

ベニザケのスマルト放流に関する生態学的検討 —ふ化場産ベニザケの生活史—

婦 山 雅 秀*

Life history of sockeye salmon released from hatchery

Masahide Kaeriyama*

The anadromous form of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) is not naturally found in Japan, while the lacustrine form (kokanee salmon) is distributed among several lakes. Recently, anadromous sockeye salmon have been produced from kokanee salmon originating from Lake Shikotsu by smolt release technology. In the Bibi River of the Abira River System, hatchery-reared kokanee salmon were released as smolt (age 1.0) from the spring of 1985. First sockeye salmon (age 1.1) returned to the Bibi River in the summer of 1986. In 1991, number of sockeye adults returning to the Bibi River attained to 4,763 individuals. Return rates have ascended since the 1987 brood year which derived from the first generation of sockeye salmon. Life history pattern of sockeye salmon was discussed with the genetic effect of the original population and the age diversity of seaward migration and maturity.

サケ属魚類(*Oncorhynchus*)にニジマスやカットスロート・トラウトなどが入り込んで久しくなる。ここでは話しの複雑さを避けるために、サケ属魚類は従来までの太平洋サケ類6種に限って論議を進めることとする。

ベニザケ(*Oncorhynchus nerka*)をはじめサケ属魚類は、更新世の水河期に北太平洋環帯で起こった一連の地理的隔離に基づき

ニジマスの祖先型から生じたと信じられている。ただし、反論も多くあり、サケ科の最古の化石 *Eosalmo driftwoodensis* が始新世時代の北アメリカの淡水湖から発見されたこととサケ属の絶滅種の化石が北アメリカ西部の中新世層から発見されていることから、サケ属は更新世よりかなり古い時代に分化したとも信じられている。分布域の広さと個体数の多さから、ベニザケはサケ

北海道さけ・ますふ化場業績B第22号

* 北海道さけ・ますふ化場調査課 (Research Division, Hokkaido Salmon Hatchery, Fisheries Agency of Japan, 2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062, Japan)

属魚類の中でもカラフトマス(*O. gorbuscha*), サケ(*O. keta*)について繁栄した種であると見なされている。ベニザケの漁獲量は1952-1976年の北太平洋と近隣海域におけるサケ属魚類全体の重量で約17%, 個体数で約14%に相当し、ベニザケは1980年代にはいりカラフトマスやサケと同様に個体数を著しく増大させている。ベニザケの生活史に関する最大の特徴はほとんどの個体が淡水生活の場所を湖沼に依存していることであり、このような特徴は他のサケ属魚類では見られない。“ベニザケ”の呼称は深紅の肉色に起因することは言うまでもないが、北洋漁業華やかし頃は“ベニマス”と呼ばれていた。ちなみに、ベニザケの英名“sockeye salmon”の“sockeye”は南部ブリテッシュ・コロンビアのインディアン部族により使われていた語源“sukkai”が転化したものと言われている。

ここでは、北海道苫小牧市近郊のウトナイ湖を抱く美々川においてヒメマス卵より作出されスモルトとして放流されているふ化場産ベニザケの生活史について紹介する。

ベニザケの分布域と生活史パターン

降海型ベニザケの主な産卵場所は、北アメリカではコロンビア川からアラスカ西部のクスコックウィン川までで、アジア側ではカムチャツカ半島である。海洋生活期には、ベニザケは北太平洋、ベーリング海、北緯40度以北のオホーツク海に分布する。一般的に、ベニザケは冬季に北太平洋の南側にシフトし、春季の水温上昇に伴い北部へ移動する。アジア側と北アメリカ側の個体群間、またアラスカ湾とプリストル湾の

個体群間での混合は顕著である。ベニザケのバイオマスはアラスカのプリストル湾とカナダのフレーザー川で過半数を占める。アジア側ではカムチャツカ半島のオゼルナヤ川とカムチャツカ川のバイオマスが大きい。

アジア側の分布域をもう少し詳しく見てみると、ベニザケは北方では極東沿岸に沿ってアナディール川まで、西方ではオホーツク海北西沿岸のOkhota川とKukhtuy川まで広がっている。南方では、ベニザケは千島列島に沿って分布し、エトロフ島のウルモベツ湖が産卵河川の分布南限域とされている。一方、ベニザケの海洋分布は南は三陸沿岸、北海道の太平洋とオホーツク海の沿岸から北方は北ベーリング海のチャプリーナ岬まで、西部は西カムチャツカの北部からオホーツク海北部までと言われている。

