キンギョの性行動とホルモン

小林牧人*

キンギョの性行動は雌雄に特異的なホルモンおよびフェロモンにより制御され、その結果雌雄に特異的なパターンの性行動が発現する。しかしこのことは、キンギョが片方の性の性行動しかできないということではない。通常一方の性行動しかないものの、それぞれのホルモンがあれば、雌雄どちらの魚も両方の性の性行動ができるということが明らかになってきた。

有性生殖を行なう脊椎動物では、種族の維持は性的に成熟した雌雄の個体が、それぞれの配偶子である卵および精子を受精させることにより行なわれる。受精の様式としては、雄が雌の体内に直接精子を入れ、卵が雌の体内で受精する体内受精と、雌雄ともにそれぞれ卵と精子を体外に放出し、卵が雌の体外で受精する体外受精に分けられる。しかし、いずれの受精様式においても、受精に際しては雌雄に特異的な行動、すなわち性行動が行なわれる。性行動という言葉には、卵を受精させるために雌雄で行なわれる行動だけでなく、雄の攻撃行動、なわばり形成、雌の保育行動なども含まれるが、ここでは受精のための雌雄の行動について扱う。多くの魚類では、体外受精による様式がとられており、雌が卵を水中に放出し、雄が精子をかけるという行為が行なわれる。この行動を産卵あるいは産卵行動と呼ぶが、ここでいう魚類の「性行動」は、魚類の「産卵行動」と同じ意味と考えていただきたい。

筆者はキンギョを対象として魚類の生殖内分泌系についての研究をすすめているが、本稿では、はじめに魚類の生殖関連ホルモンについて概説し、次にキンギョが産卵行動（性行動）を行なう過程においてどのようなホルモンがかかわっているのか、これまでに得られている内分泌学的知見を紹介したい。

生殖関連ホルモン

魚類においても他の脊椎動物と同様、その生殖活動は主として脳の視床下部、下垂体、生殖腺からなる生殖内分泌系により調節されている。視床下部ではアミノ酸 10 残基からなるペプチドホルモン、生殖腺刺激ホルモン放出ホルモン (gonadotropin-releasing hormone, GnRH) が産生され、下垂体における生殖腺刺激ホルモン (gonadotropin, GTH) の分泌を促進する。下垂体で産生される GTH は生殖腺に作用してステロイドホルモンの産生を促し、生殖腺の発達を促進する。脊椎動物の GnRH は、これまでに哺乳類型、ニワトリ I 型および II 型、サケ型、ナマズ型、サメ型、ヤツメウナギ I 型および III 型の 8 種類の型が構造決定されている。魚類ではどの型の GnRH をもつかは魚種により異なる。キンギョでは、脳内にサケ型とニワトリ II 型の 2 種類の GnRH が同定されている。

下垂体で産生される GTH は分子量が約 30,000 の糖蛋白ホルモンであるが、哺乳類、鳥類、一部の爬虫類および両生類では、濾胞刺激ホルモン (follicular-stimulating hormone, FSH) と黄体形成ホルモン (luteinizing hormone, LH) の 2 種類の GTH が存在する。これらの動物では、FSH が卵巣における濾胞の発達、LH が排卵の誘起を調節している。魚類においては、従来 LH 様の GTH が 1 種類のみ存在すると考えられていたが、近年サケの下垂体から 2 種類の GTH が単離・構造決定された。それらは GTH I および II

図 1 ■ 魚類の卵形成の内分泌調節

GnRH: 生殖腺刺激ホルモン放出ホルモン, GTH: 生殖腺刺激ホルモン, E₂: エストラジオール-17β, 17α, 20β-P: 17α, 20β-ジヒドロキシ-4-プレグネン-3-オン

と呼ばれる。GTH II が従来から知られている LH 様 GTH で、GTH I はその分泌パターンが FSH に似ており、魚類においても 2 種類の GTH が存在することが明らかとなった。その後、マグロ、カツオなどからも 2 種類の GTH が単離されているが、キンギョではまだ FSH 様 GTH は単離されていない。魚類における FSH 様 GTH についての知見はまだ少ないので、ここでは単に GTH と表記した場合、LH 様 GTH を指すことにする。

