

ヨコスジカジカ *Hemilepidotus gilberti* の異型精子による卵塊への正型精子輸送機能に関するモデル的検証

早川洋一^{1,3}・秋山 良^{2,4}・宗原弘幸³

¹〒181-8585 東京都三鷹市大沢3-10-2 国際基督教大学理学科生物学教室

²アメリカ合衆国・コーネル大学化学生物（日本学術振興会海外特別研究員）

³〒041-1613 北海道茅部郡南茅部町字臼尻152 北海道大学北方生物圏フィールド科学センター臼尻水産実験所

⁴現住所：〒810-8560 福岡市中央区六本松4-2-1 九州大学大学院理学研究院化学部門

(2003年7月3日受付；2003年9月10日改訂；2003年10月6日受理)

キーワード：異型精子，カジカ，精子輸送，拡散抑制，放精

魚類学雑誌
Japanese Journal of Ichthyology

© The Ichthyological Society of Japan 2004

Youichi Hayakawa*, Ryo Akiyama and Hiroyuki Munehara. 2004. Antidispersal effect induced by paraspERM contained in semen of a cottid fish *Hemilepidotus gilberti*: Estimation by models and experiments. *Japan. J. Ichthyol.*, 51(1): 33–42.

Abstract The semen of *Hemilepidotus gilberti*, a non-copulatory marine cottid fish, includes two sperm types; eusperm for fertilization and paraspERM, which cannot be employed in fertilization. A previous study having revealed the function of paraspERM as antidispersal (reducing the lateral dispersion of semen) during semen transportation, the number of eusperm arriving at an egg mass was estimated so as to confirm the significance of paraspERM function. Two simple models, one including and one excluding the size effect of the egg mass at ejaculation, were used. A considerable antidispersal effect was apparent when the egg mass was small, resulting in the latter being contained within the dispersion area of semen. When male *H. gilberti* emit semen, eggs that hang down from the genital opening do not extend beyond the semen dispersion area. Therefore, it was concluded that paraspERM in this species ensures semen transportation and promotes fertilization success in males via an antidispersal effect related to egg mass size.

*Corresponding author: Natural Sciences, International Christian University, 3-10-2, Osawa, Mitaka, Tokyo 181-8585, Japan (e-mail: hyouichi@icu.ac.jp)

動物には同一種、同一個体でありながら、形態や運動性が異なる複数タイプの精子を形成する種が存在する (Sivinski, 1984; Jamieson, 1987). このような精子のうち、受精を行うのは一種類だけで、残りの精子には受精能力がない。受精する精子を正型(正形)精子(normal sperm または eusperm)といい、受精できない精子を異型(異形)精子という(dimorphic sperm または paraspERM)。異型精子はタニシやカワニナといった巻き貝(軟體動物)、ショウジョウバエ(双翅類)やカイコガなどの鱗翅類をはじめとする昆虫類など、交尾を

行う無脊椎動物でよく知られる (Backland-Nicks et al., 1982; Sivinski, 1984; Jamieson, 1987; Afzelius, 1992)。このように広範囲に出現する異型精子が世代を越えて安定的に出現することは、これらの精子が何らかの適応的機能を担うことを予測させる。事実、これまでに、カイコガの異型精子には正型精子の活性化機能があることが示されている (Osanai et al., 1987)。一方、巻き貝の異型精子については、正型精子を付着して卵に運搬する機能や (Silberglied et al., 1984; Jamieson, 1987; Backland-Nicks, 1998)、交尾後雌の生殖腔を精液が移動する

際、精液の漏逸を防ぐ機能 (antidispersive (精液拡散抑制) 機能) をもつ可能性が指摘されてきた (Fain-Moreal, 1966).

一方、筆者らは、カジカ上科魚類の一種であるヨコスジカジカ *Hemilepidotus gilberti* が異型精子を形成することを見出した (Hayakawa et al., 2002a). 本種の異型精子は減数分裂の過程で核物質が特異的に凝集し、第二分裂で不均等な体細胞分裂が起きることによって生じる2核性の細胞である (Hayakawa et al., 2002a). このような細胞はイソバテング *Blepsias cirrhosus* (Hann, 1930; Hayakawa and Munehara, in press) やケムシカジカ *Hemitripterus villosus* (unpublished data) といった海産種をはじめ、カンキヨウカジカ *Cottus hangiongensis* やハナカジカ *C. nozawae* (Quinitio et al., 1988, 1992; Quinitio, 1989) などの淡水種を含む他のカジカ上科魚類からも確認されている (Hann, 1927; Hayakawa et al., 2002a).

ヨコスジカジカの異型精子は、正型精子（頭部長径；1.6–2.0 μm , 鞭毛長；約20 μm ）に比べて大型で、直径5–7 μm の細胞である (Hayakawa et al., 2002a). 著者らは、ヨコスジカジカで形成される異型精子の機能を繁殖行動の観察や両型精子の生理的特性などから調査した。その結果、それらは放精時に卵塊を競合する他の雄の正型精子の遊泳を卵塊表面で物理的に阻害する機能を持つことを明らかにした (Hayakawa et al., 2002b). さらに、放精時に精液の散逸を防ぎ、卵塊への正型精子到達を助長する機能を有することも示した (Hayakawa et al., 2002c；詳細は『材料と方法』参照). 後者の機能に関し、Hayakawa et al. (2002c) は、ヨコスジカジカは体外受精であり、先に述べた交尾型の巻き貝の場合とは放精の仕方などが異なるものの、精液の散逸を防ぐ点に注目して *antidispersive* (精液拡散抑制) 機能と称した。

