



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	雌スルメイカの成熟にともなう卵巣および付属生殖器官の発達について
Author(s)	池田, 譲; 桜井, 泰憲; 島崎, 健二
Citation	日本水産学会誌, 57(12), 2243-2247 https://doi.org/10.2331/suisan.57.2243
Issue Date	1991
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/35536
Rights	© 1991 公益社団法人日本水産学会
Type	journal article
File Information	57_2243.pdf



雌スルメイカの成熟にともなう卵巣および 付属生殖器官の発達について^{*1,2}

池田 譲, 桜井 泰憲, 島崎 健二

(1991 年 6 月 21 日受付)

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

Yuzuru Ikeda,^{*3} Yasunori Sakurai,^{*3} and Kenji Shimazaki^{*3}

Development of female reproductive organs during sexual maturation was studied for Japanese common squid caught from feeding and spawning grounds. The female maturity was divided into six stages based on the histological observation of ovary. The maturity was compared with the ovary somatic index (OSI: ovary weight as a percentage of body weight), oviduct somatic index (ODSI: oviduct weight as a percentage of body weight), gonad somatic index (ovary and oviduct weight as a percentage of body weight) and nidamental gland index (m : a ratio of nidamental gland length to mantle length). Results showed that the female maturational process consists of two phases and ovary and oviducts development are correlative with the nidamental gland development. In the first phase, ripe eggs are produced in the ovary with the rapid development of the nidamental gland and in the next phase, ripe eggs are transferred into the oviducts and stored there until spawning. The nidamental gland development is slower in the next phase, which suggests that the production of jelly material is started in this organ. It is possible to express the female maturity condition by GSI and m . These numerical values are $GSI > 1.0$ and $m > 0.208$ in yolk formation stage; $GSI > 2.6$ and $m > 0.290$ in the mature stage.

スルメイカ雌の成熟特性については、浜部,¹⁾ 浜部,²⁾ 浜部, 清水³⁾ の先駆的研究がある。しかし、これらの研究には、いずれも卵形成過程に関しての組織学的情報が欠如している。一方、本種の卵形成過程については、高橋, 八幡⁴⁾ の組織学的研究があり、その形態変化について詳細な記述がなされている。しかし、卵巣内で作られた成熟卵を蓄積する輸卵管や、産卵時に雌が作出する直径 1 m 前後の球形の卵塊の構成成分であるゼリー物質を合成分泌する器官、纏卵腺 (包卵腺)²⁾ など、頭足類に特有な生殖器官の卵形成にともなう発達をも含めた本種の成熟過程については知見がない。そこで本研究は、スルメイカ雌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、組織学的手法により卵巣の成熟状態を調べ、これと体計測値から求めた生殖器官についての各種指数とを対応させることにより、成熟進行にともなう各生殖器官の発達状態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雌は、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、鳥取県境沿岸とその沖合い、および島根県浜田港沿岸より釣りまたは定置網により採集した。採集試料 211 個体 (外套長範囲 118~317 mm) について、体各器官の精密測定を行い、次の生殖器官にかかわる各指数を求めた。卵巣重量指数 (Ovary Somatic Index: 以下 OSI と略す: 卵巣重量×100/体重)、輸卵管重量指数 (Oviduct Somatic Index: 以下 ODSI と略す: 輸卵管重量×100/体重)、生殖器官重量指数 (Gonad Somatic Index: 以下 GSI と略す: (卵巣重量+輸卵管重量)×100/体重)、包卵腺長指数 (maturation index: 以下 m と略す: 包卵腺長/外套長)⁵⁾ また、採集個体の卵巣をブアン固定した後、組織切片 (6~8 μ) を作成し、デラフィードのヘマトキシリンおよびエオシンの二重

^{*1} 北海道大学水産学部北洋水産研究施設業績第 247 号 (Contribution No. 247 from the Research Institute of North Pacific Fisheries, Faculty of Fisheries, Hokkaido University).