生殖腺では単に生殖細胞がつくられるだけでなく、下垂体 GTH の作用により種々のステロイドホルモン（性ホルモン）

図 2 ■ 魚類の生殖腺におけるステロイドホルモン生合成経路

が産生される(図 1, 2). 卵巣では GTH の作用により, 卵細胞(卵母細胞)をとりまく濾胞細胞層(卵胞)で, はじめにエストラジオール-17 β (estradiol-17 β , E₂) が産生される. この E₂ が肝臓に作用して卵黄蛋白前駆物質が合成される. 卵黄蛋白前駆物質は卵母細胞内にとり込まれ(卵黄蓄積), 卵細胞はその直径が大きくなる. 卵黄蓄積が完了に近づくと, 卵巣で産生されるステロイドホルモンは E₂ からテストステロン(testosterone)へと変わる. テストステロンは, 哺乳類では雄性ホルモンとして知られているが, 魚類では雌雄ともにそれぞれ卵巣, 精巣で産生される場合が多い. 卵黄蓄積が完了すると, 下垂体から GTH の大量分泌(GTH サージ)が起こる. この GTH サージにより, 17 α , 20 β -ジヒドロキシ-4-プレグネン-3-オン(17 α , 20 β -dihydroxy-4-pregnen-3-one, 17 α , 20 β -P)などの卵成熟誘起ステロイドが産生され, 卵成熟(成熟分裂)が誘起され, さらに濾胞細胞層が破裂し, 卵母細胞は遊離して卵巣腔あるいは腹腔へと移動する(排卵). サケでいうと, スジコが排卵前の卵巣卵で, 排卵後の卵はイクラの状態になる. ただし, スジコを網でほぐしたのもイクラとして扱われている. キンギョでは, 排卵後 GTH およびステロイドホルモンの産生は低下するが, 卵巣内でプロスタグランジン(prostaglandin, PG)(図 3)が産生されることが知られている. 体外受精型の魚類では, 排卵された卵は, 雌の性行動である放卵行動により体外へと放出される.

一方雄では, GTH の作用により, 精巣においてテストステロン, 11-ケトテストステロン(11-ketotestosterone, KT)などのステロイドホルモンが産生され, 精子形成が調節されている. これらのステロイドホルモンは, 精巣内の間質細胞で産生され, 精原細胞が精母細胞, 精細胞を経て精子へと変態する過程を調節していると考えられている. 精子形成が進んでくると, 精巣内で 17 α , 20 β -P が産生され, 精子の運動能の獲得を促進することが知られている. 変態した精子は精巣小葉腔内から輸精管へと移行し(排精), 輸精管内に一時蓄えられる. キンギョでは雌の GTH サ

図 3 ■ プロスタグランジン F_{2α} の構造

ージに同期して, 雄においても GTH サージが起こることが知られており, 排精, 精液の産生を促進していると考えられる. 輸精管内の精子は放精行動により体外に, あるいは交尾により雌の体内へと放出される. なお, 魚類の生殖内分泌に関する詳細については, 最近の総説を参照されたい^{(1),(2)}.

キンギョの排卵および性行動(産卵行動)

キンギョはコイ科に属する魚で, 春の産卵期に数回の産卵を行なう. 産卵行動を行なうのは排卵した雌と成熟した雄だけであり, 成熟していても排卵していない雌は産卵行動をしない. キンギョでは, 冬から春にかけての水温上昇とともに卵黄蓄積が進み, 卵黄蓄積の完了した卵母細胞のみが GTH サージにより排卵され, 卵黄蓄積途上の卵母細胞はひきつづき卵黄蓄積を行ない, 次の機会に排卵される^{(3),(4)}. 夏の高温により卵黄蓄積は停止し, 翌年の産卵期まで卵巣は卵黄蓄積前の卵母細胞および卵原細胞からなる退縮した状態が保たれる.

