

ホタルイカの産卵行動と卵発生 及び卵の発生速度

林 清 志

(1989年10月31日受理)

Spawning Behavior and Embryonic Development of the Firefly Squid, *Watasenia scintillans*

Seishi HAYASHI*

In April and May 1988, mature females of the firefly squid *Watasenia scintillans* were caught at the Toyama Bay in the Japan Sea. Four individuals were kept in a glass aquarium at water temperature (WT) of 10 °C. On the bottom of the aquarium, these squids spawned eggs which were encased in a long string, like in the form of a rosary. Eggs were sheathed with gelatinous secretion from the nidamental gland. Embryonic development was observed in a beaker at 16.5-19.5 °C. The development was completed in about 100 hours at which time hatching occurred. Four different beakers with different WT of 9.7 °C, 13.4 °C, 16.0 °C and 18.9 °C were used to study the effect of temperature on embryonic development. From the relation between WT and developmental stage, the biological minimum temperature and effective accumulative temperature for embryonic development were calculated to be 6.2 °C and 1299 °C · hour, respectively. From observations on WT in Toyama Bay during the spawning season of *Watasenia scintillans*, it is clear that the squid comes up to the shallower stratum which has a higher WT than the habitat of the adult in order to ensure normal embryonic development.

Key words: embryonic development, spawning behavior, squid, temperature,
Watasenia scintillans.

ホタルイカ *Watasenia scintillans* は、ホタルイカモドキ科 Enoploteuthidae に属している小型のイカで、日本近海に広く分布しているが、従来漁獲が行われていたのは日本海の富山湾のみであった。富山湾では、ホタルイカは春季に大群をなして接岸することで有名で、古くから定置網漁業資源として重要な位置を占めてきた。ところが、1984年以降、山陰海域や若狭湾でも春季の接岸

* 富山県水産試験場 (Toyama Prefectural Fisheries Experiment Station, Namerikawa, Toyama 936, Japan)
富山県水産試験場業績A第1号

群を対象として、底曳網による漁獲が始まり、日本海におけるホタルイカ資源の利用形態に変化が生じた。このことが富山湾におけるホタルイカ漁況にどのような影響を与えるかが懸念され、資源管理の必要性が検討されはじめた。

一方、ホタルイカの資源生態学的研究は遅れ、いまだにホタルイカの全生活史は明らかにされていない。これまで、ホタルイカの生活史のうち、産卵については菊井 (1968)、卵発生については松野 (1912, 1913, 1914)、西川 (1906) などの報告があるがなお不明な点が多く、ホタルイカの詳細な産卵行動や産卵直後からふ化までの発生過程の詳細については知られていない。そこで、今回は富山湾においてホタルイカを採集し、水槽内で産卵させるとともに発生実験を行い、水温の変化と卵の発生速度との関係について明らかにし、同種の富山湾における産卵生態の一部を解明することができたので報告する。

材 料 と 方 法

ホタルイカの採集 1988年4月20日及び5月12日のそれぞれ午前4時頃に富山県滑川市沖合の定置網の漁獲物中からホタルイカを採集した。採集したホタルイカは、午前6時頃に水産試験場の屋内に設置したFRP製1トン流水式水槽 (水温5°C) に収容した。

産卵及び発生実験 発生実験は4月20日に開始した。午後2時に10°Cの恒温室内に海水40ℓを入れたガラス水槽を設置し、その中に4個体のホタルイカを収容した。これらのホタルイカは午後4時30分から6時30分の間に産卵したので、産卵時刻を午後5時30分とした。この卵50個を取り出し、2ℓビーカーに入れて、16.5~19.5°Cの水温条件下で、胚発生の過程を観察した。また、残った卵は水温別の発生速度を調べるために用い、4つの実験区を設定し (Table 1)、原則として1日

Table 1. Experimental conditions for embryonic development of *W. scintillans*.

| No. | Method of temperature control | Temperature (°C) | Container of eggs | Numbers of eggs |
|-----|---------------------------------|------------------|--|-----------------|
| I | Thermostatic chamber | 10 | Three beakers containing 2 liter sea water | 20 per beaker |
| II | Constant temperature box beaker | 13 | do. | 20 per beaker |
| III | Thermostatic chamber | 16 | do. | 20 per beaker |
| IV | Constant temperature box | 19 | One beaker containing 1 liter sea water | 10 per beaker |

2回午前9時と午後4時に観察を行った。それぞれの発生段階に達したかどうかは、生き残っている卵の半数がその段階に達しているかどうかで判定した。産卵行動の観察は、5月12日に開始した。午後3時に前述と同様の方法で、4個体のホタルイカをガラス水槽に収容し、直後から止水状態で100Wの白熱灯を点灯したままで観察を開始した。

富山湾の水温の測定資料 発生実験により得られた結果と富山湾の水温とを比較するため、1956年から1985年までの間に富山県水産試験場が富山湾の17の測点（Fig. 1）で毎月1回実施した水温観測の結果を使用し、30年間の各月の0, 50, 100, 200, 300mの各層における水温の平均値を求めた。ただし、この間には欠測した月があり、観測を実施した回数の範囲は11～30回であった。

