

氏 名 (本籍) かしわ ぎ まさ あき
柏 木 正 章

学位の種類 農 学 博 士

学位記番号 農 博 第 1 7 1 号

学位授与年月日 昭和 5 0 年 6 月 1 2 日

学位授与の要件 学位規則第 5 条第 1 項該当

研究科専攻 東北大学大学院農学研究科
(博士課程) 水産学専攻

学位論文題目 シロサケ *Oncorhynchus Keta*
(Walbaum) の滲透圧適応に関する生理学的研究

論文審査委員 (主 査)

教授 佐藤 隆平 教授 秦 満夫

教授 津田 恒之

論文内容要旨

シロサケ *Oncorhynchus keta* は河川（淡水）で孵化するが、卵嚢を吸収して稚魚になると海に降ってここで成育する。そして2～5年後に親魚となって産卵のため再び河川に溯上する。我国におけるシロサケ資源は人工孵化放流事業によって維持、増殖がはかられているが、この放流魚の帰率を左右する要因のひとつに、これの移動に伴って生ずる環境滲透圧の変化に対する魚自身の適応能力の問題があげられる。しかしながら、この問題に関しては、受精前の卵子が低濃度海水にも耐えられない狭塩性であること、および降海期の稚魚が淡水と海水の両方に適応できる広塩性であることが知られている程度で、この他の時期についての知見は殆んどない。他のサケ・マスの場合も発眼卵から降海までの淡水生活期について多少明らかにされているにすぎない。海洋生活期についての研究はなく、これはサケ・マス全種について共通の課題となっている。

このような状況のもとで、シロサケについての長期にわたる池中飼育が可能になったので、著者はこの飼育研究に参加し、これらを材料として使用して、上述した滲透圧適応能力に関する問題を検討した。即ち、卵子から稚魚に至る成長の過程においては狭塩性から広塩性への転換がいつ、いかなる形で起つているものなのか、ならびに降海後の稚魚から幼、成魚さらには親魚に至る過程では滲透圧適応能力がいかなる形で存在しているものなのかという点についてである。

本研究では、これらの問題を論ずべく、受精卵から親魚までの全生活期の材料について、これらを滲透圧の異なる環境に移し、その後になる魚の生残状況と体内の水分、塩分の調節状況を調査するとともに（第1章）、滲透圧調節器官である腎臓とエラの構造を組織学的に観察した（第2章）、そして、前2章で得られた結果について、実際の水産増殖学への応用という観点から考察した（第3章）

第1章 滲透圧の異なる環境に対する魚の生

残りと体内水分、塩分の調節

第1節 淡水生活期、降海期の発眼卵、仔魚および稚魚について

100、75および50%海水に移したシロサケ発眼卵は孵化が遅れたばかりでなく、孵化率も低下した（Fig. 1）。しかも、これら孵化仔魚は5日以内にすべて死亡した。25%海水に移した発眼卵も、孵化率そのものは100%を記録したが、この仔魚は孵化後13日から18日の間に殆んど死亡して、最終生残率はわずか10%であった。従って、発眼卵の滲透圧適応能力は受精前卵子のそれと同様に狭塩性と判断される。

孵化直後の仔魚は25%海水に適応したが、50%より高濃度の海水には生存できなかった。これ

が10日令仔魚では25%海水の他に50%海水にも、そして20日および40日令仔魚は75%海水にまで適応することができた。即ち、仔魚期の滲透圧適応能力は魚の成長に伴って段階的に増大している(Fig. 2)。

卵嚢を吸収したばかりの60日令稚魚は100%海水に適応することができた(Fig. 3)。以後80日から180日令までの各稚魚も100%海水に対して、1尾も死亡することなく適応した(Fig. 4)。従って、これらの稚魚の滲透圧適応能力は広塩性と判断される。従来、本種の90日から150日令の間の稚魚については、海水適応能力の一時的な低下が起るといわれてきたが、本研究ではこのような現象は認められなかった。