ヨコスジカジカの異型精子における精液拡散抑制機能は、卵塊に届く正型精子の損失を防ぎ、受精効率を高める効果が期待されるが、異型精子は正型精子と同じ生殖細胞由来であり、異型精子の形成は精液中の正型精子の量的減少を意味し、雄の授精機会を減少させる可能性がある。したがって、異型精子による精液拡散抑制機能の有効性は、卵塊に到達する正型精子量で評価される必要がある。また、これまでの正型精子輸送に関する異型精子の機能は仮説の域を出ず、Fain-Moreal (1966) が仮説を提唱した軟体動物の異型精子による精液拡散抑制機能についても実験的に検証された例は

なく、ヨコスジカジカの異型精子で初めて確認されたものである (Hayakawa et al., 2002c). そのため、その有効性は本種に限らず、異型精子全般の適応性を論じる上で重要と考えられる。本研究は異型精子という特殊な細胞を扱っているが、一方で精液や海水の粘性といった物理的特性と産卵様式との関わりを主な内容とする。体外に出される卵や精子は、海水中や淡水中では空間的な広がりをもって分布する。特に精子の場合、精液や海水の粘性、あるいは精液が射出されるときの速度によって分布の仕方は異なり、卵に到達できる精子数に大きく影響すると考えられる。ヨコスジカジカの精液の場合、異型精子の存在によって精液の粘性が変化するなら、その粘性の変化を通じて正型精子の分布にも変化が生じるはずである。そのため、精液の広がりに着目した本研究は、体外受精の魚類の繁殖について新たな視点を提供するものである。そこで、本研究ではヨコスジカジカの異型精子が示す精液拡散抑制機能の有効性を検証する一助として、Hayakawa et al. (2002c) を参考に卵塊に到達する正型精子量を数理モデル的に計算し、正型精子のみを含む精液と実際の精液同様に異型精子を含む精液との比較を行った。

材料と方法

ヨコスジカジカの繁殖行動と異型精子の精液拡散抑制機能

本論文を進める上で重要なヨコスジカジカの繁殖行動と異型精子の精液拡散抑制機能について概説する。ヨコスジカジカの雌は雄のテリトリー内の基質上で産卵する (Hayakawa and Munehara, 1996). 卵は粘性の高い卵巣腔液とともに數十分を要して途切れることなく1つの卵塊として産み出される。テリトリー雄は卵をガードしながら2回目までの放精を排他的に行い、その後ガードを緩めてスニーキング (盗み放精) を許し、周囲にいる雄たちが放精する。テリトリー雄やスニーカー (盗み放精雄) による放精は産卵開始から10–15分後に行われ、このとき雌の体外に出ている卵は産卵終了時に最終的に産み出される卵塊の1/4–1/5程度であり、大部分が卵巣内に残った状態である。さらに、卵は雌の体と基質の間の狭い範囲に生み出されるため、雄は卵塊から10数cm離れたところから放精を行う。すなわち、雄は卵塊に十分近づくことができない。

Hayakawa et al. (2002c) は、このように雄がある程度離れた距離から限られた対象に向かって放精

するときに、精液中に含まれる異型精子が正型精子輸送にどのような影響を及ぼすかを実験的に検証した。精液中の異型精子、正型精子および精漿の各成分比(5:3:2)を基に、精液中の異型精子の割合が異なる試験精液を用いた人工的な射出実験を行い、それらの到達距離の違いを調べた。その結果、異型精子を含まない正型精子のみの精液(異型精子:正型精子:精漿=0:8:2)に比べて異型精子を含む精液(異型精子:正型精子:精漿=8:0:2、および5:3:2)の到達距離が有意に長くなつた。このような精液の到達距離の伸長は、卵塊以遠に到達できる精液の量を増やすことになり、特に卵が分離浮遊せず基質に産み出される場合、卵塊に到達できる正型精子量を増加させることができ期待される。ヨコスジカジカの正型精子は卵塊を形成する卵巣腔液中で運動活性が極めて高く、受精は卵が海水から隔絶された状態を保つ卵巣腔液中で起きる(Hayakawa and Munehara, 1998)。このことは産卵を終えた雌の卵巣中の多くの残留卵が受精していることからも裏付けられ、雌の体外に出ている卵塊の一部分で受け取った正型精子が、産卵中にその高い運動活性を背景に卵巣腔液を伝って卵巣内に進入して受精することが示唆されている(Hayakawa and Munehara, 2001)。したがつて、一連の射出実験の結果は、雄が相当量の正型精子を体外部分の卵塊に到達させられれば、全てが体外に露出していない段階でも卵巣内の数多くの卵を速やかに受精させられることを意味する。そのため、異型精子は正型精子を効率的に卵塊に届ける上で有効に機能するものと考えられている(Hayakawa et al., 2002c)。

計算の手順

計算は2段階で行った。はじめに異型精子が精液の到達距離に及ぼす影響を調べ、到達距離に応じて正型精子の量がどのように変化するかを計算した(計算-1)。しかし、実際には卵塊の大きさは精液の広がる空間より小さく限定されることから、単純に正型精子が届く距離を調べるだけでは不十分である。そこで、卵塊のサイズを想定し、卵塊に到達し得る正型精子量について、異型精子を含む精液(原精液)と含まない精液(正型精子精液)で計算および比較を行つた(計算-2)。

射出試液中に含まれる精子量および精子密度
計算に先立ち、精液中の精子量および精子密度を計算した。雄から取り出したままの精液中の正型精子と異型精子の個数比および体積比から、異型

