

## 海産魚の成熟と制御

廣瀬 慶二

(養殖研究所)

魚類の種苗生産を新たな魚種で行うには、いくつかの解決すべき重要な問題がある。親魚の育成、成熟・産卵、種苗の管理（餌や病気）や飼育技術などが考えられる。中でも、親魚の成熟や産卵に係わる知識は、種苗生産にとって最も重要であるにもかかわらず今まで軽んじられている。

海産養殖魚の生産高は、この10年間増加の傾向にあり、特に近年は19万トン台に達している。このことは消費者のニーズが高いことを暗示している。一方、消費者のニーズは多様化しつつあり、新しい種苗の開発が望まれている。しかしながら、そのための海産魚の成熟に関する研究は、淡水魚に比較し遅れている。ここでは、種苗生産に係わる海産魚の成熟とその制御に関するいくつかの問題を記述したい（廣瀬1989）。

## 1. 成熟・産卵リズム

海産養殖魚の生産高は年19万トンに達し、それらの主たる魚種はハマチ・マダイとギンザケであるが、最近ヒラメ、アジヤシマアジ等の生産高も伸びている。これらの海産魚の成熟・産卵リズムはいくつかのタイプに分けられる（図1）。

- (1) 完全同時発生型：すべての卵細胞が一様に発達し産卵する。一生に一度産卵しその生涯が終わる。サケ・ヤツメウナギ。
- (2) 部分同時発生型：卵巣中に二つ程度の卵の発達群があり、短い産卵期に一回の産卵がある。ニシン・マコガレイ・クロガレイ。
- (3) 非同時発生型：卵巣卵は、いくつかの小群に分かれて発達し、産卵期が長く数多くの産卵を繰り返す。一般に多回産卵魚といわれ、マダイ・アジ・ヒラメ・キス・ブリ・マグロ・イワシなどがこのタイプである。我が国の養殖対象魚の大部分はこの第(3)のタイプに入る。しかし、多回産卵魚でも、毎日産卵する魚種（マダイ）から数日から数週間おきに産卵する種（ブリ、イワシ？）まで様々である。これらの多様な海産魚の産卵リズムの詳細

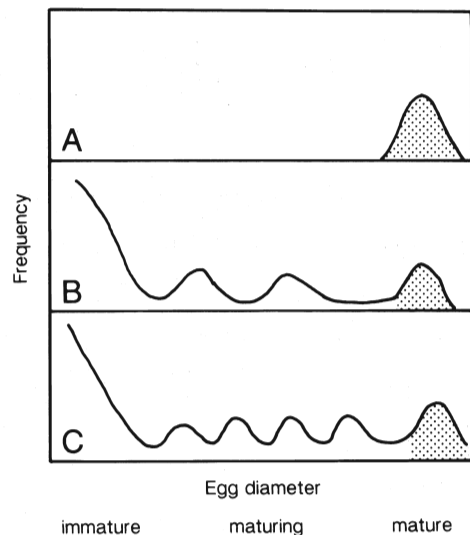


図1 魚類の卵径の頻度分布（模式図）  
A, 完全同時発生型; B, 部分同時発生型; C, 非同時発生型  
Cでは右側（点の部分）の最大発達群が完熟卵で、これが産卵すると次に位置する卵群が完熟卵になる。

細はほとんど解明されていない。

## 2. 成熟とホルモン

魚類の成熟には様々なホルモンが関与している (表1)。成熟を開始させる引き金はまだ明らかでないが、我々の最近の研究では初期の急激な成長が一つの要因となっていると考えられる。さらに、成熟を開始させる時期 (1年の内のある特定の月や季節) に卵細胞が特定の成熟ステージ (卵黄胞期) まで発達していることも重要である (Kagawaら1989, 廣瀬1989)。

