

## 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—

伴 真俊

062-0922 札幌市豊平区中の島2-2 独立行政法人さけ・ます資源管理センター調査研究課

キーワード：サケ，ベニザケ，浸透圧調節機能， $\text{Na}^+$ ， $\text{K}^+$ -ATPase

### はじめに

魚類が水中で生息するためには，体内の浸透圧を一定に保つことが不可欠である．一生のうち淡水域と海水域を往復する降海型のサケ科魚類は，浸透圧調節機能を巧みに切り替えることで，生息環境の塩濃度が激変しても体内の恒常性を維持することができる．例えば，淡水中の魚では，体内へ流入する過剰な水分を腎臓で濾した低調な尿として大量に排出しながら，不足する  $\text{Na}^+$  や  $\text{Cl}^-$  イオンを鰓から吸収して補う．逆に，海水中の魚は脱水を防ぐために大量の海水を飲むとともに，余分な  $\text{Na}^+$ ， $\text{Cl}^-$ ， $\text{Mg}^{2+}$ ， $\text{Ca}^{2+}$  等のイオンを鰓と腸から排泄する（内田 1977；岩田・平野 1991）．サケ科魚類では，イオンの能動輸送や水分調節に果たす鰓（Zaugg and McLain 1970; Wedemeyer et al. 1980; Buckman and Ewing 1982; 中野ら1985; Ban and Yamauchi 1991; Ban 2000），腎臓（Holmes and Stainer 1966; Eddy and Talbot 1985; Ura et al. 1996）および腸（Evans 1979; Colli and Bern 1982）の役割が，主として降海時期の魚で詳しく調べられてきた．しかし，海洋生活へ移行してから母川回帰するまでの魚における浸透圧調節機能については，これまであまり注目されてこなかった．本稿では，降海時期から産卵時期までの魚が示す浸透圧調節機能の変化と，その過程に与える体成長の影響を，生活史が異なるサケとベニザケで比較した結果について紹介する．

### 降海時期の魚が示す海水適応能の変化

サケは生まれた年の春に海洋型の浸透圧調節機能（海水適応能）を獲得し，全個体が海へ下ることは良く知られている．一方，ベニザケは生まれてから数年の淡水生活を経た後，海水適応能を獲得してスマルト化した個体のみが海洋生活へ移行する．このような初期生活史の違いは，海水適応能の発達過程にも反映されると考えられる．本項では，さけ・ます資源管理センター千歳支所で長期間淡水飼育されたサケとベニザケが示す，海水適応能の変化を紹介する．海水適応能は，イオン輸送に直接関わる鰓の  $\text{Na}^+$ ， $\text{K}^+$ -ATPase の活性（ATPase 活性）と，海水移行24時間後の血中ナトリウム濃度（血中 Na）を指標として調べた．

