

コチ科魚類における雌雄同体性と性転換現象—I.

アネサゴチの性転換

藤井 武人
(1970年1月14日受領)

Hermaphroditism and Sex Reversal in the Fishes of the Platyccephalidae—I. Sex Reversal of *Onigocia macrolepis* (Bleeker)

Taketo Fujii

The present study revealed that protandrous sex reversal is found to occur in the platycephalid fish, *Onigocia macrolepis*. The species ranges from middle part of Japan southward to Formosa, and attains the size usually less than 15 cm in standard length. The spawning season falls on October and November in Japan, and life span of the species is estimated at the maximum of three years. The sex reversal takes place in the fish measuring 60 to 100 mm, most frequently 75~85 mm. The relationship between the sex ratio and body length is shown by a regression curve, thus indicating a regular sex reversal working. Undifferentiated gonad of the juvenile fish seems to develop directly to bisexual gonad without passing the state of testis. The bisexual gonad consists of the two parts—the ventral testicular and the dorsal ovarian part. In lacking the cavity in the ovarian part, the bisexual gonad of the present species differs morphologically from that found in *Cocciella crocodila* and *Suggrundus meerervoorti*, where the cavity is formed in the early stage of differentiation to the bisexual gonad. In the bisexual gonad of *Onigocia macrolepis* only the testicular part is mature and functional in this phase. The sex reversal is accomplished in this species by formation of the ovarian cavity with the testicular part, followed by the change of the bisexual gonad into the ovary.

(Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Nagahama, Maizuru City, Kyoto Prefecture, Japan)

真骨魚類のうちで正常な雌雄同体性を有する魚種は、ハダカイワシ目、ウナギ目、メダカ目、スズキ目およびタウナギ目の5目においてすでに知られていた(Atz, 1964)。さらに最近カジカ目に属するイネゴチ(*Cocciella crocodila*)およびニシン目に属するヨコエソ(*Gonostoma gracile*)に雄性先熟の性転換が起こることが報告された(青山他, 1963; Kawaguchi and Marumo, 1967)が、これらによってかなり多くの魚種が雌雄同体性を有すると考えられるようになった。

スズキ目魚類のうちでは、スズキ科、タイ科(スズキ亞目)およびベラ科(ベラ亞目)などの魚類において雌雄同体性の魚種が集中的にみい出されている。スズキ科魚類では同時成熟(synchronous)および雌性先熟(protogynous)の二つの型の雌雄同体性がみられる(Smith, 1959)。系統学的には同時成熟の雌雄同体魚種群の方が他群より原始的であり、これらの有する両性生

殖巣の構造が種によって連続的な差異を示していることから推測して Smith (1965) は雌性先熟型は同時成熟型に由来するものであると考えている。Reinboth (1967) もこの推測を支持している。タイ科魚類では雌雄同体魚種のうちあるものは雄性先熟、あるものは雌性先熟の雌雄同体であり、他はいろいろな程度の痕跡的雌雄同体性を示し、全体として雌雄同体から雌雄異体への連続的な移行傾向がみられる(D'Ancona, 1952)。したがってこれら2科の魚類における雌雄同時成熟、雌性先熟あるいは雄性先熟といった雌雄同体の型の相違は雌雄同体性から雌雄異体性に至る雌雄性の進化過程の各段階を示すものと推察される。

カジカ目魚類のうちではコチ科魚類にのみ雌雄同体性が知られている。青山他(1963)はイネゴチの性転換に関する研究のなかでメゴチ(*Suggrundus meerervoorti*)およびマツバゴチ(*Rogadius asper*)も同様の両性生殖

巢をそなえていることをみ、これらにも雄性先熟の性転換の起こることを予測している。筆者はコチ科魚類における雌雄同体性の出現過程を明らかにする目的で種別に比較研究を進めているが、アネサゴチ (*Onigocia macrolepis*) についてここに報告する。