精子1個に相当する正型精子の個数を計算した。そして、同じ容量の2種類の精液、すなわち正型精子のみを含む精液と異型精子を含む精液との間で正型精子量の比を求めた。

精液5–10 μlに40 μlのヨコスジカジカの人工精漿(Artificial Seminal Plasma (ASP): NaCl; 164 mM, KCl; 20.4 mM, CaCl₂; 0.97 mM; MgCl₂; 2.52 mM; Hayakawa et al., 2002a)を加えた希釈精液を血球計数板に滴下し、光学顕微鏡下で正型精子および異型精子を計数した。体積比は以下の様に求めた。一般に精液中の精子量は、精子と精液の容積比であるスマートクリット値で評価される(黒倉, 1989)。そこで、はじめに精液をヘマトクリット管(外径1.45–1.65 mm, 全長75 mm)に入れ、先端を粘土で閉栓したのち390 gで15分遠心分離した。そして、ヘマトクリット管内で精液全体が占める長さと沈殿した細胞層の長さを測り、スマートクリット値を求めた。次に正型精子と異型精子の容積比を求めるため、ASPで2倍に希釈して両細胞が分離しやすくした精液をヘマトクリット管に入れて遠心分離し、沈殿層(細胞成分)中の最下層の異型精子と、正型精子から成る中層部の長さをそれぞれ測った。その比を細胞成分中のそれぞれの容積比とした。なお、射出後の精液の白濁空間における精子と異型精子の分散には偏りがないことから(Hayakawa et al., 2002c)、本計算においても空間内の両細胞の分散は均等とした。

計算-1 異型精子の有無による正型精子到達量の違い: 精液の到達距離のみを変数とした場合の評価 射出された精液は水中では白濁の空間として認められる(Fig. 1)。白濁内にある精子のうち、受精の可能性を持つのは卵塊まで到達できた正型精子である。精液の射出場所から卵塊までの距離に着目した場合、卵塊が存在する位置よりも遠くに到達した正型精子がこれに相当する(Fig. 2a)。射出された精液の形状は高さlm、底面の直径Rmのシンプルな円錐形とみなせる。卵に到達できる正型精子の量は、雄と卵との距離lによって変化する(Fig. 2b)。このように定義したモデルにおいて、円錐中の全体積に占める到達精液の割合(到達精液比)をNvとし、これを求めるところにする。

まず、卵が存在する距離lで円錐を水平方向に切る。この断面の直径をRとし、その断面より遠方にある体積を到達精液量Svと定義すると、

$$Sv = \frac{1}{12} \pi Rm^2 \left(lm - \frac{l^3}{lm^2} \right) \quad (1)$$



Fig. 1. Vertical dispersion of semen following artificial emission in seawater. T , the position semen emitted; LE , leading edge of emitted semen.

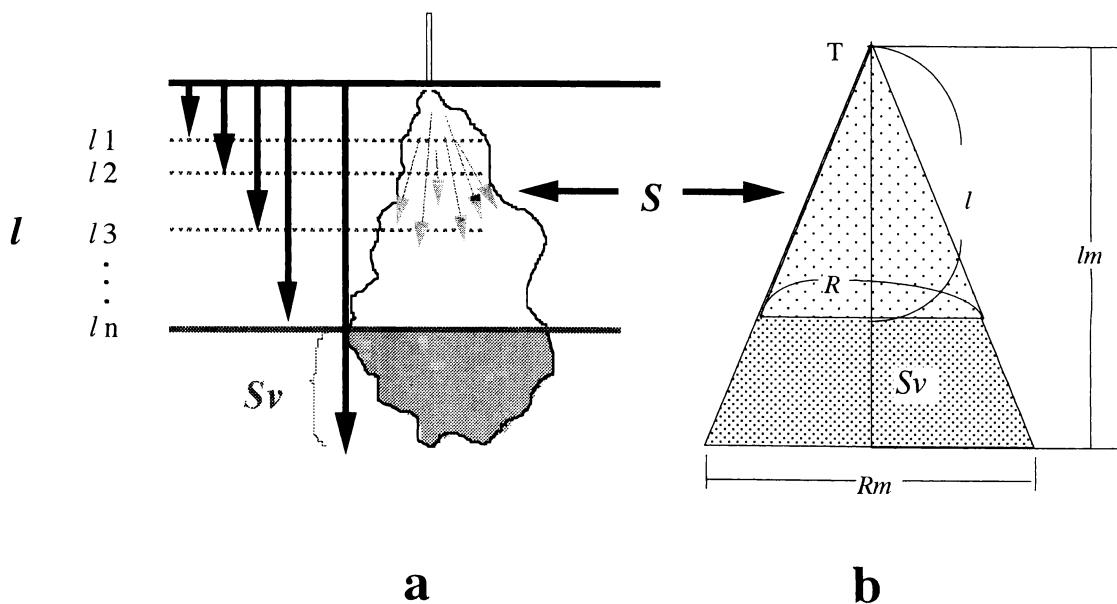


Fig. 2. Model for estimation-1. **a.** Side view of ejaculate in seawater. Gray arrows represent direction of sperm movement. **b.** Side view of model cone on estimation-1. R , diameter of cone base (lateral width of sperated semen) at position of eggs; l and vertical arrows (ln), distance between eggs and the male (ejaculate distance); lm , distance semen traveled; Rm , diameter of cone base representing area of spread semen; S , area of spread semen; Sv (**a**, **b**), semen potentially arriving at eggs; T , position of semen emitted.

