平成 29 年度日本水産学会賞

太平洋サケの母川記録・回帰機構に関する研究

上 田 宏

北海道大学

Researches on mechanisms of natal stream imprinting and homing in Pacific salmon

HIROSHI UEDA

Hokkaido University, Sapporo, Hokkaido 060-0811, Japan

1. はじめに

我国に生息する4種類の太平洋サケ：カラフトマス *Oncorhynchus gorbusha*・サケ（シロザケ）*O. keta*・ベニザケ *O. nerka*・サクラマス *O. masou* は、重要な水産資源である。これら4種類は、稚幼魚が生まれた川（母川）から降海し、数年後に親魚が大海原を回遊してほぼ正確に母川に回帰する驚異的な能力を有する。この特性を利用して、ふ化場の飼育池で稚幼魚を飼育してから河川に放流し、沿岸に来遊した親魚を定置網で漁獲し、捕獲されなかった親魚を河川に設置したウライで捕獲し、ふ化場の蓄養池で成熟するまで蓄養し人工授精させる人工ふ化放流事業が行われている（図1）。

これら4種類の生活史は、カラフトマスとシロザケならびにベニザケとサクラマスは似ているものの、前後各2種類の間では大きく異なる。カラフトマスとシロザケは、稚魚が浮上してしばらくすると全個体が降河回遊し、淡水に残留する個体はいない。数年後に北太平洋において性成熟を開始した親魚は、遡河回遊してしばらくすると産卵する。一方、ベニザケとサクラマスは、海水適応能を獲得した幼魚が降河回遊するが、淡水に残留する陸封型が出現する。親魚も産卵期の数か月前に遡河回遊を行い、湖や河川で成熟した後に産卵する（図2）。

サケ科魚類が、どのような感覚機能を用いて母川回帰するかについて、ギンザケ *O. kisutch* は幼魚期に記録（刷り込み）された河川のニオイを頼りに帰ってくるという「嗅覚記録仮説」が、1950年代に提唱された。¹⁻³⁾ さらに、サケ科魚類の稚魚は、降河回遊中に産卵場から河口までの道筋を連続的に記録しているという連続記録仮説が提唱された。⁴⁾ 一方、大西洋の北極イワナ *Salvelinus alpinus* は、同種の若い個体から分泌されるフェロ

モンにより親魚が回帰するという「フェロモン仮説」が提唱された。⁵⁾ しかし、太平洋サケのシロザケとカラフトマスは、親魚が回帰する時に稚魚は河川にはいないのでフェロモン仮説は当てはまらない。最近、一次的には母川のニオイ、二次的には同種のニオイ（フェロモン）、三次的には環境要因という「階層航法仮説」が提唱された。⁶⁾ 何れの説でも、サケ科魚類の嗅覚が母川回帰に重要な役割を果たしていることを示しているが、嗅覚記録仮説が太平洋サケには最もよく当てはまる。しかし、母川水のニオイ成分は何か、どのように母川を覚え思い出すのか、大海原からどのように母川回帰するのか、については依然として不明のままであった。

著者は約40年間、我国の4種類の太平洋サケがどのように母川に回帰するかという水産学・生物学上の大きな謎について、数多くの優れた共同研究者・学生とともに研究してきた。⁷⁻¹¹⁾ 本稿では、太平洋サケの嗅覚による母川水のニオイを嗅ぎ分ける能力、稚幼魚の母川記録および親魚の母川回帰を制御するホルモン、母川水のニオイの記録・想起に関連する脳内記憶分子、および大海原と湖における親魚の回遊行動について解説する。そして、解明された新知見を応用して、我国の太平洋サケの持続的安定生産を目指すための、新たな人工ふ化放流技術について提唱する。

2. 太平洋サケの嗅覚

サケ科魚類は鰓呼吸するため、鼻腔は呼吸には全く関与せず、嗅覚と磁気感覚¹²⁾ を感受する感覚器官である。サケ科魚類の鼻腔は、眼の前方に位置し、鼻孔は左右一対、前後に二つあり、泳ぐことにより水が効率よく流れ込み排出され、水中のニオイを良く嗅げるしくみに

図1 我国のサケ（シロザケ）の人工ふ化放流事業の模式図

図2 我国の4種類の太平洋サケ：カラフトマス・サケ（シロザケ）・ベニザケ・サクラマスの生活史

なっている。鼻腔に多数の嗅板が集まって嗅房を形成し、嗅板の表面にある嗅上皮に嗅細胞が存在する。シロザケの嗅細胞数は、稚魚で18万個、親魚で1,420万個あることが計測されている。¹³⁾ 嗅細胞の数は、ニオイを嗅ぐ能力に比例すると考えられており、イヌで2億個、ヒトで300万個と言われている。嗅細胞数から見るとシロザケ親魚の嗅覚は、イヌよりは劣るが、ヒトより優れており、水中に溶け込んだニオイを嗅ぎ分けることができる。魚類から哺乳類までの脊椎動物のニオイ受容機構は、基本的に同じである。嗅上皮にある嗅細胞の繊毛や微絨毛に存在するニオイ受容体にニオイ物質が結合すると、陽イオンチャネルが開いて陽イオンが嗅細胞に流入し電位を発生させる。この電位の変化を測定するのが電気生理学的手法である。嗅細胞の受容器電位で

ある嗅電図（EOG）、嗅神経の活動電位である嗅神経応答、および嗅球の活動電位である嗅球誘起脳波（EEG）などが用いられる。

ニオイ受容体は哺乳類では約1,500種類見つかったが、魚類では約200種類しか存在していないと報告されている。¹⁴⁾ サケ科魚類が低濃度から感知できる水中のニオイ分子としては、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、ヌクレオチド類などが知られている。¹⁵⁾ 双極神経細胞である嗅細胞の樹上突起で受容されたニオイ情報は、軸索である嗅神経により運ばれ、嗅覚の一次中枢である嗅球の糸球体層において、嗅神経は大型神経細胞である僧帽細胞の樹上突起とシナプスを形成する。さらに、僧帽細胞の軸索が、外側・内側嗅索を介して嗅覚の二次中枢である終脳の腹側領域や背側領域に投射され、ニオイ情報として最終的に記憶される。¹⁶⁾

2.1 電気生理学的嗅覚応答

太平洋サケが感受する河川水中のニオイ成分に関する初期の研究では、EEGが用いられた。母川回帰したギンザケ親魚は母川水に対して大きなEEGを発生させることが報告された。¹⁷⁾ しかし、これは後に母川水に特有の反応ではなく、刺激水中のニオイの濃度に対する反応であることが明らかになった。¹⁸⁾ シロザケとヒメマス（ベニザケの湖沼型）のEEGの周波数解析により、母川水に固有の周波数スペクトルが得られるのは、活性炭吸着性・石油エーテル不溶性・透析性・非揮発性・耐熱性の成分であることが報告された。¹⁹⁾

米国では1970年代後半から1990年代後半に、モルフォリンやフェネチルアルコール（PEA）などの水溶性の人工ニオイ物質を用いた実験が盛んに行われた。ギ

ンザケのスモルトをモルフォリンや PEA に暴露させ、産卵のため回帰した親魚が高い確率でモルフォリンや PEA を選択する行動実験が行われた。²⁰⁾ さらに、PEA に暴露されたギンザケの嗅上皮は、成熟期に PEA に対する嗅覚感度が上がることで、²¹⁾ ギンザケのスモルトでは PEA の記録には 10 日間必要であること、²²⁾ および PEA はアデニル酸シクラーゼではなくグアニル酸シクラーゼ活性を上昇させることが報告された。²³⁾ しかし、欧米ではサケ科魚類の母川記録・回帰に関与する母川水のニオイ成分を分析する研究は、ほとんど行われなかった。

母川水中のニオイ成分は、河川ごとに異なっていること、産卵場から河口まで変化しない成分があること、および稚幼魚の母川記録時と数年後の親魚の母川回帰時に同じ成分が存在することが必要である。河川水中の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) の定量分析を行った。DFAA の分析結果に基づいて、各河川水に対応したアミノ酸成分と無機塩類で再構成した人工アミノ酸河川水 (ASW) は、天然水とほぼ同様の嗅神経応答を示した。この結果から、サクラマスとベニザケの母川識別に役立っている河川水中のニオイ成分は、DFAA であることが提示された。²⁴⁾

