

エビ類における生殖と脱皮の内分泌調節

奥村 卓二

(日本海区水産研究所)

エビ類は水産上重要なグループであり、現在盛んに増養殖が行われている。しかし、これからさらに生産を増加させるためには、共食いを減らして生残率を上げたり、飼育下で成熟・産卵させて再生産を容易にしたりする課題がある。これらを解決していくためには、エビ類の脱皮・生殖の調節機構を明らかにして人工的な調節を可能にしていくことが必要であると考えられる。そこで、大学院課程で行ったエビ類の生殖と脱皮の内分泌調節についての研究を紹介したい。本研究の遂行に際し、ご指導とご助言をいただいた東京大学農学部教授・会田勝美博士に心より御礼申し上げる。

1 脱皮

甲殻類は、脱皮をして古い殻を脱ぎ捨てることにより成長する。脱皮と脱皮の間では、脱皮後の柔らかい殻を硬くしたり、次の脱皮のために新しい殻を準備している。その様子は、遊泳肢を顕微鏡下で観察することにより各脱皮段階に分けることができる (SKINNER 1985)。このような脱皮過程は、内分泌系により調節されていると考えられ、現在までに Y 器官から分泌されるエクジステロイド (Ecdysteroid) と眼柄内の神経分泌器官である X 器官—サイナス腺系から分泌される脱皮抑制ホルモン (Molt-inhibiting hormone, MIH) が知られている (CHANG and O'CONNOR 1988)。ここではそれぞれのホルモンについて調べた結果について述べる。また、これまでわかっている脱皮の内分泌調節機構をまとめた模式図を図 1 に示した。

(1) エクジステロイドによる調節

エクジステロイドはコレステロールから生合成されるステロイドホルモンの 1 種で、甲殻類・昆虫などの節足動物では脱皮ホルモンとして働いている。その作用を明らかにするために、未熟な雌クルマエビ (*Penaeus japonicus*) から採血して脱皮周期における血リンパ内のエクジステロイド量の変動を調べた。ホルモン量の測定はラジオイムノアッセイ (Radioimmunoassay, RIA) で行った。

クルマエビの血中エクジステロイド量は、脱皮後

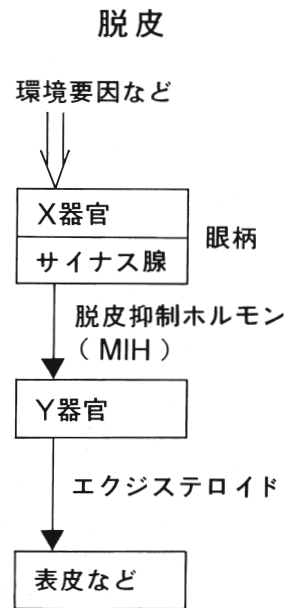


図 1 甲殻類における脱皮の内分泌調節機構の模式図。

で殻のまだ柔らかい脱皮後期と殻が硬くなっている脱皮間期とで低い値 (15ng/ml前後) であったが、新しい殻の形成が始まる脱皮前期の前半から上昇し始め、脱皮直前の脱皮前期後半に最高値 (223 ± 75ng/ml, 平均 ± 標準誤差) になった (図2). 他の甲殻類でも、血中エクジステロイド量が脱皮前期後半に高くなることが確認されている (SKINNER 1985). 脱皮前期後半は新しい殻のクチクラ層の形成が急速に進む時期であり、この時期にエクジステロイド量が高くなることは、エクジステロイドが表皮組織に働いてクチクラ層の形成を促進していることを示唆している.

(2) Y器官によるエクジステロイド分泌

エクジステロイドを産生・分泌する内分泌器官として、Y器官が知られている (CHANG and O'CONNOR 1988). カニ類やザリガニ類ではY器官が肉眼で確認できるはっきりした器官であるため、Y器官のエクジステロイド分泌について調べられてきた.

しかし、エビ類のY器官は、鰓室前端的腹面の表皮組織の一部が肥厚した比較的小さい器官であり (AOTO *et al.* 1974; NAKAMURA *et al.* 1991), そのためエビ類のY器官のエクジステロイド分泌についての研究はほとんどなかった. そこで、クルマエビを用いてY器官のエクジステロイド分泌を調べた.

