

「サケ学」から知る地球環境

—わが国水圏生態系への危惧—

●文：帰山 雅秀（北海道大学名誉教授・北極域研究センター）

2019年は国際サーモン年。「変わりゆく世界におけるサーモンと人類」という視点で、サケとの復元力のある持続的な関係を築くために、国内外で多くのイベントが開催されています。

そこで、今号は半世紀にわたりサケ類の研究に取り組んでこられた北海道大学の帰山雅秀名誉教授から「サケ学」を学びます。私たちがサケ類から受けている恩恵、またサケ類に及ぼしている著しい影響を知ること、国際サーモン年が制定された意味や地球について考える誌上授業です。



◆はじめに —サケという魚

今年もサケ *Oncorhynchus keta* が北日本に産卵回帰しています。しかし、2010年代に入り、その回帰数は減少し続けています(図1)。日本周辺の海水温の上昇によるサケ幼魚の沿岸滞在期間と成長量の減少や沖合移動の困難さなど、地球温暖化のネガティブな影響が大きな要因の一つです。サケ類は回遊魚の中でも遡河回遊魚に分類され、もともと淡水起源だったため繁殖の場として淡水へ、餌をとって成長する生活の場として海洋へ移動する魚です。サケ類は北緯40度以北の環太平洋に分布します。河川に産卵されたサケは、翌年の春には稚魚となって産卵床から浮上して短い河川生活の後に降海し、数か月の沿岸生活ののちオホーツク海へ旅立ちます。オホーツク海で秋まで生活したサケは、最初の越冬を西部北太平洋で過ごしたのち、翌年の春以降にベーリング海へ移動し、その後は摂餌と成長の生活の場としてベー

リング海に、2年目以降の越冬の場としてアラスカ湾に分布回遊し、成熟するとベーリング海からカムチャツカ半島、千島列島沿いに南下して、母川へ産卵のために回帰します(図2)。一回繁殖型といって、サケは産卵後すべての個体が死亡します。

◆生物多様性と物質輸送

サケ類は淡水で産卵することにより、大量の海起源物質を陸域生態系へ輸送する役割を果たします。

カムチャツカ半島南端に位置するクリル湖は、北海道の支笏湖と同じ貧栄養カルデラ湖で、構造や規模も似ています。クリル湖では、サケ類のベニザケ *O. nerka* が毎年数多く産卵回帰します。この時期、クリル湖周辺には数多くの魚類や海鳥類、アカギツネ、タイリクオオカミやヒグマなどの哺乳類がベニザケを摂餌するために集まります。湖における栄養塩の制限因子はリンですが、クリル

