

## アマゴ雌のパー・スモルト変態と生殖腺発達の関係

藤岡 康弘\*

Relationship Between Parr-smolt Transformation and Gonadal Development  
in Female Amago Salmon *Oncorhynchus Masou Rhodurus*

Yasuhiro Fujioka

Developmental changes in the oocytes and parr-smoltification of amago salmon *Oncorhynchus masou rhodurus* were examined from 0+July to 1+September. The body size and GSI values of immature parr were significantly smaller and higher than those of smolt during smolting. Although Plasma testosterone levels were not significantly different between immature parr and smolt, estradiol-17 $\beta$  levels of immature parr ( $237 \pm 40$ pg/ml) were significantly higher than those of smolt ( $84 \pm 18$ pg/ml) at 0+November. The oocyte diameters of smolt were smaller than 0.6mm and the distributions showed unimodal, and the developmental stage was the late peri-nucleolus stage during smolting. The distributions of oocyte diameter of immature parr were bimodal, and the large oocytes developed from the late peri-nucleolus stage to oil drop stage. Desmolting were appeared gradually from 1+January to May and the distributions of oocyte diameter of desmolt were bimodal. These results suggested that parr-smolt transformation is closely connected with ovarian development and estradiol-17 $\beta$  seems probable to prevent the smoltification.

キーワード：アマゴ、スモルト変態、卵巣卵、卵母細胞

アマゴ *Oncorhynchus masou rhodurus* は西日本の太平洋側に分布する日本のサケ科固有亜種である。その生態は、河川上流域に生息して10月頃産卵し、生まれた稚魚は水生昆虫などを食べて成長・成熟する。また、一部の個体は、孵化1年後の秋から冬に銀毛変態(smoltification)して降海し、半年余りの回遊生活を送る。<sup>1)</sup> このような降海型の個体も一生河川にとどまる河川型の個体とともに産卵期には河川上流部に集まり産卵を行う。本種の銀毛変態については、形態や生理など様々な側面から研究が行われており、その実態が徐々に明らかになってきている。<sup>2)</sup> 銀毛変態は多くのサケ科魚類に認められる降海回遊に伴う現象で、<sup>3)</sup> アマゴに近縁なサクラマス *O. masou masou* では詳

細な生理学的研究が多く進められてきた。サクラマスでは1+の春季に銀毛変態が起こるが、その前年の秋に出現する早熟な雄では銀毛変態が見られず、性成熟が銀毛変態と拮抗的な関係にあることが知られている。<sup>4)</sup> Aida *et al.*<sup>5)</sup> は、サクラマスを用いて早熟な雄の生殖腺を完全に除去すると銀毛変態が起こることを示し、生殖腺の発達に伴って生産される性ステロイドホルモンが銀毛変態を阻害していることを証明している。一方雌においては、早熟な個体では銀毛変態が起こらないが、早熟雌の出現率は通常は雄のそれに比較してきわめて低率であり、未熟な雌の中には銀毛変態しない個体が含まれている。<sup>6)</sup> 藤岡<sup>2)</sup> は未熟なアマゴ雌のスモルトとパーに生殖腺の発達段階に違いがある

脚注  
現所属

\*：滋賀県農政水産部水産課 (Fisheries Management Division, Department of Agricultural and Fisheries, Agency of Shiga Prefecture, Kyomachi 4-1-1, Otsu, Shiga 520-8577, Japan)

ことを見いだしているが、その現象と銀毛変態との関係については詳細な検討がなされないままになっていた。銀毛変態についての研究は、本種の増養殖を効率的に進めるうえで重要な課題であることから、本研究ではアマゴ雌の銀毛変態と生殖腺の発達の関係について調査を行った。

### 材料と方法

実験魚は、滋賀県醒井養鱒場で数代にわたり飼育している岐阜県由来のアマゴ約5000尾を、湧水(12±1.5℃)を注入した屋内の容積5トン(10m<sup>3</sup>)のコンクリート水槽を用いて自然日長下で飼育したものである。実験魚には日曜日を除いて1日2回ニジマス用配合飼料(日本農産工業)を与えた。実験魚の中から0+7月から1+9月まで毎月2尾から31尾を取り上げ、体色や背鰭・尾鰭の色彩から藤岡<sup>7,8)</sup>に従いパー(parr)、

