



水族繁殖学

隆島史夫 羽生 功 編

緑 書 房

水族繁殖学

水産養殖学講座 第4巻

1989年1月15日 初版発行

定価 6,000円 (〒 350)

編者—隆島史夫/羽生 功 ©

発行者—中村利一

印刷所—サンヨー印刷株式会社

*

発行所—株式会社 緑書房

本社—東京都豊島区池袋2-14 池袋西口スカイビル 〒171

TEL 03-590-4441 振替/東京 4-2758

ISBN 4-89531-434-0

編者

隆島史夫 東京水産大学教授
羽生功 東京大学農学部教授

執筆者一覧 (執筆順, [] 内は執筆分担)

高野和則 北海道大学水産学部水産増殖学科 [I.1]
高橋裕哉 北海道大学水産学部水産増殖学科 [I.2]
会田勝美 東京大学農学部水産学科 [I.3]
朝比奈 潔 日本大学農獣医学部水産学科 [I.4]
隆島史夫 東京水産大学水産学部資源育成学科 [I.5]
山崎文雄 北海道大学水産学部水産増殖学科 [I.6]
黒倉 寿 広島大学生物生産学部生物生産学科 [I.7]
岩井寿夫 三重大学生物資源学部生物資源学科 [I.8]
柏木正章 三重大学生物資源学部生物資源学科 [I.8]
塚本勝巳 東京大学海洋研究所 [I.9]
中村 薫 鹿児島大学水産学部水産学科 [II]
森 勝 義 水産庁養殖研究所 [III]
浮 永 久 水産庁養殖研究所 [IV]

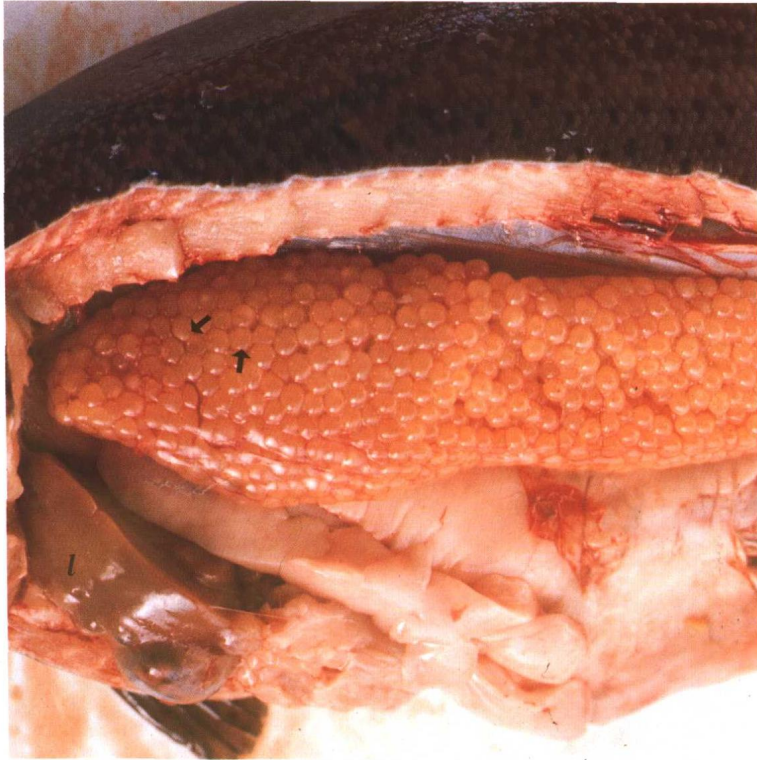


図1 裸状型卵巢の例(ニジマス), 排卵直前の状態で, 移動後の胚が卵表層にみられる(矢印), l: 肝臓 I-1章参照.



図2 同上(ニジマス), 排卵後の状態で, 卵には透明感がある. 卵巢は背方に萎縮して存在している(矢印), l: 肝臓, a: うきぶくろ.



