

石狩川のサケに学ぶ：負けるが勝ちの生き残り戦略 (1) 逃げるが勝ち

帰山 雅秀（北海道大学名誉教授、北海道大学北極域研究センター研究員）

サケの仲間

「オンコリンカス *Oncorhynchus*」はサケの属名で、「オンコ onco」が鼻、「リンカス rhynchus」が曲がる、つまり鼻が曲がっているという意味である。サケの仲間（サケ属魚類、以下サケ類）は8種類おり、石狩川に沢山帰ってくるのはサケ、僅かではあるがカラフトマスも時々遡上する。サクラマスはアジア側にしか分布せず、日本海で誕生したのではないかと推測されている。湖沼性のベニザケは支笏湖に生息し、ヒメマスと呼称される。この4種がわが国在来のサケ類である（図1）。日本では自然再生産していないサケの仲間としては、キングサーモンで知られるマスノスケ、ギンザケ、ニジマス（外来種。明治天皇が国民の食料にしようということで移植された）、カットスロート（赤いラインがあり首を切られたように見えるので）の4種である。今回はサケとベニザケ、カラフトマスの生活の仕方について説明する。



図1 サケの仲間 (*Oncorhynchus* spp.)

魚の回遊

魚の回遊は以下の3つに分かれる。海洋回遊：産まれてから死ぬまで一生を海で回遊する。河川回遊：川の中で、一生、生きている。通し回遊：海と川を行ったり来たりする。

今回の話しの中心は通し回遊するサケ類について述べるので、通し回遊について説明する（図2）。遡河回遊魚というのは、川（淡水）で生まれ、海に降りて成長し、産卵のためにまた産まれた川に戻ってくる魚のことを言う。降河回遊魚は、ウナギのように産まれた場所は海で、海から川へ回遊して、川で成長し、また産卵のために海に戻るといった魚である。両側回遊魚というのはちょっとやっかいで、海と川の両方で成長する。例えば、アユは川で生まれすぐ海へ行き、沿岸（渚帯に近い所）で1ヶ月近く生活し、5cmくらいまで成長してから川に入り、川の上流に行き、藻をほんでさらに成長する。最終的には上流から河口近くへ下って行き、河口近くで産卵する。一方、ズズキは逆の生活をする。海で産まれて河口の汽水域に入ってきて成長し、また海へ戻り更に成長して、最終的には海で産卵する。

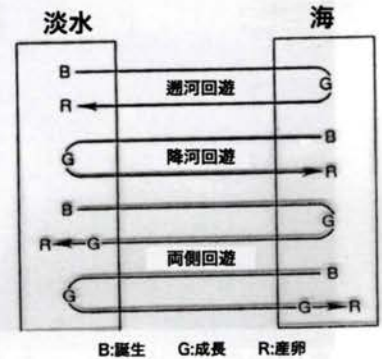
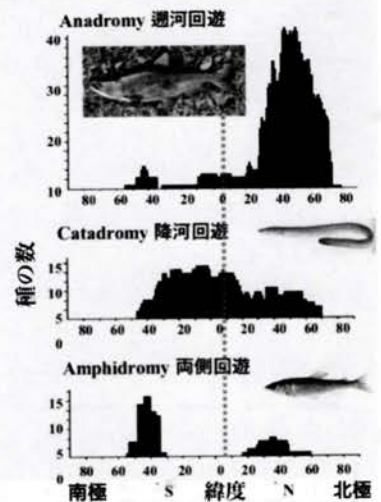


図2 通し回遊

サケ類の分布

図3は3タイプの通し回遊魚の地球の緯度による分布域の違いを示している。遡河回遊するサケ類は、どちらかというとな半球の寒い亜寒帯のエリアに分布し、川で産卵する。南半球にもいるがこれは北半球から人工的に移植された外来種で比較的寒い河川で産卵している。ウナギは、赤道を中心に暖かい海で産卵する。両側回遊魚は、両者の中間あたりに分布する。

遡河回遊魚はどうして北半球の寒いところにいるのか？ それは、海と淡水の生産量を考えると分かりやすい。北半球の海は、北ほど、海生産量が



Latitudinal distribution and frequency of anadromy, catadromy, and amphidromy among fishes (McDowall 1987).

図3 遡河回遊・降河回遊・両側回遊する魚の種数の緯度分布

高く、魚の餌が豊富にある。北の海は、冬季、暗くて黒いイメージがあるが、嵐が多く、海の上と下の水が攪拌されてかきまわされることによって、底にたまった肥料としての栄養塩が表層へたくさん供給されるため、植物プランクトンが多くなるので、それを餌とする動物プランクトンも非常に多く、結果的に生物生産量が高い。一方、南の海は透き通ってきれいだ。南の赤道域は一年中真夏の状態なので、海は成層をなし、海水があまり循環せず生産量が低い。逆に川の場合は、氷河があるということもあるが、北ほど水温が低く、生産量も低い。それに対して、南の川は生産量が高い(表1)。結果的にサケというのは、河川で生まれたが、生産量が低いので、生活するために海に降り、北の海に分布している。赤道付近ではその逆となり、熱帯では海生産量(力)が低いので、もともと海起源だったウナギなどは海で誕生するが、川に入って成長する。両側回遊魚はその中間の生活様式をとる。そのためこのような分布になったと考えられている。

表1 北半球水圏の生産力(餌の量)

	海	河川
北域： (亜寒帯、寒帯)	高い	低い (氷河)
南域： (亜熱帯、熱帯)	低い	高い

図4は、1975年以前の漁獲量に基づくサクラマス、ギンザケ、マスノスケ、ベニザケ、サケ、カラフトマスの海洋での分布域を示す。サケ類の海洋分布域は、緯度経度1度ずつに区切ったメッシュに区切られており、メッシュの数を海洋分布指数と呼んでいる。サクラマスの分布域は、日本海を中心にして、極東に限られている。ギンザケは分布が広がっているが、寒いところにはいない。海洋分布域はついでマスノスケ、ベニザケが広く、サケはこれら6種類のうち2番目に分布域が広い。

