ホシガレイの仔稚魚期における消化系の発達と 変態関連ホルモンの動態

堀田 又 治,^{1*} 有 瀧 真 人,² 太 田 健 吾,^{2,a} 田 川 正 朋,¹ 田 中 克¹

(2000 年 3 月 27 日 受付, 2000 年 7 月 3 日 受理)

¹京都大学大学院農学研究科, ²日本栽培漁業協会宮古事業場

Development of the Digestive System and Metamorphosis Relating Hormones in Spotted Halibut Larvae and Early Juveniles

Yuji Hotta,^{1*} Masato Aritaki,² Kengo Ohta,^{2,a}
Masatomo Tagawa,¹ Masaru Tanaka¹

¹Graduate School of Agriculture, Kyoto University, Kyoto 606-8502, ²Japan Sea-Farming Association, Miyako Station, Sakiyama, Iwate 027-0097, Japan

In 1997 and 1998, spotted halibut *Verasper variegatus* were experimentally reared from eggs through early juveniles at the Miyako Station of Japan Sea-Farming Association in Iwate Prefecture. The primitive digestive system of *V. variegatus* differentiated at the C stage at which eyes pigmented and the mouth opened. The gastric gland and pyloric caeca first appeared at the E stage, initiation phase of metamorphosis. The number of gastric glands and the volume of stomach lumen increased markedly as metamorphosis proceeded. Intestinal epithelial cell height increased from the C stage to the F stage, early stage of metamorphosis. Tissue concentrations of cortisol in larvae increased markedly to a peak of 48.7 ng/g BW just before initiation of metamorphosis, then decreased during metamorphosis. Thyroxine (T₄) levels increased gradually during the early metamorphic stage, reaching peak levels at metamorphic climax, then declined by approximately 50%. Triiodothyronine (T₃) remained at low levels throughout metamorphosis. Although these hormone patterns in *V. variegatus* were similar to those in Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*, the adult-like digestive system of *V. variegatus* developed earlier than that of Japanese flounder. This precocity seems to relate to some ecological characteristics, such as settling behavior, in *V. variegatus*.

キーワード：ホシガレイ，初期発育，変態，消化系，甲状腺ホルモン，コルチゾル

ホシガレイ *Verasper variegatus* は北太平洋西部に分布するカレイ科マツカワ属の 1 種である。日本周辺では北海道以南の太平洋および日本海の沿岸域に分布し，成魚は全長 60 cm 程度にまで達する。本種は大変美味であるが，その漁獲量は極めて少ないため，地域によってはヒラメ *Paralichthys olivaceus* の数倍の値段で取り引きされるほどの高級魚として扱われており，新たな栽培漁業の対象種として注目されている。現在ではいくつかの水産試験場などで技術開発への取り組みがなされており，

今後はさらに多くの機関で研究され始めるものと思われる。日本栽培漁業協会宮古事業場では，平成元年より親魚養成から仔稚魚飼育までの技術開発が試みられてきたが，¹⁾ 初期減耗が激しいため種苗の量産には至っていない。本種に関する生物学的知見は非常に少なく，天然仔稚魚の外部形態と生態については内田²⁾ および乃一ら³⁾ 卵発生とふ化仔魚の外部形態については水戸⁴⁾ および田北ら⁵⁾ の報告があるものの，仔稚魚期の内部形態や生理的变化に関する知見は見られない。一方，栽培漁業の先行種であ

* Tel : +81-75-753-6225, Fax : +81-75-753-6229, E-mail : Yuji.Hotta@ma7.seikyou.ne.jp

^a 現所属：日本栽培漁業協会伯方島事業場 (Japan Sea-Farming Association Hakatazima Station, Ehime 794-2305, Japan)

るヒラメでは、発育・成長に伴う消化系の発達過程の概要が既に明らかにされている。⁶⁾ また、甲状腺ホルモンが変態を制御し、⁷⁻⁹⁾ コルチゾルが甲状腺ホルモンの働きを促進する¹⁰⁾ことが明らかにされている。本種においても、甲状腺ホルモンやコルチゾルが同様な役割を担っていることが予想され、その動態を明らかにすることは変態過程解明の第一歩として極めて重要と考えられる。

