

## 日本系サケの回遊経路と今後の研究課題

うらわ 浦和 しげひこ 茂彦 (調査課遺伝資源研究室長)

### はじめに

日本系サケの回帰量は1996年に8,859万尾と史上最高を記録したが、その後は3年連続して減少している。北太平洋全域のさけ・ます漁獲量も同様の傾向を示しており、資源変動の原因は海洋生活期にある可能性が高い。資源変動要因を究明するためには、まず日本系サケの海洋における回遊経路と分布域を知る必要がある。日本系サケは北太平洋を広範囲に回遊することが標識放流により確認されているが (Yonemori 1975; Neave et al. 1976; 小倉 1994)、沿岸を離れた幼魚の回遊経路、越冬場所、未成魚や成魚の主な摂餌場所など生残と成長に関わる量的な分布情報はあまりわかっていなかった。しかし、遠洋水産研究所 (現在は北海道区水産研究所) を中心とした研究グループの調査船を用いた精力的な沖合分布調査と近年発達した遺伝的系群識別技術により、全海洋生活史を通じた日本系サケの回遊経路と分布域が解明されつつある。ここでは、遺伝的系群識別により推定された日本系サケの回遊経路を紹介し、資源変動要因を解明するための今後の研究課題を提言する。

### 遺伝的系群識別法

海洋に分布するサケの主な系群識別方法は、(1)標識放流、(2)生物 (寄生虫) 標識、(3)耳石標識、(4)鱗相分析、(5)遺伝的系群識別があるが、これまでは主に沖合における標識放流により分布情報が得られてきた。沖合で延縄により漁獲された魚に外部標識を付けて放流し、その魚が母川あるいはその近くで再捕されれば起源を知ることができる。これまで膨大な放流再捕データが蓄積され、系群毎の海洋分布を大まかに知ることができた (小倉 1994を参照)。しかし、再捕されるのは大部分がその年に産卵のため母川回帰する成魚であり、幼魚や未成魚の分布についてはほとんど情報を得ることができない。また、標識放流を行う場所も限定され、再捕努力には地域差があるため系群組成を推定することはできない。

遺伝的系群識別法は、さけ・ます類が母川回帰するために河川あるいは地域集団毎に遺伝子頻度が異なることを利用して混合群の系群組成を推定する方法であり、野生魚やふ化場魚さらには稚魚から成魚までほぼ全生活期において使用できる。通常、集団内で遺伝子頻度はほぼ一定なので、基準データを一端確立すれば長い間用いることができる。特に地域集団を形成するサケにおいては、地域集団内の1集団だけでも基準群に含まれていればよいので、河川あるいは支流毎に独立した集

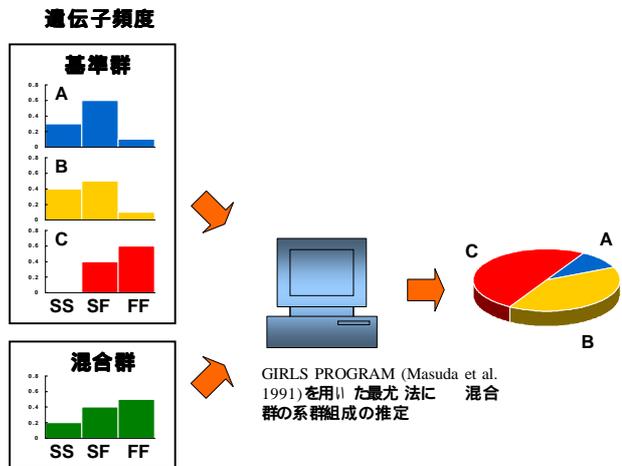


図1. 遺伝的データを用いて混合群の系群組成を推定する方法の概略 (Pella and Milner 1987より改変)。単純化するため、混合群は3集団 (A, BとC) より成ると仮定し、2つの対立遺伝子 (SとF) により分かれる1遺伝子座を用いたケースとした。実際にサケの系群組成を推定する際には、基準群として77集団の20多型遺伝子座を使用している。

団を形成するマスノスケやベニザケなどよりも比較的容易に基準データを作ることができる。

サケについては、アロザイム多型遺伝子座の対立遺伝子のスコアリング方法が統一され、各国研究者の協力によりアジアから北米まで主要な地域集団をカバーする77集団の20遺伝子座について基準データが作り上げられている (Seeb and Crane 1999a, 1999bを参照, 図4)。この基準データと沖合で混合するサケの遺伝子頻度を比較し、GIRLS program (Masuda et al. 1991) を用いて最尤法により系群組成を推定した (図1)。この際、ブートストラップ (Bootstrap) 法でリサンプリングを500回繰り返して、系群組成値の平均と信頼区間を推定した。判別した地域集団は、日本系、ロシア系、アラスカ系4集団、プリティシュ・コロンビア系とワシントン系サケであり、起源の明らかな混合標本300個体を用いたシミュレーションによると、この基準群を用いた地域集団判別の精度は82-96%である (Wilmot et al. 1998)。

