

生物エネルギーモデルを用いた日本系サケ (*Oncorhynchus keta*) の成長に影響を及ぼす環境因子の解析

亀澤泰子^{1†}, 東屋知範², 永沢 亨², 岸 道郎³

A fish bioenergetics model of Japanese chum salmon (*Oncorhynchus keta*) for studying the influence of environmental factor changes

Yasuko KAMEZAWA^{1†}, Tomonori AZUMAYA², Toru NAGASAWA² and Michio J. KISHI³

In the 1990s, a reduction of Japanese chum salmon (*Oncorhynchus keta*) body size was observed. In order to investigate this body size reduction of Japanese chum salmon in the North Pacific, we developed a bioenergetics model for chum salmon. Our model was based on NEMURO.FISH, using respiration and consumption terms and assumed that SST and prey zooplankton density are the determining factors of the reduction of body size. SST and prey zooplankton density are obtained from the result of NEMURO embedded in 3-D physical model, along the migration route of chum salmon. The period of foraging migration is supposed to be four years and the life stage of Japanese chum salmon is divided into eight stages, *i.e.* four stages for summer and the other four for winter. The model reproduced the body size of the 1972 and 1991 year classes of chum salmon, respectively. Reproduced body size of the 1972 year class was larger than that of 1991 year class. This result showed a good agreement with the observations in the Bering Sea. Moreover, our model reproduces the trend of observations in 1970–2000 well. The prey density, especially in the Eastern North Pacific, had a larger influence on the change of body size than SST did. This suggested that the size reduction of Japanese chum salmon in the 1990s was partly affected by prey zooplankton density.

Key words: bioenergetics model, Japanese chum salmon, size reduction

はじめに

サケ (*Oncorhynchus keta*) は北太平洋と北極海の一部に分布しアジアと北米の地域集団に大きく分けられる。前者は日本とロシアの集団に分けられ、分布域は重複するものの、それぞれ異なった回遊様式を有している (Neave *et al.*, 1980)。また、日本系サケの個体群はほとんどが孵化放流によって維持されているものと考えられている (Kaeriyama, 1999; Hiroi, 1998)。過去の研究によると、放

流・降海後の日本系サケ幼稚魚は沿岸水域で3ヶ月程度過ごした後、1年目の初夏から晩秋にかけて、オホーツク海で生活する。そして水温の低下に伴い11月頃にオホーツク海を離脱して南下を開始し、北太平洋西部域で最初の越冬を行うらしい。越冬期間中には海流などの影響により少しずつ東側へ移動し、その後夏までにベーリング海へ北上すると考えられている。ベーリング海で索餌回遊をして著しく成長した後、北太平洋東部で越冬した日本系サケは、ベーリング海と北太平洋東部の間で季節による南北移動を繰り返しながら摂餌し成長する。そして最終成熟を迎える初夏になると順次ベーリング海を離脱して、日本沿岸の母川に回帰すると考えられている。また、海洋生活期の長さには約2年~4年の個体差があると考えられている (Azumaya and Ishida, 2004; 入江, 1990; 浦和, 2000)。本研究では、さけます類の研究で一般に用いられている年齢加算方法にしたがい、海洋で1回越冬を経験したサケを海洋年齢1歳とし、海洋で越冬するごとに年齢が加算されると定義した。

2006年9月14日受付, 2007年2月16日受理

¹ 北海道大学・大学院環境科学院

Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University, Sapporo 060-0810, Japan

² 独立行政法人北水産総合研究センター北海道区水産研究所

Hokkaido National Fisheries Research Institute, Fisheries Research Agency, 116 Katurakoi, Kushiro, Hokkaido 085-0802, Japan

³ 北海道大学・大学院水産科学研究院

Faculty of Fisheries Sciences, Hokkaido University, Sapporo 060-0810, Japan

† kamezawa@ees.hokudai.ac.jp

Kaeriyama (1998) と 梶山 (2004) によれば、1) 日本へ回帰するサケの個体群サイズは、1900~1970年代前半までは約100万~500万尾(平均約300万尾)の低水準で推移したが、1970年代後半以降急激に増加し、1995年には7700万尾に達したこと、2) 日本からの放流稚魚数は1970年代前半には8億尾であったが、1982年に20億尾に達して以降、1995年までその水準を維持していたこと、3) 1979年から1989年にかけて小型化が生じ、個体群サイズと母川に回帰する親魚の体サイズとの間には負の相関が観察されること、4) 個体群サイズと成熟年齢の関係を、同一年級群の回帰数とその平均成熟年齢から見ると、両者には顕著な正の相関が観察されること、5) 4歳魚(海洋年齢3歳)が常に個体群の卓越年齢魚であることが判明している。そして、小型化・高齢化した個体の多くは海洋年齢2歳以降に成長が著しく低下していることが鱗相解析によって観察されている(Kaeriyama, 1998)。実際にベーリング海において採集された年齢毎のサケの尾叉長を調べると、海洋年齢2歳以降から尾叉長の減少が観察されたこと Azumaya and Ishida (2000) は報告している。

Azumaya and Ishida (2000), Ishida *et al.* (1993), Kaeriyama (1998) らは、この尾叉長変動の原因の一部は海洋生活期の餌密度や水温環境にあると指摘しているが、定量的な解析は行っていない。長期的な海洋環境や基礎生産の変動とサケの成長の変動を結びつけた解析としては、Morita *et al.* (2001) による研究がある。しかしこの研究は物理環境と成長の相関を取ったもので、物理環境の変化がサケの成長に与える影響を論理的に説明するものではなかった。そこで本研究では、サケの海洋生活期の成長に関する環境因子として水温と餌密度を仮定した生物エネルギーモデルを用いてサケの成長を再現し、これら2つの環境因子がサケの成長にどのような影響を与える可能性のあるかを調べた。

材料と方法

生物エネルギーモデルの設定

回遊経路 浦和 (2000) による日本系サケの生活史に基づき、サケは時間の経過(受精してからの日数(Table 1))にしたがってFig. 1に示すボックス間を移動すると仮定した。Ito *et al.* (2004) のボックスモデル同様に、ボックス間の移動は瞬時に行うものとし、この移動に応じてサケの北太平洋亜寒帯域における生活史を8つのステージに分割した。Fig. 1とTable 1に示すように、例えば、ステージ1の期間は受精日から数えて日齢404日目から586日目、日付にして12月1日から5月31日で、海域は北太平洋西部に設置したボックス(WNP)であり、ステージ2の期間は受精日から数えて日齢587日目から769日目、日付にして6月1日から11月30日で、海域はベーリング海中央部に設置したボックス(BS)である。以下同様にして、ステージ3