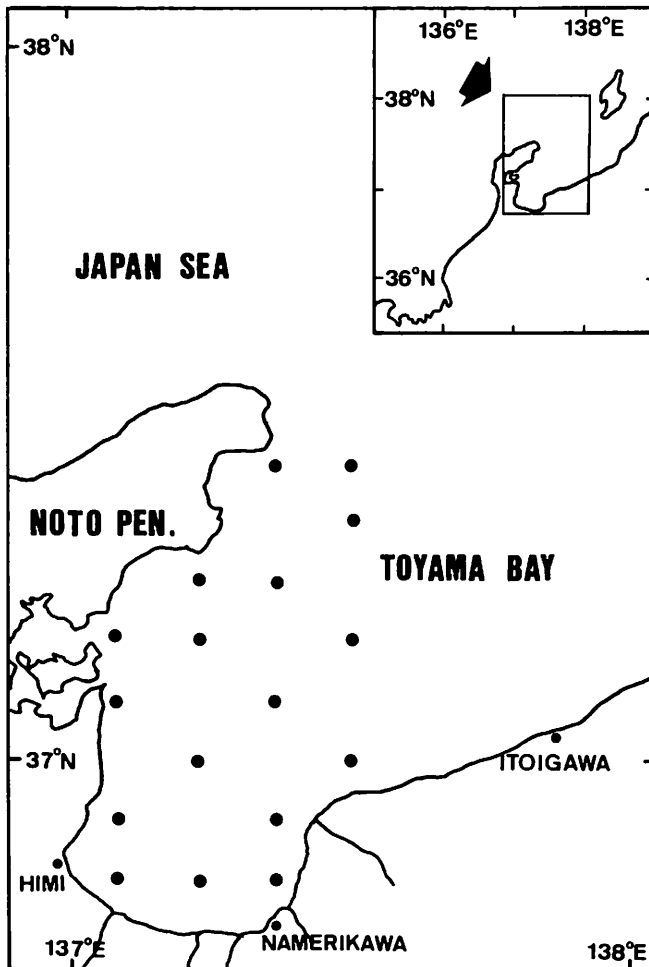


Fig.1 Observatory stations for water temperature in the Toyama Bay.

結 果

産卵 5月12日午前4時頃採集したホタルイカのうち1個体が、5月13日午前3時18分に産卵を開始した。ホタルイカは水槽の底に体を接着して、鰭をゆっくりと動かし、水槽の底に腕の先端部をつけ、漏斗から、卵白のように粘性を持ち、透明なゼラチン様の物質（てん卵腺分泌物質）に包まれ、数珠のように一列につながった卵を連続して放出した。その長さは徐々にのびて、11分後の午前3時29分に産卵するのをやめた時には約1mになっていた。最初の個体が産卵を始めて間もなくの午前3時20分に他の1個体も産卵を始めたが、その様子は先の個体とほとんど同じであった。午前3時40分にはさらに1個体が産卵を開始した。この個体が先に産卵した2個体と同一個体かどうか識別できなかったが、産卵の様子は、先の2回とほぼ同様であった。この時には漏斗から順次卵が数珠状に一列に産み出されていく様子をVTRで撮影することができた (Fig. 2)。また、産み出

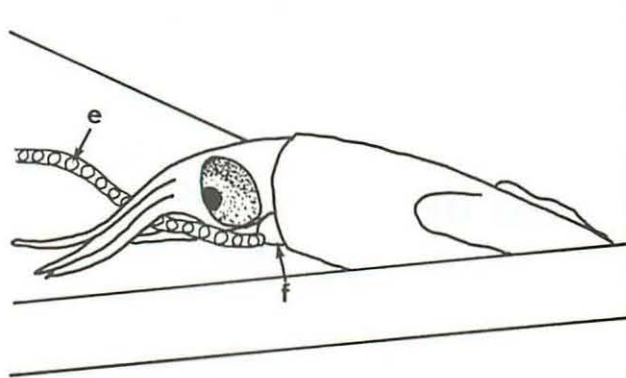


Fig. 2 Spawning posture of *W. scintillans* in an aquarium.
e: egg string, f: funnel.



Fig. 3 Egg string spawned by female in a glass aquarium.

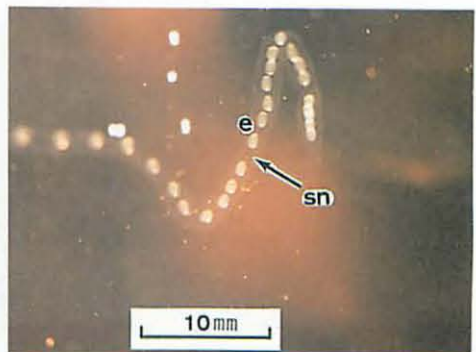


Fig. 4 Eggs are sheathed with gelatinous secretion of the nidamental gland.
e: egg sn: secretion of the nidamental gland.