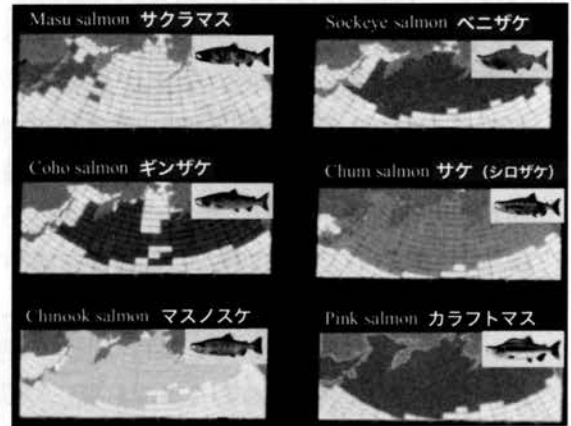


図4 サケ類6種の海洋分布

図5はサケ類の海洋分布指数とバイオマス(資源量)の関係を表す。バイオマスは1975年以前の漁獲量なので孵化場魚が少なく、ほとんどが野生魚であり、自然の資源量を表すとみなすことができる。図から明らかなように、このように一つの曲線上にサケ6種がきれいに乗る。最も分布域が狭く資源量が少ないサクラマス。ついでマスノスケとギンザケ、ベニザケと続く。サケは分布域も広く資源量も多い。そして、分布域も資源量も最大値を示すのがカラフトマスである。この図から、海洋に広く分布する種ほど、資源量が多いことが分かる。ダーウインの進化論に基づくと、まさしく、海洋に広く分布する種ほど進化した種と言える。

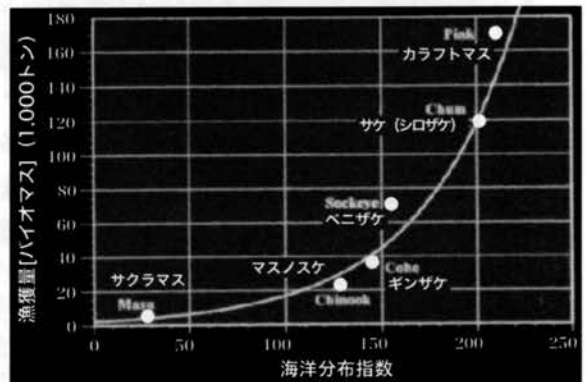


図5 サケの仲間の海洋分布指数とバイオマスとの関係

浮上時のパターン

図6は、サケ類の浮上時の移動パターンを示している。サケは川の砂利の中に産卵床を作って産卵、砂利をカバーして卵を守る。そこに生み出されたサケ類は、卵の時期はもとより、卵から出てお腹に黄色い袋(卵嚢)をもった赤ちゃん(仔魚)の時期まで砂利の中にいる。卵嚢がなくなり、産卵床から出て、初めて自分で餌をとれるようになる。その時を「浮上」という。

種	淡水域 (河川・湖沼)	海域	
		河口(汽水域)	沿岸域
サクラマス	●		
ギンザケ	●		
マスノスケ	●	●	
ベニザケ	●	●	
サケ(シロザケ)	●	●	●
カラフトマス	●	●	●

図6 浮上時の移動パターン

浮上時、サクラマスは産卵床の付近にいて、一年以上、川の比較的上流で暮らす。一方、マスノスケとベニ

ザケは、ほとんどサクラマスと同様に川の中で生活するが、一部のベニザケなどは「海洋型」という生活史を持つ個体が出て、浮上直後に、汽水域まで行く。サケはほとんどの個体が浮上直後に汽水域まで行ってしまふ。千歳の孵化場から石狩川の河口まで約80kmあるが、稚魚はその距離を1週間くらいで降りてしまふ。そして河口域にしばし分布する。早い時期に産まれたサケで、ごく少数の個体は半年間、川に残って、7cm位になって海を目指すものもある。カラフトマスは浮上時に汽水域をこえて、沿岸からもう少し沖合（塩分濃度が沖合と変わらない所）まで出ていく。先ほどの図5と併せて考えると、海洋分布指数と資源量が少ない種ほど浮上時に淡水に留まろうとするが、海洋へ広く分布してバイオマスが多い種ほど早い発育段階で海に降りてしまうということに気づく。

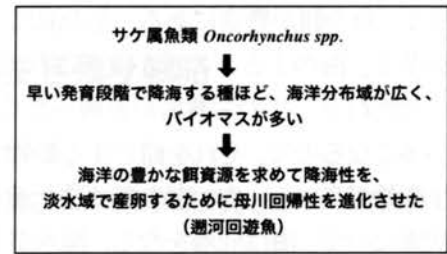


図7 サケ類の進化の方向性

このことから、サケの仲間は早い発育段階、産まれてから幼児(稚魚)になった段階で海におり、海に広く分布している種ほど進化していることがわかる。すなわちサケ類はもともと淡水起源だったが、北の河川ほど資源量が少ないので、海の豊かな餌資源を求めて、降海性を獲得するようになったが、もともと淡水起源だったので産卵する時は母川回帰するように進化してきたと考えられている。その中でも石狩川に帰ってくるサケは、カラフトマスに次いで2番目に現在の地球環境に適応してきた種と言える(図7)。(注:「進化」は「進歩」ではない。進化は、あくまでも現在の環境に適応していることを表している。)

逃げるが勝ち

サケの仲間は具体的にどのような行動を示すのか、支笏湖のヒメマスを紹介する。支笏湖には湖沼性ベニザケであるヒメマスがいる。図8の横軸は支笏湖にいるヒメマスの数の多さ、縦軸は全体に占めるスマルトの比率を示す。スマルトは支笏湖を出て下る幼魚のことで、サクラマスのスマルトと同じである。丸印に注目すると、ヒメマスが多ければ多い程スマルトの比率が増える。すなわち、湖の餌量には限りがある(環境収容力という)ため、ヒメマスの数が多くなればなるほど、1個体あたりの餌の量が減ってくるので、スマルトの比率が多くなる。

