

絶食時および動橋川放流後のサクラマス幼魚の代謝変化： 生化学指標による放流魚の栄養状態評価の試み

四方 崇文*

(2022年11月3日受付, 2023年3月12日受理, 2023年6月19日J-STAGE早期公開)

石川県水産総合センター

Metabolic changes in juvenile masu salmon during starvation and after release into the Iburibashi River in the Hokuriku region: An attempt to evaluate the nutritional condition of released fish using biochemical indices

TAKAFUMI SHIKATA*

Ishikawa Prefecture Fisheries Research Center, Noto, Ishikawa 927-0435, Japan

The metabolic response of hatchery-reared juvenile masu salmon *Oncorhynchus masou* to prolonged starvation was examined in a rearing experiment. Moreover, the fish released into the Iburibashi River in autumn for stock enhancement were recaptured and their nutritional condition was biochemically evaluated. The hepatic glucose-6-phosphate dehydrogenase (G6PDH) activity and muscle triglyceride (TG) content of the starved fish were significantly lower than those of the fed fish, whereas the hepatic alanine transaminase (ALT) and muscle acid protease (AP) activities of the starved fish were significantly higher than those of the fed fish. These results indicate that hepatic lipogenesis was depressed and hepatic amino acid catabolism and muscle proteolysis were enhanced during starvation. In the release-recapture experiment, the recaptured fish had lower hepatic G6PDH activity and muscle TG content and higher hepatic ALT and muscle AP activities than the fish before the release. The nutritional condition of the recaptured fish was evaluated using a discriminant function constructed from the biochemical data of the rearing experiment. Sixty-nine percent of the recaptured fish were evaluated to be under the starvation condition. This result indicates that the nutritional condition of the released fish was considerably reduced in the river.

キーワード：栄養状態, 酵素活性, サクラマス, 絶食, 代謝, 放流

サクラマス *Oncorhynchus masou* は日本北部における沿岸漁業の重要種である。¹⁻³⁾ 本種は孵化後少なくとも1年間を河川で過ごし, 春にスモルトとして降海し, 1年間の海洋生活を経て成魚として母川に回帰する。¹⁻³⁾ 1990年代以降, 本種の沿岸漁獲量は減少傾向にあり, 特に日本海側で減少が著しい。^{4,5)} 石川県沿岸でも1980年代のピーク時には年間290トンもの成魚が漁獲されたが, 1980年代末以降, 漁獲量は急速に減少し, 近年は年間数トン程度となっている。このような状況の中, 日本海側では富山県以北, 太平洋側では岩手県以北で本種の孵化放流が続けられており,⁶⁾ 石川県でも2006年まで孵化放流事業を行っていた。石川県では, 能登地

域の鶴飼川と米町川で1歳魚の春放流, 加賀地域の動橋川で当歳魚の秋放流を行っていたが,⁷⁻⁹⁾ 秋放流については, 降海幼魚や回帰親魚の捕獲尾数が少なく, 河川内調査でも放流後2か月ほど経過すると捕獲尾数が急減することから, 河川内での放流幼魚の栄養状態の悪化とそれによる減耗の可能性が考えられた。¹⁰⁾

魚類の体成分含量や各種酵素活性は栄養状態や生息環境によって変動することが知られており,¹¹⁻¹⁴⁾ それらの測定結果から放流魚の栄養状態が評価できると考えられる。¹⁵⁻²⁶⁾ サクラマスについては, 主に体脂質含量から河川内での栄養状態が評価されているが,²²⁻²⁵⁾ 脂質含量だけでは評価が不十分との指摘もある。²⁶⁾ 本研究では, 絶

食時および動橋川放流後のサクラマス幼魚の体脂質含量と各種酵素活性を測定し、両環境下での幼魚の代謝変化を明らかにした。そして、体脂質含量や酵素活性の生化学指標に基づいて放流幼魚の栄養状態を評価することを試みた。

材料と方法

飼育試験 石川県水産総合センター所属の内水面水産センター（加賀市山中温泉荒谷町）で孵化生産したサクラマス当歳幼魚を試験に供した。本飼育試験については、動橋川に秋放流した幼魚の栄養状態の評価基準を得る目的があり、水温や光の条件を河川環境に近づけるため、動橋川沿いに位置する内水面水産センターで秋から冬に河川水を用いて自然光下で行った。即ち、屋外ビニールハウス内に1000 L円形水槽を設置し、動橋川支流水を注水した。この水槽に幼魚を収容し、市販飼料を与えて2週間馴致した。馴致後、幼魚（平均体重16.5 g）の背鰭基部後方に番号付きリボンタグを装着し、体重と尾叉長を測定し、1000 L円形水槽2基に60尾ずつ収容し、それぞれを給餌区および絶食区とした。1998年11月9日から飼育試験を開始し、絶食区は無給餌とし、給餌区には市販飼料を1日2回飽食給餌した。摂餌状況をみながら給餌量を調節し、給餌量と体重から期間毎の給餌率（ $100 \times 1日1尾当たり平均給餌量 / 期間平均体重$ ）を求めた。試験開始時、開始後18、42および65日目に両区からそれぞれ8-10尾を取り上げ、タグ番号を確認した後、体重、尾叉長および肝臓重量を測定し、肝臓重量指数（ $HSI = 100 \times 肝臓重量 / 体重$ ）と肥満度（ $Condition\ factor = 1000 \times 体重 / 尾叉長^3$ ）を求め、さらに背鰭基部から側線までの背側筋肉を採取した。肝臓と筋肉は分析試料として -80°C で凍結保存した。また、試験開始66日目以降も給餌または絶食飼育し、112日目（翌年3月1日）まで斃死尾数を記録した。