された卵をFig. 3, 4に示した。第3回目の産卵は午前3時43分に終わったので、産出された卵を計数したところ203個であった。1回目及び2回目の産卵数は計数しなかったが、3回目の産卵時間と産卵数から、1回目については約700個と推定された。2回目については、産卵終了時間を確認できなかったため、産卵数を推定できなかった。

卵発生に伴うてん卵腺分泌物の観察 4月20日の実験で得られた卵を10°Cの恒温室内で止水状態で観察を続けたところ、14日目にふ化した。この間、卵は数珠状につながったままで、てん卵腺分泌物はふ化するまで付着していた。この状態はガラス棒で卵をかきまぜるなどの簡単な物理的ショックでは個々にちぎれることはなく、またてん卵腺分泌物内から卵をとりだすにはかなり手間がかかった。てん卵腺分泌物をピンセットで除去し、1粒ずつに分離した卵の発生は正常に進行し、ふ化した。

卵の発生過程 水温16.5~19.5°Cにおける卵の発生は、以下のとおりであった(Plate I~III)。産卵後2時間経過した卵は無色透明で、外見上の変化はまだ認められず、卵径は、長径が1.50mmで短径が1.16mmであった(Fig. 5)。産卵後の6時間で、卵割が始まり、2細胞期に達し(Fig. 6)、9時間後には、卵割が進み卵割溝が認められた(Fig. 7)。16時間後の卵では、割球がさらに細くなり、胚盤葉周縁が卵の長径の約1/6まで達し(Fig. 8)、27時間後には、胚体の形成が進み、胚盤葉周縁が卵の長径の約1/3まで達した(Fig. 9)。41時間後には、さらに胚体の形成が進み、胚盤葉周縁が卵の長径の約1/2に達するが卵黄と胚盤葉周縁との境界がわかりにくくなった(Fig. 10)。50時間後には、胚盤葉周縁が卵の長径の約2/3に達した(Fig. 11)。63時間後には、胚盤葉が卵黄をほとんど覆いつくし(Fig. 12)、72時間後、眼、口及び外套膜の原基が観察された(Fig. 13)。87時間後には、外套膜縁が腹側にはっきりと形成されるが背中側までは切れず(Fig. 14)、また漏斗及び3対の腕の原基が形成され、外套膜の腹側、眼及び腕には黄褐色の色素が出現した。96時間後には、各器官の形成が進み、新たに平衡胞の形成と腕に吸盤の形成がみられた(Fig. 15)。111時間後になると、外套膜は背中側まで完全に切れ、鰓の原基ができ、卵膜と胚との間に囲卵腔ができた(Fig. 16)。この時の卵径は長径が1.87mmで短径が1.75mmであった。120時間後には、墨汁嚢が形成され、囲卵腔はさらに広がり、卵径は長径が2.06mmで短径が1.87mmとなった(Fig. 17)。産卵後130時間経過してふ化し、その時の外套長は1.4mmであった(Fig. 18)。

水温と卵の発生速度との関係 本研究では発生過程を大きく3段階に区分し、発生段階Aは眼と口の原基ができる段階(Fig. 13)、Bは外套膜の切れ目が背中まで入る段階(Fig. 16)及びCはふ化(Fig. 18)とし、水温別の各発生段階までの到達時間とふ化数をTable 2に示した。

実験区Iの水温は9.5~9.9°Cの範囲(平均9.7°C)でふ化まで14日かかり、3個のビーカーの中ではふ化数は20卵中4個体が最も多く1個体もふ化しなかったビーカーもあった。実験区IIの水温は12.7~13.8°Cの範囲(平均13.4°C)でふ化まで8日と7時間かかり、3個のビーカー中最もふ化した個体数は20卵中8個体で、少なかったのは1個体であった。実験区IIIの水温は15.4~16.5°Cの範囲(平均16.0°C)でふ化までに5日と16時間かかり、3個のビーカー中1つのビーカーでは20卵中18個体もふ化したが、あと2個のビーカーではふ化しなかった。実験区I, II, IIIのふ化しなかった卵では、卵割が開始されなかったものと発生がある程度進んだ段階で停止したものとがみられた。実験区IVは卵10個入りのビーカー1個であるが、その水温は18.9°Cで、ふ化までに4日と4

Table 2. Hours required for arriving at A - C stages under different water temperatures and numbers of hatching.

| Range of water temperature (mean) | 9.5 - 9.9°C (9.7°C) | 12.7 - 13.8°C (13.4°C) | 15.4 - 16.5°C (16.0°C) | 18.9°C (18.9°C) | |
|--------------------------------------|------------------------|---------------------------|---------------------------|--------------------|--------|
| Stage | A | 199hrs. | 104hrs. | 79hrs. | 56hrs. |
| | B | 294 | 160 | 115 | 86 |
| | C | 336 | 199 | 138 | 100 |
| Numbers of hatching | 5 | 12 | 18 | 1 | |
| Numbers of egg observed | 60 | 60 | 60 | 10 | |

時間かかり、ふ化数は10卵中1個体であり、ふ化しなかったものはいずれも卵割が開始されなかったものであった。

実験区 I, II, III の水温を測定時の時間間隔で加重平均するとそれぞれ 9.7°C, 13.4°C, 16.0°C となりこれと実験 IV の 18.9°C を使って、A, B, C の発生段階までの水温と到達時間との関係を求めると次のとおりである。

$$A \text{ まで } 1/t = 0.00138T - 0.00870 \quad (r = 0.995)$$

$$B \text{ まで } 1/t = 0.00089T - 0.00541 \quad (r = 0.998)$$

$$C \text{ まで } 1/t = 0.00077T - 0.00478 \quad (r = 0.992)$$

(t : 到達時間 T : 水温 (°C))

