

# サケが生まれた川に帰る謎

上田 宏

## はじめに

わが国の代表的なサケであるシロザケは、春に稚魚が体重 1g で降海し、餌を求めて数年間におよぶベーリング海からアラスカ湾までの大回遊により、体重 3~4 kg に成長し、秋に親魚が生まれた川（母川）に約 90%の精度で帰って来て、子孫を残して死んでゆくドラマチックな生活史を営みます。北日本に住んでいた太古の人々も、秋に河川に遡上してくるサケを重要な食糧としていたと思われます。また、新潟の三面川では江戸時代に「種川の制」を定めサケの増殖を行っていました。さらに、札幌の豊平川の河川環境が悪化した時、「カムバックサーモン運動」により河川環境を改善するシンボルとなるなど、サケは我々にとってなじみ深く、大変美味しい魚です。

この公開講座では、まずサケの生活史を説明します。そして生物学の大きな謎である、サケはなぜ母川に帰れるのかを解明するために行っている 3つの研究アプローチ：動物行動学的研究・神経内分泌学的研究・感覚神経生理学的研究について、これまでに明らかになった最新の成果を紹介します。そして、わが国の重要なサケ資源を将来的にも有効利用するために、サケ研究の将来展望についても考えてみます。

## サケの生活史

わが国には 4 種類の太平洋サケ（カラフトマス・シロザケ・ベニザケ・サクラマス）が生息しており、前後各 2 種の生活史が異なります（図 1）。カラフトマスとシロザケの稚魚は浮上後、全ての個体が数週間で降河回遊を行い、親魚も溯河回遊して数週間で性成熟します。一方、ベニザケとサクラマスは浮上してから約 1 年間、淡水（湖または河川）で成長し、銀化して海水適応能を獲得したスモルトだけが降河回遊を行い、親魚も繁殖の数ヵ月前に遡河回遊を行い、湖または河川で性成熟するのを待ちます。また、降河回遊を行わない残留型（ヒメマスとヤマメ）が出現します。系統分岐的にはカラフトマスが最も進化しており、サクラマスが最も原始的であると考えられています。北太平洋における分布域は、カラフトマスが最も広く分布し、サクラマスの分布域が最も狭く、個体数はカラフトマスが最も多く、サクラマスが最も少ないです。母川への回帰性は、サクラマスが最も正確に母川に回帰し、カラフトマスが他の河川に迷入する割合が最も高いと言われています。全てのサケが正確に母川回帰すると、サケは分布域を広げることにはできず、個体数も増えず、遺伝子的多様性が失われます。つまり、カラフトマスは母川回帰性を多様化することにより進化したと考えられます。

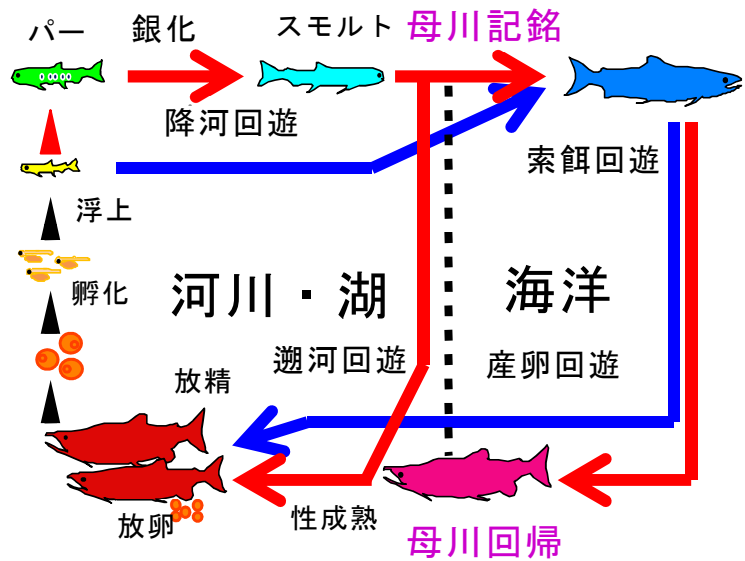


図 1. 我国に生息する 4 種類のサケの生活史. 青線がカラフトマスとシロザケ. 赤線がベニザケとサクラマス. ベニザケとサクラマスの残留型がヒメマスとヤマメ.

