

海に生きる動物たち（全 12 回）

第 10 回 川から海へ、そして海から川へ ：サケの場合

浦野明央（北海道大学名誉教授）

海に生きる動物たちの多くは、その一生を海水中で過ごすが、中には海水と淡水を行き来している広塩性の動物もいる。運動能力に優れた魚類には、サケの仲間（図 1）のように、稚魚期から幼魚期に河川にいたものが、海に降り、広い海洋を回遊するものもいれば、ウナギのように、海に産まれて河川を溯上するものもいる。いずれの場合でも、このような行動は、変化した環境水の塩濃度に受動的に順応する浸透圧調節ではなく、来るべき塩分環境の変化を予測して能動的に順応する生理現象をとこなう。そのため、これを、遺伝的にプログラムされている、と表現している研究者もいる（金子豊二，2002）。

硬骨魚類の浸透圧調節について、第 4 回「魚は水を飲む」で、淡水魚は、体内に水が浸入し、塩が体外に流出するという問題を、海水魚は、体外に水が流

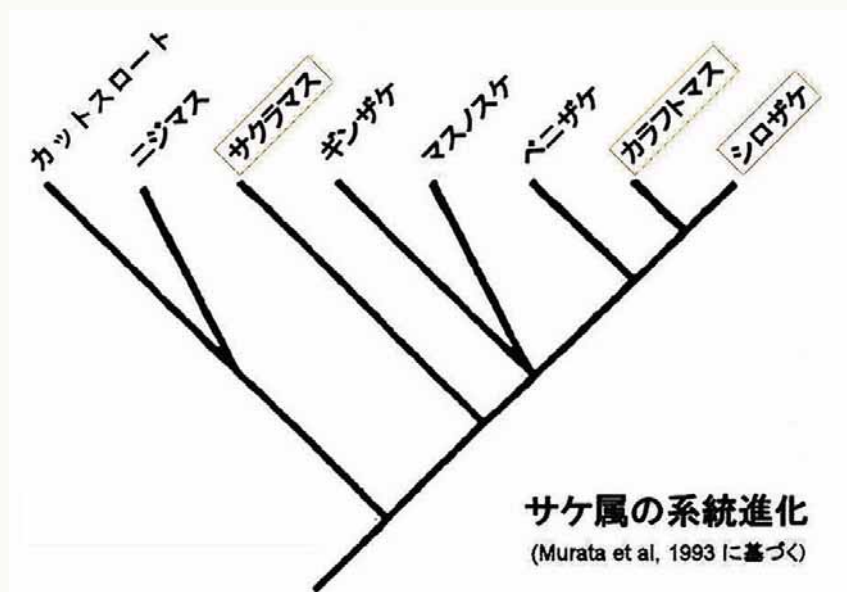


図 1 サケ属（いわゆる太平洋サケ）の系統進化学的な関係。より最近になって分岐したシロザケやカラフトマスでは、淡水より海洋に依存した生活の期間が長く、産まれた翌年、すなわち孵化した年の春（零歳の春）には川を降って海に入る。他の魚種は、成長の速さにもよるが、1歳の春以降に川を降る。

出し、体内に塩が浸入するという問題を抱えている、と述べた。サケ¹⁾やウナギも同様である。また、これらの問題に対処するために、淡水中では、塩分を鰓から取り込むとともに腎臓で回収し、さらに多量の薄い尿を作って体内に浸した過剰な水を排出する。一方、海水中では、海水を飲んで腸から水を吸収し、余分な塩分を鰓から排出して体液浸透圧を一定の範囲に保っている。

回遊魚ではこのような淡水適応や海水適応とよばれている浸透圧調節が、遺伝的にプログラムされていると言うのである。それについて、分子レベルの研究がある程度進んでいるのはサケ類の鰓、とくに塩類細胞の働き²⁾なので、その働きの中心となっているナトリウムポンプの遺伝子発現についてのデータを中心に、プログラムの実体を垣間見ることにしよう。