洞爺湖のヒメマスとサクラマスを用いて、様々な流入河川水に対する交差順応法を用いて各河川水を相互に識別できるかを調べた結果、完全に交差順応した組み合わせは無く、湖水に順応した状態でも河川水を識別できることが明らかになった。さらに、湖水で実験所飼育水を希釈した試験水の濃度応答曲線から求められた閾値は 0.1–1.0% であり、ヒメマスとサクラマスはある程度河

口に近づかなければ湖水と河川水を識別できないことが明らかになった。²⁵⁾

2.2 Y 字水路による河川水選択行動

北海道の各母川に回帰したカラフトマス・シロザケ・ベニザケ・サクラマスの雄親魚を用い、各母川の DFAA 組成により作成された ASW に対する選択性を調べるために、左右の水路から 2 種類の異なった水を流し、各雄親魚がどちらの水路を選択するか、Y 字水路を用いて実験した。その結果、カラフトマス以外の 3 種の太平洋サケは、75–85% の精度で統計的に有意に回帰した母川の ASW を選択した。しかし、カラフトマスは最も遡上率が高かったものの、母川の ASW を選択しなかった (図 3)。²⁶⁾ 7 種類の太平洋サケの遺伝子の反復配列による系統分岐解析により、カラフトマスが最も遅くに分岐した種で、サクラマスは原始的な種であると考えられている (図 4A)。²⁷⁾ また、北太平洋とベーリング海における太平洋サケの資源量と海洋分布指数 (経度 5 度・緯度 2 度のグリッド中に出現した個体数) を比較すると、サクラマスの資源量が最も少なく海洋分布指数も小さく、カラフトマスの資源量が最も多く海洋分布指数も大きい (図 4B)。²⁸⁾ 全ての太平洋サケが、正確に母川に回帰すると、太平洋サケは分布域を広げることができず、資源量も増やすことができない。カラフトマスは、河川水に対する嗅覚応答を多様化し、母川以外の川にも遡上できるようになったかもしれない。

長流川に回帰したシロザケ雄親魚を用いて、人工アミノ酸長流川水 (AOR) と DFAA の中でもっとも濃度の高い L-グルタミン酸を除いた AOR-E を作成した。嗅神経応答の交差順応では、AOR と AOR-E を識別したが、Y 字水路の選択性には有意差がなかった。シロザ

図3 Y 字水路における我国の 4 種類の太平洋サケの各人工アミノ酸母川水に対する遡上率と選択率

図4 A 7種類の太平洋サケの遺伝子の反復配列による系統分岐, B 6種類の太平洋サケの北太平洋における海洋分布指数(経度5度・緯度2度のグリッド中に出現した個体数)および資源量

ケは、河川水中の一種類のアミノ酸の有無を識別するが、一種類のアミノ酸の有無は河川水の利用には影響しないことが分かった。²⁹⁾

ヒメマス幼魚の銀化期の前中後に当たる3月～7月に1 μ MのL-プロリンを2週間暴露し、プロリンに対するEOGを測定した。銀化前・中の3月～6月に暴露すると対照群に比べて有意にEOGが高くなったが、銀化後の7月に暴露した個体では変化はみられなかった。また、2年後の成熟期にY字水路を用いた選択行動実験を行ったところ、3月～6月にプロリンに暴露した成熟個体はプロリンを有意に選択したが、7月の個体は選択しなかった。ヒメマスは、河川水中の一種類のアミノ酸を、銀化前・中期に記録し、2年後の成熟期に識別できることが明らかになった。³⁰⁾ この結果は、ヒメマスはアミノ酸を記録できる臨界期があり、記録されたアミノ酸は数年後の成熟期まで保持されることを示している。

天塩川水のシロザケ稚魚が降河する5月、および親魚が回帰する9月のDFAA組成を4年間分析した。その結果、15種類のアミノ酸の中で、5～7種類のアミノ酸は4年間の春と秋において変化していなかった。天塩川に回帰したシロザケ親魚を用いて、Y字水路における選択行動をコントロール水と稚魚が降河回遊する時のASW (jASW) および親魚が回帰する時のASW (aASW) で比較すると、jASWとaASWを有意に選択するが、jASWとaASWを比較すると選択性に差はなかった。³¹⁾

Passive integrated transponder (PIT) タグを千歳川に回帰したシロザケ雄親魚に挿入して、Y字水路の左右の水路それぞれにPITタグ受信機2基を設置し、千歳川と豊平川のDFAA組成に基づき作成した人工河川水の河川水選択行動実験を行った。その結果、シロザケ雄親魚は、人工豊平川アミノ酸水よりも人工千歳川アミノ酸水に対して有意に長い全滞在時間および平均滞在時

間を示した。³²⁾

2.3 DFAAの起源

河川水中のDFAAは生物起源であり、河畔植物、土壌微生物、および河床の石などに付着する微生物(藻類・細菌類・原生動物・後生動物)の集合体であるバイオフィームが産生・放出していると考えられる。³³⁾ 気象条件などの変化によりどのようにDFAAの組成・濃度が変化するのかを分析したところ、降雨などによりDFAA濃度は大きく変動するものの濃度比が変化しないアミノ酸があること、それらが春と秋では大きく変動しないことを見出した。^{10,11)} 道北の天塩川においてDFAAの組成・濃度が流域環境によりどのように変化するかを解析し、上流・中流・下流の流域環境では大きく変動しないことを見出した。³⁴⁾ 豊平川においてバイオフィームの24時間の培養実験を行い、DFAA濃度は3～8倍に増加するが、DFAA組成は全く変化しないことから、河川水中のDFAAの起源の一つはバイオフィームであることを突き止めた。³⁵⁾

シロザケとヒメマスの嗅覚機能を解析した結果、太平洋サケは河川固有のバイオフィームが放出するDFAA組成を、稚魚が春の降河回遊時に記録し、数年後の秋に親魚は稚魚期に記録したDFAA組成の中で変化していない組成を識別して母川回帰することが明らかになった。しかし、母川回帰性が低いカラフトマスの母川記録・想起能力を解析する必要がある。また、太平洋サケの稚魚が発生のどの段階で母川記録能を獲得するのかも不明である。さらに、分子生物学的手法を用いて太平洋サケの母川記録・回帰に関与する嗅覚機能を、分子・細胞レベルで解析する必要がある。^{36,37)}

3. 太平洋サケのホルモン

ホルモンは、生物の生命維持および生体機能調節にとって重要な恒常性を維持するために不可欠な情報伝達

物質である。太平洋サケの稚幼魚が河川から海へと降河回遊する時の母川記録と海水適応、および親魚が大海原から母川の産卵場まで戻る母川回帰（産卵回遊と遡河回遊）と性成熟には、様々なホルモンが関与している。

3.1 稚幼魚の降河回遊に伴う変化

サケ科魚類の河川生活時の稚幼魚は、体表に楕円状のマークがあるパーと呼ばれる。海水適応能力を獲得すると、このパーマークが消失し、体色が銀白化してスモルトになる。この現象は、銀化と呼ばれる。淡水に適応するためにはプロラクチン、海水に適応するためには成長ホルモン・コルチゾール・インシュリン様成長因子-Iなどの様々なホルモンが関与していることが報告されている。³⁸⁾ またサケ科魚類の銀化は、他の脊椎動物の変態と類似した現象であると考えられている。³⁹⁾ しかし、降河できなかったスモルトは、銀化が消失しパーに戻り脱スモルトするので、オタマジャクシがカエルになるような変態とは異なっている。

太平洋サケの稚幼魚は、降河回遊中に母川のニオイ情報が記録されると考えられる。太平洋サケの母川記録は、鳥類のヒナがふ化した時に最初に見る動くものを親鳥として記録される現象と類似した現象である。ふ化直後のヒヨコの脳において甲状腺ホルモンのサイロキシン(T4)から転換されたトリヨードサイロニン(T3)が、ヒヨコの記録に重要であることが報告された。⁴⁰⁾ 太平洋サケの稚幼魚の降河回遊に伴う母川記録にも、脳-下垂体-甲状腺(BPT)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(TRH：aとb遺伝子が発現する)、下垂体から分泌される甲状腺刺激ホルモン(TSH： α と β サブユニットから構成される)、甲状腺から分泌される甲状腺ホルモン(T3とT4)が、重要な役割を演じていると考えられる。

