

サワガニの卵巣の季節的变化と卵形成過程^{*1}

荒木 晶^{*2}・松浦修平^{*3}

Seasonal Changes in the Ovary and Oogenesis of
the Freshwater Crab, *Geothelphusa dehaani*^{*1}

Akira Araki^{*2} and Shuhei Matsuura^{*3}

Seasonal changes in the ovary and oogenesis of the freshwater crab *Geothelphusa dehaani* were studied in a natural population inhabiting the Taniyamagawa River, Fukuoka, Japan. Seasonal changes in the female's gonadosomatic index (f-GSI) showed that crabs rapidly developed their ovary from April to June. Furthermore, f-GSI became high in May and June but very low after July, and therefore, a female crab lay eggs once a year. The egg diameter enlarged with maturation in the ovary. Value of f-GSI also increased with developing the ovarian egg diameter. Histological observations revealed that the oogenesis of this species could be divided into eight phases, i.e., the oogonium, the early chromatin nucleolus, the later chromatin nucleolus, the pre-yolk, the yolk granule, the primary yolk globule, the secondary yolk globule, and the maturation stages.

1 緒 言

カニ類における卵巣の卵形成過程は詳しく調べられているが、その季節的变化に言及した報告は少なく、これまでにズワイガニ *Chionoecetes opilio*¹⁾、イワガニ *Pachygrapsus crassipes*²⁾などが知られているにすぎない。これらのカニは海産の種類で、生活史の全てを海に依存しており、小卵多産型である。

サワガニ *Geothelphusa dehaani* は日本の固有種で、本州、四国、九州に広く分布し、幼生期を持たない大卵少産型のカニで、一生を淡水域で過ごす。Otsu³⁾は、本種を用いて胸部神経節の移植、眼柄の切除や移植などの実験を行い、生殖腺の発達に及ぼす影響を調べた。また、

Yamaguchi and Takamatsu⁴⁾は生殖腺指数を季節的に比較し、産卵生態について言及している。しかしながら、これらの報告では生殖腺の発達について、卵径との関連や組織学的な観察が十分に行われているとはいえない。

筆者らは、福岡県産のサワガニの個体群を対象にして、外部形態の不連続的変化と生殖腺の成熟との関連や⁵⁾、甲幅組成の変化による雌雄別の成長⁶⁾を研究し、本種の個体群生態の一部を明らかにしてきた。

本研究では1年間を通して得た標本を用いて、卵巣の生殖腺体重比の季節的变化および卵巣卵の卵数や卵径を調べるとともに、組織学的な観察を行い卵形成過程を明らかにした。

水産大学校研究業績 第1566号、1996年12月19日受付。

Contribution from National Fisheries University, No.1566. Received Dec.19, 1996.

*1 1992年11月、日本甲殻類学会第30回大会において発表。

*2 水産大学校田名臨海実験実習場 (Tana Marine Biological Laboratory, National Fisheries University).

*3 九州大学農学部水産学科 (Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Kyushu University).

2 材料と方法

谷山川は、福岡県糟屋郡古賀町を流れる2級河川で、大根川水系に属している(Fig. 1)。標本の採集は、標高約100mの古賀ダムに注ぐ渓流に定点を設けて、1990年10月から1991年9月にかけて、手網および徒手により行った。抱卵中の個体については、流域付近の石や倒木などの下から採集した。標本は10%ホルマリンで固定した後、甲幅(CW)をノギスで0.05mm精度で測定した。また体重(BW)は、脚の欠落による影響を避けるために、全胸脚を除去した値をmg単位で測定した。摘出した卵巢はmg単位で測定した。卵巢卵の卵径の測定に当たっては、個体毎に20個について、また卵数が20に満たない個体では全卵について、その長径と短径を測定して平均値を求め、それらを平均卵径とした。腹肢付着卵については全卵を用いて平均卵径を求めた。卵巢卵数の計測は、産卵期前の4月～6月に採集した標本を用いて、その平均卵径が1.5mm以上に達している個体について行った。

