

## 温暖化に伴う日本系サケの行方

北海道大学北極域研究センター 梶山 雅秀

気候変動に関する政府間パネル第1作業部会 IPCC-WGI は2021年8月9日に「第6次評価報告書」を公表した。その中で、「人間の影響が大気、海洋および陸域を温暖化させてきたことに疑いの余地はない」と断言している。また「気温は、少なくとも2050年まで増加し続け、今世紀中に1.5~2.0°Cを越えるだろう」とも述べている (IPCC-WGI 2021)。産業革命後、人類の活動は活発化し、化石燃料の使用により、工業と農業の急速な拡大は地球生態系へ負荷をかけるようになってきた。その最たるものが温室効果ガスの増大に起因する地球温暖化であり、人類を含むさまざまな生物に負の影響を及ぼしている。気象庁 COBE-SST データベース (Ishii et al. 2005) から、1910年以降の全球の海面水温 SST をモニターしている。北緯40度以北の北太平洋の年間平均海面水温 SST は時系列にともない上昇傾向を示し、回帰直線式の傾きから推定するところの100年間に0.8°C増加しており、特に2010年代後半の昇温が顕著である (図1)。10年平均海面水温上昇度  $dSST$  は北極海 (0.18) で最も高く、次いでベーリング海 (0.14~0.15)、オホーツク海 (0.13)、アラスカ湾 (0.07) と北方海域ほど高い傾向を示している (Kaeriyama 2019)。

ここでは、北太平洋において地球温暖化の影響を受けるサケ *Oncorhynchus keta* のバイオマスと生活史の動態について概説する。

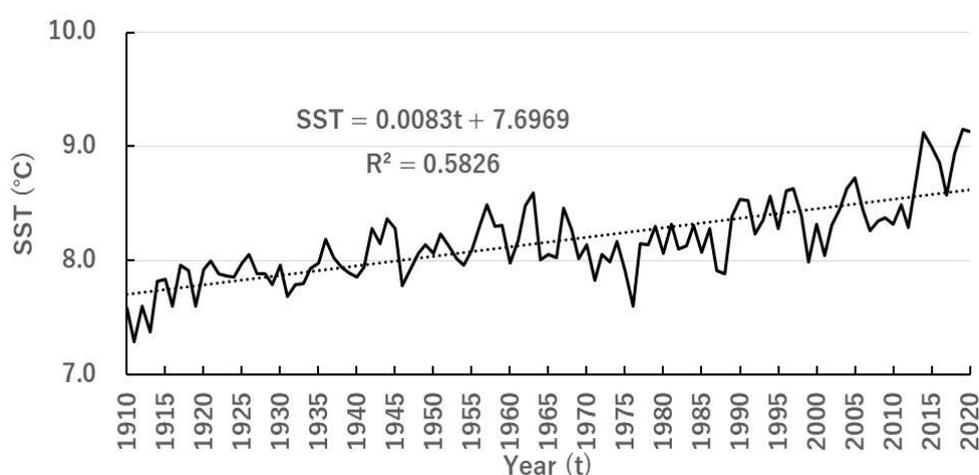


図1. 1910-2020年、北太平洋における海面水温 SST の経年変化. (Database: COBE-SST)

## 1. 北太平洋におけるサケ類の動態と気候変動との関係

北太平洋におけるサケ属魚類（Genus *Oncorhynchus*, 以下「サケ類」）の漁獲数は、1930年代に比較的多かったものの、その後減少し、1970年代後半から再び増加傾向に転じ、現在では多いときで6億尾を越えている。最も多いのがカラフトマス（62%）で、ついでサケ（20%）、ベニザケ（14%）の順で、これら3種で漁獲数全体の96%を占めている（図2）。

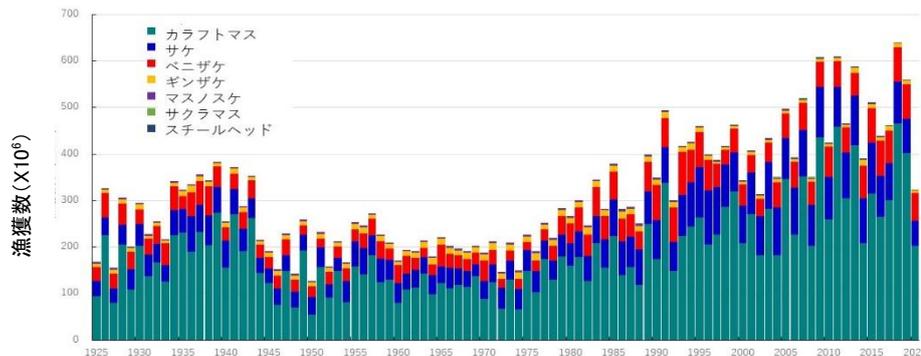


図2. 北太平洋におけるサケ類漁獲数の経年変化. (Database: NPAFC)