### 離岸した幼魚の分布

3月より5月にかけてふ化場より放流された日本系サケ稚魚は、沿岸で数カ月間生活した後初夏までに離岸することが知られている (入江 1990)。しかし、その後の幼魚の回遊経路については長い間謎であった。一方、オホーツク海には夏から秋にかけてさけ・ます類の幼魚が多数分布することが以前より知られていた (島崎 1977)。遠洋水産

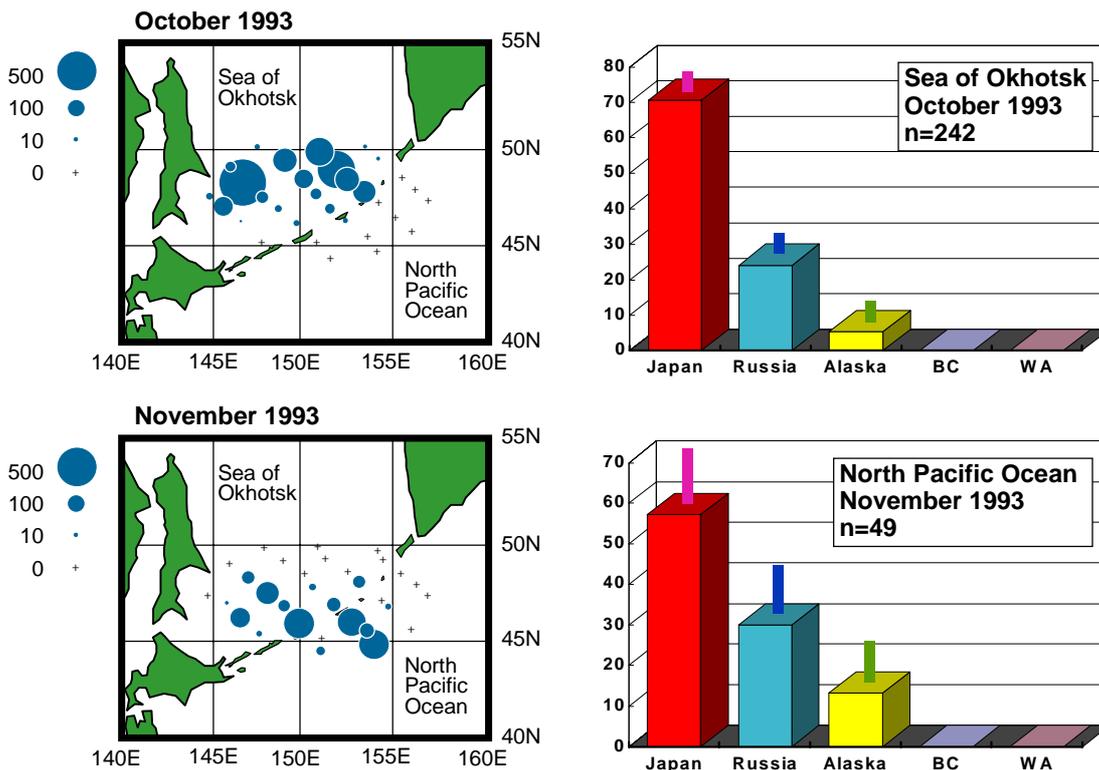


図2. 1993年10-11月の南部オホーツク海および西部北太平洋におけるサケ幼魚の分布密度 (開洋丸によるトロール網1時間曳での漁獲尾数, 小倉 1995) と遺伝的系群識別により推定された系群組成 (Urawa et al. 1998). 縦棒は推定値の標準偏差.

研究所 (現東北区水産研究所) の上野康弘氏はこれに着目し, 日本系サケ幼魚もオホーツク海に回遊するとの仮説を立てて1988年より分布調査を開始した. その結果, オホーツク海には8月から11月にかけてサケ幼魚が大量に分布し, 水温が4°C以下になる11月中旬頃より太平洋側へ移動を開始することがわかった (Ueno 1998).

これらの幼魚の遺伝的系群識別を依頼された著者が分析したところ (Urawa et al. 1998), 1993年10月にオホーツク海南部でトロール網により漁獲されたサケ幼魚 (平均体長233 mm) は71%が日本系と推定された (図2). 11月中旬にオホーツク海南部で漁獲されたサケ幼魚 (平均体長221 mm) では日本系36%でロシア系が51%に増加したが, 11月下旬に千島列島沿いの太平洋側で漁獲されたサケ幼魚 (平均体長226 mm) では, 日本系が57%でロシア系30%であった (図2). アラスカ系も13%混入すると推定されたが, これは分析標本数が少ないことによる誤判別であろう.

