

研究成果情報

サケは海で何を食べているのでしょうか？

さかい おさむ
境 磨 (国際水産資源研究所 くらまぐろ資源部)



はじめに

河川で生まれたサケ(シロザケ) *Oncorhynchus keta* は、海に下った後、およそ4~5年で大きく成長して、再び生まれた川に戻ってきます。海で生活している間、サケは太平洋の沖合を広く回遊します。特に、日本の河川で生まれたサケは、最初の冬を北西太平洋で過ごした後、夏や秋にはベーリング海で摂餌し、さらに越冬のためアラスカ湾にまで移動することが、これまでの研究から明らかになっています(浦和 2000)。この大回遊のうち、サケはベーリング海での摂餌期に最も成長すると考えられています。そのため、ベーリング海環境に何らかの変化が起きると、サケの成長・成熟や、日本への回帰に大きく影響する可能性があります。

海洋環境変化と関連するサケの成長・成熟のメカニズムを明らかにするためには、「そもそもサケがどのような餌を食べているのか」「ベーリング海の餌環境はどのようなになっているのか」といった基礎的な知見が必要になります。そのため、これまで水産総合研究センターでは、夏季のベーリング海での若竹丸による流し網・はえ縄調査や、ベーリング・アリューシャンさけます国際共同調査(BASIS)での開洋丸による表中層トロール調査などで、分布や資源量の調査と併せて、海洋生活期のさけます類の食性や餌生物環境の把握に努めてきました。ここでは、それらの調査により明らかになってきた、ベーリング海でのサケの摂餌生態について紹介します。



図1. 食性を調べるために、ベーリング海で採集したサケから胃袋を採取し、その内容物を観察・分析しました。消化の進んだ胃内容物の餌生物種査定は、根気とやる気が必要な、骨の折れる作業です。

どのような餌を食べているの？

サケに限らず、生物が何を食べているかを調べるためには、野外で採集した対象生物の胃袋に何が入っているのかを観察するのが一般的です。我々も流し網やはえ縄、トロール網で漁獲されたサケから胃袋を摘出し、その内容物を観察・分析することで、どのような餌が、どれぐらいの割合で食べられていたのかを調べました(図1)。その結果、ベーリング海の海洋生態系において、サケが他のサケ属魚類 *Oncorhynchus* spp. (マスノスケ、ギンザケ、ベニザケ、カラフトマス、スチールヘッド)と比べて、多様な栄養段階の生物を捕食することがわかりました。

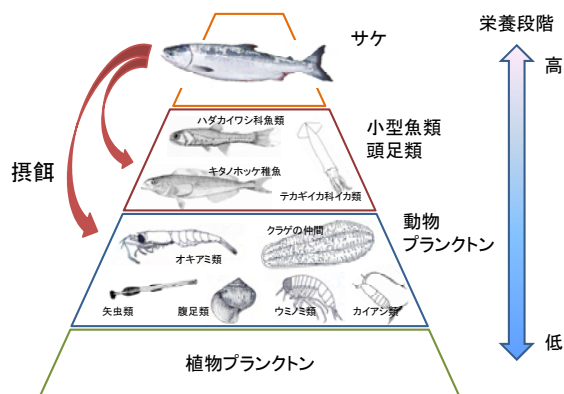


図2. ベーリング海生態系でのサケの餌利用の概念図。サケは高次捕食者として小型魚類・頭足類・動物プランクトンを捕食します。

「海洋生態系」や「栄養段階」と言っても、なかなかイメージが掴めないかもしれません。一般的に海の中でも陸上と同じように、草や木などの植物、植物を食べる草食動物、草食動物を食べる肉食動物が存在します。栄養段階とは、それらの食物連鎖の段階のことであり、より植物に近いほど栄養段階が低く、より肉食動物に近いほど栄養段階が高くなります。海洋生態系では、おおまかに植物プランクトン、植食動物プランクトン、肉食動物プランクトン、小型魚類・頭足類、大型魚類・哺乳類という栄養段階で食物連鎖が構成されています。

サケ属魚類の中でも、スチールヘッド、マスノスケ、およびギンザケは、主に比較的栄養段階が高い「魚類・頭足類」を餌とします。具体的には、ハダカイワシ科魚類(主にコヒレハダカ)や小型のテカギイカ科イカ

