

ニジマスの性比コントロール技術

誌名	農林水産技術研究ジャーナル
ISSN	03879240
著者名	岡田,鳳二
発行元	農林水産技術情報協会
巻/号	8巻3号
巻号補足	
掲載ページ	p. 11-15
発行年月	1985年3月

農林水産省 農林水産技術会議事務局筑波産学連携支援センター
Tsukuba Business-Academia Cooperation Support Center, Agriculture, Forestry and Fisheries Research Council
Secretariat



ニジマスの性比コントロール技術

岡 田 鳳 二

1. はじめに

鶏卵を生産する養鶏業，牛乳を生産する酪農業では，雌でなければ生産が出来ず，雌雄同数生まれて来る仔供達の内，雌だけが選別され，雄は別の用途に回される運命にあって雌雄の選別飼育が不可欠である。魚類では，雌雄によって商品価値の異なる魚種が多く，魚卵を食する習慣のある我国では雌が高価格である。サケ・マス（筋子、イクラ）、スケソウ（たら子）、ニシン（数の子）、シシャモ（卵）などの魚種では，雌が高値で取引されている。人工受精によって再生産される魚種では，雌が多いことは種卵生産に有利で，再生産の効率化と生産増が可能となる。我国のサケ・マスの大部分は人工孵化によって再生産されているが，雌の比率が上昇すると再生産量の増加と放流数の増加が可能となり，人工増殖の効率化が図られる。更に，雌雄によって成長，成熟年令，及び生残率が異なる魚種も多く，各々有利な性を飼育することにより，効果的生産が可能となる。サケ・マス，ヒラメ，ドジョウでは，これらの理由から性比コントロールによる生産の効率化が期待される。

漁業生産の大部分は，天然繁殖集団からの漁獲であるため，性比コントロールは困難であるが，種苗を放流する栽培漁業及び養殖業では，漁獲魚，生産魚の品質向上，生産効率の向上及び効率的再生産にとって性比コントロールは，極めて有効な手法と考えられ，技術開発が期待されている。再生産技術が確立され，人為的再生産が行なわれている魚種については積極的に研究すべきと考えられる。

著者は，サケ・マス類の性比コントロール技術を確立するため，ニジマスを材料として性転換手法を用いた全雌生産及び全雄生産について検討したので
Houji OKADA: Sex control of rainbow trout.

以下にその概要を説明する。

2. 遺伝的性決定と性分化

高等動物の多くは，雌雄異体で，性は性染色体によって受精時に決定される。XY型の種では，卵は全てX染色体をもち1種類であるが，精子にはX染色体をもつ精子とY染色体をもつ精子の2種類があり，X精子で受精された卵は雌に，Y精子で受精された卵は雄になる。ZW型では，卵にZ染色体をもつものと，W染色体をもつものの2種類があり，精子は全てZ染色体をもち1種類で，この性染色体型をもつ種では，卵の性染色体によって性が決定される。ヒトを含む哺乳類はXY型で，鳥類の多くはZW型である。性は性染色体の組合せにより，遺伝的に決定されるが，発生初期の生殖腺は未分化の状態が続き，性分化期に性染色体の指令により遺伝的に定められた性へ分化すると考えられている。

魚類の多くは，雌雄異体であるが，同時発生型から雌性先熟，雄性先熟等，種々の雌雄同体の魚種がみられ，他の脊椎動物に比べ，雌雄の分化程度が低いグループと考えられている。雌雄異体の魚種では，遺伝的性は，性染色体によって決定されるが，染色体は小さく，数も多いため，核型から性染色体を識別することは困難で，性染色体型が確認されている魚種は少ない。魚類には，XY型と，ZW型の両方がみられ，近縁種でも性染色体型が異なるケースもある等，高等脊椎動物に比べ未分化で，種々の性が存在するため，性決定，性分化を研究する上では興味あるグループといわれている。

魚類の性分化については，山本の一連の興味ある研究がある。Yamamoto ('53, '58, '69) は，メダカ，キンギョを材料として，性染色体型と性分化機構を解明するため，性ステロイドによる性転換実験を行った。XY型のメダカを用いた実験で，遺伝的

