinal cline in the Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) *Clock* gene: evidence for selection on PolyQ length variants. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **275**, 2813–2821.

- O'Malley, K. G., Ford, M. J. and Hard, J. J.** (2010). *Clock* polymorphism in Pacific salmon: evidence for variable selection along a latitudinal gradient. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **277**, 3703–3714.
- 小川元 (2010). シロザケ: 増殖事業が抱える問題と将来像. 日本水産学会誌 **76**, 250–251.
- Okazaki, T.** (1982). Geographical distribution of allelic variations of enzymes in chum salmon *Oncorhynchus keta*, river populations of Japan and the effects of transplantation. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* **48**, 1525–1535.
- Økland, F., Erkinaro, J., Moen, K., Niemela, E., Fiske, P., McKinley, R. S. and Thorstam, E. B.** (2001). Return migration of Atlantic salmon in the river Tana: phases of migratory behaviour. *J. Fish Biol.* **59**, 862–874.
- 奥津春生 (1962). 伏流水分布地: 岩手県大槌川天然産卵床の水温と底質についての研究. 日本地下水学会会誌 **4**, 11–14.
- Osanai, K., Sato, R. and Hirai, S.** (1972). On the maturation of the oocytes in the chum salmon homing to the parent river. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* **38**, 1247–1251.
- Pörtner, H. O., Dijk, P. L. M. van, Hardewig, I. and Sommer, A.** (2000). Levels of metabolic cold adaptation: tradeoffs in eurythermal and stenothermal ectotherms. In *Antarctic ecosystems: Models for wider ecological understanding*, pp. 109–122. Christchurch: Caxton press.
- Raby, G. D., Casselman, M. T., Cooke, S. J., Hinch, S. G., Farrell, A. P. and Clark, T. D.** (2016). Aerobic scope increases throughout an ecologically relevant temperature range in coho salmon. *J. Exp. Biol.* **219**, 1922–1931.
- Rand, P. S., Hinch, S. G., Morrison, J., Foreman, M. G. G., MacNutt, M. J., Macdonald, J. S., Healey, M. C., Farrell, A. P. and Higgs, D. A.** (2006). Effects of river discharge, temperature, and future climates on energetics and mortality of adult migrating Fraser River sockeye salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* **135**, 655–667.
- 斎藤寿彦・岡本康孝・佐々木系 (2015). 日本系サケの生物学的特性. 水産総合研究センター研究報告 **39**, 85–120.
- Sakamoto, K. Q., Sato, K., Ishizuka, M., Watanuki, Y., Takahashi, A., Daunt, F. and Wanless, S.** (2009). Can ethograms be automatically generated using body acceleration data from free-ranging birds? *PLoS One* **4**, e5379.
- Salo, E. O.** (1991). Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*). In *Pacific Salmon Life Histories*, pp. 231–309.

- Sandblom, E., Gräns, A., Axelsson, M. and Seth, H.** (2014). Temperature acclimation rate of aerobic scope and feeding metabolism in fishes: implications in a thermally extreme future. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **281**, 20141490.
- Schmidt-Nielsen, K.** (1997). Temperature effects. In *Animal physiology: adaptation and environment*, pp. 217–240. Cambridge University Press.
- Steinhausen, M. F., Sandblom, E., Eliason, E. J., Verhille, C. and Farrell, A. P.** (2008). The effect of acute temperature increases on the cardiorespiratory performance of resting and swimming sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Exp. Biol.* **211**, 3915–3926.
- Tanaka, H., Takagi, Y. and Naito, Y.** (2000). Behavioural thermoregulation of chum salmon during homing migration in coastal waters. *J. Exp. Biol.* **203**, 1825–1833.
- Tanaka, H., Naito, Y., Davis, N., Urawa, S., Ueda, H. and Fukuwaka, M.** (2005). First record of the at-sea swimming speed of a Pacific salmon during its oceanic migration. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **291**, 307–312.
- 田中秀二 (1999). 母川回帰中のサケ (*Oncorhynchus keta*) の遊泳行動に関する研究. 博士学位論文, 総合研究大学院大学.
- 東北歴史博物館 (2003). 鮭～秋味を待つ人々～.
- Tsuda, Y., Kawabe, R., Tanaka, H., Mitsunaga, Y., Hiraishi, T., Yamamoto, K. and Nashimoto, K.** (2006). Monitoring the spawning behaviour of chum salmon with an acceleration data logger. *Ecol. Freshw. Fish* **15**, 264–274.
- Tsukagoshi, H., Terui, S., Ogawa, G., Sato, S. and Abe, S.** (2017). Genetic differentiation of chum salmon in the Sanriku-region, Japan, inferred from microsatellite DNA analysis. In *Morioka Salmon Workshop Report*, pp. 83–86.
- 塚越英晴・阿部周一 (2015). 回帰サケ類の遺伝学的分析. In 三陸のサケ—復興のシンボル, pp. 101–116.
- Tsukamoto, K.** (1984). Contribution of the red and white muscles to the power output required for swimming by the yellowtail. *Nippon Suisan Gakkaishi* **50**, 2031–2042.
- 塚本勝巳 (2013). 遊泳. In 魚類生理学の基礎, pp. 103–121.
- 宇部稔 (1992). 岩手県を中心とした本州高家費用沿岸におけるサケの増殖と資源動態. 北海道さけ・ますふ化場技術情報 **161**, 17–27.
- Urawa, S., Beacham, T. D., Fukuwaka, M. and Kaeriyama, M.** (2018). Ocean ecology of chum salmon. In *The ocean ecology of Pacific salmon and trout*, pp. 161–317.
- Videler, J. J.** (1993). *Fish swimming*. London: Chapman & Hall.

- Vinetti, G., Fagoni, N., Taboni, A., Camelio, S., di Prampero, P. E. and Ferretti, G.** (2017). Effects of recovery interval duration on the parameters of the critical power model for incremental exercise. *Eur. J. Appl. Physiol.* **117**, 1859–1867.
- Wagawa, T., Tamate, T., Kuroda, H., Ito, S. I., Kakehi, S., Yamanome, T. and Kodama, T.** (2016). Relationship between coastal water properties and adult return of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) along the Sanriku coast, Japan. *Fish. Oceanogr.* **25**, 598–609.
- Wagner, G. N., Kuchel, L. J., Lotto, A., Patterson, D. A., Shrimpton, J. M., Hinch, S. G. and Farrell, A. P.** (2006). Routine and active metabolic rates of migrating adult wild sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka* Walbaum) in seawater and freshwater. *Physiol. Biochem. Zool.* **79**, 100–108.
- Watanabe, Y., Baranov, E., Sato, K., Naito, Y. and Miyazaki, N.** (2004). Foraging tactics of Baikal seals differ between day and night. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **279**, 283–289.
- 渡辺徹嗣・辻盛生・鈴木正貴・樋川満** (2017). 北上川水系中津川におけるサケ (*Oncorhynchus keta*)の遡上と産卵環境の評価. 総合政策 **18**, 77–87.
- Willmer, P., Graham, S. and Jhonston, I.** (2005). Temperature. In *Environmental Physiology of Animals*, pp. 176–222. Blackwell Publishing.
- Wright, S., Metcalfe, J., Hetherington, S. and Wilson, R.** (2014). Estimating activity-specific energy expenditure in a teleost fish, using accelerometer loggers. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **496**, 19–32.
- 山田晃弘** (2005). 縄文時代のサケ—三陸沿岸から仙台湾周辺地域における検討—. 東北歴史博物館紀要 **6**, 9–15.