

飼育下におけるスルメイカの成熟過程と産卵前後における生殖関連器官の形態と組織学的変化について

桜井 泰憲・池田 譲・島崎 健二

(北海道大学水産学部)

1 はじめに

スルメイカの繁殖特性については、諫早・川上(1933)、添田(1956)および浜部(1961)などの先駆的な優れた研究が行われており、イカ類の中でも沿岸性のヤリイカやコウイカ類と異なった繁殖特性であることが明らかにされている。ところが、各系群の繁殖特性に違いがあるのかとか、あるいはどのような海洋条件下で産卵しているのか、また個体毎の産出卵数、産卵回数や産出卵塊の海中での存在は未だ不明など、本種の再生産機構は充分解明されていない。

そこで、本研究ではスルメイカの再生産機構の解明を最終の目的とし、1988年度は、未成熟個体を採集し、それらを長期間飼育することによって、本種の雌雄の成熟過程の特徴と成熟速度、および産卵前後における雌の生殖関連器官の形態と組織学的変化などの繁殖特性を明らかにすることを目的として行った。

2 材料と方法

飼育実験に用いた個体の取扱いは、桜井(1987)によるスルメイカの採集と輸送方法に準じて行った。採集と輸送は、北海道渡島半島の太平洋側に面する南茅部町木直の沿岸定置網に入網したスルメイカを、同町臼尻に位置する北海道大学水産学部付属水産実験所に輸送して水槽に収容した。この実験所に1988年春に新しく設置したイカ類専用飼育水槽は、約12トン容量のレースウェイ型(幅:5.5m, 奥行き:2.5m, 水深:1m)をしており、これとは別のサンゴ砂濾材の入った3トン容量の濾過槽を付設し、これによる閉鎖型濾過循環方式を採用した。また、水質保全のために新鮮海水を常時少量ずつ注水し、水温保持のために2.75KWの海水冷却器を用いた。

成熟・産卵実験は、1988年8月5日から10月2日を実験区Ⅰとして終了し、新たに採集した個体を用いて、再び10月2日から11月12日を実験区Ⅱとして、計2回行った。実験区Ⅰの飼育開始時の個体数は86尾(外套背長:15~22cm)、実験区Ⅱは56尾(外套背長:17~27cm)であった。餌はスケトウダラ幼魚、マイワシ、イカナゴの生魚で最初餌付けし、その後はこれら生魚とともにイカナゴを中心とした冷凍死餌を与えた。飼育環境条件として、光条件は自然光日周期に合わせて補助的に人工照明を施し、飼育水温は14~19℃、塩分濃度は31.1~33.9%であった。飼育期間中の様々な行動および成熟状況の把握のため、水槽側面の観察窓から目視による観察と同時にビデオカメラによる各種の行動の記録も行った。

2実験期間中とも、飼育開始時から産卵終了時まで死亡した個体、および各実験期間中にある一

定間隔をおいて取り上げた個体について、外套背長、体重、生殖腺重量、肝重量を、雌については輸卵管重量、輸卵管腺重量、纏卵腺長およびその重量、さらに交接痕の有無を調べ、一方雄については、付属腺重量、精莢囊の有無などを計測・観察した。また、生殖関連器官の組織観察のために、雌では卵巣、輸卵管、纏卵腺、および外套筋肉、雄については精巣、付属腺の各一部をブアン氏液で固定した。これらの各器官は、通常パラフィン法により包埋して連続切片を作成し、ヘマトキシリン-エオシン染色を施して検鏡した。

3 結果と考察

1) 飼育経過

実験区Ⅰおよび実験区Ⅱにおける飼育個体数の推移を図1に示した。両実験区とも、定期的な一部個体の取り上げによる減少はあるものの、飼育開始後30日目までの死亡は少なく、今回の飼育方法で長期間飼育できることが確認できた。実験区Ⅰでは実験開始後60日目、実験区Ⅱでは41日目まで全個体が死亡もしくは雌が産卵終了のため実験を終えているが、実験区Ⅰでは4例、実験区Ⅱでは1例水槽内での産卵を確認した。また、両実験区とも30日目以降急激な飼育個体数の減少が認められる。これは雌の産卵行動に支障がないようにするために、意図的に雄を取り上げたことと、産出卵塊に飼育個体が突っ込んで鰓に産出卵塊由来の粘液状物質が付着し、それが原因となって窒息して死亡したことなどによる。

2) 交接行動と成熟状況の確認

図1に記したように、両実験区とも飼育開始後約2週間目以降に交接行動が何回も観察された。この行動については、浜部(1961)が数種類の交接行動を報告しているが、桜井(1987)の報告の交接姿勢と全く同じであった。

なお、雌を水槽上側から見た写真に示したように(図2-A)、飼育しているイカの状態が安定しているため、外套内部の各器官が透けて見ることができる。このため、目視によって精巣、付属腺、卵巣および輸卵管を確認できるため、雌雄の判別が容易である。また、輸卵管に完熟卵が蓄積されている産卵直前の状態や、まだ輸卵管中の完熟卵が少ないといった成熟状況も容易に確認できた。