雌の生殖腺体重比(Gonadosomatic Index, f-GSI)は、卵巣重量の体重に対する百分率で示した。f-GSIの月別変化傾向を調べるとともに、f-GSIと平均卵径との関係、甲幅と卵巣卵数との関係を求め、卵母細胞の発達に伴う形態変化を明らかにするため卵巣組織切片標本の観察を行った。摘出した卵巣組織から、セロイジン包埋法により厚さ約10μmの組織切片標本を作製し、マイヤー・ヘマトキシリノーエオシンによる二重染色を施し、光学顕微鏡により卵巣卵の形態的特徴を観察、記録した。卵形成過程に関しては、イワガニ²⁾、ズワイガニ¹⁾の他、コウライエビ^{7, 8)}についての記載に準拠して、卵巣卵の発達の期分

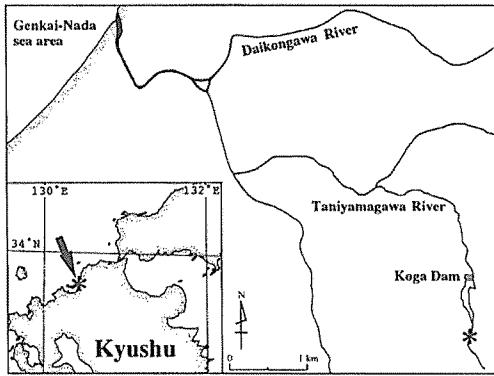


Fig. 1. Map of the Taniyamagawa River system showing sampling station (*) for collection of the crab *Geothelphusa dehaani*.

けを行った。

谷山川においては、サワガニの雌は甲幅18.90mmで成熟脱皮を行うことから⁵⁾、本研究では甲幅18.90mm以上の成体を用いた。

3 結 果

3.1 生殖腺体重比(f-GSI)の季節的变化

10月から1月にかけてのf-GSIの値は、0.65~5.86の範囲にあり、2, 3月には1.34~8.01, 4月には3.21~11.00, 5月には6.66~13.85でピークを示し、6月には2.25~12.47で平均的に高い値であった。その後、f-GSIは低下し7月には0.98~2.19, 8月には0.68~3.12, 9月には0.49~4.78を示した(Fig. 2)。

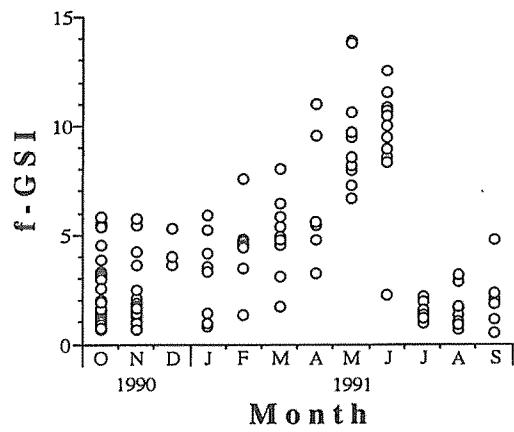


Fig. 2. Monthly changes of gonadosomatic index of non ovigerous female (f-GSI) in *G. dehaani*.
f-GSI : percentage of ovary weight relative to leg-free body weight.

3.2 生殖腺体重比(f-GSI)と卵径との関係

f-GSIと卵巣卵の平均卵径との関係をFig. 3に示した。卵径の増大に伴って、f-GSIの値が大きくなる傾向が認められ、f-GSI(X)と平均卵径(Y)との関係を求めた結果、

$$Y = 0.648X^{0.573} \quad (r = 0.921)$$

が得られた。

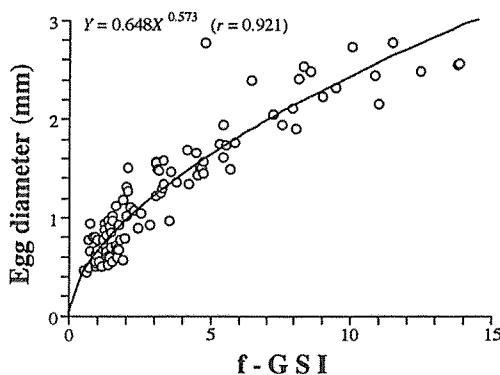


Fig. 3. Relationship between female's gonadosomatic index (f-GSI) and average diameter of ovarian egg in *G. dehaani*.

