

飼育環境中に存在する性ホルモンによるソードテイル フィッシュの性転換

寺前 周平¹⁾・梶原 裕二¹⁾

Sex Modification in Sword-tail Fishes Following Sex-hormones Treatment

Syuhei TERAMAE and Yuji KAJIWARA

抄 録：ソードテイルフィッシュの成体は自然環境においても性転換を行う大変興味深い魚である。本実験は、ソードテイルフィッシュが性転換を起こす機構を調べるための雌雄の判定基準をつくり、また環境に存在する性ホルモンや性ホルモン類似物質が成体で性転換を引き起こすかどうか、またその濃度を知るために行った。その結果、性ホルモンによりソードテイルフィッシュ成体に性転換が生じること、メダカ幼魚に性転換を引き起こす場合より約 10 倍の濃度が必要であることが明らかとなった。性転換はホルモン処理後 2 週で効果が生じ、オスの尾ビレ下辺の短縮、尻ビレの交接器の変化、メスの尾ビレ下辺の伸張として現れた。体長に対する尾ビレ下辺の割合は、よりオスらしい対照混泳群のオスでもっとも数値が高く、ついで対照単独飼育群のオス、ホルモン処理 2 週間後のオス、同 4 週間後のオスの順と低くなった。また、メスでは逆に対照混泳群と対照単独飼育群のメスで低く、ホルモン処理でこの割合が増加した。これらの結果から、体長に対する尾ビレ下辺の割合は、尻ビレの交接器の存在より良いオス・メスを判定する基準となることが明らかになった。中間型の個体群を体長に対する尾びれ下辺の割合が 0.4 を境界にオス・メスに区別できることが示唆された。

キーワード：ソードテイルフィッシュ、性転換、性ホルモン

I はじめに

魚類を含む多くの脊椎動物では生殖器官は胚発生の初期においては雌雄の区別はなく、発生中期に体細胞のホルモンの影響によりメスでは生殖隆起の皮質が発達し卵細胞及び卵巣が分化し、オスでは髄質が発達し精細胞及び精巣が分化する。性の分化は遺伝子により第一義的に決定されるが、最終的な性器官の分化の誘導は性ホルモンの発動により柔軟に決定される¹⁾。

脊椎動物のうち魚類や両生類の幼生など水中に生息する脊椎動物では遺伝的に決定される性決定のほかに、その生息環境の要因によって性別が決定されることが知られている。これらの生物は、環境により影響を受けた性に基づいて生殖活動を行うこともできる。ここでの環境要因とは①個体の置かれた社会状況、②温度や pH など物理的、化学的な要因などが知られている。これらの生物では環境次第では遺伝子による決定以上に環境誘導が優先されることがあると考えることができる。しかし、外的因子によって外見の性が影響されたとしても遺伝型の性

1) 京都教育大学

が変換されることはない。

このような自然状態の性転換の例の他に、飼育環境中に性ホルモンが存在する場合にも、遺伝型の性に関わらず、性の表現型に変化が生じる場合がある。国産種のメダカは遺伝子型に伴った性の決定が起るまでの期間にオスにエストロンなどの雌性ホルモンを、メスにテストステロンなどの雄性ホルモンを経口あるいは飼育水に溶解させることによって形態的な性を転換させることができる²⁾。性ホルモン投与による性転換の実験では、オスをメスに転換させるには体長が 10mm になってもエストロゲンの経口投与によって可能であるが、メスのオスへの転換は体長が 10mm を超えるとアンドロゲンの投与に対して変化せず雌雄差がある。いずれの場合でも、成長の過程で一度性を決定されるとさらに性を転換することはない。

Xiphophorus helleri ソードテイルフィッシュは真骨類上目トウゴロウイワシ目カダヤシ科（卵胎生メダカ科）に属し、同じく鑑賞魚として知られるグッピーやセルフインモーリもカダヤシ科である。日本に生息するメダカ *O. latipes* はメダカ科であり、カダヤシ科・メダカ科とも同じトウゴロウイワシ目に属している。卵胎生メダカとは親魚の腹から稚魚の状態で生まれてくる魚種をいい、オスは体内受精に適応するため尻鰭条が肥大し、交接脚 gonopodium（図 1）となっている。交接脚は尻鰭条のうち第 2,3,4 条で構成され、オスではメスより大きくなった懸垂骨によって支えられている。ソードテイルフィッシュの名は交接脚として用いられるオスの尾ビレの下辺がちょうど剣のように細く伸びることに由来する。

ソードテイルフィッシュは成体において環境による性転換を行う魚類として知られている。図 1 に雌のみで飼育した個体群で見られた雄へ性転換した例を示す。本実験では、このように通常飼育下でも成体で性転換が見られるソードテイルフィッシュが、飼育環境中に存在する性ホルモンにより、雌雄の性にどのような影響を受けるかを調べた。

