

Fig. 5. Sagittal section along the median plane of an androgenic ambisexual gonad functioned as male of a specimen of 81.5 mm SL in *Cirrhitichthys aureus* collected in November from Suruga Bay. Ovarian cavities (oc) start at the front ovarian zone (ov), run then rearward through the middle testicular zone (ts) and congregate with an oviduct (od), while vas deferenses (vd), enclosing the oviduct (od), also run rearward and finally gather into a common sperm duct (cd), $\times 20$.

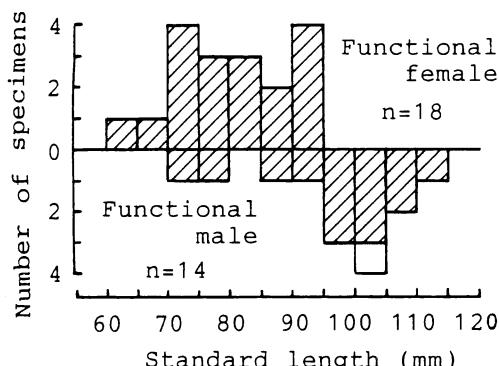


Fig. 6. Size frequency and composition of sexual stages and sexual functions in gonad against body length in *Cirrhitichthys aureus* collected from Suruga Bay. Shaded bars, ambisexual fish; Open bar, secondary male.

2尾 (101.5, 114.3 mm SL) であった (Fig. 3A).

オキゴンベの生殖機能

生殖腺の組織学的検討の結果、オキゴンベの駿河湾における繁殖期は6-11月と判断された。卵巣を有する幼若な7尾 (23.9-46.4 mm SL) は繁殖期においても卵母細胞は無卵黄期で、すなわち卵巣は非機能的であった (Fig. 1B)。

繁殖期の6-11月に得た機能的な生殖腺を有していた標本合計32尾のうち、雌の生殖機能を有すると判断された18尾 (61.5-92.0 mm SL) は全て両性生殖腺を有し、雄の生殖機能を有すると判断された14尾 (71.5-113.5 mm SL) のうち13尾 (71.5-113.5 mm SL) は両性生殖腺、1尾 (101.5 mm SL) が二次精巢であった (Fig. 6)。なお、これらのうちにはペアで採集された3組6尾 (67.7-

104.1 mm SL) が含まれていたが、それらは片方の性が機能的な両性生殖腺を有し、各ペアは全て比較的小型の個体 (67.7-85.7 mm SL) が雌性機能を有し、比較的大型の個体 (99.5-104.1 mm SL) が雄性機能を有するという組み合わせで成立していた。

雌性機能を果たす両性生殖腺：生殖腺は顕著に肥大し大部分が卵巣部で占められていた。卵巣薄板中には卵黄形成途上の卵母細胞が存在し、拡張した卵巣腔に多数の完熟卵を認める例もあった (Fig. 7A)。精巢部は著しく小さいが精小囊内では減数分裂像を認め精子形成活動が行なわれ、輸精管に少数の精子が認められる例が少なかった (Fig. 7B)。

雄性機能を果たす両性生殖腺：生殖腺は顕著に肥大しない。卵巣部に比べ精巢部が大きいのが一般的であるが、卵巣部と精巢部がほぼ同大の生殖腺もあった (Fig. 2F)。精巢部は精子形成活動が活発で、精小囊内腔は精細胞や精子で占められ (Fig. 2F)，輸精管に多数の精子が認められた。卵巣部では薄板内に無卵黄期の卵母細胞が散在し退行傾向を呈していた。ただし、卵黄形成途上の卵母細胞が少数見出される例もあった (Fig. 2G)。

二次精巢：精巢を有する個体は2尾 (101.5, 114.3 mm SL) で、うち6月採集の1尾 (101.5 mm SL) の精巢は、精子形成活動が活発で輸精管に多数の精子のある機能状態にあった (Fig. 2H)。

以上の結果から、駿河湾におけるオキゴンベは一般に両性生殖腺を有する個体が雌雄いずれかの生殖機能を果たし、雌性機能を果たす個体は体長61.5-92.0 mm、雄性機能を果たす個体は体長は71.5-113.5 mmで (Fig. 6)、雄性機能個体の体長は雌性機能個体のそれに比べやや大きい傾向が明らかであった。ただし、雄性機能を果たす