太平洋サケの稚幼魚は、春(3~5月)に降河回遊を行い、この降河回遊の開始は月の満ち引きと関係があると報告されている。ギンザケのスモルトが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た。⁴¹⁾ 北海道のサクラマスでも、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報告された。⁴²⁾ さらに、シロザケ稚魚の血中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が報告された。⁴³⁾ 一方で、濁り水とT4経口投与による影響が降河行動に及ぼす影響が実験され、濁り水は血中T4量を増加させ降河行動も誘発したが、T4経口投与は血中T4量を増加したものの降河行動は誘発しなかったことが報告された。⁴⁴⁾

国立開発研究法人水産研究・教育機構北海道区水産研究所の千歳さけます事業所(千歳ふ化場)で人工授精さ

れ飼育されていたシロザケ稚魚を、千歳川に放流される前に1月~4月にかけてサンプリングを行った。さらに、千歳川から石狩川を経て石狩湾までのシロザケ稚魚の降河回遊に伴うBPT系ホルモンの動態を解析した。千歳ふ化場では稚魚の成長に伴い、全脳のTRHa遺伝子発現量は増加したが、TRHb遺伝子発現量は変化しなかった。千歳ふ化場から千歳川に放流された直後の第二千歳橋において、TRHaとbの両遺伝子発現量が急増した。TRHaとb遺伝子の機能の違いはよく分かっていないが、TRHaは脳の発達、TRHbは生息環境の変化に対して反応すると遺伝子であると考えられる。その後の石狩湾までの降河回遊に伴い、下垂体のTSH β サブユニット遺伝子発現量、および甲状腺のT3とT4量が増加した。⁴⁵⁾ シロザケ稚魚は千歳ふ化場から千歳川に放流されると、水温・水流・餌などの生息環境の急激な変化により、BPT系ホルモンが活性化されることが明らかになった。

3.2 親魚の母川回帰に伴う変化

サケ科魚類の親魚は、繁殖のために大海原から母川沿岸までの産卵回遊、さらには母川沿岸から産卵場までの遡河回遊を行い母川回帰する。このため生殖腺の成熟を制御する脳-下垂体-生殖腺(BPG)系ホルモン：脳から分泌される2種類の生殖腺刺激ホルモン放出ホルモン(GnRH)：サケ型(sGnRH：GnRH3)・ニワトリII型(cGnRH-II：GnRH2)、下垂体から分泌される2種類の生殖腺刺激ホルモン(GTH： α と β サブユニットから構成され、 α サブユニットはTSHと同じ)：生殖腺発達の初期に関与する濾胞刺激ホルモン(FSH)と生殖腺発達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4種類のステロイドホルモン：雌の卵黄形成に関与するエストラジオール-17 β (E2)・雄の精子形成に関与する11-ケトテストステロン(11KT)・雌のE2と雄の11KTの前駆体であるテストステロン(T)・雌雄の配偶子の最終成熟に関与する17 α ,20 β -ディヒドロキシ-4-プレグネン-3-オン(DHP)が、シロザケ親魚の母川回帰行動に伴いどのように変化するかを調べた。

脳の3部位、嗅球・終神経・視索前野から分泌されるsGnRHは性成熟および母川回帰に重要な役割をはたすことが報告されている。⁴⁶⁾ ペーリング海から千歳ふ化場までのシロザケの母川回帰に伴う、脳各部位のsGnRH・cGnRH-II、および下垂体のsGnRH・FSH・LHの分泌動態を時間分解蛍光測定法により解析した。sGnRH量のピークは、嗅球では石狩湾(雄)と石狩川河口(雌)、終脳では雌雄とも石狩川-千歳川の分岐点であった。一方、cGnRH-IIは視蓋や延髄で石狩川-千歳川の分岐点およびインディアン水車で最高値が観察された。下垂体では石狩湾(雌)と石狩川河口(雄)で

sGnRH 量の最高値が観察され、LH 量の最高値と一致していた。血中ステロイドホルモン量についても、石狩湾から千歳ふ化場までの遡河回遊に伴う変化、⁴⁷⁾ さらにベーリング海におけるサンプリングも加えて解析した。ベーリング海から千歳ふ化場の産卵回遊・遡河回遊に伴い、雄の精子形成に重要な 11KT、雌の卵黄形成に重要な E2、および両者の前駆体である T の最高値が雌雄ともに石狩川と千歳川の分岐点で最高となり、生殖腺の最終成熟に関与する DHP は千歳ふ化場で急増した。⁷⁾

支笏湖のふ化場に回帰したヒメマス親魚を、9 月～11 月（産卵盛期は 10 月）に湖の中央に再放流し、ふ化場までの回帰日数と回帰率を調べた。回帰日数については、9 月～10 月の雄は雌よりも短期間で回帰し、11 月には雌雄がほぼ同じ期間で回帰した。雄の回帰率は、9 月～10 月は 100%，11 月は 50% であったのに対し、雌の回帰率は 9 月～11 月は 78–90% であった。平均すると雌雄とも 83% の回帰率であったが、明瞭な雌雄差が認められた。このような母川回帰しない個体が、太平洋サケの分布域を広げ、遺伝的多様性を増加させている可能性が考えられる。さらに、GnRH アナログ（GnRHa）を、支笏湖の 9 月のヒメマス雌雄の筋中に投与したところ、雌雄とも母川回帰日数が対照群に比べて約半分に短くなった。⁴⁸⁾ さらに同様な実験を 9 月と 10 月に行ったところ、9 月では同じくヒメマス雌雄の回帰日数が半減した。しかし、10 月では対照群と差が無く、GnRHa による母川回帰の促進は、生殖腺の成熟度により異なることが判明した。⁴⁹⁾

嗅神経と嗅球ならびに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遺伝子発現量の変化を、母川に遡上する前の石狩湾と母川に遡上した後の千歳ふ化場で比較した。嗅神経と嗅球では石狩湾のほうがニューロン数および遺伝子発現量とも高く、千歳ふ化場では減少するのに対し、終脳腹側と視索前野では母川遡上後にニューロン数および遺伝子発現量ともに増加した。⁵⁰⁾ さらに、ベーリング海から千歳ふ化場までの sGnRH-I と II 遺伝子の発現量を嗅球と終脳において解析すると、雌雄差が認められるものの、ベーリング海において雄の終脳において高値を示し、産卵回遊の開始に関与していると考えられた。また、sGnRH-I と II 遺伝子の発現量は、嗅球と終脳において石狩湾から千歳ふ化場にかけて増加した。⁴⁵⁾

シロザケとヒメマス親魚の母川回帰に伴う BPG 系ホルモンの分泌動態を解析した結果、大海原において視索前野の sGnRH が作用して産卵回遊を開始させ、下垂体からの LH の分泌を刺激し、雌の E2 が卵黄形成に、雄の 11KT が精子形成を促進させて母川沿岸まで回帰する。母川沿岸から産卵場までの遡河回遊には、嗅球・終脳の sGnRH が母川選択に関与し、脳ステロイドである

7 α -Hydroxypregnenolone⁵¹⁾ および血中の T が遡上行動を促進し、産卵場で DHP により卵と精子の最終成熟が促進され繁殖することが明示された。これらのホルモンが、太平洋サケの母川記録・回帰に伴う感覚機能にどのような影響を与えているかを今後解析する必要がある。

4. 太平洋サケの記憶

動物の記憶は、中枢神経系における神経可塑性とシナプス可塑性により説明される。神経可塑性は、外界から入ってきた刺激に対して神経系が構造的・機能的に変化することである。発達期などの特定の時期に、神経細胞の軸索が伸長して別の神経細胞の樹状突起とシナプスを形成することで、神経回路の新たな結合やつなぎ替えが起こり、複雑なネットワークが形成される。神経回路が完成すると、シナプス結合強度の変化によりシナプス可塑性が形成され、2 つの神経細胞間の信号伝達効率が上昇し、記憶が持続的に長期間保存される長期記憶増強 (LTP) が生じる。この LTP の誘導には、N-methyl-D-aspartate 型グルタミン酸受容体 (NMDA 受容体) の活性化が必須である。⁵²⁾ NMDA 受容体は、必須サブユニットである NR1 および機能を特定する NR2 (NR2A-D) サブユニットから構成される四量体である。⁵³⁾