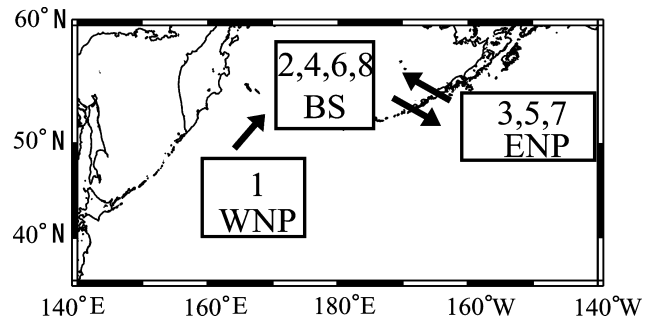


Figure 1. Schematic view of the three oceanic spatial domains and the numbers of life stages simulated in the model. The three oceanographically domains correspond to western north Pacific (WNP), Bering (BS), and eastern north Pacific (ENP).

Table 1. Life stages of the chum salmon bioenergetics model.

Stage	Ages (day)	Period	Region
1	404-586	12/1-5/31	W. North Pacific (WNP)
2	587-769	6/1-11/30	Bering Sea (BS)
3	770-951	12/1-5/31	E. North Pacific (ENP)
4	952-1134	6/1-11/30	Bering Sea (BS)
5	1135-1316	12/1-5/31	E. North Pacific (ENP)
6	1317-1499	6/1-11/30	Bering Sea (BS)
7	1500-1681	12/1-5/31	E. North Pacific (ENP)
8	1682-1834	6/1-10/31	Bering Sea (BS)

からステージ8は北太平洋東部(ENP)とベーリング海中央部(BS)とを往復するように設定した。生物エネルギーモデルで用いる各種パラメータはこの8つのステージの特徴を反映するように設定した。

生物エネルギーモデルの式とそのパラメータ 本研究で用いたモデルは、Rudstam (1988) のエネルギー収支式を用いて、北太平洋海洋科学機構(PICES)のモデルタスクチームにより開発された太平洋ニシン(*Clupea harengus pallasii*)と太平洋サンマ(*Cololabis saira*)用のモデルNEMURO.FISH(Ito *et al.*, 2004; Megrey *et al.*, 2002)を基本としている。NEMURO.FISHは低次海洋生態系モデル(NEMURO: North Pacific Ecosystem Model for Understanding Regional Oceanography; Aita *et al.*, 2003; Kishi *et al.*, 2006; Fujii *et al.*, 2002; Yamanaka *et al.*, 2004)と魚の生物エネルギーモデルを結合させたものである。

NEMUROは11の構成要素からなる(Kishi *et al.*, 2006)。構成要素の内訳は、3種類の動物プランクトン(小型動物プランクトン(ZS)、大型動物プランクトン(ZL)、肉食性動物プランクトン(ZP))、2種類の植物プランクトン(小型植物プランクトン(PS)、大型植物プランクトン(PL))、硝酸態窒素(NO₃)、アンモニウム(NH₄)、ケイ酸塩(Si(OH)₄)、溶存有機窒素(DON)、粒状有機窒素(PON)、粒

状有機ケイ素 (Opal) である。

本研究で用いる生物エネルギーモデルは以下の式で表される。

$$\frac{dW}{W \cdot dt} = [C - (R + SDA + F + E)] \cdot \frac{CAL_z}{CAL_f} \quad (1)$$

(1) 式はサケ1個体当たり単位時間当たりの体重の増分 (つまり成長量) を表している。ここで、 W はサケの体重 (湿重量; ww g), t は時間 (day), C は餌の消費による体重増加 ($g \text{ prey} \cdot g \text{ fish}^{-1} \cdot d^{-1}$), R は呼吸または代謝による体重減少 ($g \text{ prey} \cdot g \text{ fish}^{-1} \cdot d^{-1}$), SDA は消費における特異動的作用による体重減少 ($g \text{ prey} \cdot g \text{ fish}^{-1} \cdot d^{-1}$), F は排出による体重減少 ($g \text{ prey} \cdot g \text{ fish}^{-1} \cdot d^{-1}$), E は排泄による体重減少 ($g \text{ prey} \cdot g \text{ fish}^{-1} \cdot d^{-1}$) である。 CAL_z は餌である動物プランクトンのエネルギー当量 ($cal \cdot g \text{ zooplankton}^{-1}$), CAL_f は魚のエネルギー当量 ($cal \cdot g \text{ fish}^{-1}$) であり, Megrey *et al.* (2002) が太平洋ニシンで用いた値を使用した。 (1) 式右辺第1項の C および第2項の R についての関係式およびパラメータは Beauchamp *et al.* (1989) と Trudel *et al.* (2004) と Ware (1978) によるベニザケ (*Onchorhynchus nerka*) のものを利用した。また、ベニザケのパラメータが得られなかった (1) 式右辺第3~5項の SDA , F , E については Ito *et al.* (2004) による太平洋サンマについての関係式とパラメータを用いた。
 C (消費による体重増加)

$$C = C_{MAX} \cdot \rho \cdot f_c(T) \quad (2)$$

$$C_{MAX} = ac \cdot W^{bc} \quad (3)$$

$$\rho = \frac{\frac{PD \cdot v_i}{K_i}}{1 + \frac{PD \cdot v_i}{K_i}} \quad (4)$$

