



Title	北太平洋生態系におけるサケ属魚類の食性の時空間変異
Author(s)	秦, 玉雪
Citation	北海道大学. 博士(水産科学) 甲第11527号
Issue Date	2014-09-25
DOI	10.14943/doctoral.k11527
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/57122
Type	theses (doctoral)
File Information	Yuxue_Qin.pdf



[Instructions for use](#)

北太平洋生態系におけるサケ属魚類の食性の時空間変異

(Ecological study on temporal-spatial variation of feeding habitat for
Pacific salmon in the North Pacific Ocean ecosystems)

北海道大学大学院水産科学院

海洋生物資源科学専攻

Graduates School of Fisheries Sciences
Division of Marine Bioresource and Environmental Science

秦 玉雪

Yuxue Qin

平成 26 年 (2014)

目次

第1章 序論	4
サケ属魚類の食性に関する研究	
安定同位体比分析によるサケ属魚類の栄養動態に関する研究	
サケ属魚類の食性に及ぼす種内間関係	
研究目的	
第2章 海洋生活期におけるサケ属魚類の食性	11
1. 背景と目的	11
2. 材料と方法	13
使用したデータ	
データの分析と統計処理	
3. 結果	18
3-1 サケ属魚類の食性の時系列変化	18
アラスカ湾	
西部亜寒帯環流域	
3-2 海域間におけるサケ属魚類の食性の差	39
3-3 食性と種内・種間関係	45
3-4 サケ属魚類の摂餌パターンのグループ化	51
4. 考察	53
サケ属魚類の食性の時空間変動	
サケ属魚類の摂餌パターンにおける種内・種間競争	
摂餌パターンの種特異性	

第3章 安定同位体比分析によるサケ属魚類の食性の変異	58
1. 背景と目的	58
2. 材料と方法	61
2-1 採集標本と使用データ	61
カラフトマスの体組織の安定同位体比	
シロザケの野生魚と孵化場魚	
シロザケとサクラマスの浮上直後稚魚	
シロザケ幼魚	
北太平洋とその付属海で採集した餌生物とサケ属魚類	
2-2 標本処理	62
2-3 データ分析	63
3. 結果	66
3-1 カラフトマス親魚の組織間の安定同位体比の変異	66
3-2 発育に伴う安定同位体比の時空間変動	72
シロザケ	
浮上時におけるシロザケとサクラマスの安定同位体比	
体サイズと安定同位体比との関係	
3-3. 海域生態系のサケ属魚類と餌対象生物の安定同位体比 ...	79
各海域におけるサケ属魚類の安定同位体比	
餌生物とサケ属魚類の安定同位体比	
安定同位体比から推測されるサケ属魚類の種間関係	
3-4 シロザケの野生魚と孵化場魚の安定同位体比の比較 ...	99
4. 考察	103
サケ属魚類の発育成長と安定同位体比	

	サケ属魚類と餌生物の安定同位体比による海域生態系の比較	
第4章	総合考察	108
	海洋生態系とサケ属魚類の安定同位体比	
	摂餌パターンから見たサケ属魚類の種内間関係	
	結論	
摘要	112
謝辞	115
引用文献	116
付表	127

第1章 序論

サケ属魚類の食性に関する研究

動物の最も基本的な行動の一つは「食べる」ことである。生物は餌生物を食べることにより、自分の体をつくり、子孫を残していく。また生物とその環境を含めた生態系では生物間の食う—食われるの関係である生食連鎖を基本とする生物間相互作用はきわめて重要な要素である（嶋田ら 2005）。したがって、生物の摂餌パターンを明らかにすることは、個レベルでは生物の成長、生残、分布および繁殖といった一連の生活史を知る上で、また生態系レベルでは生物間相互作用ネットワークを理解する上で重要である。

サケ属魚類 (Genus *Oncorhynchus*) は、カラフトマス (*O. gorbuscha*)、シロザケ (*O. keta*)、ベニザケ (*O. nerka*)、ギンザケ (*O. kisutch*)、マスノスケ (*O. tshawytscha*)、サクラマス (*O. masou*)、スチールヘッドトラウト (*O. mykiss*) およびカットスロートトラウト (*O. clarki*) の8種からなり、北緯40度以北の亜寒帯太平洋域に広く分布する。この海域は春季の基礎生産量が高く、動物プランクトン現存量が春季から夏季にかけてピークとなり、栄養段階を通してエネルギーがスムーズに流れる比較的単純な生態系であり、サケ属魚類に豊富な餌資源を供給している (Pearcy 1992)。サケ属魚類は、一部のサクラマスを除き、すべて一回繁殖型種 (semelparous species) であるが、多様な生活史、回遊、発育パターンを持つ。具体的には、サケ属魚類のほとんどは海洋生活を行うが、サクラマスやベニザケでは淡水域で一生涯を終える個体群もある。海洋回遊では、サクラマスは日本海周辺の沿岸域にしか回遊分布しないが、シロザケやカラフトマスは北太平洋に広く分布して長距離を回遊する。降海時の発育段階は、シロザケとカラフトマスは浮上後数週間以内に稚魚期で降海するのに対して、サクラマスでは浮上後河川に1年以上残留し、スモルト期になり降海する (Groot and Margolis 1991; Quinn 2005; 帰山ら 2013)。

これらの生活史形質は、地域に適応して著しい多様性を示す。生活史の多様性は、それぞれの種における発育段階毎の生活や生活場所の違いと深く関係する (Hilborn et al. 2003; Quinn and Foote 1994; Quinn et al. 2001a, b; Quinn 2005)。一例をシロザケにみると、同一個体群でも成長速度の高い個体ほど先行して回遊し、河川の水生昆虫などよりも栄養価の高い外洋性の餌生物を摂餌し、さらに成長して回遊するために成熟年齢も早い。その結果、個体群内における生活史の変異性として回帰成熟年齢が2年～6年という多様性が生じる (帰山 1985, 1986)。

北半球の太平洋に分布するサケ属魚類の個体群は、季節回遊中、北太平洋とベーリング海に広く分布し (Myers et al. 2007), その間に急速に成長する (Groot and Margolis 1991)。そのため、海洋の餌資源はサケ属魚類にとってきわめて重要である。気候レジームシフトは植物プランクトンの生産性を変化させサケ属魚類の餌資源に影響することで、サケ属魚類の環境収容力に影響する (Pyper et al. 1999; Ruggerone et al. 2007)。また、種内間の相互作用もサケ属魚類の海洋における成長と生残に影響を及ぼすと考えられている (Ruggerone et al. 2007)。したがって、海洋におけるサケ属魚類の摂餌パターンを明らかにすることはその生産性に影響するメカニズムを理解する上できわめて有効である。

これまでに、北太平洋およびベーリング海におけるサケ属魚類の摂餌生態学や栄養生態学に関する研究は数多く行われてきた (Allen and Aron 1958; 伊藤 1964; LeBrasseur 1966, 1972; Manzer 1968; 待鳥 1968; 島崎・三島 1969; Nishiyama 1970; Kanno and Hamai 1971; Takeuchi 1972; 帰山 1985, 1986; Percy et al. 1984, 1988; Tadokoro et al. 1996; Kaeriyama et al. 2000, 2004, 2012; 中村 2001; Radchenko and Mathisen 2004; Myers et al. 2007; Volkov and Kosenok 2007; 境 2011)。

これらの研究によって、サケ属魚類の摂餌行動は、日和見的であるといわれている。海洋におけるサケ属魚類の餌生物は、魚類、イカ類、オキアミ類、端脚類、カイアシ類、翼足類、カニ類幼生、クラゲ類、多毛類、ヤムシ類、尾虫類および介形類などきわめて

多様であり (LeBrasseur 1972; Pearcy et al. 1988; Kaeriyama et al. 2000, 2004), 生態系や環境収容力などの環境の変化に応じて変わる。例えば, 通常カイアシ類, 端脚類およびオキアミ類などの動物プランクトンを食べるベニザケとカラフトマスは, アラスカ湾では中深層性小型イカ類などネクトンを食べる (LeBrasseur 1972; Kaeriyama et al. 2004)。また他の種の密度も影響する。ベーリング海ではカラフトマスの豊度が著しく高い時, 通常動物プランクトンを摂餌するシロザケはゼラチン質動物プランクトン類を食べる (Tadokoro et al. 1996)。これは種間の密度を介する消費型競争と言われることがある(難波 2009)。

一方, サケ属魚類の餌生物は種間および発育段階毎に異なり, 摂餌行動は選択的であるともいわれている。サクラマス, ギンザケおよびマスノスケは魚類やイカ類などの大型ネクトンを摂餌し, ベニザケ, シロザケおよびカラフトマスは小型動物プランクトンを摂食することが多い (帰山 1985)。サケ属魚類の摂餌選択性は, 口や食道の大きさといった形態機能, 分布密度が高まることにより餌選択性がなくなり多様な餌生物を摂餌するようになるという種内競争, エネルギー代謝のような生理学的特性や発育段階によっても影響を受ける。例えば, 一般的に鰓耙数の多いベニザケやシロザケは動物プランクトンなどの小型餌生物を摂食し, 鰓耙数の少ないギンザケやマスノスケは魚類などの大型餌生物を食べる (帰山 1985; Kaeriyama 1989)。シロザケは浮上直後の河川生活期では緩やかな流れに定位し, 流下してくる餌生物を無選択に摂食する「待ち伏せ型」の摂餌方法をとる。一方, 降海して成長し, 海洋生活を送るようになると, パッチ状に分布する動物プランクトンなどを探索して選択的に摂食する「広域探索型」の摂餌方法へ変わる (帰山 1986)。またシロザケは, 個体群密度が高くなると, 特定の餌生物を選択することなく, 多様な餌生物を摂食するようになる (Kaeriyama et al. 2012)。アラスカ湾では, 小型のベニザケは端脚類やカイアシ類などの動物プランクトンを優占的に摂餌するが, 成長し大型になるにつれ, イカ類を卓越的に摂餌するようになる (Pearcy et al.

1999)。

このように、サケ属魚類の摂餌生態学に関する研究は数多く行われてきたが、まだまだ断片的であり、体系化されていない。特に、サケ属魚類が生活史段階でどのような餌を食べ、種間で餌生物に違いがあるかなどの研究は数多くあるが、餌生物が生息場所によりどのように異なるのか、ボトムアップ制御あるいはトップダウン制御のような生態系の違いにより餌生物は異なるのか、同所的に分布するサケ属魚類の異種間で餌をめぐる競争は恒常的に働いているのかなど、生態系の構造と機能の関与やサケ属魚類の種間相互作用とどのように関わっているのかといった研究アプローチはほとんど行われていない。

安定同位体比分析によるサケ属魚類の栄養動態に関する研究

これまで胃内容物分析から、魚類の摂餌パターンを類推する研究が行われてきた。この方法は直接食べている生物の種判定に役立つが、スナップショット的な分析結果にとどまり、餌生物の体内への同化を長期的に評価するのが難しい (Minagawa and Wada 1984)。炭素・窒素安定同位体比 ($\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$) は、海洋生態系における動物の摂餌行動のように、直接観察することが難しい動物の特徴を調べる上で有効なツールであり、長期的な食歴を評価する上でも役に立つ (e.g., 帰山・南川 2008)。

自然界における消費者の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は食物網におけるそれらの餌あるいは栄養源を反映する (Fry and Sherr 1984; Fry 2006)。一般的に、軽い同位体は直ちに体外に排出されるのに対し、重い同位体は体組織に残る。このように、消費者の方がその餌より安定同位体比が高くなる、つまり濃縮されることを同位体分別という (Minagawa and Wada 1984)。このような生物の食う一食われる関係を通しての同位体分別を論じる場合は、栄養段階一つ分の安定同位体比の差である濃縮係数を用い、平均的な濃縮係数は窒素で 3.4‰、炭素で 1‰である (Minagawa and Wada 1984; 石樋・横山 2008)。そのため、窒

素の同位体分別は栄養段階を分析するのに役立つ。一方、炭素のそれはエネルギー資源、すなわち生態系の違いを推定するのに使われる (Fry 2006)。

生態系における消費者の組織は栄養段階にくわえ、食物網のベース、すなわち海洋では植物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ にも左右される (O'Reilly et al. 2002)。表層水において生物学的にも固定された大気窒素の $\delta^{15}\text{N}$ と、深海から上昇する高い $\delta^{15}\text{N}$ をもつ硝酸塩のフラックスが植物プランクトンの $\delta^{15}\text{N}$ に影響する (Rau et al. 2003)。一方、炭素安定同位体は濃縮が小さいので栄養段階推定には役に立たないが、沿岸の底生由来生態系で高く、沖合生態系で低いので、 $\delta^{13}\text{C}$ は生態系の分別に役立つ。(McConnaughey and McRoy 1979, Hobson et al. 1994, Perry et al. 1999)。沖合生態系では、単細胞植物プランクトンが優占し、表層面積/容積比が低いので濃縮がおこりづらく、栄養塩が低いと、一次生産者の生産力が低い (Peterson and Fry 1987)。沿岸の大陸棚では大型の植物プランクトンが多く、表層面積/容積比が高いので $\delta^{13}\text{C}$ の濃縮がおこりやすく、栄養塩が豊富なため、一次生産者の生産力が高い。植物プランクトンに加えて、海岸近くや陸域から $\delta^{13}\text{C}$ の高い植物の流入は沿岸生態系に炭素を供給する (Fry and Sherr 1984)。沿岸域では、バクテリアによる腐食連鎖も重要であり、底生食物網もまた、海藻と他の有機物がバクテリアにより消費されている沿岸域において重要であり、底生食物網を基礎とする沿岸消費者が沖合に比較して、より高い同位体濃縮を起こす (McConnaughey and McRoy 1979)。

グローバルスケールでは粒状有機物 (POM) の $\delta^{13}\text{C}$ は、両半球において赤道から極域にむかって減少する。これは、低水温、 CO_2 濃度および植物プランクトンの低生長速度が、緯度の増加に伴って $\delta^{13}\text{C}$ を小さくするためと考えられている (Rau et al. 1982, 1989)。一方、海洋の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ はパッチ状に分布し、緯度を横断して沿岸から沖合に向かって減少する傾向が認められている (Schell et al. 1998; Minami and Ogi 1997; Perry et al. 1999)。また、海洋の湧昇域における生産者の窒素は北太平洋生態系で最も高く、 $\delta^{15}\text{N}$ は 5~7‰ に達する (Miyake and Wada 1967)。

サケ属魚類の食性は、気候変動 (Hare and Francis 1995) や餌資源をめぐる種内間競争 (e.g., Tadokoro et al. 1996; Cooney and Brodeur 1998; Ruggerone et al. 2003; Kaeriyama 2004; Kaeriyama et al. 2004) によって変化する。 $\delta^{15}\text{N}$ は、マスノスケとギンザケの方がベニザケ、シロザケおよびカラフトマスより高い値を示す (Satterfield and Finney 2002; Kaeriyama et al. 2004; Johnson and Schindler 2009)。ベニザケでは、河川の深い淵で産卵する大型個体の方が浅いところで産卵する小型個体より高い $\delta^{15}\text{N}$ を示す (Scharf et al. 2000; Romanuk et al. 2011)。またアラスカ湾のシロザケとベニザケの2種では $\delta^{15}\text{N}$ は体サイズと顕著な正の相関を示した (Kaeriyama et al. 2004)。ところが、同じベニザケ個体群内でも、小型であるにもかかわらず早熟個体の方が大型の高齢魚より $\delta^{15}\text{N}$ が高く、高い栄養段階を示す (Johnson and Schindler 2009) という報告もあり、この一見相反する結果はどう解釈できるのかよくわからない。Johnson (2011) は、小型魚の $\delta^{15}\text{N}$ の方が大型魚より高く観察される理由として、小型魚の方が $\delta^{15}\text{N}$ の高い沿岸域に、大型魚が沖合域に分布する結果であろうと推定している。一方、アラスカ湾のベニザケでは、生産量と海洋環境が著しく変動したにも関わらず、安定同位体比がきわめて安定しており、Johnson (2011) は、サケ属魚類の日和見的な摂餌パターンに起因していると考えている。

いずれにせよ、サケ属魚類の栄養動態は摂餌結果を反映しており、サケ属魚類の生活史特性と経験する時空間スケールとリンクしていることが予想される。

サケ属魚類の食性に及ぼす種内間関係

生物の種内間相互作用である生物間相互作用ネットワークは基本的に直接効果、間接効果および純効果の3効果からなる (難波 2009)。サケ属魚類の生活史研究では種内間の間接効果がいくつか報告されている。ベーリング海では餌生物バイオマスが低水準で、カラフトマスの豊度が著しく高い場合、同所的に生息するシロザケは餌ニッチを動物プ

ランクトンからゼラチン質動物プランクトン類へシフトすることが報告されており、Tadokoro et al. (1996) はこの要因として種間の消費型競争をあげている。また、ベーリング海に分布するシロザケには分布密度と胃内容物の餌多様度との間に正の相関が観察される (Kaeriyama et al. 2012) が、これも種内の密度を介する間接効果の一つと考えることができる。一方、ギンザケの適応度に関するモデルに栄養カスケードの間接効果が利用されている (Snover et al. 2006)。ギンザケにとって、如何に餌生物を効率よく確保するかは成長に直接関与するし (ボトムアップ効果)、捕食者からの逃避は直接生残率に関与する (トップダウン効果)。このモデルに基づくと、早熟雄はボトムアップ効果を、高齢魚はトップダウン効果の影響を主に受けていることになる。

研究目的

本研究では、サケ属魚類の胃内容物と安定同位体比を、日本沿岸、西部亜寒帯環流域、アラスカ湾、アリューシャン列島沿岸域およびベーリング海といった異なる構造をもつ海洋生態系において年間で比較することにより、北太平洋におけるキーストン種であるサケ属魚類の種内間関係と餌生物を含めた生態系との関係を明らかにすることを目的とする。

第2章 海洋生活期におけるサケ属魚類の食性

1. 背景と目的

サケ属魚類は、体の90%以上を海洋で成長するほど (Groot and Margolis 1991)、生活史の大部分を海洋に依存している。例えば、河川から体重1gで降海するシロザケは、数年後に産卵のために母川へ回帰した親魚の体重は3400g以上に達する(境 2011)。また、一回繁殖型のサケ属魚類は産卵のために母川へ回帰し死亡する。そのため、サケ属魚類は海洋生活で蓄積した海洋起源の栄養塩を陸域生態系へ輸送することにより、その生物生産力を増大させる (Larkin and Slaney 1997; Gresh et al. 2000)。したがってサケ属魚類は、北太平洋亜寒帯域の海洋生態系と陸域生態系を結ぶキーストン種であると考えられている (Cederholm et al. 1999; Kaeriyama 2008)。サケ属魚類の生活史を知るには海洋での生活過程を理解することが基本的かつ重要なことである。

動物の「食べる」という行動は、自分の身体をエネルギー的に維持し、子どもを残していくためには必要不可欠な行為である(嶋田ら 2005)ことは前章においてすでに述べた。動物が何を、いつ、どれだけ食べているかを明らかにすることは、その種の生活史解明の基本となるし、生態系にどのような餌ニッチを占めているか、種にとっての資源をどのように利用しているかを知る上での基本ともなる(境 2011)。1950年代以降数多く行われてきたサケ属魚類の摂餌パターンに関する生態学的研究を総括すると、サケ属魚類は餌生物環境を反映した機会的捕食者あるいは日和見主義的捕食者であり、様々な餌生物を摂餌している。一方、サケ属魚類の摂餌パターンは選択的であるともみなされている(第1章参照)。北太平洋に分布するサケ属魚類のこのような摂餌選択性はその種内競争と、あるいは成長や生残という生活史要因とどのように関わっている

のかなどについては明らかにされていない。

サケ属魚類のバイオマスは、北太平洋の長期的な気候変動とよくリンクする。北太平洋亜寒帯海域およびベーリング海では、アリューシャン低気圧の強勢に起因して海水の鉛直混合が促進され、生物生産力が高まることにより (Brodeur and Ware 1992)、サケ属魚類の環境収容力が増大し (Kaeriyama 2004)、その生残率も高まると考えられている (Seo et al. 2011)。最近、サケ属魚類の小型化高齢化が数多く報告されており (e.g., Rogers and Ruggerone 1993; Kaeriyama 1998)、この現象の要因として、個体群の密度効果 (Kaeriyama 1998) があげられており、それらのバイオマスが環境収容力に近づきつつあるとも考えられている (Percy 1992)。しかし、このような環境収容力の制御機構が生態系の中でトップダウン制御あるいはボトムアップ制御など、どのようにはたらいっているかはまだよく分かっていない (Percy. 1992)。サケ属魚類の高豊度時における餌資源の制限は、海洋でのサケ類の成長速度を減少させる要因となる。シロザケは、カラフトマスとの種間競争により餌構成種をシフトするといわれている (Tadokoro et al. 1996)。確かに、限られた環境収容力のもとで個体群密度が過剰になれば、1 個体あたりの餌資源や生息空間が減少し、個体群内では資源をめぐる消費型競争が強くなるだろう (帰山 2004)。しかし、その競争が種間レベルまで及ぶかどうかは疑問である。

本章では、サケ属魚類の食性が生息環境の違いとどのように関連しているのか、密度依存効果等による種内間競争がはたらくのか、その上で生態系を通してサケ属魚類の種内間相互作用がどのように形成されているのかを明らかにする。

2. 材料と方法

使用したデータ

サケ属魚類の胃内容物データは、1994年以降6月下旬から7月にかけて、北海道大学水産学部附属練習船おしよろ丸（1,396トン）により北太平洋およびベーリング海で採集した標本を、Kaeriyama et al. (2004)および北海道大学大学院水産科学院海洋生物資源保全管理学講座において分析された結果を用いた。また、アラスカ湾におけるサケ属魚類の胃内容物として、LeBrasseur (1966)およびPearcy et al. (1988)のデータも利用した。標本を採集した海域は、日本沿岸域(JCW)、西部亜寒帯環流域(WG1, WG2, WG)、アラスカ湾(GA1, GA2, GA)およびベーリング海(BS1, BS2, BS3, AI, EB, WB, NB,)の4生態系に区分した(Fig. 2-1)。胃内容物は、オキアミ類(EU)、カイアシ類(CO)、沖合性端脚類(AM)、甲殻類幼生(CR)、イカ類(SQ)、翼足類(PT)、魚類(FI)、多毛類(PO)、ヤムシ類(CH)、ゼラチン質動物プランクトン(GE)、不明物(UNID)、およびその他(OT)の12分類群に分けた(Table 2-1)。胃内容物分析を行ったサケ属魚類の個体数は、JCWが2011~2012年に58個体、WGが2003~2008年に474個体、GAが1958~2006年に9,869個体、ベーリング海が2007年と2009年に1,544個体の合計11,945個体に及んだ(Table 2-2)。

データの分析と統計処理

サケ属魚類の分布密度はCPUE (Catch Per Unit Effort)を用いた。CPUEは、調査表層流し刺網の場合は総採集個体数を流し網の総反数で割り、1反当たりの平均個体数とした。採集魚の肥満度(CF: condition factor, %)は、尾叉体長 (FL: fork length, cm) と体重(BW: body weight, g)から、次式により求めた：

$$CF(\%) = BW / FL^3 \times 100。$$

総胃重量から空胃重量を差し引いた重量を胃内容物重量(SCW: stomach content weight, g)とし、胃内容物指数(SCI: stomach content index, %)を次式により求めた:

$$SCI(\%) = SCW / BW \times 100。$$

胃内容物の 12 分類群を餌生物とし、餌生物の重要度を評価するために、相対的重要度指数(IRI: Index of relative importance)を次式により求めた(Pinkas et al. 1971):

$$IRI = (N+W) \times F。$$

ただし、N は胃内容物の全個体数に対する餌生物の個体数比、W は SCW に対する餌生物の重量比、そして F は 1 サンプル中の全標本数に対するある餌生物を摂餌していた標本数の比を表す。なお、胃内容物の餌生物の個体数が得られていないサンプルに対しては、Hobson (1994)に準じて順位指数(RI: Index of relative = $W \times F$)を用いた。胃内容物組成比としては、それぞれの IRI および RI を 100 として、その百分率 (%IRI, %RI) で示した。

胃内容物組成から、標本の種毎の餌ニッチ幅を評価するためにシャノン・ウィバー関数(Shannon-Weaver function)を用いて、胃内容物の多様度指数(H')を次式により求めた(木元 1976):

$$H' = -\sum P_i \times \ln P_i$$

ただし、 P_i は餌生物 i 種の胃内容物に占める割合を示す。

サケ属魚類 2 種間の餌ニッチの重複度を調べるために、次式の Simplified Morishita's Index を用いて胃内容物の重複度指数(C_H)を求めた(木元 1976)。

$$C_H = 2\sum(P_{ij} \times P_{ik}) / (\sum P_{ij}^2 + \sum P_{ik}^2)$$

ただし、 P_{ij} はサケ属魚類 j 種が摂餌した餌生物 i 種の胃内容物に占める割合を、 P_{ik} はサケ属魚類 k 種が摂餌した餌生物 i 種の胃内容物に占める割合を示す。

データの統計処理には、統計ソフト SPSS ver. 21 (IBM ver. 21)を使用した。基本的に、2 標本間の検定には、データがパラメトリックかつ等分散が得られた標本間に Student

の t 検定を，パラメトリックかつ不等分散の場合には Welch の t 検定を，データがノンパラメトリックな場合には Man-Whitney の U 検定を使用した。3 つ以上の標本間では，データがパラメトリックかつ等分散の場合は一元配置分散分析（ANOVA）を，パラメトリックかつ不等分散では Welch の t 検定を，ノンパラメトリックな標本間では Kruskal-Wallis 検定を用いた。標本間のグループ化には胃内容物の重複度指数をベースに階層クラスター分析を行った。間隔には平方ユークリッド距離を，クラスター化には Ward 法を用いた。また 2 標本間の直線関係は最小自乗法により求めた。目的変数を胃内容量指数 SCI と餌ニッチ幅 H'，説明変数を海域（GA1-2, WG1-2），ベニザケ，シロザケ，カラフトマスの CPUE，尾叉長（FL）および体重（BW）としてステップワイズ法による重回帰分析を試みた。重回帰分析は 2 つの説明変数を残す変数減少法により行った。

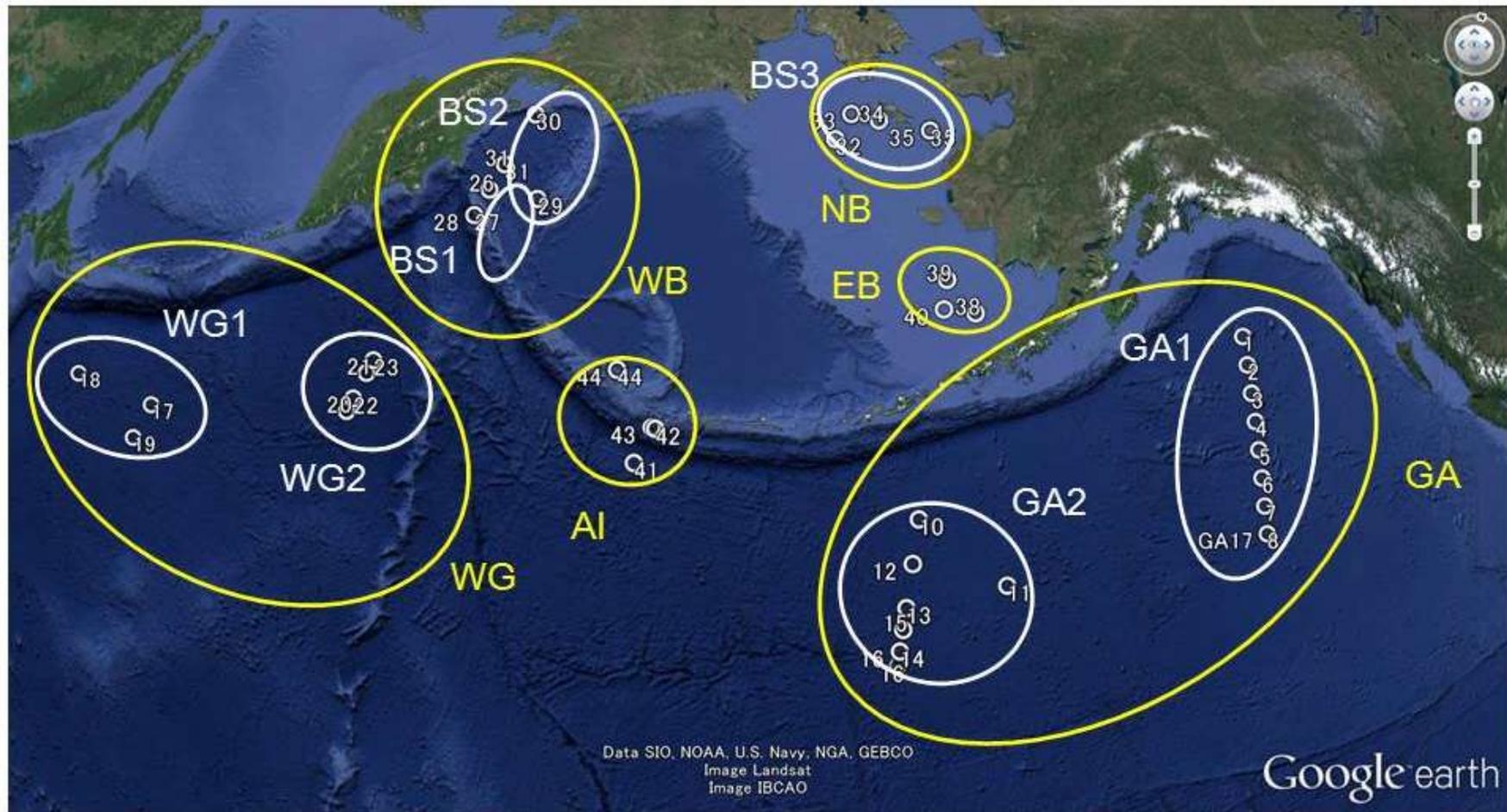


Fig. 2-1. Survey areas in the North Pacific Ocean and the Bering Sea for comparing prey animals (white) and carbon and nitrogen stable isotope (yellow) of Pacific salmon. Gulf of Alaska: GA, Western Subarctic Gyre: WG, Bering Sea: BS, NB, EB, WB, Near Aleutian Islands: AI.

Table 2-1. Prey animals and food items of Pacific salmon.

Food items	Species
Euphausiids (EU)	<i>Thysanoessa longipes</i> , <i>Thysanoessa</i> spp., <i>Euphausia pacifica</i> , <i>Euphausia pacifica</i> , <i>Euphausia</i> spp., Other euphausiids
Copepods (CO)	<i>Neocalanus cristatus</i> , <i>N. plumchrus</i> , <i>Eucalanus bungii</i> , Other copepods
Amphipods (AM)	<i>Themisto pacifica</i> , <i>Themisto japonica</i> , <i>Themisto</i> spp., <i>Hyperia medusarum</i> , <i>Hyperia</i> spp., Other amphipods
Crustacea larvae (CR)	Crab larvae (zoea, megalopa)
Squids (SQ)	<i>Berryteuthis anonychus</i> , <i>Gonatus middendorffi</i> , <u>Other squids</u>
Pteropods (PT)	<i>Limacina</i> spp., <i>Clione</i> spp.
Fishes (FI)	<i>Stenobranchius leucopsarus</i> , <i>Anoplopoma fimbria</i> , Myctophids, Other fish eggs and larvae
Polychaetes (PO)	Polychaetes
Chaetognaths (CH)	<i>Saggita elegans</i> , Chaetognaths
Gelatinous zooplankton (GE)	Coelenterates, Ctenophores, Salps
Other animals (OT)	Halocypridids, Cumacea, Octopoda, Ostracods, Barnacles, Debris
Unidentified material (UI)	Unidentified materials

1. 結果

3-1 サケ属魚類の食性の時系列変化

アラスカ湾

1958年～2006年、アラスカ湾におけるベニザケは、イカ類のヒメドスイカ *Berryteuthis anonychus* をよく食べていたが、1999年、2000年および2004年には沖合性端脚類 Hyperiids やカイアシ類の *Neocalanus* spp. を多く摂餌していた (Fig. 2-2)。アラスカ湾では、1997-1998年にスーパー・エルニーニョ、1998-2000年にラニーニャの影響を受けた (Kruse 1998; Stabeno et al. 2001; Overland et al. 2001)。2004年をのぞけば、それらの年にヒメドスイカのバイオマスが少なかった可能性がある。イカ類をよく食べる年には胃内容量指数が高かった ($R^2=0.810$, $F=65.09$, $P<0.001$, $N=15$; Fig. 2-3)。

シロザケの胃内容物は、種の判定ができない白濁固形物が多かったが、沖合性端脚類 Hyperiids, ゼラチン質動物プランクトン類, 魚類の稚仔, 翼足類 (*Limacina* spp., *Clione* spp.) など多様だった (Fig. 2-4)。

カラフトマスも卓越的にイカ類を摂餌している場合が多かったが、ラニーニャの影響を受けた1999～2000年には沖合性端脚類, カイアシ類や翼足類へと餌生物をシフトした (Fig. 2-5)。

ギンザケとマスノスケは、例年イカ類を卓越的に摂餌している場合が多く (Figs. 2-6, 2-7), その結果, 両種の餌ニッチ幅はともに低かった (Table 2-2)。ギンザケでは, ラニーニャの影響を受けた2000年にはイカ類が著しく減少し, 替わって沖合性端脚類が

卓越し、カイアシ類も多かった。それら以外にハダカイワシ類などの魚類が比較的多く摂餌されていた(Fig. 2-6)。

スチールヘッドトラウトは、イカ類と魚類をよく食べていたが、ラニーニャの影響が強い 2000 年にはそれらが著しく減少し、沖合性端脚類 Hyperiids をよく食べていた (Fig. 2-8)。

種間で餌ニッチ幅を比較すると、ギンザケとマスノスケが最も低く、ベニザケ、スチールヘッドトラウト、カラフトマスおよびシロザケの順に高くなった (Fig. 2-9)。このことは、イカ類や魚類などのネクトンに依存する種ほど餌ニッチ幅が低いことを表している。また年間比較において、胃内容物に占めるイカ類の割合が少ない年では餌ニッチ幅が広い傾向がベニザケ ($R^2=0.81$, $F=65.09$, $P<0.001$)、カラフトマス ($R^2=0.46$, $F=6.91$, $P=0.030$)、マスノスケ ($R^2=0.99$, $F=166.00$, $P=0.006$) およびスチールヘッドトラウト ($R^2=0.61$, $F=18.44$, $P=0.001$) でみとめられ、ギンザケでも有意ではないが同様の傾向がみられた ($R^2=0.33$, $F=2.96$, $P=0.136$; Table 2-3)。シロザケでは、両者に何ら関係が見られなかったが、これはイカ類をほとんど摂餌していないためである。ネクトン食であるスチールヘッドトラウトは、比較的沿岸域に分布することが多く、様々な餌生物を摂餌しているためにどの年も餌ニッチ幅が高かった。

アラスカ湾における分布密度 CPUE は、シロザケ、ベニザケおよびカラフトマスの順であったが、種間に有意な差はみられなかった (ANOVA; $F=2.65$, $P=0.08$; Table 2-2a)。

太平洋十年規模振動 (Pacific Decadal Oscillation ; PDO) が大きいと、サケ属魚類のバイオマスも大きい (Mantua et al. 1997)。PDO とサケ属魚類の胃内容物に占めるイカ類の割合との関係をみると (Table 2-4)、ベニザケ ($R^2=0.252$, $F=6.067$, $P=0.024$, $N=16$) とカラフトマス ($R^2=0.514$, $F=19.037$, $P<0.001$, $N=11$) の 2 種において正の相関を示した。イカ類を摂餌する他のサケ属魚類には、両者に明瞭な関係は見られなかった。

これらのことは、アラスカ湾におけるサケ属魚類は、長期的な気候変動に対しては

ベニザケとカラフトマスを除いてその影響をさほど受けないことを表している。

Table 2-2a. Catch Per Unit Effort (CPUE), number, mean fork length (FL), body weight (BW), condition factor (CF), stomach content index (SCI), and prey diversity (H') of sockeye, chum, and pink salmon in the Gulf of Alaska.

