

## 池産サクラマス1年魚の銀化に伴う生理的变化

誌名	北海道立水産孵化場研究報告 = Scientific reports of the Hokkaido Fish Hatchery
ISSN	02866536
著者	伴, 真俊 笠原, 昇 山内, 皓平
巻/号	42号
掲載ページ	p. 27-35
発行年月	1987年12月

## 池産サクラマス1年魚の銀化に伴う生理的变化

伴 真 俊・笠 原 昇・山 内 皓 平

(北海道大学水産学部) (北海道立水産孵化場) (北海道大学水産学部)

Physiological changes in the hatchery-reared yearling  
masu salmon (*Oncorhynchus masou*)  
during smoltification

Masatoshi BAN

(Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

Noboru KASAHARA

(Hokkaido Fish Hatchery)

and Kohei YAMAUCHI

(Faculty of Fisheries, Hokkaido University)

### Abstract

Adaptations to abrupt transfer to seawater of yearling masu salmon (*Oncorhynchus masou*) reared in the Mori branch of the Hokkaido Fish Hatchery were investigated physiologically. While still under freshwater conditions, change to silvery body color started at late-April with maximum smoltification rate of 91% occurring in early-June. The number of chloride cell and  $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{ATPase}$  activity in the gill and height of the thyroid gland follicle cells were highest from May to early-June. Between early-April to mid-June, 100% rate survival was attained within 96h after transfer into seawater. The highest serum sodium excretion activity was observed in mid-May. These results show that seawater adaptability of yearling masu salmon smolts are highest at mid-May.

沿岸回遊魚であるサクラマス (*Oncorhynchus masou*) は、近年沿岸漁業資源として注目されているが、その天然資源は非常に乏しいのが現状である。この資源増大方法として、稚魚の河川への放流が考えられるが、天然サクラマスの遡上不足や、蓄養中の斃死率が高いこともあって、放流魚が絶対的に不足している。そこで、北海道立水産孵化場森支場で飼育されている、池産サクラマスから得た稚魚が放流魚として利用できれば、放流魚不足解決の一助となると思われる。

サケ科魚類の多くは、孵化後河川で生活した後、銀化変態して海へ下る。この変態現象は複雑多岐に渡る現象で、これまでそれらの生理学的研究は多い (FOLMAR and DICKHOFF, 1980)。サクラマスは、孵化後淡水生活をした後1年魚として銀化し、海へ下る (KUBO, 1974; 久保, 1980)。これに対して、北海道立水産孵化場森支場のサクラマスは、1966年以降池中で継代飼育され、それ以後海洋生活を経験しておらず (阿刀田, 1974; 新谷, 1983)、天然魚とは生活史を異にしている。さらに、この池産サクラマスは、1年銀化魚に加え0年魚でも体色の銀白化する個体

が現れる。これらは、翌年成熟するため（阿刀田，1974；新谷，1983），天然魚より生活史は1年短くなる。

これまで、銀化変態の指標として一般には、グアニンの皮膚への沈着による体色の銀白化，および背鰭と尾鰭末端部へのメラニン沈着による黒色化が用いられてきた（久保，1980）。近年これに加えて，海水適応能の発達等の生理学的特性も，その指標にされてきている（GORBMAN, 1982）が，池産サクラマスは，天然魚とは生活史が違うため，その特性を失っている可能性が指摘されている（久保，1980）。

そこで，本実験では，池産サクラマス1年魚の銀化に伴う，形態的，生理的变化を調べ，放流魚としての適合性を検討した。

## 材料および方法

供試魚：本実験に供したサクラマス (*Oncorhynchus masou*) は，北海道立水産孵化場森支場で継代飼育されている1年魚で，1985年4月から7月まで，飼育池から無作為に取り上げた約100尾の魚のうち体色の銀白化した個体を計測し，銀化率を調べた。各月の採集時に実験魚の尾叉長を測定した後，尾柄部切断によって採血した。また，組織学的観察のため甲状腺および第2鰓弓を摘出し，ブアン氏液で固定した。採血した血液は，3000 g (室温) で15分間遠心分離し血清を得た後， $-40^{\circ}\text{C}$  に保存した。生理的变化の観察は以下のように行った。