図3 未熟な卵巣の横断面組織像(ニジマス)。卵巣間膜(矢印)によって背方から吊り下げられているのがわかる。o: 卵母細胞。ヘマトキシリン・エオシン染色。

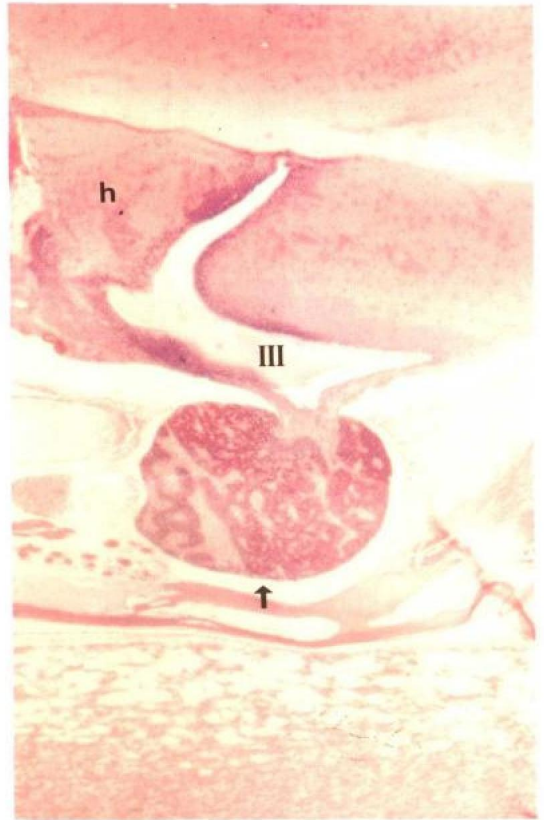


図5 脳下垂体(矢印, コイ稚魚)。III: 第3脳室, h: 視床下部。ヘマトキシリン・エオシン染色。I-3章参照。

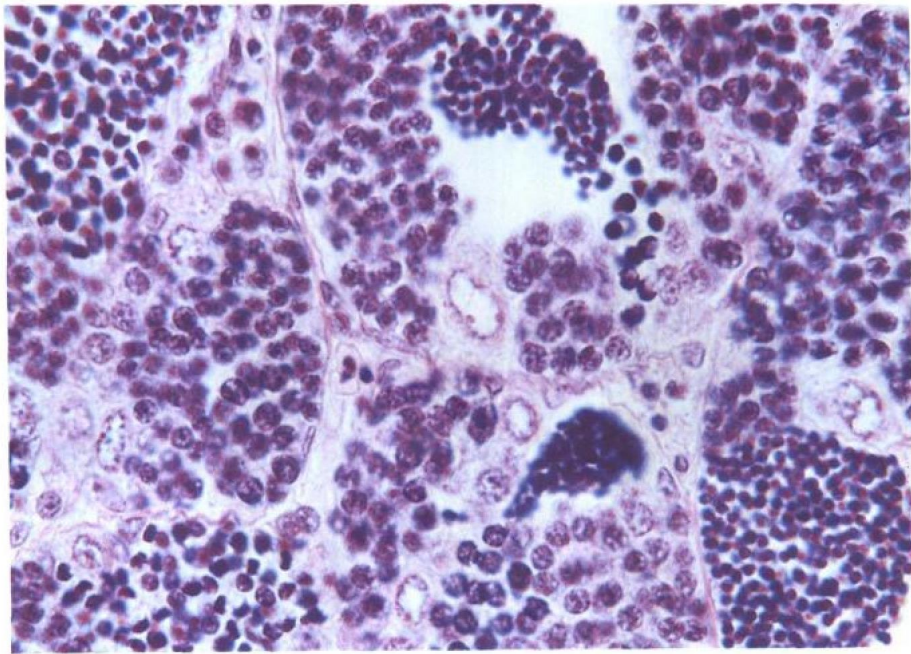
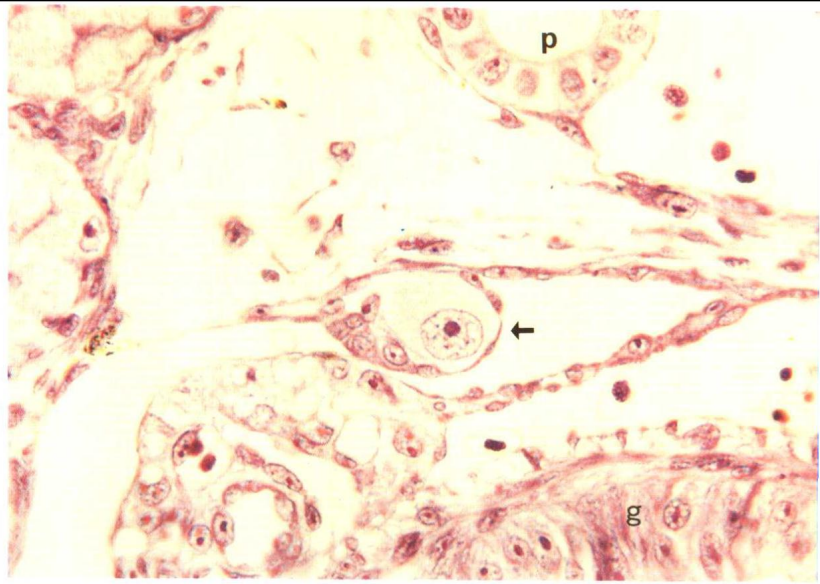


図4 精巣の組織像(ニジマス)。精小嚢内部に発達段階の異なる生殖細胞が存在している。ヘマトキシリン・エオシン染色。I-2章参照。

▶図6 始原生殖細胞(ニジマス, 矢印).
g: 消化管, p: 腎管. ヘマトキシリン・エオシン染色. I-6章参照.



▼図7 仔魚の消化管(マダイ). s: 胃, a: 腸前部, p: 腸後部. 腸前部の黒点(細い矢印)は脂肪吸収が, 腸後部の空胞様構造(太い矢印)はタンパク質の吸収が行われていることをそれぞれ示している. レビ固定, PAS染色. I-9章参照.