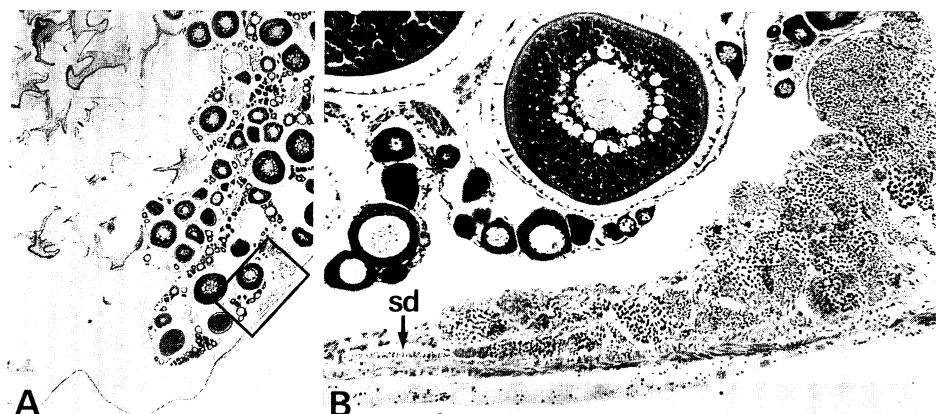


Fig. 7. Functional ambisexual gonads in *Cirrhitichthys aureus*. A. Many ripe eggs ovulated into the ovarian cavity in an ambisexual gonad functioned as female, 72.2 mm SL, September, $\times 20$. Framework is enlarged in B. B. Magnified aspect of the framework in A, appearance of a small testicular zone with the vas deferens (vd) is filled by spermatozoa in the functional ovigerous lamellae, $\times 120$.

とみられる最小個体 (71.5 mm SL) は繁殖始期の 6 月に得られ、この個体の生殖腺の卵巣部には排卵後濾胞、卵黄形成期の卵母細胞、またはその退行変性像を認めることができなかった。この個体はその体長からは初年の繁殖と判断され、雄性機能を果たす以前に雌性機能を果たしていたとは考えられなかった (Fig. 4).

ゴンベ科 4 種の生殖機能

ミナミゴンベ、サラサゴンベ、スミツキゴンベの 3 種の両性生殖腺では、卵巣部が拡張する標本は小規模の精巢部で精子形成が行われていたが、卵巣部の薄板内に卵黄球期の卵母細胞と最終成熟過程にある卵母細胞が充満し (Fig. 1D)，個体によっては卵巣腔内に多数の完熟卵を有していた。このような生殖腺は明らかに雌性機能を果たすものであった。一方、比較的大きな精巢部を有するかまたは殆ど精巢部で成る状態の両性生殖腺は精子形成活動が活発で、精小囊内腔と輸精管に精子が充満していた。このような生殖腺の卵巣部は比較的小く卵母細胞は無卵黄期であった。したがって、これらの個体は雄性機能を果たすとみなされた (Figs. 1F, G)。ミナミゴンベの 3 尾 (97.1–101.9 mm SL) には二次精巢が見出され、その実質中に卵黄形成期の卵母細胞の残渣が観察されるが、精小囊では精子形成活動が活発で、精小囊内腔と輸精管に精子が充満し明らかに雄性機能を有していた (Fig. 1H)。

したがって、ミナミゴンベ、サラサゴンベ、スミツキゴンベの 3 種の生殖機能はオキゴンベと同様、主として両性個体が雌雄いずれかの性機能を果たし、これに加え

て二次精巢を持つ個体も雄性機能を果たすことが分かった。なお、ウイゴンベの標本は 12 月に採集され、その生殖腺の卵巣部は卵母細胞が無卵黄期にある未発達な状態で、精巢部はやや拡張して精子形成活動が観察された (Fig. 1E)。

オキゴンベの生殖機能に関する実験

生殖腺の先熟性に関する実験。 1984 年 5 月に採集したオキゴンベの幼少個体 10 尾 (30.1–42.4 mm SL) を、水温 24.5–25.5°C で 49–66 日間水槽 (2.0 m^3) で飼育し、体成長と性成熟の関連について検討した。餌には魚肉・アサリ肉のミンチを毎日 1 回適量投与した。実験終了時の被験魚の体長は 43.0–58.1 mm であった。

実験終了時の生殖腺はいずれも両性生殖腺で (Table 1)，うち 9 尾 (43.0–58.1 mm SL) の生殖腺は卵巣部が優占し、そのうち 7 尾 (44.6–58.1 mm SL) の生殖腺は卵母細胞に卵黄形成の進行が認められ、さらにそのうちの 1 尾 (54.5 mm SL) の生殖腺は肥大して卵母細胞は第二次卵黄球期に達していた (Fig. 8A)。これら 9 尾の生殖腺の精巢部は小規模であったが、1 尾 (58.1 mm SL) では、精子形成が活発で、他の 8 尾 (43.0–55.4 mm SL) では不活発であった。他の 1 尾 (49.7 mm SL) では卵巣部と精巢部はほぼ同大で、卵巣部の薄板内は比較的空虚で退行傾向を示す無卵黄期の卵母細胞が認められ、精巢部では活発な精子形成活動が観察され、輸精管に精子が充満していた (Fig. 8B)。本実験ではこれら両性生殖腺において卵巣部ないし精巢部のいずれか一方の成熟が先行する規則的な先熟性は認められなかった。