このように、わが国は降海型ベニザケの産卵分布域の南限を越えており、その自然再生産は見られないが、一生を淡水で過ごす湖沼残留型のヒメマスが北海道の阿寒湖と網走川上流のチミケップ湖に分布していたと言われている。阿寒湖のヒメマスは1893年に支笏湖に初めて移殖され人工増殖されるようになった。しかし、阿寒湖とチミケップ湖におけるヒメマスの資源保護が十分でなかったこと、支笏湖の阿寒湖系ヒメマスが今世紀初頭にオーバー・ポピュレーションで壊滅し、その後エトロフ島のウルモベツ湖からベニザケ卵が長年にわたり大量に移殖されたことから、わが国固有のヒメマス個体群は消失したのと考えられる。

降海型ベニザケの生活史パターンは、浮

上後1～3年湖沼で生活してから降海する湖沼型が大半であるが、そのほかに少数ではあるが幼魚期を河川で生活する河川型と浮上直後に降海する海洋型に分かれる。降海したベニザケは1～4年の海洋生活の後、再び生まれ育った湖沼に回帰し、湖沼の湧水部あるいはその上流の湧水系の河川で産卵し、産卵後は全ての個体が死亡する。

繁殖生態

美々川へは、ふ化場で生産された0+幼魚が、晩秋に1+スモルトが翌年の春季に放流されている。この幼魚とスモルトは、もともとは支笏湖のヒメマスから生産された。カナダでは、ヒメマスとベニザケが同じ湖沼に生息し、産卵期にはヒメマス雄がベニザケ雌にスニークすることにより繁殖の機会を持つが、同類交配と交雑個体の生存率の低さから、両者は同所的種分化をしつつあると考えられている。前述のように、現在の支笏湖産ヒメマスはウルモベツ湖のベニザケ系の可能性が高いが、少なくとも15世代以上にわたり陸封化されて来た。従って、このようなヒメマスから人為的にベニザケを作出する試みは生物学的にもきわめて興味深いものがある。

1991年に美々川へ溯上したベニザケ親魚4,763個体からその繁殖生態をみると、親魚の溯上は6月下旬よりはじまり、そのピークは7月で、9月初旬までにはほぼ終了する。溯上した親魚は千歳ふ化場の湧水池で約3～4カ月間絶食状態のまま成熟を待ち、10～11月に採卵媒精される。雄親魚が先行溯上することから、溯上から成熟までの日数は雌親魚(86±4日)に比べて雄親魚

(100±13日)の方が15日ほど長いことがタグ標識試験よりわかっている。繁殖努力を表す雌親魚の生殖腺指数(GSI)において、ヒメマスとベニザケ、あるいは体サイズおよび年齢の違いによる差は認められない(GSI=17-18%)。また、繁殖能力である孕卵数(fecundity, F)は体サイズ(L, mm)との関数であり、両者には allometry 式がよく適合する($F=0.00022L^{0.1388}$; $r^2=0.9757$, $P<0.001$)。

親魚の体長(fork length)は、第二次的徴を考慮しても、雄(1.1歳魚406±27 mm, 1.2歳魚512±26 mm)の方が明らかに雌(1.1歳魚400±20 mm, 1.2歳魚471±21 mm)より大型である。また、1.1歳魚と1.2歳魚の体重も、それぞれ、雄が833±239 gと1,613±248 g、雌が752±193 gと1,277±198 gで雄の方が雌より大型である。性比(雄/雌)は、1.1歳魚が2.41であるのに対し1.2歳魚は0.49を示し、雄の方が雌に比べて早熟であることがわかる。

放流魚には例年少数の早熟雄(precocious male)が出現するが、鱗解析と寄生虫相から、それらは成熟しつつも降海し、数カ月で産卵回帰することがわかった。また、それらの早熟雄は海水適応能試験からスモルトと同様に海水生活にスムーズに移行できることもわかった。ちなみに、ギンザケではこの早熟雄のことをジャック(jack)と呼んでいるが、ベニザケでは海洋生活一年の1.1歳魚をジャックと呼称している。

以上のことから、ベニザケにおいて繁殖能力は体サイズとの関数であり、雌親魚にとっての繁殖成功度はエネルギー面から見れば常に卵産出のための資源獲得であるというペイトマン原理に従い、その繁殖努力

は配偶子産出努力への加重がきわめて大きく、雄にとっては番い形成努力に獲得資源をシフトさせているとみなすことができよう。さらに、ベニザケの早熟雄がサクラマスとのは明らかに異なり、海水適応能を有することはサケ属魚類の適応と分化の方向を探る上できわめて興味深いことである。

