

コウライエビ *Penaeus orientalis*
KISHINOUE の研究—Ⅲ

卵巣の構造と排卵機構について

岡 正 雄

Studies on *Penaeus orientalis* *KISHINOUE*—Ⅲ
 Structure of Ovary and Mechanism of Ovulation

Masao OKA

The ovary extends from the cephalothorax to the telson on the back of an individual prawn. At the cephalothorax, the ovary is broader and bears 7 lateral projections on either side, and the 6th and 7th projections are divided into the inner and outer projections. Out of the 6th outer projections come the oviducts. Through the ovary runs the ovarian cavity, upon which the ovarian bursae of connective tissues attach in clusters. An ovarian bursa contains 3-5 egg pouches, and the ovarian eggs which are attaching to the inner walls of the pouches grow. The number of eggs in one pouch decreases along with the growth and becomes 5-15 at maturity. In the ovary, blood vessels are distributed, and the ovarian blood vessels at the cephalothorax come out of the ovary and communicate with various organs. Among them, the communication with the liver is the largest in structure. The maturation of the ovary was classified according to the degree represented by most of the ovarian eggs. As for ovulation, mature eggs are first isolated to the center of the egg pouch by many immature eggs which are continuously developing on the germinal epidermis of the pouch, and suddenly pushed out to the ovarian cavity. Secondly, the mature eggs in the ovarian cavity are pressed by many immature eggs which are developing on the walls of ovarian cavity. The mature eggs in the oviduct are also pressed by the development of immature eggs and delivered out of the genital pore.

一般に海産の生物はその環境が変わったり棲息域が変わったりしたような場合には産卵が阻害され易く排卵期がずれたり長びいたりあるいは停止したりする場合が多い。元来遊泳蟹目のエビは排卵期の数ヶ月前に交尾して精を受けているのが普通であるが、コウライエビも同様に11月中旬頃交尾して受けた精を雌性生殖補助器¹⁾に保持し排卵期になって排卵が始まるとこれを放出して卵に受精させる。

したがって種苗を生産するには親エビの排卵を抑制したり促進したりしなければならぬので卵巣の基本的な構造から検討し特に排卵上の機構について考察してみた。

この研究は農林水産特別試験研究費によったものである。

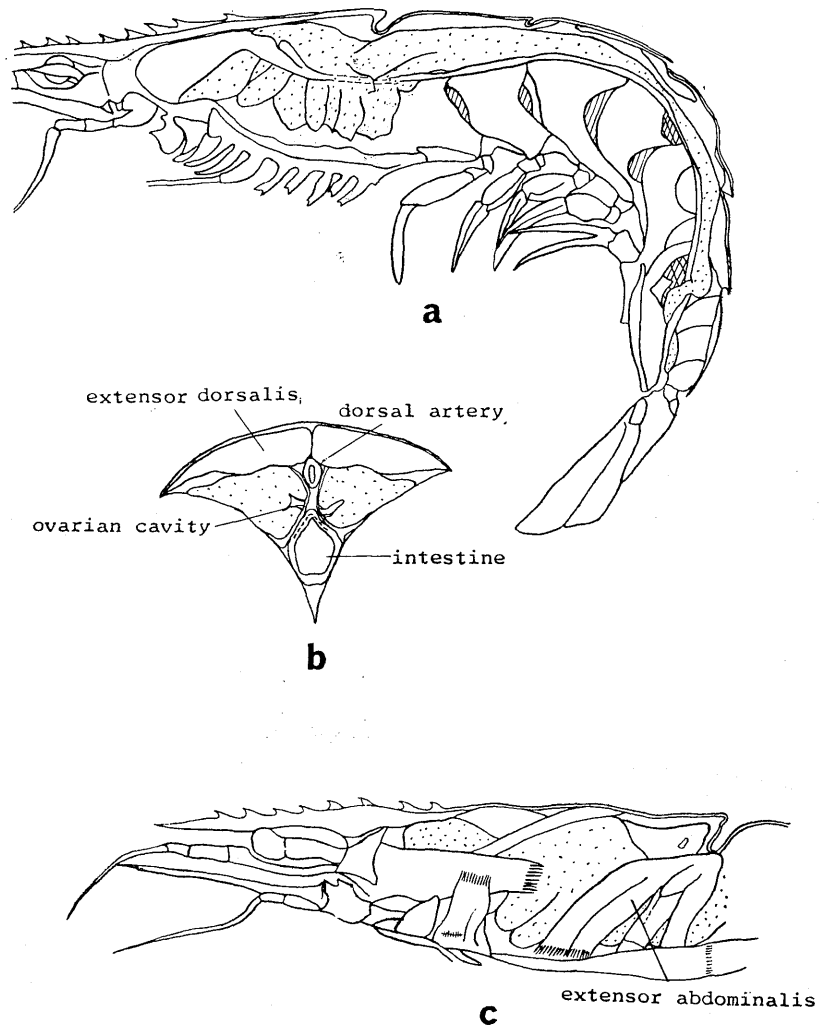
材 料 と 方 法

この研究に使用したコウライエビは1965年12月24日、1966年3月20日、4月7日、黄海漁場において漁獲された個体および4月7日に採集した個体のうち1.7m×2.5m×0.75mの水槽で循環濾過海水を用いて飼育した個体である。卵巢の構造については解剖学的にまた組織学的に検討を加えているが組織切片標本の製作に当っては普通染色，VAN GIESON 染色，MALLORY の三重染色を用いた。

