



Title	北海道南東部におけるアヤボラ <i>Fusitriton oregonensis</i> の卵巣成熟過程と水槽で観察された産卵行動について
Author(s)	河邊, 玲; 梨本, 勝昭; 金井, 幸司; 鳥澤, 眞介; 平石, 智徳
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 51(2), 95-104
Issue Date	2000-09
Doc URL	http://hdl.handle.net/2115/24205
Type	bulletin (article)
File Information	51(2)_P95-104.pdf



[Instructions for use](#)

北海道南東部におけるアヤボラ *Fusitriton oregonensis* の
卵巣成熟過程と水槽で観察された産卵行動について

河邊 玲¹⁾・梨本 勝昭¹⁾・金井 幸司²⁾
鳥澤 眞介¹⁾・平石 智徳¹⁾

Gonadal Maturation of Female Oregon Triton *Fusitriton oregonensis*
in South Eastern Hokkaido and Spawning Behaviour in Rearing

Ryo KAWABE¹⁾, Katsuaki NASHIMOTO¹⁾, Koji KANAI²⁾,
Shinsuke TORISAWA¹⁾ and Tomonori HIRAIISHI¹⁾

Abstract

Oregon Triton *Fusitriton oregonensis* were collected during May 1996 to September 1996 from South Eastern Hokkaido. Ovarian eggs from females were examined histologically. Ovarian eggs were classified into the following five stages. (1) Oogonium, (2) Young oocyte, (3) Early yolk formed oocyte, (4) Late yolk formed oocyte, (5) Mature oocyte. The maturation of ovaries was classified into the following five stages on the basis of developmental stages of the ovarian eggs. (1) Spent stage, (2) Recovering stage, (3) Early growing stage, (4) Late growing stage, (5) Maturing stage. Oregon Tritons were reared experimentally to elucidate their spawning behavior. During rearing, copulation was first observed toward the end of June, and spawning was first observed at the begging of September. An egg mass was composed of 134 to 254 egg capsules (Mean \pm SD, 206 \pm 40).

Key words : Oregon Triton, *Fusitriton oregonensis*, Gonadal maturation, Spawning behaviour

北海道では海産腹足類を「ツブ」と総称し、古くから漁業対象種として利用してきている。そのなかでも原始腹足目フジツガイ科に属するアヤボラ *Fusitriton oregonensis* は「ケツブ」と称され、北海道南東部沖合で行われている「えびかご漁」で大量に混獲されることが知られており、現在相当の資源量があることが見込まれている。今後このアヤボラ個体群を新たな漁業対象種として永続的に利用していくためには、まず本種の資源生物学的特性を把握することが必要不可欠となる。なかでも個体群再生産機構の基礎をなす繁殖生態学的な知見を系統的に集積することが特に必要であると考えられる。

アヤボラ *Fusitriton oregonensis* は、ベーリング海から北アメリカ西岸に分布する寒冷種である(椎野, 1969)。日本沿岸では、北は北海道から南は熊野灘の大王崎沖合まで分布し(堀越・土田, 1987)、その生息水深は200~500 mと報告され(土田, 1990)、生息域が南になるほど生息水深は深くなる。本種はこれまで深所での調査が困難なため、あるいは商業的価値が低かった点などか

¹⁾ 北海道大学大学院水産科学研究科環境生物資源科学専攻生産システム学講座
(Laboratory of Fishing Production System, Division of Marine Environment and Resources, Graduate School of Fisheries Sciences, Hokkaido University)

²⁾ (株) 山中水産
(Yamanakasuisan Corporation, Samani, Hokkaido 058-0026, Japan)

ら分類学的な知見(堀越・土田, 1987; 土田, 1990; 波部・小菅, 1968)が散見される程度で生態学的な知見については, ほとんど報告されていない。漁業対象種となる海産腹足類の生殖細胞形成過程とこれに基づく生殖巣の成熟周期に関するものは, これまでに新腹足目のヒメエゾボラ(高丸・富士, 1981)や原始腹足目のエゾアワビ(富田, 1967)の報告があるが, アヤボラのような深海系最上層である上部漸深海帯の種では, これまで全く報告されていない。そこで, 本研究は北海道南東部におけるアヤボラ個体群の資源生物学的基礎研究に資するため, 雌個体の生殖細胞形成過程と卵巣成熟過程を組織学的方法を用いて明らかにすることを目的とした。またあわせて陸上水槽における飼育実験により産卵行動を観察することを目的とした。

