

胎生魚, 特にメバル類の生殖

高野和則

(北海道大学水産学部)

1. はじめに

胎生 (viviparity) は動物界で極めて広範に起こっている生殖様式であり, 広い意味での胎生は, 下等な海綿類ですでにその原形が認められるといわれる。現存の魚類のうち, 軟骨魚類では全頭類の 1 種を含めて, 板鰓類およそ 600 種中 420 種と, 胎生の生殖様式をとるものが多い。これに対して硬骨魚類では胎生魚のほとんどすべてが真骨類に集中して見られるが, 真骨類のおよそ 18,000 種のうち胎生種は 510 種で, 全体に占めるその割合は極めて小さい (Wourms 1981)。しかしその中にはメバルやカサゴのように, 商業的にも少なからず重要な魚類が含まれている。魚類の生殖様式は大きく卵生と胎生に分けられ, 魚類の増養殖を計る上でも, 卵生と並んで胎生の生殖様式を理解することは重要である。この小論では始めに真骨類の胎生の特徴について述べ, 次いでエゾメバル (*Sebastes taczanowskii*) を中心にメバル属魚類の生殖周期の成り立ちについて触れる。

2. 真骨類における胎生

真骨類の中で胎生魚は 13 の科にまたがって見られる (Wourms 1981)。数の上から見ると, カダヤシ科 136 種, 次いでフサカサゴ科 110 種と, 2 つの科で総数の半分近くを占めるが, 系統的に見ると極めて広い範囲の分類群に散発的に胎生魚が認められる。また 1 つの科のすべての種が胎生であることはむしろ少なく, 多くの科では胎生種と卵生種が含まれている。このように胎生は広く離れた分類群において, 何回にもわたって多くの変異を生みながら, それぞれが独自に進化したものと考えられている。

真骨類の生殖様式については, これまで卵生や胎生と並んで卵胎生 (ovoviviparity) という表現が用いられて来た。これらの 3 つの生殖様式の定義については古くから論の多いところであるが, 一般に卵生については卵が成熟または受精の後, 母体内に留まらずに放出され, 胚発生が体外の環境で起る様式とされている。これに対して卵胎生と胎生は共に, 卵が受精後も母体内に留まり, 胚発生が進んで生きた仔として産出される様式であるが, 卵胎生では胚発生に要する十分な栄養があらかじめ卵黄として卵内に蓄積されている (lecithotrophy) のに対して, 胎生では母体に対する胚の生理的依存度が高く, 胚と母体との間に栄養的關係が確立されている (matrotrophy)。しかし実際にはこの栄養的依存の度合いは様々で, 卵胎生と胎生の間に明瞭な線引きをすることは難しい。現にかつては典型的な卵胎生とされたメバル属魚類も基本的には母体依存型であるという主張もなされている (Bochert and Yohlavich 1984)。Wourms *et al.* (1988) は“胎生は卵が体内で受精し, 母体の生殖器

系の中に留まり発生する過程”であると定義し、生殖様式を卵生と胎生に単純に二分することを提唱している。このように卵胎生という用語は一般に用いられなくなりつつある。

真骨類における胎生現象は前述のように広い分類群にわたって見られるが、その共通の特徴は母体による胚の保持が卵巣内で行われることである。この点で胎生板鰓類や総鱗類（唯一の現存種として有名なシーラカンス）とは大きく異なる。これらの魚類では排卵された卵は輸卵管に入ってから受精し、受精卵はさらに下って、輸卵管後部に形成された子宮の中に留まり、胚発生が進む。これに対して真骨類胎生魚では、基本的には卵生魚と変らない卵形成や排卵までの過程に加えて、胎生特有の体内受精と胚発生の過程がすべて同一の卵巣内で行われている。従ってその輸卵管（胎生魚の場合は生殖輸管、gonoductとも呼ばれる）は、交尾の際の精子の通路と、出産時の産道として働くだけで、これが板鰓類の卵殻腺や子宮のように特殊な機能的分化を示すことはない。

