

研究成果情報

増殖事業におけるサケ・マス類の回遊と生理

ばん 真俊 (水産資源研究所さけマス部門 資源生態部)

はじめに

魚類は餌が豊富で快適な環境を求め、また子孫を残すために長距離を移動する場合があります。この移動は回遊と呼ばれ、その目的や生理・生態的特性に応じてさまざまな様式に分けられます。例えば、川と海との移動は“通し回遊”で、以下の形態があります(図1)。

- ・遡河回遊：川で生まれ、海で成長し、川に帰って産卵(サケ・マス類など)
- ・降河回遊：海で生まれ、川で成長し、海に帰って産卵(ウナギなど)
- ・両側回遊：川で生まれ、海に降り、川に帰って成長、産卵(アユなど)

これらのなかには、産業的に重要な増養殖事業の対象種が含まれます。例えば、サケ・マス類は長年にわたり人工ふ化放流事業による資源造成が行われ、一定の成果を上げてきました。しかし、近年は地球規模の環境変動が資源に与える悪影響も懸念されています。本稿では、典型的な遡河回遊魚であるサケ・マス類の卵期、降海期および母川回帰時期における生理・生態的特性と、それらに与える環境要因、なかでも水温の影響を調査した結果を増殖事業の視点で紹介します。

卵の発生に与える水温の影響

気候変動に関する政府間パネルによると、日本沿岸の水温は2050年までに約3-4℃上昇することが予想されており、それにとまうサケ・マス資源への悪影響が危惧されます(Kaeriyama et al. 2014)。また、増殖事業の面では放流に適した期間が短くなることが懸念されます。このような場合、卵期の飼育水温を調節することで発生を早め、放流時期を前倒しする対応策が考えられます。そこで、サケ(*Oncorhynchus keta*)の卵発生に与える水温の影響を調べてみました(Ban et al. 2022)。図2は、受精卵を水温4℃、7℃、10℃、13℃、16℃で飼育した際のふ化仔魚の体長(mm)と卵黄重量指数(卵黄重量×100/体重)を比較した結果です。注目したいのは16℃の群で、他の群に比べ極端に体長が短く、卵黄残量が多いことから、この群は十分に発育する前に生まれてしまったと考えられます。また、この群には、ふ化途上の死亡(図3a)、未熟なふ化(図3b)、さい嚢突起(図

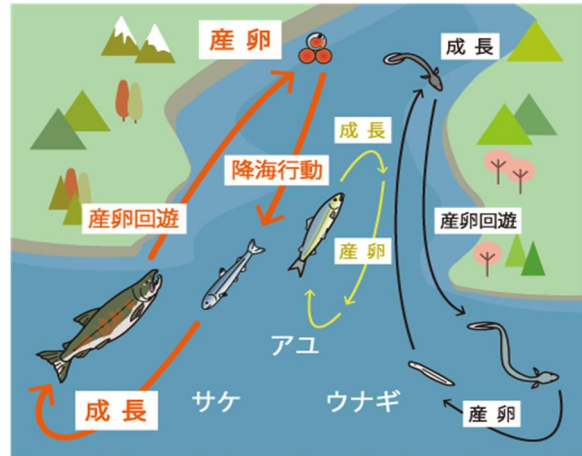


図1. 通し回遊魚の生活史(作図:小野寺直美)

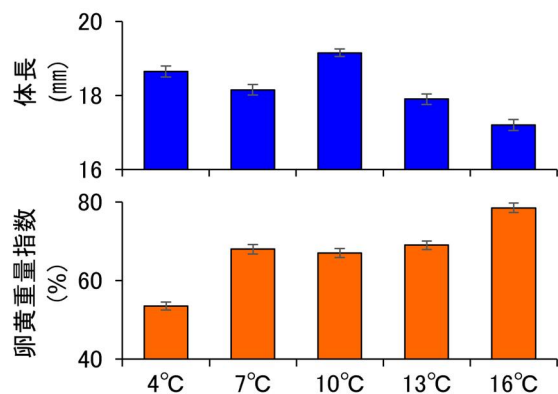


図2. 異なる水温で飼育したふ化直後の仔魚の体長(mm)と卵黄重量指数(%) (Ban et al. 2022 を改変)

3c) や水腫症様症状(図3d)を示す個体が現れ死亡率が高まりました。しかし、生き残った個体は通常の浮上魚と変わりありませんでした。4℃の群はふ化までの日数が増したため卵黄が消費され、ふ化時の残量が他の群に比べて少なくなっていました。浮上までの日数を考慮すると、餌を食べる前に栄養不足になることが懸念されます。適期放

