



Title	スルメイカの卵巣成熟に関する組織学的研究
Author(s)	高橋, 延昭; TAKAHASHI, Nobuaki; 八幡, 剛浩 他
Citation	北海道大學水産學部研究彙報, 24(2), 63-68
Issue Date	1974-01
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/23492
Type	departmental bulletin paper
File Information	24(2)_P63-68.pdf



スルメイカの卵巣成熟に関する組織学的研究

高橋延昭*. 八幡剛浩*

Histological Studies on the Maturation of the Ovary in the
Squid, *Todarodes pacificus*

Nobuaki TAKAHASHI* and Takehiro YAHATA*

Abstract

1. The maturation of the squid, *Todarodes pacificus*, was studied histologically, using the squid caught in Tsugaru Straits and Toyama Bay as material. The process of the development of female germ cells were classified into eight stages such as (1) oogonium stage, (2) synaptic stage, (3) early yolkless stage, (4) late yolkless stage, (5) early yolk-formation stage, (6) middle yolk-formation stage, (7) late yolk-formation stage, and (8) maturation stage. Cytological characteristics of female germ cells of each stage were described with special reference to yolk formation in germ cells and histological changes in follicle cells.

2. In the squid sampled from Tsugaru Straits, active proliferation of oogonia had already been completed in August. The oocytes at the early yolkless stage were dominant in the ovaries of squid caught in August and September. In most ovaries sampled in December oocytes of late yolkless stage were encountered, but only one ovary held oocytes of early yolk-formation stage. In Toyama Bay, some ovarian oocytes of squid caught in January had arrived at the maturation stage.

3. In this species, the oocytes of early yolkless stage were surrounded by one layer of flat follicle cells. Thereafter, the follicle cells in the late yolkless stage oocytes became columnar and showed active proliferation. They began to invaginate in some places. Blood vessels were found situated in the folded follicles. In the early yolk-formation stage, yolk was mainly accumulated in the cytoplasm of vegetative pole side.

緒 言

軟体動物の成熟度の表示はその生殖腺の形態が複雑なことから、さまざまな方法が採られている。すなわち、生殖腺の大きさや色彩などから肉眼的観察によって成熟度を判別する法¹⁾、生殖腺の最厚部の厚さを数的に表示する法²⁾、あるいは組織学的特徴に基いて判別する法³⁾などがその主なものである。これらの方法にはそれぞれ得失があるが、著者らは先に原始腹足類のエゾアワビ⁴⁾、新腹足類のヒメエゾボラ⁵⁾、斧足類のウバガイ⁶⁾⁷⁾で、成熟度の判別には組織学的手法が最も有効でこの方法を用いることによって最も確に成熟度を表示し得ることを指摘した。

一方、軟体動物の卵形成に関しては古くから研究が行なわれている⁸⁾が、頭足類のスルメイカについては、これまで生活史に関する研究は数多く見られるものの⁹⁾¹⁰⁾、その生殖腺、特に卵形成につい

* 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)

での組織学的知見は全く得られていない。また軟体動物の卵巣卵については、一般にその形成過程に濾胞細胞が密接に関与する型と、濾胞細胞を欠く型とがあることが知られている⁹⁾。スルメイカは前者に属し、卵形成に関与する体細胞要素、ことに濾胞細胞の機能を解明するためには恰好の材料でもある。この報告では本種の卵形成過程の概要と、これに伴う濾胞細胞の形態変化について述べると共に、これらの組織学的研究に基いて、津軽海峡と富山湾で得られた材料についてその成熟度を検討した結果を報告する。

稿を進めるに先立ち、本研究に対し御指導と御助言を賜った北海道大学山本喜一郎教授に深甚の謝意を表す。また、本研究に用いた材料の採集に際して多大の御協力を頂いた函館漁業協同組合主事宝福宏氏、富山県水産試験場今村明氏および川崎憲一氏、富山大学小黒千足助教授並びに同研究室の各位に心より御礼申し上げる。

材料および方法

本研究に用いたスルメイカ *Todarodes pacificus* は、1972年8, 9, 12月に津軽海峡で、1973年1月に富山湾氷見沖でそれぞれ捕獲されたものである。

材料は外套背長、体重、生殖腺重量を測定した後、卵巣小片を摘出し固定した。固定にはブアン液、ツェンカーホルモール液を用い、通常パラフィン法により厚さ8~10 μ の切片とした。染色にはデラフィールドのヘマトキシリンとエオシンおよびAFを用い、多糖類の検索のためにPAS反応も試みた。

結 果

スルメイカの卵巣の位置、形状、色彩などについてはすでに岡村¹⁰⁾が詳細に報告している。従ってここでは組織学的知見から見た卵巣構造について述べる。太さ約0.7mmの結合組織性より成る主軸と、それから枝分れた同じ組織の枝状構造から成る。生殖細胞はこの枝状構造をとり囲んで房状に発達する。更にこの様な房状構造が2~3個集まり、その外側を膜で被われて1個の卵巣小囊を作る。この小囊が卵巣構造の基本単位をなしている(図版IV-18)。各分枝の結合組織内の血管は良く発達し、後に述べる無卵黄後期には卵母細胞の濾胞細胞をとり囲む莖膜の外側に認められる様になる。また、一般に最も発達している卵巣卵が各卵巣小囊の外縁部に位置している。