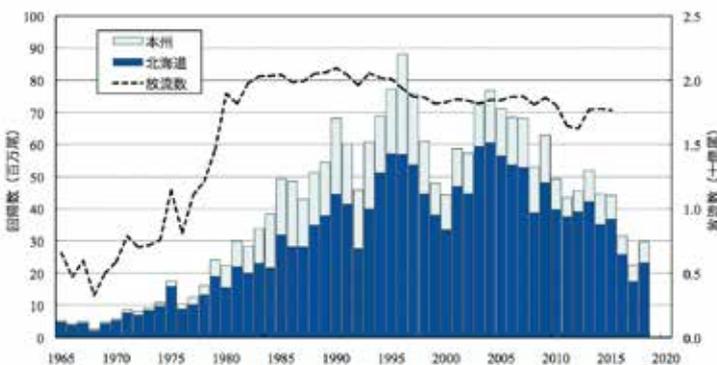


図1 日本産サケ回帰数と稚魚放流数の経年変化

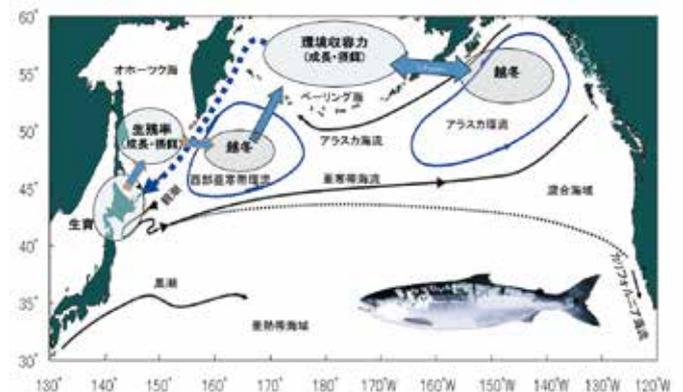


図2 日本系サケの回遊ルート

湖には湖水リンの5～15トンが産卵後のベニザケによりもたらされます。一方、海との通路が断たれている北海道の支笏湖では全リン量が25kgと、クリル湖の1/200～1/600に過ぎません。支笏湖には湖沼性ベニザケのヒメマスが生息していますが、その環境収容力はわずか3.2トンで、クリル湖ベニザケ環境収容力の1/2000以下にすぎません。

野生サケ類は産卵回帰し自然繁殖することにより、海洋から大量の栄養塩を陸域生態系へ運ぶ役割を担っています。このようなランドスケープは、野生サケ類が産卵遡上するロシアや北米大陸ではごく自然に観察され、サケ類が河川を含む河畔林生態系の生物多様性と生物生産力を高める役割を果たしています。

◆炭素と窒素の安定同位体比

炭素と窒素の安定同位体比分析は、生態系の物質循環や食物網を明らかにする手法としてきわめて有効です。動物の炭素($\delta^{13}\text{C}$)と窒素($\delta^{15}\text{N}$)の安定同位体比は食物連鎖の一次生産者(植物)同位体比組成を反映するため、動物の生活史や栄養レベルを知る上で役に立ちます。また、海起源の有機物の安定同位体比は陸上のそれに比べて高いので、 $\delta^{15}\text{N}$ を調べることにより陸域生態系の生物に海起源の $\delta^{15}\text{N}$ がどれだけ含まれているかを知ることができます。

例えば、南東アラスカのサッシン川では滝の下までカラフトマスが遡上することにより、滝の上より下に生息する魚類や河畔林の $\delta^{15}\text{N}$ が著しく高いことが知られています。沿岸や河畔林に生息してサケ類を食べるヒグマやタイクオオカミの $\delta^{15}\text{N}$ は、内陸に生息する個体より高いことが知られています。

◆知床世界自然遺産地域における生態系サービスとしてのサケ類

遡河回遊魚のサケ類は、母川へ産卵回帰することにより、環北太平洋の陸域生態系の生物多様性を保ち物質輸送を担う役割を果たします。しかし、わが国ではこのような系をもった河川はきわめて少ないのが現状です。それでも知床世界自然遺産地域に位置するルシャ川では、カラフトマスとサケが産卵遡上し、ヒグマなどに越冬用の貴重な餌を供給するばかりでなく、海起源物質を陸域生

態系へ運搬しています。 $\delta^{15}\text{N}$ の濃縮係数から、カラフトマスが運んだ海起源物質MDNの割合を調べたところ、河川のバイオフィーム(付着微生物)が30%、水生昆虫が21%、オシロコマが31%、陸域の河畔植物がケヤマハンノキを除いて約25%、ヒグマが34%のMDNを取り込んでいることが分かりました。このようにルシャ川の河畔林生態系では、北米ほど多くはありませんが、カラフトマスを通してMDNを取り込んでいます(図3)。

私たち人類は、生態系の機能やそれを構成する生物から様々な生態系サービスを得て生きています。

サケ類は、1)食料としての供給サービスだけでなく、産卵のために母川回帰することにより、2)海洋生態系の物質を陸域生態系へ運ぶ基盤サービス(物質輸送)、3)河川と河畔林の生態系では多種多様な生物が餌として利用するために集まることにより生物多様性維持としての調整サービス、4)環境・情操教育、安らぎなどの文化的サービスとして貢献しています。すなわち、サケ類は私たちが住む陸域生態系の底支えとしての役割を果たしているともいえるのです。

