サケ稚魚の絶食時の体成分と脂肪酸組成の変化(資料)

虎尾 充*

北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場

Changes in body and fatty acid composition of chum salmon *Oncorhynchus keta* fry by fasting (Note)

MITSURU TORAO*

Salmon and Freshwater Fisheries Research Institute, Hokkaido Research Organization, Eniwa, Hokkaido 061-1433, Japan

キーワード: DHA, Oncorhynchus keta, 脂肪酸組成, 種苗性, 魚油

近年、北海道に来遊するサケ Oncorhynchus keta 資源は 急激に減少し、現在その資源量は低位水準にある(渡邉 ら、2022)。そのため、増殖事業における資源回復の対策 が求められている。

放流されたサケ稚魚は短期間で河川を降下し河口域に達する(小林・石川, 1964: 眞山ら, 1983: 虎尾ら, 2010: Hasegawa and Takahashi, 2013)。しかし,長距離河川を降下するサケ稚魚の中には1ヶ月程度河川に滞在する個体もおり(Kasugai et al., 2013),降河中に栄養状態が低下する個体もみられる(水野・三坂, 2012: 清水ら, 2016)。また,実験条件下では淡水飼育時の絶食が海水移行後の成長率低下(Nakamura et al., 2019)や遊泳力低下(Torao et al., 2021)につながることが示唆されている。

現在, 放流前のサケ稚魚に油脂を添加した飼料を給餌し、河川内や沿岸域での栄養状態の低下を軽減する試みが行われている。絶食時の体成分の変化の把握は、添加する油脂の種類や量を検討する上で基礎的な知見として必要である。また, 絶食時の脂肪酸消費は魚種によって選択性が異なることから(竹内・渡辺, 1982), サケ稚魚の絶食時の脂肪酸組成と、飼料の脂肪酸組成を把握しておく必要がある。

本試験では、配合飼料を与えて飼育したサケ稚魚を20 日間絶食させ、絶食による魚体の体成分と脂肪酸組成の 変化を調べた。また、配合飼料と、配合飼料にフィード オイルないし亜麻仁油を添加した飼料の成分と脂肪酸組 成を調べた。

材料と方法

供試魚 試験に用いたサケ稚魚は、2020年10月7日に千歳川ふ化場で人工授精された卵から得た。受精卵は北海道立総合研究機構さけます・内水面水産試験場の飼育施設に輸送し、立体式孵化器に収容して浮上まで管理した。2021年1月20日に浮上したサケ稚魚約1,000尾をアトキンス式水槽(長さ3.26 m × 幅0.33 m × 高さ0.33 m)に収容した。稚魚には、A社市販のサケ稚魚用配合飼料を与え、飼育を開始した。給餌率はサケ稚魚用の給餌率表(北海道さけ・ます増殖事業協会、2007)に従った。飼育用水は掛け流しで使用し、飼育期間中の水温は8.1 ± 0.3 $\mathbb C$ (範囲7.4 $\mathbb C$ \sim 8.7 $\mathbb C$)であった。

絶食試験とサンプリング 2021年3月21日から給餌を停止し、絶食試験を開始した。絶食1日目(3月22日)、絶食10日目(3月31日)、絶食20日目(4月10日)に各30個体をサンプリングし、尾叉長と体重を測定し、肥満度を求めた。絶食期間によってこれらが変化するかどうかTukey-Kramer法によって多重比較検定を行った。

同時に、湿重量で $160\sim260$ gのサケ稚魚をプールしてサンプリングし、流水で洗浄した後、軽く水気を切って-80 $\mathbb C$ で冷凍保存し、成分分析に供した。絶食期間中(3月21日 ~4 月10日)の水温は、 9.0 ± 0.2 $\mathbb C$ (範囲 $8.5\sim9.2$ $\mathbb C$)であった。

また、飼料の成分分析のため配合飼料150gを冷凍保存し、分析に供した。さらに、配合飼料に外割5%の水産養魚用魚油(ハイカロールE、兼松新東亜食品株式会社)、あるいは亜麻仁油(食用アマニ油、日清オイリオグループ