材 料 と 方 法

研究に用いた材料は1965年から1968年にかけて高知県御置瀬、宮崎県土々呂および延岡の漁協で採集したものである (Table 1)。魚は採集地において15—20%ホルマリン液で固定し、研究室に持ち帰って魚体の測定および生殖巣の摘出を行なった。性転換を予測する一助としてまず肉眼的に生殖巣を観察して性の判定を行ない、さらに体長に対する性比の値の変化を調べた。両性生殖巣は組織標本の観察によって確認した。組織標本の作製にあたっては、常法によって厚さ 7μ のパラフィン切片をつくり、ヘマトキシリン・エオシンの二重染色を施した。

結 果

まず資料 III の魚の生殖巣を肉眼的に検出したが、これらの生殖巣は精巣かあるいは卵巣のどちらかであるよ

うに見うけられ、一見して両性生殖巣と認められるものはなかった。しかし、組織観察を行なった結果、肉眼で精巣と判定された生殖巣が実際は全て両性生殖巣であることが明らかになった。両性生殖巣の判定はひとたび組織学的に確認すれば肉眼的にも容易にできるようになる。

各資料について生殖巣を観察した結果では本種の生殖巣は両性生殖巣か卵巣か、あるいは組織が退縮して判定のつかないもののいずれかであって精巣組織のみの生殖巣は全くみられない。当然のことながらこれらの生殖巣には成長段階あるいは季節による成熟状態の相違がみられるが、一般に体長の小さい魚は両性生殖巣を有する率が高く、体長が大きくなるほど卵巣を有する割合が多くなる傾向が認められる。この傾向は体長に対する性比の値を調べることによって明瞭になる。

両性生殖巣の構造およびその機能 生殖巣全体は葉形をし、左右両端に向かって薄くなる (Fig. 6-1 (A, B))。横断面は腹側の精巣部分と背側の卵巣部分とからなる二重の構造を示す (Fig. 6-2)。組織学的観察によると卵巣組織と精巣組織とは単に薄い細精囊壁あるいは胞膜を境にして隣り合っている。

Table 1. Specimens of *Onigocia macrolepis* used in this study.

Sample lot	Date and place of collection	Number of specimens		Standard length
		Collected	Histologically observed	
I	June 5, 1968 Mimase, Kochi Prefecture	104	6	63–97 mm
II	June–July, 1967 Nobeoka, Miyazaki Prefecture	14	14	36–51 mm
III	September 20, 1966 Mimase, Kochi Prefecture	398	30	66–115 mm
IV	October 22, 1965 Mimase, Kochi Prefecture	27	10	73–102 mm
V	October 27–November 10, 1965 Nobeoka and Totoro, Miyazaki Prefecture	118	3	71–111 mm
VI	December 10, 1965 Mimase, Kochi Prefecture	123	11	73–115 mm

Table 2. Size frequency distribution, and the female ratio (number of females/total $\times 100$) in each lot of samples of *Onigocia macrolepis*. For the data of the sample lot see Table 1.

Sample lot	Standard length (mm)	61 -65	66 -70	71 -75	76 -80	81 -85	86 -90	91 -95	96 -100	101 -105	106 -110	111 -115	116 -120	Total
I	Number of material	6	3	14	12	19	22	22	5					104
	Female				2	13	17	17	5					54
	Degenerate gonad				1		1	3						5
	Female ratio	0	0	0	16.7	68.4	77.3	77.3	100					
III	Number of material	8	28	31	55	85	72	67	30	12	8	1	1	398
	Female		2	6	26	39	57	64	29	11	8			242
	Degenerate gonad											1	1	2
	Female ratio	0	7.1	19.4	47.3	45.9	79.2	95.5	96.7	91.7	100	0	0	
V	Number of material		1	8	20	22	9	21	20	11	5	1		118
	Female			1	7	11	7	14	16	8	4			68
	Degenerate gonad		1		2		1	1		1	1	1		8
	Female ratio	0	12.5	35.0	50.0	77.8	66.7	80.0	72.7	80.0	0			
VI	Number of material			2	6	29	23	27	21	12	3	2		123
	Female			1	1	9	14	27	21	11	3	1		88
	Degenerate gonad										1	1		2
	Female ratio		50.0	16.7	31.0	60.9	100	100	91.7	100	50.0			

