HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	イトヨGasterosteus aculeatus L.の生殖腺および生殖輸管の性分化過程
Author(s)	清水, 稔; 高橋, 裕哉
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 31(2), 137-148
Issue Date	1980-06
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/23710
Type	bulletin (article)
File Information	31(2)_P137-148.pdf

Instructions for use

Hokkaido University Collection of Scholarly and Academic Papers : HUSCAP

北大水産彙報
31(2), 137–148. 1980.

イトヨ *Gasterosteus aculeatus* L. の生殖腺および生殖輸管の性分化過程

清水　稔*・高橋裕哉*

Process of Sex Differentiation of the Gonad and Gonoduct of the Three-Spined Stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L.

Minoru SHIMIZU* and Hiroya TAKAHASHI*

Abstract

Changes in both germinal and somatic elements of the gonad through the course of sex differentiation and subsequent development in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, were studied histologically by using fish hatched and cultured in laboratory aquaria under natural conditions of light (May-August) and temperature (16–22°C).

The first sign of gonadal sex differentiation occurred 8 days after hatching, when active proliferation of gonial germ cells became apparent in some gonads. The proliferated germ cells developed into meiotic prophase by 10 days of age, and auxocytes made their appearance by 20–25 days of age, thus revealing the definite ovarian nature of this type of gonad. The gonads of ovarian nature at 8 days of age were also characterized by prominent clusters of stromal cells on both the proximal and distal regions. From 10 days of age on, the stromal cell clusters grew laterally from both regions of the ovary. Eventual fusion of the free edges of the lateral growths led to the formation of an ovarian cavity along the lateral side of the ovary. Bilateral oviducts were formed in the same manner as the ovarian cavity, from about 40 days of age afterwards, in sterile genital ridges caudal to ovaries.

In future testes, gonial germ cells showed only a gradual increase in number as late as 80 days of age, without reaching the spermatocyte stage. However, even at 8 days of age, the gonads were clearly distinguishable from future ovaries by a stromal cell cluster localized only in their proximal region. By 12 days of age, a blood vessel appeared in the stromal cluster, a feature which was also characteristic of future testes. By 50 days of age, the stromal cells began to be diffused inside the testes to form interstitial tissue surrounding seminal lobule anlagen. Subsequently, the stromal cluster in the posterior region of the testis was perforated by a single cavity for a sperm duct, while those in the anterior and median regions differentiated into seminal lobules which became confluent with the sperm duct. By 200–250 days of age, a seminal vesicle-like structure with complicatedly anastomosing cavities was formed along a single, caudal sperm duct. This structure in adult male fish may function merely as a sperm storage organ, not as a secretory one.

No histological indications of intersexuality were detectable by the present study during and after the sex differentiation of gonads in the stickleback.

* 北海道大学水産学部淡水増殖学講座
(*Laboratory of Fresh-Water Fish-Culture, Faculty of Fisheries, Hokkaido University*)

硬骨魚類における生殖腺の性の表現がきわめて多様であることはよく知られている。さまざまな型の機能的雌雄同体性の存在もその一例であるが，本質的に雌雄異体性とみなされる魚種にも非機能的な雌雄同体現象がみられることは決して稀ではない[1]。このような現象の本質的な理解は，魚類の生殖腺の性分化様式の詳細な比較研究とその機構の解明によってはじめて可能となる。

事実，雌雄異体性の明らかな魚種でも，その生殖腺の性分化の形式は決して同一ではなく，いわゆる性的未分化種と性的分化種の区分を生むほどの差異をみせる[2]。その区分の当否はさておき，生殖腺の性分化の根本的な機構は両者に共通すると考えられるが，その解明の手がかりを与える性分化過程に関する詳細な知見は，これまでごくわずかの種類で得られているにすぎない。また従来の研究の多くは，性分化にともなう生殖細胞の変化に焦点をあてたものであるが，近年生殖腺の体細胞要素が特に精巣分化に重要な役割を果している可能性もまた指摘されており[3]，性分化過程の解析にあたっては，生殖腺の体細胞要素の挙動もみのがし得ない要因と考えられる。

イトヨ *Gasterosteus aculeatus* L. の生殖腺の形態およびその成熟変化については，Craig-Bennett[4] の詳細な研究があるが，成魚での観察に関する限りこの種類は雌雄異体性が明確のようである。一方，イトヨ成魚での偶発的な雌雄同体現象も一，二記述されているが[4][5]，それを否定する報告もあり[6]，確かではない。

本研究では，イトヨの雌雄異体性が性発達のどの時点で確立されるかを知るため，生殖腺の性分化に伴う生殖細胞要素と体細胞要素の変化を組織学的に調査するとともに，生殖腺付属構造の形成および発達の過程をも観察した。

稿を進めるにあたり，本研究に対し有益な御助言を賜わった北海道大学水産学部五十嵐孝夫教授ならびに高野和則助教授に厚く御礼申し上げる。また，本研究に用いたイトヨの採集に際して御協力いただいた北海道立水産孵化場森支場阿刀田光紹氏に深く感謝する。

材 料 と 方 法

本研究に用いたイトヨ *Gasterosteus aculeatus* L. は，1977年5月より7月の間に北海道立水産孵化場森支場の流水池で採取した6塊の受精卵を実験室に移し，常時送気し 15±1°C に保ったガラス水槽中で孵化させたものである。稚仔魚には，孵化後の約10日間は1日に1度適当量のアルテミアの幼生を与え，その後徐々に養鯉用配合飼料の粉末とおきかえて，孵化後250日まで自然水温（16～22 °C），自然光条件のもとで飼育を継続した。その間に，組織学的観察のために孵化直後より20日目までは2日おきに各5～8尾，ひき続く2カ月間は5～10日おきに各5～10尾，その後は20～40日おきに各5～10尾を固定した（表1）。また幼魚および成魚の生殖腺と生殖輸管系の構造を観察するために，上記の流水池より全長 15～70 mm のイトヨ約80尾を捕獲し，材料として用いた。