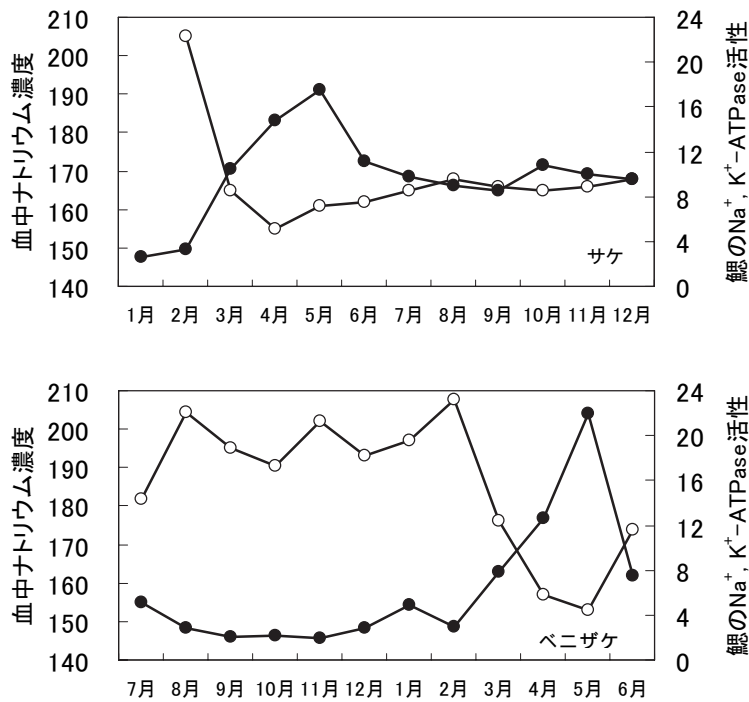


図1. 淡水飼育したサケ(上図)とベニザケ(下図)の鰓の $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ATPase 活性(●,  $\mu\text{mol Pi/mg pro/h}$ )および海水移行24時間後の血中ナトリウム濃度(○, mM)の周年変化.

実験に用いたサケはふ化直後の1月から12月まで、またベニザケは0年魚の7月から1年魚の6月まで、各々さけ・ます資源管理センター千歳支所の湧水で飼育した。なお、サケは1月と2月が浮上前、3月以降は浮上後の魚である。この間、毎月1回定期的に鰓の採集と海水移行試験を行ない、ATPase活性と血中Naを分析した。実験期間中に、サケの平均尾叉長は36 mmから175 mmまで伸びた。ATPase活性( $\mu\text{mol Pi/mg pro/h}$ )は、仔魚期の1月から2月に2~3の低値を示したが、浮上後は急上昇し、5月に17.5のピークを迎えた(図1,

上図黒丸)。その後、活性は低下したが、実験終了まで10前後の値を維持した。血中Na(mM)は2月に200以上を示したが、3月以降は155~168の低値を保った(図1, 上図白丸)。

ベニザケの尾叉長は、実験期間中に71 mmから171 mmまで伸長した。ATPase活性は7月に5.1を示したが、その後12月までは約2台の低値を維持した(図1, 下図黒丸)。3月以降の値は急上昇し、5年には21.9のピークを迎えた。血中Naは8月から2月まで190以上の高値を示したが、3月以降は低下し、5年には153.0の最低値を示した(図1, 下図白丸)。

一般的に降海型のサケ科魚類では、鰓のATPase活性が上昇する時期と血中Naが低下する時期が非常に良く一致する傾向があることから(Wedemeyer et al. 1980; 中野ら 1985; 伴ら 1987; Ban and Yamauchi 1991; Young et al. 1995; Singer et al. 2003)、鰓のATPaseが海水中の浸透圧調節に重要な役割を果たすと考えられている。今回の結果はこの考えを裏づけるとともに、鰓のATPase活性がサケとベニザケに共通した、海水適応能を判断するための指標として有効であることを示している。

しかし、血中Naの動態には両魚種間で違いが認められた。サケの場合、血中Naは浮上後の3月から実験終了時の12月まで低値を示し、この間の海水適応能が高い状態に保たれていたことが分かる。同様の結果はHasegawa et al. (1987)も報告している。これらの結果は、サケが浮上してから少なくとも10ヶ月間は、何時でも海洋生活へ移行できる状態にあることを示している。このように降海可能期間が長いサケは、降海に適した環境を選択しつつ、自ら海洋

生活移行時期を調節できる利点がある。そのため、サケの増殖事業における放流時期が、海水適応能の面から制約されることは少ないといえる。これに対し、ベニザケが海水適応能を高めたのは1年魚の4月から5月のみで、その他の期間は淡水型の浸透圧調節機能を示した。ベニザケはサケと異なり、海洋生活へ移行できる時期が浸透圧調節機能の面で限定されることになる。しかし、自然界では、海水適応能が高まる時期の沿岸環境が必ずしも降海に適しているとは限らない。このような時、浸透圧調節機能が淡水型へ戻るベニザケは、海洋生活へ移行せず淡水域に残留するのであろう。一旦河口の汽水域まで下った魚が再び河川を遡上して淡水生活へ戻った例が、ベニザケと同様に残留型が発現するギンザケで既報されている (Forman et al. 1982)。このように、環境条件次第で残留型が生じる可能性があるベニザケの増殖においては、降海に適した海洋環境を把握するとともに、環境が好適な時期に合わせて海水適応能を高めた種苗を放流することが重要である。