一般に特化度の高い硬骨魚類は袋状の卵巣をそなえており、それは腔所とそこに突出する無数の卵巣薄板とから成っている。そしてイネゴチの両性生殖巣では卵巣部分は明らかにそのような構造になっている。ところがアネサゴチの両性生殖巣では性転換期に達するまでは卵巣部分には腔所も卵巣薄板もみられない。卵巣組織を構成している卵母細胞は一様に周辺仁前期ないし周辺仁期の段階にあってそれ以上に成熟の進んだ細胞はない。このような卵巣部分の形態は未成熟なものである。これに対して精巣部分には不規則に配列する細精囊が形成されており、早くから造精機能を有しているように思われる。

成長初期の生殖巣の構造を確かめる目的で体長のできるだけ小さい魚（資料 II）の生殖巣組織を観察したところ、すべてが両性生殖巣であって組織の容積の比ではむしろ卵巣部分の方が精巣部分よりも大きい。しかしながら精巣部分には成熟した精細胞が認められた。

産卵期に近い時期の資料 III および資料 IV の魚の両性生殖巣では精巣組織の成熟が顕著で、細精囊や輸精管には精子の集合がみられ、細精囊における造精機能の旺盛な様子がうかがわれる。

両性生殖巣はそれとほぼ等長の長い輸精管をそなえている (Fig. 6-1)。左右の生殖巣から発した 2 本の管は生殖孔に至る 1/3-1/2 のところで合一する。輸卵管の形成は卵巣部分の卵巣腔形成 (Fig. 5) とともになってお

こる。

以上の観察の結果として両性生殖巣では精巣組織のみが成熟し、したがって両性生殖巣を有する魚は産卵期には雄としての役割りを果していると考えられる。

体長組成および性比 アネサゴチの成長にともなう性比の変化を調べる目的で各資料について体長を 5 mm 間隔の級に分けて体長度数を求めると共に、各級における性比（雌個数 / 全個数 $\times 100$ ）を算定した (Table 2, Fig. 1)。標本数が最も多く信頼性の高いと考えられる資料 III では分布は一つの峰をなしている。他の資料においても同様の傾向が認められる。資料 I の分布の右方へのずれは採集の際の偏りに原因があるものと思われる。各資料の体長分布のモードの季節的な移動の大きさから推測して 40-60 mm の範囲にモードのある 1 年級下の魚群（おそらく 0 才魚）が存在するものと思う。

体長と性比の関係をみると性比は 63 mm の級の 0 % から体長と共に増加して 108 mm の級で 100 % に達する (Fig. 2)。これによって生殖巣が退縮する場合を除きすべての魚が雌雄同体から雌へと転換することがわかる。これを確率紙にプロットすると直線回帰する (Fig. 3) が、このことは性比の分布密度が正規分布に従っていることを示す。ここで性比の分布密度はある体長における性転換の起りやすさを表わすものと考えられる。したがって、もし季節にかかわりなく性転換が起こるもの