生殖機能の移行。1985年5-6月にペアで採集された2組4尾のオキゴンベをペア別に水槽で飼育し、それぞれ放卵放精と正常な受精が確認された後、両組の放卵個体2尾(62.0, 89.6 mm SL)と放精個体2尾(81.9, 93.2 mm SL)をそれぞれ別の水槽(0.3 m³)に同居させ、22.0-24.5°Cで203-231日間の飼育実験を行い、性機能の移行と可逆性について追求した。

雌性機能から雄性機能への移行：予備飼育で雌性機能が確認された2尾を同居させた実験では、実験開始の59日後にうち1尾の放卵が認められ、その後連日放卵が続いたがそれらは未受精卵であった。実験開始の231日後に初めて正常な受精卵が得られたので、同日被験魚の生殖腺を摘出し組織研究に当てた。

この実験で雌性機能を果たしていた個体(74.5 mm SL)の生殖腺は卵巣部が肥大発達する両性生殖腺で、卵

巣部には卵黄球期と前成熟期の卵母細胞が充満していた。精巣部は小さく精子形成活動は認められなかった(Fig. 8C)。雄性機能を果たしていた個体(90.0 mm SL)の生殖腺は卵巣部と精巣部がほぼ同大の両性生殖腺で、卵巣部に無卵黄期の卵母細胞が認められ、精巣部で活発な精子形成活動をみせ、輸精管に精子が充満していた(Fig. 8D)。

雄性機能から雌性機能への移行：予備飼育で雄性機能が確認された2尾を同居させた飼育実験では、実験開始後55日目に1尾に放卵が始まり、その後連日に亘って放卵が継続されたが、実験開始後208日目に初めて正常な受精卵が確認されたので実験を終了し、被験魚の生殖腺を摘出して組織研究に当てた。

この実験で雌性機能を果たしていた個体(93.6 mm SL)の生殖腺は、卵巣部が肥大発達した両性生殖腺で、

Table 1. Initial sexual maturation and proportion of ovarian and testicular zones in a single ambisexual gonad of young *Cirrhitichthys aureus*, after rearing for 49-66 days in an aquarium. The fish ranged 30.1-42.4 mm SL at the beginning of the experiment.

Order	Rearing duration (days)	Size (SLmm)	Oogenetic stage	Spermatogenic activity	Proportion in gonad
A	49	51.5	Primary yolk	Inactive	ov > ts
B	49	53.5	Peri-nucleous	Inactive	ov > ts
C	49	54.3	Primary yolk	Inactive	ov > ts
D	49	55.2	Yolk vesicle	Inactive	ov > ts
E	49	55.4	Yolk vesicle	Inactive	ov > ts
F	49	58.1	Yolk vesicle	Active	ov > ts
G	56	43.0	Peri-nucleous	Inactive	ov > ts
H	59	44.6	Primary yolk	Inactive	ov > ts
I	66	49.7	Peri-nucleous	Active	ov ≥ ts
J	66	54.5	Secondary yolk	Inactive	ov > ts

ov, ovarian part; ts, testicular part.

Fig. 8. Gonadal structures of *Cirrhitichthys aureus* reared in an aquarium and crossed twice after spawning for the experiment of initial occurrence in sexual maturation shown in Table 1, and functional sex succession occurred in two opposite directions in a single gonad shown in Table 2. A. Small testicular zones occurred in the ovigerous lamellae in the secondary yolk stage of oocyte in a gynogenic ambisexual gonad of the fish J in Table 1, 54.5 mm SL, ×70. ts, testicular zone. B. Active spermatogenesis occurred in some enlarging testicular zones in an ambisexual gonad of the fish I in Table 1, 49.7 mm SL, ×110. vd, vas deferens. C. Small testicular zones occurred in the ovigerous lamellae in the pre-maturation stage of oocyte in ovarian zone of a gynogenic ambisexual gonad of the fish A of which did not change its sex shown as Table 2, 74.5 mm SL, ×60. ts, testicular zone. D. Active spermatogenesis occurred in an expanding testicular zone with the yolkless stage of oocyte in the ovigerous lamellae in a functional androgenic ambisexual gonad of the fish C of which changed its sex from female to male shown as Table 2, 90.0 mm SL, ×60. E. A little spermatogenesis occurred in small testicular zones at the lateral portion in a functional gynogenic ambisexual gonad of the fish D of which changed its sex from male to female shown as Table 2, 93.6 mm SL, ×50. ts, testicular zone. F. Vas deferentes retained at the ventral marginal portion of the gonad E, ×60. vd, vas deferens. G. Active testicular zones of a functional androgenic ambisexual gonad of the fish C of which did not change its sex shown as Table 2, 89.2 mm SL, ×60.

