

特集

地球温暖化が魚類の性別に与える影響

●文・写真：山本洋嗣（東京海洋大学海洋生物資源学部准教授）

気候変動の影響と思われる、山火事や洪水、干ばつなど大規模災害のニュースが増え続ける昨今。海の中でも、地球温暖化が与える影響は多岐に渡り、深刻化しているようです。今号では、海水温が魚類の性別決定に影響することをフィールドワークで確認した、東京海洋大学海洋生物資源学科の山本洋嗣先生に、魚類の性システムから問題点まで、分かりやすく解説していただきました。

イメージ写真

はじめに

近年、地球規模の気候変動が加速し、その影響は水圏生物の生息環境にも広く及び始めています。気象庁によれば、日本近海の平均海面水温は、2024年までの100年間で1.33℃上昇しており、これは世界全体の平均上昇率(+0.66℃)の約2倍に相当します。このような顕著な水温の上昇が、魚類をはじめとする水圏生物に与える大きな影響の一つとして「分布域の変化」が挙げられます。さらに、近年は分布域の変化によって北上してきた種と、本来そこに生息していた種の繁殖域が重なることで、異なる魚種間で雑種が出現するケースも報告されています。これらの現象は地球温暖化に対する生物の生態学的な応答とその結果の一例です。一方で、水温の上昇が魚類の生理的なプロセスにも影響を及ぼすことが近年明らかになってきました。特に私たちが注目しているのが、魚の「性」に対する水温の影響です。魚の性別は、遺伝的に決定されるだけでなく、環境要因によって変化する場合があります。本稿では、魚類の性システムの多様性とその環境感受性、そして私たちの研究グループが東京湾で行ってきた野外調査の結果をもとに、地球温暖化が魚の「性」に与える影響について紹介します。

魚類の性システム—雌雄異体と雌雄同体

魚類は地球上で最も種数の多い脊椎動物群であり、海・川・湖など多様な環境に適応した約35,000種以上が確認されています。魚類の多くは私たち哺乳類と同じように、オス（精巣をもつ個体）とメス（卵巣をもつ個体）が生殖を行います。このように、性別が別々の個体ごとに決まっていて、有性生殖を行う性システムを「雌雄異体」といい、魚類の約99%がこのタイプに分類されます。一方で、魚類の中には成長や群れ内の社会的順位の変化に応じて性別が変わる「雌雄同体」という珍しい性システムをもつ種も存在します。これは、

同一個体が卵と精子の両方を作る能力をもつ仕組みで、魚類では残りの約1%、約400種が該当します。本稿では、魚類の大部分を占め、地球温暖化の影響を受けやすい「雌雄異体」の魚に注目し、環境要因によって性別が偏ってしまう現象について説明します。

脊椎動物の性決定の基本メカニズム

多くの脊椎動物では、一対(2本)の性染色体の組み合わせによって性が決まります。この仕組みは「遺伝的性決定 (Genotypic Sex Determination: GSD)」と呼ばれます。ヒトを含む哺乳類はX染色体とY染色体と呼ばれる2種類の性染色体をもち、女性はXX型(Xを2本)、男性はXY型(XとYを1本ずつ)の性染色体をもちます。減数分裂を経てつくられる配偶子(卵・精子)は性染色体のいずれか一方をもつため、女性の卵はすべてX染色体をもち、男性の精子にはX染色体とY染色体をもつ2種類が存在します(図1)。受精時に卵(全てX染色体をもつ)がX染色体をもつ精子と受精した場合は女性(XX)、卵がY染色体をもつ精子と受精した場合は男性(XY)が生まれます。内温動物である哺乳類ではこの機構が非常に安定しており、XY型の個体は精巣を、XX型の個体は卵巣をもつため、性比は理論上、常に1:1に保たれます。