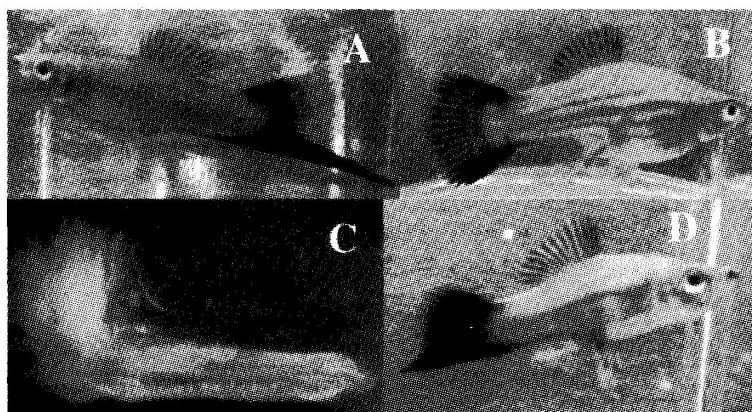


図 1 ソードテイルフィッシュの典型雄 (A)。ソードテイルフィッシュの典型雌 (B)。
雄の交接脚 (C)。尻ビレが交接脚に変化し、尾ビレが伸張した雌 (D)。

Ⅱ．材料と方法

市販されているソードテイルフィッシュを実験に用いた。飼育環境として、プラスチック水槽に 31 の飼育水とともに雌雄各々 1 群 5 匹の魚を飼育した。飼育水濾過が性ホルモンの濃度に影響を与えることを避ける目的で濾過装置をはずしたため、頻繁に飼育水の入替えとエア

レートを行い飼育水の悪化を避けた。飼料は市販のテトラミンを与えた。

性ホルモンの添加濃度については、ふ化直後メダカ幼魚の性転換実験²⁾を参考値にした。算定した同様な濃度、エルトラジオール (ES) $87\mu\text{g}/3\text{l}$, メチルテストステロン (MT) $225\mu\text{g}/3\text{l}$ の性ホルモンを飼育水に添加した予備実験では変化は見られなかったことから、エルトラジオール (ES) $870\mu\text{g}/3\text{l}$, メチルテストステロン (MT) $2250\mu\text{g}/3\text{l}$ を飼育水に添加した。エストラジオール, メチルテストステロンはそれぞれ, $1\mu\text{g}/\mu\text{l}$, $2.59\mu\text{g}/\mu\text{l}$ のエタノール溶液を保存溶液を作成し, 飼育水 3 l に $870\mu\text{l}$ 添加した。

両性ホルモン添加した3群で実験を行った。これらの実験群で2週間目と4週間目で外形の観察を行い, それぞれの個体の体長や尾ビレの長さを計測した。飼育4週間目までに外気温の変化に水温調整が伴わず死亡する個体があり, 生存個体で観察を継続した。それぞれの計測部位を図2に示す。対照群として, 性ホルモン添加以外

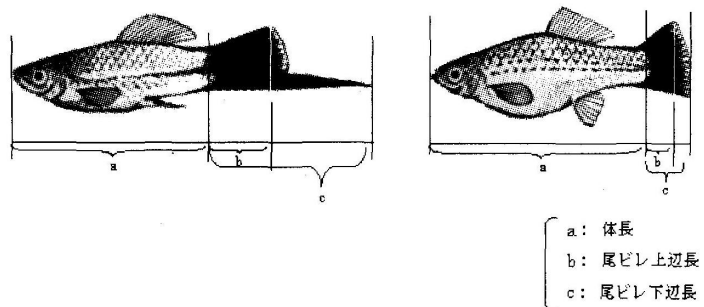


図2 雄(左)と雌(右)の計測部位

を同様な条件で飼育した雌雄単独飼育群各々5匹を1群ずつ, また雌雄混泳したものを1群(雌3+雄5, 飼育水 54l) について同様な観察・計測を行った。

Ⅲ. 結果及び考察

性ホルモン投与2週間後の観察結果を表1, 図3, 図4に, 投与4週間後の結果を表2, 図5, 図6に示す。

2週間後の外形の観察では5例のオスの尻鰭の形状に変化が見られた。オスの生殖脚は通常の尻鰭様になっていた(図11)。メスの生殖器は1個体で雌雄差の曖昧な形状をしたものがあるだけで, 他の個体には変化がなかった。体長と尾ビレ下辺の分散図(図3)から, オスの β -エストラジオール投与群とメスのメチルテストステロン投与群では互いの近似曲線が大きく異なり, 分布の違いが明確に現れた($p<0.01$, t-test)。体長に対する尾ビレ下辺長の割合を図4で示している。オスは平均0.44, メスは平均0.32であり, 雄雌2群は, 尾ビレ下辺長/体長が0.4値を境に分布がわかれるように思われる。

4週間目の観察では, メス-メチルテストステロン投与群で尻鰭の形状の雌雄差が曖昧であった個体は完全なオスの生殖脚を持つようになった。また, 体長と尾ビレ下辺の分散図(図5)から, オス- β -エストラジオール投与群の線形とメス-メチルテストステロン投与群の線形はその差が近づき, またオス- β -エストラジオール投与群とメス-メチルテストステロン投与群の線形の上下が逆になった。これら雌雄2群には統計上有意な差はなかった(t-test)。このような変化から, 尾ビレ下辺長/体長は, オス平均0.40, メス平均0.40と雌雄の差がほぼなくなり(図6), 2週間後の観察(図4)に比べ, 逆にメスの方が高い値を持つ個体が見られた。興味深いことに, それぞれの分布は0.4の値を中心に分散した。