^{*2} 本研究の要は平成 3 年度日本水産学会春期大会にて発表した。

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

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、本種の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、スルメイカの卵形成過程を高橋、八幡⁴⁾に準じて次の8期に区分した。(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。これに従い各個体ごとに求めた卵巣卵組成のうち代表的なものについて見ると (Table 1), 無卵黄前期と後期の卵母細胞はすべての個体に存在し、一部の卵群が卵黄形成へと移行する。また、最大発達卵が成熟期に達した個体においても各卵形成期の卵母細胞が連続して存在している。したがってスルメイカの卵巣卵の発達様式は非同時発生型と考えられるので、魚類における成熟度設定⁹⁾に準じ、組織学的成熟度を最大発達卵の卵形成の区分と輸卵管への成熟卵の排卵の有無にしたがい次の6期に区分した。I: 未成熟前期, II: 未成熟後期, III: 成熟開始期, IV: 成熟途上期, V: 前成熟期, VI: 成熟期。これらの特徴と採集試料の内訳を以下に示す。

- I 未成熟前期 (44 個体): 卵巣小嚢は細胞質がヘマトキシリンに濃染する多数の無卵黄前期の卵母細胞により埋め尽くされている (Fig. 1A)。
- II 未成熟後期 (61 個体): 卵巣小嚢には無卵黄前期の卵母細胞に混じり、濾包細胞が卵母細胞の細胞質へ陥入し始めた無卵黄後期の卵母細胞が見られる (Fig. 1B)。
- III 成熟開始期 (25 個体): 卵巣小嚢には、核が細胞質の動物極側に移動し植物極側では濾包細胞が入り組み、その間の細胞質に小さな卵黄塊が形成されている

卵黄形成前期の卵母細胞が見られ、卵黄形成が開始する (Fig. 1C)。

IV 成熟途上期 (10 個体): 卵巣小嚢には、細胞質の卵黄塊が拡大し、その拡大にともなう半月形を呈するようになる核が認められる卵黄形成中期の卵母細胞が見られ、活発な卵黄形成の様子が分かる (Fig. 1D)。

V 前成熟期 (19 個体): 卵巣小嚢には、細胞のほとんど全部をエオシンに好染する卵黄で占められ、濾包細胞の陥入度合も少なくなった卵黄形成後期の卵母細胞が見られる (Fig. 1E)。

VI 成熟期 (52 個体): 卵巣小嚢には、濾包細胞の陥入が完全に消失した成熟期の卵母細胞と、排卵後濾包が見られ、輸卵管中に成熟卵が存在する (Fig. 1F)。

卵巣と輸卵管の発達関係 成熟にともなう卵巣と輸卵管の発達関係を調べるため、両器官の発達状態を表す指数である OSI と ODSI との対応を成熟度別に調べた (Fig. 2)。これによれば成熟度 I から V までの成熟途上の個体では、輸卵管中に成熟卵が排卵されていないことを反映して OSI の上昇に対し ODSI は低い値で推移する。輸卵管への排卵が始まった成熟度 VI の個体では、ODSI に高い値が見られるようになる。しかし、OSI の上昇にともない ODSI は上昇し続けるという傾向は認められない。すなわち、OSI が 4.0 以下の個体では、OSI の増加にともない ODSI も増加傾向を示すが、OSI の大きな個体では、逆に ODSI が 2.0 以下の低い個体も見られる。このように成熟期には、OSI が高いにもかかわらず、輸卵管への排卵が少ないために ODSI が低い個体や、卵巣からの成熟卵の排卵が進行し、卵巣重量が軽くなり OSI が低くなった個体などが混在すると考えられる。したがって、本種の成熟過程として卵巣で成熟卵が形成される段階と、それに続き成熟卵が輸卵管に排卵、

Table 1. Summary of the stage composition in oocytes on the Japanese common squid *Todarodes pacificus*