雌は雄ホルモンにより機能的雄に転換し、正常雌と交配すると全雌の F_1 が得られることを報告した。又、遺伝的雄は雌性ホルモンにより機能的雌へ転換し、正常雄と交配すると雌 1 : 雄 3 の F_1 を産し、 F_1 雄に YY 雄が存在することを示した。キンギョについても同様の結果を報告し、転換魚の F_1 性比から性染色体が XY 型であることを明らかにすると共に、性ステロイドによる遺伝的雄の雄性化、遺伝的雄の雌性化の両方向への転換が可能であることを示した。Yamamoto ('69) は、一連の研究結果から性分化期に適当量の性ステロイド投与により、遺伝的性と逆の性へ分化が誘導され、機能的性転換が可能であり、転換魚の性染色体は変化しないため、転換魚雄は X 精子だけを、転換魚雌は X 卵、Y 卵を、又 YY 雄は Y 精子だけを形成することを示した。

これらの研究では、性転換は実験手法として用いられたが、得られた結果は単に学問的興味だけでなく、性比コントロールの有効な手法と考えられ、近年多くの魚種で研究されつつある。著者も、この実験結果に着目し、ニジマスへの応用を検討するため、性ステロイドによる遺伝的雄の雄性化と遺伝的雄の雌性化実験を行った。

ニジマス（北米原産、1877年移殖）は、サケ科の内では最も広く養殖されている魚種で、我国の年間生産量は約 2 万 t で、ウナギ、コイと並び主要養殖魚である。ニジマスの成熟年令は雄 2 年、雌 3 年で、雄が 1 年早く成熟するため、成長停滞、減耗、肉質の劣化等の問題がみられ、雌比率の上昇により魚肉生産効率が改善されると考えられている。種卵生産においても、人工受精時の雌雄比は、雌 10 : 雄 1 以下で実用問題はなく、雌の増加により種卵生産量は増大する。

3. X 精子だけを形成する雄（偽雄）の作出

雌雄が性染色体によって決定される仕組みは先に述べたが、XY 型の種では、精液に同数存在する X 精子と Y 精子の分離が可能となれば、雌雄の産み分けは実現する。精子分離は X 精子と Y 精子の重量又は荷電のわずかな相異を利用して遠心分離、電気泳動などの手法が畜産業で試みられている。又、免疫学的手法による Y 精子の除去などの方法も検討されている。

魚類では性分化の転換が比較的容易であることか

ら、XY 型の魚種では、XX 雌を雄性化することにより、転換魚は雄として成熟し Y 染色体をもたないため X 精子のみを生産する。従って転換魚雄の精子で正常卵を人工受精するだけで、全雌生産が可能となる。ニジマスの性染色体型は不明であったが、XY 型と仮定し、雄性ホルモンによる雄性化を試みた。供試魚には、遺伝的雌のみを用いると好都合であるが、伴性遺伝形質はみられず、又ホルモン投与を行う稚魚期に雌雄差はなく、識別は不可能なため雌雄混合の稚魚を供試した。雄性ホルモンには、 17α -Methyltestosterone（以下 Mt と略す）を用い、エタノールを介して市販配合飼料に添加した。Mt 濃度は、1, 5, 10ppm の 3 段階とし、稚魚が摂餌し始める浮上期から 8 週間ホルモン投与を続けた。その後は通常飼料を与えながら飼育を続け、性比の変化を観察した。浮上 6 ヶ月令まで性比を調査した結果、3 区共に雄比率の上昇が認められたので、1 ppm 区について成熟年令まで飼育を継続し、 F_1 性比を調査することとした。

成熟時の機能上の雌雄比は、雄 11 尾 (61%)、雌 7 尾 (39%) で計 18 尾が生残した。11 尾の雄には、遺伝的雄と遺伝的雌から性転換した雄が混在していると推定されるが、外観からこれを識別することは出来ない。性染色体組成から前者は正常雌と交配すると 1 : 1 の F_1 を産するが、後者は全雌の F_1 を産すると予想されるので、 F_1 性比を観察することにより機能的性転換の確認とニジマスの性染色体型の解明が可能となる。雄 11 尾、雌 7 尾を各々個体別に正常異性と交配し、1 年後に F_1 性比を調査した。 F_1 の性比は、9 尾の雄は 1 : 1 で、他の 2 尾の雄は全雌であった。又 7 尾の雌は全て 1 : 1 の F_1 を産した。この結果から、9 尾の雄は遺伝的雄で、全雌を産した 2 尾の雄が遺伝的雌から性転換した雄（偽雄）であることが明らかとなり、雄性ホルモンによる機能的雄性化が確認され、更にニジマスの性染色体型が仮説通り XY 型であることが証明された (Okada et al '79)。