降海：川から海へー海水適応

サケの初期生活史と海水適応能 秋から初冬にかけて、河川の中・下流域の水の湧き出ている砂礫中に産み落とされ受精したサケの卵は、翌春になると仔魚として孵化する。しばらくすると、河川の表層に浮上し、餌を取るようになるが、3～4ヵ月もすれば海に降る。孵化直後の仔魚は海水適応能を持たないが、浮上する頃には海水に移しても全ての個体が生き残れるようになる³⁾。しかし、移行24時間後の血中ナトリウム濃度はまだ180mM以上の高い値を示している。それが、浮上して2週間も経つと、海水に移しても、24時間以内に淡水中のレベルに近い150mMという値に落ち着く(伴・他, 2009)。この時期にすでにある程度の海水適応能を獲得しているのである。

銀化変態 稚魚期に入ったサケの体側にはパーマークと呼ばれる黒い斑紋が見られるが、春になるとそれが消え、体色が銀色のスモルトになる(図2)。銀化あるいはスモルト化と呼ばれるこの変化は、降海に先立って起きる形態

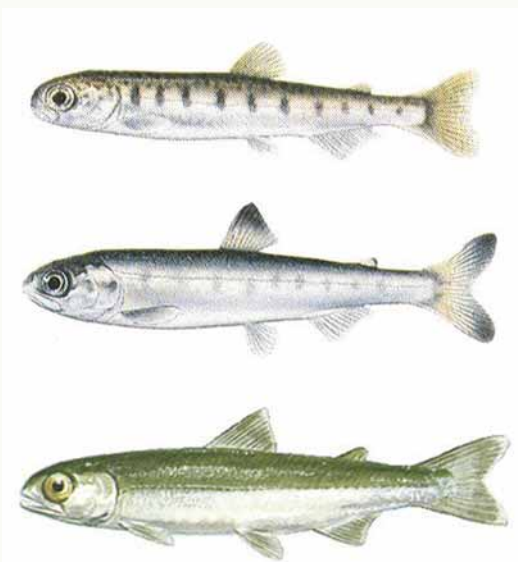


図2 サケの銀化。黒い斑紋のあるパー(上段)の斑紋が薄れ、銀色に輝くスモルト(中段・下段)に変態する。

および生理機能の大きな変化で、オタマジャクシの変態にも匹敵するため、銀化変態ともいわれる。この時期に、海水適応能も発達するので、銀化は海洋生活に入ることを予測して起きるプログラムされた変化であると言ってもよい。ナトリウムポンプ 銀化したサケ稚魚の鰓では、海水型の塩類細胞⁴⁾が発達しており、ナトリウムポンプ（実体は Na^+, K^+ -ATPアーゼという酵素タンパク質）の活性も上昇している。ベニザケの幼魚を用いた実験では、ポンプ活性の高まりが、春先になって高まるナトリウムポンプ遺伝子の発現（転写によってDNAからmRNAが合成される過程）とよく対応していた（Ban 他, 2007）。また、ポンプ遺伝子の発現上昇に先立って、海水適応ホルモンとも言われている成長ホルモンの血中濃度が上昇していた。しかも、1日16時間という長日条件が、成長ホルモン濃度の上昇とポンプ遺伝子の発現を促進する。おそらく、春先になって日照時間が長くなってくると、下垂体からの成長ホルモンの分泌が高まり、それによってポンプ遺伝子の発現が高まるのであろう。

溯上：海から川へー淡水適応

北洋のサケの淡水適応能 海に出た日本系のサケは、オホーツク海を經由して1歳の夏にはベーリング海にたどり着き、3年ほどの間、北洋の豊富な餌を食べて成長・成熟する。何を感知してか、その年の秋に成熟する個体は、晩春から初夏にかけてベーリング海を離れて産卵回遊を開始し、一路、日本の母川に向かうのだが、驚くべきことに、ベーリング海のサケが淡水適応能をもっているのである。