観 察 結 果 と 考 察

1. 卵巢の外部形態

卵巢は体の背面にあって前後に長くのび頭胸部における胃の噴門部^{2・9)}から尾部は肛門付近にわたっている (Fig. 1 a)。頭胸部における卵巢は巾広くなっており縁辺は指状に



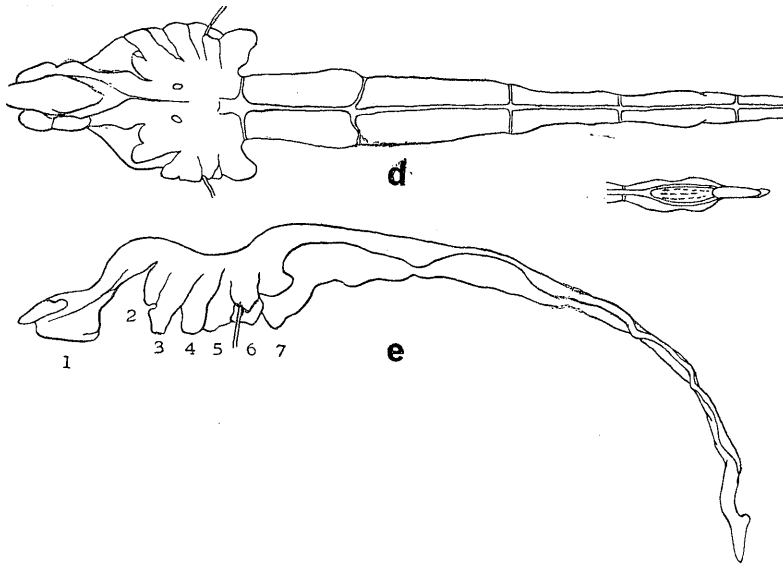


Fig. 1 Ovary

- a. Longitudinal section of the prawn.
- b. Cross section of the ovary.
- c. Lateral view of the cephalothoracic region of the ovary.
- d. Dorsal view of the ovary.
- e. Lateral view of the ovary.

分枝して体側にたれさがっている。分枝数は片側7枝であるが前方より数えて第6, 7枝目はさらに内枝および外枝に分かれている。また, 前方の第1枝は特に長くのび胃の噴門部を後方より抱くようにしておりその先端は上方に曲っている (Fig. 2 a)。胴部における卵巣は比較的単純な構造をしており尾部にむかうにしたがって次第に細くなっている。しかし肛門の前方で腸管が肥厚し盲嚢を形成している部分では卵巣は2つに分かれそれぞれ腸管の側面をとおっているが再び一しょになり癒合して肛門の直前で終わっている (Fig. 4 f, f')。また, 卵巣は尾部の癒合部分を除けば左右に別かれているが頭胸部では卵巣の上面を蔽う心嚢および卵巣内部をはしっている血管の一部によってかたく結びつけられている。また, 胴部における卵巣は腹上動脈²⁾と共に蔽う結合組織の薄膜によってゆるく結びつけられているが腹上動脈から卵巣膜上に無数に分布している毛細管 (Fig. 3 a) や卵巣をまたいで体側に分布している6対の側動脈²⁾ (Fig. 1 a) およびこれより分岐し卵巣内に進入する卵巣動脈 (Plate I, 4) によって束ねられ胴部筋肉に圧着されている。また, 卵巣は他の器官と密接し連絡しあっているが頭胸部では卵巣の第1分枝が胃の噴門坂^{2, 3)}付近から噴門部²⁾にかけて接しておりその先端下部から外に出た血管は肝臓の下方先端に付着している器官 (B-器官と呼ぶ) と連絡している。さらに頭胸部における卵巣の背面は心臓に接しており心嚢膜は直接卵巣を蔽っている。またその腹面は肝臓と接していて第1枝を除くすべての分枝がこれを両側から抱き大形の血管が両者を連絡している。胴部の卵巣背面には腹上動脈が接し分岐した血管が進入していることはすでに述べたとおりであるがその腹面は左右から腸管をはさみつけるようにしている (Fig. 1 b)。卵巣の

色は未熟期では乳白色を呈しているが卵巣卵に卵黄が付着するようになると次第に緑色を呈してくる。しかし、この呈色とは別に卵巣背面の卵巣膜には色素胞がみられ卵巣の発達とともに次第に顕著になってくる (Fig. 3 a)。胴部における卵巣の横断面をみると卵巣膜から分かれて結合組織性の膜が嚢袋を形成しているのを認めることができる (Fig. 1 b, 3 a, b)。この嚢袋は卵巣のほぼ中央を前後に長く伸び⁹⁾卵巣腔¹⁾を形成している (Fig. 2 a)。一方、頭胸部における卵巣の内側面からは卵巣腔が卵巣の分岐にしたがっ