4.1 NMDA 受容体

千歳ふ化場で飼育され、千歳川に放流されてから石狩湾までの降河回遊に伴う、シロザケ稚魚の全脳における NR1 遺伝子⁵⁴⁾ 発現量の変化を解析した。千歳ふ化場で飼育されていた 1 月～3 月の間に脳の発達に伴い増加し、放流直前には低値を示した。千歳川に放流されて TRHa と b 遺伝子発現量が急増した後に、NR1 遺伝子発現量も増加しはじめ、石狩川河口まで増加した後、石狩湾では低下した。NR1 遺伝子の局在部位を *in situ* ハイブリダイゼーション法により解析したところ、嗅球からの神経投射部位である終脳腹側領域における NR1 遺伝子の発現は、千歳ふ化場ではほとんど認められなかったのに対し、釜加では顕著に増加し、LTP が生じていることを示した。また、河川水に対する EOG を、千歳ふ化場から放流されたシロザケ稚魚の降河回遊過程で測定したところ、新たな河川水に遭遇すると嗅覚感度が上昇することを見出した。⁴⁵⁾ シロザケ稚魚は、ふ化場から放流された環境変化により、BPT 系ホルモンが活性化されて、その刺激により LTP が生じ、降河回遊に伴い新たな河川水に遭遇するとそのニオイを記録することが明示された (図 5A)。

千歳ふ化場で飼育されていた 3 月の放流前のシロザケ稚魚に T4 (2 mg/g) を混ぜた餌を 2 週間経口投与したところ、NR1 遺伝子発現量が 4 日目に有意に上昇し、その後 14 日目まで減少した。T4 と T3 量は 14 日間増加したのに対し、NR1 遺伝子発現量は 4 日目に

図5 A 太平洋サケ稚幼魚の降河回遊開始に伴う脳一下垂体—甲状腺 (BPT) 系ホルモン：甲状腺刺激ホルモン放出ホルモン (TRH)・甲状腺刺激ホルモン (TSH)・甲状腺ホルモン (T4/T3), 母川水ニオイの NMDA 受容体による母川記憶と長期記憶増強の模式図, B 太平洋サケ親魚の産卵回遊開始に伴う脳一下垂体—生殖腺 (BPG) 系ホルモン：サケ型生殖腺刺激ホルモン放出ホルモン (sGnRH)・生殖腺刺激ホルモン (GTH)・性ステロイドホルモン, 母川水ニオイの NMDA 受容体による母川想起と長期記憶増強の模式図

ピークを示してその後減少したことは、シロザケ稚魚が BPT 系ホルモンの刺激により獲得する母川記憶能には、4 日間以内に臨界期があることを示している。⁴⁵⁾

ヒメマスのスモルトに L-プロリンを 2 週間暴露し、その期間中に非競合的 NMDA 受容体拮抗剤である MK-801 を 4 回、腹腔内注射して、2 年後の成熟期にプロリンに対する EOG を測定した。MK-801 投与群では、EOG の値が有意に低かった。臨界期に NMDA 受容体の機能を阻害すると、その影響は長期間保持されることが示唆された。¹⁰⁾

ベーリング海から千歳ふ化場までの母川回帰に伴う、雌雄のシロザケ親魚の嗅球と終脳における NR1 遺伝子発現量を解析したところ、石狩湾から千歳ふ化場への遡河回遊にともない雌雄親魚の嗅球において発現は有意に増加したが、終脳では大きな変化は認められなかった。石狩湾で捕獲した、まだ石狩川に遡上していないシロザケ雄親魚に GnRHα を投与して性成熟を促進させ、石狩川河川水と千歳川河川水に対する EOG を測定した。耳石温度標識により判明した千歳ふ化場に回帰する個体は、千歳川河川水に対して有意に大きな応答を示した。一方、他のふ化場に回帰する個体は、石狩川河川水に対して大きな応答を示した。⁴⁵⁾

支笏湖のふ化場に回帰したヒメマス親魚に MK-801 を腹腔内に、競合的 NMDA 受容体拮抗剤である APV を脳室内に投与し、母川回帰日数を解析した。MK-801 および APV 投与個体の母川回帰日数は対照群に比べて有意に増加した。¹⁰⁾

生体外培養によりラットの脳スライス切片を NMDA とともに培養すると、GnRH 放出が促進されることが報告されている。⁵⁵⁾ 産卵期前 (6 月) と産卵期 (10 月) に、ヒメマス親魚の嗅球・終神経・視索前野の脳スライス切片を、NMDA とともに培養した。視索前野スライ

スでは、NMDA 添加により 6 月に比べて 10 月の方が有意に sGnRH 放出量が増加した。嗅球と終神経スライスでは、NMDA 添加により sGnRH 放出量は増加したが、6 月と 10 月では差はなかった。¹⁰⁾ 太平洋サケ親魚は、母川回帰に伴い BPG 系ホルモンが活性化し、脳部位特異的な sGnRH の刺激により LTP が誘発され、遡河回遊に伴い母川水のニオイを想起していることが明示された (図 5B)。

4.2 fMRI

血流量の変化から広範囲の脳内神経活動を測定することのできる機能的磁気共鳴画像法 (fMRI) を用いて、母川水のニオイ刺激に対するヒメマスの嗅球および終脳の神経活動を解析した。母川水によるニオイ刺激では、コントロールとして用いた 10^{-3} M の L-セリン溶液に比べ溶存遊離アミノ酸の合計濃度が 2 万分の 1 程度であるにもかかわらず、主に終脳の背側野外側領域において有意な神経応答が強く得られることを明らかにした。⁵⁶⁾ 魚類の終脳背側部は、他の脊椎動物の外套に相当すると考えられている。特に背側野外側領域は、哺乳類において記憶・学習に深く関わる海馬に相当する領域を含むと考えられている。太平洋サケは、母川のニオイ情報を、腹側領域で受容した後、背側野外側領域で統合・処理することにより、母川水のニオイを想起していることが明らかになった。

今後は、太平洋サケ稚幼魚の降河回遊時および親魚の母川回帰時に、嗅上皮の嗅細胞で受容した母川水の DFAA 組成をニオイ情報として、終脳の腹側領域および背側野外側領域においてどのように母川記憶・想起しているかを、NMDA 受容体の機能を特定する NR2A-D のサブユニット遺伝子の発現動態を指標として詳細に研究する必要がある。また、正確に母川回帰する個体と迷入する個体、および我国の 4 種類の太平洋サケの嗅覚

記憶能力がどのように異なっているのかを、NMDA 受容体を分子指標として解析する研究が期待される。

5. 太平洋サケの回遊行動

近年のバイオテレメトリー技術の急速な発達により、以前は不可能であった水中のみを回遊する魚類の回遊行動を詳細に解析できるようになってきた。⁵⁷⁾ 太平洋サケに超音波発信機を装着し、沿岸での行動^{58,59)}およびベーリング海⁶⁰⁾での行動を調査船で追跡する調査が行われてきた。また、太平洋と大西洋において感覚機能を妨害したサケ科魚類の行動を追跡する実験も行われてきた。⁶¹⁻⁶⁴⁾ これまでの研究により、大海原では日長による太陽コンパス、地磁気による磁気コンパスを用いて回遊していることが示唆され、地図・コンパス説が提唱されるとともに、海流に対する走流性の関与も示唆されている。⁶⁵⁾ ベニザケとカラフトマスは、地磁気を記録し回帰することが報告された。⁶⁶⁾ 太平洋サケは、大海原で自分がいる位置を割り出して定位する能力、および母国の方向を割り出し回帰する航路決定する能力を有していなければならない。また、太平洋サケは精度のよい生物時計も有し、大海原から母川沿岸までの回遊に要する時間、および母川河口から産卵場までの遡上行動に要する時間を計算しなければならない。

5.1 ベーリング海から北海道沿岸までのシロザケの回遊行動

ベーリング海で延縄により捕獲された元気のよいシロザケを、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個体が多く、初期の鱗紋間隔が広いこと、他国の自然産卵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、ベーリング海において2000年7月9日に放流した。2000年9月16日に根室沿岸の定置網において1尾が捕獲されデータロガーが回収された。この個体は、ベーリング海から北海道沿岸までの67日間の直線距離にして2,760 kmを、平均遊泳深度 10.2 ± 12.5 m、平均遊泳水温 $9.2 \pm 0.2^{\circ}$ C、平均遊泳速度 0.62 ± 0.2 m で遊泳していた。⁶⁷⁾ シロザケは、北洋を北海道に向かって夜間は表層を、昼間は特徴的な潜水行動により索餌しながら、航路決定して回帰する可能性が示された。