これらの関係式から求めた卵発生の停止する温度の平均値は 6.2°C で、この値を生物学的零度として 3 つの発生段階に至るまでの水温と時間の関係を Fig. 19 に示した。また、A ~ C のそれぞれ

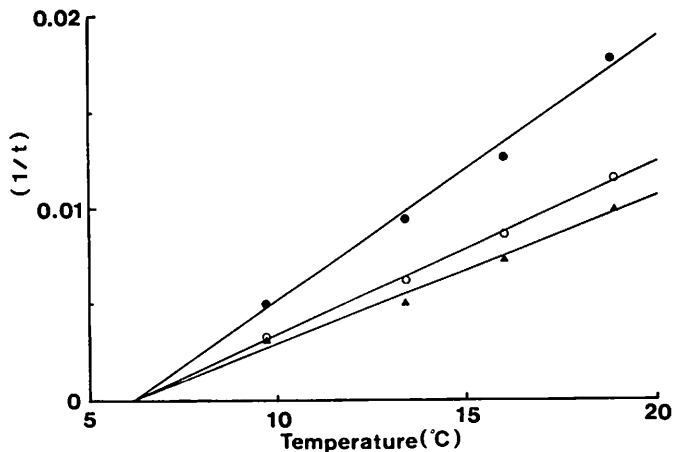


Fig.19 Embryonic development of *W. scintillans*. t indicates hours until the arrival at each developmental stage. (●: A-stage=formation of rudiments of eyes and the mouth, ○: B-stage=formation of mantle margin to the dorsal side, ▲: C-stage=hatching)

の段階に達するまでに要する時間を水温10～20℃の範囲について、Fig. 20に示した。図からA段階に至るまでの発生有効積算水温（(水温-6.2℃)×時間）を求めると725℃・時間、B段階までが1,124℃・時間、ふ化のC段階までが1,299℃・時間であった。したがって、10℃の水温条件ではふ化までに要する時間は342時間（14.2日）となる。

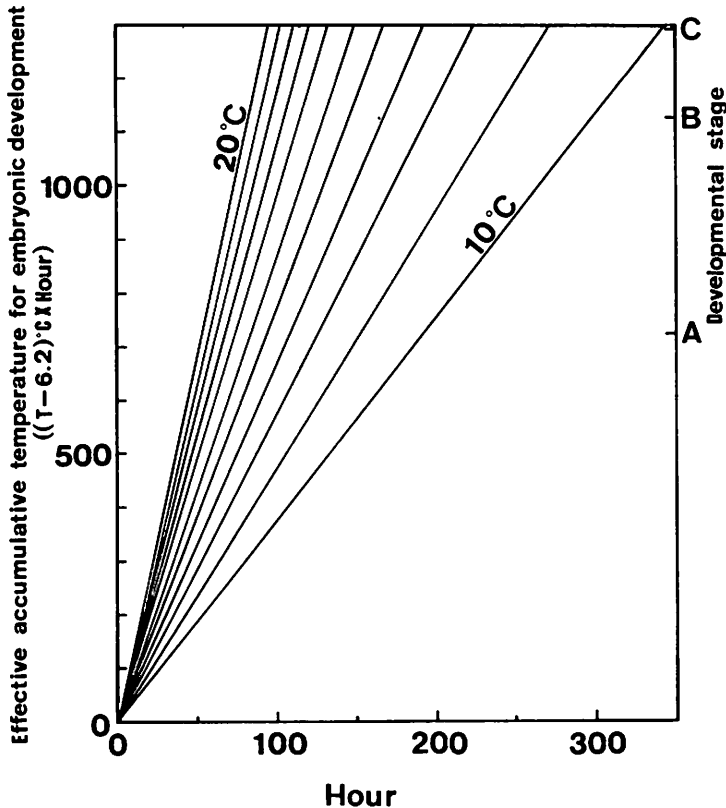


Fig.20 Relationship between water temperature and hours until the arrival at each developmental stage.

考 察

産卵 ホタルイカの卵はその長径よりやや太い紐状のてん卵腺分泌物の中に包まれた形で産出され、その形状は数珠状を呈し、長さは1mにも達した。同じ開眼類のスルメイカ *Todarodes pacificus* は、浜部（1962）によると初めててん卵腺物質を分泌し、次いでその中に輸卵管腺物質とともに卵を産み、その卵魂は鶏卵白様の粘性を持った透明な膠質卵囊に包まれ、内部に人間の唾液様膠質が満たされ、この内部物質中に数千の卵が散布した不定型の沈性付着卵魂であるとされている。したがって、産み出された卵魂の形態はホタルイカとは異なるがてん卵腺分泌物を被ることは同じである。また、コウイカ *Sepia esculenta* では、卵囊は外形洋梨形で、寒天質の卵囊質は