株式会社)を混合した飼料(以下、それぞれFeed Oil; FO 添加飼料、Linseed Oil; LO添加飼料)を作成し、サンプルバッグに密封して-80℃で冷凍保存後に分析に供した。一般成分と脂肪酸組成の分析 サケ稚魚、配合飼料、FO 添加飼料、LO添加飼料の一般成分と脂肪酸組成の分析を、クロレラ工業株式会社(筑後市、福岡県)に委託した。一般成分分析は、水分・灰分・粗タンパク質・全脂質・炭水化物を定量し、全湿重量に対する比率(%)で示した。水分は105℃乾燥法、灰分は直接灰化法、タンパク質はミクロ・ケルダール法、全脂質はクロロホルム・メタノール混液抽出法、炭水化物は全量から水分・灰分、タンパク質、全脂質を差し引いて求めた。また、脂肪酸は塩酸メタノールで抽出し、ガスクロマトグラフィー法で測定した。

結 果

絶食に伴う体サイズの変化 絶食期間中のサケ稚魚の尾 叉長, 体重, 肥満度の変化を表1に示した。絶食開始時の サケ稚魚の尾叉長は55.6 mmであった。絶食10日目には54.3 mm, 絶食20日目には54.6 mmであった。尾叉長には絶食期間による変化は認められなかった(Tukey-Kramer 法, P>0.05)。体重は絶食開始時の1.24 gから,絶食10日目には1.12 gとなった。絶食20日目には1.02 gとなり,絶食開始時および絶食10日目に対して有意に低下した(Tukey-Kramer法, P<0.05)。肥満度は開始時の7.17から絶食10日目6.89,絶食20日目6.18に低下し,絶食期間によって有意差が認められた(Tukey-Kramer法, P<0.05)。サケ稚魚の一般体成分の変化 魚体中の水分は、開始時と10日目には約80%であったが、絶食20日目に83%となった。タンパク質は、絶食開始時と絶食10日目に14%であったが、絶食20日目には12.9%となった。全脂質は絶食開始時に3.7%であったが、絶食10日目に2.7%、絶食20日目に1.9%となった。

サケ稚魚の脂肪酸組成の変化 絶食に伴うサケ稚魚魚体中の脂肪酸組成の変化を表2に示した。また,脂肪酸の絶食に伴う減少率を表3に示した。絶食前のサケ稚魚に含まれる湿重量100g当たりの脂肪酸含有量は,C18:1(オレ

表1 絶食に伴うサケ稚魚の尾叉長、体重、肥満度の変化と一般成分の変化

絶食後日数	尾叉長	体重	肥満度	水分	灰分	タンパク質	全脂質	炭水化物
	(mm)	(g)		(%)	(%)	(%)	(%)	(%)
イニシャル	55.63 ± 3.39	1.24 ± 0.20	7.17 ± 0.49	80.1	1.8	14.0	3.7	0.4
10	54.35 ± 3.73	1.12 ± 0.27	6.89 ± 0.93	80.8	2.1	14.0	2.7	0.4
20	54.6 ± 3.41	1.02 ± 0.19	6.18 ± 0.24	83.0	2.0	12.9	1.9	0.2