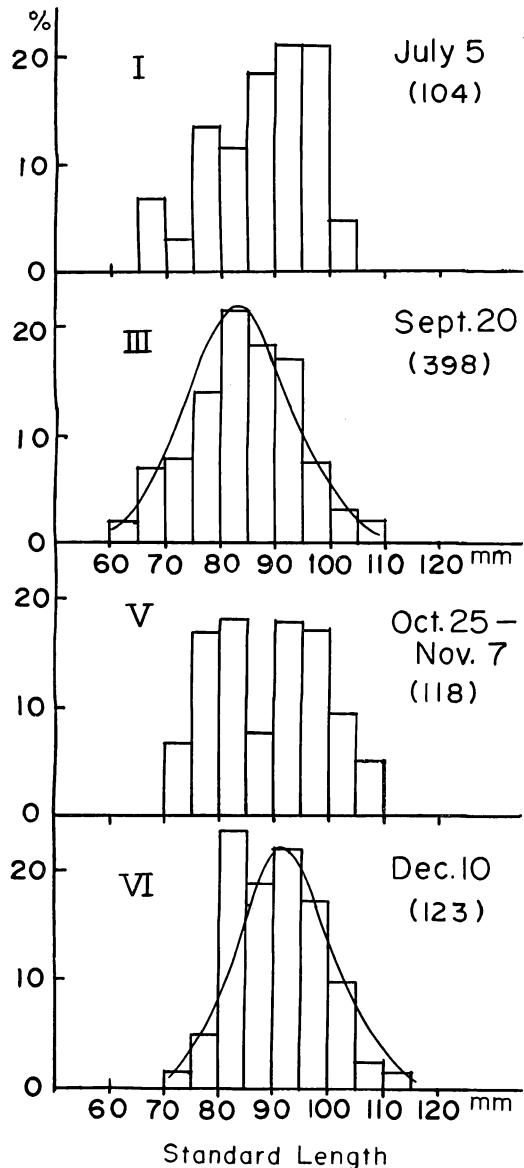


Fig. 1. Size frequency polygons of *Onigocia macrolepis* in four lots. See Table 1 for the collecting data of each lot.

とすれば、性比が50%にあたる体長、すなわち約80mmに達した時に性転換を行なう魚が最も多いということになる。

性転換とともに生じる生殖巣の形態変化 性転換の時期に達すると雌雄同体魚の生殖巣では精巣組織が退縮し始める。この結果として魚は卵巣組織だけからなる生殖巣をそなえる雌に転換するわけであるが、両性生殖巣から卵巣への転換の際には、精巣組織が消失するばかりでなく

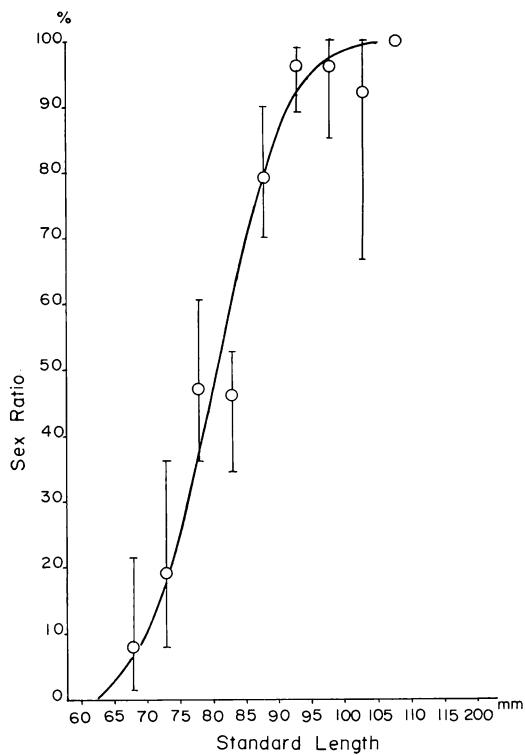


Fig. 2. Relationship between the size of fish and the sex ratio (females/total $\times 100$) in sample lot III. Vertical lines show the range in 95% reliance. See also Tables 1 and 2.

卵巣部分にもかなりの形態変化がみられる。すなわち精巣組織の退縮に応じて卵巣部分では卵巣腔の形成される過程が進行する (Fig. 4)。両性生殖巣の左右両端を占めている卵巣組織は性転換の準備期になると伸び広がり、さらに背面に屈曲し、ついには背面に接着する。こうして卵巣部分に一つの腔所ができる。このように卵巣腔が形成されようとする傾向は多くの両性生殖巣において認められる。