最近、ベーリング海で捕獲したシロザケ親魚に、全磁力・魚体の傾き・水温・深度を記録できる地磁気データロガーを装着して放流し、北海道オホーツク海の雄武付近の定置網までの回遊行動が解析された。シロザケは、回帰中に経験した平均総磁力の等値線に沿って回遊していることが報告された。⁶⁸⁾ ベーリング海において産卵回遊を開始した日本のシロザケは、全磁力を利用した磁気コンパスおよび日長を利用した太陽コンパスなどを用い

て、北海道に向かって最短ルートをナビゲーションしていると考えられる。

5.2 洞爺湖におけるヒメマス・サクラマスの回遊行動

北洋で太平洋サケの行動を追跡するのは容易ではない。洞爺湖に導入された超音波送受信システムを用いたバイオテレメトリー手法を用いて、ヒメマス親魚の母川回帰行動を追跡した。洞爺湖ヒメマスに強力な磁石を頭部に装着して磁気感覚を妨害しても生まれた孵化場まで直線的に回帰したが、網膜剥離により視覚を妨害すると方向感覚を失い、孵化場まで回帰できない個体や、視覚妨害されても孵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る）が観察された。⁶⁹⁾ 洞爺湖のヒメマスが視覚を用いてどのようにナビゲーションしているかは不明であるが、大海原では海中の景色により位置を判断するのは不可能であるから、太陽コンパスなどのコンパス機能を用いていると考えられる。

一方、ヒメマスより原始的なサクラマスは、沿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て嗅覚を妨害されると沿岸から離れ、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った。両種の回遊行動の違いは、太平洋サケの進化と関連していると考えられる。分布域が狭いサクラマスは、視覚と嗅覚を用いて沿岸回遊することで母川にたどり着く可能性がある。一方、分布域を拡大したヒメマスは、視覚を用いたコンパス機能によりナビゲーションして母川回帰する能力を獲得したと考えられる。⁷⁰⁾

サクラマス親魚の回遊行動を水温・水深データロガーにより解析した。サクラマスは産卵期が近づき、河川遡上の準備をするため湖水面水温 $20-22^{\circ}$ C とは異なる河川水中水温 $14-20^{\circ}$ C で遊泳した後、日中は温度躍層を、夜間は表層を遊泳する明瞭な日周行動を示した。この日周行動により、生物時計が機能し、遡上行動を開始するタイミングを計測していることが考えられる。¹⁰⁾

大海原において産卵回遊を開始した太平洋サケは、日長の変化により作動する生物時計を用いるとともに、全磁力を利用した磁気コンパスおよび太陽を指標にした太陽コンパスなど感じることができるよう感覚機能を用いて、母川に向かって最短ルートをナビゲーションして回遊していると考えられる。太平洋サケの稚幼魚が、どのような感覚機能を用いて索餌回遊しているかを解析できる新たなバイオテレメトリーシステムの開発が望まれる。

6. 太平洋サケの人工ふ化放流技術

我国の太平洋サケは、主に人工ふ化放流事業により生産され、重要な水産資源となっている。この人工ふ化放

流技術は、1870 年代後半に欧米から学び、1888 年に石狩川水系千歳川上流の豊富な湧水を利用して千歳中央ふ化場を建設してから、シロザケの人工ふ化放流が本格化した。シロザケの人工ふ化放流技術の開発に関わった数多くの研究者・技術者ら先人たちの弛まぬ努力により、河川に回帰した親魚の捕獲・蓄養、採卵・受精、ふ化仔魚および稚魚の飼育・放流技術が改良された。⁷¹⁾ シロザケ稚魚は、給餌飼育により尾叉長 4-5 cm・体重 1 g 以上になる適サイズまで飼育し、沿岸の表面水温が 5-13 °C になる時期を目安に放流する適期放流が行われている。⁷²⁾

その成果により、1980 年ごろより約 20 億尾のシロザケ稚魚が放流され、1996 年には親魚の来遊数（沿岸漁獲量と河川遡上量の合計）が 8,900 万尾となり、単純回帰率 4.45% を記録し、シロザケ稚魚を適期・適サイズで放流する最適放流技術が確立したと考えられた。しかし、近年の気候変動に起因する北日本沿岸における不安定な水温変動、およびオホーツク海〜ベーリング海〜アラスカ湾に至る索餌回遊中のシロザケにとって不利な環境変動などにより、シロザケ親魚の来遊数が激減している（図 6）。これらの変動を克服し、親魚の来遊数を持続的に安定して得るためには、人工ふ化放流技術を改良することが急務である。

6.1 高回帰性サケ創出プロジェクト

2011 年 3 月の東日本大震災により壊滅的な被害を受

けた東北地方太平洋沿岸のシロザケ・サクラマス的人工ふ化放流事業を復興させるために、「東北地方の高回帰性サケ創出プロジェクト」を 2012 年 7 月〜2016 年 9 月に実施した。シロザケは稚魚を放流してから親魚が回帰するまで 4 年かかるため、スモルトを放流してから親魚が回帰するまで 1 年のサクラマスを用いた。細胞機能を向上させることが報告されている T4,³⁹⁾ NMDA 受容体アゴニストの NMDA,⁷³⁾ および神経機能を向上させることが知られているドコサヘキサエン酸 (DHA)⁷⁴⁾ を含む $\omega 3$ (α -リノレン酸・エイコサペンタエン酸・DHA を含む $\omega 3$ 位に炭素-炭素二重結合を持つ脂肪酸) を、下安家ふ化場のサクラマスのスモルトに経口投与し、BPT 系ホルモン (TRHa・TRHb・TSH β ・T4) および NR1 がどのように変化するかを調べた。T4 (2 mg/g 飼料) と NMDA (10 mM/g 飼料) は 1 回、 $\omega 3$ (10%) は 1 週間経口投与した。その結果、T4・ $\omega 3$ ・NMDA 投与群において、対照群と比べて NR1 と TRHa 遺伝子発現量が増加したが、TRHb 遺伝子は T4 投与群のみ増加しなかった。TSH β 遺伝子発現量と血中 T4 量は、 $\omega 3$ と NMDA 投与群では対照群と差がなかったが、T4 投与群では TSH β 遺伝子発現量が減少し、血中 T4 量が増加した。⁷⁵⁾

生理活性物質の経口投与により、サクラマスのスモルトの母川記憶能に関与する TRH・NR1 遺伝子発現量が上昇したことから、 $\omega 3$ を経口投与したサクラマススモ

図 6 我国のサケ（シロザケ）親魚の来遊数と稚魚の放流数の経年変化（http://salmon.fra.affrc.go.jp/zousyoku/ok_rel.gif, 2018 年 2 月 22 日）

ルトに PIT タグを腹腔内に装着し、安家川から 2013 年 5 月 10 日（新月）に 1500 尾、2014 年 3 月 31 日（新月）に 1274 尾、2015 年 3 月 20 日（新月）に 1174 尾を放流した。さらに、2014 年 5 月には PIT タグリーダーを下安家ふ化場に設置し、サクラマス親魚の回帰を、遠隔自動受信できる体制を整えた。残念ながら予算の関係で、PIT タグを装着したコントロール群を作成できなかった。岩手県内水面水産技術センターが、1996 年～2004 年に行った安家川へのサクラマスの鰭切りとリボンタグ標識放流による回帰率調査では、親魚の回帰率は 0.001–0.118% と非常に低い。⁷⁶⁾ ω 3 経口投与サクラマス親魚の安家川への回帰は、2013 年放流群は 2014 年 8 月～10 月に 5 尾（0.333%）、2014 年放流群は 2014 年 9 月～2016 年 1 月に 15 尾（1.117%）、2015 年放流群は 2015 年 9 月～2016 年 8 月（2016 年 8 月 30 日に台風 10 号の洪水のため、PIT タグリーダーが流出して検出不可能になった）に 6 尾（0.511%）であった。サクラマスのスモルトに放流前 1 週間、 ω 3 を経口投与して 3～5 月の新月の夜に放流することにより、母川記銘能を向上させ、親魚の回帰率を少なくとも 3 倍以上高めることが確認された。^{11,77)} 親魚の回帰率が向上した理由については、今後さらなる研究が必要であるが、母川記銘能が向上したことにより他河川への迷入が減少すること、および ω 3 の細胞膜における物質透過性を向上させ様々な生理機能を高めることなどが考えられる。