サケの鰓の ATPase 活性と血中 Na の動態を比較すると、ATPase 活性がピーク時に比べて低下した6月以降も血中 Na は低い値を維持していた。この結果は、6月以降の ATPase 活性（約  $10 \mu\text{mol Pi/mg pro/h}$ ）があれば、サケは十分に海水へ適応できることを示している。しかし、鰓の ATPase はイオンの能動輸送に直接関わっているため、その活性が高いほど激変する塩分環境へ余裕をもって対応できると推察される。従って、鰓の ATPase 活性がピークに達する時期は、サケの内部環境が最も降海に適した、魚の側からみた放流適期といえるかもしれない。この点は、天然魚との比較で検証する必要がある。

### 体成長の違いが海水適応能に与える影響

降海した魚の生残に関わる海水適応能の動態は、自然環境や飼育環境要因の影響を受けることが報告されている。なかでも、水温や日照時間、あるいは体成長がその発達過程に与える影響は古くから調べられてきた (Zaugg and McLain 1976; Wedemeyer et al. 1980; Thorarensen and Clarke 1989)。飼育環境の違いが海水適応能の発達過程に与える影響を明らかにしておくことは、増殖技術の改善につながると考えられる。本項では、体成長の違いがサケとベニザケの海水適応能に与える影響を調べた結果について紹介する。なお、海水適応能の指標として鰓の ATPase 活性を測定した。

サケの実験では給餌率を変えた2群 (A, B 群) を設け、浮上直後の2月から6月まで飼育した。1日の給餌率を、A 群は体重1 g 当たり1.5%、B 群は3.0%に設定した。実験期間中、毎月1回20尾の魚を採集して尾叉長を測定するとともに、そのうち10尾から鰓を採集して ATPase 活性の分析に供した。ベニザケの実験では、給餌量を変えて体成長に差を与えた3群 (C-E 群) を設け、11月から翌年の5月まで飼育した。1日の給餌率を、C 群は体重1 g 当たり1%、E 群は3%に設定した。D 群の給餌率は2ヶ月毎に変更し、11月から1月を体重1 g 当たり3%、1月から3月を1%、3月から5月を3%に設定した。サケとベニザケともに全ての群は水温約10°Cの地下水で飼育した。

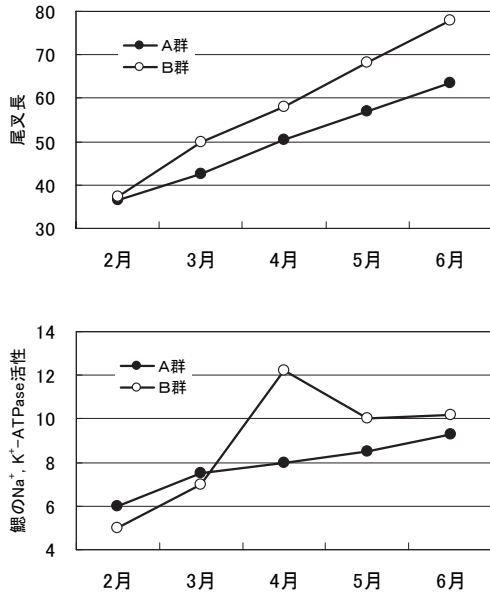


図2. 一日の給餌率を魚体重1g 当たり1.5% (A 群) と3.0% (B 群) で飼育したサケ稚魚の尾叉長 (上図, mm) と鰓の  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPase 活性 (下図,  $\mu\text{mols Pi/mg pro/h}$ ) の変化。

