

総 説

サケ科魚類の消化速度

鈴木 俊哉*

A Review of Gastric Evacuation Rate of Salmonids

Toshiya SUZUKI*

Abstract

The gastric evacuation rate of salmonids is affected by various factors such as water temperature, food type, food size, and fish size. Use of wet or dry weights of foods can lead to different conclusions about the effect of meal size on the gastric evacuation rate. A relation between the gastric evacuation rate and temperature is classified into three patterns: (1) the gastric evacuation rate increasing exponentially; (2) the gastric evacuation rate reaching a plateau; and (3) the gastric evacuation rate with the maximum value. High energy foods are evacuated more slowly than low energy ones. Several mathematical models were proposed for the gastric evacuation rate. The best-fit model may be different depending on food type and food size.

はじめに

今日の日本系サケ資源の著しい増加は給餌飼育技術に負うところが大きく、適正な降海時期に適正な体サイズで放流するために成長をコントロールしたことが、サケの初期生活期の生残率を高めた結果であると考えられている (Mayama, 1985; Kaeriyama, 1989)。魚類の成長には多くの環境要因が影響するが、なかでも水温と摂餌量は成長をコントロールする最も重要な環境要因として位置づけられている (Brett, 1979)。摂餌量の変化は魚の胃内容量の変化と密接に関連している (Brett, 1971; Elliott, 1975; Grove et al., 1978) ことから、消化速度を用いて摂餌量を推定する試みがなされてきた (例えば、Swenson and Smith, 1973; Elliott and Persson 1978; 奥石 1980; Jobling, 1981; 帰山 1986)。

魚類の消化速度の生物学は、これまで主に内的要因や外的要因の消化速度への影響の評価、あるいは消化過程を表すモデルの適否に関して研究がなされ、いくつかの総説も見られる (例えば、Fänge and Grove, 1979)。サケ科魚類の消化速度に関してもこれまでに多くの研究がなされ、知見が蓄積されつつある。本報ではサケ科魚類を中心に魚類の消化速度に関する総説を試みた。

北海道さけ・ますふ化場研究業績A第338号

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

数理モデル

消化速度は一般に胃内容物の消失速度 (gastric evacuation rate: GER) あるいは消失時間 (gastric evacuation time: GET) で表される (竹内 1991)。消失速度を表す代表的なモデルは、指数関数モデル (exponential model), 平方根モデル (square root model) および一次方程式モデル (linear model) などがあげられている (Jobling, 1987; Elliott, 1991; 竹内 1991)。

各モデルの基本型は,

$$GER = dV/dt = -aV^b \quad \dots\dots (1)$$

として表される。ただし, V は胃内容量, a は定数, b はモデルの固有値, t は時間を示す。

指数関数モデルでは単位時間あたりの胃内容物の消失量が胃内容量に比例すると仮定している。すなわち,

(1) 式において $b=1$ となり,

$$GER = dV/dt = -aV \quad \dots\dots (2)$$

となる。(2) 式を時間に関して積分すると,

$$V_t = V_0 e^{-rt} \quad \dots\dots (3)$$

となり, 指数関数モデルとなる。ただし, V_t は t 時間後の胃内容量, V_0 は最初の胃内容量, r は瞬間消失係数 (定数) を示す。

(3) 式から, V_0 が $x\%$ 消失するまでの時間は,

$$GET = \ln(100/(100-x))/r \quad \dots\dots (4)$$

で示される。このモデルでは消失時間は胃内容量に依存しない。

Jobling (1981) は, 胃壁の膨張によって起こるぜん動の強さは胃の半径に比例するとした Hopkins (1966) の仮定に基づいて, 平方根モデルを提唱した。胃の半径は胃内容量の $1/2$ 乗に比例するので, (1) 式において $b=1/2$ となり, 単位時間あたりの胃内容物の消失量は,

$$GER = dV/dt = -aV^{1/2} \quad \dots\dots (5)$$

で示される。(5) 式を時間に関して積分すると,

$$V_t^{1/2} = V_0^{1/2} - rt \quad \dots\dots (6)$$

となり, 平方根モデルとなる。

(6) 式から消失時間 ($V_t = 0$) は,

$$GET = V_0^{1/2}/r \quad \dots\dots (7)$$

で示される。

このように指数関数モデルと平方根モデルは消失速度が胃内容量に比例するため, 胃内容量依存モデル (volume dependent model) とも呼ばれる (Jobling, 1981)。