クルマエビからY器官を周辺組織と一緒に摘出して、試験管に入れた培養液の中で6時間培養した.Y器官は、培養期間中エクジステロイドを分泌し続けた (図3). 血中のエクジステロイド量の高く

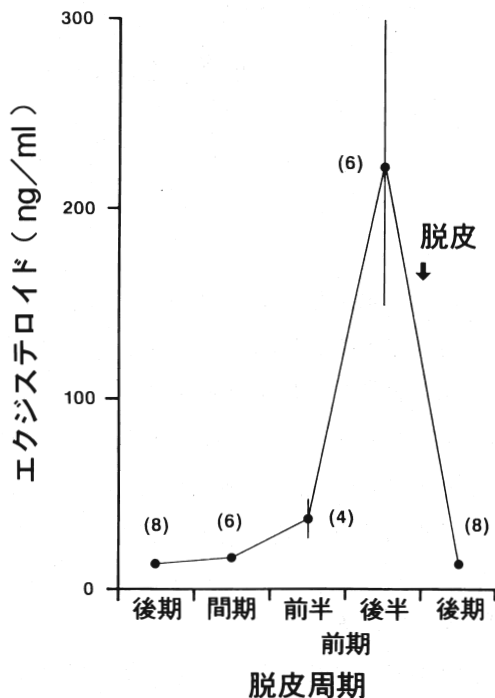


図2 脱皮周期におけるクルマエビの血中エクジステロイド量の変動

(OKUMURA *et al.* 1989).

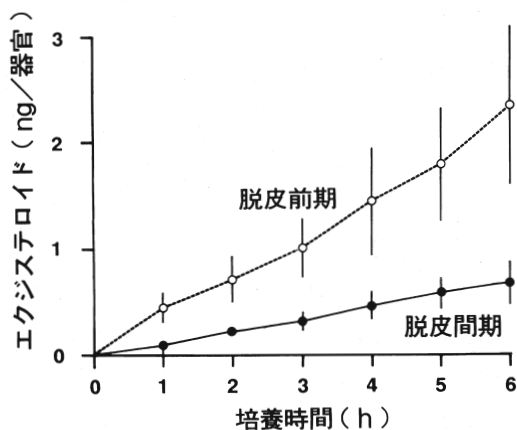


図3 *in vitro* 培養におけるクルマエビY器官のエクジステロイド放出 (NAKAMURA *et al.* 1991).

なる脱皮前期の方が、脱皮間期よりもY器官の分泌量が多く、分泌活性が高くなっていることがわかった(図3)。したがって、Y器官の分泌活性が高まることによって、血中のエクジステロイド量が上昇すると考えられる。

(3) 眼柄内のX器官-サイナス腺系による調節

甲殻類の眼柄内にはX器官と呼ばれる神経分泌器官が存在してホルモンを合成し、サイナス腺を経て血リンパ中にホルモンを分泌していることが知られている(Chang and O'Connor 1988)。そこで、オニテナガエビ(*Macrobrachium rosenbergii*)から脱皮後2日めに眼柄を切除して、脱皮間隔に与える影響を調べた。

眼柄を切除したことによって、次の脱皮までの脱皮間隔は切除していない個体に比べて有意に短くなった(奥村 1992)。したがって、眼柄除去によりX器官-サイナス腺がなくなって脱皮抑制ホルモンが分泌されなくなったために、脱皮が抑制されなくなり脱皮間隔が短くなったと考えられた。

脱皮抑制ホルモンによる脱皮調節をさらに明らかにするために、オニテナガエビを用いて、眼柄を切除した個体と切除していない個体とで血中のエクジステロイド量を比較した。雌雄ともに、眼柄を除去するとエクジステロイド量の上昇が早くなることがわかった(奥村 1992)。これは、脱皮抑制ホルモンがなくなったために、Y器官のエクジステロイド分泌活性が高まり血中量が上昇した結果と推察される。

図1に甲殻類における脱皮の内分泌調節の模式図を示したが、一連の研究により図のような内分泌調節機構が存在していることが確認された。しかし、図に示した以外の調節系が存在している可能性もあると思われる。

2 生殖(卵黄形成)

