

学 位 論 文 題 名

スルメイカ *Todarodes pacificus* の生殖機構に
関する生物学的研究

学位論文内容の要旨

スルメイカ *Todarodes pacificus* は、日本列島周辺を中心とする極東海域に分布し、春から初夏に日本海と太平洋を成長しながら北上回遊し、秋季以降には南下回遊に転じて、主に日本海・南西海域から九州以西の東シナ海で産卵する単年性のイカ類である。また、本種には発生時期の異なる夏季、秋季および冬季の3群が存在するとの前提のもとに、各群の成長、回遊および産卵海域の推定、あるいは資源評価が行われている。しかし、これまで数多くの資源生態学的研究が実施されているにも拘らず、本種の資源変動解明の基礎となる性成熟、産卵特性、繁殖行動などの生殖機構、受精機構あるいは受精卵の海中での存在状態など、不明な点が残されている。

そこで、本研究ではスルメイカの性成熟、産卵特性および受精機構の解明に焦点を絞り、イカ成体の長期飼育実験と、津軽海峡周辺海域から九州南西海域までの野外採集によって、1) 成熟にともなう生殖器官の発達、2) 単年性である本種の産卵行動、産卵回数などを含む産卵から死亡に至る過程、および3) 人工受精による精子の受精能と受精機構を明らかにすることを目的とした。

1) 成熟にともなう生殖器官の発達過程

本種の生殖器官とは、雄では精巣と輸精管、精子塊を精包内に納める精包器官、および完成した精包を蓄積保存する精包嚢と、陰茎であり、雌では卵巣、排卵された卵を輸送し貯蔵する輸卵管とその開口部に付属する輸卵管腺、包卵腺、および精子を貯留する口球外唇部の口囲膜上の受精嚢である。これら生殖器官の発達過程を組織学的観察と、それに基づく成熟度と重量指数の推移から調べた。

雄では、付属器官が未発達な状態のうちから、精巣内で非同期的かつ連続的に精子形成が進行した（精原細胞増殖期－成熟期）。ついで、最終成熟度を示す放精期に、付属器官指数は急激な増加と大きな変動を示した。これは放精期の精巣における精子形成の継続と、交接による精包の放出と、連続的に行われる精包生産を反映するものと推定された。精包形成中の付属器官では、

酸性多糖類が活発に合成されていることが確認された。その物質が精包内の精子塊を取り囲み、何等かの生理的役割を果たすものと推定された。

一方、雌では排卵が開始されるまでの成熟過程（未成熟前期－前成熟期）では、輸卵管、輸卵管腺および包卵腺は未発達な状態にあった。それ以降には、これらの器官の中で輸卵管がやや先行して発達したが、輸卵管腺と包卵腺は同調的に発達し、その発達は外観上は両器官の白化として確認された。最終成熟度を示す成熟期には、包卵腺および輸卵管腺は共に酸性粘液多糖類を活発に合成していた。この合成活動は産出透明卵塊の構成成分であるゼリー物質の生産を示すものである。

次に、5年間にわたって行った1－2ヶ月単位の飼育実験により、雌雄の成熟の時間経過を調べた。いずれの飼育実験でも、まず雄が放精期に至り雌との交接を始め、その後約1ヶ月以内に雌は産卵して死亡した。したがって、単年性である本種の成熟開始から産卵までの期間は、生活史の最後の1－2ヶ月という極めて短い期間に集中している可能性が示された。

雌の卵黄形成は交接以後に開始されるが、単独飼育された未交接雌も卵黄形成を行うことから、交接が雌の卵黄形成の誘起あるいは促進に直接関与する可能性はないことが明らかとなった。

