

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

授 精 と 発 生

岡 正 雄

Studies on *Penaeus orientalis* KISHINOUE -V
Fertilization and Development

Masao OKA

Spawning of the prawn usually takes place after 12 o'clock midnight. At the same time, the pressure of mortar-shaped pieces which have pressed the front brim of the lid of the thelycum at the base of the 4th ambulatory legs is loosened, and the spermatozoa are discharged through the apertures. The spawned eggs are carried near the opening of the thelycum by the hairs about the genital pore and the front end of the thelycum. The eggs at the same time extrude some jelly-like substance to facilitate catching the spermatozoa. This extruded jelly-like substance, remaining around the eggs for some time after fertilization, disappears about 10 minutes after its extrusion. The fertilized eggs are hatched after 34 hours at a water temperature of 18-20°C, and each transformed into a zoea 6 days after hatching, and into a mysis 14 days after. The mysis is metamorphosed into a post-larva 21 days after, and it completes its metamorphosis and becomes a young prawn 50 days after hatching.

クルマエビ科に属するエビは排卵期の数か月前に交尾するが、コウライエビも同様で雌は11月中旬頃¹⁾交尾し、その際受けた精子を排卵期まで雌性生殖補助器²⁾内に保存し排卵が始まると同時に放出して卵と授精させている。また授精後の卵の発生経過についてはクルマエビ³⁾と大差ないが、親エビの形態に違いがあるように発生中のそれぞれのステージにおいても相違点がみられるので、特に目立った卵内発生および幼生発生における形態上の特徴を列記した。

材 料 と 方 法

発生経過について観察した材料は排卵促進をおこなって採卵し孵化させたものである。親エビは1966年4月上旬黄海漁場において底曳漁業により漁獲されたもののうち生きていたものを、1 m × 1 m × 1 m のキャンパス水槽に40尾あて入れ、2時間ごとに水を換え2

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。

日間にわたって海上輸送したのち飼育槽にうつした。飼育槽は塩化ビニール製で大きさは1.70m×2.50m×0.75mである。飼育には海水約2トンを入れ濾過循環しつつ70尾を約2週間飼育し、その間海水のPHは8.3から7.6に変わっていた。2週間の予備飼育後、採卵用の水槽に移したが、この水槽は0.70m×1.50m×0.65mのコンクリート製で、1槽につき10～15尾を入れ天然水を（PH8.3、比重1.024）注水しつつ排卵をまった。排卵は採卵槽に移した翌日から約20日間にわたってなされた。卵数は平均して1尾から約10万粒得られるがその一部を採り発生の観察に用いた。幼生発生の観察にはクルマエビの発生²⁾を参考とし変態の時間を予想して適当な時間間隔をとった。なお卵発生および変態を示す時間は標本中より採集した10個体のうち5個体以上が変態した時間である。

結果および考察

1. 授精

排卵時には遊泳脚を前後に動かしているが、歩脚は腹面に密接させ排卵のために排卵孔を開き同時に雌性生殖補助器（Fig. 1）よりの精子の放出を容易にしている。雌性生殖補助器は第4、第5歩脚の間にあってクルマエビ²⁾とは異った箱形をしている。また蓋に相当する部分は部厚く二重に折れまがって開き戸のようになっており中央で閉じ合っている。蓋の両側および後縁は箱の側面上端に密着している。しかし蓋の前縁は箱の前面に蔽いかぶさっており、第4歩脚の基部の臼状の部分と箱内のよく状骨²⁾とで圧着されている（Fig. 1, b, c）。雌性生殖補助器内には精子を貯えた精嚢が保持されており、産卵期になって排卵が近づいてくると、精嚢内で精子をかためていたゼリー状物質²⁾が溶け精子が活発に活動するようになる。熟卵は卵巣腔につながった輸卵管を通して第3歩脚部にある排卵孔（Fig. 1 a, b）から排出されるが、排出にあたっては、卵巣腔および輸卵管壁から大量に幼若卵が発生し（コウライエビの研究—Ⅲ）熟卵を排卵孔より圧出する。この際、排卵孔を閉じている膜は開かれるが、輸卵管が熟卵を圧出する圧力によって3mm内外にも膨大するのに反し、排卵孔の径は排卵後も変わらず0.5mm程度である。排卵は1時間以上もかかり、卵は排卵孔の剛毛、および雌性生殖補助器先端の突起、ならびにそこに生えている剛毛によって雌性生殖補助器の前面を通るように導かれる。同時に雌性生殖補助器の蓋の前縁はゆるめられ（Fig. 1 c）そこから精子が放出される。排卵孔から圧出された卵からはその内部周辺に含んでいるゼリー状物質²⁾が卵外にむかって放射状に突出し、放出された精子がこれにひっかかり易い状態になってくる。さらに突出したゼリー状物質は次第に卵の囲りに拡散し卵をとりまく厚い層となってくるが、突出後10分内外で消失している。