前述のとおり本種は資源量が極めて少なく、天然仔稚魚の生理・生態的知見を得ることは非常に困難である。したがって、飼育実験を通じて生理や行動に関する知見を得ることは、その生活史を理解する上で不可欠である。本報では、飼育したホシガレイ仔稚魚を用いて発育初期における消化系の変化を調べるとともに、発育や変態に関係の深い甲状腺ホルモンとコルチゾルの動態を検討した。

材料と方法

飼育 供試魚には1997年および1998年に日本栽培漁業協会宮古事業場で飼育されたホシガレイ仔稚魚を用いた。親魚には岩手県大船渡市周辺で得られた天然魚を養成したものを用いた。この養成親魚から採卵し、湿導式で受精させた卵を500 L 透明ポリカーボネイト水槽に収容し、水温が10℃を下回らないように調節して、流水・弱通気条件下でふ化まで管理した。1997年の飼育ではふ化仔魚10.2万個体を10 m³ 角形コンクリート水槽に収容後、水温を徐々に上げ、飼育10日目からは18℃を下回らないように調節した。なお、全飼育期間中の水温は9.5–19.8℃（平均17.3℃）の範囲で推移した。飼育期間中の餌料には、シオミズツボムシ *Brachionus plicatilis*、アルテミア *Artemia* sp. のノープリウス幼生および配合飼料を用い、Fig. 1の餌料系列に従ってそれぞれ給餌した。1998年の飼育では50 m³ 角形コンクリート水槽にふ化仔魚19.7万個体を収容し、水温6.7–18.0℃（平均16.4℃）で飼育した。給餌は1997年の飼育とほぼ同様に行った。

外部形態の観察および計測 ふ化直後から5日ごとに約20個体の仔稚魚をブアン液で固定し、24時間後に80% エタノール液に移して保存した。このブアン液固定サンプルを用いて実体顕微鏡下でステージ識別を行った後、万能投影機を用いて体長測定を行った。体長は、初期には脊索末端までの脊索長で代用した。なお、ふ化直後およびふ化後8日

Fig. 1. Growth of larvae and early juveniles in *Verasper variegatus*. Closed circles and vertical lines indicate mean body length and one unit of standard deviation of body length, respectively. Feeding schedule is illustrated at the top of the figure.

目以降の観察には1997年に飼育された個体を用い、ふ化後1–7日目の観察のみ1998年に飼育された個体で補足した。本研究におけるホシガレイの発育ステージは有瀧ら¹¹⁾によるステージ区分A–Iに従った。

湿重量測定 湿重量測定には1998年に飼育された仔稚魚を用いた。10%ホルマリン液に固定後70%エタノールに保存したサンプルを万能投影機を用いて拡大し体長を測定した後、順次60%, 40%, 20%のエタノールにそれぞれ1時間以上ずつ浸し、最後に蒸留水に1時間浸漬した。このようにして標本中のエタノールを水に置き換えた後、体表の水分を十分拭き取り、湿重量を0.1 mgまで測定した。なお、ホルマリン固定前の生体標本より得られた全長および体重と、エタノール保存後に上記の方法で測定した値との差は10%以内に収まっており（Fig. 2a）、測定前処理の違いによる大きな差はないことを確認している。

組織学的観察 外部形態の観察が終了したブアン液固定サンプルを用いて、常法に従って作製した厚さ5 μmの組織切片にヘマトキシリンとエオシンによる二重染色を施し、各発育ステージにおける消化系の発達過程と甲状腺細胞の形態を観察するとともに、腸の上皮細胞の高さを測定した。腸上皮細胞の測定には、腸の中央部に位置する単層立方上皮細胞で、ほぼ垂直に切れているものを選び、その直径を

Fig. 2. Size-weight relationship of larvae and juveniles in *Verasper variegatus*. (a) Total length and wet body weight of fresh samples and the samples preserved in 70% ethanol after 10% formaline fixation. (b) Body length and wet body weight of the fixed samples, being expressed logarithmically. The equation of the relationship between body length (L) and wet body weight (W) is expressed by $\log W = 4.79 \cdot \log L - 9.15$ (7 mm BL to 10 mm), $\log W = 4.84 \cdot \log L - 8.84$ (10 mm to 13.5 mm), and $\log W = 2.69 \cdot \log L - 3.25$ (larger than 13.5 mm).