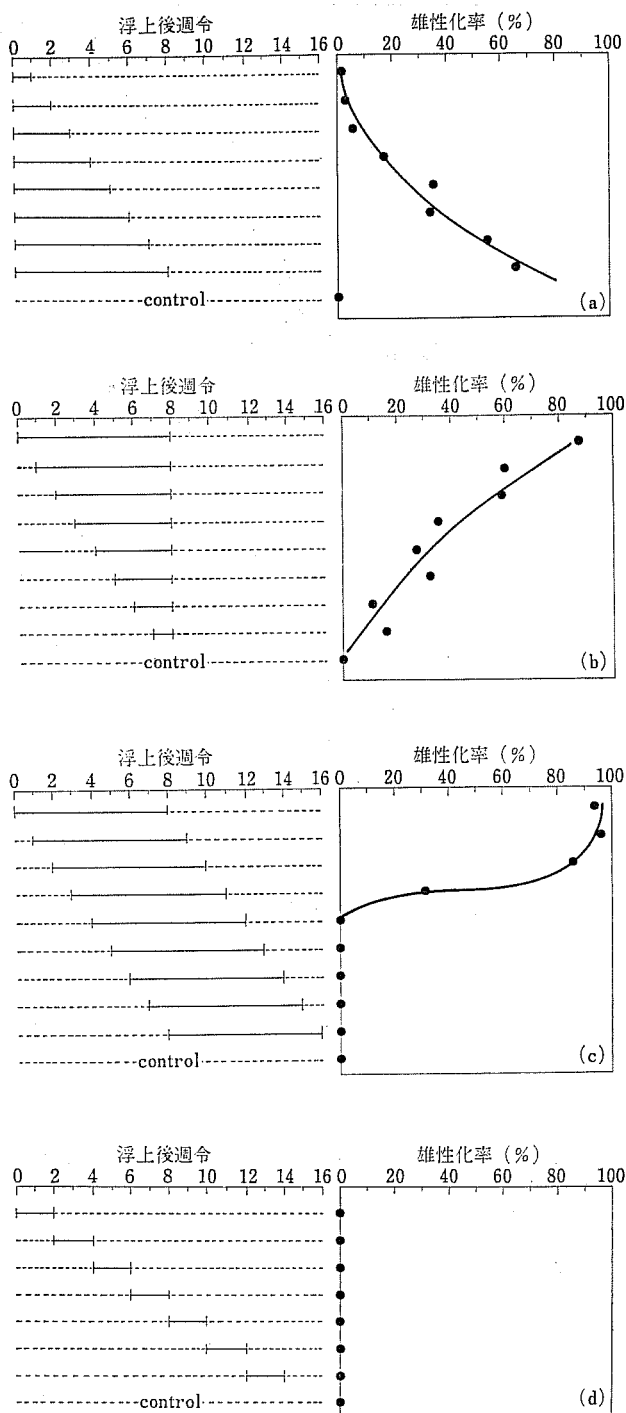
ニジマスにおいても、メダカ、キンギョと同様、雄性ホルモンによる性転換が可能であることが示されたが、効果的性転換と偽雄の大量生産には、細かなホルモン投与方法の検討が必要である。先の実験で得られた 2 尾の偽雄を親として全雌群を作出し、これを供試魚として有効な投与時期と投与濃度を検討し、偽雄作出技術を確立した。

投与時期は Mt を用いて以下の 4 試験区群で検討した。①浮上から投与期間を 1 週間ずつ延長する 8

試験区(a)。②投与開始を浮上から1週間ずつ遅延し、投与を8週目で終了する8試験区(b)。③投与期間を8週間に設定し、浮上から1週間投与開始を遅延する8試験区(c)。④浮上後、投与開始時期を2週間ずつ、づらしながら、それぞれ2週間投与する8試験区(d)。投与期間と雄性化率は第1図に示したが、浮上から2週間以内に投与を開始し、8週間継続した場合、高い雄性化率が得られ、浮上後の早い時期にホルモン投与を開始すべきことが明らかとなった。卵原細胞の成熟分裂への移行は卵巣分化の標徴とすると、分化は浮上2～3週目に活発化する。雄性化には、性分化期以前の投与が必要で、4週目以後に投与を開始した場合雄性化率は極端に低下した。

投与濃度については、Mt 及び魚類の雄性ホルモンである 11 Keto-testosterone (以下 11 Keto-t.) の2種を用いて、0.01～1,000ppmの濃度で試験した。浮上から8週間ホルモン投与し雄性化率を観察した。Mt. 11 Keto-t ともに有効な濃度域は狭く、低濃度では雄性化はみられず、高濃度では雄性化率は急激に低下した。雄性化率は、至適濃度をピークとする一峰性の曲線を示した。有効濃度は Mt では、0.5～1 ppm, 11 Keto-t では、5 ppm 前後で共に90%以上の雄性化率であった(第2図)。