2. 卵内発生

授精直後の卵径は0.13～0.14mmである。排卵後4～5分して第1極体が現われる（Plate I 1）が、授精膜が卵表から次第に上ってくると第2極体が卵上に出現してくる（Plate I 2）。第1極体と第2極体との位置関係は初めは求心的ではないが、授精膜が高く上ってくるにつれて第2極体も上昇し次第に求心的に配列されるようになる。授精膜がその最大位置まで上昇したとき直径は0.20～0.24mmとなるが、卵実質は変わらず0.13～0.14mmである。第2極体はやがて授精膜をはさんで第1極体と接するようになる。卵割は全割でありかつ等割であって、第1割は18.7°Cの水温で産卵後30～40分で始まり2分後に2細胞と

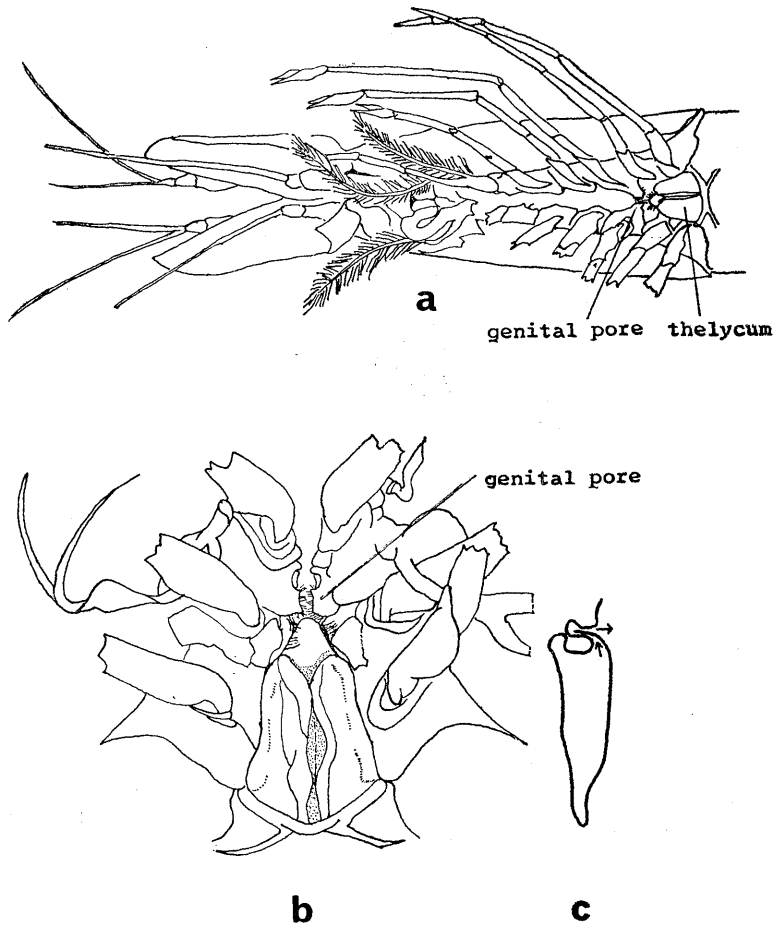


Fig. 1 Thelycum and genital pore.
 a. ventral view of the cephalothorax. b. thelycum.
 c. diagram of the loosened closing apparatus.