スマルト(smolt)および退行型スマルト(desmolt)に分けた。標準体長および体重を測定した後、開腹して生殖腺を摘出し、その重量を計測してGSI(生殖腺重量×100/体重)を算出した。生殖腺は10%ホルマリン溶液で固定するとともに、0+8月から1+6月の卵巣標本について、各個体当たり150個の卵母細胞の直径を測定した。さらに1+8月および0+11月の生殖腺の一部については、ブアン液で固定し定法に従い組織切片を作製し、ヘマトキシリン・エオシン染色を施して観察した。また、0+11月には、パー8尾とスマルト9尾の尾柄部からシリンジで採血して血漿を遠心分離した後、テストステロン(Testosterone)およびエストラジオール-17β(Estradiol-17β)の濃度をラジオイムノアッセイ法<sup>9,10)</sup>により測定して比較した。なお測定値の統計的な比較はt-検定またはCochran-Cox法を用いて行った。

Table 1. Standard length of the females used in the experiments and smolt ratios in the pond

Age	Month	Number of specimens	Standard length (cm)	Smolt (%)
0 +	July	6	11.39±0.37*	0
	August	10	13.07±0.13	0
	September	24	13.09±0.16	9.4
	October	17	15.40±0.23	-**
	November	21	13.48±0.45	30.4
	December	26	14.00±0.54	32.9
1 +	January	25	16.66±0.21	25.0
	February	31	17.57±0.70	16.3
	March	28	17.22±0.63	11.8
	April	24	17.45±0.54	4.0
	May	6	16.60±1.14	0
	June	17	20.50±0.73	0
	July	5	16.12±1.22	0
	August	2	15.24±2.06	0
	September	16	21.97±0.90	0

\* Mean standard length±S.E. \*\* Not observed.

Table 2. Standard length and GSI of parr, smolt and desmolt in amago salmon at each month

Age		Standard length (cm)			GSI		
		parr	smolt	desmolt	parr	smolt	desmolt
0 +	October	14.95±0.154 (3)*	15.27±0.293 (11)	-	0.238±0.072 (3)	0.101±0.006 (11)	-
	November	11.58±0.634 (8)	14.65±0.306 (13)*	-	0.304±0.036 (8)	0.166±0.012 (13)*	-
	December	11.31±0.620 (11)	15.96±0.241 (15)*	-	0.344±0.019 (11)	0.177±0.010 (15)*	-
1 +	January	16.60±0.641 (4)	16.60±0.298 (14)	16.72±0.426 (6)	0.360±0.073 (4)	0.257±0.023 (6)	0.336±0.042 (6)
	February	13.88±1.107 (8)	18.77±0.486 (13)*	18.60±0.584 (10)*	0.592±0.055 (8)	0.262±0.025 (13)*	0.405±0.044 (10) <sup>b</sup>
	March	12.86±1.130 (7)	18.38±0.368 (14)*	19.25±0.939 (7)*	0.749±0.053 (7)	0.321±0.034 (14)*	0.654±0.068 (7) <sup>c</sup>
	April	14.66±1.060 (9)	18.75±0.437 (6) <sup>a</sup>	19.69±0.880 (9) <sup>a</sup>	0.630±0.079 (9)	0.339±0.081 (6) <sup>b</sup>	0.715±0.046 (9)
	June	17.75±0.939 (6)	-	22.01±0.675 (11) <sup>a</sup>	1.004±0.183 (11)	-	1.177±0.182 (11)
	September	19.81±0.964 (8)	-	24.10±1.100 (8) <sup>b</sup>	6.278±1.220 (8)	-	8.303±1.405 (8)

<sup>a,b</sup> Significantly different from the value of parr at  $P<0.01$  and  $P<0.05$ , respectively.

<sup>c</sup> Significantly different from the value of smolt at  $P<0.01$ .

\* Number of fish examined.