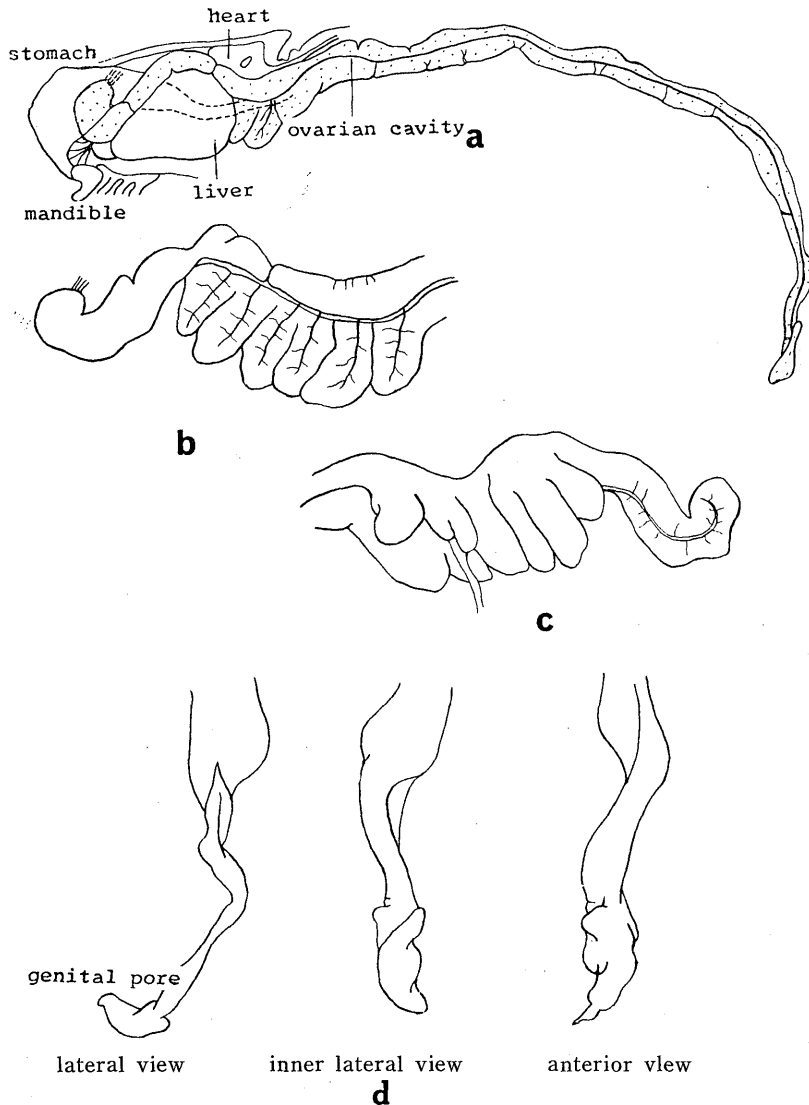


Fig. 2 Ovarian cavity and oviduct.

- a. Longitudinal section of the ovary and the stomach, heart and liver surrounding the ovary.
- b. Ovarian cavity in the finger-like lateral projection.
- c. Lateral view of the lateral projection.
- d. Oviduct.

て分かれているのを見ることができそれはまたそれぞれの細腔を分枝している (Fig. 2 b, c) のを認めることができる. しかしながら第1枝の卵巢腔は外側面からしかみられない (Fig. 2 c). また, 卵巢の第6枝の外枝を通っている卵巢腔は卵巢外にでて輸卵管を形成している (Fig. 2 c, d).

2. 卵巢の内部構造

熟度がある程度進行した胴体部の卵巢を外側, または内側面から見ると四角形ないしは五角形をした嚢が石垣状に並んでいるのを認めることができこの卵巢を横断してみるとその断面にはこれ等の嚢が6ないし8個卵巢腔に向うように房状にならんでいるのがわかる (Fig. 3 b, c). このような嚢を卵巢嚢と名付け次に説明している卵嚢と区別している. 断面にみられる卵巢嚢の形はそれ等がお互いに間隙を埋めあうように重ね合わされている関係上大小様々であるがその形は図に示すとおりである (Fig. 3 a, b, Plate I, 1).

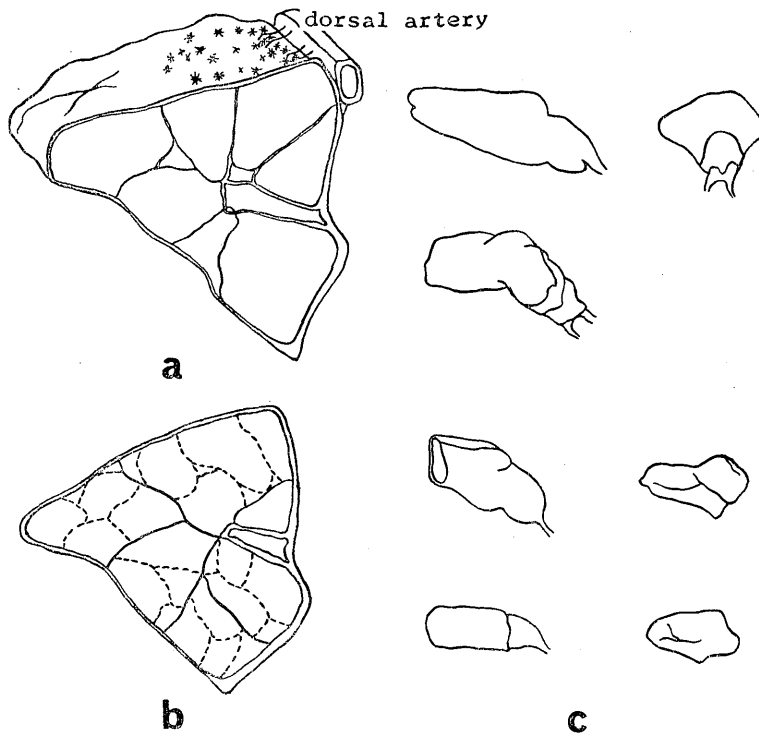


Fig. 3 Ovarian bursae and egg pouches.
 a. Schematic diagram of the cross section of the ovary.
 b. Ovarian bursae and egg pouches.
 c. Ovarian bursae.

