

オキゴンベを中心とする日本産ゴンベ科魚類の雌雄同体現象と性機能

小林 弘治・鈴木 克美

424 清水市三保 2389 東海大学海洋科学博物館

Hermaphroditism and Sexual Function in *Cirrhitichthys aureus* and the Other Japanese Hawkfishes (Cirrhitidae: Teleostei)

Koji Kobayashi and Katsumi Suzuki

Marine Science Museum, Tokai University, 2389 Miho, Shimizu 424, Japan

The present paper deals with gonadal formation, sex succession and sexual function in the Japanese hawkfishes, *Cirrhitichthys aureus* (Temminck et Schlegel), *C. aprinus* (Cuvier), *C. falco* Randall, *Cirrhites hubbardi* (Schultz) and *Cyprinocirrhites polyactis* (Bleeker). Detailed studies were made for *C. aureus* collected from Suruga Bay, central Japan. In this species the gonad of a young fish of 21.8 mm SL had begun to initially differentiate into an ovary forming an early ovarian cavity of the parovarian type. The gonadal structures of 63 further specimens of *C. aureus*, ranging from 23.9 to 114.3 mm SL, could be separated into three categories: viz., ovaries (7), ambisexual gonads (54) and secondary testes (2). Reproduction of *C. aureus* in Suruga Bay took place from June to November. Although ovaries which appeared throughout the year presented only in the immature stage and occurred only in small fish ranging from 25.1 to 46.6 mm SL, functional gonads occurred in 32 ambisexual fish ranging from 61.5 to 113.5 mm SL and in one secondary male of 101.5 mm SL, collected during the reproductive season. The smaller ambisexual fish, ranging from 61.5 to 92.0 mm SL, showed active oogenetic processes in the major ovarian zones with many ripened eggs ovulating into the ovarian cavity. These gynogenic gonads undoubtedly functioned as female; however, distinct meiosis proceeded partially in the minor testicular zones with a few spermatozoa occurring in the vas deferens. The larger ambisexual specimens, ranging from 71.5 to 113.5 mm SL, had slender androgenic gonads, which showed active spermatogenesis in various testicular zones and which might function as males with reduced ovigerous lamellae. The secondary males had testes occupied by seminal lobules, but which retained the ovarian cavity within. According to aquarium rearing experiments, in a pair of *C. aureus* twice crossed mutually after spawning, functional sex changes occurred in twice, opposite directions, in a single gonad, i.e., from female to male and from male to female. These gonadal aspects in captive *C. aureus* seemed to show an intermediate phenomenon between consecutive and simultaneous hermaphroditism. This finding also suggested that *C. aureus* had similar sex succession characteristics to those of the serranid, *Serranus fasciatus*, studied by Hasting and Petersen (1986) and the gobiid, *Trimma okinawae*, studied by Sunobe (1990). We also established that normal functional hermaphroditism occurred in the four other cirrhitid species, which showed almost identical gonadal characteristics to *C. aureus*.

硬骨魚類において、正常な機能的雌雄同体現象が普遍的に存在することは以前から知られている (Atz, 1964). 近年は雌雄同体性と性機能との関連 (Reinboth, 1970, 1988; Smith, 1975; Chan, 1977; Robertson and Warner, 1978; Warner and Robertson, 1978; 中園, 1979; Chan and Yeung, 1983; Sadovy and Shapiro, 1987; 余吾, 1987; 鈴木, 1989), 生殖腺における性分化の様式 (Harrington, 1975; 高橋, 1978), 生殖腺超微細構造の観察とそれに基づく内分泌学的背景 (Yeung et al., 1985; Bruslé, 1987;

Nakamura et al., 1989) などの知識も次第に集積され、雌雄同体性の適応的意義およびその見解に関する批判も行なわれるようになった (Ghiselin, 1969; Warner, 1975; Moyer and Nakazono, 1978; Reinboth, 1980; Shapiro, 1988). しかし、種の生活史との関連において生殖腺形成および雌雄同体現象について推移過程を追及した研究は多くはない (D'Ancona, 1949, 1956; Lissia-Frau and Casu, 1968; Lissia-Frau et al., 1976; Harrington, 1975; Kobayashi and Suzuki, 1990).