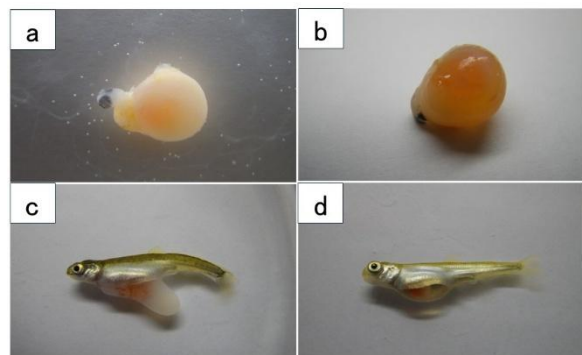


図3. 受精卵を水温16℃で飼育した際の異常魚

a: 死亡した仔魚, b: 未熟な仔魚, c: さい嚢突起, d: 水腫症様症状の仔魚

流が目的であっても、通常から大きく外れた水温での卵管理には注意が必要です。

稚魚の高温耐性

地球規模の環境変動にともなう海水温の上昇は、冷水性魚類であるサケ・マス類の生活史全般に影響を与えると考えられます。なかでも身体が脆弱な降海期の魚は悪影響を受けやすいと予想されることから、サケ稚魚の高温耐性を調べてみました。実験では、稚魚を 10℃ の地下水に馴致させ、その後水温を 10℃ から 30℃ まで、5 分毎に 1℃ 上昇させた際の魚の状態を観察しました。その結果、約 16℃ までは通常の動きを示していましたが、18℃ 前後になると呼吸が荒くなって飛び跳ねる行動が目立ち始め、25℃ を超えると水槽の底に横たわる個体や呼吸を停止する個体が増えました。実験は 2 回繰り返しましたがほぼ同様の結果になったことから、25℃ 前後はサケ稚魚の生存にとって危険な水温と考えられます。この結果は、多くのサケ属魚類の幼魚は 25℃ を超える水温で一週間以上は耐えられないという Brett (1952) の指摘を裏付けています。

次に、高温耐性に関する地域差を比較してみました。図 4 は、ほぼ同じ大きさ(尾叉長 50 mm, 体重 1 g)の山形県月光川由来の稚魚と北海道千歳川由来の稚魚を、25℃ の飼育水に 3 時間浸漬した後の状態です。千歳川産の魚は多くの個体が倒れてしまっているのに対し、月光川産の個体は動きが鈍くはなったものの倒れてはいません。この結果だけで断定はできませんが、もしかするとサケ稚魚の高温耐性には地域差があるかもしれません。Ishida et al. (2009) は遺跡に残るサケの骨の調査結果に基づき、過去の温暖化時期に分布の南限が青森県付近まで北上したものの消滅はしていないことから、高温に強い群が生き残った可能性を紹介しています。長期的な温暖化対策として、高温耐性に優れた系統の探索と保存は一つの課題かもしれません。

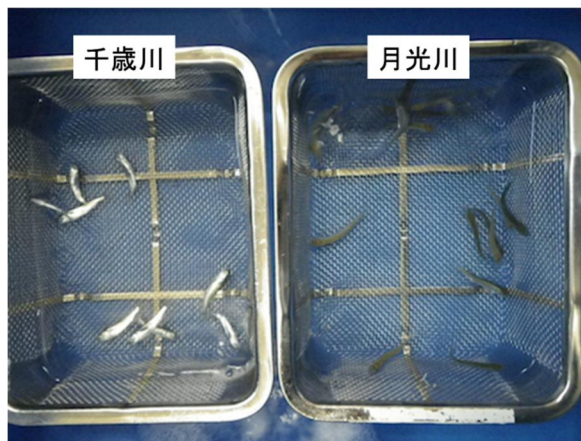


図 4. 水温 25℃ の海水に 3 時間浸漬した千歳川由来と月光川由来のサケ稚魚

幼稚魚の海水適応能

サケ・マス類の幼稚魚は海洋生活へ移る際、外見的(体色の銀白化、つま黒など)、機能的(浸透圧調節、母川記憶など)、行動的(群形成、降海行動など)変化を含む銀化(スモルト化)と呼ばれる変態現象を起こします。この呼び名は生活史が降海型と残留型に分かれる種で用いられることが多く(Wedemeyer et al. 1980)、全個体が降海するサケやカラフトマス(*O. gorbuscha*)にはあまり馴染みがありません。ここでは、魚種に関わらず降海期の魚が経験する浸透圧調節機能の変化として海水適応能を取り上げます。