仔魚および稚魚の海水抵抗試験に伴って測定した魚体水分量の結果において、水分量が仔、稚魚の成長と関連して特徴ある変動を示した。即ち、孵化直後の仔魚の水分量が平均59.6%であったが、20日令同65.8%、40日令同80.0%と増加し、この後は60日令同79.7%、100日令同81.1%とほぼ一定となった(Fig. 5)。この40日令という時期は、水温10°Cで飼育して、仔魚が浮上して摂餌を開始した時であった。そこでこの変化に関連して、仔稚魚の生理状態についての知見を得るべく、血球組成を調査したところ、この場合も40日令以前の血球組成の主体が第一次赤血球や未熟赤血球で占められていたが、以後成熟赤血球がこれらに替っていた(Fig. 6)。さらに第2章でも、この時期と一致して、腎機能の役割が前腎組織から中腎組織へと移行するとともにエラでは塩分排泄に関与すると思われる細胞の数が増加して、エラ上皮細胞総数に対する割合がほぼ一定となった。シロサケについては他のサケ、マスにみられるようなスマルト変態現象が報告されていないが、仮にこの現象がシロサケにもあるとするならば、その時期はこのような生理生態的諸変化が一致して起る仔魚の浮上期に求められるのではなかろうかと思われる。

第2節 海洋生活期の稚魚、幼魚および成魚について

海水および淡水に飼育したシロサケについて試験した。海水飼育の孵化後3, 4, 6, 9, 12および25ヵ月令の稚・幼・成魚はすべて淡水に適応した(Table 1)他方、淡水飼育の孵化後9, 12および18ヵ月令幼・成魚も海水に適応した(Table 2)従って、海洋生活期シロサケの滲透圧適応能力は広塩性と推察される。

第3節 溯河期の親魚について

シロサケ親魚では、海から河川に移動するにつれて、血液滲透圧の低下が認められた(Table

3) 。海で捕獲した親魚を人為的に淡水に移した時は、血液滲透圧の低下が溯河移動時よりも著しかった。また、これとは反対に溯河親魚を海水に戻した時は、血液滲透圧が著しく上昇し、その値は海で捕獲した親魚のそれよりも高かった。前述したようにシロサケ降海稚魚は、このような環境滲透圧の変化に対して2~3日以内には魚体水分量を調節して適応したが、この親魚はそれ以上の日数を要しておそれを調節できなかった。従って、溯河期にある親魚の滲透圧適応能力が広塩性であるとしても、これは稚魚のそれよりも劣っていると考えられる。

第2章 滲透圧調節機構

第1節 腎臓について

孵化直後のシロサケ仔魚の腎臓は前腎組織だけが糸球体、細尿管構造を有し機能的であった。しかし、仔魚の成長に伴ってこの構造は退化、消失し、これに替って中腎組織内に糸球体、細尿管構造が形成された。これらの変化がほぼ完了したが、浮上期の40日令仔魚であり、この後は中腎組織だけが腎機能を営むようになった。

中腎組織における腎単位は腎小体、頸節、基部曲節、末部曲節および集合管の計5節で構成されている典型的な淡水硬骨魚型で、通常末部曲節を欠く4節の海産硬骨魚とは異なっていた。しかし、海水飼育シロサケは腎臓とその腎単位各節の大きさが淡水飼育魚に比べて小さくなっていた。この小型化は海水飼育の年令の高い魚において顕著であった(Fig. 7)。一般に、海産硬骨魚の腎単位は淡水硬骨魚のそれよりも小さいことが知られているが、本研究では同一魚種の間でもその環境滲透圧が異なると同様の差異を生ずることがわかった。

第2節 エラについて

シロサケエラ上皮にも酸好性の顆粒に富む大型の細胞が観察され、これが一般の海産硬骨魚や広塩性魚類において指摘されている。いわゆる塩分泌細胞と同様の特徴を有していた(Fig. 8)。大型細胞は孵化直後の仔魚にも少数出現していたが、これは弱塩基好性で核も大きくて機能的には未熟なものであると考えられる。この細胞が酸好性を呈したのは、仔魚が高張な75%海水に耐えられるようになった20日令以後であった。また、この細胞は仔魚の成長に伴って数が増加した。そして、浮上期の40日令を境にその数はほぼ一定となった(Fig. 9)。

降海期稚魚におけるこの大型細胞は長さが16~20μの高円柱状でミトコンドリアが濃密であつ

た。海水飼育幼・成魚の場合もこれと同じ特徴を有していた。これに対して、淡水飼育幼・成魚のそれは直径15~16 μ の球形状でミトコンドリアも粗であった。このような滲透圧環境の相異による細胞形態の変化は、すでにウナギやフンドウルのいわゆる塩分分泌細胞において明らかにされており、シロサケのこの大型細胞も海水適応時の塩分排泄に関与しているものと考えられる。従って、仔魚および稚魚では、この細胞が淡水にいながらにして発達、増加し、降海移動に先立つ準備を行なっていると考えられる。