ふ化場産ベニザケの生活史

ふ化場では、成熟した親魚より取り出された卵は乾導法により精子と受精される。受精卵は水温8°Cで約90日で孵化する。その後、長い冬を暗黒下の養魚池で過ごした仔魚は早春に浮上し、摂餌を開始する。浮上時の稚魚の大きさは体長25 mm, 体重125 mgと他のサケ属魚類より小型である。稚魚はその後乾燥配合飼料で飼育され、一部はその年の晩秋に0⁺幼魚(秋幼魚)で湖沼に放流される。残りの幼魚はさらに飼育され、翌年の春季に体長120 mmの大きさで1⁺スモルトとして放流される。このスモルト育成技術は、水温と成長を人為的にコントロールすることによりほぼ完成の域に達している。なお、秋幼魚はスモルトに比べて淡水残留型が多く出現し、回帰率も低い。また、秋幼魚のスモルト期は遺伝的に固定されている可能性が高く、ウルモベツ湖系ベニザケの降海期(6月下旬~7月上旬)と同じであることが、釧路川水系塘路湖へ秋季に0⁺で放流された実験魚からわかった。

降海したベニザケ幼魚は一か月ほど沿岸域に滞在し、短尾類メガロバ幼生やテミストあるいはオキアミ類など比較的大型の動物プランクトンを摂餌し、体長200 mm以上の

大きさで沖合に移動するようである。これまでの様々な時期に放流したマーキング標識魚の回帰結果から、5月に放流した個体が他の時期に放流したものより多く回帰することが分かっている。ベニザケがわが国の沿岸で生活できる時期は、比較的遅くまで親潮冷水の影響を受ける太平洋道東沿岸においてでさえ6月末か、7月初めまでである。このことと前述のマーキング標識魚の回帰結果と幼魚の沿岸滞在期間も考慮すると、美々川からのスモルトの降海時期は5月が適当であることがうかがわれる。

沖合でのふ化場産ベニザケの生活様式についてはほとんど情報が得られていないが、根室海峡に注ぐ西別川から放流されたベニザケはカムチャツカ半島東岸沖合まで分布することが知られている。マーキング標識魚が回帰途上に海洋で再捕された情報が僅かながら寄せられている。いくつか紹介すると、美々川放流の標識魚が釧路沖、広尾沿岸で再捕されている他、噴火湾の長万部でも回収されている。このことはベニザケの回遊ルートおよび海洋分布を考える上で興味深い再捕結果である。また、塘路湖放流の標識魚は浜中沖の流し網で再捕されている。さらに、不思議なことに西別川から放流された標識魚が、オホーツク海に面する徳志別川に迷入して捕獲場のウライで回収されている。母川回帰性が最も強いと言われるベニザケでも母川以外に迷い込むことがあるという一例である。

回帰の動向

ヒメマス卵から作出したスモルトのベニザケとしての河川回帰率は0.40-0.60%であ

った。一方、ヒメマスを親として回帰したベニザケの卵から作出したスマルト（ベニザケ F_1 ）の河川回帰率は2.5–2.8%を示した。すなわち、ベニザケ F_1 産スマルトの方がヒメマス産スマルトより4–8倍高い回帰率で回帰した。一方、ベニザケ F_1 産秋幼魚の河川回帰率は0.8%でヒメマス産スマルトと大差なかった。これらの結果は、美々川のベニザケは水温や成長のコントロールといった人為的選択育種と継代放流により降海性と回帰性が増進された可能性が高いことを示唆している。

結論と今後の課題

このようにベニザケは、①降海時期などに見られるように15世代以上にわたり原産地の形質を引き継ぐほど遺伝的固有性が強

いこと、一方、②同一集団から降海型と淡水残留型の両生活史パターンが出現したり、降海年齢および成熟年齢が変異性に富んでいるなど生活史パターンに多様性が観察されること、さらに③人為的選別育種と継代放流により降海性と回帰性が強まることなどから、その生活史戦略は量的遺伝モデルとみなすことができる。従って、今後はこのようなベニザケの種特性を活かし、わが国に適応したベニザケ資源を作っていくことが究極の目的となるであろう。しかし、その場合も可能な限り種の特性を活かし十分な遺伝的多様性を維持しつつ、まわりの環境と仲良くつき合っていくことが必要不可欠なことであることは言うまでもないことである。