

論文の内容の要旨

水圏生物学専攻

平成 26 年度博士課程入学

氏名 阿部 貴晃

指導教員 佐藤 克文

論文題目 三陸に回帰するサケ親魚の行動生理に関する研究

サケは、日本人にとってはもっとも身近な魚種の一つであり、北日本を中心として古くから食糧として利用されてきた。サケは秋鮭と呼ばれるように 9 月からその産卵が始まり、2 月まで続く。早い時期に産卵を行う系群を秋サケ、後期に産卵する系群を冬サケと呼ぶ。これらの 2 系群のサケの存在は日本だけでなく、サケの産卵が行われる地域を通して見られ、前期群、後期群と呼ばれることもある。

この 2 系群は回帰時期の他にも産卵場所選択や、仔稚魚の発生・成長速度、回遊のタイミングを始めとした生活史形質に違いがあることが報告されており、これらの違いはサケが各々の河川環境に適応してきた結果であるとされる。本研究の調査地域である岩手県と宮城県は一般的に三陸地方としてまとめられ、近年のマイクロサテライト DNA をもちいた集団解析から三陸地方のサケは少なくとも北上川集団と沿岸河川前期集団、沿岸河川後期集団の 3 つの集団構造に分かれることが報告されている。その遡上時期から北上川集団と沿岸河川前期集団は前期群、沿岸河川後期集団は後期群に属すると考えられているものの、三陸のサケの生物学的特性については十分に理解されていない。特に三陸では水温環境が秋から冬にかけて大きく変動するため、前期のサケと後期のサケでは異なる水温を経験すると考えられているが、2 系群の適水温については調べられてこなかった。

そこで本研究では、三陸のサケの温度適応の実態を明らかにすることを主な目的とし、前期群が主な遡上群である北上川と後期群が主な遡上群である甲子川で遡上生態調査と代謝測定を行い、どのような適水温範囲もったサケがそれぞれの河川環境でどのような水温を経験するのかを調べた。加えて、代謝測定を通して得られた代謝パラメーターを用いて遊泳モデルを構築し、三陸のサケの温度適応様式の生態学的意義を検討した。

北上川と甲子川のサケの遡上生態について

2016年から2017年にかけて、電波発信機による追跡調査を北上川と甲子川で行なった。また、遡上、産卵時の経験水温を明らかにするために一部の個体に行動記録計を装着し、経験水温を記録した。北上川水系での追跡調査は10月上旬から11月下旬にかけて実施した。遡上時期によって遡上場所が異なり、早い遡上時期の個体ほど上流に遡上する傾向にあった。追跡個体の中でもっとも上流まで追跡した個体は10月1日に放流した個体で、6日間で放流地点よりも93 km上流まで追跡した。一方でもっとも遡上距離が短かった個体は11月の下旬に放流した個体で、翌日に放流地点の13 km上流で産卵行動を行っていた。また、北上川を10月に遡上したサケが経験していた水温の中央値は15.1°Cだった。10月の下旬にかけて北上川の水温は12°C前後に低下し、2016年の11月の下旬には6°C前後まで低下していた。

甲子川水系での放流実験は11月下旬から12月下旬にかけて行なった。遡上時期によって遡上場所が異なった北上川水系に対して、甲子川水系のサケの産卵場所は放流地点（河口より約2 km上流）より0.5–1.5 kmの範囲に集中していた。本流と同じ水温を経験していた北上川水系のサケに対して、甲子川水系のサケは放流地点より2 km上流地点で定点観測を行っていた水温よりも1–4°C高い水温を経験していた。また、11月の下旬に放流したサケの経験水温の中央値は9.8°Cであったのに対して、12月の下旬に放流したサケの経験水温は7.5–9.6°Cであり、遡上時期に由来する経験水温の差は北上川水系のサケと比較して相対的に小さかった。

北上川と甲子川のサケの温度パフォーマンスについて

北上川を10月に遡上するサケは、12–1月に甲子川を遡上するサケと比較して高い水温を経験していた。そこで、次に10月上旬から中旬に北上川を遡上するサケと12–1月に甲子川を遡上するサケを用いて遊泳実験によって代謝速度を、昇温実験によって臨界水温 (Critical temperature maxima, CT_{max})を測定し、2群の温度パフォーマンスを推定した。北上川のサケでは12–24°C、甲子川のサケでは8–22°Cの水温範囲で遊泳実験を行ない、各水温で安静時の代謝速度である休止代謝速度 (Resting metabolic rate, RMR) と酸素消費速度の最大値である最大 (有酸素) 代謝速度 (Maximum (aerobic) metabolic rate, MMR) を測定した。また、測定したMMRとRMRから温度パフォーマンスの指標である有酸素代謝余地 (Absolute aerobic scope, AAS) を算出した。

RMRの温度係数 (Q_{10}) は北上川のサケでは2.6、甲子川では2.3を示し、他の外温動物で報告される2–3の値の範囲から外れず、どちらの群も水温上昇に対して同じ上昇率でRMRが亢進することがわかった。一方で、北上川のサケのRMRは同じ水温で測定した甲子川の

サケの RMR と比較して低い値を示した。一般化線形モデルによる解析の結果、RMR と水温には集団差も含めたモデルが選択され、RMR と水温 (T) の関係式は、北上川のサケは $RMR=0.71e^{0.088T}$ 、甲子川のサケは $RMR=0.92 e^{0.088T}$ と推定され、北上川のサケの RMR と水温の関係は甲子川のサケの RMR と水温の関係を高水温側にずらしたものとなることがわかった。MMR は両群ともに水温上昇に伴って上昇していったが、北上川水系のサケは 20°C 付近で頭打ちになったのに対して、甲子川水系のサケは 16°C 付近で頭打ちとなっていた。活動できる水温の最大値である CT_{max} は北上川のサケは 27.8°C ($n=4$)、甲子川のサケは 24.9°C ($n=5$) であり、北上川のサケは甲子川のサケよりも高い CT_{max} をもっていた。