この卵巢嚢の中にはさらに3ないし5箇の卵囊⁴⁾がみられ卵嚢壁には成長卵が付着しているのを認めることができる. この卵数は卵黄球期卵⁴⁾で20~40箇, 熟卵期卵ではこの約半分である (Plate I, 2). また, 卵巢膜^{4, 9)}を含めてこれらの嚢は結合組織が主構造となっておりその厚さは卵嚢では2.5~5.0 μ である. 卵巢嚢ではその結合組織は疎構であり

厚みも増し 5~15 μ となっている。さらに卵巣膜になると厚さは一層増し 15~38 μ であるがその構造はかなり密構である。特に腸管に接する面でのその厚みはさらに増し 25~40 μ となっている。なおこの部分から分かれて卵巣膜を形成している結合組織は極めて疎構であるがその内面には凹凸の多い酸性フクシン微染性の層がみられる。また、この卵巣腔の壁にはかなり大型の洞様血管⁹⁾が前後にはしっているが、これはそれぞれの側動脈の基部で分岐し卵巣内に入っている卵巣動脈⁵⁾に通じている (Plate I, 4)。この洞様血管の前の方は腹上動脈と胸動脈²⁾とが分岐している部分につながり心臓に通じている (Fig. 4 c)。胴部の卵巣血管系と比べて頭胸部における卵巣血管系は一層複雑になっており胴部と同様卵巣腔壁をはしる洞様血管が存在しているが卵巣内を独立して分布している血管系もみられる。これらの血管は直接肝臓動脈^{2, 5)}につながっていて (Fig. 4 c) 一端は胴部の卵巣腔洞様血管に通じ他端は心臓先端部から第 1 枝内に分布している血管に通じている (Fig. 4 c, e)。頭胸部における卵巣の第 1 枝に分布している血管はいたるところから卵巣外に出て色々な器官と連絡しているがその先端から出ている血管は胃の噴門骨²⁾付近に分布し造血管に通じている。また、その屈曲部付近から卵巣外に出た血管は 2 つに分かれ 1 つは小顎⁹⁾に他の 1 つは肝臓の前面下部に密着している器官、B—器官、に通じている。さらに卵巣第 1 枝のなかほどから外に出た血管は同様に 2 分されて 1 つは胃部に他の 1 つは肝臓の前面で胃の上面と密接している器官、A—器官と連絡している (Fig. 4 e)。また頭胸部における卵巣は直接心囊²⁾に接しているがこれから出た無数の微細血管が相互を連絡している。一方、胴部の卵巣では消化管盲囊 (Fig. 4 f, f') およびこの付近に存在する未知分泌腺との連絡が特徴的である。このように卵巣が色々な器官と血管を通じて連絡されていることはそれぞれの器官が卵巣卵の成長、成熟および排卵などと深い関係をもっているからであると想像することができる。特に肝臓との連絡は量的にみても大きいのでおそらく両者間には非常に深い関係があるといえる。また、卵巣腔壁を前後にはしっている洞様血管は排卵後特に拡大している点を考えると排卵のために血管を通じて卵巣内に何か大量に送り込まれたと想像することもできる。

3. 卵巣の成熟と排卵のための機構

卵巣卵は卵囊の中で発達していくがその数は卵の成熟とともに次第に減じてくることはすでに述べたとおりである。すなわち、3 月中旬頃の卵巣で 1 卵囊当りの卵数は最大切断面において 20~40 箇程度であるが熟卵期の卵巣では 5~15 とその数を減じてくる。また、いづれの期の卵巣にも発達初期の卵⁹⁾がみられそれ等の大部分は卵囊の中央や卵巣腔に存在している。しかしなかには分解しつつある卵がみられる点を考えに入れると卵巣卵が発達していく過程において卵囊壁からはなれた卵はその後の発達を停止し卵囊の中央から卵巣腔へとおしだされ同時にその卵は次第に分解していくといえることができる。これは卵囊壁から遊離した卵が成長のための栄養の補給を断たれるためであると考えられる。また、逆に卵は卵囊を含む卵巣内の結合組織を経由して栄養を受け成長しているといえ結合組織へは卵巣内血管から血液とともに栄養分が供給されているといえることができる。また、成長過程にある卵は濾胞細胞層で蔽われているがさらにその外側には薄膜の存在が認められる。しかしこの膜は相隣れる卵では共通でありあたかも卵間の隔壁のようになっている (Plate I, 5)。この膜の厚さは非常に薄く 1.2~2.0 μ 程度であるが卵巣卵が成熟期になり濾胞細胞層がみえなくなってもなお存在している。一方、卵巣の成熟については卵巣