海水移行実験：海水移行実験は月周期に基づいて行われた。移行実験に際し，実験魚は北海道立水産孵化場森支場より輸送し，北海道大学水産学部の1 t水槽中の海水 (33 %， $12^{\circ}\text{C}$ ) に直接投入した。移行24時間後および96時間後に生残率を調べた。また，海水移行に伴う血中ナトリウム濃度および鰓の  $\text{Na}^{+}\text{-K}^{+}\text{ATPase}$  活性を調べるため，移行前，移行24時間後および96時間後に，尾柄部切断により採血すると共に，左側の第1および第2鰓弓を摘出した。

血中ナトリウム濃度の測定：前述の通り保存されていた血清を，溶解後蒸留水で1001倍に希釈し，日立518型原子吸光光度計で測定した。

鰓の  $\text{Na}^{+}\text{-K}^{+}\text{ATPase}$  活性の測定：魚より摘出した鰓から鰓葉を切り離し，湿重量を測定した後，約20倍量の冷 0.25 M-sucrose (5 mM-EDTA を含む) と共にホモジナイズし酵素活性の測定に用いた。活性の測定には，凍結保存4日以内の試料 0.1 ml を 0.4 ml の反応液 I (imidazol  $17.03\text{ g l}^{-1}$ ，ATP  $7.57\text{ g l}^{-1}$ ，NaCl  $19.74\text{ g l}^{-1}$ ，KCl  $12.12\text{ g l}^{-1}$ ， $\text{MgCl}_2$   $4.76\text{ g l}^{-1}$  の混液) および反応液 II (I 液 + ouabain (sigma)  $1.86\text{ g l}^{-1}$ ) に加え， $37^{\circ}\text{C}$  で20分間反応させた。反応停止には，冷 Iron-TCA 液 10 ml を用いた。遊離した無機磷は GOLDENBERG and FERNANDOZ (1966) の方法により，またタンパク質は，BRADFORD (1976) の方法により定量した。酵素単位は，タンパク質 1 mg 当りの1時間に遊離した無機磷の mol 数 ( $\mu\text{mols-Pi/mg-protein/hr}$ ) で表示した。

組織学的観察：ブアン氏液で固定された甲状腺および鰓弓は，常法に従って脱水した後，パラフィン包埋し  $5\mu\text{m}$  の切片を作成した。それらには，ヘマトキシリン-エオシンの2重染色を施し，鰓葉  $1\text{ mm}^2$  中に観察される塩類細胞数および甲状腺ろ胞細胞の高さを測定した。

結 果

1. 成長および銀化魚出現率の推移

1985年3月から10月までの日長変化および飼育池の水温変化を Fig. 1 に示した。飼育池の水温(午前10時測定)は、3月においては1日の7.4°Cから31日の9.7°Cまで1ヵ月で2.2°Cの上昇を示した。その後水温は漸増し、8月3日には16.5°Cの最高値を示した。次いで水温は、徐々に低下した。

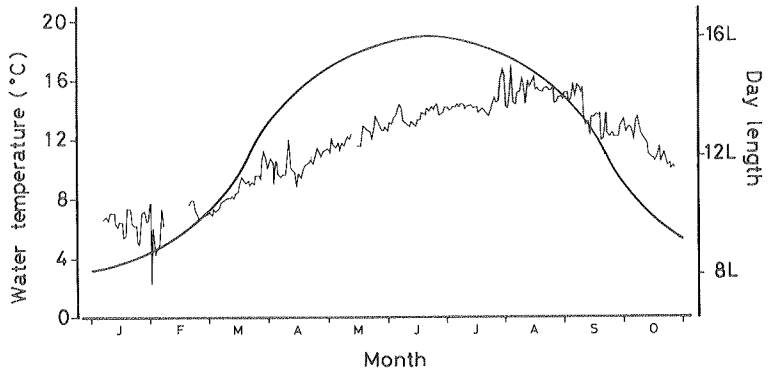


Fig. 1 Seasonal pattern of day length and water temperature of the springwater supplying the hatchery. Curved line shows the day length. Fold line shows temperature.

1年魚の平均尾叉長は、3月中旬の12.8 cmから7月中旬における17.1 cmまで緩慢な増大を示した(Fig. 2)。この間、体色の銀白化と背鱗および尾鱗末端部の黒色化をきたした個体は、4月下旬に約9%、5月下旬には82%と急激に増加し、6月初旬には91%まで達した(Fig. 3)。しかし、その後時間の経過と共に、鱗末端部の黒色化は存続しているが、体表の銀白化が退行する個体が観察され始め、7月下旬には銀化率が79%に減少した。

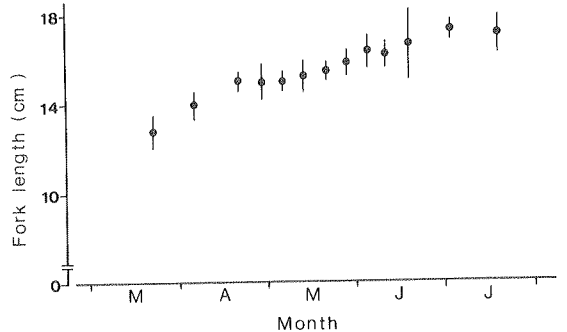


Fig. 2 Growth in fork length of yearling masu salmon used for experiment. The vertical bars represent the standard error.