スモルト化には、周期的な環境変化により導かれる内分泌系が関与します。Hoar (1939) がタイセイヨウサケ(*Salmo salar*)の甲状腺が降海時に活性化していることを発見して以降、甲状腺ホルモン(チロキシン)、成長ホルモン、副腎皮質ホルモン(コルチゾル)、インシュリン様成長因子-1 など、スモルト化における各種ホルモンの関与が明らかになっていきます(Boeuf et al. 1989; Avella et al. 1990; Poppinga et al. 2007)。筆者は、これらのうちチロキシンとコルチゾルがベニザケ幼魚(*O. nerka*)の海水適応能に果たす役割を調べました(Ban 2002)。海水適応能が高い魚は、海水中で魚の体内から余分なナトリウムを排除する鰾の酵素(Na^+ , K^+ -ATPase, NKA; $\mu\text{mol Pi/mg protein/h}$)が高く、魚を海水に移した後の血中ナトリウム濃度(mM)を低く抑えることができます。実験では、スモルト化前のベニザケ幼魚に、体重 1 g 当たり 10 μg のチロキシンかコルチゾル、あるいはその両方を 2 週間にわたって経口投与しました。その結果、コルチゾル投与群は NKA 活性が上昇し、海水移行 24 時間後の血中ナトリウム濃度は低くなっており、海水適応能が高まっていたことが分かります(図 5)。チロキシン投与群は対照群と大きな差がなく、海水適応能は低い状態でしたが、コルチゾルと併せて投与すると単独投与群に比べて血中

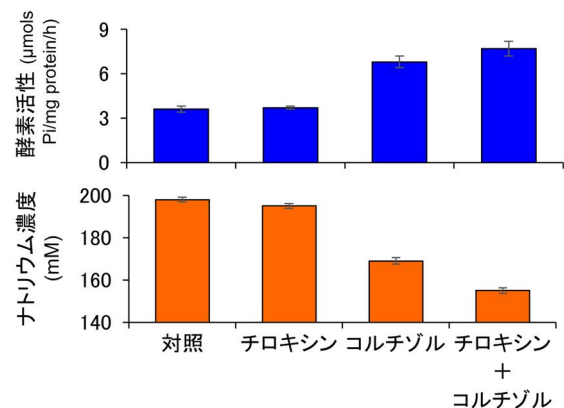


図 5. チロキシンおよびコルチゾルの投与がベニザケ幼魚の海水適応能に与える影響

上図は Na^+ , K^+ -ATPase 活性 ($\mu\text{mol Pi/mg protein/h}$)、
下図は海水移行 24 時間後の血中ナトリウム濃度 (mM)。グラフの縦線は標準偏差。(Ban 2002 を改変)

ナトリウム濃度が低くなり、3 群の中で最も高い海水適応能を示しました。この結果から、ベニザケ幼魚の海水適応能の発達にはコルチゾルが主要な役割を果たし、さらにチロキシンはその働きを助ける役目があることが確認できました。

魚種による海水適応能の違い

サケ・マス類の初期生活史は魚種により異なることから、海水適応能の発達過程にも違いがあると予想されます。筆者は、淡水飼育したサケとベニザケの海水適応能を前述の方法で比較しました(伴 2005)。調査期間は、サケが浮上時の 3 月から 8 月、ベニザケが 1 年魚の 1 月から 6 月の 6 ヶ月間です(図 6)。サケの NKA 活性は浮上から放流時期前後の 4-5 月にかけて約 17 まで上昇した後やや低下しますが、8 月まで 9 程度の値を維持しました。血中ナトリウム濃度も 3 月以降は 170 以下の適性値(Wedemeyer et al. 1980)だったことから、サケの海水適応能は浮上後の 3 月から 8 月までは高い状態で維持されたことが分かります。サケの増殖事業では、放流時期を適期放流や放流サイズの大型化などの目的で人為的に操作していますが、今のところ特段の問題はないようです。このようなことが可能なのは、海水適応能を長期間維持できるサケの生理特性に起因すると考えられます。しかし、NKA 活性は上昇後にやや低下することから、生理的には降海(あるいは放流)の適期があるのかもしれません。これに対し、ベニザケの NKA 活性はスモルト化した 1 年魚の 4-5 月に急上昇した後、6 月には低下しました。血中ナトリウム濃度は 4-5 月に約 180 から約 160 台へ低下した後、6 月には再び上昇に転じ、NKA 活性を反映した変動を示しました。これらの結果は、ベニザケの海水適応能は 1 年魚の 4-5 月に高まった後は低下することを示しています。サケに比べてベニザケは海水適応能が高い期間が短いため、放流時期の選定が重要になります。適切な放流時期を逸した魚はスモルトの特徴が衰退し、脱スモルトとして河川に残留します。このような個体を、養殖事業などで無理に海水へ移すと成長障害