観察に用いたすべての個体は，全長および体重を測定し，稚仔魚はそのまま，幼魚および成魚は開腹して消化器官を取り除き，魚体全体をブァン氏液で固定したのち，生殖腺の前端部より泌尿生殖孔に至る軀幹部腹域を切り出し，6～8 μ の連続横断切片を作成し，デラフィールドのヘマトキシリンおよびエオシンによる二重染色を施して光顕的観察を行った。

観 察 結 果

孵化直後から250日後までの各観察時期におけるイトヨの全長と性分布を表1に示した。表にみられるようにイトヨでは，生殖腺の性が明確に識別される孵化後12日以降にはほぼ1:1の性比が確立されると思われる。また本研究での観察によると，イトヨの雌雄の生殖腺には，性分化の間およびその後の発達過程を通じて，間性的な徴候は全く認められなかった。

Table 1. *Sex distribution of the three-spined stickleback at various ages after hatching.*

Days after hatching	Mean total length (mm)	Sex distribution		
		♀	I*	♂
0	5.3		5	
6	6.6		5	
8	8.2	3	5	
10	8.5	2	3	1
12	9.0	3		3
14	9.3	4		2
16	9.4	2		3
20	10.0	3		2
25	11.3	4		1
40	13.1	3		2
50	15.1	2		4
70	19.6	3		3
80	22.4	3		7
200	36.4	3		2
250	44.2	5		3

* Fish with sexually indifferent gonad.

