

## 研究成果情報

# “同位体”で探る、外洋域におけるサケの回遊経路

まつばやし じゅん (中央大学理工学部人間総合理工学科)

## はじめに

サケ（通称シロザケ、*Oncorhynchus keta*）は、私たちの食糧として重要な資源となっていますが、その生態も実に興味深く、多くの生態学者を魅了してきました。とりわけその「回遊」に関する生態は極めて独特です。日本系サケは春に卵から孵ると、早い段階で海に下り、まずオホーツク海を目指します。その後、ベーリング海に向かって北上し、夏と冬にベーリング海とアラスカ湾を行き来しながら数年かけて成長して、最終的（多くは4年後）に産まれた河川へ帰ってくるとされています（浦和 2015；図1）。河川は我々の生活圏に接しており、また産卵・孵化という生活史上でも特に重要なイベントの場であることから、河川でのサケの生態についてはこれまで多くの研究がなされてきました。一方で、サケの主な成長の場である外洋での生態に関しては、そのアクセスの困難さから調査・研究が進んでいません。特に筆者が興味を持っているのは、なぜ日本系サケの多くが日本近海にとどまらず、日本から3,000 kmも離れたベーリング海まで泳いで行くのか？という点です。図1の回遊経路は過去に実施された大規模な漁獲調査から推定されたものですが、フィールド調査では調査対象から外れた場所の情報を得ることができないため、まだ知られていない回遊のゴールのような場所が存在する可能性が残されています。

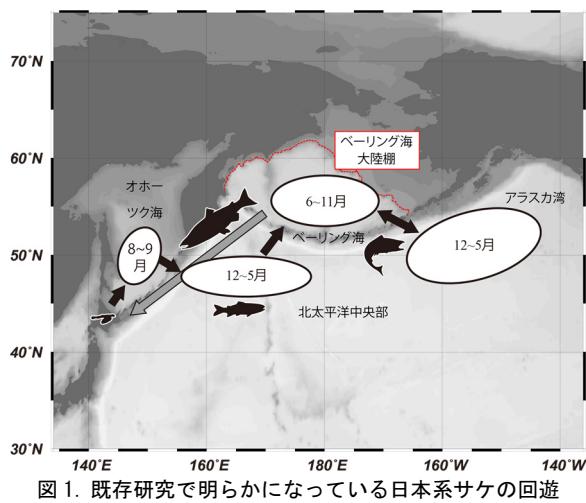


図1. 既存研究で明らかになっている日本系サケの回遊ルート（浦和 2015 を基に作成）。

そこで、漁獲調査以外の手法でサケの外洋における回遊経路を調べる方法として私たちが着目したのが、同位体比の分布地図（アイソスケープ）

を用いる方法です。同位体比とは、同じ原子番号（=陽子数）の核種のうち、中性子数が異なる（=質量数が異なる）原子の存在比のことです。例えば窒素では、質量数14 (<sup>14</sup>N) と15 (<sup>15</sup>N) の安定同位体が存在し、その同位体比は <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N で表されます。同位体は、生態学的な研究において生物の食べ物を調べるツールとしてよく用いられています。しかし、一定の条件を満たせば生物の回遊経路の推定にも応用可能であることが近年明らかになってきました。そこで、本稿では窒素安定同位体比を用いて日本系サケの回遊経路を復元した研究 (Matsubayashi et al. 2020) を解説します。

## アイソスケープ

同位体を用いて動物の移動経路を復元するためには、まずその生息範囲内における同位体比の分布地図（アイソスケープ）を作る必要があります。動物の移動の研究に用いることができる同位体核種には条件があり、①対象生物の行動圏内において顕著な同位体比の変動があること、②周辺環境（水や植物プランクトンなどの一次生産者）と対象生物（移動を調べたい生物）の間の同位体比の差（同位体分別）を補正できること、③いつの時点に取り込んだ同位体比が対象組織に反映されるかが明らかであること、以上の三つを満たす必要があります (Hobson et al. 2010)。サケの回遊範囲である北太平洋において①の条件を満たす同位体核種として、窒素安定同位体比が想定されました。ただし、一般的に用いられているタンパク質全体の窒素安定同位体比は、栄養源が生物に代謝されることで値が大きく変動するため、②の条件を満たすことができません。そこで、本研究ではアミノ酸の一種であるフェニルアラニンの窒素安定同位体比に着目しました。通常のタンパク質全体の場合と異なり、フェニルアラニンでは代謝に伴う窒素安定同位体比の上昇が極めて小さいため、生物種を問わず②の条件を満たすことができます (Chikaraishi et al. 2009)。

私たちは、各海域の同位体比の指標として、北太平洋の広範囲で採取された動物プランクトン試料から、比較的長寿で遊泳能力の低い特定のカイアシ類 (*Neocalanus cristatus*, *N. plumchrus*, *N. flemingeri*, *Oncaeae venusta*, *Paracalanus*