なっている (Fig. 2, Plate I 3). 第2割はそれより約20分後におこっているが, 断面は第1割の断面に対して直角である (Fig. 2). 以後分割間の時間間隔は次第にのびてきてやがて胚体が生じ, 産卵後約10時間で陥入腔がみられるようになる (Fig. 2). 16時間後にはこの卵の両側が中央部で少しふくらんだような形 (Plate I 4) になる. これは第2触角の原基であって孵出後 nauplius の第2肢となるものである. ついで産卵後17時間目には第2肢の原基の後方に同様な膨出部分が現われてくるが, これは将来大顎となるものの原基であって nauplius 時代の第3肢となるものである (Fig. 2). 19時間たつとこんどは第2肢の前方がふくらんできて第1触角の原基で nauplius 時代の第1肢となる部分ができる (Fig. 2). やがてこれ等の膨出部は形を整え付属肢らしくなってくる (Fig. 2). しばらくすると3対の付属肢の先端に剛毛が現われ (Fig. 2, Plate I 6) 付属肢は次第に長くなってくる. また第2肢および第3肢にはくびれがみられる. このあと付属肢はさらに細長くなり, くびれはそれぞれの付属肢を外肢と内肢にわけけるようになる. こ

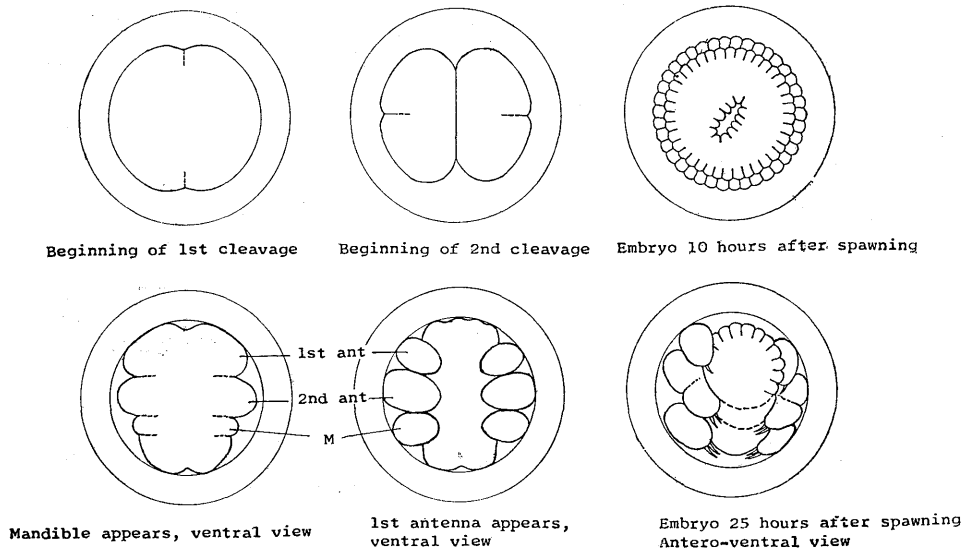


Fig. 2 Embryonal development.

の時期を卵内 nauplius と呼んでいる (Plate I 6)。卵内 nauplius は卵膜内で胚体膜に蔽われていて口唇³⁾および眼点³⁾をそなえている。産卵後34時目に卵内の nauplius は孵出するが、孵出に際してはまず胚体膜を破り付属肢を動かして卵膜にさけ目をつくり第1、第2付属肢で外界にすべり出てくる (Plate II 1)。このような卵内発生の時間経過については Table 1 に示すとおりである。これは4月28日に産卵し水温18.7°C~19.0°C の範囲における発生の時間経過である。また、水温が20°C 以上になると卵割の速度は速

Table 1. Change of egg.

Time hr. min.	Stages	W. T. °C
0	Spawning	
18	2nd polar-body appears	
39	Zygote begins its first cleavage	
41	2 cells	
1 01	4 cells	
1 39	8 cells	18.7°C
2 06	16 cells	
3 17	32 cells	
3 41	64 cells	
10 12	Embryo invagination cavity can be seen	19.0°C
16 47	2nd antenna appears	
17 12	Mandible appears	
19 10	1st antenna appears	
24 00	Small setae appear at the tips of appendages	
34 30	hatching	

くなるが卵内 nauplius まで達しないうちに死滅するので、 $18^{\circ}\text{C}\sim 19^{\circ}\text{C}$ が卵内発生には適温のようである。

3. 幼生の変態

(1) Nauplius 期

孵出直後の幼体は泳ぎまわることはできないが、しばらくすると第2肢で水をかいて時々動きだす。孵出後1時間ぐらいたつとはげしくジグザグに運きまわるようになる。また光に対しては雌性を示し明るい方に蠕集するが直射光線に対しては避けている。体形は前方がまるく大きく後方はやや細くなっている (Fig. 3)。また nauplius は次期に変態するまで5回脱皮しその形態を少しずつ変えているので、第1から第6までの亜期に分ける