2) 産卵から死亡に至る過程

飼育実験において本種の産卵行動が初めて観察された。産卵は雌が中層を遊泳する間に行われ、最初に腕内部に包卵腺由来のゼリーを漏斗から放出して、透明な小塊を形成した。ついで、この小塊内に漏斗を介して輸卵管腺由来のゼリーと完熟卵を送り込み、卵塊を次第に肥大させた。受精嚢中の精子も同時に卵塊内に放出され、受精はこの卵塊内で起きると考えられた。約7分の産卵行動により直径約60cmの透明卵塊が形成された。卵塊の表面は包卵腺由来のゼリーの薄い膜で被われ、その内部には約10万粒の卵が一定間隔で輸卵管腺由来のゼリーにより保定され、卵膜と卵細胞質との間には囲卵腔が形成されていた。

本種を含めたイカ類の産卵回数あるいは産出卵数の特定は、生殖機構から資源解析に連なる研究の鍵とされているが、その実体は不明であった。そこで、飼育下と野外採集で得た産卵個体について、産卵能と産卵後の死亡との関連を調べた。

飼育下の産卵では、同一雌が数日間隔で複数回産卵する場合も見られたが、多くは1回の産卵で死亡した。また、一部の雌雄で産卵後に外套筋が著しく疲弊した「皮イカ」が得られた。「皮イカ」は産卵海域でも多数発見されることから、スルメイカは産卵後に衰弱して死亡すると推定されている。そこで、飼育下と野外で得られた「皮イカ」個体の生殖器官の組織学的観察を行った。特に、本種の産卵推定海域である東シナ海で秋季に採集した外套筋が極度に薄い個体では、

雄では精子形成は終息し、雌雄とも肝臓は著しく萎縮していた。

これらのことから、本種は複数回の産卵をする可能性はあるが、産卵期間は短く、体内の栄養物質を産卵により消費して産卵能を喪失し、最終的には「皮イカ」状態となって死亡するものと考えられた。

3) 精子の受精能と受精機構

様々な貯留部位における精子の受精能(卵を受精させる能力)を人工受精により調べたところ、交接以後の精子貯留部位の雌の受精嚢、および交接以前の精子貯留部位である雄の精包における精子の受精率は極めて高かった。しかし、輸精管中の精子の受精率は低く、精巢の精子では受精が全く起こらなかった。これらのことから、精子の受精能は交接に先立つ輸精管から精包嚢に至る間に獲得されることが確かめられた。

次に、受精と卵塊の関係を明らかにするため、受精時に精子が通過する卵塊の輸卵管腺由来および包卵腺由来のゼリーについて、受精への関与を調べた。その結果、ゼリー非存在下においても高い受精率が得られ、双方の腺のゼリーが受精には影響しないことが分かった。受精時には、精子は卵の動物極側に位置する卵門付近に凝集する傾向を示し、精子の運動は非常に活発であった。これらのことから、受精時の精子の活性化には卵塊のゼリーは関与せず、卵門部位に存在する何らかの物質が精子を誘引し活性化することが示唆された。

また、受精卵を経時的に観察したところ、囲卵腔は受精の有無に関わらず輸卵管腺由来のゼリーの存在下においてのみ形成され、輸卵管腺由来のゼリーが自然産出卵でみられた囲卵腔の形成に不可欠であることを示した。さらに、囲卵腔は輸卵管腺由来のゼリーに包まれた状態で発生にともない拡大し、卵は高い孵化率を示した。これらのことから、卵塊内で直接卵を包む輸卵管腺由来のゼリーは、発生を通じて囲卵腔の形成と拡大に関与することが明らかになり、包卵腺由来のゼリーが、卵塊の形状維持と細菌などの外敵からの卵の保護に関わる可能性が考えられた。卵塊形成は、単年性であり繁殖期が限定されている本種がより多くの卵を産出、保持し、胚発生を囲卵腔の形成と拡大および外敵からの保護の両面から保証する点で、極めて機能的と考えられる。また、受精時に既に精子は受精能を有し、卵門により精子が活性化されて受精の成功率が高まり、繁殖機会を有効なものとする。