生殖巣を摘出する際に、他の個体のそれに比べて成熟度が著しく低く両性生殖巣ではないかと思わせる卵巣が発見される。これを組織学的に観察すると多くの場合痕跡的な精巣組織が生殖巣の一部分に残存している (Fig. 6-6)。したがってこの魚は性転換を終えて間のないものと考えられる。卵巣薄板の形成は卵巣腔の形成と平行しており、また周辺仁期の段階に留まっていた卵母細胞は卵巣腔の完成するのと相前後して成熟を開始するようである。

産卵期 各資料について雌魚の生殖巣重量指數の年変化をみた (Fig. 5)。測定の便宜上各体長級の平均生殖巣

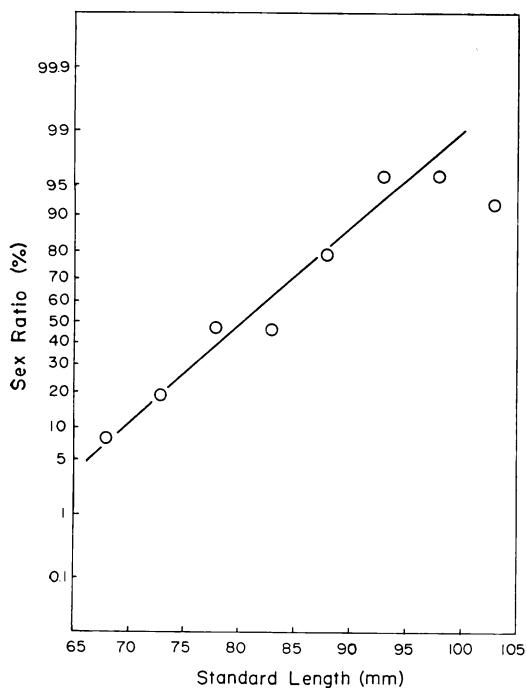


Fig. 3. Relationships between the size of fish and the sex ratio (female/total $\times 100$) in sample lot III plotted on a probability paper. The probability of sex reversal follows a normal distribution curve. See Fig. 2.

重量と平均体長とから $(\text{生殖巣重量}) \times 10^6 / (\text{体長})^3$ によって、級についての重量指数を求め、その平均値をその Sample の生殖巣重量指数とした。資料数が少ないので変動の詳細はわからないが、指数が 0.5 前後の 5~9 月、ピークを示す 10~11 月および 0.1 強の 12~4 月の 3 相に大別することができる。便宜上それを準備期、産卵期および回復期と呼ぶ。

9 月に採集した資料 III の魚の卵巣では淡黄色の卵巣

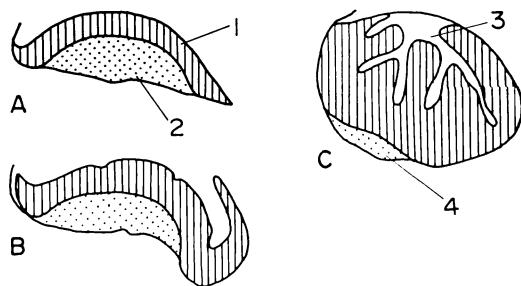


Fig. 4. Diagrammatic presentation of sex reversal in *Onigocia macrolepis* from typical bisexual gonad (A) to the same with ovarian part changing to form ovarian cavity (B), and to completed ovary (C). In A, only testicular part is mature, and in C, degenerative testicular part remains. 1, ovarian part; 2, testicular part; 3, ovarian cavity; 4, degenerative testicular part. See Fig. 6.

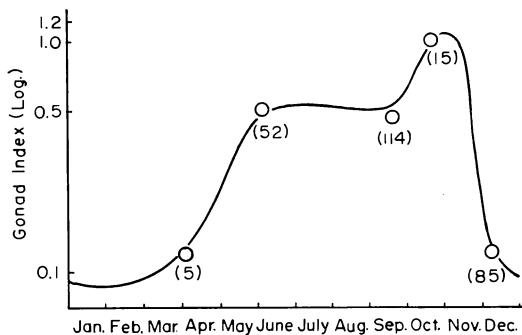


Fig. 5. Seasonal change of the gonad index ($W \times 10^6 / L^3$, where, W is weight of gonad, and L body length) of female. Figures in parentheses indicate the number of tested.