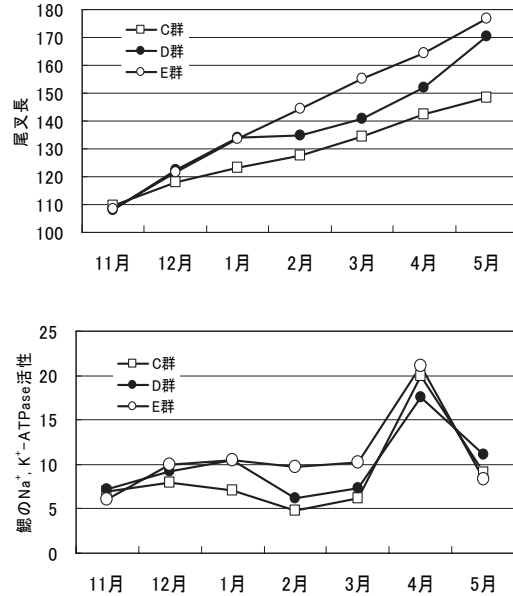


図3. 成長差を与えて飼育した3群のベニザケ (C-E 群) における尾叉長 (上図, mm) と鰓の  $\text{Na}^+, \text{K}^+$ -ATPase 活性 (下図,  $\mu\text{mols Pi/mg pro/h}$ ) の変化。

その結果、サケの平均尾叉長は実験期間中に、A 群が36.6 mm から63.5 mm へ、B 群が37.3 mm から76.7 mm へ、各々ほぼ一定の伸びを示した (図2. 上図)。この間、A 群の ATPase 活性は6.0から9.3まで徐々に上昇したが、B 群の活性値は2月の5.0から4月の12.2まで上昇してピークを迎えた後、10台へ低下した (図2. 下図)。

ベニザケの平均尾叉長は、実験期間中に、C 群が109.8 mm から148.6 mm へ、E 群が108.3 mm から177.0 mm へ、各々一定の伸びを示した (図3. 上図)。D 群は1月まで E 群と同様の伸びを示したが、給餌率を1%へ切り替えると成長は抑制された。その後、給餌率を再び3%へ戻したため、5月には170.6 mm まで伸長した。ATPase 活性は、12月から3月にかけて C 群が5-8の低値を示したのに対し、E 群は約10を維持した (図3. 下図)。D 群は高成長期の12月から1月が約10、成長抑制期の2月から3月は6-7を示した。しかし、4月には3群とも値が上昇し、17.5-21.1のピークを迎えた。

以上のように、サケでは大型群が小型群に比べて高い ATPase 活性を示したことから、より高い海水適応能を獲得していたと推察される。ベニザケは11月から3月の海水適応能が全体的に低かったが、そのなかでも体成長の違いは ATPase 活性に反映され、高成長群ほど高い活性値を示した。このように、降海時期のサケと冬季のベニザケの海水適応能は、明らかに体成長の影響を受けていることが分かる。しかし、4月のベニザケでは体成長と無関係に ATPase 活性が上昇したことから、3群ともに海水適応能が高まっていたと考えられる。ベニザケの場合、尾叉長が85 mm 前後の個体に短日から長日への日長刺激を与えると、海水適応能を高め

ることが分かっている（伴 未発表）．今回の実験では，4月の時点でこの最小サイズを超えていた3群のベニザケに，春季の長日刺激が加わったことで一斉に海水適応能が高まったと考えられる．これらの結果から，サケでは降海時期の海水適応能を高成長により亢進し得ること，ベニザケでは体サイズと外部環境条件が整った時，成長パターンに関係なく海水適応能を高めること，が示唆される．このように，海水適応能を高める必要十分条件がサケとベニザケでは異なる可能性があるが，この点を明らかにし，飼育技術の改善につなげるためには，より詳細な調査が必要である．

### 海洋生活移行後の浸透圧調節機能の変化

サケとベニザケは降海に際して鰹の ATPase 活性を高め，海水適応能を獲得することは前項で述べた．海洋生活へ移行後，生き残った個体についても浸透圧は鰹の ATPase の働きで一定に保たれていると予想されるがその実態は不明である．また，索餌回遊から産卵回遊へ移り，母川回帰する魚は浸透圧調節機能を海水型から淡水型へ切り換えると考えられるが，その過程に関する報告は極めて少ない．この点に関する情報量が少ない理由として，海洋域では目的に合う必要十分量の魚を手軽に得難いことがあげられる．本項では，長期間の海水飼育実験に供したベニザケ幼魚と，ベーリング海，北海道沿岸および河川で得た未熟期から成熟期の天然サケとベニザケを用い，降海から産卵に至る様々な時期の浸透圧調節機能を調べた結果について紹介する．