6.2 新たな人工ふ化放流技術

近年の地球温暖化による海水温の上昇が、シロザケの生活史および資源の減少に関与していることが危惧されている。⁷⁸⁾ 特に、気候変動により北海道太平洋の沿岸の表面水温が、シロザケ稚魚の降河回遊時には低く、シロザケ親魚の回帰時には高く、シロザケ資源の減少に影響を及ぼしていると考えられている。また、北海道のシロザケ親魚は、産卵ピークが 9 月頃の前期群、および 11 月以降の後期群に大別される。⁷⁹⁾ 河川・海洋の環境変動に対応できる環境適応能力の高いシロザケ稚魚を生産する必要がある。

現在、シロザケ増殖河川およびふ化場は、本州日本海側では石川県の手取川、太平洋側では茨城県の利根川から北の 131 か所、北海道では 130 か所におよんでいる。⁸⁰⁾ しかし、各ふ化場の飼育能力（飼育水量・飼育尾数・飼育人員など）は異なっており、各ふ化場の実情に配慮した改良方法を検討することが重要である。我国のシロザケ稚魚を生産しているふ化場において、以下のような新たな人工ふ化放流技術を開発することが必要であると考えられる。

1) 適正飼育密度：ふ化場におけるシロザケ稚魚の飼育密度を適正にして、過密飼育によるストレスを軽減させる。

- 2) 遊泳能力の向上：飼育池の止水部分を無くすように楕円形として、シロザケ稚魚の遊泳能力を高めるとともに、群れで行動するスクーリングを学習させる。
- 3) 母川記銘能力の向上：放流前に ω 3 配合飼料を給餌し、新月の夜に放流する。
- 4) 水温適応能力の向上：我国のシロザケ放流の南限である石川県・茨城県から生産されている、シロザケ稚魚・親魚の高水温適応能力を解析する。
- 5) 環境適応能力の向上：前期・後期群から構成される多様なシロザケ親魚から、環境適応能力の高いシロザケ稚魚を生産する。
- 6) 餌の開発：水温適応能力・遊泳能力・海水適応能力を向上させるため、新たな餌料を開発する。
- 7) 防疫対策の強化：ふ化場におけるウイルス病（伝染性造血器壊死症・ヘルペスウイルス）・細菌病（鯉病・冷水病・細菌性腎臓病）・原虫病（イクチオポド症・トリコジナ症）に対する防疫対策を強化する。

自然産卵される野生サケが資源に与える影響も注目されている。豊平川はシロザケが遡上していたが、1950 年ごろに河川環境が悪化してシロザケが遡上しなくなった。1978 年から、我国初めての河川環境を復元させる市民運動である「カムバックサーモン運動」が開始された。札幌市民らが河川環境を改善するとともにふ化場産のシロザケ稚魚を放流することにより親魚が回帰して自然産卵する河川となっている。2014 年からは、ふ化場サケではなく野生サケを優先的に保全しようとする札幌ワイルドサーモンプロジェクト (<https://www.sapporo-wild-salmon-project.com/>, 2018 年 2 月 22 日) が開始された。しかし、シロザケ稚魚の人工ふ化放流による生存率は 80% 以上であるのに対して、自然産卵の場合は約 20% 程度と推定されている。⁸¹⁾ 今後、河川環境整備を含め、ふ化場サケと野生サケを有効に利用した資源管理手法の導入が期待される。

7. おわりに

我国のシロザケは、ふ化場で給餌飼育されて稚魚が適サイズになり、春に沿岸の海水温を目安とした適期に母川に放流される。放流直後に BPT 系ホルモンが活性化し、嗅覚により母川の DFAA 組成を記録する。そのニオイ情報は、LTP により保持され、降河回遊中に新しい川に遭遇するとその DFAA 酸組成を識別して海に出る。北日本沿岸を回遊して、オホーツク海～ベーリング海～アラスカ湾までの 1 万キロ以上の餌を求める大回遊を行い体重 3–4 kg まで成長する。ベーリング海において BPG 系ホルモンが活性化し、大海原においてコンパス・地図・生物時計を用いて最短距離を割り出して沿岸まで回遊し、沿岸の定置網で漁獲され重要な水産資源として利用される。漁獲されなかった運の良い親魚は、

LTPにより保持されていた母川のDFAA組成を想起して90%以上の精度で母川回帰し,⁸²⁾ 秋にふ化場において人工授精が行われるサイクルを繰り返す。我国のシロザケの人工ふ化放流技術は、約130年前に欧米から学び、先人たちの弛まぬ努力により日本独自の人工ふ化放流事業として改良・発展させてきた世界に誇れる技術である。これまでに解明された太平洋サケの母川記銘・回帰機構に関する新知見を、人工ふ化放流事業に積極的に応用することにより、我国の重要な太平洋サケ資源を将来的に安定的に漁獲することに役立つことを切望している。

謝 辞

私が、太平洋サケの研究を40年間行ってきたことができたのは、多くの良き恩師、共同研究者、外国人研究者、大学院生、学生、および家族のお蔭である。北海道大学水産学部時代の山本喜一郎先生、北海道大学大学院水産学研究科時代の高橋裕哉先生、基礎生物学研究所時代の長濱嘉孝先生、北海道大学洞爺湖臨湖実験所・北方生物圏フィールド科学センター時代の山内皓平先生に心から感謝する。また、様々な共同研究を実施してくれた庄司隆行教授、栗原堅三教授、梶山雅秀教授、原 彰彦教授、渡辺雅彦教授、高橋は太郎教授、柴田英昭教授、井尻成保准教授、飯郷雅之教授、天野勝文教授、岩田宗彦教授、山田英明准教授、千葉洋明准教授、兵藤 晋教授、安東宏徳教授、浦野明央教授、筒井和義教授、内藤靖彦教授、田中秀二博士、黄田育宏博士、廣井 修博士、福若雅章博士、浦和茂彦博士、伴 真俊博士、佐藤俊平博士、河村 博博士、小出展久氏、三坂尚行氏、水野伸也博士、高橋憲明氏、島川良英氏、黄 勇氏、田中智一朗氏、中尾勝哉氏、藤井 真氏、飯村幸代氏、Prof. Yonathan Zoharに厚く御礼申し上げる。さらに、一緒に様々な太平洋サケの研究を行ってくれた博士課程大学院生（工藤秀明、Ibrahim Fares、坂野博之、新居久也、日野博司、Minwyelet Mingist Zerihun、山本雄三、Nina Ileva、牧口祐也、坂東 洋、林田寿文）、修士課程大学院生（清水宗敬、岩崎慎洋、柳 敏、佐藤彩子、佐藤幸治、深谷昌弘、藤原英史、下澤久美子、谷山晋也、瀬尾賢司、松下由紀子、Ramji Bhandari、西川大輔、松本真吾、菜畑優樹、秋田真澄、岩瀬はな江、木谷倫子、中川恵美子、野村正哉、森西 史、宮原 郷、馬場耕平、石澤清華、板垣英祐、今野義文、Shih-Pin Lee、吉田悠貴、三好晃治、深谷厚輔、Ernest Chen、土田茂雄、村上玲一、中村慎吾、古川直大、中村太朗）、学部学生（折戸 聖、斉藤康二、奥山隼一、佐藤尚子、中林真由香、木谷圭太、神津宜久、田北寛奈、仲佐 歩、板東充洋、中野晴美、岡田佳奈子、小西晃司、渡部紘子、島塚華子、中村紗由美、大久保

隆、片山直紀、稲田 薫、袴田峻佑、牧瀬貫慈、姜 文博、後藤健吾）、研究生（吉野尚倫、松永清子）、外国人研究者（Prof. Jill Leonard, Prof. Deuk-Hee Jin, Prof. Cheol Young Choi, Dr. Jason Sandahl, Dr. Nathan Mile, Dr. Arjan Palstra）、短期外国人留学生（Miyuki Monty, Marcus Welker, Joseph Lemanski, Nolan Bett, Katharine Self）に深く感謝する。

本研究は、次の機関の協力を得て行われた：北海道区水産研究所、北海道さけ・ます内水面水産試験場、北海道栽培漁業振興公社、北海道さけ・ます増殖事業協会、札幌市豊平川さけ科学館、サケのふるさと千歳水族館、標津サーモン科学館。

本研究は、主に次の研究補助金・助成金により行われた：文部科学省・日本学術振興会科学研究費補助金、科学技術振興機構復興促進プログラム、三菱財団自然科学研究助成金、三井物産環境基金、秋山記念生命科学振興財団研究助成。