地域別にカラフトマス、サケおよびベニザケ3種の漁獲数の経年変化をみると、ロシアは2000年代後半以降増加傾向を示し、アラスカは1990年代以降高位安定を維持している。一方、カナダのブリティッシュ・コロンビア州は1990

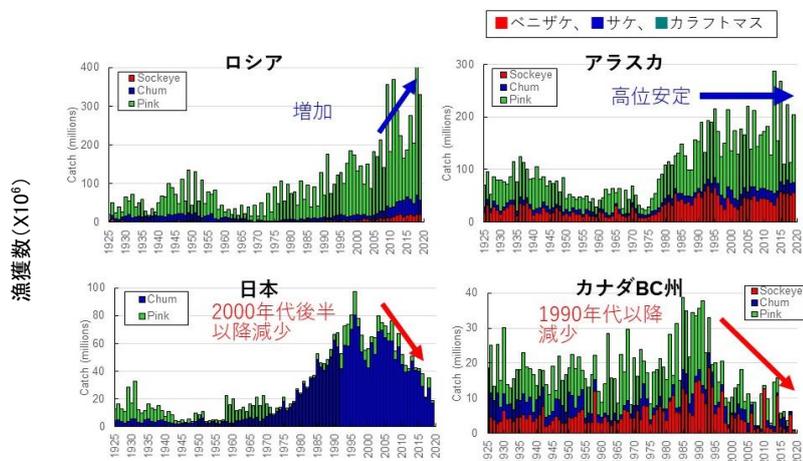


図3. カラフトマス、サケおよびベニザケの地域別漁獲数の経年変化. (Database: NPAFC)

年代以降減少傾向を示しており、日本では 2000 年代後半以降減少している。すなわち、これら 3 種は北太平洋の北方域では増加傾向ないし高位安定状態であるのに対し、南方域では減少傾向を示している（図 3）。

分布エリアの SST、発育速度や瞬間成長速度などから（帰山 1986；Kaeriyama 1989; Urawa et al. 2018）、サケ類の適水温 AGT と最適水温 OGT を 5~7°C および 8~12°C と定義し、1920 年代~2010 年代の 100 年間の北太平洋における AGT と OGT のエリアの時系列変化を求めた。その結果、6 月には AGT エリアが 1990 年代以降オホーツク海とベーリング海で増加傾向を示し、特に 2010 年代にはロシアのほぼ全沿岸域に接岸するようになった（図 4）。このことは、ロシア系サケ類にとって 2010 年代以降沿岸環境がきわめて好適であることを示唆している。事実、ロシア系のカラフトマスとサケのバイオマスは 2010 年代以降著しく増加している（図 3）。

また、7 月になると OGT エリアが北太平洋の東側では 1990 年代から、西側では 2010 年代から大陸あるいは北海道から離岸するようになってきた（図 5）。この OGT エリアの離岸時代に北太平洋の両岸でサケ類バイオマスが減少している。すなわち、1990 年代からカナダのブリティッシュ・コロンビア州のサケ類が、2010 年代から北海道のサケが減少傾向へ転じている（図 3）。ローカルな視点から、5~7 月の北日本周辺海域における AGT と OGT のエリアおよび北海道と本州太平洋岸のサケ回帰数の時系列変化をみると、サケの回帰数は本州太平洋岸では OGT エリアが 6 月に離岸する 2000 年代から、北海道では OGT エリアが 7 月に離岸する 2010 年代から、それぞれ減少傾向へ転じている（図 6; Kaeriyama 2021）。

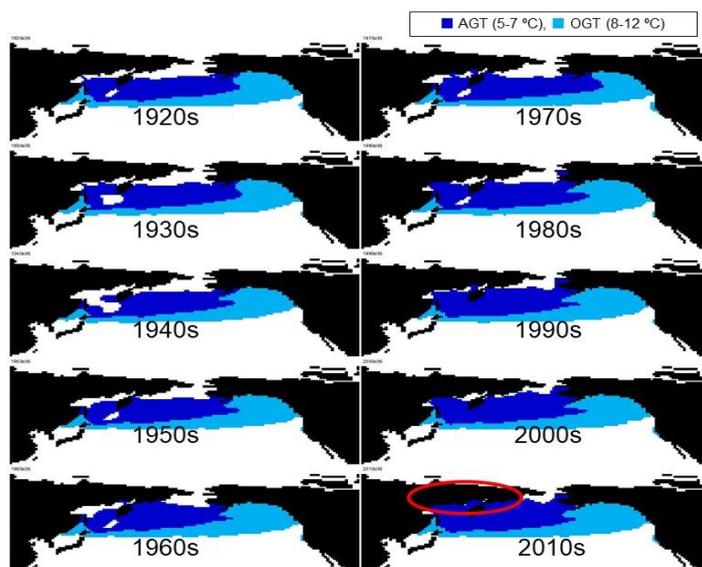


図 4. 北太平洋における 6 月の AGT と OGT のエリア時系列変化. (Kaeriyama 2021)