以上の結果から, オホーツク海には日本系サケが大量に分布すること, その割合は10月から11月にかけて減少することがわかった. この減少理由は, オホーツク海では南部に日本系が北部にロシア系が多く分布し, 水温の低下に伴い日本系が先に太平洋側へ移動を開始するためであろう. オホーツク海南部に分布するサケ幼魚は最大で約3億

尾と推定されているが (Ueno 1998), 遺伝的系群識別の結果を考慮すると, このうち2億尾程度が日本系サケ幼魚と判断される. 日本のふ化場から放流されるサケ稚魚は毎年約20億尾であるから, このうち10%がオホーツク海に移動したことになる.

オホーツク海沿岸や日本海沿岸起源の日本系サケ幼魚がオホーツク海に移動することは比較的容易に想像されるが, 北海道や本州の太平洋沿岸のサケ幼魚もオホーツク海へ回遊するのだろうか. 夏から秋にかけて北海道東部から千島列島にかけての太平洋側でも幼魚の分布調査がかなり行われたが, 11月以前にサケ幼魚は捕獲されていない (Ueno 1998). オホーツク海は, 比較的閉鎖された海域であり, 生産力が高く餌となる大型動物プランクトンも豊富で, 競合種も少なく, 幼魚の生息場所として適していると考えられる. 海流の影響などを受けてオホーツク海にたどり着けなかったサケ幼魚は生残率が極めて低い可能性もある.

今後は, 沿岸から沖合へのサケ幼稚魚の回遊経路を更に調べると共に, オホーツク海に移動した幼魚をトロール網で漁獲するモニタリング調査を行い, 遺伝や耳石温度標識を利用して地域集団毎に資源量を推定し, 海洋生活初期の生残率を特定して資源変動との関係を明らかにする必要があるだろう.

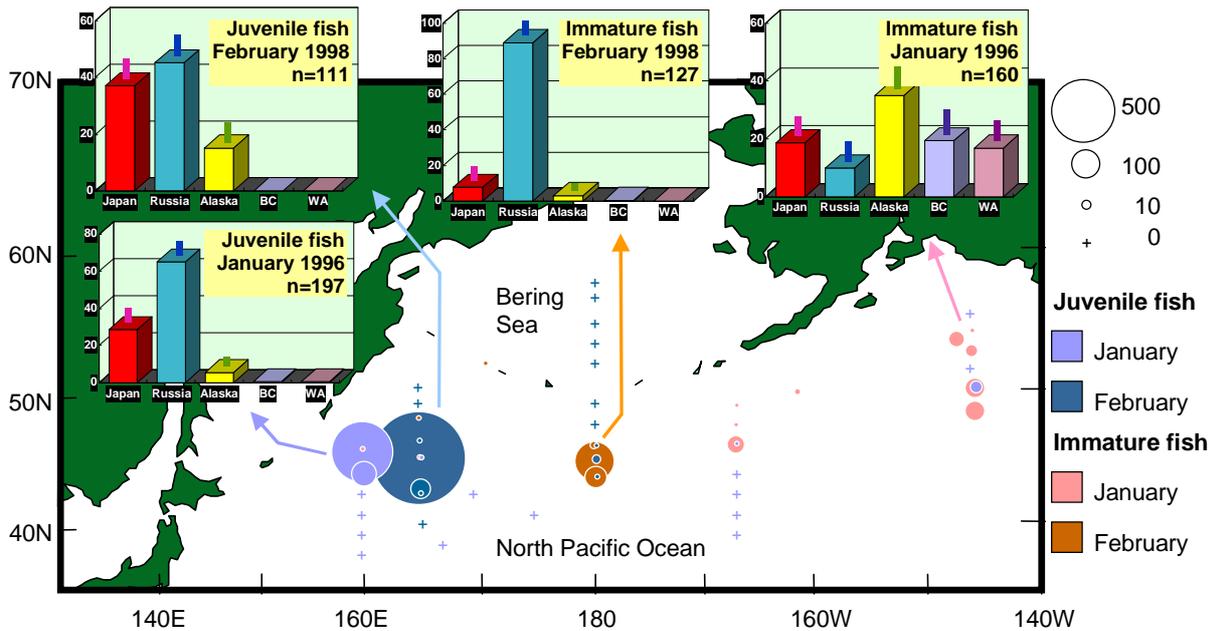


図3. 1996年1月と1998年2月における越冬期サケの分布密度（開洋丸によるトロール網1時間曳での漁獲尾数，Ueno et al. 1999）と遺伝的系群識別により推定された系群組成（Urawa and Ueno 1997, 1999）．縦棒は推定値の標準偏差．

### 海洋での越冬場所

さけ・ます類はどこでどの様に冬を過ごすのだろうか？沖合域の厳しい気候に阻まれて答えを得るのは最近まで困難であった．しかし，水産庁の大型調査船開洋丸が竣工して厳冬の航海調査が可能となり，北太平洋を中心とした海域で1993年12月，1996年1月及び1998年2月の3回にわたりトロール網によるさけ・ます類の分布調査が行われた（長澤ら 1994；上野ら 1997；Ishida et al. 1999）．その結果，冬期にサケはベーリング海には出現せず，北太平洋の限られた水域に分布し，特に西部海域では大部分が幼魚で42-45°Nの狭い範囲に高密度に分布するのに対し，中部海域からアラスカ湾にかけては未成魚が卓越することがわかった（図3，Ueno et al. 1999）．