哺乳類の排卵様式は, 卵胞の発達とともに産生された E₂ が引金となって下垂体 LH サージ・排卵へと至る“自然排卵型”(ラット, ヒトなど)と, E₂ が十分に産生されてもこれだけでは排卵は起きず, さらに雄との交尾刺激が引金となって LH サージ・排卵が起こる“刺激排卵型”(ウサギ, ネコなど)に分けられる. キンギョの場合, 卵巣の発達後テストステロンの産生が促進されるが, この状態に加えて, 水温の上昇, 降雨などの環境刺激により GTH サージ・排卵の引金がかかる^{(5),(6)}. したがって, 哺乳類の排卵様式の分け方からすると, キンギョの場合, 引金は交尾刺激ではないものの, 外部刺激による排卵という点では“刺激排卵型”といえよう. 筆者はキンギョの

この性質を利用して、水温上昇という刺激により多くのキンギョを同じ日に排卵させ、研究に活用している^(7,8)。ただし、この方法で GTH サージが誘起されるのは雌だけで、雄の GTH サージは、後で述べる“フェロモン”が引金となって誘起される。

キンギョの GTH サージおよび排卵は、ラットの場合と同様、光周期と同調して一日のうちのほぼ決まった時刻に起こる⁽⁹⁾。すなわち、夕方から GTH サージが始まり、血液中の GTH 濃度がピークに達する夜中に排卵が起こる。キンギョの性行動は雌の放卵、雄の追尾、放精からなるが、排卵過程に入った雌を雄がさかんに追いかけるという追尾行動から始まる。この追尾は雌が排卵する前からみられるが、早い場合は排卵数時間前から始まる。この間、雌はただ逃げるばかりで、特別な行動はしない。雌の排卵後、雄の追尾は一層激しくなり、泳ぐ速さも増し、放卵、放精が始まる。飼育槽に複数の魚を入れた場合は、1 個体の排卵雌に対して複数の雄が競うように追尾を行なう。筆者の場合は、研究用としてガラス水槽に雌雄 1 個体ずつ魚を入れて、産卵床としてプラスチック製の水草を浮かべている。せまいガラス水槽内では排卵後すぐに放卵、放精行動が始まるが、屋外の広い飼育槽では放卵、放精の開始が明け方ごろまで遅れることが多い。

放卵、放精を行なう際に雌雄の魚が寄り添い、水面へ向って上昇し、水面に達すると体を横にする。ちょうど雄が体側で下から雌を持ち上げるような形になり、このとき雌は放卵し、雄は放精する。放卵、放精後、雌雄の魚は尾ビレを激しく振り、水を攪拌する。この結果、卵と精子が水中でよくまざり、受精率が高められているものと考えられる。その後、魚は水中へと下降し、再び追尾が始まる。一連の放卵、放精はほんの一瞬间の間で行なわれるが、雌が直径約 1 mm の卵を数百から数千個排卵し、1 回に数十から数百個ずつ放卵するので、放卵、放精は数時間にわたり数十回繰り返される。放卵された卵はキンギョの場合粘着性を持ち、水草に付着する。ここで雌雄の性行動のパターンとして重要なのは、雌が上になって放

卵行動を行ない、雄が下で放精行動を行なうという点で、この配置は決して変わらない。ただし、雄が右の体側で雌に接するか左の体側で接するかは変わりうる。

性行動に伴って起こるホルモンの変化

キンギョの性行動が行なわれる過程において、どのようにホルモンおよびフェロモンの産生パターンが変化するのか、血液中のホルモン濃度の変

図 4 ■ キンギョの性行動時におけるホルモンおよびフェロモンの変化

はじめに雌から雄を誘引するフェロモンが放出されると考えられるが、このフェロモンについては未同定である。雌の GTH サージにより、 $17\alpha, 20\beta\text{-P}$ が産生される。 $17\alpha, 20\beta\text{-P}$ は雌自身では卵成熟を誘起するが、同時にフェロモンとして水中に放出され、雄の GTH サージを誘起する。雄の GTH サージは雌自身の $17\alpha, 20\beta\text{-P}$ 産生を誘起し、排精、精液の産生を促す。排卵後、雌の卵巣で PG が産生される。PG は雌では放卵行動を誘起するが、フェロモンとして水中に放出され、雄の追尾、放精を誘起する。