Date	DML* ² (mm)	Ovary weight (100 mg)	GSI (%)	Number of eggs examined	Percentage of oocytes at each stages* ¹					
					EYL	LYL	EYF	MYF	LYF	M
9. Aug. '88	214	12	0.6	320	79.7	20.3				
6. Sep. '88	213	12	0.7	318	80.5	19.5				
20. Jul. '88	215	14	0.7	325	70.2	27.4	2.5			
9. Aug. '88	225	18	0.8	337	70.9	25.8	3.3			
9. Aug. '88	206	25	1.2	341	71.0	24.0	3.5	1.5		
8. Jun. '88	186	22	1.6	301	69.4	19.9	8.0	2.7		
23. Aug. '88	221	19	0.9	434	62.0	27.2	2.5	3.0	5.3	
23. Aug. '88	285	57	1.3	406	69.2	20.0	4.2	3.2	3.4	
23. Aug. '88	262	118	3.1	473	53.3	17.5	2.5	1.7	24.1	0.8
1. Sep. '88	238	57	2.1	424	52.6	21.7	1.9	1.7	21.7	0.5

*¹ Oogenetic stage: EYL and LYL, early and late yolkless stage; EYF, MYF and LYF, early, middle and late yolk formation stage; M, mature stage.

*² DML, dorsal mantle length.