測定した。なお、A および C-I ステージの観察には 1997 年に飼育された個体を用い、B ステージの観察のみ 1998 年に飼育された個体を用いて補足した。

ホルモン分析 受精直後から 1–12 日ごとに湿重量約 200 mg (少なくとも 3 個体以上) の卵および仔稚魚を採集し、 -80°C で凍結保存した。凍結保存した卵および仔稚魚の魚体全体から甲状腺ホルモン (チロキシン: T_4 および 3,5,3'-トリヨードチロニン: T_3) およびコルチゾルを抽出した後、ラジオイムノアッセイ法 (RIA 法) を用いて各ホルモンの体組織中濃度を測定した。なおホルモンの抽出法および RIA 法は、甲状腺ホルモンについては Tagawa and Hirano¹²⁾ に、またコルチゾルについては Hiroi *et al.*¹³⁾ に従った。

結 果

眼の移動の概要 有瀧ら¹¹⁾ によるステージ区分に従って、本種の左眼の移動と発育ステージとの関係を Table 1 に示した。有瀧ら¹¹⁾ は左眼の移動が始まる発育段階を F ステージとしており、左眼の移動が終了する段階を I ステージとしている。以下、変態期とは F–I ステージを表す。

成長と発育 体長とふ化後日数の関係を Fig. 1 に示した。3.4 mm でふ化した仔魚の体長は卵黄吸収とともに伸長し、ふ化後 5 日目には 5.5 mm に達した。その後の 5 日間は体長の増加は停滞したが、

Table 1. Determination of developmental stages based on eye migration modified from Aritaki *et al.*¹¹⁾

Stage	Characteristics
E	Eye migration does not occur.
F	Left eye starts migration, but is not visible from the ocular side.
G	Left eye is migrating and is visible from the ocular side.
H	Left eye reaches the median line.
I	Eye migration has finished.

15 日目から再び増加し始め、30 日目には 10.3 mm に達した。35 日目を過ぎると体長の伸びは加速し、50 日目には 20.6 mm、60 日目には 21.2 mm に達した。

体長と体重 (湿重量) の関係を Fig. 2b に示した。体重の増加は、体長 7 mm までは緩やかであったが、その後体高の増大など体形の変化に対応して顕著となった。体長 10 mm 前後では脊索末端の屈曲に伴い体長の増加が停滞するため (Fig. 1)、一時的に体重の増加が顕著に現れているようにみえるが、体長 7 mm から 10 mm までの増加率と体長 10 mm から 13.5 mm までの増加率はほぼ等しかった。体長 (L) と体重 (W) の関係を対数軸で表し直線回帰すると、体長 7 mm から 10 mm では $\log W = 4.79 \cdot \log L - 9.15$ により、体長 10 mm から

13.5 mm では $\log W = 4.84 \cdot \log L - 8.84$ により表された。変態が完了する体長 13.5 mm 以降では体重の増加率はやや低くなり、 $\log W = 2.69 \cdot \log L - 3.25$ で表された。

発育ステージと体長およびふ化後日数の関係を Fig. 3 および Table 2 に示した。各発育ステージには 2-3 mm の体長幅が認められたが、その平均体長はほぼ連続的に変化した。有瀧ら¹¹⁾にみられる

Fig. 3. Size distribution at each developmental stage of larvae and juveniles in *Verasper variegatus*. Closed squares and vertical lines show mean body length and range in body length, respectively.

ように、外部形態に顕著な変化が生じる E から H ステージの平均体長はそれぞれ 9.4 mm, 11.1 mm, 12.4 mm, 14.7 mm であった。また、I ステージの最小体長は 15.0 mm であった。