卵 形 成

スルメイカの卵形成過程は次の8期に区分できる。(1)卵原細胞期、(2)対合期、(3)無卵黄前期、(4)無卵黄後期、(5)卵黄形成前期、(6)卵黄形成中期、(7)卵黄形成後期、(8)成熟期。なお、本種の卵巣卵は一般に卵形を呈することが多いのでその大きさは短径×長径で示した。

(1)卵原細胞期。卵原細胞は分枝の血管近くに位置し数個の濾胞細胞にとり囲まれている(図版I-1)。この期の細胞は大きさ約10 μ 、核径8 μ で円形に近い。核内にはヘマトキシリンに染まる不定形の核小体と、不規則に分布している染色質とが観察される。細胞質は比較的明るい。無卵黄前期の卵母細胞が卵巣卵の主群をなす頃には卵原細胞は認めがたくなる。

(2)対合期。この期の卵母細胞は卵原細胞同様血管壁近くの卵巣小囊内に位置する。卵径は10 μ から15 μ で、わずかながら前の時期より大きい。核内では前期にみられた核小体が消失し、染色糸は太い紐状を呈し、核内に広く分布する(図版I-2)。次いで染色体は不明瞭となり、それと並行して一個の核小体が核中央部に認められる様になる。

(3)無卵黄前期。この期の初めの卵母細胞は大きさ10×16 μ で、核小体はヘマトキシリンに濃染し輪郭の明瞭な球体となる。そして、更に数と大きさを増して行く(図版I-3)。また、核内には核小体の他に網目状に分布する染色質も認められる。しかし、この期中頃になると、核小体は一時膨潤し

た後(図版 I-4)、多数の、小さな、不定形の構造を示すようになる。この間、核径は著しく増大し 8μ から 90μ となる。後期には卵母細胞の細胞質はヘマトキシリンに一樣に染まり、また細胞質の一部にヘマトキシリンに濃染する円形の構造が出現する(図版 I-5)。これは他の動物群でも知られている卵黄核に相当するものと推察される。無卵黄前期の濾胞細胞の高さは $2\sim 3\mu$ で核は扁平である。

(4) 無卵黄後期。この期の卵母細胞の大きさは $170\times 250\mu$ で卵形を呈し、細胞質の一側には前述の卵黄核も認められる。核は円形で 100 から 150μ と大きくなり、核内には不定形の小さな核小体が散在しており、これとは別に 10μ 程の輪郭だけがヘマトキシリンに染色され、中央部が核基質と同程度の明るさを有する核小体も認められる。この頃になると濾胞細胞は分裂し数を増し、それと同時に形も円柱となり、著しく容積を増加する(図版 I-6)。更にこの細胞は高さが $7\sim 8\mu$ になると卵母細胞への陥入を開始し(図版 I-7)、陥入の終わったものではその高さは 15μ にもなる。濾胞細胞が陥入した部分の莢膜の外側には血管が認められる様になる。

(5) 卵黄形成前期。この期の卵母細胞は卵形を呈しその大きさは $250\sim 350\times 300\sim 400\mu$ である。核は細胞質の一極に移動し(図版 II-8, 9)、直径 120μ と次第に縮少してその一側は細かい褶曲を示す。濾胞細胞の細胞質はヘマトキシリンに濃く染まるが、それら個々の細胞の境界は不明瞭である。一般に卵母細胞の結合組織と接続している側では濾胞細胞の陥入が特に著しく、陥入部はしばしば 80μ にも達する大きな褶曲を見せる。卵黄球はこの接続側の卵母細胞の細胞質中に出現する。これらの卵黄球はエオシンに好染し、PAS 陽性を示す。またこの期では、濾胞細胞の陥入の間の細胞質にも小さな卵黄塊が形成される様になる(図版 II-9)

(6) 卵黄形成中期。卵母細胞の大きさは $350\times 500\mu$ 前後を示す。卵母細胞では、核が移動する動物極側と濾胞細胞の陥入が著しい植物側とが明瞭に区別出来る(図版 II-10, 11)。この期の初め、核は大きさ 120μ で円形を呈する(図版 II-10)が、中央部の卵黄塊が拡大するに伴って、半月形を呈する(図版 II-11)様になる。時に、その卵黄塊の一部に空胞が認められることもある。この期の後半に卵膜の形成が認められる。