真骨類では胚発生（妊娠）が起こる卵巣内の場所によって、胎生は2つのタイプに分かれる。その1つは**汜胞内妊娠型**である。グッピーやカダヤシなどカダヤシ科に見られる胎生がその典型的なものである。胎生魚にかかわらず、一般に卵巣内の卵母細胞はその卵膜の外側を顆粒細胞と茨膜細胞の2層の細胞層によって包まれている（高野 1989）。グッピーなどでは多量の卵黄を含む卵母細胞が成熟を終えるとこれらの細胞層の極く一部が開き、卵巣内に待機していた精子が卵内に入って受精が起こる。その後胚発生が進み出産されるまで胚は上記2層から成る汜胞内に留まる。妊娠期間中、この汜胞を介してガス交換、水分や無機物質、さらには大分子物質の選択的な移動など、胚と母体とは緊密な代謝的關係を保っている。カダヤシ科のほかにAnablepidaeのグループも同じく汜胞内妊娠型として知られ、この種では卵径約1.2mmの小さな卵から全長52mmの胚に達するまで汜胞内で成長するという。このように同じ汜胞内妊娠型でも、グッピーのように卵生に近いものから典型的な胎生まで、母体への栄養的依存度は様々で、汜胞胎盤を介しての母体と胚の關係は魚種によって大きな幅がある。

卵巣内で胚発生が起こるもう一つの場所は卵巣腔であり、このタイプを**卵巣腔内妊娠型**と呼ぶ。この型の最も著名な1例がウミタナゴ科の魚で、一般に卵は極めて小さく、完熟卵でも卵黄はほとんど無いに等しい。汜胞内で受精した卵は初期卵割の段階で卵巣腔に排出され、6カ月にわたる長い妊娠期間に小さな卵から実に20,400%に及ぶ劇的な胚体の増大をきたす（Wourms 1981）。この間、胎仔には様々な構造的変化を生じ、母体由来の栄養物質の吸収や呼吸に役立っている。一方フサカサゴ科、特にメバル属やカサゴ属の胎生魚も、胚が発生期間のほとんどを卵巣腔内で過ごすことから、卵巣腔内妊娠型に属する。これらの魚では、受精の起こる場所や汜胞から卵巣腔に出される時期についての正確な知見がなくなお問題を残しているが、受精から初期発生にかけての極めて早い段階で卵巣腔に移ることは確かである（Amoroso 1960, Wourms 1981）。また一般に一腹の胚の数が多く、極端な例として*Sebastes paucispinis*のように200万を超す数の卵を持つものも知られている（Phillips 1964）。これらの胚は、解剖学的に認められるような特別な栄養吸収器官を持たず、発生に要するエネルギーも自己の卵黄に依存する割合が高いことから、フサカサゴ科の胎生魚は一般に胎生特化のレベルが低いグループとされている。このように卵巣腔内妊娠型にも、母体と胎仔の栄養的關係において多様な段階にある魚種が含まれている。

2. メバル属魚類の生殖

(1) エゾメバルの卵巢構造と雌の生殖周期

クロソイ *S. schlegeli* と同様にこの種の卵巢も左右一対の嚢状器官で、各々が末端で融合し、単一の生殖輸管に連なる (図1 A)。卵巢は卵巢間膜によって鰾から体後部体腔中に懸垂される。未熟な卵巢は紡錘形を呈し、成熟に伴って卵円形となり、妊娠中の雌では卵巢がさらに膨張して体腔のかなりの部分を占めるようになる。卵巢被膜は外側から扁平上皮、繊維性の薄層を介して輪走筋と縦走筋がよく発達した厚い筋肉層から成り、卵巢腔を覆う部分ではこれらに加えて内面を単層上皮が覆っている。卵巢基部には太い卵巢動脈と卵巢静脈が縦走する。この基部を中心に3~4箇所から豊富な血管を伴った結合組織が樹枝状に伸び、その中に含まれる生殖細胞と共に卵巢薄板を形成している。卵巢腔は卵巢基部を除いて、卵巢薄板の自由縁を包むように卵巢周縁のほぼ全域に広がる (図1 B)。妊娠中の胚は発生のほとんどの期間をこの卵巢腔内で過ごす。