2. 海水適応能の発現

i) 海水移行後の生残率

海水移行された1年魚群のうち3月の個体は、海水移行24時間後までは生残するものの、その後死亡する個体がみられ、96時間後までの生残率は61.7%であった(Fig. 4)。しかし、4月から6月までの魚は、移行96時間後まで全ての個体が生存した。7月に入ると再び、海水中で死亡する個体が観察された。

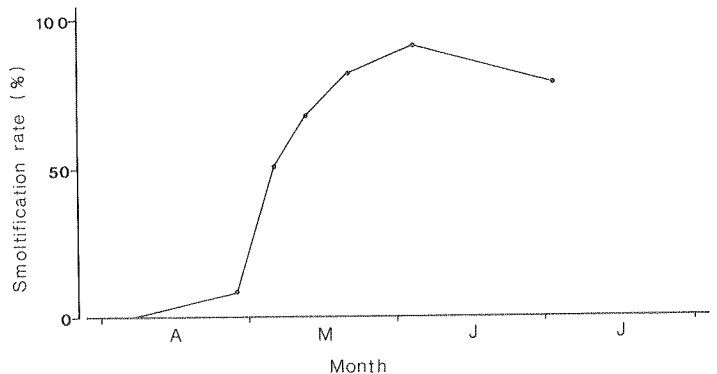


Fig. 3 Seasonal changes of smoltification rate of yearling salmon.

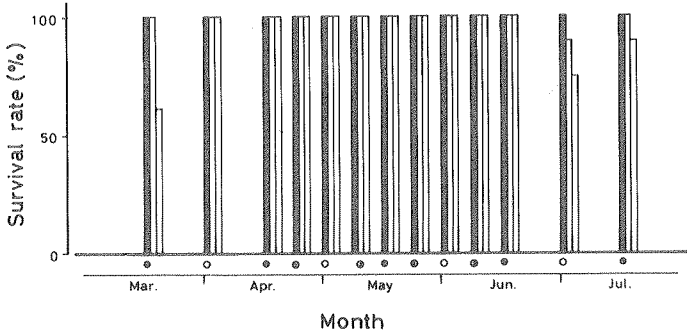


Fig. 4 Changes in survival rate in yearling masu salmon with direct transfer to absolute seawater. ■ : zero h, □ (left): 24h, and □ (right): 96h after transfer, ○ : full moon, ● : new moon, ◐ : half moon.

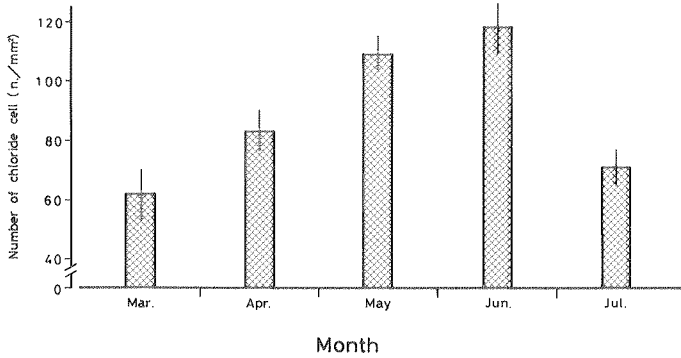


Fig. 6 Changes in number of chloride cell in yearling masu salmon during parr-smolt transformation. The vertical bars represent the standard error.

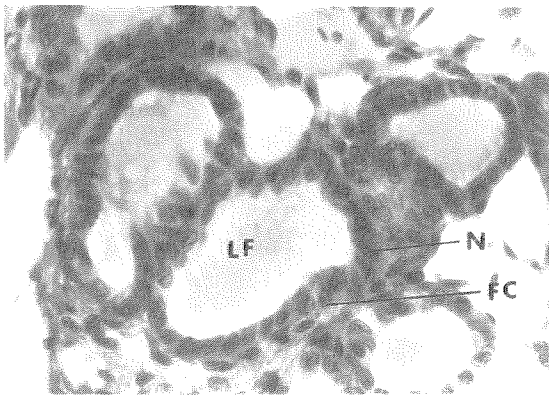


Fig. 7 Light micrograph of paraffin section of thyroid gland of masu salmon from Mori hatchery; FC: follicle cell, N: nucleus, LF: liquor folliculi (×700).