◆日本の河川生態系の現状

河川生態系は、本来、海洋生態系と陸上生態系をつなぐコリドー(回廊)であり、両生態系の相互作用を担っています。陸の物質(土砂礫、栄養塩となる窒素やリンなど)が河川を通して海に流れ、海岸線を形成し、沿岸生態系の生産力を高めます。一方、サケ類のように海から河川へ産卵回帰する魚類は海由来の物質MDNを運搬



図3 知床半島ルシャ川河畔林生態系におけるサケ類による陸域生態系への海起源物質MDN輸送系



図4 遊楽部川とその支流サランベ川
 A:遊楽部川本流サケ産卵場 B:サランベ川上流の治山ダムと河床
 C:サランベ川中流域 D:北海道における遊楽部川とそのサケ産卵場の位置

することにより、陸域生態系の生物多様性と生産力を高め、森を豊かにします。

しかし、わが国のほとんどの河川では野生のサケとそのような河川生態系がすでに喪失しています。明治の代までに多くの野生魚を乱獲により減少させたことと、1970年代までにサケの自然再生産できる河川生態系が著しく破壊されたことに起因します。日本の河川生態系は、1970年代までに河川の直線化と河床掘り下げに代表される高水工法に基づく河川工事とダム建設により人工的に改変され、その多様性と復元力が著しく失われました。

典型的な一例を北海道南部の遊楽部川支流のサランベ川に見ることができます。サランベ川は流路延長19km流域面積47km²の小河川ですが、周辺の地層は砂岩など軟質岩からなる「瀬棚層」が多くを占めています。上流に治山ダム1基と砂防ダム2基があり、それらが下流へ砂礫の供給を阻害しています。そのため、サランベ川ではダム下流の砂礫が流出し、河床が露出して瀬棚層の軟質岩のため河川水によりえぐられ、最深で7～8mも河床が低下し、ミニ・グランドキャニオン状の景観を呈

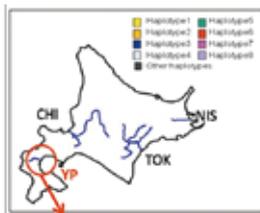
しています。河床をえぐった砂泥は遊楽部川へ流出してサケの主産卵場を埋め尽くし、遊楽部川下流域の産卵面積は従来の半分以下に減少しました(図4)。同じような状況は日本各地で観察されています。ダム等の人工工作物により河川から海への土礫などの物質が約40%も失われたといわれています。国土交通省(2002)の流砂系現況マップによりますと、全国のダムには大量の堆砂があり、膨大な土砂が砂利採取などで河川から搬出され、現在もあちこちの河川の河床が低下しており、海へ流れていく土砂が減少して海岸線が著しく後退しています。

このように、ダム等により物質循環は阻害され、河川の直線化と河床低下により魚類の生息場と産卵場は喪失。魚類の移動も妨げられ、不連続なパッチ状にしか分布できなくなっています。

◆サケの野生魚と孵化場魚

ここでは、サケのうち自然産卵する個体を野生魚、人工的に捕獲され採卵受精された後、孵化場で稚魚まで育てられ川へ放流される個体を孵化場魚と呼びます。12月以降の遅い時期に産卵遡上するサケは人工孵化放流に使用されていない野生魚で、孵化場魚との間に遺伝的差異がみられます。現在、日本に帰ってくるサケの多くは孵化場魚です。北海道全体でも野生魚が自然再生産している河川は50～60河川と少なく、バイオマスも小さいと予想されています。