ベニザケの浸透圧調節機能は，水槽中で約1年間に亘り海水飼育した幼魚と，ベーリング海で採集した未成年魚，さらにさけ・ます資源管理センター千歳支所で採卵用に蓄養された成熟魚について調べた．海水飼育は1年魚の4月から翌年の4月まで継続し，採集は海水移行前の3月と4月，および海水移行後の偶数月に行なった．ベーリング海の採集は7月，千歳支所の採集は採卵に合わせて10月に行なった．また，サケの浸透圧調節機能は7月のベーリング海と10月の北海道厚田沿岸で捕獲した魚，および千歳支所で採卵用に蓄養された成熟魚について調べた．浸透圧調節機能は，鰹の ATPase 活性 (G-ATPase) と腎臓の ATPase 活性 (K-ATPase) および血中 Na を指標として調べた．

ベーリング海の資料は，

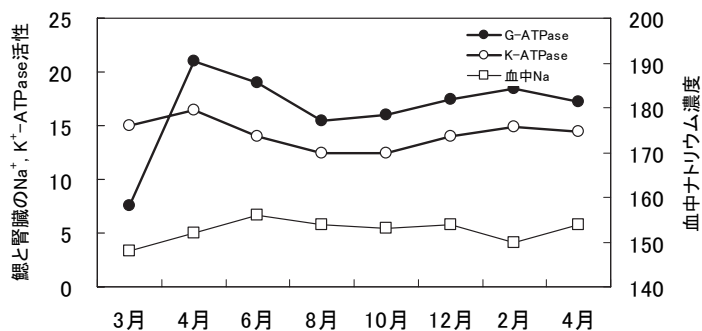


図4. 海水中で長期飼育したベニザケが示す鰹(G-ATPase)と腎臓(K-ATPase)の  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ATPase 活性( $\mu\text{mol Pi/mg pro/h}$ )および血中ナトリウム濃度(血中 Na, mM)の変化. 注: 3月と4月は淡水中の魚, 6月以降は海水移行後の魚の値を示す.

1993年に実施された日米共同さけ・ます調査で捕獲された未成熟魚である。船上での採集は、長澤和也博士（現東南アジア漁業開発センター養殖部局，当時遠洋水産研究所）に依頼した。厳しい海洋条件のなか，良好な状態の資料確保に尽力して頂いた同博士に厚く御礼申し上げる。また，厚田沿岸のサケの採集は，石狩湾漁協所属の相原秀二氏の協力により行なわれた。記して深謝する。

初めにベニザケの分析結果を紹介する。淡水中のベニザケ幼魚は，G-ATPase が3月から4月にかけて上昇し，K-ATPase の値を上回った（図4）。この時点で実験魚の海水適応能が高まったと判断されたため，循環ろ過水槽を用いた海水飼育へ移行した。海水移行後，G-ATPase は8月にかけて若干低下したが，その後は翌年の2月まで徐々に上昇した。海水中の魚におけるK-ATPase は，G-ATPase より約4-5低い値で同様の变化を示した。血中 Na は淡水飼育中と海水移行後の魚でほとんど差が認められず，実験期間を通じ148～156の間で推移した。ベーリング海の魚ではG-ATPase とK-ATPase の値がともに約15を示した（図5）。千歳支所のベニザケ親魚のG-ATPase は約3まで著しく低下したのに対し，K-ATPase は若干の上昇を示した。血中 Na はベーリングの魚が174.0，千歳支所の魚が143.5を示した。

次にサケの分析結果を紹介する。ベーリング海のサケでは，K-ATPase がG-ATPase を若干上回っていた（図5）。厚田沿岸に来遊したサケは，G-ATPase がベーリング海の魚の約1/3まで低下していたが，千歳支所の魚はさらに値を下げた。海洋域の魚のK-ATPase は大きな変化がなかったが，千歳支所の魚では値が若干高まった。血中 Na はベーリング海の値に比べて厚田沿岸の値が高く185に達したが，千歳支所の魚は140に戻った。