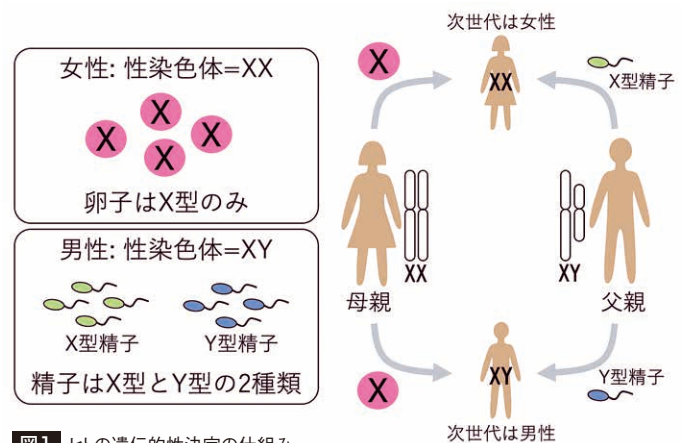


図1 ヒトの遺伝的性決定の仕組み

一方、魚類の多くも遺伝的に性が決定するGSD様式の生物と考えられていますが、外温動物であるため、受精後の発生初期に経験する環境条件、とりわけ水温が個体の性に強く影響を与えることが知られています。通常の(種にとって適切な)水温条件では、性染色体に応じた性分化が正常に進行します。しかし、その範囲を超える異常な水温を経験すると、本来の遺伝型に反した性へ分化してしまうことがあります。たとえば、XX型でありながら精巣を形成する個体や、XY型で卵巣をもつ個体が出現するのです(図2)。このように、雌雄異体魚において、遺伝的性(XXまたはXY)と表現型性(卵巣または精巣)が一致しない現象は「性転換(sex reversal)」と呼ばれます。ただし、これは雌雄同体魚に観られる、メスからオス、あるいはオスからメスへと自律的に性別が変わる「性転換(sex change)」とは異なり、あくまで、非自律的な遺伝的性と表現型性の不一致を指すものです。日本語では両者は同じ「性転換」ですが、科学的な意味合いとしては区別する必要があります。なお、雌雄異体魚において、水温が性分化に影響を及ぼすのは、孵化直後から生殖腺が形成されるまでのごく限られた発生時期に限定されます。この期間は「性の温度感受期」と呼ばれ、多くの魚類では孵化後の数週間程度(長いものでは数カ月)に相当します。この感受期に異常水温を経験することで、遺伝的性とは異なる性への分化が引き起こされるのです。逆に言えば、この時期を過ぎてから水温が変化しても、すでに形成された表現型性(卵巣や精巣)は原則として変わりません。

温度が決める性—TSDのメカニズム

水温によって性別が決まる仕組みは「温度依存型性決定(Temperature-dependent Sex Determination: TSD)」と呼ばれ、1980年代以降、魚類でも複数報告されてきました。このTSDという仕組みはウミガメやトカゲなど爬虫類で数多く

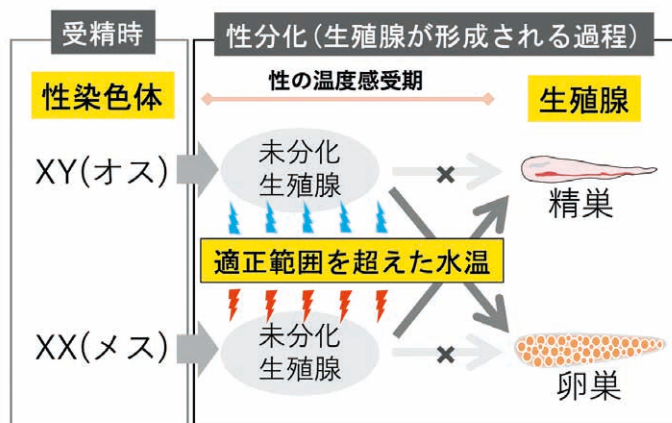


図2 魚類の温度依存的な性転換(sex reversal)

報告されていますので、ご存知の方も多いかもしれません。魚類では現在までに、ティラピアやスズキの仲間、ヒラメなど水産資源としても重要な種を含む70種以上において、性決定が水温の影響を受けることが報告されています(Kitano et al., 2024)。「性の温度感受性」の強度や方向性は種によってさまざまですが、多くの場合、仔稚魚が高水温にさらされるとオスの割合が増えます。

魚類の中でも最も「性の温度感受性」が高い分類群として知られるのがトウゴロウイワシの仲間です。例えば、私たちの研究対象種の一つであるアルゼンチン原産のペヘレイ *Odontesthes bonariensis* (トウゴロウイワシ目アテリノプス科、図3)では、孵化した仔稚魚を適水温である25℃で飼育すると性決定はGSDに従い、XX個体はメスに、XY個体はオスになります(図4)。しかし水温が29℃まで上昇すると、すべてのXX個体がオスに性転換します(XY個体はオスのまま)。逆に17℃まで低下すると、XY個体がすべてメスに性転換します(XX個体はメスのまま)(図4)。このように、水温のみで性が雌雄いずれにも100%転換するペヘレイのような魚種は極めて稀で、魚類のGSD・TSD研究の優れたモデルとなっています。