(1) 式右辺第1項の C は, (2) 式で示したように, C_{MAX} : 最大消費率 ($g \text{ prey} \cdot g \text{ fish}^{-1} \cdot d^{-1}$), ρ : 消費における捕食関数, $f_c(T)$: 消費における水温依存関数の3項からなる。 T は水温 ($^{\circ}C$) である。更に C_{MAX} は (3) 式のように体重依存となっており (Rudstam, 1988), C_{MAX} に関するパラメータは Beauchamp *et al.* (1989) を参考にしすべてのステージで一定値を与えた (Table 2)。ここで W : 体重 ($g \text{ wet weight}$), ac , bc : 定数である。(2) 式の ρ は (4) 式で表され, i : モデルにおけるサケのステージ (1~8), PD : 餌の密度 ($g \text{ wet weight} \cdot m^{-3}$), v_i : ステージ i における餌の被捕食率, K_i : ステージ i のサケが餌を消費するときの半飽和定数 ($g \text{ wet weight} \cdot m^{-3}$) である。 v_i はステージによらず常に最大値を取ると仮定して, Ito *et al.* (2004) の太平洋サンマと同様にすべて1.0とした。また, 半飽和定数 K_i は, Ito *et al.* (2004) のサンマのデータとサケの体サイズを考慮し, すべてのス

テージで $0.15 (g \text{ wet weight} \cdot m^{-3})$ とした (Table 2)。ここで

$$f_c(T) = gcta \cdot gctb \quad (5)$$

$$gcta = \frac{(xk1 \cdot ta)}{(1.0 + xk1 \cdot (ta - 1.0))} \quad (6)$$

$$gctb = \frac{(xk4 \cdot tb)}{(1.0 + xk4 \cdot (tb - 1.0))} \quad (7)$$

$$ta = \exp \left[\frac{(T - te1)}{(te2 - te1)} \cdot \ln \left[xk2 \cdot \frac{(1.0 - xk1)}{(0.02 \cdot xk1)} \right] \right] \quad (8)$$

$$tb = \exp \left[\frac{(te4 - T)}{(te4 - te3)} \cdot \ln \left[xk3 \cdot \frac{(1.0 - xk4)}{(0.02 \cdot xk4)} \right] \right] \quad (9)$$

(5) 式~(9) 式で示した $f_c(T)$ は, 亜寒帯域に分布する魚種の水温依存性をあらわす関数系で, 2つのシグモイド曲線の掛け算から成り立つ (Thornton and Lessem, 1978)。1つは水温に依存して増大し ($gcta$), もう1つは水温に依存して減少する ($gctb$)。 $gcta$ において, $te1: f_c(T) = xk1$ となる時の水温, $te2: f_c(T) = xk2$ となる時の水温であり, $gctb$ において, $te3: f_c(T) = xk3$ となる時の水温, $te4: f_c(T) = xk4$ となる時の水温である (Table 2)。本研究中では, 分布水温帯: 観測結果から推定されたサケが分布する水温帯, 生息水温帯: 生物エネルギーモデル中で仮定した, サケが生息可能な水温帯, 耐性水温帯: 生息水温帯のうち, サケの成長にとって好ましくない水温帯 ($te1 \leq T < te2$, $te3 < T \leq te4$), 適正水温帯: 生息水温帯のうち, サケの成長にとって好ましい水温帯 ($te2 \leq T \leq te3$) とした (Fig. 2)。

Welch *et al.* (1995) によると, ENPにおける春季のサケの分布域は表面水温 $10.4^{\circ}C$ 以下の海域であり, 夏季では分布域は $8 \sim 12^{\circ}C$ の間, 特に $10^{\circ}C$ 以下の海域である。Nagasawa (2000) によると, 冬季のさけます類の分布域は $8^{\circ}C$ 以下の海域であるが, 特にサケに関していえば, WNPで $3.9 \sim 5.0^{\circ}C$, 北太平洋中央部で $5.2 \sim 6.7^{\circ}C$ である (Ishida *et al.*, 1998)。本研究ではこれらの過去の研究の成果をできるだけ生物エネルギーモデルに反映させるために, ボックスごとに異なる3種類の $f_c(T)$ を作成した。ステージ間を瞬間移動する際に, $f_c(T)$ の値が一時的に大きく変化するが, これは無視した。なぜなら, この変化は本研究で用いたボックスモデルの制約であり, また, 予備的な検討の結果によると, この変動がサケの成長に与える影響は小さいと判断されたためである。

代謝 (R)

$$R = (Rs + Ra) \cdot \text{convert}O_2 \quad (10)$$

Table 2. Summary of parameter values used in the chum salmon bioenergetics model.

Symbol	Parameter description	Value
Consumption, C_{MAX}		
ac	Intercept for C_{MAX} parameter	0.303
bc	Coefficient for C_{MAX} parameter versus weight	-0.275
$xk1$	Proportion of C_{MAX} for $te1$	0.3
$xk2$	Proportion of C_{MAX} for $te2$	0.98
$xk3$	Proportion of C_{MAX} for $te3$	0.98
$xk4$	Proportion of C_{MAX} for $te4$	0.5
$te1$	Temperature for $xk1$	3.0
$te2$	Temperature for $xk2$	3.9 ^a 5.0 ^b
$te3$	Temperature for $xk3$	5.0 ^c 10.0 ^b 8.0 ^d
$te4$	Temperature for $xk4$	10.4 ^a 12.0 ^b
K_i	Half saturation constant	0.15 ^e
Metabolism, R		
ars	Intercept for standard metabolic rate of 1-g fish at 0°C	0.0799
br	Coefficient for standard metabolism versus body weight	0.8
cr	Coefficient for standard metabolism versus temperature	0.069
ara	Intercept for swimming cost	eqn (13)
dr	Coefficient for swimming cost versus body weight	0.44
er	Coefficient for swimming cost versus swimming speed	2.42
Swimming Speed, U		
au	Intercept for optimal foaging speed	20.3
bu	Coefficient for swimming speed versus weight	0.132
Egestion and Excretion, F , E and SDA		
af	Proportion of consumed food egested excreted	0.16
ae	Proportion of consumed food egested excreted	0.1
ss	Coefficient for Specific Dynamic Action	0.175
Cal		
CAL_f	Caloric equivalent of fish	1323.68
CAL_z	Caloric equivalent of zooplankton	617.22