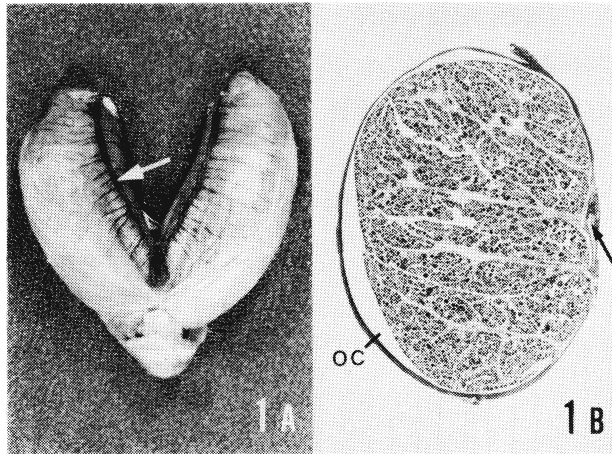


図1 メバル属魚類の卵巢

1 A : エゾメバル卵巢 (腹面) 矢印は卵巢基部の血管系
1 B : クロソイ卵巢の横断面 OC, 卵巢腔 矢印は卵巢基部

エゾメバル雌の生殖腺体指数 (G S I) の周年変化を、生息環境の日長と水温変化を併せて図2に示した。G S I 値は出産後の6月から10月まで0.3前後の低い値で推移し、10月以降卵母細胞の発達に伴って次第に上昇して、3月には平均13.7に達する。さらにG S I 値は妊娠前期の4月に19.3と高くなり、妊娠後期の5月には30.9とピークを示し、6月の出産により急激に低減する。組織学的観察に基づいてこの種の卵形成過程を7期に区分し、このうち染色仁期を除いて卵巢卵組成の季節的变化が調べられた (TAKEMURA *et al.* 1987)。その結果 (図3)、6月から7月まで卵巢は染色仁期と周辺仁期の卵母細胞で占められ、8月に油球期の卵母細胞が出現し始める。9月にはG S I 値はなお低いものの、卵黄形成が始まり、この時すでに日長は短くなりつつあるが、水温はなお約19℃ (旬別平均)

と高い(図2)。その後2月の最低水温1℃まで温度が次第に下降する間に卵黄形成がゆっくり進行する。この間、多くの卵母細胞が第3次卵黄球期に達する11月に、卵巣薄板の間に広がる卵巣腔内に初めて精子が認められるようになり、その後、受精が起こる4月初旬までの長期にわたって精子が卵巣内に貯留される。卵黄形成期間の後期に卵巣卵は周辺仁期以下の未熟な卵母細胞群と、第3次卵黄球期以上に発達した卵母細胞群の明瞭な2群に分かれる。このようにエゾメバルの卵発達様式は、いわゆる卵群同期発達型(group synchronous oocyte development)を示す。日長とともに水温が上昇に転じる3月に卵母細胞は最終成熟に向う。妊娠期の4、5月の卵巣は同期的に発達する胚と、周辺仁期以下の未熟な卵母細胞のみで占められる。出産期は最大日長時、水温が12℃からさらに上昇する6月で、一腹のすべての胚が1回で産み出される。以上の結果から、エゾメバル雌の生殖周期