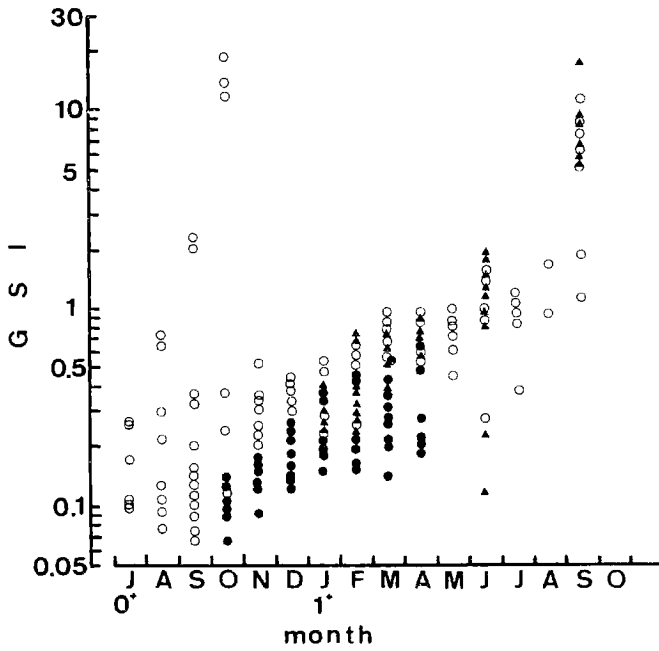


Fig. 1 Changes in GSI of amago salmon.  
○: parr, ●: smolt, ▲: desmolt

結 果

**成長および銀毛変態** 実験魚は0+7月には平均体長が11cmであったが、0+8月に13cmを越え1+1月には16cmに達し、産卵直前の1+9月には約22cmに成長した。1+9月にはパーからスマルトへ変態する個体が出現し、0+12月には全体の約33%がスマルトになった。その後スマルトからパーへの退行が進み、1+5月にはスマルトは認められなくなった(Table 1.)。

**GSIの変化** 0+7月からの9月のパーのGSIは、0.07から0.4の値を示すものと、0.5以上の値を示し9月から10月にかけて急激に増加する早熟な雌に大きく分けられた(Fig. 1)。0+の秋に成熟する早熟雌を除き、0+10月から1+4月にかけてGSIは全体として徐々に増加するが、その値が1を越える個体は認められなかった。それらの中で0+10月から調査したスマルトのGSIは、パーの値と比較して各月のGSIの分布の中では低値に分布する傾向を示した。また、0+11月と12月の体長とGSIの関係を見ると、体長が大きくなるに従いGSIは小さくなる傾向を示した(Fig. 2)。1+1月から出現した退行型スマルトのGSIの分布は、比較的高値に分布する特徴が見られた。0+10月から1+9月までの各相のGSIの平均値を比較すると (Table 2)、パーとスマルト間では1+2月を

除いて0+11月から1+3月までの値に有意差が認められ、パーがスマルトより大きい値を示した。また、パーと退行型スマルトのGSIの平均値においては1+2月に、スマルトと退行型スマルト間においては1+3月に有意差が認められた。なお、1+1月を除いて0+11月から1+9月のパーとスマルトおよび退行型スマルトの間において平均体長に有意差が認められ、スマルトおよび退行型スマルトがパーより平均体長が大きかった(Table 2)。

**卵巣卵の発達** 0+8月から1+6月の卵巣卵の卵径分布は、いずれの時期も基本的に3タイプに分けられた。Fig. 3は各月の代表的な3タイプの卵径分布を示している。すなわち、0+8月においては、卵径が0.4mm以下で卵径分布のモードが0.1-0.3mmにあるもの(0+8月Aタイプ)、卵径が0.8mm未満で卵径分布のモードが0.1-0.3mmと0.4-0.6mmの2峰型のもの(0+8月Bタイプ)、0.8mm以上の卵径をもつ卵母細胞があり、卵径分布のモードが0.1-0.3mmと0.7-1.0mmの2峰型のもの(0+8月Cタイプ)である。0+8月のAタイプとBタイプの卵巣はともにGSIが0.3以下で、Cタイプの卵巣はGSIが0.6以上であった。卵巣の組織切片を観察すると、Aタイプの卵巣は周辺仁後期の卵母細胞で占められており(Fig. 4 A)、Bタイプのものは一部周辺仁後期の卵母細胞と多くの卵黄胞期の卵母細胞で占められていた(Fig. 4 B)。Cタイプのものはほとんどが卵黄胞期の卵母細胞であった(Fig. 4 C)。0+10月から1+4月に調べたスマルトの卵巣