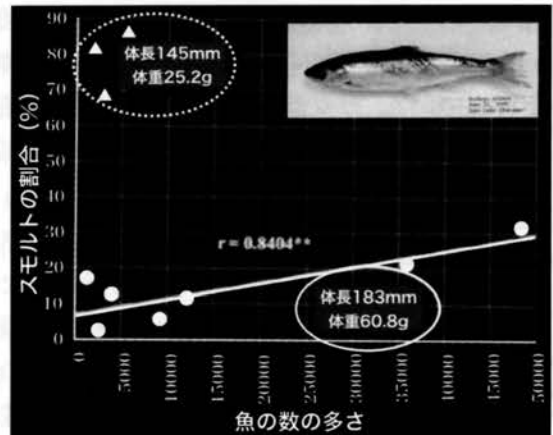


図8 支笏湖に生息するヒメマスの数の多さとスマルトの出現割合との関係

また、丸印の平均の体サイズは、体長183mm、体重60.8gである。一方、三角印の平均体サイズは、体長145mm、体重25.2gで非常に小さい。資源量も少ないが、スマルトの割合は非常に高い。なぜか?支笏湖の餌となる動物プランクトンが少ない、すなわち環境収容力が低い年には、このようにたくさんのスマルトが出現する。これは何を表すか?

図9Aは、横軸が体長、縦軸が体重。下がスマルト。上は湖に一生残る残留型で、こちらは大型で太っている。すなわち、スマルトに比べて残留型のベニザケの方が、大型で太っている。図9Cに肥満度が示されているが、残留型は成長がよくて、肥満度も高い。言い方を変えると成長が劣る個体が支笏湖から追い出されるように降海している。これがスマルトということになる。今回のお話の結論がここにある。

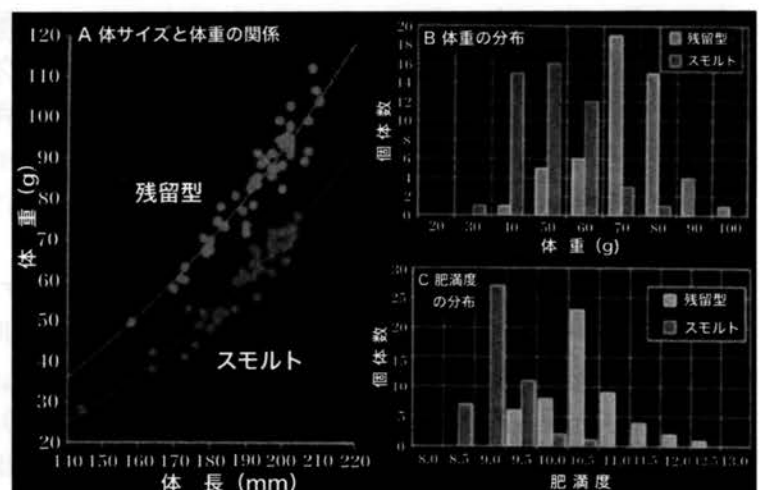


図9 支笏湖ヒメマスの残留型とスマルトの体サイズと肥満度の違い

石狩川のサケに学ぶ：負けるが勝ちの生き残り戦略

(2) サケの成長にともなう生活史戦略

帰山 雅秀 (北海道大学名誉教授、北海道大学北極域研究センター研究員)

生活史の戦略と戦術

行動学的には、生活史戦略とは遺伝的にプログラムされた行動パターンであり、遺伝子の構造により決まっている (遺伝子型)。それに対して戦術は、遺伝子型の表現型であり、環境によっては生活の仕方が変わる。

サケ類の生活史戦略を支笏湖の湖沼性ベニザケであるヒメマスからみると、資源 (生物としての資源、具体的には餌の量とか住む生活空間) が得られれば移動せず、そこで生活できる

ので、残留型であるヒメマスとなる。逆に得られなければ、そこから移動して海に行き、降海型であるベニザケになる。サケ類の生活史戦略は、表現型としては残留か降海かの戦術をとり、その環境条件によって生き方が決まってくる条件戦略であるといえる。換言すれば、サケ類は落ちこぼれほど大きく育つ (大物になる) と見なすことができる (図1)。それでは、大きくなるためには皆落ちこぼれて海へ行った方がいいじゃないかと思うが、ところがそうではない。例えばサクラマス雄の場合、北海道では半分は海へ行き、半分は川に残る。雌は全個体降海する。産卵の時、海から大型の雄と雌がペアを組んで遡上してくるが、河川残留型のヤマメ雄はサテライトといって、ペアの周りにジーツとしていて、大型のペアの産卵の時に、彼らも入り込んで遺伝子を残す。そのような行動をスニーキング (「こそこそ忍び歩く」とか、「こそどろ」の意味) というが、このようにして残留型のオスも遺伝子を残すことができる。生残率 (生き残る割合) からいうと、実は、海へ行くほど不利で、海に行った個体ほど生残率は低い。適応度は生残率×繁殖成功度で表される。したがって、落ちこぼれた大型のベニザケも残留型のヒメマスも適応度はイコールとなり、両者に勝ち負けはないことになる。



図1 ベニザケとサクラマス

残留型はそれぞれヒメマスとヤマメ (ヤマベ) と呼称される

サケ幼稚魚の生活史パターン

同様のことは、サケでも観察されている。なお、魚の体サイズを表す方法には全長、フォークレングス、標準体長など様々あるが、サケ類ではフォークレングスが汎用されている。ここではフォークレングスのことを単に「体長」として表している。東北の北上川におけるサケ野生魚の降海行動をみてみよう。早い時期 (1月) に浮上してくる少数 (300~600個体) の個体は6月まで河川に残り、体長 70~80 mm に成長すると降海していく (図 2-A)。

早期少数個体より少し遅れて浮上してくる大量の稚魚は、先住個体に追い出されて下流で暮らす。産卵場所は水が湧いていて、一定の水温できれいで住みやすい場所であるが、餌は非常に少ない。一方、追い出されたサケの稚魚が住む河川本流は、濁りと流れがあって住みづらいが餌が豊富であり、冬は寒いが春になると水温の昇温が著しく暖かい。図 2-B は、その北上川のサケ稚魚を標識放流し追跡した調査結果であるが、早期に浮上した少数の先住個体は、成長速度が遅い (点線)。サケ幼稚魚の移動パターンは、胃内容物から3つに分類されるが、後から浮上してきた稚魚の中でも、川に残って水生昆虫を食べている個体群は最も成長が劣り、沿岸の動物プランクトンを食べ

