

ガザミの産卵行動および産出卵の腹肢への付着過程

メタデータ	言語: Japanese
	出版者:
	公開日: 2025-04-24
	キーワード (Ja):
	キーワード (En):
	作成者: 浜崎, 活幸, 福永, 恭平, 野上, 欣也, 丸山, 敬悟
	メールアドレス:
URL	所属:
	https://fra.repo.nii.ac.jp/records/2014364

This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License.



ガザミの産卵行動および産出卵の腹肢への付着過程

浜崎 活幸*¹・福永 恭平*¹・野上 欣也*¹・丸山 敬悟*¹

(1990 年 6 月 4 日受理)

現在、我が国の主なガザミ (*Portunus trituberculatus*) 種苗生産機関では、種苗生産に使用するふ化幼生を得る方法として、漁獲された抱卵個体を搬入してふ化させる方法、あるいは未抱卵個体を搬入し、水槽内で産卵させてふ化させる方法がとられている*²。未抱卵個体を利用する場合には、産卵は種苗生産の出発点となる重要な過程であると考えられる。しかし、これまで本種の産卵行動を記載した報告は見あたらない。また、ガザミのように受精卵をふ化まで腹部に抱いて保護する種類では、健全なふ化幼生を得る上で、卵の保育に関する生理・生態的知見を得ておくことは重要であると考えられる。

そこで、著者らは、本種の産卵行動の観察を試みた。また、卵の保育の出発点ともいえる産出卵の腹肢への付着過程について観察した。その結果、本種の親ガニ養成において注意すべき二、三の点が明らかになったので報告する。

材料および方法

観察に使用した親ガニは、種苗生産に用いるふ化幼生を得る目的で養成された個体であり、1988 年 11 月～1989 年 6 月にかけて岡山県寄島町漁協、日生町漁協および徳島県小松島漁協から購入した。親ガニの搬入は有水輸送で行い、各個体を 0.3～0.5 m³ タンクに収容し、自動車を用いて約 1～4 時間かけて日本栽培漁業協会玉野事業場まで輸送した。搬入後は、全甲幅（以後、甲幅）を測定し、個体標識¹⁾を施して水槽へ収容した。使用した水槽は屋内に設置した二重底構造²⁾の 4 m³ FRP 水槽であり、底に約 10 cm の厚さに砂（平均粒径 1 mm）を敷いた。飼育水には砂ろ過海水を用い、1 時間当たり 0.4～0.6 m³ を注入した。水槽の上面は遮光幕（遮光率 90%）で覆った。なお、日長の調節は行わなかった。水槽の底面の端、約 1/4 には砂を敷かず、餌を置く場所（以後、餌場）とした。餌料として、約 1 週間で消費される量の活きたアサリを餌場に置いた。

産卵姿勢の観察は、1989 年 4 月～8 月にかけて不定期に行った。観察期間のうち 6 月 3 日～12 日にかけては、産卵の起こる時間帯を調査するために、1 日を 7 時～12 時、12 時～17 時、および 17 時～翌朝 7 時に区切って産卵の有無を記録した。

結 果

産卵行動 観察期間中に 192 尾が産卵した。192 尾のうち 25 尾（甲幅範囲、18.1～24.0 cm、平均、21.3 cm）で産卵時の姿勢を観察することができ、そのうち 4 尾（甲幅範囲、19.4～22.9 cm、平均、21.6 cm）では、産卵開始直後からの行動を連続して観察することができた。産卵行動を観察した時の水温は、19.1～20.4°C（平均、19.7°C）であった。

6 月 3 日～12 日（水温範囲、18.7～20.1°C、平均、19.4°C）にかけて産卵の起こる時間帯を調査した結果、その間に産卵した 21 尾のうち 3 尾が 12 時～17 時に、残り 18 尾が 17 時～翌朝 7 時に産卵しており、夕刻から夜間・早朝にかけて産卵する個体が多かった。

観察されたガザミには、体全体が潜砂、体後半部が潜砂、腹部の後半部が潜砂と産卵時の潜砂の程度に差がみられたが、いずれの場合にも、鉗脚を体前部にたたみ、腹部の第二～第五腹節を後部下方約 45° に伸ばし、第六・第七腹節をほぼ垂直にしていた（図 1、図 3）。そして、第二～第五腹節に存在する四対の腹肢（図 2）を立てて、腹部