表1 魚類の成熟に係わる主要なホルモン

産生部位	ホルモン	略号	主要な作用
視床下部	生殖腺刺激ホルモン 放出ホルモン	GnRH	脳下垂体の生殖腺 刺激ホルモンの産 生及び放出
脳下垂体	生殖腺刺激ホルモン (ゴナドトロピン)	GtH	生殖腺の成熟の全 てに関与 (例, 精子形成, 排精, 卵黄形成, 排卵, 産卵)
精巣	テストステロン 11-ケトテスト ステロン	T 11-KT	精子形成 精子形成と排精
卵巣	エストラジオール-17 $\beta$	E <sub>2</sub>	卵黄蛋白前駆体 (ピテロゲニン) 合成
	17 $\alpha$ , 20 $\beta$ -デヒドロオ キシ-4-プログネン- 3-オン	17 $\alpha$ , 20 $\beta$ - diOHprog	最終成熟 排卵, 排精
付属生殖器	プロスタグランジン及び 代謝物	PG	排卵・産卵

魚類の卵では長い成長期, 即ち卵黄胞期に続いて卵黄形成期がある。この時, 脳下垂体から分泌する生殖腺刺激ホルモン (GtH) が卵をとりまく濾胞組織 (莢膜細胞と顆粒膜細胞) に働き, エストラジオール, Estradiol-17 $\beta$  (E<sub>2</sub>) を産生させ, このステロイドが肝細胞膜を通り, 細胞質内のE<sub>2</sub>レセプターと結合, その複合体が核内に入り, ピテロゲニン (卵黄蛋白前駆体) 遺伝子を活性化させ, 肝細胞中のmRNAの増加, リボゾーム上での蛋白質の合成, 脂質化, リン酸化, 糖化の修飾過程の後ピテロゲニンを作る (Wallace1985)。この蛋白が血中に出てGtH的作用により卵中に取り込まれ卵黄として蓄積する。海産魚のピテロゲニンについてはマダイで研究が進められ, 分子量が43万と32万の二つの抗原性の異なるピテロゲニンの存在(原ら1987)が指摘されているが, まだよく解明されていない。

卵黄形成の終了後, 最終成熟期に入る。核の動物極への移動と共に今まで中止していた成熟分裂を開始し, 第二回目の成熟分裂の中期までの過程を最終成熟 (finalmaturation) と言う。この時期は, 環境や様々な要因により影響を受け易く, この制御は種苗生産を行うためには重要である。最終成

熟はステロイド、 $17\alpha, 20\beta$ -デヒドロオキシ-4-プレゲネン-3-オン、 $17\alpha, 20\beta$ -dihydroxy-4-pregnen-3-one ( $17\alpha, 20\beta$ -diOHprog) によって誘起される。卵黄形成中に $E_2$ が卵の濾胞組織で産生されていた状態が、GtHのサージ（一時的な多量分泌）により $20\beta$ -hydroxysteroid dehydrogenaseの活性が高まり、ステロイドの代謝パターンが変化しこのステロイドが産生される。この $17, 20\beta$ -diOHprogはサケ、ニジマス、アユ、コイやキンギョなどの卵成熟誘起ステロイドとして認められている（図2）（廣瀬1982）。海産魚ではまだ卵成熟誘起ステロイドは同定されていない。しかし、 $17\alpha, 20\beta$ -diOHprogはマダイ・ヒラメ・ブリの卵成熟に有効であり、in vitro卵成熟誘起法による卵の最終成熟にとって有効な濃度は $\text{ng/ml}$ 以下であり、淡水魚のサケやアユに比較し非常に低い濃度で作用することが多回産卵魚の一つの特徴と思われる。血液中のこのステロイド濃度も $\text{ng/ml}$ 以下であり、淡水魚の $\frac{1}{10} \sim \frac{1}{100}$ 以下の値である。毎日産卵するタイプのマダイでは一日の内で卵黄形成と最終成熟が繰り返されている。最終成熟を誘起するステロイドは早朝にピークに達し、続いて卵黄形成を制御している $E_2$ が増加する。これらのステロイドは脳下垂体からのGtHの産生・分泌と密接に係わっており今養殖研究所でその解明を進めている。排卵はプロスタグランジン（PG）によって制御されている。産卵についての知見は少ないが、淡水魚ではい