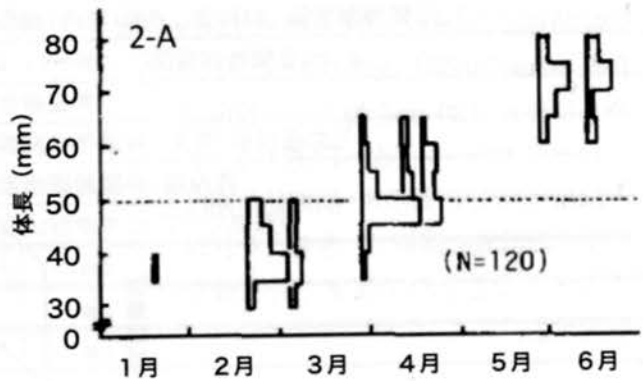


図2-A 北上川サケ野生魚の1~6月までの体長変化

ている個体群はそれより成長がよい。一番成長が良い個体群は沖合性のテミスという遊泳性のヨコエビ（親潮の指標種）を食べている。これを見ると、大型の餌を食べ、成長速度の高い個体ほど、川に残って水生昆虫を食べている個体より先行回遊していることが分かる。このように、追い出された稚魚は早くに降海し、早期に浮上した個体との間で成長の逆転がおき、大型で先行回遊することがわかる（図2-C）。

同じような回遊パターンは石狩川や宮城県の大川でも観察される。図2-Dは、Z軸が成長速度、X軸が放流してから捕まるまでの時間、Y軸が放流してから捕まる場所までの距離を表している。ある場所での成長速度を見ると、早い時期に捕まっている個体ほど成長速度が高いことが分かる。一方、ある時期の成長速度を見てみると遠くに行った個体ほど成長が良いことが分かる。このことから、サケは早々と成長の逆転が起きて、大型で成長速度の高い個体ほど先行して移動していくことがわかる。

サケの発育段階

サケの初期の発育段階は、卵期、卵黄をもった仔魚期、浮上してから海へ下るまでの稚魚期、沿岸で生活し沖合に移動するまでの幼魚期に分かれる（図3）。なお幼魚期は体長80mmで前期と後期の2つに分かれる。さらに体長120mmを超えると若魚期となってオホーツク海へ回遊する。サケは稚魚期までは河川、前期幼魚期は沿岸の海浜域の渚帯で、さらにそれ以上大きくなると沿岸域まで分布域を拡大する。

サケの成長と骨格形成

サケの骨格形成を発育毎に図3に示した。軟骨はアリュシャンブルーの青色に、硬骨はアリザリンレッドの赤色に染色されている。仔魚期までは軟骨しかなく、硬骨はまだできていない。川を下って海に行く頃に体長50mm位になるが、硬骨ができてくる。このころから摂餌能力は増し、カルシウム代謝が非常に活発になる。硬骨ができる時期には鱗もでき始め、鱗の有無で稚魚期か幼魚期かの区別ができる。海へ降りて行き、徐々に軟骨

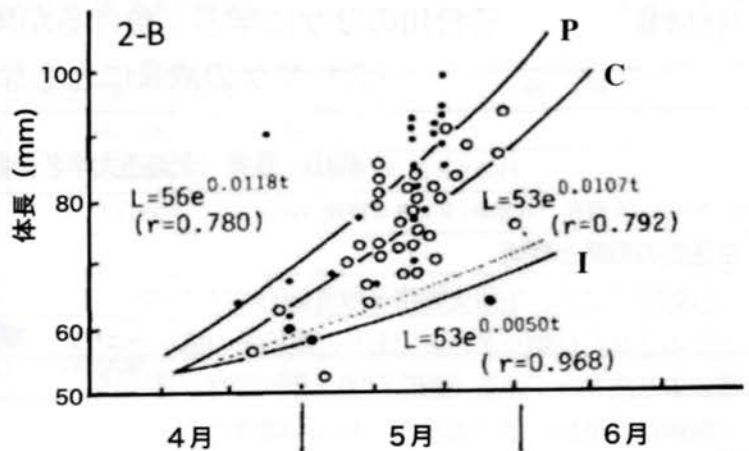


図2-B 北上川から放流された標識サケ稚魚の成長パターン
P: 外洋性の餌生物を摂餌し比較的沖合で採集された個体、C: 沿岸性の動物プランクトンを摂餌し沿岸域で採集された個体、I: 陸性の落下昆虫などを摂餌し汽水域の渚帯で採集された個体、点線: 早期に浮上した少数個体群