*¹ 日本栽培漁業協会玉野事業場（〒706 岡山県玉野市築港 5-21-1）

*² 平成元年度ガザミ種苗生産研究計画検討会資料

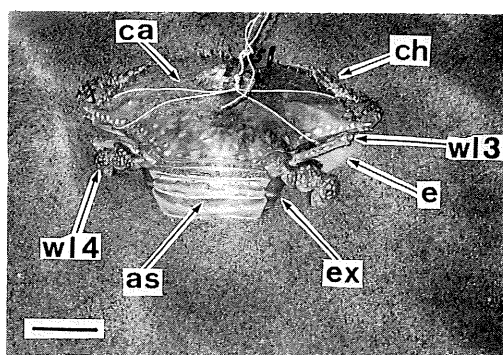


図 1 ガザミの水槽内での産卵姿勢

砂に潜っていた個体を引き上げて観察した。頭胸甲には、マジックペンキで個体標識番号を記し、また、針金で個体標識票を添付してある。as: 腹節, ca: 頭胸甲, ch: 鉗脚, e: 産出卵, ex: 腹肢外肢, wl3: 第三步脚, wl4: 第四步脚, パースケールは 5 cm.

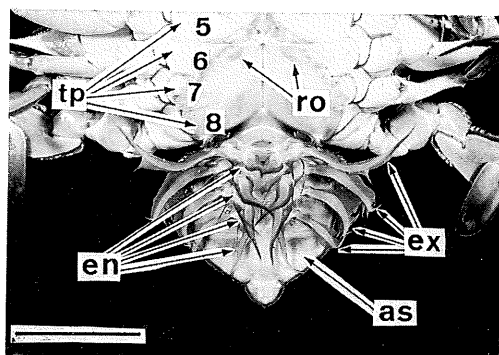


図 2 ガザミの生殖口の位置, および腹肢

as: 腹節, en: 腹肢内肢, ex: 腹肢外肢, ro: 生殖口, tp 5~8: 第五~第八胸部腹板. パースケールは 5 cm.

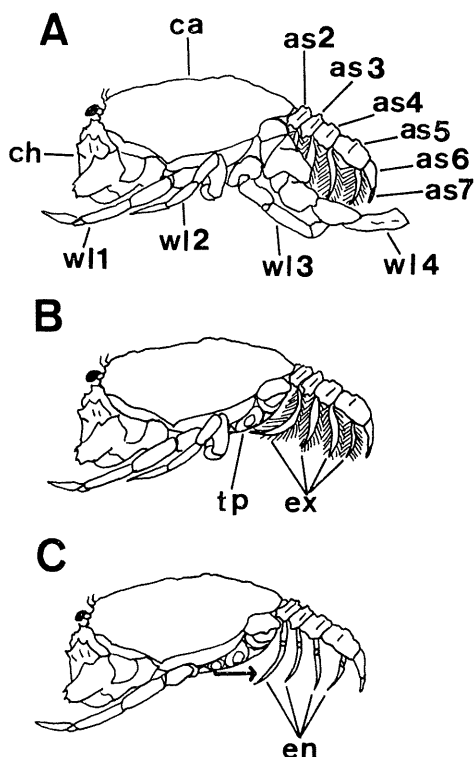


図 3 ガザミの産卵姿勢の模式図

通常は、体の一部あるいは体全体を潜砂させて産卵を行うと考えられるが、本図では砂は省略した。A: 産卵姿勢の側面図, B: 図Aの第三, 第四步脚を省略, 腹部の下には上面が第二~第五腹節, 側面が腹肢外肢, 前面が胸部腹板, 後面が第六, 七腹節, 底面が砂である空所が形成されている, C: 図Aの腹肢外肢, および第二~四歩脚を省略, 太い矢印は、生殖口から産出された卵の流れを示す。as2~7: 第二~第七腹節, ca: 頭胸甲, ch: 鉗脚, en: 腹肢内肢, ex: 腹肢外肢, tp: 胸部腹板, wl1~4: 第一~第四步脚。

下方側面を腹肢外肢およびその羽状剛毛で覆っていた (図 1, 図 3A, B)。従って、模式的にいうと、体後方に伸展された腹部の下には、上面が第二~第五腹節, 側面が腹肢外肢とその羽状剛毛, 前面が第六~第八胸部腹板, 後面が第六・第七腹節, 底面が水槽底の砂である空所が形成されていた (図 3)。