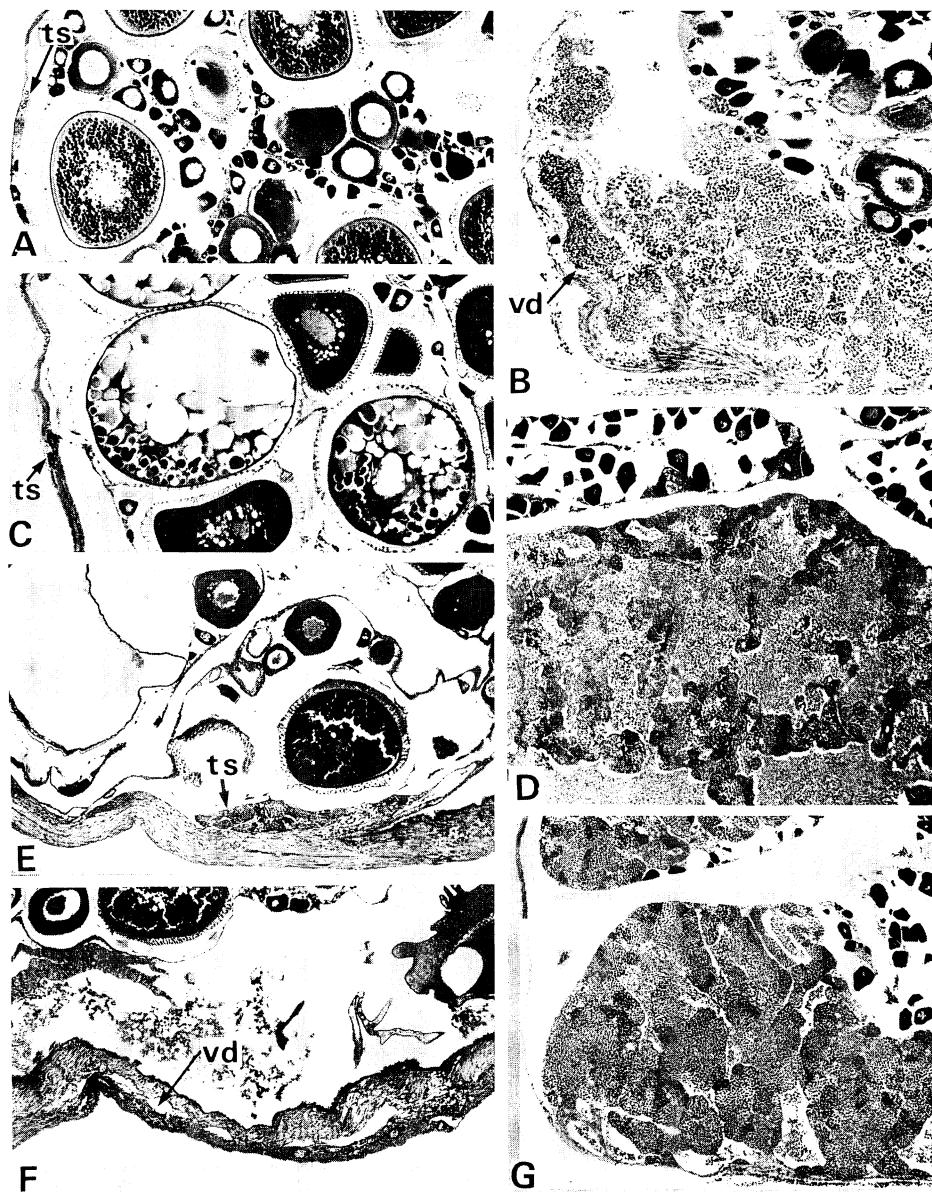


Fig. 8.