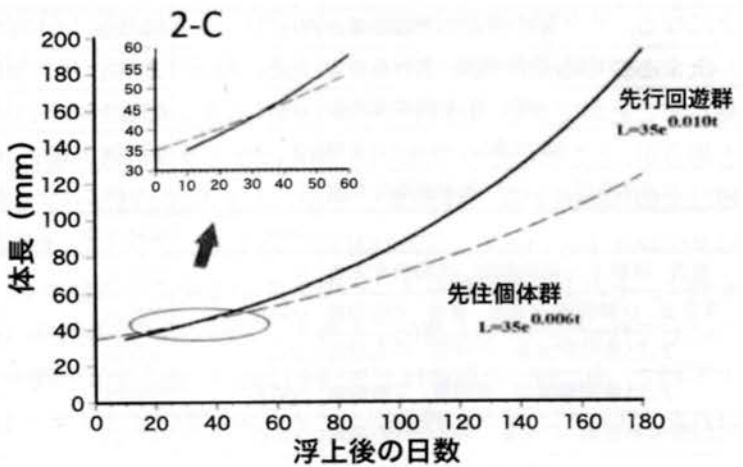


図2-C サケの先住個体群と先行回遊群の体長の変化

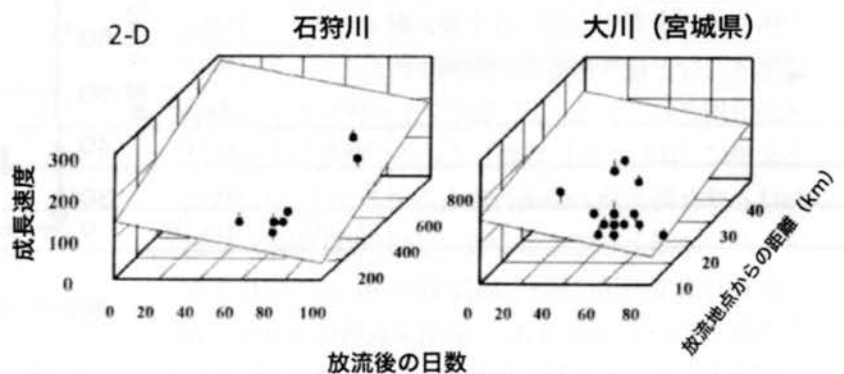


図2-D サケ稚魚の放流後の日数と移動距離と成長速度の関係

が少なくなっていくが、まだ頭骨では化骨が進んでおらず、硬骨も少ない。鰭を支える担鰭(たんき)骨もまだ未形成で、鰭もまだ化骨が十分でない。体長120 mm位までには硬骨もほぼ出来上がって沖合へ回遊できるようになる。

移動するサケ幼魚の生活域

石狩川に放流された稚魚はどのように回遊するのか？

千歳の孵化場から標識魚を放流した追跡調査結果を図4に示した。A：千歳の孵化場、B：千歳川と石狩川の合流点、C：石狩湾。稚魚は早い個体で1週間ぐらい、平均すると20日ぐらいで河口にたどり着く。ほとんど成長はみられず、体長42~43 mmである。石狩湾に40日ほど滞在し、体長70 mmぐらいになると、どんどん北上し、6月中旬ぐらいには宗谷岬(F)に到達し、その後はオホーツク沿岸を南下して、知床岬(G)からオホーツク海へ回遊していく。成長の良い個体は雄武あたりからもオホーツク海へ出ていく。石狩川のサケはかなり沿岸を長距離回遊し、6月末には約120 mmになり、十分骨格が形成されて、オホーツク海へ移動していく。鱗には輪紋が形成されて年帯によって年齢がわかるが、もう一つ、沿岸から沖合に移動する時に「チェック」という擬年輪が形成されるので、その位置を調べることで、幼魚がどの位の大きさにオホーツク海へ回遊したかがわかる。

※次号予告：

(3)サケの海洋回遊と摂餌パターン(最終回)

