

脂質を指標としたサケ・マス類の栄養状況の推定

のむら ていつち
野村 哲一（調査課魚病研究室長）

はじめに

1996年に史上最高を記録した我が国のサケ回帰量はその後減少傾向が認められ、北太平洋全域のサケ・マス資源量も同様の傾向を示している。また日本系サケにおける小型化と高齢化に関する問題も提起されている。このような資源変動の要因解明にサケ・マス類の海洋生活期に関する調査研究の重要性や、日本系サケの主要な摂餌海域であるベーリング海における成長と栄養状況調査の必要性も指摘されている（浦和 2000）。

我が国から放流されたサケは、北太平洋において広範な海洋生活を行い摂餌により栄養を摂取しながら成長している（小倉 1994）。サケ・マス類の栄養状況は成長と密接に関連しており、また生残とも関連している。サケ・マス類の海洋生活期については種々の方面から検討されているが、生化学的手法を用いて成長や生残と栄養状況との関連を系統的に解明した報告は少ない（乾 1985; Azuma et al. 1998）。特に生残に大きな影響を与えると推察されている越冬期のサケ・マス類の栄養状況は、標本採集の困難さから検討されていない。

著者らは、海洋生活期のサケ・マス類の栄養状況や摂餌特性の解明のために、脂質に関する検討を行っている。ここでは、さけ・ます資源管理センターで現在行われているこれらの調査を紹介する。

栄養状況の推定

サケ・マス類の栄養状況は、成長ばかりではなく、種々の生理状況にも影響を及ぼす（岡本・倉田 1995）。海洋生活期のサケ・マス類の栄養状況を推定する上で、どのような生化学的手法が応用可能なのだろうか。Azuma et al. (1998) のトリグリセライドを指標として栄養状況の把握を試みた報告は、脂質に関する検討が栄養状況の推定に有効であることを示唆した。

1993年に調査船若竹丸により採集されたサケとベニザケの筋肉内総脂質含量を予備的に検討した。限られた標本数であったが、魚種や採取場所による総脂質含量の差は、脂質を指標としての栄養状況把握の可能性を示唆した。

魚類では他の脊椎動物とは異なり炭水化物をエネルギー源として利用することは不得意の様である。このため、全ての生活期を通して脂質とタンパク質がエネルギー源として利用される。脂質1gの熱量（エネルギー量）は約9キロカロリーとタンパク質や炭水化物の約4キロカロリーと比べると大きく、エネルギー源としては生物を構成する

物質中最も有効な物質である（Helland et al. 1991; Hardy 1991; Watanabe 1982）。

通常サケ・マス類における摂餌状況は胃内容物調査により推定されているが、長期の摂餌傾向や摂取された餌の栄養価の推定は困難である。Kirsch et al. (1998) のタラ、Ota et al. (1978) のサクラマス、大田ら (1979) のギンザケに関する報告にあるように、摂取する餌の脂肪酸組成が魚体内の脂質の脂肪酸組成に反映することが種々の報告で明らかになっている。

これらのことは、栄養状況および長期の摂餌状況の推定に脂質に関する検討が有効であることを示唆していると考えられる。

脂質の定義と測定法

脂質は様々な定義がされているが、基本的な脂質の定義は「水に溶けず、有機溶媒に溶け、生体内に存在するかもしくは由来するもの」と言った定義が一般的である（山川ら 1975）。このような定義には多くの物質を含むことになるため、前記の定義に加えて「脂肪酸を含む物質」にのみ限定する場合も見られる。

脂質含量の測定は、有機溶媒で脂質を抽出し、有機溶媒を除去した後、抽出された脂質の重量を天秤で計ることにより求めている。

従来から食品化学の分野では、ソックスレー法による粗脂肪含量の測定が一般的である。

これに対して生化学分野では、ソックスレー法による加温の脂質に与える影響を避けるため、クロロホルム・メタノールを用いたFolch法（Folch et al. 1957）およびその改変法が用いられている。