材 料 と 方 法

供試材料 材料としたアヤボラは1996年6月から9月までの間, 北海道南東部恵山岬沖合約15~20 kmの水深約280~350 mの大陸棚斜面域から, えびかご漁業によって採集した(Fig. 1)。採集漁具には, 円形のえび籠(Fig. 2)を使用した。籠の仕様は, 直径80 cm, 籠入り口の大きさは直径22 cmであった。採集した個体は殻高(SH:mm)・殻幅(SB:mm)をノギスによって計測し, 湿重量(BW:g)・軟体部湿重量(MW:g)を電子天秤で測定した。各月毎の標本観察個体数は1~7個体で, 合計26個体を組織標本に供した。これらの標本個体は平均殻高 91.8 ± 5.4 cm (Mean \pm SD), 平均湿重量 60.7 ± 10.6 g (Mean \pm SD)であった。本研究では, 本種の生息海域からの周年にわたる標本採集を目指したが, 実際には「えびかご漁」の漁期である6月から9月までしか採集できなかった。したがって1996年9月から12月に組織標本とした個体は, 9月に標本採集した個体のうち, 後述の手法により陸上水槽で飼育したものである。

組織標本作製 組織標本に供した個体は軟体部を損傷しないように取り出し, 付着水を除去し軟体部湿重量を測定した。そして, 1.0 mm四方の小片を卵巣から切り出して, プアン氏液によって固定し, 常法に従ってパラフィン包埋後6~8 μ mの連続切片を作成し, ヘマトキシリン・エオシンによる二重染色を施して光学顕微鏡下で観察をおこなった。

生殖巣指数計測 卵巣の成熟度を表す表示方法は, 種々知られている(浮, 1989)。本種は卵巣

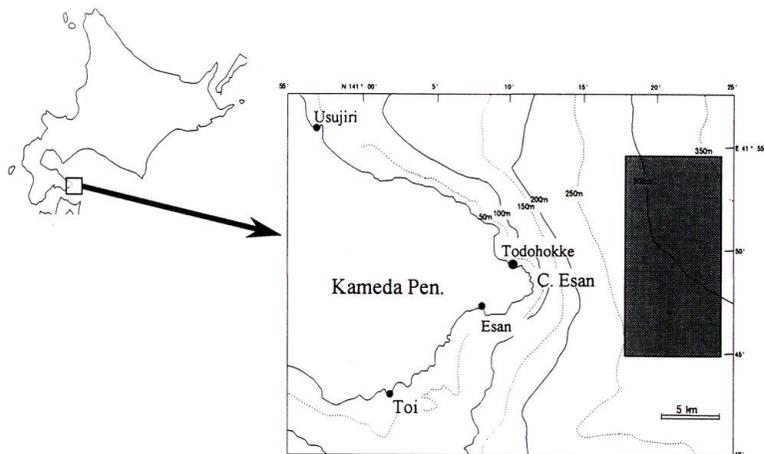


Fig. 1. Sampling locations in South Eastern Hokkaido.

■ : shrimp fisheries ground.



Fig. 2. Photograph of a sampling trap.

の精密な分離が困難であったので、卵巢における最も厚さの厚い部分の軟体部湿重量 (MW : g) に対する百分比をもって生殖巣指数 (GI : Gonad Index) として (八幡・高野, 1970), 以下の式から求めた。

$$\text{生殖巣指数 (GI)} = \frac{\text{卵巢の厚さ (mm)}}{\text{軟体部湿重量 (g)}} \times 100$$

GI の測定は、1996 年 6 月から 12 月までの期間、毎月 1~2 回行った。1ヶ月あたりの GI の測定個体数は 1~7 個体 (全測定個体数は 26 個体) であった。

飼育実験 1996 年 9 月における標本採集後、一部の個体はただちに北海道大学水産学部附属白尻水産実験所内に搬送し、エアレーションを施した飼育水槽 (95×180×85 cm) に静置した。飼育海水には白尻実験所の前浜より汲み上げた原海水を使用し、底面には砂を敷きつめた。飼育開始時の大きさと個体数は、殻高範囲で 28.6~107.4 mm, 247 個体であった。飼料には実験所の前浜よりムラサキイガイを採取し、むき身にして 2 日に一度飽食量与えた。飼育水温は標本採集海域の水深と北海道大学水産学部研究調査船うしお丸によって津軽海峡東口断面で 1989 年 12 月から 1991 年 11 月まで観測された水温を参考に、冷却機を使い飼育期間を通じて 6~8°C に調温した。また繁殖行動の観察は、飼育実験開始後から 1 週間ごとに一回あたり 2 時間連続で行った。卵嚢数は産卵の終了が認められた卵塊を水槽から取りだし、計数した。