^a Value for stage 1, 3, 5, 7 chum salmon

^b Value for stage 2, 4, 6, 8 chum salmon

^c Value for stage 1 chum salmon

^d Value for stage 3, 5, 7 chum salmon

^e Value for stage 1-8 chum salmon

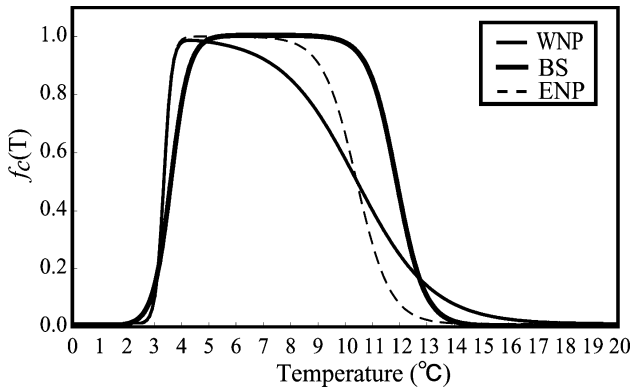


Figure 2. Temperature dependent term of grazing function ($f_c(T)$) for stage1 (thin line), stage 2, 4, 6, 8 (bold line) and stage 3, 5, 7 (broken line).

$$R_s = ars \cdot W^{br} \cdot \exp(cr \cdot T) \quad (11)$$

$$R_a = ara \cdot W^{dr} \cdot U^{er} \quad (12)$$

$$ara = (2.71 \cdot 10^{-4}) - (4.96 \cdot 10^{-6} \cdot T) + (5.74 \cdot 10^{-7} \cdot S) - (7.72 \cdot 10^{-9} \cdot S^2) \quad (13)$$

$$U = au \cdot W^{bu} \quad (14)$$

$$\begin{aligned} convertO_2 &= \left(\frac{13560_{\text{joules}}}{gO_2} \cdot \frac{1_{\text{cal}}}{4.18_{\text{joules}}} \right) + \left(\frac{2580_{\text{joules}}}{g \text{ zoopl}} \cdot \frac{1_{\text{cal}}}{4.18_{\text{joules}}} \right) \\ &= 5.258_{g \text{ zoopl}/gO_2} \end{aligned} \quad (15)$$

(1) 式右辺第2項の R は (10) 式で表されるように R_s : 標準

代謝率, R_a : 運動しているときの代謝率, からなっている (Trudel *et al.*, 2004; Ware, 1978). (11) 式の R_s は水温と体重の関数になっており, (12) 式の R_a は水温, 塩分, 体重と遊泳速度の関数となっている. ars, br, cr, dr : 定数, U : 遊泳速度, au, bu : 定数である (Table 2). (13) 式の ara は水温と塩分から算出される値であり, S は塩分 (psu) をあらわす (Trudel *et al.*, 2004). これらのパラメータの単位は $g\ O_2 \cdot g\ fish^{-1} \cdot day^{-1}$ であるため, 本研究では (15) 式の $convertO_2$ を (10) 式に用いた (Megrey *et al.*, 2002). なお, (15) 式中の $zoop$ は zooplankton の略である.

SDA (消費における特異動的作用による減少) $\cdot F$ (排出) $\cdot E$ (排泄)

$$SDA = ss \cdot (C - F) \quad (16)$$

$$F = af \cdot C \quad (17)$$

$$E = ae \cdot (C - F) \quad (18)$$

(1) 式右辺第3~5項の SDA, F, E は (16)~(18) 式でそれぞれ表され, これらの式は (1) 式右辺第1項の C の関数になっている. 式内の af, ss, ae は定数で, Ito *et al.* (2004) と同じ太平洋サンマのものを用いた (Table 2).

駆動力の時系列入力値 生物エネルギーモデルの駆動力となる水温と塩分および餌密度 (動物プランクトン) の時系列入力値は, Aita *et al.* (2007) による 3D-NEMURO の水深 0~20m の計算結果のうち, Fig. 1 に示す各ボックスで平均した値を使用した. Aita *et al.* (2007) の 3D-NEMURO は, 3次元海洋大循環モデルに NEMURO を組み込み, 経年変動に伴う海洋生態系の変動について 1948 年から 2002 年 (55 年間) までのシミュレーションを行ったものである. アラスカ湾ではサケはカイアシ類よりは小型のクラゲ類を好んで捕食している (Kaeriyama *et al.*, 2004) ことから, NEMURO に含まれる 3 種類の動物プランクトンのうち, ZP を餌密度の値として使用した. NEMURO では, ZP はオキアミ・クラゲ類などの大型の肉食性動物プランクトンに相当する. NEMURO の動物プランクトン濃度は窒素単位 ($mol\ N \cdot L^{-1}$) で表されるが, これを $convertN$ (Megrey *et al.*, 2002) を用いて湿重量 ($ww\ g \cdot m^{-3}$) に換算した ((19) 式). この値は, 観測結果 (2003 年 9 月に北太平洋東部海域において採集された動物プランクトンのうちサケの胃内容物に含まれていた種の湿重量 (North Pacific Anadromous Fish Commission, 2004) を積算したもの) よりも小さかった. これは, NEMURO の ZP が ZL (橈脚類を中心とした大型動物プランクトン) を捕食する動物全体を概念として指しているのに対し, サケが捕食するものはそれとは明らかに異なるためである. しかし, 物理環境や基礎生産の変化に高次捕食者が反応するという NEMURO の基本概念はサケにも適用できるとして, 以下の議論を進める. つまり, 観

測結果と Aita *et al.* (2007) の ZP の値 (1971 年から 2002 年の 9 月の値を平均したもの) との比 $ratiozoop$ を計算し ((20) 式), その比を Aita *et al.* (2007) の ZP の値それぞれに掛け算して ZP' を算出した. そしてを餌密度の値, すなわち生物エネルギーモデルの駆動力として用いた ((21) 式).

$$convertN = \frac{14\ \mu g\ N}{\mu mol\ N} \cdot \frac{1.0e^{-6}}{\mu g} \cdot \frac{1\ g\ dry\ weight}{0.07\ N\ dry\ weight} \cdot \frac{1\ g\ dry\ weight}{0.2\ dry\ weight} \cdot \frac{1.0e^3\ liters}{m^3} \quad (19)$$

$$ratiozoop = \frac{\text{observational zooplankton value}}{ZP_{value}(Aita\ et\ al.,\ 2007)} \quad (20)$$

$$ZP' = ZP \cdot ratiozoop \quad (21)$$

観測値 (沖合いモニタリング調査による測定データ) 海洋生活期におけるサケの成長に関する観測値としては, 北海道区水産研究所で集計した夏季のベーリング海における調査船の測定データを使用した. ここで扱うデータは 10 種目合い調査流し網 (Takagi, 1975) によって採集されたサケの尾叉長測定データである (日本系以外のサケを含む). また, 本研究では成長の指標として体重を用いたが, 過去の研究や観測値は尾叉長を用いていることが多い. 測定データと生物エネルギーモデルの結果を比較するために, 1973 年から 1999 年の 8 月にベーリング海の調査で捕獲されたサケの尾叉長データ 4166 個体分を用いて相対成長式を作成し, 尾叉長 (FL) を体重 (W) に換算した ((22) 式). 以下, 調査船の尾叉長測定データを (22) 式を用いて体重に換算した値を観測値と呼ぶ.