河川内調査 内水面水産センターで孵化生産し、標識として脂鰭を切除した約7万尾の当歳幼魚を1999年9月17日および9月27日に動橋川の5か所（Fig. 1）に放流した。9月27日には放流前の幼魚から20尾（平均体重16.9 g）を取り上げ、放流時の試料とした。放流後の同年11月4日、12月13日、翌年1月18日、3月27日にFig. 1の3定点（St. 1-3）で地曳網による捕獲調査を行い、捕獲した幼魚の脂鰭の有無から放流幼魚を特定した。放流時の幼魚、並びに河川で捕獲した放流幼魚を氷蔵して内水面水産センターに持ち帰り、直ちに体重、尾叉長、肝臓重量および胃内容物重量を測定し、HSI、肥満度および胃内容物重量指数（ $SCI = 100 \times 胃内容物重量 / 体重$ ）を求め、さらに背側筋肉を採取した。肝臓と筋肉は分析まで -80°C で凍結保存した。

生化学指標 肝臓を5倍量の50 mM イミダゾール緩

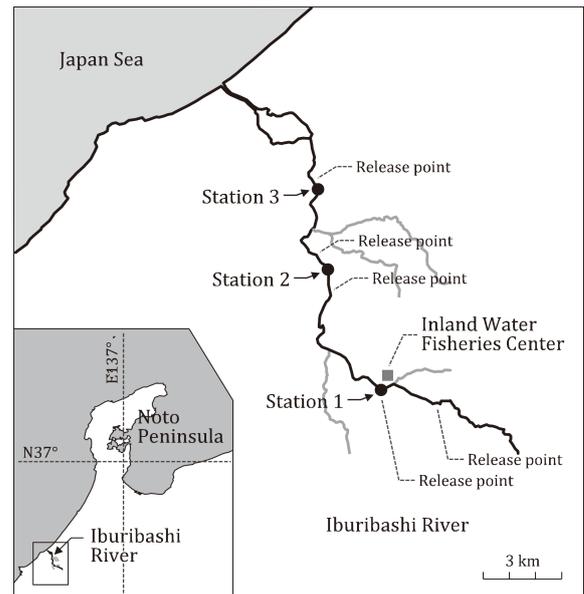


Fig. 1 Map showing the release points and the sampling stations on the Iburibashi River and the Ishikawa Prefecture Inland Water Fisheries Center.

衝液（pH 7.5, 1 mM EDTA 含む）とともにホモジナイズし、遠心分離（ $15000 \times g$, 4°C , 15分間）した。この上清液を酵素液とし、グルコース-6-リン酸脱水素酵素（G6PDH：EC 1.1.1.49）、ホスホグルコン酸脱水素酵素（PGDH：EC 1.1.1.44）、6-ホスホフルクトキナーゼ（PFK：EC 2.7.1.11）、フルクトースビスホスファターゼ（FBPase：EC 3.1.3.11）、アラニントランスアミナーゼ（ALT：EC 2.6.1.2）、アスパラギン酸トランスアミナーゼ（AST：EC 2.6.1.1）の活性を既報の方法^{14,27)}で測定した。これら酵素については、反応温度 25°C で1分間に $1 \mu\text{mol}$ の基質または補酵素を変化させる速度を1 unitと定義し、組織1 g当たりのunit数で活性を示した。

筋肉を5倍量の0.5% KCl水溶液とともにホモジナイズし、遠心分離（ $3300 \times g$, 4°C , 10分）した。この上清液の酸性プロテアーゼ（AP）活性を既報²⁸⁾の方法で測定した。APについては、反応温度 30°C で1分間にチロシン $1 \mu\text{mol}$ 相当の基質を分解する速度を1 unitと定義し、組織1 g当たりのunit数で活性を示した。筋肉を3 mLのエタノール・エーテル混液（体積比3：1）とともにホモジナイズし、遠心分離（ $3300 \times g$, 10分間）した。この上清液のトリグリセリド（TG）濃度を和光純薬工業製のトリグリセリドG-テストワコーで測定した。¹⁷⁾