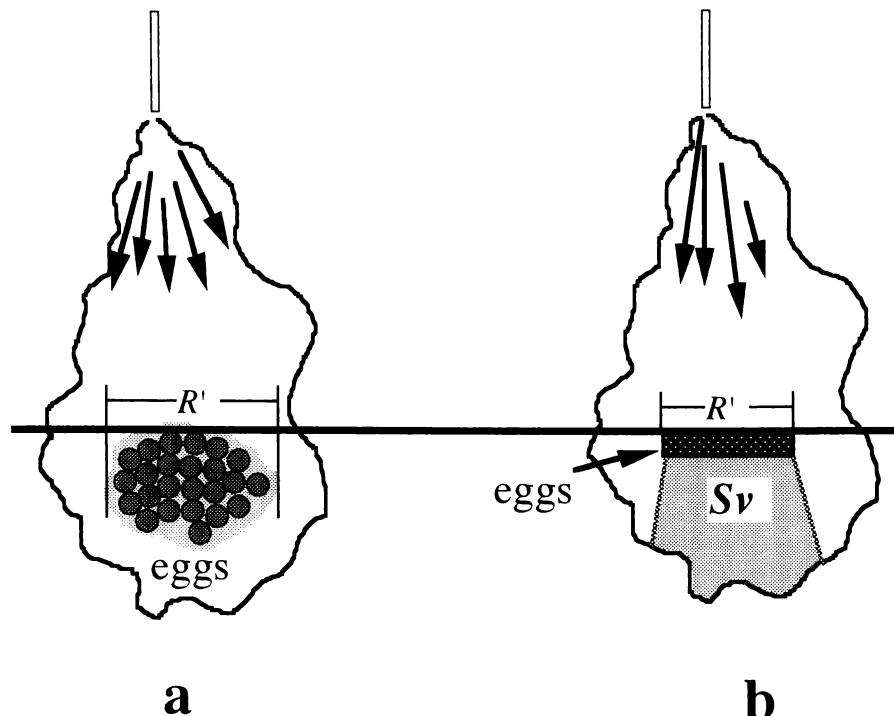


Fig. 3. Eusperm participating in fertilization. **a.** real model. **b.** modified model. R' , diameter of an egg mass. Sv represents area of eusperm distribution.

となる。但し、断面より射出口近傍の小円錐（直径 R の円錐）と全体の円錐は相似形であり、 $R:l=Rm:lm$ となることを用いた。そして、上述した定義より、到達精液比は円錐全体の体積 S を用いて $Nv=Sv/S$ で求められる。したがって、

$$Nv=1-\left(\frac{l}{lm}\right)^3 \quad (2)$$

となる（ここで、 Nv は R も Rm も依存せず、 lm によって決まる l の関数となる点に留意されたい）。これをもとに Hayakawa et al., (2002) における射出

実験で得られた各値を用いて計算した (Table 1)。

計算-2 卵塊の大きさを考慮に入れた計算 計算-2 は計算-1の場合と同様に円錐モデルを基本とするが、本計算では卵塊の大きさを考慮する。これを、Fig. 3 および Fig. 4 を用いて説明する。

Fig. 3 のように直径 R' の卵塊が射出精液内に存在するとき、精液が衝突・通過する部分の正型精子のみが受精に有効となる。そこで、Fig. 3 にあるように、精液の射出点方向からみて卵の陰に相当する Sv 内の正型精子を求めるモデルを用いる。卵塊のサイズを考慮した本計算では、雄と卵塊との

Table 1. Dispersion width and distance travelled by semen (mean±S.E.; in cm) following artificial semen emission tests. Eusperm semen indicated semen without parasperrn; natural semen indicates intact semen which contains parasperrn. Taken from Hayakawa et al. (2000c)

	Eusperm semen ($n=9$)		Natural semen ($n=12$)	
	dispersion width (Rm)	distance (lm)	dispersion width (Rm)	distance (lm)
1 sec	5.09±0.22	7.84±0.44	4.77±0.41	9.58±0.66
3 sec	7.16±0.33	10.02±0.61	6.47±0.67	12.60±0.48
5 sec	8.62±0.40	11.02±0.95	7.87±0.82	15.22±0.68

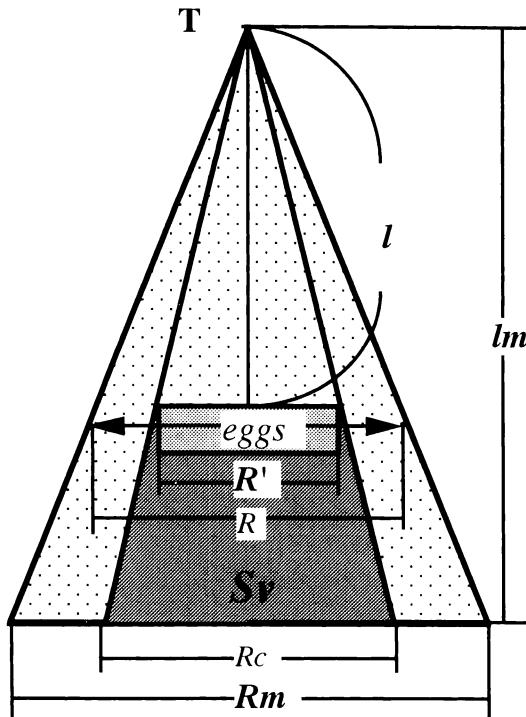


Fig. 4. Model for estimation-2. R' , diameter of egg mass; R_c , diameter of base of small cone in figure; other abbreviations as in Fig. 2.