$$W = 10^{-5.66} \cdot FL^{3.27} \quad (R^2 = 0.92) \quad (22)$$

実験内容

本研究のモデルでは, 受精時から数えて日齢 404 日目から, 海洋年齢 4 歳の 10 月 31 日までを生物エネルギーモデルで成長解析する. なお, 日齢 404 日目から計算を始める理由は, 計算開始日をサケが北太平洋西部の海域に入ると推定される季節 (浦和, 2000) に合わせたからである. オホーツク海での成長の差はモデルの精度上除外して考えることとした.

この期間を前述の時系列入力値で駆動し, 積分時間ステップ 3600 秒で計算した. 4 種類の実験を行った. それぞれ, 1) 水温と餌密度の入力値として各年級群の経験値を用いて 1972 年級群と 1991 年級群の成長を計算し, 観測値と比較する実験 (標準実験), 2) 水温の入力値は両年級群で同じもの (標準実験で用いた両年級群の経験値の日平均を取ったもの) を用い, 餌密度の入力値は各年級群の経験値を用いて, 両年級群の成長を計算する実験 (ケース 1), 3) 餌密度の入力値は両年級群で同じもの (標準実験で用いた

両年級群の経験値の日平均を取ったもの) を用い、水温の入力値は各年級群の経験値を用いて、両年級群の成長を計算する実験 (ケース2, 4) 標準実験と同様の方法で1971~1995年の各年級群の成長を再現し、観測値と比較する実験である。また、成長に対する水温と餌密度の寄与を示すため、(2) 式の消費における水温依存関数 $f_c(T)$ と捕食関数 ρ の標準実験の計算結果も出力した。

標準実験における72年級群と91年級群を用いた理由は、1) 海洋年齢3歳は常に日本の河川に回帰する個体群の卓越年齢魚であり (帰山, 2004), また、2) 観測値によると、海洋年齢3歳魚のうち、平均体サイズが最大だったのは1972年級群であり、最小だったのは1991年級群であったためである。なお、本研究の生物エネルギーモデルではサケの捕食による餌密度の変化は考慮されていない。

結果

Fig. 3aの実線は標準実験によって再現された1972年級群の成長であり、破線は標準実験によって再現された1991年級群の成長である。グラフ中の丸印は1972年級群の観測値で、三角印は1991年級群の観測値である。それぞれの年級群ともに3回経験する4月~11月 (ENP~BS) における体重の増分は、12月~3月 (ENP) における体重の増分よりも相対的に大きい。ENPの12月~3月の体重は一定または減少していた。また、ステージ5とステージ7 (海洋年齢3歳の冬季と4歳の冬季) において、1972年級群は低い水温・高い餌密度を、1991年級群は高い水温・低い餌密度を経験していた。Fig. 3bに、標準実験、ケース1、ケース2のそれぞれの、72年級群と91年級群の体重差の時間推移を示した。ケース1では1972年級群と1991年級群の体重差はステージ5と7に増加しており、この結果は標準実験とほぼ一致していた。両年級群の成長量に大きな差が現れた時期はステージ5とステージ7のENPで、体重の増加が大きい夏季のBSではなかった (Fig. 3a)。一方、ケース2では、1972年級群と1991年級群の体重差は全期間中を通じて大変小さかった。

標準実験における2つの年級群のサケが体験した水温と餌密度の時系列変化をFig. 4に示した。1991年級群では、ステージ5の初期に水温が耐性水温帯の上限を超えた。ステージ1からステージ4とステージ6、ステージ8では、1972年級群と1991年級群の餌密度の間に差はほとんど見られなかったが、ステージ5とステージ7では1972年級群の方が1991年級群よりもかなり高かった。また、ステージ5とステージ7の経験水温は72年級群の方が91年級群より約1°C低かった。

標準実験における $f_c(T)$ ((5) 式; 水温依存関数の値) と ρ ((4) 式; 捕食関数の値) の計算結果をFig. 5a, Fig. 5bにそれぞれ示した。 $f_c(T)$ は両年級群ともに常に1に近い値を示し、1972年級群と1991年級群の間にほとんど差はなかつ

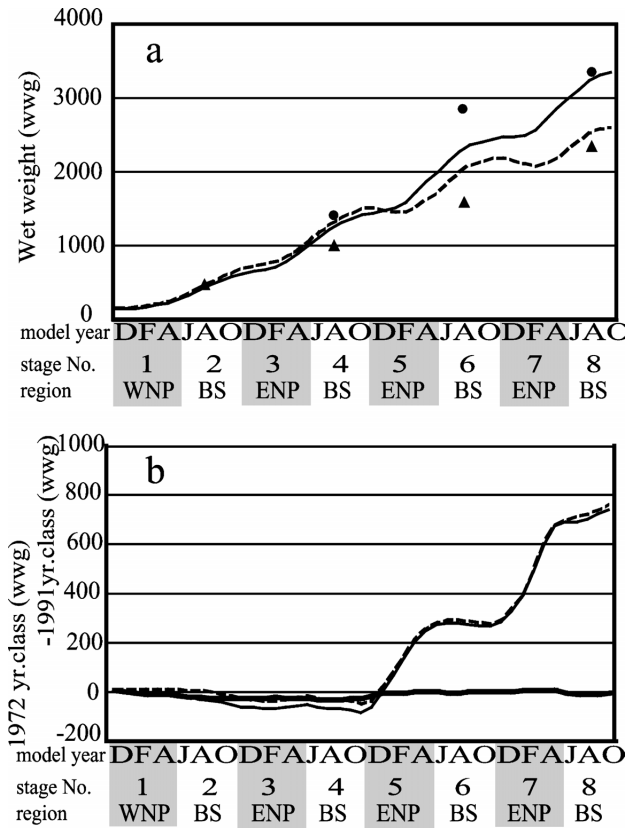


Figure 3. a) Simulated wet weight and observed one for 1972 year class (solid line and circles), for 1991 year class (dashed line and triangles) b) The difference of wet weight between 1972 year class and 1991 year class, for control case (thin line), for constant prey with time dependent temperature case (bold line), and for constant temperature with time dependent prey case (dashed line).