消化系の発達 発育に伴う消化系の組織学的発達過程を Fig. 4 に示した。A ステージでは開口はみられず、消化管は直線状の細い管として観察され、その一部でのみ開腔が認められた。B ステージでは依然未開口であったが、脊索腹側に沿って直走する消化管は口腔から肛門直前まで開通した (Fig. 4a)。C ステージになると胃・腸・直腸がくびれによって明瞭に区分され、腸の内腔は著しく拡大するとともに、腸管は回旋した (Fig. 4b)。また、肝臓および脾臓の組織学的分化が確認された。D ステージでは胃の粘膜は厚くなり始め、腸内腔もさらに拡大し、わずかに粘膜のひだが発達し始めたが、胃腺や幽門垂の分化はみられなかった。E ステージでは、胃が拡大し始めるとともに少数の胃腺が初めて粘膜中に観察された (Fig. 4c)。また、最前部の腸管壁は膨出し始め、幽門垂の分化が確認された (Fig. 4d)。F ステージでは胃は後方へ膨らむとともに胃腺の数が増え (Fig. 4e)、幽門垂も伸長し、腸粘膜のひだも著しく発達した (Fig. 4f)。G ステージ以降では、胃は腹腔の後部から腹部に沿って伸長拡大し、I ステージには半回転する形となった (Fig. 4g)。

腸上皮細胞の高さ 腸上皮細胞の高さの変化を

Table 2. Stage procession of *Verasper variegatus*

Stage	Days after hatching											
	0	4	5	10	15	20	25	30	35	41	45	50
A	100											
B		100	47.6									
C			52.4	100	58.8							
D					41.2	100	4.2					
E							87.5	30.2				
F							8.3	56.6	30.8	2.6		
G								13.2	69.2	21.1		
H										39.5		
I										36.8	100	100
mean BL (mm)	3.4	5.1	5.5	5.5	6.4	7.5	9.3	10.3	12.3	15.2	18.6	20.6
Total	30	21	21	36	34	20	24	53	39	39	23	7

Numerals indicate % of fish in each of the developmental stages at days after hatching. Total number of examined fish is expressed at the bottom of the table.

Fig. 4. Development of the digestive tract of larvae and juveniles in *Verasper variegatus*. (a) B-stage (3 days after hatching, BL = 4.6). Scale bar = 500 μ m. (b) C-stage (10 days after hatching, BL = 5.5). Scale bar = 300 μ m. (c) Gastric glands at E-stage. Scale bar = 100 μ m. (d) E-stage (25 days after hatching, BL = 10.0). Scale bar = 500 μ m. (e) Gastric glands at F-stage. Scale bar = 100 μ m. (f) F-stage (30 days after hatching, BL = 11.3). Scale bar = 500 μ m. (g) I-stage (41 days after hatching, BL = 16.2 mm). Scale bar = 500 μ m. gg: gastric glands, in: intestine, li: liver, no: notochord, pa: pancreas, pc: pyloric caeca, re: rectum, st: stomach, ug: undifferentiated gut, yo: yolk sac.

Fig. 5. Changes in intestinal epithelial cell height of larvae and juveniles in *Verasper variegatus*. Closed squares and vertical lines show mean values of epithelial cell height and one unit of standard deviation of epithelial height.

Fig. 6. Developmental changes in cortisol and thyroid hormone concentrations in tissues from fertilized eggs to early juveniles. Vertical lines indicate one unit of standard error of each hormone.

Fig. 5に示した。腸上皮細胞の高さはAからCステージまではほぼ10 μm でほとんど変化はみられなかったが、開口し腸管が回旋するCステージから増大し始め、成魚型の消化系の基本的構造が整うFステージまで増加傾向が続いた。その後、Gステージからは増加は停滞し、HステージからIステージにかけてはわずかに減少傾向が見られた。

甲状腺ホルモンとコルチゾルの動態 卵から変態

Fig. 7. Thyroid follicles of larvae in the pre-metamorphic phase and metamorphic climax. (a) Pre-metamorphic larvae (E-stage, 25 days after hatching, BL=10.0). Scale bar=100 μm . (b) Metamorphic climax larvae (G-stage, 35 days after hatching, BL=12.1). Scale bar=100 μm .