本調査では、将来への脂質に関する検討の発展も考慮して、Folch法により総脂質含量の測定を行った。カラフトマスは小型であるため、皮膚を除去した半身の筋肉をホモジナイズ後、その10gを供試材料とした。しかし、サケでは保存スペースやホモジナイズ後の保存において水解等により脂肪酸組成に変化が生じることを避けるため（高間ら 1972）、頭部直後の場所を定め供試材料とした（野村 1984）。

脂質の働き

前記したように定義される脂質は、さらに中性脂質と極性脂質に分けられる。脂質のエネルギー源としての働きは中性脂質が担っている。

他の脂質の重要な働きは、細胞膜に存在し、細胞内外の物質移動や細胞膜の構造維持に関する働きを成すことである。この働きは極性脂質が担っ

ている。

著者は脂質に関する検討を通して、海洋生活期のサケ・マス類の栄養状況および摂餌状況を推定しようと試みている。

河川での越冬期における脂質含量

従来から、天然水域のサケ・マス類の脂質含量は夏季に高い値を示し、冬季には低い値を示すであろうと考えられていたが、具体的に測定した例は少ない。

越冬期におけるサケ・マス類はどのような栄養状況に置かれているのであろう。夏季の高水温時には多くの餌を摂取し、運動や種々の代謝により消費されるエネルギーを除き、余分の部分は脂質として蓄積される。冬季には摂餌活動が低下するため夏季に蓄積した脂肪を逆にエネルギー源として消費し越冬の時期を過ごすものと推論されていた。しかし、越冬期における脂質含量に関する知見は少ない。

著者らは、河川生活期のサクラマス幼魚の筋肉内粗脂肪含量をソックスレー法により検討した。その結果、筋肉内粗脂肪含量は春季の河川への放流後、体重の増加とともに増加し夏季には8%にも達するが以後減少し、冬季には2%まで減少することが明らかになった(野村ら 1988)。

Seelbach (1987) はスチールヘッドの河川における冬期間の死亡原因の一つとして、「不十分な脂質の蓄積とそれによる飢餓」を上げている。夏季に十分な脂質の蓄積が行われなかった個体は、冬季には飢餓状態に陥ることになる。夏季に十分に脂質を蓄積したとしても、秋からの脂質の消費により脂質含量が低下することが想定される。冬季の低い粗脂肪含量はソックスレー法での測定であるため、中性脂質含量は測定されていないが、従来の知見からして中性脂質が著しく減少しているものと推定された。

従来の知見からすると、越冬期のサクラマス幼魚における2%の筋肉粗脂肪含量中、半分の1%あまりは極性脂質含量と考えられ、エネルギー源となる中性脂質は夏季の1/7程度の1%前後と推定された。

越冬期におけるサクラマスの生息場所については、真山 (1995)、鈴木ら (1999) が流れの緩やかな暗い場所であるとしている。河川でのサクラマス幼魚は氷点下に近い水温のなか、岸よりの水草の中や流れの緩やかな場所のできる限り運動エネルギーの消費を抑えながら、冬季の低い摂餌量を補い生残を計っているのであろう。しかし、河川において越冬に適した場所は少なく、流速の早い場所では運動エネルギーを得るため脂質を消費し尽くし、死亡に結びつく可能性が示唆された。

河川生活期のサクラマスに関する検討はソック

スレー法で行ったため、脂肪酸や脂質組成の検討は行わなかった。今後、河川でのサケ・マス類の越冬に関しては脂質の量的な面だけではなく、脂肪酸組成の解析を含む質的な面での検討も不可欠であろう。

海洋での越冬期の筋肉内総脂質含量

1996年及び1998年の開洋丸による冬季北太平洋における調査時に採取されたサケとカラフトマス標本について筋肉内総脂質含量を検討した。1996年には1月に西部北太平洋およびアラスカ湾で採集したカラフトマスを冬季の標本として供試した。1998年には2月に西部北太平洋で採取されたサケとカラフトマスを供試した。対照のため1988年7月にアラスカ湾で採集したサケとカラフトマスを夏季の標本として供試した。