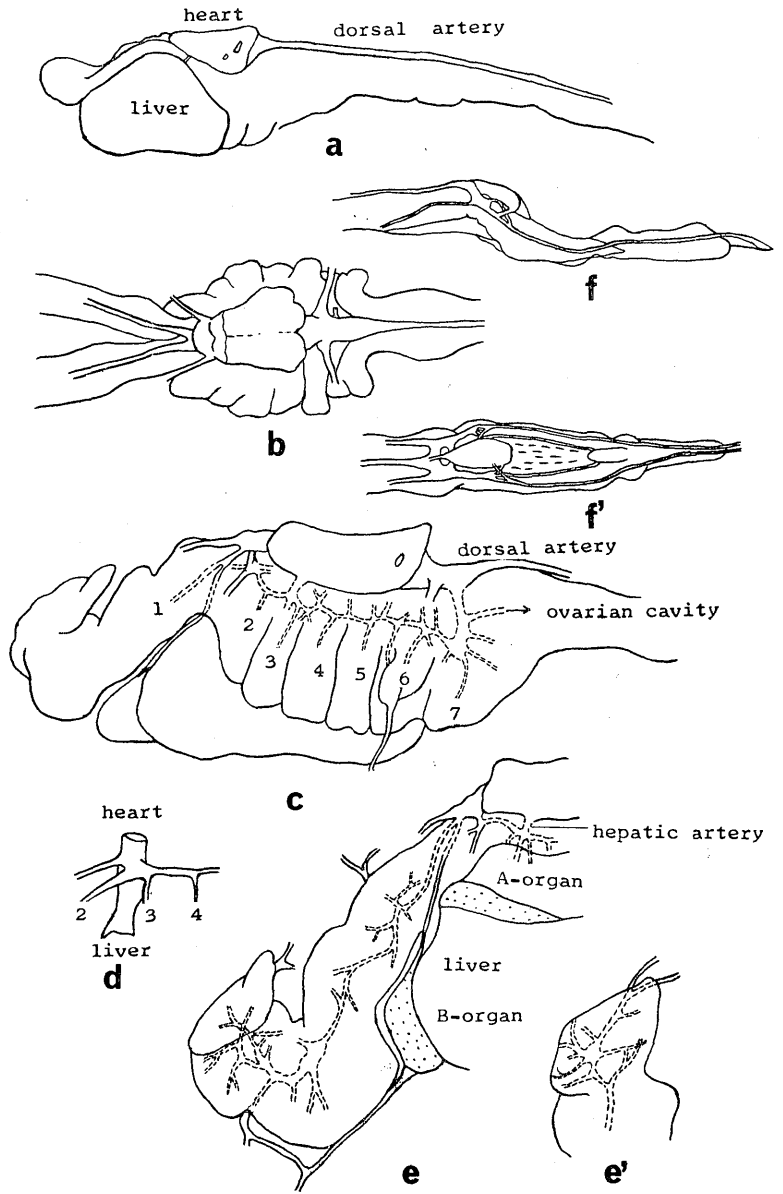


Fig. 4 Vascular system in the ovary.
 a. Late al view of the heart and dorsal artery on the ovary.
 b. Dorsal view of the heart and artery on the ovary.
 c. Vascular system in the ovary of cephalothoracic region.
 d. Blood vessels branched from the hepatic artery.
 e, e'. Vascular system in the 1st projection of the ovary in the cephalothoracic region.
 f, f'. Vascular system in the 6th abdominal segment.

卵が同時発生型^{4,7)}である関係上卵巣卵熟度がそのまま卵巣の成熟度を表わしているといふことができる。また卵巣卵の分類⁴⁾については既に述べた通りであるが卵巣の成熟度分類については卵巣中大部分を占めている卵巣卵の分類名称をそのまま使用し次のように分類した。

(1) 仁期卵巣：主として仁期卵を含む卵巣で卵径は30~50 μ の範囲のものである。但し卵径はフォルマリン固定卵について測ったものであり以下の卵径についても同様である (Plate I, 1)。

(2) 前卵黄期卵巣：主として前期卵黄期・後期卵黄期卵を含む卵巣であるが大部分の卵巣では仁期卵の次期の卵黄球期卵をかなり含んでいる場合が多い。前卵黄球期卵の卵径は70~120 μ で卵の特徴は Plate に示すとおりである (Plate I, 2)。

(3) 第1次卵黄球期卵巣：第1次卵黄球期の卵を含む卵巣であるが時として少数の仁期卵および前卵黄期卵を含んでいる。第1次卵黄球期の卵径は150~200 μ でその特徴は Plate II, 3に示している。

(4) 第2次卵黄球期卵巣：この期は非常に短く大抵の場合第3次卵黄球期卵を含んでいる。卵径は変わらない (Plate II, 4)。

(5) 第3次卵黄球期卵巣：この期の卵巣は第3次卵黄球期卵を主として含む卵巣であるが前の期の卵か次の期の卵を大量に含み、はっきりした区別はつけられないがこの卵をより多く含んでいるという点で区別をつけることにした。第3次卵黄球期卵の卵径は前の期のものと変らない (Plate II, 5)。

(6) 成熟期卵巣：成熟期の卵が大部分を占めている卵巣である。この期の卵は黄海漁場において採集される個体標本においては最早やみることができない。したがって卵の熟度分類については飼育個体について形態的な特徴を検討した。卵径は200~300 μ と増しており卵周辺の濾胞細胞層は非常に薄くなりやがて消失してくる。また、卵囊および卵間の膜から卵内にゼリー様物質⁸⁾の侵入が認められる。この期の卵巣は4月中旬以降の飼育個体に認められる (Plate II, 6)。

(7) 完熟期卵巣：排出卵の未固定卵から考えてその卵径は0.24mm前後の卵が充満している卵巣である。卵周辺の濾胞細胞層は認められない。この期の卵巣は4月下旬以降の飼育個体において認められる。

卵巣が完熟期になると当然排卵が起こることが予想されるが循環水槽による飼育では6月中旬頃まで飼育を継続してみたが過去数回の飼育実験においていづれも排卵をみる事ができなかった。またこの時期の卵巣切片をみるといたるところで分解しかかっている卵巣卵が認められ同時に卵巣囊、卵囊等も破壊されつつあり無数の濾胞細胞と思われる細胞がこれ等の上に動員されているのを認めることができる (Plate III, 2)。さらに拡大してみると卵巣内の卵および結合組織上にみられるこれ等の細胞は肥大しておりいかにも貪喰しつつあるかの如き状態を示している。