³Hチミジン注射シロサケ稚魚のエラ上皮のオートラジオグラフによって、この組織が細胞再生系であり、この系には酸好性の大型細胞と呼吸細胞が属していることが判明した。そこで淡水と海水とにわけて飼育した稚魚について、エラ上皮の細胞集団動力学を観察したところ、淡水飼育稚魚の上皮細胞の分裂周期の長さは約38時間と推定された。(Fig. 10)。従って塩分排泄に関与すると思われる酸好性の大型細胞がこのように比較的短い時間で増殖供給されていると推測され、これは前章で明らかにした降海期稚魚の淡水から海水へ移されてわずか2~3日以内に適応できる能力があるということを裏づける有力な証拠のひとつとなる。

他方、海水飼育稚魚の場合には分裂細胞の標識率変動の山と谷が明瞭でなく、分裂周期の長さは求めることができなかった。これについては、未分化細胞におけるグレイン数の半減期も淡水飼育魚で約24時間、海水飼育魚で約21時間と両者の間で異なっていたので、恐らく稚魚が淡水にいる場合は酸好性の大型細胞と呼吸細胞の両者の分裂周期がほぼ同じであるのに対して、これが海水にいる場合にはその両方もしくはいずれか一方の細胞の分裂周期に変化が起っていることが推察される。

第3章 本研究の結果の水産増殖学への応用

前2章で得られた結果は、水産増殖学に次のように応用することができる。

1)、我国のシロサケ人工孵化放流事業では各河川の採卵用親魚の捕獲場が実際の産卵場よりも下流に設置されている場合が多く、その極端な所では干満の影響を受けることがある。また岩手県においては湾内の海水域で捕獲した親魚からの採卵も実施されている。しかしながら、本研究で明らかになったように卵子の海水適応能力は狭塩性であるために、このような親魚から採卵、受精に際しては海水との接触を極力避ける配慮が必要である。

2)、シロサケは淡水生活期間が短いため、これを淡水に長期間飼育することは困難であると考えられてきた。特に人工孵化放流事業においては、稚魚の場合孵化後90日から150日令の間に海水適応能力が低下するという理由で、それ以前の稚魚の放流が奨励されてきた。しかし、本研究では2回の試験ともこのような海水適応能力の低下は認められなかったため、このことを「第5回サケ・マス増殖協議会」に公表した(1968)。その後、この90-150日令稚魚の障害については、餌料や環境などの飼育条件が適正でない時に起っていたことが明らかになった。

3)、シロサケの淡水における長期飼育の可能性が確かめられたので、最近では魚体を大きくして食害による減耗を低下させようとする給餌飼育放流が実施されるようになった。この考え方をさらに発展させて幼魚の放流の可能性についても論議されている。このような事業や試験が行なわれる場合に、まず問題になるのがこれらの魚の海水適応能力である。本研究では、淡水飼育幼魚が広塩性であると判断されたので、この放流が可能と思われる。

4)、シロサケも含めて一般にサケ・マスの成育は淡水におけるよりも海水における方が成長などの面で優れていることが知られている。それをもとにして、稚魚および幼魚の給餌飼育を海水中で行なうことが試験されてきている。この場合、魚の海水馴致の時期と方法が課題になるが、本研究の結果からは、卵嚢吸収稚魚以降のものであれば、時期的にも問題はなく、また海水に直接移すことも可能であると思われる。

5)海水飼育魚の放流に際しては、母川回帰性との関連において、これの淡水域(河川)への放流が必要な場合も予想されるが、本研究の海水飼育稚、幼魚が広塩性と判断されたので、これも可能と思われる。

