Nippon Suisan Gakkaishi 57(12), 2237-2241 (1991)

雄スルメイカの成熟にともなう精巣および付属腺の発達について*1,2

池田 譲，桜井泰憲，島崎健二

(1991 年 6 月 21 日受付)

Development of Male Reproductive Organs During Sexual Maturation in the Japanese Common Squid *Todarodes pacificus*

Yuzuru Ikeda,*3 Yasunori Sakurai,*3 and Kenji Shimazaki*3

Development of male reproductive organs during sexual maturation was studied for Japanese common squid caught from feeding and spawning grounds. The male maturity was divided into five stages based on the histological observation of the testis. The maturity was compared with testis somatic index (TSI: testis weight as a percentage of body weight) and accessory gland somatic index (AGSI: accessory gland weight as a percentage of body weight). Results showed that sperm have already been produced in the testis even when the testis is a relatively small size, and that the male maturational process consists of two phases. In the first phase, sperm are produced in the testis and in the next phase sperm are transferred into the accessory gland, stored there in the form of spermatophore until copulation with the female. In the maturation stage, sperm are still produced, which means that copulating behavior is repeated by same male during this final sexual stage. It is possible to express the male maturity condition by TSI and AGSI. These numerical values are TSI>0.5 and AGSI>0.1 in the maturing stage; TSI>2.0 and AGSI>1.0 in the mature stage.

イカ類の雄の成熟特性については，*Loligo forbesi*,[1] *Loligo pealei*[2] における精子形成過程の組織学的研究がある。しかし，スルメイカに関しては，これまでに季節，分布などを考慮した繁殖生態についての研究があるものの，[3-6] 精子形成過程の組織学的知見，またそれに基づいた成熟特性に関する研究は全くなされていない。そこで本研究は，スルメイカ雄の種固有の成熟特性を明らかにすることを目的とし，索餌成長海域と産卵推定海域から得た標本を用い，精子形成過程を組織形態学的に明らかにし，これに基づく組織学的成熟度を設定し，次にこの成熟度と生殖器官にかかわる各種指数とを対応させることで，成熟にともなう生殖器官の発達とその相互関係について調べた。

材料および方法

材料に供したスルメイカは，1988 年 6 月から同年 12 月，津軽海峡西口周辺と函館前沖の沿岸，および 1988 年 9 月から 1989 年 1 月，鳥取県境港沿岸とその沖合いから釣りまたは定置網により採集した。採集試料 129 個体（外套長範囲 109～282 mm）について，体各器官の精密測定を行い，精巣重量指数 (Testis Somatic Index: 以下 TSI と略す: 精巣重量×100/体重)，付属腺重量指数 (Accessory Gland Somatic Index: 以下 AGSI と略す: 付属腺重量×100/体重) を求めた。なお，付属腺は輸精管，貯精嚢，精包嚢および陰茎の各器官より構成されている。また，採集個体は精巣をブアン固定し，通常のパラフィン包埋法により組織切片 (5 μm) 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の二重染色を施して検鏡し組織学的成熟度を設定した。次にこれら組織学的成熟度と前記の各指数とを対応させ，成熟特性について検討した。

結　　果

組織学的成熟度　組織学的成熟度設定のため，スルメイカの精子形成過程を次の 5 期に区分した。(1) 精原細胞期，(2) 第一次精母細胞期，(3) 第二次精母細胞期，

*1 北海道大学水産学部北洋水産研究施設業績第 246 号 (Contribution No. 246 from the Research Institute of North Pacific Fisheries, Faculty of Fisheries, Hokkaido University).

*2 本研究の大要は平成 3 年度日本水産学会春期大会において発表した.

*3 北海道大学水産学部 (Faculty of Fisheries, Hokkaido University, Hakodate, Hokkaido 041, Japan).