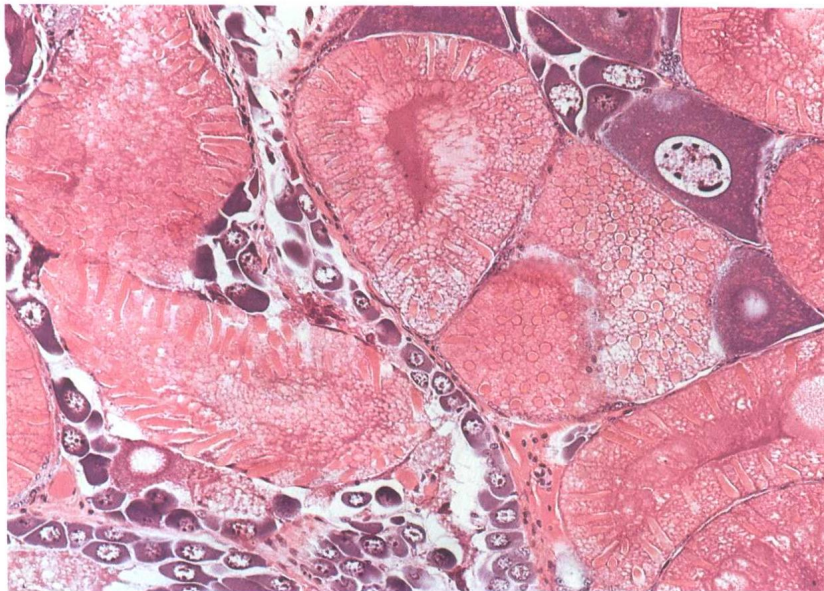
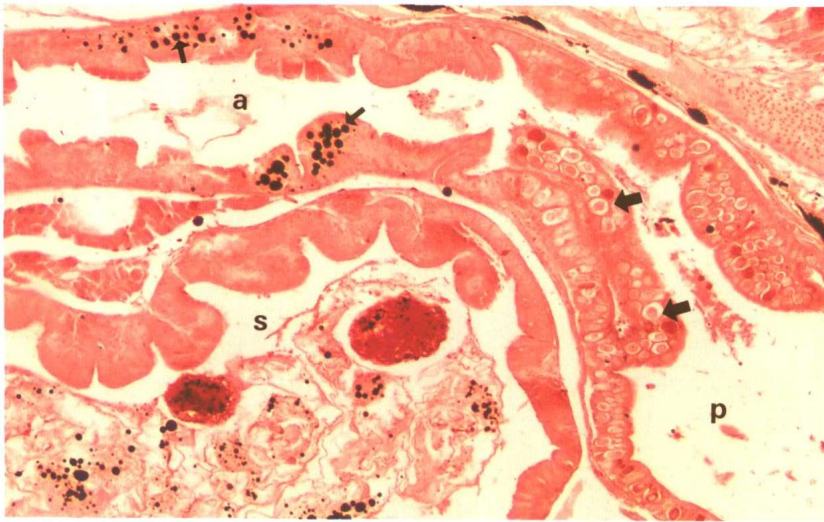


図8 クルマエビの卵巣組織像. ヘマトキシリン・エオシン染色. 発達した卵母細胞がみられる. II章参照.

17-20/0

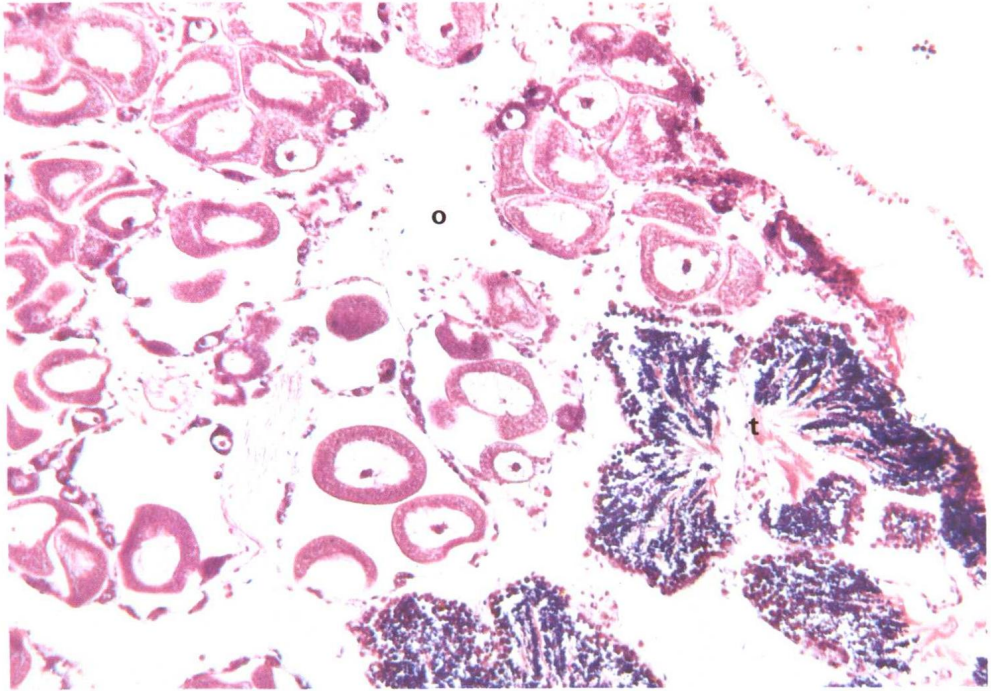


図9 ホタテガイの生殖巣組織像。ヘマトキシリン・エオシン染色。この例は雌雄同体で、卵の形成される部位(o)と精子の形成される部位(t)が接している。III章参照。

