

## 研究成果情報

## サケの温度生理特性の集団差と経験水温

あべ たかあき  
阿部 貴晃 (日本大学生物資源科学部)

## 秋サケと冬サケ

秋口になるとスーパーの鮮魚コーナーでは、パックに「秋鮭」のラベルが貼られたサケ (*Oncorhynchus keta*) の切り身が並び始めます。サケは、秋サケやアキアジと呼ばれるように、秋に河川への遡上を開始する魚です。しかし、日本におけるサケの遡上は秋だけでなく、冬まで続き、これらのサケは冬サケとも呼ばれます (Salo, 1991; 森田・大熊, 2015)。秋サケ、冬サケと呼ばれるこれらの系群は、日本のサケの分布域で広くみられ、同じ河川であっても産卵場所が異なるなど、時間的にも空間的にも異なった生態的特徴をしていることが知られています。

秋と冬とでは、気温だけでなく水温環境も大きく変わります。10月では20°C近くある海面水温も、12月になると10°C付近まで低下します。魚類は体温が環境水温に大きく左右されるため、水温変化は生理状態に大きな影響を与えます。一般的に、水温が10°C変わると、魚のエネルギーの消費速度 (代謝速度) は2~3倍変わるので、秋サケと冬サケは生理的なコンディションがかなり異なった状態で回遊していると考えられそうです。本稿では、来遊時期が異なるサケ集団がそれぞれの水温環境に対してどのように適応しているのかについて、筆者の研究 (Abe et al., 2019; Abe et al., 2024) を交えながら紹介します。

## サケでみられる行動性体温調節

秋サケと冬サケとでは経験水温も大きく変わりますが、サケは、水塊構造に応じて行動的に体温を調節するので、海面水温だけでは経験水温を判断することはできません。三陸沿岸域でサケに行動記録計を装着して放流した研究では、10月に放流したサケは、表層の20°Cを超える水温を避け、時には100mを超える深度にまで潜り、水温躍層下の冷たい水塊の中を移動することで、1日の平均経験水温を13~17°Cに抑えていたことが示されています (Tanaka et al., 2000)。ただ、12月に来遊したサケは表層を移動しているにも関わらず、12°C付近の水温しか経験していないことから (Tanaka et al., 2000)、やはり秋のサケの方が高水温を経験していると考えられます。加えて、10月の日本では頻繁に台風が通り過ぎていきます。台風のような強い低気圧が通過すると、水温躍層

は崩壊し、深い深度には冷たい水塊が存在しなくなり、サケは18°Cを超えるような高い水温を経験することがわかっています (Kitagawa et al., 2016)。そして、水深が浅い河川では水温躍層が形成されないため、サケは体温調節ができません。

以上のことから、秋サケは行動を調節することで経験水温を低く抑えることができますが、それでも高水温を経験すると考えられます。秋サケが単に高い水温を耐えて回遊している可能性も考えられますが、秋サケと冬サケは遺伝的にも異なった集団であるとされることから、もう一つの可能性として、生理的な適水温が異なっていることが考えられます。ですが、生理的な適水温が集団間で変わることはありうるのでしょうか。

## サケ科魚類の温度生理特性の局所適応

サケ科魚類の多くの種は母川回帰性を示し、河川レベルですら地域集団が形成されることがあります。その結果として、遡上時期やふ化時期、回遊のタイミングといった生活史形質は集団間で違いがあるとされています。近年の研究によると、温度生理特性についても集団差があることが報告されています。サケ科魚類の集団間の温度生理特性を調べた研究の中で最も有名なものとしては、フレーザー川水系を遡上するベニザケ (*O. nerka*) の研究例が挙げられるでしょう (Eliason et al., 2011)。

カナダ西部を流れるフレーザー川水系には、ベニザケが遡上する複数の支流が存在しており、フレーザー川水系のベニザケは支流レベルで、遺伝的に分化していることが知られていました。遡上時期も地域集団ごとに異なっており、初夏から秋と、遡上時期には多型がみられていました。Eliasonらが2011年に行った研究では、代謝速度、中でも代謝速度の最大値である最大 (有酸素) 代謝速度と生命維持のための標準代謝速度の差である (絶対) 有酸素代謝余地を指標として、フレーザー川水系の7つの地域集団で、有酸素代謝余地が最大となる水温 (至適水温) と高値を示す水温 (適水温範囲) との関係調べました (図1)。その結果、フレーザー川水系のベニザケは、至適水温と適水温範囲が集団ごとに異なっており、適水温範囲と遡上時の経験水温がよく一致することが明らかとなりました (Eliason et al., 2011)。

