

Fig. 3. SEM of eggs attached to sand grains in *Ammodytes personatus*. am: adhesive membrane, ap: adhesive projection, ec: egg chorion, gs: grain of sand. 1. Enlarged view of attaching site, where tips of adhesive projection are subjected to adhesive types of transformation. 2. Surface features of eggs torn off from sand grains. 3. Surface features of two eggs attached to each other. Eggs dropped from sand grains lack parts of adhesive membrane. Egg chorion can be seen in the areas where the adhesive membrane is missing. 4. Fragments of adhesive membrane retained on the surface of sand grain. 5. Enlarged view of adhesive sites between eggs showing the extension of adhesive projection towards adjacent egg. 6. Enlarged view of adhesive projection showing its transformation into tongue-like structures after attachment.

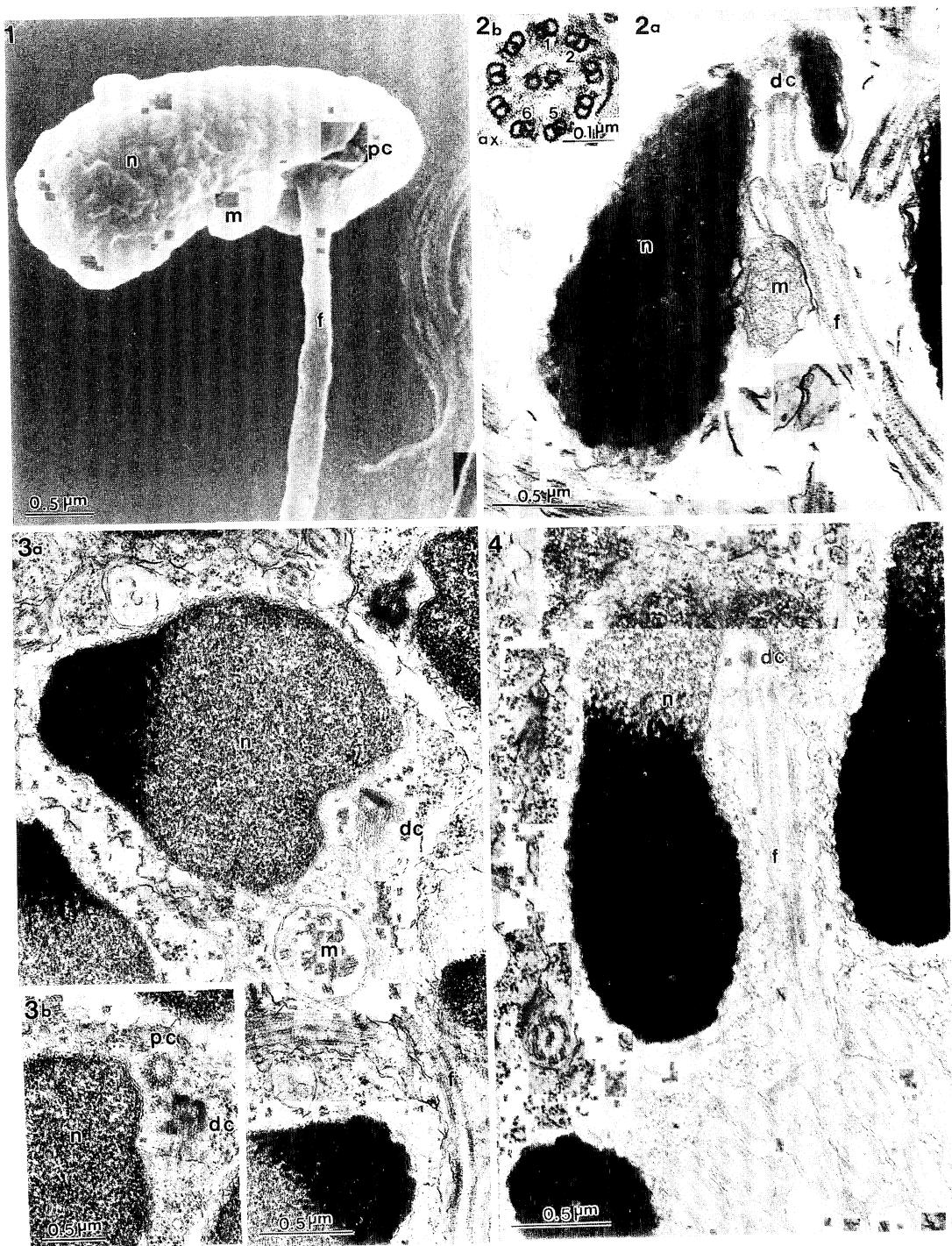


Fig. 4. SEM and TEM of mature spermatozoa and spermiogenesis of *Ammodytes personatus*. ax: axoneme, dc: distal centriole, f: flagellum, n: nucleus, m: mitochondrion, pc: proximal centriole. 1. SEM of the nucleus region of a spermatozoon. 2a. A longitudinal section of spermatozoon, showing a remarkable asymmetry in the elongated nucleus with the hiatus of chromatin near the top. A single small mitochondrion is located at the posterior side of the nucleus, abutting the flagellum. 2b. A cross section of flagellum with axoneme. The A-tubules of doublets 1, 2, 5 and 6 contained a dense substance. 3a. Longitudinal image of an early stage spermatozoon. 3b. The nucleus, proximal centriole and distal centriole image of an early stage spermatozoon. 4. Transformation into elongated nucleus during the end stage spermatozoon. Cromatin is less densely observed in the foot of nucleus.