AAS と CT_{max} の値から AAS の温度パフォーマンス曲線を北上川のサケと甲子川のサケで推定した。AAS が最大となる水温である至適水温 (Optimal temperature for AAS, T_{optAAS}) は北上川のサケは 17.6°C、甲子川のサケの 14.0°C と推定された。また AAS が高い値を示す水温である適水温範囲は北上川は 12.8–20.8°C、甲子川のサケは 10.7–17.5°C と推定された。以上のことから北上川のサケと甲子川のサケでは異なる適水温範囲を持ち、北上川のサケは甲子川のサケと比較して高い水温帯で高いパフォーマンスを発揮できることが示唆された。しかし、実際に両群のサケが遡上、産卵時に経験していた水温と温度パフォーマンスを比較すると、どちらの群も高いパフォーマンスを発揮できる水温の範囲内ではあったものの、 T_{optAAS} を超える水温を経験することはほとんどなかった。

また、推定された T_{optAAS} を中心として、RMR と MMR のデータを並び替えると、集団間で見られていた RMR と MMR の差がほとんど無くなった。このことはサケが水温と代謝速度の関係をシフトさせる代謝速度の補償的応答 (温度補償) で適水温を変えていることを示唆している。

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

サケが T_{optAAS} よりも低い水温で遡上する生態的な意義を考察するために、代謝測定によって得られたパラメーターをもとに有酸素代謝によるエネルギー供給の制約を組み込んだ遊泳モデルを作成し、移動コスト (Cost of transport, COT) を最小化する速度である最適遊泳速度 (Optimal swim speed, U_{opt}) と U_{opt} における移動コスト (minimum COT , COT_{min}) に水温や流れの速さが与える影響を検討した。この遊泳モデルは、遊泳時のエネルギー要求量が有酸素代謝から供給されるエネルギー産生速度の上限を超えた時に、不足分を無酸素代謝から補うという遊泳モデルである。無酸素代謝から供給されるエネルギーの量には限りがあるため、無酸素的な代謝を動員するような遊泳速度では、魚が遊泳できる時間に限界が設けられている。つまり、このモデルでは有酸素代謝からのエネルギー供給速度の制限と無酸素代謝の容量の二つを組み込むことで、持続可能な遊泳速度 (Critical swim speed, U_{crit}) を超

えて泳いだ場合には、魚は休息しなければならないという効果を表現したモデルである。流れのない状況下では、休息を伴うような遊泳速度 U_{crit} をとることはないが、強い流れを遡上する状況下では、 U_{opt} が U_{crit} を超えることが先行研究により報告されている。

実際の代謝測定によって推定された代謝パラメーターをもとに遊泳モデルを作成したところ、持続可能な遊泳速度は適水温範囲内では大きく変わらなかった。また、水温だけを変化させても、流れがない状況下では U_{opt} が U_{crit} を超えることはなく、適水温範囲内の COT_{min} も $1.3\text{--}2.0\text{ kJ km}^{-1}\text{ kg}^{-1}$ であった。次に、水温を T_{optAAS} に固定化し $0\text{--}1.5\text{ m s}^{-1}$ の流速を与えて移動コストを計算したところ、流速が 1.1 m s^{-1} の以上の流速環境下では U_{crit} を超える遊泳速度が U_{opt} となった。また、与えた流速条件の中で COT_{min} は $1.4\text{--}16.7\text{ kJ km}^{-1}\text{ kg}^{-1}$ となった。

次に水温と流速の二つの条件を変えて計算したところ、適水温の範囲内であれば、 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。休息时间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。

COT_{min} に注目すると U_{opt} が U_{crit} 以下となる流速条件下での COT_{min} は適水温範囲内では大きく変わらなかった。一方で U_{opt} が U_{crit} 以上となる流速条件下での COT_{min} は T_{optAAS} の低水温側 ($T_{pej, Lower}$) と高水温側 ($T_{pej, Upper}$) で大きく異なると推定された。流速 1.0 m s^{-1} の流速条件下で $T_{pej, Lower}$, T_{optAAS} , $T_{pej, Upper}$ における COT_{min} はそれぞれ $7.0, 7.1, 9.0\text{ kJ km}^{-1}\text{ kg}^{-1}$ と推定され、流速 1.5 m s^{-1} では $14.7, 15.8, 18.2\text{ kJ km}^{-1}\text{ kg}^{-1}$ と推定された。そして、この差分は RMR と回復時間、過剰コストを乗したものである回復コストに大きく由来すると計算され、水温上昇に伴った RMR の増加は高流速環境下での移動コストに大きな影響を与えることが示唆された。

実際のサケの遊泳行動データでも、高流速環境下を遡上するサケは時間割合にして 17–48% を休息していた。このことから遊泳モデルが示した休息时间割合は現実的な値であり、水温変化にともなった RMR の値の変化は遡上コストに大きな影響を及ぼすと考えられる。

以上の結果から、2 河川のサケは T_{optAAS} よりも軽度に低い水温帯で遡上、産卵をおこなうことの利点としては、高いパフォーマンスの維持とエネルギー消費量の削減が考えられた。同時に、本研究でみられた温度補償による適水温範囲のシフトは同じくエネルギー消費量の削減という点で合目的的な適応様式であることが示唆された。