(4) 精細胞期，(5) 精子期。本種の精子形成過程は，精小嚢壁に沿って位置する精原細胞が，内側に向かって第一次精母細胞，第二次精母細胞，精細胞へと順次発達し，精細胞は変態を終えて精子となり，中心部の精小嚢内腔に放出される。精巣内で形成された精子は，付属腺内の輸精管を経て貯精嚢に運ばれ，精子塊を鞘の中に納めた形の精包となる。精包は精包嚢に運ばれて蓄積し，雌との交接に際して陰茎を経て漏斗より放出される。

次に，上記の精子形成過程に基づき，精巣内で最も発達した雄性生殖細胞の出現，ならびに付属腺中の精包の有無を基準に，雄の組織学的成熟度を次の5期に設定した。I: 精原細胞増殖期，II: 成熟開始期，III: 前成熟期，IV: 成熟期，V: 放精期。これらの特徴と各標本数の内訳を以下に示す。

I 精原細胞増殖期 (16 個体): 精小嚢内腔はまだ明確に認められず，精小嚢内は，長径 10～13 μ，短径 7 μ の楕円形の細胞で，直径 5 μ のほぼ球形の核を有し，核内には網目状に分布する染色糸と数個の仁がある分裂増殖

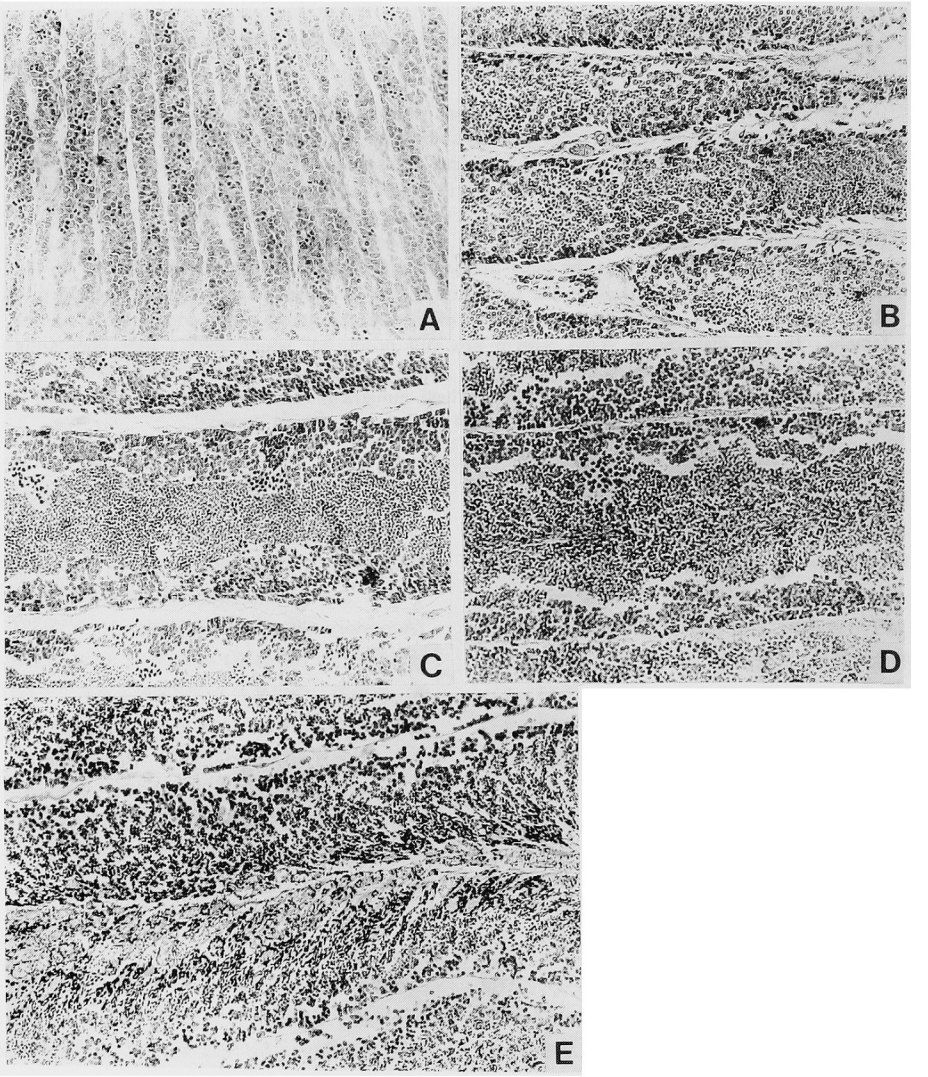

Fig. 1. Photomicrographs of sections through testes in various stages of maturation (×152). Bouin-fixed and Delafield's hematoxylin-eosin stained. A, spermatogonial proliferation stage, muturity I; B, early muturing stage, maturity II; C, mid maturing stage, maturity III; D, late maturing stage, maturity IV; E, mature stage, maturity V.