20年余り前であるが、東京大学海洋研究所にいた小笠原強氏（現・神奈川大学）と坂本竜哉氏（現・岡山大学）が、ベーリング海に浮かぶ船の上で、サケを真水に放り込んだのだが、期待に反して（?）、サケはピンピンしていたというのである。そこで、私の研究室にいた牧野恵太君が同様の実験を行ったところ、7尾中5尾のサケが淡水中でも生残し、それらの血中ナトリウム濃度は淡水レベルであった。また、ナトリウムポンプの活性も、対照群である海水群より低い傾向が見られた。北洋のサケは、母川に向けて旅立つ時、すでに河川に溯上する用意を整えていると考えざるを得ないのである。

モデル系としてのサクラマスで起きている事 サケに近縁のサクラマスも、サケと同様、近海ではあるが海に出て成長・成熟し、桜の花が咲く頃に母川に回

帰する。母川に溯上する時期のサクラマスでは、淡水適応ホルモンとして知られるプロラクチンの遺伝子発現が、下垂体中で高まっている (Bhandari 他, 2003)。一方、生殖に関わるホルモン遺伝子の発現の季節変動が、サクラマスとサケではよく似ている。したがって、母川に帰ろうとしているサケの淡水適応のプログラムが、サクラマスのそれと似ていてもいいはずである。

淡水適応ホルモンと海水適応ホルモンの遺伝子発現 魚類の体液浸透圧に関わる主要な下垂体ホルモンとして、淡水適応にはプロラクチンが、海水適応には成長ホルモンが知られている。それぞれの遺伝子の産卵回遊にともなう発現の変化を解析したところ、いずれも、凍結するベーリング海を避けて冬を過ごしたアラスカ湾における発現レベルが、ベーリング海に回遊する晩春から初夏には、10倍あるいはそれ以上に上昇していた。やがて秋になり日本近海まで帰り着く頃には、成長ホルモン遺伝子の発現は半減する。一方、プロラクチン遺伝子の発現は同じようなレベルで推移するが、年によっては河川への溯上にともない発現レベルの多少の上昇が見られる (Onuma 他, 2010)。サケの溯上に先立って見られるこれらの変動は、仔稚魚の海水適応と同じように、成体の淡水適応にもプログラムがあることを示すものであろう。

なお、ベーリング海のサケにおけるプロラクチン遺伝子の発現上昇は、サクラマスで見られたものと時期的によく対応している。北洋のサケが見せた淡水適応能にプロラクチンが関わっているのかも知れない。

再びナトリウムポンプ 北洋のサケは発達した海水型の塩類細胞と高いナトリウムポンプの活性をもつが、淡水型の塩類細胞⁴⁾はほとんど見られない。一方、沿岸で採捕されたサケでは、海水中にも関わらず海水型の塩類細胞が減少し、淡水型の塩類細胞が出現している。それとともに、ポンプの活性が淡水中のサケに近い値まで低下する (図3)。そのためか、溯上間近の沿岸のサケの血中ナトリウム濃度は180～190mMという値を示すが、河川に入ると150mM以下になる。河川に溯上する前に、すでに鰓は淡水型になっているのである。

降海と溯上のプログラムを解明するためのブレークスルーは？

魚類の浸透圧調節機構を調べる研究の多くでは、魚を強制的に淡水から海水へ、あるいは海水から淡水に移し、何が起きるかを調べてきた。このような実験方法で、サケやウナギのような回遊魚の、遺伝的にプログラムされていると