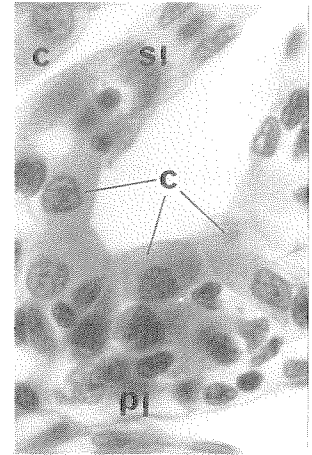


Fig. 5 Light micrograph of paraffin section of gill filament of masu salmon from Mori branch of Hokkaido Fish Hatchery. PL: primary lamella, SL: secondary lamella, c: chloride cell (×1500).

ii) 鰓と甲状腺に観られる組織学的変化

鰓の塩類細胞：サクラマス

分布する塩類細胞は、鰓を構成する

上皮細胞より著しく大きく、直径13-17 $\mu\text{m}$ であり、細胞質がエオシンに淡染される細胞として識別された (Fig. 5)。体色の銀白化した個体がまだ出現しない3月中旬の1年魚群では、塩類細胞が二次鰓弁上およびその基部に分布していた。形状は、鰓弁側が円柱状であるのに対し、二次鰓弁上では偏平状を呈していた。1年魚群の銀化率が最も高い、5月下旬の個体の塩類細胞は、鰓弁部に集中していた。また、鰓弁部に存在する塩類細胞数の月変化を Fig. 6 に示した。

塩類細胞数は、3月下旬の62細胞/ $\text{mm}^2$ から6月中旬の118細胞/ $\text{mm}^2$ まで増加し、それ以降は7月中旬の70細胞/ $\text{mm}^2$ に向かって減少した。

甲状腺：他の硬骨魚類同様サクラマスの甲状腺はる胞状を呈しエオシン陽性のコロイド様物質を充満させていた

池産サクラマス1年魚の銀化

(Fig. 7)。甲状腺ろ胞細胞の高さの月変化を Fig. 8 に示した。3月中旬における1年魚群の細胞高は $3.4\ \mu\text{m}$ であるが5月中旬のそれは $9\ \mu\text{m}$ の高さになる。その後、細胞は高さを減じて7月中旬には $4.3\ \mu\text{m}$ になる。

iii) 海水移行による血中ナトリウム濃度の変動

1年魚群の海水移行24時間後における血中ナトリウム濃度の変化を Fig. 9 に示した。3月中旬から7月中旬までの期間は、淡水飼育群の血中ナトリウム濃度がほぼ同じ値を維持していた( $137.6\text{--}154.1\ \text{mEq/l}$ )。これに対し、海水移行24時間後の血中ナトリウム濃度は、3月中旬で $214\ \text{mEq/l}$ 、4月上旬で $192\ \text{mEq/l}$ となり、その後5月上旬まではほぼ同じ値であった。しかし、5月中旬には $147\ \text{mEq/l}$ になり、この時期の淡水レベルまで低下した。その後、その値は再び増加し始め、7月下旬には約 $190\ \text{mEq/l}$ となり、4月初旬の水準に戻った。この傾向は、海水移行96時間後でも同様であった (Fig. 10)。

iv) 鰓の $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{ATPase}$  活性

淡水中および海水移行96時間後における、鰓の $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{ATPase}$  活性の変動を3月から7月まで Fig. 11 に示した。海水移行96時間後の値は、3月中旬の $3\ \mu\text{mols-Pi/mg-protein/hr}$  から5月下旬の $9\ \mu\text{mols-Pi/mg-prtoein/hr}$  まで増加し、その後6月中旬以降の $3\ \mu\text{mols-Pi/mg-protein/hr}$  へ急激に減少した。淡水中での値は、これより約2-3