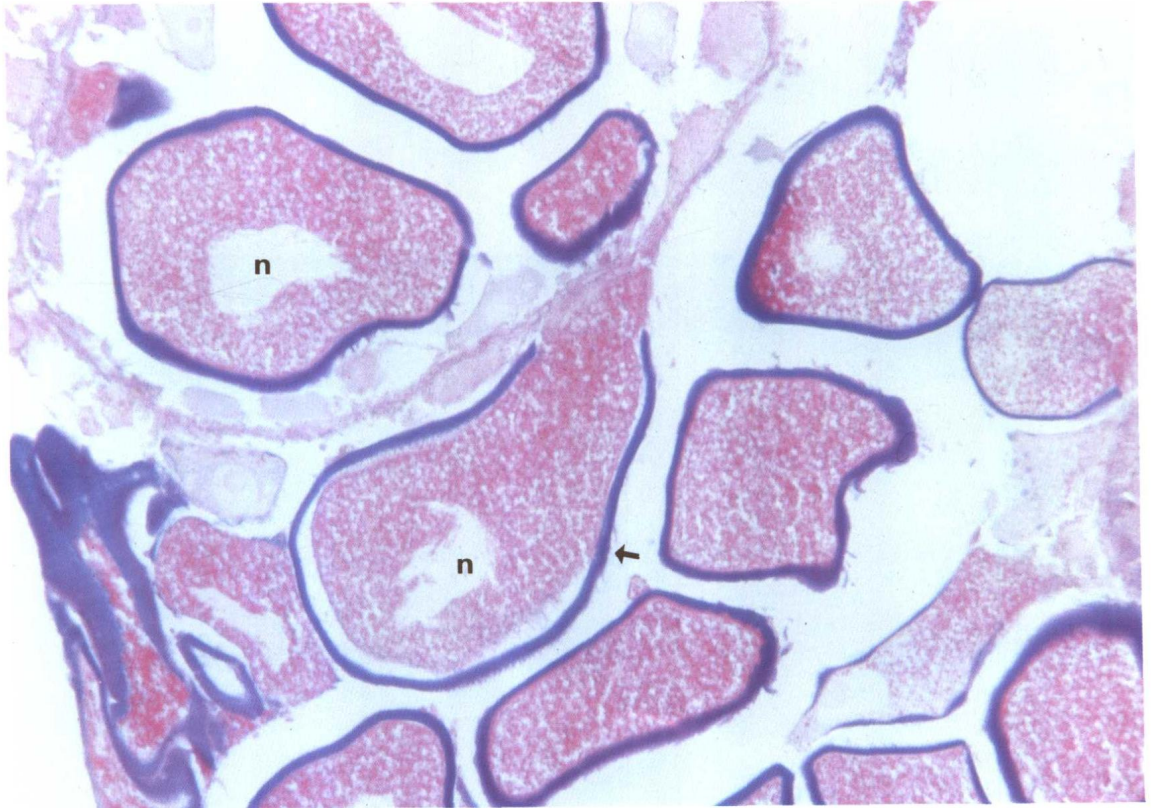


図10 アワビの卵巣組織像。アルシャンブルー-PAS染色。卵母細胞は間質に付着しており、卵膜はアルシャンブルーで青く染っている(矢印)。n：核。IV章参照。

まえがき

近年、世界の漁業生産量は増加の一途をたどり、1985年には8500万トンに達した。わが国では毎年ほぼ1200万トンを生産しているが、そのうちの約10%は海面や内水面における増養殖業によるものである。この増養殖業はわが国を含め世界的に今後進展の方向にあるとみられていて、これによる生産物は量的にも質的にも増大すると推測されている。特に、地球人口の増加にともなってタンパク質需要がふえるにもかかわらず陸地での食物増産には限界を生じるものと懸念されており、水圏生物の有効利用は必須になるものと予測されている。その時点では漁業管理技術や漁獲物の高度利用技術とならんで増養殖技術が重要な生産手段となるものと思われ、今からその時代に対処し得る技術を開発しておかなくてはならない。そのためには生物生産機構に関する基礎的知見の集積を図る必要があると考えられるが、これは技術は十分な基礎研究に裏づけられて初めて開発可能となるからである。本書は、このような立場から水産上有用な魚介類の再生産技術を確立するうえで理解しておくべき成熟、受精、発生、成長の諸現象を主として生理学的見地から解説することを意図してまとめたもので、学生諸君ならびに若い研究者諸氏の参考になれば望外の喜びである。ただ、本書は企画から出版までに時間を要し、そのため最新の知見が必ずしも示されていない部分もあるかと懸念されるが、これはひとえに編者の怠慢の故である。なお、本書をまとめるに際しては緑書房編集部椎名 潔氏の努力に負うところが大きであった。記して感謝する。