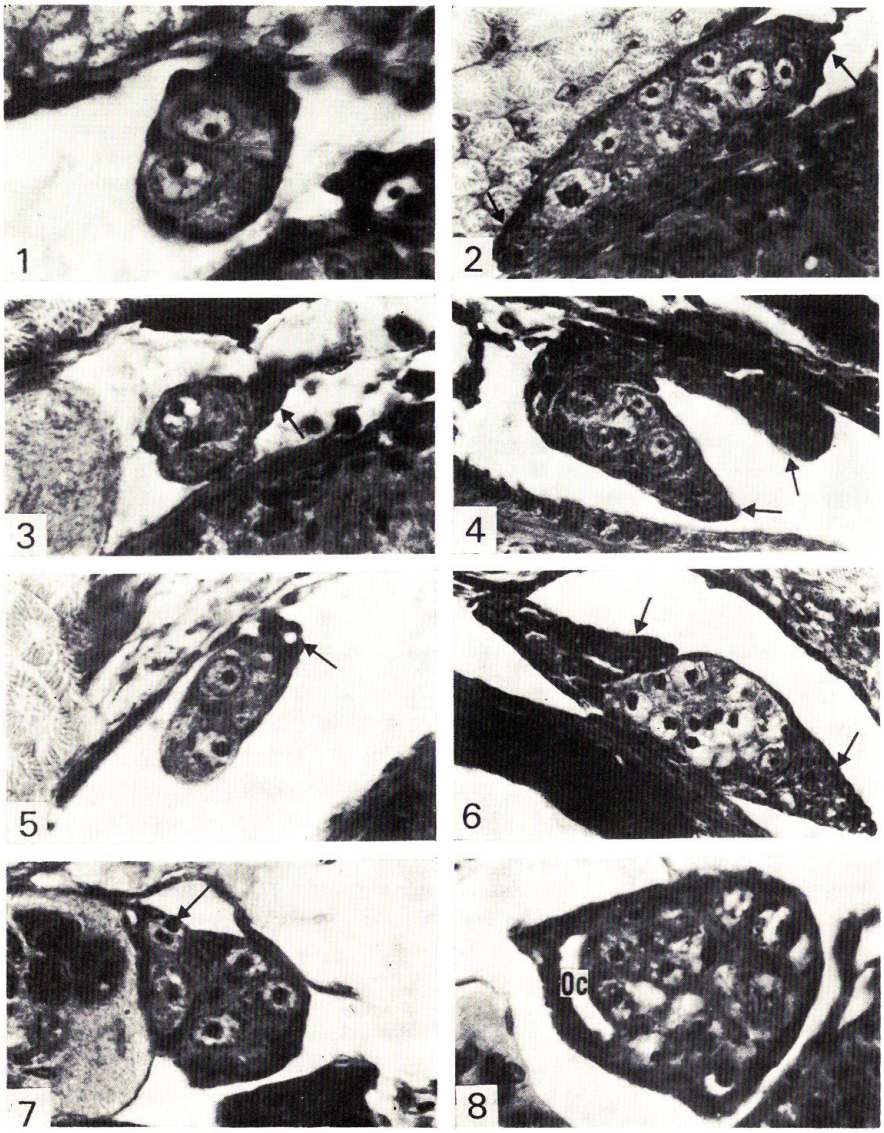
性的未分化期

孵化直後（全長平均 5.3 mm）の仔魚は腹部に大きな卵黄嚢を持っており，遊泳は不活発な状態にあった。これらの仔魚には，体腔背壁の腸間膜基部の左右に対をなす索状の生殖隆起が，胸鰭後方にあたる部位から泌尿生殖孔の前部まで連続して存在していた。この生殖隆起内には，生殖細胞がその前部でやや密に，中部では断続的に分布していたが，後端に近い部位にはそれが全く認められず，体細胞のみより成る細い組織索となっていた。この生殖隆起前部の横断切片では一層の体細胞に囲まれた1個ないし2個の始原生殖細胞が体腔背壁より体腔中に垂下してみられた（図1）。この始原生殖細胞は一般に径 12～14 μ の円形または楕円形を呈し，細胞質は明るく，核は数個の仁を持ち径 8～10 μ の大型円形で染色性に乏しかった。一方，体細胞はきわめて小型でその細胞質が不明瞭であり，ヘマトキシリンに濃染する紡錘形または楕円形の小型の核を有する点で，生殖細胞とは容易に区別された（図1）。孵化後6日までの仔魚の生殖腺には，孵化直後にみられた状態に比して大きな変化は認められなかった。

孵化後8日（全長平均 8.2 mm）の仔魚では，卵黄嚢はほぼ完全に吸収されており，不対鰭の分化の徴候がみられ，また胸部の棘が形成されていた。この時期に観察した仔魚に二つの型の生殖腺が区別された。すなわち，この時期の8尾中3尾の生殖腺の中部では，生殖細胞の活発な分裂増殖の結果，径 10～12 μ の数個の生殖原細胞を含む小型の包嚢が形成されるとともに，生殖腺の前部より中部にかけて体細胞もその数を増して生殖腺の基部および末端部の双方に小集塊を形成していた（図2）。一方，他の5尾の生殖腺では，生殖細胞の変化はほとんどなく，体細胞の集塊は生殖腺の基部のみに認められた（図3）。

性分化期

孵化後10日（全長平均 8.5 mm）の仔魚では，各不対鰭の原基が明確に区別された。この時期に観察した6尾中2尾の生殖腺では，生殖原細胞の増殖が生殖腺の中部から前後部にも及んでいた。これら2尾の生殖腺では，基部および末端部の体細胞の集塊はさらに明確となり，生殖腺の前部ではそれ



Figs. 1–8. Cross sections of the gonads of the stickleback, before and during the period of sex differentiation. Fig. 1. Sexually indifferent gonad of a newly hatched fry; × 890. Figs. 2 and 3. Gonads at the start of sex differentiation, 8 days after hatching; arrows point to stromal cell clusters; Fig. 2, × 635; Fig. 3, ×900. Figs. 4–7. Ovarian (Figs. 4 and 6) and testicular gonads (Figs. 5 and 7), 10 (Figs. 4 and 5) and 12 days (Figs. 6 and 7) after hatching; arrows in Figs. 4 and 6 reveal lateral growths of stromal cells, and those in Figs. 5 and 7 reveal blood vessels appearing in the hilar cluster; Fig. 4, × 550; Fig. 5, ×820; Fig. 6, ×520; Fig. 7, ×880. Fig. 8. Ovary with ovarian cavity (*Oc*) along its lateral side, 14 days after hatching; ×880.

らの細胞集塊が体腔側壁に向かって伸長を開始した像が観察された（図4）。この場合，一般に生殖腺の基部からの伸長が，末端部からのそれと比べより著しかった。他の4尾の生殖腺では，生殖細胞の増殖は依然として不活発であり，体細胞集塊は特に伸長の徴をみせず基部のみに限局してみられたが，1尾ではその体細胞集塊内に管状構造が出現していた（図5）。

孵化後12日（全長平均9.0mm）の仔魚では，不対鰭の分離が完了しており，背部の第3棘および腹部の第1棘が出現していた。この時期の6尾中3尾の生殖腺では，その基部および末端部からの体細胞塊の伸長がさらに進んでいた。また，これらの生殖腺の前・中部には，生殖原細胞のほかに減数分裂前期へ移行した生殖細胞の包嚢が初めて認められた（図6）。一般に硬骨魚においては，卵原細胞は精原細胞よりも早く減数分裂前期へ移行することが知られており，イトヨにおいても，このような特徴を示す生殖腺が卵巣への分化を開始したものであることは確実と思われる。一方，残りの3尾の生殖腺では，生殖細胞の分裂増殖がいまだに不活発な状態に留まっており，基部のみに存在する体細胞集塊内には管状構造がみられた。うち1尾では，この管腔内に血球がみられたので，この管状構造は血管とみなしうる（図7）。このような管状構造は，上述の卵巣型の生殖腺には全くみられなかった。

卵巣の発達

孵北後14～16日に調べた11尾中6尾の生殖腺は，多数の卵母細胞包嚢をもつ分化途上の卵巣であった。さらにその前部では，その基部および末端部から伸長した体細胞の薄板が，それぞれの遊離縁で相互に融合し，生殖腺の体腔壁に面する側縁にそって扁平な腔，すなわち巣卵腔を形成していた（図8）。しかし，卵巣の中・後部では，卵巣腔の形成はまだ不完全であった。