著者の帰山先生は、この春、2020年度日本農学賞を受賞されました。

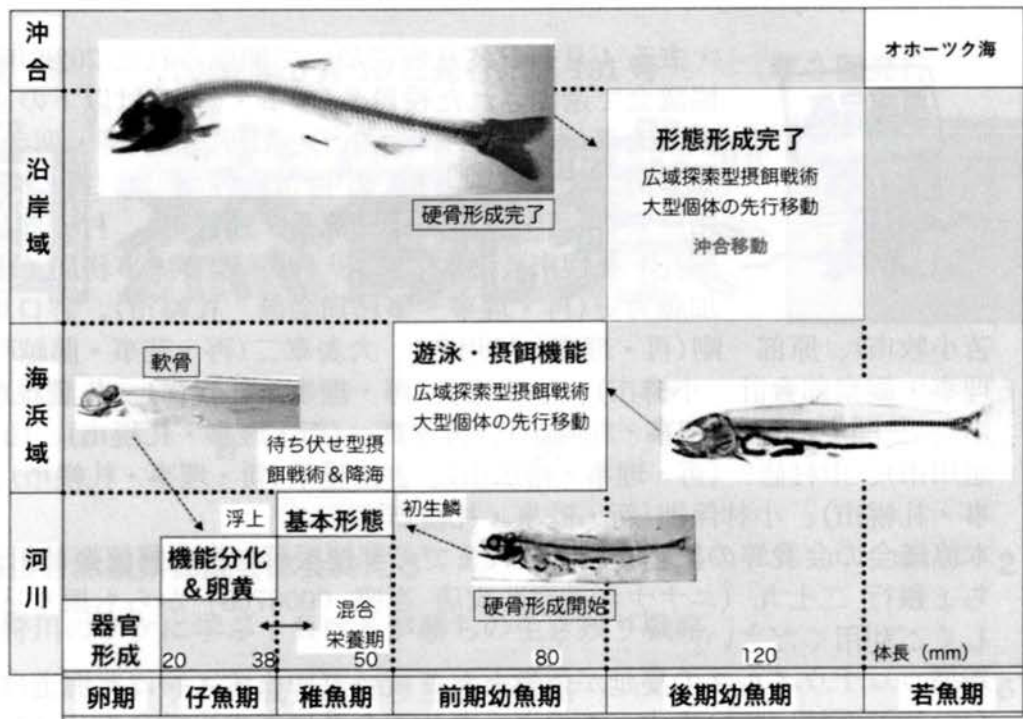


図3 初期生活期におけるサケの発育段階

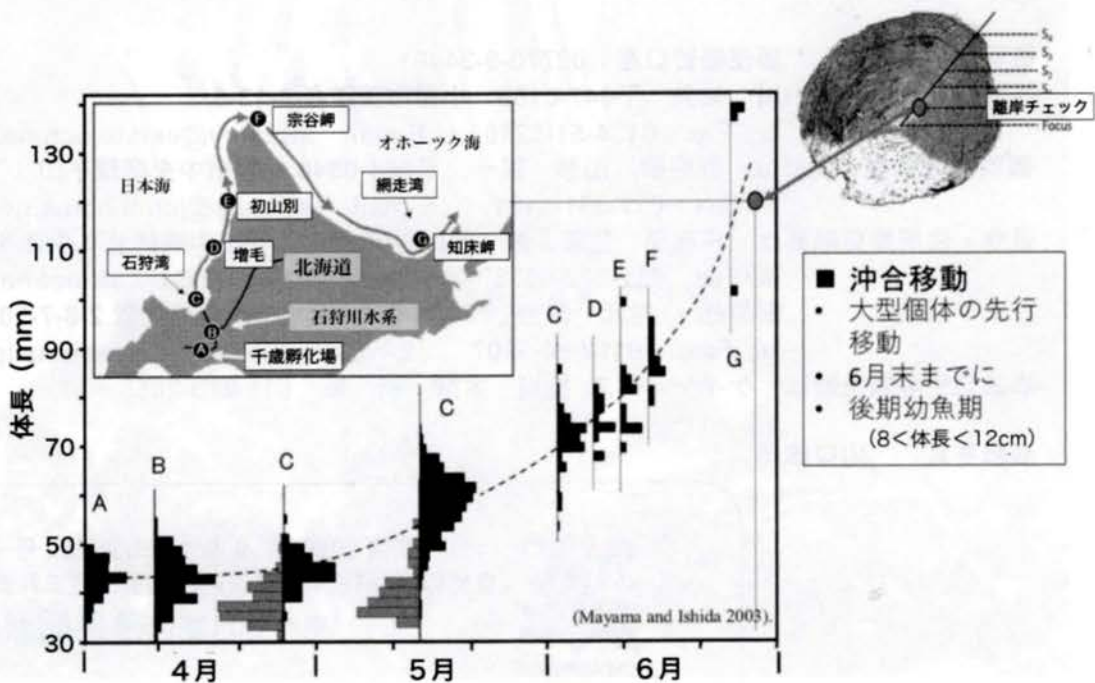


図4 石狩川サケ幼魚の沿岸生活と回遊

石狩川のサケに学ぶ：負けるが勝ちの生き残り戦略 (3) 海洋におけるサケの回遊と生活

帰山 雅秀（北海道大学名誉教授、北海道大学北極域研究センター研究員）

サケの回遊パターンと生残率

わが国のサケは北太平洋を広く回遊する（図1）。春季に河川から海に降りたサケ幼魚は2～3ヶ月沿岸で生活し、6月末までにオホーツク海に入り、体サイズが24cmぐらいになる10月くらいまでそこで生活する。11月になるとオホーツク海を出て、西部亜寒帯還流域で海での最初の越冬を行う。

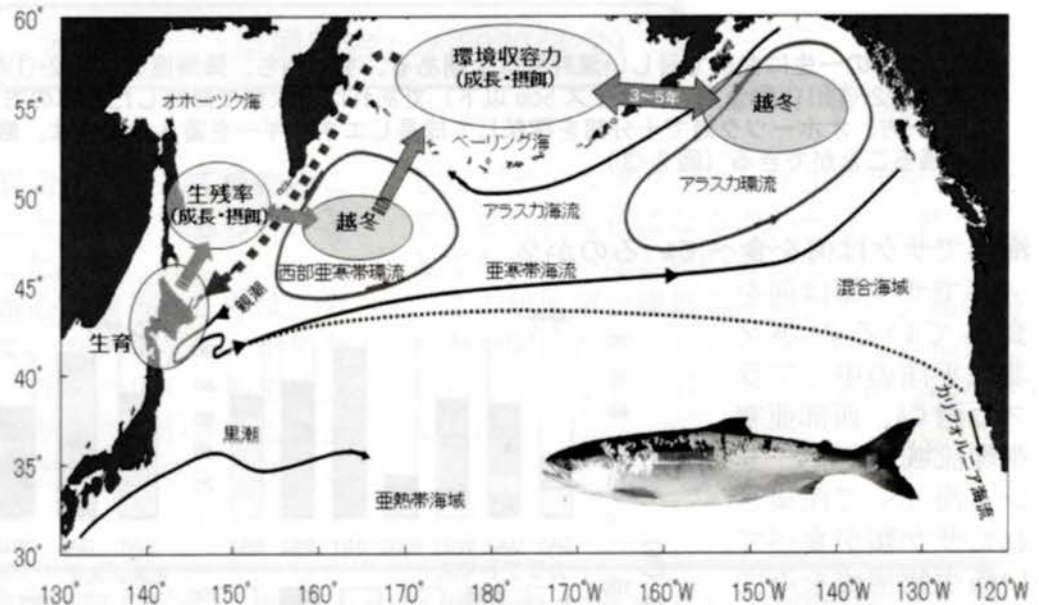


図1. わが国のサケの回遊ルート

翌春、2才魚となったサケはベーリング海へ回遊し、6月～10月まで過ごし、10月頃になると、今度はアラスカ湾へ行って越冬する。なぜなら、西部亜寒帯環流域は非常に海洋環境が厳しく、流れが速く冷たく、風も強いので、サケが越冬するには大変厳しい。ほかの国のほとんどのサケ類もアラスカ湾で越冬し、翌春、再びベーリング海へ行き餌を食べて成長するという生活を繰り返す。そして、サケは生殖腺の発育が進むころになると、ベーリング海、カムチャッカ半島東岸から千島列島を回遊して産卵のためにわが国に帰ってくる。サケ類は「一回繁殖型」といって、母川に回帰し、産卵したサケは全ての個体が死亡する。

サケが海洋で成長するエリアは2箇所あり、一つがオホーツク海で、もう一つがベーリング海。オホーツク海で十分に成長し、エネルギーを蓄えられないと海洋での最初の越冬に失敗して死んでしまう。ベーリング海での生物生産量は、サケ類が住める「器」の大きさである環境収容力の制限要因となる。環境収容力が大きいと、たくさんのサケ類が生活し、成長して大型で産卵回帰できるが、環境収容力が小さいと、サケ類は餌をめぐる競争が激しくなるし、十分成長できずに高齢かつ小型で帰ってくることになる。いわゆる密度依存効果による「小型化高齢化」がおきるのである。