遊楽部川へ産卵回帰するサケ親魚のミトコンドリアDNA調節領域を分析した結果、産卵親魚のうち10月採集魚と11月採集魚にはハプロタイプ(対立遺伝子)出現頻度に差がみられませんが、12月採集魚のみが他と異なり、ハプロタイプ出現数も少ないことが分かりました。さらに遊楽部川の10月と11月の産卵魚は、北海道のほかの河川、千歳川、十勝川および西別川のサケ個体群と遺伝的分化が認められませんでした。このことは、10月と11月の個体群には人工孵化放流事業の卵移植による遺伝的攪乱が生じており、12月産卵群のみが遊楽部川固有の個体群を維持していることを意味します(図5)。卵移植は1960～1970年代に全国規模で盛んに行われたため、同様の現象は北日本サケ個体群の全体に広く観察さ



遊楽部川シロザケの遺伝子構造
ミトコンドリアDNA調節領域の分析結果 (Yokotani et al. 2009)

	CHI	TOK	NIS	YPO	YPN	YPD
千歳 CHI	0.000					
十勝 TOK	0.000	0.000				
西別 NIS	0.013	0.034	0.000			
10月 YPO	0.000	0.000	0.030	0.000		
11月 YPN	0.039	0.027	0.145*	0.013	0.000	
12月 YPD	0.211**	0.160**	0.486**	0.168**	0.059**	0.000

*P<0.05 **P<0.01

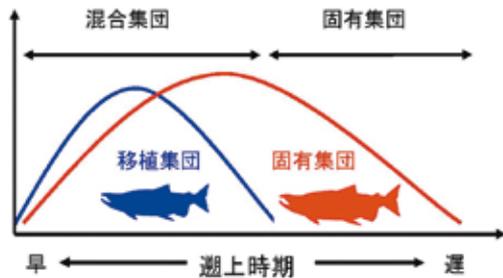
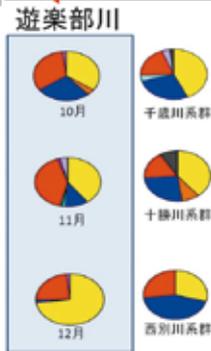


図5 遊楽部川サケ個体群と千歳川、十勝川および西別川サケ個体群のミトコンドリアDNA調節領域における塩基配列変異 (Yokokawa et al. 2009)

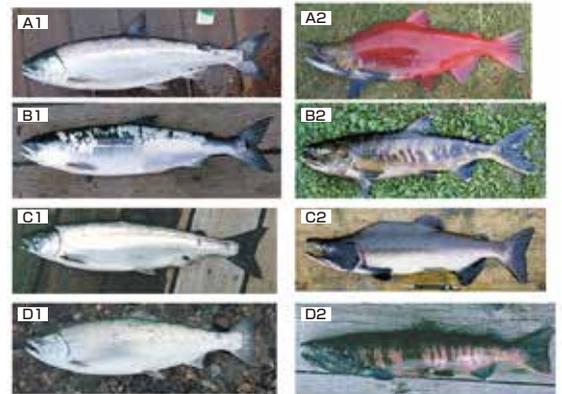
遊楽部川10~11月個体群は他河川の遺伝子構造と差異がみられず、12月個体群のみ他と異なります。このことは遊楽部川10~11月個体群は人工孵化放流事業の移植により他集団と差が無くなり、12月個体群のみ遊楽部川固有のサケであることを表します。

れています。日本産サケの遺伝的多様性は、ロシアやアメリカ大陸のサケに比べて高いという結果があります(表1)。しかし、よく見るとDNA分析に用いられた標本は日本産サケが孵化場魚であるのに対して、他国の標本は野生魚です。また、12月に採集された遊楽部川の野生魚の遺伝的多様性は、10~11月の孵化場魚より低く、ロシアや北米の野生魚と大差がありません。本来、遺伝的多様性の高さは生物の環境変動への耐性や繁殖成功率など適応度と深く関連し、生物多様性の重要な指標でもあります。しかし、孵化場魚の高い多様度は移植により遺伝子攪乱された混合個体群の結果であり、必ずしも適応度や個体群の固有性を表すものではありません。一方、12月以降に産卵する北海道系サケの後期群は野生魚と等しく、各個体群の固有性を有しているとみなすことができます。

