

コブシメの胚発生

岡雅一^{1†}, 手塚信弘²

Embryonic development in giant cuttlefish *Sepia latimanus*

Masakazu Oka^{1†} and Nobuhiro Tezuka²

Abstract : Embryonic development in giant cuttlefish *Sepia latimanus* was studied using eggs laid from broodstocks reared in captive condition. 26 embryonic stages were examined in this study and the detail process of organ development was clarified under microscope observation. Blastodisc was visible at the animal pole on the yolk at 2.5 hours after fertilization (HAF). The first cleavage occurred at 8.6 HAF. Then embryo developed to the morula stage at 22 HAF. Almost surface of the egg was covered with blastoderm at 10 days after fertilization (DAF). Primordia of main organs such as arms, mouth, mantle, funnel, optic vesicle, gills, statocyst, lens and optic ganglion were formed till 14 DAF. At 15 DAF calcification began in the first striation on the shell. Primordium of the shell became visible at 18 DAF. The number of striations on the shell reached to 5, 9 and 14 at 26, 32 and 40 DAF, respectively. Embryo needed 45 days for hatching. Newly hatched larva was 14 mm in mantle length and had 18 striations on the shell.

The process of embryonic development in *S. latimanus* was very similar as *S. lycidas*, *S. esucurenta* and *Sepiella japonica*. *S. latimanus* is characterized with large newly hatched larva in Japanese sepiids. It was revealed that the large yolk of *S. latimanus* induces the growth of the body over a long period in the embryonic stage.

Key words : embryonic development, *Sepia latimanus*, giant cuttlefish, large yolk

緒 言

コブシメ *Sepia latimanus* は、外套長50cm、体重10～12kgに達するコウイカ類のうち大型のコウイカで、奄美諸島以南の西部太平洋からインド洋のサンゴ礁域に広く分布し、重要な漁業資源となっている¹⁾。日本産のコウイカ科Sepiidaeのうち水産上重要種としてカミナリイカ *S. lycidas*、コウイカ *S. esculenta*、シリヤケイカ *Sepiella japonica* が報告されている²⁾。これらの種については、カミナリイカは廣瀬³⁾が、コウイカは山本⁴⁾が、シリヤケイカは山本⁵⁾ および山本⁶⁾が、胚発生について報告している。コブシメについては伊野波¹⁾が、報告している。しかし、伊野波のステージ分けは8ステージに過ぎず、卵割過程、器官原基、および甲原基の出現ステージ等の記録がない。著者らはコ

ブシメの増殖研究を行う過程で、受精卵のふ化管理における基礎的な知見を得る目的で、本種の受精卵について産卵からふ化までの26ステージにおいて胚発生過程を調査した。また、その調査結果をカミナリイカ、コウイカ、シリヤケイカと比較することで、胚発生過程におけるコブシメの特性が明らかとなったので報告する。

材料と方法

1987年11月24日から1988年4月30日の間に、沖縄県石垣市登野城地先に設置された小型定置網1基に入網したコブシメ親イカ、雌15尾(平均外套長302mm)、雄9尾(平均外套長335mm)を元国営栽培漁業センター八重山事業場(現国立研究開発法人水産研究・教育機構八重山庁舎)の

2022年10月31日受付, 2023年1月12日受理

1. 国立研究開発法人 水産研究・教育機構 水産大学校 校務部 (Administration Office, National Fisheries University)
2. 国立研究開発法人 水産研究・教育機構 水産技術研究所 養殖部門 生産技術部 (屋島庁舎) (Production Engineering Division, Aquaculture Research Department, Fisheries Technology Institute)