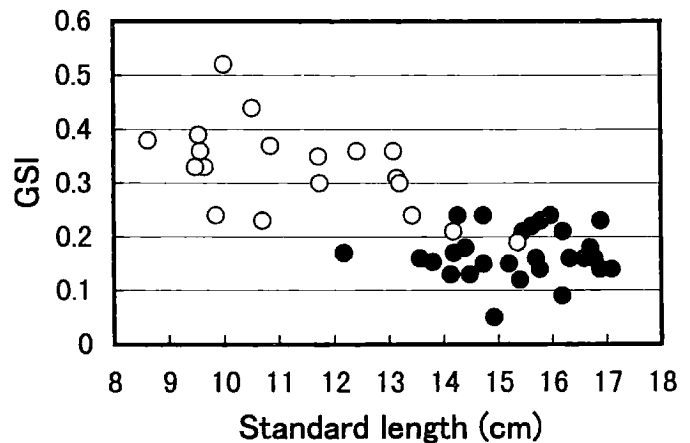


Fig. 2 Relationship of standard length and GSI of parr and smolt at 0+November and December.

はいづれもAタイプの卵径分布を示し、1+4月までは卵径分布のモードが僅かずつ増加するものの最大卵径が概ね0.6mmを超えることはなく推移した。0+11月の卵巣卵の発達段階は0+8月と同じく周辺仁後期の卵母細胞で占められていた(Fig. 4 D)。Bタイプの卵巣は、卵径分布の大きい方のモードが1+4月まで僅かずつ増加するものの2峰が連続的であり分離することはなかった。一方、Cタイプの卵巣は、大きい方の卵径分布のモードがBタイプより明瞭であったが、1+4月まで分布が大きく変化することはなかった。これらの0+11月における卵巣卵の発達段階は、Bタイプでは多くが卵黄胞期の卵母細胞であり(Fig. 4 E)、Cタイプのものでは一部油求期の段階に達したものが認められた(Fig. 4 F)。0+10月から1+4月に調べたパーあるいは退行型スモルトの卵巣はBあるいはCタイプの卵径分布を示した。1+6月の卵巣卵の卵径分布は、どれも明瞭な2峰型を示し、3タイプの違いは、卵径分布の大きい方のモードがAタイプでは1mm、Bタイプでは1.5mm、Cタイプでは2mm付近にあったことである。

**ステロイドホルモン濃度の比較** 0+11月におけるパーとスモルトのGSIおよび血漿中のテストステロン、エストラダイオール-17 $\beta$ 濃度をFig. 5に示した。

GSIはパーでは $0.53 \pm 0.06$ でスモルトの $0.14 \pm 0.01$ の間に有意差( $P < 0.01$ )が認められた。テストステロン濃度に有意差は認められなかったが、エストラダイオール-17 $\beta$ 濃度は、パーでは $237 \pm 40$ pg/mlでスモルトの $84 \pm 18$ pg/mlとの間に有意差( $P < 0.01$ )が認められた。

## 考 察

本研究の結果は、アマゴのスモルト変態期においてスモルトとスモルト化しないパーでは卵巣卵の発達段階が異なっていることが明らかとなった。すなわち、スモルトではGSIが低く卵母細胞の発達段階が周辺仁後期にあるのに対し、スモルト化しないパーあるいは退行型スモルトではスモルトに比較してGSIが高く卵母細胞の発達段階が卵黄胞期から油求期に達していた。これらの結果は、未熟な雌において生殖腺の発達とパー・スモルト変態が密接な関連をもっていることを強く示唆している。生殖腺の発達とパー・スモルト変態の関係については、成熟する雄はスモルト化しないことがアマゴやサクラマスではすでによく知られている。<sup>4,8)</sup> Aida *et al.*<sup>5)</sup> はサクラマスの早熟雄の生殖腺を完全に除去するとスモルト化が起こることを