同心円上に薄層をなして幾重にも卵黄を取り巻いており、その一端で海藻、古ひびのごとき海底の物体を包んで木の実状に産みつけられているとされている(山本 1943)。ヤリイカ *Loligo bleekeri* は漏斗から寒天質様物質を出しこの中に卵を吹き込むようにして産卵し卵嚢を形成し、腕で卵嚢基部を産卵基盤下面に押しつけて付着させる(五十嵐・又野 1986)。したがって、コウイカやヤリイカの卵はホタルイカやスルメイカの卵と比較すると寒天様物質で保護されているのは同じであるが、卵嚢が他のものに付着されている点で大きく異なる。

ホタルイカ産卵の今回の観察では、産み出された卵はすべて数珠状につながった状態のものばかりであった。菊井(1968)は、ホタルイカには1粒ずつ時間をおいて不規則に産卵するものと1本の带状寒天質内に間隔をおいて数珠状に産卵するものがあり、1粒ずつ分離して産卵する個体は、水面近くで垂直上下遊泳運動を繰り返しながら、時には鰭の約半分を水面上まで出すばかりの激しい運動をまじえながら産卵すると報告している。この菊井の観察と今回の観察結果を総合して考えると、数珠状につながった状態の産卵が正常で、1粒ずつ分離して産卵するのはむしろ異常産卵ではないかと思われる。

奥谷(1980)は海中でプランクトンネットによって採集されるホタルイカ卵はホタルイカモドキ *Enoplateuthis chunii* 卵に見られるような寒天質様のてん卵腺分泌物質を被らないと報告している。また、富山湾におけるホタルイカ卵は70m層より浅い水深層で分離した卵が多く採集されると報告されている(林ら 1987)。4~5月の富山湾における50m深の水温は約10°Cであり(Fig. 21)、この水温ではふ化までに約2週間(Table 2)が必要とされるので、ホタルイカ卵はこの期間海中を浮遊していることになる。前述したようにホタルイカの卵が海面近くで、1本の数珠状で産み出されたものが、浮遊しながら波などの海水の運動によって分離し、最後はほとんどがてん卵腺分泌物質を被らない分離浮遊卵になるものと推測される。

卵の発生過程 ホタルイカの初期発生については、松野(1915)が人工受精により、発生途中まで観察し報告している。それによると室温19°Cで約22時間後に外套膜が生じ、約42時間後に眼部その他の部分が生じると報告している。今回の実験での観察結果では、眼の原基ができてから外套膜縁が形成されており、松野(1915)の報告とは異なっている。スルメイカの初期発生については、林(1960)及び浜部(1962)の両者が、眼の原基が外套膜より早く形成されると報告している。したがって、今回の観察結果と併せて考えると、松野(1915)は胚盤葉が卵黄を包み込みながら植物極側へ伸びていったときの胚盤葉周縁を外套膜縁の形成と誤認したものではないかと考えられる。

ホタルイカの初期発生は、閉眼亜目ジンドウイカ科やコウイカ目コウイカ科の動物極側の局限された小区域に胚盤を形成する(浜部 1962)ものと異なり、同じ閉眼亜目に属するスルメイカ(林 1960, 浜部 1962)と似た発生過程を示した。

また、ホタルイカふ化稚仔の外套長は1.4mmで、スルメイカの0.74~1.02mm(浜部 1962)よりも大きかった。しかし、コウイカの4.50~4.99mm(山本 1943)、ヤリイカの5.40~6.18mm(山本 1943)と比べると格段に小さい。

水温と卵の発生速度との関係 ヤリイカは水温11.7~19.8°Cで36~43日でふ化し(浜部 1960)、コウイカは水温18~24°Cで40日目にふ化したと報告されている(山本 1942)。これらに比べ、ホタルイカのふ化までの時間はかなり短い。今回の実験で、水温9.7°Cでは14日間かかるが、13.4°Cでは8日間になり、16°Cでは約6日と水温が高くなるにしたがい、ふ化までの時間が極めて

短くなることが明かとなった。スルメイカについては、林(1960)は水温 $9.8\sim 13.2^{\circ}\text{C}$ (通常 11°C 台)で11日目にふ化が始まったと報告しており、浜部(1962)は水温 $14\sim 21^{\circ}\text{C}$ で受精からふ化まで4~5日を要したと報告している。ホタルイカでは、発生過程と同様に、ふ化までの日数もスルメイカとよく似た値を示した。なお、ホタルイカの胚発生の停止する生物学的零度が 6.2°C であることと、ふ化までの発生有効積算水温が $1,299^{\circ}\text{C}\cdot\text{時間}$ であることが明らかにされたことから、海域の水温がわかれば、ふ化までの時間を推定することが可能となった。