[†]別刷り請求先(corresponding author) : Joka@fish-u.ac.jp

屋外120m³コンクリート水槽1面に収容し、砂ろ過海水の流水環境（1日200%の換水率）で、冷凍魚（マアジ、ブダイ類）、活魚（アイゴ、ブダイ類）、活きモクズガニを餌に飼育した。1988年5月2日の午後10時37分に、飼育中の親イカ雌12尾、雄7尾が生残していた120m³コンクリート水槽1面の底にトリカルネット製人工産卵床⁷1基を設置した。人工産卵床設置後まもなく産卵が始まり、同日午後11時14分の人工産卵床の引き揚げまで産卵が行われ、合計67個の卵囊（コウイカ類の卵囊1個には、ゼリー状の卵囊部分に覆われた1つの受精卵と卵膜が包まれる。）を回収し、これらを観察材料とした。頭足類では産卵時に受精が行われるため⁸、受精後の経過時間は、便宜上人工産卵床の設置時間を産卵時間とみなし、人工産卵床設置時刻の midpoint である午後10時55分30秒からの時間とした。採集した卵囊を縦型ふ化槽(42×220×40cm, FRP製)に収容し、流水で管理した。管理中の水温は24.5~28.7℃の範囲で変化した。

その後、順次無作為に縦型ふ化槽から1個の卵囊を取り出し、卵囊をはさみで切り取り、卵膜を残した段階で、受精卵の回転運動の有無を目視観察後、ろ過海水中で実体顕微鏡を使用して、卵膜を切り取り、受精卵を深さ約1.5cmのろ過海水を入れた円形シャーレの中に、長さ5mmに切った外径8mm、内径6mmのビニール管を置いて、その中で受精卵の動物極が上部になるように位置取りをして観察を行った。スケッチは実体顕微鏡の描画装置を使用して行った。約6時間で卵黄が白濁し観察には適さなくなるので、適宜新しいサンプルと取り換えて観察した。また、同じステージではないが産卵後3日までに観察に供する前の卵囊10個について、ノギスを使って0.1mm単位で卵囊の長径、短径を、電子天秤を使って重量を0.01g単位で計測した。受精卵の観察後、実体顕微鏡の描画装置を使用して受精卵の長径、短径を0.1mm単位で、受精卵の表面の海水を拭いて電子天秤を使って重量を0.01g単位で計測した。

結 果

測定した10個の卵囊の長径、短径、および重量（平均値±標準偏差）は、それぞれ29.5±0.17mm、22.6±0.33mm、および7.5±0.12gであった。受精卵の長径、短径、および重量（平均値±標準偏差）は、それぞれ10.8±0.26mm、8.2±0.17mm、および0.36±0.016gであった。

受精後の時間経過と対応する胚発生状況を以下のA~Zまでのステージに分け、スケッチは図1~3に示した。なお、

スケッチのアルファベットはステージを表し、それに続く数字は観察点の違いを表した。

受精後2時間30分後、動物極側に星形に原形質が集合した(A)。8時間36分後、1本の卵割溝によって2つの細胞に別れた(B)。11時間30分後、2細胞の分卵割溝に直交して新たな卵割溝があらわれ4細胞となった(C1, C2)。13時間12分後、4細胞で形成された卵割溝に加えて2本の新たな卵割溝が現れ、8細胞となった(D1, D2)。15時間11分後、さらに2本の新たな卵割溝が現れ、16細胞となった(E1, E2)。16時間25分後、新たな卵割溝が4本現れ、32細胞となった(F1, F2)。21時間50分後、32細胞以降は、新たな卵割溝の形成が明瞭ではなかった。この段階では卵割溝はまだ残っていた(G1, G2)。32時間20分後、卵割溝は消えさらに小さな細胞へと卵割が進んだ(H1, H2)。3日後、細胞がさらに卵割し、2重のリングのように見えた。中心部分の方が外側のリング部分よりも卵割が進んだ(I)。6日後、胚盤は広さを増し、植物極側に広がった(J1, J2)。8日後、受精卵の半分程度が胚盤で覆われた(K1, K2)。10日後、胚盤は受精卵のほとんどを覆い、口、眼、漏斗袖、鰓、第4腕の原基が現れた。胚盤表面では、細かな繊毛の運動が見られた(L)。11日後、第1、2腕および触腕の原基、平衡胞の原基が現れた(M)。12日後、第3腕原基が現れた(N)。13日後、漏斗袖部分が広がり鰓は外套膜の中に位置した(O)。14日後、眼にレンズが形成され視神経が観察された(P1, P2)。15日後、腕に吸盤の原基が形成された。外套内部には卵黄が認められた。第4腕と触腕、第2および3腕はその基部が広がった(Q1, Q2)。16日後、眼胞が赤くなった(R1, R2)。17日後、Hoyle氏器官原基が形成された。外套膜内では心臓の拍動が確認された(S1, S2)。18日後、透明の甲原基が出現した(T1, T2)。19日後、卵膜が半透明となった。甲の一つ目リング内は石灰化が始まった。二つ目外縁は依然透明であった(U)。21日後、墨袋が形成された。甲の輪紋数は外縁を数えなければ2となった(V1, V2)。26日後、黒色素が現れ、甲上面を覆うようになった。甲の輪紋数は5であった(W1, W2)。32日後、黒色素は数を増やした。甲の輪紋数は9となった(X1, X2)。40日後、黄色素が外套膜、頭部、腕に現れた(Y1, Y2)。45日後、ふ化した。ふ化個体の外套長は14mmで、甲の輪紋数は18であった(Z)。