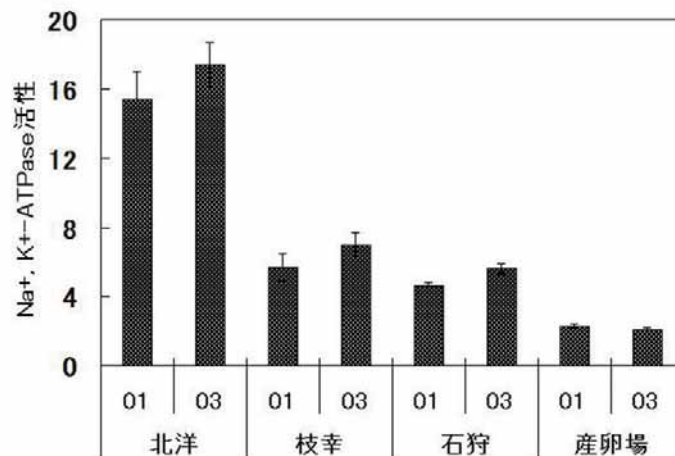


図3 産卵回遊にともない減少するサケの鰹のナトリウムポンプ活性。北洋から回帰してきた石狩系のサケは、オホーツク海沿岸の枝幸沖を経て北海道の日本海沿岸に達し、産卵場まで溯上する。サンプルは2001年と2003年に採集したが、両年とも同様の結果になった。なお、ポンプはNa⁺, K⁺-ATPアーゼという酵素で、ATPを分解してイオンを輸送しているのので、ポンプの活性はATPの分解活性で表してある。(伴他, 2009より)

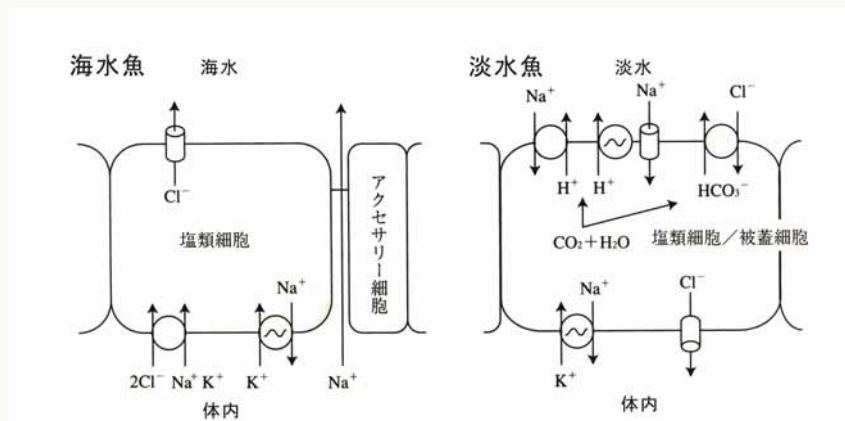
いう浸透圧調節機構、とくにプログラムそのものの解明ができるのかには大きな疑問がある。移行実験を行うにしても、強制的にではなく、海水域と淡水域があって、魚が自発的に好きな方へ移動できる水槽を用意する必要があるだろう。Yada 他 (2010) はこのような設定で、アユの稚魚の海水適応には、プロラクチン遺伝子の発現が低下することが重要であることを示している。

なお、小型の魚種では、海水域と淡水域をまたぐ移動行動を、個体レベルで解析するのは困難であるが、サケほどの大きさになればデータロガーを装着し、行動パターンを解析することができる (Makino 他, 2007)。現在、自由行動している動物の筋電図を記録することができるロガーが開発されている。血中の塩濃度を記録できるプローブの開発も期待できそうである。

自律的に進行している遺伝的なプログラムを理解するためには、強制的な実験処理ではなく、上に述べたような配慮に基づく実験を進めていく必要があるだろう。とは言っても、このような実験を進めるには、海水と淡水が豊富に使用できる設備が求められるので、容易には実施出来ないが。