完了までの甲状腺ホルモン (T_3 , T_4) およびコルチゾルの体組織中濃度の推移を Fig. 6 に示した。甲状腺ホルモンは卵中にも存在し、卵黄が吸収し尽くされるふ化後7~8日目に最低値を示した後、30日目までは低レベルで推移した。この時期には甲状腺ろ胞は小型で、その数も少数であった (Fig. 7a)。 T_4 濃度はふ化後30日目から急激に上昇し始め、36日目にピークに達した。この時期には、甲状腺ろ胞の組織像にも機能の亢進が伺われた (Fig. 7b)。その後 T_4 濃度は減少傾向を示し、40日目には半減した。 T_3 濃度はふ化後30日目にわずかに増加する傾向は認められたものの、仔魚期を通じて大きな変化は認められなかった。一方、コルチゾルも卵中に存在し、ふ化直後に最低値を示した。コルチゾル濃度のピークは変態開始に相当するふ化後30日目にみられ、その後は減少傾向を示した。

考 察

消化系の発達 消化器官の構造や機能の発達過程を明らかにすることは、摂餌に関する基礎的な知識を与え、飼育技術を向上させるために不可欠である。一般に、硬骨魚類の消化系の発達過程には摂餌開始時および変態期の2つの顕著な分化期が認められる。¹⁴⁻¹⁶⁾ 本種においても、CステージとE-Fステージの2つの時期に消化系の著しい変化が認められた。摂餌を開始するCステージには腸・直腸や肝臓・膵臓が分化することにより、外部栄養を消化・吸収することが可能となる。またこの時期には、膵臓系消化酵素であるアミラーゼとトリプシンの活性が高まる。(著者ら, 未発表) さらに、腸管の伸長・回旋によって消化・吸収面積が拡大する。一方、食道と腸の間に分化した初期の胃は短く、粘膜や筋肉層も未発達であるため、摂餌した食物を一時的に貯え化学的に消化する機能は発達していないと推定される。その後、変態開始までは主に腸管の伸長や粘膜のひだの発達と上皮細胞の成長および機能的な発達が進むことにより、消化・吸収能力は高まるものと考えられる。

変態開始直前のEステージになると胃の粘膜が肥厚し、胃腺の原基が出現するとともに、腸の最前部には幽門垂が分化し始める。Fステージになると胃腺の数は著しく増加するとともに、胃腺由来の消化酵素であるペプシンの活性が高まる(著者ら, 未発表)ことから、胃が消化器官として機能的になると考えられる。またこの時期には幽門垂が伸長し、腸粘膜のひだが著しく増加することによって腸の表面積が増大し消化・吸収が効率的に行われるようになると推定される。機能的な胃腺と幽門垂の分化は、消化系が成魚型になることを意味する。¹⁶⁾ 本種のFステージは変態開始期に相当し、この時期に機能的な胃腺と幽門垂を備えた成魚型の消化系が確立すると言える。

飼育したヒラメ仔魚では、変態盛期のGステージで胃腺と幽門垂が分化することが知られており、⁶⁾ 外部形態を基準に消化系の発達を両種で比較すると、本種の方がヒラメよりも早い発育段階で胃腺および幽門垂が分化することが示された。変態期に浮遊から着底へと生活様式を変化させる異体類では、成魚型の消化系が完成することは着底に伴う摂餌生態の変化と深く関わると考えられる。ヒラメの着底はHステージで起こることが野外観察を通じ

て明らかにされており、¹⁷⁾ 一方、本種の天然採集魚では左眼が移動中に接岸・着底すると報告されている。^{2,3)} 本研究の飼育実験においても左眼の移動が始まるFステージ(変態初期)に着底が観察された。ホシガレイとヒラメの間にみられる消化系の発達過程の差異は両種の着底過程の違いと対応している。しかし、ヒラメにおいても飼育条件下では一時的に水槽底に横たわる行動(擬似着底行動)がEステージから一部の仔魚で観察されており、¹⁸⁾ また、有瀧ら¹¹⁾によると飼育したホシガレイのFステージにおける着底は完全な底生生活への移行ではなく、摂餌のために頻繁に浮遊状態へ戻るとされている。したがって、消化系の成魚型への発達と着底との関連については、着底に伴う摂餌行動の変化をさらに詳しく観察した上で考察する必要がある。