卵巣部には卵黄形成期の卵母細胞が充満し、卵巣腔に多数の完熟卵が認められた (Figs. 8E, F)。卵巣薄板の基部には小型の精巢部が存在し、精子形成活動が認められた (Fig. 8E)。生殖腺腹側の被膜内に輸精管が観察されたが、精子は見出されなかった (Fig. 8F)。一方、雄性機能を果たしていた個体 (89.2 mm SL) の生殖腺は、卵巣部と精巢部がほぼ同大の小型の両性生殖腺で、卵巣部に多数の無卵黄期の退行中の卵母細胞があり、精巢部では精

子形成活動が活発で輸精管に精子が充満していた (Fig. 8G)。

以上の 2 実験によって、オキゴンベにおける機能的な雌から機能的な雄への移行ならびに機能的な雄から機能的な雌への移行の両方が確認された (Table 2)。すなわち、オキゴンベの成魚は両性生殖腺を持っており、個体は雌雄いずれかの生殖機能を果たし、しかもその生殖機能が雌雄両方向に移行し得ることが明らかになった。

論 議

オキゴンベでは、幼若期に性的未分化生殖腺から周卵巣腔型の卵巣分化がまず起こる。次いで卵巣薄板の基部に精巣組織が形成されて、同一生殖腺内に卵巣部と精巣部が精小囊壁を境に相接する両性生殖腺となった後、雌雄いずれかの生殖機能を果たすことが確かめられた。幼期卵巣から両性生殖腺が形成される始期において、将来の精巣部となる部位に体細胞と生殖原細胞局在性の組織集塊が現われる。この組織集塊を起点として、卵巣内に精巣組織が発達することが明らかにされ、生殖原細胞と体細胞の挙動が注目された。すなわち、卵巣の体腔側壁側の卵巣腔上皮と卵巣薄板基部の接する部位に形成された細胞集塊では、体細胞が生殖原細胞を取り囲んで精小囊原基が構築されることから、この生殖原細胞は精原細胞とみなされた。

D'Ancona (1949, 1956) はタイ科およびハタ科の隣接的雌雄同体現象において、生殖腺の形態形成初期の基質細胞が将来の精巣部では密で、将来の卵巣部では疎であるとし、体細胞がそれぞれの部位で生殖細胞に異なる環境を作ると考えた。Harrington (1975) は同時雌雄同体性の *Rivulus marmoratus* において、体細胞要素に生殖細胞の性分化誘導作用の存在を示唆した。Takahashi (1977) は幼時雌雄同体性の *Brachydanio rerio* で、精巣形成時に基質細胞が増殖し、生殖原細胞を取り囲んで精小囊原基を形成するとした。また、高橋 (1978) は雌雄異体性の *Poecilia reticulata* と *B. rerio* で、生殖腺体細胞基質が精巣分化における決定的役割を果たすことを示唆し

た。オキゴンベ両性生殖腺の精巣部形成時における体細胞と生殖原細胞の組織集塊は、したがって精巣形成部位において体細胞要素が生殖細胞の性分化、ならびに精巣部の形成を誘導しているものと推察される。オキゴンベの両性生殖腺卵巣部の卵巣薄板縁辺には、生殖原細胞が単独または数個の集団で存在する。その多くは卵原細胞と推察されたが、卵巣部の雄性化の開始段階において薄板縁辺部で生殖原細胞数が著しく増加し、精小囊形成に至る。したがって、卵巣薄板内において体細胞要素による性分化誘導作用 (Harrington, 1975) により性的未分化の生殖細胞から精原細胞への分化が生ずることが推察された。一方で、卵巣部の生殖細胞には生殖腺の形態形成初期に卵原細胞と精原細胞が分化している可能性、および卵原細胞から精原細胞への変化の可能性も考えられる。オキゴンベの卵巣部に生じる雄性化現象は、雌性先熟性の *Thalassoma bifasciatum*, *T. dupere* で卵巣内に精子形成に関与する組織を認めずに精巣形成が生じた (Reinboth, 1970; Nakamura et al., 1989) のと一致する可能性が考えられる。

オキゴンベの両性生殖腺の形成開始期には将来の精巣部構築部位に隣接する生殖腺被膜部の体細胞が密となり、複数の内腔が出現して輸精管の分化が起こる。雌雄異体種では生殖輸管の形成に関与する体細胞要素の挙動が生殖腺の性分化の指標となるとされている (Nakamura and Takahashi, 1973; 中村ほか, 1974; 高橋, 1978; 清水・高橋, 1980)。雌雄同体種の性変化に関しても生殖輸管構築に関与する体細胞要素の挙動に注目する必要があろう。

Table 2. Results of the rearing experiment on functional sex change from female to male and male to female in two adult pairs of *Cirrhichthys aureus* whose mates were changed one another after spawning in the aquarium.