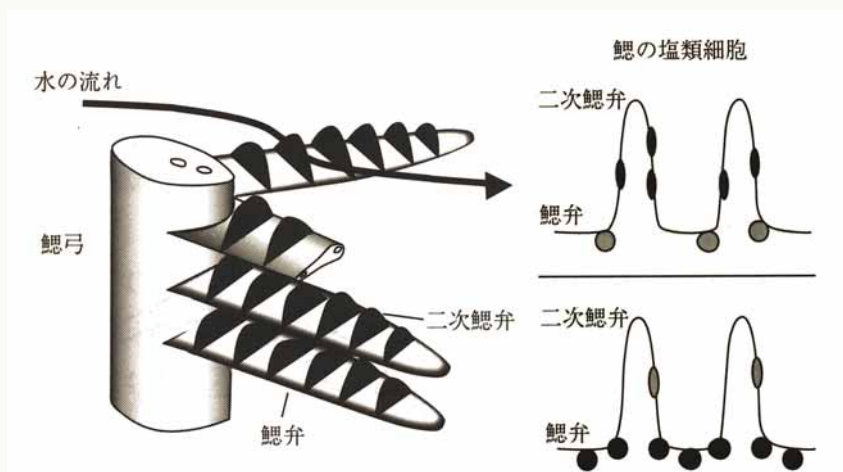
註

- 1) 筆者が研究によく用いていたのはシロザケであり、一般にサケというとなら日本ではシロザケを指すので、本稿でもシロザケをサケと記す。
- 2) 鰓の塩類細胞のナトリウムポンプは、体内側の細胞膜に分布している。それが海水適応にも淡水適応にも、重要な働きをしている。それが可能なのは、膜にある他のイオン輸送タンパク質が協働しているためである（註図1）。海水中では、体内のナトリウムイオン (Na^+) が、まず Na^+ , K^+ , 2Cl^- 共輸送体によって塩類細胞内に取り込まれる。 Na^+ は続いてナトリウムポンプにより細胞外に出されるが、塩類細胞に隣接するアクセサリ細胞との間にできる間隙を通して体外に排出される。一方、淡水中では、環境水に面する側の膜にあるイオン輸送タンパク質によって、 Na^+ はまず塩類細胞内に取り込まれ、続いてナトリウムポンプによって体内に入る。



註図1 海水魚（左）および淡水魚（右）の塩類細胞におけるイオン輸送のモデル（金子豊二，2002より）。説明は註2。

- 3) 海水適応能を調べるための海水移行試験とよばれる実験の結果。海水移行試験では、仔稚魚を海水に移して24時間後に、生き残った個体の割合（生残率）と血中のナトリウム濃度を調べる。
- 4) 鰓の塩類細胞には海水型と淡水型がある（註図2）。



註図2 魚類の鰓の構造（左）と淡水型塩類細胞（右上）および海水型塩類細胞（右下）の分布。鰓弓から後方に向けて鰓弁がV字型に伸びている。鰓弁上には、密に分布するひだ上の二次鰓弁が分布する。淡水中では二次鰓弁上の淡水型塩類細胞が、海水中では鰓弁上の海水型塩類細胞が発達する。（金子豊二，2002より）

参考文献

金子豊二：第11章 浸透圧調節・回遊。（会田勝美編：魚類生理学の基礎）恒星社厚生閣（2002）

伴 真俊，安東宏徳，浦野明央：第6章 サケ類の回遊と浸透圧調節。（阿部周一編：サケ学入門—自然史・水産・分化）北海道大学出版会（2009）

Ban, M., Ando, H., Urano, A.: Effects of long-day on gill Na^+, K^+ -ATPase gene expression and the development of seawater tolerance in sockeye salmon. *Aquaculture* 273: 218-226 (2007)

Bhandari, R. Kr., Taniyama, S., Kitahashi, T., et al.: Seasonal changes of responses to gonadotropin-releasing hormone analog in expression of growth hormone/prolactin/somatolactin genes in the pituitary of masu salmon. *Gen. Comp. Endocrinol.* 130: 55-63 (2003)

Makino, K., Onuma, T.A., Kitahashi, T., et al.: Expression of hormone genes and osmoregulation in homing chum salmon: a minireview. *Gen. Comp. Endocrinol.* 152: 304-309 (2007)

Onuma, T.A., Ban, M., Makino, K., et al.: Changes in gene expression for GH/PRL/SL family hormones in the pituitaries of homing chum salmon during ocean migration through upstream

migration. Gen. Comp. Endocrinol. 166: 537-548 (2010)

Yada, T., Tsuruta, T., Sakano, H., et al.: Changes in prolactin mRNA levels during downstream migration of the amphidromous teleost, ayu *Plecoglossus altivelis*. Gen. Comp. Endocrinol. 167: 261-267 (2010)

本稿へのコメント・質問は aurano@sci.hokudai.ac.jp でお待ちしています。