海洋生活の中でサケの死亡率が著しく高い時期が2つある（図2-①）、一つは川から海へ降りた直後の沿岸生活期である。サケ幼魚は、体サイズが5cmぐらいまでであれば大型の方が生残率が高い（図2-②）。もう一つの減耗期は、上述したように西部亜寒帯環流域における最初の越冬期である。オホーツク海で十分成長できずに、エネルギーを蓄えることのできなかつた小型の個体は死亡してしまう（図2-③）。サケの一生の生残率は、この2期におい

てほぼ決まる場合が多い。

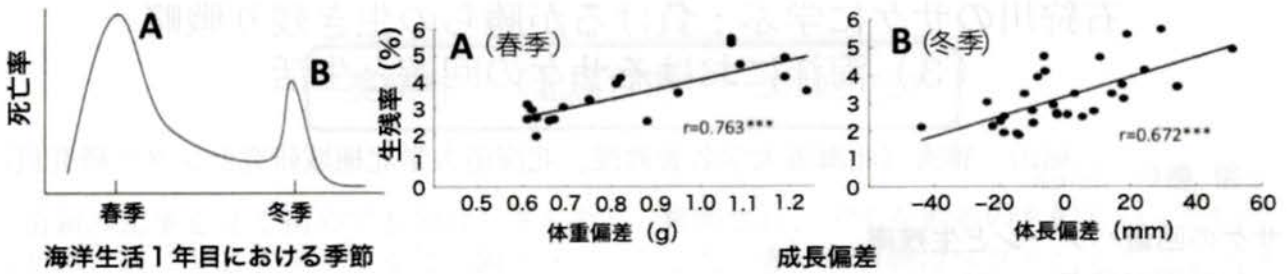


図2. サケの一生において著しい減耗期は2期ある。すなわち、降海直後(図2-①A)と海洋での最初の越冬期(図2-①B)。稚魚期(体サイズ5cm以下)であれば、大型で降海した個体の方が生残率は高い(図2-②)。一方、オホーツク海で十分餌を確保して成長しエネルギーを蓄えた個体は、厳しい海洋での越冬期を生き残ることができる(図2-③)

海洋でサケは何を食べているのか?

海でサケ類は何を食べているのか? 北太平洋の中でアラスカ湾 GA、西部亜寒帯環流域 WG、ベーリング海 BS で採集されたサケ類が食べている生物構成をみてみよう(図3)。サケの食事情は他のサケ類とチョット異なる。一番異なるのは、サケは他の魚が食べていないクラゲ類を結構多く食べていることである。アラスカ湾 GA では、サケ以外のサケ類は比較的大型のイカ類(ヒメドスイカ)を卓越的に食べているのに、サケだけ食わずにクラゲ類や小型の動物プランクトンを摂餌している。また、サケは外の海域でも食べている餌生物の種数も多く、多様な摂餌パターンを示す。

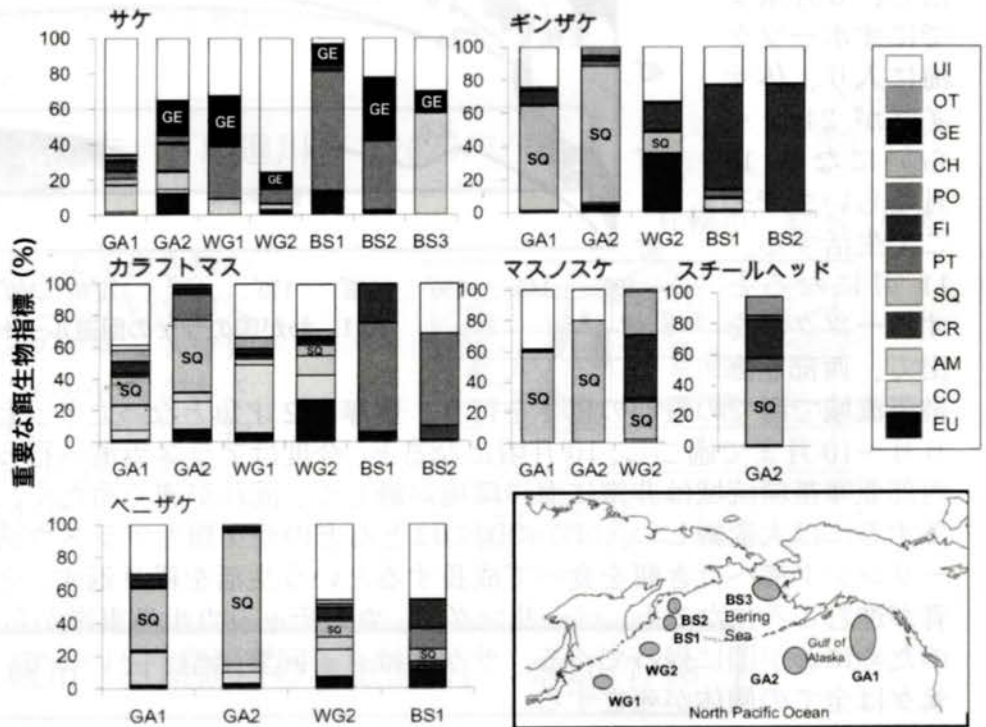


図3. 北太平洋におけるサケ類のお食事 (Qin & Kaeriyama 2016)。
UI:消化物、OT:その他、GE:クラゲ類、CH:ヤムシ類、PO:多毛類、FI:魚類、PT:翼足類、SQ:イカ類、CR:甲殻類、AM:沖合性端脚類、CO:コペポダ、EU:オキアミ類

ベーリング海におけるサケとカラフトマスの食事情をみてみよう(図4A)。カラフトマスのバイオマスは奇数年は多く、偶数年が少ないという特徴がある。図から明らかなように、カラフトマスが少ない偶数年のサケの胃内容物は、カラフトマスと変わらず大型の動物プランクトンや稚仔魚を食べているが、カラフトマスが著しく多い奇数年になると、カラフトマスの胃内容物は例年変わらないのに、サケは餌生物をクラゲ類へシフトしている。すなわち、