図3 アルゼンチンでの野外調査で捕獲したラブラタ川のペヘレイ(トウゴロウイワシ目)

低水温によって遺伝的オス(XY個体)がメスに性転換するメカニズムは、いまだ明らかになっていませんが、高水温が引き

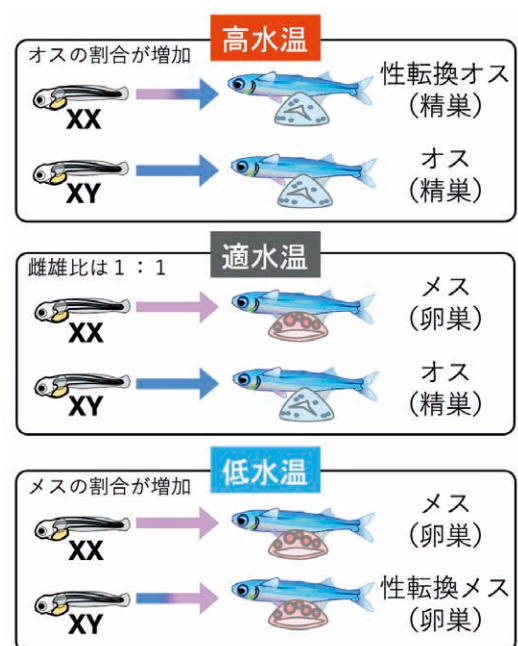


図4 トウゴロウイワシ目魚類にみられる温度依存的な性転換

起こす遺伝的メス(XX個体)のオス化については、その仕組みが徐々に解明されつつあります。ペヘレイにおいてその中心的な役割を果たしているのが、ストレスホルモンとして知られる「コルチゾール」です。魚類では、高水温などの環境ストレスを受けると間腎腺と呼ばれる器官からコルチゾールが分泌されます(図5)。しかし、コルチゾールが過剰になると、体内ではこのホルモンを不活性型の「コルチゾン」に変換しようとします。この変換に関与するのが、11 β -水酸基脱水素酵素タイプ2(HSD11B2)という酵素です。興味深いことに、このHSD11B2にはもう一つ重要な働きがあります。それは、11 β -ヒドロキシテストステロンを、男性ホルモンである「11-ケトテストステロン(11-KT)」に変換することです。つまり、高水温というストレス環境にさらされた仔稚魚では、コルチゾールの増加によってHSD11B2が活性化し、それが結果的に男性ホルモンの合成を促進することで、遺伝的にメスであるXX個体がオスへと性転換してしまうのです。このようなコルチゾールのオス性転換における作用機序は魚種によって異なる場合がありますが、「ストレスによるオス化」という現象は、魚類において広く認識されています。

東京湾のギンイソイワシが示唆する地球温暖化の潜在的なリスク

前項までで述べた魚類の性別が水温によって偏るという現象は、主に飼育実験を通じて明らかにされてきましたが、野生環境において水温に起因した性転換が実際に生じているかどうかについては、長らく実証的な証拠が乏しいままでした。そこで、私たちは、身近に生息するギンイソイワシ*Hypoatherina tsurugae*(トウゴロウイワシ目トウゴロウイワシ科)という魚を対象に、野外での実態把握に取り組みました(Miyoshi et al., 2020)。この魚は、関東以南の沿岸域に広く分布しており、春から夏になると防波堤からのサビキ釣りによく釣れ、水中で

はコバルトブルーに輝く大変美しい魚です(図6)。食用としてはあまり流通しておらず、インターネットなどで情報検索すると「釣れても雑魚として捨てられる」などと書かれていることもあります。地球温暖化の指標種として大変有用な魚です

ので、本稿を機に皆さんに知っていただければ嬉しく思います。さて、ギンイソイワシの野外調査に先立ち、私たちはまず飼育実験で本種の「性の温度感受性」を調査しました。孵化したばかりのギンイソイワシの仔稚魚を18℃、22℃、26℃の3つの水温で飼育したところ、ギンイソイワシは水温が下がればメスの割合が、上がればオスの割合が増えるという強い「性の温度感受性」を示しました(図7)。本種では、Y染色体にのみ存在する性染色体マーカー遺伝子が見つかっており、個体をもつ性染色体の判別が可能です。そこで実際に各水温区の性転換率を調査してみると、確かに低水温ではXY個体のメスへの性転換が増加し、高水温ではXX個体のオスへの性転換が増加していました(図7)。なお、18℃区で観られた、やや高いXX個体のオス性転換率は水温以外の飼育ストレスが原因であると考えられます。