化を示したのが図4である。まずはじめに、雌において排卵を誘起する GTH サージが起こる。この GTH サージの開始から排卵までの間に雄の追尾が始まるので、このころから雌から雄を誘引するフェロモンが放出されと考えられるが、現在このような作用をもつフェロモンについては未確定である。また、雌の GTH サージと同期して雄においても GTH サージが起こること、さらにこの雄の GTH サージは雌からのフェロモンにより誘起されることが筆者らの研究で明らかとなった^(10,11)。その後、カナダの研究グループにより、このフェロモンは雌の卵成熟誘起ステロイドである $17\alpha, 20\beta$ -P が水中に放出されてフェロモンとして作用することが示された⁽¹²⁾。しかし、この $17\alpha, 20\beta$ -P の雄に対する作用は、雄の GTH 分泌促進のみで、雄の性行動（追尾）を誘起する作用はない。またこのフェロモンは、雌の GTH 分泌は促進しない。

さらに、同じカナダの研究グループが、キンギョでは排卵後卵巣内でプロスタグランジン $F_{2\alpha}$ (PGF_{2α}) が産生され（図 3）、このホルモンが雌の放卵行動を誘起することを明らかにしている（図 5）⁽¹³⁾。また、このホルモンも前述の $17\alpha, 20\beta$ -P と同様、フェロモンとして水中に放出され、雄の追尾、放精を誘起する強力な作用をもつことを明らかにしている。しかし、 $17\alpha, 20\beta$ -P とは異なり、このフェロモンに雄の GTH 分泌を促進する作用はない。卵巣で産生された PGF_{2α} は体内で代謝され、水中に放出されるときには構造が変化しており、現在アメリカのグループがその構造を決定中である。一度ホルモンとして体内で作用した物質が水中に放出されて次にフェロモンとして作用するというのは、効率的で興味深い現象である。カナダの研究グループの N.E. Stacey はこの現象から“hormonal pheromone”という言葉葉を提唱している⁽¹⁴⁾。卵巣内で産生されたホルモ

図 5 ■ プロスタグランジンによるキンギョの性行動の誘起

排卵雌では、卵巣で PG が産生され、雌雄のキンギョで性行動が行なわれる。PG 代謝物はフェロモンとして水中に放出され、雄を刺激する。非排卵雌に PG を投与すると同様な行動が起こる。この場合、雌は卵を出さないが、雄は精子を出す。雄に PG を投与すると、この雄が放卵行動を取り、雄どうしで性行動が行なわれる。この場合、PG を投与された雄が放卵行動により精子を出しているかどうかはわからない。

ンがフェロモンとしてどのように水中に放出されるかはまだ調べられていないが、おそらく尿とともにあるいは多少は鰓から排出されるのではないだろうか。

卵巣内での PG の産生は、卵巣内に排卵された卵があるという機械的刺激によって起こると考えられている。排卵された卵を人為的にしぼり取ってしまうと雌雄の性行動は起こらなくなり、しぼり取った卵を卵巣内に戻すと性行動が再開される。また、しぼり取った卵と同じ大きさのプラスチック製のビーズを卵巣内に入れても放卵行動を再開するそうである。この PG 代謝物フェロモンは雌の排卵後に放出されるが、排卵前に雄を誘引するフェロモンがこれと同じものかどうかはわかっていない。

この PG の強力な作用により、キンギョの性行動の研究に必ずしも成熟した雌を用意する必要がなくなり、1 年中実験を容易に行なうことができるようになった。水温操作により雄の成熟度を維持することは簡単であるが、産卵期を過ぎて雌を排卵可能な成熟状態に保つのはそう簡単ではない。しかし、雌が成熟していなくても $\text{PGF}_{2\alpha}$ の溶液を筋肉中に注射することにより、雌は放卵行動を行なう。雄は PG を投与された雌から放出されるフェロモンに刺激されて、追尾、放精行動を排卵雌と区別することなく行なう⁽¹³⁾。ただしこの場合、雄は本当に精子を出すか、雌は排卵していないので、卵の放出は起こらない (図 5)。