遺伝的系群識別の結果，北太平洋の西部海域で越冬するサケ幼魚（海洋年齢1年，平均体長230 mm）の29-37%が日本系と推定された（図3，Urawa and Ueno 1997, 1999；Urawa et al. 1998）．ロシア系サケ幼魚の割合は45-65%と高いが，これはオホーツク海北部及びカムチャツカ半島東岸沖合に分布していたロシア系サケ幼魚が南下して加わったためと考えられる．一方，北太平洋中部（179°W-180°）に分布するサケ未成魚（海洋年齢2-3年）は大部分（89%）がロシア系なのに対し，アラスカ湾中部（144-148°W）に分布するサケ未成魚（海洋年齢2-4年）の系群組成は日本系19%，ロシア系10%，アラスカ系35%，カナダ系19%，ワシントン系17%と推定され（Urawa et al. 1997），ア

ラスカ湾ではアジアと北米の様々な地域集団に由来するサケが混合して越冬していることがわかった．

冬期のさけ・ます類はあまり活発に摂餌せず，比較的低温帯（4-8°C）に分布することにより代謝を抑制していると推定されている（Nagasawa in press）．特に，北太平洋西部のサケ幼魚が越冬する海域は表面水温が4-5°Cであり，南の亜寒帯境界と北の移行領域北限により幼魚の分布域が極端に狭められている（図5）．それに対し，アラスカ湾では越冬に適した水温帯が広がり，様々な地域から魚が集まって格好の越冬場所となっているようだ．しかし，11月までオホーツク海で生活したサケ幼魚にとって，アラスカ湾への移動は時期的に不可能で，やむを得ず生息環境の厳しい北太平洋西部で越冬しているようだ．越冬魚の筋肉中脂質含量は致死限界近くまで低下しており（Nomura et al. in press），深刻な生存状況におかれていると想像される．

今後の課題として，冬期における日本系サケ（特に幼魚）の更に詳細な分布状況を調べ，栄養状況の評価と資源モニタリングを行い，越冬期の生残機構と資源変動との関係性を調べる必要があるだろう．

### 夏期の未成魚と成魚の分布

夏期におけるサケの分布密度（CPUE）は北太平洋西部と中部で低く，ベーリング海では極めて高い（Azumaya et al. 1999）．アラスカ湾ではサケの分布密度が比較的高いが，遺伝的系群識別によ