表 1 性ホルモン処理 2 週間後の各部位の測定値 (** は性転換が生じた個体を示す)

実験群	個体 番号	生殖器の形状		体長 (cm)	尾ビレ上辺 (cm)	尾ビレ下辺 (cm)	尾ビレ下辺 / 体長	尾ビレ下辺 / 尾ビレ上辺
		♂	♀					
A ♂ ES 投与群	1	+	-	3.17	1.12	1.56	0.49	1.40
	2 **	-	+	2.81	0.92	0.89	0.32	0.97
	3 **	-	+	2.96	0.99	1.02	0.34	1.03
	4	+	+	2.78	1.05	1.11	0.40	1.06
	5	+	-	2.98	1.12	1.67	0.56	1.49
B ♂ ES 投与群	6	+	-	3.23	1.05	1.85	0.57	1.76
	7	+	-	2.92	1.01	1.49	0.51	1.48
	8	+	-	3.17	0.85	1.51	0.48	1.79
	9	+	-	3.01	1.02	1.46	0.48	1.43
	10 **	-	+	3.34	0.79	1.10	0.33	1.39
C ♂ ES 投与群	11	+	-	3.01	1.01	1.23	0.41	1.22
	12 **	-	+	3.17	0.98	0.98	0.31	1.00
	13	+	-	2.88	0.98	1.64	0.57	1.67
	14 **	-	+	2.93	0.88	0.91	0.31	1.03
	15	+	-	3.36	1.15	1.77	0.53	1.54
D ♀ MT 投与群	16	-	+	3.17	0.72	1.06	0.33	1.47
	17	-	+	3.15	0.92	0.89	0.28	0.96
	18 **	?	?	3.37	0.86	1.56	0.46	1.81
	19	-	+	3.40	1.04	1.04	0.31	1.00
	20	-	+	3.05	0.81	0.87	0.29	1.07
E ♀ MT 投与群	21	-	+	3.45	1.01	1.17	0.34	1.16
	22	-	+	3.29	0.97	1.17	0.36	1.21
	23	-	+	3.52	1.01	0.81	0.23	0.80
	24	-	+	3.32	1.07	0.91	0.27	0.85
	25	-	+	2.81	1.05	0.93	0.33	0.89
F ♀ MT 投与群	26	-	+	2.74	0.93	0.71	0.26	0.77
	27	-	+	3.12	1.11	1.22	0.39	1.10
	28	-	+	2.88	0.88	0.86	0.30	0.98
	29	-	+	3.02	0.78	0.76	0.25	0.97
	30	-	+	2.96	1.01	1.02	0.34	1.01

性ホルモン無処理の陰性対照実験群の結果を、表 3 および図 7、図 8 に示した。無処理の単独飼育群、混泳飼育群では、オス及びメスともに、体長に対する尾ビレ下辺の分散 (図 7) はエストラジオール処理後のオス、あるいはテストステロン処理後のメスに比べて (図 3, 5)、オスの場合の近似線形はより高い値を示し、メスの場合はより低い値を示した。メスの場合は単独飼育、混泳飼育にこの割合に差はなかったが、興味深いことに、オスの場合は混泳飼育の方が高い値を示した。この結果は、体長に対する尾ビレ下辺の割合を示す図 8 でも見られた。

性ホルモン処理をした 2 週間後の観察から、体長と尾ビレ下辺の分散図 (図 3) で、仮に同じ体長のオスとメスがいたとすると、より上方にプロットされるものほどオスの性質を強く持つ個体か、またはオスに近いと考えられる。実際、メス - メチルテストステロン投与群のうち生殖脚を持つようになったものはオス - β - エストラジオール投与群の近似線形より上方にプロットされている。また、オス - β - エストラジオール投与群のうちメス - メチルテストステロン投与群の近似線形付近にプロットされているものはいずれも生殖脚が通常の尻ビレ様になっているものである。したがってオス - β - エストラジオール投与群の個体でオス - β -

エストラジオール投与群の近似線形より下方にあるものはメスに近いオスと思われ、メスーメチルテストステロン投与群の個体でメスーメチルテストステロン投与群の近似線形より上方にあるものはオスに近いメスと考えられる。ホルモンの投与などの影響があると、近似線形付近に存在する中間様の個体ほど性転換される可能性が高いと思われる。尾ビレ下辺長が長いことがオスの特徴であるならば、より尾ビレ下辺長が長い個体ほど雄性の強いオスということであり、このような個体は自然環境や性ホルモンによってもなかなか性転換されることはないことが予想される。

4週間ホルモンの影響下で飼育されることによって図5のようにそれぞれの線形が傾きを変化させオスでは傾きが小さくなり、メスでは傾きが大きくなる。その結果、それぞれの線形がほぼ一致するようになった。その変化の割合はメスよりオスで大きく変化していることがわかる。このことより、オス・メスともに性ホルモンに対して感受性があること、メスよりオスのほうが性ホルモンによって尾ビレの形質が影響されやすいことがわかる。ホルモンの影響に対し個体毎に感受性にばらつきが存在するのは、おそらく、もともと個体ごとに性の分化状態にばらつきがあり、それは本種の場合尾ビレ下辺 / 体長と言うパラメーターで換算されると思われる。逆に、このパラメーターを指標とすれば、外観からオス・メスの分化状態を数値として客観的に判断しうると考えられる。