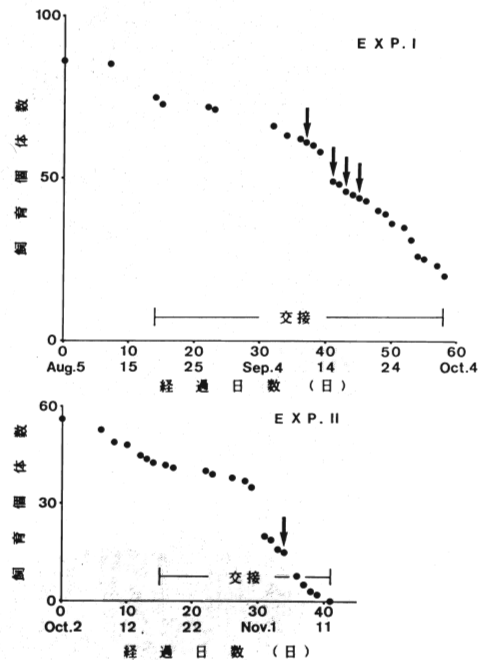


図1 1988年度のスルメイカの成熟・産卵実験における飼育個体数の推移 (矢印：産卵個体の出現を示す)

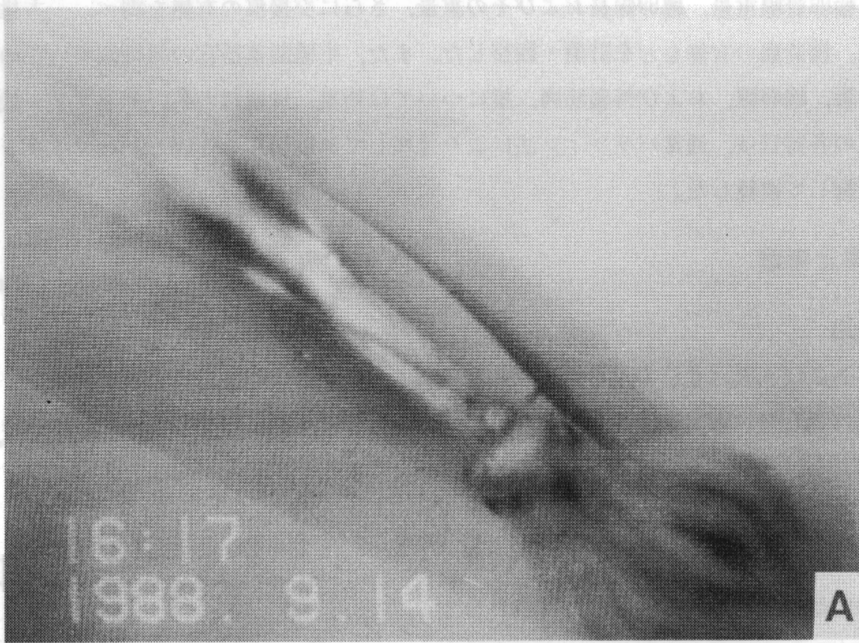


図 2 A : 水槽上側から見た雌(輸卵管中に完熟卵が蓄積されつつある状態が観察される)

B : 産卵直前の雌(外套部はちょうちん状を呈している)

A, B の写真とも VTR 映像から撮影した

3) 産卵と産出卵塊の性状

今回の成熟・産卵実験において、計5回の水槽内産卵を確認できた。このうち1例は、同じ個体が2日後に完全な卵塊を形成しなかったけれども、2回目の産卵をしたものである。しかし、実験の産卵行動は短時間に行われることが多く、明確な観察はできなかった。そこで、ここでは産卵直前までの雌の外形的特徴と行動、および産出された卵塊の海水中的での存在状態を紹介する。

産卵直前の雌は輸卵管中に完熟卵が充満している。こうした完熟雌は、中層を遊泳することは極めて珍しく、むしろ水槽底に腕と鰭先端部を底につけて静止することが多くなる(図2-B)。この写真にみられるように、産卵直前の完熟雌の外殻部の外観は、外殻付け根が細く、輸卵管に完熟卵が充満していることを反映して外殻中央部が膨らんでおり、いわゆるちょうちん型の“はらみイカ”の様相を呈している。さらに、産卵直前の雌は水槽底に設けられているU字型をした長さ2.5mの排水用の溝に選択的に入り込むことが多かった。また、体色を古くなった蛍光管のように変化させ、鰭の両端を蝶が両方の羽根をたたむように何回も持ち上げる。この行動は、おそらく外殻筋肉を緊張させることによって、排卵もしくは産卵を促す行動とも考えられる。

前述したように、産卵行動自体は観察できなかったが、産卵直後において水槽内に産出された直径約1m弱の産出卵塊を確認することができた。この1988年9月17日の夕方の産卵の場合、17時55分まで産卵直前の雌の行動をビデオカメラで記録しており、その後、18時10分に産出卵塊の存在を確認した。従って、少なくともこの空白の15分以内に産卵したことは確実であり、本種の産卵は浜部(1961)が観察したものより、はるかに短時間と考えられる。