昭和63年10月

編 者 識

目 次

口絵カラー
まえがき

I 魚類の成熟，発生，成長とその制御	1
1. 卵巣の構造と配偶子形成.....	3
1.1 卵巣の構造.....	3
1.2 卵巣卵の一般的形態.....	6
1.3 卵形成.....	11
1.4 排 卵.....	19
1.5 ビテログニンと卵黄タンパク質.....	20
1.6 卵巣の成熟過程と卵発達の様式.....	23
2. 精巣の構造と配偶子形成.....	35
2.1 精巣の構造.....	35
2.2 精子形成.....	49
2.3 精巣成熟の段階と生殖周期.....	56
3. 成熟・産卵の内分泌支配.....	65
3.1 生殖様式.....	65
3.2 視床下部.....	66
3.3 脳下垂体.....	70
3.4 雌の成熟・産卵の内分泌支配.....	73
3.5 雄の成熟・産卵行動の内分泌支配.....	88
4. 生殖周期とその調節.....	103
4.1 コイ科魚類.....	103
4.2 サケ科魚類及びアユ.....	114
4.3 その他の魚類.....	124
5. ホルモンによる催熟技法.....	132
5.1 利用可能なホルモン物質の種類.....	132
5.2 投与上の注意.....	137
6. 性の分化とその制御.....	141
6.1 性とは何か.....	141
6.2 生理的性.....	141
6.3 遺伝的性.....	150
6.4 性制御.....	160
7. 人工受精と配偶子保存.....	166
7.1 卵・精子の構造.....	167
7.2 受精の過程.....	172
7.3 人工受精.....	180
7.4 卵と精子の保存.....	183
8. 発生の孵化管理.....	195
8.1 発 生.....	195
8.2 孵化管理.....	211
9. 仔稚魚の成長.....	239
9.1 成長の基礎知識.....	240
9.2 発育と成長.....	248
9.3 減 耗.....	255
9.4 内的要因.....	261
9.5 外的要因.....	265
9.6 成長の制御.....	277
II 甲殻類の成熟，発生，成長とその制御	291
1. 親エビ.....	293
1.1 雌雄の区別.....	294
1.2 体の内部構造.....	295
1.3 熟度判定.....	303
1.4 卵巣卵の発達過程.....	303
2. 産 卵.....	306
2.1 卵の発生過程.....	307
2.2 孵化率と環境要因.....	308
3. 幼生期.....	308
3.1 幼生期の発達過程.....	308
3.2 飼育管理と餌料.....	311
3.3 生残率と環境要因.....	312
4. 稚エビ以後の成長期.....	313
4.1 行動習性.....	313

4.2 日周リズムの維持機構	316	5. クルマエビの生理生態学的 カレンダー	321
4.3 脱皮・成熟の機序	317		
4.4 飼育管理と環境要因	320		
Ⅲ 二枚貝の成熟, 発生, 成長とその制御	325		
1. 生殖巣の構造と発達	327	3.2 成熟に要する積算温度と生理種	339
1.1 生殖巣の構造	327	3.3 成熟に関する閾値温度と栄養条件	341
1.2 生殖巣の発達程度	329	4. 産卵機構	343
1.3 生殖巣の発達段階と周年変化	330	4.1 産卵機構研究の現状	343
2. 雌雄同体現象	335	4.2 中枢神経系	343
2.1 雌雄性	335	4.3 産卵誘発関連物質	345
2.2 雌雄同体現象の類別	335	5. 発生と成長	350
2.3 ホタテガイの雌雄同体現象	337	5.1 発生経過	350
3. 配偶子形成に対する環境要因 の影響	338	5.2 稚貝の成長	355
3.1 生殖活動と環境条件	338	5.3 幼貝から成貝へ	357
Ⅳ 腹足類の成熟, 発生, 成長とその制御	365		
1. 生殖巣の構造と配偶子形成	368	3.1 受精の過程	389
1.1 生殖巣の構造	368	3.2 発生の過程	390
1.2 卵形成	370	3.3 初期発生における形態形成	393
1.3 精子形成	373	3.4 幼生の着底と変態	396
1.4 産出卵の形態	374	3.5 配偶子の受精, 発生条件	398
1.5 生殖周期	376	3.6 幼生の管理	399
2. 成熟, 産卵と環境要因	380	4. 成長とその制御	403
2.1 環境調節による成熟制御	380	4.1 成長曲線	403
2.2 環境調節による産卵制御	384	4.2 相対成長	404
2.3 成熟, 産卵の内分泌支配	386	4.3 エネルギー収支	404
2.4 ホルモン物質による成熟, 産卵 の促進	388	4.4 成長と外部環境	406
3. 受精, 発生と孵化	389	4.5 成長の遺伝的支配	409
用語集	419		
索引	425		

I

魚類の成熟, 発生, 成長とその制御

1. 卵巣の構造と配偶子形成

魚類はその生殖様式において大きく卵生と胎生に分かれ、さらに種ごとに変化に富んだ生殖現象を繰り広げて繁栄の礎を築いている。このように多様な種の生殖様式に対応しながら、魚類の卵巣は配偶子の形成と放出、これらに直接間接にかかわる性ホルモンの産生と分泌など多彩な機能を営んでいる。この章では卵生の硬骨魚を中心に、主として形態学的立場から卵巣の構造と配偶子形成について述べる。