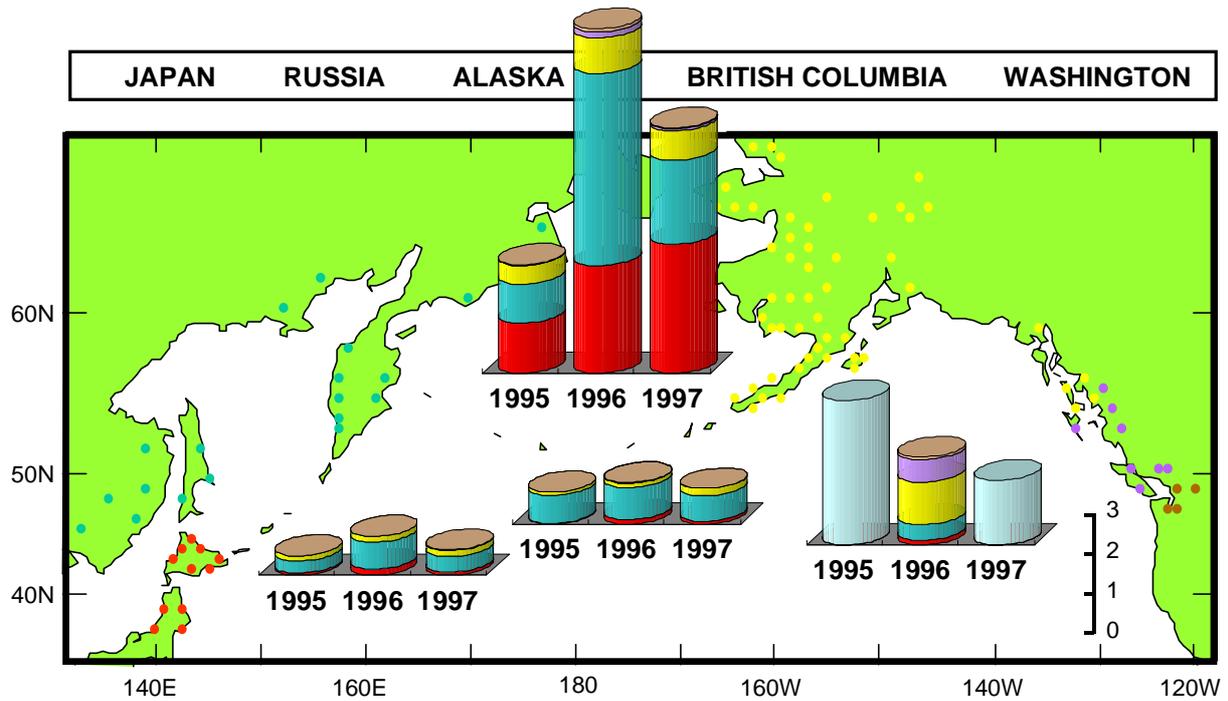


図4. 1995-97年夏期(6-7月)に北太平洋およびベーリング海で調査流網により漁獲されたサケの系群別分布密度(CPUE, 流網1反当たりの漁獲尾数). 系群組成は遺伝的系群識別により推定した. 陸地の丸印は系群識別に用いた基準群の採集地点を示す.

ると7月にアラスカ湾中部(145°W)では北米起源のサケが卓越して日本系は出現せず(Urawa et al. 1997), 6月にアラスカ湾西部海域(165°W)に日本系が若干みられるだけである(Seeb and Crane 1999b; Urawa et al. in press). 北太平洋の西部(165°E)と中部海域(180°)で夏期に漁獲されたサケは大部分(62-87%)がロシア起源で, 日本系サケの占める割合は3-18%と低く, その分布密度も低い(図4).

対照的に, 7月のベーリング海中部では, 日本系サケが未成魚で25-37%, 成魚で31-52%を占め, 日本系の分布密度は他の海域よりもはるかに高まっている(図4). 8月下旬から10月初旬にかけてベーリング海東部でスケトウダラのトロール漁業で混獲されたサケにも15-30%の日本系が含まれていると推定されている(Wilmot et al. 1998). 一方, 9月から10月にかけて千島列島沖合(42-50°N, 145-160°E)を産卵回帰のため南下するサケ成魚では, 日本系が78%と推定されている(Winans et al. 1998).

1971-1991年の標識放流再捕結果によると, ベーリング海ではサケ9,301個体が標識放流されて, その内221個体(2.38%)が日本沿岸で再捕されている(小倉 1994). 北太平洋中部から西部にかけての海域でも, 6-7月に日本系サケが分布することが標識放流で確認されている. しかし, この海域では, サケの分布密度が低い上に, 日本系サケの再捕率は0.17-0.26%とベーリング海での再捕率

の十分の一以下であり, 遺伝的系群識別結果からも判断して, 北太平洋が夏期における日本系サケの主要な生息場所とは考えにくい.

以上のことから, 夏期になると日本系サケの多くは成魚と未成魚が共にベーリング海に北上すると判断される. そして, 産卵条件が整った成魚は7月頃より順次母川へ向けて移動を開始し, 成熟できなかった未成魚は水温が5-6°Cに低下する11月頃までベーリング海に滞在して引き続き摂餌を行い, その後北太平洋東部へ越冬のため南下すると推定される.

日本系サケは資源量の増大に伴って回帰親魚の小型化と高齢化が起きたが, 鱗相解析によると海洋生活2年目以後に成長が著しく低下した個体が多く観察されている(Kaeriyama 1998). 日本系サケにとって, 海洋生活2年目以後の成長期にはベーリング海が主要な摂餌海域になると考えられる. 従って, 資源変動と小型・高齢化機構を解明するにはベーリング海における研究が必須である. この海域において, さけ・ます類の分布, 資源量, 系群組成, 摂餌, 成長と栄養状況, 餌生物や生息環境などに関する長期的モニタリングを実施し, 日本系サケと他国のさけ・ます類との相互関係や環境収容力を明らかにして, 資源変動予測や適正な放流量の推定に役立てる必要があるだろう.