性ホルモン投与群と対照群で、尾ビレ下辺長 / 体長としての傾きを比較すると、オス混泳飼育 > オス単独飼育 > オス- β -エストラジオール2週間投与群 > オス- β -エストラジオール4週間投与群の順となる。エストラジオール処理時間経過にともなう、オスの尾ビレ下辺長 / 体長の変化を示した図9から、この傾きが徐々に低下していくことがわかる。メスについては逆に(図10)、雄性ホルモンを投与期間が長くなるにつれ尾ビレ下辺長 / 体長の傾きは大きくなる。4週間ホルモン処理をした本実験で、尾ビレ下辺長 / 体長が傾き0.4に収束した。この値がソードテイルフィッシュの具体的にどのような内的な状態を示しているかは不明であるが、オスあるいはメスへの分化に対する臨界の値と思われる。従って、0.4の数値を用いることで、性的に中間的な存在、また、この値からの高低でよりオス、よりメスというように定量的に分類しうる可能性がある。この数値は様々な性転換の実験系で用いると有効であろう。

本実験の観察から、オス・メスそれぞれの個体では性的にさまざまなバランスを持ったものが存在すると思われる。ソードテイルフィッシュは各個体が性の分化状態の勾配にのっているように見える。この分化状態のばらつきが、同性の個体が同じ濃度のホルモンの曝露されたとしてもその反応がばらつく原因の一つであろう。ソードテイルフィッシュ成体の性転換に関して、以下のように類推できよう。飼育水に溶したホルモンの影響や何らかの外的な環境要因により性の勾配が移動する。移動したことによりある一定の閾値に達すると外部形態の変化が引き起こされる。その閾値は尾ビレ下辺長 / 体長 ≈ 0.4 付近と考えられる。この閾値を境にして、よりオスらしさおよび、よりメスらしさという顕著な分化へと向かうと思われる。

表 2 性ホルモン処理 4 週間後の各部位の測定値 (** は性転換が生じた個体を示す)

実験群	個体 番号	生殖器の形状		体長 (cm)	尾ビレ上辺 (cm)	尾ビレ下辺 (cm)	尾ビレ下辺/ 体長	尾ビレ下辺/ 尾ビレ上辺
		♂	♀					
A ♂ ES 投与群	1	+	-	3.16	0.82	1.47	0.47	1.73
	2 **	-	+	2.86	0.96	0.76	0.27	0.79
	3 **	-	+	2.92	0.73	0.89	0.30	1.22
	5	+	-	2.98	1.11	1.83	0.61	1.65
B ♂ ES 投与群	7	+	-	2.96	1.12	1.35	0.46	1.21
	8	+	-	3.12	0.98	1.34	0.43	1.37
	10 **	-	+	3.34	0.93	1.07	0.32	1.15
C ♂ ES 投与群	11	+	-	3.02	0.84	0.87	0.32	1.16
	13	+	-	2.86	0.98	1.26	0.44	1.29
	15	+	-	3.21	0.96	1.19	0.37	1.24
D ♀ MT 投与群	16	-	+	3.24	0.78	1.32	0.41	1.69
	17	-	+	3.14	0.91	0.93	0.30	1.03
	18 **	+	-	3.31	0.79	1.93	0.58	2.44
	19	-	+	3.34	0.86	1.41	0.42	1.64
E ♀ MT 投与群	21	-	+	3.39	1.09	1.39	0.41	1.28
	22	-	+	3.16	0.88	0.96	0.30	1.10
	23	-	+	3.58	1.02	1.29	0.36	1.26
F ♀ MT 投与群	29	-	+	2.92	0.81	1.33	0.46	1.64

表 3 性ホルモン無処理対照群の各部位の測定値 (** は性転換が生じた個体を示す)

実験群	個体 番号	生殖器の形状		体長 (cm)	尾ビレ上辺 (cm)	尾ビレ下辺 (cm)	尾ビレ下辺/ 体長	尾ビレ下辺/ 尾ビレ上辺
		♂	♀					
G ♂ 単独 飼育群	1	+	-	3.65	1.18	1.49	0.41	1.26
	2	+	-	3.23	1.24	2.77	0.86	2.23
	3	+	-	3.77	1.22	3.36	0.89	2.75
	4	+	-	3.43	0.93	2.38	0.69	2.56
	5	+	-	3.48	0.96	1.25	0.36	1.30
H ♀ 単独 飼育群	6	+	-	3.29	0.93	1.02	0.31	1.10
	7	+	-	3.31	0.87	0.91	0.27	1.05
	8	+	-	3.31	1.08	1.03	0.31	1.79
	9	+	-	3.14	0.86	0.99	0.32	0.95
	10 **	+	-	3.33	0.96	1.60	0.48	1.67
I ♂ 混泳 飼育群	11	-	+	3.46	1.28	3.62	1.05	2.83
	12	-	+	3.61	1.09	2.34	0.65	2.15
	13	-	+	3.68	1.13	2.85	0.77	2.52
	14	-	+	4.27	1.25	4.42	1.04	3.54
	15	-	+	4.11	1.24	2.85	0.69	2.30
J ♀ 混泳 飼育群	16	-	+	4.44	1.33	1.43	0.32	1.08
	17	-	+	3.23	0.92	1.09	0.34	1.18
	18	-	+	4.17	1.06	1.16	0.28	1.09