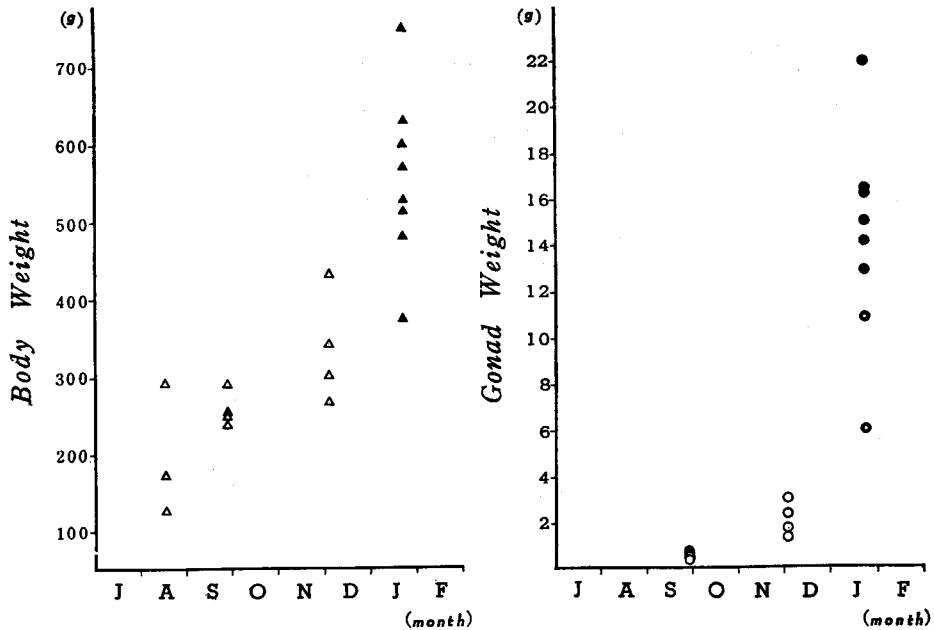
(7) 卵黄形成後期。この時期になると卵母細胞の大きさは $400\sim 450\times 600\sim 650\mu$ に達する。細胞質は卵黄の増大と共に薄い層として卵黄塊をとり囲む様になり、核も半月形(図版 II-12)から更に扁平(図版 II-13)となる。核基質はヘマトキシリンとエオシン両方に薄く染色され、その内部ではヘマトキシリンに濃染する不定形の構造も認められる。卵黄は更に大きな塊をなし、卵母細胞のほとんど大部分を占める様になる。濾胞細胞の形状は初めの間は前期と大差はないが、この期の後半になると、卵黄量が増すに従い、陥入の度合が少なくなる(図版 III-14, 15)。卵膜は一層明瞭に認められるようになる。

(8) 成熟期。成熟期の卵母細胞の大きさは $500\times 750\mu$ で卵形を呈し、核は扁平で細胞の一極に位置する。卵黄塊は卵黄球の小塊が密に集まって出来ており、所々に数個の空胞が認められる。濾胞細胞の陥入は完全に消失し(図版 III-16, 17)、卵膜は厚さ 2μ となる。

津軽海峡、富山湾両海域で捕獲されたスルメイカ卵巣の発達度

津軽海峡、富山湾両海域で捕獲されたものの体重および卵巣重量の変化を図1に示した。

(1) 津軽海峡産スルメイカ。'72年8月15日に捕獲されたスルメイカ雌の3個体中、2尾は外套背長が 20 cm 以下で体重が 125 および 170 g であり、他の1尾は背長が 25 cm で体重が 290 g で体長にばらつきがみられた。前2個体は生殖腺も非常に小さく、最も発達した卵巣卵は無卵黄前期の卵母細胞で、しかもこれが主群をなしていた。残りの1個体の生殖腺は前2者より幾分大きく、無卵黄後期の卵巣卵も見られたが、その主群は無卵黄前期の卵であった。9月28日に捕獲された4個体は何れも外套背長 25 cm 前後、体重は $240\sim 290\text{ g}$ で、卵巣重量も $0.5\sim 0.7\text{ g}$ とほぼ均一であり、卵巣の発達度合も一樣であった。これらの卵巣では最も発達している卵が無卵黄前期で、しかもそれが卵巣卵の



Text-figure 1. The growth of body weight and gonad weight of the female squid collected in Tsugaru Straits and Toyama Bay.

△, Body weight in Tsugaru Straits ▲, Body weight in Toyama Bay ○, Gonad weight in Tsugaru Straits ⊙, Gonad weight in Toyama Bay ●, Gonad weight excluded ripe eggs in Toyama Bay Each mark shows one individual.