変態期に起こる消化系の形態変化の一つとして、ヒラメでは着底時に腸および直腸上皮細胞の高さが急減することが明らかにされており、上皮細胞の入れ替えが生じている可能性が推定されている。¹⁹⁾ ホシガレイではヒラメのように着底と連動した上皮細胞層の著しい変化は認められない。本種では、変態期に腸や直腸上皮細胞が成魚型に入れ替わることがあったとしても、かなり漸進的であるため、顕在化しないのではないかと推定される。ヒラメでは、着底期には摂餌率が著しく低下し、消化系機能の転換に連動した摂餌活動の一時的停止が示唆されている。²⁰⁾ さらに、ヒラメでは腸上皮細胞の高さは飢餓に敏感に反応し減少することが明らかにされている。¹⁹⁾ Figure 5に示したように、本種では変態着底時に上皮細胞層の高さの著しい減少が生じないため、本種が着底期に摂餌を一時的に停止し、飢餓状態に陥る可能性は少ないと判断される。

甲状腺ホルモンとコルチゾルの動態 甲状腺ホルモンが変態制御ホルモンであることは、両生類で盛んに研究が行われ、既に明らかとなっている。魚類においても仔魚から稚魚への移行期に T_4 濃度のサージ(一過性の濃度の急上昇)が起こることがクロダイ、²¹⁾ マダイ、²²⁾ スズキ、²³⁾ クロアナゴ²⁴⁾などで報告されており、変態期に著しい形態変化が生じる異体類に関しては、ヒラメをモデルに先駆的な研究が行われている。さらに近年では、ヒラメの近縁種である summer flounder *Paralichthys dentatus*においても、変態と甲状腺ホルモンに関する一連の研究が展開されている。²⁵⁻²⁸⁾ またコルチゾルについては、 T_4 濃度のピークに先立って変態開始期の前後

にピークを示すことが、ヒラメ,²⁹⁾ スズキ,²³⁾ クロアナゴ²⁴⁾などで報告されている。一方、ヒラメや summer flounder と同じ異体類でも、カレイ科魚類に関しては依然知見が少なく、田中ら³⁰⁾による報告があるのみである。本研究の結果から、ホシガレイの個体発生に伴う甲状腺ホルモンとコルチゾルの動態はヒラメの場合²⁹⁻³²⁾とほぼ同様であることが明らかとなった。このことから、本種においても甲状腺ホルモンが変態期の形態変化に強く関わっている可能性が示唆された。

発育初期の外部形態の変化として多くのヒラメ科魚類では、浮遊期に背鰭前部の鰭条が伸長し、変態期に収縮する現象がみられる。³³⁾ この背鰭伸長鰭条の収縮に甲状腺ホルモンが作用し、またコルチゾルが甲状腺ホルモンによる鰭条収縮作用を促進することがヒラメの伸長鰭条を用いた *in vitro* の実験によって明らかにされている。¹⁰⁾ 一方、カレイ科魚類では背鰭の伸長や収縮はみられないものの、³³⁾ 同じように浮遊期に胸鰭が拡大し、変態期に収縮することが知られている。木下（未発表）によると、異体類では変態着底とともに浮遊期に拡大した膜状の胸鰭が収縮し、その後鰭条を伴った成魚型の胸鰭へと作り替えられることが明らかにされている。著者ら（未発表）も、本種において変態期に胸鰭が著しく収縮し、その後再形成されることを確認しているとともに、変態期における T_4 濃度の上昇は胸鰭面積の減少とよく対応していることを明らかにしていることから、ヒラメの伸長鰭条の収縮と同様に胸鰭の収縮にも甲状腺ホルモンやコルチゾルが関与していることが推定される。

さらに甲状腺ホルモンの作用としては、胃腺の分化を促進することがヒラメ³⁴⁾および summer flounder²⁷⁾で実験的に示されている。本種では、胃腺は変態開始期に相当する E-F ステージに形成され始め、変態盛期にその数が増加することが本研究から明らかになった。胃腺が形成され始める時期は T_4 濃度の上昇期と対応するものの、 T_4 濃度のピークよりも早い時期にみられた。本種においても甲状腺ホルモンが胃腺の分化を促進するかどうかは明らかにされていないものの、甲状腺ホルモンの受容体の発現時期などについても検討する必要がある。

以上のように、甲状腺ホルモンとコルチゾルの動態はホシガレイとヒラメではよく似た傾向を示したものの、着底過程や消化系の発達過程については両種で違いがみられ、本種の初期発育における種特異