結 果

組織学的観察 アヤボラは雌雄異体であり、生殖巣は雌雄とも軟体部頂端に軸柱にそって螺旋状に存在する中腸腺の外側を覆っている。卵巢自体は円柱状の卵巢小嚢の集合体であり、小嚢壁に卵原細胞が作られる。この細胞の発達に伴い卵細胞が小嚢内部全体を満たすようになる。成熟初期の段階では、卵巢は中腸腺上に肉眼で確認することが困難となる。卵巢の外観は成熟が進んでくると中腸腺を明瞭に被覆するようになる。

1. 卵巢卵の形成過程

アヤボラの卵巢卵形成過程を細胞学的特徴に基づき、藤永 (1979), 高丸・富士 (1981) の基準に準じて以下のように区分した。

1) 卵原細胞 円形の核 (直径 10~12 μm) と染色性の少ない細胞質を持つ長径 20~22 μm,

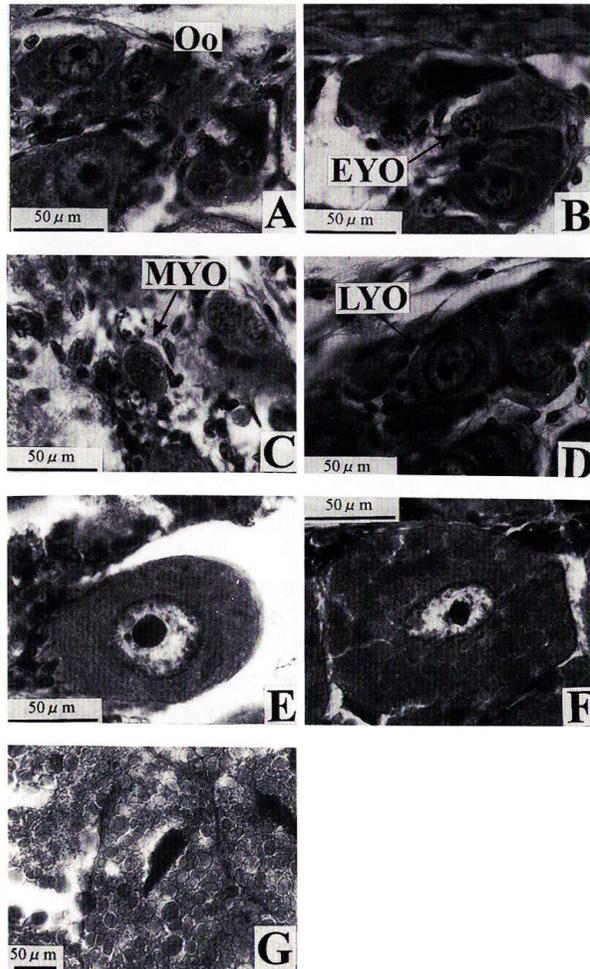


Fig. 3. Photomicrographs of sections from the ovary of the Oregon Triton fixed in Bouin's fluid and stained with haematoxylin and eosin.

- A. Oogonium *Oo*. Oogonium $\times 400$
- B. Early young oocyte *EYO*. Early young oocyte $\times 400$
- C. Middle young oocyte *MYO*. Middle young oocyte $\times 400$
- D. Late young oocyte *LYO*. Late young oocyte $\times 400$
- E. Early yolk formed oocyte $\times 400$
- F. Late yolk formed oocyte $\times 400$
- G. Mature oocyte $\times 200$

短径 $14\sim 16\ \mu\text{m}$ の楕円形の細胞であり、核内には顆粒状の染色質と数個の仁が存在する (Fig. 3-A)。

2) 初期卵母細胞 前期では、卵母細胞は長径約 $30\ \mu\text{m}$ 、短径約 $20\ \mu\text{m}$ となり、染色糸が核内全体に広がっている (Fig. 3-B)。中期では、核内には核膜近くに仁が1個出現し、染色糸は核内に散在している (Fig. 3-C)。後期では、細胞は長径 $60\sim 70\ \mu\text{m}$ 、短径 $25\sim 30\ \mu\text{m}$ となり (Fig. 3-D)、核は直径約 $30\ \mu\text{m}$ となり核内に散在していた染色糸が仁周辺に集まる。また仁は核内中央部に位