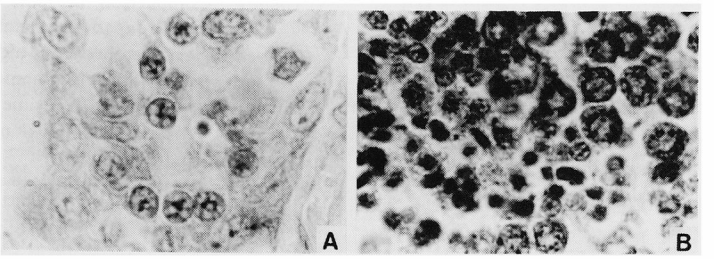

Fig. 2. Photomicrographs of male germ cells in various maturational stages (×1500). Bouin-fixed and Delafield's hematoxylin-eosin stained. A, Spermatogonia; B, Primary and secondary spermatocytes.

途上の精原細胞で満たされている (Fig. 1A, Fig. 2A)。付属腺は半透明であり，巻貝殻状の貯精嚢が識別できる。

II 成熟開始期 (10 個体): 精小嚢内に精原細胞に加え，直径 4～6 μ，核径 3 μ であり，染色糸が太さを増して核膜に沿って核内に広がった第一次精母細胞，および細胞径 3.5 μ の第二次精母細胞が現れ，活発な精子形成が開始され，精小嚢内腔が認められる (Fig. 1B, Fig. 2B)。

III 前成熟期 (18 個体): 精小嚢内は，精原細胞，第一次精母細胞，第二次精母細胞，および細胞径 2.5 μ，核径 1.5 μ を有し，核がヘマトキシリンに濃染した精細胞で満たされる (Fig. 1C)。

IV 成熟期 (44 個体): 精小嚢内には，上記の四型の雄性生殖細胞に加えて変態を終えた精子が現れる。精子頭部はヘマトキシリンに濃染し直径は 1.5 μ であり，尾部はエオシンに染まる (Fig. 1D)。この時期には付属腺内の輸精管が白色を呈し，明確に認められる。

V 放精期 (41 個体): 精小嚢内に精子が見られる。各生殖細胞は依然存在し，活発に精子形成を行っている。さらに，精包嚢には完成した精包が存在し，交接可能な状態にある (Fig. 1E)。

精巣と付属腺の発達関係 成熟にともなう精巣と付属腺の発達関係を調べるため，両器官の発達状態を示す指数である TSI と AGSI との対応を成熟度別に調べた (Fig. 3)。それによると，TSI が 0.5 前後，AGSI が 0.1 前後から成熟度 II，すなわち成熟開始期の個体が現れ，TSI が 2 前後までは AGSI は低い値で推移し，これらはすべて成熟開始期から成熟期までの個体により構成されている。ここで，精子は TSI が 0.5-1.0, AGSI が 0.3 前後という精巣および付属腺がともに外見的にまだ小さな段階から既に少量ながら形成されている。さらに，TSI が 2 以上では AGSI は大きな値を示し，これらはほとんど放精期の個体により構成されている。本種においては，精巣内で形成された精子が付属腺内で精包という形で蓄積されて後に，雌との交接により放出される。したがって，TSI が 2 以上の AGSI の増加は，放精期の個体の精包の活発な生産と，雌との交接による精包の消費の両方を示している。ここで，成熟開始期と放精期における TSI と AGSI の下限をその成熟度の境界とすると，その値は前者が TSI=0.5, AGSI=0.1 であり，後者が TSI=2.0, AGSI=1.0 であった。