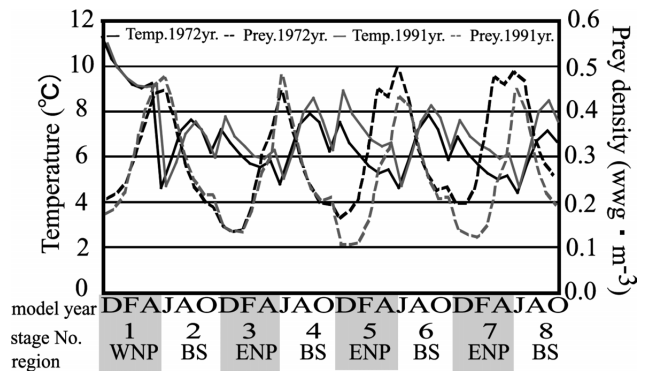


Figure 4. Water temperatures and prey densities that 1972 and 1991 year class experienced.

た (Fig. 5a)。一方、 ρ はステージ5とステージ7において1972年級群の方が1991年級群よりも0.1ほど大きかった (Fig. 5b)。5月から6月の境界付近と11月から12月の境界

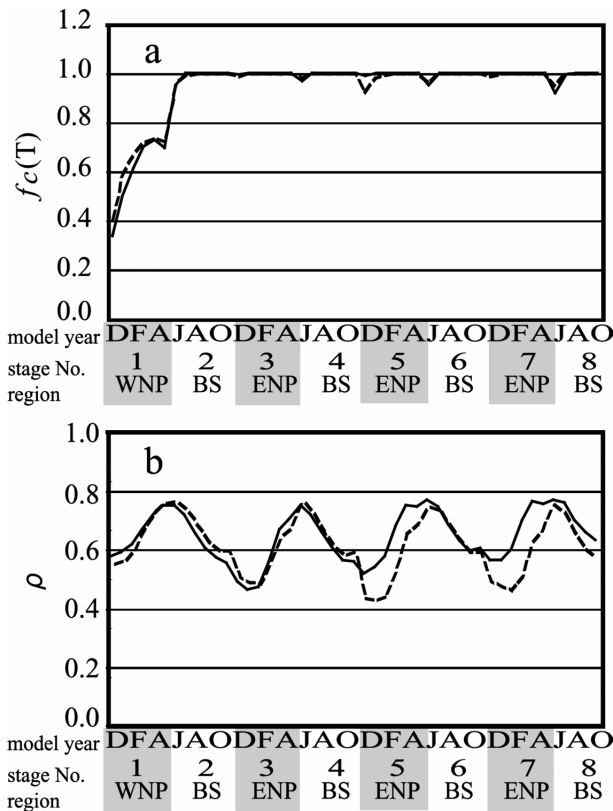


Figure 5. Time dependent values of a) $f_c(T)$ and b) ρ in equation of consumption (Eqs. 5–Eqs. 9). Solid line is for 1972 year class and dashed line is for 1991 year class respectively.

付近で急激な変化は、サケのステージ間の移動にともなう水温と餌密度の変化を反映している。

Fig. 6aに1970~2000年に夏季のベーリング海において調査流し網により採集されたサケの平均体重の経年変化、Fig. 6bに1971~1995年の各年級群のモデルによる計算結果から作成した夏季のベーリング海における体重の経年変化を示した。生物エネルギーモデルによって再現された海洋年齢1歳の体重の経年変化には減少トレンドはなく、海洋年齢2歳以上の体重経年変化には減少トレンドがみられた。モデルの結果は、減少トレンドだけでなく体重の減少がはじまる年齢も観測結果と一致した。計算結果と観測値の相関は海洋年齢1歳： $r=-0.19$ 、海洋年齢2歳： $r=0.45$ 、海洋年齢3歳： $r=0.43$ 、海洋年齢4歳： $r=0.65$ であり、海洋年齢2歳と4歳では有意水準5%で有意であった。

考察

1972年級群の海洋年齢3歳以外は計算結果と観測値がよく符合したことから（標準実験；Fig. 3a, Fig. 3b）本研究の生物エネルギーモデルは観測値をある程度再現できることがわかった。夏季のベーリング海では両年級群ともに体重が大きく増加した。冬季の北太平洋東部では1972年級群

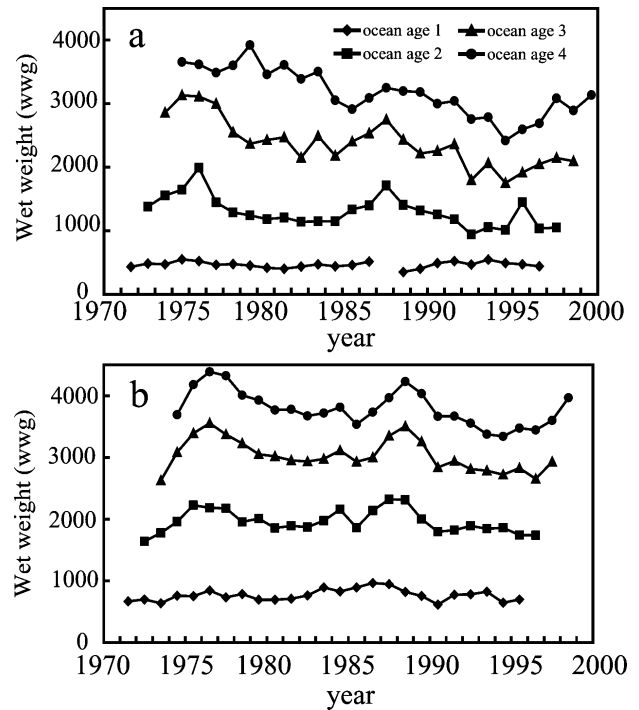


Figure 6. Time dependent feature of body size in the Bering Sea in summer from 1971 to 1999. a) observed, b) simulated results.