第六胸部腹板に開く一対の生殖口 (図 2) から産出された卵は、水槽底に敷かれた砂の上に一旦落ちた後、腹部下部の空所内で腹肢内肢 (図 2) と接触し (図 3C), 後述するように内肢剛毛に付着する。4 尾についての観察例では、産卵開始後およそ 8~25 分 (平均, 17 分) 経過すると腹肢内肢を盛んに動かし始めていた。その時には、内肢剛毛に付着した卵を腹部側面を覆った外肢の羽状剛毛の隙間からみることができる。今回の観察では、産卵を開始した位置で内肢を動かす行動が 75~130 分間 (平均, 106 分) 続いた後、他個体の干渉によりその位置を移動した。なお、今回の観察では、卵の産出の継続時間については明らかに出来なかった。

産卵姿勢を観察した 25 例のうち、3 例は完全に体全体が潜砂していた個体を砂中から引き上げたものであり、4 例は体後半部が潜砂, 18 例は腹部の後半部が潜砂していた個体であった。砂中から引き上げて観察した 3 例, および腹部の潜砂が充分でなかった 18 例のうち 6 例で、頭胸甲下部の砂上に産出卵が広がっており (図 1), その卵は腹肢内肢剛毛へ付着することはなかった。

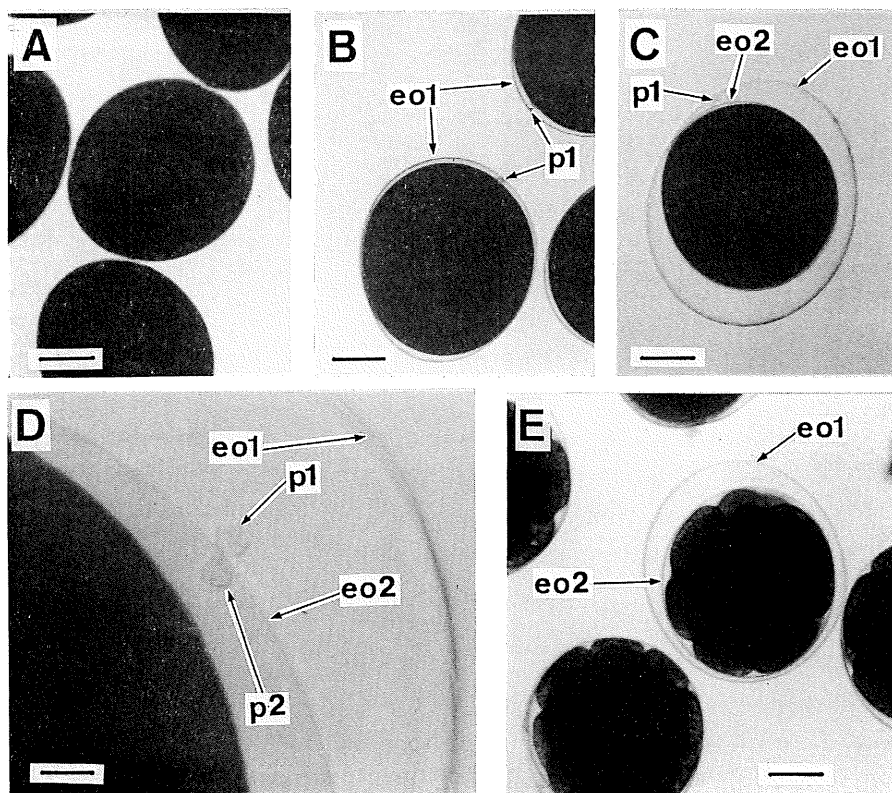


図 4 ガザミの産出卵の初期発生

滅菌海水の入ったプラスチックシャーレに卵を収容し、 $20 \pm 1^\circ\text{C}$ に調節した恒温室内に静置して卵を発生させた。A：産出直後の卵，B：第一膜の出現（Aから約 20 分経過，以下同様），C：第二膜の出現（約 70 分），D：第一，第二極体（約 80 分），E：分割卵（約 24 時間）。eo1, 2：第一，第二膜，p1, 2：第一，第二極体，バースケールは $100 \mu\text{m}$ (A～C, E)， $20 \mu\text{m}$ (D)。

産出卵の腹肢への付着過程 産出された卵が腹肢内肢へ付着して行く過程を 4 個体について調査した。調査時の水温は、 $19.1 \sim 20.4^\circ\text{C}$ （平均、 19.7°C ）であった。

産出された卵（長軸径，約 0.3 mm ）は，楕円形であり，付着柄（attachment stalk）を持たない（図 4A）。それらの卵は，砂へ付着することはなかったが，プラスチックシャーレやスボイドなどへは付着性を示した。