Species	Year	CPUE	N	FL (cm)	BW (g)	CF	SCI	H'
Sockeye	1958		588					0.531
	1980	1.03	84					0.339
	1981	0.64	52					0.890
	1984	0.49	49					0.292
	1985	1.43	84					0.288
	1994	1.27	12	547			1.19	0.000
	1995	1.18	11	526			1.35	0.386
	1996	0.84	174	568	2653	1.45	1.20	0.000
	1997	1.35	51	557	2305	1.33	1.83	0.301
	1998	0.48	127	581	2623	1.34	1.45	0.309
	1999	1.06	59	543	2114	1.32	0.70	1.353
	2000	0.99	181	503	1934	1.52	0.33	1.034
	2003		20	517	1727	1.25	1.25	0.445
	2004	0.87	27	459	1367	1.41	1.78	1.231
	2005	0.18	29	523	2112	1.48	1.93	0.908
2006	1.63	64	526	1950	1.34	0.64	1.038	
Chum	1958							0.124
	1980	0.66						0.250
	1981	2.05						0.475
	1982	1.28						0.635
	1984	1.00						1.460
	1985	0.58						0.520
	1994	1.01	16	427			0.17	0.495
	1995	2.58	10	484			0.74	0.602
	1996	1.76	25	467	1236	1.21	0.43	1.184
	1997	1.24	37	429			0.73	1.124
	1998	0.81	105	496			0.30	1.465
	1999	1.52	43	467	1175	1.15	0.36	1.304
	2000	1.28	126	449	1131	1.25	0.96	1.328
	2003		21	480	1535	1.39	0.54	1.113
	2004	1.77	30	402	795	1.22	0.40	1.051
2005	0.94	46	476	1426	1.33	0.60	1.006	
2006	0.87	61	502	1743	1.37	0.8	1.048	
Pink	1958		47					0.752
	1980	0.96	38					0.998
	1981	0.57	24					1.053
	1994	1.00	14	484			0.45	0.838
	1995	1.20	10	482			0.30	1.357
	1996	0.58	51	488	1497	1.29	1.09	0.750
	1997	0.49	50	484	1427	1.26	0.71	0.950
	1998	2.50	116	490	1518	1.29	1.52	0.588
	1999	2.86	60	459	1136	1.17	0.36	1.401
	2000	1.17	116	458	1151	1.20	0.91	0.937
	2003		28	463	1187	1.20	0.78	
	2004	0.74	12	502	1630	1.29	1.44	
	2005	0.01	50	466	1211	1.20	0.76	
	2006	0.40	79	478	1363	1.25	0.96	

Table 2-2b. Number, mean fork length (FL), body weight (BW), condition factor (CF), stomach content index (SCI), and prey diversity (H') of coho, Chinook salmon and steelhead trout in the Gulf of Alaska.

Species	Year	N	FL(cm)	BW(g)	CF	SCI	H'
Coho	1958	7					0.003
	1980	29					0.193
	1981	10					0.907
	1984	16					0.000
	1985	159					0.126
	1995	19	562			1.87	0.000
	1996	22	588			1.18	0.000
	1997	11	577			2.10	0.000
	1998	57	616			1.28	0.329
	1999	60	579			1.51	0.376
	2000		610			0.26	1.194
	2003	11	598	2916	1.36	0.13	0.693
	2004	23	554	2472	1.45	1.40	0.734
	2005	19	551	2582	1.54	0.94	0.752
	2006	19	555	2419	1.42	0.91	0.324
	Chinook	1985	11				
1995		2	644				
1996		1	500			0	
1998		8	630				0.0560
1999			654			1.5	
2000			666				
2003		1					0.0437
2004		2				1.3	0.2214
2005						0.1	
Steelhead	1958	20					0.280
	1980	8					0.372
	1981	19					0.793
	1985	31					0.644
	1994	1	327			0.1	0.000
	1995	19	456			1.0	1.149
	1996	5	443			0.5	1.073
	1997	8	418			0.9	0.456
	1998	48	502			1.2	1.223
	1999	21	581			0.3	1.488
	2000		536			3.0	0.702
	2003	9				0.8	1.090
	2004	4				1.9	0.936
	2005	5				0.6	1.214

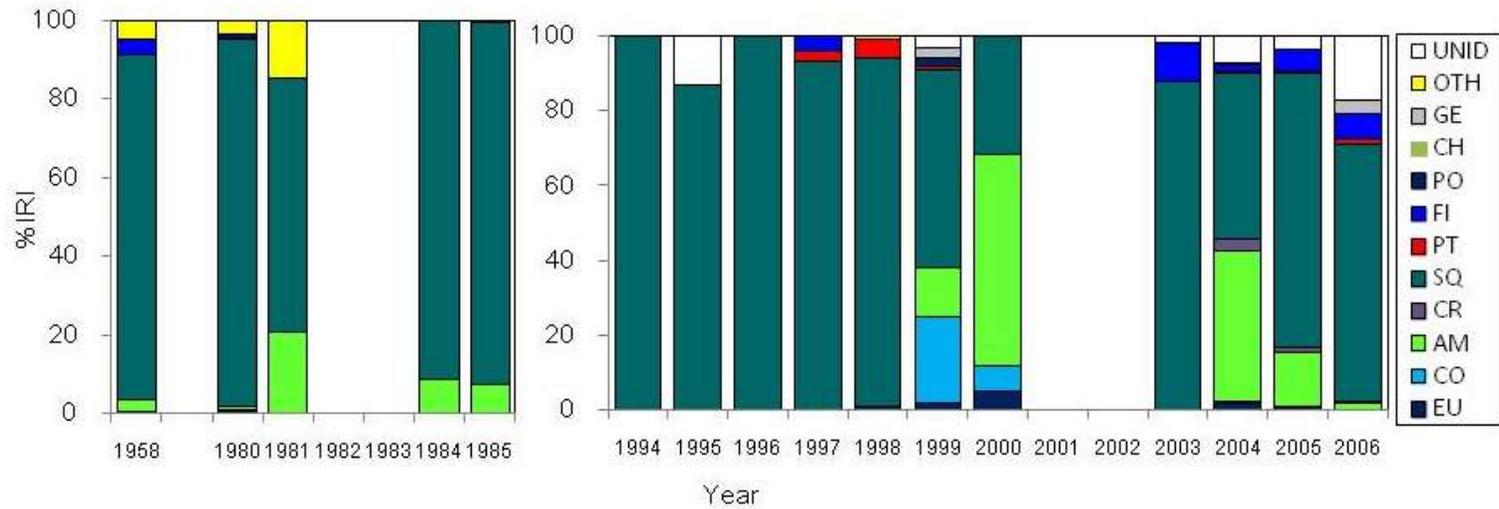


Fig. 2-2. Annual change in prey composition of sockeye salmon in the Eastern Subarctic Current of the Gulf of Alaska (1958: LeBrasseur 1966, 1980-1985: Pearcy et al. 1988, 1994-2000: Kaeriyama et al. 2004). Abbreviation of the legend are indicated in Table 2-1.

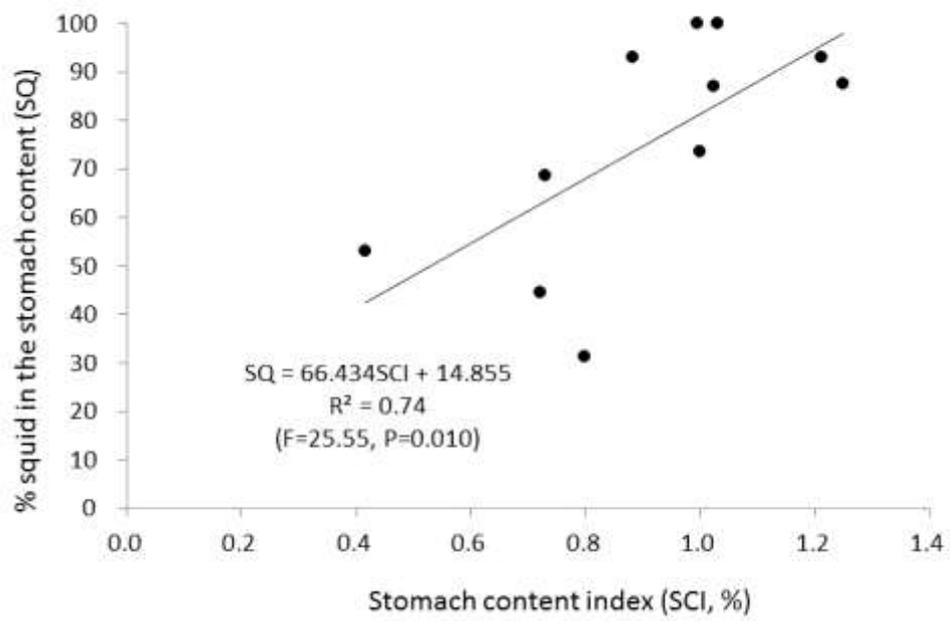


Fig. 2-3. Relationship between stomach content index and rate of squid in stomach content of sockeye salmon collected in the Gulf of Alaska.

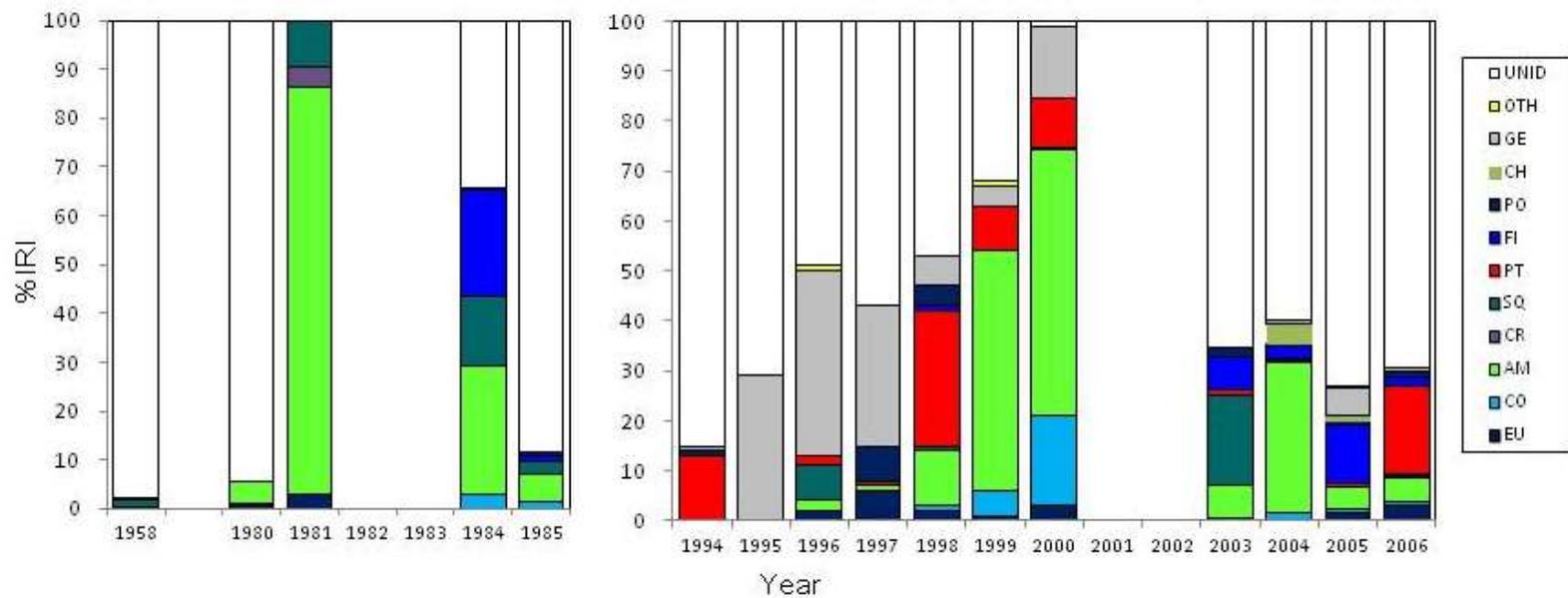


Fig. 2-4. Annual change in prey composition of chum salmon in the Gulf of Alaska (1958: LeBrasseur 1966, 1980-1985: Pearcy et al. 1988, 1994-2000: Kaeriyama et al. 2004). Abbreviation of the legend are indicated in Table 2-1.

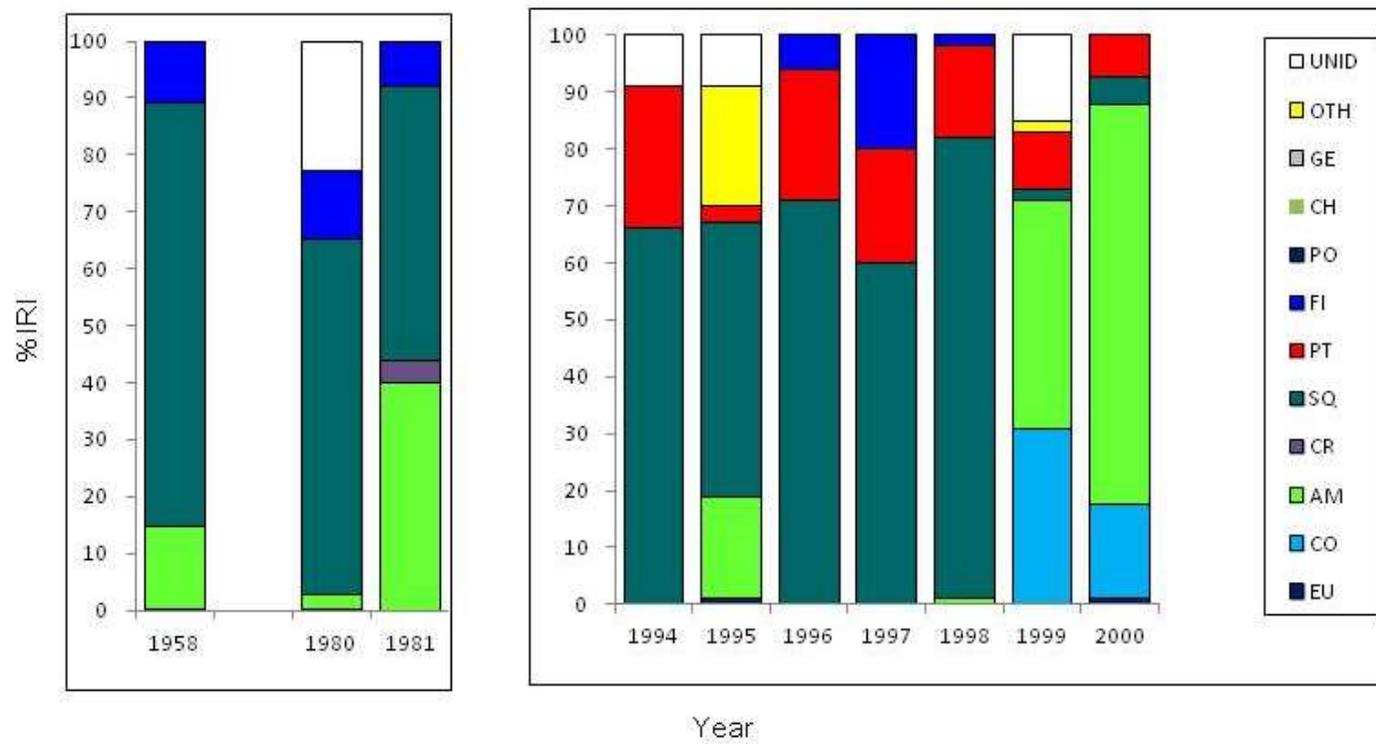


Fig. 2-5. Annual change in prey composition of pink salmon in the Gulf of Alaska (1958: LeBrasseur 1966, 1980-1985: Percy et al. 1988, 1994-2000: Kaeriyama et al. 2004). Abbreviation of the legend are indicated in Table 2-1.

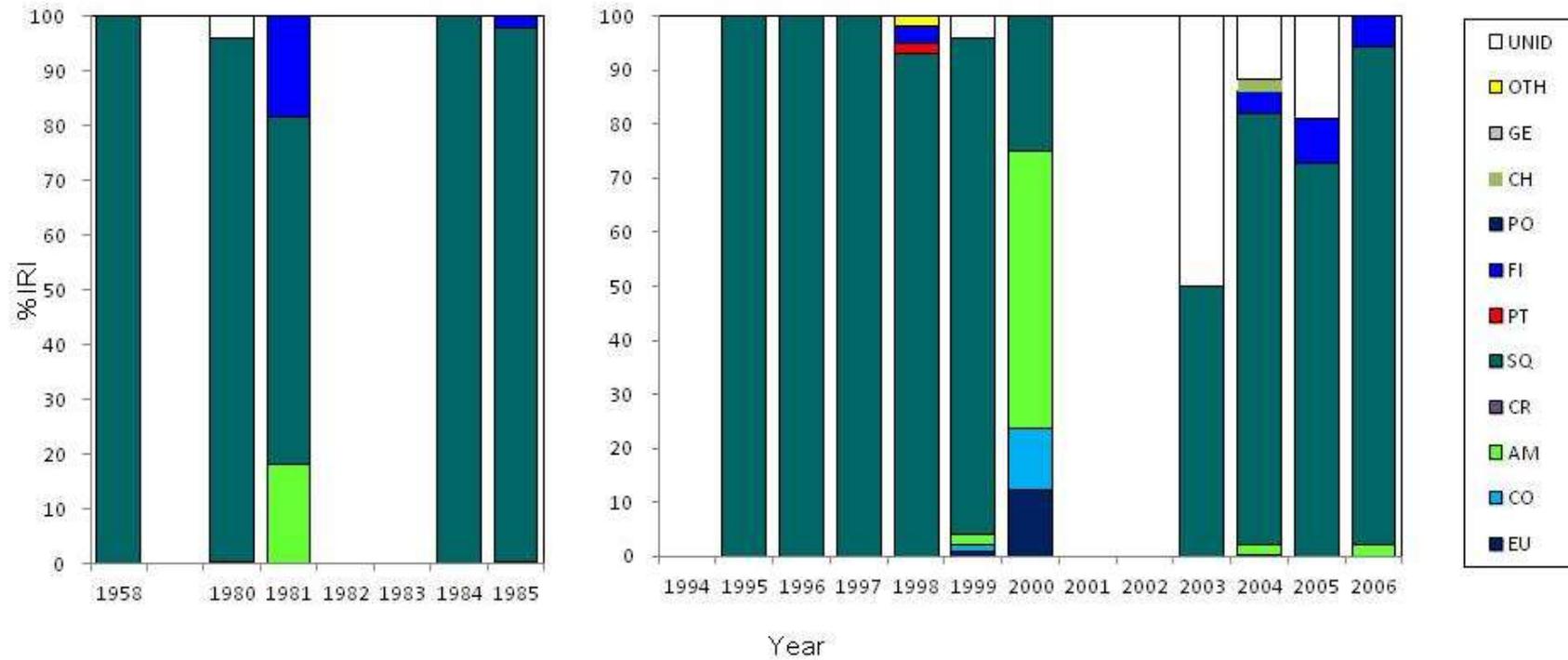


Fig. 2-6. Annual change in prey composition of coho salmon in the Gulf of Alaska (1958: LeBrasseur 1966, 1980-1985: Pearcy et al. 1988, 1994-2000: Kaeriyama et al. 2004). Abbreviation of the legend are indicated in Table 2-1.

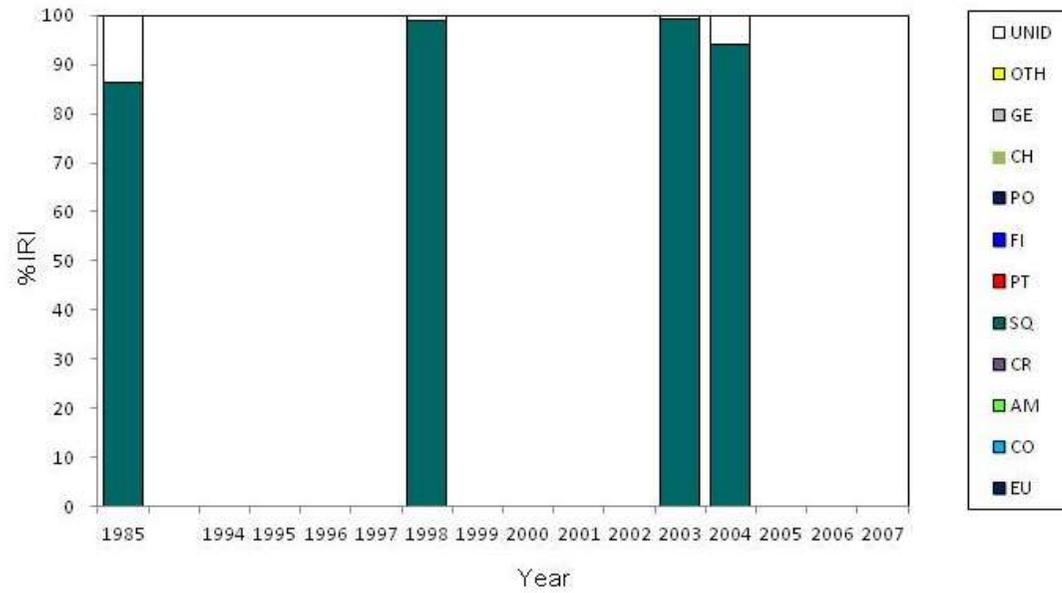


Fig. 2-7. Annual change in prey composition of Chinook salmon in the Gulf of Alaska (1958: LeBrasseur 1966, 1980-1985: Pearcy et al. 1988, 1994-2000: Kaeriyama et al. 2004). Abbreviation of the legend are indicated in Table 2-1.

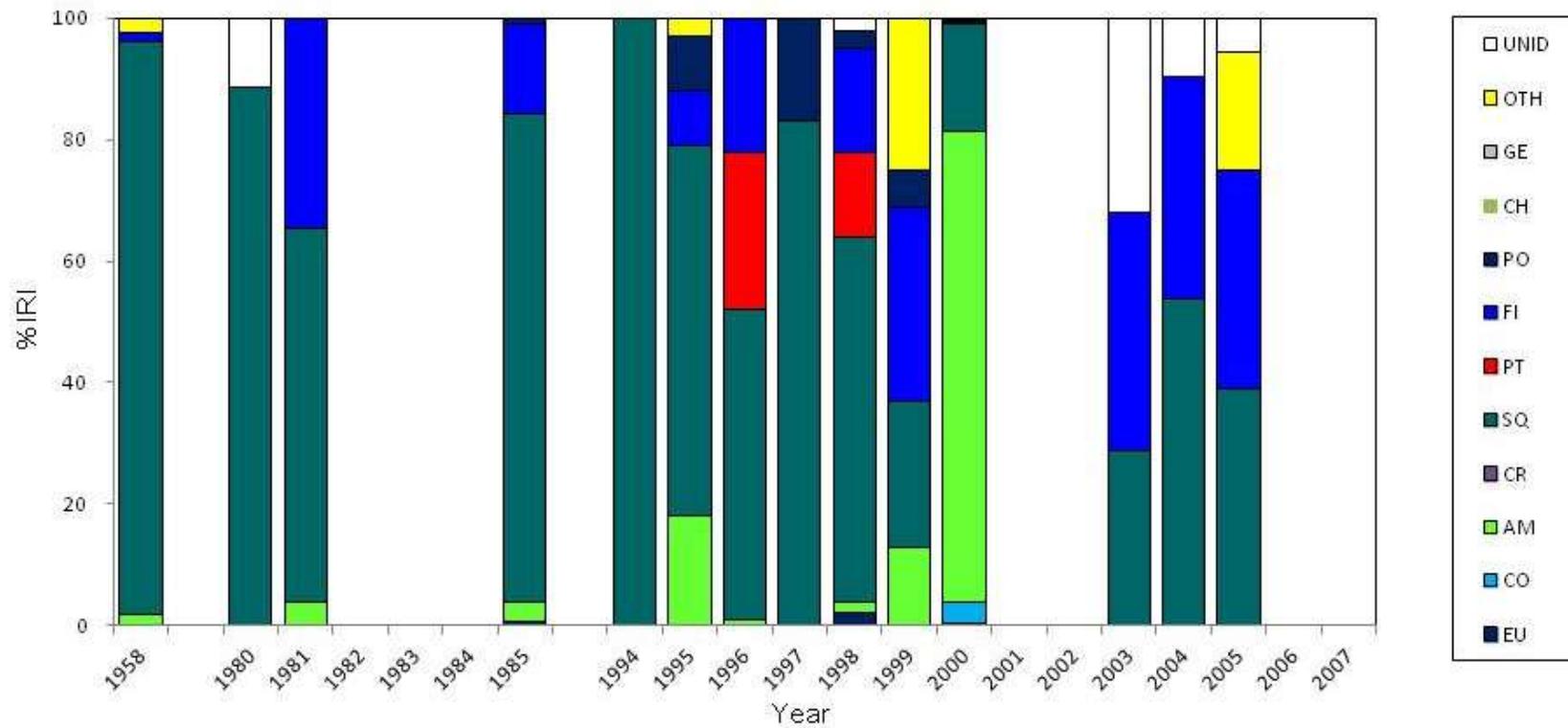


Fig. 2-8. Annual change in prey composition of steelhead trout in the Gulf of Alaska (1958: LeBrasseur 1966, 1980-1985: Pearcy et al. 1988, 1994-2000: Kaeriyama et al. 2004).

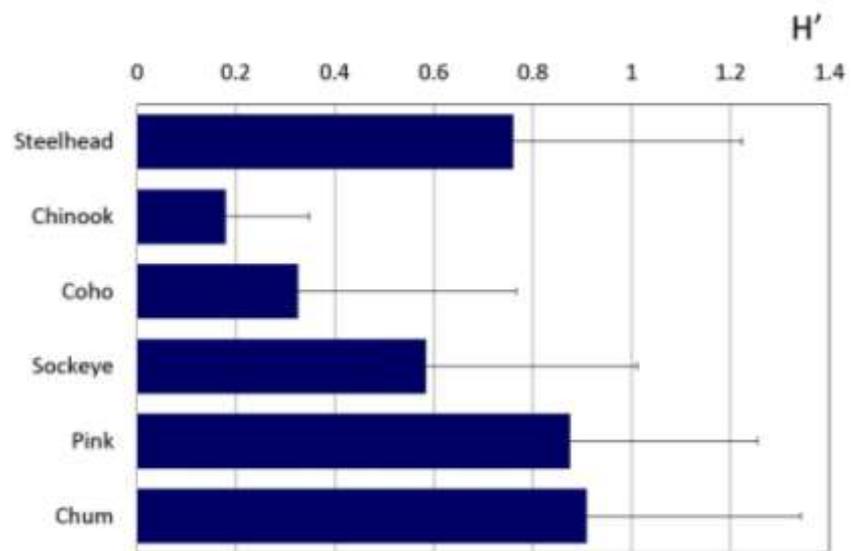


Fig. 2-9. Food niche width (H' : mean and SD) of Pacific salmon in the Gulf of Alaska.

Table 2-3. Relationship between rate of squids in the prey animals and food niche width of Pacific salmon in the Gulf of Alaska.

Species	N	R ²	F	P
Sockeye	15	0.81	65.09	<0.001
Chum	15	0.05	0.67	0.427
Pink	9	0.46	6.91	0.030
Coho	7	0.33	2.96	0.136
Chinook	4	0.99	166.00	0.006
Steelhead	13	0.61	18.44	0.001

Table 2-4. Relationship between Pacific Decadal Oscillation (PDO) and rate of squids in the prey animals of Pacific salmon in the Gulf of Alaska from 1958 to 2007. a: slope, b: intercept.

Species	N	R ²	F	P	a	b	r _a	F _a	P _a
Sockeye	16	0.252	6.067	0.024	16.554	71.173	0.516	1.327	0.264
Chum	18	0.155	3.311	0.085	3.538	1.788	0.405	3.900	0.064
Pink	11	0.514	19.037	0.000	31.329	37.322	0.736	4.110	0.058
Coho	13	0.060	1.148	0.298	9.074	77.816	0.251	0.224	0.642
Chinook	4	0.010	0.190	0.668	0.976	94.256	0.105	0.001	0.976
Steelhead	14	0.159	3.400	0.082	16.747	52.470	0.409	1.348	0.261

西部亜寒帯環流域

2003年、2005～2008年の5カ年において、ベニザケは稚仔魚やオキアミ類を比較的多く摂餌しており、イカ類、カイアシ類および翼足類を多く摂餌する年もあった (Fig. 2-10)。

シロザケは、ゼラチン質動物プランクトン類と翼足類を卓越して摂餌している場合が多かったが、2003年にはイカ類を、2008年にはハダカイワシ類の稚仔魚をよく食べた。シロザケの胃内容物には、不明物も多かった (Fig. 2-11)。

カラフトマスの胃内容物は年により著しく変動し、2003年にはネクトン（イカ類と稚仔魚）が、2007年には翼足類が卓越した。その他の年は、動物プランクトン（オキアミ類、カイアシ類、沖合性端脚類）が胃内容物として比較的多かった (Fig. 2-12)。

ギンザケは、2003年、2005年および2007年の3カ年採集された。その胃内容物はハダカイワシ類などの魚類が卓越し、その他では端脚類と翼足類が若干摂餌され、イカ類はきわめて少なかった (Fig. 2-13)。

マスノスケは、2003年と2006年にそれぞれ1個体採集された。その胃内容物はイカ類が卓越し、ついで魚類が多かった (Fig. 2-14)。

餌ニッチ幅を種間で比較すると、マスノスケが最も低く、ついでギンザケ、シロザケ、ベニザケおよびカラフトマスの順に高くなった (Table 2-5)。

分布密度 CPUE は、カラフトマスが最も高く、ついでシロザケであり、ベニザケが最も低かった (ANOVA $F=28.62$, $P<0.001$; Table 2-5)。

このように、アラスカ湾と異なり、イカ類をよく食べている種はマスノスケのみであり、ギンザケはイカ類よりもむしろ魚類を多く摂餌しており、ベニザケおよびカラフトマスは稚仔魚やオキアミ類を食べていた。また、本海域の餌ニッチ幅はアラスカ湾より広く、年変動も大きかった (Table 2-5)。本海域では、PDO と餌ニッチ幅との

関係 (Table 2-6), あるいは PDO と胃内容物に占めるイカ類の割合との関係 (Table 2-7) には明瞭な傾向が見られなかったが, これは採集年が短期間であったせいかもしれない。

Table 2-5. Number, CPUE, mean fork length (FL), body weight (BW), stomach content index (SCI), and food niche width (H') of Pacific salmon in the Western Subarctic Gyre.

Species	Year	No	CPUE	FL (mm)	BW (g)	SCI	H'
Sockeye	2003	5	0.19	526	2044	1.129	0.777
	2005	7	0.03	444	1089	0.672	1.276
	2006	35	1.34	540	2111	0.382	1.181
	2007	8	0.04	570	2561	0.137	1.176
	2008	0	0.00	-	-	-	-
Chum	2003	10	0.76	473	1607	0.603	0.563
	2005	26	0.51	511	1834	0.538	0.560
	2006	43	0.53	545	2062	0.601	0.743
	2007	15	0.20	508	1600	0.794	1.050
	2008	108	1.02	553	2160	0.538	0.686
Pink	2003	11	2.65	479	1378	0.775	0.996
	2005	47	5.88	461	1163	0.801	1.310
	2006	29	1.30	470	1403	1.473	1.346
	2007	2	2.90	486	1390	0.094	0.808
	2008	107	3.27	407	757	0.541	1.237
Coho	2003	3	0.01	599	2833	0.895	0.472
	2005	2	0.01	536	1860	1.380	0.707
	2006	0	0.00	-	-	-	-
	2007	14	0.23	631	3435	0.110	0.583
	2008	0	0.00	-	-	-	-
Chinook	2003	1	0.01	656	4050	0.122	0.642
	2005	0	0.00	-	-	-	-
	2006	1	0.01	645	3734	1.765	0.579
	2007	0	0.00	-	-	-	-
	2008	0	0.00	-	-	-	-

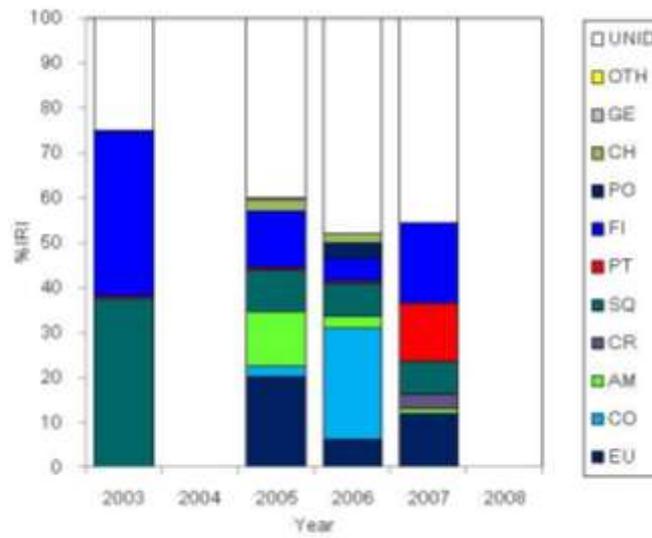


Fig. 2-10. Annual change in prey composition of sockeye salmon in the Western Subarctic Gyre.

Abbreviation of the legend are indicated in Table 2-1.

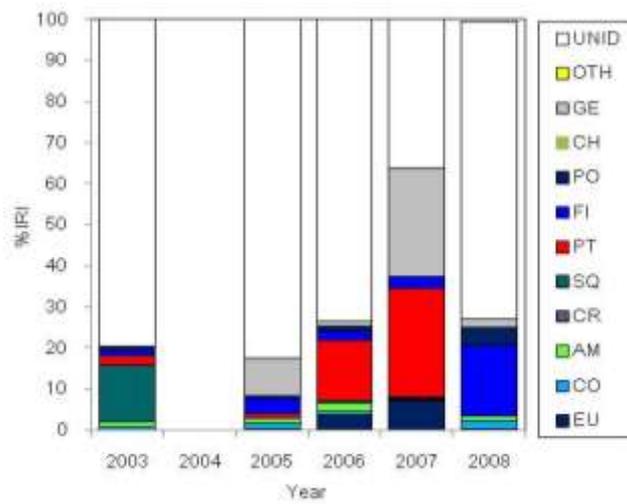


Fig. 2-11. Annual change in prey composition of chum salmon in the Western Subarctic Gyre.