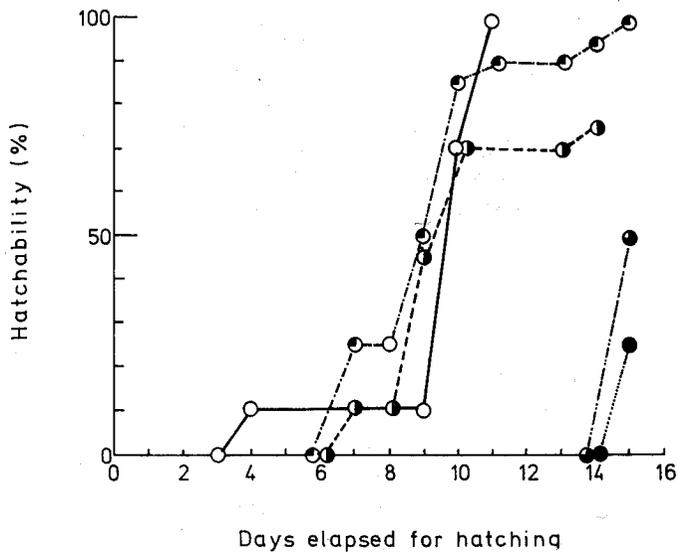


Fig. 1. Cumulative hatchability of chum salmon eyed period eggs transferred to various concentrations of salt water from fresh water.

○—○; fresh water (control), ●—○; 25% salt water, ●—●; 50% salt water, ●—●; 75% salt water, ●—●; 100% salt water (18.57% chlorinity)

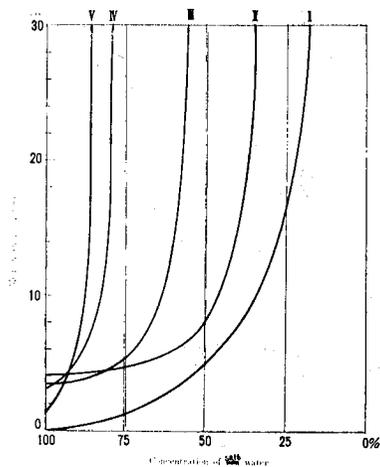


Fig. 2. Median survival time of chum salmon alevins at different stages after transfer to various concentrations of salt water.

I; Hatched in the experimental salt water
 II; Immediately after hatching in fresh water
 III; 10 days after.
 IV; 20 days after.
 V; 40 days after.

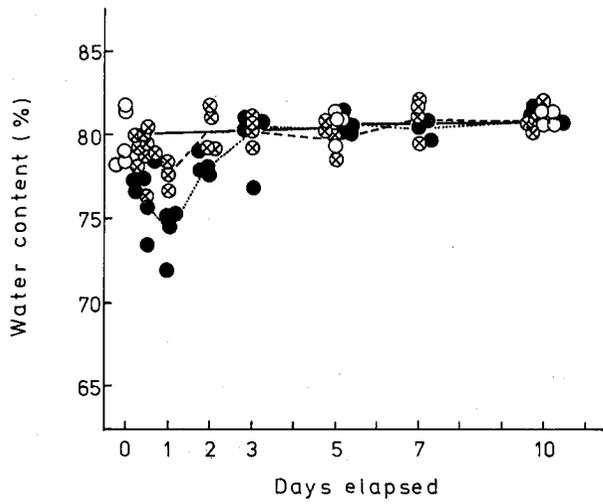


Fig. 3. Changes of body water content of the 60 days chum salmon fry transferred to 100% (●—●) and 50% (⊗—⊗) salt water from fresh water (○—○). Experimental results in 1970.

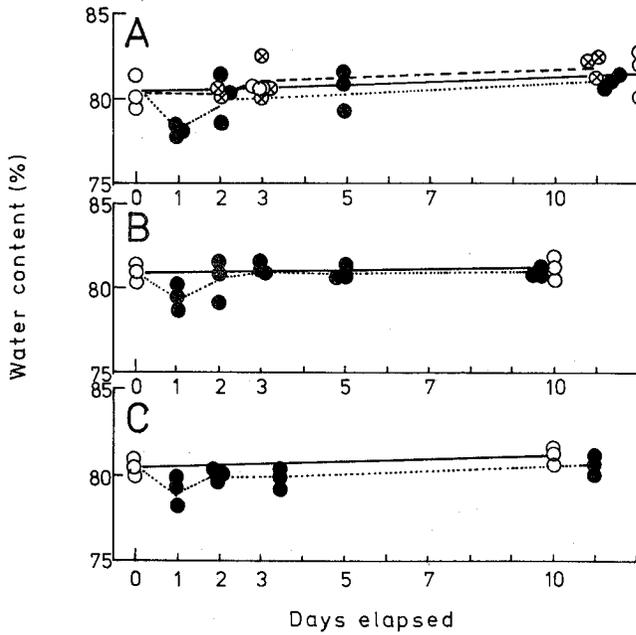


Fig. 4. Changes of body water content of the 90 days (A) 120 days (B) and 140 days (C) chum salmon fry transferred to 100% (●—●) and 50% (⊗—⊗) salt water from fresh water (○—○). Experimental results in 1966 for A and in 1970 for B and C.