I	II	III	IV
May 17, 1985	June 26, 1985	June 29, 1985	Feb. 14, 1986
A (59.0 mm SL)	→	♀	→ ♀ (74.5 mm SL)
B (81.6 mm SL)	→	♂	→ ♂ (90.0 mm SL)
June 25, 1985	June 26, 1985	X	June 29, 1985 Jan. 22, 1986
C (89.6 mm SL)	→	♀	→ ♂ (89.2 mm SL)
D (93.2 mm SL)	→	♂	→ ♀ (93.6 mm SL)

- I. Beginning of the experiment. The two pairs of the fish A×B and C×D were kept separately. The fish of each pair were collected from Suruga Bay two or three days prior to experiment.
- II. Sex of the fish in each pair was confirmed by fertilization of released eggs.
- III. Exchange of the mates one another.
- IV. End of the experiment when normal reproduction occurred again. Gonads were fixed and observed histologically.

本研究のゴンベ科 5 種で観察された両性生殖腺の形態は、D'Ancona (1949), Smith (1965), Reinboth (1962) によるハタ科の同時雌雄同体性の *Serranus cabrilla*, *S. scriba*, *S. tigrinus*, および雌性先熟性雌雄同体性の Reinboth (1963), 鈴木 (1979) によるナガハナダイ *Pseudanthias elongatus*, また鈴木 (1979) によるヒメハナダイ *Tosana niwae* のそれと類似する。Reinboth (1967) および鈴木 (1979) によるハタ科のヒメコダイ *Chelidoperca hirundinacea* では、卵巣周縁部の不特定部位に雄性化が生じ二次精巣に移行をみせる点は、オキゴンベの両性生殖腺はヒメコダイの精巣移行期のそれと類似する。

Atz (1964) 以来、硬骨魚類の機能的雌雄同体現象は隣接的雌雄同体現象と同時雌雄同体現象に分けられ、前者はさらに雌性先熟性と雄性先熟性に分類されてきた (Reinboth, 1970; Smith, 1975; Sadovy and Shapiro, 1987; Hastings and Petersen, 1986)。オキゴンベでは少なくとも飼育条件下において機能雌から機能雄への移行と、機能雄から機能雌への移行の両方が確認された。すなわち、本種の両性生殖腺では雌雄両方向への生殖機能の移行が可能であることが実験的に確かめられた。

雌性先熟性種では一般に最終的に二次精巣が形成される (Sadovy and Shapiro, 1987)。同時雌雄同体種の *Serranus fasciatus* でも最終的に二次精巣が形成されるという (Hastings and Petersen, 1986)。オキゴンベとミナミゴンベの二次精巣の組織中には黄褐色小体が存在し、雌性機能を果たした可能性が推測された。これら二次精巣を有する個体の体長は相対的に大で、雌性先熟的な雌雄同体現象の存在が考えられた。両種のうちオキゴンベにおいては、両性生殖腺の卵巣部ないしは精巣部のいずれか一方の発達によって雌雄それぞれの生殖機能を果たすことが確認されたが、飼育実験の結果では必ずしも雌性機能が先行するという知見は得られなかった。*Serranus fasciatus* では両性個体が雌雄いずれかの生殖機能を果たし、少数の二次雄が別に存在し、両性個体のうち雌性機能を有するものが大多数で、同時雌雄同体と雌性先熟性雌雄同体の中間的な雌雄同体現象を示すとされている (Hastings and Petersen, 1986)。オキゴンベの両性生殖腺は、雌雄両相が相前後する隣接的雌雄同体現象と互換的な性機能上の両能性も併せ持ち、雌雄両性の生殖輸管系も確認された。すなわち、オキゴンベでは隣接的雌雄同体現象であるが、雌性先熟性の定義に拘束されず、同時的雌雄同体現象との関連も示唆される中間的な性現象と考えられた。このような雌雄同体性の中間的な現象はオキナワベニハゼ *Trimma okinawae* 及びダルマハゼ *Paragobiodon echinocephalus* の飼育実験でも知られており（須

之部, 1990; 桑村ほか, 口述発表）。今後もさらに多くの魚種で見出される可能性が示唆される。

謝 辞

本研究を行なうに当たって本稿を校閲され有益な助言を頂いた北海道大学水産学部高橋裕哉教授にお礼申し上げる。標本採集と飼育実験には東海大学海洋科学博物館の舟尾隆氏ほか学芸員諸氏の協力援助を受けた。また、標本収集については八丈島ダイビングセンターの佐藤謙二氏、伊豆海洋公園の友竹進一氏の協力を受け、沼津市内浦漁業協同組合には調査の便宜を与えられた。厚くお礼申し上げる。本研究は東海大学海洋科学博物館研究業績 No. 127 である。