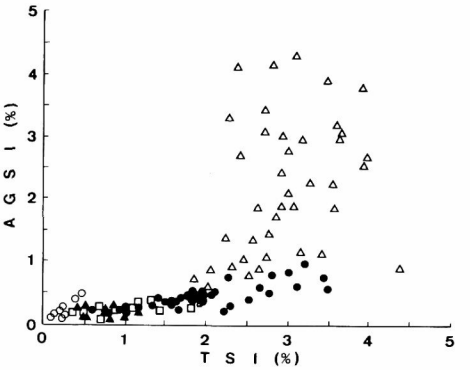

Fig. 3. Relationship between the testis weight and the accessory gland weight during maturation in *Todarodes pacificus*. TSI, testis somatic index. AGSI, accessory gland somatic index. Symbols indicate histological maturity; (○) spermatogonial proliferation stage, (▲) early maturing stage, (□) mid maturing stage, (●) late maturing stage and (△) mature stage.

考　　察

成熟の進行にともない精巣および付属腺がどのように発達するかを検討した。それによると，組織学的成熟度の進行にともない TSI は増加傾向を示し，AGSI は成熟期までは低い値で微増しながら推移するが，放精期に入ると個体差はあるが大きな増加を見せた。このことから，

雄の成熟過程には，精巣内で精子形成が進行し，精子が蓄積する段階と，それに続いて付属腺内で精包が形成され，交接の準備が整うという二つの段階があることが明らかになった。特に，精子は TSI と AGSI が低い時点，すなわち生殖器官がごく小さな段階ですでに形成されており，成熟過程のかなり早い時期から精子の蓄積が始まる。しかも，付属腺内に精包が形成されて後も精巣は退行像を示すことはなく，精子形成が継続するという特性を示している。したがって，放精期においては，精包の生産と雌との交接による精包の消費の両側面があり，これらすべての放精期の個体で精子形成が継続していたことから，一回の交接により精包を消費した雄は，再び精包を形成して雌との交接を試みると考えられ，一尾の雄は数回にわたり交接行動を行う能力を有していると考えられる。

頭足類の性成熟過程は，眼柄腺で生産される生殖腺刺激ホルモンの支配下にあることが確かめられているが，[7,8] このホルモンは交接行動には関与しないことがタコ類の *Octopus vulgaris* と *O. cyanea* を用いた実験により確かめられている。[9] スルメイカにおいても，精包が形成された段階でホルモン以外の何らかの要因，あるいはホルモンと他の要因の複合が，交接行動の引き金になっている可能性がある。本種においては，雄は雌が成熟する前に成熟して交接の準備が整う。[5] したがって雄は，外見上は雌雄の判別の困難な状況で雌と交接を行うので，精包形成にともなう一連の体内変化が，交接に際し雌を特異的に認識する機構を整えさせる可能性も考えられる。あるいは，その時期の雌から，雄を誘引するフェロモン様の物質が放出される可能性も考えられる。

スルメイカ雄の成熟度の判定には，いくつかの報告があるが，[6,10] これらはいずれも生殖腺の組織学的知見を欠いており，精子形成過程や精包形成過程を必ずしも十分に反映させたものではない。成熟判定に関し，精巣で形成された精子が付属腺に移行し，最終的に精包が形成され，続いて蓄積されて後に機能的成熟状態に達するという雄の成熟特性を考えると，Mercer,[11] Amaratunga and Durward[12] が，*Illex illecebrosus* について雄の成熟度判定に付属腺の一つである輸精管の色や厚さの変化，また，精包嚢に出現する模様などを一つの指標としているように，スルメイカにおいても付属腺の形態的変化についての客観的情報は重要な意味を持つと考えられる。O'Dor ら[13]は，*Illex illecebrosus* の飼育実験における交接行動の観察から，付属腺に十分な精包が蓄積された状態が雄の機能的成熟であることを述べている。また，Schuldt[14] は，頭足類の交接行動において，雄が雌に精包を植え付ける時に働く交接腕に注目し，*Illex argentinus* で，交接腕長と交接掌部長の比率を成熟度の指標とすることを提唱しているし，Macy[15] は，*Loligo pealei* について精巣および精包の長さを成熟度の指標に用いている。これらの指標はいずれも有効であり，今後スルメイカについても適用を試みる価値のあるものと思われる。今回得られた結果からは，スルメイカ雄の成熟度の判定について，TSI が 0.5 以上，AGSI が 0.1 以上では性成熟の立ち上がりに相当する成熟開始期以降の段階にあり，さらに TSI が 2.0 以上，AGSI が 1.0 以上では精巣で形成された精子が付属腺に移行し，精包が形成された放精期であるという判定基準値が得られた。これは精子形成過程を基盤にしている点で，雄の性成熟過程を正確に反映させ得るもので信頼性に富み，なおかつ体計測値から簡単に計算できる指数値を用いて表現が可能なため，きわめて簡便である。最後に，今回得られた組織学的成熟度と，一般に水産試験場や水産研究所等におけるスルメイカ測定のルーチンワークで用いられている生殖腺の肉眼観察に基づく成熟度とを比較検討してみた (Table 1)。肉眼的成熟度は，付属腺中の精包の有無により大きく未熟と成熟に分け，輸精管の白化によりその中間の成熟度として半熟を設定している。Table 1 に見られるように，この肉眼的成熟度は，大まかなものではあるが，雄の成熟特性をよく反映させたものと考えられる。成熟度判定基準値としては，前述の TSI と AGSI の