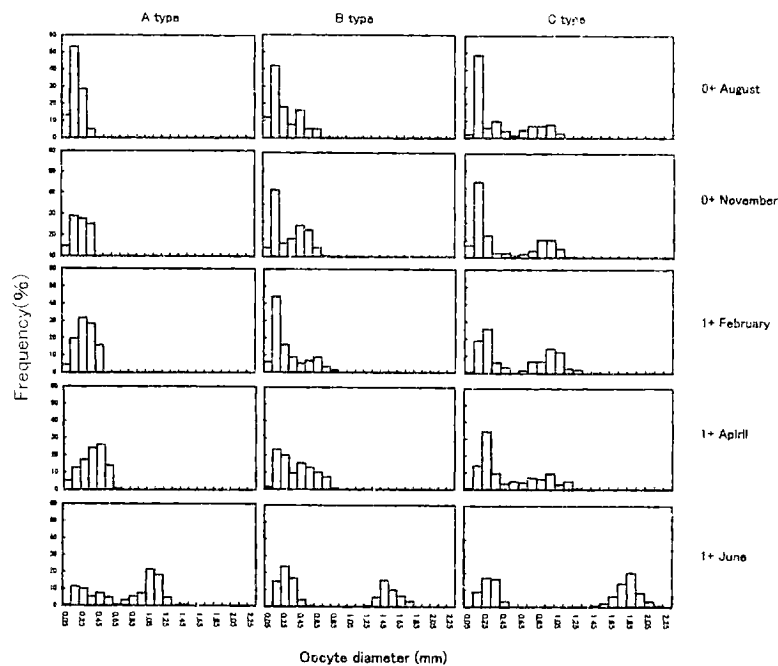


Fig. 3 Frequency distributions of oocyte diameters of amago salmon from 0+August to 1+June. ○ : parr, ● : smolt