文 献

- 1) Hasler AD, Wisby WJ. Discrimination of stream odors by fishes and relation to parent stream behavior. *Am. Nat.* 1951; **85**: 223-238.
- 2) Wisby WJ, Hasler AD. The effect of olfactory occlusion on migrating silver salmon (*O. kisutch*). *J. Fish. Res. Board Can.* 1954; **11**: 472-478.
- 3) Hasler AD, Scholz AT. *Olfactory imprinting and homing in salmon*. Springer-Verlag, New York. 1983.
- 4) Harden-Jones FR. *Fish Migration*. Arnold Press, London. 1968.
- 5) Nordeng H. Is the local orientation of anadromous fishes determined by pheromones? *Nature* 1971; **233**: 411-413.
- 6) Bett NN, Hinch SG. Olfactory navigation during spawning migrations: a review and introduction of the hierarchical navigation hypothesis. *Biol. Rev.* 2015; **91**: 728-759.
- 7) Ueda H. Physiological mechanism of homing migration in Pacific salmon from behavioral to molecular biological approaches. *Gen. Comp. Endocrinol.* 2011; **170**: 222-232.
- 8) Ueda H. Physiological mechanisms of imprinting and homing migration in Pacific salmon *Oncorhynchus* spp. *J. Fish Biol.* 2012; **81**: 543-558 (2012).
- 9) Ueda H. Homing ability and migration success in Pacific salmon: mechanistic insights from biotelemetry, endocrinology, and neurophysiology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2014; **496**: 219-232 (2014).
- 10) Ueda H. Physiological mechanisms of imprinting and homing migration of Pacific salmon. *Aqua-BioSci. Monogr.* 2016; **9**: 1-27.
- 11) 上田 宏. 「サケの記憶」東海大学出版部、平塚。2016.
- 12) Walker MM, Diebel CE, Haugh CV, Pankhurst PM, Montgomery JC, Green CR. Structure and function of the vertebrate magnetic sense. *Nature* 1997; **390**: 371-376.
- 13) Kudo H, Shinto M, Sakurai Y, Kaeriyama M. Morphometry of olfactory lamellae and olfactory receptor neurons during the life history of chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Chem. Senses* 2009; **34**: 617-624.
- 14) Alioto TS, Ngai J. The odorant receptor repertoire of teleost fish. *BMC Genom.* 2005; **6**: 173.

- 15) Hara TJ. The diversity of chemical stimulation in fish olfaction and gustation. *Rev. Fish. Biol. Fish.* 1994; **4**: 1–35.
- 16) 庄司隆行, 上田 宏. 魚類の嗅覚受容. 「魚類のニューロサイエンス」(植松一眞, 岡 良隆, 伊藤博信編), 恒星社厚生閣, 東京都. 2002: 77–92.
- 17) Hara TJ, Ueda K, Gorbman A. Electroencephalographic studies of homing salmon. *Science* 1965; **149**: 884–885.
- 18) Hara TJ. An electrophysiological basis for olfactory discrimination in homing salmon: a review. *J. Fish. Res. Board Can.* 1970; **27**: 565–586.
- 19) Ueda K. An electrophysiological approach to the olfactory recognition of homestream waters in chum salmon. *NOAA Tech. Rep. NMFS*. 1985; **27**: 97–102.
- 20) Scholz AT, Horrall RM, Hasler AD. Imprinting to chemical cues: the basis for home stream selection in salmon. *Science* 1976; **192**: 1247–1249.
- 21) Nevitt GA, Dittman AH, Quinn TP, Moody WJ. Evidence for a peripheral olfactory memory in imprinted salmon. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1994; **91**: 4288–4292.
- 22) Dittman AH, Quinn TP, Nevitt GA. Timing of imprinting to natural and artificial odors by coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996; **53**: 434–442.
- 23) Dittman AH, Quinn TP, Nevitt GA, Hacker B, Storm DR. Sensitization of olfactory guanylyl cyclase to a specific imprinted odorant in coho salmon. *Neuron* 1977; **19**: 381–389.
- 24) Shoji T, Ueda H, Ohgami T, Sakamoto T, Katsuragi Y, Yamauchi K, Kurihara K. Amino acids dissolved in stream water as possible home stream odorants for masu salmon. *Chem. Senses* 2000; **25**: 553–540.
- 25) Sato K, Shoji T, Ueda H. Olfactory discriminating ability of lacustrine sockeye and masu salmon in various freshwaters. *Zool. Sci.* 2000; **17**: 313–317.
- 26) Yamamoto Y, Ishizawa S, Ueda H. Effects of amino acid mixtures on upstream selective movement of four Pacific salmon. *Cybium (Revue Internationale d'Ichtyologie)* 2008; **32**: 57–58.
- 27) Murata S, Takasaki N, Saitoh M, Okada N. Determination of the phylogenetic relationships among Pacific salmonids by using short interspersed elements (SINEs) as temporal landmarks of evolution. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1993; **90**: 6995–6999.
- 28) Kaeriyama M, Ueda H. Life history strategy and migration pattern of juvenile sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and chum salmon (*O. keta*) in Japan: a review. *NPAFC Bull.* 1998; **1**: 163–171.
- 29) Yamamoto Y, Ueda H. Behavioral responses by migratory chum salmon to amino acids in natal stream water. *Zool. Sci.* 2009; **26**: 778–782.
- 30) Yamamoto Y, Hino H, Ueda H. Olfactory imprinting of amino acids in lacustrine sockeye salmon. *PLoS ONE* 2010; **5**: e8633.
- 31) Yamamoto Y, Shibata H, Ueda H. Olfactory homing of chum salmon to stable compositions of amino acids in natal stream water. *Zool. Sci.* 2013; **30**: 607–612.
- 32) Chen EY, Leonard JBK, Ueda H. The behavioural homing response of adult chum salmon *Oncorhynchus keta* to amino acid profiles. *J. Fish Biol.* 2017; **90**: 1257–1264.
- 33) Thomas JD. The role of dissolved organic matter, particularly free amino acids and humic substances, in freshwater ecosystems. *Freshwater Biol.* 1997; **38**: 1–36.
- 34) Ileva NY, Shibata H, Satoh F, Sasa K, Ueda H. Relationship between the riverine nitrate-nitrogen concentration and the land use in the Teshio River watershed, North Japan. *Sustain. Sci.* 2009; **4**: 189–198.
- 35) Ishizawa S, Yamamoto Y, Denboh T, Ueda H. Release of dissolved free amino acids from biofilms in stream water. *Fish. Sci.* 2010; **76**: 669–676.
- 36) Hino H, Miles NG, Bandoh H, Ueda H. Molecular biological research on olfactory chemoreception in fishes. *J. Fish Biol.* 2009; **75**: 945–959.
- 37) Palstra AP, Fukaya K, Chiba H, Dirks RP, Planas JV, Ueda H. The olfactory transcriptome and progression of sexual maturation in homing chum salmon *Oncorhynchus keta*. *PLoS ONE* 2015; **10**: e0137404.
- 38) McCormick SD. Evolution of the hormonal control of animal performance: Insights from the seaward migration of salmon. *Integr. Comp. Biol.* 2009; **49**: 408–422.
- 39) Björnsson BT, Einarsdottir IE, Power D. Is salmon smoltification an example of vertebrate metamorphosis? Lessons learnt from work on flatfish larval development. *Aquacult.* 2012; **362–363**: 264–272.
- 40) Yamaguchi S, Aoki N, Kitajima T, Iikubo E, Katagiri S, Matsushima T, Homma KJ. Thyroid hormone determined the start of the sensitive period of imprinting and primes later learning. *Nat. Commun.* 2012; **3**: 108.
- 41) Grau EG, Dickhoff WW, Nishioka RS, Bern HA, Folmar LC. Lunar phasing of the thyroxine surge preparatory to seaward migration of salmonid fish. *Science* 1981; **211**: 607–609.
- 42) Yamauchi K, Ban M, Kasahara N, Izumi T, Kojima H, Harako T. Physiological and behavioral changes occurring during smoltification in the masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Aquacult.* 1985; **45**: 227–235.
- 43) Iwata M, Tsuboi H, Yamashita T, Amemiya A, Yamada H, Chiba H. Function and trigger of thyroxine surge in migration chum salmon *Oncorhynchus keta* fry. *Aquacult.* 2003; **222**: 315–329.
- 44) Ojima D, Iwata M. The relationship between thyroxine surge and onset of downstream migration in chum salmon *Oncorhynchus keta* fry. *Aquacult.* 2007; **272**: 185–193.
- 45) Ueda H, Nakamura S, Nakamura T, Inada K, Okubo T, Furukawa N, Murakami R, Tsuchida, S, Zohar Y, Konno K, Watanabe M. Involvement of hormones in olfactory imprinting and homing in chum salmon. *Sci. Rep.* 2016; **6**: 21102.
- 46) Amano M, Urano A, Aida K. Distribution and function of gonadotropin-releasing hormone (GnRH) in the teleost brain. *Zool. Sci.* 1997; **14**: 1–11.
- 47) Ueda H, Hiroi O, Hara A, Yamauchi K, Nagahama Y. Changes in serum concentrations of steroid hormones, thyroxine, and vitellogenin during spawning migration of the chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1984; **53**: 203–211.
- 48) Sato A, Ueda H, Fukaya M, Kaeriyama M, Zohar Y, Urano A, Yamauchi K. Sexual differences in homing profiles and shortening of homing duration by gonadotropin-releasing hormone analog implantation in lacustrine sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in Lake Shikotsu. *Zool. Sci.* 1997; **14**: 1009–1014.
- 49) Kitahashi T, Sato A, Alok D, Kaeriyama M, Zohar Y, Yamauchi K, Urano A, Ueda H. Gonadotropin-releasing hormone analog and sex steroids shorten homing duration of sockeye salmon in Lake Shikotsu. *Zool. Sci.* 1998; **15**: 767–771.
- 50) Kudo H, Hyodo S, Ueda H, Hiroi O, Aida K, Urano A,