結果を図1に示したが、サケでは夏季のアラスカ湾の個体が平均12.3%の筋肉内総脂質含量を示したのに対して、冬季では1.1%と低い筋肉内総脂質含量を示した。これらの総脂質を中性脂質と極性脂質に分け含量を検討すると、極性脂質含量は冬季で0.7%、夏季で0.9%と大きな差は見られなかった。中性脂質含量は冬季が0.3%であるの

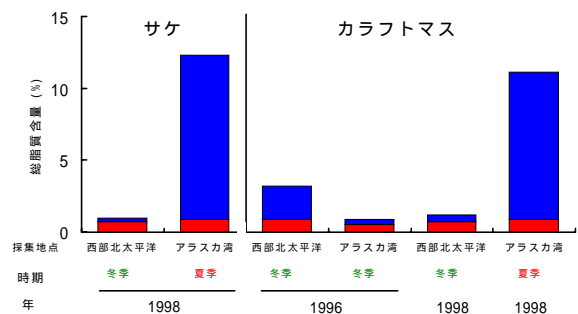


図1. 1996年および1998年の冬季および夏季における海洋生活期のサケ、カラフトマスの筋肉内総脂質含量(縦棒)、中性脂質含量(), 極性脂質含量(). 赤色で示した極性脂質含量には冬季と夏季における差は見られないが、青色で示した運動エネルギーとなる中性脂質含量は大きく異なる。

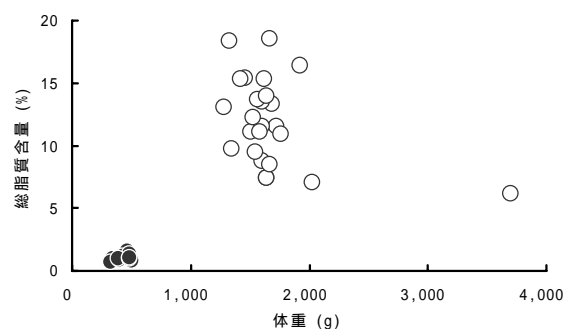


図2. 1998年夏季のアラスカ湾()と1998年冬季の西部北太平洋()におけるサケの体重と筋肉内総脂質含量の関係。

に対して夏季には11.4%であった。総脂質含量における差は、運動エネルギーとして重要な中性脂質の差であることが明らかになった。

カラフトマスの筋肉内総脂質含量についての検討でも、サケと同様に中性脂質含量は夏季と冬季では大きく異なっていたが、極性脂質含量には差は認められなかった。1996年1月に西部北太平洋で採集したカラフトマスが平均3.3%の総脂質含量を示したのに対し、アラスカ湾で採集したカラフトマスでは、サケと同様に1.0%の低い筋肉内総脂質含量を示した (Nomura et al. 1999; 2000)。

サケにおける体重と筋肉内総脂質含量の関係を図2に、カラフトマスの結果を図3に示した。カラフトマスでは採集場所により同一のサイズでも筋肉内総脂質含量に差が認められた。

越冬期のサケ・マス類は、4-8 の低い水温域に分布して代謝を抑制しているものと推察されているが (Nagasawa 2000)、筋肉内総脂質含量の結果から考えると深刻な生存状況下に置かれているものと推察される。冬季においても生息場所による総脂質含量の差が示唆されたことは興味深い。Nagasawa (2000) は冬季の北太平洋の餌生物量は場所により異なることを報告している。今後、餌生物の量的な分布と筋肉内総脂質含量の関連を検討する必要がある。広範な地域における脂質含量のモニタリングは困難である。浦和 (2000) が指摘しているように、日本系サケの分布や回遊経路に関する知見を基に、焦点を絞った効率的なモニタリングの実施が必要である。