孵化場魚は温室育ちで人為的選択を受けていることもあり、野生魚に比べ環境変化に対する適応力が劣るといわれています。実際に遊楽部川へ産卵回帰したサケの野生魚と孵化場魚の $\delta^{13}C$ と $\delta^{15}N$ を比べてみると、野生魚の方が孵化場魚より栄養段階が高いため沿岸域などの生産力の高い海域に分布していることが分かります(図6)。また、繁殖競争においても野生魚の方が圧倒的に強く、孵化場魚を排除することも数多く報告されています。このことは、数こそ少なくなりま

表1 サケの遺伝的多様度。ミトコンドリアDNA調節領域におけるハプロタイプ多様度 (h) と塩基多様度 (π)。ハプロタイプ多様度も塩基多様度も高いほど遺伝的多様性が高いことを表します。

個体群	h	π	備考
日本	0.63±0.01	0.0028	16河川, Abe et al.(2004)
ロシア	0.43±0.03	0.0025	10河川, Abe et al.(2004)
北米	0.34±0.02	0.0008	21河川, Abe et al.(2004)
千歳川	0.71±0.04	0.0038	Sato et al.(2001)
十勝川	0.75±0.04	0.0039	Sato et al.(2001)
西別川	0.67±0.03	0.0040	Sato et al.(2001)
遊楽部川10月	0.71±0.02	0.0024	Yokotani et al.(2009)
遊楽部川11月	0.67±0.04	0.0020	Yokotani et al.(2009)
遊楽部川12月	0.43±0.06	0.0010	Yokotani et al.(2009)



わが国固有の在来サケ類

A: ベニザケ B: シロザケ C: カラフトマス D: サクラマス
1: 海洋生活期 2: 成熟期(撮影者 D1青山智哉 A-C, D2帰山雅秀)

したが、わが国に残る野生魚は適応度が高く、環境変化に強い遺伝資源としてきわめて貴重であることを意味します。

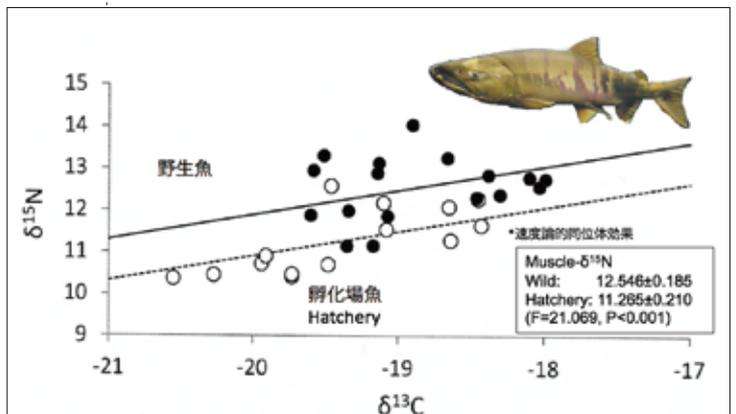


図6 遊楽部川に回帰したサケ野生魚(●)と孵化場魚(O)の炭素($\delta^{13}C$)-窒素($\delta^{15}N$)安定同位体比。野生魚の $\delta^{15}N$ が孵化場魚より顕著に高く、孵化場魚の $\delta^{13}C$ は変異が著しい。このことは、野生魚は孵化場魚よりも生態的地位が高いため生産力の高い海域に分布し、孵化場魚は生産力の低い沖合などに分布していることを示唆している(秦ら 2013)。