さらに興味深いことに、雄に $\text{PGF}_{2\alpha}$ を投与すると、投与された雄は雌の性行動である放卵行動を行なうことが知られている⁽¹³⁾。この場合、卵の放出はもちろん起こらないが、同じ水槽内の他の雄は、排卵雌、PG を投与された雌と区別することなく、この PG を投与された雄に対して追尾、放精を行なう (図 5)。また、この PG を投与された雄は、血液中の PG 濃度が低下すると正常な雄にもどる。

性ホルモンの性行動への関与

キンギョの性行動は、雌では PG が引金となって放卵行動が誘起され、雄では雌からのフェロモンが引金となって追尾、放精行動が開始する。一般に性行動というと性ホルモン (性ステロイドホルモン) の関与が考えられる。哺乳類では、雄では雄性ホルモンが、雌では雌性ホルモンのうちの発情ホルモンである E_2 が性行動の発現に重要であると考えられている。しかし、魚類において雌性ホルモンである E_2 は卵黄蛋白前駆物質の合成が主要な作用であり、実際に卵巣が発達して性行動を行なうころには血液中の E_2 濃度は低下している。そこで、キンギョの性行動に性ホルモンが関与しているかどうか検討したところ、雌の性行動の発現には、卵巣で産生されるステロイドホルモンおよび卵巣の他の要因は必ずしも必要ではないことが明らかとなった⁽¹⁵⁾。雌の卵巣を摘出して、 $\text{PGF}_{2\alpha}$ を投与することにより、手術前と同様

にこの魚は放卵行動を行なう。ステロイドホルモンをシリコンチューブに入れて卵巣摘出魚に移植すると、血液中のステロイドホルモンは卵巣のある魚と同じ濃度に保たれるが、この処理により放卵行動がより活発になるということはない。卵巣をもたない雄のキンギョが PG 投与により雌の性行動を行なうこととあわせて考えると、キンギョの雌の性行動は PG が引金となって起こり、生殖腺の性ステロイドホルモンは必要条件ではないということになる。

一方、雄の性行動は、雌からの PG 代謝物フェロモンにより引金がかかる。この場合、雄性ホルモンが必要かどうかを検討するために、雌にキンギョの雄性ホルモンである KT のカプセルを移植してその効果を調べた⁽¹⁶⁾。雄の性行動を調べる場合には本来雄を使うべきであるが、キンギョの雄の精巣摘出手術が困難であるという技術的な理由と、雌に雄の性行動が誘起されるかという生物学的興味から、雌を用いた。

雌に KT のカプセルを移植して 3 か月後、これらの雌 (以下、KT 雌と略) のいる水槽内に PG を投与した雌 (以下、PG 雌と略) を入れてやると、KT 雌は PG 雌に対して雄と同様の追尾、放精行動を行なった。ただしこの場合、PG 雌から卵は出ず、KT 雌から精子が出るわけではないが、前述のとおり上になるのが雌の性行動で下になるのが雄の性行動であるから、どちらの魚がどちらの性の性行動を行なっているかはすぐに判別できる。実験当初は 3 か月後に効果を調べたが、その後 KT 投与後 1 週間程度でその効果が現われることがわかっている。また、テストステロンの効果は KT に比べてきわめて弱い。次に、この雄の性行動をするようになった KT 雌が、雌本来の性行動をするかどうか確かめるために PG 投与をすると、これらの KT 雌は放卵行動を行なうことがわかった。

これらの実験結果から、いくつかの興味深い知見が得られた。まず、雄の性行動の発現には性ホルモン (雄性ホルモン) の存在が必要である、と考えられる。今回の実験では雄でなく雌を使っているので、実際にこのことが雄にあてはまるかど

うかはまだ断定できないが、今後精巣摘出雄を使って実験を行なう予定である。また次に、一度雌として成熟した魚において雄の性行動が誘起できたことは、PG 投与により雄が雌の性行動をとることに対応して興味深い。さらに、KT により雌に雄の性質が現われても KT は雌本来の性行動の発現を抑制しないことが明らかとなった。

また実験期間中、当初の目的他に2つの興味深い結果が観察された。その1つは、KT カプセルにより雄の性行動を示した雌の卵巣が発達し、排卵して他の雄と正常な放卵行動を行なったことである。つまり、雄性ホルモンである KT は雌の性行動だけでなく、卵巣の発達、GTH サージ、排卵をも抑制しないのである。この KT 雌から産まれた卵は正常に受精、孵化した。