Abbreviation of the legend are indicated in Table 2-1.

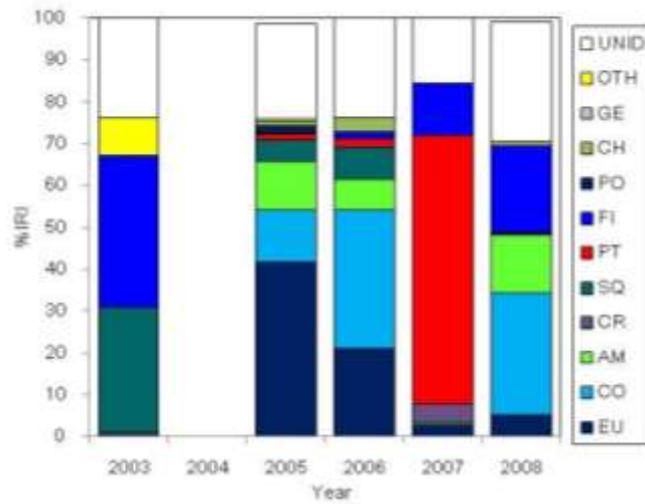


Fig. 2-12. Annual change in prey composition of pink salmon in the Western Subarctic Gyre.

Abbreviation of the legend are indicated in Table 2-1.

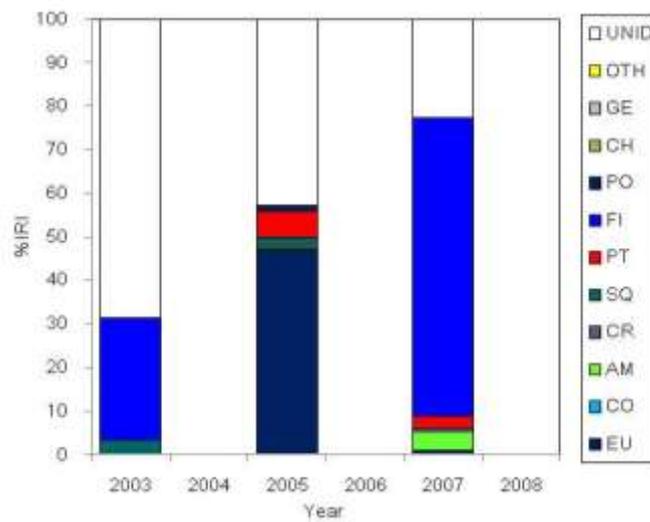


Fig. 2-13. Annual change in prey composition of coho salmon in the Western Subarctic Gyre.

Abbreviation of the legend are indicated in Table 2-1.

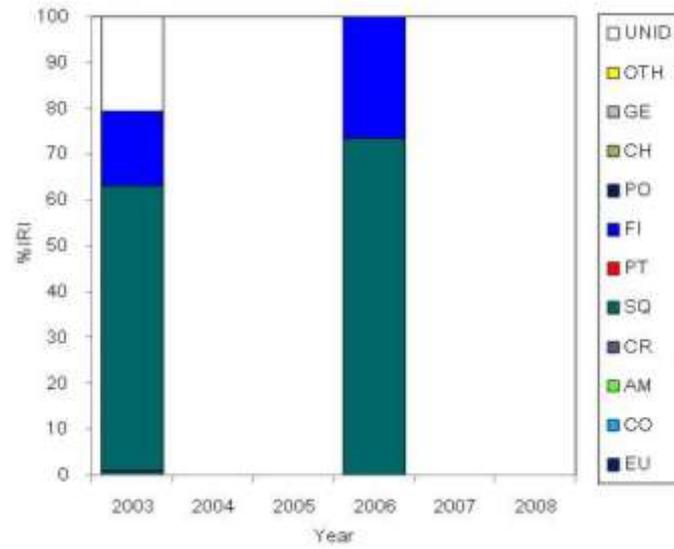


Fig. 2-14. Annual change in prey composition of Chinook salmon in the Western Subarctic Gyre.

Abbreviation of the legend are indicated in Table 2-1.

Table 2-6. Relationship between Pacific Decadal Oscillation (PDO) and food niche width (H') of Pacific salmon in the Western Subarctic Gyre from 2003 to 2008. a: slope, b: intercept.

Species	N	R ²	F	P	a	b	r _a	Fa	Pa
Sockeye	4	0.195	0.969	0.381	-0.128	1.111	-0.442	0.067	0.808
Chum	5	0.131	0.602	0.481	-0.095	0.727	-0.362	0.169	0.702
Pink	5	0.017	0.067	0.808	-0.039	1.142	-0.128	0.012	0.919
Coho	3	0.085	0.373	0.574	-0.045	0.590	-0.292	0.021	0.891
Chinook	2	-	-	-	-	-	-	-	-
Steelhead	0	-	-	-	-	-	-	-	-

Table 2-7. Relationship between Pacific Decadal Oscillation (PDO) and rate of squids in the prey animals of Pacific salmon in the Western Subarctic Gyre from 2003 to 2008. a: slope, b: intercept.

Species	N	R ²	F	P	a	b	r _a	Fa	Pa
Sockeye	4	0.259	1.396	0.303	9.806	14.727	0.509	1.589	0.276
Chum	5	0.469	3.540	0.133	5.495	2.555	0.685	3.233	0.147
Pink	5	0.646	7.310	0.054	13.079	7.754	0.804	4.718	0.096
Coho	3	0.372	2.368	0.199	1.310	1.629	0.610	2.015	0.229
Chinook	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Steelhead	-	-	-	-	-	-	-	-	-

3-2 海域間におけるサケ属魚類の食性の差

1996年～1998年のアラスカ湾 (GA1-2), 2003年～2007年の西部亜寒帯環流域 (WG1-2), およびベーリング海 (BS1-3) におけるサケ属 5種の胃内容物を海域毎に比較した (Fig. 2-15～2-29)。

ベニザケは, アラスカ湾 (GA1-2; N=223) ではイカ類を, 西部亜寒帯環流域 (WG2; N=54) ではカイアシ類, イカ類および沖合性端脚類を, ベーリング海 (BS1; N=8) では魚類, オキアミ類および翼足類など様々な餌を食べた (Fig. 2-15)。餌ニッチ幅は, アラスカ湾が最も低く (0.822, 1.207), 西部亜寒帯環流域 (1.693,) とベーリング海 (1.534) で高かった。

シロザケは, 全海域で沖合性端脚類, 翼足類およびクラゲ類を摂餌する機会が多かったが, ベーリング海沿岸域 (BS1) および沖合域 (BS2) では翼足類を, セント・ローレンス島付近 (BS3) では沖合性端脚類を多く摂餌していた (Fig. 2-16)。餌ニッチ幅は海域間であまり差が見られなかったが, アラスカ湾 (1.248, 1.774) で比較的高く, ついで西部亜寒帯環流域 (0.976, 1.324), ベーリング海 (1.089, 1.018, 1.242) の順であった。

カラフトマスは, アラスカ湾 (GA1-2; N=472) ではイカ類をよく食べ, 西部亜寒帯環流域 (WG1-2; N=146) ではオキアミ類とカイアシ類を, ベーリング海 (BS1-2; N=2) では翼足類を比較的良好に食べていた (Fig. 2-17)。餌ニッチ幅は, ベーリング海で低く (0.765, 0.930), アラスカ湾 (1.584, 1.792) と西部亜寒帯環流域 (1.457, 1.792) ではきわめて高かった。

ギンザケは, アラスカ湾 (GA1-2) ではイカ類を, 西部亜寒帯環流域 (WG2) ではオキアミ類を, そしてベーリング海 (BS1-2) では魚類を多く摂餌していた (Fig. 2-18)。

餌ニッチ幅は西部亜寒帯環流域 (1.414) で比較的高いものの、アラスカ湾 (0.763, 1.016) およびベーリング海 (0.541, 1.050) ではきわめて低かった。

マスノスケは、アラスカ湾 (GA1-2) ではイカ類を、西部亜寒帯環流域 (WG2) では魚類、イカ類およびヤムシ類を多く摂餌していた (Fig. 2-19)。餌ニッチ幅はアラスカ湾 (0.500, 0.756) できわめて低く、西部亜寒帯環流域 (1.292) で若干高かった。

スチールヘッドトラウトは、アラスカ湾 (GA2) ではイカ類と魚類を卓越的に摂餌し、西部亜寒帯環流域 (WG1) では1個体のみ採集されたが、その胃内容物は不明物であった (Fig. 2-19)。アラスカ湾で採集されたスチールヘッドトラウトの餌ニッチ幅 (1.394) は比較的高かった。

各海域におけるサケ属 5 種の胃内容物組成の結果に基づき、クラスター分析を用いて種間—海域間の胃内容物組成の類似性を抽出した (Fig. 2-20)。分析結果、12 の胃内容物群は類似度約 40% (10/27) で大きく次の 4 グループに分かれた。

グループ I : イカ類を卓越的に摂餌するアラスカ湾 (GA1-2) のベニザケ、カラフトマス、ギンザケ、マスノスケおよびスチールヘッドトラウト。

グループ II : 魚類を卓越的に摂餌するベーリング海 (BS1-2) と西部亜寒帯環流域 (WSG2)の一部におけるギンザケとマスノスケ。

グループ III : 翼足類を卓越的に摂餌するベーリング海 (BS1-2) のシロザケとカラフトマス。

グループ IV : 主にオキアミ類、カイアシ類および沖合性端脚類の動物プランクトンと消化された不明物が胃内容物を占めるベニザケ、シロザケおよびカラフトマス。すべての海域 (GA1-2, WG1-2, BS1, 3) を含む。一例ではあるが、胃内容物が不明物で占められていた西部亜寒帯環流域 (WG2) のスチールヘッドトラウトもこのグループに含まれる。

以上をまとめると、1) アラスカ湾ではシロザケを除き、サケ属5種はイカ類を卓越的に摂餌し、2) 西部亜寒帯環流域では、サケ属魚類は動物プランクトンを摂餌する機会が多いが、一部の海域ではギンザケとマスノスケが魚類を摂餌することもあった。3) ベーリング海におけるサケ属魚類の食性は動物プランクトン食のベニザケ、シロザケおよびカラフトマスと、ネクトン食のギンザケとマスノスケに2分された。動物プランクトン食のうち、シロザケとカラフトマスは翼足類を卓越的に摂餌する機会が多かったといえる。

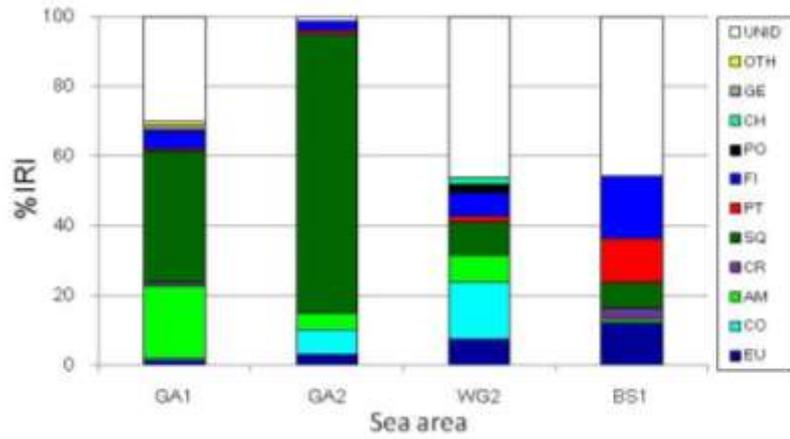


Fig. 2-15. Prey composition of sockeye salmon in the North Pacific Ocean and the Bering Sea. Abbreviation of the legend are indicated in Table 2-1.

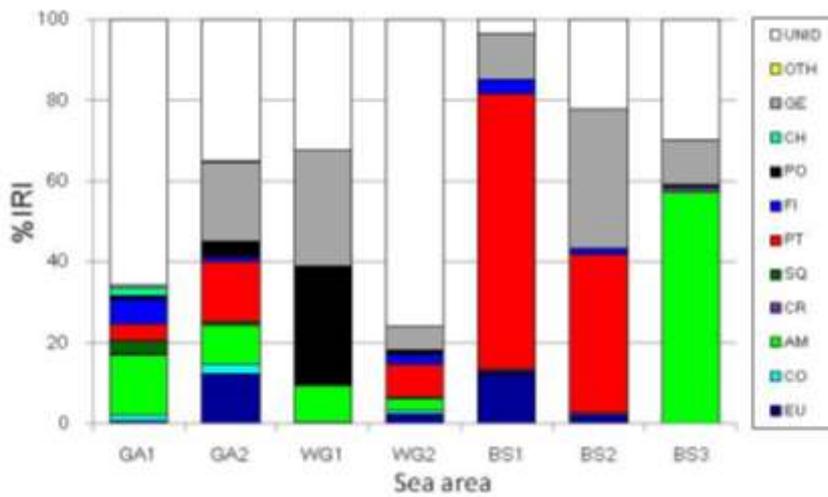


Fig. 2-16. Prey composition of chum salmon in the North Pacific Ocean and the Bering Sea. Abbreviation of the legend are indicated in Table 2-1.

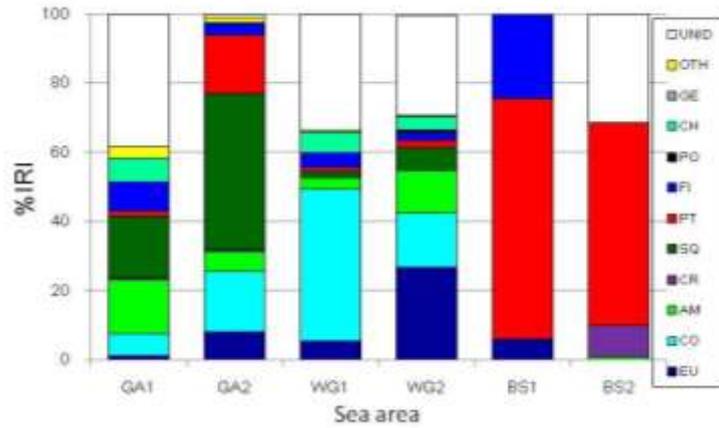


Fig. 2-17. Prey composition of pink salmon in the North Pacific Ocean and the Bering Sea.

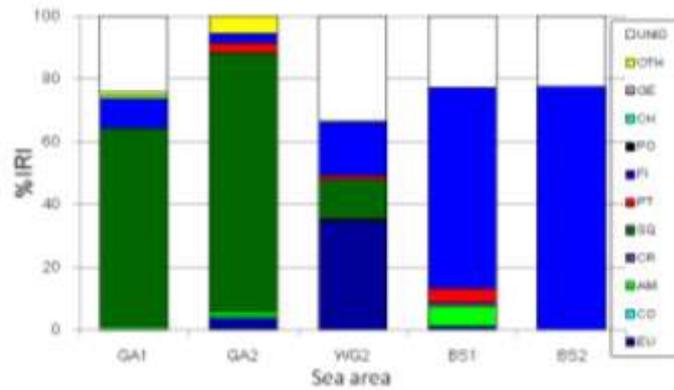


Fig. 2-18. Prey composition of coho salmon in the North Pacific Ocean and the Bering Sea. Abbreviation of the legend are indicated in Table 2-1.

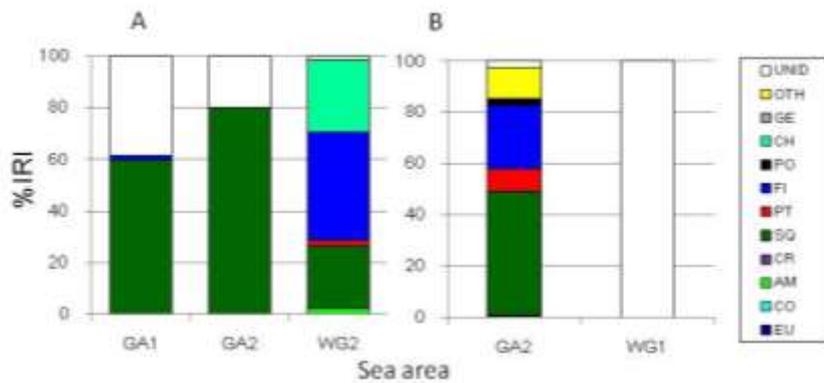


Fig. 2-19. Prey composition of Chinook salmon (A) and steelhead trout (B) in the North Pacific Ocean and the Bering Sea. Abbreviation of the legend are indicated in Table 2-1.

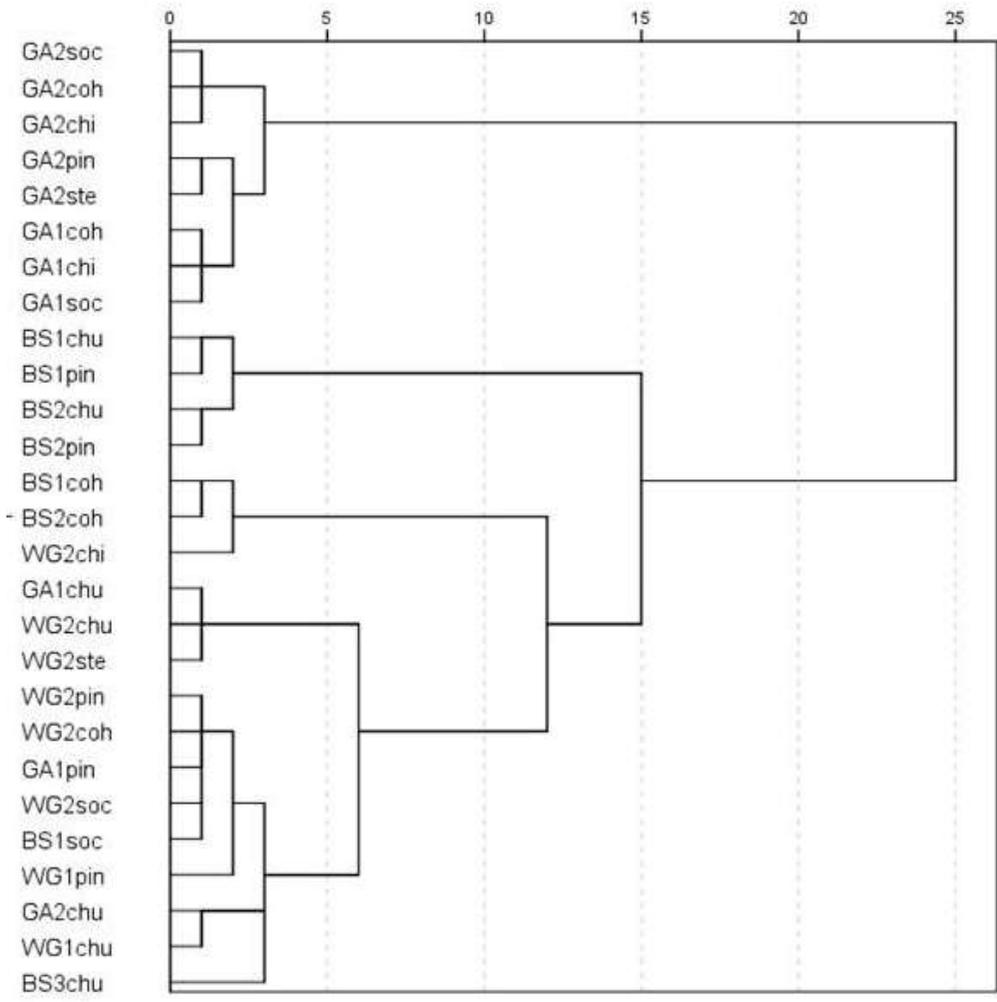


Fig. 2-20. Cluster analysis on prey composition of Pacific salmon in the North Pacific Ocean. Cases show “ocean area + species”. Ocean area: Gulf of Alaska (GA1-2), Western Subarctic Gyre (WG1-3), and Bering Sea (BS1-3). Species: sockeye (soc), chum (chu), pink (pin), coho (coh), Chinook salmon (chi), and steelhead trout (ste).

3-3 食性と種内・種間関係

サケ属魚類のうち、プランクトン食のベニザケ、シロザケおよびカラフトマスの摂餌パターンが、種内・種間の個体群密度により影響を受けるかどうかを年変化を用いて検討した。個体群密度として CPUE を、摂餌量として胃内容量指数 SCI を、摂餌パターンとして餌ニッチ幅 H' を指標とした。まず、予備的にアラスカ湾と西部亜寒帯環流域に分けて単回帰分析したところ、アラスカ湾ではカラフトマスの SCI のみがベニザケとシロザケの CPUE と負の相関を示し (Table 2-8)、同じくカラフトマスの H' がベニザケとシロザケの CPUE と顕著な正の相関を示した (Table 2-9)。このことは、カラフトマスのみがベニザケとシロザケの個体群密度が高いほど摂餌量が少なく、摂食する餌生物が多岐にわたることを意味する。また、サケ属 3 種の摂餌パターンは種内の個体群密度 (CPUE) により影響を受けないことを Table 2-9 は示している。一方、標本数が少なかった西部亜寒帯環流域 (N<5) では、サケ属 3 種の SCI あるいは H' と種内間の CPUE との間に相関はみられなかった (Tables 2-10, 11)。

さらに、目的変数を胃内容量指数 SCI と餌ニッチ幅 H'、説明変数を海域 (GA1-2, WG1-2)、ベニザケ、シロザケ、カラフトマスの CPUE、体長 (FL) および体重 (BW) としてステップワイズ法による重回帰分析を試みた。重回帰分析は 2 つの説明変数を残す変数減少法により行った。その結果、決定係数が比較的高かったのはベニザケの SCI ($R^2=0.481$, $P<0.001$) と H' ($R^2=0.768$, $P<0.001$)、カラフトマスの H' ($R^2=0.687$, $P=0.001$) であった。そのうち、偏相関係数が有意だった説明変数は、ベニザケの SCI におけるベニザケ CPUE ($r=-0.697$, $P=0.038$) と H' における FL ($r=-0.646$, $P=0.027$) のみであった (Table 2-12)。これらの結果は、1) ベニザケは同種の密度が高いと摂餌量が減ること、大型個体ほど餌選択性が高いこと、2) シロザケの摂餌パターンは種内間 (CPUE)、

海域間 (GA1-2, WG1-2) および体サイズ (FL) の影響をそれほど受けていないことを示す。

Table 2-8. Relationship between CPUE and stomach content index (SCI) of sockeye, chum, and pink sockeye salmon in the Gulf of Alaska. a: slope, b: intercept.

Species	CPUE	N	R ²	F	P	a	b	r _a	F _a	P _a
Sockeye	Sockeye	10	0.159	3.027	0.101	-0.332	1.596	-0.351	0.646	0.433
	Chum	10	0.009	0.142	0.712	0.061	1.156	0.064	0.024	0.878
	Pink	10	0.128	2.204	0.158	-0.209	1.470	-0.362	0.545	0.472
Chum	Sockeye	10	0.157	2.790	0.116	0.161	0.389	0.277	0.733	0.405
	Chum	10	0.042	0.654	0.431	0.061	0.465	0.135	0.137	0.716
	Pink	10	0.159	2.830	0.113	-0.109	0.668	-0.403	0.717	0.411
Pink	Sockeye	10	0.312	6.795	0.020	-0.377	1.216	-0.391	0.566	0.464
	Chum	10	0.229	4.461	0.052	-0.237	1.170	-0.317	0.395	0.539
	Pink	10	0.002	0.035	0.853	-0.022	0.868	-0.049	0.015	0.903

Table 2-9. Relationship between CPUE and prey diversity (H') of sockeye, chum, and pink sockeye salmon in the Gulf of Alaska. a: slope, b: intercept.

Species	CPUE	N	R ²	F	P	a	b	r _a	F _a	P _a
Sockeye	Sockeye	14	0.004	0.060	0.810	-0.042	0.629	-0.054	0.043	0.839
	Chum	14	0.069	1.188	0.292	0.159	0.379	0.206	0.673	0.424
	Pink	12	0.018	0.291	0.597	0.068	0.514	0.131	0.272	0.609
Chum	Sockeye	15	0.172	3.329	0.087	-0.341	1.224	-0.316	1.037	0.324
	Chum	15	0.004	0.062	0.806	-0.037	0.941	-0.049	0.030	0.864
	Pink	12	0.116	2.104	0.166	0.172	0.715	0.335	1.768	0.202
Pink	Sockeye	9	0.701	37.429	0.000	0.399	0.570	0.429	1.088	0.312
	Chum	9	0.646	29.220	0.000	0.245	0.611	0.566	1.721	0.208
	Pink	9	0.037	0.610	0.446	0.057	0.891	0.181	0.087	0.772

Table 2-10. Relationship between CPUE and stomach content index (SCI) of chum, pink, and sockeye salmon in the Western Subarctic Gyre.

CPUE	SCI	R ²	F	P	N
Chum	Chum	0.579	4.119	0.135	5
Pink	Chum	0.109	0.366	0.588	5
Sockeye	Chum	0.046	0.143	0.730	4
Chum	Pink	0.042	0.133	0.739	5
Pink	Pink	0.103	0.344	0.599	5
Sockeye	Pink	0.739	8.475	0.062	4
Chum	Sockeye	0.420	2.173	0.237	4
Pink	Sockeye	0.040	0.125	0.747	4
Sockeye	Sockeye	0.038	0.120	0.752	4

Table 2-11. Relationship between CPUE and prey diversity (H') of chum, pink, and sockeye salmon in the Western Subarctic Gyre.

CPUE	H'	R ²	F	P	N
Chum	Chum	0.417	2.145	0.239	5
Pink	Chum	0.133	0.458	0.547	5
Sockeye	Chum	0	0	0.987	4
Chum	Pink	0.185	0.620	0.470	5
Pink	Pink	0.026	0.080	0.496	5
Sockeye	Pink	0.227	0.878	0.418	4
Chum	Sockeye	0.224	0.867	0.420	4
Pink	Sockeye	0.157	0.559	0.509	4
Sockeye	Sockeye	0.013	0.039	0.855	4

Table 2-12. Results of the stepwise multiple regression analysis of prey diversity (H') and stomach content index (SCI) for sockeye, chum, and pink salmon in the North Pacific Ocean.

Criterion variable	Species	Explanatory variable	Slope	r	F _r	P _r	R ²	F _{R2}	P _{R2}
H'	Sockeye	CPUEchu	-0.226	-0.372	1.422	0.256	0.481	5.562	0.020
		FL	-0.008	-0.646	6.311	0.027	-	-	-
		Constant	5.096	-	-	-	-	-	-
	Chum	Area	-0.449	-0.546	4.674	0.054	0.299	2.347	0.142
		FL	0.003	0.338	1.418	0.259	-	-	-
		Constant	0.409	-	-	-	-	-	-
	Pink	CPUEchu	0.211	0.500	0.829	0.379	0.687	14.296	0.001
		CPUEpin	0.124	0.643	1.748	0.209	-	-	-
		Constant	0.571	-	-	-	-	-	-
SCI	Sockeye	CPUEchu	-0.750	-0.625	3.682	0.079	0.768	16.312	0.000
		CPUEsoc	-0.300	-0.697	5.411	0.038	-	-	-
		Constant	2.231	-	-	-	-	-	-
	Chum	Area	0.202	0.332	1.358	0.268	0.123	0.770	0.486
		CPUEpin	-0.056	-0.306	1.138	0.309	-	-	-
		Constant	0.409	-	-	-	-	-	-
	Pink	CPUEchu	-0.123	-0.164	0.303	0.592	0.282	0.517	0.609
		CPUEpin	-0.072	-0.233	0.635	0.441	-	-	-
		Constant	1.072	-	-	-	-	-	-

Explanatory variables are ocean areas (GA1-2, WG1-2), CPUEs of sockeye (CPUEsoc), chum (CPUEchu), and pink salmon (CPUEpin), fork length (FL), and body weight (BW).

3-4 サケ属魚類の摂餌パターンのグループ化

1996年～1998年のアラスカ湾 (GA1-2), 2003年～2007年の西部亜寒帯環流域 (WG1-2) およびベーリング海 (BS1-3) におけるサケ属6種の胃内容物を海域の定点数, 標本数などの重み付けを考慮し, 加重平均値で胃内容物組成比を求めた (Fig. 2-21)。これを使って種を単位としてクラスター分析を行ったところ, 3グループに分かれた (Fig. 2-22)。1) シロザケとカラフトマスのグループ: 典型的な動物プランクトン食で, 翼足類, カイアシ類, 沖合性端脚類を摂餌する機会が多く, シロザケは特異的にゼラチン質動物プランクトン類を摂餌する。2) ベニザケとギンザケのグループ: 動物プランクトン (オキアミ類, カイアシ類, 沖合性端脚類) とネクトン (イカ類と魚) の両方を餌環境に応じて摂餌するが, ギンザケはイカ類を摂餌する機会が多い。3) マスノスケとスチールヘッドトラウトのグループ: 典型的なネクトン食で, イカ類が多く, スチールヘッドトラウトは餌環境によっては翼足類などの動物プランクトンも摂食する。

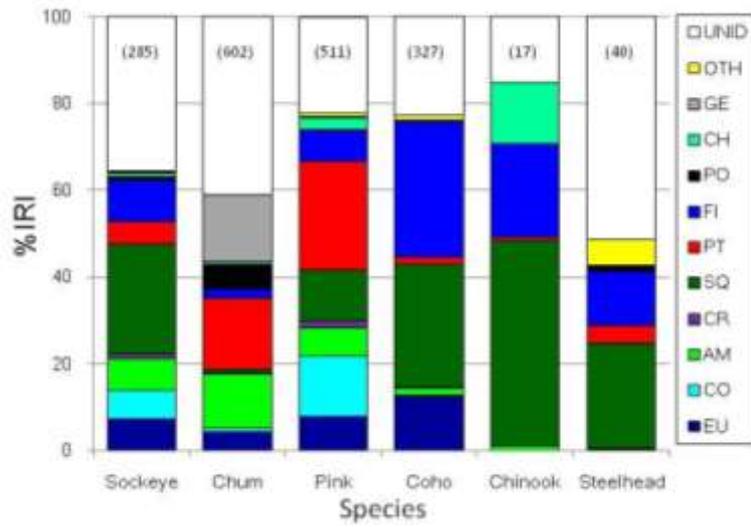


Fig. 2-21. Prey composition of Pacific salmon in the North Pacific Ocean and the Bering Sea (summary). Abbreviation of the legend are indicated in Table 2-1.

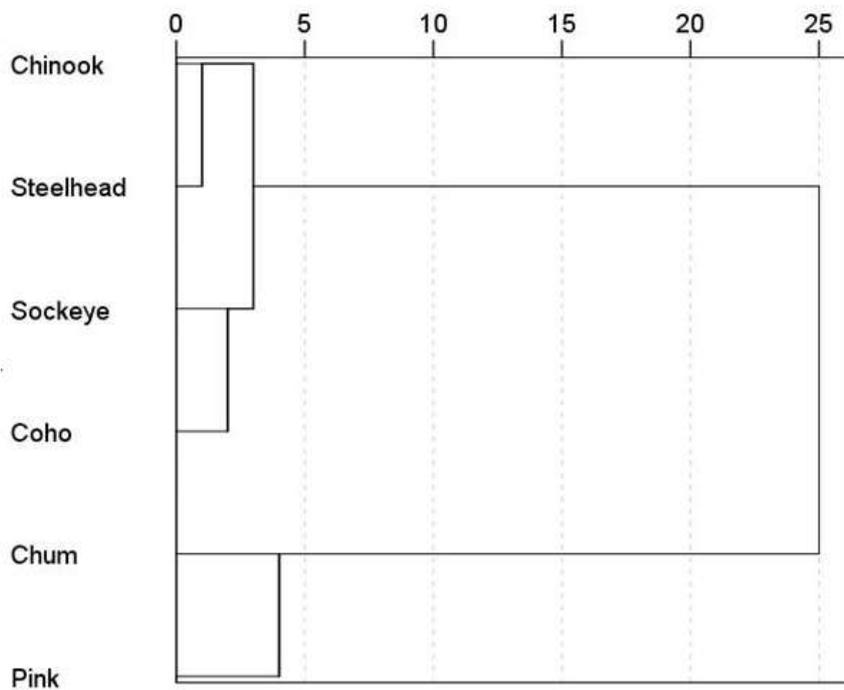


Fig. 2-22. Cluster analysis on prey composition of Pacific salmon in the North Pacific Ocean (summary).