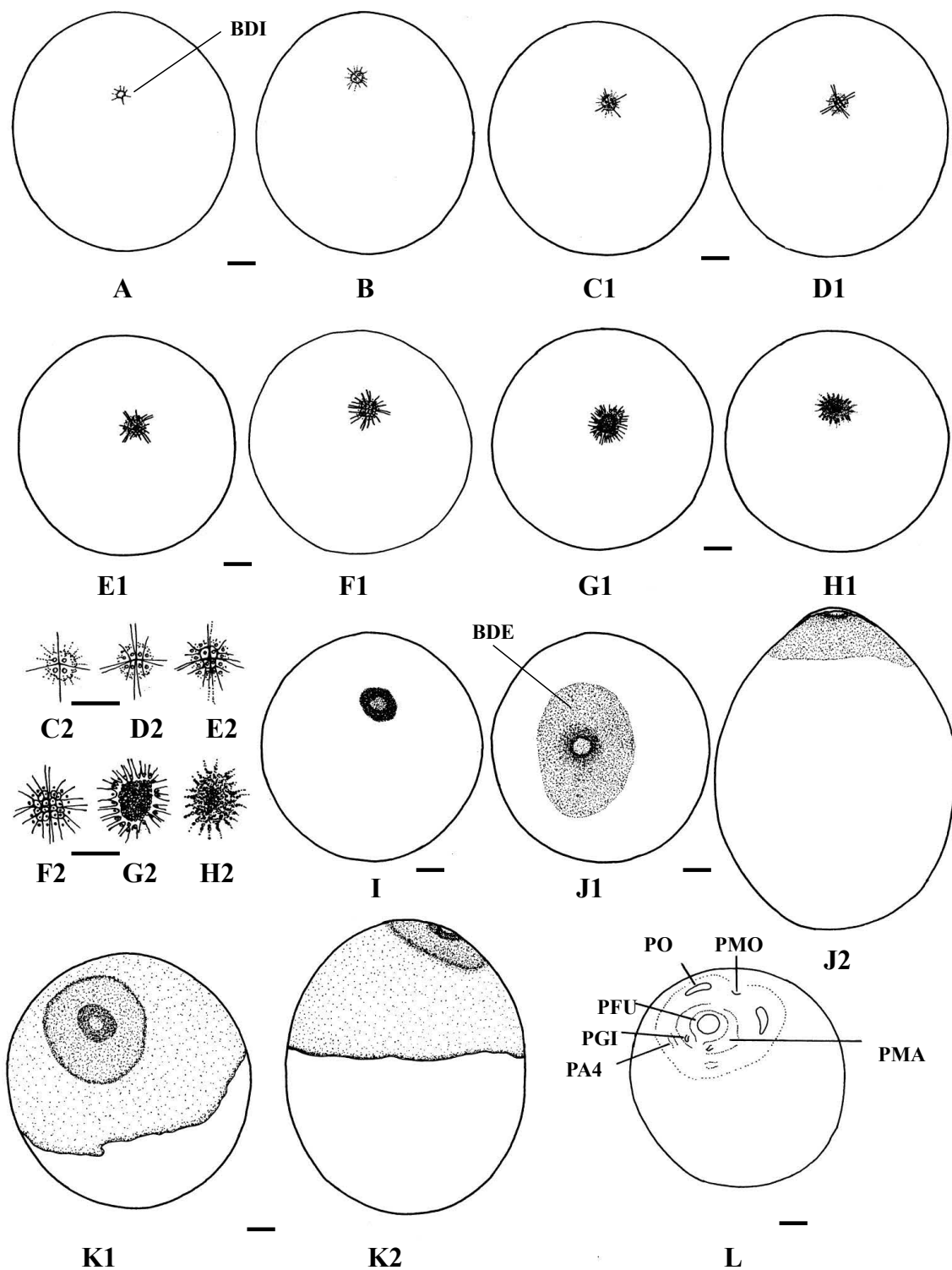


Fig.1 Early embryonic development of *Sepia latimanus*
 The alphabet in each sketch represents the stage, and the following number represents the different observation point. A,B,C1~ H1,I,J1~ K1 and L show the top view of animal pole on fertilized egg. C2~ H2 show the close up view of blastoderm on C ~ H stages. J2 and K2 show the side view of fertilized egg on J and K stages. BDI : blastodisc, BDE : blastoderm, PA4 : primordium of the forth arm, PGI : primordium of gill, PFU : primordium of funnel, PO : primordium of optic vesicle, PMO : primordium of mouth, PMA : primordium of mantle. Scale bars show 1mm.