一方、排卵促進によって排卵しつつある卵巣のなかに未排出のまま残っている熟卵と排卵せずに終わった同時期の卵巣卵とを比較してみると熟卵自体には差異は認められないが排卵をおこしている卵巣では周辺の組織と熟卵との間に幼若卵が均等に発達しているのを認めることができる (Plate III, 1, 6)。これに対して排卵がおこらなかった卵巣では部分的には幼若卵が発生しているのを認めることもできるがそれ等はいづれも染色性を失い崩

解しかかっている。しかし大部分のものは熟卵の周辺に幼若卵の存在が認められない場合が多くその代りに遊走細胞がまじった慮胞様細胞と思われる細胞群が無数に動員されているのを認めることかできる (Plate III, 3) このように両者の相異点を比較してみると排卵のためには熟卵が附着している周辺組織から突発的に連続して大量の幼若卵が発生し熟卵を遊離させると同時に卵巣腔へとおし出していると考えられることかできる。しかし、囊の組織より発生する幼若卵については単に熟卵が遊離した後に発生したものであるとも考えられるかいつれにしてもこれか熟卵を排出するための機構であることには間違いのないようである。このような熟卵の排出方法は卵巣腔においても同様であり多数の幼若卵が卵巣腔外層から発生するため卵巣腔内に押し出された熟卵はこれによって圧迫されているのを認めることかできる (Plate III, 4) また、卵巣腔と排卵孔とをつなく輸卵管についても同様である (Plate III, 5) したかつて、熟卵が排出しないということは排卵時期になって幼若卵が発生しないかあるいは発生してもその量か少いかあるいは短い期間ではあるたろうか連続して発生していないためであるといえる。一方、排卵後の卵巣をみると各卵囊には仁期卵が充満しているのて幼若卵の発生かいかに急であり大量であったかということかわかると同時に熟卵が排出されるに当ってこの囊に逆流することを防ぐ役目を果しているということかわかる (Plate I, 1) しかしながらこのような突発的な幼若卵の発生に関しては生理的な問題であろうか何かその引かね的な役割をしているかという点か熟卵を排出させ得る鍵であるともいえる。

要 約

コウラエヒの排卵について卵巣の基本的な構造からその排卵上の機構について検討した。

卵巣は背面にあって左右同形であり頭胸部から尾部にわたっている。頭胸部の卵巣は中広くその縁か左右とも7枝にわかれており後方の2枚はさらに内・外枝にわかれており第6枝の外枝からは輸卵管かかっている。

卵巣内には卵巣腔かはしっておりこれにむかって結合組織性の卵巣囊か房状にならんでいる。胴部の卵巣断面においてはこの卵巣囊は6~8箇であるか各卵巣囊内にはさらに卵囊か3~5箇存在している。また卵囊中にはその壁にそって卵巣卵か成長しているか卵の成長か進むにつれて次第にその数は減し熟卵期には5~15箇となる。

卵巣卵は成長のための栄養を直接卵囊の組織を経由して受けているかこの組織へは卵巣腔壁を通る同様血管や独立して卵巣内に分布している血管を経由して供給されている。頭胸部における卵巣内の血管は外に出て色々な器官と連絡しているか肝臓との連絡か構造上最も大きい。また、卵巣腔壁をはする同様血管は排卵後極端に拡大しているのて排卵期にはこの血管を通して卵巣組織へ盛んに供給されているものかあるといえる。

卵巣の成熟については卵巣卵か同時発生型に近い発生型を示しているのて卵巣内を占める卵巣卵の分類に従って分類した。

排卵機構については排卵しなかつた卵巣と排卵しつつある卵巣とを比較した。この結果卵囊から卵巣腔へ熟卵を排出するのは卵囊壁において発生する幼若卵であることがわかった。また、この幼若卵は大量に発生し卵囊をうめて一旦排出された卵が再び逆流すること

を防いでいることがわかる。また、同時に卵巣腔に集められた卵は同様に卵巣腔壁から突発的にしてかつ無数に発生する幼若卵によって圧迫され輸卵管内の同様な機能とあいまって排卵されることもわかった。

文 献

- 1) 岡正雄・白旗総一郎：コウライエビの研究—Ⅰ。本誌, **17**, 55—67 (1964)
- 2) 日大水産学会編：水産動物解剖図譜。日大水産学会, 東京。58—67 (1958)
- 3) 入来重盛：動物の解剖。地球出版, 東京。34—40 (1966)
- 4) 岡正雄・白旗総一郎：コウライエビの研究—Ⅱ。本誌, **18**, 30—40 (1965)
- 5) Donald, M. M. : Circulation and heart function. The physiology of Crustacea I, Academic press, N. Y., 168. (1960)
- 6) Gwyneth, P. : Excretion. *ibid*, 341—366 (1960)
- 7) 山本喜一郎・他：ニジマスの成熟に関する研究—Ⅰ。日水会誌, **31**, 123—132 (1965)
- 8) Hudinaga, M. : Reproduction, Development and Rearing of *P. Japonicus*. *Jap. Journ. Zool.*, **10**, 305—422 (1942)
- 9) King, J. E. : A study of the reproductive organs of the common marine shrimp. *Penaeus setiferus* LIMNAEUR, *Biol. Bull.*, **94**, 244—262 (1948)

Explanation Plates

Plate I Structure of the ovary.