距離 l によって関数形が変化する。卵塊が射出点から十分に近い場合、すなわち Fig. 4 で卵塊を射出点 T の近傍に近づけた場合には卵塊の直径 R' は同距離 l の円錐断面の直径 (R) より大きくなる。したがって、計算 1 で得られた(2)式を到達精液比 Nv にそのまま用いることができ、これは R_m に依存しない式となる。しかし、 T から遠くなるにしたがって $R' < R$ となり、 R_m に依存した関数形 (Nv') となる。 $R' < R$ となる l より遠方における Nv' は、 $R':l=R_c:lm$ から、

$$Nv' = \frac{R'^2}{Rm^2} \left(\frac{lm^2}{l^2} - \frac{l}{lm} \right) \quad (3)$$

となる。一方、(2)式から(3)式に変わる境界、すなわち $R=R'$ となる l の条件は、

$$l = \frac{lm \cdot R'}{Rm} \quad (3)$$

である。

なお、計算は、射出 3 秒後および 5 秒後について行った。 lm と R_m は Table 1 に示す各値を用いた。また、卵塊の大きさを規定する R は実際の放精時

における卵塊の大きさ（直径 3–4 cm、高さ 2–3 cm の半球および円錐）を考慮して 4 cm とした (Hayakawa et al., 2002c)。

結果

射出試液中に含まれる精子量および精子密度ヨコスジカジカの精液中の正型精子と異型精子の体積比および異型精子の個数比を 31 個体について測定した。その結果、異型精子は容積比で細胞成分中の $65.4 \pm 15.2\%$ を占めた（正型精子 : 異型精子 = 34.6 : 65.4）。

一方、個数比は、正型精子 : 異型精子 = 61.0 : 39.0 であったことから、異型精子 1 個は正型精子 2.96 個に相当すると見積もった。このことから、調整された正型精子精液中の正型精子量は、原精液の約 2.89 倍と計算された。

精液の到達距離のみを変数とした場合の評価（計算-1） 正型精子精液と原精液の 2 種類の精液において、到達精液比 Nv が等しくても、正型精子の到達個数は異なる。本研究で比較すべきことは、卵塊に到達する正型精子数であるから、それに対応すべき到達正型精子比を求めればよい。これを Nve とし、含有正型精子比を示すパラメーターを K とすると、

$$Nve = Nv/K \quad (5)$$

ここで、 K は、先に求めた個数比を基に正型精子精液で 1、原精液で 2.89 となる。

精液の射出 3 秒後の lm の平均値は、正型精子精液で 10.02 cm、原精液で 12.60 cm であり、射出 5 秒後ではそれぞれ 11.02 cm および 15.22 cm であった (Table 1)。これらを (5) 式に代入して到達正型精子比を計算した (Fig. 5)。

その結果、射出 3 秒後では卵からの距離が約 9.2 cm、5 秒後では約 10 cm 以遠で、正型精子精液の到達範囲内において原精液の方が卵塊への到達正型精子比 Nve が上回ることが示された。一方、雄が放精する際の平均的な卵塊との距離における両精液の Nve を比較すると、射出 3 秒後では原精液の方が多く、逆に 5 秒後では正型精子精液の方が大きくなることが示された。このことは、異型精子の存在による精液の到達距離の伸長が、卵塊が存在する位置以遠への正型精子到達数に影響することを裏付けている。しかしながら、その差はわずかである。この計算 1 では卵塊の大きさが限定されておらず、卵塊の大きさは距離 l の地点で切り取った断面方向に十分大きいと仮定されている。その結果、式 (5) が lm のみに依存し、精液の散逸