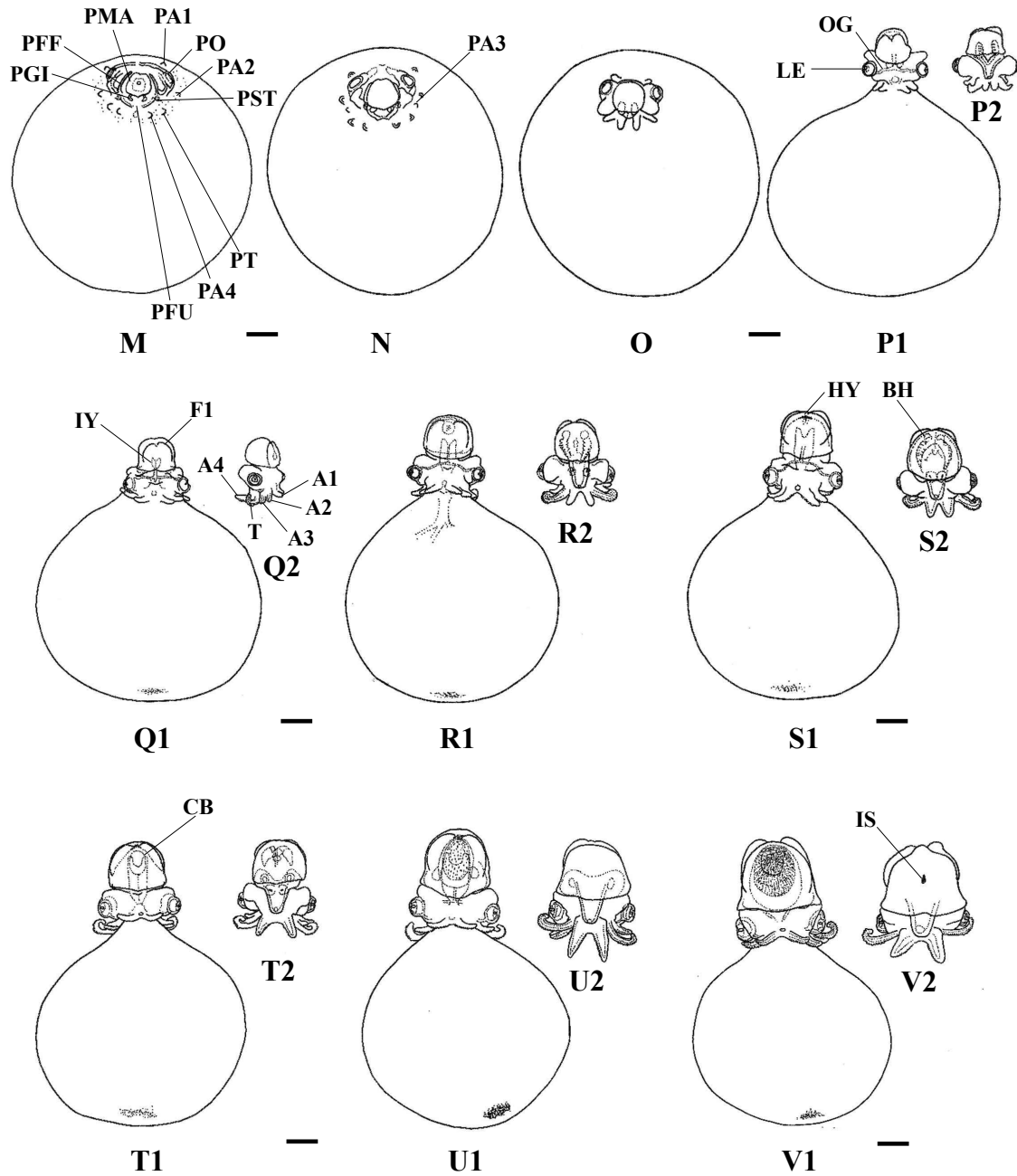


Fig.2 Late embryonic development of *Sepia latimanus*

The alphabet in each sketch represents the stage, and the following number represents the different observation point. M, N and O show the top view of animal pole on fertilized egg. P1~ V1 show the side view of fertilized egg. P2 and R2~ V2 show sketches viewed from the opposite side of P1 and R1~ V1, Q2 shows the side view of Q1. PGI : primordium of gill, PFF : primordium of funnel fold, PMA : primordium of mantle, PA1 : primordium of the first arm, PO : primordium of optic vesicle, PA2 : primordium of the second arm, PST : primordium of statocyst, PT : primordium of tentacle, PA4 : primordium of the fourth arm, PFU : primordium of funnel, PA3 : primordium of the third arm, OG : optic ganglion, LE : lens, IY : internal yolk, FI : fin, A4 : Forth arm, T : tentacle, A3 : third arm, A2 : second arm, A1 : first arm, HY : Hoyle's organ, BH : blanchial heart, CB : cuttle bone, IS : ink sac. Scale bars show 1mm.