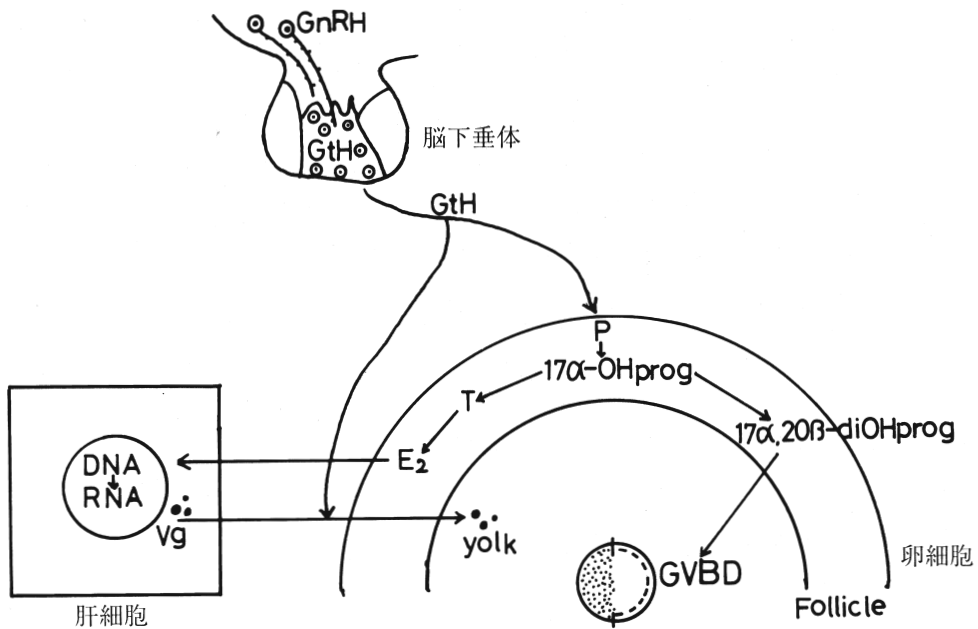


図2 魚類の卵黄形成(卵細胞の左側)と最終成熟(右側)のホルモン支配(模式図)  
 脳の視床下部の生殖腺刺激ホルモン放出ホルモン (GnRH) により脳下垂体の生殖腺刺激ホルモン (GtH) の生産・分泌が制御されている。卵黄形成中は分泌されたGtHが卵の濾胞組織 (follicle) に作用し、プロジェステロン (P) → $17\alpha$ -ヒドロオキシプロジェステロン ( $17\alpha$ -OHprog) →テストステロン (T) →エストロジオール- $17\beta$  ( $E_2$ ) が産生される。この $E_2$ が肝細胞のビデロゲニン (Vg) の遺伝子を活性化しVgの合成を促す。その後、Vgは血中に放出され卵中に取り込まれる。卵黄形成終了後に、ステロイド代謝が変わり $17\alpha$ -OHprogから $17\alpha, 20\beta$ -diOHprogの卵成熟誘起ステロイドが産生され、核が動物極に移動し成熟分裂 (GVBD) が起こる。

くつかの研究が行われておりPGと $17\alpha$ ,  $20\beta$ -diOHprogまたはPGの代謝物(例, 15-keto-PGF<sub>2</sub> $\alpha$ )がフェロモンとして魚の嗅覚に働き、雌雄の産卵行動を促す(Staceyら1987)。この有効濃度は $10^{-10}$ ~ $10^{-12}$ Mとされている。

### 3. 産卵制御

新しい魚種の種苗生産を始めるには、産卵制御技術が必要となる場合が多い。一般には、環境の調節とホルモンにより成熟・産卵制御が行われている。近年、春産卵タイプの魚(ヒラメ・マダイ)の早期採卵が長日処理によって進められている。基本的には、魚には卵黄形成を行う水温と産卵をする水温があると考えられる。多回産卵魚では、両者の水温の差が少ないように思われる。秋に卵黄形成が行われる水温(マダイでは20℃以下、ヒラメ18℃以下)へ下降し始める頃に長日処理を行うことにより成熟を促すことができる。それ以前の長日処理ではあまり効果がない。