4. 考察

サケ属魚類の食性の時空間変動

ベーリング海を含む北太平洋のサケ属魚類の環境収容力は、冬季のアリューシャン低気圧の変動とリンクする (Kaeriyama et al. 2009; Kaeriyama et al. 2014)。太平洋十年規模振動 (Pacific Decadal Oscillation ; PDO) は、アリューシャン低気圧の変動をよく表す長期的な気候変動指数である (Mantua et al. 1997)。PDO が高いほど、冬季のアリューシャン低気圧が強くなり、アラスカ湾では水温および生物生産力が高く、サケ属魚類の環境収容力は高いと推定されている (e.g., Brodeur and Ware 1992)。アラスカ湾における PDO とサケ属魚類の間には、胃内容物に占めるイカ類の割合においてベニザケとカラフトマスの2種が正の相関を示した (Table 2-4)。つまり、ベニザケとカラフトマスにおいては、PDO が高いほど、すなわち生産性が高い年ほどヒメドスイカのような特定の餌生物を食べ、結果的に餌ニッチ幅が狭くなった。一方、ギンザケ、マスノスケおよびスチールヘッドトラウトの食性では、長期的な気候変動による影響をさほど受けていないように見受けられ、イカ類を摂餌していた。それでも、ラニーニャの影響を受けた1998-2000年 (Kruse 1998; Stabeno et al. 2001; Overland et al. 2001) には、すべてのサケ属魚類の胃内容物からイカ類が消失した。これらの結果は、サケ属魚類が種特異性の摂餌パターンを持ち、多様な餌生物を食べる種では環境変化には柔軟に対応していることを示唆している。

餌ニッチ幅は、アラスカ湾で低く、西部亜寒帯環流域で高かった。これは、アラスカ湾では表中層にエネルギー価の高い餌生物であるヒメドスイカを中心に比較的中型のイカ類が大量に分布し (Davis et al. 1998; Davis 2003; Percy 1992)、シロザケを除くサケ属5種はヒメドスイカを卓越的に摂餌しているためである。このことは、胃内容

物に占めるイカ類の割合が減ると餌ニッチ幅が広がることから言える。これらのことは、栄養価とエネルギー価が高いイカ類 (Davis et al. 1998; Davis 2003) が胃内容物に卓越するアラスカ湾の方が、胃内容物が比較的多様な餌生物で構成される西部亜寒帯環流域に比べて餌環境としてサケ属魚類に有利であることを示唆している。

一方、シロザケに限ってみると、境 (2011) は越冬期において西部亜寒帯環流域に比べてアラスカ湾の方が肥満度と体内の脂質含有量が低いことを報告している。今回の結果では、分布密度 CPUE はアラスカ湾 (1.290 ± 0.557) の方が西部亜寒帯環流域 (0.604 ± 0.306) より有意に高い (Student t-test $t=2.595$, $P=0.009$) にもかかわらず、肥満度にはアラスカ湾 (1.28 ± 0.09) と西部亜寒帯環流域 (1.33 ± 0.12) で差がみられなかった (Mann-Whitney U-test $P=0.530$)。食性をみると、アラスカ湾でも西部亜寒帯環流域においても、シロザケはイカ類を摂餌せず、比較的栄養価の低い沖合性端脚類や翼足類、さらにゼラチン質動物プランクトンを摂餌していた (Fig. 2-4)。また、日本系シロザケでは海洋 1 年目ではオホーツク海から回遊してきて西部亜寒帯環流域で越冬するが、海洋 2 年目以降ではアラスカ湾で越冬する。その理由として、越冬時の海洋環境がアラスカ湾に比べて西部亜寒帯環流域の方が厳しいことがあげられている (浦和 2000; Urawa et al. 2009)。本研究結果から、境 (2011) の結果との違いを明らかにすることはできないが、季節によるサケ属魚類の摂餌パターンの違いも視野にいれ、今後明らかにしていきたい研究課題であると考えられる。

サケ属魚類の摂餌パターンにおける種内・種間競争

サケ属魚類の中でも、バイオマスが多いベニザケ、シロザケおよびカラフトマスの摂餌パターンが種内・種間の生物学的相互作用を受けているかどうかを重回帰分析により評価したところ、1) ベニザケは同種の密度が高いと摂餌量が減ること、大型個体ほど餌選択性が高いこと、2) シロザケの食性は種内・種間 (CPUE)、海域間 (GA1-2,

WG1-2) および体サイズ (FL) の影響をそれほど受けていないこと, 3) 説明変数の係数は有意ではなかったが, カラフトマスの食性や摂餌量はシロザケとカラフトマスの密度により影響を受けているかもしれないことがわかった。海域の効果は有意ではなかったのではっきりとは言えないが, 3 点目については, アラスカ湾だけとりだして再分析すると, カラフトマスの胃内容量指数 SCI あるいは餌ニッチ幅 H' は, それぞれベニザケおよびシロザケの CPUE と負あるいは正の相関を示した。このことは, カラフトマスの摂餌行動がベニザケあるいはシロザケの分布密度により影響を受けていることを示唆している。

ベーリング海では, カラフトマスの多い奇数年には, シロザケの胃内容物に占める甲殻類動物プランクトンが少なくなり, 反対にゼラチン質動物プランクトンが多くなることが報告されている (Tadokoro et al. 1996)。本研究結果では, アラスカ湾のシロザケの胃内容物にそのような傾向は見られないが, 西部亜寒帯環流域のシロザケには奇数年にゼラチン質動物プランクトンが多く出現する傾向が観察された。一方, 境 (2011) は, カラフトマスの分布密度を主効果としてシロザケの SCI を一般化線型モデル (GLM) に組み入れた結果, すべての海域においてシロザケの SCI にカラフトマスの密度効果は認められなかったことを報告している。これらの結果は, 異種間での密度効果は海域でも異なるが, それほど顕著ではないことを示唆している。一方, 一般にサケ属魚類では種内の密度効果が種の成長や体サイズに影響を及ぼすことが報告されている (Kaeriyama 1998; Azumaya and Ishida 2000; Ishida et al. 2002) が, 本研究の結果は種内競争の効果は種によって観察される場合とされない場合があることを示唆している。また, アラスカ湾で観察されたように, ベニザケとシロザケの分布密度がカラフトマスの摂餌パターンに影響を及ぼしている可能性が高い。したがって本研究の結果では, 十分な根拠を示せてはいないが, サケ属魚類の食性および摂餌量は種内はもとより種間においても密度依存的な影響を無視できない可能性を示唆する。そし

てそれらの強さは、サケ属魚類の種毎の環境収容力とバイオマスとの関係などのように、海域や種間によって異なるようである。

摂餌パターンの種特異性

サケ属 6 種の摂餌パターンは大きく 3 グループに分かれた。グループ I はイカ類と魚類を卓越的に摂餌する典型的なネクトン食としてのマスノスケとスチールヘッドトラウトからなる。グループ II は翼足類，沖合性端脚類，オキアミ類などの動物プランクトンを多く摂餌し，餌ニッチ幅が広い典型的な動物プランクトン食としてのシロザケとカラフトマスである。なおシロザケは特異的にゼラチン質動物プランクトン類も多く摂餌する。そして，グループ III は上記 2 グループの特徴を併せ持ち，時と場合により，ネクトン食あるいは動物プランクトン食となるベニザケとギンザケからなる (Figs. 2-21, 2-22)。

サケ属魚類は早い発育段階で降海する種ほど，海洋での分布域が広く，バイオマスが多いことから，海洋の高い生物生産力を利用するために降海性を，淡水域で繁殖するために母川回帰性を獲得し進化してきたと考えられている (帰山 1994)。したがって発育期の早い段階で降海するシロザケとカラフトマスは，バイオマスの大きさや海洋分布域の広さからサケ属魚類の中では最も進化した種とみなされている (Stearley and Smith 1993; Murata et al. 1996; Quinn 2005; 帰山ら 2013)。また，形態行動形質として，ベニザケ，シロザケおよびカラフトマスは尾鰭が二叉形で体形がスリム型で，鰓耙数が多く，群れを形成する (e.g., Hoar 1976; Kaeriyama 1989 ; 帰山・浦和 1990)。それに対してサクラマス，ギンザケおよびマスノスケは比較的原始的な種で淡水生態系への依存度が高く，体高があり，尾鰭が截形で体形がラウンド型で，口が大きく，鰓耙数が少なく，なわばりを形成し，ネクトン食としての生活史パターンをとる (e.g., Neave 1958; Hoar 1976; Kaeriyama 1989; 帰山・浦和 1990)。

本研究結果で得られたサケ属 6 種の摂餌パターンは、サケ属魚類の適応と進化の結果を反映しているとみなされる。すなわち、淡水生活への依存度が高く、淡水ではなわばりを形成し、沿岸近くに生息して外洋まであまり回遊しない、待ち伏せ型の摂餌パターンをとる比較的原始的な種であるスチールヘッドトラウトおよびマスノスケ（グループ I）はネクトン食で、群れを形成し、早い発育段階で降海し、海洋に広く分布して広域探索型の摂餌パターンをとる種であるカラフトマスとシロザケは動物プランクトン食（グループ II）で、それらの中間に位置するベニザケとギンザケ（グループ III）が生息条件に応じて両者の摂餌パターンを展開すると考えられる。

第3章 安定同位体比分析によるサケ属魚類の食性の変異

1. 背景と目的

餌生物の同位体組成は規則的变化を受けて、捕食者の組織に反映されるので、例えば動物の体組織のタンパク質の同位体組成から、その動物が摂食した餌生物の情報を得ることができる(南川 2001)。とくに、動物の体外に排出される化学成分は、一般に軽い同位体が多いことから、食物連鎖にしたがって重い同位体が一定の割合で動物の組織に濃縮する(南川 2001)。したがって、安定同位体比を測定することにより、高次捕食者の餌生物を推測するばかりでなく、生態系の食物網を推定することが可能である(Minagawa and Wada 1984; Hobson et al. 1994; 高井・富永 2008)。

1980年代頃より炭素($\delta^{13}\text{C}$)と窒素($\delta^{15}\text{N}$)の安定同位体比分析が生態系の食物網を評価する上で重要な役割を果たすようになってきた(e.g., Peterson and Fry 1987)。また、 $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は生物の生活史における栄養動態の時空間変異を明らかにする上でもきわめて有効な手段であることが分かってきた(Beaudoin et al. 1999; Phillips and Koch 2002; Kaeriyama et al. 2004; MacKenzie et al. 2011)。生態系における消費者の安定同位体比は、生産者の安定同位体比の時空間変異の結果として変動し(Peterson and Fry 1987)、食物網内の濃縮度合いによってさらに複雑になる(Minagawa and Wada 1984)。前述したように、一般に栄養段階が一つ上がる毎に $\delta^{13}\text{C}$ は1‰、 $\delta^{15}\text{N}$ は3.4‰増加する(Minagawa and Wada 1984; 石樋・横山 2008)。ただし、餌と捕食者の種間の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は必ずしも一定ではなく、生息場所や生息水深により異なる(Satterfield and Finney 2002)。先述のように、生態系のベースライン(植物プランクトン)の値が海域間でちがっていたり、食物連鎖が見かけより複雑であったりするためである。Schell et al.

(1998) によると、ベーリング海、チャクチ海、ビュフォート海および北極海における動物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は、海域生態系間で著しい変異がみられる。ベーリング海峡を通して、北方へ水塊が移流する。北極海と南西ベーリング海の深層で濃縮された動物プランクトンが北極海へ移送され広く分布する。そのため、 $\delta^{15}\text{N}$ は一般的にベーリング海からチャクチ海にむかって高い。また、動物プランクトンのうち、ヤムシ類の $\delta^{15}\text{N}$ はカイアシ類やオキアミ類よりも 2.5~3% も高く、ヤムシ類は栄養段階が 1 ランク上の肉食者に位置づけられる (Schell et al. 1998)。

日本系シロザケは発育段階に応じて日本沿岸域からオホーツク海、西部亜寒帯環流域、ベーリング海およびアラスカ湾と広く複数の海洋生態系を回遊する(浦和 2000)。シロザケの $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は発育段階に応じて餌が変わることにより、また異なる海洋生態系に回遊することにより、変化するはずである。しかし、生物の発育と回遊にともなう $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の動態に関する研究はほとんど行われてこなかった。魚類の $\delta^{13}\text{C}$ は、脂質、肝臓、体全体、筋肉、鱗の順に高くなり、 $\delta^{15}\text{N}$ は肝臓、鱗、体全体、筋肉の順に高くなるが、それらは代謝速度と関係し、それらの濃縮係数は組織依存的であるといわれている(高井・富永 2008 ; 石樋・横山 2008)。このことは、生物の体組織の安定同位体比は組織の代謝動態によっても変化することを意味する。

動物の体組織の安定同位体比が食物を取り込み濃縮するまでの必要な時間を回転率 *turn over time* というが、サケ科魚類の回転率に関する情報はきわめて少なく、淡水で生活するコレゴヌス (*Coregonus nasus*) で 1 年間 (Hesslein et al. 1993)、サクラマス当歳魚で 120 日 (下田ら 2005) と推定されている。古い餌と新しい餌の $\delta^{15}\text{N}$ が中間の値になるまでに要する時間を半更新時間というが、この半更新時間はハゼの肝臓で 3 日、心臓で 6 日、筋肉で 28 日である (高井・富永 2008)。このように魚類の安定同位体比は、若齢な個体ほど、また代謝活性の活発な組織ほど、回転率が高い。したがって、回遊魚において組織の安定同位体比から食性の変異を説明する場合、回転率の差、

つまりいつ食べた餌を反映するか、を考慮する必要がある。

北海道南部の遊楽部川では、もともと自然産卵由来で比較的遅い時期（12月以降）に下流で産卵する遊楽部川固有の野生魚と、北海道各地から移植放流され比較的早い時期（10～11月）に上流の孵化場近くで産卵する孵化場魚に分けられる（今井ら 2007; Yokotani et al. 2009）。ミトコンドリア DNA 調節領域の分析結果から、孵化場魚は他の北海道各地の孵化場魚と遺伝的分化が見られないのに対し、野生魚は孵化場魚と遺伝的に明らかに異なっている（Yokotani et al. 2009）。野生魚は孵化場魚に比べて適応度が高く、繁殖競争や摂餌行動の個体間相互作用において孵化場魚より優位であるといわれている（Fleming and Gross 1993; 帰山 1999; Kaeriyama and Qin 2014）。もしそうであるなら、生活史を通して野生魚の栄養的地位は孵化場魚と異なることが予想される。

本章では、サケ属魚類の栄養動態を各組織による違い、発育と成長に伴う変化、異なる海洋生態系における比較、餌生物との関係および種内・種間競争といった視点から炭素と窒素の安定同位体比分析により明らかにすることを目的とする。

2. 材料と方法

2-1. 採集標本と使用データ

カラフトマスの体組織の安定同位体比

2012年8月20日に、北海道東部標津町沿岸で定置網により採集したカラフトマス親魚（雄18個体、雌18個体）の体組織17部位（Fig. 3-1）を、炭素・窒素安定同位体比の分析に供した。

シロザケの野生魚と孵化場魚

標本として、北海道南部の遊楽部川の下流産卵場のサランベ付近および上流産卵場の鮭誕橋付近において、産卵後の斃死直前あるいは直後のシロザケ親魚から筋肉、鱗および腹腔内の未受精卵を採集した（Fig. 3-2）。採集時期と標本数は、2011年10月27日にサランベ2個体、鮭誕橋12個体、11月12～19日にサランベ8個体、鮭誕橋13個体、そして12月3日にサランベ18個体、鮭誕橋8個体の計61個体である。また、ここでは先行研究（今井ら 2007; Yokotani 2009）にもとづき、10～11月に鮭誕橋で産卵する個体を孵化場魚（25個体）、12月にサランベで産卵する個体を野生魚（18個体）と推断した。未受精卵の標本数は鮭誕橋で10～11月に採集した5個体と、サランベで12月に採集した2個体の計7個体である。シロザケの性は第二次性徴（鼻曲がり、背隆起、尾柄高および脂鱗の大きさ）から判断し、年齢は鱗の年帯数から決定した。日本系シロザケは、海洋生活1年目の成長期はオホーツク海で、海洋生活2年目以降の成長期はベーリング海に生息する（浦和 2000）。そのため、鱗の安定同位体比分析では、鱗の1年帯（S1）とそれ以外（S2）を分けて分析した。

シロザケとサクラマスの上直後稚魚

2012年3月17日と24日に、遊樂部川において同所的に同時に上直後のサクラマス稚魚23個体とシロザケ稚魚32個体を採集し、安定同位体比分析に供した。

シロザケ幼魚

2011年6月28日に、北海道東部昆布森沿岸において表層二艘曳網により、2012年4月27日と5月10日に岩手県釜石湾において火灯敷網により採集したシロザケ幼魚それぞれ22個体と36個体を安定同位体比分析に供した。

北太平洋とその付属海で採集した餌生物とサケ属魚類

これらの標本は、1999年～2011年の春季と夏季に北海道大学水産学部附属練習船おしよろ丸上で調査表層流し刺網により採集されたサケ属魚類 (Table 3-6) と、NORPAC ネットおよびボンゴネットにより採集された動物プランクトン (Table 3-8) であり、北海道東海大学工学部帰山研究室および北海道大学大学院水産科学研究院海洋生物資源保全管理学講座において安定同位体比分析されたデータを用いた。標本採集場所は Fig. 2-1 に示した。

2-2 標本処理

$\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の分析は定法に従った。すなわち、標本を超純水で洗浄した後、60°C で24時間以上乾燥し粉末化した後、クロロホルム-メタノール混合溶液(2:1)で脱脂した。その後、標本をスズ・カップに包丸し、元素分析計 EA1110 と質量分析計 DELTAplus (Thermo Fisher Scientific 社製)により分析した。 $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は $\Delta(\%) = 10^3 [R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}$

−1]により求めた。ただし、 R_{sample} と R_{standard} は標本と国際標準物質の $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ もしくは $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ を表す。なお、国際標準物質として炭素は米国サウスカロライナ州 Pee Dee 層ベレムナイト類 (Belemnoidea; PDB) を、窒素は大気中の窒素を用いた。

2-3 データ分析

基本的に、2 標本間の検定には、データがパラメトリックかつ等分散が得られた標本間に Student の t 検定を、パラメトリックかつ不等分散の場合には Welch の t 検定を、データがノンパラメトリックな場合には Man-Whitney の U 検定を使用した。3 つ以上の標本間では、データがパラメトリックかつ等分散の場合は一元配置分散分析 (ANOVA) を、パラメトリックかつ不等分散では Welch の検定を、ノンパラメトリックな標本間では Kruskal-Wallis 検定を用いた。標本間のグループ化には階層クラスタ分析を行った。間隔には平方ユークリッド距離を、クラスタ化には Ward 法を用いた。

速度論的同位体効果の確認および野生魚と孵化場魚間で安定同位体比を比較するため、統計ソフト SPSS Ver. 21 を使用して、一般化線型モデル (GLM) により回帰直線分析および ANOVA から共分散分析 (ANCOVA) を行った。

Vander Zanden et al. (2000) の栄養段階 (trophic position; TP) は、消費者の $\delta^{15}\text{N}$ を $\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}}$ 、餌生物の $\delta^{15}\text{N}$ を $\delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}}$ 、濃縮係数を 3.4‰として

$$TP = ((\delta^{15}\text{N}_{\text{consumer}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{baseline}})/3.4) + 2$$

で求められている。すなわち、餌の栄養段階は 2 に固定されている。しかし、例えばスチールヘッドトラウトやマスノスケでは栄養段階 3 のネクトンのみならず、栄養段階 2 の動物プランクトンも摂餌する。そこで、本研究ではある海域生態系におけるサケ属魚類の餌 i 種の胃内容物に占める割合を P_i 、栄養段階を TL_i とし、胃内容物全体の栄養段階 Prey baseline TL を

$$\text{Prey baseline TL} = \Sigma (TL_i \times P_i)$$

とし、胃内容物全体の $\delta^{15}\text{N}$ を

$$\text{Prey baseline } \delta^{15}\text{N} = \Sigma (\delta^{15}\text{N}_i \times P_i)$$

で求めた。ここで、 $\delta^{15}\text{N}_i$ は餌種 i の $\delta^{15}\text{N}$ をあらわす。その上で、この海域におけるサケ属魚類の栄養段階 SalmonTP を

$$\text{Salmon TP} = (\text{Salmon } \delta^{15}\text{N} - \text{Prey baseline } \delta^{15}\text{N}) / 3.4 + \text{Prey baseline TL}$$

により求めた。本論文では、海洋生態系の栄養段階は基本的に第一次生産者（植物プランクトン; phytoplankton）を 1，消費者のうち植物プランクトンを摂食する動物プランクトン（phytoplanktivores）を 2，動物プランクトンを摂餌する動物プランクトン（e.g., ヤムシ類）とネクトン（zooplanktivores）を 3，それらを摂餌するネクトン（piscivores）を 4 と定義した。すなわち、動物プランクトンのうち、オキアミ類，カイアシ類，沖合性端脚類，甲殻類幼生，翼足類およびゼラチン質動物プランクトンの栄養段階を 2，動物プランクトンの多毛類とヤムシ類の栄養段階を 3 とした（Miller et al 2010; 相田 2012）。

各海域におけるサケ属魚類への餌生物の寄与率を、掃き出し法による餌 3 起源線形モデル（Phillips and Koch 2002; Phillips and Gregg 2003）から推定した。

本文中、値の表記は「平均±標準誤差，範囲」で示した。

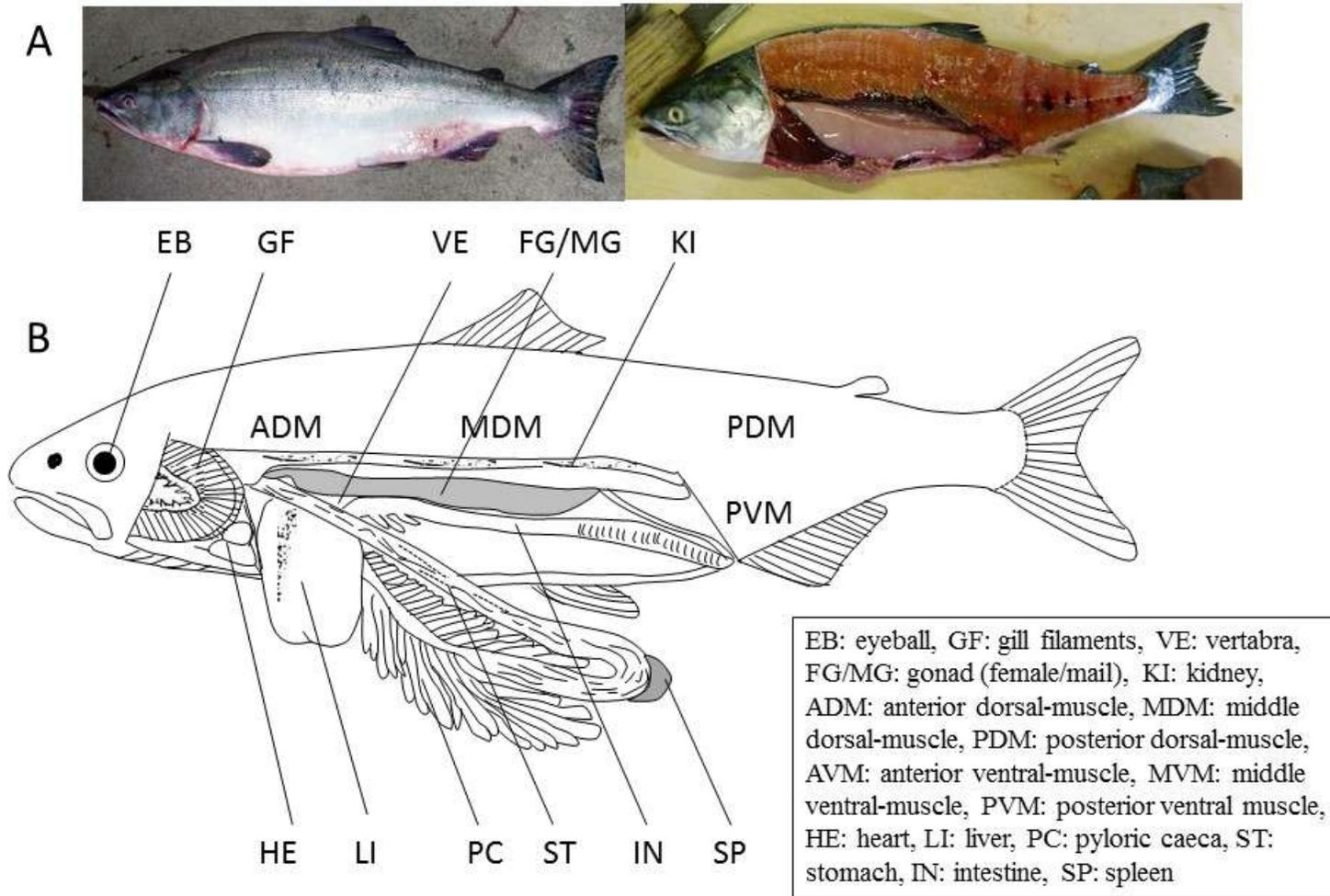


Fig. 3-1. Pink salmon adult (A) and their body tissue for the stable isotope analysis.



3.結果

3-1 カラフトマス親魚の組織間の安定同位体比の変異

筋肉は各 6 体部で雌雄差が見られなかった (Kruskal-Wallis; $\delta^{13}\text{C}$: $F=0.103$, $P=0.751$, $\delta^{15}\text{N}$: $F=1.214$, $P=0.278$; Table 3-1)。また, カラフトマスの体組織 12 部位の安定同位体比は, すべての部位において性差が観察されなかった (U-test $P>0.05$; Table 3-2)。生殖腺も雄親魚 ($\delta^{13}\text{C}$: $-19.377\pm 0.678\%$, $\delta^{15}\text{N}$: $10.843\pm 0.616\%$) と雌親魚 ($\delta^{13}\text{C}$: $-19.747\pm 1.964\%$, $\delta^{15}\text{N}$: $10.567\pm 0.830\%$) で差はみられなかった (Table 3-2, Fig. 3-2)。

筋肉は各 6 体部で有意な差は観察されず (Kruskal-Wallis test ; $\delta^{13}\text{C}$: $P=0.998$, $\delta^{15}\text{N}$: $P=0.840$), 体組織 12 部位の $\delta^{13}\text{C}$ は, 最も低い心臓 ($-19.885\pm 1.099\%$) と最高値を示した脊椎骨 ($-18.120\pm 1.606\%$) との間でのみ有意な差 ($P=0.043$) が観察されたが (ANOVA $F=2.690$, $P=0.005$, Tables 3-3, 3-4), 他の組織間に差は見られなかった。それに対して, $\delta^{15}\text{N}$ の変異は著しかった (Table 3-3, Fig. 3-2)。 $\delta^{15}\text{N}$ は筋肉が脊椎骨, 心臓, 腸, 幽門垂および肝臓と, 心臓が眼球, 鰓弁, 脊椎骨, 胃, 腸, 幽門垂, 肝臓, 脾臓および腎臓, 生殖腺が脊椎骨および幽門垂の間に差があった (ANOVA $F=11.936$, $P<0.001$, Tables 3-3, 3-4)。 $\delta^{13}\text{C}$ 値と $\delta^{15}\text{N}$ 値からクラスター分析により分類した結果, 各体組織は $\delta^{15}\text{N}$ 値に応じて次の 3 グループに分類された (Fig. 3-3)。

グループ I (平均 $\delta^{15}\text{N}$: $10.7\text{-}11.9\%$) : 筋肉, 心臓, 生殖腺

グループ II (平均 $\delta^{15}\text{N}$: $9.5\text{-}10.1\%$) : 眼球, 鰓弁, 食道, 腸, 肝臓, 脾臓, 腎臓

グループ III (平均 $\delta^{15}\text{N}$: $8.7\text{-}9.0\%$) : 幽門垂, 脊椎骨。

Table 3-1. Carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope of various parts of muscle for pink salmon adult collected on August 20, 2012 at the Nemuro Coast, Eastern Hokkaido, Japan.

Body part	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n
Dorsal front	-19.962 ± 1.104	10.743 ± 0.669	6
Dorsal middle	-19.842 ± 1.237	10.618 ± 0.558	6
Dorsal backward	-19.792 ± 1.140	10.708 ± 0.613	6
Ventral front	-20.080 ± 1.099	10.948 ± 0.325	6
Ventral middle	-19.822 ± 1.148	10.570 ± 0.542	6
Ventral backward	-19.813 ± 1.341	10.610 ± 0.672	6
Kruskal-Wallis test	P=0.998	P=0.840	

Table 3-2. Sexual difference in carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope of various tissues of pink salmon adult collected on August 20, 2012 at the Nemuro Coast, Eastern Hokkaido, Japan (U-test).

Tissue	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
	Z	P	Z	P
Eyeball	0.655	0.256	-0.655	0.744
Gill filaments	1.091	0.138	-1.091	0.862
Vertebra	1.091	0.138	-0.655	0.744
Heart	0.655	0.256	-1.964	0.975
Stomach	1.091	0.138	-0.218	0.586
Intestine	1.091	0.138	-0.655	0.744
Pyloric caeca	1.091	0.138	-0.655	0.744
Liver	0.655	0.256	-1.091	0.862
Spleen	0.218	0.414	-0.873	0.809
Kidney	0.655	0.256	-0.873	0.809
Gonad	0.218	0.586	0.655	0.744

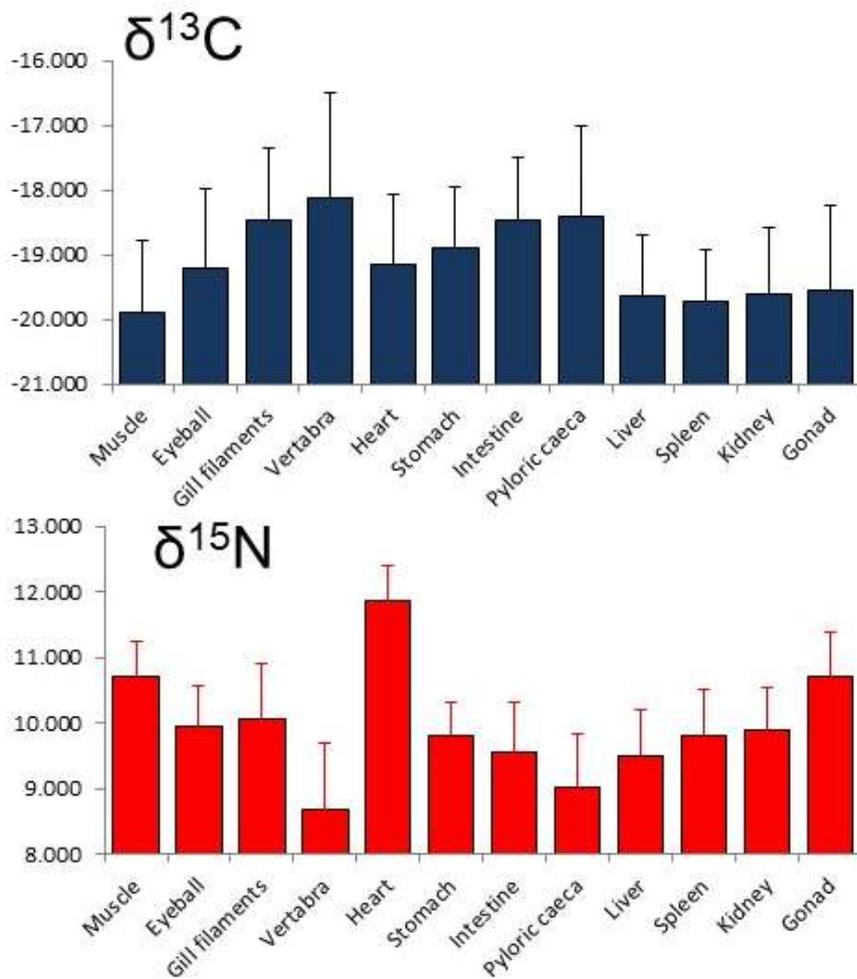


Fig. 3-2. Mean carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope of various tissues of body for pink salmon adult collected on August 20, 2012 at the Nemuro Coast, Eastern Hokkaido, Japan. Error bars indicate 1 standard deviation.

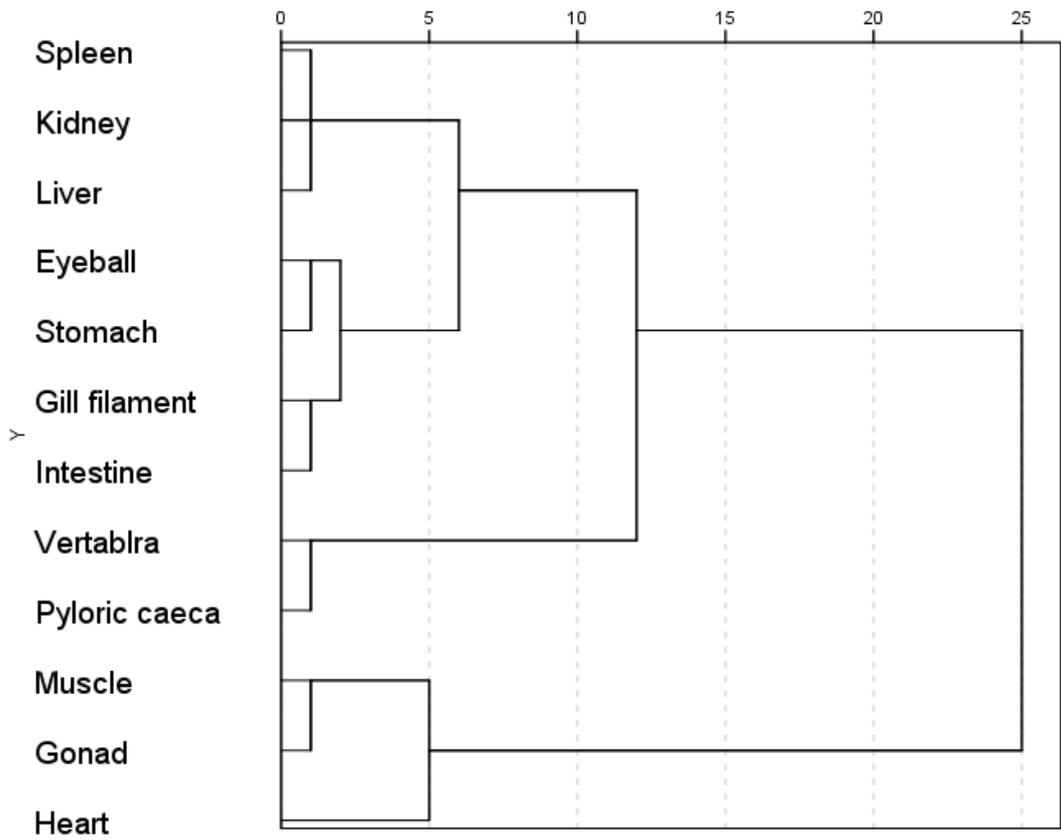


Fig. 3-3. Cluster analysis on carbon and nitrogen stable isotope of tissues of pink salmon collected at the Nemuro Coast.

Table 3-3. Mean carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope of various tissues of body for pink salmon adult collected on August 20, 2012 at the Nemuro Coast, Eastern Hokkaido, Japan.

Body tissue	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	n
Muscle	-19.885 ± 1.099	10.700 ± 0.548	36
Eyeball	-19.212 ± 1.219	9.955 ± 0.601	6
Gill filaments	-18.465 ± 1.096	10.070 ± 0.836	6
Vertebra	-18.120 ± 1.606	8.687 ± 0.999	6
Heart	-19.167 ± 1.099	11.855 ± 0.560	6
Stomach	-18.902 ± 0.956	9.798 ± 0.526	6
Intestine	-18.462 ± 0.965	9.547 ± 0.781	6
Pyloric caeca	-18.403 ± 1.401	9.017 ± 0.823	6
Liver	-19.647 ± 0.961	9.503 ± 0.695	6
Spleen	-19.722 ± 0.793	9.807 ± 0.705	6
Kidney	-19.602 ± 1.015	9.883 ± 0.646	6
Gonad	-19.562 ± 1.329	10.705 ± 0.671	6
Gonad (Female)	-19.747 ± 1.964	10.567 ± 0.830	3
Gonad (Male)	-19.377 ± 0.676	10.843 ± 0.616	3

Error: standard deviation.

Table 3-4. The ANOVA result in difference of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope among various tissues for pink salmon adult collected on August 20, 2012 at the Nemuro Coast, Eastern Hokkaido, Japan ($\delta^{13}\text{C}$: $F=2.690$, $P=0.005$, $\delta^{15}\text{N}$: $F=11.936$, $P<0.001$). NS: not significant.