類（カムチャッカテカギイカやヒメドスイカ）が主要な餌になります。また、スケトウダラやキタノホッケの稚魚を食べることがあります。

一方、サケは、カラフトマスやベニザケと同様に、前述の「魚類・頭足類」に加え、より低い栄養段階の「動物プランクトン」をも柔軟に餌にすることが明らかになっています。動物プランクトンと言っても種類は様々ですが、非常に多く食べられているのは、小さなエビに似た形をしたオキアミ類（主に *Thysanoessa longipes*）や、ウミノミ類（主に *Themisto pacifica*）、カイアシ類（*Neocalanus* spp.）といった甲殻類動物プランクトンです。他にもクリオネやミジンウキマイマイ

などの浮遊性巻貝や、小さなクラゲ・サルパ（ウリクラゲなど）のようなゼラチン質の生物も食べることが報告されています（図2；Azuma 1995；Davis et al. 2009）。

カラフトマスの分布量がサケの食性に影響？

本誌の読者の皆さんならば、よくご存じのことだと思いますが、ベーリング海に分布するカラフトマスの尾数には、偶数年には極端に少なく、奇数年にのみ多いという特徴があります。ベーリング海に來遊するカラフトマスの大部分は、ロシアのカムチャッカ半島の東岸生まれですが（高木ら 1982）、そのうち、奇数年

コラム

サケ稚魚は何を食べているのでしょうか？

はせがわ こう さとう ともき
長谷川 功・佐藤 智希（北海道水産研究所 さけます資源部）



川の中や海に降りた直後の、大きさが 10 cm にも満たないサケの稚魚は何を食べているのでしょうか？成魚と同様に、捕獲した稚魚の胃袋を摘出し、その内容を調べます。

一連の研究の結果、河川では、稚魚は口の大きさに合うサイズの生物ならばなんでも捕食し、餌生物に対する選り好みはしないことがわかりました。カゲロウ、カワゲラ、トビケラといった川の中でごく普通にみられる水生昆虫で小型のものを主に食べています。なかでも、体の小さな稚魚でも食べられる位小さな餌生物といえば、川の中ではユスリカ科の仲間（幼虫（赤虫）、蛹、成虫）が一番多いので、結果として胃袋の中はユスリカが目立つことになるようです。河川内での稚魚の成長に関しては、成長がみられる場合とみられない場合と相反する結果が得られています。この違いについては、川の中の餌生物量との関係だけでなく、水温が異なる季節に放流されたことによる採餌活性や融雪増水量の差による採餌効率の違い、あるいは餌を取り合うことになる同じサケ稚魚の密度の違いも影響しているようです。

河川から海へ降下した稚魚は、しばらくの間、河口域、渚帯および港湾内といった陸地から近い場所（沿岸域）で過ごします。沿岸域で獲れた稚魚の胃袋からは、浮遊して生活する動物プランクトン、海底で生活する底棲生物、海産の仔稚魚など様々な生物が見いだされます。そのうち、多くみられるのが浮遊性の動物プランクトンで、大型カイアシ類（主に *Neocalanus* spp.）、ウミノミ類（*Themisto japonica*）、オキアミ類幼生といった比較的大型の生物をよく捕食しています。時期によっては、ミジンコ類（枝角類）やオタマボヤ類（尾虫類）のような大きさが 1 mm 程度の小型の生物を捕食していることもあります。多くの研究では、沿岸域の稚魚は、より大型の餌を選択して食べるといわれていますが、必ずしもそうではありません。これには、稚魚を取り巻く海洋環境、餌生物の生産動態、同時期に出現する他の魚種との関係など様々な要因があると考えられています。