またもう1つの観察結果は、KT 雌に雄の二次性徴が現われたことである。キンギョでは産卵期の雄に追い星（おいぼし）と呼ばれる白い小さな突起が鰓ふたおよび胸ビレに二次性徴としてできるが、この追い星を発達させているのが KT であることが示された。

魚類の性的可塑性（両性性）

これまでのキンギョの性行動の成立についての知見をまとめると、“雌の性行動は PG が引金となって起こり、その場合性ホルモンは必要条件ではない。雄の性行動は、雌からの PG 代謝物フェロモンが引金となり、この場合雄性ホルモンの存在が必要条件である”ということになる。さらに一連の研究過程において、雌の性行動は雌だけでなく、PG 投与により雄においても起こり、雄の性行動は雄だけでなく、KT により雌においても起こることが明らかとなった。これらの結果から次のようなことが考えられる。通常、雄は雄の性行動のみを行ない、雌の性行動はしないが、これは雌の性行動ができないのではなくしないのである。すなわち、雄の場合、卵巣がなく PG が大量に産生されることがないため、通常は雌の性行動の引金が引かれることはないが、外部から PG を投与すれば、すぐに雌の性行動を行なう。また雌についても同様であり、雌では KT 産生が起こ

らないため通常雄の性行動はしないが、KT を与えることにより雄の性行動を行なう。さらに、ふだん使われていないほうの性の性行動の機構を活性化させても、もともともっていた本来の性の性行動の機構は抑制されることがない。キンギョ以外の魚では、同様な現象はサケ科のヒメマスで観察されている。雄のヒメマスの脳の特定の部位に電気刺激を与えると、その雄は性行動を行なうが、刺激の部位を変えると雌の性行動を行なうことが知られている⁽¹⁷⁾。

これらのことから、次のようなことが推測される。キンギョは通常その生活史において性転換を行わず、どちらか一方の性の生殖腺しかもたないが、性行動を制御する脳のレベルにおいては、雌雄両方の性行動を制御できる性的可塑性をもっているのではないかと考えられる。また、このキンギョの性行動における脳の性的可塑性は、性転換魚類のもつ“両性”性と比較しうるのではないかと考えられる。

魚類では、その生活史において性転換を行なう魚類が数多く知られている。性転換の様式は多様であるが、これらの魚類においては一生のうちで生殖腺の性が一方の性からもう一方の性になり、またそれに伴い性行動の性のパターンも変わる。したがって、性転換魚類では生殖腺だけでなく、性行動およびおそらく GTH 分泌が雌雄両方に対応できるような、脳の両性性が存在するものと考えられる。

脊椎動物の脳の性および脳の性分化については哺乳類において詳細に研究されている。ラットでは、受精時の性染色体の組合せにより遺伝的性が決まり、遺伝的性に従った遺伝子の発現により生殖腺の性が胎仔の発生過程に決まる。生殖腺が精巣であれば精巣からつくられるホルモンにより生殖器が雄型となり、生殖腺が卵巣であれば生殖器は雌型となる。さらに、出生前後の時期（周生期）に脳の性が決められる。哺乳類では脳の性は基本的に雌型で、周生期の雄性ホルモンの有無により脳が雄型あるいは雌型に分化することが知られている。すなわち、このときまで雌として分化してきた胎仔では、卵巣で雄性ホルモンがつくられな

図 6 ■ 魚類の脳の性についての仮説

魚類の脳は基本型が両性ではないとする仮説。性転換魚類ではそれぞれの性の相のときに、脳の一方の性の部分が機能し、その性の性行動が行なわれる。もう一方の性（影をつけてある部分）の機能は停止していると考えられるが、性転換により活性化される。性転換魚には一生のうちはじめが雌であとが雄になる雌性先熟型と、その反対の雄性先熟型がある。非性転換魚類では通常脳の片方の性の部分しか使われないが、機能的には両方の性の性行動に対応できる脳をもっている。ラットでは基本型は雌型で、雄では、雄性ホルモンの作用により雄の部分ができ、同時に雌の部分には抑制がかかり、通常機能できないようになっている。