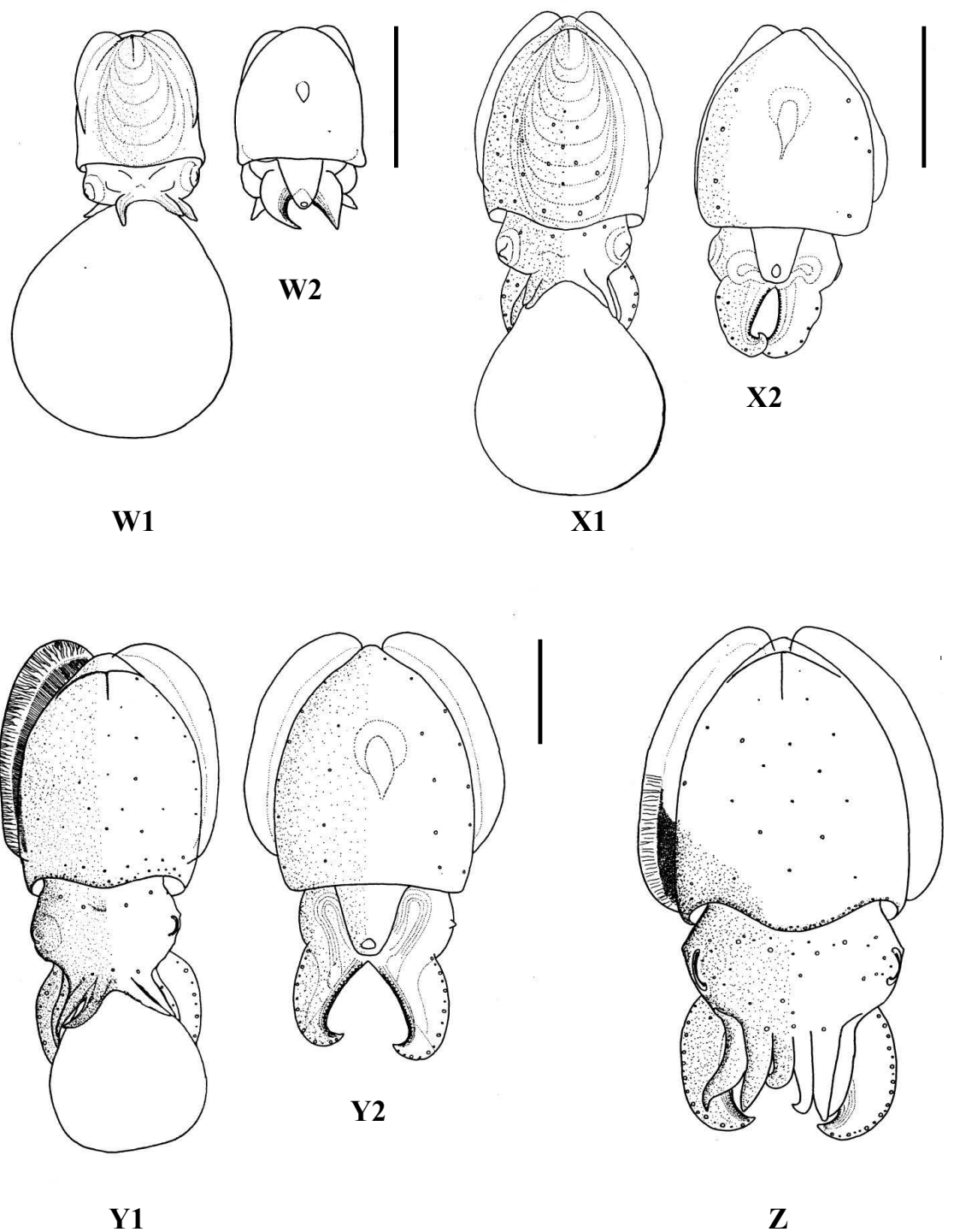


Fig.3 Prehatching and newly hatched larva of *Sepia latimanus*
 The alphabet in each sketch represents the stage, and the following number represents the different observation point. W1~ Y1 and Z show the embryo observed from above the mantle, W2~ Y2 show the sketches viewed from the opposite side of W1~ Y1. Scale bars show 5mm.

考 察

今回明らかにしたコブシメの胚発生過程での発育のステージの進行は、基本的にカミナリイカ³⁾, コウイカ⁴⁾⁵⁾, シリヤケイカ⁶⁾のそれとほぼ同じである。しかし、カミナリイカでは、平衡胞、腕、口、目及び外套縁、漏斗袖の各原基が出現した頃から胚の回転が始まり、該当部後端に鱗が発達し、体が受精卵上に隆起する頃には全く回転を停止すると報告されている³⁾。シリヤケイカでも同様なステージで回転運動の開始と停止が観察されている⁶⁾。一方、コウイカでは、胚の回転運動は見られないと報告されており⁵⁾、コブシメでも、鰓、平衡胞、腕の原基が形成されたステージで胚盤表面の繊毛運動は観察されるものの、胚の回転運動は全く観察されなかった。