3.3 甲幅と卵巣卵数との関係

甲幅と卵巣卵数との関係については、甲幅が大きい個体ほど卵巣卵数は多い傾向が認められるが、その卵巣卵数にはかなりの幅があり、最も少ないものは甲幅21.85mmの個体で6卵、最も多いものは甲幅26.80mmの個体で49卵であった(Fig. 4)。卵巣卵数が6と最も少なかった個体と同じ甲幅で卵数が43という個体も採集された。甲幅(W mm)と卵巣卵数(E)との関係を求めた結果、

$$E = 0.297W^{1.375} \quad (r = 0.309)$$

が得られた。

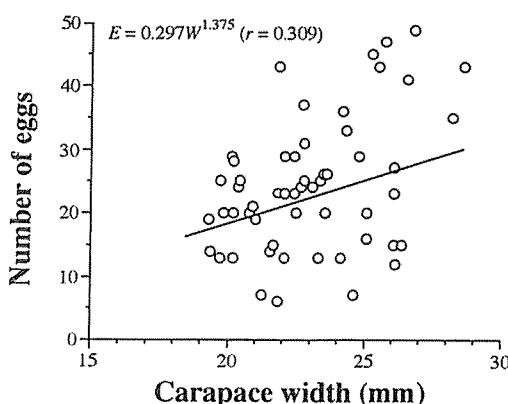


Fig. 4. Relationship between carapace width and number of ovarian eggs in female *G. dehaani*.

3.4 抱卵個体

抱卵個体の甲幅、f-GSI、腹肢付着卵数、平均卵径と採集日に関しては Table 1 にとりまとめた。最小抱卵個体は甲幅18.90mmであった。抱卵個体のf-GSIは、1.03~2.24の範囲にあった。腹肢付着卵数にはばらつきはあるものの、甲幅の増大に伴い卵数が多くなる傾向が認められ、甲幅18.90~29.00mmにおいて腹肢付着卵数は15個から67個の範囲にあった。また、腹肢付着卵の平均卵径は2.68~2.99mmの範囲にあった。

Table 1. Carapace width (CW), female's gonadosomatic index (f-GSI), number of eggs attached to pleopods, mean egg diameter in ovigerous female and date of sampling of *G. dehaani*

CW (mm)	f-GSI	Number of eggs	Egg diameter (mm)	Date of sampling
18.90	2.20	24	2.71	July 16, 1991
19.30	1.58	27	2.68	July 10, 1991
19.90	1.38	15	2.88	July 16, 1991
20.25	1.22	23	2.86	July 5, 1991
23.00	2.14	39	2.94	July 16, 1991
23.45	1.27	38	2.94	July 10, 1991
24.75	1.03	45	2.81	July 16, 1991
29.00	2.24	67	2.99	July 16, 1991

3.5 抱卵個体の出現状況

6月下旬~8月上旬には、抱卵個体は水中からは採集されず、全て河川からやや離れた陸上の石や倒木の下などから採集された。腹肢付着卵の平均卵径は約2.8mmであった。8月中旬から10月上旬には、孵化間近の発眼卵や既に孵化した稚ガニを抱えている親ガニが水中より採集された。

3.6 卵形成過程の概要

卵巣卵の肉眼観察によると、卵径0.5mm以下の卵は乳白色を呈し、卵径0.5~1mmに達すると薄黄色を帯び、以後卵径が大きくなるにつれ黄色が強くなり、卵径が2.5mm以上の産出間近の卵では濃黄色あるいは朱色を呈する。