いたため、脳はそのまま雌型となるが、雄として分化してきた胎仔では精巣で雄性ホルモンが産生され、この雄性ホルモンの作用により脳が雄型に分化する。この場合、同時に雌型の部分の抑制が起こる。このようにして決まった脳の性は不可逆で、その後変わることがない。そして個体が性成熟に達すると、この脳の性と同じ性のパターンの性行動および GTH 分泌が起こるようになる。すなわち、脳が雄に分化していれば雄型の性行動と GTH 分泌を示すようになり、脳が雌に分化していれば雌型の性行動と GTH 分泌を示し、逆の性のパターンを示すことはない^(18,19)。

魚類については、脳の性分化に関する知見はほとんどないが、ラットのような様式の性分化があてはまるとは思われない。生殖腺、性行動および

GTH 分泌において両性性をもつと考えられる性転換魚類の脳では、“雌の相”のときには、脳の雌の部分が機能して雄の部分の機能は停止し、“雄の相”に変わると、脳の雄の部分が活性化して雌の部分は停止する、という機構が考えられる（図 6）。この場合、キンギョにみられたのと同様、一方の性の機能は他方を抑制しない。そのためラットとは異なり、1 個体が両方の性の性行動を行なうことができるのではないだろうか。またキンギョのような性転換しない魚においては、通常雌では一生のうち脳の雌の部分だけが、また雄では雄の部分しか機能しないが、潜在的に両方の性に対応する能力をもっていることは、雄性ホルモン、PG 投与の実験から明らかである。

キンギョでは性行動に加えて、GTH 分泌が雌雄に特異的なパターンを示すことが知られている。すなわち、雌の“排卵

GTH サージ”と雄の“フェロモン誘起 GTH サージ”である。最近筆者らは、雌のキンギョが雄性ホルモンにより雄型の GTH 分泌パターンを示すという、性行動だけでなく GTH 分泌においても両性性をもつことを確認している⁽²⁰⁾。このような事実から、脳の両性性という性質は、性転換する魚類に特別にみられるものではなく、性転換しない魚類にも存在する共通した性質ではないかと考えられる。さらに筆者らは、成熟した雌のキンギョにおいて、雄性ホルモンにより卵巣内に精巣が分化することを観察している。これは、非性転換魚であるキンギョにおいても、性転換魚にみられるような生殖腺の両性性が存在することを意味している⁽²¹⁾。

性転換魚がこの脳および生殖腺の両性性を活用

するために非性転換魚にはない特別な調節機構をもっているのかどうかは明らかでないが、非性転換魚においても脳、生殖腺の両性性をもっているものと考えられる。これらのことから、性転換するかしないかという繁殖戦略の違いは、この両性性を活用するかしないかとも言ひ換えることができるのではないだろうか。

*

キンギョの性行動の内分泌調節を明らかにすることによって始まった研究が、雌雄に逆の性の性行動を行なわせたことにより、性行動の性的可塑性へという方向へ進んできた。本稿では、前半でキンギョの性行動の内分泌調節についてまとめたが、これまでの研究は、性行動を制御する脳にかかわる脳以外の要因、すなわちソフトウェア的なものであったが、今後は脳自身というハードウェアについての研究が課題であり、神経科学、分子生物学的手法の活用が必要であると考えられる。

また後半は、キンギョの性行動についてのわずかな知見をもとに、魚類の脳の両性性という誇大広告的な説をあげたが、筆者自身まだこの説には不十分なところが多くあると思っている。たとえば非性転換魚であるキンギョがなぜ両性性を保持する必要があるのか、という疑問に対する明確な説明はない。今後、この説に対するご批判、ご助言をいただければ幸いである。なお、性転換魚類の繁殖戦略についての詳細は中園と桑村の著説⁽²²⁾を、魚類のフェロモンについては尾形と北村の論文⁽²³⁾を参照されたい。

今回紹介した筆者の研究は、東京大学農学部水産学科羽生研究室、カナダ・アルバータ大学理学部動物学科 Stacey 研究室および東京大学農学部水産学科会田研究室で行なったものである。また本稿執筆の機会を与えて下さった東京大学農学部水産学科伏谷伸宏教授および本稿に対するご助言、ご校閲をいただいた東京大学農学部水産学科佐野光彦博士に深く感謝いたします。