発生過程のカミナリイカ、コウイカ、シリヤケイカとの比較において、顕著な相違点は、卵嚢とふ化個体の大きさである。奥谷は、カミナリイカ、コウイカ、シリヤケイカ、コブシメの卵嚢の大きさおよびふ化個体の大きさを比較し、卵嚢の大きさ（長径×短径）は、種類順に25~32 mm×11~15 mm, 15~21 mm×12~14 mm, 7.5~10.5 mm×6.5~8.5 mm, 28.5 mm×22.3 mmであり、ふ化イカの外殻長は、順に7.2~9.7 mm, 4.5~6.4 mm, 3.4~4.3 mm, 11~15 mmであることを報告し、コブシメのふ化イカは日本産のコウイカ類では最大としている⁹⁾。これらの4種間における受精直後の受精卵は鶏卵形であり、その大きさ（長径×短径）を比較すると、種類順に6.96×5.7mm³⁾, 4.28~4.99×3.21~3.56mm⁴⁾, 3.33×2.62mm⁶⁾, 10.8±0.29×8.2±0.17mmでありコブシメが最も大きい。

上記4種の受精からふ化までの日数（水温）は長い順に、コブシメ45日（24.5~28.7℃）、カミナリイカ42日（19~24℃）、コウイカ40日（18~24℃）、シリヤケイカ38日（17