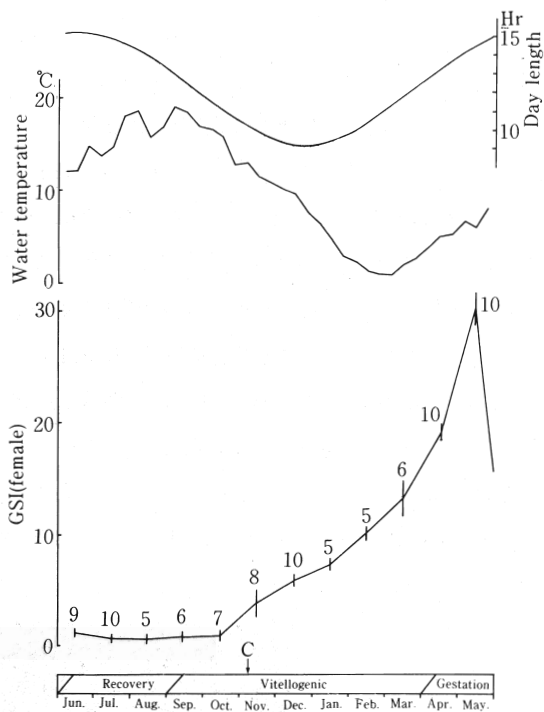


図2 エゾメバル雌のGSIの周年変化並びに生息環境の日長と水温の周年変化
C: 推定交尾時期

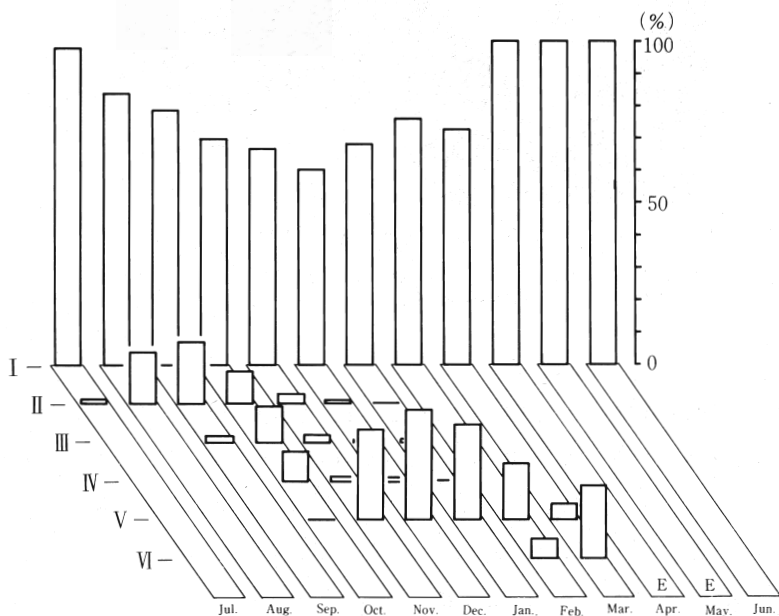


図3 エゾメバルの卵発達の周年変化
周辺仁期(I)から油球期(II)、卵黄形成各期(III, IV, V)、核移動期(VI)を経て妊娠期(E)に至る卵巣卵組成の季節的变化を示す

は回復期（7～8月）、卵黄形成期（9～3月）、妊娠期（4～5月）及び出産期（6月）の4期から成り立ち、この種が1回産仔型（single spawner）であることが明らかにされた。

(2) エゾメバルの精巣構造と雄の生殖周期

クロソイと同様にこの種の精巣は1対の細長い充実性の器官で、鰾の下面から精巣間膜で懸垂され、体腔の後部に位置している（図4A）。精巣の横断面は前後部が楕円形、中央部はほぼ三角形を呈する（図4B）。精巣間膜が連なる精巣基部には背方から精巣動脈、精巣静脈、輸精管の順に並ぶ。この精巣内輸精管から細い袋状の精小囊が放射状に伸び、それぞれ精巣の周縁で盲囊に終わっている（図4C）。精巣内を縦に走る輸精管は精巣後部から出る太い輸精管に連なる。左右の輸精管は合一し、肛門の後方に突出する泌尿生殖突起（交接器）に入り、その先端の生殖孔に開口する。