なお、卵塊の性状は浜部(1961)、およびNHK特集「スルメイカ日本海大回遊」(1986)において鳥取県栽培漁業試験場的水槽で産卵されたものとほぼ同じであった。すなわち、透明な卵塊の外周部を纏卵腺由来のゼラチン状物質が、あたかも薄皮饅頭のように、輸卵管もしくは輸卵管腺由来の液状物質の中に散在する直径1ミリ弱の無数の卵を取り囲んでいる。また、産卵しそうと思われる時は、産出卵塊が濾過槽へ吸い込まれてしまうのを防ぐために、濾過循環を停止して自然海水を加温冷却器を通して直接水槽に流入させており、飼育水槽内の水の動きは極めてゆるやかとなっている。こうした水槽水の条件下において、産出卵塊はその形状のまま水槽の中層に浮遊した状態で存在した。しかし、その後遊泳するイカや餌として入れていたイワシが、この卵塊にぶつかることによって卵塊は壊れ始め、最終的には様々な大きさの小さな卵塊となって水槽内の中層に浮遊していた。

従来、自然下ではこうしたスルメイカの卵塊は発見されていない。このことは、卵塊が何等かの物理的衝撃によって壊れやすいことも一因と考えられる。また、浜部(1961)およびNHK特集(1986)による産出卵塊は、前者が樽の中に産みつけたもの、後者が水槽底に球形の卵塊が沈んでいる状態を報告している。一方、O'dor他(1982)は、本種と同じアカイカ科に属するカナダイレックス、*Illex illecebrosus* の水槽内産卵を観察し、スルメイカと同じような透明な産出卵塊を中層で泳ぎながら産卵し、しかもこの卵塊は壊れることなく中層に浮遊することを報告している。前述したように、今回観察されたスルメイカの産出卵塊も水槽の中層部に浮遊しており、実際の産卵場においても、必ずしも海底に存在するとは限らない可能性が考えられた。特に、今回産出された卵塊は、時間経過にともな

ってイカがぶつかることによって壊れ、しかもこうした卵塊片を別の水槽に収容して発生を追跡したが、卵発生の初期において肉食性の原生動物が大量に卵に付着して卵内に侵入し、そのため発生卵は死亡してしまった。この現象が、はたして卵塊が壊れてしまうことによって生じたのか不明であった。

4) 成熟に伴う生殖関連器官の重量指数の推移

実験区Ⅰおよび実験区Ⅱにおいて、飼育条件下での成熟・産卵過程および成熟速度を明らかにするために、実験開始時から終了時までの生殖関連器官の推移を調べた。

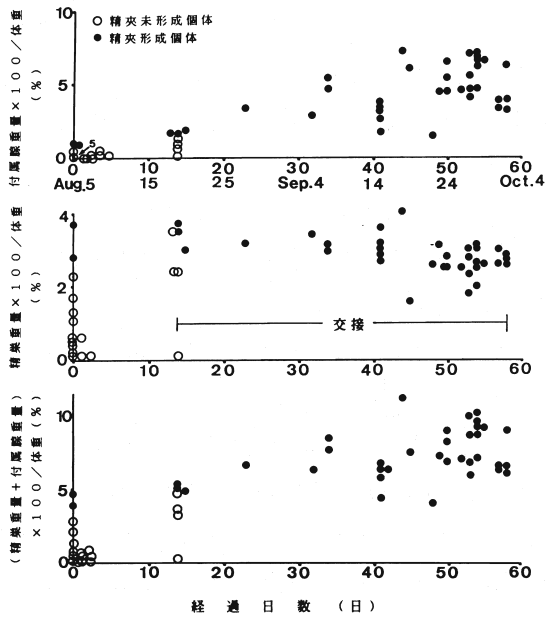


図3 実験区Ⅰにおける雄の生殖関連器官重量指数の推移
(図中の小文字数字は個体数を表示)

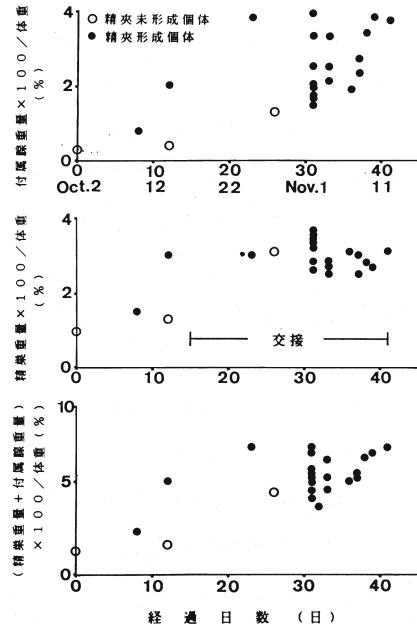


図4 実験区Ⅱにおける雄の生殖関連器官重量指数の推移

図3および図4は、それぞれ実験区ⅠとⅡの雄の体重に対する付属腺重量と精巣重量、および両方の合計重量の指数の推移を示したものである。実験区Ⅰでは、実験開始時の精巣重量指数は0から4.0近くまでばらついているが、2週間目以降2.0以上の値ではほぼ横ばいとなっている。一方、完成した精莢囊がその重量指数の主体となる付属腺重量は漸次増加傾向を示し、特に2週間目の最初の交配行動が確認された時以降は、すべて精莢形成個体であった。これらのことから、精巣はある一定重量に達すると精莢を付属腺に送りはじめ、また交配によって精莢を雌にわたす一方で、精子と精莢の形成を継続していると考えられる。この傾向は、10月2日以降の実験区Ⅱの雄でも同様であった。