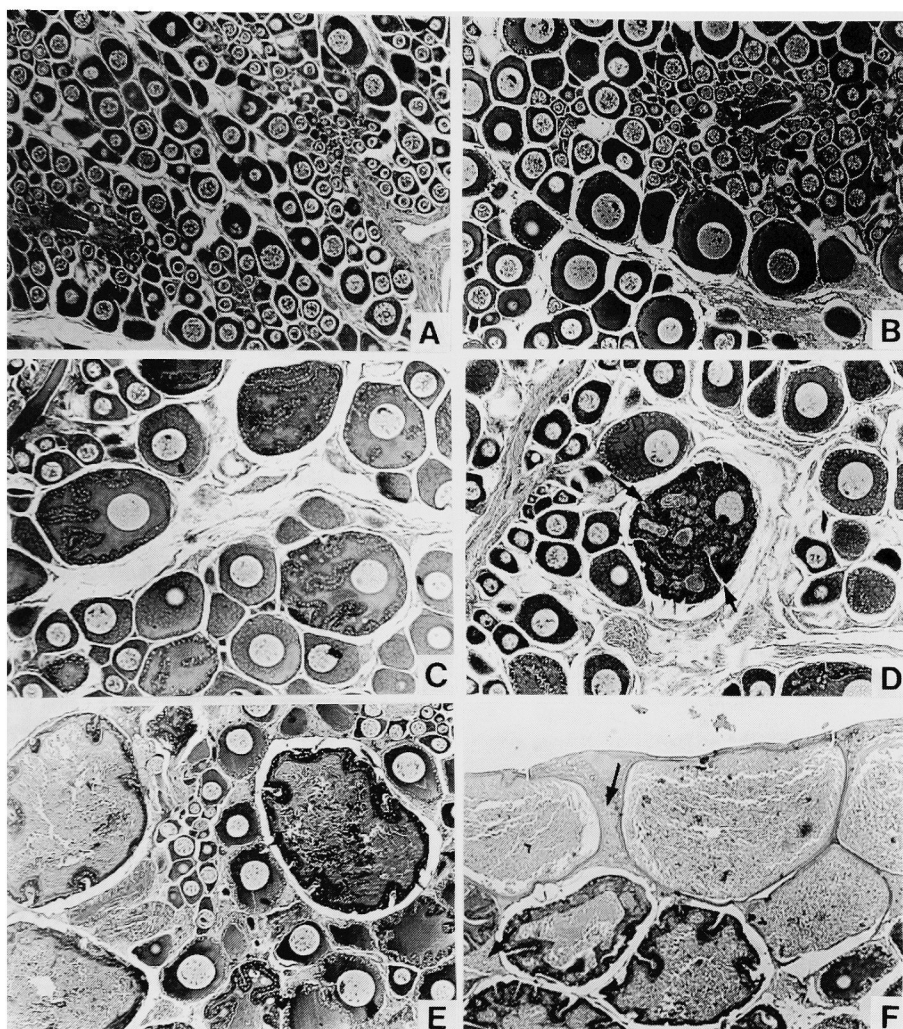


Fig. 1. Photomicrographs of sections through ovaries in various stages of maturation ($\times 60$). Bouin-fixed and Delafield's hematoxylin-eosin stained. A, early immature stage, maturity I; B, late immature stage, maturity II; C, early maturing stage, maturity III; D, mid maturing stage, maturity IV, arrow indicates the invagination of follicle cells; E, late maturing stage, maturity V; F, mature stage, maturity VI, mature oocyte ready to be free, arrow indicates empty follicle.

蓄積される段階の二つの段階が考えられる。そのため、成熟進行を表す指数には、卵巢重量と輸卵管重量の総和による指数、すなわち GSI が妥当と思われる。

卵巢、輸卵管と包卵腺の発達関係 成熟にともなう包卵腺の発達を調べるため、前述の GSI が成熟度進行の指標に妥当であることから、GSI と、包卵腺の発達状態を示す指数である m との対応を成熟度別に調べた (Fig. 3)。これによれば、GSI の上昇にともない m も上昇する。すなわち成熟にともない包卵腺は発達する。成熟過

程が卵巢内での成熟卵の形成と、輸卵管への成熟卵の排卵、蓄積の二つの段階から成ること、さらに卵黄形成開始を卵巢内における一つの質的な変化点と考え、全個体を成熟度 I から II までの卵黄形成開始前の個体群と、成熟度 III から V までの卵黄形成開始後の成熟途上の個体群、および輸卵管への排卵が開始した成熟度 VI の成熟期の個体群の三群に分けた。次に、それぞれの群について GSI と m との相関を求め、回帰直線を当てはめた。すると、成熟度 I~II 群における相関係数は 0.816

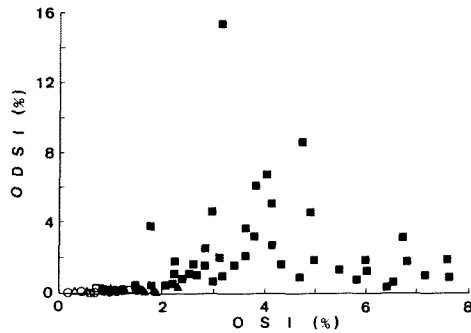


Fig. 2. Relationship between the ovary weight and the oviduct weight during maturation in *Todarodes pacificus*. OSI, ovary somatic index (ovary weight as a percentage of body weight). ODSI, oviduct somatic index (oviduct weight as a percentage of body weight). Symbols indicate histological maturity. (○) early immature stage, (△) late immature stage, (□) early maturing stage, (●) mid maturing stage, (▲) late maturing stage and (■) mature stage.

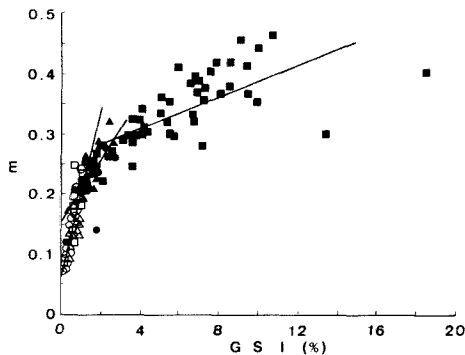


Fig. 3. Relationship between the gonad weight and nidamental gland length during maturation in *Todarodes pacificus*. GSI, gonad somatic index (ovary and oviduct weight as a percentage of body weight). m , maturation index (the ratio of nidamental gland length to mantle length). See Fig. 2 for symbols (○, △, □, ●, ▲, ■). Three solid lines show the regression lines.