1. Ovarian bursae and cavity.
2. Eggs developing on the periphery of the egg pouch.
3. Blood sinus in the ovary.
4. The ovarian artery proceeding into the ovary.
5. Membrane between ova-follicle epitheliums.

Plate II Classification of the ovarian eggs.

1. Neucleolus stage.
2. Preyolk stage.
3. Primary yolk globule stage.
4. Secondary yolk globule stage.
5. Tertiary yolk globule stage.
6. Maturation stage.

Plate III Young eggs bringing about ovulation.

1. Young eggs surrounding ripe eggs.
2. Autolysis of the eggs after spawning season.
3. Young eggs around the ripe eggs which could not ovulate.
4. Young eggs proliferating on the periphery of the ovarian cavity.
5. Oviduct.
6. Young eggs proliferating around a ripe egg.

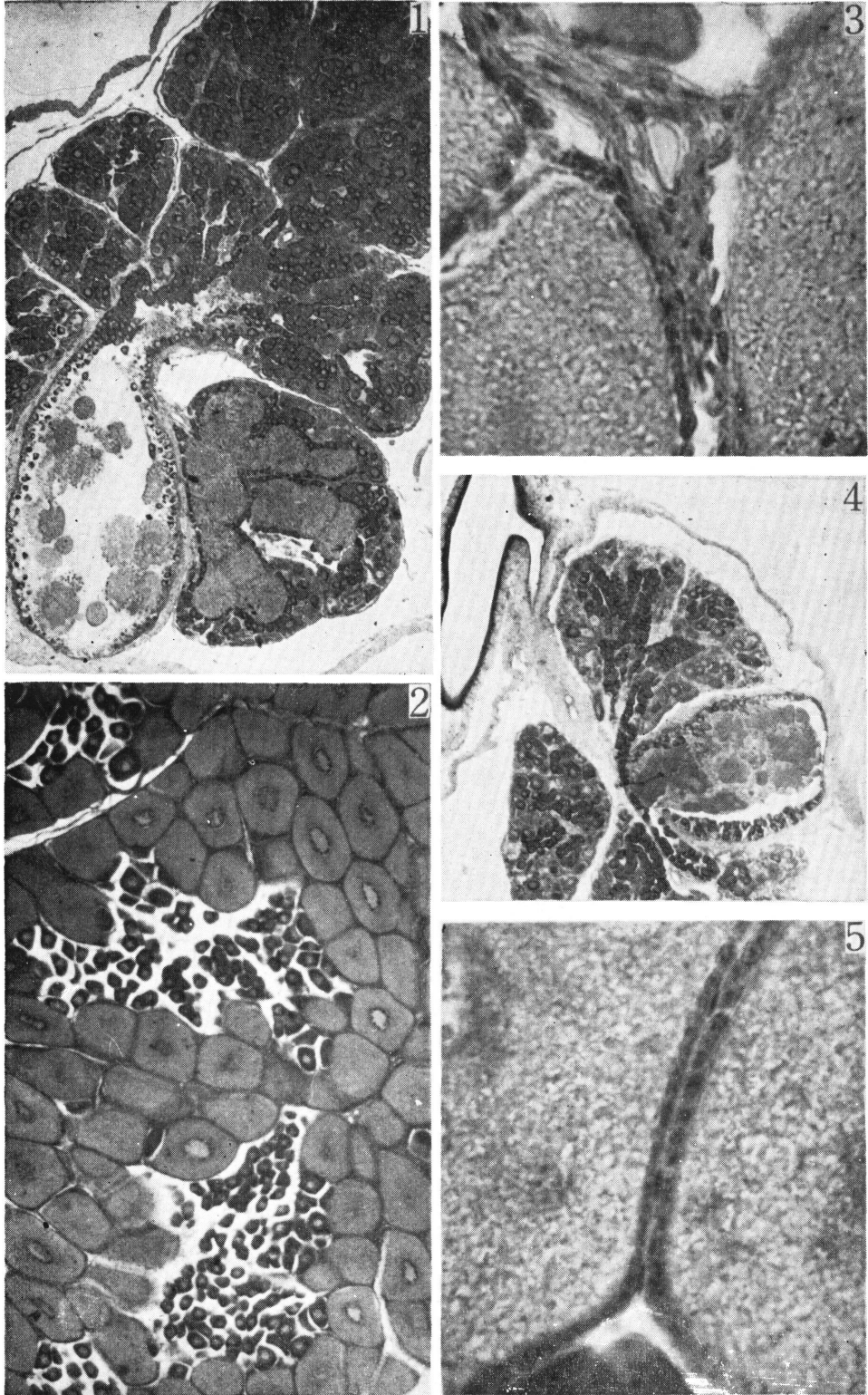


Plate I

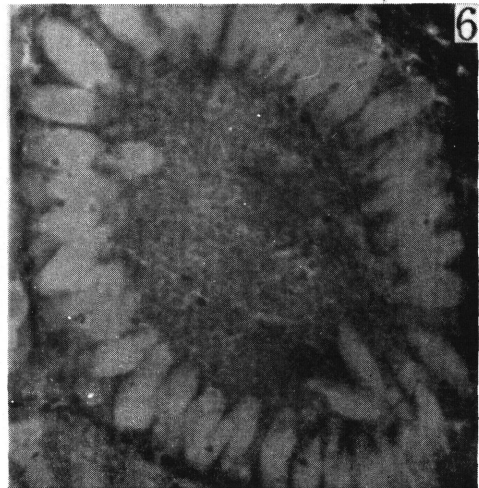
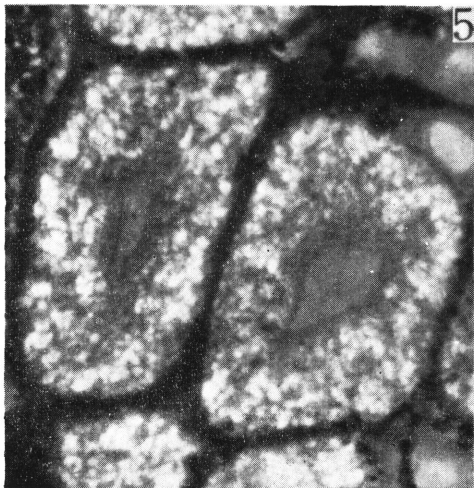
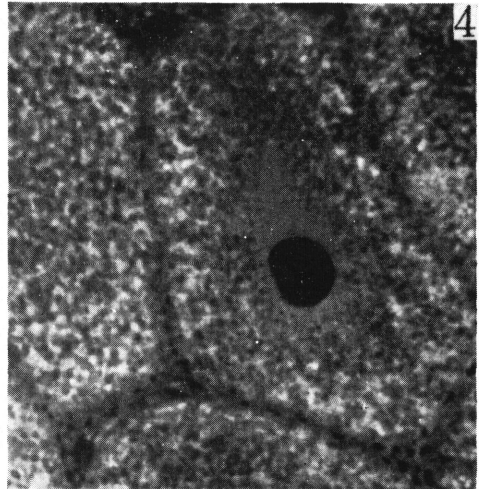
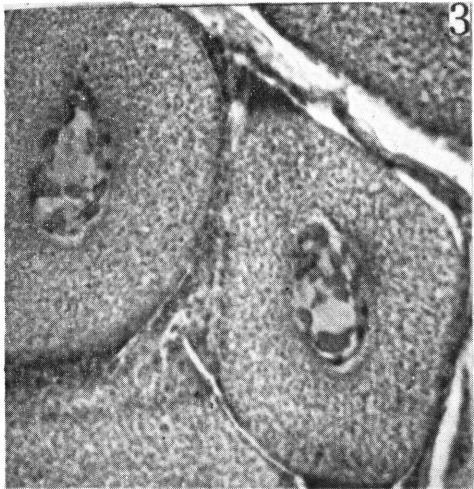
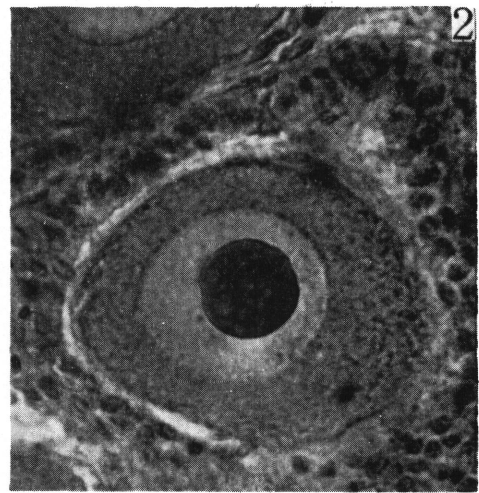
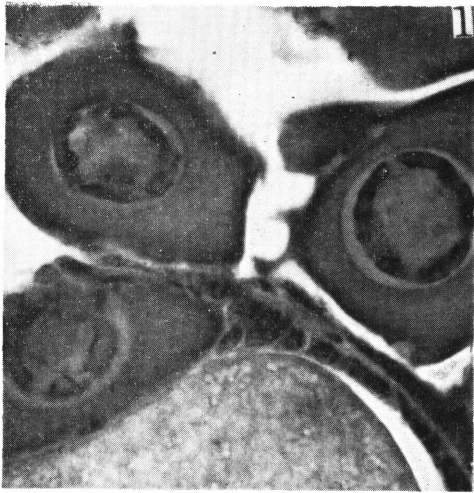


Plate I

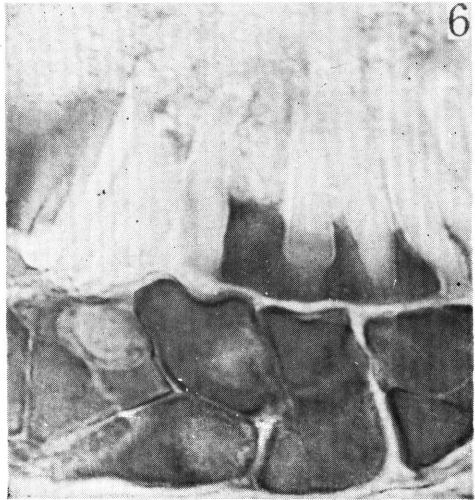
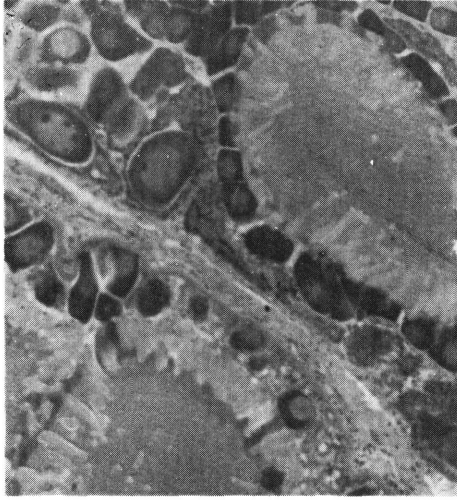


Plate II