一次方程式モデルは単位時間あたりの消失量が胃内容量に関わらず一定であると仮定している。すなわち,

(1) 式において $b=0$ となり,

$$GER = dV/dt = -a \quad \dots\dots (8)$$

となる。(8) 式を時間に関して積分すると,

$$V_t = V_0 - rt \quad \dots\dots (9)$$

となり, 一次方程式モデルとなる。

(9) 式から消失時間 ($V_t = 0$) は,

$$GET = V_0/r$$

で示される。

どのモデルが最適かという問題に関して, Jobling (1987) は主に哺乳類の消化生理の知見を基に, 餌のサイズおよび栄養価に着目して検討した。彼は, 魚が栄養のない液体の餌を食べた場合, 胃内容物の消失様式

は指数関数モデルで表され、これが魚類の胃内容物の本質的な消失パターンであると仮定した。さらに、この消失様式は餌の物理的性状や化学的組成が分解され難くなるにつれ、パルスを持つ不連続な様式へと変化し、消化速度が低下すると仮定した (Fig. 1A)。また、パルスが数分間隔で起こるため、サンプリング間隔が長い場合 (これまでの研究の大部分が時間単位)、不連続な消失様式は直線的な消失様式として解釈されると仮定した (Fig. 1B)。この仮説から、彼は餌の性質の違いは消化速度とともに適合するモデルの種類、すなわち(1)式のbの値にも影響すると予測し、過去に報告されたデータを再解析した。その結果、小サイズの餌生物は、一般に栄養価も低く、指数関数モデルがよく適合することがわかった。一方、魚類など大サイズの餌生物は、栄養価が高いことや表面積の体積に対する比率が相対的に小さくなることから、消化され難くなるため、一次方程式モデルがよく適合することがわかった。また、人工餌料のように小サイズで高カロリーの餌では、指数関数モデルが最適となる場合と、平方根モデルが最適となる場合があった。彼は、これらの結果が先の予測の一部を支持すると推定したが、この仮説自体を検証するには十分でないと結論している。

サケ科魚類の消化速度を数理モデルを用いて解析した報告には、Jobling (1987) の結果と一致する例が多くみられるが、餌に魚類を用いた場合に指数関数モデルが最適となる例も報告されているので (Table 1), 魚種と餌料の組み合わせごとに、どのモデルが最適であるのかを検討する必要があると考えられる。