であり、その回帰直線式は以下により示された:

$$m = 0.141 \text{ GSI} + 0.061$$

成熟度 III~V 群における相関係数は 0.666 であり、その回帰直線式は以下により示された:

$$m = 0.052 \text{ GSI} + 0.154$$

成熟度 VI 群における相関係数は 0.716 であり、その回帰直線式は以下により示された:

$$m = 0.013 \text{ GSI} + 0.256$$

これらの直線について、成熟度 I~II 群と III~V 群、および成熟度 III~V 群と VI 群の交点を求めると、前者は $\text{GSI} = 1.0$, $m = 0.208$, 後者は $\text{GSI} = 2.6$, $m = 0.290$ となり、Fig. 3 に見られるように、これらの交点を境として未成熟後期以前の個体、成熟開始期以降の個体、および成熟期の個体に区分できる。また、成熟度 VI 群についての直線の傾きは他の二直線に比べてゆるやかである。すなわち、成熟期の個体の卵巣と輸卵管の発達に対する包卵腺の発達度合いは、輸卵管への排卵が始まっていない前成熟期以前の個体に比べてゆるやかである。

考 察

成熟の進行にともない生殖器官がどのように発達するかについて検討するため、初めに卵巣と輸卵管の発達について調べた。その結果、OSI と ODSI との関係にみられたように、前成熟期までの成熟途上の個体では、輸卵管に成熟卵が排卵されないため卵巣重量の増加が先行する。そのためこの間には OSI のみがゆるやかな増加を示した。そして成熟期に入ると、輸卵管に成熟卵が順次排卵されるため ODSI も増加する。また、この期における ODSI には個体差が見られる。これは、卵巣で生産された成熟卵が輸卵管に排卵される直前の状態、排卵がほぼ終了し輸卵管に成熟卵が充満した状態、あるいは産卵により輸卵管から成熟卵が産出された状態など、さまざまな状態を表していると考えられる。以上のように、卵形成過程は、卵巣内で成熟卵が形成される段階と、輸卵管へ成熟卵が排卵、蓄積される段階の二つよりなることが明らかとなった。

次に、GSI と m との対応で明らかになったように、卵巣および輸卵管の発達にともない包卵腺も発達し、これらの発達は成熟進行に合致している。さらに、前成熟期までは包卵腺の伸長は卵巣と輸卵管の発達に比べて急速であるが、輸卵管への成熟卵の排卵を境に包卵腺の伸長がゆるやかになるという変化を見せた。これは、おそらく成熟卵の排卵にともない、包卵腺内では産卵の際に卵塊の構成成分となるゼリー物質²⁾の合成の開始という、産卵への準備段階が始まったためと考えられる。Richard²⁾ は、*Sepia officinalis* において卵巣卵の発達にともない包卵腺の色が変化することを述べており、成熟にともない包卵腺の質的変化をうかがわせる。卵巣、輸卵管と包卵腺、また今回は扱わなかったが、包卵腺と同様に産卵に際して卵塊構成要素のゼリー物質を分泌する器官の輸卵管腺の時間経過にともない発達の相互関係は、今後飼育実験等の手法により明らかにする必要がある。

ところで、スルメイカ雌の成熟度の判定基準について

Table 2. Comparison of female 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 ripe eggs)	I. Early immature stage II. Late immature stage III. Early maturing stage (GSI>1.0, $m>0.208$) IV. Mid maturing stage V. Late maturing stage
Mature (Ripe eggs are present in the oviduct)	VI. Mature stage (GSI>2.6, $m>0.290$)

Criteria of each maturity scale are indicated in parenthesis. GSI, gonad somatic index (ovary and oviduct weight as a percentage of body weight); m, maturation index (the ratio of nidamental gland length to mantle length).