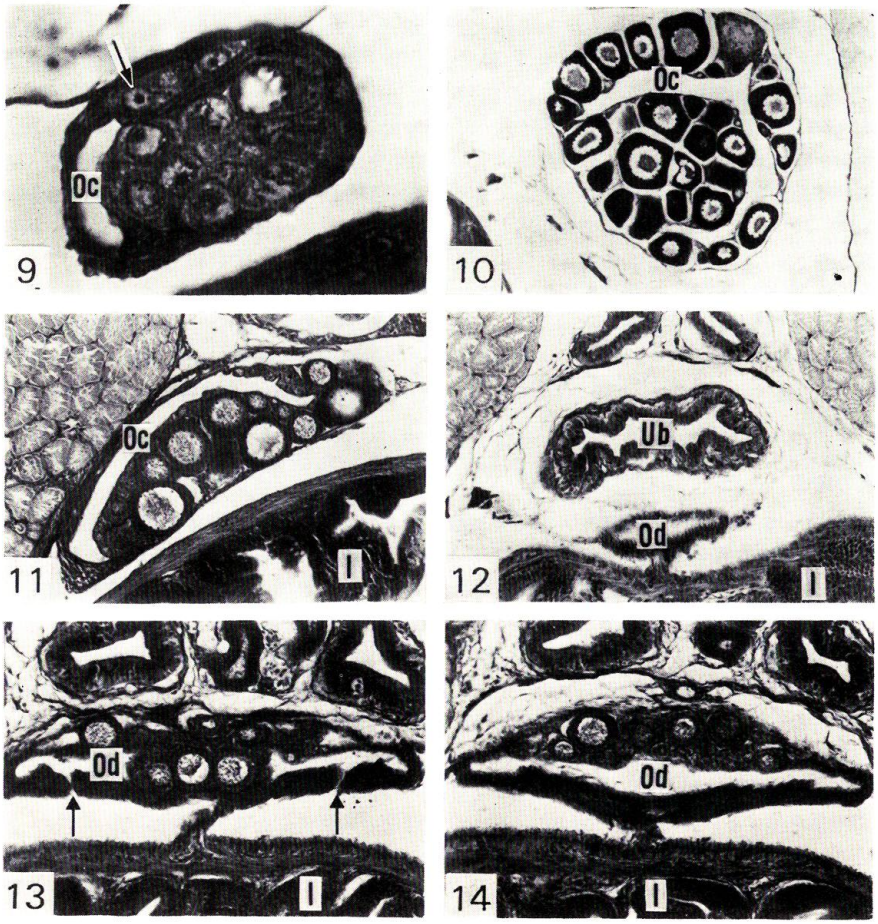
孵化後20～25日，全長10～11.3mmの個体の卵巣には，減数分裂前期の卵母細胞とともに，肥大卵母細胞の出現がみられた（図9）。また，この時期には生殖腺の基部に近い卵巣腔外側壁中にも卵原細胞が存在するのが観察された（図9）。孵化後50日，全長15mm期には，生殖細胞の増数と卵母細胞の成長により肥大した卵巣の前端部では，卵巣腔側壁のほぼ全体にわたって卵母細胞の分布が進んでいた。さらに孵化後80日，全長22.4mm期には，卵巣腔は卵巣の中央部に位置して“entovarian sac”の形態を呈するにいたった（図10）。しかし同時期の卵巣の中央部から後部にかけては，卵巣腔外側壁中の生殖細胞の分布が卵巣懸膜に隣接する部分のみにとどまり，扁平な卵巣腔が体腔側壁に面する側にかたよって存在する“parovarian sac”の形態が残っていた（図11）。成魚の卵巣の卵巣腔にも同様の部位差が認められた。卵巣腔の形成は，生殖腺の前端部に始まり後方に向かって進行し，孵化後70日，全長約20mmの個体では，卵巣の全長にわたって卵巣腔が完成していた。

卵巣の後端より後方に伸びる二本の輸卵管の内腔の形成は，孵化後40日，全長約13mmの個体においてすでに開始されていた。この左右の輸卵管は膀胱の前端部付近で合一し，腸管上方の正中域を走る単一の後部輸卵管となっていた（図12）。左右の輸卵管の管腔形成はその吻合部より前方に向かって進み，その様式は卵巣腔形成のそれと同じく，生殖腺隆起の基部および末端部より側方へ伸長した薄板状の組織塊がそれぞれの遊離縁で融合する形をとる（図13）。その後，卵巣後部に近い輸卵管の背壁中，さらに後部輸卵管前部の背壁中にも多くの卵母細胞が出現し，卵巣実質は体腔の後端にまで伸展するようになる（図14）。

成魚の後部輸卵管は厚い筋壁と扁平な内腔を持つが，全長50～60mmで充分に成熟した卵巣を持つにいたった個体においても，輸卵管の末端は泌尿生殖洞の前部近くで盲管に終わっていた。