本種の卵形成過程を、卵原細胞期、染色仁前期、染色仁後期、前卵黄期、卵黄顆粒期、第1次卵黄球期、第2次卵黄球期および成熟期の8期に分け、以下に各期の特徴を記

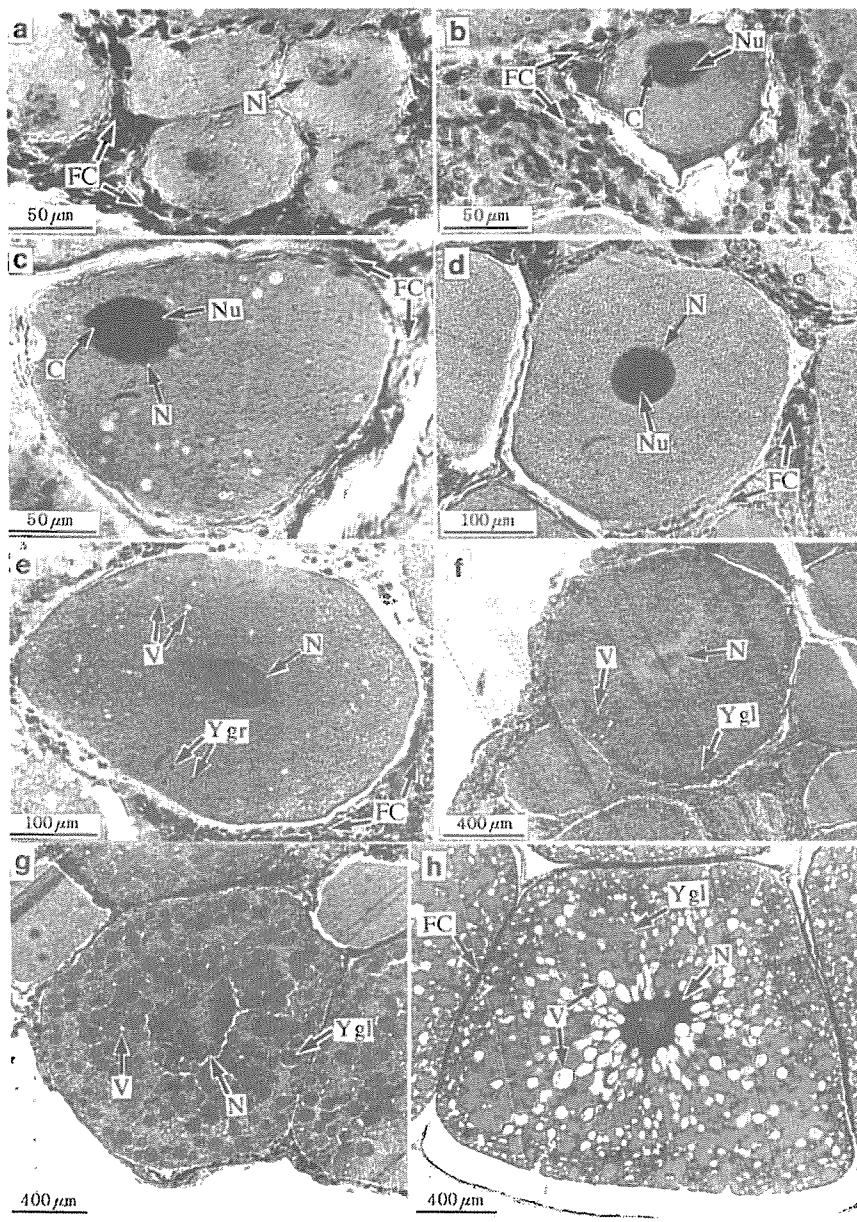


Fig. 5. Photomicrographs of oocyte of *G. dehaani*. Sections were stained with Mayer's haematoxylin and eosin.
 a, Oogonium stage; b, Early chromatine nucleolus stage; c, Later chromatine nucleolus stage;
 d, Pre-yolk stage; e, Yolk granule stage; f, Primary yolk globule stage; g, Secondary yolk globule
 stage; h, Maturation stage.

C : chromatin, FC : follicle cell, N : nucleus, Nu : nucleolus, V : vesicle, Ygl : yolk globule,
 Ygr : yolk granule

す。

1. 卵原細胞期 (Oogonium stage) :

卵原細胞は、卵径0.1mm以下で細胞質は薄く色素非好性であり、卵巢中央部に数個ずつ集まり増殖中心を形成する (Fig.5-a)。

2. 染色仁前期 (Early chromatin nucleolus stage) :

増殖の中心を形成していた卵原細胞は、増殖分裂を終了して染色仁期に入る。卵径は0.1~0.3mmで、クロマチン（染色質）が核膜に沿って分布し始める。この時期の著しい特徴として、卵細胞を囲む濾胞細胞層が厚く発達する (Fig.5-b)。

3. 染色仁後期 (Later chromatin nucleolus stage) :

卵径0.2~0.4mm。クロマチンは核膜付近に斑点状に分布し、核内には仁がはっきりと認められる。濾胞細胞層の厚さはやや減じる。染色仁前期に引き続き、卵巢中央付近に認められる (Fig.5-c)。

4. 前卵黄期 (Pre-yolk stage) :