このように、サケの稚魚は成魚と同様、動物性ならば口の大きさに合う生物を選り好みせず食べるようです。

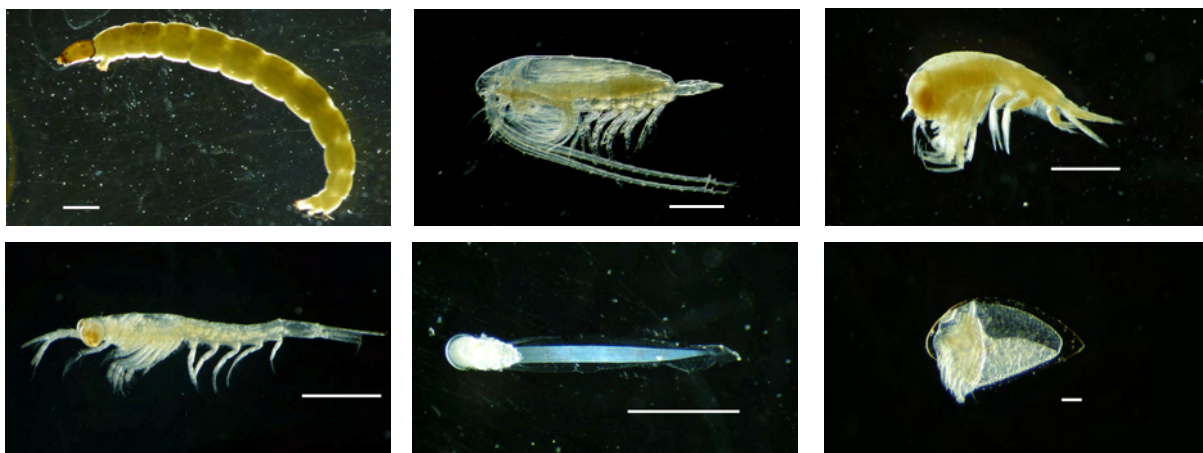


図. 河川、沿岸域におけるサケ稚魚の主な餌生物。左上：ユスリカ科の仲間。中上：カイアシ類（*Neocalanus* spp.）。右上：ウミノミ類（*Themisto japonica*）。左下：オキアミ類幼生。中下：オタマボヤ類。右下：ミジンコ類。スケールバーは 1 mm、ただし左下のみは 0.1 mm。

生まれの集団が、偶数年生まれの集団より非常に多いのです。奇数年においてカラフトマスはベーリング海の表層で最大の生物量を示すため、この隔年変動は同海域に分布するサケにも影響をおよぼしていると考えられています。実際、若竹丸による夏季ベーリング海での調査によると、カラフトマスが多い奇数年にはサケの餌に占める魚類・頭足類、および甲殻類動物プランクトンの割合が低く、クラゲなどのゼラチン質の生物の割合が多かったことが報告されています(図3; Tadokoro et al. 1996)。

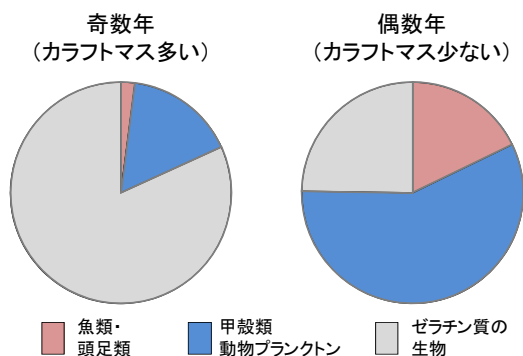


図3. 奇数年と偶数年でのサケの食性の違い(Tadokoro et al. 1996 を改変). カラフトマスの多い奇数年には、魚類や動物プランクトンの占める割合が低いことがわかりました。

前述のように、サケとカラフトマスは類似した餌生物を利用しています。夏季のベーリング海で、さけます類が餌として利用できる魚類・頭足類や動物プランクトンの総量に限りがあるとすれば、カラフトマスが多い奇数年には、その分だけサケが利用できる餌生物の量が少ないだろうと考えられます。偶数年と奇数年に見られるサケの食性の差は、サケとカラフトマスとの種間での餌生物をめぐる競争の結果を反映しているのかもしれない。

時空間的なサケと餌生物との分布の重複

ところで、これまでの研究によると、サケが遊泳する水深帯は、水温が大きく変化する水深帯(水温躍層; おおむね30~40 m)よりも浅いとされています(Ogura and Ishida 1995)。ベーリング海は、深い海域では水深3000 mを超えますが、サケはごく表面のわずかな部分にのみ生息しているのです。サケが利用できる餌生物が生息環境中にどのぐらいあるのかを考えるには、餌生物の種ごとに、表層環境での分布の特徴や生態を把握する必要があります。

過去の研究例によると、サケが餌とする生物の総量(バイオマス)は、必ずしもサケの分布する表層環境で常に多いわけではありません。ベーリング海の表層環境では、春ごろに春季ブルームと呼ばれる植物プランクトンの大量発生が起こり、その後、植物プランクトンを食べる甲殻類動物プランクトンのバイオマスが

春から夏にかけて急激に増加します。しかし、種ごとの生活史や季節的な鉛直移動を反映して、そのバイオマスは夏から秋にかけて減少し、冬には夏の10分の1程度になってしまうことが報告されています(Rudjakov et al. 1995)。また、サケの餌となる小型魚類のうち、その多くを占めるコヒレハダカ(ハダカイワシ科魚類の1種)は、昼夜で分布する深度を大きく変化させ、表層環境に回遊するのは夜間帯のみであることが知られています(Pearcy et al. 1977)。このような餌生物の分布量や分布水深の季節的・時間的な変化は、サケの食性にどのように影響しているのでしょうか?