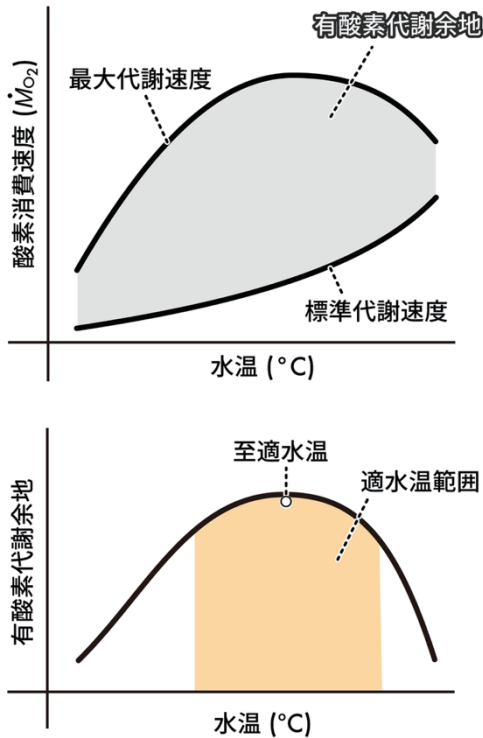


図1. 水温と代謝形質の関係  
 上：有酸素代謝余地、最大代謝速度と標準代謝速度（あるいは休止代謝速度）と水温との関係。下：有酸素代謝余地と水温の関係は上に凸の曲線となり、頂点は至適水温。有酸素代謝余地が高値を示す水温範囲は適水温範囲と呼ばれる。（阿部，2022 を改変）

### 三陸サケ集団間でみられた適水温の違い

ベニザケの地域集団でみられたように、サケにおいても、秋サケと冬サケの間で生理的な適水温が異なることは十分にありそうです。筆者が研究を行っている三陸沿岸域では、河川ごとに遡上時期が異なるサケ集団が存在しており、例えば、東北最大の河川である北上川水系では、秋に遡上するサケが多いのに対し、沿岸部の多くの小河川では、冬に遡上するサケが多いことが知られていました（図2）。そこで、筆者も秋サケと冬サケで生理的な適水温が異なっているのではないかと考え、秋サケと冬サケで代謝速度を比較することしてみました。

今でこそ、国内でも魚の代謝速度を計測した論文が出始めていますが、筆者が研究を始めるまでは、計測例は多くなく、散発的にしか研究されていませんでした。特にサケほどのサイズの魚となると、代謝速度を計測するための水槽も大きくなるため、市販品はありません。水槽は特注で作成してもらうことができましたが、水中の溶存酸素を計測するセンサーや調温方法も自分で整える必要がありました。