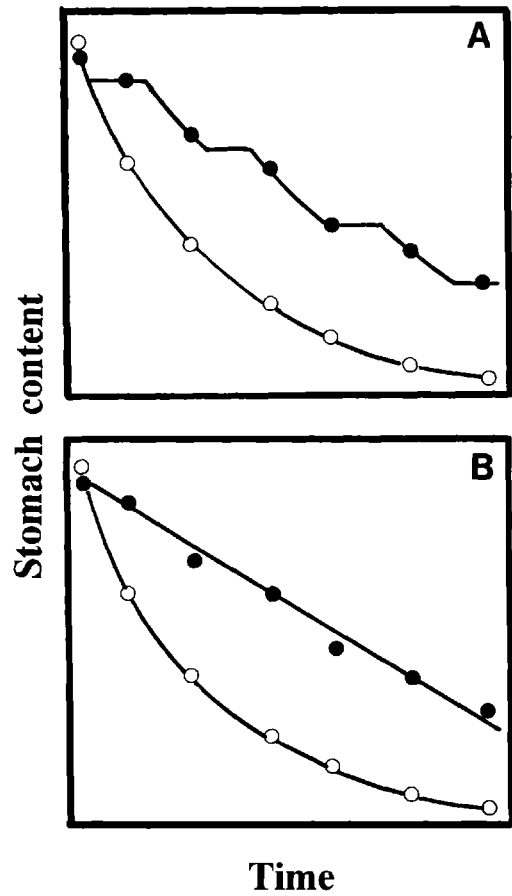


Fig. 1. (A) Schematic representation of intrinsic emptying pattern (open circles) and pulsed emptying pattern (solid circles). (B) Illustrations of possible interpretation of the results. (Modified Jobling, 1987.)

Table 1. Models used in studies of gastric evacuation rate of salmonids.

Species	Model	Food	Reference
<i>Salmo trutta</i>	exponential	aquatic invertebrate	Elliott (1972)
<i>Salmo trutta</i>	exponential	brown trout fry	Elliott (1991)
<i>Salmo gairdneri</i>	exponential	moist pellet	From and Rasmussen (1980)
<i>Salmo salar</i>	square root	artificial food	Talbot et al. (1984)
<i>Oncorhynchus nerka</i>	exponential	moist pellet	Brett and Higgs (1970)
<i>Oncorhynchus masou</i>	square root	dry pellet	Nagata (1989)

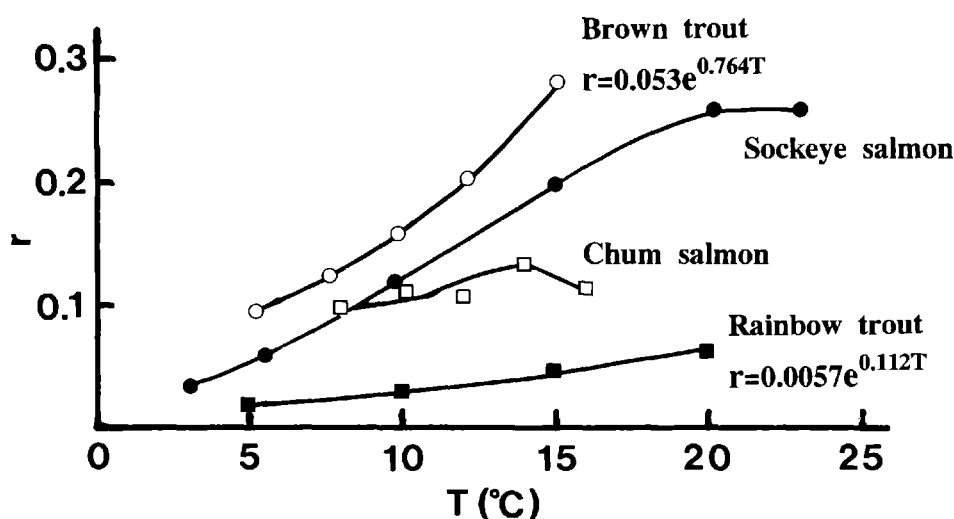


Fig. 2. Relation between temperature (T) and the instantaneous rate of gastric evacuation (r) in brown trout (Elliott, 1972), sockeye salmon (Brett and Higgs, 1970), chum salmon (Koshiishi, 1980) and rainbow trout (From and Rasmussen, 1980).