ダイナミックな食性の季節変化・時間変化

BASIS 調査において、ベーリング海では開洋丸による夏~秋の食性調査を行いました(図4; Sakai et al. 2012)。その結果、夏から秋にかけて、サケの主要な餌生物が、オキアミ類を中心とする動物プランクトンから、ハダカイワシ科魚類を中心とする小型魚類へ大きく変化することが明らかになりました。これは、表層環境の動物プランクトンのバイオマスが季節的に減少することを反映して、サケがプランクトン食から魚食へと、その食性を変化させたと解釈できます(図5)。

また、夏・秋の両方で、午前中に採取したサケの胃内容物(主に夜間帯の摂餌を反映)には、午後で採取した胃内容物(主に昼間の摂餌を反映)と比べ、ハダカイワシ科魚類(主にコヒレハダカ)が多く含まれるという結果が得られました。これは、コヒレハダカが表層に回遊し、その分布がサケと重複する夜間帯にのみ、サケに捕食されることを示しているといえます。

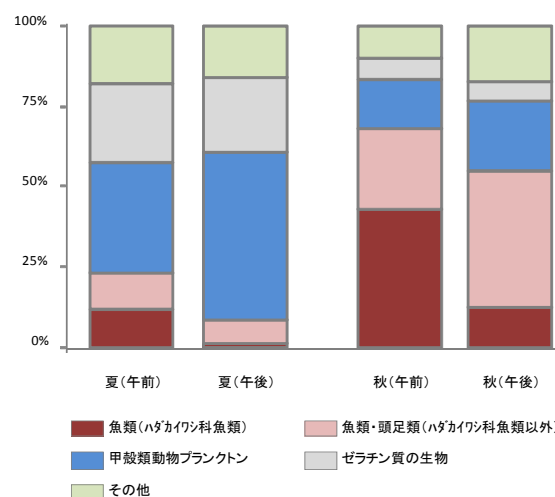


図4. 夏と秋、午前と午後での、サケの胃内容物中に占める餌生物の重量割合の違い(Sakai et al. 2012 を改変)。夏には餌生物の多くを占めていた動物プランクトンが、秋には大きく減少します。これは環境中の動物プランクトンの季節的な減少を反映していると考えられます。また、夜間の摂餌を反映すると考えられる午前中の胃内容物からは、ハダカイワシ科魚類が多く出現します。これはハダカイワシ科魚類の日周期的な鉛直移動により、夜間帯のみサケと分布水深が重複し、餌生物として利用されていることを反映したと考えられます。

ベーリング海は比較的高緯度に位置していますので、季節的な日長の変化が顕著です。調査期間中にも、夏には7時間だった夜間帯が、秋には12時間に増加しました。前述のとおり、サケの主要な餌であるコヒレハダカは、夜間にのみサケと分布が重複します。そのため、夜間帯が夏から秋にかけて長くなるに従い、サケがコヒレハダカを捕食する機会が増えたと考えられます。夏から秋にかけての食性の変化には、このような日周期的な餌生物との分布重複の変化も影響しているのかもしれない(図6)。

サケは環境中の餌生物の利用可能性を反映して、主要な餌生物を変化させていることが明らかになりました。つまり、サケは特定の餌生物に過度に依存せず、その時々で摂取可能な餌に柔軟にシフトすることが出来る日和見的食者 (opportunistic feeder) であると結論できます。

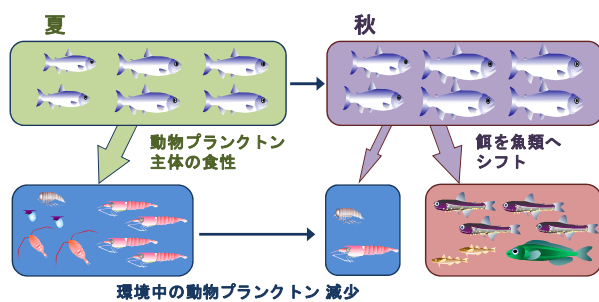


図5. サケの食性の季節変化の概念図。サケは、環境中の動物プランクトンの夏から秋にかけての減少を反映して、その主要な餌生物を魚類へシフトさせていると考えられます。