引 用 文 献

- Atz, J. W. 1964. Intersexuality in fishes. Pages 145–232 in C. N. Armstrong and A. J. Marshall, eds. *Intersexuality in vertebrates including man*. Academic Press, London, New York.
- Bruslé, S. 1987. Sex-inversion of the hermaphroditic, protogynous teleost *Coris julis* L. (Labridae). *J. Fish Biol.*, 30: 605–616.
- Chan, S. T. H. 1977. Spontaneous sex reversal in fishes. Pages 91–105 in J. Money and H. Musaph, eds. *Handbook of sexology. Excerpta Medica Amsterdam*, London, New York.
- Chan, S. T. H. and W. S. B. Yeung. 1983. Sex control and sex reversal in fish under natural conditions. Pages 171–221 in W. S. Hoar, D. J. Randall and E. M. Donaldson, eds. *Fish physiology, IXB*. Academic Press, New York.
- D'Ancona, U. 1949. Ermafroditismo ed intsessualita nei Tereostei. *Experientia*, 5(10): 381–389.
- D'Ancona, U. 1956. Morphogenèse et différenciation sexuelle chez les poissons téléostéens. *Bull. Soc. Zool. France*, 81: 219–229.
- Donaldson, T. J. 1986. Courtship and spawning of the hawkfish *Cirrhitichthys falco* at Miyake-jima, Japan. *Japan. J. Ichthyol.*, 33(3): 329–333.
- Donaldson, T. J. 1987. Social organization and reproductive behavior of the hawkfish *Cirrhitichthys falco* (Cirrhitidae). *Bull. Mar. Sci.*, 41(2): 531–540.
- Donaldson, T. J. 1989. Facultative monogamy in obligate coral-dwelling hawkfishes (Cirrhitidae). *Env. Biol. Fish.*, 26: 295–302.
- Donaldson, T. J. 1990. Reproductive behavior and social organization of some Pacific hawkfishes (Cirrhitidae). *Japan. J. Ichthyol.*, 36(4): 439–458.
- Donaldson, T. J. and P. L. Colin. 1989. Pelagic spawning of the hawkfish *Oxycirrhites typus* (Cirrhitidae). *Env. Biol. Fish.*, 24: 295–300.
- Ghiselin, M. T. 1969. The evolution of hermaphroditism among animals. *Quart. Rev. Biol.*, 44: 189–208.
- Harrington, R. W., Jr. 1975. Sex determination and dif-