卵径は0.3~0.6mm、f-GSIは0.52~1.90。核膜付近に分布していたクロマチンは認められない。仁の色は染色仁後期に比べ、いくぶん薄くなる。卵細胞質は均質であり、一層の偏平な濾胞膜に包まれる (Fig.5-d)。

5. 卵黄顆粒期 (Yolk granule stage) :

卵径は0.4~1.0mm、f-GSIは0.68~2.85で、細胞質全体に小胞が散在する。卵の細胞質周辺部に卵黄顆粒が出現し、卵黄形成が始まる (Fig.5-e)。

6. 第1次卵黄球期 (Primary yolk globule stage) :

卵径は0.8~1.5mm、f-GSIは0.82~5.70。卵黄顆粒は成長して卵黄球となり、細胞質周辺部のものほど大型である。また、小胞は細胞質周辺部に局在する (Fig.5-f)。

7. 第2次卵黄球期 (Secondary yolk globule stage) :

卵径は1.3~2.0mm、f-GSIは2.05~8.01。卵黄球はさらに成長し、融合が始まると、それ以前のステージと同様、核は卵の中央にみられるが、核膜は次第に被打ち不明瞭となる。小胞は細胞質全域に散在する (Fig.5-g)。

8. 成熟期 (Maturation stage) :

卵径は1.8mm以上に達し、卵黄の融合は更に進行する。小胞は数と容積を増し、細胞質全域に分布する。濾胞細胞の核は萎縮し、さらに偏平化して不明瞭となる。f-GSIは4.78~13.84の範囲にある (Fig.5-h)。

4 考 察

定点においては、12月から3月までは水温、気温とも10℃以下であった。この間、サワガニは活動を休止した冬眠状態にあり、川底あるいは水際の地中に深くもぐり、摂餌行動、脱皮成長などは認められない⁶⁾。サワガニの生殖腺体重比 (f-GSI) の月別変化をみると、3月に値が8.01を示す個体が認められるものの、冬眠中である冬の間は、値には特に大きな変化は認められなかった (Fig. 2)。冬眠から覚めて、活動し始める4月から6月にかけてf-GSIは急増し、卵巢は大きく発達する。特に、5月から6月にかけては、採集されたほとんどの個体が6.66以上の高い値を示している。7月に採集された雌ガニのf-GSIは0.98~2.19と低く、卵巢は未発達の状態にあり、8、9月になども5、6月に認められたような高い値を示す個体は採集されていない。5、6月におけるf-GSIの高い個体は、成熟した個体から順次陸上に上がり産卵するものと推定される。7月以降、f-GSIの高い個体が採集されていないことから、7月にはこの年の繁殖期に産卵する個体は全て陸上に上がっており、7月以降に水中において採集される値の低い個体は甲幅が18.90mm以上に達していてもこの年には繁殖に参加しないものと推察される。また、冬眼前にf-GSIが5.86までに発達する個体が存在するが、卵巢卵がそれ以上に発達するような傾向は認められなかった。

Yamaguchi and Takamatsu⁴⁾は、熊本県産のサワガニの生殖腺指數の月別変化を調べて、7月に採集された指數の低い個体も、8、9月に産卵すると推定しているが、実際にはf-GSI値の高い個体が7月以降に採集されていない。本研究でも7月以降には値の高い個体が全く出現しなかった。したがって、7月以降に卵巢卵を急速に発達させて産卵に至る個体はないものと考えられる。

生殖腺体重比 (f-GSI) と平均卵径との関係において、f-GSIが大きくなるほど卵径は大きくなる傾向を示している (Fig. 3)。f-GSIが8.14以上の個体では平均卵径が2mm以上に達し、組織学的検査によれば成熟期にある卵を持っていた。これらの個体は全て4月~6月に出現しており、繁殖に参加するものと推察される。しかし、f-GSIが4.78であっても、平均卵径が2.8mmの成熟期にある卵を持つ個体も認められ、この個体では卵巢卵数が13個と非常に少なかった。実際、甲幅と卵巢卵数との関係をみると、甲幅の大きい個体ほど卵巢卵数が多い傾向が認められるものの、同程度の甲幅の個体で比較すると、その卵巢卵数にはかなりの変化が認められる (Fig. 4)。サワガニは、大卵を少