甲殻類の雌では、卵黄形成(卵黄蓄積)によって卵形成が進み産卵にいたる(図4)。卵黄形成過

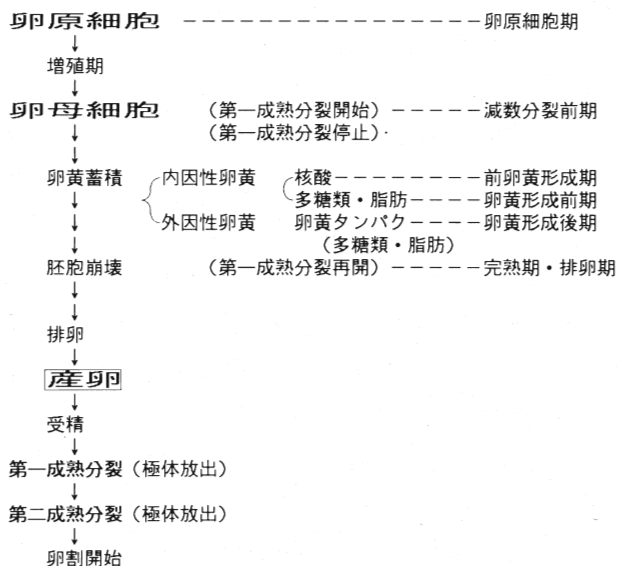


図4 甲殻類における卵形成過程。

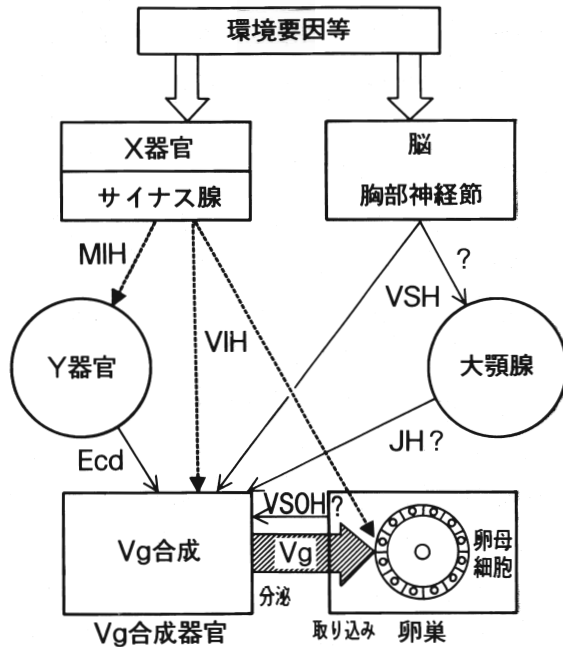


図5 甲殻類における卵黄形成の内分泌調節機構の模式図. 脱皮抑制ホルモン (MIH), 卵黄形成抑制ホルモン (VIH), 卵黄形成刺激ホルモン (VSH), エクジステロイド (Ecd), 幼若ホルモン (JH), 卵黄形成刺激卵巣ホルモン (VSOH), 卵黄タンパク前駆物質 (Vg).

程では、雌は中腸腺などの器官で卵黄タンパク前駆物質 (Vitellogenin) を合成して血リンパを経て卵巣内の卵母細胞に運び、蓄積する。この過程は、種々のホルモンによって調節されていることが知られている (図5)。ここでは、眼柄内のX器官-サイナス腺系から分泌されている卵黄形成抑制ホルモン (Vitellogenesis-inhibiting hormone, VIH) とY器官から分泌されるエクジステロイドについて調べた研究について述べる。

(1) 眼柄内のX器官-サイナス腺系による調節

X器官-サイナス腺系は、脱皮抑制ホルモンだけでなく卵黄形成抑制ホルモンも分泌している (MEUSY and PAYEN 1988)。そこで、卵黄形成抑制ホルモンの作用を調べるために、雌オニテナガエビを用いて眼柄除去実験を行った。

脱皮後2日めに雌オニテナガエビの眼柄を切除して、次の脱皮後に産卵するかどうかを調べたところ、産卵率は眼柄を切除していない個体に比べて切除した個体では明らかに増加した (奥村 1992)。したがって、卵黄形成抑制ホルモンは成熟・産卵を抑制していると考えられる。卵黄形成抑制ホルモンの作用機序としては、卵黄タンパク前駆物質の合成と卵母細胞への取り込みを調節している可能性が考えられている (CHARNIAUX-COTTON and PAYEN 1988)。