産出直後の卵を 10 ml の滅菌海水の入ったプラスチックシャーレ（直径 9 cm ，高さ 2 cm ）に収容し，水温 $20 \pm 1^\circ\text{C}$ の恒温室内に静置して $10 \sim 20$ 分間隔で卵発生を進行させた場合，約 20 分後には卵から分離してきた膜（図 4B，以後，第一膜）を認めることができた。さらに約 70 分後には第二の膜（図 4C，以後，第二膜）が分離した。その間，第一膜は徐々にその径を増大させて行った（図 4C）。第一膜と第二膜の間には第一極体が存在し，第二膜と卵の間には第二極体が認められた（図 4D）。シャーレ内で引き続き卵発生を進行させた場合，第一膜が増大したままで卵割が進行した（図 4E）。

第二～第五腹節に存在する四対の腹肢（図 2）の内肢には（図 5A），多数の長い剛毛が（図 5B），外肢には（図 5A），多数の羽状剛毛が存在する（図 5C）。また，内肢には，短い羽状剛毛もわずかに存在する（図 5D）。産出された卵は，腹肢内肢の剛毛に付着し，外肢の羽状剛毛には付着しなかった（図 5E, F）。

親ガニが腹肢内肢を動かし始めた直後に内肢の剛毛に付着している卵をピンセットで採取し，その形態を観察すると，第一膜のみが認められ，その第一膜で剛毛に付着していた（図 6A）。その後，1 時間間隔で付着卵を採取して観察した結果，1 時間後には第二膜が認められ，第一膜の径は増大していた（図 6B）。2 時間後には，第一膜によって形成された付着柄様の構造物が観察された（図 6C）。3 時間後には，内肢剛毛に巻き付いた幅広い板状の付

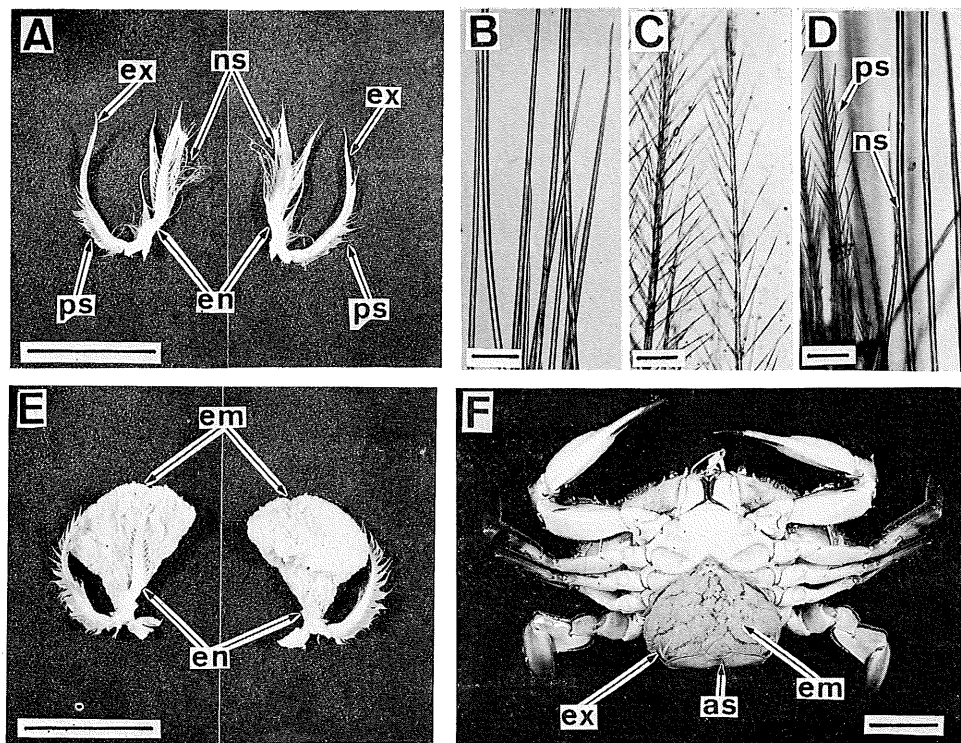


図 5 ガザミの腹肢内肢・外肢および抱卵状態

A: 腹肢前面 (左), 後面 (右), B: 腹肢内肢の剛毛, C: 腹肢外肢の羽状剛毛, D: 腹肢内肢の羽状剛毛, E: 内肢剛毛に付着した卵塊前面 (左), 後面 (右), F: 抱卵個体腹面. as: 腹節, em: 卵塊, en: 腹肢内肢, ex: 腹肢外肢, ns: 剛毛, ps: 羽状剛毛. バースケールは 5 cm (A, E, F), 100 μ m (B~D).