は、これまでにいくつかの報告があるが、^{8,9)*1} これらの成熟度の判定はいずれも生殖腺の肉眼観察によるもので、卵巣卵の組織学的知見を欠いており、必ずしも正確に卵形成過程を反映しているとはいえない。一方、他種においては、Durward ら⁹が *Illex illecebrosus* で、Macy⁹ が *Loligo pealei* において卵形成過程に基づく成熟度判定基準を設定している。また、Durward ら¹⁰や Worms¹¹ は、卵巣卵の組織学的観察を基に包卵腺長が雌の成熟度の指標として優れていることを述べている。スルメイカにおいても、古くから包卵腺長が成熟度の指標の一つとして提唱され、資源研究分野で活用されたが、これには卵巣卵発達の組織学的情報が欠如していた。¹²⁻¹⁶ 今回得られた結果から、スルメイカにおいても包卵腺長が成熟度の指標となる可能性が組織学的に裏付けされた。これから体計測値より簡単に計算できる指数 GSI と m とを用い、GSI が 1.0 以上で m が 0.208 以上の個体は成熟開始期以降、それ未満の個体は未成熟後期以前、さらに、GSI が 2.6 以上、 m が 0.290 以上の個体は成熟期であるという組織学的成熟度に基づいた簡便な判定基準値が得られた。最後に、一般に水産試験場や水産研究所等で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、今回設定した組織学的成熟度とを比較検討した (Table 2)。肉眼的成熟度では、輸卵管への成熟卵の排卵の有無により大きく未熟、成熟を区別している。組織学的成熟度に

おける成熟期は、肉眼的成熟度の成熟と同一であるが、未熟の中には未熟前期から前成熟期までの成熟度が含まれている。この未熟個体の中に、卵黄形成を開始した成熟途上の成熟度を設定する方が本種の成熟特性をよく表すと考えられるので、今回得られた卵黄形成開始を表す判定基準値は有効と思われる。今後より実用的で正確な成熟度判定基準値を得るためには、卵巣、輸卵管、包卵腺などの生殖器官の外部形態や色彩の変化等の客観的情報も加え、組織学的成熟度と対応させて検討する必要がある。

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ご協力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、ならびに島根県水産試験場村山達郎氏に心より感謝いたします。

文 献

- 1) 添田潤助: 北水研報, **14**, 1-24 (1956).
- 2) 浜部基次: 日水研報, **10**, 1-45 (1962).
- 3) 浜部基次, 清水虎夫: 日水研報, **16**, 13-55 (1966).
- 4) 高橋延明, 八幡剛浩: 北水産彙報, **24**, 63-68 (1973).
- 5) R. D. Durward, T. Amaratunga, and R. K. O'Dor: *Res. Bull. ICNAF*, **14**, 66-72 (1979).
- 6) 尹 泰憲, 島崎健二: 北水産北洋研彙報集特別号, 79-90 (1981).
- 7) A. Richard, C. Van den Brande, and W. Declair: in "Cyclic phenomena in marine plants and animals" (ed. by E. Naylor and R. G. Hartnoll), Pergamon, Oxford and New York, 1979, pp. 173-180.
- 8) 林 泰行: 日水試, **36**, 995-999 (1970).
- 9) W. K. Macy, III: *Fish. Bull.*, **80**, 449-459 (1982).
- 10) R. D. Durward, E. Vessey, R. K. O'Dor, and T. Amaratunga: *ICNAF Sel. Papers*, **6**, 7-13 (1980).
- 11) J. Worms: A synoptic overview, *FAO Fish. Tech. Pap. Rome*, **231**, 1-20 (1983).
- 12) 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).
- 13) 安井達夫, 石戸芳男: 東北水研報, **4**, 173-179 (1955).
- 14) 浜部基次: 日本海産スルメイカの発生と生態に関する研究, 学位論文, 京都大学, 京都, 1965, pp. 1-189.
- 15) 川崎 健: 東海区長期漁況予報, **17**, 14-15 (1969).
- 16) 松井 勇, 川崎 健: 海水研報, **64**, 57-69 (1971).

*1 名角辰朗: スルメイカの南下機構に関する共同調査報告, 山口外海ほか 5 水試, 72-95 (1967).