置するようになる。

3) **卵黄形成前期卵母細胞** 卵母細胞は初期卵母細胞よりも成長し、長径 60~120 μm 、短径 50~80 μm になるとともに細胞質中にはエオシン好性の直径 1~2 μm の卵黄顆粒が形成されはじめる (Fig. 3-E)。核は長径 32~40 μm 、短径 30~36 μm となり、核内には直径 12~16 μm の仁が 1 個存在する。

4) **卵黄形成後期卵母細胞** 卵母細胞はこれまでと比べて著しく成長して卵巢小囊内部まで突出し、長径 120~240 μm 、短径 100~170 μm の楕円形もしくは洋梨形を呈する。卵黄顆粒は卵黄形成前期に比べて密になり、直径 4~12 μm となる。さらに後期になると核全体がヘマトキシリンに染まりだし、卵黄顆粒の大きさはほぼ一定し、直径が約 16 μm となる (Fig. 3-F)。

5) **成熟卵** この期の細胞は長径 200~400 μm 、短径 120~200 μm の洋梨形になる。60~80 μm の楕円形の核はヘマトキシリンに濃染し周辺部に移動する。細胞相互の区別は不明瞭となる (Fig. 3-G)。

2. 卵巢の発達段階

上述の卵巢卵形成過程を基にして、アヤボラの卵巢を以下の 4 つの発達段階に区分することができた。

1) **放出期** 大多数の卵巢小囊内腔は空洞化しているのが特徴である。卵巢卵は初期卵母細胞以下の過程である。中腸腺上に存在する卵巢自体も著しく退行しているのが確認できる (Fig. 4-A)。GI は平均で 1.1 であった。

2) **回復期** 卵巢を初期卵母細胞以前の卵が占めているが、卵巢小囊には初期卵母細胞が一層に並んでいるのが認められる。この期の後半には卵黄顆粒を蓄積中の卵黄形成前期卵母細胞が若干出現する (Fig. 4-B)。GI は平均で 1.7 であった。

3) **成長期** 卵巢小囊では卵母細胞の成長が著しく、小囊内に優占する卵母細胞により前期と後期に区分することができる。成長期前期においては卵黄形成前期卵母細胞が小囊内を優占している (Fig. 4-C) が、成長期後期の小囊では卵母細胞がそれまでより急激に肥大し、卵黄形成後期卵母細胞が優占する。成長期後期の終わりには卵巢の一部に少数の成熟卵も確認できた (Fig. 4-D)。GI は平均で 3.3 であった。

4) **成熟期** もっとも発達した卵巢卵は成熟卵になり、卵巢小囊内は成熟卵が優占する。卵相互の区別はきわめて不明瞭となる (Fig. 4-E)。GI は平均で 7.5 であった。

3. 卵巢発達段階の季節変化

1996 年 6 月から 12 月にわたり卵巢の組織観察を行い、发育段階を区分した結果を Fig. 5 にまとめた。6~8 月に卵巢内では成熟卵が優占する個体がみられ、9 月以降では初期卵母細胞をもつ未熟な卵巢を有する個体がみられるようになった。

4. 生殖巣指数 (GI) の季節変化

1996 年 6 月から 12 月まで、アヤボラ雌個体の生殖巣指数 (GI) の季節変化を見てみると (Fig. 6)、6 月と 7 月上旬には他の月に比べて高い値を示し、それぞれ平均で 7.5 と 6.6 であった。7 月下旬で GI は最も低い値を示し、約 2.3 であった。卵黄顆粒が蓄積を始める卵黄形成前期卵母細胞以前の卵巢卵しか認められない個体では、GI は低く (平均で 1.5)、卵黄顆粒が蓄積を始めると GI は高い値を示すようになった (平均で 4.0)。