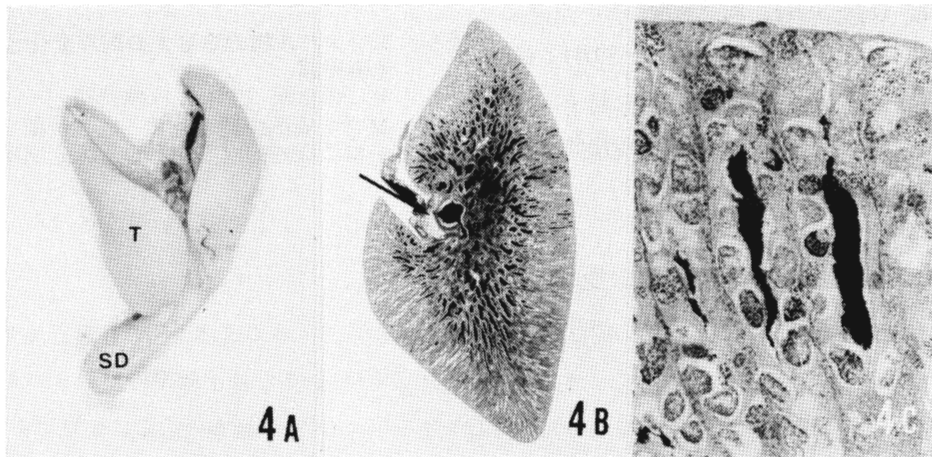


図4 メバル属魚類（クロソイ）の精巣

- 4A：精巣背面 T、精巣 SD：輸精管
- 4B：精巣中央部横断面、矢印は精巣基部
- 4C：精小囊構造、上がその盲端部で、包囊と精小囊内腔に放出された精子を示す

エゾメバル雄のG S Iの周年変化を図5に示した。12月から1月にかけて、精巣内には輸精管を中心に多量の精子が残存している。精小囊のセルトリ細胞は肥大し、その間に精原細胞が散在する。精小囊の盲端部には特に精原細胞が集塊をなして存在する。この時期にG S I値は0.3から0.1前後まで低くなる。最低水温期の2月にすでに一部の個体では、精原細胞の包囊が増えるとともに精母細胞の包囊も出現し始める。4月には精小囊がなお細く、明瞭な放射状の配列を示しながら精子形成が進み、精小囊の全域にわたって精母細胞の包囊が並ぶ。G S I値はこの間0.15前後の低い値で推移する。6月から7月にかけて精子変態途上の生殖細胞を含む包囊が次第に増え、8月には一部で変態終了後の精子が包囊内に集塊をなしている。しかし精小囊内腔にはまだ精子は放出されていない。G S I値は

8月にやや上昇して0.38に達する。その後、精母細胞の包囊の数は相対的に減じ、変態中の生殖細胞を含む包囊の数が増す。同時に精小囊の内腔中に精子が放出され(図4 C参照)、次第に輸精管やその周辺の精小囊内腔に精子が貯留されるようになる。G S Iはすでに9月に年間の最大値に近い値を示す。すでに水温、日長ともに下降しつつある11月に精巣内の輸精管の精子はさらに増し、同時に精巣後方の輸精管にも成熟精子が充満している。G S Iは11月の0.97から翌月には急激に下降する。以上の結果から、エゾメバル雄の生殖周期は休止期(12~1月)、成熟初期(2~5月)、成熟中期(6~8月)、成熟後期(9~10月)、機能的成熟期(11月)から成り、卵巣内に精子の存在が確認された結果と併せて、本種の交尾期は11月であると推定された。

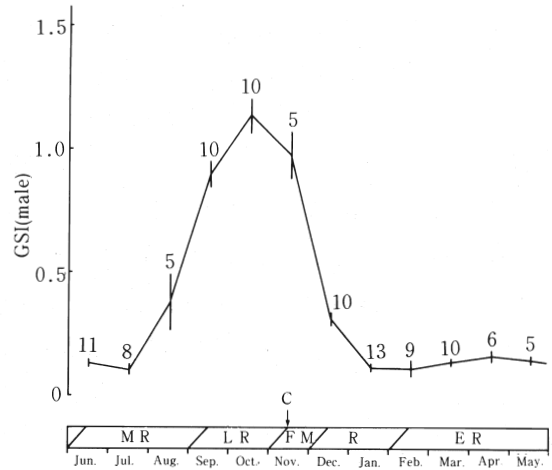


図5 エゾメバル雄のG S Iの周年変化と生殖周期
R : 休止期 ER : 成熟初期
MR : 成熟中期 LR : 成熟後期
FM : 機能的成熟期 C : 推定交尾時期