まり、核と鞭毛が接する先端方向へと発達して完成していた (Fig. 4-3a, -4).

精子の運動特性 高速度ビデオ装置で撮影した海水中の精子の運動を5例について解析した。精子は頭部をやや振動させながら大きな弧を描き、前進速度 $85.5 \mu\text{m/s}$ のゆっくりした運動を行って、約20秒間で急に運動を停止した。イカナゴ精子は全長が小さく約 $23 \mu\text{m}$ の短い鞭毛は二次元の運動をするが、一波長をつくるには長さが不足していた。

考 察

卵の性状

魚卵は浮性卵と沈性卵に大別される。両者にはいくつかの形態的な相違があり、それらは多様な生態学的条件への適応を反映していると考えられている (Nagahama, 1983)。例えば浮性卵では卵膜が薄く、卵膜の層板構造が単純であるのに対し、沈性卵では卵膜が厚く、層板構造が複雑であるとされている (Stehr and Hawkes, 1979)。卵膜の厚さについては、ノルウェー北方産のタラ科、カレイ科、ニシン科など11種において浮性卵が $2.2 \mu\text{m}$ から $15 \mu\text{m}$ であるのに対し、沈性卵は $15 \mu\text{m}$ 以上と厚いことが指摘されている (Lönnig et al., 1988)。また、卵膜表面に粘着物を持つ魚卵については、ニシン目 (狩野, 1952; Shelton, 1978; Ohta, 1984), コイ目 (Long and Ballard, 1976), ナマズ目 (Kobayakawa, 1985), トゲウオ目 (Laale, 1980), スズキ亜目 (Mansueti, 1964; Busson-Mabillot, 1977), カサゴ目 (宗原・三島, 1986) とカレイ目 (狩野, 1951) などの多様な分類群で見出されており、粘

着層の性状や粘着物質の形成様式については種による変異が指摘されている。Koya et al. (1995) は、スジアイナメの卵膜における粘着物質の形成過程を解明する中で、卵膜の放射帶を3層にわけ、最外側を粘着帶 (Z_1) としている。同様に Park and Kim (2000) は韓国産ドジョウ科の固有属 *Ik-sookimia* の卵膜構造について比較形態学的研究を行い、卵膜の放射帶を3層にわけ、最外側放射帶 (Z_1) は滌胞細胞の下にある粘着物質が付着するための部位であり、種によって外観を異にすると報告した。イカナゴの卵膜は、(1) 電子密度の異なる2層の卵膜 (Z_2, Z_3) とその外側に発達する1層の粘着膜 (Z_1) で構成されること、(2) 粘着膜は規則的に穿たれた円形の穴が基底層に配列し、穴の上に微細な纖維からなる筒状の粘着突起が直立した2層構造を有すること、(3) 粘着突起全体は、電子密度の異なる大小の顆粒で形成されるが、粘着膜の基底層に分布する電子密度の高い大きな顆粒は、卵巣内の卵で多いのに対し、受精卵で減少すること、などの特徴をもつ。これらの形態的特徴からイカナゴ卵は粘着膜の顆粒によって発現する粘着性が、基質に対して「張り付き型」の付着機構を有することが推定された。これらの粘着機構は、基本的には粘着膜すなわち最外側放射帶 (Z_1) の特化によるものと考えられるが、その性状は明らかに既報のものと異なり、イカナゴ特有の分化を生じたものと考えられた。

イカナゴ卵は特異な粘着膜を有する沈性卵であるが、その卵膜は未受精卵では約 $12 \mu\text{m}$ 、受精卵では約 $7 \mu\text{m}$ と極めて薄く、Lönnig et al. (1988) が示した卵膜の属性からは、むしろ浮性卵に近い形