北太平洋における分布域は、カラフトマスが最も広く分布し、サクラマスの分布域が最も狭く、個体数はカラフトマスが最も多く、サクラマスが最も少ないです。母川への回帰性は、サクラマスが最も正確に母川に回帰し、カラフトマスが他の河川に迷入する割合が最も高いと言われています。全てのサケが正確に母川回帰すると、サケは分布域を広げることにはできず、個体数も増えず、遺伝子的多様性が失われます。つまり、カラフトマスは母川回帰性を多様化することにより進化したと考えられます。

## 動物行動学的研究

近年のバイオテレメトリー (biotelemetry: 生物に電子機器を取り付け、種々データを遠隔から収集する調査方法) 技術の発達により、水中のみを回遊するサケの回遊行動を詳細に解析できるようになってきました。ベーリング海で延縄により捕獲された元気の良いシロザケを、鱗紋により日本系シロザケと判定し (日本系シロザケは人工ふ化放流されているので初期の鱗紋間隔が広い)、他国の天然シロザケと判別ができる)、遊泳速度・水深・水温が記録できるプロペラ付きデータロガーを27個体に装着して放流した

ところ、運良く1個体のロガーが根室沿岸で回収できました。この個体は、ベーリング海から北海道沿岸までの直線距離にして2,760kmを67日間で、平均遊泳深度 (10.2 ± 12.5 m)、平均遊泳水温 (9.2 ± 0.2°C)、平均遊泳速度 (0.62 ± 0.2 m) で遊泳していました (図2)。シロザケは北洋を北海道に向かって、迷わずに航路決定 (navigation) して回帰することがわかりました。

北洋でサケの行動を追跡することはいまだ難しいので、洞爺湖のヒメマスとサクラマスの母川回帰行動を、感覚機能を妨害し、超音波テレメトリー手法を用いて追跡しました。ヒメマスは、強力磁石を頭部に装着し磁気感覚を妨害されても、生まれたふ化場まで直線的に回帰しました。しかし、網膜剥離により視覚を妨害されると、方向感覚を失いふ化場まで回帰できない個体や、視覚妨害されてもふ化場まで回帰できる個体 (この個体は嗅覚を用いて母川回帰したと考えられます) も出現しました。洞爺湖のヒメマスが視覚を用いてどのように方向定位しているかは不明ですが、大海原では何らかのコンパス機能を用いていると考えられます。一方、サクラマスは湖岸沿いに河川を識別しながら回遊し、ワセリンを鼻腔に挿入され嗅覚を妨害されると湖岸から離れ、網膜剥離により視覚を妨害されると迷走することが明らかになりました。両種の回帰行動の違いは、サケの進化と関連していると考えられます。分布域が狭い原始的なサクラマスは視覚と嗅覚を用いて岸よりに回遊していると母川に遭遇する可能性があります。しかし、進化して分布域を拡大したヒメマスは、視覚を用いて方向定位し、母川回帰する能力を獲得したと考えられます。

## 神経内分泌学的研究

サケ稚幼魚が降河回遊する時には、淡水から海水に適応するため浸透圧調節機能などが変化するので体色が銀白化する銀化が観察され、様々なホルモン (インシュリン、プロラクチン、甲状腺ホルモン、成長ホルモン、コルチゾール) が関与していることが報告されています。またサケの銀化は、オタマジャクシがカエルになる変態と類似した現象であると考えられています。サケ稚幼魚の降河回遊に伴う母川記銘には、脳-下垂体-甲状腺系ホルモン: 脳から分泌される甲状腺刺激ホルモン放出ホルモン (TRHa・TRHb)、下垂体から分泌される甲状腺刺激ホルモン (TSH)、甲状腺から分泌される甲状腺ホルモン (トリヨードサイロニン: T3・サイロキシシン: T4) が重要な役割を演じていると考えられています。降河回遊は、月の満ち引きと関係があり、北米のギ