~23℃）である（表1）。コブシメにおける卵管理水温（T：℃）と受精からふ化までの日数（D）の関係は、 $D=1.47 \times 10^5 T^{-2.45}$ が報告されており¹⁰⁾、仮に他3種の平均卵管理水温を21℃と仮定し、この水温でのコブシメのふ化までの日数を求めると84.7日と推測される。このことからコブシメのふ化までの日数は他3種と比べてかなり長いと考えられる。

ふ化イカの甲の輪紋数に関しては、報告があるコウイカの6に対してコブシメは18であることから、上記4種類においても甲原基の形成からふ化までの期間が相対的に長いことは示唆されるが、数量的な評価のため上記4種においてもふ化までの日数を100とした場合の甲原基形成までの日数の相対値を求めて比較した（表1）。これによると、コブシメ以外の3種は57.9~64.3であったのと比べて、コブシメは40と値が小さく、このことは甲原基の形成からふ化までの期間が相対的に長いことを示している。以上のことからコブシメはカミナリイカ、コウイカ、シリヤケイカに比べると受精卵は大きく、それは卵嚢および卵膜の中でより長い時間をかけて体を大きく成長させることに寄与している特性が明らかとなった。

このように他のコウイカ類のみならず他の海洋生物と比べても、比較的大きく発育した体をもって生活を始めるコブシメの生態が、本種の生き残り戦略の中でどのような意味を持つのか、興味深い課題であり今後の研究が期待される。

謝 辞

当時の社団法人日本栽培漁業協会八重山事業場の職員の皆様に、本研究の推進に多大なるご協力いただき感謝申し上げます。また、本研究を含めコブシメの一連の増殖研究

Table 1 Comparison about the period from fertilization to onset of shell formation, the period from fertilization to hatching and striation number on the shell of newly hatched larva among the four species of Sepioidea

Species	Water temperature (°C)	Days from fertilization to onset of shell formation (A)	Days from fertilization to hatching (B)	A/B×100 (%)	Striation number on the shell of newly hatched larva	Source
<i>Sepia lycidas</i>	19~24	27	42	64.3	No data	Hirose ³⁾
<i>Sepia esucurennta</i>	18~24	24	40	60	6	Yamamoto ⁴⁾
<i>Sepilla japonica</i>	17~23	22	38	57.9	No data	Yamamoto ⁵⁾
<i>Sepia latimanus</i>	24.5~28.7	18	45	40	18	This study

において、指導と励ましをいただきました東京海洋大学北田修一名誉教授、濱崎活幸教授、團重樹准教授に深謝します。

引用文献

- 1) 伊野波盛仁：軟体動物の増養殖. 諸喜田成充 (編), サンゴ礁域の増養殖, 緑書房, 東京, 269-279 (1988)
- 2) 上田幸男：水産分野から見た頭足類学の重要性. 日本水産学会誌, **70(5)**, 779-780 (2001)
- 3) 廣瀬義史：カミナリイカ *Sepia subaculeata*の発生 (第一報). 神戸大学教育学部研究収録, **12**, 28-36 (1956)
- 4) 山本孝治:カフイカ卵の発生. 動物及植物, **10(2)**, 125-130 (1941)
- 5) 山本孝治：シリヤケイカの発生及稚誌仔の生態. 動物及植物, **10(5)**, 27-32 (1942)
- 6) 山本雅道：シリヤケイカ *Sepilla japonica* SASAKIの発生段階図表. 動物学雑誌, **91**, 146-157 (1982)
- 7) Oka M : Methods to Collect Eggs of Giant Cuttlefish in an Aquarium. Recent Advances in Fisheries Biology. Tokai University Press, Tokyo, 397-402 (1993)
- 8) Boletzky S : Embryonic phase. P.R. Boyle (ed.), Cephalopod Life Cycles Vol. II , Academic Press, London, 5-31 (1987)
- 9) Okutani T : Studies on Early Life History of Decapodan Mollusca- VII, Egg and newly hatched larvae of *Sepia latimanus* QUOY & GAIMARD. *Japanese Journal of Malacology* (VENUS) , **37(4)**, 245-248 (1978)
- 10) 岡雅一, 手塚信弘, 伏見浩：コブシメの水槽内採卵と卵のふ化. 栽培漁業技術開発研究, **18(1)**, 1-14 (1989)