つぎに、実験区Ⅰ及び実験区Ⅱの雌の体重に対する卵巣重量、輸卵管重量、両方の合計重量および纏卵腺重量の指数の推移を図5および図6に示した。実験区Ⅰでは、飼育開始時の卵巣重量指数は

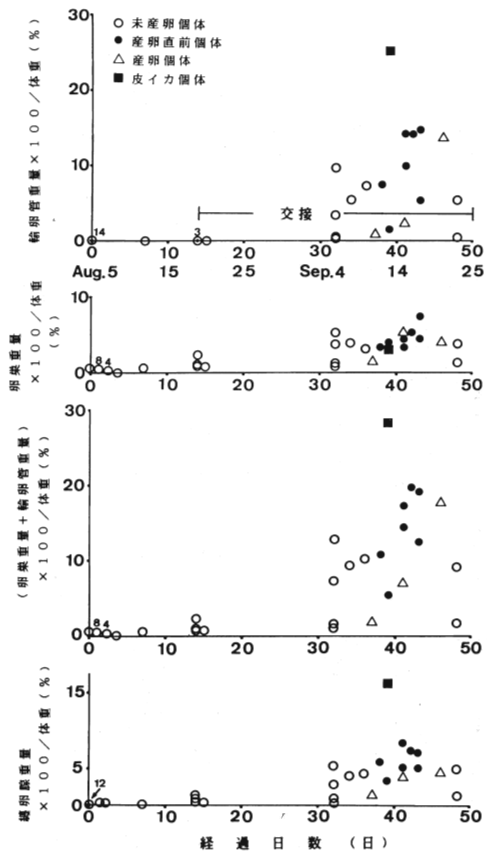


図5 実験区Ⅰにおける
雌の生殖関連器官重量指数の推移
(図中の小文字数字は個体数を表示)

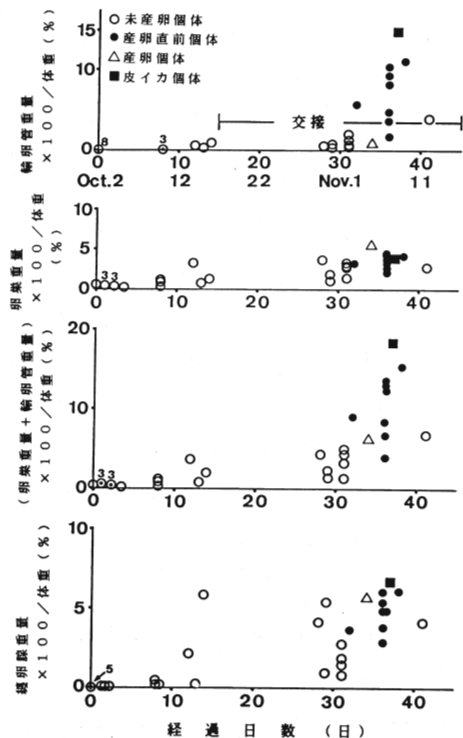


図6 実験区Ⅱにおける
雌の生殖関連器官重量指数の推移

0.2から0.5と低い値を示し、30日目以降に0.7から7.2に増加している。一方、排卵された成熟卵がその重量の主体をなす輸卵管重量は、飼育開始時は全く成熟卵が存在しないことを反映してほぼ0に近い値であるが、30日目以降は0.2から25.1とばらつきはあるものの急激な増加が認められる。また、總卵腺重量もやはり成熟が活発でかつ産卵が見られた30日以降に高い値を示している。この傾向は実験区Ⅱにおいても同様であり、やはり30日目以降にいずれの重量指数も高くなっている。一方、実験区Ⅰと実験区Ⅱの雌雄の肝重量指数の推移をみると(図7)、飼育開始時の肝重量指数は、いずれも平均して10.0前後の値であるが、その後横ばいか、幾分減少して行く傾向が認められた。

以上に生殖関連器官の重量指数の推移を示したが、実験区Ⅰは8月5日から、また、実験区Ⅱは10月2日から開始しており、いずれも開始当初は特に雌では未熟な状態であることから、前者は秋に産卵し、後者は初冬に産卵する別の系群であると考えられる。しかしながら、両実験区ともほぼ飼育1ヵ月目以降に成熟の活発化と産卵が生じたことは、極めて興味深い現象と考えられる。特に、これと並行して津軽海峡周辺海域のスルメイカについても、現在その成熟状況を調べているが、これに比較