着柄 (図 6D), 板状で捻れ始めた付着柄 (図 6E), あるいは捻れた付着柄が形成されていた (図 6F)。多数の産卵直後の卵をビーカーに入れた場合, 卵は第一膜によって相互に付着することもあった (図 6G)。また, ビーカー内の海水を軽く振盪した場合, 付着した卵の一部に付着柄様の構造物が形成される場合もあった (図 6G)。なお, 内肢剛毛へ付着した卵は互いに付着することにはなかった。以上に述べた卵の腹肢内肢剛毛への付着過程の観察中に, 親ガニは, 内肢を盛んに前後に動かしていた。

上述のように, ビーカー内の海水を振盪した場合, 卵に付着柄様の構造が認められたことから, 付着柄の形成に及ぼす振盪の影響をみるための簡単な実験を行った。すなわち, 付着柄が形成される前の付着卵を滅菌海水の入ったプラスチックシャーレ (直径 9 cm, 高さ 2 cm) に収容し, 水温 $20 \pm 1^\circ\text{C}$ の恒温室内で振盪機^{*1}を用いてシャーレを振盪 (60 回/分) させて 4 時間後に観察した。その結果, 不完全ではあるが, 付着柄が形成されていた (図 7A)。一方, 同様に準備したシャーレを静置していたところ, 付着柄の形成は観察されなかった (図 7B)。

内肢へ付着して間もない卵は非常に柔らかく, ピンセットによって容易に破壊される。産卵後 4~8 時間経過した付着卵は, しっかりと固くなり, ピンセットなどで容易に破壊されることはなかった。

考 察

産卵および抱卵の過程 ガザミは, 産卵する時に腹部を後方へ伸展し, 腹部下方側面を腹肢外肢とその羽状剛毛で覆う姿勢をとっていた。そして, 産出された卵は, 水槽底に敷かれた砂の上に一旦落ちた後, 腹部下部の空所内で腹肢内肢と接触して剛毛に付着していた。著者らは, ノコギリガザミ (*Scylla tranquebarica*)^{*2} およびカラッパ