著者らは 1972 年以来、駿河湾産スズキ亜目魚類の雌雄について調査を行い（鈴木ら, 1974, 1978; 鈴木, 1979; Kobayashi and Suzuki, 1990）、ゴンベ科のオキゴンベ *Cirrhitichthys aureus* (Temminck et Schlegel) に機能的雌雄同体現象を見出した（鈴木ほか、未発表）。ゴンベ科魚類は熱帯及び暖温帯の沿岸岩礁地帯に棲息する小型の浅海底性魚類で、最近この科の雌性先熟性の雌雄同体現象の存在が示唆されているが、生殖腺の組織学的検討はなされていない (Thresher, 1984; Donaldson, 1986, 1987, 1989, 1990; Donaldson and Colin, 1989)。本報告では駿河湾産オキゴンベの生殖腺形成ならびに生殖機能と雌雄同体現象の関連について生殖腺形態の研究によって追及し、さらに八丈島産のミナミゴンベ *Cirrhitichthys aprinus* (Cuvier), サラサゴンベ *C. falco* Randall, スミツキゴンベ *Cirrhitops hubbardi* (Schultz), 相模湾産のウイゴンベ *Cyprinocirrhites polyactis* (Bleeker) の雌雄性についても相互に比較検討を行い、興味ある知見を得たので報告する。

材料と方法

研究材料としたゴンベ科魚類は 5 種、合計 101 尾で、水深 35 m 以浅で SCUBA 潜水によって巻網 (2.5 m × 1.2 m) ないしはタモ網を用いて採集したものである。供試材料と採集場所について以下に述べる。

オキゴンベ：駿河湾内浦沿岸で 1984 年 4-11 月採集の月例標本 64 尾 (21.8-114.3 mm SL), 1984 年 5 月採集の幼少個体 10 尾 (30.1-42.4 mm SL) 及び 1985 年 5-6 月採集のペアを形成していた 2 組 4 尾 (59.0, 81.6 mm SL; 89.6, 93.2 mm SL) (これらの 14 個体は後述の実験に供試した) の合計 78 尾。ミナミゴンベ：八丈島西岸で 1984 年 7 月採集の 12 尾 (63.3-109.5 mm SL)。サラサゴンベ：ミナミゴンベと同じ八丈島西岸で 1984 年 7 月採集の 4 尾 (49.2-70.0 mm SL)。スミツキゴンベ：ミナミゴンベと

同じ八丈島西岸で 1984 年 7 月採集の 4 尾 (89.7-111.3 mm SL)。ウイゴンベ：相模湾富戸地先で 1984 年 12 月採集の 4 尾 (71.8-98.9 mm SL)。

飼育実験は幼少個体の体成長と生殖腺成熟、ペアの雌雄の組替えによる生殖機能の変化に関する二つの知見を得るために行なったもので、実験条件の詳細については結果の項で述べる。

採集標本は採集当日に生殖腺を摘出、または生殖腺域の体軸幹部の固定処理を行ない、飼育実験個体は実験終了後直ちに被験魚の生殖腺を摘出して固定処理を行なった。生殖腺はブアン氏液で固定し、常法による 6-8 μm のパラフィン横断連続切片または正中域の縦断切片を作成し、マイヤーの酸ヘマラウム・エオジンの二重染色を施して光顯的観察に当たった。

結果

ゴンベ科の生殖腺の形態

本科 5 種の生殖腺はほぼ左右同形の囊状器官である。一見して卵巣と精巢に大別できるが、詳細に肉眼的に観察すると生殖腺被膜下の正中側に卵巣様の組織、体腔側壁側に精巢様の組織が認められる例が少なくない。本種の体色など外部形態には明瞭な性差が認められなかった。本研究のゴンベ科 5 種合計 88 尾の生殖腺を組織学的に検討した結果、組織構造と生殖細胞要素から以下の 4 相に識別された。

性的未分化生殖腺：生殖腺基質に埋まって生殖原細胞が密に分布し、生殖細胞には減数分裂像が認められない。生殖腺基質内に血管や生殖輸管は認められない (Fig. 1A)。

卵巣：生殖腺実質が卵巣薄板構造を呈し薄板内に染色期または周辺仁期の卵母細胞が存在し、生殖腺中央付近から側方には周卵巣腔型の卵巣腔が観察される。生殖細胞と生殖輸管系には雄性要素は見出せない (Fig. 1B)。