文献

- 1) 隆島史夫, 羽生 功(編): “水族繁殖学”, 緑書房, 1989.
- 2) 板沢靖男, 羽生 功(編): “魚類生理学”, 恒星社厚生閣, 1991.
- 3) M. Kobayashi, K. Aida & I. Hanyu: *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **52**, 1153 (1986).
- 4) M. Kobayashi, K. Aida & I. Hanyu: *Gen. Comp.*

Endocrinol., **69**, 301 (1988).

- 5) M. Kobayashi, K. Aida & I. Hanyu: *Gen. Comp. Endocrinol.*, **73**, 469 (1989).
- 6) M. Kobayashi, K. Aida & I. Hanyu: *Fish Physiol. Biochem.*, **7**, 141 (1989).
- 7) K. Yamamoto, Y. Nagahama & F. Yamazaki: *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, **32**, 977 (1966).
- 8) M. Kobayashi, K. Aida & I. Hanyu: *Gen. Comp. Endocrinol.*, **67**, 24 (1987).
- 9) H. Kezuka, M. Kobayashi, K. Aida & I. Hanyu: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **55**, 2099 (1989).
- 10) M. Kobayashi, K. Aida & I. Hanyu: *Gen. Comp. Endocrinol.*, **62**, 70 (1986).
- 11) M. Kobayashi, K. Aida & I. Hanyu: *Gen. Comp. Endocrinol.*, **63**, 451 (1986).
- 12) J. G. Dulka, N. E. Stacey, P. W. Sorensen & G. J. Van Der Kraak: *Nature*, **325**, 251 (1987).
- 13) N. E. Stacey & A. N. Kyle: *Physiol. Behav.*, **30**, 621 (1983).
- 14) N. E. Stacey, J. R. Cardwell, N. R. Liley, A. P. Scott & P. W. Sorensen: “Perspectives in Comparative Endocrinology”, ed. by K. G. Davey, R. E. Peter and S. S. Tobe, National Research Council of Canada, Ottawa 1994, p. 438.
- 15) M. Kobayashi & N. E. Stacey: *Horm. Behav.*, **27**, 38 (1993).
- 16) M. Kobayashi & N. E. Stacey: 投稿準備中.
- 17) M. Satou, Y. Oka, M. Kusunoki, T. Matsushima, M. Kato, I. Fujita & K. Ueda: *Physiol. Behav.*, **33**, 441 (1984).
- 18) 新井康充: “脳から見た男と女”, 講談社, 1983.
- 19) 新井康充: “ここまでわかった! 女の脳・男の脳”, 講談社, 1994.
- 20) M. Kobayashi, K. Furukawa, & K. Aida: 投稿準備中.
- 21) M. Kobayashi, K. Aida & N. E. Stacey: *Zool. Sci.*, **8**, 389 (1991).
- 22) 中園明信, 桑村哲生(編): “魚類の性転換”, 東海大学出版会, 1987.
- 23) 尾形 博, 北村章二: 化学と生物, **32**, 697 (1994).

お知らせ

「さきがけ研究 21」研究報告会

日 時: 平成 7 年 1 月 18 日 (水) ~ 20 日 (金) 12 時 30 分開場

場 所: お茶の水スクエア (千代田区神田駿河台 1-6)

主 催: 新技術事業団

プログラム: 第 1 部 1 月 18 日 (水) 13 時 30 分 ~ 「構造と機能物性」研究領域の発表・高良和武(筑波研究学園) / 第 2 部 1 月 19 日 (木) 13 時 ~ 「光と物質」研究領域の発表・本多健一(東京工芸大) / 第 3 部 1 月 20 日 (金) 13 時 ~ 「細胞と情報」研究領域の発表・大澤文夫(愛知工業大)

参加料: 無料

問合せ先: 〒332 埼玉県川口市本町 4-1-8

(川口センタービル14F)

新技術事業団 個人研究推進室 金子, 高木

Tel. 048-226-5610 Fax. 048-226-5653