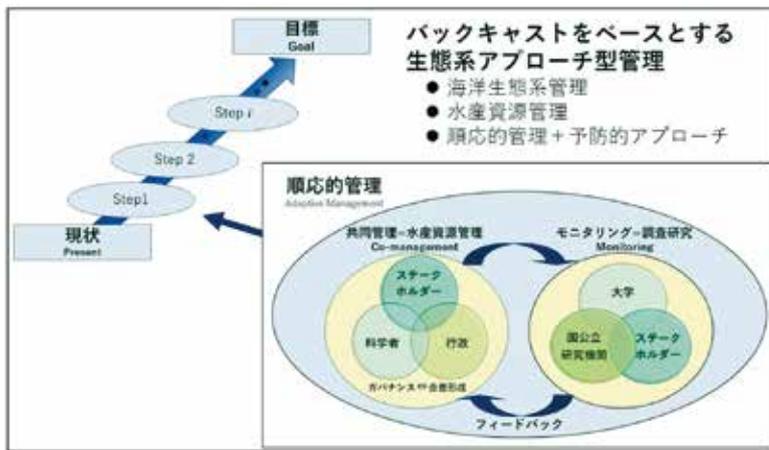


図7 サケのバックキャストをベースとする持続可能な生態系アプローチ型保全管理

●サケの持続可能な保全管理における最終目標

1. サケの保全と利用のあり方
 - ・野生「種」としてのサケをどう保全するか→生物多様性の保全
 - ・産業としてサケをどう利用するか→人工孵化放流事業と漁業(イノベーション)
 - ・野生魚と孵化場魚のゾーニング
2. 水圏生態系とサケとの関係解明
 - ・環境変動(e.g., 地球温暖化、レジームシフト)→水圏生態系(海洋、河川)
 - ・水圏生態系の変化がサケの生活史と個体群動態に及ぼす影響
3. 野生サケ復元とそのための河川生態系のレストレーション
 - ・疲弊した河川生態系の修復
 - ・野生サケの復元

◆持続可能なサケ保全管理に向けて

北太平洋の中でも南辺部に分布するわが国のサケは、冒頭で述べたように温暖化の負の影響を受け、回帰数が減少傾向を示しています。今後温暖化が加速し、わが国のサケにとってさらに不利な環境時代が続くことは容易に想像できます。野生魚の適応度と多様性のレジリエンス(復元力)、各地域個体群の遺伝形質、回遊行動などの生物特性を知ることは、今後のサケ持続的資源管理のツールとしてとても重要です。地域固有の野生個体群の回復と保全を図るためには、野生魚が自然再生産できる河川生態系の復元が急務です。

私たち人類は地球生態系の一構成要素に過ぎませんが、生態系の超卓越種であり、生態系サービスを利用する一方で、私たちの活動が生物多様性の低下や地球温暖化など地球生態系に様々な影響を及ぼしています。わが国のサケを守るということは、全球規模でみると小さなことですが、河川生態系の構造と機能のあり方、北太平洋を含む水圏生態系における生物間相互作用を含む生物多様性と地球温暖化の影響を再考する上できわめて重要です。

サケ類の持続可能な保全管理には、生物とそれらを構成する水圏生態系の構造と機能をモニターし、予防原則と順応的管理からなる生態系アプローチ型リスク管理の導入が必要です。つまり、バックキャスト方式(現状を徹底的に分析し、それに基づき将来ビジョンと目標を定め、常に現状をモニターしつつ目標に向かう)を取り入れていくことが肝要かと思います(図7)。



サケ保全の将来目標としては、①サケの保全と利用のあり方、②水圏生態系とサケとの関係解明、③野生サケ復元とそのための河川生態系の修復があげられます。

折しも、2019年は国際サーモン年です。世界中の数多くのサケ研究者が、地球温暖化により著しく変動する水圏生態系においてサケ類がどのように適応しようとしているのかを明らかにしようとしています。国際的な研究ネットワークによる長期的な気候変動とサケ類を含む海洋生態系のモニタリング体制の確立も重要であり、国際的プロジェクトを通してサケ類の持続可能な保全管理の実現に向けて努力して行くことが求められております。



帰山 雅秀 かえりやま まさひろ

北海道大学名誉教授。1949年北海道生まれ。北海道大学卒業。水産庁、北海道東海大学、北海道大学で一貫してサケ類の保全に関する生態学的研究に携わる。IUCNをはじめ、PICES、MSC等の国際機関に長年従事。『サケ学への誘い』、『サケ学大全』、『最新のサケ学』など著書多数。