Fig. 1. Various sexual stages in the hermaphroditic gonads of five Japanese hawkfishes. A. Sexually undifferentiated gonad of a specimen of *Cirrhitichthys aureus*, 21.8 mm SL, collected in October from Suruga Bay, $\times 430$. B. Immature ovary of the parovarian type of *C. aureus*, 29.2 mm SL, November, Suruga Bay, $\times 230$. C. Ambisexual gonad of *C. aureus* at the beginning of reproductive season, 85.7 mm SL, June, Suruga Bay. D. Mature gynogenic ambisexual gonad of *C. falco*, showing a ripening ovarian zone with a reducing testicular zone, 70.0 mm SL, July, Hachijo Island, $\times 20$; ts, testicular zone. E. Androgenic ambisexual gonad of *Cyprinocirrhites polyactis*, showing a developing testicular zone, 98.9 mm SL, December, Sagami Bay, $\times 50$; vd, vas deferens. F. Functional androgenic ambisexual gonad of *Cirrhitops hubbardi*, showing an expanding testicular zone with a few oocytes, 111.3 mm SL, July, Hachijo Island, $\times 20$. G. Partial magnification of E showing seminal lobules and a few yolkless oocytes, $\times 490$. H. Secondary testis with a few ovarian residues of *Cirrhitichthys aprinus*, 100.0 mm SL, July, Hachijo Island, $\times 20$.