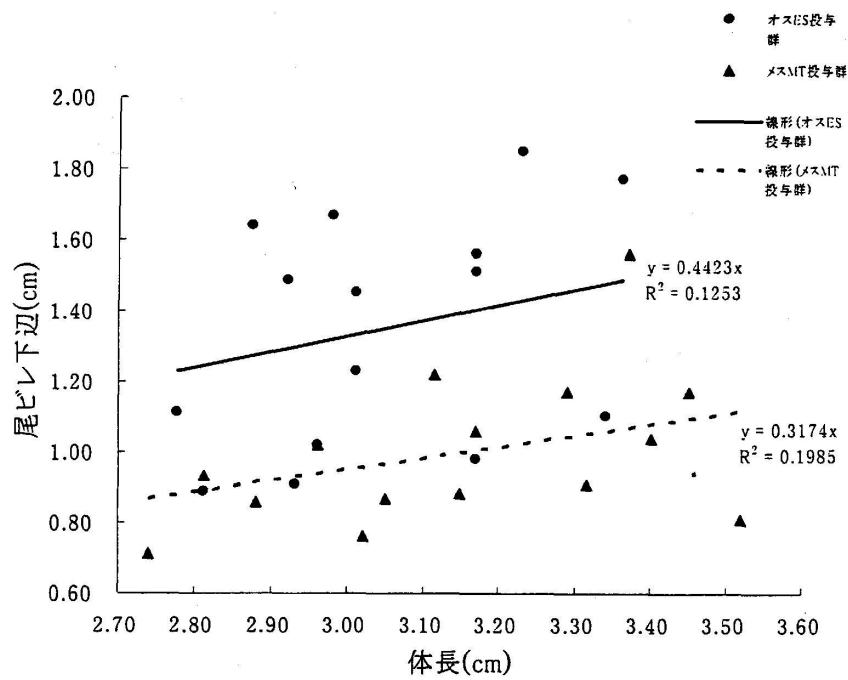


図3 ホルモン処理2週間後の体長と尾ビレ下辺の相関

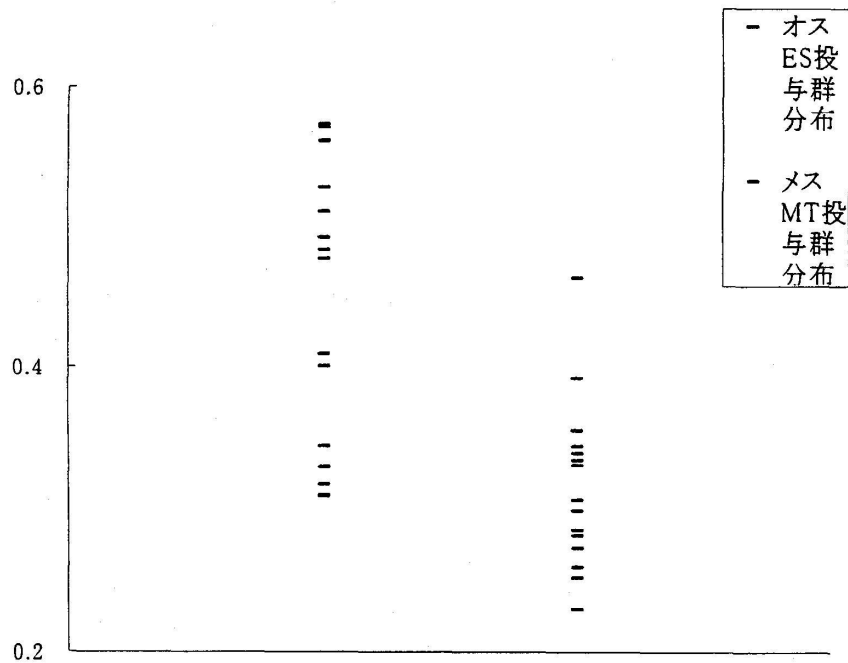


図4 ホルモン処理2週間後の体長に対する尾ビレ下辺の割合

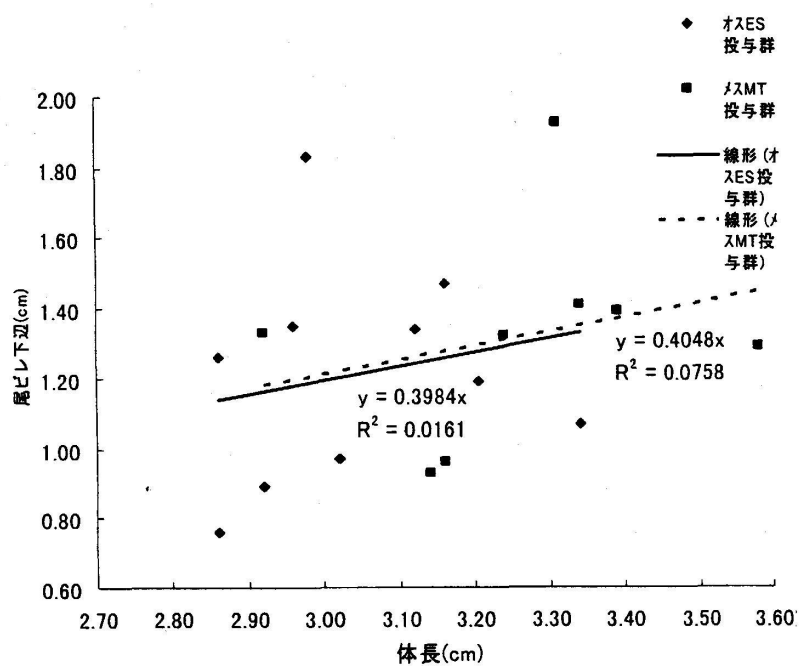


図5 ホルモン処理4週間後の体長と尾ビレ下辺の相関

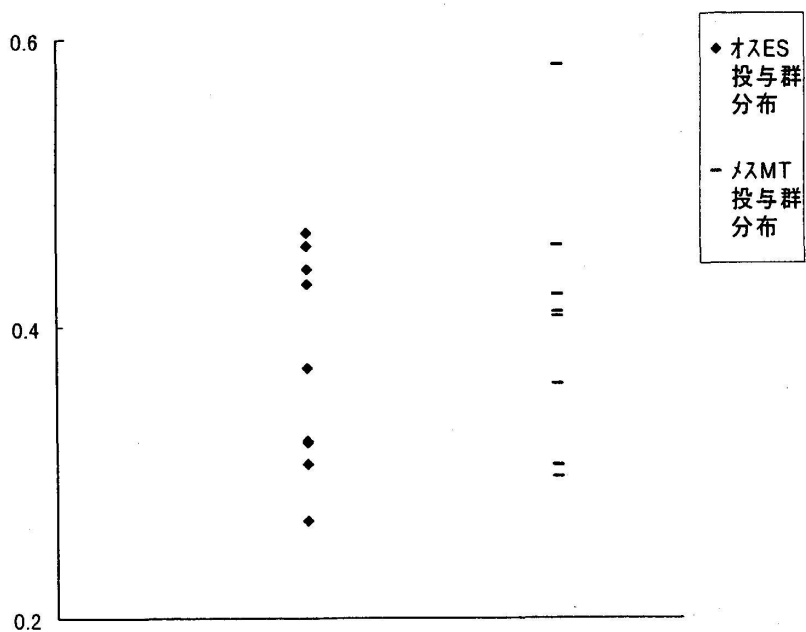