Table 1. Linear dimensions of some percoid fish spermatozoa and their movement characteristics
(after Hara et al., 1998; Ishijima et al., 1998)

Species	Total length (μm)	Flagellum length (μm)	Motility time*	Speed* ($\mu\text{m/sec}$)
イカナゴ				
<i>Ammodytes personatus</i>	25 (6)	22.8 (6)	20 sec	85.5
タチウオ				
<i>Trichiurus japonicus</i>	47 (5)	45.0 (5)	30 sec	120
スズキ				
<i>Lateolabrax japonicus</i>	38 (5)	36.6 (5)	2–3 min	115
マダイ				
<i>Pagrus major</i>	41 (9)	38.9 (9)	5 min	100

() Number of specimens examined.

* In seawater.

態を持っていると考えられた。千田(1965)は、イカナゴ卵は沈降性が弱く二次的に浮性卵となる可能性を指摘した。同様の観察はキタイカナゴ *Ammodytes hexapterus* でも報告されており(Williams et al., 1964)、イカナゴ属の卵に共通する特徴として注目された。本研究によりこれらの浮遊化現象は、卵膜が薄く浮性卵に近い性質を持つこと、および多様な基質に適応的な粘着構造を持ちながら、粘着力が弱いことに起因していると推察された。

精子の性状

イカナゴが帰属するスズキ目は、硬骨魚類中最大の分類群である。Mattei(1970)はスズキ目の多くの種において、左右が不相称な形態を頭部に持つ精子群を「スズキ型精子」と呼んで注目した。このスズキ型精子の系統的意義については、Mattei(1991), Jamieson(1991)においても論じられた。硬骨魚類の精子形成過程には細胞器官の移動に着目すると、(1) 若い精子細胞の形成、(2) 中心小体の移動、(3) 核の回転(細胞質中の中心小体が核の方向に移動し、核の基部となる小さい窪みの中に、中心小体を引き込みながら回転する)、(4) ミトコンドリアの移動の4時期があり、4時期を持つタイプIと3時期(核の回転を示さない)を持つタイプIIが大別される。3または4時期の後に、変異した形の核、ミトコンドリア、中心小体がさまざまな精子の形態に影響するとされる(Mattei, 1970)。Hara and Okiyama(1998)は、日本産スズキ目魚類の精子の多くも核の回転が不十分、又は不完全な事に起因したスズキ型精子の特徴を示すとしたが、マダイ *Pagrus major* のように核が完全に回転した相称型の精子も含まれることを明らかにした。そしてスズキ目魚類の精子の形態的多様性は、精子形成過程における核の回転様式の多様化に起因した特徴であることを指摘した。本研究において明らかにされたイカナゴ精子の特化した形態も、スズキ型精子に共通した左右が不相称な形態の一例ではあったが、本種における核の回転においては、中心小体を超えて停止したことが特徴的であった。そのために完成した精子は、核の両側の長さと大きさに著しい差を生じ、先述のスズキ型精子における典型的な左右不相称型と、相称型の中間に位置づけられる型になったものと考えられた。

黒倉(1992)は、魚類精子のミトコンドリアを単・複・多・鞘の4つに類型化した。この単ミトコンドリアは鞭毛の基部を1つのミトコンドリアが

輪状に取り巻く特徴を示すが、イカナゴ精子の1つのミトコンドリアは、これに該当せず、核と鞭毛に接した位置であることが注目された。なお、Mattei(1991)がスズキ目の2種 *Parapristipoma octolineatum* と *Echeneis naucrates* で観察したダブルレット微小管におけるA小管内の高密度物質は、イカナゴにおいても1, 2, 5, 6にみとめられ、上記2種と共に共通した特徴を示した。

精子の運動特性

魚類精子の運動特性の定量的な解析例は、大西洋ウナギ *Anguilla anguilla* (Gibbons et al., 1983, 1985)、マイワシ *Sardinops melanostictus* (原ほか, 1994) と日本産魚類37種(Ishijima et al., 1998)に限られているが、これらの中から代表的なスズキ目魚類3種とイカナゴ精子の運動を比較するとTable 1のようになり、イカナゴ精子は他の3種に比べて全ての特性値が低いことが注目された。これに関連して、ほとんどの硬骨魚類精子は全長20 μm から50 μm の範囲(Hara and Okiyama, 1998)にある中で、スズキ目4種ではタチウオ精子が全長47 μm で最も大きく、イカナゴ精子はその半分に近い全長25 μm と小さかった。イカナゴ精子の部位長は、頭部2 μm 、鞭毛23 μm と小さく、鞭毛は1波長を作ることができないことと、左右が不相称な形態の頭部を振動させながら運動することが前進速度の低い要因になっていると考えられた。運動持続時間については、マダイ精子が5分間であるのに対し、イカナゴ精子が約20秒間と著しく短いことが注目された。黒倉(1992)は中片部の面積と運動時間との間に正の相関があることを指摘したが、イカナゴ精子のミトコンドリアが1個で小さいことは、運動時間が短いことに深く関係したものと考えられた。