して飼育下ではそれよりかなり早く成熟することが判明した。

一般に、頭足類を長期飼育した場合、早熟化傾向を示すことが知られている (Mangold, 1987)。今回の飼育水温や塩分濃度および餌条件は両実験区ともほぼ同じであり、また、光条件は夏至から冬至にかけての長日型から短日型に移行する時期に相当するが、実験区Ⅰと実験区Ⅱでは光周期も明らかに異なっている。さらに、飼育下において、輸卵管に完熟卵を保有しない未熟な段階で交接し、それよりしばらくして成熟が活発となっていることから、こうした交接行動が雌の成熟を促進している可能性や、飼育によるストレスなども考えられ、今後成熟に関与する要因を明らかにする必要がある。

5) 産卵前後における雌の生殖器官重量指数と形態の変化

産卵を確認できた雌は実験区Ⅰで3例、実験区Ⅱで1例あるが、こうした明らかに産卵した雌と産卵直前の個体について、その生殖関連器官の重量指数および産卵前後における雌の外観上の違いを調べた。さらに、これまで山陰沿岸で注目されている、いわゆる産卵直前の雌の皮イカ個体(図8)が飼育下でも出現したため、これについても、その形態的特徴を紹介する。

実験区Ⅰの3例のうち、40日目前後に産卵した個体では、産卵直前の雌と比較して輸卵管と纏卵腺の重量指数が低い値を示している。しかし、卵巣重量指数には大きな違いは認められなかった。また、実験区Ⅱの1例では輸卵管重量指数が産卵直前個体より低い値を示していた。さらに、実験区Ⅰの47日目の産卵個体は、輸卵管重量指数が前述の2個体より高い値を示している。この個体は、45日目に1回目の産卵をして、その直後は輸卵管中の完熟卵は減少したのであるが、その2日後には輸卵管中の完熟卵が増加していた。このことは1回目の産卵直後すぐに、卵巣から完熟卵を排卵したことになる。この例を除いて1回の産卵の直後に死亡しているけれども、スルメイカが少なくとも2回産卵をする可能性と、しかもその産卵の間隔は数日と短いことが示唆された。

実験区Ⅰと実験区Ⅱにおいて、それぞれ1個体づつの雌の皮イカが出現した。図8に示したように、こうした皮イカでは外套膜が極端に薄くなっており、しかも纏卵腺は肥大し、輸卵管内には完熟卵が充満しており、まさに産卵直前の様相を呈している。また、これら皮イカ雌個体の輸卵管と纏卵腺の