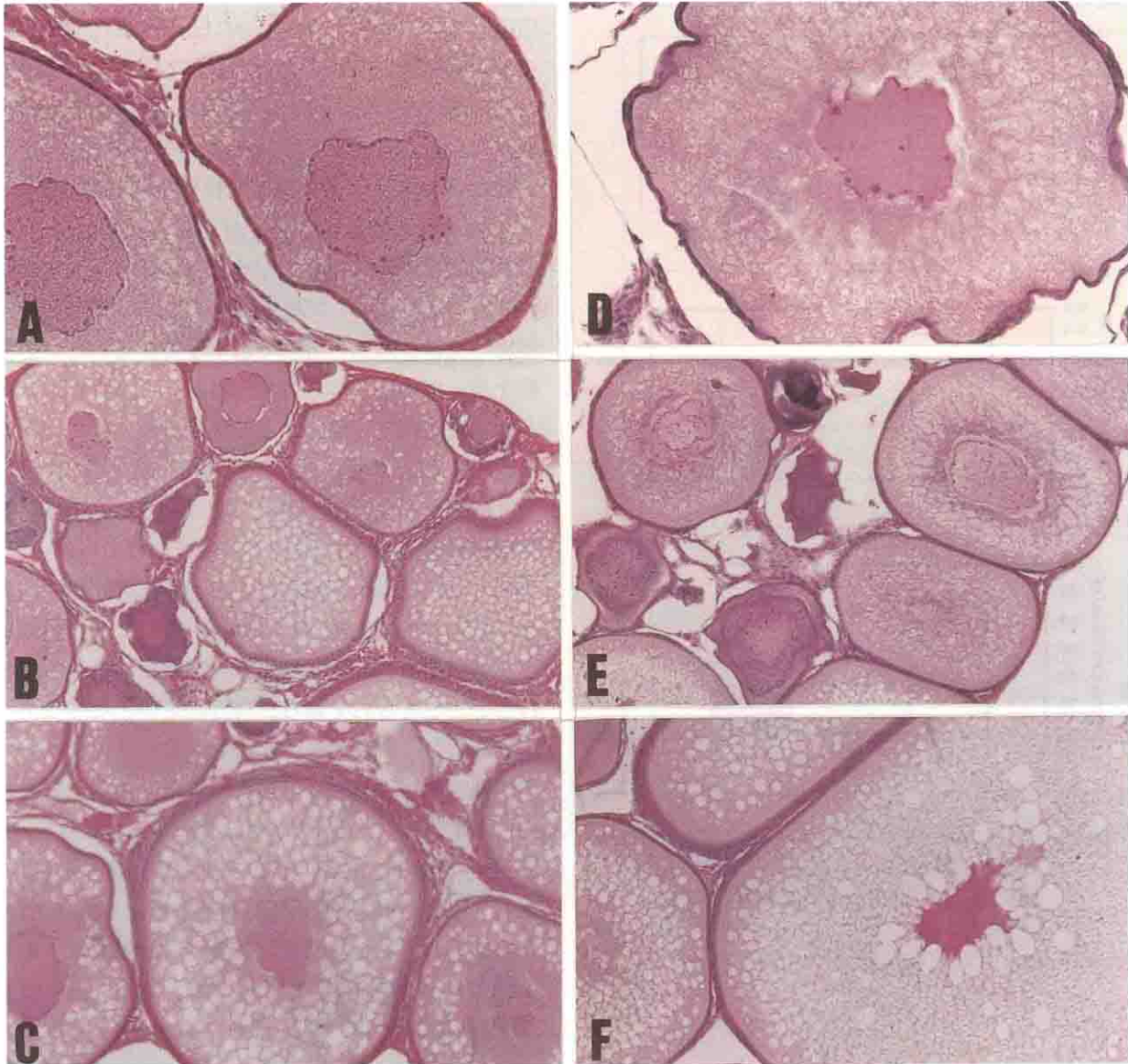
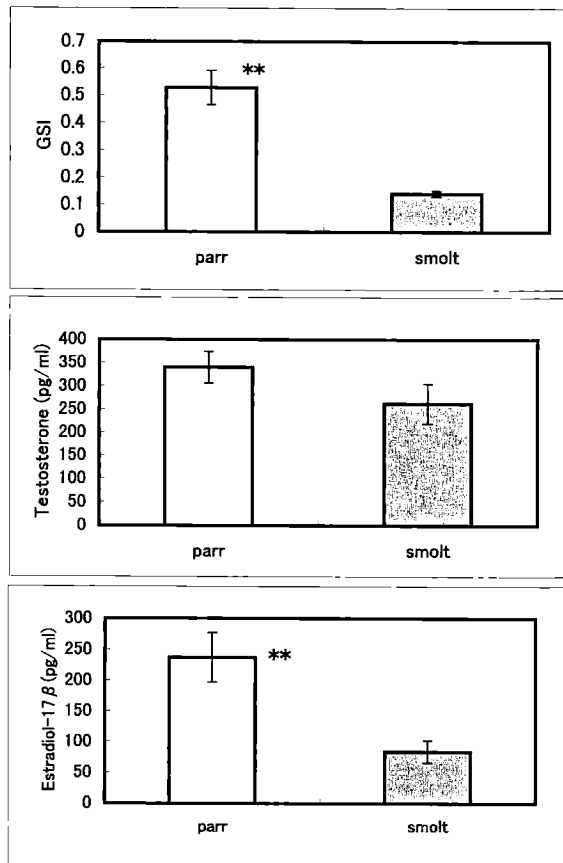


Fig. 4 Photomicrographs of ovary of amago salmon at 0+August (A-C) and 0+November (D-F).

- (A) Ovary with oocytes at the late peri-nucleolus stage of parr (A type in 0+August) ×160. (B) Ovary with oocytes at the yolk vesicle stage of parr (B type in 0+August). ×60. (C) Ovary with oocytes at the yolk vesicle stage of parr (C type in 0+August). ×60. (D) Ovary with oocytes at the yolk vesicle stage of smolt (A type in 0+ November). ×160. (E) Ovary with oocytes at the yolk vesicle stage of parr (B type in 0+ November). ×60. (F) Ovary with oocytes at oil drop stage of parr (C type in 0+ November). ×60.

明らかにし、成熟に伴い生殖腺で分泌される雄性ホルモンがスモルト化を阻害することを示している。また、スモルト化期に性ホルモンであるテストステロンやエストラダイオール-17 $\beta$ を投与するとスモルト化が阻止されることがアマゴやサクラマスで報告されている。<sup>11,12)</sup> 今回の調査結果で、スモルト化の盛期であっ

た0+11月においてスモルトとパーの血液中のテストステロンの濃度には有意差が認められなかったが、エストラダイオール-17 $\beta$ 濃度には有意差( $P<0.01$ )が認められた。エストラダイオール-17 $\beta$ は卵巣の濾胞組織でテストステロンから生成され、肝臓に作用してピテロゲニンの合成を促進するホルモンであり、卵巣卵



**Fig. 5** GSI, plasma levels of testosterone and estradiol-17 $\beta$  of parr and smolt in amago salmon at 0 + November. \*\*Significantly different from the value of smolt at  $P < 0.01$ .