*1 RECIPRO SHAKER NR-1, 大洋科学工業社製

*2 浜崎・福永, 未発表

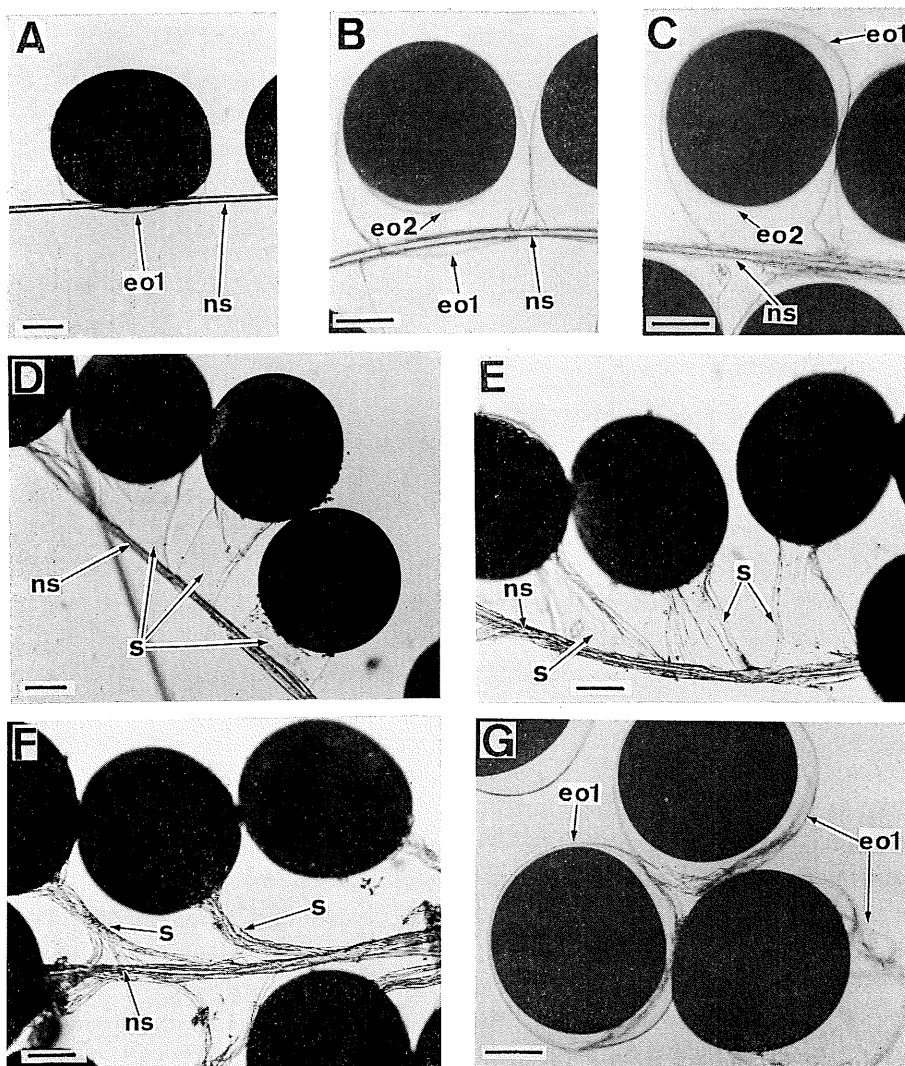


図 6 ガザミの産出卵の腹肢内肢剛毛への付着過程

A: 親ガザミが腹肢を動かし始めた直後に採取した腹肢内肢剛毛に付着した卵, 第一膜によって付着, B: 第一膜の増大, 第二膜の出現 (Aの状態から約 1 時間経過, 以下同様), C: 第一膜によって付着柄様の構造物が形成 (約 2 時間), D: 板状の幅広い付着柄の形成 (約 3 時間), E: 板状の捻れ始めた付着柄の形成 (約 3 時間), F: 捻れた付着柄の形成 (約 3 時間), G: 産出されて間もない相互に付着した卵, 右下の卵には第一膜によって付着柄様の構造物が認められる. eo1, 2: 第一, 第二膜, ns: 剛毛, s: 付着柄. バースケールは 100 μ m.

の一種 (*Calappa* sp.)* でも同様の産卵行動を観察している。カラッパの一種での観察は、砂を敷いていない水槽で行ったものだが、その時の観察によると、生殖口から産出された卵は水槽底に落ちて頭胸甲下部に広がっており、卵の産出が終了した直後から、産卵個体は腹肢内肢を盛んに前後に動かし始めていた。この場合、産出された卵は水槽底に拡散し、腹肢にほとんど付着しなかった。

今回のガザミに関する観察では、ガザミの卵の産出に要する時間、すなわち産卵の継続時間は明らかに出来なかった。しかし、ガザミもカラッパの一種と同様に卵の産出が終了してから腹肢内肢を動かし始めるとすると、今回

* 浜崎, 未発表

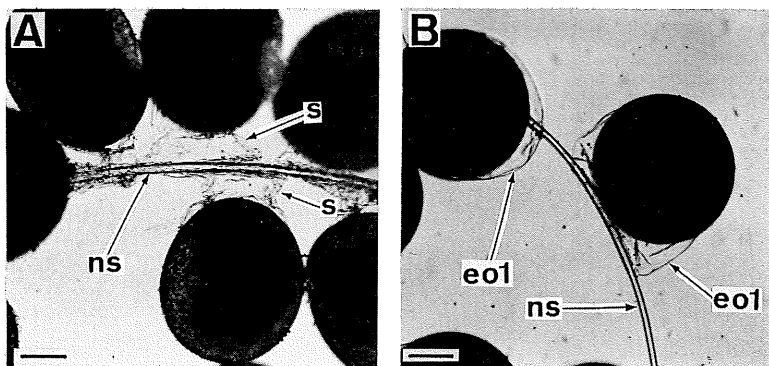


図 7 ガザミの腹肢付着卵の付着柄の形成に及ぼす振盪の影響

A: 滅菌海水の入ったプラスチックシャーレ内に腹肢内肢剛毛に付着して間もない卵を収容し、 $20 \pm 1^{\circ}\text{C}$ に調節した恒温室内でシャーレを振盪させた例、付着柄の形成が認められた、B: 同様に準備した卵を静置した例、付着柄の形成は認められなかった。eo1, 第一膜, ns: 剛毛, s: 付着柄。バースケールは $100 \mu\text{m}$ 。

の観察では、産卵開始後、腹肢内肢を動かし始めるまでおよそ 8~25 分経過していたことから、ガザミはおおよそ数分~数十分で卵の産出を終了すると考えられる。

抱卵は、産卵に続いて行われ、親ガニが、腹肢内肢を動かし始める頃にはすでに内肢に付着した卵を外肢の隙間からみることができたことから、産出されて腹部下部の空所内で腹肢内肢と接触した卵は、順次内肢剛毛に付着すると考えられる。