中性脂質の構成脂肪酸を検討してみるとカラフトマスではドコサヘキサエン酸 (22:6n3) が中性脂質含量の減少に伴い大きく増加している (図4)。中性脂質におけるこのような高度不飽和脂肪酸の増加は何を意味するのであろうか。

脂肪酸はその種類により利用の程度が異なることが示されている。22:6n3の絶食時の変動についてはニジマスで Jezierska et al. (1982) が他の脂肪酸と異なる挙動をすることを報告している。また魚体内での利用については Kiessling and Kiessling (1993) が報告しているように22:6n3などの高度不飽和脂肪酸は魚類にとってエネルギー源として利用されにくい脂肪酸であるとされている。一般に不飽和度と炭素数の多い脂肪酸は、炭素数が少ない飽和脂肪酸より利用されにくいことが示されている。

中性脂質における22:6n3の構成比の増加は、中性脂質の消費が進行し、利用されにくい脂質のみ残る状況になっていることを示唆しているものと推察される。冬季におけるサケ・マス類は、脂質に関しては量的にも質的にも厳しい栄養状況下に置かれているものと推察される。

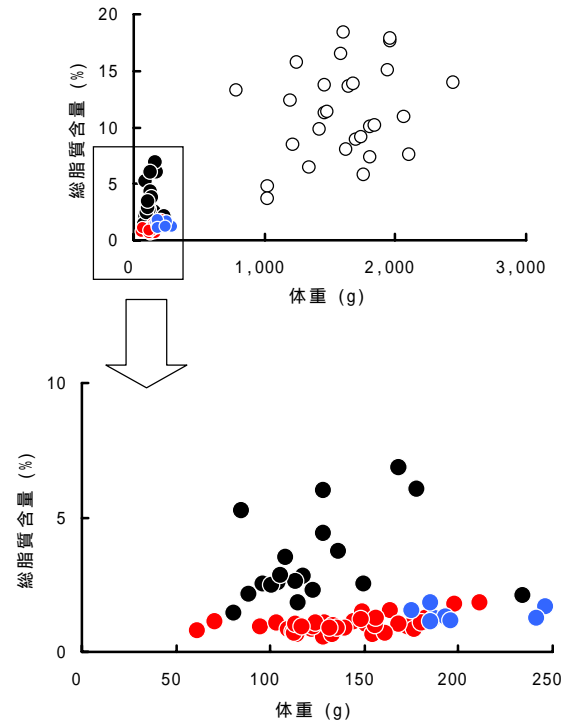


図3. 1998年夏季 (○) と冬季 (●) (1996年アラスカ湾, 1996年西部北太平洋, 1998年西部北太平洋) におけるカラフトマスの体重と筋肉内総脂質含量の関係。

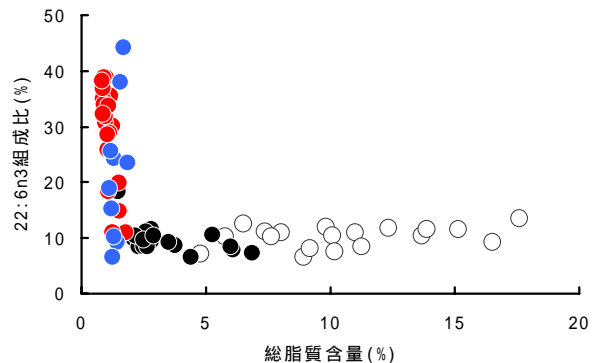


図4. 冬季 (●) (1996年アラスカ湾, 1996年西部北太平洋) および夏季 (○) (1998年アラスカ湾) におけるカラフトマスの総脂質含量と中性脂質中の22:6n3脂肪酸構成比の関係。総脂質含量が1%より低い個体での構成比が著しく増加している。