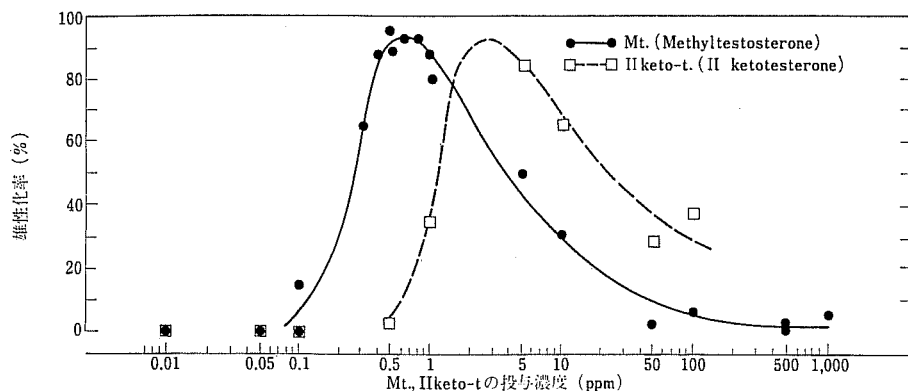
2つの試験から、Mt 0.5～1 ppmの濃度で、浮上2週間以内に投与を開始し、8週間継続する方法が最も有効で90%以上の個体が性転換することが明らかとなった。稚魚期の一時期に、雄性ホルモン添加飼料を投与するだけで高率且つ大量の偽雄を作出することが可能となった。偽雄の一部には、輸精管の閉塞などの異状が出現し今後検討すべき問題点も残されているが、大部分の偽雄は、正常雄と同様に成熟し採精可能で、



第1図 雄性ホルモン (Methyltestosterone Mt.) の投与時期と雄性化率

(a), (b) Mt, 5 ppm, (c), (d) Mt, 0.8 ppm

—|— ホルモン投与機関………通常飼育期間



第2図 雄性ホルモンの投与濃度と雄性化率

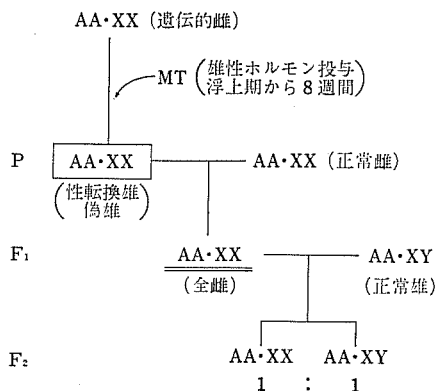
●—● Mt. (Methyltestosterone)
□---□ 11 Keto-t. (11 ketotestosterone)

この精子を用いることにより全雌種苗が生産される。偽雄によって生産される全雌群は正常に成熟し、1 : 1のF₂を産し、機能的にも遺伝的にも正常な雌で利用上問題の無いことが確認されている。

当場では、58年度より全雌発眼卵及び偽雄を道内養殖業者に分譲し、全雌養殖の事業化試験を開始した。全雌種苗の飼育特性、経済効果について資料を収集し、全雌を利用した効果的生産形態を検討する計画である。第3図に偽雄を用いた全雌生産を模式図として示した。

4. Y精子だけを形成する雄（超雄）の作出

偽雄による全雌生産が可能となったが、次にY精

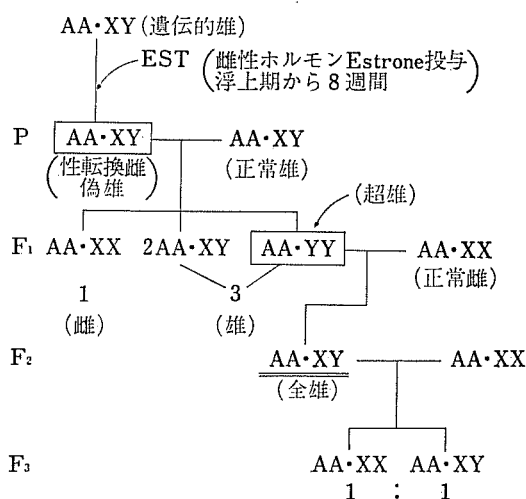


第3図 偽雄による全雌生産

(AA:常染色体, XY:性染色体)