1.1 卵巣の構造

1) 卵巣の解剖学的特徴

硬骨魚類の卵巣は一般に左右1対で、体腔背部の左右側をそれぞれ体軸に沿って伸びる。多くの場合、卵巣は体腔の後半部、消化管の背方に位置しているが、例えばニホンウナギ *Anguilla japonica* やサケ科魚類に見られるように、体腔の前端から伸びることもある。また、アユ科、キュウリウオ科、シラウオ科魚類では、左右の卵巣の大きさが極端に異なってそれぞれ体腔の前後に偏在し、さらに成熟が進んでその大きさが増すに伴い、消化管の下側を反対側まで廻り込むようになる。ヒラメ *Paralichthys olivaceus* のように、卵巣が発達するに伴って両側卵巣の後端部が体腔のさらに後方まで体正中隔壁に沿って伸び、成魚では双角状を呈する例もある。このように卵巣の形と配置は魚種によって異なり、また同じ種でも発達段階によって大きく変ることがある。

一般に卵巣が左右1対をなしているのは、本来生殖腺の原基が、腸間膜基部の両側の体腔上皮に由来する1対の生殖隆起として形成されることによる。グッピー *Poecilia reticulata* (Miyamori, 1964) やウミタナゴ科の *Cymatogaster aggregata* (Eigenmann, 1897) のように、左右の生殖腺がその器官形成の過程で融合する魚種では、成魚の卵巣が単一の器官として体腔の背後部中央に位置している。

卵巣は背部体腔壁から卵巣間膜 (mesovarium) によって体腔に懸垂されている。鰻を欠く魚では腎臓の下方側縁から、鰻を持つ魚では鰻の側壁またはその腹壁から卵巣が懸垂され、また腸間膜から直接両側に懸垂される魚もある。さらに、体前方から後方に移るに従ってこの懸垂の様式が変る例もある (Juszczyk, 1975)。卵巣の血管系も魚種によって異なり、1) 卵巣動脈が側方体節動脈から分枝し、卵巣静脈は腎臓に入り、さらに後主静脈に至るタイプ、2) 卵巣動脈が体幹部又は尾部の側方体節動脈に連なり、静脈は後主静脈又は肝静脈に至るタイプ、3) 卵巣動脈は側方及び腹方体節動脈に連絡し、静脈も同時に2方向、すなわち腎臓を経て後主静脈に、また肝門脈から肝臓に至るタイプの3型に分けられている (Juszczyk, 1975)。

2) 卵巣の基本的な形態

硬骨魚類の成魚の卵巣は、これに付随する生殖輸管の構造と併せて裸状型 (gymnovarian condition) と嚢状型 (cystovarian condition) に大別されている (Hoar, 1957). このうちの嚢状型は、卵巣の組織学的特徴からさらに2型に分けられる。

裸状型：卵巣実質部の一部が直接体腔に露出している。体腔内面の全部又は一部が線毛上皮細胞によって覆われる。輸卵管を欠く。ウナギ、サケ科、アユ科、キュウリウオ科の魚類がこの型に該当する。

ウナギの卵巣は明瞭な卵巣間膜を欠き、ほとんど直接、鰾の両側縁下部の体腔背壁から懸垂され、卵巣の下端は体腔中に遊離している。成熟した魚の卵巣は、発達した卵母細胞によって膨らんだ房状の卵巣薄板 (ovigerous lamella) が、前後にひだ状に重なり連なって体腔の前端から肛門のさらに後方まで伸びている。左右の卵巣はいずれも正中側の面が卵巣被膜 (ovarian capsule) で覆われているのに対し、体側壁に面する側はこの被膜を欠き、卵巣実質部の薄板が直接体腔に露出している。成熟卵は直接体腔に排卵され、肛門の後方に開いた生殖孔 (genital pore) から放出される。ウナギの卵巣は、他のすべての型の卵巣がたどる形態形成の初期段階、すなわち背部体腔壁から体腔中に懸垂され、末端が遊離状態にある未熟な生殖腺が、そのままの形で成魚の卵巣へ発達した型で、最も基本的な形態をとどめているといえる (図 I.1, A)。

裸状型のもう一つ、サケ亜目魚類で一般的に見られる卵巣は基本的に横断面がほぼ三角形

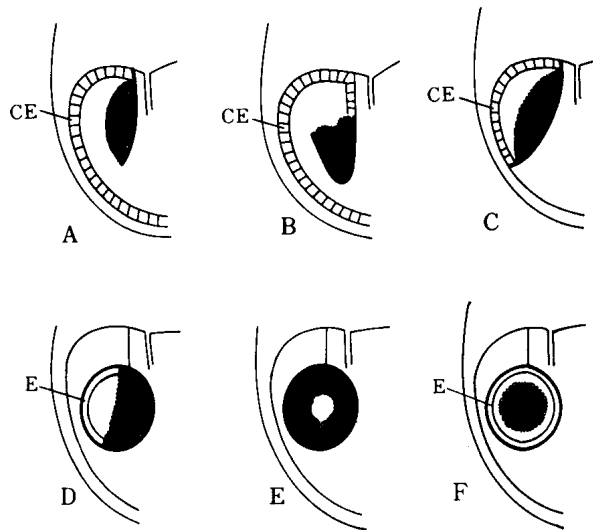


図 I.1 卵巣の基本的な形態。

A：裸状型 (ウナギ) B：裸状型 (サケ科魚類) C：嚢状型 I (キンギョ) D：嚢状型 II-1 (ティラピア) E：嚢状型 II-2 (ブリ) F：嚢状型 II-3 (ユメカサゴ) CE, 線毛上皮 E, 無線毛上皮