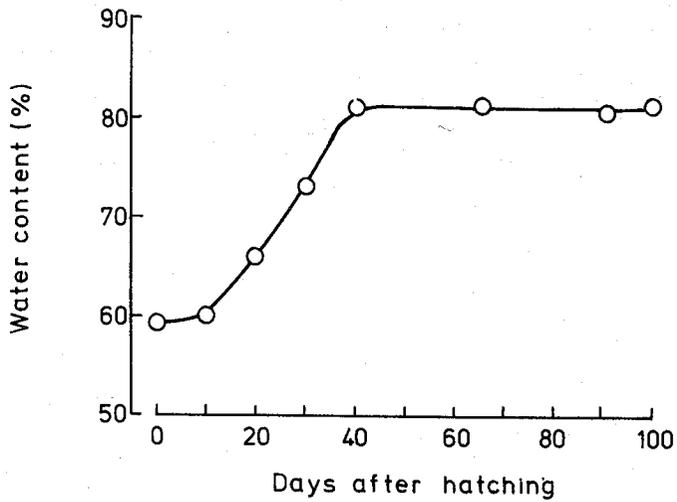


Fig. 5. Changes of body water content of chum salmon alevins and fry in relation to their growth. Each open circle represents the average value quoted from the control of Fig. 6-10.

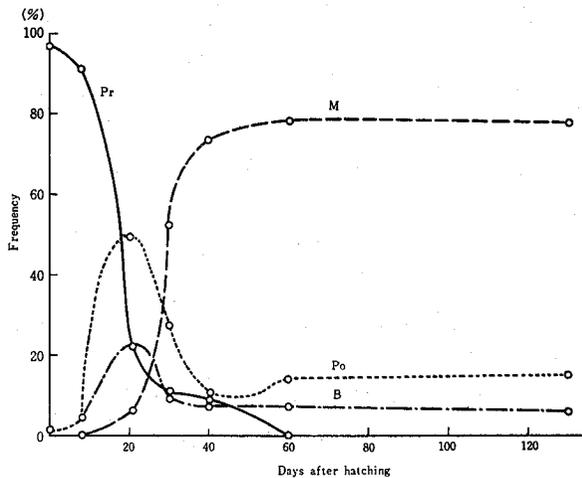


Fig. 6. Changes of erythrocytic cell constituents in blood of chum salmon alevins and fry in relation to their growth. Each open circle represents the average value.

Pr; Primary erythrocyte, Po; Polychromatic erythrocyte, B; Basophilic erythrocyte, M; Mature erythrocyte.

Table 1. Changes of osmotic properties of blood of chum salmon fry and adult after transfer to fresh water from salt water

Fish			Salt water chlorinity (%)	Survival rate (%)		Blood *1							
Age (months)	Length (cm)	Weight (g)				Water (%)		-Δ (°C)		Na (mEq/l)		Cl (mEq/l)	
						SW	FW	SW	FW	SW	FW	SW	FW
3	3.8	0.8	19.04	100	100								
4	6.2	2.7	19.04	100	100								
6	10.0	10.0	18.63	100	100	84.9	85.4	0.77	0.74				
9*2	17.6	76.0	11.10	100	100	81.8 ±2.4	82.4 ±3.3	0.79 ±0.05	0.79 ±0.07	177.5 ±13.2	167.5 ±20.1	140.2 ±16.1	127.8 ±18.3
12*2	24.0	168.0	15.95	100	80	81.2 ±4.2	82.5 ±4.3			170.5 ±12.2	161.6 ±15.7	130.1 ±10.1	122.3 ±16.3
25	30.7	370.0	14.99	100	100	75.3	77.3	0.98	0.58				

*1 SW; fish in salt water, FW; fish in fresh water

*2 Value of blood properties showing Mean ± S.D. (standard deviation),
N=10 fish

Table 2. Changes of osmotic properties of blood of chum salmon fry and adult after transfer to salt water from fresh water