以上にみられる特徴は、単年性の本種の極めて効果的な生殖機構をあらわすと考えられる。

学位論文審査の要旨

主 査 教 授 島 崎 健 二

副 査 教 授 高 橋 裕 哉

副 査 助 教 授 小 城 春 雄

スルメイカ *Todarodes pacificus* は、日本列島周辺を中心とする海域に分布する単年性のイカ類である。しかし、本種の成熟から初期発生に至る再生産過程に関しては不明な点が多々残されている。

本研究ではスルメイカの性成熟、産卵特性および受精機構の解明に焦点を絞り、イカ成体の長期飼育実験と野外採集試料を用いて以下の項目について解析したもので、特記すべき点を要約すると次のように示し得る。

1) 成熟にともなう生殖器官の発達過程

雄では、精巣内で非同期的かつ連続的に精子形成が進行した（精原細胞増殖期－成熟期）。最終成熟度を示す放精期には、精子形成の継続と交接による精包の放出、および精包生産が連続的に行われていた。精包形成中の付属器官では、酸性多糖類が活発に合成され、何等かの生理的役割を果たしていた。

一方、雌では排卵開始までの成熟過程（未成熟前期－前成熟期）では、輸卵管、輸卵管腺および包卵腺は未発達な状態にあった。成熟期には、包卵腺および輸卵管腺は共に酸性粘液多糖類を活発に合成していたが、これは産出透明卵塊の構成成分であるゼリー物質の生産を示唆していた。

飼育実験では、まず雄が放精期に至り雌との交接を始め、その後約1ヶ月以内に雌は産卵して死亡した。したがって、単年性である本種の成熟開始から産卵までの期間は、生活史の最後の1－2ヶ月に集中している可能性が示された。また、交接は雌の卵黄形成の誘起あるいは促進に無関係であった。

2) 産卵から死亡に至る過程

飼育実験下での産卵は雌が中層を遊泳する間に行われた。最初に腕内部に包卵腺由来のゼリーを漏斗から放出し透明な小塊を形成した。ついで、この小塊内に漏斗を介して輸卵管腺由来のゼリーと完熟卵を送り込み、卵塊を次第に肥大させた。受精囊中の精子も同時に放出された。約7分の産卵行動により直径約60cmの透明卵塊が形成された。卵塊表面は包卵腺由来のゼリーの薄い膜で被われ、その内部には約10万粒の卵が一定間隔で輸卵管腺由来のゼリーにより保定された。

飼育下の雌の多くは、1回の産卵で死亡した。

3) 精子の受精能と受精機構

精子の受精能は交接に先立つ輸精管から精包囊に至る間に獲得されていた。

次に、受精と卵塊の関係を明らかにするため、受精時に精子が通過する卵塊の輸卵管腺由来および包卵腺由来のゼリーについて、受精への関与を調べた。その結果、ゼリー非存在下においても高い受精率が得られ、両器官由来のゼリーが受精には関与していなかった。受精時の精子の活性化には卵塊のゼリーは関与せず、卵門部位に存在する物質が精子を誘引し活性化していた。また、受精卵の経時的観察から、囲卵腔は輸卵管腺由来のゼリーの存在下においてのみ形成され、さらに発生にともない拡大し、卵は高い孵化率を示した。これらのことから、卵塊内で直接卵を包む輸卵管腺由来のゼリーは、発生を通じて囲卵腔の形成と拡大に関与していた。一方、包卵腺由来のゼリーは、卵塊の形状維持と細菌などの外敵からの卵の保護に関わる可能性が考えられた。

以上の成果は、これまで断片的にしか知られていなかった単年生スルメイカの性成熟、産卵特性、繁殖行動などの生殖機構、受精機構あるいは受精卵の海中での存在状態等を組織学および実験学的手法で明らかにしたものである。すなわち、表層生活性スルメイカの再生産戦略の適応的一面を解明したと評価できる。また、本研究の成果は我国の水産資源として重要な本種の今後の資源変動解明に役立つ基礎的知見を多く含んでおり、水産学上極めて高く評価されるものである。よって、主査・副査は本論文が博士（水産学）の学位請求論文として相当の価値を有するものと認定した。