実際にサケの代謝計測を開始するまでには、多くの紆余曲折と試行錯誤がありました。なんとか計測方法を確立させることができました（図3）。

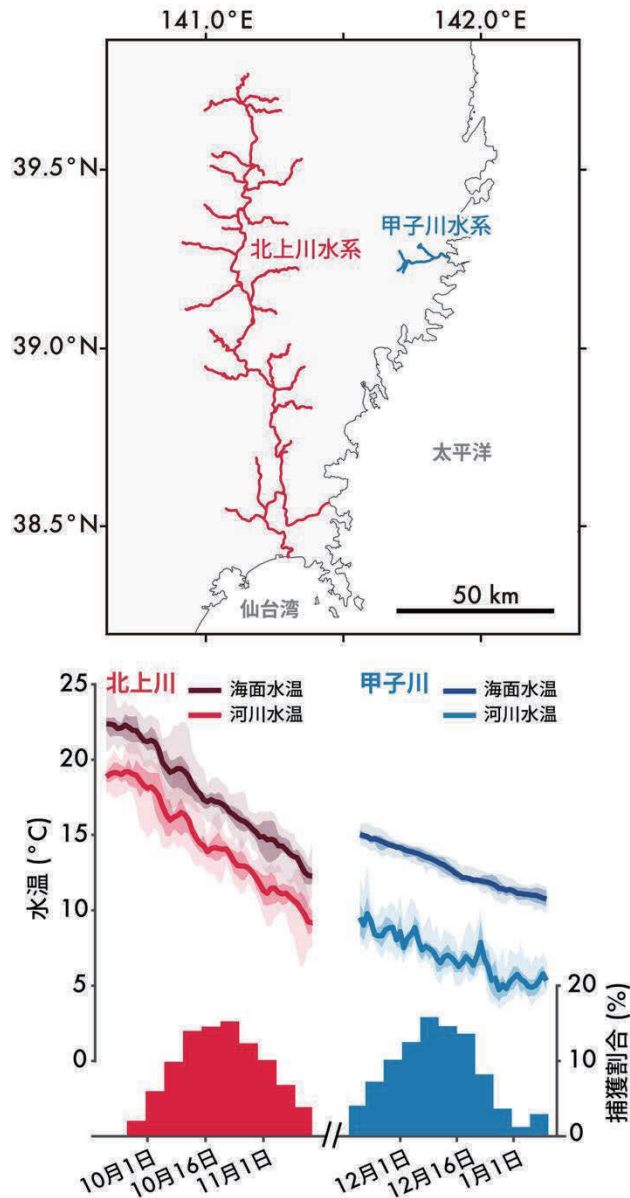


図2. 北上川水系と甲子川水系（沿岸河川）の地図（上）と各河川でのサケの遡上時期と環境水温との関係（下）（Abe et al., 2019 を改変）

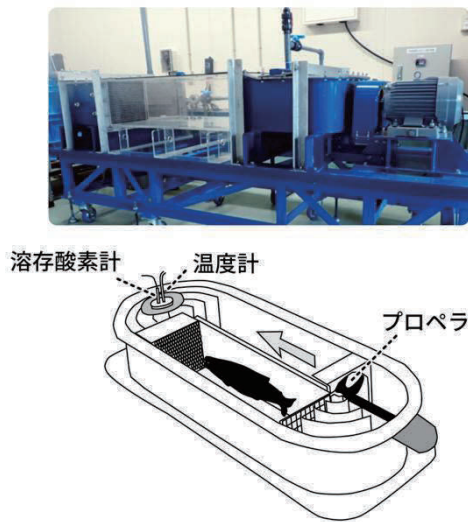


図3. 代謝速度を計測する循環式水槽（上）とその模式図（下）（阿部，2022 を改変）

北上川を秋に遡上したサケと沿岸河川である甲子川に冬に遡上したサケの代謝速度を計測してみると、休止時・最大遊泳時の代謝速度と水温の関係が異なっており(図4)、至適水温と適水温範囲も異なっていました(Abe et al., 2019; 図5)。また、休止時の代謝速度を秋サケと冬サケで比較してみると、秋サケの方が高水温においても休止時の代謝速度が低いことがわかり、秋サケは水温が高くて生理的な能力を落とすことなく、かつエネルギー消費も抑えることができるらしいこともわかりました(図4)。

### サケは適水温の中でも低い水温帯で遡上する

どうやら、秋サケと冬サケでは生理的な適水温に違いがあり、生理的な適水温を変えることでそれぞれの水温環境に適応しているようです。温度生理特性に違いがあることがわかりましたが、生理的な適水温と環境水温はどのような関係になっているのでしょうか。そこで、サケの適水温とサケが産卵場に辿り着くまでに実際に経験した水温との関係を具体的に検討するために、次は、北上川で行動記録計を装着したサケを放流し、追跡することで、遡上期間や遡上中の経験水温を調べてみました(Abe et al., 2024)。

回収した行動記録計から得られた経験水温と生理的な適水温を比較してみると、サケは適水温の中でも低い水温帯で遡上していることがわかってきました(図6)。また、北上川を遡上するサケの平均的な遡上期間も10日程度とわかってきたので、年ごとの水温環境の違いを考慮するために、過去6年間の河川水温データを用いて、遡上中の経験水温を計算してみました。その結果、年や遡上開始日によって多少の違いはあるものの、北上川を遡上するサケは多くの場合で適水温範囲の中でも至適水温よりも低い水温帯で遡上すると考え