3. メバル属5種の生殖周期の比較

日本産フサカサゴ科胎生魚の生殖周期に関する研究結果から、メバル属は1回産仔型、カサゴ属は多回産仔型であることが知られている (TAKEMURA *et al.* 1987)。ここでは1回産仔型のメバル属5種についてその生殖年周期の成り立ちについて比較して見る(図6)。南日本の沿岸に生息するメバル、*Sebastes inermis*の雌では11月に卵黄形成が始まり、12月にはすでに妊娠期に入ることから、その卵黄形成期間は1か月と極めて短い。2月の出産後、卵黄胞期の卵母細胞が現れる10月まで、性的に不活性な期間が長く続く (MIZUE 1959)。同じく九州で観察されたムラソイ、*Sebastes pachycephalus pachycephalus*の生殖周期も、G S Iの変化から見る限りメバルとよく似ている (SHIOKAWA 1962)。一方日本海の沿岸域に広く分布する寒海性のウスメバル、*Sebastes thompsoni*では卵黄形成期が約3か月とやや長くなり、新潟近海での受精時期は1月で出産期は3、4月である(鈴木ら 1978, 高野ら未発表)。前述の北海道沿岸におけるエゾメバルは、卵黄形成期に9月からの約6カ月を要し、4月に受精して6月に仔魚を放出する。これらの日本産のメバル属魚類に加えて、さらに北方域のバレンツ海とノルウェイ海で調べられたredfish, *Sebastes marinus*の例を見ると、この種では6月に一部の雌で卵黄形成が始まり、1、2月に成熟に達する。受精は2、3月に起こり、出産期は4月後半から6月前半にわたるといふ (SOROKIN 1961)。以上のように、一般に南方種では卵黄形成の期間が極めて短く、出産期も早いのにに対して、北方種では卵形成、特に卵黄蓄積が極めて緩やかに進み、長い冬を越してから出産期を迎える。いずれの種でも産み出された仔魚の生存に最も適した時期に出産が行われているのであろうが、卵形成の期間を含めて、この出産に至るまでの生殖過程にか

かわる期間は北方種ほど長くなることを示唆している。

次に雄の生殖期間について見ると、南方種のメバルでは10月から11月にかけて活発な精子形成が行われ、12月が交尾期であると推定されている。その後1月から6月が休止期、7月から9月が精子形成準備期（この期に新しい精原細胞が出現する）とされ（MIZUE 1969）、年周期を通して不活性な期間が9カ月と極めて長い。ムラソイでは詳細な組織学的観察がなされていないが、急速な成熟は9月下旬に始まり、11月にその最高に達する（SHIOKAWA 1962）。また交尾期は11月初旬頃と推定される（立石ら1958）。このように、この種でも機能的成熟後、次の精子形成再開までの期間が長い。一方ウスメバル（大池ら 1978）では1～3月が精子形成準備期で、精子形成は4月に始まり、10月にその最盛期に至るといふ。また卵巣の組織学的観察から11月が交尾期であると推定され（高野ら未発表）、従ってこの種では逆に性的に活性な期間が約8カ月と長い。エゾメバルでも前述のように精子形成開始から交尾期まで、その期間は2～10月の約9カ月に及ぶ。バレンツ海とノルウェイ海における*Sebastes marinus*では精子形成期が4～8月、交尾期は8～10月であり、すでに10月初旬には新しい精原細胞が出現し、12～1月の間にその増殖が起こるといふ。しかし一部ではこの間の11月に精細胞の包囊が出現し、3月には

その形成が最高に達するという。このように *S. marinus*ではその精子形成過程の周期的成り立ちが不明瞭で、複数の精子形成の波が重複して進行しているようである。ここに引用した5つの魚種はそれぞれ異なった生息環境に適応して、種ごとの生殖周期を成り立たせている。従って地理的な南北の尺度のみで、単純に種間の比較をすることには問題もあろうが、少なくともこれらのメバル属魚類で見ると、北方種ほど精子形成に長期間を要する傾向にあること、言い換えれば南方種ほど年周期を通して直接生殖過程にかかわる期間が短いことが示唆される。