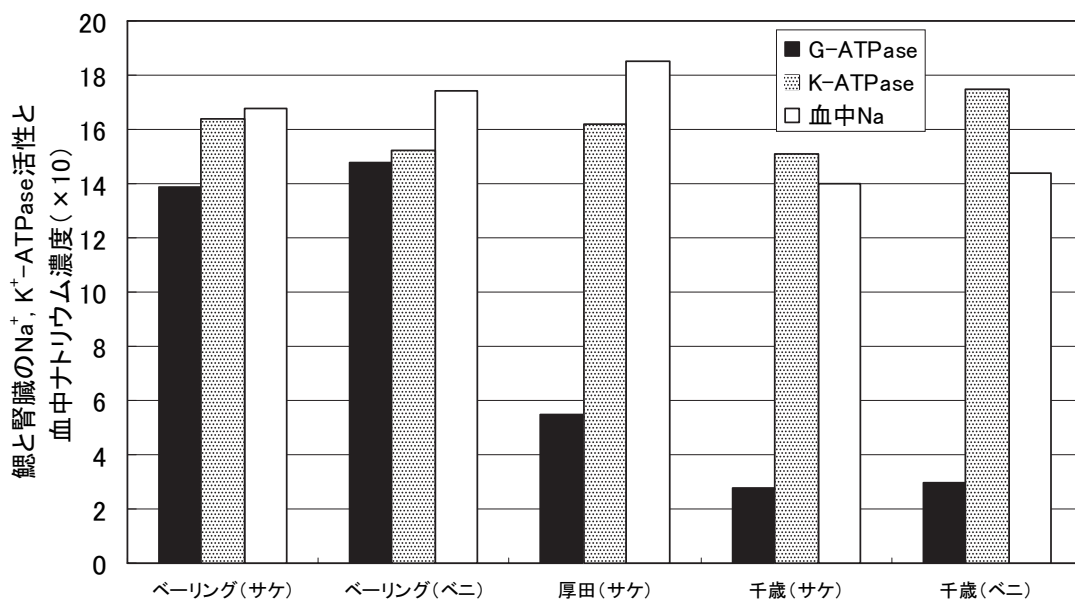


図5. ベーリング海，厚田沿岸および千歳支所で採集したサケとベニザケが示す鰓(G-ATPase)と腎臓(K-ATPase)の $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -ATPase 活性( $\mu\text{mol Pi/mg pro/h}$ )および血中ナトリウム濃度（血中 Na, mM）の変化。



以上の結果から、海洋生活移行後、産卵期に至る魚が示す浸透圧調節機能の変遷を列記すると、1) 海水に適応した幼魚や索餌回遊期の魚では G-ATPase が降海前のピーク時に比べて低下するが、この間の血中 Na は概ね安定している、2) 沿岸へ来遊した魚では G-ATPase が著しく低下し、既に浸透圧調節機能の淡水型への変化が起きるとともに、血中 Na が上昇する、3) 産卵期の魚では G-ATPase が極めて低い値を示す一方、K-ATPase は若干上昇するとともに血中 Na が降海前の値に戻る、等の経過が明らかとなった。また、サケとベニザケが示す変化は多くの面で共通していた。しかし、当初一定に保たれると予想していた体内の浸透圧が、厚田沿岸のサケではバランスが崩れ、血中 Na が上昇する結果となったことは興味深い。沿岸における血中 Na の上昇は、河川溯上を促す何らかのシグナルになっているかもしれないが、この点を明らかにするためには更なる生理、生態的な分析が待たれる。

## まとめ

本稿では、降海時期のサケとベニザケが示す海水適応能の発達過程と、その過程に与える体成長の影響について調べた実験例、および降海してから産卵期に至る魚の浸透圧調節機能に関する断片的な情報を紹介した。浸透圧調節機能は魚の生存に関わる極めて重要な機能であるから、生活史を通じてその変化を明らかにするとともに、放流魚や降海後に捕獲された魚の状態を把握することは、資源管理の一助になるだろう。その意味で、浸透圧調節機能の変遷に関する知見は特に海洋域において少ないのが現状であり、今後とも飼育実験とフィールド調査の両面から不明な時期の情報を補う必要がある。