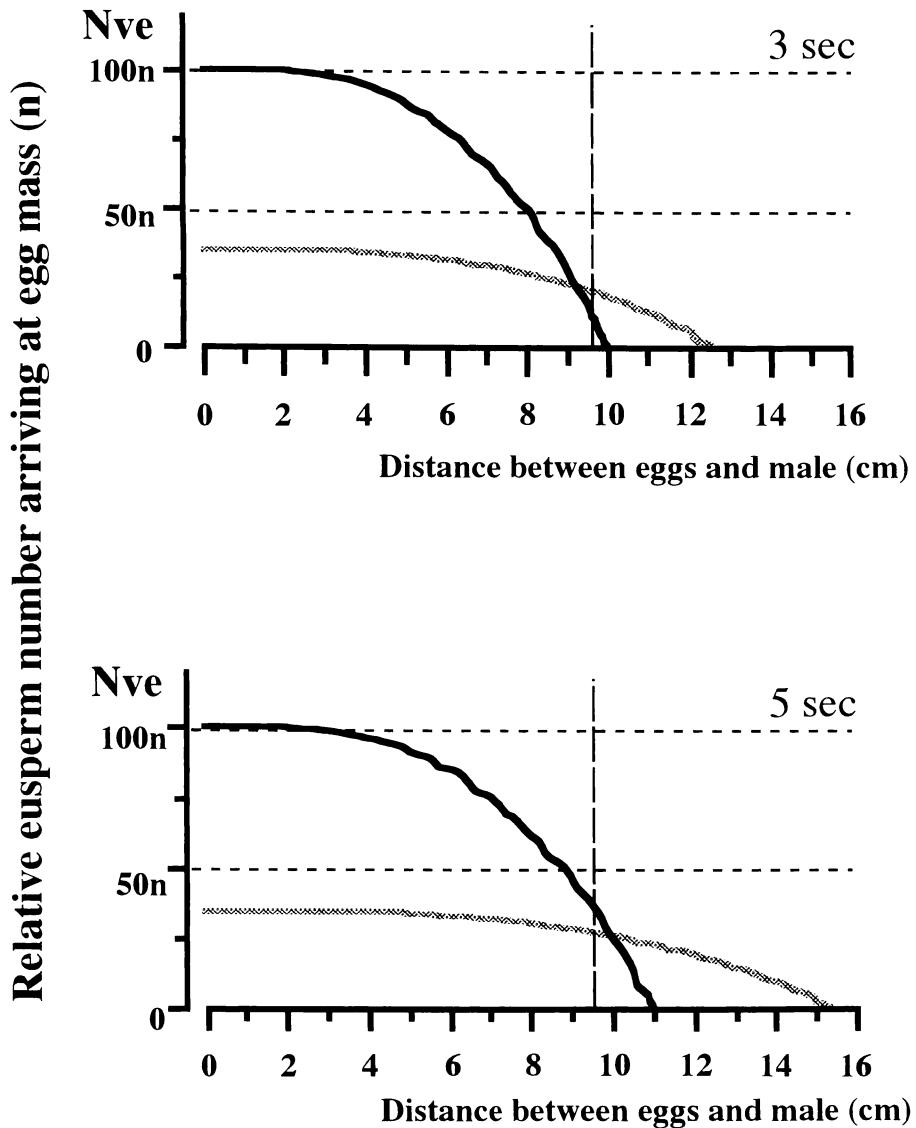


Fig. 5. Relative eupperm ratio arriving at egg mass (Nve) of estimation-1. Black and gray lines represent semen without parasperrm and semen containing parasperrm, respectively. Broken vertical lines represent the average actual distance from the male to an egg mass.

幅を示す Rm に依存しないものとなった。しかし、実際には卵塊の大きさは精液の横方法への広がりを十分にカバーできるほど大きくはない (Hayakawa and Munehara, 1996; Hayakawa et al., 2002c)。そこで、実験2において卵塊の大きさを考慮し、到達した精液の有効範囲を限定することによる精液拡散抑制の効果を検討する。

卵塊の大きさを考慮に入れた計算(計算-2) 本計算に用いる Nve は(4)式および K より以下の通りとなる。

$$l \leq \frac{lm \cdot R'}{Rm} \text{ のとき,} \\ Nve = Nv/K \quad (6)$$

$$l > \frac{lm \cdot R'}{Rm} \text{ のとき,} \\ Nve = Nv'/K \quad (7)$$

ここで、 K は、計算-1と同様に、正型精子精液で1、原精液で2.89である。

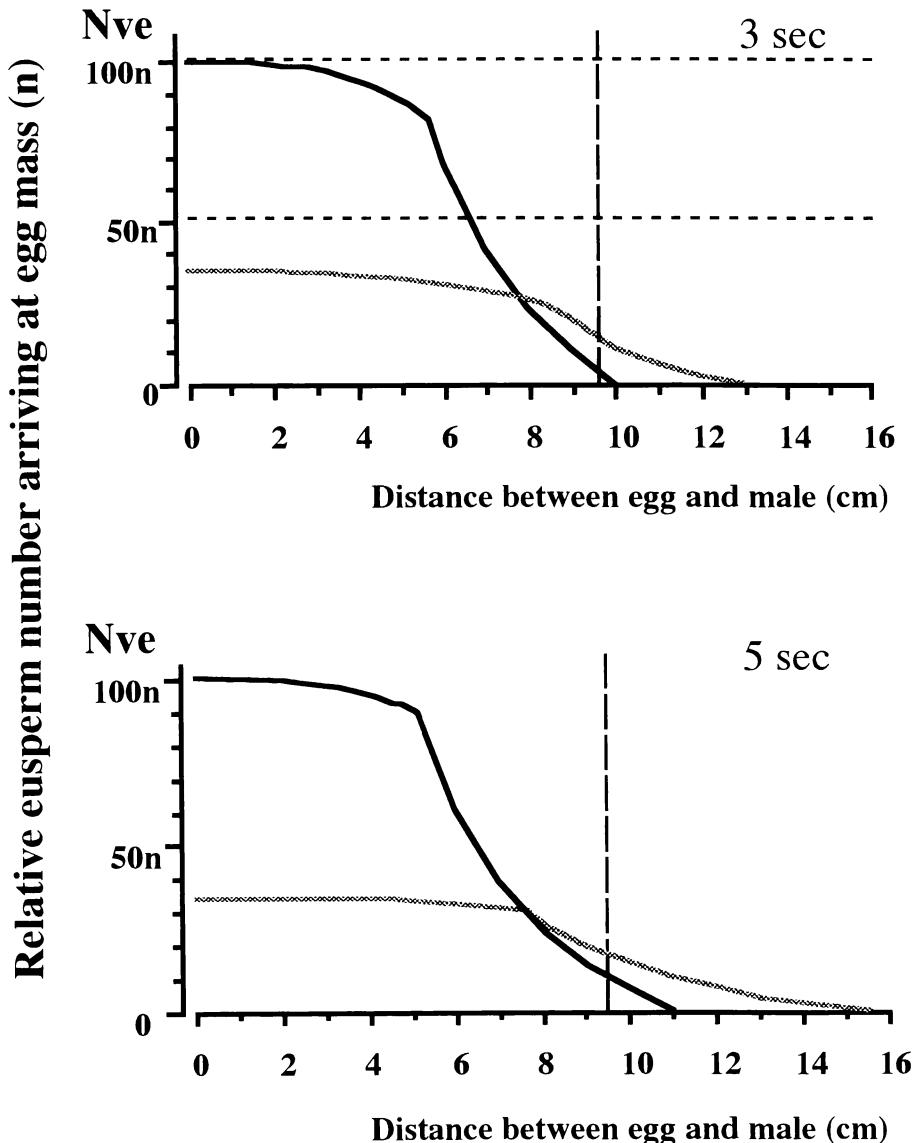


Fig. 6. Relative eupherm ratio arriving at egg mass (N_{ve}) of estimation-2. Black lines and gray lines represent semen without paraspERM and semen containing paraspERM, respectively. Broken vertical lines represent average actual distance from male to egg mass.