#### 回遊経路の推定

以上のようなサケの分布密度と遺伝的系群識別

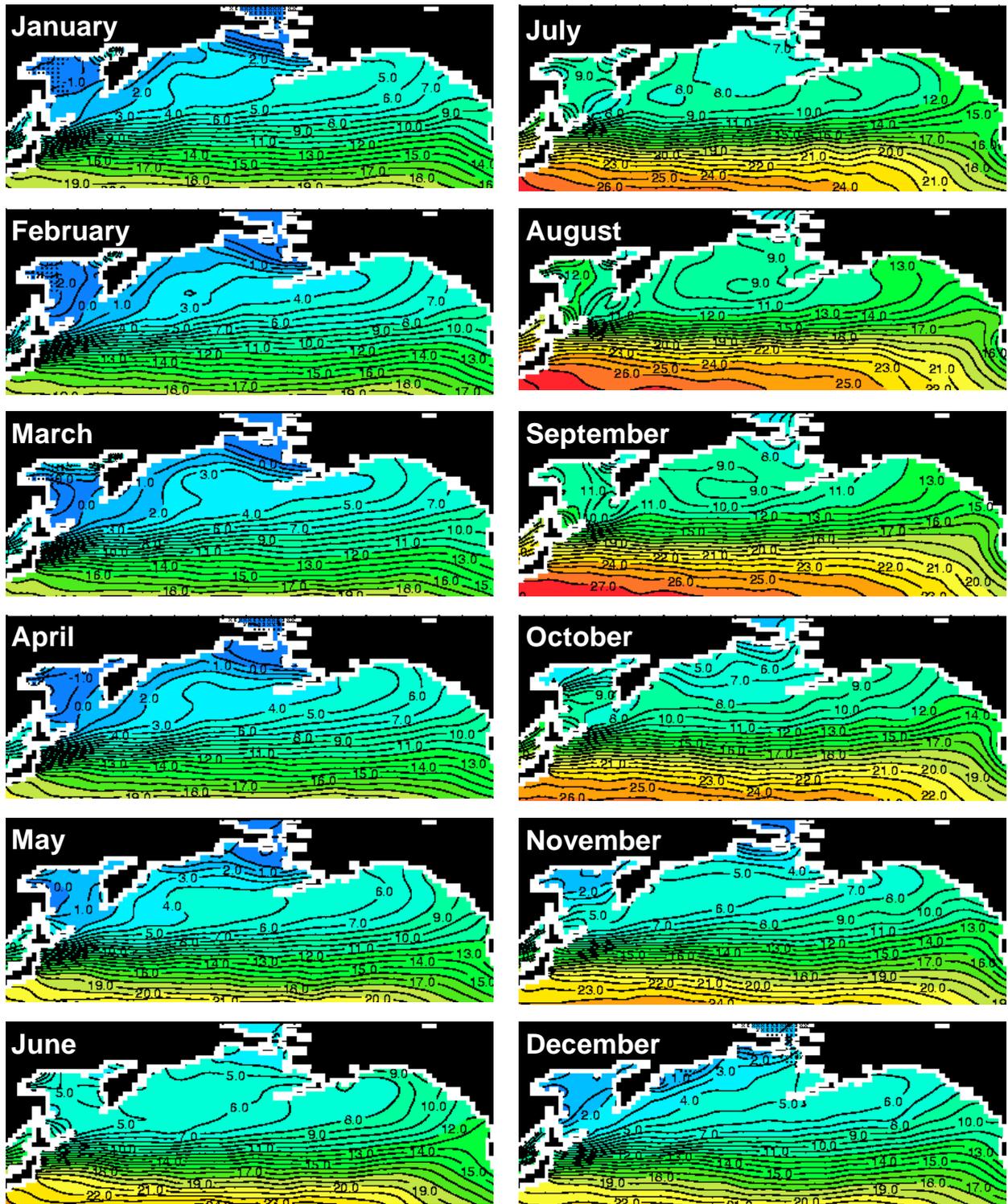


図5. 1998年1-12月の北太平洋海域における月別の平均表面水温分布 (National Oceanographic Data Centerにより公表されたデータより作成)。

結果及び海洋表面水温の季節変化(図5)などに基づいて推定された日本系サケの回遊経路と分布域を図6にまとめた。日本系サケは春から初夏にかけて沿岸を離脱して、多くはオホーツク海に入り晩秋まで生活する。水温の低下に伴い11月には北太平洋へ移動を開始し、西部海域で最初の越冬を行う。越冬期間中に幼魚は海流などの影響によ

り少しずつ東側へ移動し、その後夏までにベーリング海へ北上する。水温変化を考慮すると、この移動時期はベーリング海の水温が上昇する5-6月頃と推定される。幼魚(海洋年齢1年)はベーリング海で未成魚や成魚と合流する。水温が急激に低下する11月になると、海洋年齢1年魚を含む未成魚は南下して北太平洋東部(アラスカ湾)で越