- ferentiation among uniparental homozygotes of the hermaphroditic fish *Rivulus marmoratus* (Cyprinodontidae: Atheriniformes). Pages 249–262 in R. Reinboth, ed. *Intersexuality in the Animal Kingdom*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Hastings, P. A. and C. W. Petersen. 1986. A novel sexual pattern in serranid fishes: simultaneous hermaphrodites and secondary males in *Serranus faciatus*. *Env. Biol. Fish.*, 15(1): 59–68.
- Kobayashi, K. and K. Suzuki. 1990. Gonadogenesis and sex succession in the protogynous wrasse, *Cirrhilabrus temmincki*, in Suruga Bay, central Japan. *Japan. J. Ichthyol.*, 37(3): 256–264.
- Lissia-Frau, A. M. and S. Casu. 1968. Processo gonadogenetico in alcune specie di sparidi (Teleostei, Perciformes). *Studi Sassaresi*, 1: 1–23.
- Lissia-Frau, A. M., M. Pala and S. Casu. 1976. Observations and considerations on protandrous hermaphroditism in some species of sparid fishes (Teleostei, Perciformes). *Studi Sassaresi*, 54: 147–167.
- Moyer, J. T. and A. Nakazono. 1978. Population structure, reproductive behavior and protogynous hermaphroditism in the angelfish *Centropyge interruptus* at Miyake-jima, Japan. *Japan. J. Ichthyol.*, 25(1): 25–39.
- Nakamura, M. and H. Takahashi. 1973. Gonadal sex differentiation in *Tilapia mossambica*, with special regard to the time of estrogen treatment effective in inducing complete feminization of genetic males. *Bull. Fish. Hokkaido Univ.*, 24: 1–13.
- Nakamura, M., T. F. Hourigan, K. Yamauchi, Y. Nagahama and E. G. Grau. 1989. Histological and ultrastructural evidence for the role of gonadal steroid hormones in sex change in the protogynous wrasse *Thalassoma duperreyi*. *Env. Biol. Fish.*, 24(2): 117–136.
- 中村 将・高橋裕哉・広井 修. 1974. サクラマス (*Oncorhynchus masou*) の生殖腺の性分化過程. 北海道さけ・ますふ化場研究報告, 28: 1–8.
- 中園明信. 1979. 日本産ベラ科魚類 5種の性転換と産卵行動に関する研究. 九州大学農学部付属水産実験所報告, 4: 1–64.
- Reinboth, R. 1962. Morphologische und funktionelle Zweigeschlechtlichkeit bei marinen Teleostiern (Serranidae, Sparidae, Centracanthidae, Labridae). *Zool. Jb. Physiol.*, 69: 405–480.
- Reinboth, R. 1963. Natürlicher geschlechtswechsel bei *Sacura margaritacea* (Hilgendorf) (Serranidae). *Ann. Zool. Japon.*, 36(4): 173–177.
- Reinboth, R. 1967. Protogynie bei *Chelidoperca hirundinacea* (Cuv. et Val.) (Serranidae).—Ein Diskussionsbeitrag zur Stammesgeschichte amphisexueller Fische. *Ann. Zool. Japon.*, 40(4): 181–186.
- Reinboth, R. 1970. Intersexuality in fishes. Pages 515–543 in G. K. Benson and J. G. Phillips, eds. *Hormones and the environment*. Men. Soc. Endocrinol., 18. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Reinboth, R. 1980. Can sex inversion be environmentally induced? *Biol. Reprod.*, 22: 49–59.
- Reinboth, H. 1988. Physiological problems of teleost ambisexuality. *Env. Biol. Fish.*, 22(4): 249–259.
- Robertson, D. R. and R. R. Warner. 1978. Sexual patterns in the labroid fishes of the western Caribbean. II: the parrotfishes (Scaridae). *Smith. Contr. Zool.*, 255: 1–26.
- Sadovy, Y. and D. Y. Shapiro. 1987. Criteria for the diagnosis of hermaphroditism in fishes. *Copeia*, 1987(1): 136–156.
- Shapiro, D. Y. 1988. Behavioral influences on gene structure and other new ideas concerning sex change in fishes. *Env. Biol. Fish.*, 23(4): 283–297.
- Smith, C. L. 1965. The patterns of sexuality and the classification of serranid fishes. *Amer. Mus. Nov.*, (2207): 1–20.
- Smith, C. L. 1975. The evolution of hermaphroditism in fishes. Pages 295–310 in R. Reinboth, ed. *Intersexuality in the Animal Kingdom*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- 清水 稔・高橋裕哉. 1980. イトヨ *Gasterosteus aculeatus* L. の生殖腺および生殖輪管の性分化過程. 北海道大学水産学部研究彙報, 31(2): 137–148.
- 須之部友基. 1990. 南九州に生息するハゼ科魚類 3種の婚姻システムと雌雄性に関する研究. 博士論文. 九州大学, 145 pp.
- 鈴木克美. 1979. 日本産ハナダイ類の生態学的研究. 博士論文. 東京大学, 221+116 pp.
- 鈴木克美. 1989. 硬骨魚類の雌雄同体現象. 栽培漁業技術開発研究, 18(1): 45–55.
- 鈴木克美・小林弘治・日置勝三・坂本隆志. 1974. 駿河湾におけるキンギョハナダイ *Franzia squamipinnis* の生態. 魚類学雑誌, 21(1): 21–33.
- 鈴木克美・小林弘治・日置勝三・坂本隆志. 1978. 駿河湾におけるサクラダイ *Sacura margaritacea* の生態. 魚類学雑誌, 25(2): 124–140.
- Takahashi, H. 1977. Juvenile hermaphroditism in the zebrafish, *Brachydanio rerio*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 28(2): 57–65.
- 高橋裕哉. 1978. 性分化と性転換—魚類・両生類. pp. 23–58. 日本比較内分泌学会編. ホルモンと生殖 I. 学会出版センター, 東京.
- Thresher, R. E. 1984. Reproduction in reef fishes. T. F. H. Publications, Neptune City, 399 pp.
- Warner, R. R. 1975. The adaptive significance of sequential hermaphroditism in animals. *Amer. Nat.*, 109: 61–82.
- Warner, R. R. and D. R. Robertson. 1978. Sexual patterns in the labroid fishes of the western Caribbean. I: the wrasses (Labridae). *Smith. Contr. Zool.*, 254: 1–27.
- Yeung, W. S. B., M. N. Adal, S. W. B. Hui and S. T. H. Chan. 1985. The ultrastructural and biosynthetic characteristics of steroidogenic cells in the gonad of *Monopterus albus* (Teleostei) during natural sex reversal. *Cell Tissue Res.*, 239: 383–394.
- 余吾 豊. 1987. 魚類にみられる雌雄同体現象とその進化. pp. 1–47. 中園明信・桑村哲生編. 魚類の性転換. 東海大学出版会, 東京.

(Received August 3, 1991; accepted November 11, 1991)