カラフトマスが非常に多い年は、サケはカラフトマスとの餌競争を避けて、餌生物を稚仔魚や大型のプランクトンからクラゲ類へ変えているのである。ベーリング海のあちこちでサケを採集し、その胃内容物をみると（図 4B）、サケが沢山とれる場所（高 CPUE）ほど、サケの胃内容物の餌多様度が高いことがわかる。このことは、サケは、仲間が多くなればなるほど、特定の餌生物だけを食することなく、色々な餌生物を利用していることを表している。

このようなサケの摂餌パターンをどう考えたらよいのか？ どうしてサケだけがサケ類の中でクラゲを食べることができるか？

実は、サケ類の中でも、サケはのど（咽頭）の幅が非常に広いので、大型の餌を飲み込むことができる。また胃液はサケ類の中では一番強酸性で、クラゲを含めて繊維性のものを消化しやすい。魚類は袋状の幽門垂という、人間でいうと小腸にあたる食べたものを消化した後に吸収する消化器官を有する。サケは、幽門垂数がサケ属の中で一番多い。そのため消化吸収能力がサケは非常に優れており、クラゲ類なども大量に摂餌し消化吸収できるようである。このようにみえてくると、サケの生き方は、海洋でも落ちこぼれ戦略の延長で、他種あるいは他個体との競争を避けるように多様な摂餌戦略を展開しているようにみえる。

生物における炭素と窒素の安定同位体比の関係は、生態系における栄養段階を表すし、この栄養段階は生態的地位（ニッチ）とも同期する。図 5 は海洋におけるサケ類の炭素・窒素安定同位体比であるが、ご覧になって分かるように、キングサーモン（マスノスケ）の栄養段階が一番高く、ついでスチールヘッド（海洋型のニジマス）、ギンザケ、ベニザケと続き、サケとカラフトマスの栄養段階は最も低い。

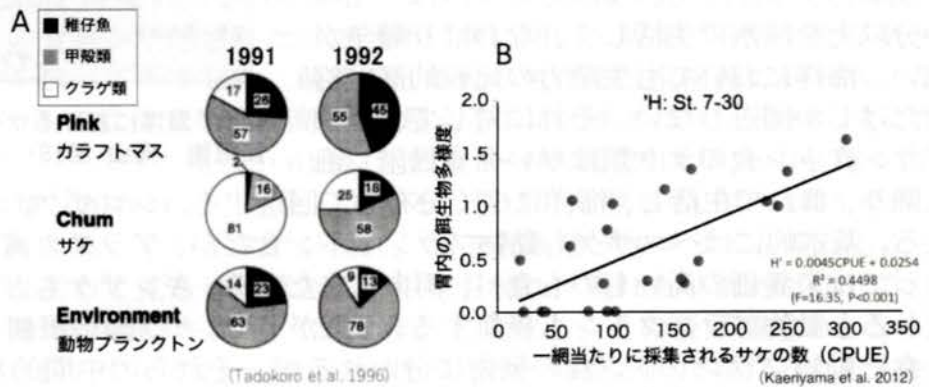


図 4. サケの摂餌パターン。 A サケとカラフトマスの胃内容物の比較。 B ベーリング海におけるサケの分布密度 CPUE と胃内容物多様性との関係

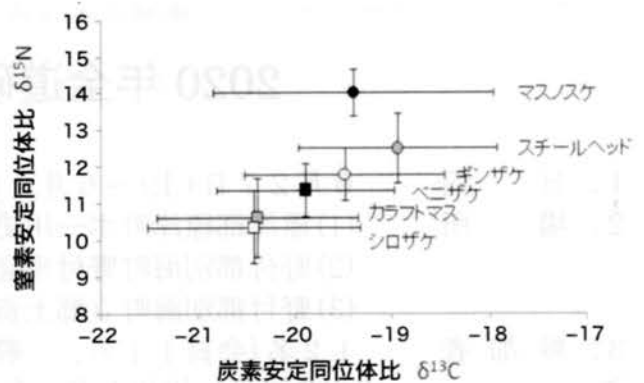


図 5. サケ類の炭素・窒素安定同位体比（帰山 2018）。窒素安定同位体比は生物の栄養段階（生態的ニッチ）を表す

さて、これまで話してきたサケ類の摂餌パターンをまとめると、図6のようになる。サケ類の摂餌パターンは大きく分けると、魚やイカ類を食べる「ネクトン食」と、遊泳力がなく小型の動物プランクトンを摂餌する動物プランクトン食に分かれる。ネクトン食（ギンザケ、サクラマス、マスノスケ）は一生の半分以上を淡水で生活して、なわばり競争が強い。海洋においても生産力の比較的高い沿岸だけしか回遊しない。それに対して、動物プランクトン食のサケ類は早い発育段階で海

ネクトン食戦術	代替戦術	プランクトン食戦術
<p>ネクトン食</p> <p>高い淡水依存度、なわばり行動、沿岸回遊</p>		<p>動物プランクトン食</p> <p>早い発育段階で降海行動、群れの形成、海洋へ広く分布・回遊</p>
<p>マスノスケ</p> <p>スチールヘッド</p>	<p>ベニザケ</p> <p>ギンザケ</p>	<p>サケ</p> <p>カラフトマス</p>

図6. 海洋におけるサケ類の摂餌パターンと摂餌戦術（帰山 2018）

に降り、群れで生活し、海洋に広く分布して回遊する。シロザケ、カラフトマスがそれにあたる。基本的にはベニザケも動物プランクトン食だが、アラスカ湾で示したように、環境によっては栄養価の高いものも食べ、両方にまたがる。ギンザケもどちらかと言うと、環境が変わると動物プランクトンも摂餌する。したがって、サケ類の摂餌パターンは大きくネクトン食と動物プランクトン食の戦術に分かれるが、それらの中間的な代替戦術をとるベニザケ・ギンザケと分類することができる。

サケ類のバイオマスは、動物プランクトン食が全体の90%以上を占める。グルメな食生活をしているように見えるネクトン食は10%に過ぎない。このようにみえてくると、サケ類は粗食なほどバイオマスが多く、広く海洋に分布していることになる。サケは、粗食な種の代表であり、仲間といたずらに競争することなく、したたかに「負けるが勝ちの戦略」により現在の海洋環境に適応しているように見える。