Fish			Salt water chlorinity (%)	Survival rate (%)		Blood *1, 2							
Age (months)	Length (cm)	Weight (g)				water (%)		Na (mEq/l)		Cl (mEq/l)			
						FW	SW	FW	SW	FW	SW	FW	SW
9	17.0	53.0	18.43	100	100	83.5 ±2.3	81.8 ±3.6	156.5 ±7.6	165.9 ±11.2	124.4 ±10.6	142.1 ±13.2		
12	18.1	68.5	16.60	100	100	82.6 ±4.1	82.0 ±3.3	131.2 ±16.2	136.3 ±13.4	119.2 ±6.7	136.7 ±10.3		
18	21.5	158.0	18.25	100	90	86.9 ±1.4	84.4 ±2.5	121.7 ±12.2	135.4 ±15.2	114.6 ±12.2	131.2 ±16.1		

*1 Value of blood properties showing Mean ± S.D. (standard deviation),
N=10 fish

*2 FW; fish in fresh water (control), SW; fish in salt water

Table 3. Changes of blood osmotic properties of parent chum salmon during the migration from sea to river, and of the fish transferred to fresh water from sea water or vice versa.

Remarks	Fish			Blood *1			
	No.	Length (cm)	Weight (g)	Water (%)	-Δ (°C)	Na (mEq/l)	Cl (mEq/l)
During the migration*2							
St. 1 (Sea)	4	57.8	2.52	79.2±1.1	0.78±0.02	197.5±6.1	147.8±7.7
St. 2 (Sea)	7	58.2	2.74	78.0±1.3	0.79±0.03	194.6±17.7	157.5±12.4
St. 3 (River)	10	63.1	2.74	81.8±1.6	0.66±0.03	192.6±33.7	140.8±16.8
Spent fish in fresh water pond*3							
5 days after	4	64.6	2.20	84.0±2.2	0.61±0.03	159.0±21.3	111.0±30.8
10 days after	4	63.4	2.81	81.3±3.1	0.76±0.09	150.9±29.0	111.4±21.2
Transfer from sea water (St. 1) to fresh water							
3 days after	5	58.3	2.46	84.4±2.6	0.58±0.04	136.6±44.0	106.2±4.1
Transfer from fresh water (St. 3) to sea water							
4 days after	6	45.3	0.87	84.6±4.2	0.77±0.01	231.8±11.8	178.6±22.3

*1 Each value showing the mean ± S.D. (standard deviation)

*2 St. 1; Outer part of bay, St. 2; Inner part of bay, St. 3; Spawning ground in the river.

*3 These fish seemed to be finished their spawning within 3 days after transfer to fresh water pond from St. 3.