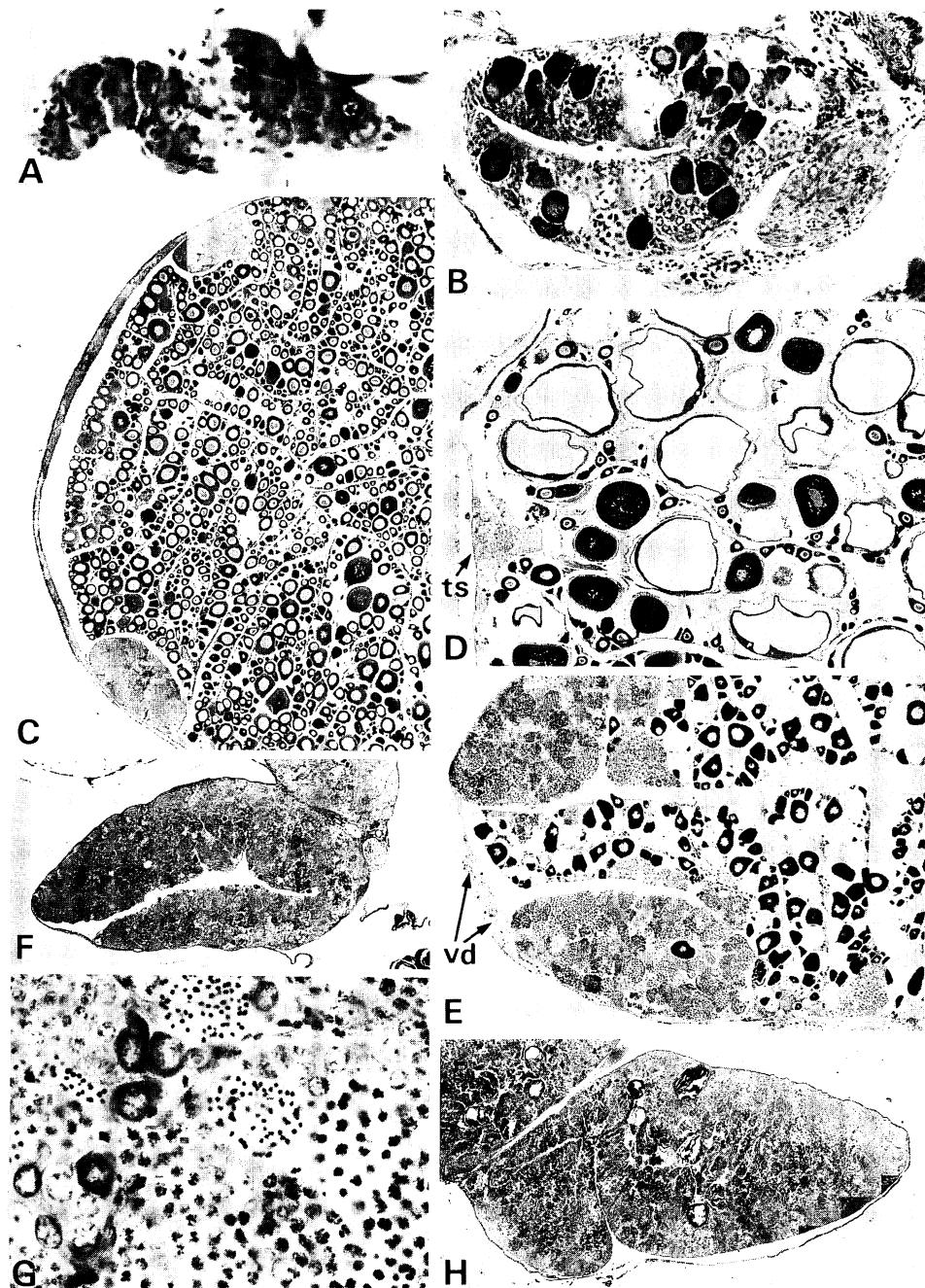


Fig. 1.

両性生殖腺：卵巣薄板内には雌雄両性の生殖細胞が認められ、一般に正中側を中心として卵母細胞で占められる卵巣部があり、卵巣腔が観察される。体腔側壁側の卵巣腔上皮と薄板が接する部位を中心として精小囊で占め

られる精巣部が存在する (Fig. 1C-E)。生殖腺内の卵巣部と精巣部の相対的な比率や組織像には個体差があり (Fig. 1F, G)，同一個体でも生殖腺の部位によって相違する。すなわち精巣部が拡張する標本と、精巣部が小型

であっても精子形成がなされている標本では、輸精管が生殖腺被膜部に複数の腔所として観察される。

二次精巣：生殖腺実質は殆ど精小嚢で占められ、卵母細胞の残渣および黄褐色小体が見出される。生殖腺中央付近から側方に単純な裂溝の卵巣腔がある (Fig. 1H)。生殖腺被膜部には輸精管が存在する。

オキゴンベ 64 尾のうち、最小の 1 尾 (21.8 mm SL) の生殖腺は性的未分化生殖腺、7 尾 (23.9–46.4 mm SL) は卵巣、54 尾 (38.5–113.5 mm SL) は両性生殖腺、2 尾 (101.5–114.3 mm SL) は精巣であった (Fig. 3A)。生殖腺各型の出現状況から、オキゴンベの生殖腺は性的未分化の生殖腺から卵巣が分化し、次いで卵巣は両性生殖腺に移行し、後に一部の個体で両性生殖腺から二次精巣に移行すると推察された。

ミナミゴンベ 12 尾のうち 9 尾 (63.3–109.5 mm SL) は両性生殖腺、3 尾 (97.1–101.9 mm SL) は二次精巣を有し、サラサゴンベ、スマツキゴンベ、ウイゴンベの 3 種は全個体が両性生殖腺を有していた (Fig. 3B–E)。

オキゴンベの生殖腺形成と性的移行

幼期における卵巣形成：標本中最小の 1 尾 (21.8 mm SL) の生殖腺は、腸間膜基部付近の左右に体腔壁と接する索状の組織塊で、基質内に生殖原細胞が密集するが、生殖細胞に減数分裂期への移行は認められず、明らかに性的未分化期の生殖腺であった (Figs. 1A, 3A)。

上記よりやや大きい 1 尾 (23.9 mm SL) の生殖腺は、後部両側縁の組織が腹側に向かって伸長湾曲し、生殖腺内部には生殖原細胞と減数分裂前期の生殖細胞が認められ、一部は肥大卵母細胞の状態を呈していた (Fig. 2A)。生殖腺前部および中部では左右側縁が接着して内側に細長い卵巣腔が形成されており、肥大卵母細胞も明瞭となって生殖腺が卵巣への分化を示していた (Fig. 2B)。

上記より大きい 1 尾 (29.2 mm SL) では、生殖腺の全長にわたって卵巣薄板が存在し、卵巣薄板には周辺仁期

に達した卵母細胞を有しており、体腔側壁側から内側にかけて卵巣腔が観察され、生殖腺は明らかに周卵巣腔型の卵巣形態を呈していた (Fig. 1B)。月例標本中には同様な形態を呈する卵巣がほかに 5 尾 (25.1–46.4 mm SL) に見出された (Fig. 3A)。