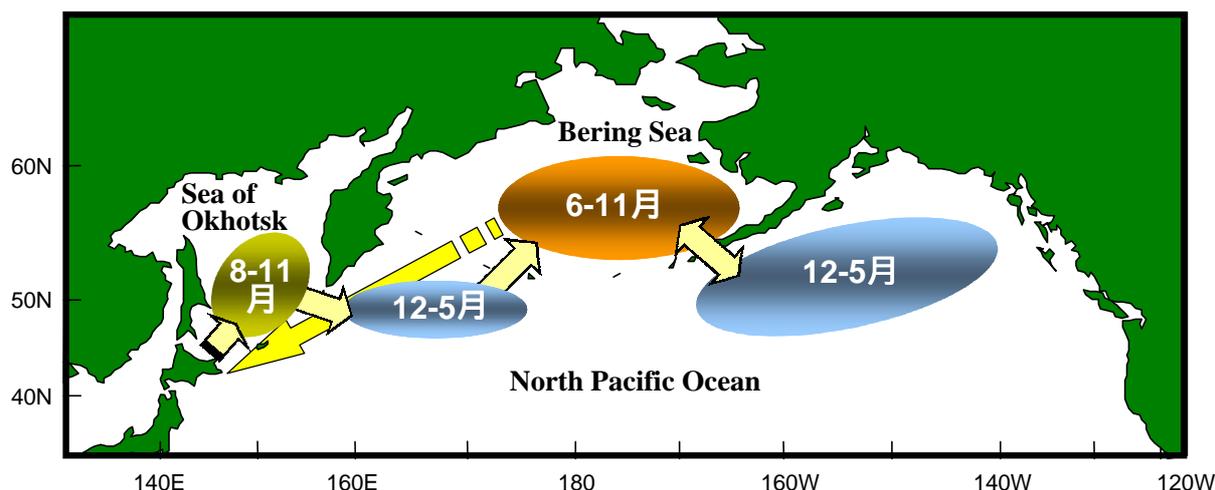


図6. 日本系サケの主要な回遊経路の推定図. 初夏までに日本沿岸を離れた幼魚はオホーツク海南部に晩秋まで滞在し、北太平洋西部で最初の越冬をする. その後6月までにベーリング海へ移動し、未成魚や成魚と合流する. 11月頃に未成魚は南下して北太平洋東部(アラスカ湾)で翌春まで越冬する. 未成魚はベーリング海と北太平洋東部の間を季節による南北移動を繰り返し、成熟した魚はベーリング海より離脱して9-12月に日本沿岸の母川に回帰すると推定される.

冬する. 未成魚はベーリング海と北太平洋東部の間を季節による南北移動を繰り返し、成熟した魚は7月頃より順次ベーリング海を離脱して9-12月に日本沿岸の母川に回帰すると推定される.

表1. 日本系サケの持続的利用をめざした資源管理に必要な研究課題

- (1) 日本沿岸におけるサケ幼稚魚に関する研究
  - ・ 幼稚魚の地域集団別回遊特性(経路, 時期, 移動速度など)
  - ・ 幼稚魚の地域集団別の成長と摂餌
  - ・ 幼稚魚の生残率と生息環境の関係
  - ・ 日本沿岸におけるさけ・ます類の環境収容力
- (2) 秋期オホーツク海におけるサケ幼魚に関する研究
  - ・ 日本系サケ幼魚の分布範囲と移動時期
  - ・ 日本系サケ幼魚の成長と摂餌
  - ・ 日本系サケ幼魚の資源量と生残率
  - ・ 日本系とロシア系さけ・ます類の相互関係
  - ・ オホーツク海におけるさけ・ます類の環境収容力
- (3) 北太平洋における越冬魚に関する研究
  - ・ 日本系サケの越冬場所と移動時期
  - ・ 日本系サケの資源量と生残率
  - ・ 日本系サケの越冬期生残機構
  - ・ 日本系と他系さけ・ます類の相互関係
  - ・ 冬期北太平洋におけるさけ・ます類の環境収容力
- (4) 夏期のベーリング海における成魚と未成魚に関する研究
  - ・ 日本系サケの分布範囲と回遊経路
  - ・ 日本系サケの摂餌, 成長と成熟機構
  - ・ 日本系サケの資源変動
  - ・ 日本系サケと他系さけ・ます類との相互関係
  - ・ ベーリング海におけるさけ・ます類の環境収容力
- (5) 日本沿岸における回帰親魚に関する研究
  - ・ 回帰親魚の地域集団毎の回遊経路
  - ・ 回帰親魚の地域集団毎の成長変動
  - ・ 地域集団毎の資源評価と資源変動予測
  - ・ 資源評価のための生物モニタリング
  - ・ 系群保全のための遺伝的モニタリング

### 今後の研究課題

北日本の水産業にとって極めて重要な魚種であるサケを持続的に増殖し資源管理するためには、資源変動や生息環境に関する長期的研究が不可欠である. その場合、ここで推定したような日本系サケの海洋生活史に合わせて重点的に研究を行うことが効率的であろう. 表1にあげたような生活史毎の課題を、当センター、水産研究所や大学など関係機関が協力して解明することが望まれる.

### 引用文献

- Azumaya, T., Y. Ishida, and Y. Ueno. 1999. The long-term spatial and temporal distribution of CPUE for pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) in the North Pacific Ocean. Salmon Report Series, 47: 130-136.
- 入江隆彦. 1990. 海洋生活初期のサケ稚魚の回遊に関する生態学的研究. 西水研研報, 68: 1-142.
- Ishida, Y., Y. Ueno, A. Shiimoto, T. Watanabe, T. Azumaya, M. V. Koval, and N. D. Davis. 1999. Japan-Russia-U.S. cooperative survey on overwintering salmonids in the western and central North Pacific Ocean and Bering Sea aboard the Kaiyo maru, 3 February-2 March, 1998. Salmon Report Series, 47: 112-117.
- Kaeriyama, M. 1998. Dynamics of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, population released from Hokkaido, Japan. N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull., 1: 90-112.
- Masuda, M., S. Nelson, and J. Pella. 1991. The computer programs for computing conditional