$\delta^{13}\text{C}$												
	MU	EB	GR	VE	HE	ST	IN	PC	LI	SP	KI	GO
MU	-			*								
EB	NS	-										
GF	NS	NS	-									
VE	0.043	NS	NS	-								
HE	NS	NS	NS	NS	-							
ST	NS	NS	NS	NS	NS	-						
IN	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-					
PC	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-				
LI	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-			
SP	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-		
KI	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-	
GO	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-

$\delta^{15}\text{N}$												
	MU	EB	GR	VE	HE	ST	IN	PC	LI	SP	KI	GO
MU	-			*								
EB	NS	-										
GF	NS	NS	-									
VE	<0.001	NS	0.032	-								
HE	0.010	<0.001	0.001	<0.001	-							
ST	NS	NS	NS	NS	<0.001	-						
IN	0.010	NS	NS	NS	<0.001	NS	-					
PC	<0.001	NS	NS	NS	<0.001	NS	NS	-				
LI	0.006	NS	NS	NS	<0.001	NS	NS	NS	-			
SP	NS	NS	NS	NS	<0.001	NS	NS	NS	NS	-		
KI	NS	NS	NS	NS	<0.001	NS	NS	NS	NS	NS	-	
GO	NS	NS	NS	<0.001	NS	NS	NS	0.002	NS	NS	NS	-

3-2 発育に伴う安定同位体比の時空間変動

シロザケ

シロザケの発育段階を帰山（1986）に従い，卵期（n=15），仔魚期，稚魚期（n=30），幼魚期（n=60），若魚期，未成熟魚期（n=31）および親魚（成熟魚）期（n=44）としたところ，発育段階毎の $\delta^{13}\text{C}$ は3つのグループに分かれ(ANOVA $F=66.226$, $P<0.001$)，幼魚期>（卵期，稚魚期，親魚期）>未成熟期の順であった（Figs. 3-4, 3-5）。

発育段階毎の $\delta^{15}\text{N}$ は，親魚期から幼魚期までの方が未成熟魚期より高かった（ANOVA: $F=21.196$, $P<0.001$, Fig. 3-4）。

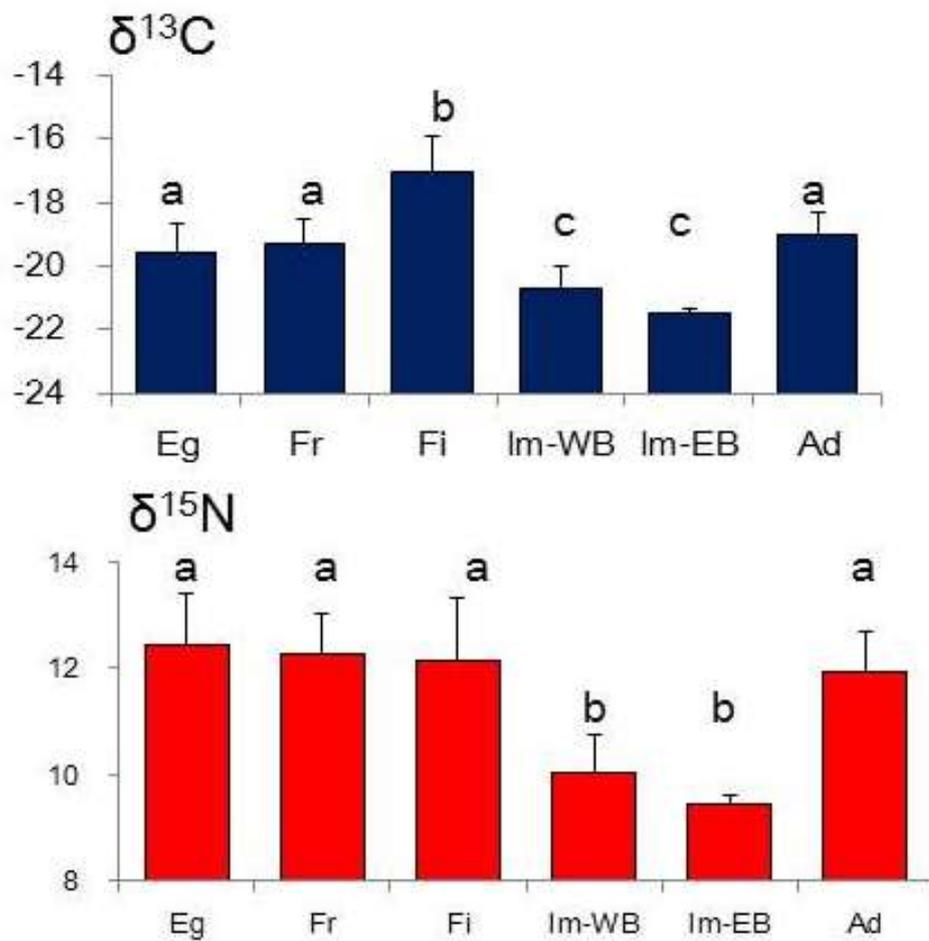


Fig. 3-4. Mean and SD of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for chum salmon with the developmental stage. Eg: egg (n=15), Fr: fry (n=30), Fi: fingerling (n=60), Im-WB: immature in the western Bering Sea (n=19), Im-EB: immature in the eastern Bering Sea (n=12), Ad; adult (n=44). Chum salmon were collected at adult, egg, and fry stages in the Yurappu River, at fingerling stage in coastal waters of Iwate and Eastern Hokkaido, and at immature stage in both western and eastern area of the Bering Sea (ANOVA; $\delta^{13}\text{C}$: $F=66.226$, $P<0.001$, $\delta^{15}\text{N}$: $F=21.196$, $P<0.001$).

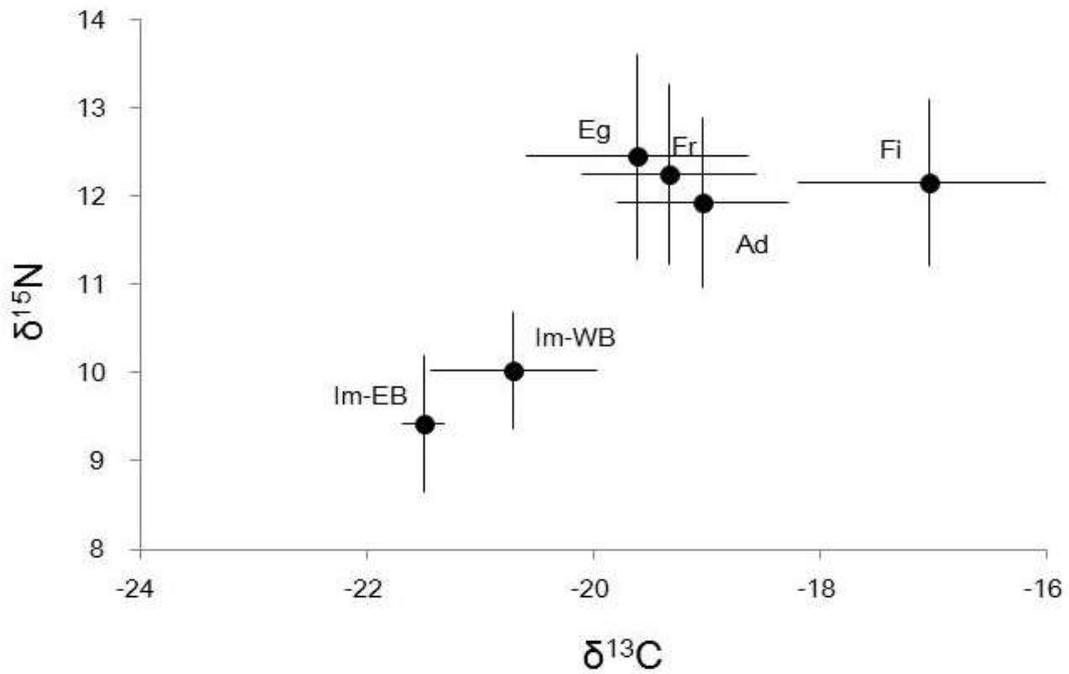


Fig. 3-5. Relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of chum salmon. Eg: egg, Fr: fry, Fi: fingerling, Im-WB: immature in the western Bering Sea, Im-EB: immature in the eastern Bering Sea, Ad: adult. Chum salmon were collected at adult, egg, and fry stages in the Yurappu River, at fingerling stage in coastal waters of Iwate and Eastern Hokkaido, and at immature stage in both western and eastern area of the Bering.

浮上時におけるシロザケとサクラマス安定同位体比

遊楽部川において、同所的に同時に採集された浮上直後のサクラマスとシロザケの稚魚の安定同位体比を分析した (Fig. 3-6)。稚魚は、シロザケ (4.38±0.52 cm-FL, 0.68±0.31 g-BW) の方がサクラマス (3.22±0.21 cm-FL, 0.29±0.09 g-BW) に比べて大型であった (t-test $P<0.001$)。稚魚の安定同位体比は、反対にサクラマス ($\delta^{13}\text{C}$: -18.31±0.53‰, $\delta^{15}\text{N}$: 14.92±1.17‰) の方がシロザケ ($\delta^{13}\text{C}$: -19.27±0.79‰, $\delta^{15}\text{N}$: 12.21±0.99‰) に比べて有意に高く (t-test $P<0.001$)、同所的に生息する浮上直後稚魚の栄養段階は、シロザケよりサクラマスの方が明らかに高かった (Fig. 3-6; Table 3-5)。

体サイズと安定同位体比との関係

遊楽部川に回帰したシロザケ親魚の安定同位体比は、体サイズとの間に顕著な正の相関が観察された ($\delta^{13}\text{C}$: $R^2=0.362$, $P<0.001$, $\delta^{15}\text{N}$: $R^2=0.392$, $P<0.001$, Fig. 3-7)。夏季に北太平洋で採集されたシロザケとギンザケにおいて、体サイズと $\delta^{13}\text{C}$ あるいは $\delta^{15}\text{N}$ との間で正の相関が観察された。一方、カラフトマスでは体サイズと $\delta^{15}\text{N}$ との間に顕著な負の相関が観察された。他の種ではそのような相関は観察されなかった (Table 3-6)。同様の傾向は、アラスカ湾におけるシロザケにおいても観察されているが (Kaeriyama et al. 2004)、他のサケ属魚類では両者に相関は観察されなかった。

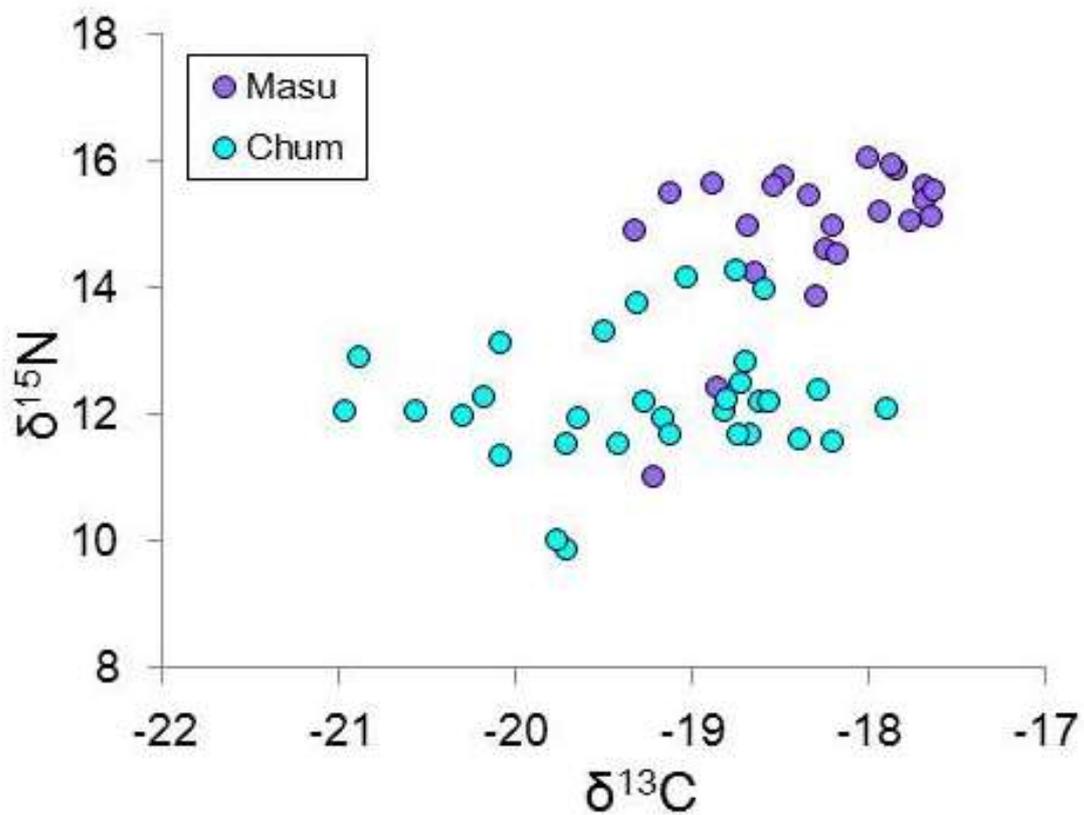


Fig. 3-6. Relationship between $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of masu and chum salmon fries immediately after the emergence in the Yurappu River.

Table 3-5. Fork length, body weight, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$ of masu and chum salmon fries immediately after the emergence in the Yurappu River. *** t-test $P < 0.001$.

	Chum salmon	Masu salmon	P
Fork length (cm)	4.18 ± 0.52	3.22 ± 0.21	***
Body weight (g)	0.68 ± 0.31	0.29 ± 0.09	***
$\delta^{13}\text{C}$	-19.27 ± 0.79	-18.31 ± 0.53	***
$\delta^{15}\text{N}$	12.21 ± 0.99	14.92 ± 1.17	***
No	32	23	

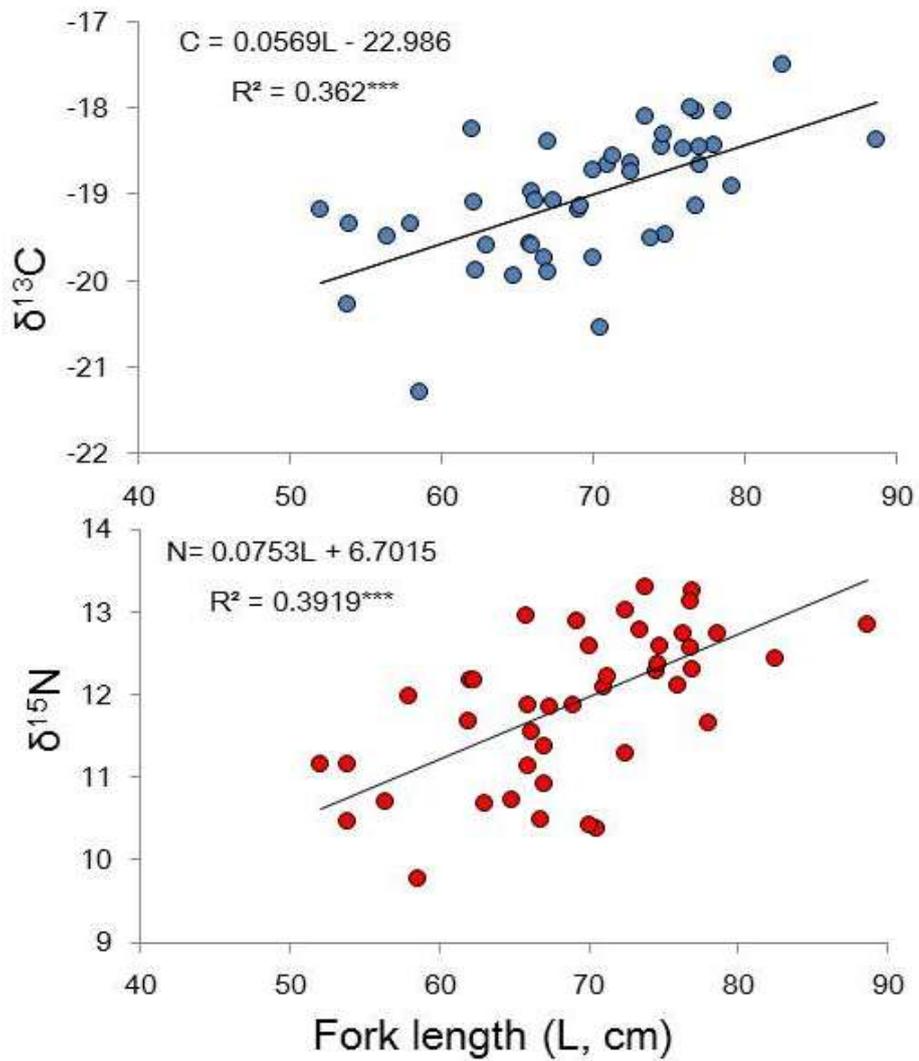


Fig. 3-7. Relationship between fork length (L) and carbon ($\delta^{13}\text{C}$; C) and nitrogen isotopes ($\delta^{15}\text{N}$; N) of chum salmon adult returning to the Yurappu River.

Table 3-6. Results of simple regression analysis between fork length and carbon (C) and nitrogen (N) stable isotope of Pacific salmon collected in the North Pacific Ocean during 2009-2011. R^2 : coefficient of determination, a: slope, b: intercept.

Species	C/N	n	Range of fork length (mm)	R^2	F	P	a	b	t_a	P_a
Sockeye	C	66	350-634	0.01	0.88	0.351	-	-	-	-
	N	66		0.00	0.14	0.705	-	-	-	-
Chum	C	181	311-700	0.29	73.03	<0.001	0.005	-23.34	6.12	<0.001
	N	181		0.20	44.60	<0.001	0.005	7.42	4.91	<0.001
Pink	C	174	362-502	0.00	0.00	0.944	-	-	-	-
	N	174		0.89	1389.73	<0.001	-0.01	13.39	-3.95	<0.001
Coho	C	46	410-631	0.10	5.06	0.030	0.002	-20.81	1.19	0.242
	N	46		0.14	6.98	0.011	0.003	9.79	1.35	0.185
Chinook	C	11	549-820	0.13	1.30	0.284	-	-	-	-
	N	11		0.15	1.59	0.240	-	-	-	-
Steelhead	C	10	566-802	0.00	0.03	0.860	-	-	-	-
	N	10		0.22	2.31	0.167	-	-	-	-

3-3 海域生態系のサケ属魚類と餌対象生物の安定同位体比

各海域におけるサケ属魚類の安定同位体比

サケ属魚類の胃内容物は、前章において同一海域内では定点間に差がみられなかった (Figs. 2-15~2-20) ので、ここでは同一海域内の安定同位体比はプールして比較した。海域はアラスカ湾 (GA)、西部亜寒帯環流域 (WG)、ベーリング海東部 (EB)、ベーリング海北部 (NB)、およびアリューシャン列島海域 (AI) とした (Fig. 2-1)。

各種の栄養段階の順位は、各海域でほぼ同じであり、アラスカ湾ではカラフトマス=シロザケ<ベニザケ=ギンザケ<スチールヘッドトラウト<マスノスケ、西部亜寒帯環流域ではシロザケ<カラフトマス<ギンザケ<ベニザケ<スチールヘッドトラウト、ベーリング海東部ではカラフトマス=シロザケ<ギンザケ<ベニザケ、アリューシャン列島海域ではシロザケ=カラフトマス<ベニザケ=ギンザケ<マスノスケ=スチールヘッドトラウトの順であった (Table 3-7, Fig. 3-8)

海域毎に安定同位体比を比較すると (Figs. 3-9~3-11)、ベニザケではアリューシャン列島海域の $\delta^{13}\text{C}$ が低いのを除いて、炭素・窒素安定同位体比は海域間で有意な差は観察されなかった。シロザケは、セント・ローレンス島周辺のベーリング海北部では他海域に比べて $\delta^{15}\text{N}$ が 3‰ほど、 $\delta^{13}\text{C}$ が 2‰ほど高かった (Fig. 3-9)。また西部亜寒帯環流域、ベーリング海東部およびアリューシャン列島海域では差がなかった。カラフトマスは海域間で有意な差は観察されなかった。ギンザケは、西部亜寒帯環流域とベーリング海東部の $\delta^{15}\text{N}$ が他海域に比べて低かった。マスノスケの $\delta^{15}\text{N}$ がアリューシャン列島海域よりアラスカ湾が、スチールヘッドトラウトの $\delta^{13}\text{C}$ がアリューシャン列島海域よりアラスカ湾が高いが、総体的に両種の安定同位体比は海域間であまり大きな差は観察されなかった。したがって、サケ属 6 種の安定同位体比はベーリング海北部が比較的高かったが、総体的に海域間の差はそれほど大きくはなかった。しかしながら、サケ属全個体の $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ マップから海域毎に共分散分析 (ANCOVA) を行った傾きと切片の効果は有意であり、海域間には交互作用は観察されなかった (Table 3-8; Fig. 3-12)。このことは、サケ属の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の関係には海域間で同じ速度論的同位体効果がはたらいっていることを示唆し、一次生産者の安定同位体比自体が海域間で多少異なることを表す (Minagawa et al. 1992; Aita et al. 2011; Wada et al. 2013)。

各海域における各種の安定同位体比の平均値に基づきクラスター分析を行った結果、

次の3グループに分類された (Fig. 3-13)。

グループ I：西部亜寒帯環流域，ベーリング海東部およびアリューシャン列島海域に分布し，安定同位体比が低いシロザケとカラフトマスからなるグループ (WGchu, EBchu, Alchu, WGpin, Alpin)。

グループ II：安定同位体比が高いギンザケ，マスノスケおよびスチールヘッドトラウトから構成されるグループ (GAcoh, GAchi, Alchi, GAste, WGste, Alste)。例外として，セント・ローレンス島周辺における安定同位体比が高いシロザケも含まれる (NBchu)。

グループ III：上記両グループの中間に位置するグループで，主にベニザケとギンザケにより構成される (GAsoc, WGsoc, EBsoc, Alsoc, WGcoh, EBcoh, Alcoh, GAchu, GApin)。

このように，クラスター分析の結果は，海域間の差でなく，種間の差によりグループ分けされたことを示している。

Table 3-7. Carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope of Pacific salmon in the North Pacific Ocean and the Bering Sea. M: mean, SD: standard deviation, GA: Gulf of Alaska, WG: Western Subarctic Gyre, NB: Northern Bering Sea, EB: Eastern Bering Sea, AI: near Aleutian Islands.

Area	Year	Species	n	M- $\delta^{13}\text{C}$	SD- $\delta^{13}\text{C}$	m- $\delta^{15}\text{N}$	SD- $\delta^{15}\text{N}$
GA	1999-2000	Sockeye	40	-19.901	0.918	11.376	0.705
GA	1999-2000	Chum	39	-20.397	1.034	10.633	1.062
GA	1999-2000	Pink	37	-20.432	1.090	10.368	0.995
GA	1999-2000	Coho	39	-19.497	1.031	11.805	0.728
GA	1999-2000	Chinook	6	-19.408	1.441	14.037	0.644
GA	1999-2000	Steelhead	35	-18.950	1.024	12.514	0.956
WG	2007, 2009-2011	Chum	115	-20.868	0.809	9.815	1.089
WG	2007, 2009-2011	Pink	132	-20.909	0.575	10.124	0.771
WG	2007, 2009	Sockeye	17	-19.842	0.484	11.426	0.511
WG	2007, 2010	Coho	10	-20.315	0.719	10.570	1.010
WG	2010	Steelhead	1	-19.340		11.980	
NB	2007	Chum	3	-19.627	0.429	13.087	1.401
EB	2007	Chum	3	-21.500	0.181	9.420	0.771
EB	2007	Pink	1	-21.270		9.340	
EB	2007	Sockeye	3	-19.957	0.143	11.303	0.525
EB	2007	Coho	3	-20.363	0.596	10.460	0.939
AI	2009-2010	Chum	42	-21.305	0.617	9.634	0.790
AI	2009-2010	Pink	13	-20.855	0.428	9.659	0.583
AI	2009-2010	Sockeye	22	-20.566	0.726	11.262	0.624
AI	2009-2010	Coho	29	-19.893	0.604	11.513	0.639
AI	2009-2010	Chinook	8	-19.530	0.604	12.200	1.223
AI	2010	Steelhead	6	-19.922	0.196	12.212	0.419

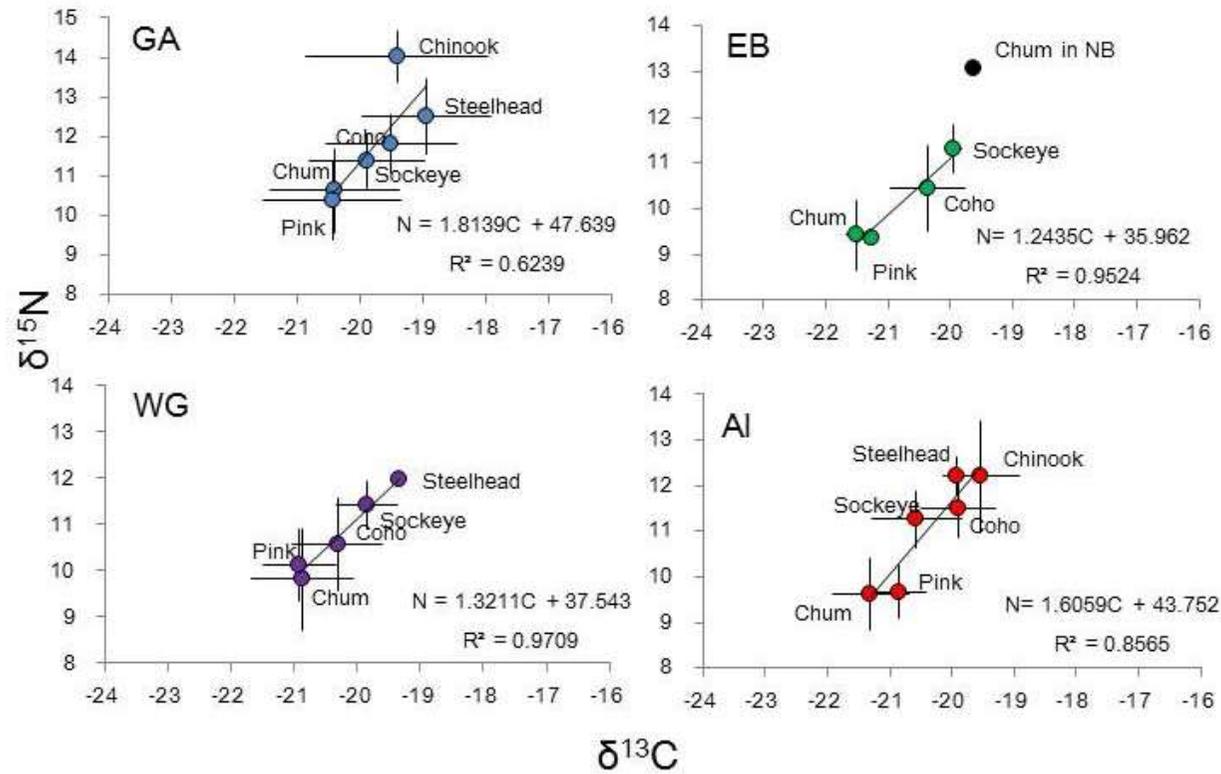


Fig. 3-8. Mean and SD in carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope of Pacific salmon in the North Pacific Ocean and the Bering Sea. GA: Gulf of Alaska, WG: Western Subarctic Gyre, NB: Northern Bering Sea, EB: Eastern Bering Sea, AI: near Aleutian Islands.

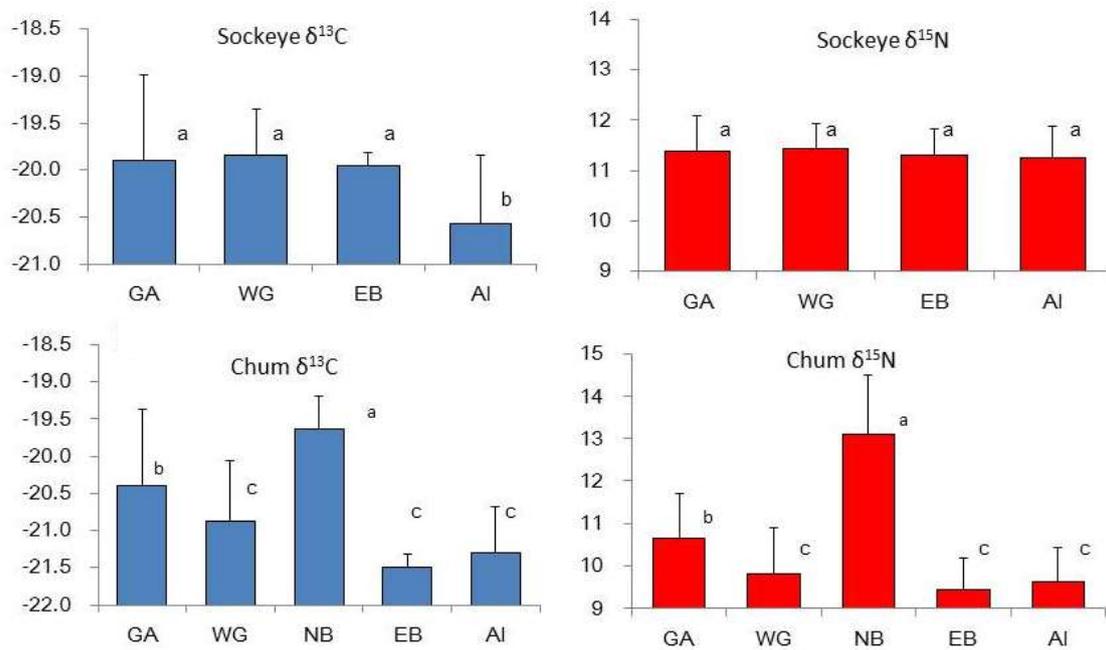


Fig. 3-9. Mean and SD in carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope of sockeye and chum salmon in the North Pacific Ocean and the Bering Sea. GA: Gulf of Alaska, WG: Western Subarctic Gyre, NB: Northern Bering Sea, EB: Eastern Bering Sea, AI: near Aleutian Islands.

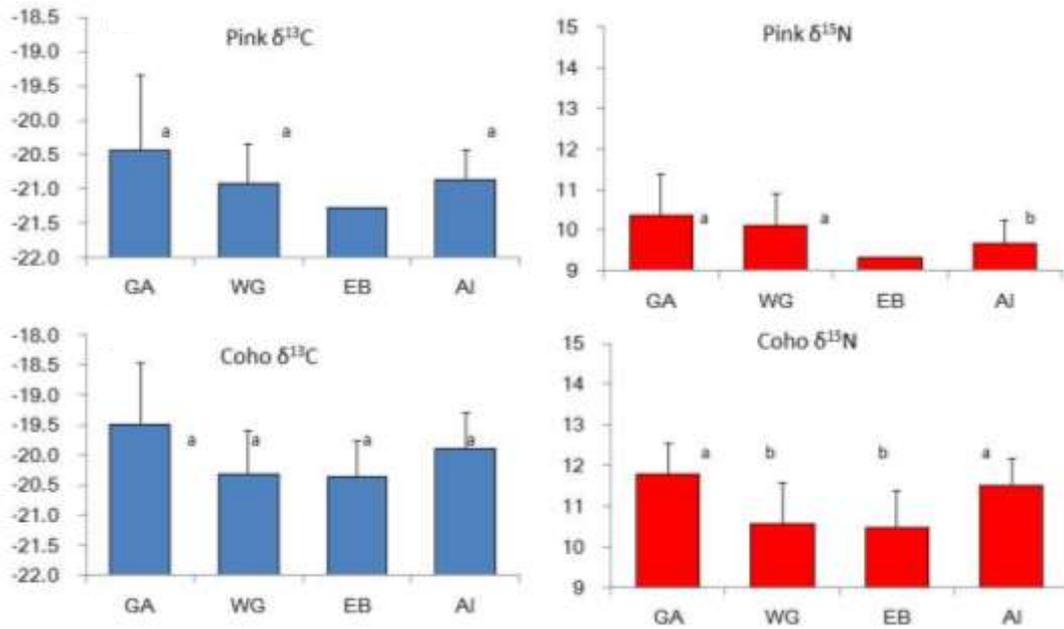


Fig. 3-10. Mean and SD in carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope of pink and coho salmon in the North Pacific Ocean and the Bering Sea. GA: Gulf of Alaska, WG: Western Subarctic Gyre, NB: Northern Bering Sea, EB: Eastern Bering Sea, AI: near Aleutian Islands.

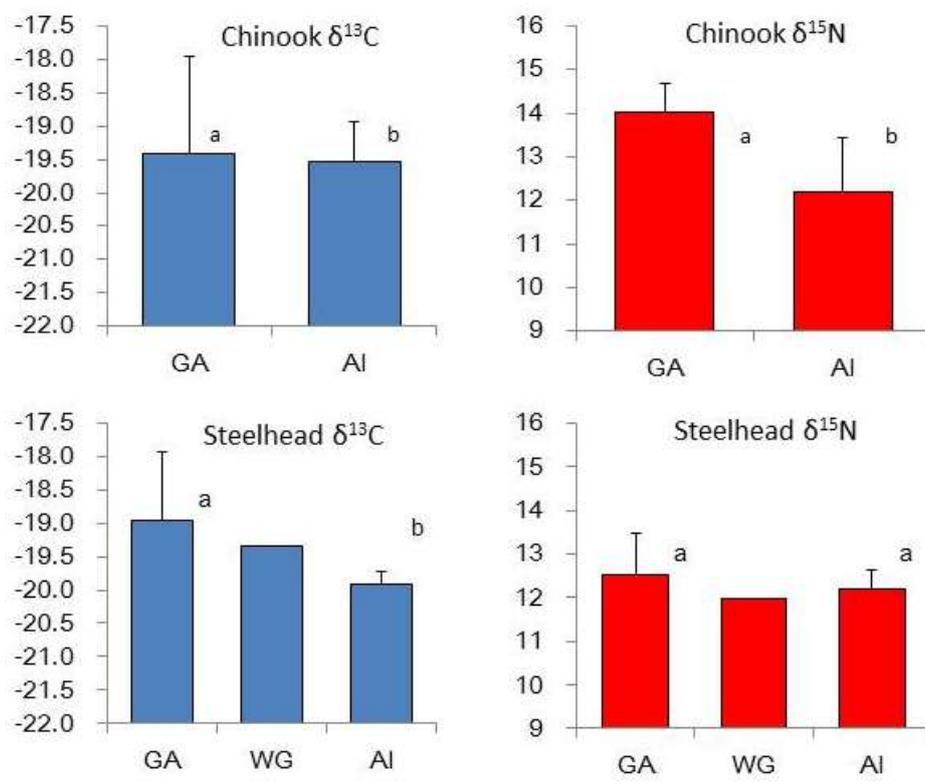


Fig. 3-11. Mean and SD in carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope of Chinook salmon and steelhead trout in the North Pacific Ocean and the Bering Sea. GA: Gulf of Alaska, WG: Western Subarctic Gyre, NB: Northern Bering Sea, EB: Eastern Bering Sea, AI: near Aleutian Islands.

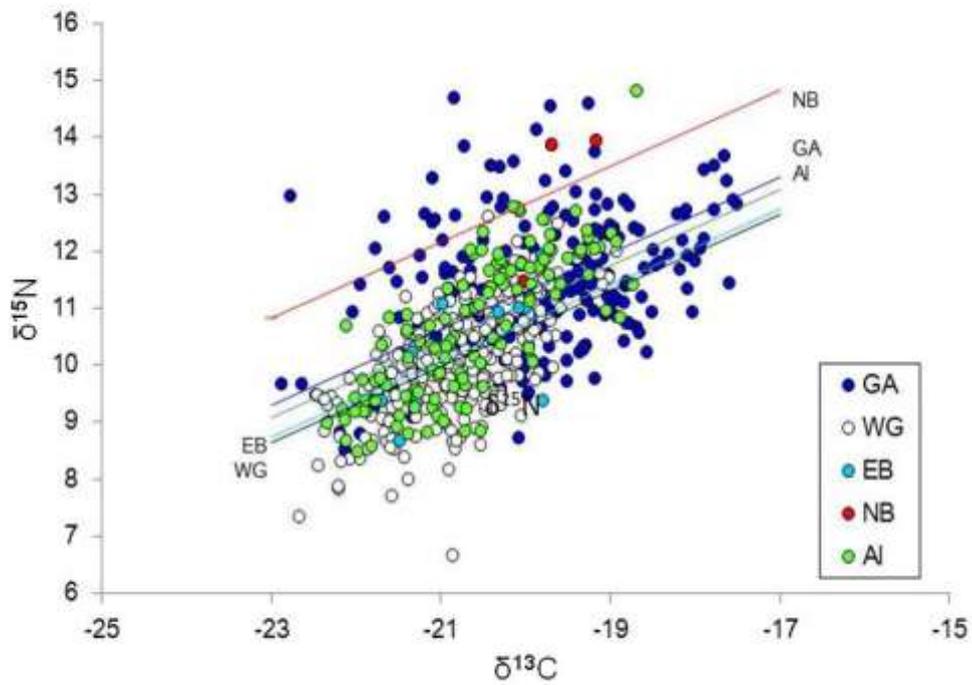


Fig. 3-12. Relationship between carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotopes of Pacific salmon in the Gulf of Alaska (GA), the Western Subarctic Gyre (WG), the eastern Bering Sea (EB), the northern Bering Sea (NB), and the near Aleutian Islands (AI).