両性生殖腺の形成：標本中で両性生殖腺を有する 54 尾 (38.5–113.5 mm SL) (Fig. 3A) のうち、体長 38.5 mm の 1 尾の生殖腺で卵巣から両性生殖腺への移行開始が観察された。その生殖腺には卵巣薄板内に周辺仁期の卵母細胞があり、体腔側壁側の卵巣腔上皮に接する卵巣薄板基部は生殖原細胞と体細胞が集塊を形成し、隣接する生殖腺被膜内に多数の体細胞が見出された (Fig. 2C)。

体長 42.4 mm の 1 尾の生殖腺の薄板基部には精子形成中の精巣部が明らかに認められ、この精巣部付近の生殖腺被膜内には上皮細胞で取り囲まれた管状の内腔として輸精管が形成されていた (Fig. 2D)。すなわち、前期の体長 38.5 mm の個体の生殖腺の生殖原細胞と体細胞の集塊は精巣部原基と判定され、本種の卵巣は全てこのような過程を経て両性生殖腺となることが推定された。精巣部は一般に生殖腺中部に始まって、生殖腺後部に向かい、やや遅れて中部から前部に形成される傾向が認められた。

6 月に採集の 1 尾 (71.5 mm SL) では、生殖腺前端部付近は卵巣部で構成されるが (Fig. 4A)，薄板内は比較的空虚で、無卵黃期の卵母細胞のほかに薄板縁辺部の隨所に生殖原細胞があり、生殖原細胞と精母細胞及び体細胞の集塊も部分的に見出された (Fig. 4B)。前端部付近よりやや後方では卵巣部が主体をなすが、体腔側壁側の生殖腺被膜に接して塊状の精巣部があり、卵巣部の薄板縁辺部にも小規模な精小嚢形成が認められた (Fig. 4C)。生殖腺中部付近では卵巣腔をはさんで背腹両側に拡張した精巣部が卵巣部に接して存在し、活発な精子形成活動が認められ、生殖腺被膜内に複数の輸精管が見出された

Fig. 2. Process of gonadal formation and sex succession in *Cirrhichthys aureus* from Suruga Bay. A. Formation of an early ovarian cavity of the parovarian type at the rear part of an initially differentiating gonad of a fish of 23.9 mm SL, November, $\times 330$. oo, oocyte. B. Occurrence of the early ovarian cavity and a few yolkless oocytes in the ovigerous lamellae at the middle part of the gonad of A, $\times 370$. C. Occurrence of spermatogenic cysts with gonial germ cells and stroma close to the gonadal lateral plane of an immature ovary, 38.5 mm, May, $\times 470$. D. Initial formation of the testicular zone close to the gonadal lateral plane, 42.4 mm SL, June, $\times 470$. vd, vas deferens. E. Concurrence of reducing ovigerous lamellae and developing testicular zone along the dorsal and ventral margins at the median plane in an ambisexual gonad, 71.5 mm SL, June, $\times 60$. F. Extention of testicular zone close to the dorsal and ventral margins of an androgenic ambisexual gonad, 99.0 mm SL, September, $\times 20$. G. Reduction of the ovigerous lamellae in the central part of an androgenic ambisexual gonad, 109.0 mm SL, September, $\times 20$. H. Functional secondary testis fills with seminal lobules and a few patches of yellow-brown pigments occur within, 101.5 mm, June, $\times 25$. oo, oocytes; vd, vas deferens.