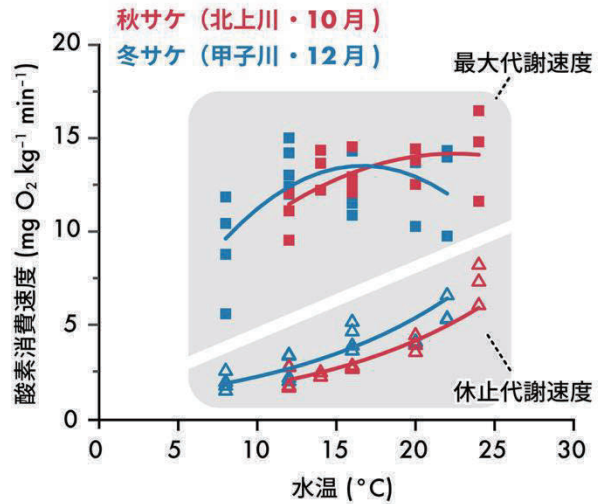


図4. 秋サケ(赤)と冬サケ(青)の休止代謝速度(三角)・最大代謝速度(四角)と水温との関係(Abe et al., 2019を改変)

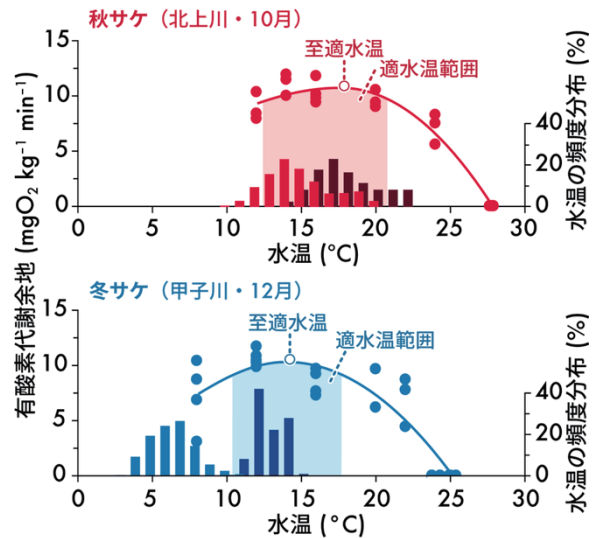


図5. 北上川を10月に遡上したサケと甲子川を12月に遡上したサケの至適水温(丸)、適水温範囲(網掛け)、環境水温(ヒストグラム)との関係。ヒストグラムは各調査地の海面水温(濃色)と河川水温(鮮色)をそれぞれ示す。(Abe et al., 2019を改変)

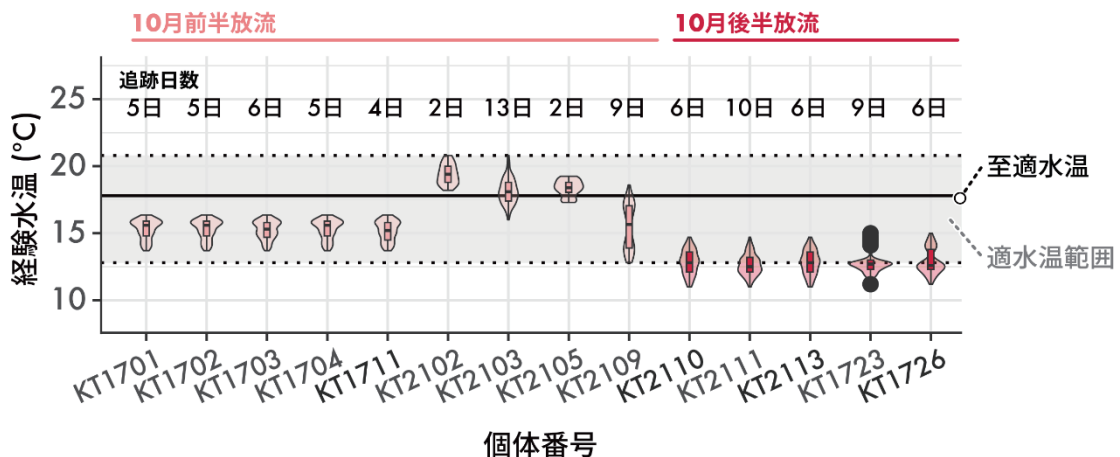


図6. 10月に北上川を遡上したサケの経験水温と適水温との関係。追跡個体ごとの経験水温をバイオリンプロットで示した。(Abe et al., 2024を改変)