胃内容量の測定方法

胃内容量の測定方法は、胃内容物に含まれる胃液の影響を除くために、乾燥重量を用いることが望ましいと考えられる。また、この目的以外にも乾燥重量を用いることの重要性が示唆されている。

Elliott (1991) は、ブラウントラウトの胃内容量の変化を、乾燥重量と湿重量を用いて調べた。この結果、乾燥重量を用いた場合の瞬間消失係数は餌の量に関わらず一定であったが、湿重量を用いた場合、瞬間消失係数は餌の量の増加に伴って小さくなることがわかった。このような違いは、餌の量の増加に伴って胃内容物中の水分の消失速度が低下することに起因することもわかった。また彼は、これらの結果がこれまでに餌の量が瞬間消失係数に影響しないと結論した報告の多く（例えば、Elliott, 1972; Persson, 1981; Talbot et al., 1984）が乾燥重量を用いていること、および餌の量が瞬間成長係数に影響すると結論した報告の多く（例えば、McKone, 1971; Swenson and Smith, 1973）が湿重量を用いていることとも一致すると推定した。

このことは胃内容量依存モデルにおいて、瞬間消失係数が胃内容物が減少していく過程で常に一定であるという仮定を支持していると考えられる。したがって餌の量以外の要因が消失速度に影響をおよぼすかどうかは、瞬間消失係数を指標として判断することが妥当であろう。

消化速度に影響する要因

水温

魚類は変温動物であるため消化管における消化作用は水温の影響を著しく受ける(小栗 1991)。Smit and Verighina (1975) (Persson, 1979より引用) は水温が消化速度に影響をおよぼす生理的要因として、消化酵素の加水分解活性、胃および腸の運動性、消化液の分泌速度および腸での吸収速度を挙げている。

サケ科魚類における水温と瞬間消失係数の関係をFig. 2に示す。ベニザケの瞬間消失係数は水温20℃以上で一定の水準に達すると報告されている (Brett and Higgs, 1970)。奥石 (1980) は、サケの瞬間消失係数が水温14℃で最大となり、その後低下するという結果を得た。ブラウントラウト (Elliott, 1972) とニジマス

(From and Rasmussen, 1980) の瞬間消失係数は水温の上昇とともに増加すると報告されている。このような場合、瞬間消失係数 (r) と水温 (T) の関係は、 $r = ae^{bT}$ で示される (Elliott, 1972; From and Rasmussen, 1980) (Fig. 2)。ただし、 a , b は定数を示す。

Persson (1979) は、瞬間消失係数が水温の上昇とともに一定の水準に達するか、あるいは最大値をとるという現象を、胃酸の分泌は水温の上昇とともに増加するが、ある水温以上になると分泌が止まるという消化生理 (Smit, 1967) によって、理解できると考えた。さらに彼は、瞬間消失係数が水温の上昇とともに増加すると報告された魚種の場合でも、水温が実験水温の範囲以上になれば、瞬間消失係数は一定の水準に達するかあるいは最大値をとるであろうと推測している。したがって、前述の瞬間消失係数と水温との関係式は、両者の普遍的な関係を表すものでなく、その適用範囲は限定されるとみなすのが妥当であろう。

餌の種類とサイズ

胃における消化作用は、ぜん動による物理的消化と消化酵素による化学的消化に分けられる。したがって餌の種類やサイズは、その物理的性状や化学的組成の違いを通じて、消化速度に影響する。高カロリーの餌、大きな餌および分解されにくい餌は消化速度を低下させると推定される (Jobling, 1987)。

Elliott (1972) は各種の餌を用いてブラウントラウトの消化速度を調べた。瞬間消失係数はヨコエビ属 (*Gammarus pulex*)、ユスリカ類幼虫 (Chironomidae)、コカゲロウ属 (*Baetis rhodani*) および貧毛類 (Oligochaeta) を与えた場合に最も高く、ついでユビオナシカワゲラ属幼虫 (*Protonemura meyeri*)、シマトビケラ属幼虫 (*Hydropsyche* spp.)、ゴミムシダマシ属幼虫 (*Tenebrio molitor*) の順で低下した。これらの餌生物の熱量を測定したところ、高カロリーな餌ほど瞬間消失係数が低くなる傾向がみられたことから、餌の栄養価は消化速度に影響すると推定された (Elliott, 1976)。