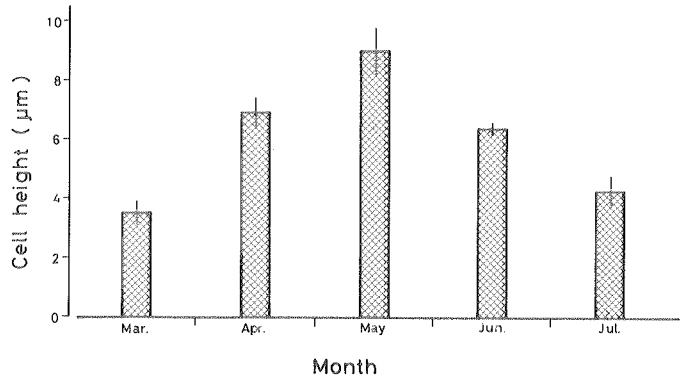


Fig. 8 Changes in height of follicle cell of thyroid gland in yearling masu salmon during parr-smolt transformation. The vertical bars represent the standard error.

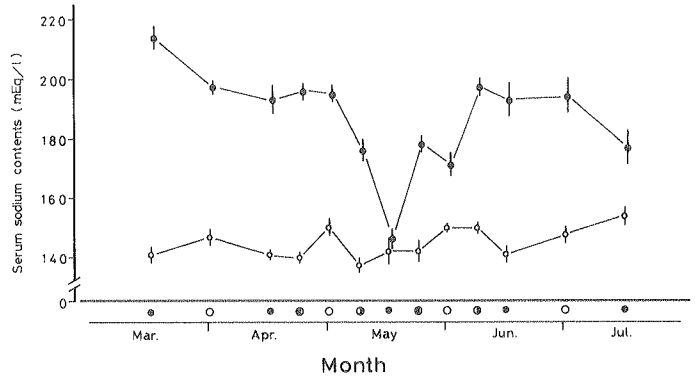


Fig. 9 Changes in serum sodium content in yearling masu salmon with direct transfer to seawater. ○: zero h, ●: 24h after transfer, ○: full moon, ●: new moon, ⊕: half moon. The vertical bars show the standard error.

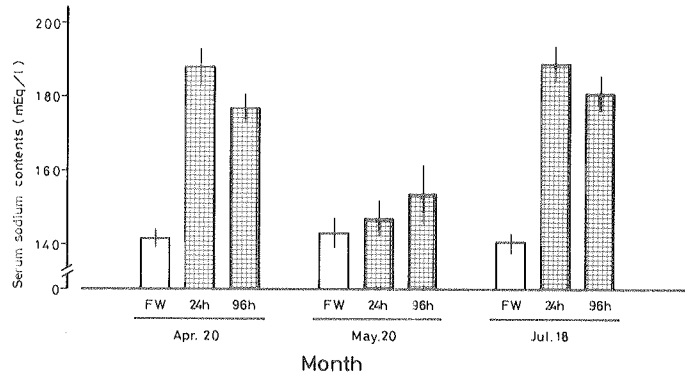


Fig. 10 Changes in serum sodium content in yearling masu salmon with direct transfer to seawater. F. W.: zero h, 24h and 96h: 24h and 96h hours after transfer. The vertical bars show the standard error.

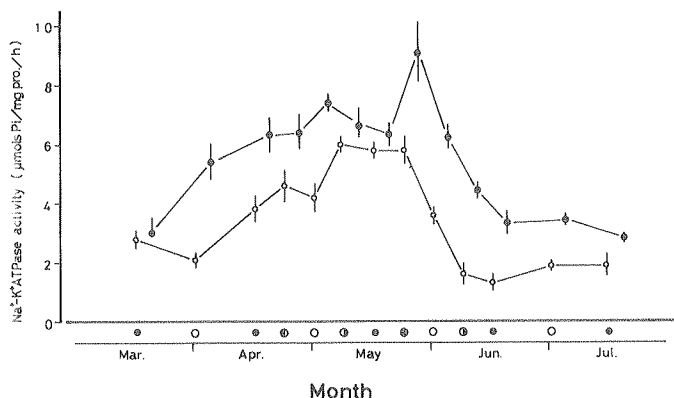


Fig. 11 Changes in gill Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>ATPase activity in yearling masu salmon with direct transfer to seawater. ○: zero h, ●: 96h after transfer, ○: full moon, ●: new moon, ○●: half moon. The vertical bars show the standard error.