統計処理 飼育試験の給餌区と絶食区の平均値の比較はStudentまたはWelchの*t*検定、河川内調査の定点毎の平均値の比較は分散分析による。いずれの検定でも

有意水準は0.05とした。また、飼育試験開始時の10尾と給餌区の24尾を摂食状態、絶食区の24尾を絶食状態とし、それらのG6PDH、ALT、APおよびTGの測定値を学習データとした線形判別分析を行い、河川内調査の放流幼魚の栄養状態を生化学的に評価するための判別関数を構築した。本種を含むサケ科魚類では、栄養状態の評価指標に肥満度や脂質含量が用いられている。¹⁹⁻²⁵⁾そこで、肥満度とTG含量を変数とする判別関数も同様に作成した。判別分析には、統計解析ソフトR（バージョン3.5.2）を用い、赤池情報量規準を用いた増減法により変数選択し、さらに学習データを用いた一個抜き交差検証（LOOCV）により判別率を評価した。

結 果

飼育試験 飼育期間中、水温は徐々に低下し、これにともなって給餌区の給餌率も低下した（Fig. 2）。給餌区の体重と尾又長は期間を通じて上昇したが、給餌率の低下により成長は鈍化した。一方、絶食区の尾又長は横

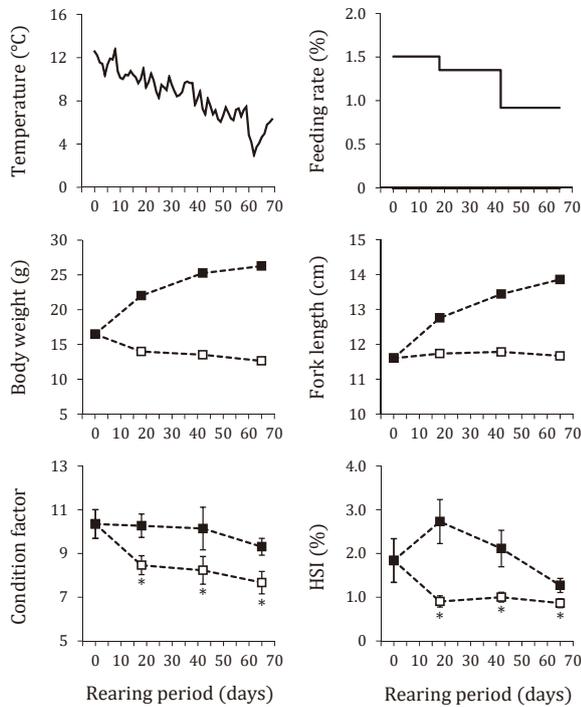


Fig. 2 Changes in the water temperature, daily feeding rate, body weight, fork length, condition factor and hepatosomatic index (HSI) in the rearing experiment. The *filled squares* and *open squares* indicate the fed and starved fish, respectively. Body weight and fork length were calculated from the initial average value and the change rate in each period. Values of the condition factor and HSI are means and standard deviation for 8 to 10 fish. Asterisks indicate significant group differences at $p < 0.05$.

ばいで、体重は低下した。肥満度は給餌区ではやや低下し、絶食区では大きく低下し、18日目以降、両区間に有意差が認められた。HSIは給餌区では18日目に上昇し、それ以降、低下傾向となり、絶食区では18日目に低下し、それ以降は0.9%前後の低値で推移した。開始後112日目まで斃死状況を調べたところ、給餌区では斃死魚はみられなかったが、絶食区では45日目に1尾、100日目に1尾、112日目に1尾の斃死が確認され、その肥満度は5.7-7.3と著しく低かった。