人工餌料の場合は、その成分組成によって消化速度が変化する。ニジマスを用いた実験から、脂質の増加が消失速度を低下させること (Windell et al., 1969)、不消化物のカロリンの増加が消失時間を短くすること (Grove et al., 1978) がわかっている。

餌サイズが消化速度に及ぼす影響については、研究例が少なく十分明かとなっていない。ブラウントラウトの瞬間消失係数は異なる餌サイズによって有意な差が認められなかった (Elliott, 1972)。一方、Swenson and Smith (1973) はスズキ類の魚種 (*Stizostedion vitreum vitreum*) に異なるサイズの小魚を同じ量与えた実験から、小サイズの餌ほど早く消失するという結果を得た。ただし、彼らは胃内容量の変化を湿重量で測定している。また、モデルの項にも示したように、餌のサイズと栄養価は消化速度とともに適合するモデルの種類にも影響する可能性が示唆されている (Jobling, 1987)。

魚体サイズ

魚体サイズが消化速度におよぼす影響については、その生理的な機構および異なる測定方法によって得られた結果の比較方法に関する知見が少ないことから、十分明かとなっていない。

体サイズの異なるニジマスに体重当たり同一の割合で餌を与えた場合の消化速度をX線撮影法を用いて調べた結果、消失時間は体重の0.7乗に比例して増加することがわかった (Grove et al., 1978)。一方、Talbot et al. (1984) は餌に改良を加え、X線撮影法によって胃内容物の乾燥重量の変化を測定する手法を用いて、大西洋サケの消化速度を調べた。この結果から、魚体サイズは瞬間消失係数に影響しないと推定している。また、サケ科魚類の消化速度について、胃内容物を経時的に計量して調べた研究の多くは、魚体サイズは瞬間消失係数に影響しないと推定している (例えば、Brett and Higgs, 1970; Elliott, 1972, 1991; From and Rasmussen, 1984; Nagata, 1989)。

結 論

このようにサケ科魚類の消化速度は、水温と餌の種類によって様々な影響を受けると推定される。また、餌の量の影響は、胃内容量の消失過程の測定方法の違いによって異なる結論に達することも推定された。さらに、消化速度を表すモデルも餌の種類・サイズによって最適なものが異なる可能性が示唆された。本文で取り上げた以外に、繁殖の周期、日長、寄生虫の存在および飼育密度なども消化速度に影響すると考えられている (Fänge and Grove, 1979)。したがって、消化速度は、それに影響する要因を十分制御し、測定方法の特性を把握した上で推定される必要がある。

魚類の消化速度を推定する際、実験設定や測定方法は研究の目的によって異なるが、一般的方法として、制御し結果とともに記載する必要があると考えられる項目を、Fänge and Grove (1979) に基づいて、以下にまとめた。

- (1) 実験期間および実験開始までの馴致期間の水温。
- (2) 馴致期間の摂餌状態あるいは絶食期間。実験開始時に自由に摂餌させる場合の摂餌量は、実験前の摂餌状態に影響されるため。
- (3) 実験開始時の摂餌量を湿重量、乾燥重量および体重あたりのパーセントでそれぞれ表す。
- (4) 餌の生化学的組成および可消化物の乾燥重量あたりのカロリー。
- (5) 給餌方法。自由に摂餌させたのか、あるいは強制的に食べさせたのかを記載する。
- (6) 供試魚の体長と体重。

謝 辞

本稿をまとめるにあたり、原稿の校閲と貴重な助言をいただいた北海道さけ・ますふ化場の真山 紘生態研究室長、梶山雅秀繁殖制御研究室長ならびに浦和茂彦主任研究官に謹んで感謝の意を表する。