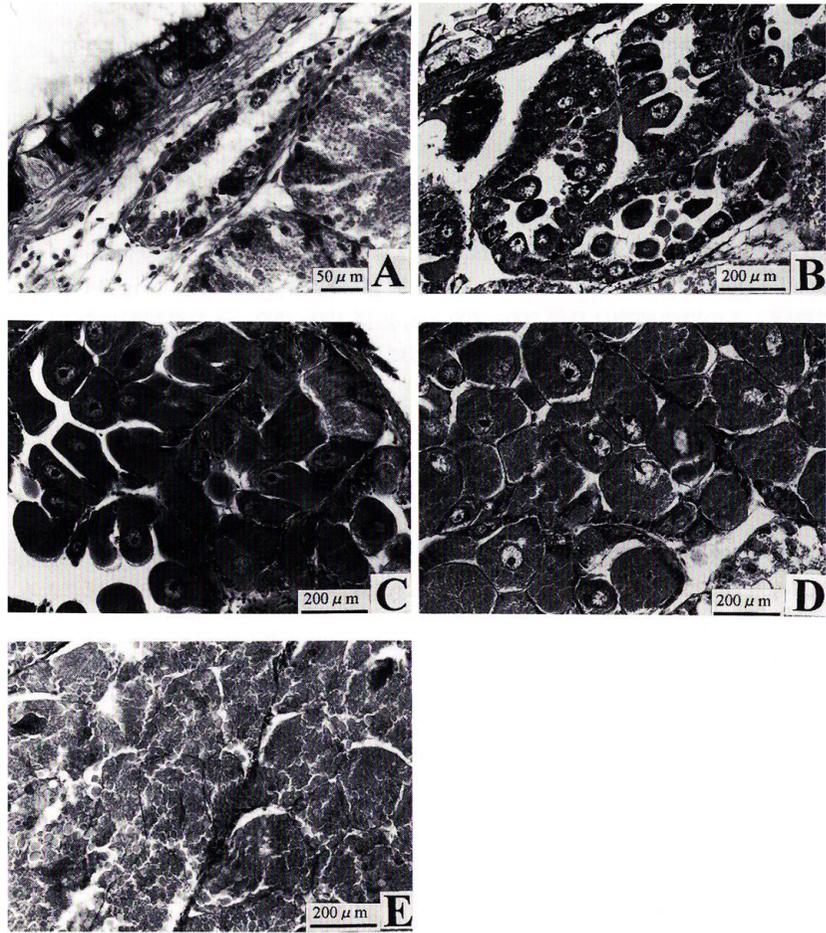


Fig. 4. Photomicrographs of sections from the ovary of the Oregon Triton fixed in Bouin's fluid and stained with haematoxylin and eosin.

- A. Spent stage $\times 200$
- B. Recovering stage $\times 100$
- C. Early growing stage $\times 100$
- D. Late growing stage $\times 100$
- E. Maturing stage $\times 100$

飼育実験

1. 交尾行動 6月下旬から、水槽内において交尾行動が認められるようになった。交尾行動はまず、雄と推察される個体が雌個体に接近をはかる。雄が雌に接触すると雌の殻の上をよじ登り、完全に殻の上に登りきると雄は殻口から交尾器をのぼし雌の殻口内に差し込んでいくのが確認された。交尾行動は8月下旬頃まで観察できた。

2. 産卵行動 9月上旬から、水槽の壁面で産卵を行う雌個体が認められた。雌個体は受精卵を内包する固着型の卵囊を、渦巻き状に円を描くように産み付けた。産卵期間は約10日間続いた。

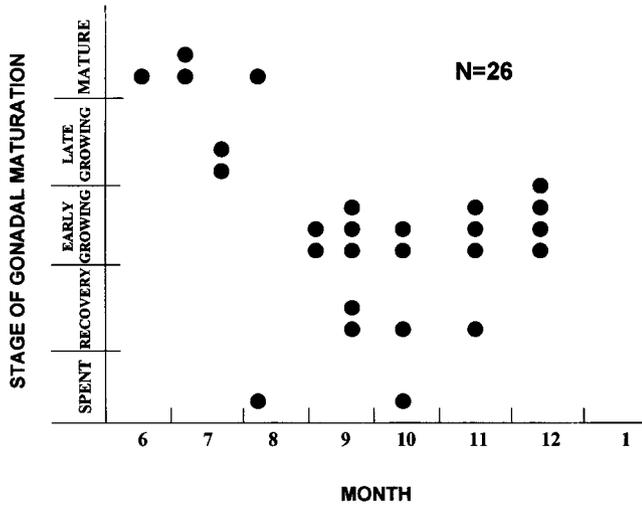


Fig. 5. The comparison of the gonadal maturity of female Oregon Triton in South Eastern Hokkaido. Each mark shows one individual.