Table 3-8 Results of analysis of covariance for the slopes and intercepts of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ of Pacific salmon in the North Pacific Ocean and the Bering Sea.

Parameter	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>Slope</i>	<i>t</i> ¹	<i>P</i> ¹	<i>Intercept</i>	<i>SE</i> ²
$\delta^{13}\text{C}$	29.365	<0.001	608, 4	0.436	15.733	<0.001	-25.197	0.283
Area	8.070	<0.001	-	-	-	-	-	-
$\delta^{13}\text{C} \times \text{Area}$	2.283	0.059	-	-	-	-	-	-

¹*t* and *P* for slope, ² standard error of intercept

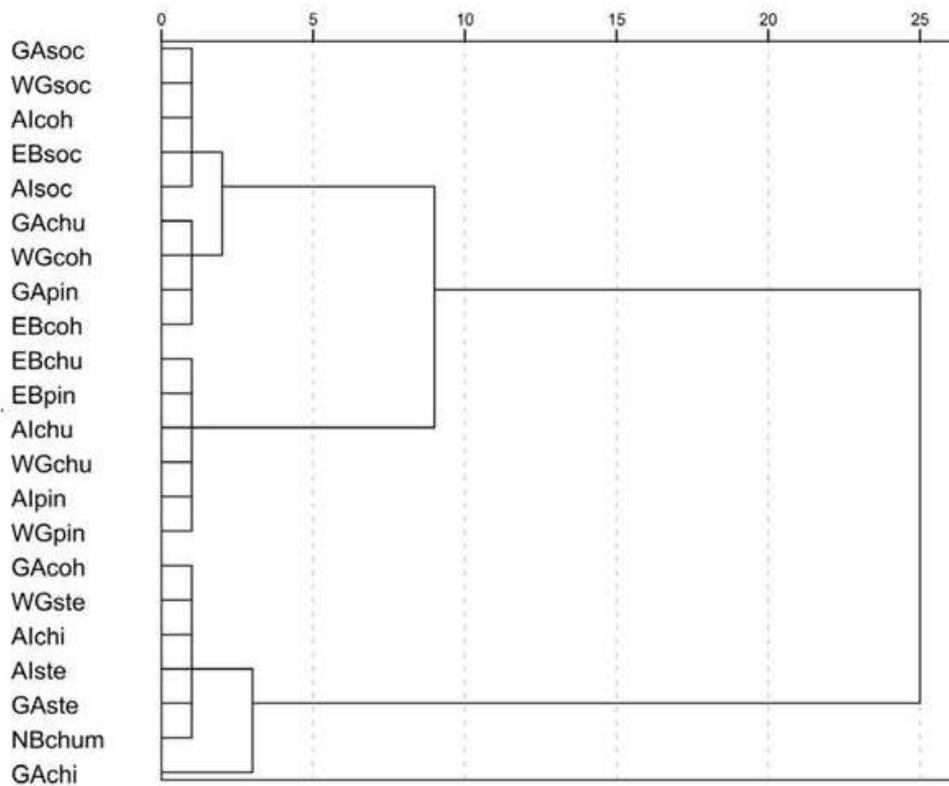


Fig. 3-13. Cluster analysis on carbon and nitrogen stable isotope of Pacific salmon collected in the Gulf of Alaska (GA), the Western Subarctic Gyre (WG), the eastern Bering Sea (EB), the northern Bering Sea (NB). The near Aleutian Islands (AI). Soc: sockeye, chu: chum, pin: pink salmon, coh: coho, chi: Chinook salmon, and ste: steelhead trout.

餌生物とサケ属魚類の安定同位体比

餌生物 12 分類群の安定同位体比を、Table 3-8a に示した。海域間で有意な差 (ANOVA $P < 0.05$) が観察された餌生物は、カイアシ類、オキアミ類、沖合性端脚類、ヤムシ類、ゼラチン質動物プランクトンおよび翼足類であった。イカ類および魚類の安定同位体比は、海域間で差が見られなかった (Table 3-8b)。なお、標本数が少ないため他海域と比較できないが、ベーリング海北部における動植物プランクトンの安定同位体比はきわめて高かった (Table 3-8a)。

標本が比較的多く採集された西部亜寒帯環流域におけるベニザケ、シロザケ、カラフトマスおよびギンザケへの餌生物の寄与率を、Koch and Phillips (2002)の掃き出し法による餌 3 起源線形モデルから推定した。なお、主要餌生物 3 種はサケ属 4 種の胃内容物 (Fig. 2-10~2-14) から抽出した。抽出された餌生物は、ベニザケがオキアミ類、イカ類と魚類、シロザケが翼足類、魚類およびゼラチン質動物プランクトン、カラフトマスがオキアミ類、カイアシ類と魚類、そしてギンザケがオキアミ類、翼足類および魚類である (Table 3-10)。濃縮係数は一般値として炭素 1‰、窒素 3.4‰を用いた (笠井 2008; 石樋・横山 2008)。

これらの餌生物の安定同位体比から推定された餌構成は、シロザケは翼足類、魚類およびゼラチン質動物プランクトンを比較的均一に摂餌しているという餌 3 起源線形モデルによく適合し、ギンザケはほぼ魚類を食べていたと推定され、カラフトマスは主にカイアシ類を摂食したと推定された。しかし、ベニザケは餌マップより明らかに $\delta^{13}\text{C}$ が高い位置にプロットされており、ベニザケの安定同位体比が胃内容物を反映していないことを表す (Fig. 3-14)。

アラスカ湾および西部亜寒帯環流域における餌生物とサケ属魚類の種毎の $\delta^{15}\text{N}$ との関係性を、胃内容物全体の $\delta^{15}\text{N}$ (Prey baseline $\delta^{15}\text{N}$) とサケ属魚類の $\delta^{15}\text{N}$ において、また胃内容物全体の栄養段階 (Prey baseline TL) とサケ属魚類の $\delta^{15}\text{N}$ においてみたところ、両者には顕著な正の相関が観察された (Fig. 3-15)。このことは、サケ属魚類の種毎の $\delta^{15}\text{N}$ はその胃内容物組成をよく反映しており、胃内容物全体の栄養段階と $\delta^{15}\text{N}$ から推定したサケ属魚類の栄養段階 (Salmon TP) は妥当なものであると判断される。

各海域におけるサケ属魚類の栄養段階 (Salmon TP) を、胃内容物全体の $\delta^{15}\text{N}$ (Prey baseline $\delta^{15}\text{N}$) と餌栄養段階 (Prey baseline TL) から求めた (Table 3-11)。アラスカ湾 (GA) と西部亜寒帯環流域 (WG) におけるサケ属魚類の栄養段階 (Salmon TP) は、カラフト

マスとシロザケが最も低く (3.5), ついでベニザケ (3.8) とギンザケ (GA: 4.0; WG: 3.6), スチールヘッドトラウト (4.2), マスノスケ (4.7) の順に高くなった。餌生物の安定同位体比が高いベーリング海では, $\delta^{15}\text{N}$ がきわめて高かったシロザケ (13.09‰) とカラフトマス (9.66‰) の栄養段階はそれぞれ 2.8 と 1.9 に, ベニザケ (11.30‰) も 3.3 にとどまった。一方, マスノスケは他海域同様に 4.6 と高かった (Table 3-11)。総じて, サケ類の栄養段階は, カラフトマス, シロザケおよびベニザケが 3 レベルに, ギンザケが海域により 3 レベルないし 4 レベルに, そしてスチールヘッドトラウトとマスノスケが 4 レベルに位置づけられる。

アラスカ湾および西部亜寒帯環流域におけるサケ属魚類の栄養段階と餌ニッチ幅との関係には, 負の相関が観察された (Fig. 3-16)。すなわち, サケ属魚類では栄養段階の低い種ほど多様な餌生物を利用しているとみなされる。

海域毎の餌生物とサケ属魚類の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の平均値を求め, GLM により餌生物からサケ属魚類までの $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ との関係を海域間で比較したところ, 交互作用が観察されず ($F=1.752, P=0.158$), 共通の傾き 1.577 をもち, 切片が 43.155 (± 4.701) を示した (Fig. 3-17; Table 3-11)。このことは, 餌生物群集とサケ属魚類からなるこれら海域の生態系間で同じ速度論的同位体効果ははたらいており, 生態系のベースラインに海域間の差があることを示す。

各海域における平均値からサケ属魚類の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の関係とクラスター分析の結果から, シロザケとカラフトマスが最も低い栄養段階, マスノスケとスチールヘッドトラウトが最も高い栄養段階に位置し, ベニザケとギンザケがそれらの中間に位置した (Fig. 3-18, 3-19)。また, このサケ属魚類の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ のクラスター分析は第 2 章で示したサケ属魚類の胃内容物分析結果と同じになった。

Table 3-8a. Carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope of prey animals for Pacific salmon in the North Pacific Ocean and the Bering Sea. M: mean, SD: standard deviation, GA: Gulf of Alaska, WG: Western Subarctic Gyre, NB: Northern Bering Sea, EB: Eastern Bering Sea, AI: near Aleutian Islands, and GZ: Gelatinous zooplankton.

Area	Year	Species	n	m- $\delta^{13}\text{C}$	SD- $\delta^{13}\text{C}$	m- $\delta^{15}\text{N}$	SD- $\delta^{15}\text{N}$
GA	1999-2000	Euphausiids	20	-21.483	1.112	6.935	1.257
GA	1999-2000	Copepods	13	-22.073	1.313	5.000	1.165
GA	1999-2000	Hyperiid	13	-21.821	0.868	5.600	1.090
GA	1999-2000	Decapods	7	-22.119	1.592	6.641	1.603
GA	1999-2000	Squids	16	-20.928	1.469	8.045	0.846
GA	1999-2000	Pteropods	6	-20.110	0.593	5.215	0.926
GA	1999-2000	Fishes	12	-20.539	1.289	8.279	2.417
GA	1999-2000	Polychaetes	2	-22.425	1.563	7.950	0.085
GA	1999-2000	Chaetognath	4	-21.738	0.989	7.523	1.074
GA	1999-2000	GZ*	12	-21.075	1.416	5.063	0.984
GA	1999-2000	Ostracods	3	-20.353	0.918	6.140	0.955
WG	2007, 2009-2011	Phytoplankton	2	-23.600	0.665	3.280	0.226
WG	2007, 2009-2011	Euphausiids	22	-22.492	1.350	5.769	1.462
WG	2007, 2009-2011	Copepods	9	-24.013	1.282	3.812	1.054
WG	2007, 2009-2011	Hyperiid	19	-23.035	1.757	5.908	1.833
WG	2007, 2009-2011	Squids	7	-21.825	2.213	9.742	3.586
WG	2007, 2009-2011	Pteropods	3	-23.180	2.566	3.920	2.307
WG	2007, 2009-2011	Fishes	15	-21.238	1.417	8.294	1.984
WG	2007, 2009-2011	Polychaetes	8	-22.027	1.007	8.673	1.726
WG	2007, 2009-2011	Chaetognath	7	-21.688	1.187	7.561	1.776
WG	2007, 2009-2011	GZ*	8	-22.844	2.504	4.979	2.749
WG	2007, 2009-2011	Ostracods	2	-21.345	0.389	4.400	0.919
NB	2007	Phytoplankton	1	-22.39		8.43	
NB	2007	Euphausiids	1	-19.7		9.49	
NB	2007	Hyperiid	1	-18.45		15.9	
NB	2007	Pteropods	1	-19.89		11.64	
NB	2007	Chaetognath	1	-21.83		10.03	
EB	2007	Copepods	1	-22.130		9.100	
EB	2007	Hyperiid	3	-18.530	0.920	11.177	2.777
EB	2007	Decapods	2	-18.170	0.721	7.265	0.134
EB	2007	Fishes	3	-19.757	1.610	10.523	0.174
EB	2007	Chaetognath	1	-18.410		14.250	
EB	2007	GZ	2	-17.660	0.297	11.695	2.425

Table 3-8b. Results of one-way analysis of variance for carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope of prey animals in the North Pacific and the Bering Sea.

Species	Area	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
Phytoplankton (PHY)	WG, NB	0.377	0.034
Euphausiids (EU)	GA, WG, NB	0.015	0.006
Copepods (CO)	GA, WG, EB	0.009	<0.001
Amphipods (AM)	GA, WG, EB	<0.001	<0.001
Decapods (DE)	GA, EB	0.077	0.023
Squids (SQ)	GA, WG	0.316	0.208
Pteropods (PT)	GA, WG, EB, NB	0.088	0.001
Fishes (FI)	GA, WG, EB	0.174	0.207
Polychaetes (PO)	GA, WG	0.982	0.0918
Chaetognaths (CH)	GA, WG, EB, NB	0.083	0.015
Gelatinous zooplankton (GE)	GA, WG, EB	0.009	0.001

Table 3-9. Diet composition, digestibility estimates, and isotopic data used the dietary mixing triangle model for Pacific salmon in the Western Subarctic Gyre. EU: euphausiids, CO: copepods, AM: amphipods (hyperiid), CR: crustaceans, SQ: squids, PT: pteropods, FI: fishes, PO: polychaetes, CH: chaetognaths, GE: gelatinous zooplankton.

Prey	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	C (%)	N (%)	Sockeye	Chum	Pink	Coho
EU	-22.49	5.77	37.2	10.8	15.92	7.74	19.01	28.93
CO	-24.01	3.81	42.1	10.2	11.28	3.23	19.95	0.18
AM	-23.04	5.91	31.6	8.0	6.63	3.55	9.10	2.89
CR	-22.12	6.64	27.4	8.1	1.33	0.32	1.34	0.54
SQ	-21.83	9.74	43.2	13.5	25.54	9.35	11.51	3.07
PT	-23.18	3.92	40.8	11.5	5.97	28.71	18.07	5.24
FI	-21.24	8.29	37.2	11.5	30.02	17.74	19.14	58.23
PO	-22.03	8.67	35.5	9.7	1.33	4.19	0.40	0.90
CH	-21.69	7.56	42.7	13.3	1.99	0.32	1.34	0.00
GE	-22.84	4.98	22.6	6.3	0.00	24.84	0.13	0.00
C					-19.84	-20.87	-20.91	-20.32
N					11.43	9.82	10.12	10.57
C(%)					45.0	45.0	44.2	47.8
N(%)					14.5	14.4	14.1	14.7

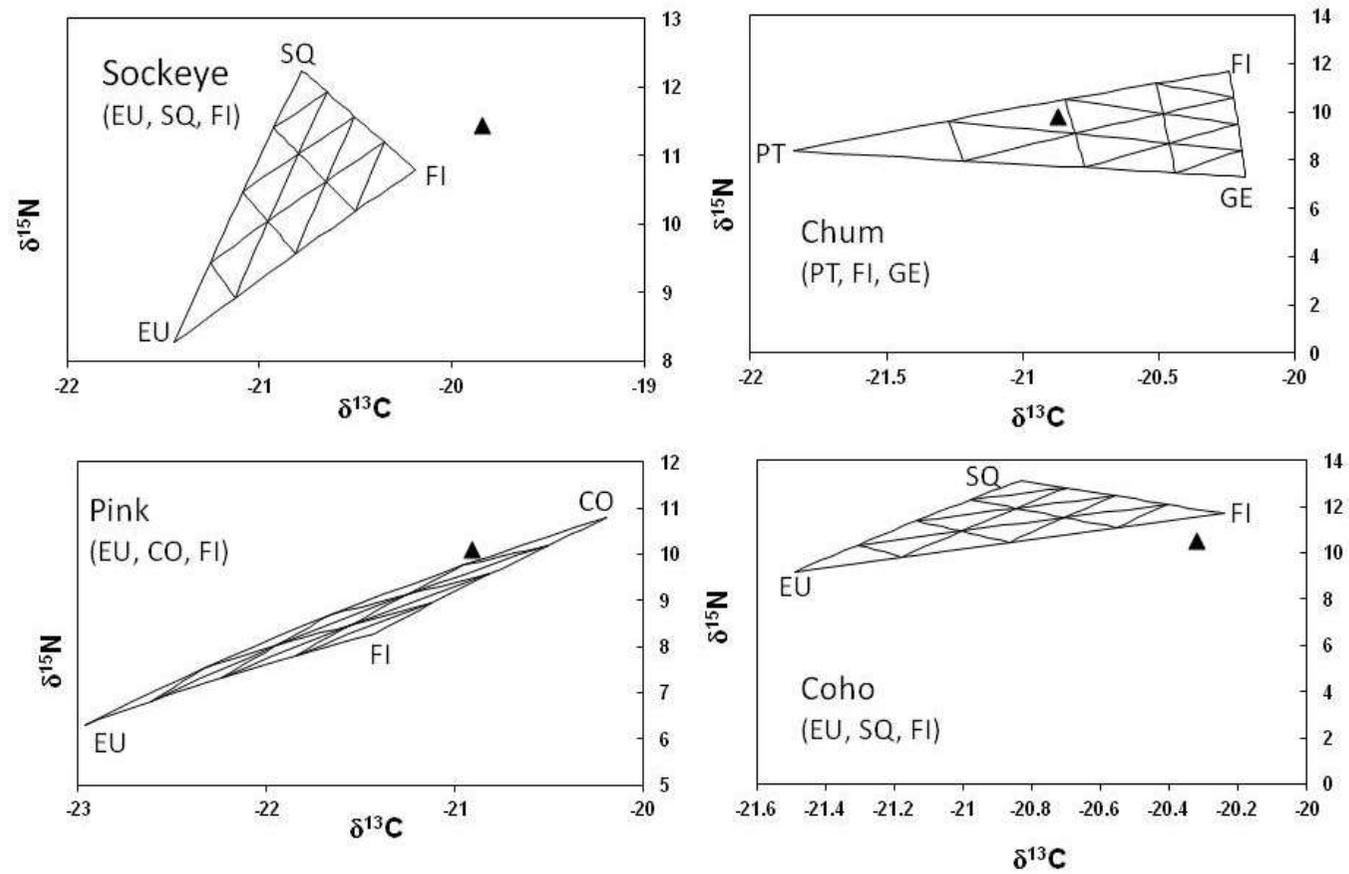


Fig. 3-14. Dietary mixing triangles for Pacific salmon in the Western Subarctic Gyre. EU: euphausiids, CO: copepods, SQ: squids, PT: pteropods, FI: fishes, GE: gelatinous zooplankton.

Table 3-11. Trophic position of Pacific salmon in the Gulf of Alaska (A), the Western Subarctic Gyre (B), and Bering Sea (C).

A

Prey	Prey TL	Prey $\delta^{15}\text{N}$	Prey composition (%)						
			Sockeye	Chum	Pink	Coho	Chinook	Steelhead	
EU	2	6.94	9.8	9.1	12.4	14.0	2.0	1.8	
CO	2	5.00	6.2	2.6	11.1	0.9	0.1	0.2	
AM	2	5.60	15.5	37.4	24.0	5.4	0.2	10.1	
CR	2	6.64	1.2	0.6	0.5	0.1	0.1	0.0	
SQ	3	8.05	43.8	5.9	28.2	58.5	76.8	50.7	
PT	2	5.22	4.5	14.9	12.1	2.2	0.0	3.8	
FI	3	8.28	15.7	8.1	10.8	18.7	17.6	27.7	
PO	3	7.95	0.8	3.8	0.3	0.2	0.0	5.6	
CH	3	7.52	0.4	0.2	0.4	0.0	0.0	0.0	
GE	2	5.06	2.3	17.4	0.1	0.0	3.1	0.1	
Prey baseline $\delta^{15}\text{N}$			7.19	6.01	6.65	7.71	7.96	7.72	
Salmon $\delta^{15}\text{N}$			11.38	10.63	10.36	11.81	14.04	12.51	
Trophic Position			3.8	3.5	3.5	4.0	4.7	4.2	

EU: Euphausiids, CO: Copepods, AM: Amphipods, CR: Crustaceans, SQ: Squids, PT: Pteropods, FI: Fishes, PO: Polychaetes, CH: Chaetognaths, GE: Gelatinous zooplankton,
 Prey baseline TL = $\sum(\text{TL} \times P_i)$
 Prey baseline $\delta^{15}\text{N}$ = $\sum(\delta^{15}\text{N} \times P_i)$
 Salmon TP = $(\text{Salmon } \delta^{15}\text{N} - \text{Prey baseline } \delta^{15}\text{N}) / 3.4 + \text{Prey baseline TL}$. i : prey species i .

B

Prey	Prey TL	Prey $\delta^{15}\text{N}$	Prey composition (%)			
			Sockeye	Chum	Pink	Coho
EU	2	5.77	15.9	7.7	19.0	28.9
CO	2	3.81	11.3	3.2	19.9	0.2
AM	2	5.91	6.6	3.5	9.1	2.9
CR	2	6.64	1.3	0.3	1.3	0.5
SQ	3	9.74	25.5	9.4	11.5	3.1
PT	2	3.92	6.0	28.7	18.1	5.2
FI	3	8.29	30.0	17.7	19.1	58.2
PO	3	8.67	1.3	4.2	0.4	0.9
CH	3	7.56	2.0	0.3	1.3	0.0
GE	2	4.98	0.0	24.8	0.1	0.0
Prey baseline $\delta^{15}\text{N}$			7.31	5.93	6.04	7.30
Prey baseline TL			2.6	2.3	2.3	2.6
Salmon $\delta^{15}\text{N}$			11.43	9.82	10.12	10.57
Trophic Position			3.8	3.5	3.5	3.6

C

Prey	Prey TL	Prey $\delta^{15}\text{N}$	Prey composition (%)			
			Sockeye	Chum	Pink	Chinook
EU	2	9.49	3.3	1.9	25.9	0.0
CO	2	9.10	0.9	0.6	0.0	0.0
AM	2	11.18	28.8	62.0	52.3	0.0
CR	2	7.27	0.0	1.0	0.0	0.0
SQ	3	9.74	21.4	4.3	0.0	45.8
PT	2	11.64	2.7	6.8	5.9	0.0
FI	3	10.52	33.8	9.9	15.7	41.3
CH	3	14.25	0.0	0.0	0.0	0.0
GE	2	11.70	9.0	13.5	0.2	12.9
Prey baseline $\delta^{15}\text{N}$			8.76	10.69	10.67	10.31
Prey baseline TL			2.6	2.1	2.2	2.9
Salmon $\delta^{15}\text{N}$			11.30	13.09	9.66	12.20
Trophic Position			3.3	2.8	1.9	3.4

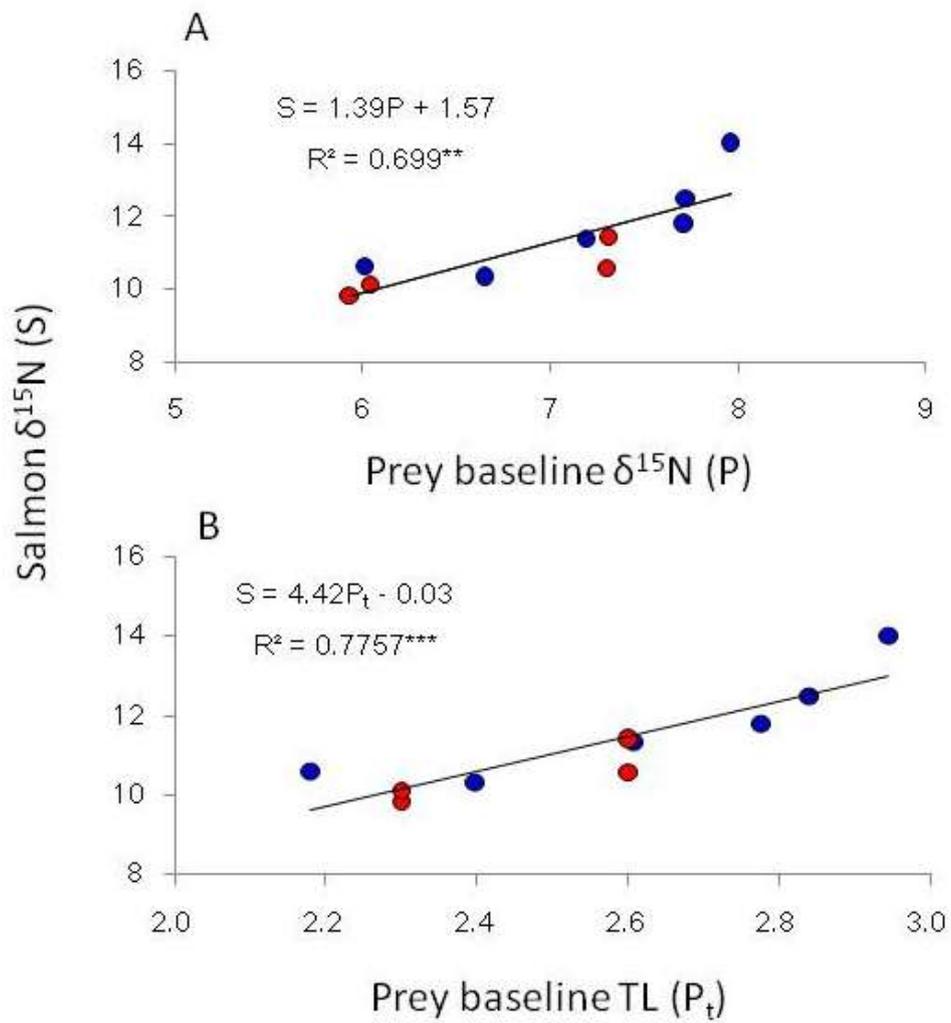


Fig. 3-15. Relationship between Prey baseline $\delta^{15}N$ (A) or Prey baseline TL and Salmon $\delta^{15}N$ in the Gulf of Alaska (red circles) and Western Subarctic Gyre (blue circles).

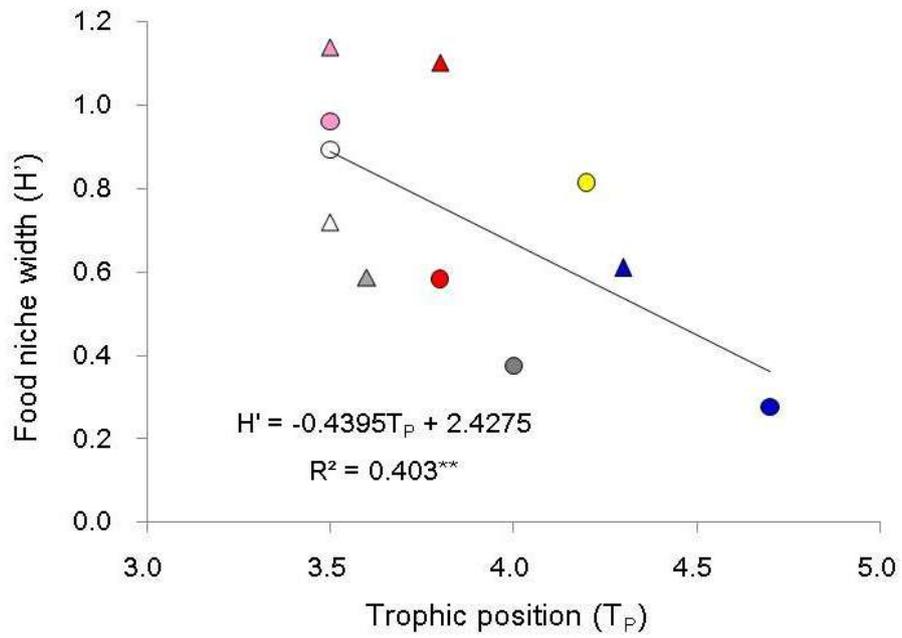


Fig. 3-16. Relationship between trophic position and food niche width of Pacific salmon in the Gulf of Alaska (\circ) and the Western Subarctic Gyre (Δ). Red: sockeye, white: chum, pink: pink, silver: coho, blue: Chinook salmon, yellow: steelhead trout.

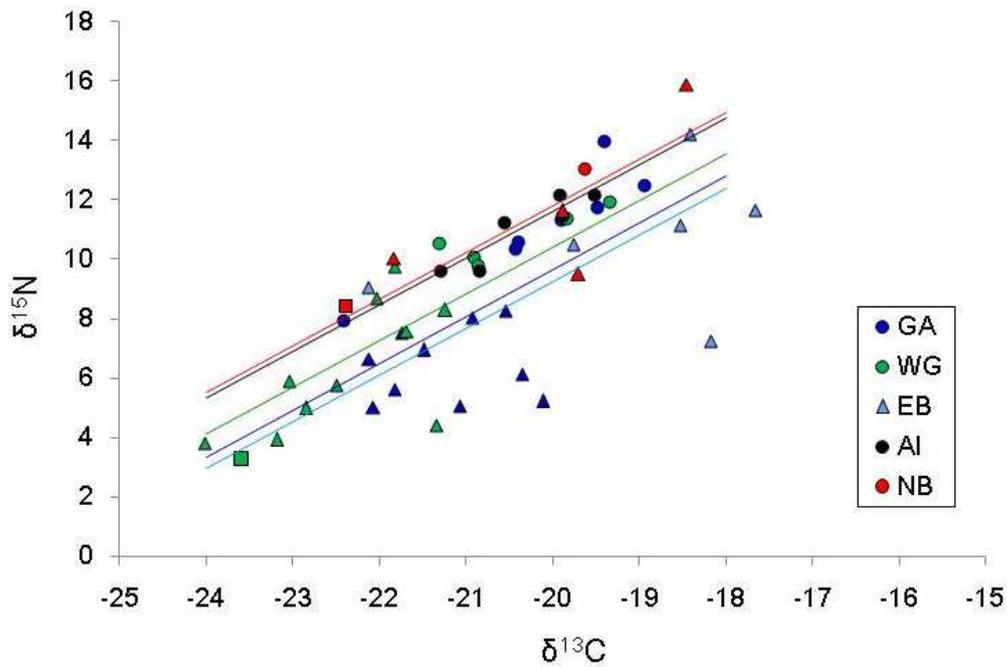


Fig. 3-17. Relationship between carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotopes of animals in the Gulf of Alaska (GA), the Western Subarctic Gyre (WG), the eastern Bering Sea (EB), the northern Bering Sea (NB), and the near Aleutian Islands (AI).

Table 3-11. Results of analysis of covariance for the slopes and intercepts of $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ of animals in the North Pacific Ocean and the Bering Sea.

Parameter	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>df</i>	<i>Slope</i>	<i>t</i> ^{*1}	<i>P</i> ^{*1}	<i>Intercept</i>	<i>SE</i> ^{*2}
$\delta^{13}\text{C}$	23.257	<0.001	4, 49	1.577	6.918	<0.001	43.155	4.701
Area	2.473	0.050	-	-	-	-	-	-
$\delta^{13}\text{C} \times \text{Area}$	1.752	0.158	-	-	-	-	-	-

^{*1} *t* and *P* for slope, ^{*2} standard error of intercept

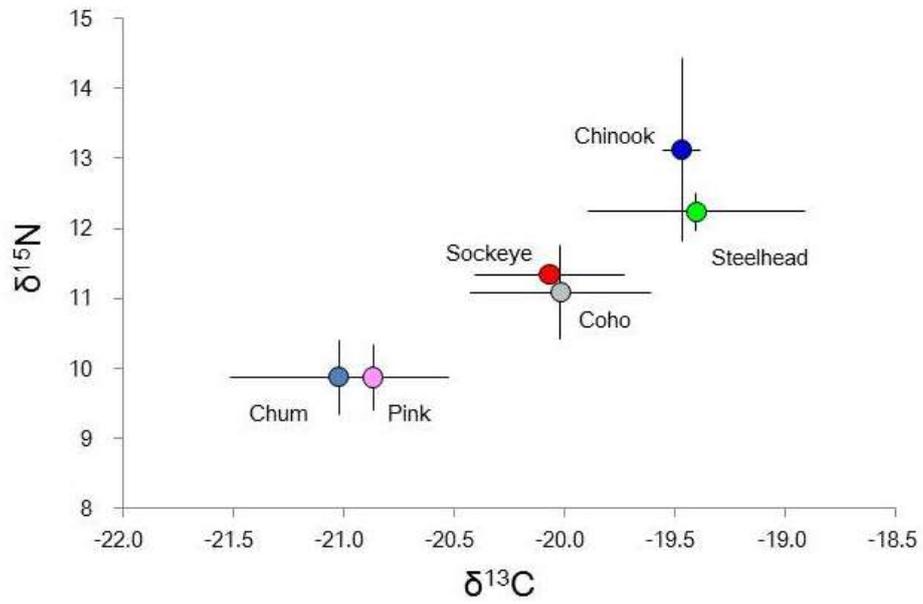


Fig. 3-18. Relationship between carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotopes of animals in the North Pacific Ocean and the Bering Sea (Summary).

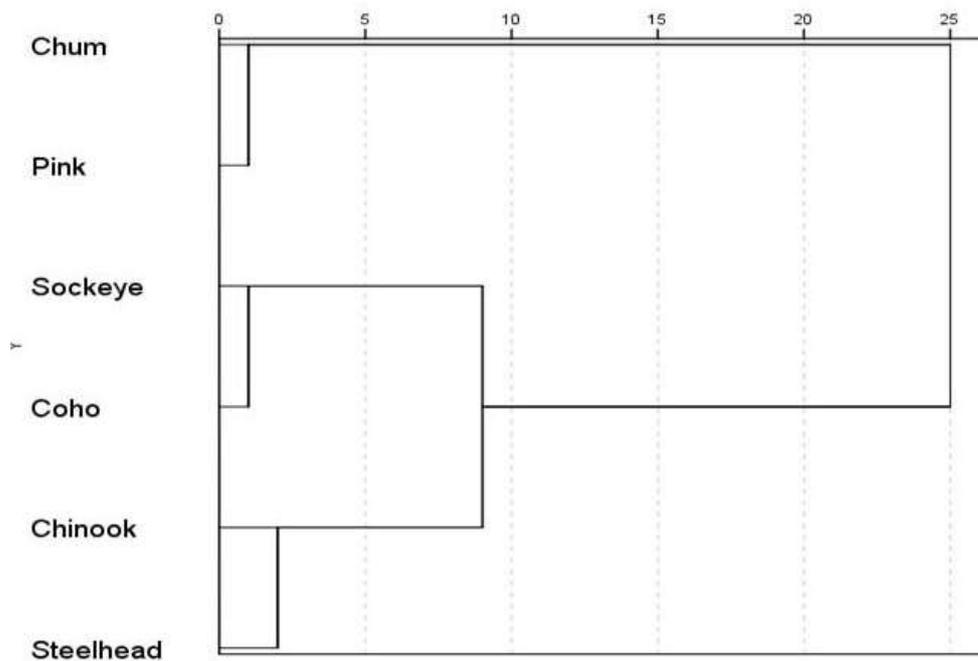


Fig. 3-19. Cluster analysis on carbon and nitrogen stable isotope of Pacific salmon collected in the North Pacific Ocean and the Bering Sea.