られました (図 7)。

フレーザー川水系を遡上するベニザケでは、生理的な適水温と経験水温の頻度分布がよく一致することが知られていましたが、サケでは事情が少し異なるようです。しかし、他の先行研究も調べてみると、ギンザケ (*O. kistch*) やカラフトマス (*O. gorbuscha*) では、サケと同様に適水温の中でも低い水温帯で遡上することが報告されており (Clark et al., 2011; Raby et al., 2016), むしろ、ベニザケの方が珍しいのかもしれませんが。また、ギンザケやカラフトマス、サケは、河川の上流で産卵するベニザケとは異なり、中流域から下流域で産卵します。生理的な適水温と経験水温の関係性にはこうした遡上・産卵生態の種間差が影響しているのかもしれませんが。

## おわりに

サケでみられた適水温の中でも低い水温帯で遡上するという形質は、複数種で共通していることから何かしらの生態的意義はありそうです。こうした温度パフォーマンスに対する経験 (あるいは選好) 温度の非対称性は、生理形質と温度との関係性、特にピークとなる温度以上でのパフォーマンスの急降下に起因しているのではないかと考えられています (Martin and Huey, 2008)。確かに

室内実験によって計測した有酸素代謝余地も、ある水温を超えた途端に急降下しますし (図 5), 野外で活動度や生殖腺指数をとって温度パフォーマンス曲線を描いた研究でも同様に急降下することが示されています (Payne et al., 2016)。魚たちは、自然環境下では生理的な高水温に対して、一定の余裕をもって生活しているということなのかもしれません。

近年、地球温暖化とそれに伴った熱波の頻発により、水圏の温度環境は急激に変化しつつあり、サケを含めた多くの魚類への影響が懸念されています。秋サケと冬サケの温度生理特性の違いは、それぞれの水温環境に適応してきた結果として考えられるので、将来的には、温暖化した水温環境にも生理的に適応できるのかもしれませんが。しかし、こうした生物の適応は、本来は何世代も重ねて形成されていくものであり、急激な環境変化に対しては追いつかない可能性があります。2015年にフランス・パリで行われた COP21 で決まったパリ協定では、産業革命前からの気温上昇を 2°C よりも下方に抑えることを世界全体の長期目標としつつ、1.5°C に抑える努力の追求が盛り込まれています。こうした温暖化の進行を緩やかにするという努力目標は、資源生物を保全するという意味でも重要なことだといえるでしょう。