射出から3秒後および5秒後のいずれの場合においても正型精子精液の到達範囲内で、原精液の卵塊への到達正型精子比 N_{ve} が上回る領域が拡大し、その違いも大きくなった (Fig. 6)。特に、平均的な放精距離 (9.4 ± 2.8 cm) 付近における N_{ve} は、いずれの時間の場合も原精液の方が正型精子精液の約1.5倍以上になることが示された。

考 察

本研究では、ヨコスジカジカの精液の射出実験の結果 (Hayakawa et al., 2002c) を基に、卵塊に到

達する正型精子量を2つのモデルで評価した。すなわち、一つは卵塊の大きさを考慮せず、精液の到達距離にのみ注目した場合の評価であり、精液の水平方法への広がりに比べて卵塊が大きい場合に相当する。もう一つは、卵塊の大きさが精液の水平方向への広がりより小さい場合である。すなわち、実際の放精時に即して卵塊の大きさを考慮に入れたモデルによる評価である。その結果、前者によって、異型精子の存在により正型精子を遠方まで到達させられることが示された。さらに、後者のモデル計算から、単に距離だけでなく卵塊

に届く正型精子量を評価することが可能になり、卵塊に正型精子を到達させる上で異型精子の効果がより顕著になることが示された。このことは、異型精子が含まれることで精液の到達距離が伸長するだけでなく、散逸を抑制する効果が大きくなることを示唆している。

本研究では、計算結果に放精距離に関する重み付けをした評価をしていない。それには放精距離に対する確率分布的関数が必要となるが、本研究で用いた Hayakawa et al. (2002c) による観察結果は、滑らかな確率分布関数を作るにはサンプル数として必ずしも十分とはいえない。そこで、本計算に対する評価、考察は、実際の雄が放精する際の平均放精距離を用いた議論にとどめる。本計算は、放精する雄と卵塊までの距離、および卵塊の大きさに注目したものであるため、実際に雄が放精する際の平均放精距離に基づいた評価は十分に可能である。テリトリー雄の平均放精距離は、 9.4 ± 2.8 cm ($n=21$) である (Hayakawa et al., 2002c)。その距離まで到達する正型精子量は、異型精子を含む場合では異型精子を含まない場合の 1.5 倍におよぶ。さらにそれ以遠では、放精距離の伸長自体による精液到達の効果も期待される。したがって、異型精子の精液拡散抑制機能は正型精子の卵塊到達へ十分に寄与するものと考えられる。

一般的に精液を含む生物の体液中には、無機塩類とともに様々な生体高分子が含まれている。高分子を含む流体は粘性とともにしばしば強い弾性をも持つ (尾崎, 1996)。このような溶液は、素早く押し出されるとき、押し出される方向に液体が互いに引っ張り合う。また、流体中の高分子鎖どうしを一時的にでも架橋する作用を持つ粒子が混入すると、その流体の射出時の弾性を著しく変化させることが予想される。異型精子は、細胞表面に正型精子との接着作用があり吸着性が示唆されること (Hayakawa et al., 2002b)，さらに、正型精子に比べて大きいことなどから、正型精子よりも強い架橋作用を示す可能性が考えられる。こうした作用が、射出時に海水の抵抗によって精液が広がる効果を抑制し、正型精子の到達距離を伸長させるのであろう。

このように異型精子が精液の粘弾性の制御に寄与すると考えられても、異型精子が具体的にどのように作用するかといった物理的機構の解明は今後の課題として残された。しかし、一連の射出実験 (Hayakawa et al., 2002c) と本計算は、精液の物理的特性が、動物、とりわけ水中に繁殖の場を求

める魚類の繁殖行動や生態を反映するものとして重要な指標となる可能性を提示したといえる。本研究では、沈着粘性卵を産み出すヨコスジカジカにおける精液の散逸抑制を主題としているが、それとは逆に魚類には精液の分布に適度な広がりが求められる場合が多い。たとえば、雌が分離浮遊卵を産むサンゴ礁魚類のブルーヘッドラス *Thalassoma bifasciatum* がある。本種は雄がペア産卵する相手の雌の体サイズを指標として産卵数を推定し、放精量を調節している (Shapiro et al., 1994)。そのためには、放精量調節に関わる雄の体内機構に加えて、海水中で散逸する卵に対して精子も適度に拡散する条件も必要であり、ヨコスジカジカの場合とは異なる精液の物理的特性が不可欠となる。ブルーヘッドラスでは精子には異型化が確認されていないため (吉川, 2001)，同魚類では、精液の物理的性状は精子量や精漿の量、あるいは精液に混濁しているタンパク質といった高分子などが影響していることが考えられる。このように、異型精子に着目した本研究で、精液拡散抑制機能が検証されたが、今後は各々の魚類の繁殖生態を考慮して、より一般的な controlled-dispersive (分散調節) 機能という観点からも精液の流体としての物理的特性が研究されるべきであろう。