精巣の発達

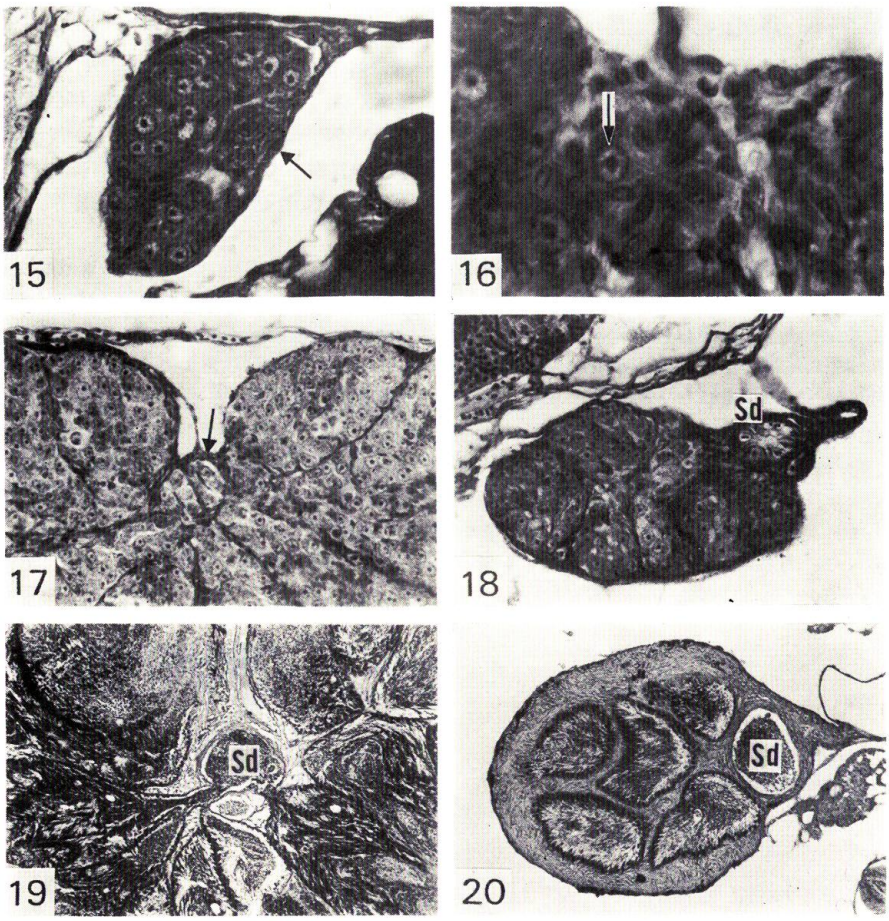
一方，体細胞の集塊が生殖腺の基部のみにみられ，その部分に血管の分化が観察された精巣型の生殖腺では，生殖細胞の分裂増殖は緩徐であり，孵化後50日，全長約15mm期にも数個の精原細胞を



Figs. 9–14. Cross sections of developing ovaries and oviducts of the stickleback. *I*, intestine; *Oc*, ovarian cavity; *Od*, oviduct; *Ub*, urinary bladder. Fig. 9. Ovary with auxocytes, 25 days of age; germ cells distributed in the proximal portion of the lateral wall of the ovarian cavity are shown by the arrow; ×670. Figs. 10 and 11. Ovarian cavity of an entovarian type (Fig. 10) and of a parovarian type (Fig. 11) in the anterior and posterior regions of the ovary, respectively, 80 days of age; Fig. 10, ×160; Fig. 11, ×270. Figs. 12–14. Bilateral oviducts (Fig. 13) and single caudal oviducts (Figs. 12 and 14), 40 (Fig. 12) and 50 days (Figs. 13 and 14) of age; arrows in Fig. 13 indicate a fusion of stromal cell growths in the region just posterior to the ovary; Fig. 12, ×150; Figs. 13 and 14, ×155.

含む包嚢が生殖腺の周辺部にそって少数見られるにすぎなかった。しかしこの時期には，生殖腺基部の体細胞集塊の肥大が認められたほか，基質体細胞が精原細胞包嚢の間を埋めるように分枝するのが観察された（図15）。孵化後70～80日の精巣では，特にその中部に精原細胞包嚢の増数が明らかであったほかには，その形態に大きな変化はなかった。

孵化後200日，全長 36 mm の幼魚の精巣では，さらに増数した精原細胞の集塊が小葉状に配列していた。さらにこの時期に，精巣基部に全長にわたって存在する体細胞集塊の肥大が顕著となり，そ



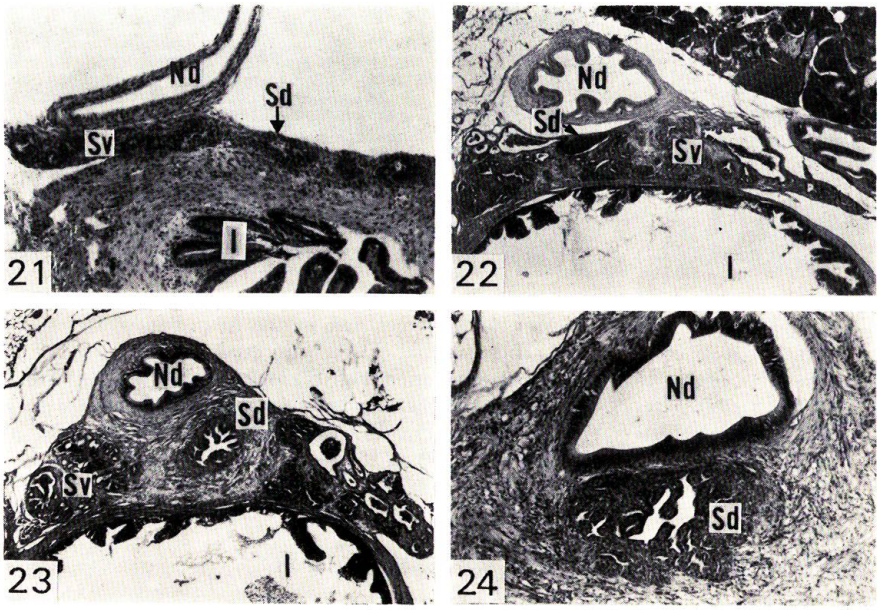
Figs. 15–20. Cross sections of developing testes of the stickleback. *Sd*, sperm duct. Fig. 15. Enlarged stromal cluster (arrow) localized in the hilar region of testis, 50 days of age; ×550. Fig. 16. Hilar stromal cluster with germ cells (arrow), 200 days of age; ×1040. Figs. 17 and 18. Anterior (Fig. 17) and posterior regions (Fig. 18) of testis, 250 days of age; arrow in Fig. 17 shows seminal lobules formed in the hilar stromal cluster; Fig. 17, ×280; Fig. 18, ×350. Figs. 19 and 20. Anterior (Fig. 19) and caudalmost regions (Fig. 20) of the testis of adult male fish; Fig. 19, ×80; Fig. 20, ×70.