引用文献

- Brett, J. R. (1971): Satiation time, appetite, and maximum food intake of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 28, 409-415.
- Brett, J. R. (1979): Environmental factors and growth. In *Fish physiology* (edited by W. S. Hoar, D. J. Randall, and J. R. Brett), Vol. 8. Academic Press, New York. pp. 599-675.
- Brett, J. R., and D. A. Higgs. (1970): Effect of temperature on the rate of gastric digestion in fingerling sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 27, 1767-1779.
- Elliott, J. M. (1972): Rates of gastric evacuation in brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshwat. Biol.*, 2, 1-18.
- Elliott, J. M. (1975): Number of meals in a day, maximum weight of food consumed in a day and maximum rate of feeding for brown trout, *Salmo trutta* L. *Freshwat. Biol.*, 5, 287-303.
- Elliott, J. M. (1976): The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. *J. Anim. Ecol.*, 45, 923-948.
- Elliott, J. M. (1991): Rates of gastric evacuation in piscivorous brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwat. Biol.*, 25, 297-305.
- Elliott, J. M., and L. Persson. (1978): The estimation of daily rates of food consumption for fish. *J. Anim. Ecol.*, 47, 977-991.
- Fänge, R., and D. Grove. (1979): Digestion. In *Fish physiology* (edited by W. S. Hoar, D. J. Randall, and J. R. Brett), Vol. 8. Academic Press, New York. pp. 161-260.

- From, J., and G. Rasmussen. (1980): A growth model, gastric evacuation, and body composition in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, 1836. *Dana*, 3, 61-139.
- Grove, D. J., L. G. Loizides, and J. Nott. (1978): Satiation amount, frequency of feeding and gastric emptying rate in *Salmo gairdneri*. *J. Fish Biol.*, 12, 507-516.
- Jobling, M. (1981): Mathematical models of gastric emptying and the estimation of daily rates of food consumption for fish. *J. Fish Biol.*, 19, 245-257.
- Jobling, M. (1987): Influences of food particle size and dietary energy content on patterns of gastric evacuation in fish: test of a physiological model of gastric emptying. *J. Fish Biol.*, 30, 299-314.
- 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. さけ・ますふ研報, (40), 31-92.
- Kaeriyama, M. (1989): Aspects of salmon ranching in Japan. *Physiol. Ecol. Japan*, Spec. Vol. 1, 625-638.
- 小栗幹郎. (1991): 消化と吸収. 新版魚類生理学概論 (田村 保編). 恒星社厚生閣, 東京. pp. 84-103.
- 輿石裕一. (1980): サケ稚魚の胃内容物排出速度. 日水研報告, (31), 161-164.
- Mayama, H. (1985): Technical innovations in chum salmon enhancement with special reference to fry condition and timing of release. *NOAA Tech. Rep. NMFS-27*, 83-86.
- McKone, D. (1971): Rate at which sockeye salmon alevins are evacuated from the stomach of mountain whitefish (*Prosopium williamsoni*). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 28, 110-111.
- Nagata, M. (1989): Satiation and gastric evacuation in juvenile masu salmon. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55, 1523-1528.
- Persson, L. (1979): The effects of temperature and different food organisms on the rate of gastric evacuation in perch (*Perca fluviatilis*). *Freshwat. Biol.*, 9, 99-104.
- Persson, L. (1981): The effect of temperature and meal size on the rate of gastric evacuation in perch (*Perca fluviatilis*) fed on fish larvae. *Freshwat. Biol.*, 11, 131-138.
- Swenson, W. A., and L. L. Smith. (1973): Gastric digestion, food consumption, feeding periodicity, and food conversion efficiency in walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 30, 1327-1336.
- 竹内俊郎. (1991): 消化と栄養. 魚類生理学 (板沢靖男・羽生功編). 恒星社厚生閣, 東京. pp. 67-101.
- Talbot, C., P. J. Higgins, and A. M. Shanks. (1984): Effect of pre- and post-prandial starvation on meal size and evacuation rate of juvenile atlantic salmon, *Salmo salar* L. *J. Fish Biol.*, 25, 551-560.
- Windell, J. T., D. O. Norris, J. F. Kitchell, and J. S. Norris. (1969): Digestive response of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, to pellet diets. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 26, 1801-1812.