環境の調節とホルモン投与を組み合わせることにより任意な時に産卵を促すことができる。最近では、脳の視床下部で産生される生殖腺刺激ホルモン放出ホルモンGnRH(哺乳動物ではLHRH)が成熟・産卵制御に使用されている(廣瀬・新井1988)。LHRH又はGnRHはアミノ酸10個のペプチドで種特異性がGtHより低いと考えられている。しかし、このホルモンの水溶液は、持続効果(数時間)が短い。成熟・産卵促進には徐放性のLHRHのコレステロールペレットが一般に用いられる。このペレットからのホルモンの放出量は一定していないが2~4週間は効果が続くと思われる。通常は筋肉中に埋め込まれている。投与量はLHRH-A(アナログ)の50 $\mu$ g/kgが一応の日安となろう。タイ・ヒラメやブリ等でこのペレットの効果は確かめられているが、多回産卵魚は持続効果のあるホルモンによって自分自身の産卵リズムを乱す恐れがあり、より詳細な研究が必要と思われる。今後の産卵制御技法としては、様々な徐放性のホルモン製剤の開発が考えられるが、フェロモンを用いた産卵誘発も考えられる。例えば、自然産卵が容易なマダイのフェロモンを用いて産卵が困難なマグロの産卵誘発ができないものだろうか。フェロモンの研究は、まだ遅れているが、この分野の研究の進展には、様々な魚の産卵行動、産卵時の魚の社会性の研究も必要である。このように、種苗生産技術の確立には、単に卵がとれることができれば良いのではなく、魚がどのように成長し、またどのように成熟・産卵するかが理解されなければならない。このような基礎的知見の蓄積が健全な海産魚の種苗の増産への近道である。

## 文 献

- 廣瀬慶二(1982) 卵の成熟と産卵, 魚類の成熟・産卵の制御. 水産学シリーズ41, 恒星社厚生閣, 東京, 50-63.
- 廣瀬慶二・新井 茂(1988) LHRHコレステロールペレットによるアユの成熟促進. 養殖研報, 13, 11-16.
- 廣瀬慶二(1989) 成熟におけるホルモンの体内秩序. 平成元年度栽培漁業技術研修事業基礎理論コー

- ス親魚養成シリーズ3, 日本栽培漁業協会, 1~19.
- 原 彰彦・大池一臣・長浜嘉孝・能勢健嗣 (1987) マダイ血清中の雌特異蛋白 (ピテロゲン) 及び関連の卵黄蛋白の検索. 養殖研報, 12, 25-36.
- KAGAWA, H., SHINMA, H. and HIROSE, K. (1989) Changes in plasma steroid levels and brain aromatase activities during ovarian development in the precocious female amago salmon. In *Hormones and the Environment*. ed. CHAN, D. K. O. et al, Univ. of Hong Kong, 21-22.
- STACEY, N. E., SORENESEN, P. W., DUIKA, J. G., VAN DER KRAAK, G. J., and HARA, J. J. (1987) Teleost sex pheromones: recent studies on identity and function. In *Reproductive Physiology of Fish 1987*. ed. IDIER, D. R. et al., St. John's, Newfoundland, Canada, 150-153.
- WALLACE, R. A. (1985) Vitellogenesis and oocyte growth in nonmammalian vertebrates. In *Developmental Biology*. ed. BROWDER, L. W. Plenum Pub. Corp. New York. 127-177.

### [質疑応答]

- 鈴木 (福井栽セ) ハンドリングが産卵, 成熟に影響を与えるとのことであるが, その時期はいつごろからと考えられるのか。
- 廣瀬 卵黄形成中, 成熟が進むにつれて注意が必要。その予防のため, ハンドリング直前に脳下垂体のホモジネートを投与する。
- 小林 (日水研) LHRH のペレットを投与することによって産卵時期をおおよそ人為的にコントロールできるのか。また, LHRH ペレットは市販されているか。使用上の注意は何か。
- 廣瀬 マダイでは, LHRH と環境条件の組合せによって11~5月までの間産卵可能になった。ペレットは市販されていない。作り方は, 養殖研報No.13を参考にして下さい。
- 村井 (中央水研) ストレスをかけた場合の  $E_2$  レベルと卵黄との関係を少し詳しく説明してほしい。
- 廣瀬 海産魚はハンドリング等のストレスにより成熟中の卵 (卵黄球期) が変性しやすい。それは, 脳下垂体からの  $GtH$  の分泌がとだえ, そのため卵細胞からの  $E_2$  の産生ができなくなり変性すると考えられる。