以上のことから、ガザミ、ノコギリガザミおよびカラッパの一種では、産卵（卵の産出）と抱卵（卵の腹肢内肢剛毛への付着）は、異なる過程であると考えられる。

水槽へ砂を敷くことの意義 今回、潜砂が充分でなかった産卵個体では、産出卵が頭胸甲下部に広がった例が観察され、広がった卵は腹部下部の空所内の腹肢内肢剛毛へ付着することはなかった。このことに関連し、今回の観察期間中に産卵した 192 尾のうち、砂を敷いてない餌場で産卵した例がみられ（4 尾、甲幅範囲、 $19.4 \sim 22.7 \text{ cm}$ 、平均、 21.5 cm ）、各例ともほとんど卵を腹肢内肢剛毛に付着させることができず、110 万~200 万粒の卵が水槽底に散在していた。また、水槽底の砂の有無がガザミの産卵に及ぼす影響を調査した実験では、砂を敷いた水槽での産卵率は 70.6%、敷いていない水槽での産卵率は 29.4%、産卵個体のうち抱卵した個体の割合は前者で 88.9%、後者で 20% であり、砂がある方が産卵率および抱卵率とも高かったことが報告されている³³。このように、ガザミは、産卵時に潜砂が充分でなかったり、砂のない餌場あるいは水槽において産卵しても正常に抱卵することができないと考えられる。前述のように、ガザミの生殖口は、産出卵の付着する腹肢内肢が存在する腹部下部の空所より前方に位置する。そのため、生殖口から産出されて水槽底に落ちた卵が腹肢内肢に接触するためには、卵がうまく腹部下部の空所に流れるような何等かの受け皿が必要であると考えられ、水槽底の砂は、この受け皿の役目を担っていると考えられる。潜砂が充分でなかった個体で頭胸甲下部に産出卵が広がったのは、胸部腹板とともに卵が前方へ流れるのを止める役目を果たす砂が充分になかったためであり、砂のない餌場あるいは水槽で産卵した個体で抱卵がほとんど行われないうのは、受け皿がないために腹部下部の空所に卵がほとんど入らないことによると考えられる。これまで、砂の存在は、砂に潜伏することによって外部からの刺激を避けるという安産効果をもたらすと漠然と理解されているようであるが¹¹、前述した産卵に及ぼす水槽底の砂の有無の影響に関する報告と今回の観察結果から、水槽でガザミを産卵させ、正常に抱卵させるために水槽底に砂を敷く必要があると理解される。従って、親ガニ養成上の注意すべき点として、本種の正常な産卵・抱卵のためには、水槽底へ充分に潜砂できる量の砂を敷く必要がある。

水槽内で産卵させた個体の抱卵量は、天然抱卵個体のそれに比較して少ないことが知られている*。上述したように潜砂が充分でなかった産卵個体では、産出された卵の一部が腹肢へ付着しなかった例が観察された。このこと

* 浜崎，未発表

が抱卵量の減少につながっている可能性がある。今後、水槽底に敷く砂の量あるいは質について検討する必要がある。

ガザミと同じワタリガニ科 (Portunidae) の shore crab (*Carcinus maenas*)⁴⁾ および blue crab (*Callinectes sapidus*)⁵⁾では、砂を敷いていない水槽での産卵の記載例があり、産出卵は腹肢へほとんど付着しなかったことが報告されている。また、mud crab (*Rhithropanopeus harrisi*)⁶⁾では、カキ殻を砕いた細片を敷いた水槽で産卵を行わせたところ、抱卵量は非常に少なかったことが報告されている。このように、ガザミと同様の現象が観察されていることから、これら三種は、ガザミと同様の産卵・抱卵行動をとると考えられる。よって、上述のノコギリガザミおよびカラッパの一種を含め、これらの種にとって正常な抱卵のためには、水槽底に適当な砂を敷く必要があると考えられる。

産出卵の腹肢への付着過程 ガザミの産出された卵は、卵自身から分離してきた第一膜で腹肢内肢の剛毛に付着し、第一膜の伸展、および振れによって付着柄が形成されていた。十脚甲殻類の卵の付着方法として、現在まで大きく二つの説がある。一方は、セメント腺 (cement glands) から付着物質 (adhesive substance) が腹肢あるいは育房内に分泌され、その付着物質によって産出された卵が剛毛に付着するという説^{7,8)}。他方は、産出された卵は、卵自身から分離してきた膜によって剛毛に付着し、その膜によって付着柄が形成されるという説である^{4,7,9)}。今回の観察結果から、ガザミの卵は後者に属すると考えられる。