表2 絶食に伴うサケ稚魚魚体中の脂肪酸組成と含有量の変化

脂肪酸		イニシャル		絶食10日目		絶食20日目	
		組成	含有量	組成	含有量	組成	含有量
		(%)	(mg/100g)	(%)	(mg/100g)	(%)	(mg/100g)
C14: 0	ミリスチン酸	2.7	332.8	2.4	230.1	1.9	144.9
C16: 0	パルミチン酸	17.3	2,105.9	17.0	1,628.2	16.1	1,248.6
C16: 1	パルミトレイン酸	3.7	454.8	3.2	307.0	2.5	193.3
C16: 2		0.4	45.2	0.4	34.8	0.3	26.1
C18: 0	ステアリン酸	4.6	561.2	4.9	470.4	5.1	399.2
C18: 1	オレイン酸	18.3	2,225.0	17.6	1,688.1	16.6	1,287.8
C18: 2 (n-6)	リノール酸	8.0	975.5	7.6	728.5	6.7	523.4
C18: 3 (n-3)	α-リノレン酸	1.0	120.7	0.9	83.4	0.7	55.2
C20: 0	アラキジン酸	0.5	61.8	0.5	52.3	0.5	40.7
C20: 1	エイコセン酸	0.3	36.6	0.3	28.2	0.3	24.4
C20: 4 (n-6)	アラキドン酸	1.2	150.0	1.4	130.0	1.7	130.0
C20: 5 (n-3)	エイコサペンタエン酸	5.2	630.7	4.7	449.6	4.6	355.0
C22: 0	ベヘン酸	1.1	132.3	1.3	124.1	1.6	127.0
C22: 1	エルカ酸	1.7	201.8	1.6	150.0	1.4	106.6
C24: 0	リグノセリン酸	0.8	102.9	1.1	104.0	1.4	110.8
C22: 5 (n-3)	ドコサペンタエン酸	1.6	200.0	1.7	163.4	1.9	148.7
C22: 6 (n-3)	ドコサヘキサエン酸	17.2	2,090.7	19.1	1,833.3	22.7	1,762.8
未同定		14.1	1,710.9	14.3	1,369.4	14.0	1,086.9
合計		100.0	12,138.8	100.0	9,574.8	100.0	7,771.4

イン酸) 2225 mg, C16:0 (パルミチン酸) 2106 mg, C22:6 n-3 (ドコサヘキサエン酸, DHA) 2090.7 mg, C18:2 n-6

表3 絶食に伴うサケ稚魚魚体中の脂肪酸の減少率 (イ ニシャルを100とした場合の比率)

PER+=#		7-5 -11	络会10□□	络会20 □□
脂肪酸		イニシャル	絶食10日目	絶食20日目
C14: 0	ミリスチン酸	100.0	69.1	43.5
C16: 0	パルミチン酸	100.0	77.3	59.3
C16: 1	パルミトレイン酸	100.0	67.5	42.5
C16: 2		100.0	77.0	57.7
C18: 0	ステアリン酸	100.0	83.8	71.1
C18: 1	オレイン酸	100.0	75.9	57.9
C18: 2 (n-6)	リノール酸	100.0	74.7	53.7
C18: 3 (n-3)	α-リノレン酸	100.0	69.1	45.7
C20: 0	アラキジン酸	100.0	84.6	65.9
C20: 1	エイコセン酸	100.0	77.0	66.7
C20: 4 (n-6)	アラキドン酸	100.0	86.7	86.7
C20: 5 (n-3)	エイコサペンタエン酸	100.0	71.3	56.3
C22: 0	ベヘン酸	100.0	93.8	96.0
C22: 1	エルカ酸	100.0	74.3	52.8
C24: 0	リグノセリン酸	100.0	101.1	107.7
C22: 5 (n-3)	ドコサペンタエン酸	100.0	81.7	74.4
C22: 6 (n-3)	ドコサヘキサエン酸	100.0	87.7	84.3
未同定		100.0	80.0	63.5
合計		100.0	78.9	64.0
		•	•	•

表 4 配合飼料、フィードオイルおよび亜麻仁油添加飼 料の一般成分組成

一般成分	配合飼料	配合飼料	配合飼料	
(湿重量比)	티니 다 다 가 가 가 가 가 가 가 가 가 가 가 가 가 가 가 가 가	+フィードオイル5%	+亜麻仁油5%	
水分 (%)	9.1	8.5	8.7	
灰分(%)	15.1	14.2	14.4	
タンパク質(%)	50.5	48.6	48.5	
全脂質(%)	9.4	13.2	13.5	
炭水化物(%)	15.9	15.5	14.9	

(リノール酸) 976 mg, C20:5 n-3 (エイコサペンタエン 酸, EPA) 631 mgなどが高かった。サケ稚魚の必須脂肪 酸 (EFA) であるC18:3 n-3 (α-リノレン酸) は脂肪酸組 成比で1.0%、C20:4 n-6 (アラキドン酸) は同1.2%であっ た。