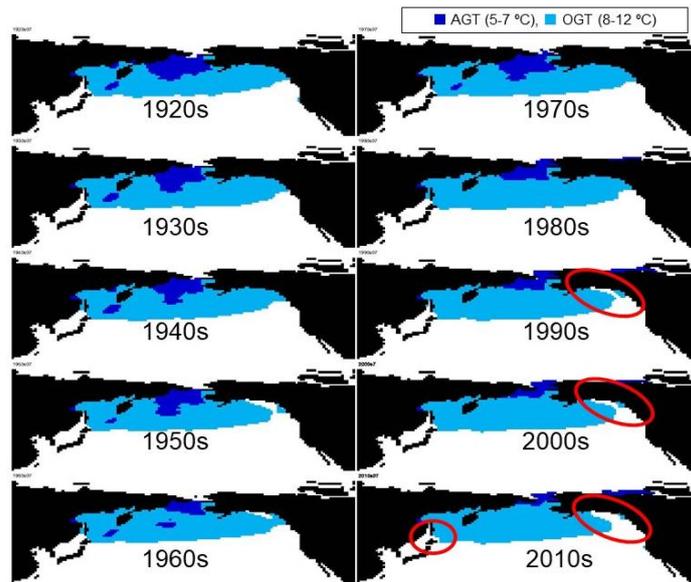


図 5. 北太平洋における 7 月の AGT と OGT のエリア時系列変化. (Kaeriyama 2021)

これらのことは、北太平洋では地球温暖化が進むにつれ、海洋初期生活期に AGT エリアが沿岸海域に近づくほどサケ類の生残率は高くなり、幼魚の沖合移動時に OGT エリアが沿岸海域から離れるほどサケ類の生残率は減少することを示唆している。

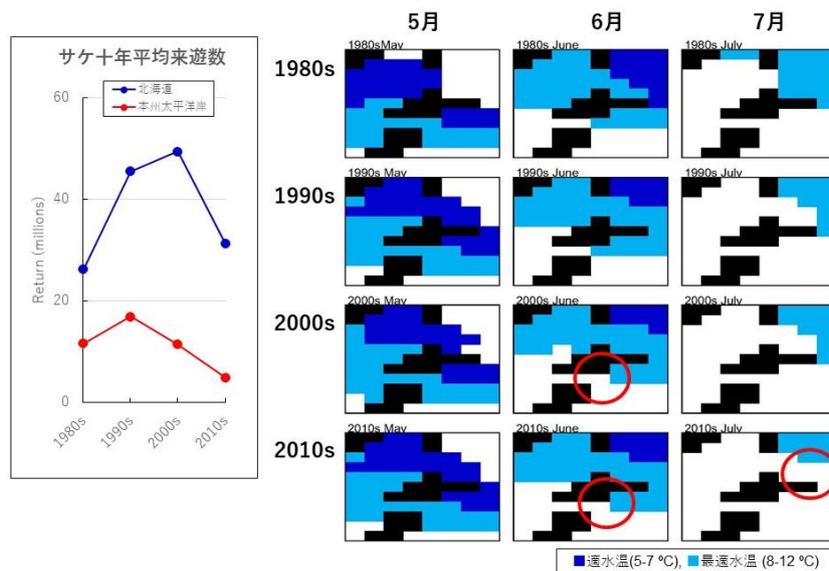


図 6. 北日本沿岸における 5~7 月の AGT と OGT のエリアおよび北海道と本州太平洋岸におけるサケ回帰数の時系列変化. (Kaeriyama 2021)

## 2. わが国におけるサケの動態と気候変動との関係

比較的長期間のデータがある北海道におけるサケ回帰数の時系列変化をみると（図 7）、明治のはじめにはサケの野生魚が約 1 千万尾漁獲されていたが、乱獲と河川環境の悪化（河川直線化、河床掘下げ、ダム化）により減少し、1900-1970 年の長きにわたり 200-300 万尾の低水準で推移した。1975 年以降、サケの回帰量は野生魚の生活史から学んだ人工孵化放流技術の進歩と北大平におけるサケにとっての好適な海洋環境から、急激に増え始め、1990 年代後半から 2000 年代前半には 6,000 万尾を越えた。この回帰量は明らかに当時の環境収容力（約 4,000 万尾）を大幅に上回るオーバーポピュレーションであった（帰山 2018）。しかし、北海道のサケは地球温暖化の影響が顕在化しはじめる 2004 年をピークに、その後減り始め、2020 年には約 1,800 万尾となっている。