子だけを形成する個体を作り出し全雄群を生産する方法を検討した。先の実験で性染色体がXY型であることが明らかとなったので遺伝的雄(XY)を雌性ホルモンにより雌性化し、偽雌を作出すると偽雌は、X染色体をもつ卵とY染色体をもつ卵の2種類の卵を形成する。これらの卵を正常雄の精子で受精すると、XX 1 : XY 2 : YY 1のF₁が得られる筈である。YYは雄として成熟し、X染色体をもたない為、Y精子のみを形成すると予想される。

供試魚として雌雄混合の群を用いて雄性化と同様に浮上から8週間、雌性ホルモン Estrone (以下 Est) を経口投与した。ホルモン投与終了後は通常飼料を与えて飼育を続け、成熟雌について正常雄と個体別に交配し、F₁の性比を観察した。供試した17尾の雌の内14尾は1 : 1のF₁を産したが、3尾は雌1 : 雄3のF₁を産し、これらが遺伝的雄から機能的雌へ性転換した偽雌であることが確認された。偽雌の産したF₁雄には、XY雄とYY雄が2 : 1の比率で存在すると推定されるが外観上識別は出来ない。YY雄を確認する為には、正常雌と交配しF₂の性比を観察しなければならない。F₁雄12尾についてF₂の性比を調査した結果、9尾の雄は1 : 1のF₂を産したが、3尾は全雄のF₂を産し、これらがYYの性染色体をもつ超雄であることが確認された。YY雄は外観上、XY雄との差はみられず、理論値と有意差なく生存した。更に全雄は、正常に成熟し、雌と交配すると1 : 1のF₃を産し、これらが機能的にも遺伝的にも正常な雄で利用上問題の無いことも確かめられた(岡田ら '84)。超雄による全雄生産を第4図に示した。



第4図 超雄による全雌生産

(AA: 常染色体, XY: 性染色体)

5. 今後の方向

偽雄, 超雄を用いて性比コントロールが可能となったが, これらの作出には長い時間と煩雑な交配による確認作業が必要である。しかし, 正常受精するだけで完全な産み分けが実現し, 安全且つ確実で有効な手法である。ニジマスの精子保存技術は無いが, 技術確立が図られるとX精子, Y精子の有効利用と技術の普及が容易となるだろう。

ニジマスの知見を基に, 他のサケ・マスへの応用が研究されつつある。多回産卵するニジマスに比べ, 一度の産卵で斃死するサケでは困難性が予想されたが, 近年開発された雌性発生技術(小野里ら'83)と性転換を組合せることにより, 偽雄の作出は容易となる。既にサケ(小野里ら'83), サクラマス, ギンザケ(岡田ら'84)では, 雌性発生魚を用い, 浸漬投与と経口投与の併用による雄性化が報告され, 偽雄による全雌生産が期待される。

今後サケ・マス類では, 雌性発生と性転換を組合せて偽雄, 超雄作出技術の研究が急速に進むと予想される。ニジマスで開発された全雌又は全雄生産技

術は他のサケ・マスでも近い将来実用化され, 種々の目的で利用されと考えられる。性比コントロール技術は, 養殖生産効率化, 増殖事業の効率的運営と漁獲魚の高品質化を実現し, サケ・マス増養殖の発展に寄与するものと考えられる。

(北海道立水産孵化場育種飼料科長)

参考文献

- Okada, H., H. Matumoto and F. Yamazaki (1979). Functional masculinization of genetic females in rainbow trout. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 45: 413~419.
- 岡田鳳二・小出展久・民谷嘉治(1984): サケ科4魚種の性ステロイドによる性分化の転換, 昭和59年度日本水産学会春季大会講演要旨集, —, —, — (1984): 性分化の転換によるニジマスYY個体の作出, 昭和59年度日本水産学会春季大会講演要旨集,
- 小野里担(1983): 魚類の人為倍數化とその利用, 水産育種, 8: 17~29.
- 小野里担・岡田鳳二・小出展久(1983): 染色体工学とホルモン処理を併用したサケ属の全雌魚生産-I, サケの雌性発生2倍体の作成とその雄化, 昭和58年度日本水産学会秋季大会講演要旨集,
- Yamamoto, T. (1953). Artificially induced sex-reversal in genotypic males of the Medaka (*Oryzias latipes*). J. Exp. Zool. 123: 571~594.
- (1958). Artificial induction of functional sex-reversal in genotypic females of the Medaka (*Oryzias latipes*). J. Exp. Zool., 137: 227~263.
- and T. Kajishima (1968). Sex hormone induction of sex reversal in the goldfish and evidence for male heterogamity. J. Exp. Zool., 168: 215~222.
- (1969). Sex differentiation. In Hoar, W. S. and D. J. Randall (eds.) Fish physiology, 3: 117~175. Academic press, New York.