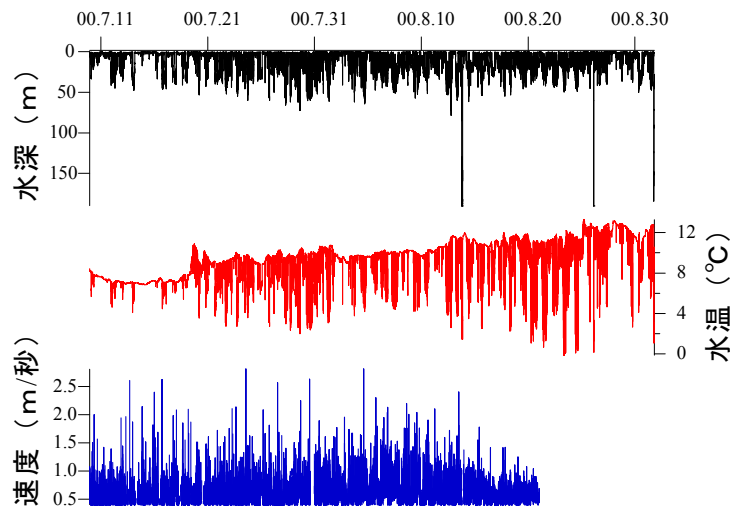


図2. 日本系シロザケのベーリング海から根室沖までの遊泳水深・水温・速度。

ンザケが3月の新月の日に、血中 T4 量がピークとなり、その後にスモルトが降河回遊を開始することが報告されています。同様の現象はサクラマスでも観察され、スモルトの血中 T4 量が4月の新月の日にピークとなり、その後に降雨があると降河回遊個体が増加することが観察されています。一方、シロザケでは、稚魚の血中 T4 量がふ化場から河川に放流される刺激、および降雨・濁り水・低水温などの刺激により上昇すること観察され、さらにシロザケ稚魚の血中 T4 量と降河行動に及ぼす濁り水と T4 経口投与による影響を観察したところ、濁り水は血中 T4 量を増加させ降河行動も誘発しますが、T4 経口投与は血中 T4 量を増加させたが降河行動は誘発しなかったことが報告されています。サケ稚魚の降河回遊に伴う脳-下垂体-甲状腺系ホルモンの分泌動態を解析することにより、母川記銘の仕組みが明らかになると期待されます。

サケ親魚は繁殖のため遡河回遊して母川回帰するので、生殖腺の成熟を調整する脳-下垂体-生殖腺系ホルモンが、サケの母川回帰行動を制御していると考えられており、脳から分泌されるサケ型生殖腺刺激ホルモン放出ホルモン (sGnRH) が、性成熟および母川回帰に重要な役割を演じていると考えられています。ベーリング海から千歳川の産卵場まで回帰するシロザケの母川回帰に伴う、脳各部位の sGnRH、下垂体の生殖腺刺激ホルモン (GTH)：生殖腺成熟の初期に関与する濾胞刺激ホルモン (FSH)・生殖腺成熟の後期に関与する黄体形成ホルモン (LH)、および生殖腺から分泌されるステロイドホルモン：estradiol-17 $\beta$  (E2)・11-ketotestosterone (11KT)・testosterone (T)・17 $\alpha$ , 20 $\beta$ -dihydroxy-4-pregnen-3-one (DHP) の分泌動態を解析しました。sGnRH 量のピークは、嗅球では石狩川沿岸 (雄) と石狩川河口付近 (雌)、終脳では雌雄とも石狩川と千歳川の分岐点でした。下垂体では石狩川沿岸 (雌) と河口付近 (雄) で sGnRH 量の最高値が観察され、LH 量の最高値と呼応していました。また、血中ステロイドホルモン量は、雄の精子形成に重要な 11KT、雌の卵黄形成に重要な E<sub>2</sub>、および両者の前駆体で遡上行動に関与していると考えられる T の最高値が雌雄とも石狩川と千歳川の分岐点で、生殖腺の最終成熟に関与する DHP は産卵場で急増しました。さらに、脳の前方 (嗅神経と嗅球) と脳の後方 (終脳腹側と視索前野) に存在する sGnRH ニューロンの細胞数および mRNA 量の変化を、母川に遡上する前の母川沿岸と母川に遡上した後の産卵場で観察したところ、嗅覚系では母川沿岸時のほうがニューロン数および mRNA 量とも高く産卵場では減少するのに対し、脳の後方では母川遡上後にニューロン数および mRNA 量とも増加していました。サケの脳-下垂体-生殖腺系ホルモンの分泌動態が変化し、特に sGnRH が脳の部位特異的に様々な作用を発現し、サケの母川回帰行動を主導的に調節していると考えられます。

## 感覚神経生理学解析

サケが、河川固有のニオイを識別して母川回帰するという嗅覚仮説 (olfactory hypothesis) は、1950年代に米国の Hasler らにより提唱されました。これまでの多くの電気生理学的研究により、サケが低濃度から感知できるニオイ成分は、アミノ酸とその関連物質、胆汁酸、ステロイド類、プロスタグランジン類などであることが知られています。河川水に含まれるニオイ成分の違いが何に由来するかを調べるため、洞爺湖に流入する河川水に含まれる溶存遊離アミノ酸 (DFAA) の定量分析を行い、DFAA の分析結果に基づき各河川水に対応した人工アミノ酸河川水 (ASW) を調製し、それらに対するサクラマスの嗅覚応答を測定しました。調べた3河川において、各河川水中のアミノ酸の組成と濃度は異なっていました。以上の分析結果と主要陽イオンの分析結果に基づいて洞爺湖の3河川の ASW を調製し、それらに対するサクラマスの嗅神経応答を交差順応試験により測定したところ、アミノ酸と無機塩類のみで再構成した ASW は、天然水の場合とほぼ同様の嗅神経応答を示し、サクラマスにとって母川識別に役立っている河川水中のニオイ成分は DFAA であることがわかりました。