μmols-Pi/mg-protein/hr ほど低いが、海水移行時と同様に推移した。

## 考 察

北海道南部に生息する天然サクラマスにおける、体色の銀白化および背鰭と尾鰭末端部の黒色化を指標とした銀化のピークは、4月である(久保, 1980; 笠原ら, 未発表)が、今回観察した池産サクラマスのそれは、6月初旬であった。これらの銀化の出現時期の相違は、光条件や水温等が銀化に関与している(FORMAR and DICKHOFF, 1980; WEDMEYER *et al.*, 1980 参照) ことから、両者の生息環境の相違によることも原因の一つと思われる。さらに、池産サクラマスをつ一つの系群として捉える必要があるかもしれない。斉藤(未発表)は森支場の池産サクラマスの稚魚を松前町小鴨川に放流したところ、1年魚スモルトの降海行動は天然魚のそれよりも遅れ、森支場の池産サクラマスの降海行動時期に近かったという。サクラマスは、同じ環境でも銀化現象の発達の仕方が各々の系群で異なる(佐藤ら, 1985)ので、本実験で観察された様に池産サクラマスの銀化時期が遅いのは、池産サクラマスの特性であるのか、今後詳細な研究が望まれる。

サケ科魚類の鰓の Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>ATPase 活性が銀化の進行に伴って増加することより、一般にはそれが銀化現象の指標として用いられている(coho salmon: BOEUF and HARACHE, 1982; FOLMER and DICKHOFF, 1980; HOAR, 1976; WEDMEYER *et al.*, 1980; ZAUGG and McLAIN, 1971; atlantic salmon: BOEUF and PRUNET, 1985; JONSTON and SAUNDERS, 1981; McCARTNEY, 1976; SAUNDERS and HENDERSON, 1978; brown trout; BOEUF and HARACHE, 1982; BOEUF and HARACHE, 1984)。本実験においても、鰓の Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>ATPase 活性の増減は銀化率の増減に並行していた。従って、サクラマス1年魚スモルトの場合も他のサケ科魚類同様、酵素活性を銀化の指標に用いることが可能であると思われる。鰓の Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>ATPase 活性は主として塩類細胞に存在する(LANGDON *et al.*, 1984)が、鰓の酵素活性と塩類細胞の変化は、必ずしも一致しない(RICHMAN III *et al.*, 1987)という報告がある。今回サクラマス1年魚の鰓に分布する塩類細胞の単位面積当たりの数の増加は、鰓の Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>ATPase 活性の

## 池産サクラマス1年魚の銀化

上昇と一致した。しかし、塩類細胞には二種類あることが報告されている。SIRAI and UCHIDA (1970) は日本産ウナギは A 型と B 型の細胞を持ち、淡水中の A 型細胞は不活性でウナギを海水に入れると、電解質排出機能を持つ B 型細胞に分化すると述べている。RICHMAN III *et al.*, (1987) の観察では、ギンザケの鰓の塩類細胞には、淡水型の I 型と海水型の II 型があるという。この様に、塩類細胞は単一ではなく、条件によって機能的形態変化を起こすものと思われる。上述した本実験の結果は、池産サクラマスが銀化に際し機能的にも海洋生活へ適応していることを示すものである。しかし酵素活性の上昇が塩類細胞数の増加に伴う酵素数の増加によるものか、あるいは各酵素自体の活性の高まりによるものかは、今後解明すべき点であろう。更に、2 種ないしそれ以上あると思われる塩類細胞各々の機能と銀化の関連について、十分検討する必要がある。

塩類細胞は血中イオン調節に関与しているが、今回の実験では、酵素活性の変化と血中ナトリウムの排出能の上昇が一致しなかった。即ち、酵素活性が約 3 ヶ月間高値を維持したのに対し、血中ナトリウム濃度が淡水レベルまで下がり高い海水適応能を示したのは、わずかに 5 月 20 日のみであった。これまで、浸透圧調節に関与する組織が種々報告されている。LORETZ *et al.*, (1982) は、5 月の銀化時に coho salmon の膀胱膜における血中電解質の排出能の増大を示しており、また Atlantic salmon では、5 月中旬から 5 月下旬にかけて膀胱膜からのイオン排出の増大が観察されている (TALBOT, 1982)。更に、この期間に、同じ Atlantic salmon の腎臓は非常に高い  $\text{Na}^+\text{-K}^+$  ATPase 活性を持っており (VIRTANEN and SOIVIO, 1985)、また coho salmon の鰓蓋膜中の塩類細胞の  $\text{Na}^+\text{-K}^+$  ATPase 活性は、銀化ピーク時に増大する (RICHMAN III *et al.*, 1987)。これらのことは、サケ科魚類では銀化の進行に伴って、鰓だけでなく他の組織における電解質排出機能も高まっている可能性を示している。従って、本実験で観察された 5 月 20 日の血中ナトリウムの高排出能は  $\text{Na}^+\text{-K}^+$  ATPase 活性の上昇に加えて、上述のような他の浸透圧調節機能の協同作用によるものかもしれない。海水適応能の発達を調べるために、今後上述の浸透圧調節諸器官も併せて検討する必要がある。