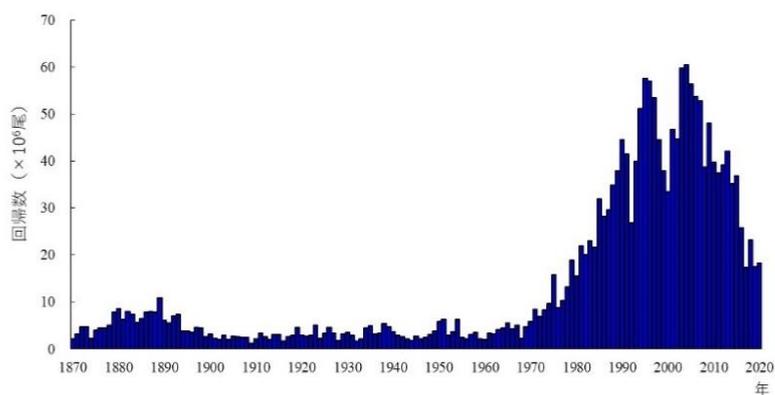


図 7. 北海道サケの回帰数の経年変化.

最近 50 年の日本系サケ回帰数の経年変化を北海道と本州に分けてみると（図 8）、北海道ではオホーツク海区がきわめて多く、2000 年代以降では全体の過半数を占めている。回帰数は 2004 年をピークに減少傾向に転じるが、特に太平洋岸でその傾向が顕著である。日本海区では必ずしも多くはないが時系列的な変化があまりみられない。一方、本州では岩手県が圧倒的に多かったが、2000 年代以降急激に減少している。しかし、本州の日本海岸では回帰量はそれほど多くはないが、時系列的な減少傾向はほとんどみられない。

日本系サケを、対馬暖流の影響エリアに帰ってくるサケを暖水系（北海道：日本海区、オホーツク海区、本州：青森県～石川県）、親潮の影響エリアに回帰するサケを冷水系（北海道：根室海区、エリモ以東海区、エリモ以西海区、本州：岩手県～茨城県）と定義すると、これまで暖水系サケは北海道のオホーツク海区を除き回帰数が比較的少なく、冷水系サケは多い傾向を示している（図 8）。

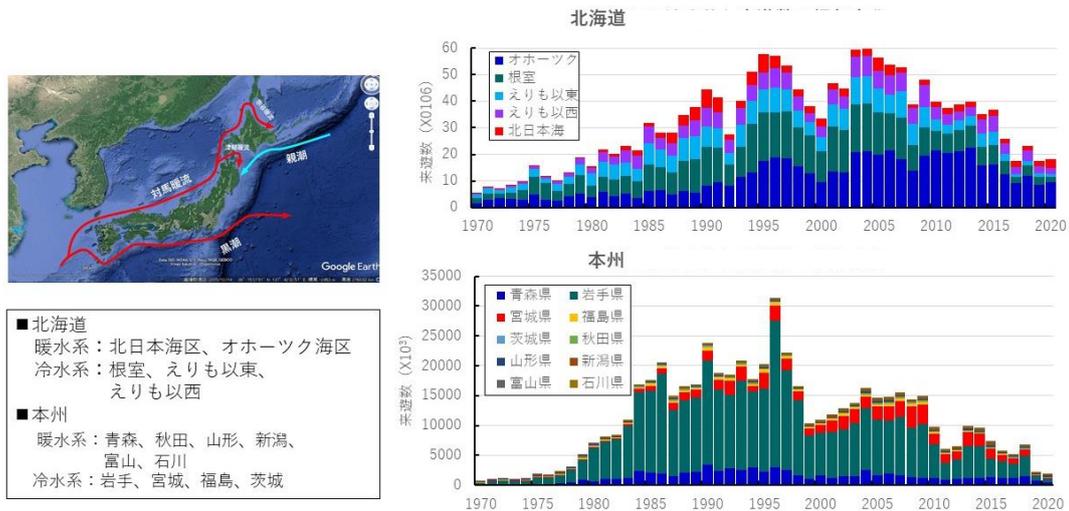


図 8. 北海道と本州におけるサケ回帰数の経年変化.

ピーク時の回帰数 ( $N_0$ ) と  $t$  年後の回帰数 ( $N_t$ ) からサケの暖水系と冷水系の内的自然増加率 ( $\ln(N_t/N_0)/t$ ) を求めると、北海道では  $-0.03 \pm 0.04$  (平均  $\pm$ SD、以下同じ) と  $-0.10 \pm 0.03$

(ANOVA:  $n=16$ ,  $P<0.001$ )、本州では  $-0.07 \pm 0.07$  と  $-0.15 \pm 0.10$  (ANOVA:  $n=24$ ,  $P=0.003$ ) と明らかに冷水系の方が著しく低かった。ピーク時からの時系列に伴う減少傾向を減少率 ( $\ln(N_t/N_0)$ ) とすると、北海道および本州ともに冷水系の減少率の方が暖水系に比べて明らかに低かった (図 9)。

ただし、本州の太平洋岸では早く回帰する北上川 (ピーク 10 月下旬) と遅く回帰する津軽石川 (同 12 月下旬) とでは、後者の方が明らかに減少率は低い (図 10)。また内的自然増加率は、北上川 ( $-0.04 \pm 0.04$ ) の方が津軽石川 ( $-0.17 \pm 0.08$ ) より高い (ANOVA:  $n=12$ ,  $P<0.001$ )。北上川の野生サケ稚魚は 1 月の早期から 6 月までの長期にわたり様々な体サイズで降海するというきわめて多様な降海パターンを示す (帰山・文谷 1982)。このことは、本州太平洋岸に生息するサケは暖流としての黒潮の影響も無視できず、多様な生活史を有する個体群が存在することを示唆している。



図 9. 北海道と本州におけるサケ回帰数の減少率の経年変化.