性が認められた。ヒラメでは水温によって変態サイズが変化するとともに、³⁵⁾ T_4 濃度の上昇する時期も変化することが明らかにされている。³⁶⁾ コルチゾルはストレスによって上昇することが魚類でも知られているが、³⁷⁾ 変態期に見られる甲状腺ホルモン濃度の増加がどのような引き金によって起こるかは明らかにされていない。多くの異体類に見られる接岸移動や着底行動およびそれに伴う生活環境の変化が甲状腺ホルモンやコルチゾルの分泌に何らかの影響を与える可能性も考えられる。今後は、様々な環境条件下での甲状腺ホルモンとコルチゾルの動態についてさらに詳しく検討する必要がある。

謝 辞

本研究を行うにあたり、種々の便宜を図って頂いた日本栽培漁業協会宮古事業場服部圭太場長に深く御礼申し上げる。また、実験に際して多くのご協力を頂いた当研究室の大学院生諸氏に御礼申し上げる。本研究の一部は農林水産省「健苗育成技術開発委託事業」の予算により、社団法人日本栽培漁業協会と京都大学大学院農学研究科海洋生物増殖学研究室による共同研究として実施された。

文 献

- 1) 津崎龍雄. 栽培漁業と新養成技術 38 ホシガレイの種苗生産. 水産の研究 1992; **11**: 105-111.
- 2) 内田恵太郎. 本邦産異体魚類の変態期前後Ⅱホシガレイ. 動雑 1933; **45**: 268-277.
- 3) 乃一哲久, Subiyanto, 神原利和, 千田哲資. 九州西岸の砂浜海岸におけるホシガレイ仔稚魚の出現. 平成3年度日本水産学会秋季大会講演要旨集, 1991; 36.
- 4) 水戸 敏. 日本近海に出現する浮遊性魚卵—Ⅹコバンザメ目およびカレイ目. 魚雑 1963; **11**: 88 Plate33.
- 5) 田北 徹, 藤田矢郎, 道津喜衛. ホシガレイの卵発生およびふ化仔魚について. 長崎大学水産学部研究報告 1967; **23**: 101-106.
- 6) 安永義暢. ヒラメ稚仔消化器官の発達について. 東海水研報 1972; **69**: 75-89.
- 7) Inui Y, Miwa S. Thyroid hormone induces metamorphosis of flounder larvae. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1985; **60**: 450-454.
- 8) Miwa S, Inui Y. Effects of various doses of thyroxine and triiodothyronine on the metamorphosis of flounder (*Paralichthys olivaceus*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 1987; **67**: 356-363.
- 9) Miwa S, Inui Y. Histological changes in the pituitary-thyroid axis during spontaneous and artificially-induced metamorphosis of larvae of the flounder *Paralichthys olivaceus*. *Cell Tissue Res.* 1987; **249**: 117-123.
- 10) de Jesus EG, Inui Y, Hirano T. Cortisol enhances the stimulating action of thyroid hormones on dorsal fin-ray resorption of flounder larvae *in vitro*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1990; **79**: 167-173.