謝 詞

本稿を進めるに当たり、島崎健二北海道大学水産学部名誉教授、小城春男同教授、および桜井憲泰同助教授より有益なご指導を頂いた。また、北海道大学水産学部附属白尻水産実験所の元技官、嵐田洋悦氏、野村潔技官には本研究の前提となる諸実験の遂行にご助力いただいた。ここに感謝の意を表する。本稿をまとめるに当たり、小林牧人国際基督教大学準教授のお力添えを頂いた。ここに感謝の意を表する。本研究の一部は日本学術振興会特別研究員制度 (早川, 3847) および同海外特別研究員制度 (秋山, 2000 年) の助成をそれぞれ受けた。

引 用 文 献

- Afzelius, B. A. 1992. 精子と進化. 森沢正昭・星元紀 (編), pp. 196–211. 精子学. 東京大学出版会, 東京.
- Buckland-Nicks, J. 1998. Prosobranch parasperm: Sterile germ cells that promote paternity? *Micron*, 29: 267–280.
- Buckland-Nicks, J., D. Williams, F. S. Chia and A. Fontaine. 1982. Studies on the polymorphic spermatozoa of a marine snail. I—Genetics of the apyrene sperm. *Biol. Cell*, 44: 305–314.

- Fain-Moreal, M. A. 1966. Acquisitions récentes sur les spermatogénèses atypiques. Ann. Biol., 5: 513–564.
- Hann, H. M. 1927. The history of the germ cell of *Cottus bairdii* Girard. J. Morph. Physiol., 43: 427–498.
- Hann, H. M. 1930. Variation in spermogenesis in the teleost family Cottidae. J. Morph. Physiol., 50: 393–411.
- Hayakawa, Y. and H. Munehara. 1996. Non-copulatory spawning and female participation during early egg care in a marine sculpin *Hemilepidotus gilberti*. Ichthyol. Res., 43: 73–78.
- Hayakawa, Y. and H. Munehara. 1998. The environment for fertilization of non-copulating marine sculpin, *Hemilepidotus gilberti*. Env. Biol. Fish., 52: 151–186.
- Hayakawa, Y. and H. Munehara. 2001. Facultatively internal fertilization and anomalous embryonic development of a non-copulatory sculpin *Hemilepidotus gilberti* Jordan and Starks (Scorpaeniformes: Cottidae). J. Exp. Marine Biol. Ecol., 256: 51–58.
- Hayakawa, Y. and H. Munehara. in press. Ultrastructural observations of euspermatozoa and parasperrmatozoa in a copulatory cottid fish *Blepsias cirrhosus*. J. Fish. Biol.
- Hayakawa, Y., A. Komaru and H. Munehara. 2002a. Ultrastructural observations of eu- and paraspermiogenesis in the cottid Fish *Hemilepidotus gilberti* (Teleostei: Scorpaeniformes: Cottidae). J. Morphol., 253: 243–254.
- Hayakawa, Y., H. Munehara and A. Komaru. 2002b. Obstructive role of the dimorphic sperm in a non-copulatory marine sculpin *Hemilepidotus gilberti* to prevent other males' eusperm from fertilization. Env. Biol. Fish., 64: 419–427.
- Hayakawa, Y., R. Akiyama, H. Munehara and A. Komaru. 2002c. Dimorphic sperm influence semen distribution in a non-copulatory sculpin *Hemilepidotus gilberti*. Env. Biol. Fish., 65: 311–317.
- Jamieson, B. G. M. 1987. A biological classification of sperm types, with special reference to Annelids and Molluscs, and an example of spermiocladistics. Pages 311–332 in H. Mohri, ed. New horizons in sperm cell research. Gordon and Breach Science Publishers, New York.
- 黒倉 寿. 1989. 人工受精と配偶子保存. 隆島史夫・羽生 功(編), pp. 166–193. 水族繁殖学. 緑書房, 東京.
- 尾崎邦宏. 1996. キッチンで体験—レオロジー. 豪華房, 東京. Viii+152 pp.
- Osanai, M., H. Kasuga and T. Aigaki. 1987. Physiological role of apyrene spermatozoa of *Bombyx mori*. Experientia, 43: 593–596.
- Quinitio, G. F. 1989. Studies on the functional morphology of the testis in two species of freshwater sculpins. 博士論文, 北海道大学, 96pp.
- Quinitio, G. F., H. Takahashi and A. Goto. 1988. Annual changes in the testicular activity of the river sculpin, *Cottus hangiongensis* Mori, with emphasis on the occurrence of aberrant spermatids during spermatogenesis. J. Fish Biol., 33: 871–878.
- Quinitio, G. F., A. Goto and H. Takahashi. 1992. A comparison of the annual changes in testicular activity and serum androgen levels between the early and delayed maturing groups of male *Cottus hangiongensis*. Env. Biol. Fish., 34: 119–126.
- Shapiro, D. Y., A. Marconato and T. Yoshikawa. 1994. Sperm economy in a coral reef fish, *Thalassoma bifasciatum*. Ecology, 75: 1334–1344.
- Silberglied, R. E., J. G. Shepherd and J. L. Dickinson. 1984. Eunuchs: the role of apyrene sperm in Lepidoptera? Am. Nat., 123: 255–265.
- Sivinski, J. 1984. Sperm in competition. Pages 86–115 in R. L. Smith, ed. Sperm competition and the evolution of animal mating system.
- 吉川朋子, 2001. サンゴ礁魚類における精子の節約. In: 桑村哲生・狩野賢司編, pp. 1–40. 魚類の社会行動 I. 海游舎. 東京.