なく産むカニであり、卵数の違いはf-GSIの値に大きく影響すると推察される。

抱卵個体についても、甲幅が大きいほど腹肢付着卵数が多い傾向が認められる(Table 1)。しかし、甲幅19.90mmの個体では15個しか抱卵しておらず、それより小型の個体の抱卵数よりも少ない例もあり、成熟卵の産出時における腹肢への付着もその可能性も考えられる。また、f-GSIは1.03~2.24と低い範囲にあり、また卵巣卵も卵黄顆粒期以前の卵のみで構成されており、ひき続く卵の発達は見られなかった。

卵形成過程の組織学的観察において、前卵黄期以降の卵については、それぞれの期とf-GSI値との関係を調べた。卵黄が蓄積していく、発達段階が進むにつれその値の範囲は大きくなる。また、卵径も同様に発達段階が進むにつれその値の範囲は大きくなる傾向が認められる。これらは、抱卵数や卵巣卵数に、かなりの変化が認められることとも関連していると推察される。これらの組織学的観察とf-GSI、卵径との関係や、f-GSIの月別変化における値の最も高い期間が5、6月に限られること、さらに抱卵個体のf-GSIが低い範囲にありその後の卵の発達が認められないことなどから、卵径組成は1峯型で年1回産卵の成熟・産卵型をとっていることが推察される。

サワガニは、淡水域で全生活史を過ごす大卵を少産するカニで、平均卵径2.68~2.99mmの卵を産む(Table 1)。組織学的観察をするにあたり参考にしたイワガニ²⁾は小卵多産するカニで、その卵はサワガニの卵に比べて10分の1程度の大きさである。海産および海に生活史の一部を依存している種類では、成熟期に達した卵はすぐに産出されアエアで孵化するが、サワガニの場合には稚ガニになるまで卵内で発生が進むことで他のカニ類と大きく異なり、そのため大卵に卵黄が多く蓄積しなければならないものと推察される。Bhatia and Nath⁹⁾により、インド産のサワガニ *Paratelphusa spinigera* では細胞質中に放出された仁物質やゴルジ体が卵黄の形成に大きく影響することが報告されているが、本種においても卵黄形成にそのような細胞小器官が関与しているのであろう。

本研究により初めてサワガニの成熟や繁殖生態についての一端が明らかにされた。また、卵巣卵の成熟が進行するに伴って卵径が増加することや、卵径が増大するとf-GSIも増加する傾向が認められたことから、未解明のまま残った陸上生活期間中における繁殖生態については、f-GSIを測定することにより成熟状態を知ることが十分に可能であると考えられる。

5 要 約

サワガニの卵巣の発達程度を示す指数(生殖腺体重比:f-GSI)の季節的变化と組織学的観察を行い卵形成過程を調べた。f-GSIの値は、4月から6月にかけて急激に高くなつた。また、5、6月には高い値を示し、7月以降には高い値を示す標本が認められなかつたことから、産卵は年1回と推察された。卵巣卵の成熟が進行するに伴つて卵径が増加することや、卵径が増大するとf-GSIも増加する傾向が認められた。組織学的観察により、卵母細胞の発達過程は、卵原細胞期、染色仁前期、染色仁後期、前卵黄期、卵黄顆粒期、第1次卵黄球期、第2次卵黄球期および成熟期の8期に分けられた。

謝 辞

本研究の遂行に際して有益な御助言をいただいた、九州大学農学部嶺井久勝先生に謝意を表する。また、論文のとりまとめに当たり御指導を頂いた同学部松山倫也助教授に深く感謝の意を表する。

文 献

- 1) 今 攸・本間義治：日水誌, 36, 1021-1027 (1970).
- 2) 千葉 晃・本間義治：日水誌, 38, 323-329 (1972).
- 3) T. Otsu : *Embryologia*, 8, 1-20 (1963).
- 4) T. Yamaguchi and Y. Takamatsu : *Kumamoto J. Sci., Biol.*, 15, 1-27 (1980).
- 5) 荒木 晶・松浦修平：日水誌, 61, 510-517 (1995).
- 6) 荒木 晶・松浦修平：九大農芸誌, 49, 125-132 (1995).
- 7) 岡 正雄・白旗総一郎：長大水産学部研報, 18, 30-40 (1965).
- 8) 松山倫也・松浦修平：九大農芸誌, 38, 71-79 (1983).
- 9) D. R. Bhatia and V. Nath : *Quart. J. Micr. Sci.*, 74, 669-701 (1931).