絶食に伴って、ほとんど全ての脂肪酸が減少した。こ れらのなかでも、含有量の多いオレイン酸は絶食10日目 には1688 mg, 絶食20日目には1288 mgと減少し, 絶食開 始時の58%まで低下した(表3)。パルミチン酸の含有量 は絶食10日目には1628 mg. 絶食20日目には1249 mgとな り, 絶食開始時の59%まで低下した。リノール酸, EPA も絶食20日目にそれぞれ絶食開始時の54%、56%まで低 下した。DHAは84.3%と比較的減少率は小さかった。

配合飼料とFO添加飼料、LO添加飼料の一般成分組成と 脂肪酸組成 一般成分組成では、配合飼料に比べてFO添 加飼料とLO添加飼料で全脂質が9.4%から13%以上に増 加した (表4)。 タンパク質含量は50.5%からそれぞれ 48.6%, 48.5%に低下した。

配合飼料中の脂肪酸で比較的組成が大きい脂肪酸は. パルミチン酸 (19.3%), オレイン酸 (14.7%), リノール 酸 (10.3%), EPA (7.5%), DHA (12.9%) などであった (表5)。FO添加飼料では配合飼料に比べて、パルミチン 酸, オレイン酸, EPA, ドコサペンタエン酸, DHAが顕 著に増加していた(表6)。LO添加飼料では,配合飼料に 比べてオレイン酸、リノール酸、α-リノレン酸が顕著に 増加していた。

表 5 配合飼料. フィードオイルおよび亜麻仁油添加飼料の脂肪酸組成と含有量

脂肪酸		配合飼料のみ		ご合飼料+フィードオイル59		配合飼料+亜麻仁油5%	
		組成	含有量	組成	含有量	組成	含有量
		(%)	(mg/100g)	(%)	(mg/100g)	(%)	(mg/100g)
C14: 0	ミリスチン酸	3.2	194	3.7	328	1.9	187
C14: 1	ミリストレイン酸	0.0	0	0.2	17	0.0	0
C16: 0	パルミチン酸	19.3	1,164	16.1	1,437	13.0	1,266
C16: 1	パルミトレイン酸	3.6	215	4.5	404	2.1	202
C16: 2		0.6	35	0.4	35	0.3	34
C18: 0	ステアリン酸	4.8	291	3.8	335	4.1	401
C18: 1	オレイン酸	14.7	885	14.3	1,271	15.3	1,484
C18: 2 (n-6)	リノール酸	10.3	618	6.8	604	12.5	1,213
C18: 3 (n-3)	α-リノレン酸	1.3	78	1.1	97	26.2	2,547
C20: 0	アラキジン酸	0.0	0	0.2	18	0.0	0
C20: 1	エイコセン酸	0.0	0	0.0	0	0.0	0
C20: 4 (n-6)	アラキドン酸	1.0	63	0.7	61	0.6	61
C20: 5 (n-3)	エイコサペンタエン酸	7.5	451	10.0	891	4.3	414
C22: 0	ベヘン酸	1.0	61	0.8	67	0.6	56
C22: 1	エルカ酸	2.4	143	5.2	459	1.4	133
C24: 0	リグノセリン酸	1.1	64	0.9	78	0.6	60
C22: 5 (n-3)	ドコサペンタエン酸	1.3	79	1.4	123	0.7	73
C22: 6 (n-3)	ドコサヘキサエン酸	12.9	778	11.3	1,007	7.3	714
未同定		15.0	901	18.8	1,677	9.1	880
合計		100.0	6,020	100.0	8,911	100.0	9,724

表 6 フィードオイルおよび亜麻仁油添加による脂肪酸組成 の変化(配合飼料の組成を100とした場合の比率)