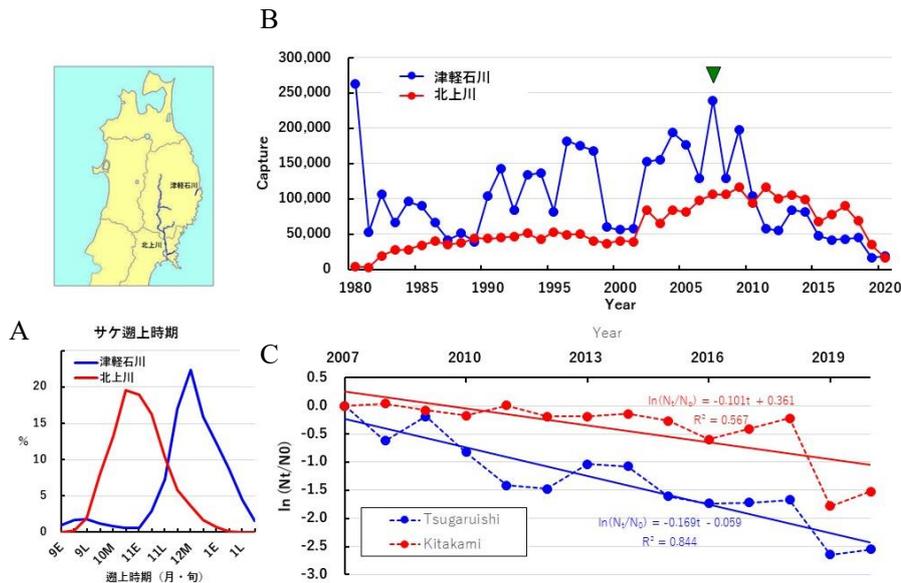


図 10. 北上川と津軽石川におけるサケの回帰時期 (A), 遡上数 (B) と減少率 (C) の経年変化.

### 3. 縄文時代におけるサケの分布

全国遺跡報告総覧 (<https://sitereports.nabunken.go.jp/ja>) の調査報告書約 136 千件から、縄文時代におけるサケの分布を調べた。キーワード (サケ、縄文) からヒットした報告書 578 件から実際にサケ遺存体が発掘された遺跡は、縄文の草創期 4 件、早期 8 件、前期 25 件、中期 33 件、後期 28 件および晩期 30 件の 128 件であった (図 11)。気温が現在とほぼ同じぐらいであった縄文中期-晩期には、北海道から太平洋側では茨城県まで、日本海側では富山県まできわめて広範に数多くの遺跡でサケ遺存体が発掘されている (図 11B)。一方、縄文の草創期から早期は 12 件と数は少ないものの両サイドにサケ遺存体が出現している。興味深いことに、草創期には多摩川の支流が流れていたと考えられる前田耕地遺跡 (東京都あきる野市) で大量のサケ遺存体が発掘されている。しかし、縄文前期になると、サケ遺存体は本州では対馬暖流系の津軽暖流域の青森県七戸町 (二ツ森貝塚) 付近から富山県 (桜町遺跡) までの日本海側には広く分布するが、岩手県以南の太平洋側からは全く出現しなくなった (図 11A; Kaeriyama et al. 2021)。この縄文前期は南極氷床コアサンプルの酸素安定同位体分析結果から、現在より気温が 2°Cほど高く (Watanabe et al. 2003)、いわゆる縄文海進 (山田 2019) の時代と一致する。