の構成細胞が不明瞭ながら放射状に配列して擬管状の構造をとるのがみられた（図16）。しかし精巣の前部から中部にかけては，この擬管状の体細胞塊に埋まって生殖細胞が常に存在してした（図16）。この生殖細胞はその後次第に増数し，全長約 40 mm の個体では，精巣の基部に新たな精嚢原基が形成されていた（図17）。一方，それに直接連なる後部精巣の基部体細胞集塊，およびその後方に連接する体細胞索には生殖細胞は全くみられず，その内部に単一の内腔，すなわち輸精管の原基が形成されていた（図18）。輸精管の内腔は，明るい細胞質とヘマトキシリンに濃染する紡錘形の核を持つ一層の上皮細胞によりうらうちされるのが特徴的であった。精巣の後端より後方に伸びる左右の輸精管

は，膀胱の前端部付近で合一し，その後方に連なる生殖隆起にも単一の内腔が生じて，体腔背壁の下部正中域を走る後部輸精管の形成を開始していた。

孵化後 250 日，全長約 45 mm の個体の精巣では一部の精原細胞が精母細胞へと移行していた。精子形成が進むにつれて，上述の精巣基部に形成された精嚢では，生殖細胞のすべてが他部の精嚢のそれにさきがけて精子へと発達する結果，生殖細胞要素を失い扁平化した上皮にうらうちされた精嚢内腔が，後部精巣の輸精管と連接して輸精管系を構成するようになった（図 19）。精巣の後端付近の外壁および精嚢の周辺には筋性の組織が発達しており（図 20），精巣後端より伸びる輸精管外壁を囲む筋性組織へと連なっていた。

雄成魚の輸精管の合流部の後方には貯精嚢様の構造がみられた（図 21）。この構造の形成は，孵化後 200～250 日，全長約 40 mm 期の頃に始まる。この時期には輸精管合流部から腸管上方の正中域を後方に走る一本の生殖隆起に単一の内腔が生じて後部輸精管の原基が形成されるほか，肛門の上方付近より体腔の尾端にかけての生殖隆起が体腔背壁にそって左右に拡張し，肥大するのがみられた。その内部には，ヘマトキシリンに濃染する楕円形もしくは紡錘形の核を持つ径 4～5 μ の細胞より成る一層の上皮にかこまれた多数の小腔が生じていた（図 21）。その後，この小腔を持つ部位はさらに肥大して，前方の輸精管合流部付近まで伸展するとともに，小腔は顕著に拡張して互いに複雑に吻合し網状構造を呈するに至った。成魚のこの構造部の内腔上皮は一層の扁平もしくは高さ 8～11 μ の方形のヘマトキシリンに好染する細胞より成り，内腔には精子が充満していて，貯精嚢としての性格が明らかであった。後部輸精管は，その前部で貯精嚢内腔と合流して貯精嚢の上部正中域を通過し（図 22），



Figs. 21–24. Cross sections of developing seminal vesicles and sperm ducts of the stickleback. *I*, intestine; *Nd*, nephric duct; *Sd*, sperm duct; *Sv*, seminal vesicle. Fig. 21. Seminal vesicle at the initial stage of morphogenesis, 250 days of age; ×100. Figs. 22–24. Anterior (Fig. 22), middle (Fig. 23) and posterior portions (Fig. 24) of a single, caudal sperm duct and associated seminal vesicle of adult male fish; Fig. 22 and 23, × 30; Fig. 24, ×290.

再び単一の管となって体外へ開口する（図23）。この輸精管は厚い結合組織により囲まれ，その内腔は非常に複雑な皺曲をみせていた（図24）。

考　　察

生殖腺の性分化を組織学的に検討する際にまず第一に明確にすべき点は，性的に未分化な状態の生殖腺からの卵巣もしくは精巣への分化の開始をどのような形態的特徴の発現をもって判定するかということである。メダカ *Oryzias latipes* では，将来卵巣となるべき生殖腺では生殖原細胞が孵化前より活発な増殖を行い，そのあるものは孵化直後に減数分裂前期へと移行すること，また将来の精巣では生殖原細胞の増殖が著しくなく，また減数分裂の開始が著しくおそいことが知られている[7][8]。すなわち，メダカでは孵化直後に，生殖細胞の数およびその減数分裂開始の有無から生殖腺の性を決定できるわけで，このことは遺伝的性を明確に区別しうる系統のメダカを用いた研究によっても確認されている[9]。またシロサケ *Oncorhynchus keta* でも，減数分裂前期の生殖細胞の早期出現を卵巣分化の指標として用い得ると報告されている[10]。

本研究で観察したイトヨでは孵化後8日に，生殖細胞の分裂増殖が活発な生殖腺と，それがきわめて不活発な生殖腺とが区別された。前者の型の生殖腺には，孵化後12日には減数分裂前期へと移行した生殖細胞が，また孵化後20～30日には肥大卵母細胞の出現がみられたが，後者の型の生殖腺は孵化後80日までは大きな形態的変化をみせなかった。この観察結果と前記のメダカの知見とを照合して判断すると，イトヨの生殖腺の性分化は孵化後8日から12日の間に起るものとみられる。