メバル属魚類では、多かれ少なかれ雄の機能的成熟が雌のそれに先行する。従って雌の卵母細胞の成熟に先行して交尾が行われ、精子は卵巣内に送り込まれて貯えられる。卵巣内での精子の貯留期間は、雌雄の生殖年周期のずれの大小に基づいて北方種ほど長く、南方種ほど短くなる。このグループ

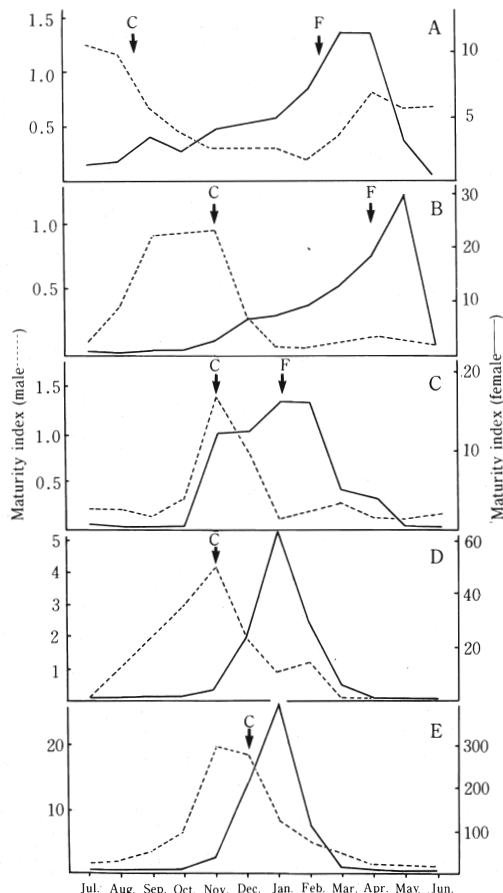


図6 メバル属5種の生殖周期の比較
 A : *Sebastes marinus* (SOROKIN 1961)
 B : エゾメバル C : ウスメバル
 D : ムラソイ (SHIOKAWA 1962)
 E : メバル (水江1959)
 C, F はそれぞれ推定の交尾及び受精時期を示す

では、少なくとも光顕レベルでは卵巣内に精子貯留のための特殊な構造は認められない。種によっては何カ月にもわたって、受精能を保持しながら精子が貯えられる機構は未知の興味深い問題点でもある。

4. おわりに

ほとんどが卵生の生殖様式をとる魚類の中で、極く一部のものが胎生の様式で種の繁栄を計っている。真骨類に見られる胎生現象が極めて多彩なものであることを、わずかな例を挙げてこの小論の初めに述べた。後半ではエゾメバルをモデルに、メバル属魚類の基本的な生殖腺の構造的特徴と生殖周期の成り立ちについて検討した。これまで魚類の胎生について多くの総説が書かれているが、その生理学的知見が今日なお極めて乏しいことが繰り返し強調されている。系統的に広い範囲に見られる胎生魚のうち、原始的とも言われるメバル属については、少しずつではあるがその内分泌調節の機構や母体と胎仔の生理的關係に関する知見が得られつつある。この点について今回は触れられなかったが、機会があれば改めて述べるとしたい。いずれにせよ“木を見て森を見ず”ではないが、逆に木を見ずしてこれを育てることは出来ない。胎生の特性をよく理解することによって、初めて胎生魚の増養殖に我々がどのように人為的なインパクトを与え得るかが見えてこよう。例を種苗生産にとっても、受胎率の向上による親魚の効率的利用、雌雄の生殖周期の人為的制御や卵巣卵の人為的最終成熟誘起による出産時期のコントロールなど、技術的にもさらに管理型へ近づける方策も考えられよう。