の発達に深く関与している。<sup>13)</sup> Nagahama *et al.*<sup>14)</sup>は、アマゴスモルトのエストラジオール-17 $\beta$ の血液中の濃度が秋から冬にかけてはかなり低値(30pg/ml以下)であるが、スモルトの退行が進む1+3月頃から急激に濃度が上昇することを報告している。今回の研究において、退行型スモルトではスモルトと比較してGSIが高く卵母細胞の卵径分布も1峰型から2峰型へ移行して卵の発達段階も周辺仁後期期よりさらに進んだ段階に達していた。これらの結果は、スモルトの退行においても卵巣卵の発達に関与している可能性を強く示唆している。以上のことから、本研究により明らかになったパーとスモルト間のエストラジオール-17 $\beta$ の濃度差は、両者の卵巣卵の発達段階の差異に深く関連したものであり、アマゴパーのスモルト化の阻害やスモルトの退行に関与している可能性が強いものと考えられる。

未熟な雌の卵巣卵の発達変異はスモルトの出現する

以前の0+7・8月からすでに認められた。これはスモルト変態期以前からスモルト化できる個体とパーのまま経過する個体がスモルト化期以前にある程度決定されていることを示している。スモルト化にはサイズ閾値がありアマゴでは標準体長約12cm以上にならないとスモルト化しないことが知られているが、<sup>8,15)</sup>最終的にスモルト化するためには、スモルト変態期である0+の秋にサイズ閾値を超えて成長することと卵巣卵の発達が周辺仁後期で留まっていることが必要条件となっているものと考えられる。今後これらの形質が環境と遺伝的な要因にどの程度支配されているのか検討することが必要であろう。

今回明らかになった未熟な雌における生殖腺発達の2型はサクラマスにおいても報告されている。<sup>6,16)</sup>これらの報告によれば降海型となる個体の卵母細胞は、1+3月までは周辺仁後期の段階で留まっているが、河川残留型では卵黄胞期から油球期まで発達段階が進行しているとされており、今回明らかとなったアマゴの場合とほぼ同様であった。しかし、サクラマスでは河川残留型が降海型より体長が大きい傾向にあると報告されている。<sup>6,16)</sup>アマゴではスモルト化しないパー(河川残留型)はスモルトに比べて平均体長が小さく、またスモルト化盛期には大型個体ほどGSIが小さい傾向を示した。両種におけるこれらの差異は、スモルト化サイズ、降海回遊時期やその期間、成長や成熟など生活史戦略の違いなどが強く影響しているのではないかと考えられる。

サケ科魚類の卵母細胞の発達様式は、ニジマス *O. mykiss* やヤマメ *O. masou masou* では卵母細胞の一部が発達を開始して一部は小さいまま残り卵径分布が2峰型を示す部分同時発生型であることが知られている。<sup>17,18)</sup>一方降海型のサクラマスでは、大多数の卵母細胞がほぼ同時にサイズを増加させる1峰型の卵径分布をする(完全同時発生型)とされている。<sup>16,17)</sup>今回の調査でアマゴのスモルト化しないパーは少なくとも0+11月頃には卵径分布が2峰型を示す部分同時発生型を示しており、スモルトでも退行したものでは1+5月から6月には2峰型を示す部分同時発生型であると考えられた。このようなアマゴとサクラマスの降海型における違いは、アマゴがスモルトから退行して半年後には成熟産卵するためであるのか、あるいは今回用いた実験魚が池で飼育したものであるためかどうか今後の確認が必要である。

以上のように、本研究によりアマゴの未熟な雌において卵巣卵の発達とパー・スモルト変態は密接な関係を有しており、0+の秋に成熟する早熟な雄や雌とは別に、未熟な生殖腺であっても卵巣卵の発達に伴い卵巣で合成される性ホルモンを通してパー・スモルト変態の一定部分が制御されている可能性があることが示唆された。今後は天然のアマゴにおいても上記のような現象が認められるかどうかを確認しておくことが必要であると考えられる。