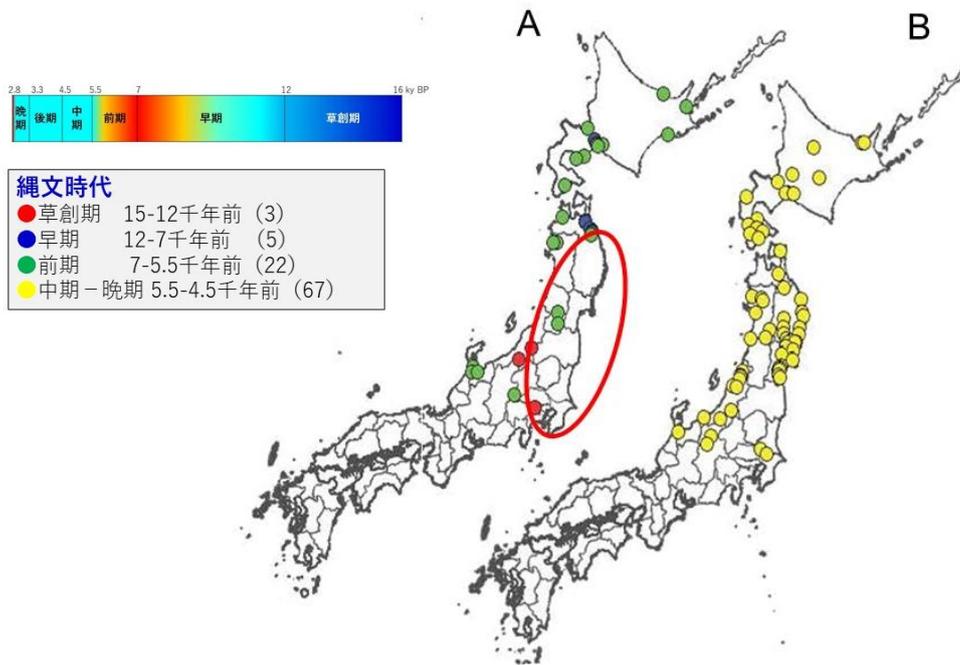


図 11. 縄文時代にサケ遺存体が出現した遺跡分布図. (Kaeriyama et al. 2021)

さて、この縄文時代の温暖期におけるサケ遺存体出現遺跡の分布状況（図 11）は、上述で示した地球温暖化の影響が顕在化しつつある現在のわが国におけるサケの冷水系と暖水系の減少率の違い（図 9）と相通じるものがある。すなわち、わが国のサケは親潮の影響をうける太平洋側の冷水系は温暖化に弱く、対馬暖流系の影響を受ける日本海側の暖水系は温暖化への適応性が高い可能性が考えられる。

#### 4. 三陸沿岸におけるサケ幼魚の生活史パターン

三陸沿岸の春季における最近四半世紀の SST 時系列変化を回帰直線式からみると、3 月から 6 月にかけて①傾きは増加し、②上昇 SST も高くなっており、さらに③幼魚の沿岸滞在期間は温暖化により減少傾向を示し、1995 年から 2021 年までに 0.42 ヶ月（約 2 週間）短縮したことが分かる（図 12）。

環境 DNA 分析に基づく 2018 年春季の大槌湾におけるサケ幼魚分布の時空間結果によると、サケ幼稚魚は湾内に 1 月～6 月初旬に出現するが、特に 3～5 月に内湾全域に多く分布し、3 月と 5 月に幼魚の湾外移動が観察されている（Minegishi et al. 2019）。

春季の三陸沿岸（宮城県北部）におけるサケ幼魚の沖合移動は、5月に大型個体（10~14 cm-FL）から先行移動し、6月中旬までに小型個体（8 cm-FL）が移動して終わる。幼魚の沖合移動パターンは、摂餌行動や移動行動から、大型個体の「能動的回遊」（親潮指標種 *Themist japonica* を探索摂餌、親潮接岸期に移動）と小型個体の「受動的回遊」（暖水（>13°C）からの逃避行動、無選択な摂餌パターン）に分類される（帰山 1986）。

鱗バックカリキュレーション法により、サケ回帰親魚の鱗から幼魚の沖合移動期における体サイズを推定することができる（図 13; 帰山 1986）。津軽石川に回帰したサケ親魚の鱗から推定した幼魚の沖合移動サイズ、生残率として岩手県サケの回帰率および幼魚の沿岸滞在日数（図 12）から、水温環境とサケ幼魚の生残動態を評価した。図 14 から明らかなように、温暖化による SST の増加により幼魚の沿岸滞在日数は年々減少し、それにリンクするように沖合移動サイズおよび生残率も減少しており、三者にはきわめて顕著な正の相関がみられる。すなわち、これらのことは三陸沿岸のサケ幼魚は沿岸 SST の昇温に伴い沿岸滞在期間が短くなり、十分成長できずに沖合移動せざるを得ず、結果的に生残率を低下させているとみなすことができる。