肝臓のG6PDHとPGDHの活性は給餌区では上昇する傾向にあったが、絶食区では42日目以降低下し、両区間に有意差が認められた（Fig. 3）。ALTとASTの活

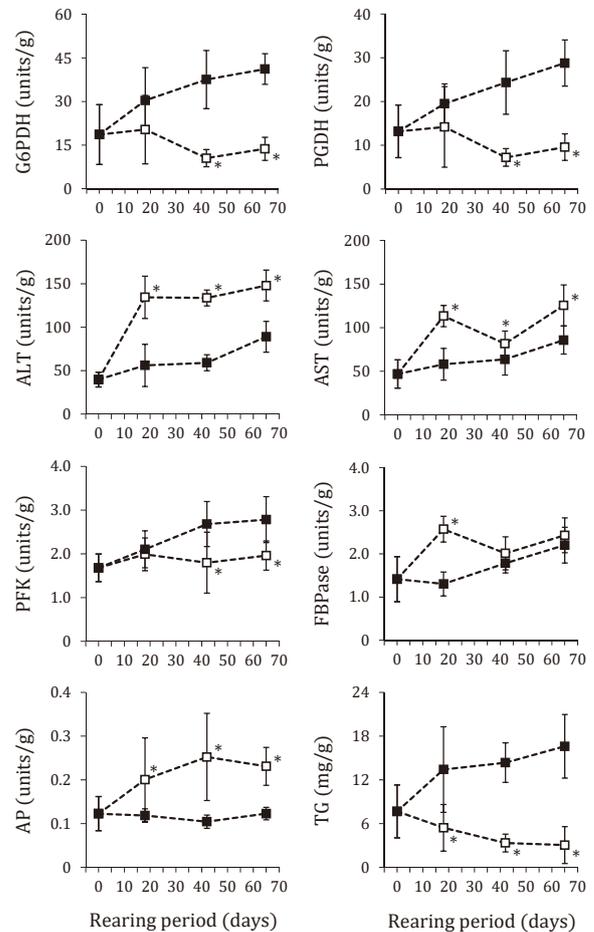


Fig. 3 Changes in the hepatic glucose-6-phosphate dehydrogenase (G6PDH), phosphogluconate dehydrogenase (PGDH), alanine transaminase (ALT), aspartate transaminase (AST), 6-phosphofructokinase (PFK) and fructose-bisphosphatase (FBPase) activities, muscle acid protease (AP) activity and muscle triglyceride (TG) content in the rearing experiment. The *filled squares* and *open squares* indicate the fed and starved fish, respectively. Values are means and standard deviation for 8 to 10 fish. Asterisks indicate significant group differences at $p < 0.05$.

性は給餌区ではやや上昇する傾向にあったが、絶食区では18日目に大きく上昇し、それ以降は高いまま推移し、給餌区との間に有意差が認められた。PFK活性は絶食区では概ね横ばいであったが、給餌区では上昇する傾向がみられた。一方、FBPase活性は18日目には給餌区に比べて絶食区で有意に高かったが、それ以降、有意な区間差はみられなかった。なお、図示していないが、FBPaseとPFKの活性比 (FBPase/PFK) の平均値は開始時には0.87であり、給餌区では18日目に0.62, 24日目に0.67, 65日目に0.82と概ね一定であったが、絶食区では18日目に1.33, 24日目に1.44, 65日目に1.27と高い傾向がみられ、24日目を除いて有意な区間差が認められた。筋肉のAP活性は給餌区では概ね横ばいであったが、絶食区では上昇し、18日目以降、有意な区間差が認められた。筋肉のTG含量は給餌区では増加、絶食区では減少し、18日目以降、両区間に有意差が認められた。

河川内調査 河川水温は11月4日には12.7-15.0°C,

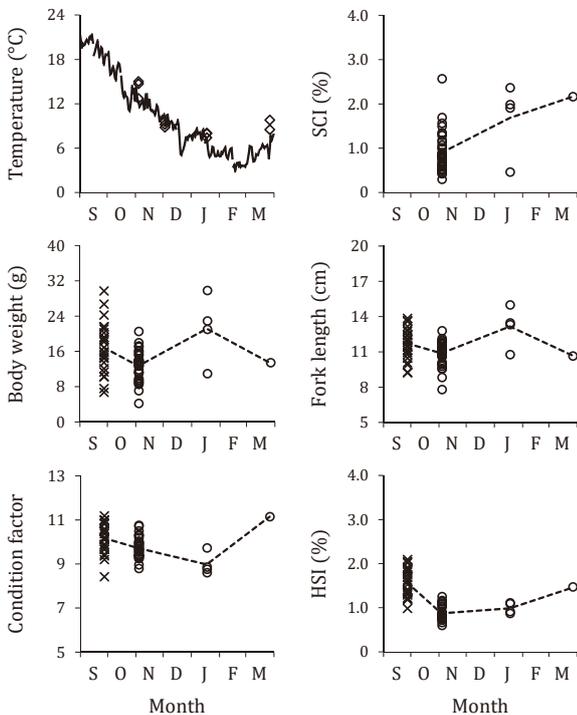


Fig. 4 Changes in the water temperature of the Inland Water Fisheries Center and the Iburibashi River, stomach content index (SCI), body weight, fork length, condition factor and HSI in the release-recapture experiment. The solid line and open diamonds show water temperatures of the Inland Water Fisheries Center and the sampling stations, respectively. The x-marks and open circles indicate data of individual fish before and after the release, respectively. The dotted line shows the changes in the mean.

12月13日には8.8-9.6°C, 1月18日には7.4-8.0°C, 3月27日には8.5-9.8°Cであり、内水面水産センターの注水水温に類似した変動がみられた (Fig. 4)。放流幼魚の捕獲尾数は11月4日には36尾 (St.1, 15尾; St.2, 16尾; St.3, 5尾), 12月3日には0尾, 1月18日には4尾 (St.1, 3尾; St.3, 1尾), 3月27日には1尾 (St.1, 1尾)であった。11月4日の調査では、上流の定点ほど魚体がやや小さい傾向にあったが、肥満度, HSI, SCIおよび各種生化学指標については、定点間に有意差は認められなかったため、本研究では定点を区別せずに結果を整理することにした。また、11月4日に捕獲した放流幼魚のうち9尾については、他用に供したため生化学指標の測定は行わなかった。

放流幼魚の平均体重と平均尾叉長は放流時には16.9 g, 11.7 cm, 11月4日には12.7 g, 10.9 cm, 1月18日には21.1 g, 13.1 cm, 3月27日には13.4 g, 10.6 cmであり、11月4日にやや小さい幼魚が捕獲されたが、期間全体では魚体サイズに一定の変化傾向はみられなかった。肥満度の平均値は放流時には10.2であったが、11月4日には9.7, 1月18日には9.0へとやや低下し、3月27日には11.1に上昇した。HSIの平均値は放流時には1.59%であったが、11月4日には0.88%に大きく低下し、1月18日には1.00%となり、3月27日には1.47%に上昇した。11月4日に捕獲した放流幼魚の胃内には消化物がわずかに認められる程度で、SCIの平均値は0.88%と低かった。しかし、1月18日および3月27日に捕獲した放流幼魚の胃内には水生昆虫が認められ、SCIの平均値はそれぞれ1.68%および2.16%で