- 11) 有瀧真人, 太田健吾, 堀田又治, 田中 克. ホシガレイ飼育仔稚魚の形態発育および成長. 日水誌 2001; **67**: 58-66.
- 12) Tagawa M, Hirano T. Changes in tissue and blood concentrations of thyroid hormones in developing chum salmon. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1989; **76**: 437-443.
- 13) Hiroi J, Sakakura Y, Tagawa M, Seikai T, Tanaka M. Developmental changes in low-salinity tolerance and responses of prolactin, cortisol, and thyroid hormones to low-salinity environment in larvae and juveniles of Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. *Zool. Sci.* 1997; **14**: 987-992.
- 14) 田中 克. 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究Ⅰ前期仔魚の消化系の発達. 魚雑 1969; **16**: 1-9.
- 15) 田中 克. 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究Ⅱ摂餌開始時の仔魚の消化系の特徴. 魚雑 1969; **16**: 41-49.
- 16) 田中 克. 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究Ⅲ後期仔魚の消化系の発達. 魚雑 1971; **18**: 164-174.
- 17) 南 卓志. ヒラメの初期生活史. 日水誌 1982; **48**: 1581-1588.
- 18) 青海忠久. 飼育実験からみたヒラメの変態と着底過程. 水産海洋研究会報 1985; **47**・**48**: 81-84.
- 19) Gwak W, Seikai T, Tanaka M. Evaluation of nutritional status of laboratory-reared Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* larvae and juveniles based on morphological and histological characteristics. *Fisheries Sci.* 1999; **65**: 339-346.
- 20) Tanaka M, Kawai S, Senta T, Burke JS. Development of the digestive organ system in Japanese flounder in relation to metamorphosis and settlement. *Mar. Fresh. Behav. Physiol.* 1996; **28**: 19-31.
- 21) Tanaka M, Kimura R, Tagawa M, Hirano T. A thyroxine surge during development of black sea bream larvae and its ecological implication in inshore migration. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1991; **57**: 1827-1832.
- 22) Kimura R, Tagawa M, Tanaka M, Hirano T. Developmental changes in tissue thyroid hormone levels of red sea bream *Pagrus major*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1992; **58**: 975.
- 23) Pérez R, Tagawa M, Seikai T, Hirai N, Takahashi Y, Tanaka M. Developmental changes in tissue thyroid hormones and cortisol in Japanese sea bass *Lateolabrax japonicus* larvae and juveniles. *Fisheries Sci.* 1999; **65**: 91-97.
- 24) Yamano K, Tagawa M, de Jesus EG, Hirano T, Miwa S, Inui Y. Changes in whole body concentrations of thyroid hormones and cortisol in metamorphosing conger eel. *J. Comp. Physiol. B.* 1991; **161**: 371-375.
- 25) Schreiber AM, Specker JL. Metamorphosis in the summer flounder (*Paralichthys dentatus*): Stage-specific developmental response to altered thyroid status. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1998; **111**: 156-166.
- 26) Schreiber AM, Specker JL. Metamorphosis in the summer flounder, *Paralichthys dentatus*: Thyroidal status influences salinity tolerance. *J. Exp. Zool.* 1999; **284**: 414-424.
- 27) Huang L, Schreiber AM, Soffientino B, Bengtson DA, Specker JL. Metamorphosis of the summer flounder (*Paralichthys dentatus*): Thyroid status and the timing of gastric gland formation. *J. Exp. Zool.* 1998; **280**: 413-420.
- 28) Schreiber AM, Specker JL. Early larval development and metamorphosis in the summer flounder: changes in percent whole-body water content and effects in altered thyroid status. *J. Fish Biol.* 1999; **55**: 148-157.
- 29) de Jesus EG, Hirano T, Inui Y. Changes in cortisol and thyroid hormone concentrations during early development and metamorphosis in the Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1991; **82**: 369-376.
- 30) 田中 克, 松本茂樹, 田川正朋, 平野哲也. 魚類の個体発生初期における甲状腺ホルモンの動態. 平成元年度日本水産学会秋季大会講演要旨集, 1989; 46.
- 31) Miwa S, Tagawa M, Inui Y, Hirano T. Thyroxine surge in metamorphosing flounder larvae. *Gen. Comp. Endocrinol.* 1988; **70**: 158-163.
- 32) Tagawa M, Miwa S, Inui Y, de Jesus EG, Hirano T. Changes in thyroid hormone concentrations during early development and metamorphosis of the flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Zool. Sci.* 1990; **7**: 93-96.
- 33) 南 卓志, 福井 篤, 小沢貴和. カレイ目「日本産稚魚図鑑」(沖山宗雄編) 東海大学出版会, 東京, 1988; 899-964.
- 34) Miwa S, Yamano K, Inui Y. Thyroid hormone stimulates gastric development in flounder larvae during metamorphosis. *J. Exp. Zool.* 1992; **261**: 424-430.
- 35) Seikai T, Tanangonan JB, Tanaka M. Temperature influence on larval growth and metamorphosis of the Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* in the laboratory. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1986; **52**: 977-982.
- 36) Tanangonan JB, Tagawa M, Tanaka M, Hirano T. Changes in tissue thyroxine level of metamorphosing Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* reared at different temperatures. *Nippon Suisan Gakkaishi* 1989; **55**: 485-490.
- 37) 会田勝美, 小林牧人, 金子豊二. 内分泌「魚類生理学」(板沢靖男, 羽生功編) 恒星社厚生閣, 東京, 1991; 167-234.