Fig. 6. Photo (1) and Histomicrophotos (2~9) to show the cross section of the gonad in *Onigocia macrolepis*. 1, Ventral views of gonads: A, hermaphroditic gonad (of a fish measuring 93 mm in standard length); B, the same (86 mm); C, ovary (93 mm). 2, Hermaphroditic gonad with ripe testicular part (61 mm; June 1968) $\times 16$. 3, Hermaphroditic gonad with testicular part in full activity of spermatozoa formation (95 mm; September 1966) $\times 16$. 4, Hermaphroditic gonad after spawning season of a fish (83 mm; December 1966), in which the testicular part appears to be empty and in the course of degeneration, but ovarian part forming folds $\times 16$. 5, Hermaphroditic gonad (83 mm; December 1966) showing edges of ovarian part folded dorsally to form ovarian cavity $\times 16$. 6, Gonad completed sex reversal (87 mm; September 1966), in which ovarian cavity is accomplished, but still bearing degenerated testicular part ventrally $\times 16$. 7, Ovary after spawning season (83 mm; December 1966) containing a number of oocytes in decomposing stage $\times 18$. 8, Reproductive duct attached to gonad after sex reversal (76 mm; June 1968); section nearer to the gonad $\times 34$. 9, Reproductive duct of the same fish in 8 $\times 34$. Symbols used are: degenerative testicular part (dte), ovarian part (ov), ovarian cavity (ovc), oviduct (ovd), and vas deferens (vd).