## 謝 辞

研究を進めるにあたりホルモン濃度の測定にお世話になった基礎生物学研究所の長浜嘉孝教授と酒井則良博士に感謝を申し上げます。また、研究に便宜を図られた当時の醒ヶ井養鱒場長の伏木省三博士および職員の方々にお礼を申し上げます。

## 文 献

- 1) 本荘鉄夫(1977): アマゴの増養殖に関する基礎的研究, 岐阜水試研報, 22, 1-103.
- 2) 藤岡康弘(1991): ビワマスの形態ならびに生理・生態に関する研究, 醒井養鱒場研報, 3, 1-112.
- 3) Folmar, L.C., and W.W. Dickhoff (1980): The parr-smolt transformation (smoltification) and seawater adaptation in salmonids. *Aquaculture*, 21, 1-37.
- 4) 宇藤均(1981): サクラマス *Oncorhynchus masou* Brevoort の生活史と生態分岐, 北海道大学博士学位論文, 北海道大学, 函館, pp. 1-288.
- 5) Aida, K., T. Kato, and M. Awaji (1984): Effects of castration on the smoltification of precocious male masu salmon *Oncorhynchus masou*. *Bull. Japan. Soc. Scient. Fish.*, 50(4), 565-571.
- 6) 木曾克裕(1995): 本州北部太平洋岸の河川を母川とするサクラマスの生活史の研究, 中央水研研報, 7, 1-88.
- 7) 藤岡康弘(1987): ビワマスのパー・スモルト変態, 日水誌, 53(2), 253-260.
- 8) 藤岡康弘(1988): ビワマスとアマゴの成長ならびにパー・スモルト変態に伴う外部形態の変化, 日水誌, 54(1), 77-86.
- 9) Kagawa, H., G. Young, and Y. Nagahama (1982): Estradiol-17 $\beta$  production in isolated amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*) ovarian follicles and its stimulation by gonadotropins. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 47, 361-365.
- 10) Kagawa, H., G. Young, and Y. Nagahama (1983): Relationship between seasonal plasma estradiol-17 $\beta$  and testosterone levels and in vitro production by ovarian follicles of amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*). *Biol. Reproduction*, 29, 301-309.
- 11) Miwa, S., and Y. Inui (1986): Inhibitory effects of 17 $\alpha$ -methyltestosterone and estradiol-17 $\beta$  on smoltification of sterilized amago salmon (*Oncorhynchus rhodurus*). *Aquaculture*, 53, 21-39.
- 12) Ikuta, K., K. Aida, N. Okumoto, and I. Hanyu (1982): Effects of sex steroids on the smoltification of masu salmon, *Oncorhynchus masou*. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 65, 99-110.
- 13) 長浜嘉孝(1991): 卵形成, 8 生殖, 魚類生理学, 板沢靖男・羽生功編, 恒星社厚生閣, 東京, pp. 245-254.
- 14) Nagahama, Y., S. Adachi, F. Tashiro, and E.G. Grau (1982): Some endocrine factors affecting the development of seawater tolerance during the parr-smolt transformation of the amago salmon, *Oncorhynchus rhodurus*, *Aquaculture*, 28, 81-90.
- 15) 藤岡康弘(2002): アマゴのスモルトおよび早熟個体の出現時期および体型, 滋賀水試研報, 49, 51-55.
- 16) 木曾克裕・小坂淳(1992): 三陸地方南部の河川におけるサクラマスの降海型と河川残留型の卵巣発達, 日水誌, 58(10), 1785-1791.
- 17) 山本喜一郎・太田勲・高野和則・石川徹三(1965): ニジマスの成熟に関する研究-1, 1年魚の卵巣の発達について, 日水誌, 31(1), 123-132.
- 18) 隆島史夫(1986): ヤマメ卵巣卵数の周年変化, 日水誌, 52(2), 231-237.
- 19) 木曾克裕・小坂淳(1988): 牡鹿半島周辺海域にお

ける海洋生活期サクラマスの卵巣発達, 日水誌,  
54(10), 1681-1686.