で、そのうちの2面は卵巣被膜で覆われているが、残りの1面は被膜を欠き、卵巣薄板が直接体腔に露出している。体腔壁の内面は全部又は部分的に線毛を有する単層上皮細胞で覆われている。卵巣から直接体腔内に排卵された完熟卵は、卵巣間膜と背部腸間膜が合一して形成された輸卵溝 (oviducal channel) を通り、肛門後方の生殖突起 (urogenital papilla) の内腔を経て生殖孔から体外に出される (野村, 1962)。この型の卵巣では、形成過程で卵巣の背縁と腹縁が体側壁に向かって湾曲しながら伸び、結果的に卵巣の先端部ではこれが互いに融合して帽子状になる。しかし、卵巣の大部分ではこのような融合が完結しないまま、卵巣薄板の一部が体腔に露出した成魚の卵巣になる (中村他, 1974) (図 I.1, B)。

囊状型 I : 卵巣は囊状で一部が体壁に密着し、卵巣被膜には平滑筋が発達しない。卵巣腔は卵巣実質部の背側から体壁側にかけて広がり、卵巣の後端で合一して短い輸卵管に連なっている。卵巣腔の壁の内面は線毛上皮で覆われる。キンギョ *Carassius auratus*, ドジョウ *Misgurnus anguillicaudatus* などコイ目魚類に多く見られる型の卵巣である。この型の卵巣は、その形成過程の初期に卵巣の遊離縁が伸び、左右それぞれに体側面の体腔壁に癒着する。その結果、卵巣の背縁部に沿って体腔の一部を取り込むようにして卵巣腔が形成される (Takahashi & Takano, 1971)。このようにこの型の卵巣では、卵巣の本体に加えて体腔壁の一部がその構築にかかわることが特徴である (図 I.1, C)。

囊状型 II : 卵巣は囊状で体腔に独立して懸垂され、卵巣被膜には基本的に平滑筋が発達している。この型の卵巣には次の3垂型が見られる。

1) 卵巣腔が卵巣実質部の周縁のいずれかの部位に位置し、その壁の内面を覆う上皮細胞は線毛を欠く。この型の卵巣では、形成過程の初期に卵巣基部と末端部からそれぞれ伸長した体細胞の薄板が互いに癒合して、生殖腺の側縁に沿って扁平な卵巣腔を形成する。このようにして形成された卵巣腔の、成魚卵巣における位置は、卵巣基部を除くほぼ全面 (クロソイ *Sebastes schlegeli*)、卵巣の上縁 (ニシン *Clupea pallasii*)、卵巣の側縁 (ナイルティラピア *Oreochromis niloticus*, イサザ *Chaenogobius isaza*)、卵巣の下縁 (エゾトミヨ *Pungitius tymensis*) など、魚種によって様々である (高野, 1987) (図 I.1, D)。

2) 卵巣被膜の内面全域から中心に向けて卵巣薄板が発達し、卵巣腔は卵巣の中心を前後に走る。ブリ *Seriola quinqueradiata*, スズキ *Lateolabrax japonicus*, スケトウダラ *The-
ragra chalcogramma*, イトヨ *Gasterosteus aculeatus*, ヒラメなど多くの魚類がこの型に該当する (高野, 1978)。イトヨ (清水・高橋, 1980) で知られるように、この型の卵巣では形態形成の初期に卵巣腔が囊状型 I と同様に形成される。しかし、その後卵巣が発達するとともに、卵巣腔を覆う壁のほぼ全域に卵母細胞が分布するようになり、やがて卵巣被膜の内面全体に卵巣薄板が発達して成魚の卵巣の形態をとるものと思われる (図 I.1, E)。

3) 卵巣の実質部が円筒状に先端から伸び、したがって卵巣薄板は実質部中央を走る血管系を中心に放射状に配置され、これを取り囲んで卵巣腔が切れ目なく全域に広がる。卵巣被

膜の内面は線毛を欠く単層上皮細胞によって覆われる。フサカサゴ科の *Dendrochius brachypterus* (Fishelson, 1977) やユメカサゴ *Helicolenus hilgendorfi* がこの型に該当する (図 1.1, F)。

1.2 卵巢卵の一般的形態

1) 卵巢と卵巢濾胞

魚類の卵巢の実質部は、くし形に並ぶ多数の卵巢薄板からなっている。ウミタナゴのように卵巢基部の内表面からわずか6枚の薄板が卵巢腔中に伸びている特殊な例もあるが、一般にその数は著しく多く、特に成熟が進むと薄板が互いに複雑に入り組み、組織標本ではその構造や配列が分かり難くなる。卵巢薄板は基本的に単層の薄板上皮で包まれた結合組織からなり、薄板内の卵巢濾胞 (ovarian follicle) はいずれも薄板上皮に接して配置されている (図 1.2)。

グッピーのようなカダヤシ科の魚類の卵巢では、卵巢腔に面する上皮の漏斗状のくぼみ (delle) に個々の卵巢濾胞が接しているが、一般の卵生魚では卵巢濾胞と薄板上皮との接点に特殊な構造はない。