一方，数種の硬骨魚では，表型的性の発現が生殖腺の体細胞要素に最初に認められることが指摘されている[11]。たとえば *Tilapia mossambica* では，生殖輸管系などの性特異的な生殖腺付属構造の分化に関連する生殖腺の体細胞要素の挙動が，性分化の方向の判定とその開始期の決定の重要な手がかりとなると報ぜられている[12]。*Tilapia aurea* でも，将来の卵巣での卵巣腔の形成は生殖細胞の性分化が明らかとなる以前に始まることが知られている[13]。もっとも，このことが硬骨魚に普遍的であるか否かはさらに検討を要することであって，たとえば *Tilapia zillii* の生殖腺の体細胞要素は，生殖細胞の分化発達以前には，組織学的特徴に性差をみせないという[14]。

イトヨの卵巣型の生殖腺では，減数分裂前期の生殖細胞が出現する以前の孵化後8～10日に，体細胞集塊が生殖腺の基部と末端部の双方に認められるのに対し，精巣型の生殖腺では，その基部にのみ体細胞が集塊をつくるという明瞭な形態差がみられた。これらの体細胞の集塊化は，それぞれ卵巣腔-輸卵管系および輸精管系の形態形成の初徴であって，イトヨの生殖腺の性分化が孵化後8日前後に始まることをうらづけるものである。またイトヨの成魚の精巣の特徴として，その基部に発達した血管が存在することは Craig-Bennett[4] によりすでに記述されている。この血管の出現は孵化後10～12日の精巣型の生殖腺の基部に初めて認められた。この現象は，卵巣型の生殖腺にはみられなかったので，精巣分化の指標の一つとみなしてよいと思われる。同様な事実はサクラマス *Oncorhynchus masou* の精巣分化の特徴としても知られている[15]。

このように，イトヨにおいても，生殖腺の性分化が生殖細胞の変化にのみならず体細胞要素の挙動にも認められることは明らかである。このような，生殖細胞および体細胞両要素の発達形式からみると，イトヨの生殖腺は，孵化後8日頃の性分化期以降明らかに二型に区別され，一方の型の生殖腺内に他型の特徴が認められることは，本研究で観察した限りでは全くなかった。このことから，イトヨの雌雄異体性は生殖腺の性分化期にすでに確立されているものと結論することができる。

硬骨魚の卵巣腔の形成様式に関しては，キンギョ *Carassius auratus*[16] やグッピー *Poecilia reticulata*[17] などにみられるような，生殖腺の腹縁ないし両側縁が体腔壁と融合し，体腔を仕切る形で腔が形成される型，および *Tilapia aurea*[13] や *Tilapia mossambica*[12] などにみられるように，生殖腺の背縁と腹縁との双方から基質組織が伸長屈曲してその遊離縁で相互に融合し，体腔をとりこんだ

形で内腔が形成される型などが知られている。イトヨの卵巣腔は，*Tilapia mossambica*[12] のそれと同様に，生殖腺の基部および末端部から伸長した体細胞の薄板が生殖腺の側面で融合することにより形成される。しかし *Tilapia mossambica* の卵巣腔はその外側壁に生殖細胞を欠き，いわゆる "parovarian type" である[12] のに対し，イトヨでは，特に卵巣腔外側壁全体にわたって卵母細胞が分布して，"entovarian type" の形態がみられた。しかし卵巣の中・後部では，卵巣腔外側壁中の生殖細胞の分布が卵巣懸膜に隣接する部分のみにとどまり，"parovarian type" の形態が残っていた。

一方，イトヨの輸精管の形成様式は卵巣腔-輸卵管のそれとは明らかに異なり，また同一の精巣中でも精巣の前・中部と後部とでその様式が異なっていた。この輸精管系は，精巣基部の体細胞集塊に由来する点では共通するが，精巣前・中部では，その集塊内に分化した精嚢が生殖細胞の急速な成熟の結果，複雑に吻合した嚢状の広い内腔を生じ，また精巣後部では体細胞集塊内に単一の内腔が分化し，それが前者の内腔と連絡して精巣全長にわたる輸精管系を構成する。この精巣前・中部にみられる輸精管の形成様式はキンギョ[18] で，また精巣後部でのそれはグッピー[17] や *Tilapia mossambica*[12] などで報ぜられているが，イトヨのようにこの双方の形成様式が精巣の前・中部と後部にわかれてみられる場合は，著者らの知る限り現在まで報告されていないようである。このように硬骨魚の生殖輸管系の形成過程は，同科のものでは共通する点が多いようではあるが，種によってかなり多様であるように思われる。

本研究で知られたように，イトヨの輸精管の合流部後方には貯精嚢様の構造が分化する。これまでハゼ科[19][20] およびナマズ科[21] などの魚種で，主輸精管から派出する腺様構造を持つ一対の貯精嚢が存在し，そのあるものは外分泌機能を持つことが知られている。イトヨの成魚の貯精嚢はハゼ類のそれとは異なりきわめて小型であって，その内腔には精子が充満しており，繁殖期にもこの構造が分泌機能を持つことを示す形態的証拠は得られなかった。従ってイトヨの貯精嚢は精子の貯蔵のみに働くものと思われる。この型の貯精嚢の存在はキンギョ[18] でも知られているが，キンギョにみられる貯精嚢は，複雑に吻合した精嚢相同の構造体で，精巣後端と直接連接するのに対して，イトヨでは一対の輸精管の合流部の後方に位置し，精巣とは明らかに離れて存在する。

Egami[20] はハゼ科 11 種の貯精嚢の組織学的調査に基いて，その構造が根本的には同様であるが，外形は種間でかなり異なることを指摘している。硬骨魚の貯精嚢の有無，機能および形態における特徴が，それぞれの魚種のいかなる特性に基くものであるかは，非常に興味深い問題であり，今後さらに観察を深めて明らかにしてゆく必要があろう。