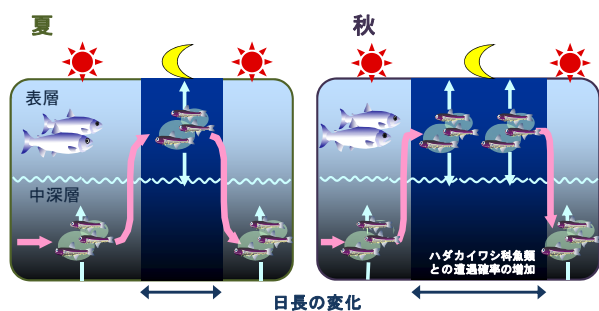


図6. 日長の季節変化と、サケによるハダカイワシ科魚類の捕食との関係。夏から秋にかけて夜間の時間帯が伸びることで、夜間にのみ表層へ移動するハダカイワシ科魚類とサケとの遭遇確率が増加し、より捕食されやすくなった可能性があります。

おわりに

近年、気候変動や地球温暖化など、自然環境の変化が水産資源にどのように影響するかを考慮した資源管理が求められています。サケ資源では、母川回帰個体の小型化や、回帰尾数の年変化、成熟サイズの変化など、海洋環境の変化に起因すると考えられる現象が観察されており、それが「なぜ」「どのように」起きるの

かを理解するために、生態系全体を視野に入れた調査・研究が必要となっています。その中で、本稿で御紹介したような食性調査が、生態系変化とサケとの関わりを見つけるための重要な手掛かりとなることが期待されます。「食べること」は生物にとって極めて基本的な行動のひとつです。生物が「何を」「いつ」「どれだけ」食べているかを明らかにすることは、その生物の生態系のなかでの位置づけや、環境の変化に対する応答の理解に不可欠です。サケが「何を食べているのか」を調べることは、単に「どんな餌を嗜好するか」を明らかにするだけではなく、サケと、それを取り巻く生態系の変化を理解する上で非常に重要だといえるでしょう。

引用文献

- Azuma, T. 1995. Biological mechanisms enabling sympatry between salmonids with special reference to sockeye and chum salmon in oceanic waters. *Fish. Res.*, 24: 291-300.
- Davis, N. D., A. V. Volkov, A. Y. Efimkin, N. A. Kuznetsova, J. L. Armstrong, and O. Sakai. 2009. Review of BASIS Salmon Food Habits Studies. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, 5: 197-208.
- Ogura, M., and Y. Ishida. 1995. Homing behavior and vertical movements of four species of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central Bering Sea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 532-540.
- Pearcy, W. G., E. E. Krygier, R. Mesecar, and F. Ramsey. 1977. Vertical distribution and migration of oceanic micronekton off Oregon. *Deep-Sea Res.*, 24: 223-245.
- Rudjakov, J. A., V. B. Tseitlin, and V. J. Kitain. 1995. Seasonal variations of mesoplankton biomass in the upper layer of the Bering Sea; understanding biomass oscillations in the ocean. *ICES J. Mar. Sci.*, 52: 747-753.
- Sakai, O., O. Yamamura, Y. Sakurai, T. Azumaya. 2012. Temporal variation in chum salmon, *Oncorhynchus keta*, diets in the central Bering Sea in summer and early autumn. *Environ. Biol. Fish.*, 93: 319-331.
- Tadokoro, K., Y. Ishida, N. D. Davis, S. Ueyanagi, and T. Sugimoto. 1996. Change in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stomach contents associated with fluctuation of pink salmon (*O. gorbuscha*) abundance in the central subarctic Pacific and Bering Sea. *Fish. Oceanogr.*, 5:2, 89-99.
- 高木健治・K. V. アロー・A. C. ハート・M. B. デル. 1982. 北太平洋の沖合水域におけるカラフトマス (*Oncorhynchus gorbuscha*) の起源. *INPFC 研報*, 40: 1-178.
- 浦和茂彦. 2000. 日本系サケの回遊経路と今後の研究課題. *さけ・ます資源管理センターニュース*, 5: 3-9.