			配合飼料	配合飼料
j	脂肪酸	配合飼料	+フィードオイル	+亜麻仁油
			5%	5%
C14: 0	ミリスチン酸	100.0	169.3	96.5
C14: 1	ミリストレイン酸			
C16: 0	パルミチン酸	100.0	123.5	108.8
C16: 1	パルミトレイン酸	100.0	188.0	94.0
C16: 2		100.0	101.7	97.1
C18: 0	ステアリン酸	100.0	115.0	137.7
C18: 1	オレイン酸	100.0	143.6	167.6
C18: 2 (n-6)	リノール酸	100.0	97.8	196.4
C18: 3 (n-3)	α-リノレン酸	100.0	123.4	3,257.0
C20: 0	アラキジン酸			
C20: 1	エイコセン酸			
C20: 4 (n-6)	アラキドン酸	100.0	96.8	96.8
C20: 5 (n-3)	エイコサペンタエン酸	100.0	197.7	91.9
C22: 0	ベヘン酸	100.0	109.3	91.0
C22: 1	エルカ酸	100.0	320.4	92.8
C24: 0	リグノセリン酸	100.0	121.9	93.3
C22: 5 (n-3)	ドコサペンタエン酸	100.0	155.2	91.3
C22: 6 (n-3)	ドコサヘキサエン酸	100.0	129.5	91.8
未同定		100.0	186.2	97.7
合計		100.0	148.0	161.5

考察

20日間の絶食期間中にサケ稚魚は体重と肥満度が有意 に低下した。この間、稚魚の一般成分の中では、特に脂 質含量の低下が顕著であった。これは、絶食時のエネル ギー源としての脂質の重要性を示唆する。絶食時にはま ずグリコーゲンが速やかに消費され、その後脂質が消費 されることが、コイ (Shimeno et al., 1990) やサケ稚魚 (Akiyama and Nose, 1980; 虎尾, 2020) で明らかにされ ている。サケ稚魚では脂質は体重の0.7~0.9%程度になる まで利用され、その後はタンパク質が主なエネルギー源 となる (Akiyama and Nose, 1980)。 タンパク質は筋肉な どの組織を分解して得られるので、脂質からタンパク質 の利用に切り替わる段階(絶食20~30日後)に至ると死 亡個体も出現する (伴ら, 1996; 虎尾, 2020)。本研究で は絶食20日目にタンパク質が減少しており、タンパク質 の分解が始まったことを示唆するのかもしれない。これ らのことから、魚体中に蓄積する脂質含量を増やすこと でタンパク質分解に到る段階を遅らせ、サケ稚魚の飢餓 耐性の向上に寄与する可能性がある。

脂質の構成成分である脂肪酸には、魚種によって消費 選択性がある。絶食時にコイではパルミチン酸が、ニジマスではオレイン酸が顕著に減少し(竹内・渡辺、1982)、 飢餓時にエネルギーとして利用されやすい脂肪酸は魚種によって異なると考えられる。秋山ら(1983)は、放流後のサケ稚魚でオレイン酸が顕著に減少していることを発見し、オレイン酸がエネルギー源としてサケ稚魚に利用されやすい可能性を指摘している。本研究では、魚体中の含有量が多く絶食時の減少率が高い脂肪酸はサケ稚魚絶食時の利用度が高いと考えた。オレイン酸やパルミチン酸、リノール酸はサケ稚魚体中の脂肪酸の中でも 含有量が多く、絶食時の減少率も大きかったことから、飢餓時のエネルギー源として重要である可能性が高い。ドコサヘキサエン酸は含有量は多いが、減少率はパルミチン酸、オレイン酸に比べると高くない。飢餓耐性の面から脂肪酸組成を考えるとパルミチン酸、オレイン酸の蓄積量が高いことが重要かも知れない。また、脂肪酸の量的な重要性に加えて、魚類では成長・発育に不可欠なEFAの要求量がある。サケ稚魚はニジマスなどに比べてEFA欠乏に著しく敏感で、不足した場合には死亡や顕著な成長停滞が起こる(竹内ら、1979)。淡水飼育期のサケ稚魚のEFA要求量は、リノール酸およびリノレン酸を各1%、ω3HUFA(高度不飽和脂肪酸、DHA、EPAなど)なら0.5~1%とされる(竹内ら、1979)。サケ稚魚用の配合飼料、およびFO添加飼料、LO添加飼料の脂肪酸組成は、EFA要求量を満たしており成長には問題ないと判断される。