ホタルイカの垂直分布の範囲は、ホタルイカを捕食していた底生性生物の採集深度から $255\sim 1,225\text{ m}$ と推定され、かなり広いことが知られている(冲山 1978)ことから、かなり低い水温状態に生息しているものと推測される。また、春季の若狭湾の漁場は水深 $195\sim 250\text{ m}$ 水域に形成され、漁獲が高水準の時の漁場の水温は $4\sim 6^{\circ}\text{C}$ である(安達 1988)。ホタルイカの富山湾における産卵期は3~7月である(佐々木 1913, 今村 1977)ので、この間の富山湾の水温をみると表面、50m深及び100m深の3、4月は1年の中で最も水温の低い時期にあたり 9°C 台、5~7月にかけては昇温期にあたり $10\sim 21^{\circ}\text{C}$ 台である。3~7月の200m深では $6\sim 7^{\circ}\text{C}$ 台、300m深では $1\sim 2^{\circ}\text{C}$ 台で変動幅は小さかった(Fig. 21)。今回の実験でホタルイカ卵の発生が停止する水温が 6°C 台であることが明らかにされたことにより、ホタルイカのふ化には生息水深帯の水温より高い水温が必要とされることが明らかとなり、これが産卵雌群が富山湾の表層域に大集団をなす行動と関係があるのではないかと推察される。

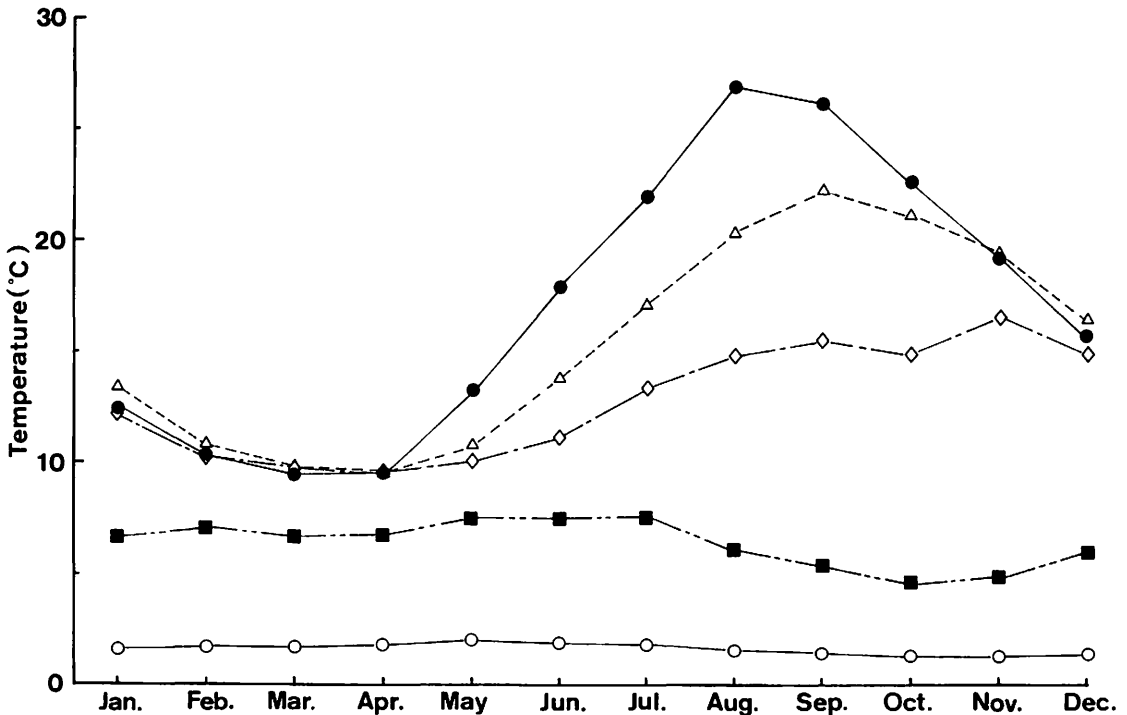


Fig. 21 Monthly fluctuation of the water temperature in the Toyama Bay.

The temperatures are averaged for 30 years at 17 stations(See Fig. 1).

(●: surface, △: 50m depth, ◇: 100m depth, ■: 200m depth, ○: 300m depth)

謝 辞

本研究に用いたホタルイカの採集に際して種々の便宜を図っていただいた滑川春網定置網組合の皆様方に感謝するとともに、産卵行動の観察では、当水産試験場の土井捷三郎主任研究員及び野沢理哉研究員の全面的な協力を受けたので心からお礼を申し上げます。また、本論文をまとめるに当たって有益な助言と御指導を頂いた当水産試験場の新井茂場長及び今村明次長に感謝するとともに、御校閲の労を賜った東京水産大学教授奥谷喬司博士に深謝の意を表する。