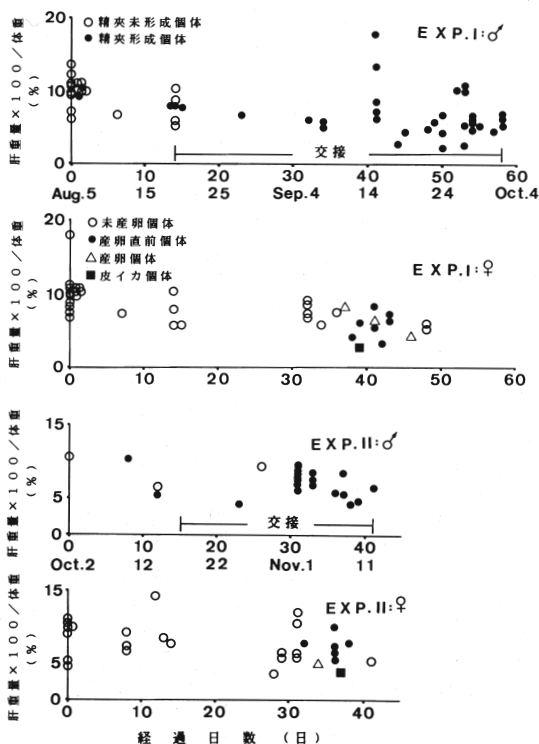


図7 実験区Ⅰ, Ⅱにおける雌雄の肝重量指数の推移

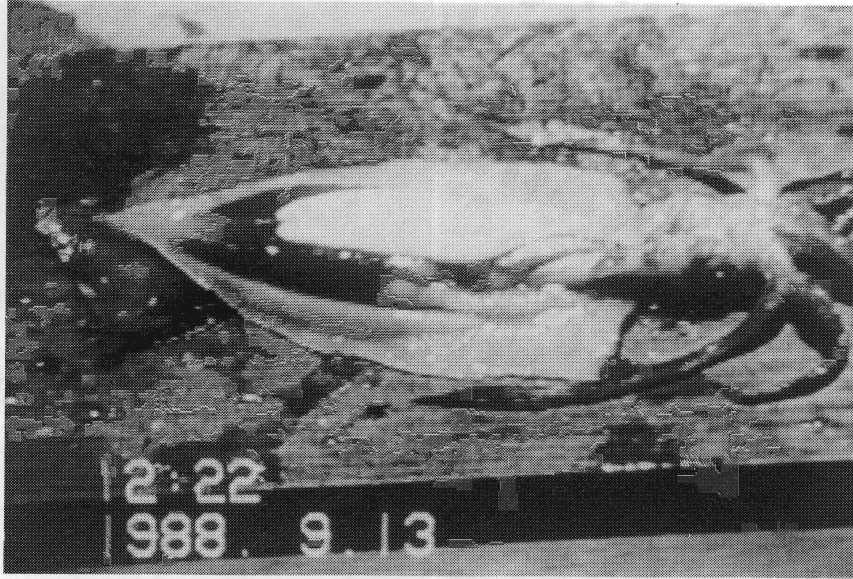


図8 産卵直前に死亡した皮イカ雌個体
(輸卵管中には完熟卵が充満しており、纏卵線も肥大している；VTR映像から撮影)

重量指数は他の産卵直前の雌より高い値を示している。特に、この個体では体重に対する卵巣、輸卵管および纏卵腺の合計重量の比率は44.7%と、再生産関連の器官へ体内の多くのエネルギーを回していることになる。このような皮イカが、なぜ雌個体の一部に出現するのかは、今回の結果からは判断できない。しかし、飼育下においても皮イカが出現したことから、その出現のメカニズムについて、今後充分精査する必要がある。

ついで、産卵前後における雌の形態的变化について見た場合、産卵前の雌は、皮イカほどではないものの、纏卵腺、輸卵管とも肥大している。また、口球外唇部に精虫嚢がたくさん突き刺さっている。一方、産卵直後の雌の外観は産卵前の半熟程度の雌と変わらないように見えるが、纏卵腺はややあめ色を呈しており、産卵前ほど大きくない。また、輸卵管内には少量の完熟卵が存在し、卵巣も産卵前と変わらない大きさである。しかし、もっとも産卵前と異なっているのは、口球外唇部に精虫嚢がほとんど存在しないことであった。

6) 飼育下における卵巣の成熟過程と産卵前後における雌の生殖関連器官の組織学的特徴

前節と前々節において、飼育開始以降の生殖関連器官の重量指数の推移や産卵前後における雌の形態的特徴、および皮イカについても紹介したが、最後にこれらについてより精査するために、各生殖関連器官を組織学的に調べて検討した。なお、スルメイカの卵巣卵の発達過程の組織学的区分は、高橋・八幡(1973)に従った。

飼育経過に伴う卵巣卵の発達過程を実験区Ⅰを例として、図9に示した。図9-Aは飼育開始時の卵巣であり、卵細胞は無卵黄前期の未熟な状態にある。2週間目では(図9-B)、やや成熟は進むが、