図6 ホルモン処理4週間後の体長に対する尾ビレ下辺の割合

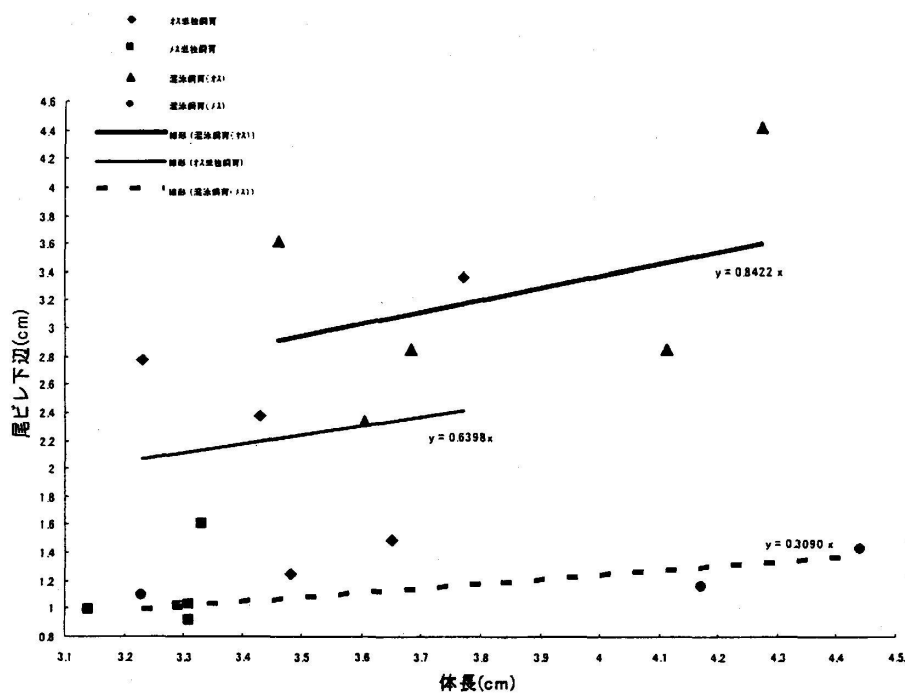


図7 ホルモン無処理の単独飼育対照群と混泳飼育対照群での体長と尾ビレ下辺の相関

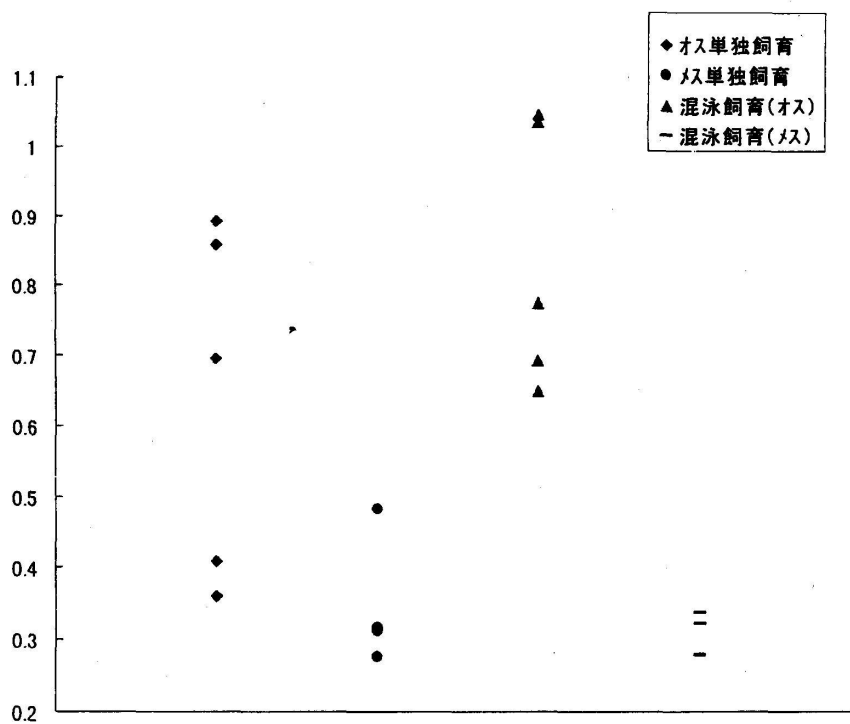


図8 ホルモン無処理の単独飼育対照群と混泳飼育対照群での体長に対する尾ビレ下辺の割合

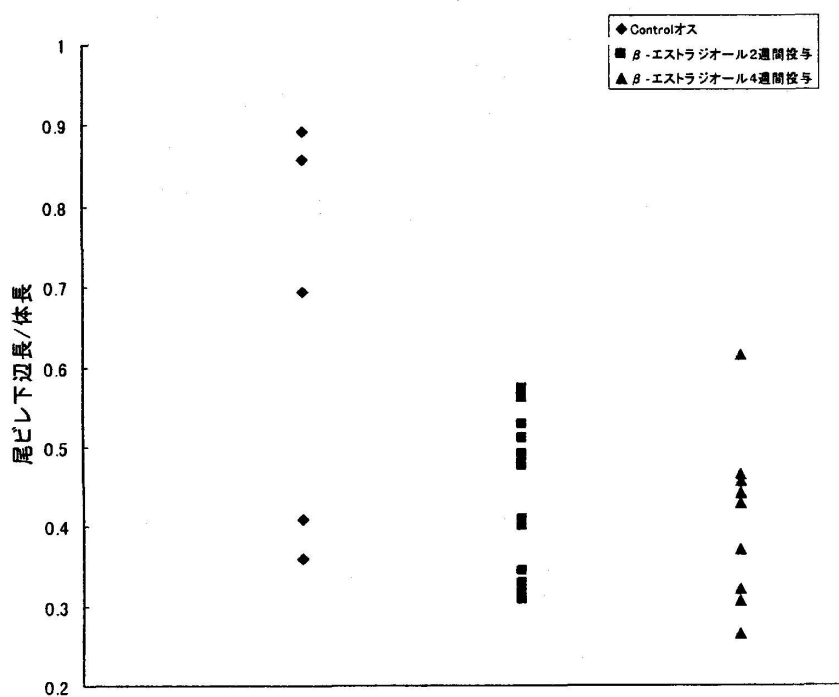


図9 ホルモン処理時間経過による体長に対する尾ビレ下辺の割合の変化（オス）