産卵環境と配偶子の性状

イカナゴの産卵場はまだ特定されていない。本種は産卵時期が短期間に集中し(井上, 1949)、精子の運動時間が非常に短いことからも(Ishijima et al., 1998)、雄雌が接近して放卵放精すると推察された。また本種の卵膜は外部からの強い衝撃に耐えるだけの厚さと強度を有していないことから、砂の中に潜入するよりも砂粒の表面に付着するほうに適応した卵であると推定された。卵が集中して産出される場合、全ての卵が基質の砂粒に十分に粘着できず、粘着の不十分な卵は、何らかの衝撃で剥がれて二次的に浮遊する可能性が推測され

た。これらの配偶子の複雑な性状が、産卵場の特定を困難にしている一因であると考えられた。

謝 詞

この研究を行うに当たり、供試魚の入手に多大のご協力をいただいた独立行政法人・水産総合研究センター・瀬戸内海区水産研究所の塚本洋一氏、愛知県水産試験場の船越茂雄氏と中村元彦氏、三重県水産技術センターの山田浩且氏と中西尚史氏に厚く御礼申し上げる。また、この論文を進めるに当たり有益なご助言を頂いた沖山宗雄名誉教授（東京大学）、渡邊良朗教授（東京大学海洋研究所）並びに査読者に感謝の意を表する。