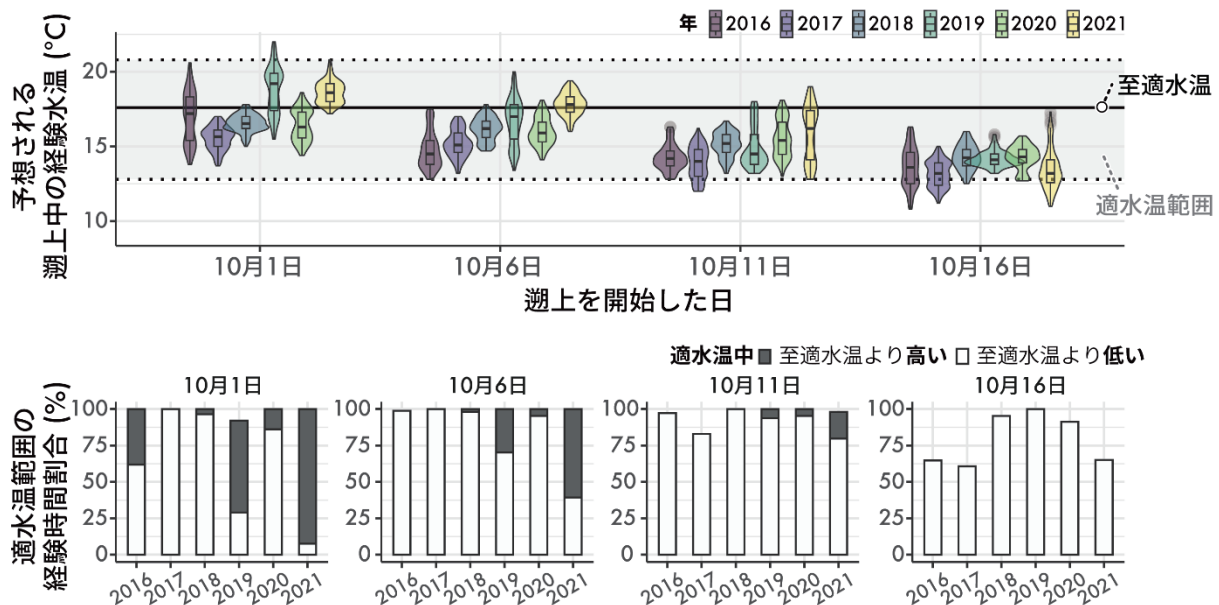


図 7 北上川の河川水温データ 6 年分を用いた遡上中 (10 日で遡上すると仮定) のサケの経験水温の推定

上: 経験水温と至適水温・適水温範囲との関係。下: 適水温範囲が占めている経験時間割合と、中でも至適水温よりも高水温 (黒) と低水温 (白) が占める割合。(Abe et al., 2024 を改変)

## 引用文献

- Abe, T. K., Kitagawa, T., Makiguchi, Y., and Sato, K. 2019. Chum salmon migrating upriver adjust to environmental temperatures through metabolic compensation. *Journal of Experimental Biology*, 222: jeb186189.
- 阿部貴晃. 2022. 異なる水温環境への魚類の代謝応答 —サケ科魚類の温度適応を中心として—. *日本生態学会誌*, 72 : 73-83.
- Abe, T. K., Kitagawa, T., Iino, Y., Ito, M., and Sato, K. 2024. Ecological features of upriver migration in Kitakami River chum salmon and their connection to aerobic thermal performance. *Conservation Physiology*, 12: coae087.
- Clark, T. D., Jeffries, K. M., Hinch, S. G., and Farrell, A. P. 2011. Exceptional aerobic scope and cardiovascular performance of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) may underlie resilience in a warming climate. *Journal of Experimental Biology*, 214: 3074–3081.
- Eliason, E. J., Clark, T. D., Hague, M. J., Hanson, L. M., Gallagher, Z. S., Jeffries, K. M., Gale, M. K., Patterson, D. A., Hinch, S. G., and Farrell, A. P. 2011. Differences in thermal tolerance among sockeye salmon populations. *Science*, 332: 109–112.
- Kitagawa, T., Hyodo, S., and Sato, K. 2016. Atmospheric depression-mediated water temperature changes affect the vertical movement of chum salmon *Oncorhynchus keta*. *Marine Environmental Research*, 119: 72–78.
- Martin, T. L. and Huey, R. B. 2008. Why “suboptimal” is optimal: Jensen’s inequality and ectotherm thermal preferences. *The American Naturalist*, 171: 102–118.
- 森田健太郎・大熊一正. 2015. サケ：ふ化事業の陰で生き長らえてきた野生魚の存在とその保全. *魚類学雑誌*, 62 : 189-195.
- Payne, N. L., Smith, J. A., Meulen, D. E., Taylor, M. D., Watanabe, Y. Y., Takahashi, A., Marzullo, T. A., Gray, C. A., Cadiou, G., and Suthers, I. M. 2016. Temperature dependence of fish performance in the wild: Links with species biogeography and physiological thermal tolerance. *Functional Ecology*, 30: 903–912.
- Raby, G. D., Casselman, M. T., Cooke, S. J., Hinch, S. G., Farrell, A. P., and Clark, T. D. 2016. Aerobic scope increases throughout an ecologically relevant temperature range in coho salmon. *Journal of Experimental Biology*, 219: 1922–1931.
- Salo, E. O. 1991. Life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*). In *Pacific Salmon Life Histories* (ed. Groot, C.) and Margolis, I.), pp. 231–309. Vancouver, Canada.
- Tanaka, H., Takagi, Y., and Naito, Y. 2000. Behavioural thermoregulation of chum salmon during homing migration in coastal waters. *Journal of Experimental Biology*, 203: 1825–183