- maximum likelihood estimates of stock composition from discrete characters. USA-DOC-NOAA-NMFS, Auke Bay Laboratory, Auke Bay, AK.
- Nagasawa, K. Winter zooplankton biomass in the Subarctic North Pacific, with a discussion on the overwintering survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.). N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull., 2. (In press.)
- 長澤和也・上野康弘・K. W. Myers・D. W. Welch. 1994. 開洋丸による越冬さけ・ます類に関する日米加共同調査. さけ・ます調査報告, 39: 137-144.
- Neave, F., T. Yonemori, and R. G. Bakkala. 1976. Distribution and origin of chum salmon in offshore waters of the North Pacific Ocean. Int. North Pac. Fish. Comm. Bull., 35: 1-79.
- Nomura, T., S. Urawa, and Y. Ueno. Variations in muscle lipid content of high-seas chum and pink salmon in winter. N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull., 2. (In press.)
- 小倉未基. 1994. 北太平洋の沖合い水域におけるサケ属魚類の回帰回遊行動. 遠洋水研報, 31: 1-139.
- 小倉未基. 1995. 1993年10・11月のオホーツク海南部水域及び千島列島沖合い太平洋におけるさけます類幼魚の分布. さけ・ます調査報告, 40: 57-64.
- Pella, J. J., and G. B. Milner. 1987. Use of genetic marks in stock composition analysis. In Population genetics and fishery management. Edited by N. Ryman and F. Utter. University of Washington Press, Seattle, WA. pp. 247-276.
- Seeb, L. W., and P. A. Crane. 1999a. High genetic heterogeneity in chum salmon in western Alaska, the contact zone between northern and southern lineages. Trans. Am. Fish. Soc., 128: 58-87.
- Seeb, L. W., and P. A. Crane. 1999b. Allozymes and mitochondrial DNA discriminate Asian and North American populations of chum salmon in mixed-stock fisheries along the south coast of the Alaska Peninsula. Trans. Am. Fish. Soc., 128: 88-103.
- 島崎健二. 1977. オホーツク海におけるサケ属幼魚 (genus *Oncorhynchus*) の分布特性に関する研究. 北海道大学学位論文. 224 p.
- Ueno, Y. 1998. Distribution, migration, and abundance estimation of Asian juvenile salmon. Salmon Report Series, 45: 83-103.
- 上野康弘・石田行正・長澤和也・渡辺朝生. 1997. 冬季のさけ・ます類の分布について. さけ・ます調査報告, 43: 41-60.
- Ueno, Y., Y. Ishida, K. Nagasawa, and T. Watanabe. 1999. Winter distribution and migration of Pacific salmon. Salmon Report Series, 48: 60-79.
- Urawa, S., Y. Ishida, Y. Ueno, S. Takagi, G. Winans, and N. Davis. 1997. Genetic stock identification of chum salmon in the North Pacific Ocean and Bering Sea during the winter and summer of 1996. (NPAFC Doc. 259) National Salmon Resources Center, Fisheries Agency of Japan. 11 p.
- Urawa, S., M. Kawana, G. Anma, Y. Kamei, T. Shoji, M. Fukuwaka, K. M. Munk, K. W. Myers, and E. V. Farley, Jr. Geographical origin of high-seas chum salmon determined by genetic and thermal otolith markers. N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull., 2. (In press.)
- Urawa, S., and Y. Ueno. 1997. Genetic stock identification of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean in the winter of 1996. Salmon Report Series, 43: 97-104.
- Urawa, S., and Y. Ueno. 1999. The geographical origin of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) caught in the western and central North Pacific Ocean in the winter of 1998. Salmon Report Series, 48: 52-58.
- Urawa, S., Y. Ueno, Y. Ishida, S. Takagi, G. Winans, and N. Davis. 1998. Genetic stock identification of young chum salmon in the North Pacific Ocean and adjacent seas. (NPAFC Doc. 336) National Salmon Resources Center, Fisheries Agency of Japan, Toyohira-ku, Sapporo 062-0922, Japan. 9 p.
- Wilmot, R. L., C. M. Kondzela, C. M. Guthrie, and M. S. Masuda. 1998. Genetic stock identification of chum salmon harvested incidentally in the 1994 and 1995 Bering Sea trawl fishery. N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull., 1: 285-299.
- Winans, G. A., P. B. Aebersold, Y. Ishida, and S. Urawa. 1998. Genetic stock identification of chum salmon in highseas test fisheries in the western North Pacific Ocean and Bering Sea. N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull., 1: 220-226.
- Yonemori, T. 1975. A trial analysis of the results obtained from tagging on chum salmon originating from Hokkaido. Int. North Pac. Fish. Comm., 32: 130-161.