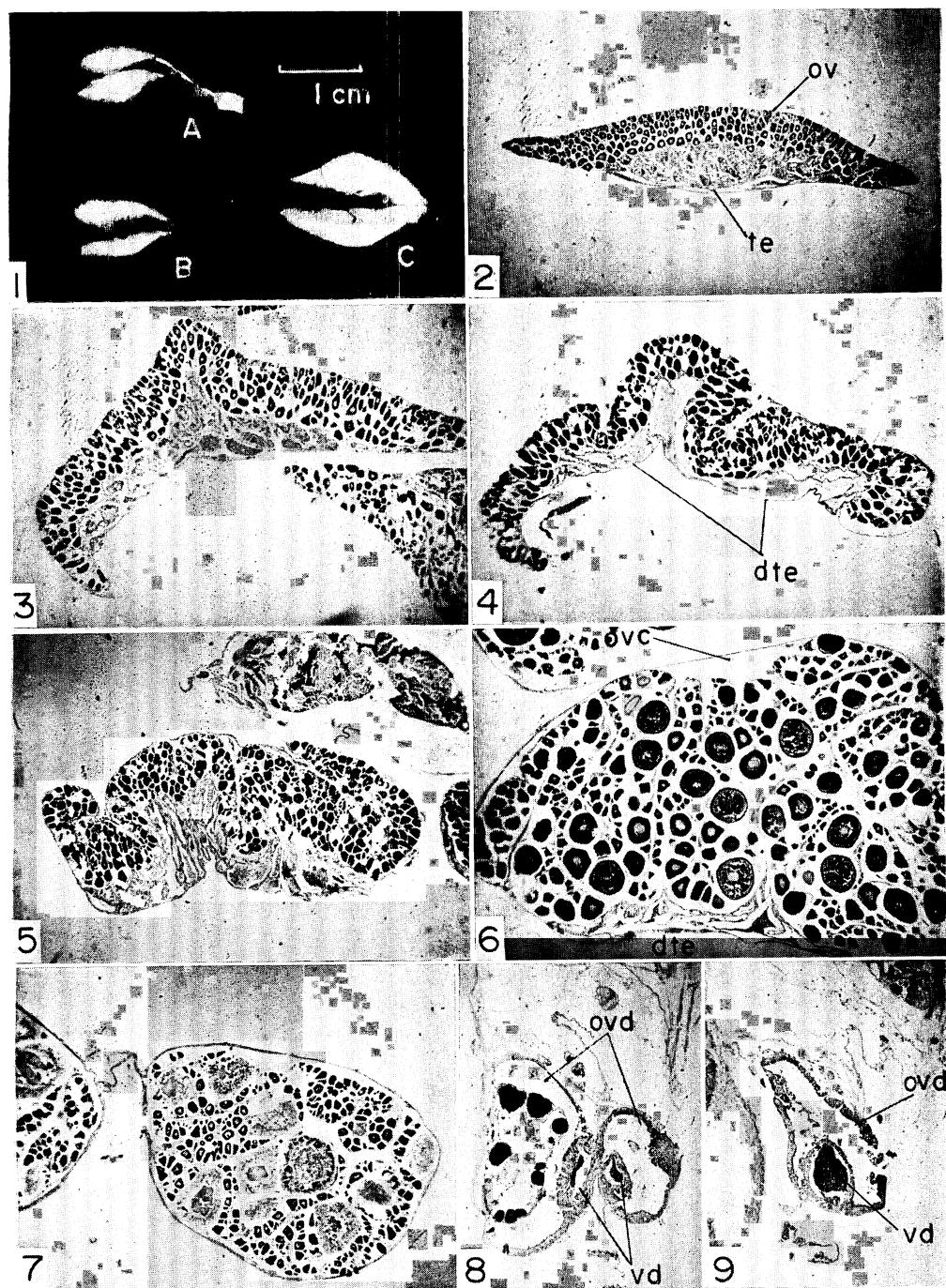


Fig. 6

内に直径 0.3 mm 以下の粒状の卵母細胞の詰まっているのがその卵巣膜を透して認められる。卵巣の大きさには個体によってかなりの差があるが、卵母細胞の成熟段階は卵黄球期にあってその個体による差はあまり大きくないようである。しかし、なかには両性生殖巣から転化して間のない状態の成熟程度の著しく低い卵巣もいくらかみうけられる。準備期を通じて重量指数はほぼ一定であるが、これには次のような理由が考えられる。この期間においても個々の魚に性転換が進行していく成熟度の低い卵巣をもつ雌魚が続いて生じる。ところが生殖卵重量の測定の際にはこのような卵巣も他の成熟度の高いものと同一に扱われる所以全体の生殖巣重量の増加がこれらによって相殺される。

両性生殖巣では精巣組織の造精機能が活発に進んでいく。多くの場合細精囊には精子が多量に含まれ、精巣部分の腹側には精子の通路ができている。このような両性生殖巣はつねに放精が可能であろう。

12月採集の資料 VI では生殖巣はあきらかに放卵放精を終えた状態にある。したがって産卵期は10~11月であると推測される。放精後空虚になった両性生殖巣の精巣組織は退縮消失しやすい状態になっているが、このことから特に回復期のあいだに性転換が行なわれやすいと考えられる。

考 察

アネサゴチの生殖巣は一生の間に両性生殖巣から卵巣へと転化する。この場合、両性生殖巣では精巣組織のみが成熟するので機能上は雄性先熟の性転換が行なわれているといえる。体長一性比曲線はどの魚もかならず雌雄同体から雌に移行することを示している。しかしこれによつてすべての魚が一生の間にかならず雄にも雌にも機能し得るとはいえない。生殖巣組織が退縮して糸状の痕跡的な生殖巣を有する性別不明の魚が各資料中に少數ながら見出されている。資料 V には比較的多く、体長に関係なく存在するようである。生殖巣のこのような退縮の原因はあきらかでない。

アネサゴチの性転換が雄性先熟である点はイネゴチおよびメゴチと同様であるが、後二者の両性生殖巣では卵巣部分には卵巣腔や卵巣薄板がそなわっており、卵巣として完成した形態を示すのに対してアネサゴチでは性転換期に生殖巣の組織形態の変化が起こり、はじめて卵巣部分に卵巣薄板と卵巣腔とが形成される。卵巣部分におけるこのような構造的变化は本来個体発生期間に含まれる卵巣形成の過程であつて、それが本種の性転換の特殊