なお、本研究の一部は都道府県農林水産業関係試験研究事業費補助金によった。記して、謝意を表する。

文 献

- 安達辰典 1988. 若狭湾におけるホタルイカ漁業とホタルイカ卵の水平分布. 日本海ブロック試験
 究集録 12 :1-14.
- 浜部基次 1960. ヤリイカの初期発生について. 日水研年報 6 :149-155.
- 浜部基次 1962. 日本海西南海域におけるスルメイカの発生学的研究. 日水研報告 10 :1-45.
- 林 清志・内山 勇・笠原昭吾・南 卓志 1987. 富山湾におけるホタルイカ及び数種の魚類の卵
 の鉛直分布. 日水研報告 37 :163-174.
- 林 秀朗 1960. スルメイカの発生. 長崎大学水産学部研究報告 9 :43-51.
- 五十嵐誠一・又野康男 1986. 水槽内におけるヤリイカの産卵行動. 石川水試研報 4 :193-201.
- 今村 明 1977. 富山湾におけるホタルイカの漁況予測について. 日本海ブロック漁況海況連絡会
 議研究発表報告集 1 :17-35.
- 菊井 良 1968. ホタルイカの水槽内における飼育及び産卵について. 昭和43年度富山大学科学教
 育研究室研究報告:1-11.
- 松野助吉 1912. 富山湾に産する蛍烏賊に就て. 水産研究誌 7 :185-189.
- 松野助吉 1914. ほたるいか調査第3報. 大正2年度富山水講事業報告:110-115.
- 松野助吉 1915. 三たび蛍烏賊に就て. 水産研究誌 10 :79-84.
- 西川藤吉 1906. 浮遊性イカ卵の一例 開眼類の発生. 動物学雑誌 18 :310-314.
- 冲山宗雄 1978. 日本海における中・深層性魚類・いか類マイクロネクトンの生物学. 海洋科学
 10 :895-900.
- 奥谷喬司 1980. ホタルイカモドキ科の分類と生態(1). 海洋と生物 2 :182-186.
- 佐々木望 1913. 蛍烏賊の生態. 動物学雑誌 25 :581-590.
- 山本孝治 1942. カフィカ卵の発生. 植物及動物 10 :125-130.
- 山本孝治 1943. イカ・タコ. 海洋の科学 3 :481-485.

Plate I

- Fig.5** 2 hours after spawning.
Fig.6 6 hours. 2-cell stage.
Fig.7 9 hours. Cleavage progressed. cf:cleavage furrow.
Fig.8 16 hours. Blastodem covers about 1/6 of yolk. mb:margin of blastoderm.
Fig.9 27 hours. Blastodem covers about 1/3 of yolk. mb:margin of blastoderm.
Fig.10 41 hours. Blastodem covers about 1/2 of yolk. mb:margin of blastoderm.

Plate II

- Fig.11** 50 hours. Blastoderm covers about 2/3 of yolk. mb:margin of blastoderm.
Fig.12 63 hours. Blastoderm covers almost of yolk.
Fig.13 72 hours. Appearance of rudiments of eyes, mouth and mantle. ey:eye. m:mouth.
Fig.14 87 hours. Appearance of rudiments of six arms and funnel. Yellowish brown pigments appear on the ventral side of the mantle, eyes and arms. ma:mantle. a:arm. f:funnel.
Fig.15 96 hours. Appearance of arm suckers and statocysts. s:statocyst. su:suker.
Fig.16 111 hours. Formation of the mantle margin on the dorsal side and the appearance of rudiment of the fin. fi:fin.

Plate III

- Fig.17** 120 hours. Ink sac appears and perivitelline space becomes evident.
is:ink sac. em:egg membrane.
Fig.18 130 hours. hatching.