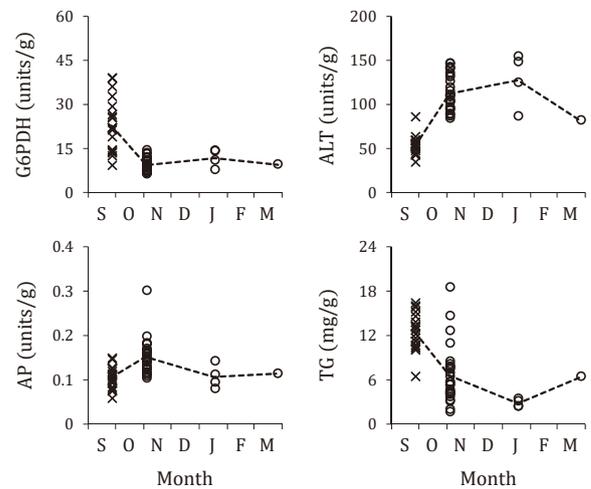


Fig. 5 Changes in the hepatic G6PDH and ALT activities, muscle AP activity and muscle TG content in the release-recapture experiment. The x-marks and open circles indicate data of individual fish before and after the release, respectively. The dotted line shows the changes in the mean.

あった。

河川内調査では、飼育試験で明瞭な区間差が認められた肝臓のG6PDHおよびALTの活性、筋肉のAP活性およびTG含量を測定した (Fig. 5)。G6PDH活性の平均値は放流時には23.0 units/gであったが、11月4日には9.5 units/gに大きく低下し、それ以降、低値のまま推移した。一方、ALT活性の平均値は放流時には53.5 units/gであったが、11月4日には114 units/g、1月18日には129 units/gに上昇し、3月27日には82.4 units/gとやや低下した。AP活性の平均値は放流時には0.11 units/gであり、11月4日には0.15 units/gに上昇し、1月18日以降は放流時の水準にもどった。TG含量の平均値は放流時には12.6 mg/gであったが、11月4日には6.7 mg/gに低下し、それ以降、低いまま推移した。

判別分析による評価 飼育試験のG6PDH、ALT、APおよびTGの各測定値を学習データとした判別分析を行い、絶食状態か否かを判別する判別関数を構築した。変数選択の結果、ALT、APおよびTGが選択され、次の判別関数が得られた。

$$Z = 0.0451 \cdot ALT + 5.17 \cdot AP - 0.131 \cdot TG - 4.28$$

ここで、ALT、APおよびTGは、それぞれALT活性、AP活性およびTG含量、Zは判別スコアであり、Zが負の場合には摂食状態、正の場合には絶食状態と評価される。LOOCVにより判別関数の精度を評価したところ、判別率は98.3%と高かった。学習データとした幼魚のZを確認したところ、飼育開始時と給餌区の幼魚のZは-3.85から-0.31であり、全て負であった。また、絶食区の幼魚のZは-0.89から4.61であり、絶食18日目の1尾を除いて正であった。この判別関数を用いて、河川内調査の放流時の幼魚、並びに河川で捕獲した放流幼魚のZを求めた (Fig. 6)。その結果、放流時の幼魚のZは負であり、全て摂食状態と評価された。一方、捕獲した放流幼魚のZは-1.12から3.14であり、32尾のうち

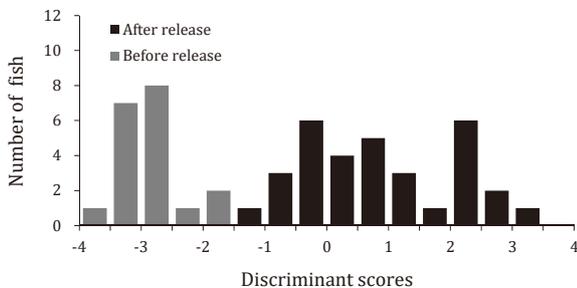


Fig. 6 Histogram of the discriminant scores of the fish before and after the release. Fish with discriminant scores above and below 0 are classified as starvation and feeding conditions, respectively.