- Yamauchi K. Cytophysiological changes in salmon gonadotropin-releasing hormone neurons in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) forebrain during upstream migration. *Cell Tissue Res.* 1996; **284**: 261–267.
- 51) Haraguchi S, Yamamoto Y, Suzuki Y, Change JH, Koyama T, Sato M, Mita M, Ueda H, Tsutsui K. 7 α -Hydroxypregnenolone, a key neuronal modulator of locomotion, stimulates upstream migration by means of the dopaminergic system in salmon. *Sci. Rep.* 2015; **5**: 12546.
 - 52) 高宮孝悟. 学習・記憶におけるシナプス可塑性の分子機構. 生化学 2011; **83**: 1016–1026.
 - 53) Shipton OA, Paulsen O. GluN2A and GluN2B subunit-containing NMDA receptors in hippocampal plasticity. *Phil. Trans. R. Soc. B* 2014; **369**: 20130163.
 - 54) Yu JN, Ham SH, Lee SI, Jin HJ, Ueda H, Jin DH. Cloning and characterization of the N-methyl-D-aspartate receptor subunit NR1 gene from chum salmon, *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792). *Springer Plus* 2014; **3**: 9.
 - 55) Lopez FJ, Donoso AO, Negro-Vilar A. Endogenous excitatory amino acids and glutamate receptor subtypes involved in the control of hypothalamic luteinizing hormone-releasing hormone secretion. *Endocrinol.* 1992; **130**: 1986–1992.
 - 56) Bandoh H, Kida I, Ueda H. Olfactory responses to natal stream water in sockeye salmon by BOLD fMRI. *PLoS ONE* 2011; **6**: e16051.
 - 57) Hussey NE, Kessel ST, Aarestrup K, Cook SJ, Cowley PD, Fisk AT, Harcourt RG, Holland KN, Iverson SJ, Kocik JF, Flemming JEM, Whoriskey FG. Aquatic animal telemetry: a panoramic window into the underwater world. *Science* 2015; **348**: 1255642.
 - 58) Quinn TP, Groot C. Pacific salmon (*Oncorhynchus*) migrations: orientation vs. random movement. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1984; **41**: 1319–1324.
 - 59) Quinn TP, Terjart BA, Groot C. Migratory orientation and vertical movements of homing adult sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*, in coastal waters. *Anim. Behav.* 1989; **37**: 587–599.
 - 60) Ogura M, Ishida Y. Homing behavior and vertical movements of four species of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central Bering Sea. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2011; **52**: 532–540.
 - 61) Doving KB, Westerberg H, Johnsen PB. Role of olfaction in the behavioral and neuronal responses of Atlantic salmon, *Salmo salar*, to hydrographic stratification. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1985; **42**: 1658–1667.
 - 62) Yano K, Nakamura A. Observations of the effect of visual and olfactory ablation on the swimming behavior of migrating adult chum salmon, *Oncorhynchus keta*. *Jap. J. Ichthyol.* 1992; **39**: 67–83.
 - 63) Hansen LP, Jonsson N, Jonsson B. Oceanic migration in homing Atlantic salmon. *Anim. Behav.* 1993; **45**: 927–941.
 - 64) Yano A, Ogura M, Sato A, Sakaki Y, Ban M, Nagasawa K. Development of ultrasonic telemetry technique for investigating the magnetic sense of salmonids. *Fish. Sci.* 1996; **62**: 698–704.
 - 65) Bracis C, Anderson JJ. An investigation of the geomagnetic imprinting hypothesis for salmon. *Fish. Oceanogr.* 2012; **21**: 170–181.
 - 66) Putman NF, Jenkins ES, Michielsens CGJ, Noakes DLG. Geomagnetic imprinting predicts spatiotemporal variation in homing migration of pink and sockeye salmon. *J. Royal Soc. Interface*, 2014; **11**: 20140542.
 - 67) Tanaka H, Naito Y, Davis ND, Urawa S, Ueda H, Fukuwaka M. Behavioral thermoregulation of chum salmon during homing migration in coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2005; **291**: 307–312.
 - 68) Azumaya T, Sato S, Urawa H, Nagasawa T. Potential role of the magnetic field on homing in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) tracked from the open sea to coastal Japan. *NPAFC Bull.* 2016; **6**: 235–241.
 - 69) Ueda H, Kaeriyama M, Mukasa K, Urano A, Kudo H, Shoji T, Tokumitsu Y, Yamauchi K, Kurihara K. Lacustrine sockeye salmon return straight to their natal area from open water using both visual and olfactory cues. *Chem. Senses* 1998; **23**: 207–212.
 - 70) Ueda H, Leonard JKB, Naito Y. Physiological biotelemetry research on the homing migration of salmonid fishes. In: Moore A, Russell I (eds). *Advances in Fish Telemetry*. Crown copyright, Lowestoft. 2000; 89–97.
 - 71) 野川秀樹. さけます類の人工ふ化放流に関する技術小史(序説). 水産技術 2010; **3**: 1–8.
 - 72) 関 二郎. さけます類の人工ふ化放流に関する技術小史(放流編). 水産技術 2013; **6**: 69–82.
 - 73) Nakamori T, Maekawa F, Sato K, Tanaka K, Ohki-Hamazaki H. Neural basis of imprinting behavior in chickens. *Develop. Growth Differ.* 2013; **55**: 198–206.
 - 74) Hiratsuka S, Koizumi K, Ooba T, Yokogoshi H. Effects of dietary docosahexaenoic acid connecting phospholipids on the learning ability and fatty acid composition of the brain. *J. Nutr. Sci. Vitaminol.* 2009; **55**: 374–380.
 - 75) Ueda H. The current propagation systems and physiological studies of Japanese chum salmon. *Fish. Sci.* 2015; **81**: 219–228.
 - 76) 大友俊武, 清水勇一, 高橋憲明. サクラマス *Oncorhynchus masou* 資源造成技術の開発について. 岩手県水産技術センター研究報告 2006; **6**: 7–13.
 - 77) 上田 宏. サケの母川回帰性に関する生理学. 「三陸のサケ: 復興のシンボル」(上田 宏編著)北海道大学出版会, 札幌市. 2015: 73–84.
 - 78) Kaeriyama M, Seo H, Qin Y. Effect of global warming on the life history and population dynamics of Japanese chum salmon. *Fish. Sci.* 2014; **80**: 251–260.
 - 79) 卜部浩一. 北海道の野生サケについて. 北水試だより 2016; **92**: 16–19.
 - 80) 上田 宏. 日本の太平洋サケ. 「三陸のサケ: 復興のシンボル」(上田 宏編著)北海道大学出版会, 札幌市. 2015: 1–7.
 - 81) 森田健太郎, 平間美信, 宮内康行, 高橋 悟, 大貫努, 大熊一正. 北海道千歳川におけるサケの自然再生産効率. *Nippon Suisan Gakkaishi* 2013; **79**: 718–720.
 - 82) 福澤博明. サケの母川回帰精度について. SALMON 情報 2016; **10**: 16–19.