主群であった (図版 IV-18)。12月4日の4個体は外套背長が26.5~31 cm, 体重が265~430g とばらつきが見られるが9月のものに比べて大形である。卵巣重量も1.3~3.2gと、9月採集のその約2倍を示した。そのうち、生殖腺重量が2.3g以下の3個体では最も発達した卵巣卵は無卵黄後期の卵であったが、その数は極めて少く無卵黄前期の卵がほとんどを占めていた。これに対し、卵巣重量が3.2gの個体では卵巣卵の極く一部が卵黄形成期に達していたが卵黄物質の蓄積は未だ認められなかった。これらの卵巣では無卵黄後期の卵母細胞が主群であった。無卵黄前期の卵に崩壊吸収像が認められた (図版 V-19)。

(2) 富山湾産スルメイカ。'73年1月24日、富山湾氷見沖の定置網に入った8個体はその外套背長が25.5~30.5 cmで、12月に津軽海峡で採集されたものとほとんど変わらないが、体重は373~752g (平均508g)と大巾に上まわっていた。これら8個体内、アメ色の完熟卵を有していたものは6個体で、残り2個体はまだ排卵されない未熟卵を有していた。熟卵を有する個体では完熟卵を除いた卵巣重量を測定したが、それでも12~21.8gと未熟の2個体の卵巣重量6.0, 10.6gを上まわった。成熟卵を有する個体ではいずれも無卵黄前期から成熟期の卵まで認められたが、卵巣中の主群は卵黄形成期のものであった (図版 IV-20)。一方、未熟個体でも卵巣卵の主群は卵黄形成期のものであったが無卵黄前期以降の成熟段階のものがすべて認められることから、逐次これらの若い卵母細胞が成長し、成熟して行くことが窺われた。

考 察

Raven⁹⁾ は軟体動物の卵形成について総括し、卵巣を構成する体細胞と卵細胞との関係に基いて、これを次の2型に分類した。すなわち、弁鰓類と掘足類で見られる様な卵細胞が生殖上皮から単独で突出し、成長する型 (solitary type)、および多板類、腹足類と頭足類で見られる様な卵細胞が濾胞細胞で囲まれ、成長する型 (follicular type) である。一般に軟体動物の卵巣の生殖上皮には、節足動物の場合とはその起源を異にするが、卵母細胞への栄養供給に主要な役割を果たしていると考えられる、いわゆる栄養細胞が存在する。上記2型のうち“follicular type”に属する多板類、腹足類においても、濾胞細胞の他に栄養細胞が存在することはすでに多くの種で認められている。しかし本研究に用いた頭足類のスルメイカではこの栄養細胞の存在は認めることが出来なかった。更に、本種の濾胞細胞は微細構造上、粗面小胞体が良く発達しており(未発表)、この点でも多板類、腹足類とはその様相を異にしている。これらの事実は、スルメイカでは卵形成に関与する体細胞、特に濾胞細胞の機能が他の2群とは著しく異なる可能性を示唆している。

スルメイカの卵形成過程は上記の総説⁹⁾で述べられている頭足類一般のそれと本質的に異なるところはない。しかし、今回の観察結果から、無卵黄前期に見られる核小体の出現と消失、卵黄核の存在、卵黄塊の形成過程とこれに伴う胚胞の形態変化などが新たに明らかにされた諸点である。また、Yung は *Sepia officinalis* の卵形成に関する組織化学的研究において、陥入した濾胞細胞の卵細胞側に Golgi 体が出現する事を見出し、更に放射線帯を通して卵黄物質が直接卵母細胞質中へ移送されることを暗示している。著者らはスルメイカの卵細胞の電子顕微鏡的観察結果から Yung の見解を裏付ける証拠を得ている(未発表)。卵形成に伴う微細構造の形態変化については、濾胞細胞のそれと併せて稿を改めて報告する。

スルメイカの生活史に関しては、これまで多くの研究がなされて来たが^{3)~14)}、生殖腺についてはその外見的色彩変化⁹⁾と成熟状態数量化の法¹⁴⁾に関する報告が見られる程度で組織学的研究は全くなされていない。添田⁹⁾によれば本邦沿岸のスルメイカの系統群は1種のみで、寿命は1年前後、成熟は一生に一回であるとされている。秋および冬に九州沿岸で産まれた幼体は成長しながら北上し、6月には津軽海峡に達し、その後さらにはオホーツク海まで分布するという。また津軽海峡近海において、本種は主体をなす索餌群と、7、8月にすでに熟卵を有する稀少の産卵群とが混在していることが示唆されている。今回著者らが津軽海峡で8、9、12月に採集した材料では熟卵を有するものが全く見られなかったことから、添田の結果からすればこれらの個体は何れも索餌群に属するものと考えられる。従って本海峡の索餌群では8月にはすでに卵原細胞の分裂増殖は終っており、12月末には遅くも無卵黄後期に達し、卵黄蓄積しながら魚群は南下するものと考えられる。更に漁期の末期である1月末に富山湾で捕獲された8個体は何れも成熟期に達しており、しかもその多くはすでに排卵された熟卵を有し完熟状態にあった。これらの結果から、少くとも漁期の末期の魚群を構成するスルメイカの成熟は津軽海峡を離れて南下するに伴って急速に進むものと考えられるが、その詳細については津軽海峡でのいわゆる産卵群の運命と共に更に十分な材料をもって組織学的に検討する必要がある。