Plate I

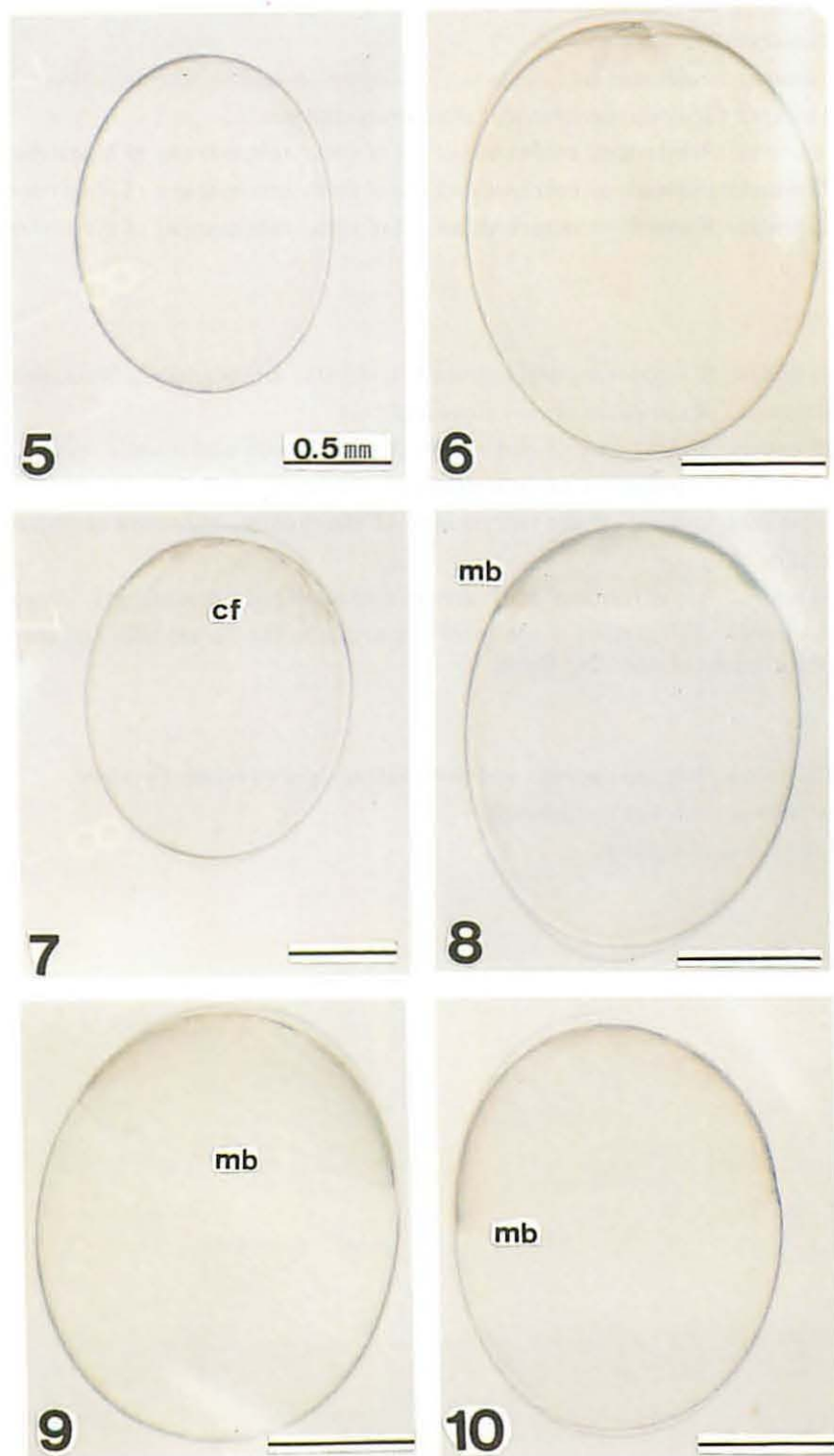


Plate II

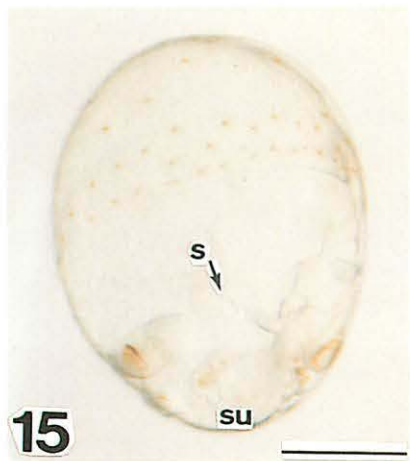
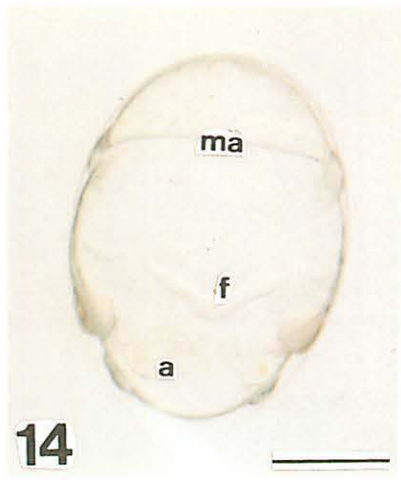
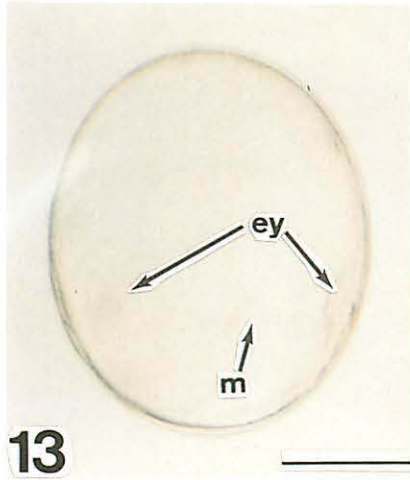
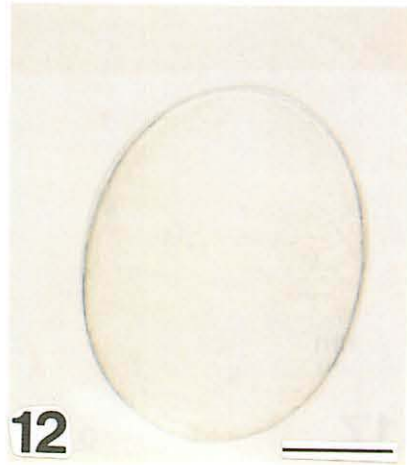
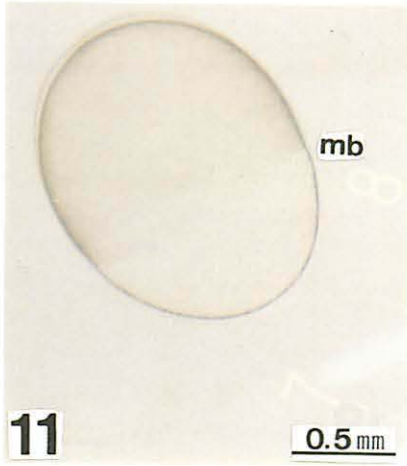


Plate III