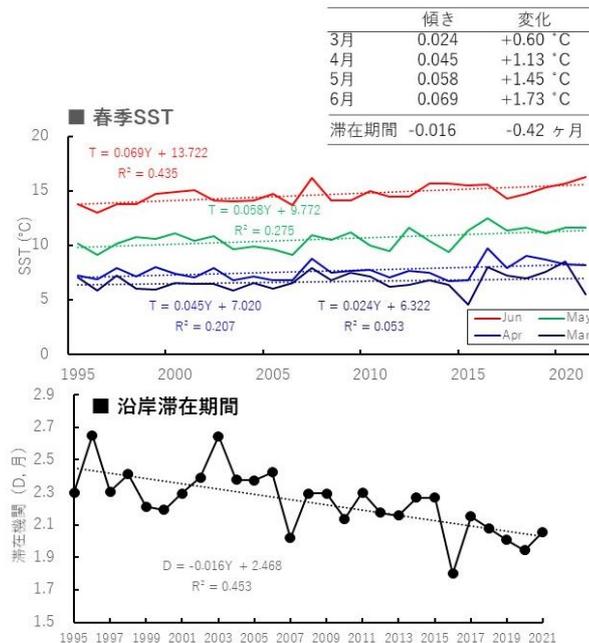


図 12. 1995-2021 年春季の三陸沿岸における SST とサケ幼魚滞在校期间の経年変化. 幼魚の沿岸滞在校期间：3 月から SST12.5°C に達するまでの期間. (Database: COBE-SST)

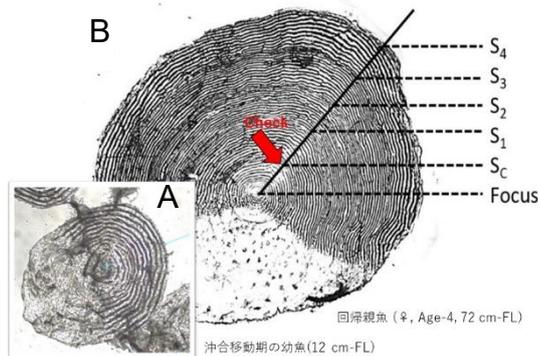


図 13. 三陸沿岸におけるサケの沖合移動時の幼魚 (A) と回帰親魚 (B) の鱗

これまでみてきたように、わが国のサケはすでに地球温暖化のネガティブな影響を受けている。特に、本州太平洋岸は冷水系という個体群特性からも温暖化の影響をかなり強く受けている。今後、地球温暖化が更に進み、IPCCの予測どおり気温が1.5~2°C越えると、縄文海進時代と同じような状況になりかねないと推測される。

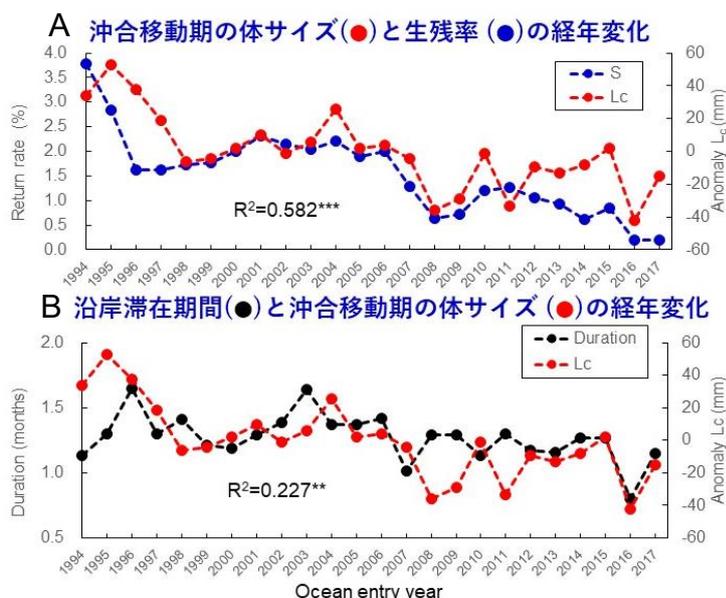


図 14. 三陸沿岸におけるサケ幼魚の沿岸滞在期間(●)、沖合移動サイズ(●)および生残率(●)の時系列変化. (Kaeriyama et al. 2021)

## 5. 環境変動下におけるサケの持続可能な資源保全をめざして

稿を終えるにあたり、ここでは地球温暖化下における「サケの持続可能な資源保全管理」について考えてみたい。本来「海洋生物を持続的に利用する」ということは、まず保全ありきで、資源を保全しつつその一部を利用させてもらうのが基本であると考え。また、長期的な気候変動や乱獲などによりレジリエンスの低下や著しく不安定となっている海洋生態系において種レベルあるいは個体群レベルでの「資源管理」はあり得ない。①対象種の生態系における位置(生態的ニッチ)、②他種との生物学的相互作用、さらには③生態系の構造と機能の変化に対する種の応答といったように、生態系をベースに持続的な資源の保全と利用を考えるべきであろう。その上で、現状を徹底的に分析、将来あるべき姿としての「最終ゴール」を定め、それに向かってステップ・アップをはかる「バックキャスト方式の資源管理法」が求められるべきであろうと考える。ステップ・アップを図るには、その都度、「モニタリング」と「計画とその見直し」のフィードバックに基づく「順応的管理」が重要である(図 15; 帰山 2019)。環境変動下におけるサケの持続可能な保全管理における「最終ゴール」として次の3つがあげられるが、まずは温暖化を自らの課題としてとらえ、地球温暖化をストップさせることが前提で重要であることはいままでもない。