海水移行 24 時間後に測定した池産サクラマスの血中ナトリウム濃度は、5 月 20 日には淡水中のそれとほぼ等しい最低値をみせ、YAMAUCHI *et al.* (1984) や泉ら (1984) が報告したように、この時期の池産サクラマスは非常によく発達した海水適応能を持つことが示された。一方、銀化初期の 4 月或は銀化終了後の 7 月のサクラマスは、海水移行 96 時間後にも血中ナトリウム濃度は、24 時間後のそれよりやや減少する程度であった。従って、海水適応能発達の指標としては、海水移行 24 時間後の血中ナトリウム濃度により判定してもよい様に思われる (YAMAUCHI *et al.*, 1984; 泉ら, 1984)。

海水適応能の指標として、海水移行後の血中ナトリウム値の他に、今回海水移行後の生残率を調べたが、銀化時期に高生残率を示した。しかし、今回観察した 4 日間では海水適応能に関しては、血中ナトリウム濃度から得られた様な明瞭な判定はできなかった。従って、CLARKE and BLACKBURN (1978) が提唱した様に、サクラマスでは海水適応能発達の判定には、海水移行後の血中ナトリウム値による方法が、最も明瞭であると思われる。

以上の様に、北海道立水産孵化場森支場で継代飼育されている池産サクラマス 1 年魚群は銀化時に極めて高い海水適応能を持ち、海水中で生存できることが示唆された。しかし、これらのサクラマスを河川への人工放流魚として考えた場合、上で論議したように、最適海水適応能を持つ時期が短い事や、天然河川へ放流した際の降海時期の問題など、今後検討すべき問題を残している様に思われる。



## 要 約

池産サクラマス1年魚の、銀化に伴う海水適応能の変化が検討された。

- 1) 体色の銀白化は4月下旬に始まった。銀化率は、6月初旬に91%のピークを迎えた。
- 2) 4月初旬から6月中旬にかけて、全ての個体が海水中で96時間生存できた。
- 3) 鰓の塩類細胞数、甲状腺ろ胞細胞高および鰓の $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{ATPase}$ 活性は、5月から6月初旬にかけて最も高かった。
- 4) 海水移行後の血中ナトリウム排出能は、5月中旬に最も高く、この時期に最も高い海水適応能を持つことが示唆された。

## 謝 辞

本研究に終始御指導と御助言を頂いた、北海道大学水産学部、富士昭教授に深謝を表する。また、種々の御批判と御助言を頂いた同学部、高橋裕哉教授、中尾繁助教授に心から謝意を表する。

## 文 献

- 阿刀田光昭(1974). 池産サクラマスの生態に関する知見. 1種苗の初期生残, 性比, 0年魚の分化及び親魚の卵数について. 水産孵化場研究報告(現:北海道立水産孵化場研究報告), **29**, 1-17.
- 新谷康二(1983). 池産サクラマスによる種卵生産事業の現況. 魚と水, **20**, 1-7.
- BOEUF, G. and HARACHE, Y. (1982). Criteria for adaptation of salmonids to high salinity seawater in France. *Aquaculture*, **28**, 163-176.
- BOEUF, G. et HARACHE, Y. (1984). Adaptation osmotique 'a l' eau de mer de deffe 'rentes sep' eces (*Salmo trutta*, *Salmo gairdneri*, *Salvelinus fontinalis*) de salmonides. *Aquaculture*, **40**, 343-358.
- BOEUF, G. and PRUNET, P. (1985). Measurements of gill ( $\text{Na}^+\text{-K}^+$ )-ATPase activity and plasma thyroid hormones during smoltification in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*, **45**, 111-119.
- BRADFORD, M. M. (1976). A rapid and sensitive method for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Analytical Biochemistry*, **72**, 248-254.
- CLARKE, W. C. and BLACKBURN, J. (1978). Seawater challenge tests performed on hatching stocks of chinook and coho salmon in 1977. *Ficheries and Marine Service Technical Report*, 761p.
- FOLMAR, L. C. and DICKHOFF, W. W. (1980). The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids. A review of selected literature. *Aquaculture*, **21**, 1-37.
- GOLDENBERG, H. and FERNANDOZ, A. (1966). Simplified method for the estimation of inorganic phosphorus in body fluids. *Clinical Chemistry*, **12**, 871-882.
- GORBMAN, A., DICKHOFF, W. W., MIGHELL, J. L., PRENTICE, E. F. and WAKNITZ, F. W. (1982). Morphological indices of developmental progress in the parr-smolt coho salmon, *O. kisutch*. *Aquaculture*, **28**, 1-19.