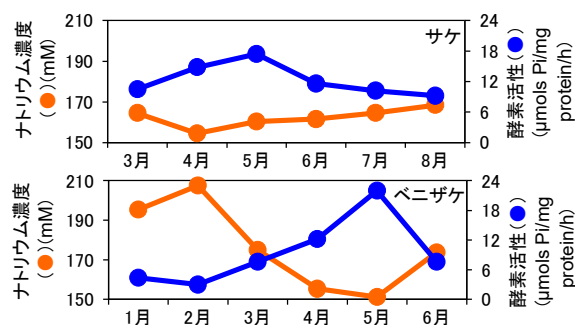


図6. サケ稚魚とベニザケ幼魚の Na^+ , K^+ -ATPase 活性(青色) ($\mu\text{mol Pi/mg protein/h}$) と海水移行24時間後の血中ナトリウム濃度(橙色) (mM) の変化(伴2005を改変)

(Folmar et al. 1982) を招くことがあるので注意が必要です。

海水適応能に与える水温の影響

海水適応能に与える水温の影響を確かめてみました。実験では、平均尾叉長 61.8 mm、平均体重 1.9 g のサケ稚魚を、水温 8°C、16°C、20°C の地下水で飼育し、10 日後と 20 日後に海水移行試験を行って血中ナトリウム濃度を比較しました(図 7)。その結果、8°C 群と 16°C 群は実験期間を通じて正常値とされる 170 以下を示したのに対し、20°C 群は上昇し 20 日後には約 190 の高い値を示しました。このように、水温が 20°C を超えるとサケ稚魚の海水適応能に悪影響が現れるようです。

海水適応能に与える水温の影響

日本系のサケはベーリング海やアラスカ湾で成長し、成熟の引き金が引かれると母川に回帰して産卵します。沿岸に到達した魚が河川生活へ移行する過程において、海水適応能はいつ頃まで維持されるのでしょうか。ここでは、1999 年のベーリング海と 2002 年の石狩湾で捕獲したサケの海水適応能を、鰓の NKA 活性と血中ナトリウム濃度で評価した結果を紹介します(Onuma et al. 2010)。NKA 活性はベーリング海の約 12 から石狩湾の約 5 に低下していました(図 8)。逆に、血中のナト

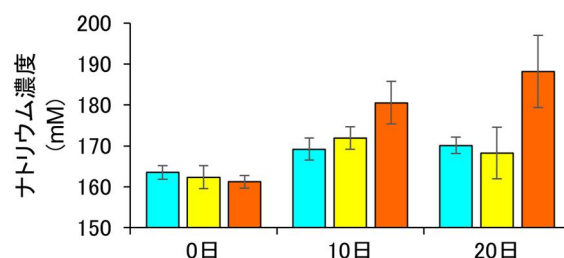


図7. 高水温飼育したサケ稚魚の海水移行 24 時間後における血中ナトリウム濃度
水色の棒グラフは 8°C、黄色の棒グラフは 16°C、橙色の棒グラフは 20°C で飼育した群。グラフの縦線は標準偏差。

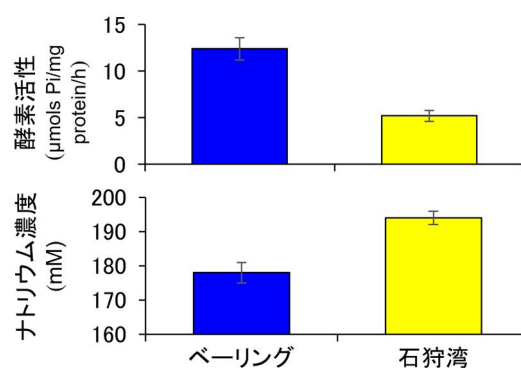


図8. ベーリング海と石狩湾で捕獲したサケの Na^+ , K^+ -ATPase 活性 ($\mu\text{mol Pi/mg protein/h}$) (上図) と血中ナトリウム濃度 (mM) (下図)
グラフの縦線は標準偏差。(Onuma et al. 2010を改変)