Goudeau ら⁹⁾は、lobster (*Homarus americanus*, *H. gammarus*) の卵の腹肢への付着過程について検討した。それによると、卵巣内卵は、卵巣内の濾胞細胞に由来する膜 (envelop 1) を持つ。産卵によって海水に接触することで、その膜は膨張する。産出された卵は、受精囊 (thelycum) 上を通過する時に受精する。受精によって卵には envelop 1 の下に新たな膜 (envelop 2) が形成される。卵の腹肢剛毛への付着は envelop 1 によって起こり、付着柄は envelop 1 のみによって形成される。今回、観察したガザミの第一、第二膜がそれぞれ lobster の envelop 1, 2 に相当すると仮定すると、第二膜が観察される産卵後およそ1時間後には受精が完了していることになる。

ガザミの産出直後の卵は、プラスチックシャーレやスポイドには付着性を示すが、砂へは付着しなかった。このことから、卵の付着性は付着物の基質や付着面の構造に関係していることが想像される。卵が腹肢内肢の剛毛に付着し、外肢の羽状剛毛には付着しない事実は、上述のことに関係していると考えられる。

ガザミの付着柄が形成される前の卵をプラスチックシャーレに収容して振盪させた場合、不完全であるが、付着柄が形成されていた。一方、静置していた場合には、付着柄は形成されなかった。このことから、親ガニが抱卵する時に腹肢内肢を前後に動かす行動は、付着柄の形成に関与していると考えられる。よって、親ガニが抱卵する時に腹肢を動かす行動を妨げることは、正常な付着柄の形成を阻害することにつながると考えられる。実際に著者らは、抱卵直後で腹肢を動かしていたと考えられる個体を一旦砂中から空中へ引き上げて水槽へ戻したところ、その個体の卵には付着柄は形成されず付着柄様の構造 (図 6C) が出現した段階で止まったことを観察している。従って、親ガニ養成を行う上での注意点として、水槽内でのガザミの産卵の有無を確認する必要がある場合には、産卵個体の少ない午前中に行うことが望ましい。

謝 辞

本研究を進めるにあたり、種々の有益な御助言をいただいた日本栽培漁業協会古澤 徹第一技術部長に深謝します。また、観察を行うにあたり、お世話になった日本栽培漁業協会玉野事業場の職員各位に厚くお礼申し上げます。最後に、文献を御教示いただいた水産庁養殖研究所の小西光一博士に感謝の意を表します。

文 献

- 1) 岩本哲二 (1983) ガザミ種苗の量産技術。水産増養殖叢書, 32, 日本水産資源保護協会: pp. 41-55.
- 2) 福永恭平・太巻幸一 (1982) ノコギリガザミの種苗生産。栽培技研, 11(1): 45-53.
- 3) 瀬戸内海栽培漁業協会 (1978) 種苗生産技術開発, 産卵成体(親)の確保と採卵, ガザミ。栽培漁業技術開発の歩み: pp. 42-49.
- 4) CHEUNG, T. S. (1966) The development of egg-membranes and egg attachment in the shore crab, *Carcinus maenas*, and some related decapods. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 46: 373-400.
- 5) SULKIN, S. D., E. S. BRANSCOMB and R. E. MILLER (1976) Induced winter spawning and culture of larvae of the blue crab, *Callinectes sapidus* Rathbun. *Aquaculture*, 8: 103-113.

- 6) MORGAN, S. G., J. W. GOY and J. D. COSTLOW, JR. (1983) Multiple ovipositions from single matings in the mud crab *Rhithropanopeus harrisi*. *J. Crust. Biol.*, **3** (4): 542-547.
- 7) AIKEN, D. and S. WADDY (1980) Reproductive biology. The Biology and Management of the American Lobster, Vol. 1. (Edited by COBB, S and B, PHILLIPS), Academic Press, New York: pp. 215-276.
- 8) FISHER, W. S. and W. H. CLARK, JR. (1983) Eggs of *Palaemon macrodactylus*: I. Attachment to the pleopods and formation of the outer investment coat. *Biol. Bull.*, **164**: 189-200.
- 9) GOUDEAU, M., P. TALBOT and R. HARPER (1987) Mechanism of egg attachment stalk formation in the lobster, *Homarus*. *Gamete Res.*, **18**: 279-289.