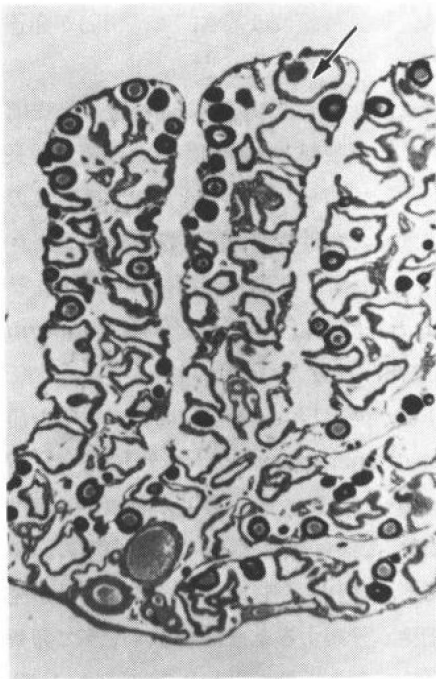


図 1.2 排卵後のキュウリウオ卵巢に見られる薄板構造。排卵後濾胞 (矢印) が排卵前の卵母細胞と卵巢薄板の位置関係を示す。×35

薄板上皮下の卵巢濾胞は外側から英膜 (thecal layer), 比較的厚い基底膜 (basement membrane, basal lamina), 卵膜表面に密接する顆粒膜細胞層 (granulosa layer) 及び卵母細胞からなっている (図 1.3)。最外層の英膜は、線維芽細胞 (fibroblast), 膠原線維 (collagen fiber), 網状に分布する毛細血管 (capillary) によって構成され、魚種によってはこの層にステロイド産生細胞 (special thecal cell) も含まれている (Nagahama *et al.*, 1982)。

卵膜に直接面する顆粒膜細胞層は単層配列を示す上皮細胞からなる。顆粒膜細胞は卵形成の極めて早い時期から卵母細胞に接着し、卵母細胞の成長に伴って活発に分裂増殖して数を増す (Yamazaki, 1963; Takanono, 1964)。顆粒膜細胞は卵形成過程から排卵にかけて様々な機能を果たしている。例えば、*Fundulus heteroclitus* では卵膜糸

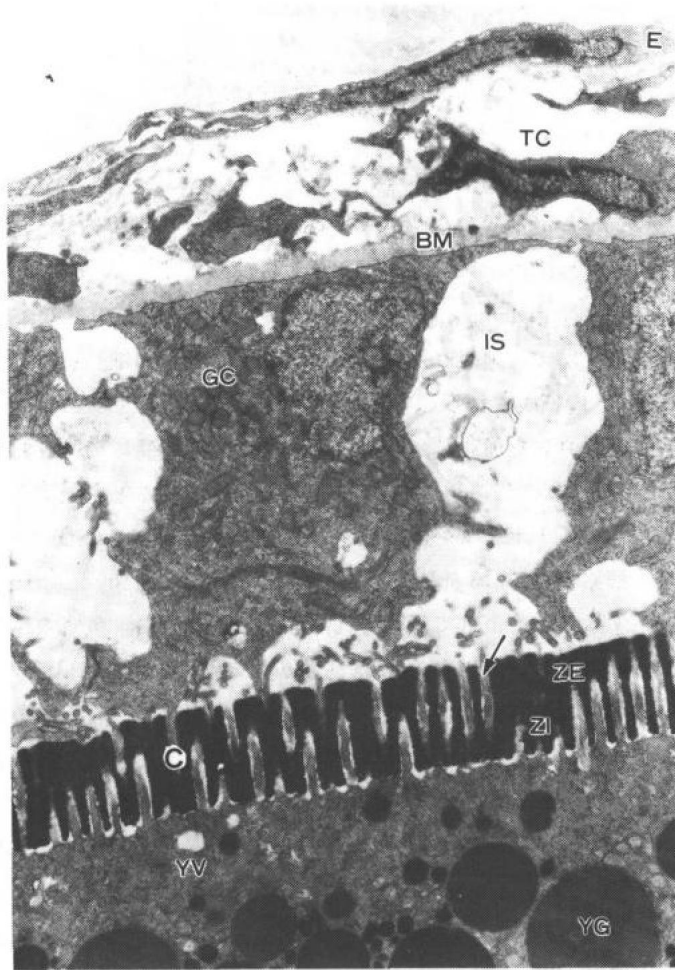


図 1.3 タイリクパラタナゴの卵巣濾胞と卵母細胞。
E, 卵巣薄板上皮 TC, 莢膜層 BM, 基底膜 GC, 顆粒膜細胞層
IS, 細胞間げき C, 卵膜 ZE, 外層 ZI, 内層 YV, 卵黄胞
YG, 卵黄球 矢印は卵膜孔管と其中を伸びる微絨毛を示す。
×8,000

(chorionic fibril) の形成に関与し (Flügel, 1967), ニシンでは卵の粘着物質の産生, 分泌の役割を担っている (Ohta, 1984)。顆粒膜細胞が密接している卵膜には光学顕微鏡的に放射線 (radial striation) として知られてきたように多数の卵膜孔管 (pore canal) が貫通し, その中に顆粒膜細胞と卵母細胞の双方から出された原形質突起 (微絨毛, microvillus) が伸びている。サケ *Oncorhynchus keta* の卵巣濾胞では顆粒膜細胞から伸びた微絨毛の一部が卵母細胞の表面に達して接着斑 (desmosome) 様結合を示し, 卵母細胞が gap junction と end-