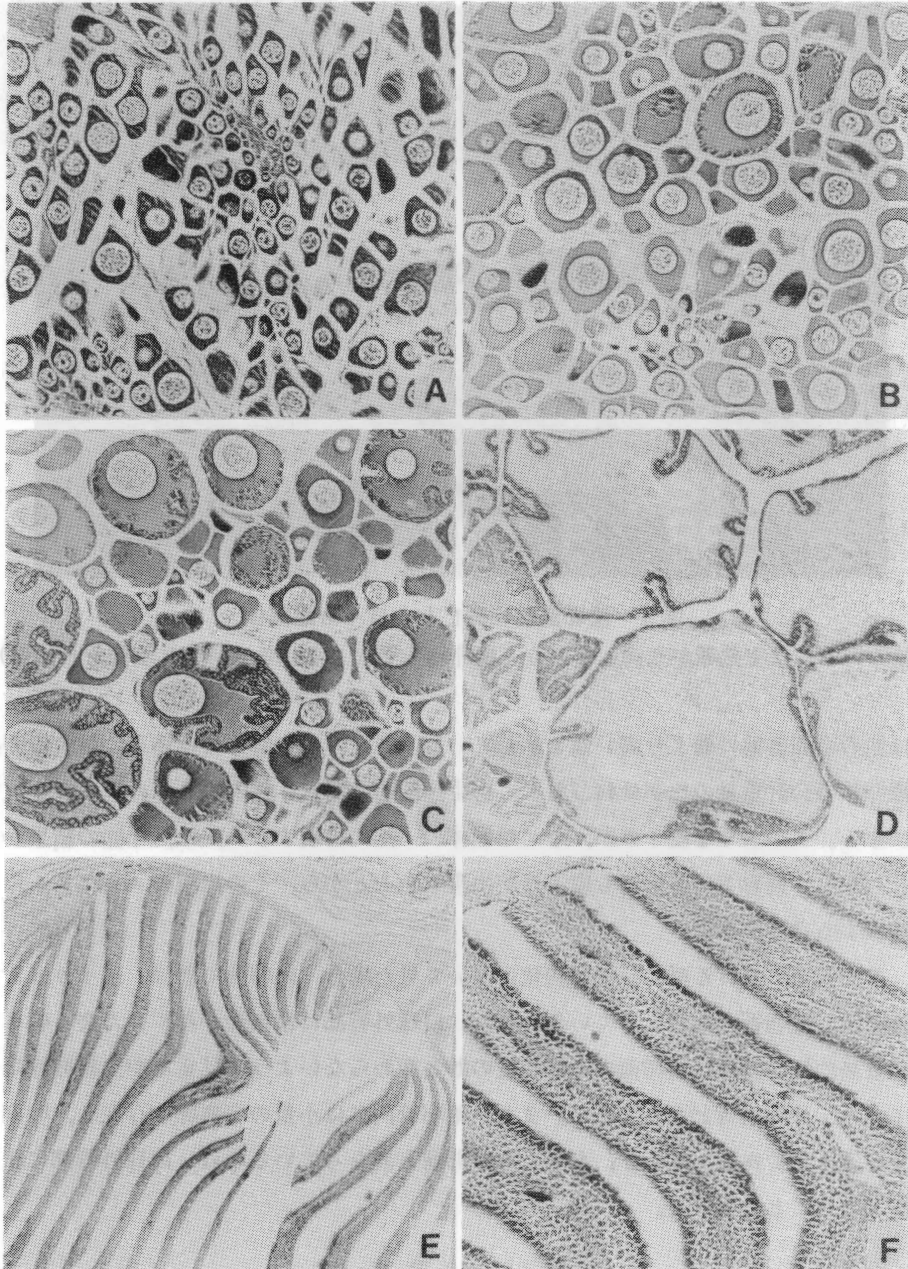


図9 実験区Ⅰにおけるスルメイカ雌の卵巢および纏卵線の組織像(倍率はすべて80倍)

A: 飼育開始時(8月5日)の雌の卵巢; 最大発達卵は無卵黄前期

B: 飼育2週間目(8月19日)の雌の卵巢; 最大発達卵は無卵黄後期

C: 飼育1カ月目(9月6日)の雌の卵巢; 最大発達卵は卵黄形成前期

D: 輸卵管中に完熟卵が見られた雌(9月11日)の卵巢; 最大発達卵は成熟期

E: 飼育開始時の雌(8月5日)の纏卵線の組織断面

F: 産卵直前の雌(9月22日)の纏卵線の組織断面

依然無卵黄後期の未熟な状態にある。その後、30日目では卵黄形成前期の卵が出現しており(図9-C)、以後卵黄形成が活発化する様相を呈している。産卵間近になると、卵巣中には卵黄形成後期から成熟期の卵が存在する(図9-D)。また、輸卵管へ成熟卵を排卵している卵巣中には、排卵後濾胞が存在している。しかし、こうした卵巣中にも無卵黄前期から成熟卵まで連続して存在しており、本種の卵巣卵の発達様式は非同時発生型に属しているといえることができる。

これらのことから、本種では輸卵管への成熟卵の排卵は漸次進行し、次第に輸卵管に成熟卵を蓄積して行くといえる。さらに、こうした組織学的変化と、飼育開始後30日目以降の輸卵管重量指数の急激な増加を併せて考えた場合、卵黄形成が活発となってから産卵に至るまでに、何ヶ月も要しないで、かなり急速に成熟が進行することを示唆している。しかし、飼育下でみられた成熟の進行の早さが、自然下でも同じとは断定できない。現在、津軽海峡および山陰沿岸で採集している標本の組織学的観察も進めており、これらと比較しながら検討して行きたい。

図9-Eと図9-Fは、未熟期と成熟期の成熟段階の雌纏卵腺の組織断面を示したものである。前者の場合、肉眼ではほとんど透明でかつ小さな状態でしか観察されないときのものであり、何重もの膜状構造壁には、分泌像は認められない。一方、成熟期においては、纏卵腺は肉眼で白く肥大した器官として観察でき、また組織的には膜壁も肥大し、粘液状物質を包有している様相が認められる。

次に、産卵前後における卵巣、纏卵腺の組織断面を比較した。産卵前の雌個体の卵巣中には成熟期までの卵が存在していたが(図9-D)、産卵後の個体においても、これらの卵が退行する様相は全く認められず、産卵前とほぼ同様な卵巣状態を呈していた(10-A)。このように、少なくとも卵巣の組織状態からみる限り、1回産卵したとしても、まだ近い時期に産卵できる卵を生産していることになる。従って、再三2回産卵した例を紹介しているように、複数産卵できる可能性は極めて大きく、しかもその間隔は短いと考えられる。一方、纏卵腺の組織を産卵前後で比較すると、産卵前の腺細胞は液状物質が充満して肥大しているが(図9-F)、産卵後にはこれら腺細胞は破裂した像を呈し、明らかに纏卵腺物質が放出された像を示していた(図10-B)。

最後に、通常の産卵雌と皮イカ状態になった産卵雌の外套膜筋肉の組織断面を比較した。通常の産卵雌では、その筋繊維はエオシンに良く染まり、細胞間隙もほとんどないのが特徴であった(図10-C)。ところが、皮イカの筋肉組織中の筋繊維は退縮しており、細胞間隙も広がっている(図10-D)。すなわち、皮イカにおいては、外套筋肉中の栄養成分も生殖関連器官に移動させてしまっていることになる。