3-4 シロザケの野生魚と孵化場魚の安定同位体比の比較

遊楽部川のシロザケでは、固有の野生魚は下流域のサランベ付近 (St. 1) で、孵化場魚は上流域の孵化場付近の鮭誕橋付近 (St. 2) で産卵する (Fig. 3-20)。遊楽部川のシロザケで炭素安定同位体比を共変量とし、性、年齢、筋肉と鱗あるいは未受精卵、産卵場所および産卵時期をそれぞれ別に独立変数として、窒素安定同位体比への効果を ANCOVA で調べた結果、炭素安定同位体比、性、年齢、筋肉と鱗あるいは未受精卵、産卵場所 (すなわち野生魚と孵化場魚) および産卵時期との間には交互作用は有意ではなかった ($P>0.07$, Table 3-12)。このことは、これらの標本間で同じ速度論的同位体効果がはたらいっていることを示唆し、傾きに差がなく、切片のみが異なる一次生産者の同位体組成により決定されていることを表す (Minagawa et al. 1992; Aita et al. 2011; Wada et al. 2013)。また、遊楽部川に回帰したシロザケの体サイズと安定同位体比との間にも顕著な正の相関が観察された ($\delta^{13}\text{C}$: $R^2=0.362$, $P<0.001$, $\delta^{15}\text{N}$: $R^2=0.392$, $P<0.001$, Fig. 3-7)。

多くの組織において、野生魚の安定同位体比は孵化場魚よりも大きかった (Tables 3-13, 3-14, Fig. 3-21)。ただし、卵では差がなかった (Table 3-13)。体サイズは有意ではないが、野生魚の方が大きい傾向にあった (Table 3-13)。体サイズが大きいと安定同位体比も大きいことがわかっているので、サイズ補正して比較してもやはり野生魚の安定同位体比は孵化場魚に比べ大きい傾向にあった (Table 3-13)。筋肉について詳しくみると、孵化場魚の $\delta^{13}\text{C}$ (-19.387 ± 0.182 , $-20.550\sim -18.430$ ‰) が野生魚 (-18.885 ± 0.136 , $-19.600\sim -17.990$ ‰) より平均値が低く変異幅が大きかった。体サイズは有意ではないが、野生魚の方が大きい傾向にあった (Table 3-13)。これらの結果は、遊楽部川シロザケでは孵化場魚が野生魚よりも栄養段階が低く、同じ海域生態系でも沿岸より沖合を広範囲に回遊してきたことをあらわす。



Fig. 3-18. Map showing the Yurappu River System and locations collecting chum salmon. St. 1: Saranbe, St. 2: Keitanbashi.

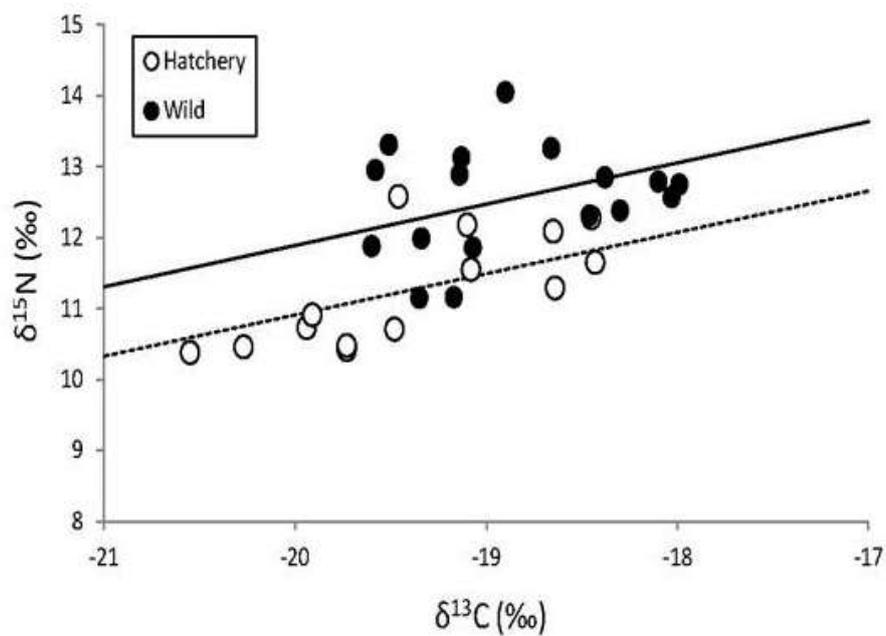


Fig. 3-19. Relationship between carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotopes of wild and hatchery chum salmon returning to the Yurappu River.

Table 3-12. Results of analysis of covariance for stable isotope analyses (the slopes and intercepts of $\delta^{15}\text{N}$ on $\delta^{13}\text{C}$) of chum salmon in the Yurappu River.

Source	df	$\delta^{13}\text{C}$		Source		$\delta^{13}\text{C} \times \text{Source}$		Slope	t^{*1}	P^{*1}	Intercept	SE^{*2}
		F	P	F	P	F	P					
Sex	1, 42	22.011	<0.001	0.064	0.802	0.400	0.531	0.752	4.692	<0.001	26.228	3.065
Age	3, 42	11.181	0.002	0.642	0.593	0.428	0.655	0.629	3.344	0.002	25.552	3.676
Scale	2, 39	64.422	<0.001	55.629	<0.001	2.718	0.070	0.625	8.026	<0.001	21.463	1.265
Eggs	1, 5	13.151	0.004	22.515	0.001	0.012	0.914	0.737	3.626	0.004	25.688	3.932
Scales:A1-A2* ³	1, 59	64.947	<0.001	0.637	0.426	8.048	0.005	0.540	8.059	<0.001	19.921	1.105
Month* ⁴	2, 42	14.325	0.001	5.897	0.006	2.701	0.080	0.584	4.228	<0.001	23.412	2.909
Location* ⁵	1, 42	19.780	<0.001	7.477	0.009	0.000	0.989	0.669	4.447	<0.001	24.321	2.898

*¹ t and P for slope, *²Standard error of intercept, *³A1: scale area in age-1, A2: scale area over age-2, *⁴Collecting months: October, November, and December, *⁵Collecting locations: Saranbe, Keitanbashi.

Table 3-13. Results of one-way analysis of variance for stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of wild (W) and hatchery (H) populations in chum salmon returning to the Yurappu River.

	Population* ¹	N	Mean	SE	Min	Max	F	P-value
Fork length (cm)	W	18	70.4	2.26	52.0	88.7	2.269	0.140
	H	25	66.7	1.27	52.2	78		
Age	W	18	4.4	0.70	3.0	5.0	0.838	0.365
	H	25	4.2	0.65	3.0	6.0		
Muscle- $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	W	17	-18.865	0.136	-19.600	-17.990	5.486	0.026
	H	14	-19.387	0.182	-20.550	-18.430		
Muscle- $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	W	17	12.546	0.185	11.150	14.050	21.069	<0.001
	H	14	11.265	0.210	10.380	12.580		
Scale1- $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	W	18	-16.464	0.189	-18.970	-15.070	8.883	0.005
	H	24	-17.199	0.160	-18.560	-15.920		
Scale1- $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	W	18	11.101	0.139	9.890	11.970	11.205	0.002
	H	24	10.539	0.101	9.500	11.420		
Scale2- $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	W	18	-15.914	0.158	-17.210	-14.480	13.854	0.001
	H	24	-17.042	0.234	-18.820	-15.290		
Scale2- $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	W	18	11.857	0.178	10.250	13.080	28.938	<0.001
	H	24	10.378	0.197	8.820	12.470		
Egg- $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	W	2	-18.910	0.110	-19.020	-18.800	-	0.381* ²
	H	5	-20.020	0.474	-21.480	-18.750		
Egg- $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	W	2	12.995	0.155	12.840	13.150	-	0.857* ²
	H	5	12.614	0.492	11.450	14.080		

*¹Population; W: wild, H: hatchery, *²Mann-Whitney U-test

Table 3-14. Results of analysis of covariance for stable isotope analyses (the slopes and intercepts of $\delta^{15}\text{N}$ on $\delta^{13}\text{C}$) of wild and hatchery populations in chum salmon returning to the Yurappu River.

Parameter	F	P	df	Slope	t* ¹	P* ¹	Intercept	SE* ²
$\delta^{13}\text{C}$	7.712	0.010	1, 41	0.582	2.777	0.010	22.549	4.068
Population	12.697	0.001	-	-	-	-	-	-
$\delta^{13}\text{C} \times \text{Population}$	1.789	0.192	-	-	-	-	-	-
$\delta^{15}\text{N}$	7.712	0.010	1, 41	0.374	2.777	0.01	-23.567	1.512
Population	0.031	0.861	-	-	-	-	-	-
$\delta^{15}\text{N} \times \text{Population}$	3.496	0.076	-	-	-	-	-	-

*¹t and P for slope, *²Standard error of intercept.

4. 考察

サケ属魚類の発育成長と安定同位体比

カラフトマスの体組織 12 部位の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ を求めた結果、比較的高い安定同位体比を示した筋肉、心臓および生殖腺と、安定同位体比が低い幽門垂と脊椎骨、そしてそれらの中間値の安定同位体比を示した眼球、鰓弁、食道、腸、肝臓、脾臓および腎臓の 3 グループに分類された (Fig. 3-3)。石樋・横山 (2008) は、三重県五ヶ所湾で採集されたスズキ (*Lateolabrax japonicus*)、ヒラメ (*Paralichthys olivaceus*)、マアジ (*Trachurus japonicus*) などの魚類 9 種の体組織の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ を分析した結果、脂質、肝臓、体全体、筋肉および鱗の順に高くなり、飼育実験の結果でも概ね同じ結果を得ている。石樋・横山 (2008) は、餌切換え実験により指数曲線の半更新時間と漸近線からマダイ (*Pagrus major*) の濃縮係数を推定し、体組織における $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ の濃縮係数は肝臓が最も低く、鱗、体全体および筋肉との順に高くなる組織依存的結果を得ている。また、本研究結果も石樋・横山 (2008) と同様であり、カラフトマスは比較的代謝速度が高い組織ほど低い $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ を、エネルギー蓄積あるいは比較的代謝速度が低い組織ほど高い $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ を示す傾向にあるとみなすことができる。ただし、脊椎骨の低い安定同位体比のみは説明ができない。同じ硬組織である鱗のそれは高い (Table 3-14, 石樋・横山 2008)。脊髄中の血液の安定同位体比を反映したと考えることもできるが、本研究では十分明らかにすることはできなかった。

わが国のシロザケは、淡水で孵化し浮上後直ちに降海し、沿岸でパッチ状に分布する餌生物を探索摂餌し幼魚期まで数ヶ月滞在した後、すべての個体はオホーツク海へ回遊しさらに活発な摂餌行動を展開し成長する。晩秋になると西部亜寒帯環流域へ回遊し、海洋で最初の越冬を行う。翌春、シロザケはベーリング海へ回遊し成長する。海洋生活 2 年目以降の越冬はアラスカ湾で行い、翌春には再びベーリング海へ回遊し成長する。シロザケは生殖腺の成熟を開始した個体から、ベーリング海、カムチャツカ半島東岸、千島列島沿いに回遊し、母川へ産卵回帰する (浦和 2000; 帰山ら 2013)。遊楽部川で採集されたシロザケ稚魚の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は、発育段階の中でも親魚および卵と同等の値を示した。浮上直後におけるサケ属稚魚はエネルギー源の獲得手段を内部栄養である卵黄から外部栄養である水生昆虫などへ転換する混合栄養期である (帰山 1986)。シロザ

ケ稚魚は浮上直後の個体であり、その栄養段階は親魚からのエネルギー源である卵黄の影響を受けているためにきわめて高いとみなされる。下田ら (2005) も、サクラマスは卵および河川生活期の稚魚の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は親魚と同様に高いことを報告している。ただし、サクラマスは、1年以上河川生活をし、水生昆虫など安定同位体比の低い餌生物を摂餌するため、急激にそれらを低下させる (下田ら 2005)。シロザケの幼魚期の安定同位体比が高いのは、この発育期に生物生産力の高い沿岸域 (e.g., McConnaughey and McRoy 1979) に分布するためとみなされる。沖合に分布し、代謝活性が高いと考えられる未成熟魚の $\delta^{13}\text{C}$ は最も低かった (Fig. 3-4)。この海域ではシロザケは $\delta^{15}\text{N}$ 値の低い翼足類やゼラチン質動物プランクトンが主な餌生物であるが、 $\delta^{15}\text{N}$ 値の高い多毛類や魚類もかなり摂餌していた (Figs. 2-12, 2-16, Table 3-8)。魚類は代謝活性が高いと、その安定同位体比が低くなることが報告されている (石樋・横山 2008)。未成熟魚の安定同位体比は、餌生物の安定同位体比と高い代謝活性の両方が反映している可能性が示唆される。なお、親魚の $\delta^{13}\text{C}$ は未成熟魚より高いが、このことは生殖腺発育期におけるエネルギー蓄積の結果とみなされる。

遊楽部川に回帰したシロザケの体サイズと安定同位体比との間には、顕著な正の相関が観察された (Fig. 3-7)。また、同様の傾向は北太平洋に生息するシロザケとギンザケにおいても観察された (Table 3-6)。これまでも海洋生活中のシロザケとベニザケ (Kaeriyama et al. 2004)、タイセイヨウサケ (*Salmo salar*; Trueman et al. 2005) において同様の結果が報告されている。タイセイヨウサケでは成長速度と代謝活性の高い個体ほど低い安定同位体比を示すことが報告されており (Dempson et al. 2010)、代謝と体サイズの関係が安定同位体比に影響しているという考えがある。しかし、他のサケ属魚類では体サイズと安定同位体比の間にそのような関係は認められないこともあり、同種内における体サイズと安定同位体比との関係は必ずしも普遍的なものではないのであろう。MacKenzie et al. (2011) は、タイセイヨウサケでは海洋で1年生活する小型個体より数年生活する大型個体の方が高い栄養段階を保持し、 $\delta^{13}\text{C}$ は魚類の摂餌場所を識別するのに役立つと述べている。一方、Romanuk et al. (2011) は、種間比較の結果から、魚類の栄養段階が体サイズ、特に口の大きさと正の相関を示し、栄養段階-体サイズの関係は大型種が大型の栄養段階の高い餌を食べるためと考えている。またスズキ科の淡水魚 *Stizostedion vitreum* では高齢魚ほど高い $\delta^{15}\text{N}$ を示し、それは成長の積算結果であると考えられている (Overman and Parrish 2001)。サケ属魚類では、未成熟魚期以降 (FL > 30 cm)、体サイズに伴う餌生物の変化は観察されていない (Percy et al. 1999; Kaeriyama et al.

2004)。したがって、魚類の体サイズの増加に伴う高い安定同位体比は、必ずしも成長速度や代謝活性の高さを反映しているわけではなく、むしろ成長の積算として安定同位体比の濃縮結果を表しているものと考えられる。

サケ属魚類と餌生物の安定同位体比による海域生態系の比較

サケ属魚類は海域間で摂餌する餌生物は異なっても、栄養段階では海域間で差が見られなかった。また餌生物の安定同位体比では、海域間で動物プランクトンは差が見られたの対し、ネクトンでは差が見られなかった (Table 3-8b)。このことは、食べる餌生物が異なっても、それらの安定同位体比が同じであったためとは考えづらい。むしろ、各海域生態系の構造と機能がサケ属魚類の摂餌に影響を及ぼしているともみなすことができる。

海洋生態系において $\delta^{13}\text{C}$ は第一次生産者の値を反映し、沿岸域の方が沖合域より高い (Fry and Sherr 1984; Kelly 2000)。海洋における植物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ は、高緯度地方ほど値が低くなるといわれており (Sackett et al. 1965)、動物の $\delta^{13}\text{C}$ は高緯度地方で摂餌すると同一種でも低緯度地方より低くなる (高井・富永 2008)、ともいわれている。しかし、セント・ローレンス島周辺の北ベーリング海では動物プランクトンとシロザケは他海域に比べて $\delta^{15}\text{N}$ 値が高かった (Tables 3-7, 3-9)。中央ベーリング海の大陸棚では安定同位体比の濃縮が最大であり、一般に、同一場所における動物プランクトンの安定同位体比は、寒冷で湧昇の顕著な海域では、豊富な栄養塩と植物プランクトンの低い増殖速度に起因する同位体分別が観察されるという (Schell et al. 1998)。そのため、 $\delta^{15}\text{N}$ 値は一般的にベーリング海からチャクチ海にむかって増加する (Schell et al. 1998)。今回の結果は、北ベーリング海の湧昇域における豊富な栄養塩と低水温による植物プランクトンの低い増殖速度が、動物プランクトン群集とシロザケの $\delta^{15}\text{N}$ 値の濃縮に影響を及ぼしたものと考えれ、Schell et al. (1998) と同等の安定同位体比を示している。

炭素・窒素安定同位体比から、動物が何を摂餌していたかを予測する研究は数多く行われている。これまで、モンテカルロ・シミュレーションや餌推定モデルを用いて、3種以上の餌生物を対象とした定量的な方法が検討されてきた (南川 2001; Phillips and Gregg 2003; Phillips et al. 2005; 内藤 2009)。モンテカルロ・シミュレーションでは、本来、標本平均と真の平均との誤差をもとめる中心極限定理に従わない推定値を統計的に扱っているため、標本の分布に正規分布を期待する栄養学的条件に疑問視されており、コンピュータープログラム IsoSource が動物生態学で提唱されている (Phillips and Koch

2002; Phillips and Gregg 2003)。しかし、いずれの餌推定モデルも食物の組み合わせにより 10%以上の誤差を示すことが多い (Koch and Phillips 2002)。本研究では、Koch and Phillips (2002)の掃き出し法による餌 3 起源線形モデルを用いた。西部亜寒帯環流域におけるサケ属 4 種の主要餌生物の寄与率を推定した結果、シロザケとギンザケでは胃内容物に近い値を示した。胃内容物が多様な餌生物で占められていたカラフトマスでは安定同位体比からはカイアシ類を主に食べていると推定された (Fig. 3-14)。カイアシ類は動物プランクトンの中でも有機物が多く消化されやすいとみられている (Postel et al. 2000)。カラフトマスの回転率は明らかではないが、消化されやすい餌生物については消化バイアスがかかっている可能性がある。ベニザケは餌マップより $\delta^{13}\text{C}$ がはるかに高い位置にプロットされた (>1%)。西部亜寒帯環流域ではベニザケの分布密度がきわめて低く (Table 2-6)、本来アジア起源のベニザケはベーリング海西部に多く分布する (Groot and Margolis 1991)。西部亜寒帯環流域とベーリング海西部ではベニザケの胃内容物は著しく異なり (Fig. 2-15)、ベーリング海の餌生物の安定同位体比は高かった (Table 3-9)。そのため、対象ベニザケは比較的近い時期に異なる海域生態系からこの海域に移動してきた可能性が高いと考えられる。

これまで、動物の栄養段階は、餌生物の栄養段階と $\delta^{15}\text{N}$ を固定し、濃縮係数を 3.4 として求められてきた (Vander Zanden et al. 2000)。しかし、サケ属魚類の胃内容物は栄養段階の異なる餌生物を含む多様な生物で構成されていた (e.g., Table 3-11)。そのため、単一の餌生物の栄養段階と $\delta^{15}\text{N}$ では正確な動物の栄養段階を推定することは困難であった。本研究では、サケ属魚類の胃内容物を表す餌ニッチ幅はその種の栄養段階と負の相関を示した (Fig. 3-16)。海域生態系におけるサケ属魚類の栄養段階 (Salmon TP) は、胃内容物全体の $\delta^{15}\text{N}$ (Prey baseline $\delta^{15}\text{N}$) と総体的な餌栄養段階 (Prey baseline TL) から求める方法をとった。捕食者と餌生物といった単純な関係においても、捕食者同士の捕食が生じうるし、雑食・腐食リンクにより特異的に高い栄養段階が観察されることもある (難波 2009)。したがって、本法は複雑な種間相互作用が存在する生態系における捕食者の栄養段階を決定する上で役立つものと考えられる。

一般に、タンパク質合成の基礎となるアミノ酸合成に関する主要な代謝経路の多くは、ほとんどすべての細胞や生物で共通している。生態系の一次生産者から高次消費者にわたる食物連鎖上の $\delta^{15}\text{N}$ の同位体効果は、アミノ酸合成に関わる中間代謝駆動時における速度論的な要因と生態学的な要因が絡み合っていると考えられている (相田 2012)。なお、速度論的同位体効果とは化学反応においての原子の 1 つを同位体で置き

換えた場合に起こる反応速度のことである（杉崎ら 2013）。アラスカ湾（GA）と西部亜寒帯環流域(WG)の北太平洋と、ベーリング海の北部（NB）、東部(EB)およびアリューシャン列島海域（AI）に分布するサケ属魚類と餌生物には、この速度論的同位体効果が観察された（Figs. 3-12, 3-17, 3-21）。すなわち、これらの海域生態系は、 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ マップの傾きに差がなく、切片のみが異なる一次生産者の同位体組成により決定されていることを表す（Minagawa et al. 1992; Aita et al. 2011; Wada et al. 2013）。したがって、各海域は第一次生産者の同位体組成がかなり高いベーリング海北部とアリューシャン列島海域、比較的低いベーリング海東部とアラスカ湾、そしてそれらの中間を表す西部亜寒帯環流域に区分されることを表す。

海洋生活期のシロザケは沿岸付近では栄養価の高い稚仔魚を摂餌し、沖合では翼足類などの比較的栄養レベルの低い餌生物を摂餌する傾向を示す（Kaeriyama et al. 2012）。スチールヘッドトラウトで、体サイズの大きな野生魚は小型の孵化場魚より安定同位体比が高いのは、競争力の高い野生魚は生産力が高い沿岸域に分布し、孵化場魚が沖合域へ分布せざるを得なくなった結果であると考えられている（Quinn et al. 2012）。これらのことから、野生魚は比較的沿岸よりに分布して高い生態的ニッチを確保するため、栄養レベルが高くなり、競争の結果、孵化場魚は沖合を広く回遊せざるをえず、栄養レベルも相対的に低く、体サイズも野生魚の方が孵化場魚に比べて大型になったと考えられる（秦ら 2013）。

サケ属魚類の平均 $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ マップ（Fig. 3-17）を用いたクラスター分析（Fig. 3-19）から、サケ属魚類は、栄養段階が最も低いシロザケとカラフトマス（T=3.5）、栄養段階が高いスチールヘッドトラウト（TP=4.1）とマスノスケ（TP=4.3）、両者の中間に位置するベニザケとギンザケ（TP=3.9）の3グループに分けられた。この結果は、サケ属魚類の胃内容物の反映である種毎の餌ニッチ幅と栄養段階との関係（Fig. 3-16）、第2章における胃内容物の平均値のクラスター分析の結果と一致する。このようにみえてくると、サケ属魚類の摂餌パターンは、大きく動物プランクトン食とネクトン食に分けられ、栄養段階も決まっているが、分布する海洋生態系の環境特性により餌生物を変える日和見的摂餌戦略（Kaeriyama et al. 2004）であるとみなすことができる。

第4章 総合考察

海洋生態系とサケ属魚類の安定同位体比

餌生物のうち、動物プランクトンの $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は各海域で差がみられる場合が多いが、ネクトンのそれらは海域間で差が見られなかった (Table 3-9b)。サケ属魚類と餌生物群集には、海域間で同じ速度論的同位体効果が観察された (Fig. 3-16, Table 3-12; $\delta^{15}\text{N}=1.577\delta^{13}\text{C}+43.155 (\pm 4.701)$)。栄養塩環境が異なる親潮水系、暖水塊、南極海およびアラスカ湾の4つの海洋生態系間でも同じ速度論的同位体効果 ($\delta^{15}\text{N}=(1.53 \pm 0.25)\delta^{13}\text{C}+(40.9 \pm 5.6)$)が観察されている (相田 2012)。一方で、本研究では餌生物を含めた各食物連鎖の $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ 関係の直線の切片だけが海域間で異なっていることから、一次生産者の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ が異なることを表す。また食物連鎖上で低次動物から高次動物まで直線関係を示すことから、生態系では一次生産者から高次消費者まで持続的に $\Delta\delta^{15}\text{N}/\Delta\delta^{13}\text{C}$ が受け継がれていること (Aita et al. 2011; Wada et al. 2013) を示唆している。今回、サケ属魚類の $\delta^{13}\text{C}$ と $\delta^{15}\text{N}$ は、ベーリング海のシロザケを除いて各海域で大きな差がみられず、海域間の差は各海域の第一次生産者の同位体組成の結果とみなされる。

摂餌パターンから見たサケ属魚類の種内間関係

生物群集は、種間相互作用によって形作られる2種の個体群間のリンクを、物質やエネルギーが流れる生物間ネットワークと考えられるようになってきた。種間相互作用には捕食、植食、寄生、相利などのさまざまなメカニズムに基づき、他種の成長率や個体群密度に影響を及ぼす。動物は餌を食べることにより生きているので、食う-食われるの関係に基づく相互作用である trophic interaction が重要であることはいままでもない (難波 2009)。ここでは摂餌と競争からサケ属魚類における種内間関係を検討する。

サケ属魚類の食性の海域間差をまとめると、1) アラスカ湾ではシロザケを除き、サケ属5種はイカ類を卓越的に摂餌し、シロザケはゼラチン質動物プランクトンを含む多様な動物プランクトンを摂餌し、2) 西部亜寒帯環流域では、サケ属魚類は動物プランクトンを摂餌するが多いが、一部の海域ではギンザケとマスノスケが魚類を摂餌することもあった。3) ベーリング海では動物プランクトン食のベニザケ、シロザケおよびカラフトマスと、ネクトン食のギンザケとマスノスケに2分された。動物プランクトン食のうち、シロザケとカラフトマスは翼足類を卓越的に摂餌するが多かった。こ

のように、サケ属魚類の食性は、基本的に種特異性の摂餌パターンを反映するが、おそらく生息場に高い頻度で出現する栄養価の高い餌生物を摂食し、急激な環境変化には比較的柔軟に対応している可能性が高い。そのため、各生態系の構造の違いにより胃内容物は、種のレンジ内で変わるのであろう。

アラスカ湾のサケ属魚類は、生息環境において大量に分布してエネルギー効率の高い大型の餌生物イカ類を摂餌している (Kaeriyama et al. 2004) が、なぜシロザケはこうしたイカ類を摂餌せずに、栄養価およびエネルギー価の低いゼラチン質動物プランクトン (Appendix Table 1) を多く食べるのだろうか？シロザケは、食道の入り口が他のサケ属よりもかなり大きく (Welch 1997)、胃酸の酸性度が高く (Azuma 1992)、消化吸収に役立つ幽門垂数もきわめて多く (帰山・浦和 1990)、クラゲ類などの大型餌動物を飲み込み、消化吸収するのに適した消化器官を有している。ゼラチン質動物プランクトンを餌として利用する動物は他にもいる。マンボウ (*Mola mola*; Gregory and Raven 1934; Nakamura and Sato 2014) やアカウミガメ *Caretta caretta*; Narazaki et al 2013) は積極的にクラゲ類を餌として利用する。ウマヅラカワハギ *Thamnmconus modestus* の飼育実験では、オキアミ類のみで飼育した個体よりも、クラゲ類とオキアミ類を一緒に餌として与えた個体の方が高い成長速度を示す (Miyajima et al. 2011)。したがって、餌生物の栄養価やエネルギー価のみでサケ属魚類の摂餌パターンを評価するのは妥当ではない。

シロザケは、同所的に生息するカラフトマス¹の豊度が著しく高い場合も、餌生物をカイアシ類やオキアミ類からゼラチン質動物プランクトン類へシフトする (Tadokoro et al. 1996)。カラフトマスもシロザケやベニザケの密度効果により摂餌量や餌ニッチ幅に影響を受けるが、クラゲ類は摂餌していない。またベーリング海では、シロザケは分布密度が高まると、様々な餌生物を食べるようになった (Kaeriyama et al. 2012)。シロザケはサケ属魚類の中でも遊泳速度が遅い (Groot et al. 1995)。Welch (1997)は、シロザケのこのような摂餌パターンを種間競争の回避と述べている。遊楽部川に回帰したシロザケ親魚の $\delta^{15}\text{N}$ は孵化場魚の方が野生魚より有意に低く、 $\delta^{13}\text{C}$ の変異は孵化場魚の方が著しく高かった。このことから、孵化場魚は栄養段階が低く、同一海域の中でも広範囲に回遊しているとみなされた (秦ら 2013)。同様のことは、スチールヘッドトラウトでも観察されている (Quinn et al. 2012)。このことは、サケ属魚類では消費型競争の結果、野生魚が比較的生産力の高い沿岸域に分布し、孵化場魚は同一海域内でも沖合に広く回遊せざるをえず、栄養段階が相対的に低くなったものと考えられている。魚類は、2種のうち一方は他方より種間の競争能力が低い²が、新しい生息地への能力や、未利用の餌

資源へシフトする能力に優れている場合、2種は共存できる（片野 2009）。このように考えると、シロザケは種内間競争を避け、クラゲ類などの利用されていない空いた餌ニッチを利用する典型的な日和見主義的な摂餌戦略をとるとみなすことができる。

結論

サケ属魚類は、早い発育段階で降海する種ほど海洋での分布域が広く、バイオマスが多い。淡水域を起源とするサケ科魚類は、氷期サイクルの過程で、海洋の高い生物生産力を利用するために降海性を、淡水域で再生産を継続するために母川回帰性を獲得し進化してきた（帰山 1994）。その過程で、サケ属魚類は餌や生息空間などの資源が得られれば残留し、得られなければ移動（降海）するという、残留と降海の二つの戦術に基づく条件戦略を生活史戦略に取り組んだと考えられている（帰山 1994）。したがって、発育期の早い段階で降海するシロザケとカラフトマスは、バイオマスの大きさや海洋分布域の広さ（帰山 1994）、形態と行動に関する系統発生的知見（Stearley and Smith 1993）、およびレトロポジション短鎖散在反復配列（SINE）分析などによる遺伝学的知見（Murata et al. 1996）からサケ属魚類の中では最も進化した種とみなされている。また、ベニザケは湖沼を海洋と同じように利用し、前2種についてバイオマスが多く、海洋へ広く分布している。これら3種は体形がスリムで、鰓耙数が多く、群れを形成する。それに対して、サクラマス、ギンザケおよびマスノスケは淡水生態系への依存度が高く、体形がラウンド型で、口が大きく、鰓耙数が少なく、なわばりを形成し、ネクトン食としての生活史パターンをとる（e.g., Neave 1958; Hoar 1976; Kaeriyama 1989）。

最適採餌理論に基づくと、動物は獲得する餌生物のエネルギーと採餌に要するエネルギー、あるいはリスクとの差であるベネフィットを最大にするように採餌パターンを適応させる（e.g., 佐原 1987）。第2章に示したように、アラスカ湾では本来動物プランクトン食であるカラフトマスも、ギンザケやマスノスケのようなネクトン食と一緒に大型でカロリー価の高いイカ類を卓越的に摂餌する。このことは、結局、生息環境において大量に分布してエネルギー効率の高い大型の餌生物を摂食するというサケ属魚類の摂餌戦略が最適採餌理論に基づくためとみなすことができる。しかし、一方でシロザケに見られたように、サケ属魚類は種間の消費型競争というリスクを回避することにより、他種が摂餌していない餌生物を利用するベネフィットを得るといった採餌パターンをとる。

したがって、サケ属魚類の摂餌パターンは、進化的適応にもとづく種特異性から種の

栄養段階はほぼ決まっているものの、速度論的同位体効果の影響をベースラインとする生息海域の生態系の中で、種内および種間の密度効果に柔軟に対応した高い変異性を示しているものと考えられる (Fig. 4-1)。

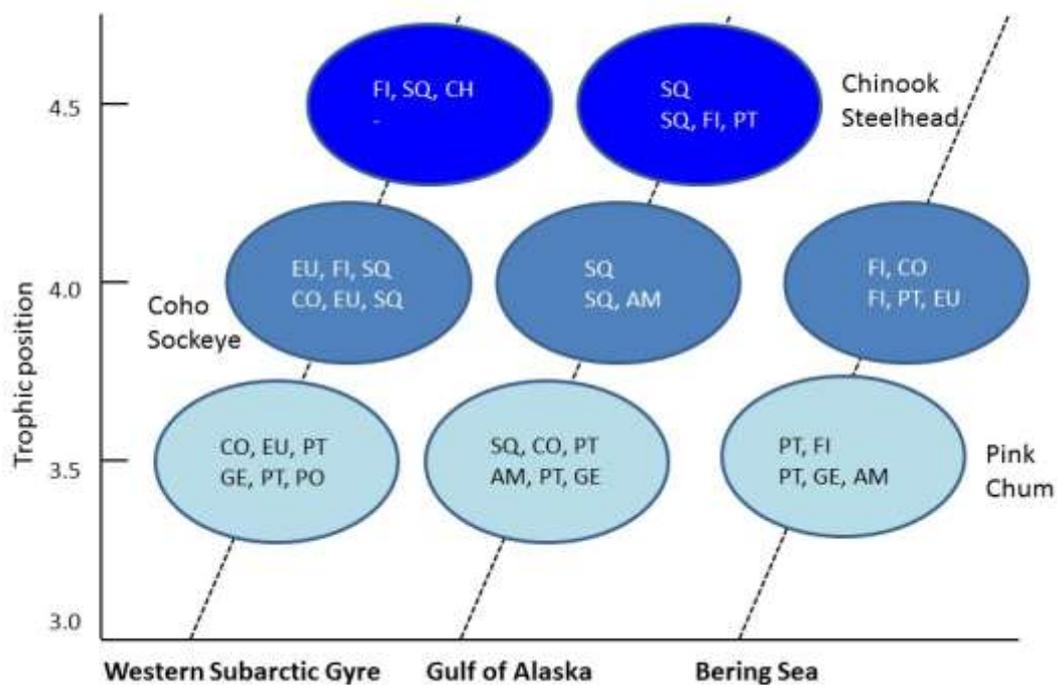


Fig. 4-1. Trophic position of Pacific salmon in the North Pacific Ocean and the Bering Sea.