性と関連して遅延されたものと考えられる。このような形態形成の遅延現象はより特殊であるとみなされることからアネサゴチの両性生殖巣の形はイネゴチやメゴチのそれのような形のものから変化してできあがったと考えられる。

Okada (1966) によれば *Inegocia meerervoorti* (メゴチ) では、雄性先熟の性転換が反復されるという。しかしその報文中的生殖巣の図 (Figs. 1-5) はアネサゴチ型の両性生殖巣を示すので、最大体長の小さいアネサゴチが成長段階の低いメゴチとして取扱われているのではないか。筆者の観察では体長 60-70 mm のメゴチも例外なく未成熟の両性生殖巣をそなえており、その構造はあきらかにアネサゴチのものとは異なる。したがつてメゴチの場合もその生活史のなかで雄性先熟の性転換が一度行なわれるだけで、それが反復されることはないと思われる。

要 約

コチ科魚類における雌雄同体性をあきらかにする研究の一環としてアネサゴチ (*Onigocia macrolepis*) の雌雄性を研究した結果、機能的には雄性先熟の性転換が行なわれていることがわかった。

本種は全長が 150 mm に達しない小魚であつて産卵期は10~11月、寿命は長くとも 3 年と推測される。性転換の行なわれる体長範囲は 60-100 mm であり、75-85 mm の時に最も多くの魚が性転換を行なう。体長に対して性比は S 字状に変化し、全体としては性転換が規則正しく行なわれることを示している。

成長過程の初期に、組織の未分化な生殖巣は精巣のみの状態を経ることなく、直接両性生殖巣に分化する。両性生殖巣は背側に卵巣部分が、腹側に精巣部分がそれぞれ位置する二重の構造になっている。卵巣部分に腔所がない点でイネゴチやメゴチの両性生殖巣と形態的に異なっている。両性生殖巣では精巣組織のみが成熟する。両性生殖巣の精巣組織が退縮するにしたがつて卵巣部分に卵巣腔、卵巣薄板が形成され、ついには両性生殖巣が卵巣へと移行する。

謝 辞

研究にあたり懇切なるご指導、ご助言をいただいた故松原喜代松先生ならびに岩井保教授に感謝するとともに、資料採集に際して便宜をはかられた高知大学岡村助教授に深謝する。

引用文献

- 青山恒雄・北島忠弘・水江一弘. 1963. イネゴチ *Cocciella crocodila* (Tilesius) の性転換. 西海区水研報, (29): 11-33, figs. 1-10, pls. 1-3.
- Atz, W. J. 1964. Intersexuality in fishes. In C. N. Armstrong and A. J. Marshall ed. "Intersexuality." Academic Press, New York, 145-232, figs. 1-3.
- D'Ancona, U. 1952. Territorial sexualization in the gonad of teleosteans. Anat. Rec., 114: 666-667.
- Kawaguchi, K. and R. Marumo. 1967. Biology of *Gonostoma gracile* (Gonostomatidae). I. Morphology, life history and sex reversal. Inform. Bull. Planktol. Jap. Commemo. Number Dr. Y. Matsue: 53-67, pls. 2.
- Okada, Yô K. 1966. Sex reversal in *Inegocia meerdervoorti* with special reference to repetition of hermaphroditic state. Proc. Jap. Acad., 42(5): 497-502, figs. 1-13.
- Reinboth, R. 1967. Protagenie bei *Chelidoperca hirundinacea* (Cuv. et Val.) (Serranidae).—Ein Diskussionsbeitrag zur Stammesgeschichte amphisexualer Fische. Annot. Zool. Jap., 40(4): 181-186, figs. 1-2.
- Smith, L. C. 1965. The patterns of sexuality and classification of serranid fishes. Amer. Mus. Novitates, (3307): 1-20, figs. 1-12.

(京都府舞鶴市長浜 京都大学農学部水産学教室)