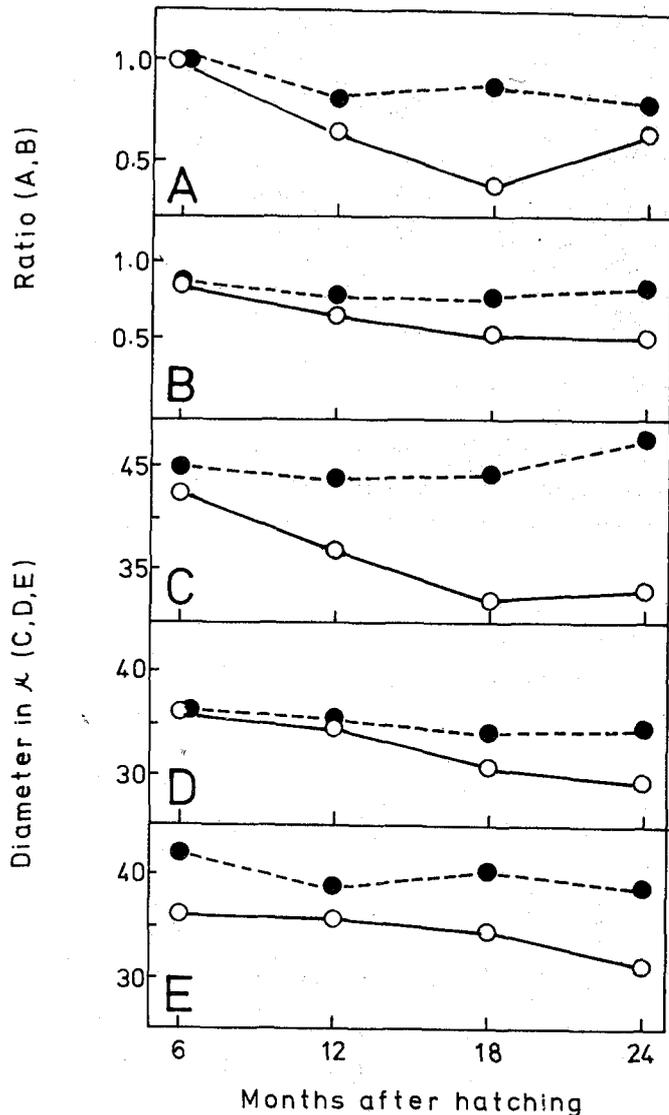


Fig. 7. Differences in size of each part of the kidney between two groups of chum salmon reared in salt water (○—○) and fresh water (●—●) with reference to their growth. Each point showing the average value.

A; Weight ratio $\times 100$ of kidney to body.

B; Length (diameter) ratio of glomerulus to Bowman's capsule

C; Diameter in μ of the first proximal convoluted segment

D; Diameter in μ of the second proximal convoluted segment

E; Diameter in μ of the distal convoluted segment.

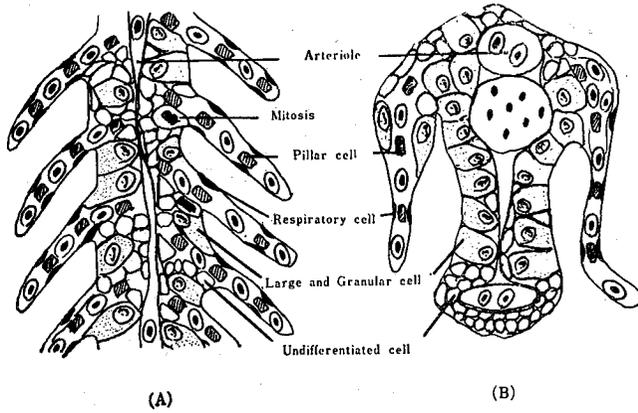


Fig. 8. The diagram showing the branchial epithelium at the longitudinal (A) and transverse section (B) of chum salmon alevins and fry.

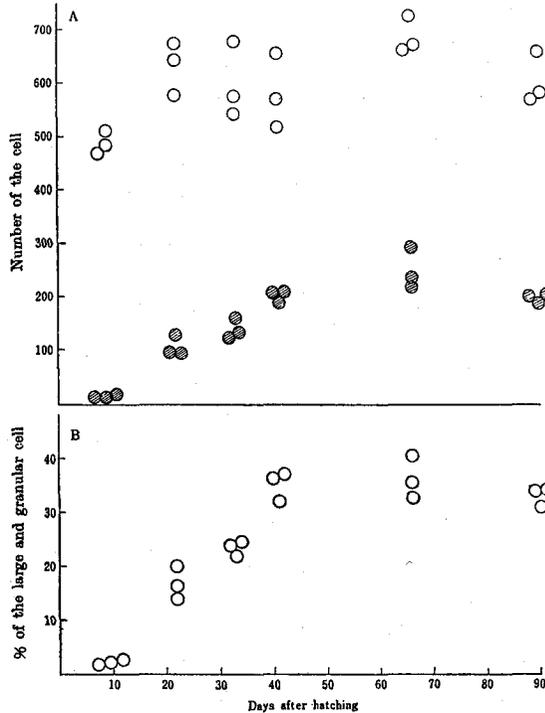


Fig. 9. Changes in cell number of branchial epithelium of chum salmon alevins and fry in relation to their growth in fresh water. A; Number of the large and granular cells (●) and the total cells (○), B; the ratio of the large and granular cells to total cells. Each circle represents an individual.

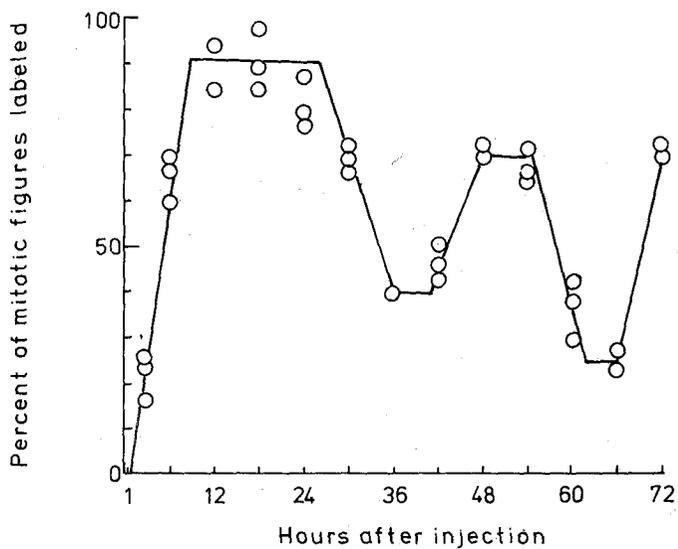


Fig. 10. Changes of the ratio of labeled mitotic figures to total mitoses in gill epithelial cells of chum salmon fry reared in fresh water (Water temperature; 10°C). Each open circle represents an individual.