要 約

津軽海峡、富山湾両海域のスルメイカ卵巣の発達度について組織学的研究を行ない次の結果を得た。

1. 雌性生殖細胞の成熟過程はその細胞学的特徴により8期に区分出来た。(1) 卵原細胞期、(2) 対合期、(3) 無卵黄前期、(4) 無卵黄後期、(5) 卵黄形成前期、(6) 卵黄形成中期、(7) 卵黄形成後期、(8) 成熟期。
2. 上述の卵細胞の発達度合に基いて、津軽海峡のものと富山湾産のものとの卵巣の発達度を検討した。津軽海峡のものでは群が薄くなる12月後半までに卵の発達は無卵黄後期まで卵黄物質の蓄積は行な

われていなかった。しかし、1月の富山湾産のものでは成熟卵を有するものが殆んどを占めていた。
3. 本種の卵細胞をとり囲む濾胞細胞は無卵黄後期に分裂増殖し、卵へ陥入する。卵黄物質の蓄積は濾胞細胞の陥入の著しい植物極側から開始される。

文 献

- 1) 猪野峻 (1966). アワビとその増養殖. 水産増殖叢書 11. 104p. 日本水産資源保護協会, 東京.
- 2) 網尾勝 (1963). 海産腹足類の比較発生学ならびに生態学的研究. 水枝研報 12, 15-144.
- 3) 澄川精吾 (1963). 有用貝類数種の比較生理生態学的研究. I. 生殖巣の季節的变化に関する組織学的研究. 生活科学 6, 1-25.
- 4) 八幡剛浩・高野和則 (1970). エゾアワビの生殖巣成熟について. 第1報 松前・礼文両地における生殖巣成熟の比較. 北大水産報 21, 193-199.
- 5) 高橋延昭・高野和則・村井茂 (1972). ヒメエゾボラ雄の生殖周期に関する組織学的研究. 同誌 23, 65-72.
- 6) 高橋延昭・高野和則 (1970). ウバガイの生殖周期に関する組織学的研究-I. 精巣の季節的变化. 日水誌 36, 337-344.
- 7) 高橋延昭・山本喜一郎 (1970). ウバガイの生殖周期に関する組織学的研究-II. 卵巣の季節的变化. 同誌 36, 345-352.
- 8) Raven, C.P. (1958). Morphogenesis. The analysis of molluscan development. Pergamon Press, London-New York-Paris.
- 9) 添田潤助 (1956). スルメイカ *Ommastrephes sloani pacificus* (Steenstrup) の生態並びに繁殖に関する研究. 北水研報 (14), 1-24.
- 10) 児島俊平 (1959). 隠岐島周辺におけるスルメイカの漁況学的研究-III. 表層流が漁場形成におよぼす作用について. 日水誌 25, 249-259.
- 11) 浜部基次 (1961). スルメイカ *Ommastrephes sloani pacificus* STEENSTRUP の繁殖生態に関する研究-I. 交接. 動維 70, 378-384.
- 12) 浜部基次 (1961). スルメイカ *Ommastrephes sloani pacificus* STEENSTRUP の繁殖生態に関する研究-II. 産卵. 同誌 70, 385-394.
- 13) 浜部基次 (1964). 月齢に伴うスルメイカの生態行動. 日水誌 30, 209-215.
- 14) 林泰行 (1970). スルメイカの熟度に関する研究-I. 成熟状態数量化の一方法. 同誌 36, 995-999.
- 15) 岡村周諦 (1964). 動物実験解剖の指針. 176p. 風間書房, 東京.
- 16) Yung, K.C. (1930). Contribution à l'étude cytologique de l'ovogénèse, du développement et de quelques organes chez les Céphalopodes. *Ann. Inst. Océanogr.* 7, 301. (Raven, C.P. (1961). Oogenesis. Pergamon Press, Oxford-London-New York-Paris)

PLATE I

Photomicrographs of female germ cells in various maturation stages. Figs. 1-6 and 7, were taken from Bouin-fixed and Delafield's hematoxylin-eosin stained preparations.

Fig. 1. Oogonium embedded in the germinal epithelium. $\times 1,600$

Fig. 2. Oocytes in the synaptic stage, showing aggregated chromatins in the nucleus. $\times 1,600$