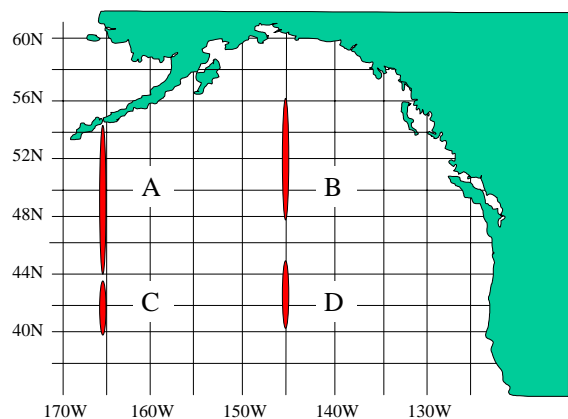


図5. 1999年5月の東部北太平洋におけるサケ・マス標本採集地点。

春季における脂質含量

我が国のさけ・ます調査船の運航は主として6-7月に行われるため、越冬明けの春季における標本の入手が難しい。1999年5月にアメリカ合衆国大気海洋局 (NOAA) 国立海洋水産研究所が実施したアラスカ湾における調査時に採取した標本について春季の筋肉内総脂質含量を検討した (Nomura et al. 1999)。

図5に示した4地点でサケ111尾、カラフトマス51尾を採集し供試した。サケでは A, B 地点で採集された個体がそれぞれ4.4%および4.1%の筋肉内総脂質含量を示したが、C, D 地点で採集された未成熟魚では1.9%および1.3%の低い値を示した。体重と筋肉内総脂質含量の相関では体重1,000 g以下の個体はすべて5%以下の低い筋肉内脂質含量を示したが、体重1,000 g以上の個体では一部に筋肉内総脂質含量が高い個体も出現した (図6)。A点では体重1,000 g以上でも筋肉内総脂質含量の低い個体も出現している。海洋生活期間別に区分して総脂質含量の平均値を求めると、1年および2年では越冬期と同様に低い脂質含量を示した (図7)。

変動する脂質含量は、前記した越冬期と同様に中性脂質含量であり、極性脂質含量には変動がみられなかった。中性脂質の脂肪酸組成の検討では、未成熟魚の低い脂質含量を示した個体でも22:6n3の組成比は14%程度であった。越冬期の様に著しく高い22:6n3の比率を示す個体は認められなかった。

アラスカ湾において1998年7月および1999年7月に採取されたサケの筋肉内総脂質含量は平均12.3%および6.1%であり、5月以後活発に摂餌を行い脂質の蓄積を行うものと推察される (Nomura et al. 1999)。

カラフトマスの筋肉内総脂質含量についてはアラスカ湾、日本海および西部北太平洋での採集標本を用いた (図8)。1998年および1999年の2年に渡って検討した日本海で採集された個体は、他の調査地点からの個体より高い総脂質含量を示した。カラフトマスでは変動の幅が大きく、日本海以外の地点では低い総脂質含量を示す個体も存在した。

春季の5月にも大型の個体では越冬期に認められた極限とも思える低い総脂質含量は増加に転じているが、小型の個体では依然として低い総脂質含量と22:6n3の高い組成比は継続している。

今後の課題

冬季と春季における海洋生活期サケ・マス類の脂質について検討した結果、冬季には極限の飢餓状況にある個体も存在することが示唆された。春季には大型の個体では総脂質含量の増加が認められるが、小型の個体では依然として冬季と同様の