*parvus*, *P. aculeatus*)を抽出しました。続いて、これらの試料のタンパク質全体およびアミノ酸ごとの窒素安定同位体比を測定し、北太平洋におけるフェニルアラニンの窒素安定同位体比のアイソスケープを作成しました。北太平洋は窒素安定同位体比の空間的な変動が大きく、特にベーリング海東部大陸棚において 5.0 ‰を超える非常に高い値を示すことが明らかになりました(図 2)。

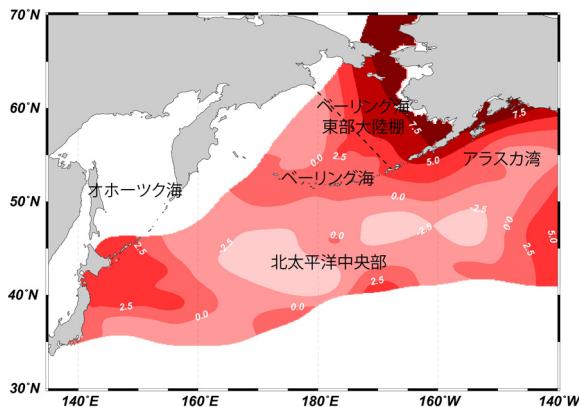


図 2. 北太平洋における窒素安定同位体比のアイソスケープ (Matsubayashi et al. 2020 を基に作成)。

## サケの時系列安定同位体比分析

同位体比から動物の移動経路を復元するためには、対象動物が経験した過去の複数時点における同位体比を復元する必要があります。魚では、過去の経験環境の履歴を正確に保存する器官として耳石の輪紋を用いた分析が一般的に行われていますが、耳石はほぼ純粋な炭酸カルシウムで構成されているため、窒素の含有率が非常に低いという問題があります。このため、耳石から窒素安定同位体比の時系列変化を復元することは現実的ではありません。そこで、本研究では脊椎骨に着目しました。魚の脊椎骨を構成する円錐状の椎体(脊椎骨椎体)は、耳石と同様に付加的な成長を示すことが分かっています (Matsubayashi et al. 2017)。さらに、骨はコラーゲンというたんぱく質成分を多く含んでいることから、窒素安定同位体比の時系列解析も可能です。そこで、北海道および岩手県の河川からそれぞれ採取したサケ 2 個体を対象に、脊椎骨椎体をそれぞれ 10 の切片に均等に分割して、アミノ酸ごとの窒素安定同位体比を測定しました。脊椎骨椎体では、中心から外側に向かって骨が成長していきます。本研究では、最も中心部に近い切片(稚魚期に形成された骨)の番号を 1、最も外側の切片(成長段階の最後に形成された骨)の番号を 10 としています。

分析の結果、どちらの個体も以下のようないずれの同位体比のパターンを示しました:i. 1 番目の脊椎骨切片では北海道周辺に近い値(3.5~4.5 ‰)を示

し、5 番目の切片にかけて 0.0 ‰程度まで値が減少する、ii. 5 番目から後半の切片にかけて値が上昇していき、10 番目の切片では 7.0 ‰を超える値となる(図 3)。この同位体比の変動パターンをアイソスケープ(図 2)と照らし合わせて解析することで、サケの回遊経路を復元することができると考えられます。

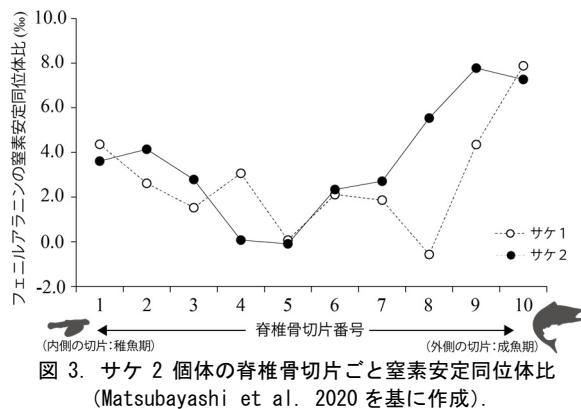


図 3. サケ 2 個体の脊椎骨切片ごと窒素安定同位体比 (Matsubayashi et al. 2020 を基に作成)。

## サケの回遊経路復元モデル

サケの窒素同位体比の履歴とアイソスケープを組み合わせて、回遊経路を個体ごとに推定する統計モデルを構築しました。このモデルでは、①サケが遡上した場所と同一の河川で産まれたこと、②サケの体サイズが増加するにつれて移動距離が増加することの 2 つを仮定しています。そして、モデル中においてサケは一つ前の切片(最初の切片の場合は、遡上した河川)からスタートして、次の脊椎骨切片の同位体比に近い場所により高い確率で移動していきます。こうしてすべての切片について、形成時における潜在的な分布域を確率分布で表現し、その中で最も確率の高かった点をつなぎで移動経路を推定しました(図 4)。モデルの結果によると、どちらの個体も北海道近海から成長に伴ってベーリング海へと北上し、最終的にベーリング海東部の大陸棚へと到達する回遊ルートが示されました。