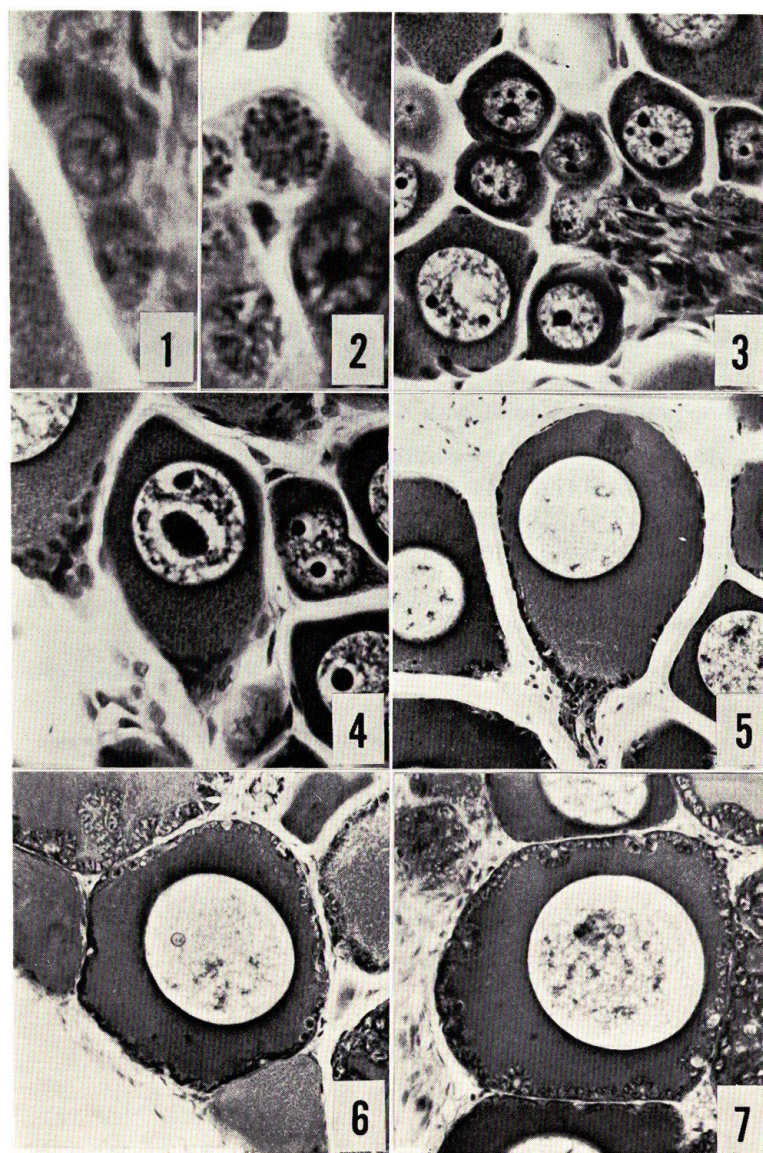
Fig. 3. Oocytes in the early yolkless stage, showing some spherical nucleolus in the nucleus. $\times 400$

Fig. 4. Oocyte in the early yolkless stage. Note the degeneration of spherical nucleolus in the nucleus. $\times 400$

Fig. 5. Oocyte in the latter phase of the early yolkless stage, showing yolk nucleus in the cytoplasm. $\times 200$

Fig. 6. Oocyte in the early phase of the late yolkless stage. Note the mitosis of follicle cells. $\times 200$

Fig. 7. Oocyte in the late yolkless stage, showing the invagination of follicle cells. $\times 200$



TAKAHASHI & YAHATA: Maturation of the ovary in the squid

PLATE II

Photomicrographs of female germ cells in various maturation stages. Figs. 8-12 and 13, were taken from Bouin-fixed and Delafield's hematoxylin-eosin stained preparations.

Fig. 8. Oocyte in the early yolk-formation stage. Note the appearance of yolk globules in the peripheral ooplasm along with the invagination of follicle cells. $\times 100$

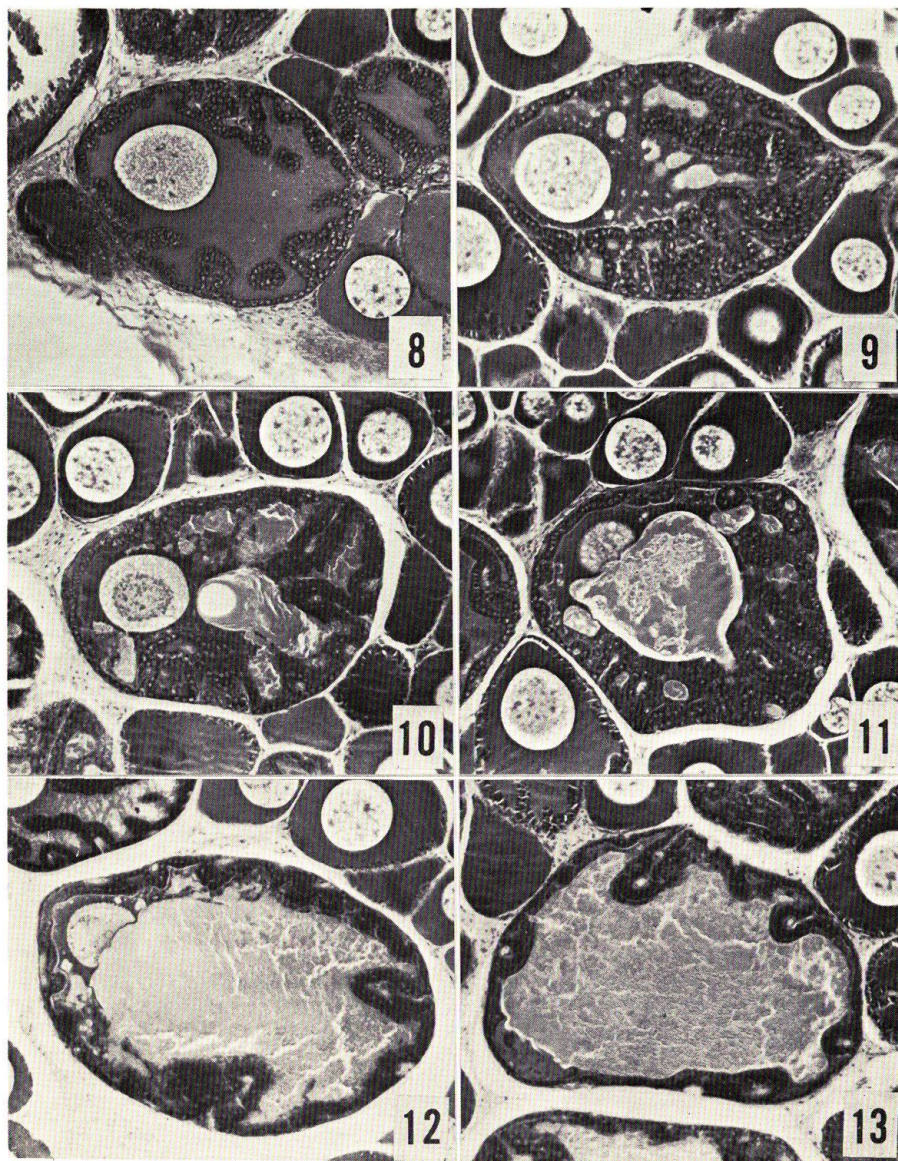
Fig. 9. Oocyte in the latter phase of the early yolk-formation stage. The small yolk-masses appear in the peripheral ooplasm. $\times 100$