魚体の脂質含量,脂肪酸組成は給餌飼料の組成を反映することが知られている。油脂添加飼料は,サケ稚魚の魚体中の脂質蓄積量を増加させる(村井ら,1983;酒本・大橋,2012a:Misaka et al.,2014)。添加した油の脂肪酸組成を反映して,FO添加飼料を給餌したサケ稚魚ではDHAやEPAが,LO添加飼料の給餌では α -リノレン酸がそれぞれ顕著に増加する(宮腰ら,2020)。本研究でも,FO添加飼料の脂肪酸組成では,DHA,EPA,オレイン酸,パルミチン酸などの含有量が増加した。LO添加飼料では, α -リノレン酸の増加が顕著である一方,DHAとEPAはほとんど増加していなかった。パルミチン酸,オレイン酸を十分に含むことが飢餓耐性に関係するかも知れないとの仮説に立てば,サケ稚魚にはFO添加飼料を給餌することで,パルミチン酸,オレイン酸の蓄積に効果が見込める。

配合飼料へのFO添加量について、酒本・大橋 (2012b) は飼料効率の面から飼料中脂質含量で12%が適当であるとしている。また、興石 (1980) も飼料中の脂質含量12%程度で稚魚の蓄積脂質増加が最大化するとしている。この基準に照らせば、配合飼料単独では脂質含量が不足しており (9.4%), FOとLOについては今回実施した外割5%で充分な脂質含量になっている (それぞれ13%以上)。

以上のように、サケ稚魚魚体中の脂質含量を高めることで飢餓耐性が向上する可能性があり、飼料中の脂質含量を高めることで魚体への脂質蓄積が可能である。脂肪酸組成からは、パルミチン酸、オレイン酸の蓄積がサケ稚魚の飢餓耐性に係わる可能性があり、このためには配合飼料へのFO5%の添加が効果的である。一方で、脂肪酸はエネルギー源として利用されるものに加えて少量でも機能的に働くものがある。リノール酸、アラキドン酸、EPA、DHAはサケ稚魚のEFAであり、餌中の含量が不足しないよう注意が必要である。また、海産魚では、DHA

やEPAが脳の発達や行動に影響することが示唆されてい る(古板, 2004)。サケ稚魚でもDHAの欠乏は死亡や成 長不良につながることが明らかになっているが、運動能 や行動に与える影響は充分明らかになっていない。遡河 回遊魚の特性である母川記銘や母川回帰性などに影響す ることも考えられる。今後は、脂肪酸のサケの行動面へ の影響や、様々な添加油脂の配合割合など、効果的な添 加方法を検討していく必要がある。

謝辞

本研究を行うにあたり、一般社団法人日本海さけ・ま す増殖事業協会からサケ授精卵を提供していただきまし た。また、本稿の執筆にあたり、栽培水産試験場栽培技 術部佐藤敦一博士には、脂肪酸に関して有益なご助言を いただきました。ここに記して感謝します。

引用文献

- Akiyama T, Nose T. Changes in body weight, condition factor and body composition of fingerling chum salmon with various sizes during starvation, Bull. Natl. Res. Inst. Aquaculture 1980; 1:71-78.
- 秋山敏男, 村井武四, 能勢健嗣. 放流シロザケ稚魚の体 成分の変化. 養殖研究所研究報告1983;4:107-112. 伴 真俊, 長谷川裕康, 江連睦子. 絶食と再給餌がさけ幼 魚に与える生理学的影響. 北海道さけ・ますふ化場
- Hasegawa K, Takahashi S. Microscale environments along the seaward migration route of stocked Chum salmon fry.

Trans. Am. Fish. Soc. 2013; 142: 1232-1237.

研究報告 1996;50:117-123.