22尾が絶食状態と判別された。

従来から栄養状態の指標とされてきた肥満度とTG含量を変数とした判別関数を作成し、放流時の幼魚と河川で捕獲した放流幼魚のZを求めた。その結果、判別率は94.8%であり、放流時の幼魚20尾のうち1尾、捕獲した放流幼魚32尾のうち10尾が絶食状態と判別された。従って、前述の酵素活性とTG含量による判別関数は、肥満度とTG含量による判別関数に比べて、判別率が高く、栄養状態を厳しく評価できることが分かった。

考 察

本研究では、絶食時におけるサクラマス幼魚の代謝変化を明らかにするため、幼魚を給餌または絶食飼育し、体脂質含量と各種酵素活性を測定した。その結果、給餌区に比べて絶食区では、脂肪酸合成に参与する肝臓のG6PDHおよびPGDHの活性、並びに筋肉のTG含量は低く、アミノ酸異化に参与する肝臓のALTおよびASTの活性、並びに体タンパク質の分解に参与する筋肉のAP活性は高かった。また、糖新生系律速酵素のFB-Paseと解糖系律速酵素のPFKの活性比は絶食区で高かった。これらの結果から、絶食時の幼魚は、肝臓の脂肪酸合成を強く抑制する一方、アミノ酸異化と糖新生を促進し、魚体のタンパク質や脂質を分解してエネルギー源にしていたと推察される。これと同様の代謝変化は、酵素活性やトレーサーを用いた研究によって、他魚種でも観察されている。¹¹⁻¹⁴⁾

次に、動橋川に放流した幼魚の体脂質含量と各種酵素活性の変化を調べた。その結果、放流時に比べて放流後の幼魚では、肝臓のG6PDH活性と筋肉のTG含量は低く、肝臓のALT活性は高かった。また、11月4日に捕獲した放流幼魚では、筋肉のAP活性も高かった。従って、放流後の幼魚は、脂肪酸合成を抑制する一方、アミノ酸異化を促進し、魚体のタンパク質と脂質を分解利用しており、絶食時に似た代謝を営んでいたと考えられる。さらに、生化学指標に基づく判別分析を行ったところ、河川で捕獲した放流幼魚32尾のうち22尾が絶食状態と評価された。従って、動橋川に秋放流した幼魚の栄養状態はかなり悪化していたと考えられる。

従来、本種幼魚の河川内での栄養状態は肥満度や体脂質含量から評価されてきた。²²⁻²⁵⁾そこで、酵素活性とTG含量を変数とする判別関数と肥満度とTG含量を変数とする判別関数を用いて、河川で捕獲した放流幼魚の栄養状態を評価したところ、前者は後者に比べて絶食状態と評価する割合が高く、栄養状態を厳しく評価できることが分かった。具体的には、放流幼魚のALTの活性は絶食時に近い水準にまで上昇したが、肥満度は絶食時ほど低下しなかったことなどが両者の評価結果に影響している。このことから、酵素活性のような生化学指標は

肥満度のような形態指標よりも鋭敏な指標として有用と考えられる。本研究では、給餌区と絶食区の2試験区を設定し、その生化学指標から統計的に栄養状態を評価する方法を検討したが、今後、給餌率や飼育期間を考慮した飼育試験を行うことで、鋭敏かつより正確な評価基準が得られるものと期待される。

本種幼魚の成長や魚体のエネルギー蓄積量を調べた研究では、放流後に成長の遅れやエネルギー蓄積量の減少が観察されており、その原因として放流幼魚は自然環境に適応するのに時間がかかり、その間、成長に必要なエネルギーが充分得られていないことが指摘されている。²⁹⁾ 本研究でも、自然環境に適応するのに時間を要したことが、放流幼魚の栄養状態の悪化につながった可能性が考えられる。また、動橋川では、放流時期が早かったことも栄養状態の悪化を招く要因であったと考えられる。本種の秋放流については、水温低下にともない摂餌が不活発になる越冬期の直前が放流適期とされ、具体的には水温が10°Cから7-8°Cになる間が適当と考えられている。³⁰⁾ この基準に照らすと動橋川では放流適期は12月になるが、飼育管理上の都合で水温17°C前後の9月に放流が行われていた。変温動物の魚類では水温が高いほど絶食時の体重減少が著しく、体タンパク質や体脂質の消耗も大きい。^{14, 31, 32)} 従って、放流時の水温が高く、放流から越冬期までの期間が長い動橋川では、放流幼魚の魚体の消耗がより大きいと考えられる。実際、放流後の幼魚では、筋肉のTG含量が減少し、筋肉のAP活性と肝臓のALT活性が上昇しており、生化学的にも体脂質や体タンパク質が分解・利用されていたことが明らかである。

河川内での本種の主な減耗要因は餌不足による飢餓であると考えられており、²⁵⁾ 北海道増幌川に秋放流された幼魚では、冬季の生残率は9-17%であったことが報告されている。³⁾ 動橋川の秋放流については、河川水温が高く、放流から越冬期までの期間も長く、北海道より不利な条件で行われており、生化学的に絶食状態と評価されるほど放流幼魚の栄養状態が悪化していたことから、減耗も多かったと推測され、このことが河川内調査で捕獲尾数が急減した理由と考えられる。

本種の孵化放流手法には、当歳魚の春放流と秋放流、1歳魚の春放流がある。河川規模の小さい本邦では、河川の生産力をあてにしない1歳魚の春放流が適当との考えから、³³⁾ 以前は1歳魚の春放流が積極的に行われたが、現在は飼育期間が短く、飼育コストの低い当歳魚の春放流が主体となっている。^{4, 5)} しかし、河川での滞留期間が長く、自然の生産力に強く依存する当歳魚の春放流は他の放流手法に比べて放流幼魚の減耗が大きいことが報告されている。^{24, 30, 34)} 一方、1980年代以降、本邦の多くの河川で水温が上昇しており、特に新潟県を含む北陸