日本近海から成長に伴ってベーリング海に移動する回遊経路は、過去の漁獲調査による研究で示された日本系サケの回遊経路(図 1)と概ね一致しています。一方で、本研究で予想された回遊経路では、日本系サケが成長の最後の時期にベーリング海東部の大陸棚に至るという新たな経路の存在が示唆されました。サケの骨格が最後に成長するのは、性成熟の時だと考えられます。このため、日本系サケは栄養塩に富む生物生産が非常に盛んなベーリング海大陸棚で甲殻類などの餌を食べて性成熟することで海での回遊を終える、つまりこの海域が海での回遊のゴールとなっていることが

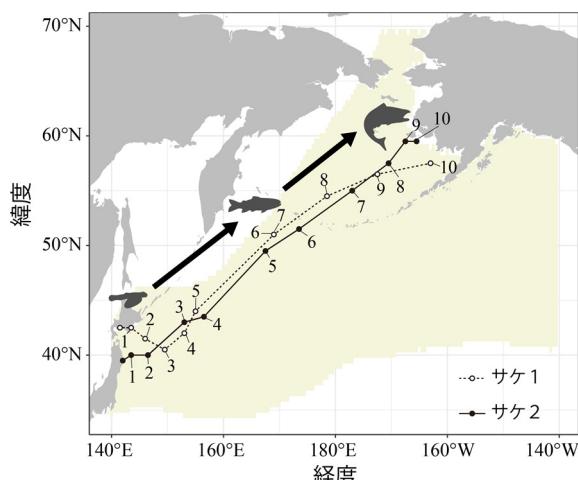


図4. 窒素安定同位体比から推定された、サケ2個体の回遊経路 (Matsubayashi et al. 2020を基に作成)。サケ1の6・7番目の脊椎骨切片は、最も存在確率の高い場所が同一地点となっていた。

考えられます。

一方で、今回分析したサケの脊椎骨の同位体比には、従来知られていたベーリング海とアラスカ湾との行き来やベーリング海から日本沿岸へと戻る回遊の情報は含まれていませんでした。日本系サケの越冬海域であるアラスカ湾や性成熟後の母川へと戻る回遊中のサケでは、成長ホルモンの分泌量が減少していることが分かっています (Björnsson 1994, Stead et al. 1999, Onuma et al. 2010)。このため、当該海域では骨が十分に成長せず、その同位体情報が骨に反映されなかったと考えられます。

## 今後の展望

本研究の結果から、窒素安定同位体比のアイソスケープは、北太平洋におけるサケの回遊を追跡するうえで有用なツールであることが示されました。ただし、本研究では、日本系サケにとって重要な海域となっていたベーリング海東部大陸棚において、特異的なアイソスケープが検出されたため、同位体データのみから回遊経路の復元が成功したという側面があります。今後、本分析手法を他の海域のサケの仲間に適用するためには、新たな同位体核種のアイソスケープを追加するなどの工夫が必要かもしれません。一方で、北太平洋は多数のサケの仲間の回遊経路となっていることか

ら、こうした別のサケの種や異なる地域個体群に属するサケがどのような回遊経路をもっており、種間・地域個体群間でどのような住み分けがなされているのかといった、サケの回遊生態をめぐるさらなる謎を解明し得る分析手法となることが期待されます。

## 引用文献

- Björnsson, B. T., Taranger, G. L., Hansen, T., Stefansson, S. O., & Haux, C. (1994). The interrelation between photoperiod, growth hormone, and sexual maturation of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*). General and comparative endocrinology, 93(1), 70-81.
- Chikaraishi, Y., et al. 2009. Determination of aquatic food - web structure based on compound - specific nitrogen isotopic composition of amino acids. Limnol. Oceanogr-Meth. 7: 740-750.
- Hobson, K.A., et al. 2010. Using Isoscapes to Track Animal Migration. In Isoscapes: Understanding Movement, Pattern and Processes on Earth Through Isotope Mapping (edited by J.B. West, G.J. Bowen, T.E. Dawson and K.P. Tu), Springer, New York, pp. 273-298.
- Matsubayashi, J., et al. 2020. Tracking long - distance migration of marine fishes using compound - specific stable isotope analysis of amino acids. Ecol. Lett. 23: 881-890.
- Matsubayashi, J., et al. 2017. Incremental analysis of vertebral centra can reconstruct the stable isotope chronology of teleost fishes. Meth. Eco. Evol. 8: 1755-1763.
- Onuma, T.A., Ban, M., Makino, K., Katsumata, H., Hu, W., Ando, H. et al. (2010). Changes in gene expression for GH/PRL/SL family hormones in the pituitaries of homing chum salmon during ocean migration through upstream migration. Gen. Comp. Endocr., 166, 537–548.
- Stead, S.M., Houlihan, D.F., McLay, H.A. & Johnstone, R. (1999). Food consumption and growth in maturing Atlantic salmon (*Salmo salar*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 56, 2019–2028.
- 浦和茂彦. 2015. 日本系サケの海洋における分布と回遊. 水研センター研報, 39: 9-19.