前述したように皮イカの出現は、水槽内で産卵した雌個体すべてに見られた現象ではない。今後、こうした現象が本種の再生産とどのように関わっているのか、またどのような体内メカニズムで生ずるかなどを解明する必要がある。

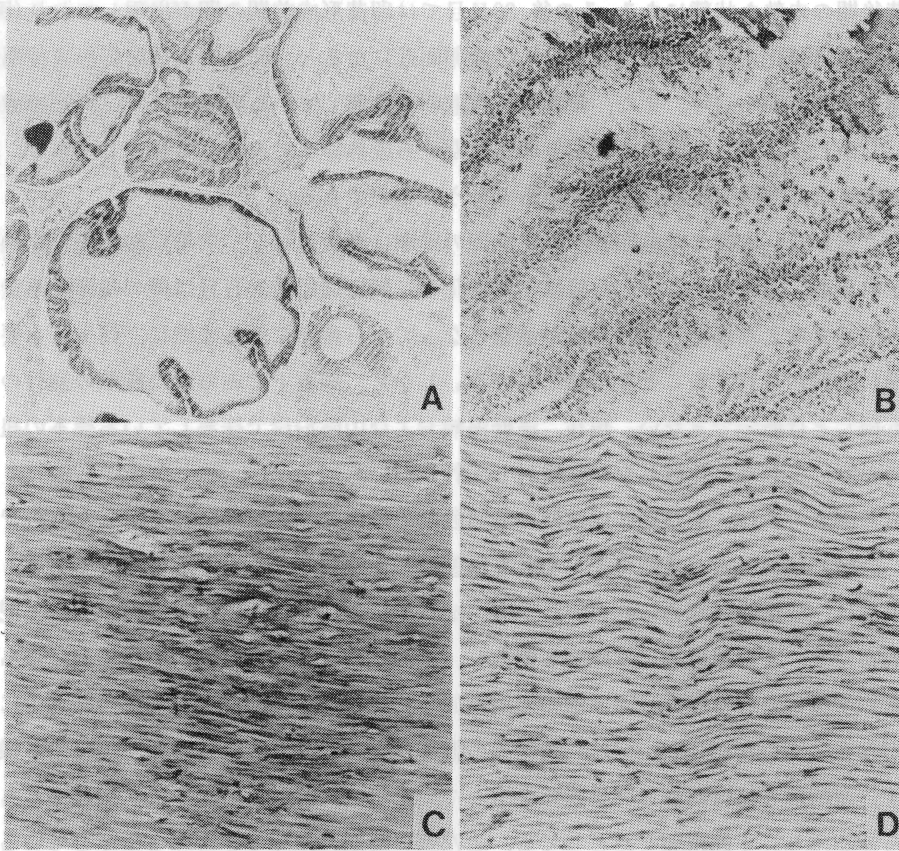


図10—A：産卵1日後の雌(9月15日)の卵巣の組織断面；最大発達卵は成熟期(×80)

B：産卵1日後の雌(9月20日)の纏卵線の組織断面(×80)

C：通常の産卵雌(9月13日)の外套筋肉組織断面(×200)

D：皮イカ状態の産卵雌(9月13日)の外套筋肉組織断面(×200)

4 おわりに

今回のスルメイカの飼育実験によって、水槽内においても成熟・産卵させることが可能であること、また、これまで報告されてきた本種の繁殖特性に関する知見と矛盾する結果が得られるなど、今後検証して行かなければならない課題が、数多く提起された。

本研究は、まだ始めたばかりであり、飼育実験の再現性の確認や、自然下でのスルメイカの繁殖特性とも比較しながら検証してゆく考えである。

なお、本研究は昭和63年度の財団法人・北水協会(北海道・札幌市)による学術助成課題「スルメイカの繁殖生態解明のための飼育実験研究」の一環として行った。

参考文献

- 諫早隆夫・川上四郎(1933)：するめいか飼育実験. 北水試旬報, 236：1－11.
- O'dor, R.K., Balch, N. and Amaratunga, T. (1982)：Laboratory observations of midwater spawning by *Illex illecebrosus*. NAFO SCR Doc. No.82/VI/5, 8 pp.
- 桜井泰憲(1987)：スルメイカの飼育と飼育下で見られた交接行動について. イカ類資源・漁海況検討会議研究報告, 1987：57－63.
- 添田潤助(1956)：スルメイカの生態並びに繁殖に関する研究. 北水研報告, 14：1－24.
- 高橋延昭・八幡剛浩(1973)：スルメイカの卵巣成熟に関する組織学的研究. 北大水産彙報, 24 (2)：63－68.
- 浜部基次(1961)：スルメイカの繁殖生態に関する研究－I, 交接. 動雑, 70：378－384.
- 浜部基次(1961)：スルメイカの繁殖生態に関する研究－II, 産卵. 動雑, 70：385－394.
- Mangold, K. (1987)：Reproduction, Cephalopod Life Cycles. Vol. II, ed. by P.R.Boyle, 157－200pp. London：Academic Press.