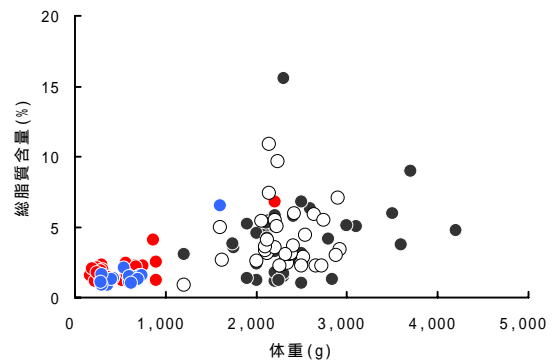


図6. 春季における東部北太平洋のサケの体重と脂質含量の関係。○は図5のA点，●はB点，■はC点，▲はD点で採集された個体。

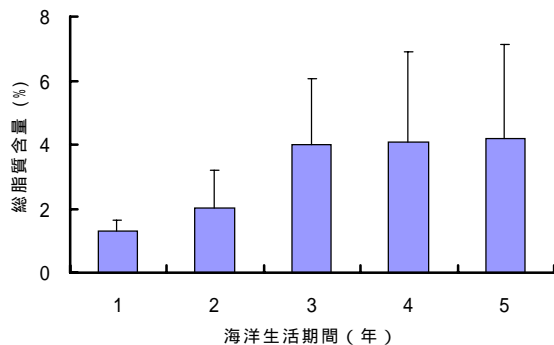


図7. 春季に東部北太平洋で採取されたサケの海洋生活期間別の筋肉内総脂質含量。縦棒は平均値，縦線は標準偏差を示す。1年および2年は低い筋肉内総脂質含量を示した。

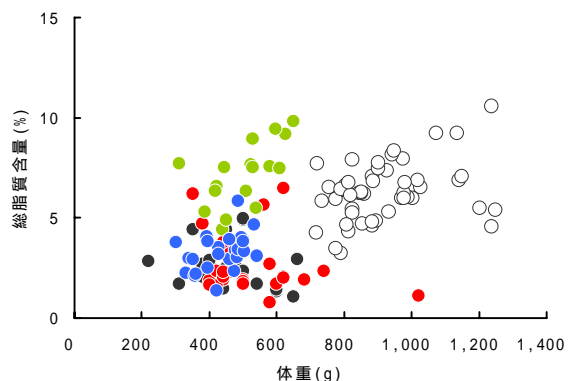


図8. 春季におけるカラフトマスの体重と総脂質含量の関係。○は1999年に図5のA点，□は1999年に図5のC点，△は1999年日本海，●は1998年西部北太平洋で採集された個体。

飢餓状況が継続していると推察された。

この調査はそのスタートラインについたばかりであるが、採集場所、採集時期、年齢による総脂質含量の差や脂肪酸組成の変化など興味ある知見が断片的ではあるが集積されている。栄養状況や生残率推定のためにはさらに長期に総脂質含量および脂肪酸組成をモニタリングする必要がある。脂質含量や脂肪酸組成の測定は自動化が難しく、分析能力には限りがある。北太平洋におけるサケ・マス類の分布に関する知見を十分に活用し、調査地点を限定して効率的なモニタリングを長期に継続することが重要である。

継続的な標本採集の困難性は依然として同様であり、特に冬季における標本の入手は容易ではない。大型調査船による冬季の北太平洋調査の実現を待つしかない。次善の策としては、秋季および春季における調査により得られる標本に関する調査を充実することも重要と考える。今年秋に再開されるオホーツク海域での調査からも、越冬期に入る前のサケ・マス類の栄養状況推定に重要な知見を得ることができるとを期待している。

海洋生活期のサケ・マス類の栄養状況を脂質により検討するには、飢餓や摂餌による脂質の魚体内での動態解明や栄養状況の指標となる物質の検索なども併せて検討すべき事項と考える。