要　　約

イトヨ *Gasterosteus aculeatus* L. の稚仔魚および幼魚を用いて，生殖腺および生殖輸管の性分化過程を組織学的に観察した。

卵巣の分化は孵化後 8 日頃に始まる。これは生殖原細胞の活発な分裂増殖と，それに続く減数分裂前期への移行のほか，それとほぼ同時期の生殖腺の基部と末端部の双方での基質体細胞の集塊化を特徴とする。この体細胞集塊は体腔壁に向かう側方に伸長し，その末端部で相互に融合し，原則として "parovarian type" の卵巣腔を形成する。

将来の精巣においては，生殖細胞の増殖が卵巣でのそれに比してきわめて緩徐であり，孵化後 8 日にみられる体細胞の集塊化は生殖腺基部にのみ認められ，また孵化後 10～12 日にはこの体細胞集塊内に血管系の分化がみられる点で将来の卵巣と明確に異なる。精嚢原基は孵化後 200 日に，また精子形成の開始は孵化後 250 日にいたって初めてみられる。分化初期の精巣の前部および中部の体細胞集塊は，主輸精管系の一部を構成する精嚢原基に，また後部のそれは直接輸精管原基に分化する。イトヨの輸精管合流部の後方には精巣と分離して貯精嚢様構造がみられたが，この構造は精子の貯蔵のみに働くものと思われる。

イトヨの生殖腺の性分化過程には，雌雄同体性のいかなる徴候も認められず，雌雄異体性が性分化期に確立されるものと結論される。

文　　献

1) Atz, J.W. (1964). Intersexuality in fishes. p. 145–232. In C.N. Armstrong and A.J. Marshall (eds.), *Intersexuality in Vertebrates Including Man*. 479p. Academic Press, London and New York.
2) Yamamoto, T. (1969). Sex differentiation. p. 117–175. In W.S. Hoar and D.J. Randall (eds.), *Fish Physiology*, Vol. III. 485p. Academic Press, London and New York.
3) 高橋裕哉 (1978). 性分化と性転換—魚類・両生類. p. 23–58. 日本比較内分泌学会編，ホルモンと生殖 I. 298 p. 学会出版センター，東京.
4) Craig-Bennett, A. (1931). The reproductive cycle of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, Linn. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, Ser. B **219**, 197–279.
5) Greenbank, J. and Nelson, P.R. (1959). Life history of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus in Karluk Lake and Bare Lake, Kodiak Island, Alaska. *Fish. Bull., U.S. Fish Wildl. Serv.* **59**, 537–559.
6) Stenger, A.H. (1963). An apparent error in a report of structural hermaphroditism in an Alaskan threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Copeia* **1963**, 454–455.
7) 都築英子・江上信雄・兵藤泰子 (1966). メダカの正常発生過程における生殖細胞の増殖と性分化. 魚雑 **13**, 176–182.
8) Satoh, N. and Egami, N. (1972). Sex differentiation of germ cells in the teleost, *Oryzias latipes*, during normal embryonic development. *J. Embryol. Exp. Morph.* **28**, 385–395.
9) Quirk, J.G. and Hamilton, J.B. (1973). Number of germ cells in known male and known female genotypes of vertebrate embryos (*Oryzias latipes*). *Science* **180**, 963–964.
10) Robertson, J.G. (1953). Sex differentiation in the Pacific salmon *Oncorhynchus keta* (Walbaum). *Can. J. Zool.* **31**, 73–79.
11) Harrington, R.W., Jr. (1974). Sex determination and differentiation in fishes. p. 4–12. In C.B. Schreck (ed.), *Control of Sex in Fishes*. 106p. Virginia Polytech. Inst. and State Univ., Blacksburg.
12) Nakamura, M. and Takahashi, H. (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. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* **24**, 1–13.
13) Eckstein, B. and Spira, M. (1965). Effect of sex hormones on gonadal differentiation in a cichlid, *Tilapia aurea*. *Biol. Bull.* **129**, 482–489.
14) Yoshikawa, H. and Oguri, M. (1978). Sex differentiation in a cichlid, *Tilapia zillii*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* **44**, 313–318.
15) 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・ますふ化場研報 **28**, 1-8.
16) Takahashi, H. and Takano, K. (1971). Sex hormone-induced precocious hypertrophy and ciliation of epithelial cells in the ovarian lumen of the goldfish, *Carassius auratus*. *Annot. Zool. Japon.* **44**, 32–41.
17) Miyamori, H. (1964). Study on the morphogenic process of the estrogen-induced feminization of male reproductive organs of *Lebistes reticulatus*. *J. Biol., Osaka City Univ.* **15**, 1–13.
18) Takahashi, H. and Takano, K. (1972). Morphogenesis of accessory reproductive organs in male goldfish, *Carassius auratus*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* **23**, 53–64.

19) Weisel, G.F. (1949). The seminal vesicles and testes of *Gillichthys*, a marine teleost. *Copeia* **1949**, 101–110.
20) Egami, N. (1960). Comparative morphology of the sex characters in several species of Japanese gobies, with reference to the effects of sex steroids on the characters. *J. Fac. Sci., Univ. Tokyo*, Ser. IV **9**, 67–100.
21) Sundararaj, B.I. (1958). The seminal vesicles and their seasonal changes in the Indian catfish, *Heteropneustes*. *Copeia* **1958**, 289–297.