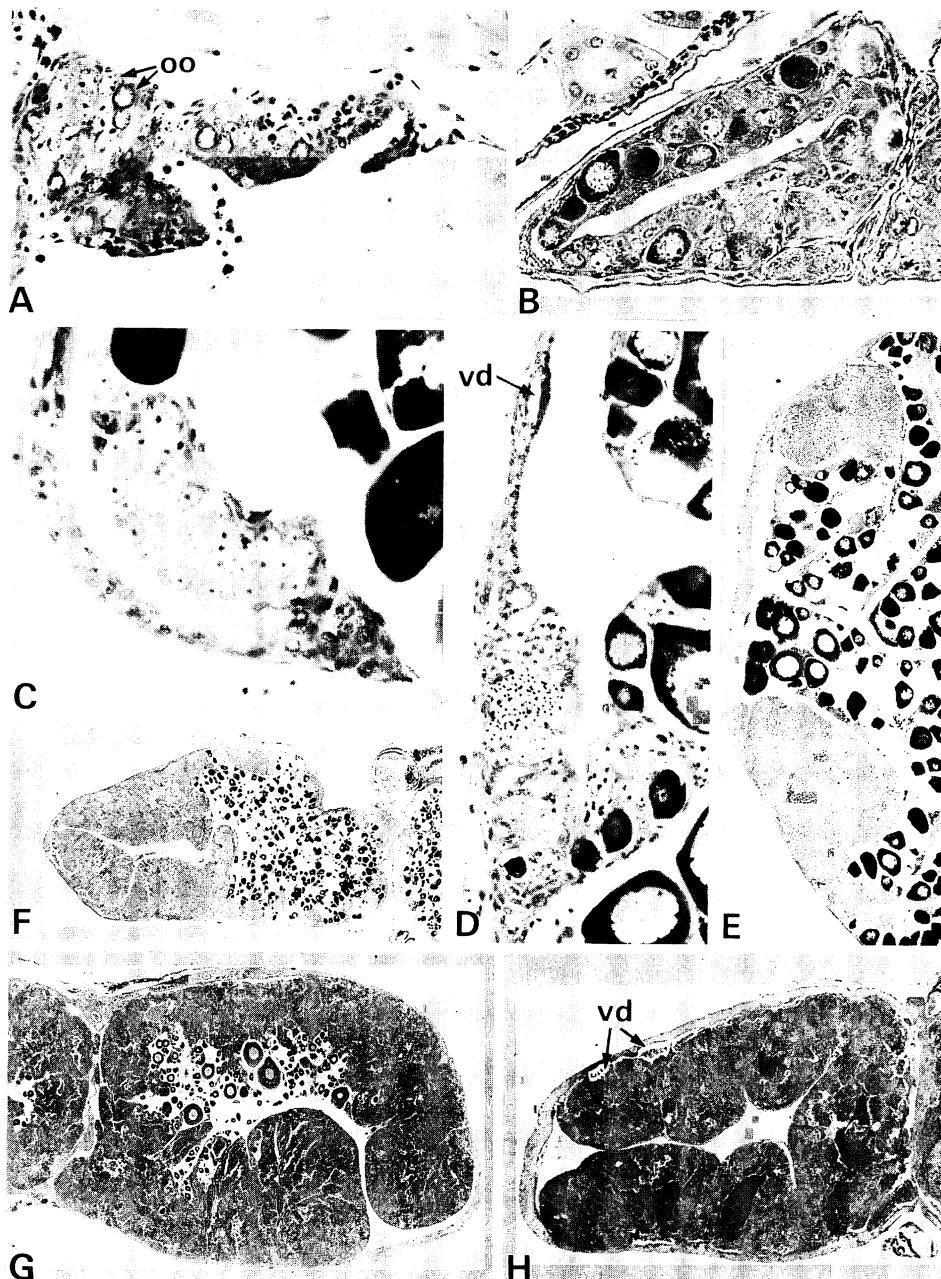


Fig. 2.

(Figs. 2E, 4D). 生殖腺後部の両葉癒合部で卵巣部は中央に縮小して位置し、精巣部は背側で癒合して卵巣薄板周縁部にも精巣部の拡張がみられた。精子形成活動は活発で精小囊内腔と輸精管に精子が充満していた (Fig. 4E)。生殖腺後端部は中央に広い卵巣腔があり、これを囲む生

殖腺被膜の背腹部に複数の輸精管があった (Fig. 2F)。生殖腺全体を通じて卵母細胞の発達状態には部位による差異は認められないが、精子形成は生殖腺前部から後部に移るにつれて進む傾向が認められた。