引 用 文 献

- Busson-Mabillot, S. 1977. Un type particulier de sécrétion exocrine: celui de l'appareil adhésif de l'œuf d'un poisson Téléostéen. *Biol. Cell.*, 30: 233–244. pls. 1–5.
- Gibbons, B. H., B. Baccetti and I. R. Gibbons. 1985. Live and reactivated motility in the 9+0 flagellum of *Anguilla* sperm. *Cell Motil.*, 5: 333–350.
- Gibbons, B. H., I. R. Gibbons and B. Baccetti. 1983. Structure and motility of the 9+0 flagellum of eel spermatozoa. *J. Submicroscop. Cytol.*, 15: 15–20.
- 浜田尚雄. 1966a. 播磨灘・大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究—I. (親魚の年齢組成との関係). *日本水産学会誌*, 32: 393–398.
- 浜田尚雄. 1966b. 播磨灘・大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究-II. (稚仔の分布消長について). *日本水産学会誌*, 32: 399–405.
- 浜田尚雄. 1971. 播磨灘・大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究-IV. (分布型について). 兵庫水試試験報告, 10: 1–4.
- 浜田尚雄. 1972. 播磨灘・大阪湾におけるイカナゴ発生量変動に関する研究-VIII. (体長組成と予測について). 兵庫水試試験報告, 12: 7–15.
- Hara, M. and M. Okiyama. 1998. An ultrastructural review of the spermatozoa of Japanese fishes. *Bull. Ocean Res. Inst., Univ. of Tokyo*, 33: 1–138.
- 原 政子・沖山宗雄・石島純夫. 1994. マイワシ精子の微細構造と運動の観察. *魚類学雑誌*, 41: 322–325.
- 井上 明. 1949. イカナゴ *Ammodytes personatus* の生態に於いて (第1報). *日本水産学会誌*, 15: 458–468.
- 井上 明・高森茂樹・国行一正・小林真一・仁科重巳. 1967. イカナゴの漁業生物学的研究. 内海区水産研究所報告, 25: 1–335.
- Ishijima, S., M. Hara and M. Okiyama. 1998. Comparative studies on the spermatozoon motility of Japanese fishes. *Bull. Ocean Res. Inst. Univ. of Tokyo*, 33: 139–152.
- 糸川貞之. 1981. イカナゴ漁業. *日本水産学会漁業懇話会報*, 17: 17–34.
- Jamieson, B. G. M. 1991. Fish Evolution and Systematics: Evidence from Spermatozoa. Cambridge Univ. Press, Cambridge. 319 pp.
- 狩野康比古. 1951. 付着型を異にする2種の魚卵. *動物学雑誌*, 60: 65–67.
- 狩野康比古. 1952. ニシンの卵子. 採集と飼育, 11: 162–164.
- Kobayakawa, M. 1985. External characteristics of the eggs of Japanese catfishes (*Silurus*). *Japan. J. Ichthyol.* 32: 104–106.
- 児玉純一. 1980. 宮城県沿岸に生息するイカナゴの系群構造と資源生態. *宮城水試研報*, 10: 1–41.
- Koya, Y., H. Munehara and K. Takano. 1995. Formation of Egg Adhesive Material in Masked Greenling, *Hexagrammos octogrammus*. *Japan. J. Ichthyol.* 42: 45–52.
- 黒倉 寿. 1992. 精子の凍結保存—魚類. 毛利秀雄(監修), 森沢正昭・星 元紀(編), pp. 238–246. 精子学. 東京大学出版会, 東京.
- Laale, H. W. 1980. The perivitellin space and egg envelopes of bony fishes: a review *Copeia*, 1980: 210–226.
- Long, W. L. and W. W. Ballard. 1976. Normal embryonic stages of the White Sucker, *Catostomus commersoni*. *Copeia*, 1976: 342–351.
- Lönnung, S., E. Kjorsvold and I. B. F. Petersen. 1988. A comparative study of pelagic and demersal eggs from common marine fishes in Northern Norway. *Sarsia*, 73: 49–60.
- Mansueti, A. G. 1964. Early development of the yellow perch, *Perca flavescens*. *Chesapeake Sci.*, 5: 46–66.
- Mattei, X. 1970. Spermogenèse comparée des poissons. Pages 57–69 in B. Baccetti eds. Comparative spermatology. Academic press, New York.
- Mattei, X. 1991. Spermatozoon ultrastructure and its systematic implication in fishes. *Can. J. Zool.*, 69: 3038–3055.
- 宮村光武・杉野俊郎. 1959. 伊勢湾産イカナゴについて. I. 産卵場・産卵期・稚仔の移動. 三重水試伊勢湾分場研究報告. 1: 1–9.
- 元田 茂・田中義昭. 1950. 北海道沿岸に来遊するイカナゴ幼魚の生態調査. 第2報. (食性). 北海道水試研報, 7: 56–61.
- 宗原弘幸・三島清吉. 1986. ニジカジカの胚発生と稚仔魚の形態変化. *日本水産学会誌*, 33: 46–50.
- Nagahama, Y. 1983. The functional morphology of teleost gonads. Pages 223–275 in W. S. Hoar, D. J. Randall, E. M. Donaldson eds. Fish physiology, vol. 9. Academic Press, New York.
- Ohta, H. 1984. Electron microscopic study on adhesive material of Pacific herring (*Clupea pallasi*) eggs. *Japan. J. Ichthyol.*, 30: 404–411.
- Park, J. Y. and I. S. Kim. 2000. Fine structures of oocyte envelopes of three related cobitid species in the genus *Iksookimia* (Cobitidae). *Ichthyol. Res.*, 48: 71–75.
- 千田哲資. 1965. イカナゴ卵の浮游性と瀬戸内海における分布. *日本水産学会誌*, 31: 511–516.
- Shelton, W. L. 1978. Fate of the follicular epithelium in *Dorosoma petenense* (Pisces: Clupeidae). *Copeia*, 1978: 237–244.
- Stehr, C. M. and J. W. Hawkes. 1979. The comparative ultrastructure of the egg membrane and associated pore structures in the starry flounder, *Platichthys stellatus* (Pallas), and pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum).

- Cell and Tissue Research, 202: 347–356.
- 高野和則. 1989. 卵巣の構造と配偶子形成. 隆島史夫・羽生功(編), pp. 3–34, 水族繁殖学. 緑書房, 東京.
- Williams, G. C., S. W. Richards and E. G. Farnworth. 1964. Egg of *Ammodytes hexapterus* from Long Island, New York. Copeia, 1964: 242–243.
- 山田浩且・西村昭史・土橋靖史・久野正博. 1999. 伊勢湾産イカナゴ親魚の栄養状態と再生産力. 水産海洋研究, 63: 22–29.
- 山田浩且・富山実・久野正博・津本欣吾. 2000. 冬季の伊勢湾におけるイカナゴおよびその他魚種仔稚魚の出現状況. 水産海洋研究, 64: 25–35.
- 山下洋. 1983. 三陸大槻湾周辺海域におけるイカナゴの資源加入に関する初期生態の研究. 東京大学博士論文. 256 pp.