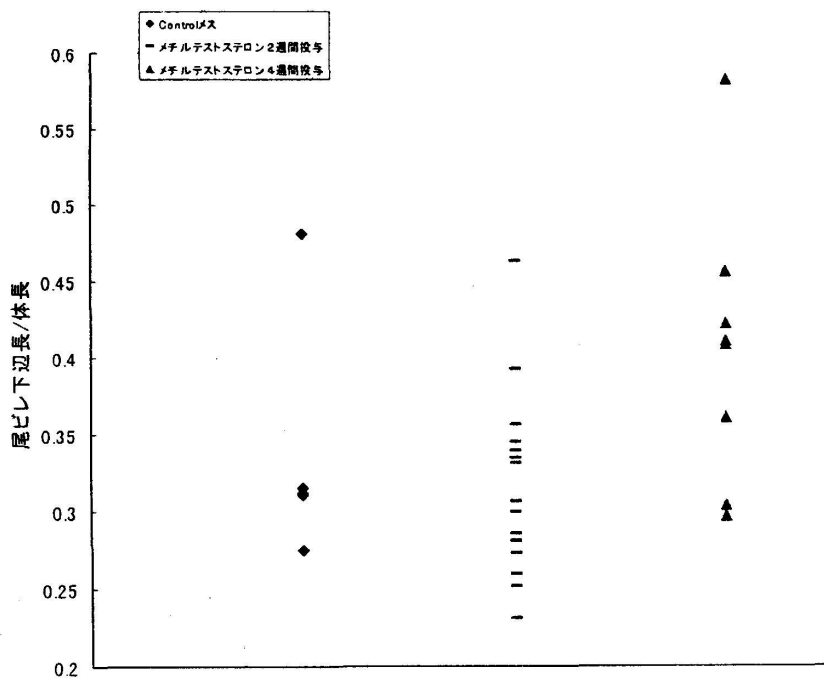


図10 ホルモン処理時間経過による体長に対する尾ビレ下辺の割合の変化（メス）

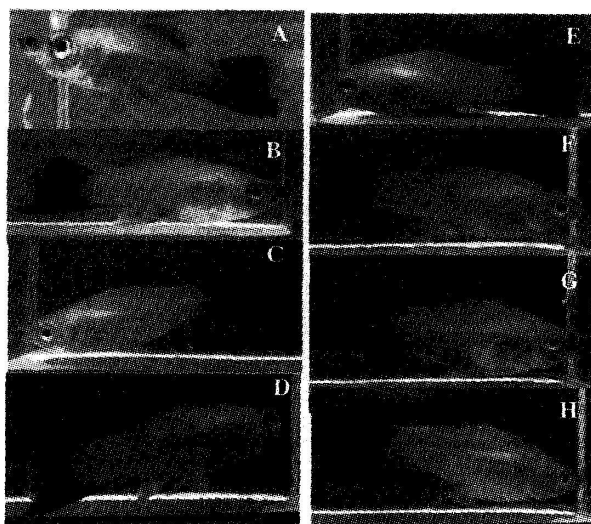


図 11 メチルテストステロン処理したメス (A-D) とエストラジオール処理したオス (E-H) の外形

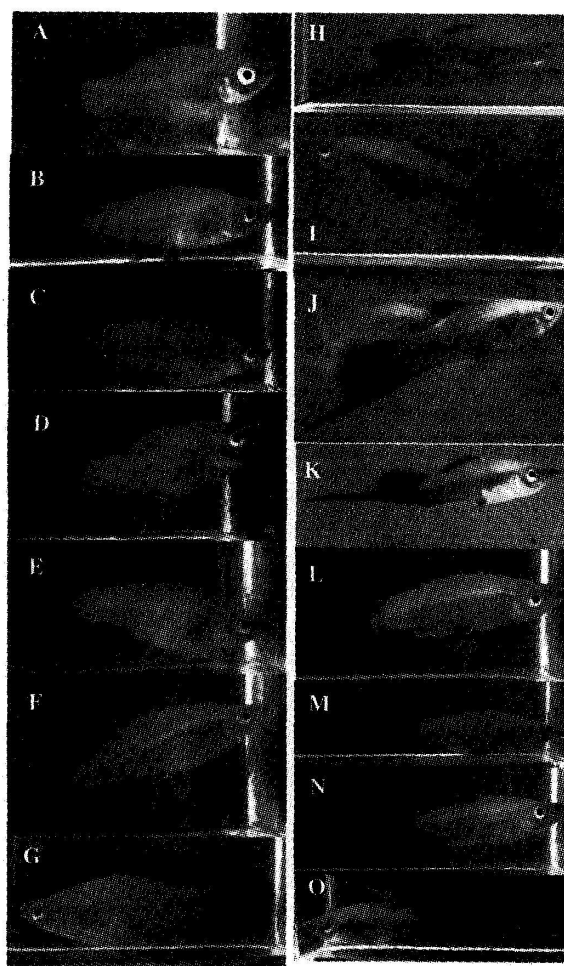
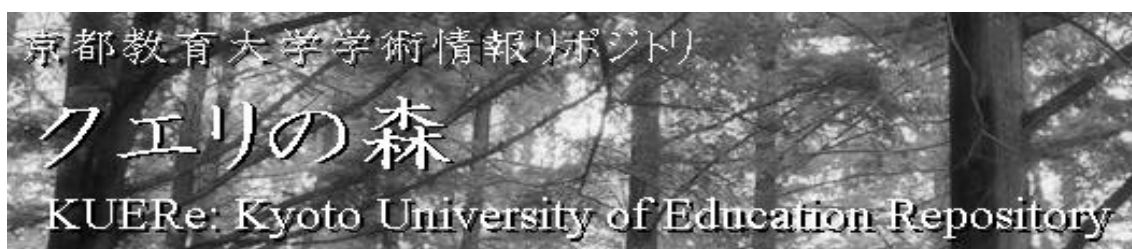


図 12 ホルモン無処理の単独飼育対照群のメス (A-D) とオス (H-K), 及び混泳飼育対照群のメス (E-G) とオス (L-O) の外形

Ⅳ．参考文献

- 1) S. ギルバート (1991) 発生生物学 pp.845-875 塩川光一郎, 深町博史, 東中川徹 訳 トッパン印刷(東京)
- 2) 岩松鷹司 (1997) メダカ学全書 pp.156-199 大学教育出版 (岡山)



この文献は、国立情報学研究所において電子化されたものを、本学でテキスト加工したものです。