Fig. 10. Oocyte in the middle yolk-formation stage. Note the formation of the yolk-mass in the central ooplasm. $\times 100$

Fig. 11. Oocyte in the latter phase of the middle yolk-formation stage. The nucleus has become semicircular in form. $\times 100$

Fig. 12. Oocyte in the late yolk-formation stage. Yolk-mass is encountered in all regions of the ooplasm. $\times 100$

Fig. 13. Oocyte in the late yolk-formation stage. Note the appearance of a flat nucleus $\times 100$



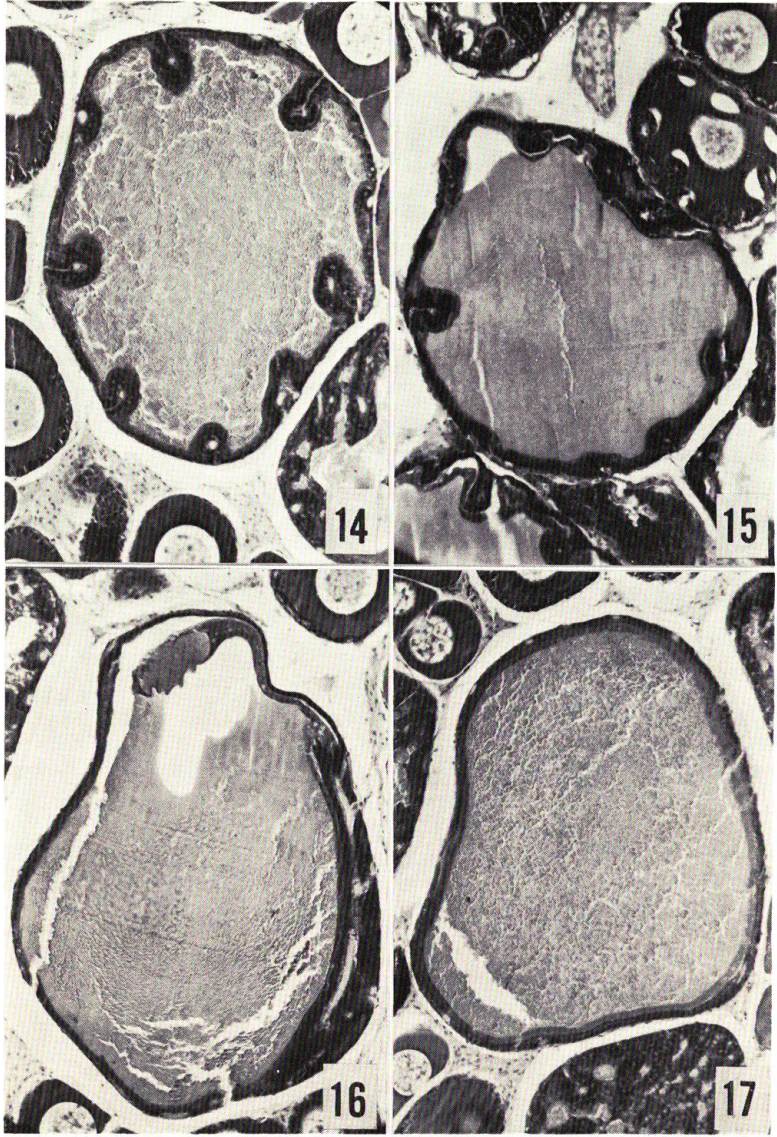
TAKAHASHI & YAHATA: Maturation of the ovary in the squid

PLATE III

Photomicrographs of female germ cells in various maturation stages. Figs. 14-16 and 17, were taken from Bouin-fixed and Delafield's hematoxylin-eosin stained preparations.