北海道の各母川に回帰した 4 種類の太平洋サケ（カラフトマス・シロザケ・ベニザケ・サクラマス）を用いて、各母川の DFAA 組成により作成された ASW に対する選択性を二者択一の Y 字水路により調べました。その結果、カラフトマス以外の 3 種のサケは、75～85%の精度で統計的に有意にそれぞれの ASW を選択しました（図 3）。

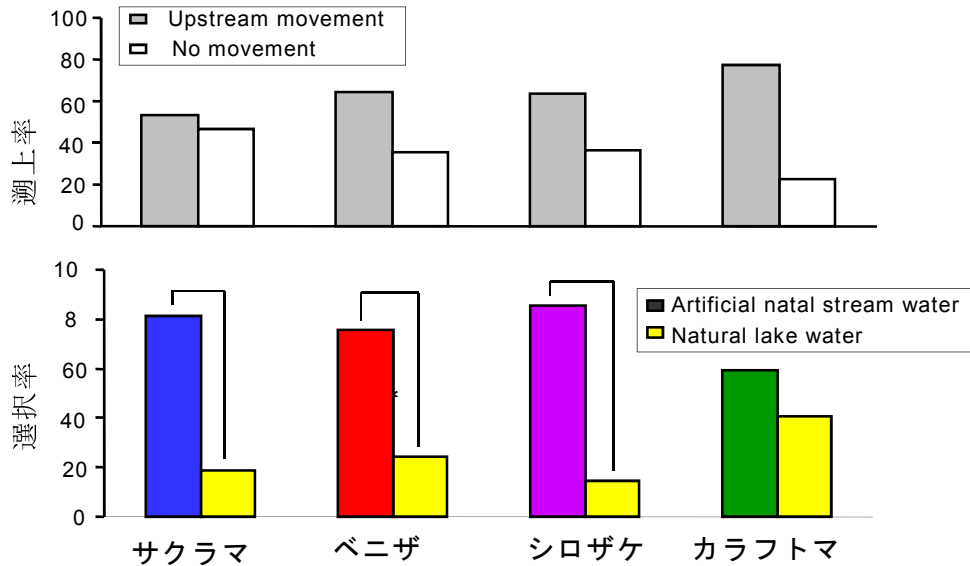


図 3. 4 種の成熟雄太平洋サケの Y 字水路における遡上率および人工アミノ酸母川水を選択率。

河川水中の DFAA の起源を解析するため、札幌市の豊平川において、河床の付着性微生物の集合体であるバイオフィーム (biofilm) の培養実験を行いました。その結果、バイオフィームが放出する DFAA 組成は河川水中のものと全く同じであることが解析され、バイオフィームが河川の DFAA の起源の一つであることがわかりました。また、DFAA の流域・季節・年による変動を解析するため道北の天塩川において、上流部から河口までの 7 地点で DFAA を分析して、流域・季節・年により変化しない DFAA 組成がシロザケの母川記録および母川回帰に重要であることを証明しました。

### サケ研究の将来展望

サケは優れたナビゲーション能力を用いて、数千キロの大海原を回遊して母国沿岸まで回帰し、数多くの河川から嗅覚により母川を識別して回帰する驚異的な感覚能力を有しています。しかし、サケの母川回帰性はサケの種類・性・成熟度により異なっており、母川以外の河川に遡上する個体が存在し、それらの個体が分布域を広げ個体数を増やしていると考えられます。わが国の 4 種類の太平洋サケの感覚機能を比較することにより、サケの進化と母川回帰性の問題を解明することができると思います。これらのサケの種類による母川回帰性の違いを明らかにして、4 種類のサケに最も効率的な人工ふ化放流技術を開発することにより、サケ資源の増産が可能になります。また、サケの母川識別に関与する流域生態系により異なる河川水中のアミノ酸の季節・年変動が解明できると、サケの嗅覚機能を指標として河川環境整備をどのように行えば良いかが明らかになります。さらに、サケの稚幼魚が降河回遊時にどのように母川記録するかを解明することができると、21 世紀の科学のフロンティアである脳研究の重要な課題である、動物の記憶の問題の解明にも大いに役立ちます。そして、近年の異常気象に象徴される地球温暖化などの地球規模の環境変動に対しても、サケを材料に用いた海洋および河川環境変動に対する適応能力を研究することにより、多いに貢献できると確信しています。