両性生殖腺を有する体長 81.5 mm の個体の生殖輸管

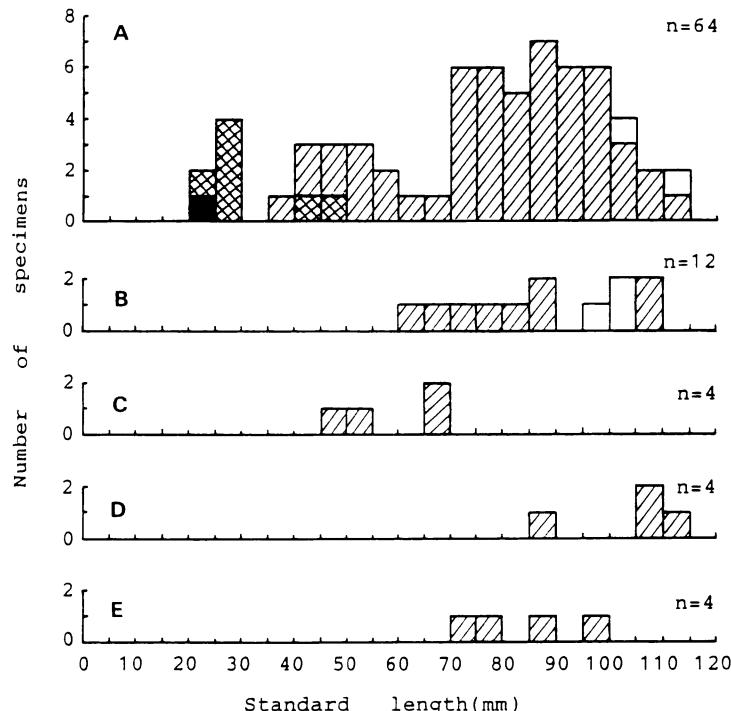


Fig. 3. Size frequency polygons with gonadal sex distributions against body length in the five cirrhitid fishes. A. *Cirrhichthys aureus* collected from Suruga Bay. B. *C. aprinus* from Hachijo Island. C. *C. falco* from Hachijo Island. D. *Cirrhitops hubbardi* from Hachijo Island. E. *Cyprinocirrhites polyactis* from Sagami Bay. Solid bars, sexually indifferent gonad; crossing shaded bars, ovary; shaded bars, ambisexual gonad; open bars, secondary testis.

系を調査した縦断組織標本によると (Fig. 5), 生殖腺前部及び中部では卵巣部が大部分を占め腹縁側に小規模な精巣部が存在していた。生殖腺後部では精巣部が大部分を占め、中央部に卵巣腔が観察された。後端部は生殖腺被膜の延長によって形成された管状構造の生殖輸管に連なり、輸卵管を囲む生殖腺被膜中に輸精管があり総輸精管に連なる。輸卵管と総輸精管は体外に開口する直前まで二重構造が認められた。なお、両生殖輸管が体外へ

別々に開口するかどうかは明らかにできなかった。

二次精巢の形成：体長 99.0 mm の個体の生殖腺では、精巣部が背方および腹方から卵巣薄板内に広がり、卵巣部は生殖腺の正中側寄りに縮小して雄性化の進行が顕著な両性生殖腺であった (Fig. 2F)。体長 109.0 mm の個体の生殖腺は、生殖腺実質の大部分を精小嚢が占め、中央の卵巣腔に隣接して少数の卵母細胞を見出す小卵巣部が存在する両性生殖腺であった (Fig. 2G)。

Fig. 4. Positional variation of gonadal structures in an ambisexual specimen of 71.5 mm SL in *Cirrhichthys aureus* collected in June from Suruga Bay. A. Small spermatogenic cysts occur among the ovigerous lamellae just behind the front tip of the gonad. Framework is enlarged in B. $\times 60$. B. Magnified aspect of the framework in A, formation of the spermatogenic cysts with gonial germ cells, spermatocytes and stromal cells around the ovarian cavity, $\times 420$. gg, gonial germ cell; sc, spermatocyte; sr, stromal cell. C. Small testicular zones behind the front tip of the gonad, $\times 70$. D. Separation of dorsal and ventral testicular zones forming with the marginal vas deferentes at the middle portion of the gonad, $\times 60$. vd, vas deferens. E. Agglutination of bilateral testicular zones along the dorsal rear plane of the gonad, $\times 25$. F. Vas deferentes along dorsal and ventral margins of a central oviduct at the rear end of the gonad, $\times 20$. ol, ovigerous lamellae; sl, seminal lobules; vd, vas deference.