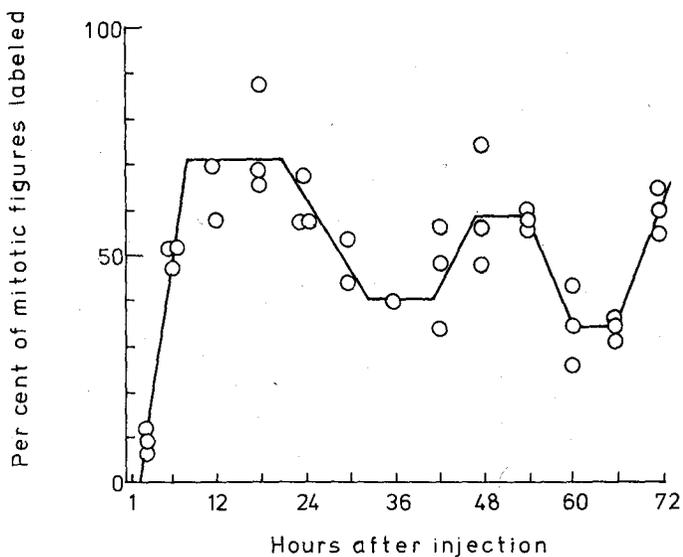


Fig. 11 . Changes of the ratio of labeled mitotic figures to total mitoses in gill epithelial cells of chum salmon fry reared in salt water (Water temperature; 10 C). Each open circle represents an individual.

審査結果の要旨

大西洋及び太平洋産サケ・マスに関しては、一般に降海期のスマルトの塩分抵抗が研究されているけれども、孵化後間もなく降海するために、スマルト期が明瞭でないシロサケについては、この時期の塩分抵抗に関する研究が極めて少ない。また、サケ・マスの全種類について、海洋生活の幼・成魚の塩分抵抗の研究は殆んどない。たまたま、シロサケを海水池で稚魚から成魚まで3ヶ年継続飼育することができたので (Sato, Kashiwagi 他1968), その各成長期の魚を材料として、それぞれの海水或いは淡水に対する抵抗力を生理学的に解析した。その結果、シロサケは孵化後約40日を経て降海するにかかわらず、100%海水に対しては、それよりも遅れて、孵化後60日以降に初めて抵抗できることが判った。然し、これらの稚魚は孵化後40日の降海期を境として、血液の成熟赤血球の組成が一定になり、中腎組織内の糸絨体及び細尿管が発達し、鰓上皮の大型細胞が増加するなど、成体が具えている形質がすでに始まっていることを指摘した。また、本研究では、海水生活期のシロサケ幼・成魚が淡水に堪えることも確めたが、このような外囲の塩分変化に対する魚体滲透圧調節のための過剰塩類の排出は鰓の塩分泌細胞によるといわれているが、シロサケにおいても、海水中でこれに相当する酸好性の顆粒に富む大型細胞が発達することが認められたのみならず、この細胞が大凡38時間の周期で更新することを、3H-チミジンを用いたオートラジオグラフによって明らかにし、シロサケが比較的短時間に海水抵抗力を獲得できることを証明した。一方、淡水で長く飼育されたシロサケは、中腎の腎単位の各節が大きく発達することを組織学的に確め体液の過剰水分が尿として排泄されることを裏付けした。

以上のように本論文は、シロサケの海水或いは淡水に対する滲透圧抵抗を、その一生にわたって明らかにしたのみならず、これらの生理機構を、主として組織学的手法によって研究したが、この研究において初めて明らかにされた部分も多い。また、本研究の結果は人工孵化放流を主体としたシロサケ増殖管理の向上に貢献するところも大きい。よって、著者は研究能力が充分であり、農学博士の学位を授与される資格を有するものと、審査員一同は認定した。