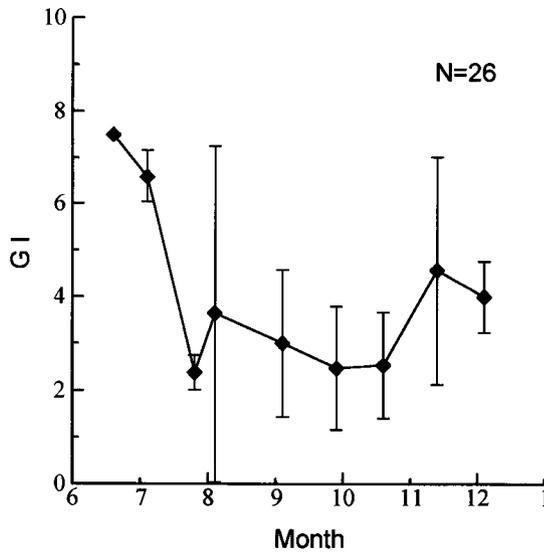


Fig. 6. Seasonal changes in gonad index (GI) of adult female Oregon Triton. Each point and bar represent the mean and standard deviation of GI, respectively.

産卵は断続的に1月下旬頃まで観察された。

3. 卵塊の産出個体 飼育期間中の産卵個体は15個体であった。アヤボラの卵塊は淡灰褐色を呈しており、ゼリーによって包まれた多数の卵囊よりなっている (Fig. 7)。卵囊内には多数の受精卵が内包されており、卵囊から幼生がふ出する。被食等のために卵囊が損傷している場合があり、卵囊数を正確に計測できたのは15個体中9個体であった。親貝の湿重量と産出された卵囊数の関係を Fig. 8 に示す。卵囊数は1個体当たり、平均 206 ± 40 (Mean \pm SD) 個であった。親貝の湿重



Fig. 7. Photograph of egg capsules.

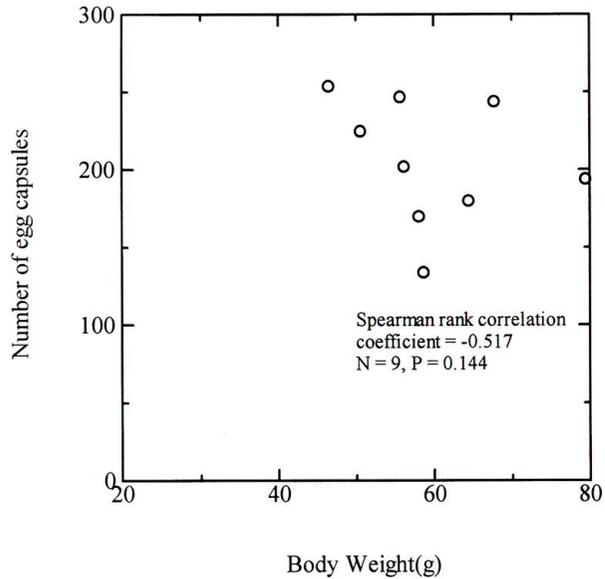


Fig. 8. Relationship between Body weight (g) and number of egg capsules.

量 (MW: g) が重くなると産出される卵囊数は減少するような傾向が認められた (スピアマン順位相関係数 = -0.517 , $N=9$, $P=0.144$)。

考 察

本研究では組織および生殖巣指数の観察を周年にわたり行えなかったため、産卵盛期を完全に明らかにすることはできなかった。海産腹足類の産卵期を四季に従って整理した網尾 (1963) に

よると、原始腹足目の47%は夏(6~8月)に産卵するとしている。本研究における6~8月の組織標本では、7個体中4個体の卵巣において成熟期を迎えていることが確認できた。さらに、生殖巣指数の季節変化と飼育実験において9月に産卵する個体が確認できたこともふまえると、本種は9月以降に産卵期を迎えると推察される。しかし産卵回数に関しては、今後周年観察を行う必要がある。

菊池(1981b)によると、前鰓垂綱原始腹足目の多くの種は水中放卵放精型の繁殖様式をとるとされているが、本研究の飼育実験では、本種が体内受精を行い原始腹足目では例外的に交尾を行う種であると推察された。網尾(1963)によると、卵を被覆する卵膜やその付随物の形態特性は、原始的な貝から高等な貝へとかなり規則的な段階的变化が認められるとしている。しかし本種の卵塊については、中腹足目以上の腹足類で見られるものに分類され、卵塊の形態特性については原始腹足目では例外的なものと判断できる。