は体重を維持したが1991年級群は体重が減少した。また、水温依存関数 $f_c(T)$ の値は全体を通じてほとんど差が生じず (Fig. 5a)、捕食関数 ρ の値は冬季の北太平洋東部でのみ両年級群に差が生じた (Fig. 5b)。よって、本研究中では、両年級群が大きく成長したのは夏季のベーリング海であるが成長に差が生じたのは冬季~春季にかけての北太平洋東部であって、その原因は水温環境の変化ではなく餌密度の変化であると言える。そして、サケの分布水温帯に関する過去の観測と研究 (Ishida *et al.*, 1998; Nagasawa, 2000; Welch *et al.*, 1995) に基づいて設定した $f_c(T)$ が常に1に近い値を取ったことは、本研究中ではサケにとってどのステージも水温条件が良好であったことを意味する (Fig. 5a)。この結果は、1979~1998年の表層水温の変動とサケの成長の間には有意な相関がないというMorita *et al.* (2001)の解析結果を支持するものである。またAita *et al.* (2007)によれば、1976年のレジームシフト以降1990年代中盤にかけて北太平洋東部の年平均水温がやや上昇し冬季の混合層深度が減少して、動物プランクトン密度が低下した。このことが、両年級群が体験した北太平洋東部の水温と餌密度の差につながったと思われる (Fig. 4)。以上のことから、本研究中では、海洋の水温条件の変化が基礎生産を通して間接的にサケの成長に寄与したことが示唆される。

生物エネルギーモデル上でサケの成長が鈍化し始めたのは、海洋年齢2歳の北太平洋東部であり、その原因は上述

Table 3. Factor pattern of principal component analysis. Sensitivity of biological parameters for the simulated wet weight (ocean age 4).

	PCA1	PCA2
K_i (Half saturation constant)	0.4981	0.2398
ss (Constant for SDA)	0.2810	-0.8093
af (Constant for egestion)	0.3853	-0.1218
ae (Constant for excretion)	0.3121	0.5221
W (Simulated weight of chum salmon (ocean age 4))	-0.6535	0.0123
Proportion	0.4516	0.2064

したように、この海域の環境変動に応答した餌密度の減少である。これはKaeriyama (1998) による鱈相解析の結果と矛盾しない。海洋環境に定量的に餌密度変動によって駆動された生物エネルギーモデルを用いてサケの体重の減少トレンドが再現できたことは、1970年代後半から90年代中頃にかけて観察されたサケの体重の減少は、餌密度条件(海洋環境)が原因のひとつになっていることを示唆する。しかし、定量的には、モデルで再現できた72年級群と91年級群の海洋年齢4歳における体重差は、観測結果による体重差の3分の2ほどである。生物エネルギーモデルで定量的に再現出来なかった原因は、1) 餌密度に対するサケの捕食効果が考慮されていないこと、2) 他魚種との競合が考慮されていないこと、3) 本研究で用いたパラメータのうち、3つがサンマのモデルからの引用であること、4) サケの降海直後の回遊域であるオホーツク海が、本モデルには含まれていないこと、5) 夏季のベーリング海におけるサケの調査データを観測値として用いたが、夏季のベーリング海中央部には日本系以外にも東カムチャッカ系を中心とするロシア系のサケ、アラスカ系のサケなどが混在するものと考えられ、観察された平均尾叉長には日本系とは異なった生活史を過ごすものを含んでいること、などが挙げられる。このうち、3) の3つのパラメータ (ss : SDAの比例係数, af : 排泄の比例係数, ae : 排出の比例係数) と一番根拠が薄い捕食の半飽和定数 K_i の4つの係数についてモンテカルロ法による感度解析を行った。Table 3がその結果である。第一主成分の固有値をみると、海洋年齢4歳のサケの体重に及ぼす影響は K_i と af が大きい。このことは、今後捕食のパラメータをさらに検討する必要があることを示唆している。

また、本研究で作成した生物エネルギーモデルでは、過去の観測によって推定されているサケの分布水温帯をできるだけ反映するために、ボックス毎に異なる3つの水温依存関数 $f_c(T)$ を用いているが、実際のサケが半年毎に代謝系を変化させているとは考えづらい。1つの代謝系で海洋

生活期の生活史全体を表せるように、モデルを改良することも今後の課題である。

まとめ

生物エネルギーモデルを用いて日本系サケの成長の再現を試みた結果、1970年代後半から1990年代中盤にかけて観察された日本系サケの体重減少のトレンドがある程度再現された。1972年級群と1991年級群の成長過程においては、水温依存関数 $f_c(T)$ にほとんど差がなく、捕食関数 ρ の東部北太平洋における冬季から春季の値に差があった。以上のことから、北太平洋東部の冬季から春季の餌密度の変化が、日本系サケの体重減少に影響した可能性が示唆される。

本研究で再現を試みたようなことは、従来の手法(鱈の年輪解析の結果と、海況条件との相関分析など)を用いても可能かもしれない。しかし、我々の最終目標は、生物エネルギーモデルを資源量変動モデルや回遊モデルと結合することによって、サケの生態を論理的に説明するモデルを作成することにある。そのための第一歩として、本研究では生物エネルギーモデルを作成した。今後のモデルの発展により、現象についての具体的な議論や、未知の事柄(過去にサンプリングや漁業が行われていない海域におけるサケの成長・資源量や回遊パターンや将来起こる可能性が高い現象)の論理的な予測をすることができるようになると思われる。

謝 辞

サケの生態について多くの情報を提供してくださった北海道大学北方生物圏フィールド科学センターの上田宏博士、水産総合研究センターさけますセンターの浦和茂彦博士に深く感謝いたします。また、本研究を進めるにあたり、3D-NEMUROの計算結果と適切なコメントを頂いた独立行政法人海洋研究開発機構 地球環境フロンティア研究センター相田(野口)真希氏に深く感謝いたします。

引用文献

Aita, M. N., Y. Yamanaka and M. J. Kishi (2003) Effects of ontogenetic vertical migration of zooplankton on annual primary production—using NEMURO embedded in a general circulation model. *Fish. Oceanogr.*, **12**, 284–290.