- 北海道さけ·ます増殖事業協会. V.稚魚の飼育管理. 「さ け・ますふ化放流事業実施マニュアル」(社) 北海道 さけ・ます増殖事業協会, 札幌市. 2007;59-68.
- Kasugai K, Torao M, Nagata M, Irvine JR. The relationship between migration speed and release date for chum salmon Oncorhynchus keta fry exiting a 110-km northern Japanese river. Fish. Sci. 2013; 79: 569-577.
- 小林哲夫, 石川嘉郎. サケ稚魚の生態調査-VIII. 千歳川, 石狩川のサケ稚魚の生長と食性について. 北海道さ け・ますふ化場研究報告 1964;18:7-15.
- 古板博文. 種苗生産過程における魚類の必須脂肪酸要求. 日本水産学会誌 2004;70:512-515.
- 輿石裕一. 海水飼育サケ稚魚の餌料要求量. 日本海区水 產研究所研究報告 1980;31:41-55.
- 真山 紘, 関 二郎, 清水幾太郎. 石狩川産サケの生態調

- 査II. 1980年及び1981年春放流稚魚の降海移動と沿 岸帯での分布回遊. 北海道さけ・ますふ化場研究報 告 1983;37:1-22.
- 宮腰靖之, 渡辺智治, 虎尾充, 佐藤敦一, 清水宗敬, 餌 料への油脂等添加によるサケ稚魚の種苗性向上に関 する研究. 水産研究補助事業報告 (平成30年度) 公 益財団法人北水協会 2019:1-8.
- Misaka N, Mizuno S, Ando D, Koyama T, Teranishi T, Koide N. Effects of cottonseed oil in diets on growth, feed efficiency and health parameters of chum salmon Oncorhynchus keta fry. Sci. Rep. Hokkaido Fish. Res. Inst. 2014; 85: 25-32.
- 水野伸也, 三坂尚行. 5.サケ稚魚の種苗性評価. 「根室南 部沿岸調查 (H19-22) 結果報告書」(社) 根室管内 さけ・ます増殖事業協会,標津町. 2012;106-108.
- 村井武四,平澤康弘, 秋山敏男, 能勢健嗣. 種々の飼料 で飼育したシロザケ稚魚の海水中での絶食に対する 抵抗性. 養殖研究所研究報告 1983;4:79-86.
- Nakamura S, Kaneko N, Nonaka T, Kurita D, Miyakoshi Y, Shimizu M. Fasting in freshwater severely affects growth of juvenile chum salmon when entering cold seawater. Fish. Sci.2019; 85: 655-665.
- 酒本秀一, 大橋勝彦. シロザケ飼料の魚油添加効果-1. *New Food Industry* 2012a; 54: 49–58.
- 酒本秀一、大橋勝彦、シロザケ飼料の魚油添加効果-3. New Food Industry 2012b; 54: 41-49.
- Shimeno S, Kheyyali D, Takeda M. Metabolic adaptation to prolonged starvation in carp. NIPPON SUISAN GAKKAISHI. 1990; 56: 35-41.
- 清水智仁・伴真俊・宮内康行・梅田勝博・中尾勝哉・藤 井真・真山紘、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.
- 竹内俊郎, 渡辺武, 能勢健嗣. 淡水期間中におけるシロ ザケの必須脂肪酸. 日本水産学会誌 1979;45: 1319-1323.
- 竹内俊郎、渡辺武、コイおよびニジマスの体成分および 脂肪酸組成に及ぼす絶食および水温の影響. 日本水 産学会誌 1982;48:1307-1316.
- 虎尾 充, 竹内勝巳, 佐々木義隆, 春日井潔, 村上豊, 永 田光博. 当幌川におけるカラフトマス放流魚と野生 魚の降河生態. 北海道立水産孵化場研究報告 2010; 64:7-15.
- 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.
- Torao M, Miyakoshi Y, Shimizu M. Low nutritional status in

the freshwater phase and temperature at seawater entry reduce swimming performance of juvenile chum salmon. N. Pac. Anadr. Fish Comm. Tech. Rep. 2021; 17:58-59. 渡邉久爾・水本寛基・本多健太郎・佐藤俊平. サケ(シ

ロザケ)日本系. 令和3年度国際漁業資源の現況 2022;61:1-8. http://kokushi.fra.go.jp/R03/R03_61_ CHU.pdf(2022年3月29日)