(2) エクジステロイドによる調節

同じ節足動物である昆虫の一部の種類 (カイコなど) ではエクジステロイドが卵黄形成を調節していることが知られている (櫻井 1986)。そこで、甲殻類においてもエクジステロイドが脱皮だけでなく卵黄形成にも関与しているのではないかと考え、雌テナガエビを用いて卵黄形成を行っている脱皮

周期と行っていない脱皮周期とで血中エクジステロイド量の変動を比較した。

どちらの脱皮周期でも、エクジステロイド量は脱皮直前に高くなった (OKUMURA *et al.* 1992)。エクジステロイドが脱皮だけでなく卵黄形成にも関与しているなら、卵黄形成に伴ってなんらかの変化があるのではないかと考えたが、本実験では確認できなかった。しかし、他の報告では、エクジステロイドが卵黄形成に関与している結果が得られているため (MEUSY and PAYEN 1988)、さらに検討する必要があると思われる。

(3) その他の因子 (図5)

脳または胸部神経節から卵黄形成を促進する因子が分泌されていることが示唆されている (MEUSY and PAYEN 1988)。大顎腺からはメチルフェルネソエートという幼若ホルモン様物質が分泌されて、卵黄形成調節に関与している可能性が示されている (LAUFER and BORST 1988)。幼若ホルモンは、昆虫では卵黄形成を促進していることが知られており (櫻井 1986)、今後研究が進むことが期待される。また、卵巣からも卵黄形成に関与している因子が分泌されている可能性がある (MEUSY and PAYEN 1988)。

以上、エビ類の生殖と脱皮の内分泌調節について行った研究について紹介した。ここでは紹介しなかったが、内分泌以外にも栄養による成長・成熟制御 (矢野 1993) やフェロモンによる行動制御などの研究もなされている。今後研究が進むにつれて、ホルモン投与や飼育環境制御によって飼育下でエビを成熟・産卵させて良質な卵を得たり、ホルモン投与で成長を良くしたり、フェロモンを利用して行動を制御して共食いを防いだりすることが可能になっていくと期待される。

文 献

- AOTO, T., KAMIGUCHI, Y. and HISANO, S. (1974) Histological and ultrastructural studies on the Y organ and the mandibular organ of the freshwater prawn, *Palaemon pacidens*, with special reference to their relation with the molting cycle. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.*, **19**, 295–308.
- CHANG, E.S. and O'CONNOR, J.D. (1988) Crustacea: Molting. In *Endocrinology of Selected Invertebrate Types*. eds. LAUFER, H. and DOWNER, R.G.H., Alan, R. Liss, Inc., New York, 258–278.
- LAUFER, H. and BORST, D.W. (1988) Juvenile hormone in Crustacea. In *Endocrinology of Selected Invertebrate Types*. eds. LAUFER, H. and DOWNER, R.G.H., Alan, R. Liss, Inc., New York, 305–313.
- MEUSY, J.J. and PAYEN, G.G. (1988) Female reproduction in Malacostracan Crustacea. *Zool. Sci.*, **5**, 217–265.
- NAKAMURA, K., OKUMURA, T. and AIDA, K. (1991) Identification of the Y organ in the kuruma prawn *Penaeus japonicus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 1463–1468.
- 奥村卓二 (1992) エビ類における脱皮と成熟に関する生理学的研究。博士学位論文、東京大学農学部。
- OKUMURA, T., NAKAMURA, K., AIDA, K. and HANYU, I. (1989) Hemolymph ecdysteroid levels during the

- molt cycle in the kuruma prawn *Penaeus japonicus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55, 2091—2098.
- OKUMURA, T., HAN, C.-H., SUZUKI, Y., AIDA, K. and HANYU, I. (1992) Changes in hemolymph vitellogenin and ecdysteroid levels during the reproductive and non-reproductive molt cycles in the freshwater prawn *Macrobrachium nipponense*. *Zool. Sci.*, 9, 37—45.
- 櫻井宏紀 (1986) 生殖と胚子形成. 池庄司敏明ほか共著 昆虫生理・生化学. 朝倉書店, 東京, 90—122.
- SKINNER, D.M. (1985) Molting and regeneration. In *The Biology of Crustacea* Vol. 9. eds. BLISS, D.E. and MANTEL, L.H., Academic press, Orland FL, 43—146.
- 矢野 勲 (1993) クルマエビ類の人工成熟と飼料効果. 養殖, 30(3), 134—135.