一般に、生殖巣成熟の周期性に関与する外部環境要因として海産の無脊椎動物では温度・光周期・飼料条件・塩分などがあげられる(浮, 1989)。本種はその生息水深がかなり深く、光周期の影響は考えにくい。またGiese(1959)は、水温は単独で海産無脊椎動物の産卵を刺激する要因とはなり得ないという説を唱えている。さらに本種の生息海域近くで行われた北大水産学部附属調査船うしお丸による水温観測(1989~91年)では水深300mにおける年平均水温は6.5°Cであり(最高水温10.0°C, 最低水温3.2°C)、水温の年変動幅は少ない。本種の生殖細胞形成とその発達に関与する要因およびその支配機構については水温や光周期とは別の環境要因が働いている可能性は否めない。今後の解明を待たなければならないが、摂取エネルギーの動態を明らかにするとともに、本種の摂餌行動、摂餌様式等についても検討することが必要となろう。

本種は例年「えびかご漁」の漁期である3~8月まで漁獲されている。本研究で実施した漁獲調査では、えびかご漁具に入るアヤボラの殻高範囲は26.2~110.5mmであった。「えびかご漁」では未成熟な個体も多数混獲されているが、現在は明確な漁業規制(漁獲量規制・殻高制限・漁具の目合い規制等)は行われておらず、一部の漁業者によって操業時、船上にて若齢個体の再放流が行われているにすぎない。本海域における本種の資源量は把握されておらず、商業漁獲の開始を待たずして混獲による資源の枯渇を招いてしまう恐れもあるだろう。それゆえに、資源生物学的知見(生殖周期・個体成長・死亡率・年齢等)を集積する事が今後大いに重要である。

謝 辞

標本収集にあたり、お忙しい時期でありながらご尽力頂いた椴法華漁業協同組合理事小市公三氏に深甚なる感謝を申し上げます。さらに、本稿に対し貴重なご助言を頂いた北海道大学大学院水産科学研究科教授中尾繁博士に心よりお礼申し上げます。

最後に、本研究の遂行にあたり常にご助言とご批判を頂いた(財)環境科学技術研究所研究員鈴木健吾博士に心よりお礼申し上げます。

文 献

- 椎野李雄(1969). 水産無脊椎動物学. 培風館, 東京, 150-161.
堀越増興・土田英治(1987). 千葉県天津布入沖そげ網で採集された貝類の海洋生態, 生物地理および分類学的考察. 千葉大海洋生物施設年報, 7, 9-14.
土田英治(1990). 岩手県大槌湾とその周辺海域の貝類相. 東京大学海洋研大槌臨海センター報告, 16, 1-26.
波部忠重・小菅卓男(1968). 陸中海岸における海産貝類の分布. 国立博物館専報, 1, 145-147.

- 高丸禮好・富士 昭 (1981). 北海道南部におけるヒメエゾボラ *Neputunea arthritica* (BERNARDI) の生殖周期. 水産増殖, **29**, 78-87.
- 富田恭司 (1967). 礼文島産エゾアワビの卵巣の成熟. 北水誌報告, **7**, 1-7.
- 浮 永久 (1989). 腹足類の成熟, 発生, 成長とその制御. 「水族繁殖学」(隆島史夫, 羽生 功編), 緑書房, 東京, pp. 365-417.
- 藤永克昭 (1979). ヒメエゾボラ (*Neputunea arthritica*) 個体群の繁殖生態特に生殖周期と産卵・稚仔ふ出について. 北海道大学大学院水産学研究科修士論文, 北海道大学, 札幌.
- 八幡剛浩・高野和則 (1970). エゾアワビの生殖腺成熟について, 第1報 松前・礼文両地における生殖腺成熟の比較. 北大水産彙報, **21**, 193-199.
- 網尾 勝 (1963). 海産腹足類の比較発生学並びに生態学的研究. 水大校研究報告, **12**, 15-144.
- 菊池泰二 (1981b). 海産無脊椎動物の繁殖生態と生活史 II, 産卵様式と幼生の発生様式-2. 海洋と生物, **3**(5), 360-365.
- 梶川 晃 (1976). バイの増養殖に関する研究. 鳥取県水試報告, **18**, 1-83.
- Giese, A.C. (1959). Comparative physiology: annual reproductive cycles of marine invertebrates. *Ann. Rev. Physiol.* **21**, 547-576.