長い生物進化の過程で、今その頂点に立つ哺乳動物が一般的な生殖手段として用いるようになった真胎生は、進化の歴史の中でも比較的新しい出来事であるという。脊椎動物系列の中で胎生の原点は魚類にあり、さらにその胎生は卵生から進化した生殖過程とされている。現存魚類の多彩な繁殖スタイルに残されている足取りから、卵生から胎生へ、さらに胎生特化の生殖機構の進化的成り立ちを探ることは生物学的にも重要な意義を持つ。

文 献

- AMOROSO, E. C. (1960) Viviparity in fishes. *Symp. Zool. Soc.*, (London), 1, 153-181.
- BOEHLERT, G. W. and M. M. YOKLAVICH (1984) Reproduction, embryonic energetics, and the maternal-fetal relationship in the viviparous genus *Sebastes*. *Biol. Bull.*, 167, 354-370.
- 大池 一臣・鈴木 智之・池原 宏三 (1978) ウスメバル精巣組織の季節的变化. 日本研報告, (29), 121-135.
- 水江 一弘 (1959) カサゴの研究-V 海産卵胎生硬骨魚類の卵巣の成熟及びその季節的循環に関する研究. 長崎大水産研究報告, 8, 84-110.
- PHILLIPS, J. B. (1964) Life history studies on ten species of rockfish (Genus SEBASTODES). *Calif. Dept. Fish and Game, Fish Bull.*, 126, 1-70.
- SHIOKAWA, T. (1962) Studies on habits of coastal fish in the Amakusa Islands. Part II. Growth and

- maturity of the purple rockfish, *Sebastes pachycephalus pachycephalus* Temminck et Schlegel. *Rec. Oceanogr. Works Japan*, 5, 123-127.
- SOROKIN, V. P. (1961) The redfish; gametogenesis and migration of the *Sebastes marinus* (L.) and *Sebastes mentella* Travin. *Rapp. Cons. Explor. Mer.*, 150, 245-250.
- 鈴木 智之・大池 一臣・池原 宏二 (1978) ウスマバルの年令と成長について. 日水研報告, (29), 111-119.
- 高野 和則 (1989) 卵巣の構造と配偶子形成. pp 3-34, 水族繁殖学, 緑書房, 東京.
- 立石 新吉・水江 一弘・稲尾 正 (1958) 2, 3の卵胎生硬骨魚の卵巣の組織学的研究. 長崎大水産研究報告, 7, 47-52.
- TAKEMURA, A., K. TAKANO and H. TAKAHASHI (1987) Reproductive cycle of a viviparous fish, the white-edged rockfish, *Sebastes taczanowskii*. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 38, 111-125.
- WOURMS, J. P. (1981) Viviparity: The maternal-fetal relationship in fishes. *Amer. Zool.*, 21, 473-515.
- WOURINS, J. P., B. D. GROVE and J. LOMBARDI (1988) The maternalembryonic relationship in viviparous fishes. pp. 1-134. In *Fish Physiology* Vol. XI B, ed, HOAR, W. S. *et al.*, Academic Press, New York.

[質疑応答]

- 広川 (日裁協能登島) 産仔時期は太平洋側と日本海側とで違うのか。
- 高野 (北大水産学部) 太平洋側での知見はない。
- 池原 (日水研) ウスマバルは岩手県久慈市では1988年5月に発眼卵と放卵後の卵を有しており、青森県小泊村とほぼ同じようだ。
- 宮崎 (富山水試) ①精子に先体はあるか。②精子は受精までの間卵巣内で運動を継続しているのか。
- 高野 ①先体はない。②卵巣内に入った精子は一旦運動を停止した状態で貯えられていると思われる。精子の卵巣内貯留部位は魚種によって異なる。これらの卵巣内精子が受精時に再度活性化する機構の群細はなお不明である。
- 杉山 (秋田水振セ) 生殖周期を人為的にコントロールできる可能性はあるか。
- 高野 ①外部環境をコントロールすることで可能と考えるが、実験例はない。②交尾後は確実に受精すると考えるが、受精のタイミングが不明であり、これをコントロールできるかが重要なポイントとなる。③妊娠期間の胚発生は水温に依存すると考えられることから、この期間の水温コントロールは効果があると考えられる。