1. サケの保全と利用のあり方：野生種の保全，野生魚と孵化場魚のゾーニング，人工孵化放流事業と漁業のイノベーション。
2. 水圏生態系とサケの関係説明。
3. 野生サケの復元と河川生態系のレストレーション。

### 環境変動下におけるサケの持続可能な資源保全に向けて

#### [最終ゴール]

1. サケの保全と利用のあり方
  - 野生「種」としてのサケをどう**保全**するか→生物多様性の保全
  - 産業としてサケをどう**利用**するか→人工孵化放流事業と漁業（イノベーション）
  - 野生魚と孵化場魚の**ゾーニング**
2. 水圏生態系とサケとの関係説明
  - 環境変動（e.g., 地球温暖化、レジームシフト）→**水圏生態系**
  - 水圏生態系の変化がサケの生活史と個体群動態に及ぼす影響
3. 野生サケ復元とのための河川生態系のレストレーション
  - 疲弊した**河川生態系**の**修復**
  - 野生サケの復元

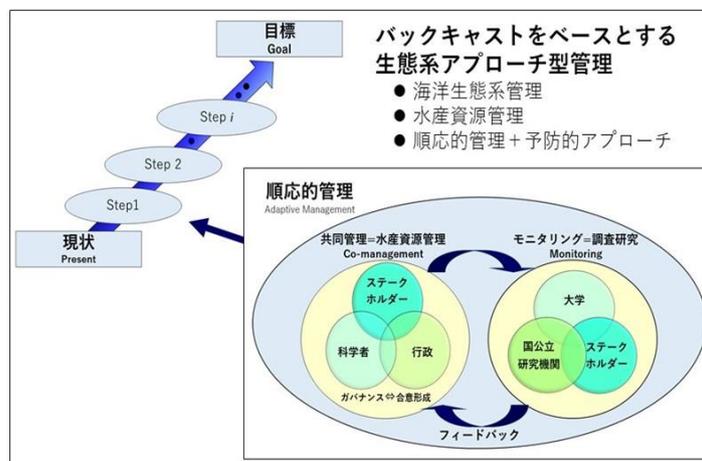


図 15. 環境変動下におけるバックキャストをベースとする生態系アプローチ型サケの持続可能な資源保全管理とその最終ゴール。（帰山 2019）

### 引用文献

- IPCC-WGI. 2021. AR6 Climate change 2021: the physical science basis.  
<https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg1/>
- Ishii M, Shouji A, Sugimoto S and Matsumoto T. 2005. Objective analyses of sea-surface temperature and marine meteorological variables for the 20th century using ICOADS and the Kobe Collection. *Int. J. Climatol.* 25: 865-879.
- 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. *Japan. J. Ichthyol.* 35: 445-452.
- 帰山雅秀. 2018. サケ学への誘い. 北海道大学出版会.
- Kaeriyama M. 2019. Sustainable conservation and use of chum salmon under warming climate and changing ocean conditions. *NPAFC Tch. Rep.* 15: 109-112.
- 帰山雅秀. 2019. サケ属魚類の持続可能な資源管理にむけた生態学的研究. *Nippon Suisan Gakkaishi* 85: 265-275.

- Kaeriyama M. 2021. Consequences of variable ocean carrying capacity and biological interactions among Pacific salmon in the changing climate of the North Pacific Ocean. NPAFC Tech. Rep. 18. (*In Press*)
- 梶山雅秀・文谷俊雄. 1982. サケの稚魚期から幼魚期への発育段階における形態的, 生態的特徴. 日本水産学会誌 48: 1537-1544.
- Kaeriyama M, Seo H and Qin Y. 2014. Effect of global warming on the life history and population dynamics of Japanese chum salmon. Fisheries Science 80: 251-260.
- Kaeriyama M, Shimizu Y, Minegishi Y and Aoyama J. 2021. Recovery from the critical disaster and managing risk to conserve chum salmon under the warming climate in the Sanriku Coast, northern Honshu, Japan. NPAFC Tech. Rep. 18. (*In Press*)
- Minegishi Y, Wong MKS, Kanbe T, Araki H, Kashiwabara T, Ijichi M, Kogure K, Hyodo S. Satiotemporal distribution of juvenile chum salmon in Otsuchi Bay, Iwate, Japan, inferred from environmental DNA. PLOS ONE  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0222052>
- Urawa S, Beacham TD, Fukuwaka M and Kaeriyama M. 2018. Ocean ecology of chum salmon. In: The ocean ecology of Pacific salmon and trout (ed. Beamish RJ) pp. 161-317. American Fisheries Society, Bethesda.
- Watanabe O, Jouzel J, Johnsen S, Parrenin F, Shoji H and Yoshida N. 2003. Homogeneous climate variability across East Antarctica over the past three glacial cycles. Nature 422: 509-512.
- 山田康弘. 2019. 縄文時代の歴史. 講談社.