## 引用文献

- Ban, M. 2000. Influence of various growth rates on development of gill Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>-ATPase in juvenile chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Suisanzoshoku*, 48: 503-508.
- Ban, M., and K. Yamauchi. 1991. Seasonal changes in seawater adaptability of the hatchery reared juvenile sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Hatchery*, 45: 25-33.
- 伴 真俊・笠原 昇・山内 皓平. 1987. 池産サクラマス1年魚の銀化に伴う生理的变化. 北海道立水産孵化場研究報告, 42: 27-35.
- Buckman, M., and R. D. Ewing. 1982. Relationship between size and time of entry into the sea and gill (Na+K)-ATPase activity for juvenile spring chinook salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 111: 681-687.
- Collie, N. L., and H. A. Bern. 1982. Changes in intestinal fluid transport associated with smoltification and seawater adaptation in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* (Walbaum). *J. Fish Biol.*, 21: 337-348.
- Eddy, F. B., and C. Talbot. 1985. Urine production in smolting Atlantic salmon, *Salmo salar* L. In proceedings of a workshop on salmonid smoltification (edited by J. E. Thorpe, H. A. Bern, R. L.

- Saunders, and A. Soivio). Stirling, UK. *Aquaculture*, 45: 67-72.
- Evans, R. M. 1979. Onset and rate of drinking in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) following transfer to dilute sea water. *Can. J. Zool.*, 57: 1863-1865.
- Formar, L. C., W. W. Dickhoff, C. V. W. Mahnken, and F. W. Waknitz. 1982. Stunting and parr-reversion during smoltification of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Aquaculture*, 28: 91-104.
- Hasegawa, S. T. Hirano, T. Ogasawara, M. Iwata, T. Akiyama, and S. Arai. 1987. Osmoregulatory ability of chum salmon, *Oncorhynchus keta*, reared in fresh water for prolonged periods. *Fish Physiol. Biochem.*, 4: 101-110.
- Holmes, W. N., and I. M. Stainer. 1966. Studies of the renal excretion of electrolytes by the trout *Salmo gairdneri*. *J. Exp. Biol.*, 44: 33-46.
- 中野 広・安藤義秀・白旗総一郎. 1985. サケ稚魚の Na-K-ATPase 活性の成長にともなう変化と降海サイズについて. *北水研報*, 50: 93-98.
- 岩田宗彦・平野哲也. 1991. 浸透圧調節. 魚類生理 (板沢靖男・羽生功編), 恒星社厚生閣, 東京. pp. 125-150.
- Singer, T. D., B. Finstad, S. D. McCormick, S. B. Wiseman, P. M. Schulte, and R. S. McKinley. 2003. Interactive effects of cortisol treatment and ambient seawater challenge on gill Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>-ATPase and CFTR expression in two strains of Atlantic salmon smolts. *Aquaculture*, 222: 15-28.
- Thorarensen, H., and W. C. Clarke. 1989. Smoltification induced by a 'skeleton' photoperiod in underyearling coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Fish Physiol. Biochem.*, 6: 11-18.
- 内田清一郎. 1977. 浸透圧. 魚類生理 (川本信之編), 恒星社厚生閣, 東京. pp. 318-353.
- Ura, K., K. Soyano, N. Omoto, S. Adachi, and K. Yamauchi. 1996. Localization of Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>-ATPase in tissues of rabbit and teleosts using an antiserum directed against a partial sequence of the a-subunit. *Zool. Sci.*, 13: 219-227.
- Wedemeyer, G. A., R. L. Saunders, and W. C. Clarke. 1980. Environmental factors affecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonids. *Fish. Mar. Rev.*, 42: 1-14.
- Young, G., S. D. McCormick, B. T. Björnsson, and H. A. Bern. 1995. Circulating growth hormone, cortisol and thyroxine levels after 24 h seawater challenge of yearling coho salmon at different developmental stages. *Aquaculture*, 136: 371-384.
- Zaugg, W. S., and L. R. McLain. 1970. Adenosinetriphosphatase activity in gills of salmonids: seasonal variations and salt water influences in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 35: 587-596.
- Zaugg, W. S., and L. R. McLain. 1976. Influence of water temperature on gill sodium, potassium-stimulated ATPase activity on juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Comp. Biochem. Physiol.* 54: 419-421.