Figs. 14 and 15. Oocytes in the latter phase of the late yolk-formation stage. Note the decrease in the invagination of the follicle cells. $\times 100$

Figs. 16 and 17. Oocytes in the maturation stage. $\times 100$



TAKAHASHI & YAHATA: Maturation of the ovary in the squid

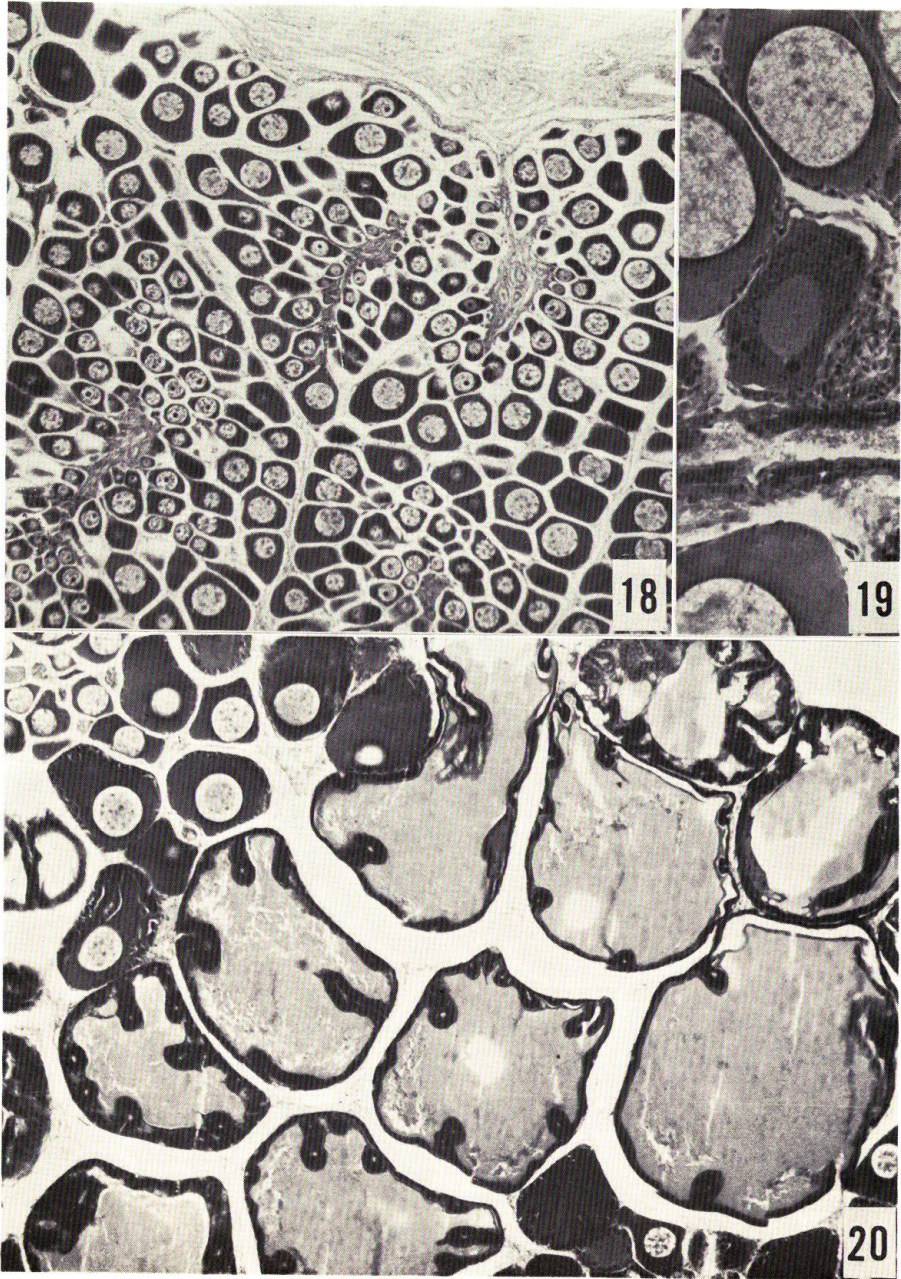
PLATE IV

Photomicrographs of sections of the ovaries in maturational process collected in Tsugaru Straits and Toyama Bay. Figs. 18, 19 and 20, Bouin-fixed and Delafield's hematoxylin-eosin.

Fig. 18. Ovary collected in Tsugaru Straits on September '72. A large number of oocytes of the early yolkless stage are present in the lobules. $\times 64$

Fig. 19. A degenerative oocyte in the early yolkless stage collected from Tsugaru Straits on December '72. $\times 480$

Fig. 20. Ovary collected from Toyama Bay on January '73. Oocytes in various maturational stage are observed. $\times 64$



TAKAHASHI & YAHATA: Maturation of the ovary in the squid