ギンイソイワシが強い「性の温度感受性」をもつことが明らかとなったので、次に野外調査を行いました(図8)。2014~2016年にかけて千葉県館山市周辺で調査を実施し、その年に生まれた当歳魚を採集して、表現型性と遺伝的性を照合しました。その結果、XY型とXX型の比率は調査した3年間を通じてほぼ1:1でしたが、表現型性(卵巣をもつか精巣をもつか)は年を追うごとにオスに偏る傾向が顕著になっていました。特に、2016年にはXX型個体のうち約半数が精巣をもつ性転換オスとなり、表現型オスの割合が全体の約8割に達していました(図9)。次



図6 千葉県館山市周辺での野外調査で捕獲したギンイソイワシ(トウゴロウイワシ目)

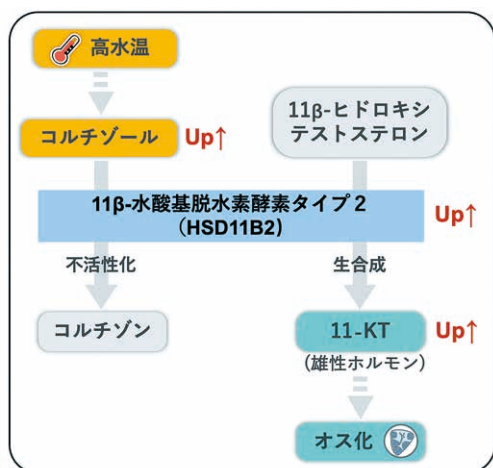


図5 高水温が引き起こすオスへの性転換の仕組み

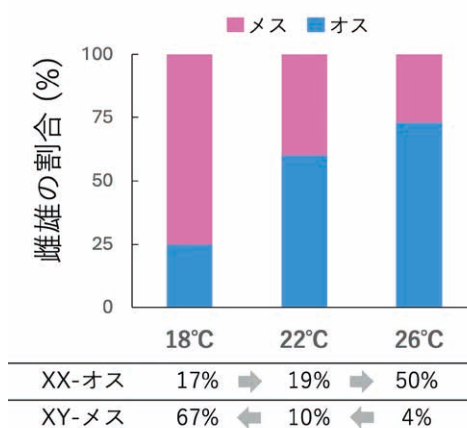


図7 飼育実験によるギンイソイワシの性の温度感受性調査



図8 四手網を用いたギンイソイワシ野外調査の様子(千葉県の特定採捕許可を得て捕獲しています)

に、私たちはこうした年ごとの性転換の割合が水温と関係しているのかを調べるために、耳石という生体鉱物に着目しました(図10)。耳石は、内耳に存在する炭酸カルシウムからなる硬組織で、平衡感覚を担う器官として知られています。特徴的なのは、その表面に日周輪や年輪が形成される点で、個体の日齢や年齢査定に広く用いられています。私たちは、各年度に採集したギンイソイワシから耳石を摘出し、日輪の数をもとに孵化日を推定しました。ギンイソイワシでは、孵化後2週間ほどで生殖腺の形成が完了するため、この期間が「性の温度感受期」になります。そこでこの期間に各XX個体が経験した平均水温を調べ、性転換との因果関係を調査しました。その結果、確かに2016年は他の年に比べて繁殖期の水温が高いことが明らかとなり、3年間の全捕獲個体を合わせた検証からも、「性の温度感受期」に高水温を経験した個体ほど、オスへ性転換しやすいことが明らかとなりました(図11)。本研究は、魚類において、野生環境下でも高水温によってXX個体のオスへの性転換が実際に多く発生していることを確認した、初の報告となります。この事実は、今後、地球温暖化が生き物たちの適応限界を超えて進行した場合、本種のように「性の温度感受性」が高い魚類では、野生集団における雌雄比が著しく偏る可能性があることを意味します。雌雄比の極端な偏りは、個体群の繁殖力の低下を招き、結果として地域個体群の著しい減少や局所的な絶滅といったリスクが高まる可能性があります。