引用文献

- Azuma, T., T. Yada, Y. Ueno, and M. Iwata. 1998. Biochemical approach to assessing growth characteristics in salmonid. N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull., 1: 103-111.
- Folch, A. J., M. Lees, and G. H. Stanley. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. J. Biol. Chem., 226: 497-509.
- Hardy, R. W. 1991. Pacific salmon, *Oncorhynchus* spp. Wilson, R. P. ed., Handbook of nutrient requirements of finfish. CRC Press, London. pp. 105-121.
- Helland, S., T. Storebakken, and B. Grisdale-Helland. 1991. Atlantic salmon, *Salmo salar*. In Handbook of nutrient requirement of finfish (edited by R. P. Wilson) CRC Press, London. pp. 13-22.
- 乾 靖夫. 1985. 回遊と代謝. 回遊魚の生物学 (森沢正昭・会田勝美・平野哲也編). 学会出版センター, 東京. pp. 53-69.
- Jeziarska, B., J. R. Hazel, and S. D. Gerking. 1982. Lipid mobilization during starvation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, with attention to fatty acids. J. Fish Biol., 21: 681-692.
- Kiessling, K. -H., and A. Kiessling. 1993. Selective utilization of fatty acids in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) red muscle mitochondria. Can. J. Zool., 71: 248-251.
- Kirsch, P. E., S.J. Iverson, W. D. Bowen, S. R. Kerr, and R. G. Ackman. 1998. Dietary effects on the fatty acid signature of whole Atlantic cod (*Gadus morhua*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 55: 1378-1386.
- 真山 紘. 1995. 越冬時サクラマス幼魚の生活と河川環境. 魚と卵, 164: 33-40.
- Nagasawa, K. 2000. Winter zooplankton biomass in the subarctic North Pacific, with a discussion on the survival strategy of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) overwintering in the open sea. N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull., 2. (In press.)
- Nomura, T., S. Urawa, and Y. Ueno. 2000. Variations in muscle lipid content of high-seas chum and pink salmon in winter. N. Pac. Anadr. Fish Comm. Bull., 2. (In press.)
- Nomura, T., H. R. Carlson, S. Urawa, H. Mayama, M. Fukuwaka, Y. Ueno and Y. Ishida. 1999. Variation in lipid content of high-seas chum and pink salmon. (NPAFC Doc. 423) National Salmon Resources Center, Fisheries Agency of Japan. 9 p.
- 野村 哲一. 1984. サクラマスの生理学的研究-I. 筋肉内粗脂肪量について. さけ・ますふ研報, 38: 33-41.
- 野村 哲一・真山 紘・大熊一正. 1988. サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の生理学的研究-II. 淡水生活期における脂質含量の変化. さけ・ますふ研報, 42: 49-58.
- 小倉末基. 1994. 北太平洋の沖合い水域におけるサケ属魚類の回帰回遊行動. 遠洋水研報, 31: 1-139.
- 岡本信明・倉田 修. 1995. NK細胞の特性. 水産動物の生体防御 (森 勝義・神谷久男編, 水産学シリーズ104). 恒星社厚生閣, 東京. pp. 37-45.
- Ota, T., T. Takagi and T. Terao. 1978. Changes in fatty acid composition of masu salmon, *Oncorhynchus masou*, reared in sea water. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 29: 155-163.
- 大田 亨・高木 徹・小田島玲子・寺尾俊朗. 1979. ギンザケ (*Oncorhynchus kisutch*) の成長と脂質におよぼす飼料脂質の影響. 北大水産彙報, 30: 294-300.
- Seelbach, P. W. 1987. Effect of winter severity on steelhead smolt yield in Michigan: an example of the importance of environmental factors in determining smolt yield. Am. Fish. Soc. Symp., 1: 441-450.
- 鈴木研一・永田光博・中島美由紀・大森 始. 1999. 北海道北部河川におけるサクラマス幼

- 魚の越冬時の微生息場所とその物理環境．道立水産孵化場研報, 52: 7-14 .
- 高間浩蔵・座間宏一・五十嵐久尚．1972．魚類筋肉脂質の冷凍貯蔵中における変化．II 数種魚類筋肉脂質．北大水産彙法, 22: 290-300 .
- 浦和茂彦．2000．日本系サケの回遊経路と今後の研究課題．さけ・ます資源管理センターニュース, 5: 3-9 .
- Watanabe, T. 1982. Lipid nutrition in fish. *Comp. Biochem. Physiol. B.*, 73: 3-75 .
- 山川民夫・斉藤国彦・林 陽．1975．脂質の定義と分類．脂質研究法（生化学実験法5）．東京化学同人，東京．pp. 1-47 .