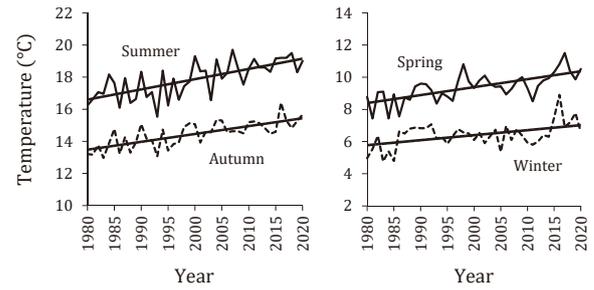


Fig. 7 Annual changes in water temperature of the tributary of the Iburibashi River in spring (March to May), summer (June to August), autumn (September to November) and winter (December to February). The solid gray lines are the regression lines.

から山陰の河川では6-8月の夏季水温が顕著に上昇している。³⁵⁾ 実際、内水面水産センターの動橋川支流水の水温は、1980年代以降上昇傾向にあり (Fig. 7), 夏季水温は10年間に0.64°Cのペースで上昇している。河川水温が高くなる夏季には、本種幼魚の摂餌は不活発になり、成長も停滞することから、^{30, 36, 37)} 長期的な夏季水温の上昇は幼魚の栄養状態を悪化させる要因になる。また、変温動物の魚類では、環境水温が高いほどG6PDHおよびPGDHの活性、並びに脂肪酸合成活性が低く、体脂質の蓄積も少ないことが知られており、¹⁴⁾ 河川水温の上昇は幼魚の越冬と生残に必要な体脂質²²⁾を減少させる要因にもなる。以上のように、当歳魚の春放流は他の放流手法に比べて成長、生残、栄養の面で不利であり、その不利な面が長期的な河川水温の上昇によって益々大きくなっている可能性がある。このような放流幼魚の栄養状態や放流事業の有効性の長期的変化を調査・予測するうえでも、本研究のような放流幼魚を対象とした代謝研究は有効と考えられる。

謝 辞

飼育試験の給餌等作業、並びに動橋川での捕獲調査に御協力頂いた内水面水産センター (当時所属) の浅井久夫氏、四登淳氏に深く感謝する。また、魚類の物質代謝に関する研究を御指導頂き、その後も機会あるごとに激励頂いた故示野貞夫高知大学名誉教授に謹んで感謝の意を表す。

文 献

- 1) 田中晶一. さくらますに関する生物学的知見. 北太平洋漁業国際委員会研究報告 1965; 16: 67-111.
- 2) 待鳥精治. サクラマスの生活史と沖合分布. サケマス調査研究資料, 遠洋水産研究所, 清水, 1981; 1-163.
- 3) 宮越靖之. 北海道におけるサクラマスの放流効果および資源評価に関する研究. 北海道立水産孵化場研究報