Table 1. Comparison of male maturity conditions of the Japanese common squid, *Todarodes pacificus* between morphological maturity scale which is commonly used in the Japanese Fisheries Experimental Station (maturity A) and histological maturity scale of this study (maturity B)

Maturity scale A	Maturity scale B
Immature (Without spermatophores)	I. Spermatogonial proliferation stage II. Early maturing stage (TSI>0.5, AGSI>0.1) III. Mid maturing stage
Maturing (Without spermatophores; the vas deferens white)	IV. Late maturing stage
Mature (Spermatophores are present in the sperma tophore sac)	V. Mature stage (TSI>2.0, AGSI>1.0)

Criteria of each maturity scale are indicated in parenthesis. TSI, testis somatic index (testis weight as a percentage of body weight); AGSI, accessory gland somatic index (accessory gland weight as a percentage of body weight).

組み合わせが有効と考えられるが，今後，より詳細な判定基準値を得る必要がある場合は，前述のような機能的成熟状態，また交接行動をも考慮し，付属腺の外部形態および内部形態の変化等の客観的情報と組織学的成熟度を対応させて検討する必要があろう。

謝　　辞

本研究を行うにあたり，スルメイカの採集，体各器官の精密測定，および生殖腺の固定について多大なご協力をいただいた函館水産試験場中田　淳氏，鳥取県水産試験場境港分場倉長亮二氏に心より感謝いたします。

文　　献

1) A. Franzen: *Zool. Bidr. Uppsala*, **30**, 399-456 (1955).
2) T. M. Grieb and R. D. Beeman: *Fish Bull. Fish Game*, **169**, 11-21 (1978).
3) 添田潤助：北水研報，**14**, 1-24 (1956).
4) 添田潤助，新谷久男，大槻俊秋，石井　正，師岡瑞枝：北海道区資源調査要報, **15**, 1-106 (1959).
5) 浜部基次：日水研報，**10**, 1-45 (1962).
6) 浜部基次，清水虎夫：日水研報, **16**, 13-55 (1966).
7) M. J. Wells and J. Wells: *J. Exp. Biol.*, **36**, 1-33 (1959).
8) A. Richard: *Annee Biol.*, **9**, 409-415 (1970).
9) M. J. Wells and J. Wells: *Mar. Behav. Physiol.*, **1**, 71-83 (1972).
10) 林　泰行：日水誌，**36**, 995-999 (1970).
11) M. C. Mercer: *ICNAF, Res. Doc.*, 73/71 Ser. No. 3023, 14 pp. (1973).
12) T. Amaratunga and R. T. Durward: *ICNAF, Ser. Papers*, **5**, 37-41 (1979).
13) R. K. O'Dor, E. Vessey and T. Amaratunga: *NAFO SCR, Doc.* No. 80/II/39 Ser. No. N070, 9 pp. (1980).
14) M. Schuldt: *Monogr. Commun. Invest. Cient., Argent.*, **10**, 110 pp. (1979).
15) W. K. Macy III: *Fish. Bull.*, **80**, 449-459 (1982).