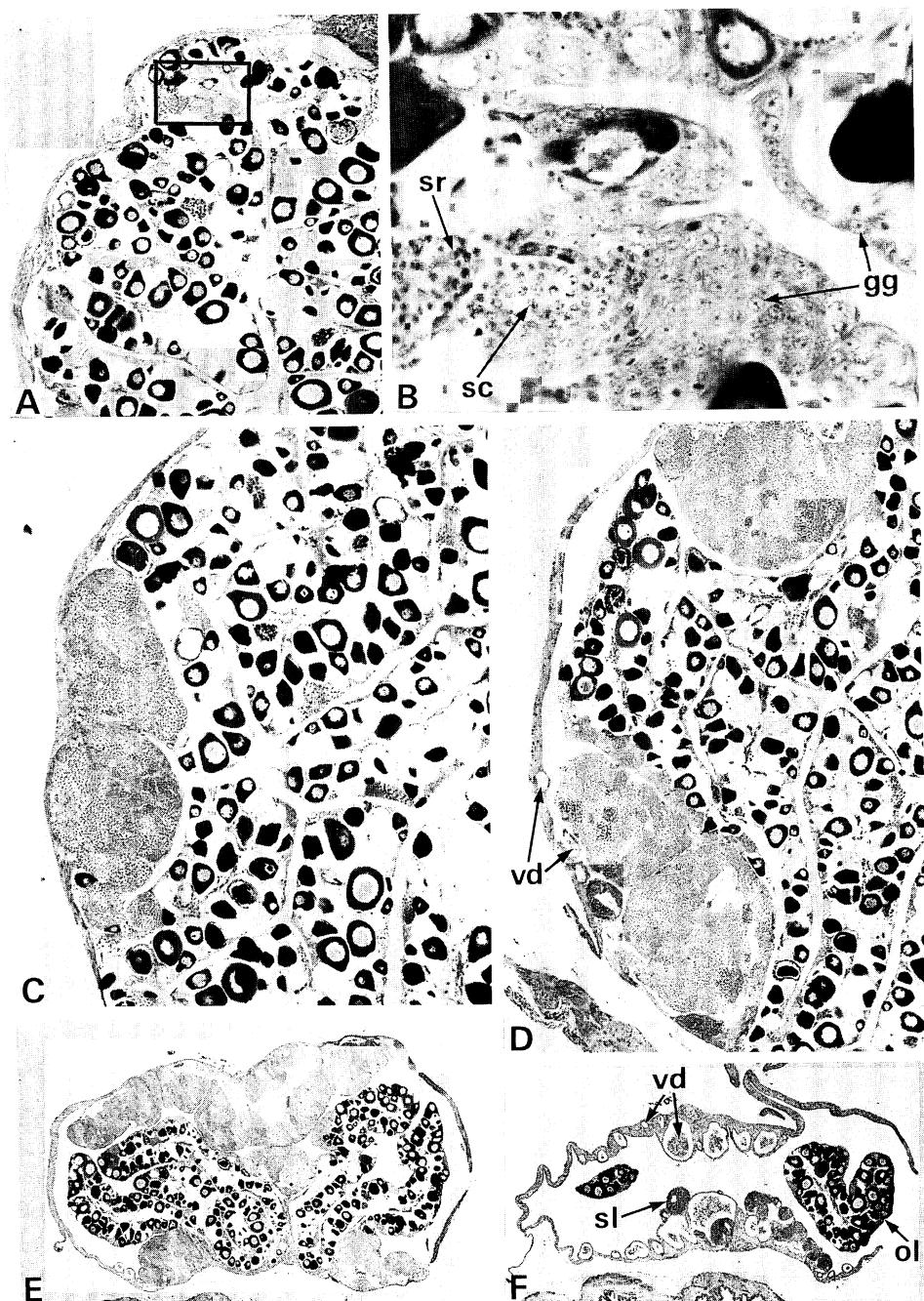


Fig. 4.

体長 101.5 mm の個体の生殖腺には黄褐色小体の残存を認めたが、卵母細胞は観察されず、生殖腺実質は精巢組織で占められ、生殖腺被膜部に複数の輸精管が存在し

ていた。また、体腔側壁側から中心部にかけて卵巣腔が残り、すなわち明瞭な二次精巢であった (Fig. 2H)。本研究のオキゴンベ計 62 尾のうち二次精巢を有する個体は