池産サクラマス1年魚の銀化

- HOAR, W. S. (1976). Smolt transformation: evolution behavior and physiology. *Journal of the Fishery Research Board of Canada*, **33**, 1234-1252.
- 泉 孝行・小島 博・笠原 昇・伴 真俊・山内皓平 (1984). 池産サクラマス1+スモルトの降海行動と海水適応能. 水産孵化場研究報告 (現:北海道立水産孵化場研究報告), **39**, 39-40.
- JOHNSTON, C. E. and SAUNDERS, R. L. (1981). Parr-smolt transformation of yearling Atlantic salmon (*Salmo salar*) at several rearing temperature. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **38**, 1189-1198.
- KUBO, T. (1974). Notes on the phase differentiation and smolt transformation of juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*). *Scientific Reports of Hokkaido Salmon Hatchery*, **28**, 9-26.
- 久保達郎 (1980). 北海道のサクラマスの生活史に関する研究. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, **34**, 1-95.
- LANGDON, J. S., TRORPERPE, J. E. and ROBERTS, R. J. (1984). Effects of cortisol and ACTH on gill  $\text{Na}^+\text{-K}^+$  ATPase, SDH and chloride cells in juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Comparative Biochemistry and Physiology*, **77A**, 9-12.
- LORETZ, C. A., COLLIO, N. L., RICHMAN III, N. H. and BERN, H. A. (1982). Osmoregulatory changes accompanying smoltification in coho salmon. *Aquaculture*, **28**, 67-74.
- McCARTNEY, T. H. (1976). Sodium-potassium dependent adenosine triphosphate activity in gill and kidney of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, **53A**, 351-353.
- RICHMAN III, N. H., TAIEDIAZ, S., NISHIOKA, R. S., PRUNET, P. and BERN, H. A. (1987). Osmoregulatory and endocrine relationships with chloride cell morphology and density during smoltification in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Aquaculture*, **60**, 265-285.
- 佐藤良三・福田善三・阿久津梅二 (1985). サクラマス0年魚成熟雄群から生じた1年魚スモルト. *Bulletin of the National Research Institute of Aquaculture*, No. 8, 15-22.
- SAUNDERS, R. L. and HENDERSON, E. B. (1978). Changes in gill ATPase activity and smolt status of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of the Fishery Research Board of Canada*, **35**, 1542-1546.
- SIRAI, N. and UTIDA, S. (1970). Development and degeneration of the chloride cell during seawater and freshwater adaptation of the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Zeitschrift fuer Zellforsch und Mikroskopische anatomie*, **128**, 247-264.
- TALBOT, C., EDDY, F. B. and JOHNSTON, J. (1982). Osmoregulation in salmon and sea trout alvines. *The Journal of experimental Zoology*, **101**, 61-70.
- VIRTANEN, E. and SOIVIO, A. (1985). The patterns of  $\text{T}_3$ · $\text{T}_4$ , cortisol and  $\text{Na}^+\text{-K}^+$ ATPase during smoltification of Hatchery-reared *Salmo salar* and comparison with wild smolt. *Aquaculture*, **45**, 97-109.
- WEDMEYER, G. A., SAUNDARS, R. L. and CLARKE, W. C. (1980). Environmental factors effecting smoltification and early marine survival of anadromous salmonide. *Marine Fisheries Review*, **42**, 1-14.
- YAMAUCHI, K., KOIDE, N., ADACHI, S. and NAGAHAMA, Y. (1984). Changes in seawater adaptability and blood thyroxine concentrations during smoltification of the Masu salmon, *Oncorhynchus masou*, and Amago salmon, *Oncorhynchus rhodurus*. *Aquaculture*, **42**, 256-274.
- ZAUGG, W. S. and McLAIN, L. R. (1971). Changes in gill ATPase activity associated with parr-smolt transformation in steelhead trout (*Salmo gairdneri*), coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and spring chinook salmon (*O. tshawytscha*). *Journal of the Fishery Research Board of Canada*, **19**, 167-171.