リウム濃度はベーリング海の約175から石狩湾の約190に上昇していました。図は雄の値ですが、雌も同様の結果でした。これらの結果は、沿岸に到達したサケの海水適応能が既に低下しており、浸透圧調節機能の面では川に戻りたい状態であることを示しています。このような状態の魚が何らかの要因で河川への侵入が遅れると、不適な体内環境が継続するため母川を探す余裕がなくなり、手近な川に迷入するなどの要因になるかもしれません。

母川回帰に与える水温の影響

成熟の引き金がかかれたサケが外洋から沿岸に到達する間の行動は、水温や水深を連続して記録する装置（データロガー）を付けた放流実験から少しずつ明らかになっています。例えば、さけ・ます資源管理センター（現・水産資源研究所さけ・ます部門）が2002-2003年に北海道南部で行ったロガーの放流結果によると、沖を回遊する個体の遊泳水温は主に10℃から16℃でした。しかし、魚は沿岸に近づくほど高い水温を経験するようになり、母川付近では20℃を超える温度帯を遊泳する場合もありました（さけ・ます資源管理センター 2003）。そのような場合にサケが受ける影響を、沿岸来遊行動と性成熟の面から調べました。図9は石狩湾の定置網で漁獲されたサケの総数に対する毎日の累積尾数の割合を示しています。橙色線は漁期直前の8月22-31日の平均表面水温が23.5℃だった1999年、青色線は19.5℃だった2003年の結果です。2003年は累積漁獲率が9月上旬から増加したのに対し、1999年の増加は沿岸水温が約20℃まで低下する9月下旬以降でした。また、累積漁獲率が50%に達した日は2003年が1999年より7日早い9月27日でした。このように、水温20℃を超える沿岸水温は石狩湾に来遊するサケの沿岸来遊時期あるいは河川遡上を遅らせる可能性が推察されます。

サケは自分が産み落とされた時期に合わせて産卵場に帰るとい説がありますが、沿岸水温が高くて遡上が遅れた魚は産卵時期も変わるのでしょうか。今のところ明確な答えはありませんが、石狩湾で捕獲したサケについて、生殖腺の発達に関わる雄ホルモン（11-ケトテストステロン）と雌ホルモン（エストラジオール17β）の動態と水温の関係性を調べた例があります（Onuma et al. 2003）。著者らはNOAAの衛星画像などから、サケの回帰時期における石狩湾沿岸の表面水温を6年間にわたって調べ、水温が低い年と高い年およびその中間の年に分けました。各年に沿岸で捕獲した魚のホルモン濃度を測定した結果、水温が高い年はホルモン濃度も高い年が雌雄ともに認められまし

た（図10）。このような年の魚は、産卵場に到達した時点で成熟が進み過ぎていることも考えられます。今後の増殖事業では、沿岸水温が親の成熟状態に与える影響も注視しておく必要があるでしょう。

おわりに

本稿では、主に水温がサケ・マス類の卵期、降海期および母川回帰時期に与える生理・生態的な影響を、増殖事業の視点から断片的に紹介しました。増殖事業関係者の喫緊の課題は、資源が減った要因の解明とその回復でしょう。本稿で紹介した研究は、サケ・マス類の生活史の各段階に水温が深く関わっていることを示唆しています。得られた結果は直ちに資源問題の解決に繋がるわけではありませんが、魚の特性を把握し、環境要因が与える影響調査を地道に積み重ねることで、今後の様々な調査結果を評価するための判断材料になることが期待されます。

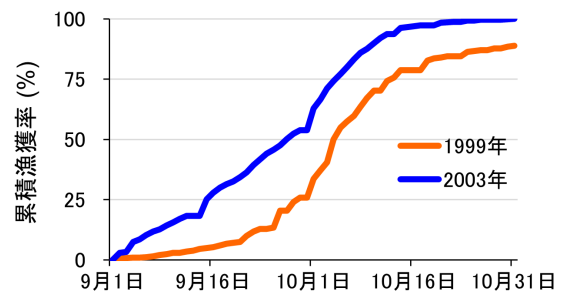


図9. 石狩湾の定置網で獲られたサケの累積漁獲率の推移
橙色線は8月下旬の平均表面水温が23.5℃だった1999年、青色線は同水温が19.5℃だった2003年の値