Aita, M. N., Y. Yamanaka and M. J. Kishi (2007) Interdecadal variation of the lower trophic ecosystem in the Northern Pacific between 1948 and 2002, in a 3-D implementation of the NEMURO model. *Ecol. Model.*, **202**, 81–91.

Azumaya, T. and Y. Ishida (2000) Density interactions between pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) and their possible effects on distribution and growth in the North Pacific Ocean and Bering Sea. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **2**, 165–174.

Azumaya, T. and Y. Ishida (2004) An evaluation of the potential influence of SST and currents on the oceanic migration of juvenile and immature chum salmon (*Oncorhynchus keta*) by a simulation model. *Fish. Oceanogr.*, **13**, 10–23.

- Beauchamp, D. A., D. J. Stewart and G. L. Thomas (1989) Corroboration of a bioenergetics model for sockeye salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.*, **118**, 597–607.
- Fujii, M., Y. Noiri, Y. Yamanaka and M. J. Kishi (2002) A one-dimensional ecosystem model applied to time-series Station KNOT. *Deep Sea Research II*, **49**, 5441–5461.
- Hiroi, O. (1998) Historical trends of salmon fisheries and stock conditions in Japan. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **1**, 23–27.
- Ishida, Y., S. Ito, M. Kaeriyama, S. McKinnell and K. Nagasawa (1993) Recent changes in age and size of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in the North Pacific Ocean and possible causes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **50**, 290–295.
- Ishida, Y., Y. Ueno, A. Shimoto, T. Watanabe, M. V. Koval and N. D. Davis (1998) Japan—Russia-U.S. cooperative survey on overwintering salmonids in the western and central North Pacific Ocean and Bering Sea aboard the *Kaiyo Maru*; 3 February-2 March, 1998. (NPAFC Doc.329). National Research Institute of Far Seas Fisheries, Japan. 18 pp.
- Ito, S., M. J. Kishi, Y. Kurita, Y. Oozeki, Y. Yamanaka, B. A. Megrey and F. E. Werner (2004) Initial design for a fish bioenergetics model of Pacific saury coupled to a lower trophic ecosystem model. *Fish. Oceanogr.*, **13**, Supplement 1, 111–124.
- 入江隆彦 (1990) 海洋生活初期のサケ稚魚の回遊に関する生態学的研究. *西水研研報*. **68**, 1–142.
- Kaeriyama, M. (1998) Dynamics of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, populations released from Hokkaido, Japan. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **1**, 90–102.
- Kaeriyama, M. (1999) Hatchery programmes and stock management of Pacific salmon. In *Stock Enhancement and Sea Ranching*, ed. B. R. Howell, E. Moksness and T. Svasand. Blackwell, Oxford, 153–167.
- Kaeriyama, M., M. Nakamura, R. Edparona, J. R. Bower, H. Yamaguchi, R. V. Walker and K. W. Myers (2004) Change in feeding ecology and trophic dynamics of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central Gulf of Alaska in relation to climate events. *Fish. Oceanogr.*, **13**, 197–207.
- 帰山雅秀 (2004) サケの個体群生態学. 「サケマスの生態と進化」前川光司編, 文一総合出版. 137–164.
- Kishi, M. J., D. L. Eslinger, M. Kashiwai, B. A. Megrey, D. M. Ware, F. E. Werner, M. N. Aita, T. Azumaya, M. Fujii, S. Hashimoto, D. Huang, H. Iizumi, Y. Ishida, S. Kang, G. A. Kantakov, H. Kiml, K. Komatsu, V. V. Navrotsky, S. L. Smith, K. Tadokoro, A. Tsuda, O. Yamamura, Y. Yamanaka, K. Yokouchi, N. Yoshie, J. Zhang, Y. I. Zuenko and V. I. Zvansky (2006) NEMURO—Introduction to a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem model. *Ecol. model.*, **202**, 12–25.
- Megrey, B. A., K. Rose, F. E. Werner, R. A. Klumb and D. Hay (2002) A generalized fish bioenergetics/biomass model with an application to Pacific herring. *PICES Sci. Rep.*, **20**, 4–12.
- Morita, S. H., K. Morita and H. Sakano (2001) Growth of chum salmon (*Oncorhynchus keta*) correlated with sea-surface salinity in the North Pacific. *ICES Journal of Marine Science*, **58**, 1335–1339.
- Nagasawa, K. (2000) Winter zooplankton biomass in the subarctic North Pacific, with discussion on the overwintering survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.). *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull.*, **2**, 21–32.
- Neave, F., T. Yonemori and R. G. Bakkala (1980) Distribution and origin of chum salmon in offshore waters of the North Pacific Ocean. *INPFC. Bull.*, **35**, 79 pp.
- North Pacific Anadromous Fish Commission (2004) Annual Report of the Bering-Aleutian salmon international survey (BASIS), 2003. NPAFC Doc. 769. BASIS Working Group, North Pacific Anadromous Fish Commission, Vancouver, B.C., Canada. 93–96.
- Rudstam, L. G. (1988) Exploring the dynamics of herring consumption in the Baltic: Applications of an energetic model of fish growth. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.*, **6**, 312–322.
- Takagi, K. (1975) A non-selective salmon gillnet for research operations. *Int. North Pac. Comm. Bull.*, **32**, 13–41.
- Thornton, K. W. and A. S. Lessem (1978) A temperature algorithm for modifying biological rates. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **107**, 284–287.
- Trudel, M., D. R. Geist and D. W. Welch (2004) Modeling the Oxygen Consumption Rates in Pacific Salmon and Steelhead: An assessment of Currents Models and Practices *Trans. Am. Fish. Soc.*, **133**, 326–348.
- 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.
- Ware, D. W. (1978) Bioenergetics of pelagic fish: theoretical change in swimming speed and ration with body size. *J. Fish. Res. Board. Can.* **35**, 220–228.
- Welch, D. W., A. I. Chigirinsky and Y. Ishida (1995) Upper thermal limits on the oceanic distribution of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the spring. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **52**, 489–503.
- Yamanaka, Y., Y. Yoshie., M. Fujii., M. N. Aita and M. J. Kishi (2004) An ecosystem model coupled with nitrogen-silicon-carbon cycles applied to station A7 in the Northwestern Pacific. *J. Oceanogr.*, **60**, 227–241.