- 告 2006; **60**: 1-64.
- 4) 長谷川功, 佐橋玄記, 福井 翔. サクラマス日本系. 令和2年度国際漁業資源の現況, 水産庁, 水産研究・教育機構, 東京. 2021; 1-9.
 - 5) Hasegawa K, Sato M, Sato T, Suzuki Y, Yoshizawa R, Nanjo N, Shizuka K, Kasuya K, Kudo M, Fukui S, Sato S. Regional differences of temporal trends in masu salmon coastal catch. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2022; **88**: 339-344 (in Japanese with English abstract).
 - 6) さけます人工ふ化放流計画収録(令和3年度). 水産研究・教育機構水産資源研究所さけます部門, 札幌. 2021.
 - 7) 浅井久夫, 早瀬進治, 四登 淳, 板屋圭作. サクラマス増殖試験. 平成10年度事業報告書, 石川県水産総合センター, 能都. 2000; 154.
 - 8) 浅井久夫, 早瀬進治, 四登 淳, 板屋圭作. サクラマス増殖試験. 平成11年度事業報告書, 石川県水産総合センター, 能都. 2001; 168.
 - 9) 杉本 洋, 四登 淳. サクラマス増殖試験. 平成17年度事業報告書, 石川県水産総合センター, 能都. 2007; 170-173.
 - 10) 四方崇文, 高門光太郎, 四登 淳, 柴田 敏. 長期絶食時のサクラマスの体重, 尾叉長, 体成分および肝臓酵素活性の変化. 石川県水産総合センター研究報告 2000; **2**: 13-18.
 - 11) Walton MJ, Cowey CB. Aspects of intermediary metabolism in salmonid fish. *Comp. Biochem. Physiol.* 1982; **73B**: 59-79.
 - 12) 示野貞夫. 魚類の炭水化物代謝に関する研究. 高知大学水産実験所研究報告 1974; **2**: 1-107.
 - 13) Kheyyali D. Studies on metabolic response to dietary conditions in carp. Doctoral Thesis, Ehime University, Matsuyama. 1991.
 - 14) Shikata T. Studies on metabolic response to qualitative and quantitative alteration of diet in carp. Doctoral Thesis, Ehime University, Matsuyama. 1995.
 - 15) 野口昌之, 古田晋平, 長沢トシ子. ヒラメの生化学的分析について. 日本海ブロック試験研究集録 1993; **27**: 61-67.
 - 16) Yamashita H, Umino T, Nakahara S, Okada K, Nakagawa H. Comparison of biochemical characteristics between hatchery-produced and wild black sea bream. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1996; **62**: 89-93 (in Japanese with English abstract).
 - 17) 高場 稔, 加藤友久. 沖浦港内へ放流したマダイの逸散と肝臓成分の変化. 水産増殖 1995; **43**: 129-135.
 - 18) 高谷義幸, 佐藤敦一. 給餌率を変えて飼育したマツカワ稚魚の瞬間成長率と躯幹の成分との関係. 北海道水産試験場研究報告 2014; **85**: 21-24.
 - 19) 山本敦也, 虎尾 充, 桑原 連. 知床半島の小河川におけるオショロコマ *Salvelinus malma malma* の栄養状態の季節変化. 東京農業大学農学集報 2008; **52**: 179-185.
 - 20) 清水智仁, 伴 真俊, 宮内康行, 梅田勝博, 中尾勝哉, 藤井 真, 眞山 紘. 千歳川を降河するふ化場産および野生産サケ稚魚の栄養状態. 水産技術 2016; **8**: 89-94.
 - 21) 虎尾 充. サケ稚魚の魚体中トリグリセリド含量と肝臓中グリコーゲン含量の栄養状態評価指標としての有効性. 北海道水産試験場研究報告 2020; **97**: 29-36.
 - 22) 野村哲一, 眞山 紘, 大熊一正. 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・ますふ化場研究報告 1988; **42**: 49-58.
 - 23) 眞山 紘. 越冬時サクラマス幼魚の生活と河川環境. 魚と卵 1995; **164**: 33-40.
 - 24) 隼野寛史, 永田光博, 宮腰靖之. 北海道北部増幌川におけるサクラマス幼魚の秋季放流試験1. サイズの異なる4群の栄養状態と冬季の生残率. 北海道立水産孵化場研究報告 1999; **53**: 39-47.
 - 25) Misaka N, Mizuno S, Miyakoshi Y, Takeuchi K, Takami T, Kasahara N. Changes of triglyceride and glycogen levels in the liver of underyearling masu salmon *Oncorhynchus masou* during starvation. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2004; **70**: 168-174 (in Japanese with English abstract).
 - 26) Mizuno S, Misaka N, Miyakoshi Y. Assessment of nutritional conditions using kidney melano-macrophage density in hatchery-reared juvenile masu salmon *Oncorhynchus masou* released into a stream. *Sci. Rep. Hokkaido Salmon Freshwater Fish. Res. Inst.* 2011; **1**: 49-53.
 - 27) Karmen A, Wróblewski F, LaDue JS. Transaminase activity in human blood. *J. Clin. Invest.* 1955; **34**: 126-133.
 - 28) Shikata T, Shirata K. Elevation of acid protease activity in the mantle muscle of female Japanese common squid *Todarodes pacificus* during maturation. *Fish. Sci.* 1999; **65**: 478-481.
 - 29) 永田光博. サクラマス天然魚と放流魚の体成長およびカロリー量の比較. 北海道立水産孵化場研究報告 1996; **50**: 29-36.
 - 30) 眞山 紘. サクラマス *Oncorhynchus masou* (Brevoort) の淡水域の生活および資源培養に関する研究. 北海道さけ・ますふ化場研究報告 1992; **46**: 1-156.
 - 31) Takeuchi T, Watanabe T. The effects of starvation and environmental temperature on proximate and fatty acid compositions of carp and rainbow trout. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1982; **48**: 1307-1316 (in Japanese with English abstract).
 - 32) Satoh S, Takeuchi T, Watanabe T. Effects of starvation and environmental temperature on proximate and fatty acid compositions of *Tilapia nilotica*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1984; **50**: 79-84 (in Japanese with English abstract).
 - 33) 眞山 紘. サクラマス増殖と調査研究の将来方向. さけ・ます資源管理センターニュース 1998; **2**: 6-9.
 - 34) 大熊一正. サクラマスの生活史パラメータの推定と資源回復, 保全をめざした今後の方向. SALMON情報 2019; **13**: 3-9.
 - 35) 気候変動による水質等への影響解明調査. 環境省, 東京. 2013.
 - 36) 永田光博, 佐藤弘和, 宮本真人, 大久保進一, 柳井清治, 長坂 有. サクラマス稚魚の成長における河畔植生の役割. 北海道立水産孵化場研究報告 1998; **52**: 45-53.
 - 37) 森田健太郎. 水温に左右されるサケ科魚類の生活, 地球温暖化の影響を考えるために. SALMON情報 2015; **9**: 3-11.