EU: euphausiids, CO: copepods, AM: amphipods, PO: polychaetes, GE: gelatinous zooplankton, SQ: squids, PT: pteropods, FI: fishes,

摘要

1. 北太平洋とベーリング海におけるサケ属 6 種の食性の年間・海域間変化を種ごとに明らかにし、それらの変異に影響する要因を分析した。
2. 胃内容物分析によれば、アラスカ湾では、ギンザケ、マスノスケおよびスチールヘッドトラウトはもっぱらイカ類のヒメドスイカを食べ、ベニザケとカラフトマスはイカ類にくわえ端脚類、カイアシ類および翼足類を、シロザケはゼラチン質動物プランクトンや他の動物プランクトンなど多様な餌を食べていた。
3. アラスカ湾では、PDO（太平洋十年規模振動）が大きい、つまりサケ属魚類の生息数が多い年ほどベニザケとカラフトマスの胃内容物中のイカ類比率は高かった。一方、イカ類を主食とする他のサケ属魚類（ギンザケ、マスノスケおよびスチールヘッドトラウト）の食性はあまり変化しなかった。サケ属魚類は種特異的な食性を持つが、各海域に高い頻度で出現する栄養価の高い餌生物を摂食すること、急激な環境変化には柔軟に対応していることが示唆された。
4. 西部亜寒帯環流域では、シロザケはゼラチン質動物プランクトンをよく食べ、稚仔魚やイカ類も食べていた。ほかのサケ属魚類では、アラスカ湾に比べイカ類の比率が少なく、食性は多様であった。したがって胃内容物分析からは、サケ属の食性は、同種であっても年・海域によって変わることが示された。
5. 観察年数が多いアラスカ湾において採集標本数の多い種に限って食性に影響する要因を分析すると、同種の密度が高いとベニザケでは胃内容量指数が低い、シロザケの食性は同種・他種の密度、海域および体サイズの影響を受けなかった。同種あるいはシロザケの密度が高いと、カラフトマスの胃内容量指数は小さく、餌ニッチ幅は広がった。アラスカ湾では、ベニザケとカラフトマスの食性や摂餌量は同種と他種の高い分布密度により密度依存的な影響を受けると考えられる。
6. 一方で、サケ属魚類の食性は種特異的でもあり、動物プランクトン食（オキアミ類、カイアシ類、沖合性端脚類）であるシロザケ・カラフトマスのグループ、動物プランクトンとネクトン（イカ類と魚類）の両方を餌環境に応じて摂餌するベニザケ・ギンザケのグループ、ネクトン食でイカ類をよく食べるマスノスケ・スチールヘッドトラウトのグループにわかれた。餌ニッチ幅は、カラフトマス>ベニザケ=シロザケ>ギンザケ>マスノスケ=スチールヘッドトラウトの順であった。

7. カラフトマスの様々な組織の炭素 ($\delta^{13}\text{C}$) と窒素 ($\delta^{15}\text{N}$) の安定同位体比を分析したところ、 $\delta^{13}\text{C}$ は組織間で大きな違いはみられなかったが、 $\delta^{15}\text{N}$ は代謝速度が高い組織（肝臓、脾臓、食道、腸、幽門垂、眼球）ほど低く、エネルギー蓄積あるいは比較的代謝速度が低い組織（筋肉、心臓、生殖腺）ほど高かった
8. シロザケは、卵期から混合栄養をとる稚魚期までは親からの栄養源である卵黄の影響により、親と同様 $\delta^{15}\text{N}$ が高く、外洋で採食する未成熟魚で低かった。シロザケ成魚においては体サイズが大きいほど安定同位体比が高かった。このことは高い安定同位体比は成長の積算結果であることを示唆する。
9. サケ属魚類の栄養段階は、海域間でほとんど差が見られず、シロザケ＝カラフトマス<ベニザケ＝ギンザケ<スチールヘッドトラウト<マスノスケの順に高くなった。炭素安定同位体比に影響する要因を GLM モデルで分析すると、海域間で切片に差があり窒素安定同位体比の効果は海域間で差がなかった。サケ属魚類の栄養段階には速度論的同位体効果が作用していると考えられる。
10. 安定同位体比から見たグループ分けをクラスター分析でおこなうと、シロザケ・カラフトマス、ベニザケ・ギンザケおよびマスノスケ・スチールヘッドトラウトのグループにわかれたことは、胃内容物によるグルーピングと同様だったが、胃内容物の結果と異なり海域ごとにはまとまらなかった。例外的に、セント・ローレンス島付近のシロザケの安定同位体比は高かった。
11. 餌生物の安定同位体比を分析すると、カイアシ類、オキアミ類、沖合性端脚類、ゼラチン質動物プランクトン、多毛類および翼足類では海域間に差があったが、イカ類と魚類（ハダカイワシ類）には海域間で差がみられなかった。また、サンプル数は少ないもの、ベーリング海北部（主にセント・ローレンス島周辺）の動植物プランクトンの安定同位体比はきわめて高かった。寒冷で湧昇の顕著な海域では、豊富な栄養塩と植物プランクトンの低い増殖速度に起因する同位体分別の結果 (Schell et al. 1998) と推定される。サケ属魚類の安定同位体比の地域パターンの一部はこうした餌生物の安定同位体比によって説明された。
12. 安定同位体比を使って餌 3 起源線型モデルで餌生物を推定すると、シロザケはモデルによく適合し翼足類、魚類およびゼラチン質動物プランクトンを比較的均一に摂餌し、ギンザケも卓越餌生物である魚類にほぼ近似した。一方、胃内容物では多様な餌生物を食べていたカラフトマスはカイアシ類を主に食べると推定され、ベニザケの炭素安定同位体比は特異的に高く、消化バイアスや異なる海域生態系からの移

動が示唆された。

13. 海域生態系におけるサケ属魚類の栄養段階 (Salmon TP) を、まず実際の胃内容物組成から胃内容物全体の $\delta^{15}\text{N}$ (Prey baseline $\delta^{15}\text{N}$) と総体的な餌栄養段階 (Prey baseline TL) を求める方法から推定した。その結果、サケ属魚類の栄養段階 (Salmon TP) は 1) カラフトマスとシロザケ (3.5), 2) ベニザケとギンザケ (3.9), 4) スチールヘッドトラウト (4.1) およびマスノスケ (4.3) の順に増加することが分かった。また、サケ属魚類の栄養段階 (Salmon TP) と胃内容物の餌ニッチ幅との間には負の相関が観察され、栄養段階が低い種ほど多種多様な餌生物を摂食し、栄養段階の高い種は特定の餌生物 (イカ類や魚類) を摂餌していることが示唆された。同様のことは、クラスター分析によるサケ属魚類のグループ化は安定同位体比の結果と胃内容物組成の結果と同じことであったことから示された。
14. 各海域生態系の餌生物とサケ属魚類について、 $\delta^{13}\text{C}$ に対する $\delta^{15}\text{N}$ の効果は海域間で差はなく、どの海域でも似た速度論的同位体効果がはたらいっていることが示唆された。一方、切片は差があり、第一次生産者の同位体組成がかなり高いベーリング海北部 (NB) とアリューシャン列島海域 (AI), 比較的低い南東ベーリング海とアラスカ湾, そしてそれらの中間を表す西部亜寒帯環流域 (WG) に区分された。
15. 遊楽部川へ産卵回帰した孵化場魚と野生魚の安定同位体比を分析した結果、野生魚の栄養段階の方が孵化場魚より高いこと、孵化場魚の $\delta^{13}\text{C}$ は変異が著しいことがわかった。このことは、同一海域生態系では、野生魚は生物生産力の高い沿岸域を回遊するのに対して、孵化場魚は栄養レベルが低い沖合を広範囲に回遊することを示唆している。
16. 本研究の結論として、サケ属魚類の食性は、進化的適応にもとづく種特異性から種の栄養段階はほぼ決まっているものの、速度論的同位体効果の影響をベースラインとする生息海域の生態系の中で、種内および種間の密度効果に対応した変異性を示しているものと考えられる

謝辞

稿を終えるにあたり、本研究を遂行する上で日本への留学当初より終始懇切なるご指導を賜った北海道大学国際本部の帰山雅秀 特任教授（元北海道大学大学院水産科学研究院教授）に心から感謝の意を表す。本論文をまとめるにあたり、主査を司って下さった北海道大学大学院水産科学研究院の桜井泰憲 特任教授，副査を司って下さった同研究院の綿貫 豊 教授，今井一朗 教授，岸 道郎 特任教授および工藤秀明 准教授より貴重なご指摘を賜るとともに原稿のご校閲を頂いた。厚く御礼申し上げる。

本研究の実施にあたり、サケ属魚類の胃内容物と炭素・窒素安定同位体比分析に携わったワシントン大学の **Kate Myers** 博士，元北海道東海大学大学院生の中村愛氏，山口麻美氏，北海道大学大学院水産科学院元修士院生の三尾郁恵氏，小山諒氏，佐川洋介氏，元4年生の山本淳也氏，松田光平氏および長嶋眞也氏のメタデータを利用した。以上の方々に心より感謝する。安定同位体比分析用のシロザケ幼魚の採集には北海道区水産研究所の浦和茂彦博士および岩手県水産技術センターの清水勇一氏並びに小川元氏のご尽力頂いた。ここに深く感謝する。本研究を行う上で，数々のご協力と激励を頂いた北海道大学大学院海洋生物資源科学専攻の海洋生物資源保全管理学講座，並びに同大学大学院環境科学院海洋研究コースの学生諸君に感謝する。

なお，本研究の主要部分は科学研究費補助金特別研究員奨励費の助成により行われた。

引用文献

- 相田真希. 2012. 窒素・炭素安定同位体比を用いた海洋低次生態系食物網の解析. 北海道大学大学院水産科学研究院博士論文. p. 108.
- Aita MN, Tadokoro K, Ogawa NO, Hyodo F, Ishii R, Smith SL, Saino T, Kishi MJ, Saitoh S, and Wada E. 2011. Linear relationship between carbon and nitrogen isotope ratios along simple food chains in marine environments. *Journal of Plankton Research*, 33: 1629-1642.
- Allen GH and Aron W. 1958. Food of salmonid fishes of the western North Pacific Ocean. *U.S. Fish and Wildlife Service, Special Scientific Report*, 237: 1-11.
- Azuma T. 1992. Diel feeding habits of sockeye and chum salmon in the Bering sea during summer. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 58: 2019-2025.
- Azumaya T and Ishida Y. 2000. Density interactions between pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) and their possible effects on distribution and growth in North Pacific Ocean and Bering Sea. *North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin*, 2: 165-174.
- Beaudoin CP, Tonn WM, Prepas EE, Wassenaar LI. 1999. Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*): an isotope and dietary analysis. *Oecologia*, 120: 386-396.
- Brodeur RD and Ware DM. 1992. Long-term variability in zooplankton biomass in the subarctic Pacific Ocean. *Fisheries Oceanography*, 1: 32-38.
- Cederholm CJ, Kunze MD, Murota T, and Sibatani A. 1999. Pacific salmon carcasses: Essential contributions of nutrients and energy for aquatic and terrestrial ecosystems. *Fisheries*, 24: 6-15.
- Cooney RT and Brodeur RD. 1998. Carrying capacity and North Pacific salmon production: stock-enhancement implications. *Bulletin of Marine Sciences*, 62: 443-464.
- Davis ND. 2003. Feeding ecology of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central North Pacific Ocean and central Bering Sea. Ph.D. thesis, Hokkaido University, 190p.
- Davis ND, Myers KW, and Ishida Y. 1998. Caloric value of high-seas salmon prey organisms and simulated salmon ocean growth and prey consumption. *North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin* 1: 145-162.
- Dempson JB, Braithwaite VA, Doherty D, and Power M. 2010. Stable isotope analysis of marine feeding signatures of Atlantic salmon in the North Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 67: 52-61.

- Fleming IA and Gross MR. 1993. Breeding success of hatchery and wild coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in competition. *Ecological Applications*, 3: 230-245.
- Fry B. 2006. *Stable isotope ecology*. Springer Science and Business Media. New York. 312p.
- Fry B and Sherr EB. 1984. Delta-C-13 measurements as indicators of carbon flow in marine and fresh-water ecosystems. *Contributions in Marine Science*, 27: 13-47.
- Gregory WK and Raven HC. 1934. Notes on the anatomy and relationships of the ocean sunfish (*Mola mola*). *Copeia*, 5: 145-151.
- Gresh T, Lichatowich J, and Schoonmaker P. 2000. An estimation of historic and current levels of salmon production in the northeast Pacific ecosystem: Evidence of nutrient deficit in the freshwater systems of Pacific northwest. *Fisheries*, 25: 15-21.
- Groot C and Margolis L. (eds.) 1991. *Pacific salmon life histories*. University of British Columbia Press, Vancouver. 530p.
- Groot C, Margolis L, and Clarke WC. 1995. *Physiological Ecology of Pacific salmon*. University of British Columbia Press, Vancouver. 510p.
- Hare SR and Francis RC. 1995. Climate change and salmon production in the northeast Pacific Ocean. pp. 357-372. In: Beamish RJ (ed) *Climate change and northern fish populations*, Canadian Special Publication Fisheries and Aquatic Sciences.
- Hesslein HR, Hallard KA, Ramlal P. 1993. Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50: 2071-2076.
- Hilborn R, Quinn TP, Schindler DE, and Rogers DE. 2003. Biocomplexity and fisheries sustainability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100: 6564-6568.
- Hoar WS. 1976. Smolt transformation: evolution, behavior, and physiology. *Journal of the Fisheries Research Board Canada*, 33: 1233-1252.
- Hobson KA, Piatt JF, and Pitochelli J. 1994. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *Journal of Animal Ecology*, 63: 786-798.
- 今井尚隆・工藤秀明・帰山雅秀. 2007. サケ(*Oncorhynchus keta*)遊楽部川 2 個体群の繁殖戦略に関する外部形態比較. *魚類学雑誌*, 54: 121-128.
- 石樋由香・横山寿. 2008. 濃縮係数の変動性—魚類を例として. pp. 31-45.安定同位体スコープで覗く海洋生物の生態—アサリからクジラまで (富永修・高井則之編), 恒星社厚生閣, 東京.
- Ishida Y, Azumaya T, Fukuwaka M, and Davis N. 2002. Interannual variability in stock abundance and body size of Pacific salmon in the central Bering Sea. *Progress in*

- Oceanography*, 55: 223-234.
- 伊藤準. 1964. 海洋生活期におけるサケ・マス類の餌料と摂餌特性について. 北海道区水産研究所報告 29: 85-97.
- Johnson SP. 2011. An evaluation of the marine feeding ecology of Pacific salmon using stable isotopes. Dissertation of Ph D. University of Washington. 181p.
- Johnson SP and Schindler DE. 2009. Trophic ecology of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the ocean: a synthesis of stable isotope research. *Ecological Research*, 24: 855-863.
- 帰山雅秀. 1985. サケ属魚類の適応と分化に関する生態学的考察. 海洋と生物 7: 426-432.
- 帰山雅秀. 1986. サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum)の初期生活に関する生態学的研究. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, 40: 31-92.
- Kaeriyama M. 1989. Comparative morphology and scale formation in four species of *Oncorhynchus* during early life. *Japanese Journal of Ichthyology*, 35: 445-452.
- Kaeriyama M. 1998. Dynamics of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, populations released from Hokkaido, Japan. *North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin*, 1: 90-102.
- 帰山雅秀. 1994. ベニザケの生活史戦略-生活史パタンの多様性と固有性. pp. 101-113. 川と海を回遊する淡水魚-生活史と進化 (後藤晃・塚本勝巳・前川光司編), 東海大学出版会, 東京.
- 帰山雅秀. 1999. サケ属魚類における野生魚と孵化場魚の生物学的相互作用. 水産育種 27: 33-44.
- Kaeriyama M. 2004. Evaluation of carrying capacity of Pacific salmon in the North Pacific Ocean for ecosystem-based sustainable conservation management. *NPAFC Technical Report*, 5: 1-4.
- 帰山雅秀. 2004. サケの個体群生態学. pp. 137-163. サケ・マスの生態と進化 (前川光司編), 文一総合出版, 東京.
- Kaeriyama M. 2008. Ecosystem-based sustainable conservation and management of Pacific salmon. pp 371-380. In Tsukamoto K and Kawamura T (eds.), *Fisheries for global welfare and environment*, TERAPUB, Tokyo.
- 帰山雅秀・浦和茂彦. 1990. 北日本におけるサケ科魚類の幽門垂数. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, 44: 1-9.
- 帰山雅秀・南川雅男. 2008. 溯河性魚類による陸域生態系への物質輸送. pp. 110-123. 安定同位体スコープで覗く海洋生物の生態: アサリからクジラまで (富永修・高井則

- 之編), 恒星社厚生閣, 東京.
- Kaeriyama M and Qin Y. 2014. Biological interactions between wild and hatchery-produced Pacific salmon. pp. 223-238. In Woo PTK and Noakes DJ (eds.) *Salmon*, Nova Science Publishers, Inc.
- Kaeriyama M, Nakamura M, Yamaguchi M, Ueda H, Anma M, Takagi S, Aydin KY, Walker RV, and Myers KW. 2000. Feeding ecology of sockeye and pink salmon in the Gulf of Alaska. *North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin*, 2: 55-63.
- Kaeriyama M, Nakamura M, Edpalina R, Bower JR, Yamaguchi H, Walker RV, and Myers KW. 2004. Change in feeding ecology and trophic dynamics of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central Gulf of Alaska in relation to climate events. *Fisheries Oceanography*, 13: 197-207.
- Kaeriyama M, Seo H, and Kudo H. 2009. Trends in run size and carrying capacity of Pacific salmon in the North Pacific Ocean. *North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin*, 5: 293-302.
- Kaeriyama M, Seo H, Kudo H, Nagata M. 2012. Perspectives on wild and hatchery salmon interactions at sea, potential climate effects on Japanese chum salmon, and the need for sustainable salmon fishery management reform in Japan. *Environmental Biology of Fishes*, 94: 165-177.
- Kaeriyama M, Seo H, and Qin Y. 2014. Effect of global warming on the life history and population dynamics of Japanese chum salmon. *Fisheries Sciences*, 80: 251-260.
- 帰山雅秀・永田光博・中川大介. 2013. サケ学大全, 北海道大学出版会, 札幌. 297p.
- 笠井亮秀. 2008. 安定同位体比を用いた餌料源の推定モデル. pp. 46-57. 安定同位体スコープで覗く海洋生物の生態—アサリからクジラまで (富永修・高井則之編). 恒星社厚生閣, 東京.
- Kanno Y and Hamai I. 1971. Food of salmonids fish in the Bering Sea in summer of 1966. *Bulletin of Fisheries Sciences, Hokkaido University*, 22: 107-128.
- 片野修. 2009. 相互作用の多彩な効果: 河川群集を理解する. pp. 61-92. 生物間ネットワークを紐とく (大串隆之・近藤倫生・難波利幸編), 京都大学学術出版会, 京都.
- Kelly JF. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 78: 1-27.
- 木元信作. 1976. 多様性と種類組成. 動物群集研究法 I. 共立出版, 東京. 192p.
- Koch PL and Phillips DL 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models: a reply to Ribbins, Hilderbr. *Oecologia*, 133: 14-18.

- Kruse GH. 1998. Salmon run failures in 1997-1998: a link to anomalous ocean conditions? *Alaska Fishery Research Bulletin*, 5: 55-63.
- Larkin GA and Slaney PA. 1997. Implications of trends in marine-derived nutrient influx to south coastal British Columbia salmonid production. *Fisheries*, 22: 16-24.
- LeBrasseur RJ. 1966. Stomach contents of salmon and steelhead trout in the northeastern Pacific Ocean. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 23: 85-100.
- LeBrasseur RJ. 1972. Utilization of herbivore zooplankton by maturing salmon. pp. 581-588. In AY Takenouchi (ed.) *Biological oceanography of the northern North Pacific Ocean*. Idemitsu Shoten, Tokyo.
- 待鳥精治. 1968. 北西太平洋におけるサケ・マス類の垂直分布 III. 北海道区水産研究所報告, 34: 1-11.
- MacKenzie KM, Palmer MR, Moore A, Ibbotson AT, Beaumont RC, Poulter DJS, and Truman CN. 2011. Locations of marine animals revealed by carbon isotopes. *Scientific Reports*. 1:21 DOI: 10.1038/srep00021.
- Mantua NJ, Hare SR, Zhang Y, Wallace JM, and Francis RC. 1997. A Pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bulletin of American Meteorological Society*, 78: 1069-1079.
- Manzer JJ. 1968. Food of the Pacific salmon and steelhead trout in the north-eastern Pacific Ocean. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 25: 1085-1089.
- McConnaughey T and McRoy CP. 1979. Food-web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Marine Biology*, 53: 257-262.
- Miller TW, Brodeur RD, Rau G, and Omori K. 2010. Prey dominance shapes trophic structure of the northern California Current pelagic food web: evidence from stable isotopes and diet analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 420: 15-26.
- 南川雅男. 2001. 炭素・窒素同位体分析により復元した先史日本人の食生態. 国立歴史民族博物館研究報告 86: 333-357.
- Minagawa M and Wada E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48: 1135-1140.
- Minagawa M, Egawa S, Kabaya Y, and Karsawa-tsuru K. 1992. Carbon and nitrogen isotope analysis for amino acids from biological sample. *Mass Spectroscopy*, 40: 47-56.
- Minami H and Ogi H. 1997. Determination of migratory dynamics of the sooty shearwater in the Pacific using stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 158: 249-256.

- Miyajima Y, Mauda R, Kurihara A, Kamata R, Yamashita Y, and Takeuchi T. 2011. Juveniles of threadsail filefish, *Stephanolepis cirrhifer*, can survive and grow by feeding on moon jellyfish *Aurelia aurita*. *Fisheries Sciences*, 77: 41-48.
- Miyake Y and Wada E. 1967. The abundance ratio of $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ in marine environments. *Records of Oceanographic Works in Japan*, 9: 37-53.
- Murata S, Takasaki N, Saitoh M, and Okada N. 1993. Determination of the phylogenetic relationships among Pacific salmonids by using short interspersed elements (SINEs) as temporal landmarks of evolution. *Proceedings of National Academy of Sciences*, 90: 6995-6999.
- Myers KW, Klovach NV, Gritsenko OF, Urawa S, and Royer TC. 2007. Stock-specific distributions of Asian and North American salmon in the open ocean, interannual changes, and oceanographic conditions. *North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin*, 4: 159-177.
- 内藤裕一. 2009. アミノ酸の窒素同位体比による先史人類集団の食性復元に関する方法的検討: タンパク質の炭素・窒素同位体比を併用した多角的アプローチ. 東京大学修士論文, 119p.
- 中村愛. 2001. アラスカ湾におけるサケ属魚類の摂餌生態と栄養動態に関する研究. 北海道東海大学理工学研究科修士論文. 98p.
- Nakamura I and Sato K. 2014. Ontogenetic shift in foraging habit of ocean sunfish *Mola mola* from dietary and behavioral studies. *Marine Biology*, DOI 10.1007/s00227-014-2416-8.
- 難波利幸. 2009. 種間相互作用がつなぐ生物群集: 直接効果と間接効果. pp. 1-47. 生物間ネットワークを紐とく (大串隆之・近藤倫生・難波利幸編), 京都大学学術出版会, 京都.
- Narazaki T, Sato K, Abernathy KJ, Marshall GJ, and Miyazaki N. 2013. Loggerhead turtles (*Caretta caretta*) use vision to forage on gelatinous prey in mid-water. *PLOS ONE* 8; 1-10.
- Neave F. 1958. The origin and speciation of *Oncorhynchus*. *Transaction of the Royal Society of Canada, Series 3*, 52: 25-49.
- Nishiyama T. 1970. Tentative estimation of daily ration of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in Bristol Bay prior to ascending migration. *Bulletin of Fisheries Sciences, Hokkaido University*, 20: 265-276.
- O'Reilly C, Hecky R, Cohen A, and Plisnier PD. 2002. Interpreting stable isotopes in food webs: recognizing the role of time averaging at different trophic levels. *Limnology and Oceanography*, 47: 306-309.

- Overland JE, Bond NA, and Adams JM. 2001. North Pacific atmospheric and SST anomalies in 1997: links to ENSO? *Fisheries Oceanography*, 10: 69-80.
- Overman NC and Parrish DL. 2001. Stable isotope composition of walleye: ^{15}N accumulation with age and area-specific differences in $\delta^{13}\text{C}$. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 58: 1253-1260.
- Pearcy WG. 1992. *Ocean ecology of North Pacific salmonids*. Univ. Washington Press, Seattle. 179p.
- Pearcy WG, Nishiyama T, and Masuda K. 1984. Diel variations in the feeding habits of Pacific salmon caught in gill nets during a 24-hour period in the Gulf of Alaska. *Fisheries Bulletin*, 82: 391-399.
- Pearcy WG, Brodeur RD, Shenker J, Smoker W, and Endo Y. 1988. Food habits of Pacific salmon and steelhead trout, midwater trawl catches, and oceanographic conditions in the Gulf of Alaska, 1980-1985. *Bulletin of Ocean Research Institute*. 26: 29-78.
- Pearcy WG, Aydin KY, and Brodeur RD. 1999. What is the carrying capacity of the North Pacific Ocean for salmonids? *PICES Press*, 7: 17-23.
- Perry RI, Thompson PA, Mackas DL, Harrison PJ, and Yelland DR. 1999. Stable carbon isotopes as pelagic food web tracers in adjacent shelf and slope regions off of British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56: 2477-2486.
- Peterson BJ and Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology Systematics*, 18: 293-320.
- Phillips DL and Koch PL. 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*, 130: 114-125.
- Phillips DL and Gregg JW. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, 136: 261-269.
- Phillips DL, Newsome SD, and Gregg JW. 2005. Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia*, 144: 520-527.
- Pinkas L, Oliphant MS, and Iverson LK. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *California. Fish Game, Fisheries Bulletin*, 152: 1-105.
- Postel L, Fock H, Hagen W. 2000. Biomass and abundance. pp. 83-192. In: Harris RP, Wiebe PH, Lenz J, Skjoldal HR, and Huntley M (eds.) *ICES zooplankton methodology and manual*. Academic Press, London.
- Pyper BJ, Peterman RM, Lapointe MF, and Walters CJ. 1999. Patterns of covariation in length and age of British Columbia and Alaska sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) stocks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56: 1046-1057.

- 秦玉雪・永井愛梨・工藤秀明・帰山雅秀. 2013. 遊樂部川のサケ *Oncorhynchus keta* における野生魚と孵化場魚の安定同位体比について. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 79: 872-874.
- Quinn TP. 2005. *The behavior and ecology of Pacific salmon and trout*. University of Washington press, Seattle. 378p.
- Quinn TP and Foote CJ. 1994. The effects of body size and sexual dimorphism on the reproductive behavior of sockeye salmon *Oncorhynchus nerka*. *Animal Behaviour*, 48: 751-761.
- Quinn TP, Hendry AP, and Buck GB. 2001a. Balancing natural and sexual selection in sockeye salmon: interactions between body size, reproductive opportunity and vulnerability to predation by bears. *Evolutionary Ecology Research*, 3: 917-937.
- Quinn TP, Wetzel L, Bishop S, Overberg K, and Rogers DE. 2001b. Influence of breeding habitat on bear predation and age at maturity and sexual dimorphism of sockeye salmon populations. *Canadian Journal of Zoology*, 79: 1782-1793.
- Quinn TP, Seamons TR, Johnson SP. 2012. Stable isotopes of carbon and nitrogen indicate differences in marine ecology between wild and hatchery-produced steelhead. *Transaction of the American Fisheries Society*, 141: 526-532.
- Radchenko VI and Mathisen OA. 2004. Distribution, growth, and feeding of sockeye salmon in the western Bering Sea. *Transaction of the American Fisheries Society*, 133: 606-621.
- Rau GH, Sweeney RE, and Kaplan IR. 1982. Plankton $^{13}\text{C}:$ ^{12}C ratios change with latitude: difference between northern and southern oceans. *Deep Sea Research A*. 29: 1035-1039.
- Rau GH, Takahashi T, and Des Marais DJ. 1989. Latitudinal variation in $\delta^{13}\text{C}$: implications for CO_2 in past oceans. *Nature*, 34: 516-518.
- Rau GH, Ohman MD, and Pierrot-Bults A. 2003. Linking nitrogen dynamics to climate variability off central California: a 51 year record based on $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ in CalCOFI zooplankton. *Deep-Sea Research II*, 50: 2431-2447.
- Rogres DE and Ruggerone GT. 1993. Factors affecting marine growth of Bristol Bay sockeye salmon. *Fisheries Research*, 18: 89-103.
- Romanuk TN, Hayward A, and Hutchings JA. 2011. Trophic level scales positively with body size in fishes. *Global Ecology and Biogeography*, 20: 231-240.
- Ruggerone GT, Zimmerman M, Myers KW, Nielsen JL, and Rogers DE. 2003. Competition between Asian pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and Alaskan sockeye salmon (*O. nerka*) in the North Pacific Ocean. *Fisheries Oceanography*, 12: 209-219.
- Ruggerone GT, Nielsen JL, and Bumgarner J. 2007. Linkages between sockeye salmon abundance, growth at sea and climate 1955-2002. *Deep Sea Research II*, 54: 2776-2793.

- Sackett WM, Eckelmann WR, Bender ML, and Be AWH. 1965. Temperature dependence of carbon isotope composition in marine plankton and sediments. *Science*, 148: 235-237.
- 佐原雄二. 1987. 魚類の採餌行動. 東京大学出版会, 東京. 1213p.
- 境麿. 2011. 海洋生活期におけるサケ *Oncorhynchus keta* の摂餌生態の季節変化に関する研究. 北海道大学大学院水産科学院博士論文. 207p.
- Satterfield FR and Finney BP. 2002. Stable-isotope analysis of Pacific salmon: insight into trophic status and oceanographic conditions over the last 30 years. *Progress in Oceanography*, 53: 231-246.
- Scharf FS, Juanes F and Rountree RA. 2000. Predator size - prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Marine Ecology Progress Series*, 208: 229-248.
- Schell DM, Barnett BA, and Vinette KA. 1998. Carbon and nitrogen isotope ratios in zooplankton in the Bering, Chuckchi and Beaufort seas. *Marine Ecology Progress Series*, 162: 11-23.
- Seo H, Kudo H, Kaeriyama M. 2011. Long-term climate-related changes in somatic growth and population dynamics of Hokkaido chum salmon. *Environmental Biology of Fishes*, 90: 131-142.
- 嶋田正和・山村則男・粕谷英一・伊藤嘉昭. 2005. 動物生態学 新版. 海游舎, 東京. 616p.
- 島崎健二・三島清吉. 1969. サケ・マスの摂餌の日周変化について. 北海道大学水産学部研究彙報, 20: 82-93.
- 下田和孝・中島美由紀・伊藤富子・川内香織・柳井清治・伊藤絹子. 2005. サクラマスの生活史ステージの進展に伴う安定同位体比の変化. 日本生態学会誌, 55: 371-376.
- Stabeno PJ, Bond NA, Kachel NB, Salo SA, and Schumacher JD. 2001. On the temporal variability of the physical environment over the south-eastern Bering Sea. *Fisheries Oceanography*, 10: 81-98.
- Snover ML, Watters GM, and Mangel M. 2006. Top-down and bottom-up control of life history strategies in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *The American Naturalist*, 167: E140-E157.
- Stearley RF and Smith GR. 1993. Phylogeny of the Pacific trout and salmon, *Oncorhynchus*, and genera of the family Salmonidae. *Transaction of the American Fisheries Society*, 122: 1-33.
- 杉崎宏哉・児玉真史・市川忠史・山田圭子・和田栄太郎・渡邊朝生. 2013. 安定同位体による新食物網解析-数値の解釈と基礎生産者の同位体比推定記述モデルの検討-.

水産技術, 6: 57-68.

Tadokoro K, Ishida Y, Davis ND, Ueyanagi S, and Sugimoto T. 1996. Change in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) stomach contents associated with fluctuations in pink salmon (*O. gorbuscha*) abundance in the central Subarctic Pacific and Bering Sea. *Fisheries Oceanography*, 5: 89-99.

高井則之・富永修. 2008. 安定同位体比分析を始める人たちに. pp. 9-30. 安定同位体スコープで覗く海洋生物の生態－アサリからクジラまで (富永修・高井則之編), 恒星社厚生閣, 東京.

Takeuchi I. 1972. Food animals collected from the stomachs of three salmonid fishes (*Oncorhynchus*) and their distribution in the natural environments in the northern North Pacific. *Bulletin of Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory*, 38: 1-119.

Trueman CN, McGill RAR, and Guyard PH. 2005. The effect of growth rate on tissue-diet isotopic spacing in rapidly growing animals. An experimental study with Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Rapid Commun. Mass Spectrom*, 19: 3239-3247.

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.

Urawa S, Sato S, Crane PA, Agler B, Josephson R, and Azumaya T. 2009. Stock-specific ocean distribution and migration of chum salmon in the Bering and North Pacific Ocean. *North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin*, 5: 131-146.

Vander Zanden MJ, Shuter BJ, Lester NP, and Rasmussen JB. 2000. Within- and among population variation in the trophic position of pelagic predator, lake trout (*Salvelinus namaycush*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 57: 725-731.

Volkov AF and Kosenok NS. 2007. Similarity of diurnal rhythms of Pacific salmon feeding in the western Bering Sea. *North Pacific Anadromous Fish Commission Bulletin*, 4: 327-333.

Wada E, Ishii R, Aita MN, Ogawa NO, Kohzu A, Hyodo F, and Yamada Y. 2013. Possible ideas on carbon and nitrogen trophic fractionation of food chains: a new aspect of food-chain stable isotope analysis in Lake Biwa, Lake Baikal, and the Mongolian grasslands. *Ecological Research*, 28: 173-181.

Welch DW. 1997. Anatomical specialization in the gut of Pacific salmon (*Oncorhynchus*): evidence for oceanic limits to salmon production? *Canadian Journal of Zoology*, 75: 936-942.

Yokotani R, Azuma N, Kudo H, Abe S, and Kaeriyama M. 2009. Genetic differentiation between early- and late-run populations of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) naturally spawned in the Yurappu River inferred from mitochondrial DNA analysis. *Fish Genetics and*

Breeding Science, 39: 9-16.

Appendix Table 1. Gross energy values of salmon prey organisms (Davis et al. 1998).

Group	Organisms	cal/g	Area
Cnidaria	small medusae	2231	NPO, BS
Copepoda	<i>Neocalanus cristatus</i>	5504	NPO, BS
Euphausiacea	<i>Thysanoessa</i> spp.	4675	NPO, BS
Amphipoda	Hyperiid amphipods	3952	BS
Gastropoda	<i>Limacina</i> spp.	3547	NPO, BS, GOA
Cephalopoda	<i>Berryteuthis</i> spp.	5983	NPO, GOA
	<i>Gonatopsis borealis</i>	5259	NPO, BS
	<i>Gonatopsis</i> spp.	6680	BS
	<i>Onychoteuthis borealijaponica</i>	5046	NPO
Urochordata	Appendicularians	4414	NPO
Teleostei	<i>Clupea harengus pallasii</i>	5907	GOA
	<i>Cololabis saira</i>	5224	GOA
	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	4049	GOA
	<i>Hemilepidotus</i> sp.	4520	BS, Aleut Is
	<i>Mallotus villosus</i>	5277	GOA
	<i>Pleurogrammus monopterygius</i>	4841	NPO, BS, GOA
	<i>Stenobranchius leucopsarus</i>	6398	NPO, BS
	<i>Tarletonbeania crenularis</i>	4435	NPO
	<i>Theragra chalcogramma</i>	4554	GOA

NPO: North Pacific Ocean, BS: Bering Sea, GOA: Gulf of Alaska, Aleut Is: Aleutian Islands.