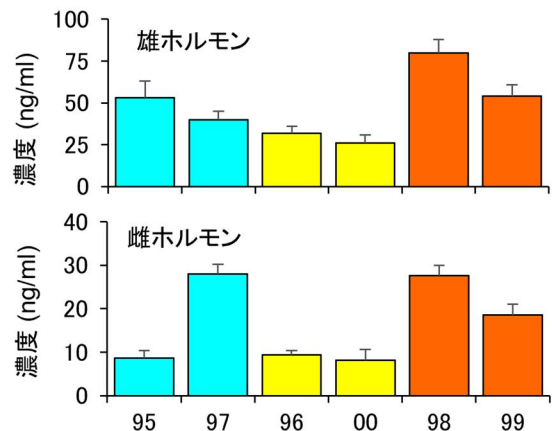


図10. 石狩湾の定置網で漁獲されたサケの雄ホルモン（11-ケトテストステロン）および雌ホルモン（エストラジオール17β）の血中濃度（ng/ml）
水色（95,97年）は沿岸の表面水温が低い年、黄色（96,00年）は中間の年、橙色（98,99年）は高い年。グラフの縦線は標準偏差。（Onuma et al. 2003を改変）

引用文献

- Avella, M., Young, G., Prunet, P., and Schreck, C. B. 1990. Plasma prolactin and cortisol concentrations during salinity challenges of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) at smolt and post-smolt stages. *Aquaculture*, 91: 359-372.
- Ban, M. 2002. Effects of cortisol and growth hormone on the seawater tolerance of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Bulletin of the National Salmon Resources Center*, 5: 27-31.
- 伴 真俊. 2005. 成長にともなう浸透圧調節機能の変化—サケとベニザケの比較—. さけ・ます資源管理センター技術情報, 171: 21-28.
- Ban, M., Itou, H., Nakashima A., Sada, I., Toda, S., Kagaya, M., and Hirama, Y. 2022. The effects of temperature and salinity of hatchery water on early development of chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Aquaculture*, 549: 737738.
- Boeuf, G., Le Bail, P. Y., and Prunet, P. 1989. Growth hormone and thyroid hormones during Atlantic salmon, *Salmo salar* L., smolting, and after transfer to seawater. *Aquaculture*, 82: 257-268.
- Brett, J. R. 1952. Temperature tolerance in young Pacific salmon, genus *Oncorhynchus*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 9: 265-323.
- Folmar, L. C., Dickhoff, W. W., Mahnken, C. V. W., and Waknitz, F. W. 1982. Stunting and parr-reversion during smoltification of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Aquaculture*, 28: 91-104.
- Hoar, W. S. 1939. The thyroid gland of the Atlantic salmon. Dissertation of Boston University Graduate School, Boston. 138 pp.
- Ishida, Y., Yamada, A., Adachi, H., Yagisawa, I., Tadokoro, K., and Geiger, H. J. 2009. Salmon distribution in northern Japan during the Jomon period, 2,000-8,000 years ago, and its implications for future global warming. *N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bulletin*, 5: 287-292.
- Kaeriyama, M., Seo, H., and Qin, Y. 2014. Effect of global warming on the life history and population dynamics of Japanese chum salmon. *Fish. Sci.*, 80: 251-260.
- Onuma, T., Higashi, Y., Ando, H., Ban, M., Ueda, H., and Urano, A. 2003. Year-to-year differences in plasma levels of steroid hormones in pre-spawning chum salmon. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 133: 199-215.
- Onuma, T. A., Ban, M., Makino, K., Katsumata, H., Hu, W., Ando, H., Fukuwaka, M., Azumaya, T., and Urano, A. 2010. Changes in gene expression for GH/PRL/SL family hormones in the pituitaries of homing chum salmon during ocean migration through upstream migration. *Gene. Comp. Endocrinol.*, 166: 537-548.
- Poppinga, J., Kittilson, J., McCormick, S. D., and Sheridan, M. A. 2007. Effects of somatostatin on the growth hormone-insulin-like growth factor axis and seawater adaptation of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 273: 312-319.
- さけ・ます資源管理センター. 2003. 親魚期の沿岸水域調査. 平成 14 年度さけ・ます資源管理センター業務報告書, 58-62.
- Wedemeyer, G. A., Saunders, R. L., and Clarke, W. C. 1980. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids. *Mar. Fish. Rev.* 42, 1-14.