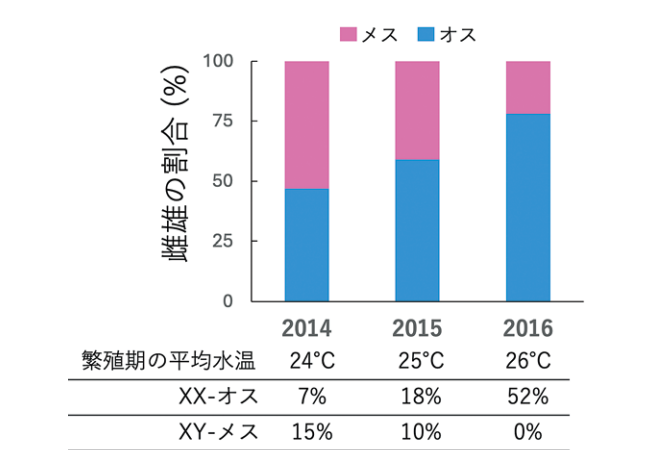


図9 東京湾におけるギンイソイワシの性転換調査の結果

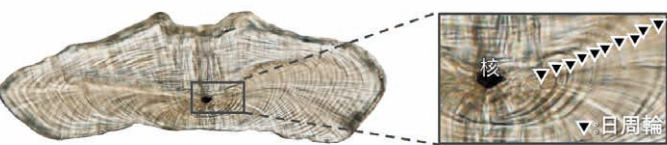


図10 ギンイソイワシの耳石(薄切片)

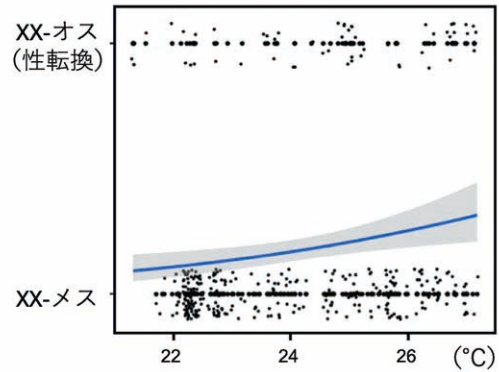


図11 ギンイソイワシ野生XX個体の経験水温とオス性転換の関係

縦軸は性転換の有無(上部=XX-オス、下部=XX-メス)を示す。各点は1個体を表し、横軸は各個体が性の温度感受期に実際に経験した平均水温を示す。青線は一般化線型モデル(GLM)による推定回帰線で、水温の上昇に伴い、XX個体におけるオス性転換個体の出現頻度が増加する傾向が認められる (Miyoshi et al., 2020より)

6. おわりに

性が安定している哺乳類と異なり、魚類のように性が比較的柔軟に変化する生き物にとって、その可塑性は環境変化への適応手段でもあり、同時に弱点ともなります。本稿で紹介したように、地球温暖化が生物の分布や行動だけでなく、種の存続の根幹となる「性」のあり方そのものにまで影響を与えうるという事実は、私たち人間にとっても見過ごすことのできない問題です。ギンイソイワシは、食用としての流通量は少なく、経済的な価値は高くありません。しかし、本種は大型の肉食魚や海鳥の重要な餌資源として、生態系に不可欠な存在です。もし、地球温暖化によってこのような生き物が失われると、その影響は食物網全体に波及し、最終的には私たち人間社会にも及ぶ可能性もあります。私はできるだけ海に足を運び、そこで観察される現象が示す科学的意義とリスクを解き明かし、社会に対して分かりやすく発信していくことが重要だと考えています。それが、海洋生態系を守り、野生の魚たちの未来を守ることにつながればと思っています。

引用文献

- K. Miyoshi, R.S. Hattori, C.A. Strüssmann, M. Yokota and Y. Yamamoto. (2020). Phenotypic/genotypic sex mismatches and temperature-dependent sex determination in a wild population of an Old World atherinid, the cobaltcap silverside *Hypoatherina tsurugae*. *Molecular Ecology*, 29:2349-2358.
- J. Kitano, S. Ansai, Y. Takehana, and Y. Yamamoto. (2024). Diversity and convergence of sex-determination mechanisms in teleost fish. *Annual Review of Animal Biosciences* 12: 233-259.

山本 洋嗣 やまもと・ようじ

東京海洋大学海洋生物資源学部准教授。和歌山県生まれ。幼少の頃より水辺の生き物に親しみ、それが高じて東京水産大学(現東京海洋大学)へ入学する。東京水産大学水産学研究所博士後期課程修了、博士(水産学)。米国ワシントン大学博士研究員、米国海洋大気局(NOAA)訪問研究員、東京海洋大学特任助教、同助教を経て現職。専門は繁殖生理学、繁殖生態学。近年は特に「野生環境下における生物のふるまい」に興味をもち、魚たちの性決定や繁殖戦略が、人為的な環境変化にどのように応答・適応するのかを明らかにしようとしている。