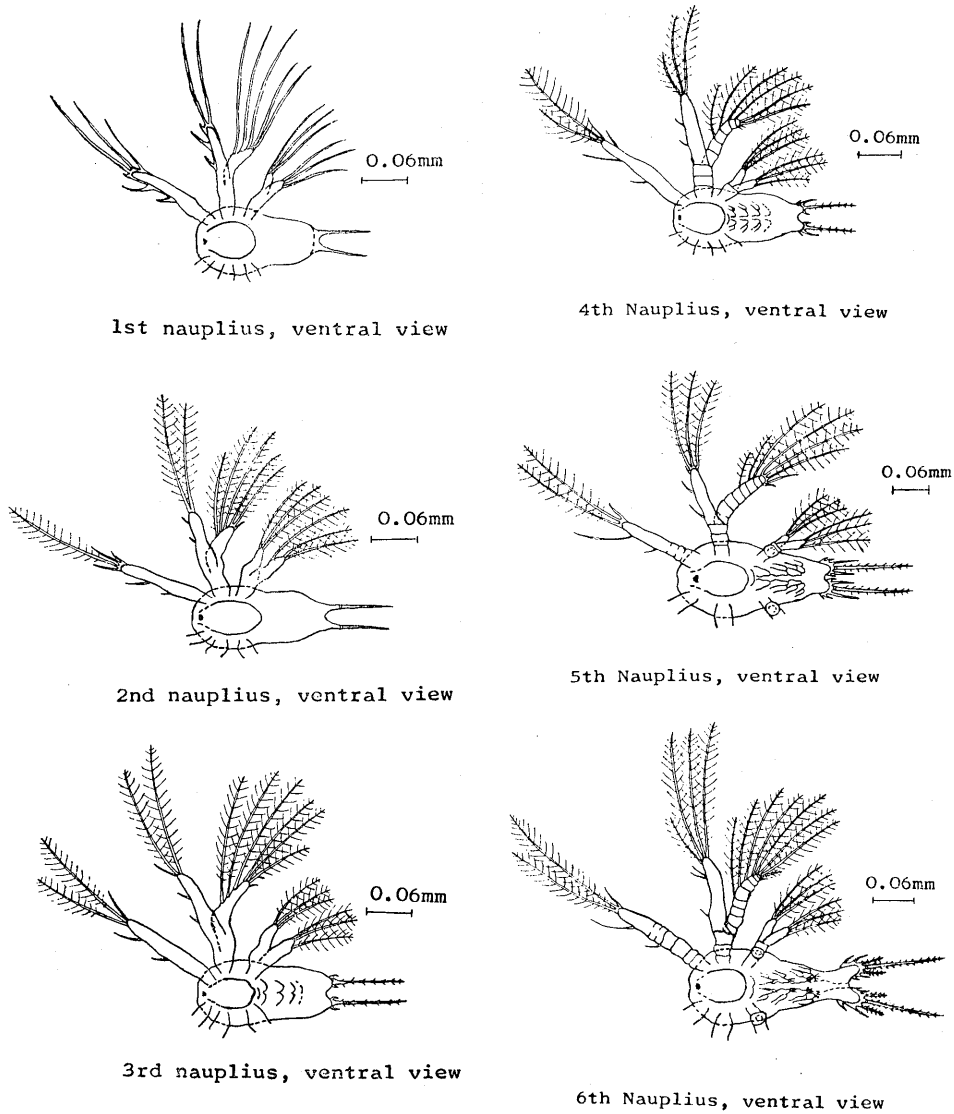


Fig. 3 Nauplius stage

に増加し第1 nauplius から第6 nauplius まで順次、5本、6本、7本、8本、9本と変化している。体後部の2本の長い棘には第3 nauplius 以降するどい剛毛がみられるようになるが、この尾部の棘式は第1 nauplius 期から順次1+1, 1+1, 3+3, 4+4, 6+6, 7+7と変化し、第6 nauplius 期では最長棘をはさむ2棘には短いどい剛毛が生えている。また、第4 nauplius 以後になると第2肢の外肢には関節が現われ、先端に近い関節では1本づつ剛毛が生えてくるがクルマエビのような棘²⁾は生えていない。この関節は脱皮ごとに数がふえ第4 nauplius で6, 第5 nauplius で7, 第6 nauplius で8と増してくる。さらに、第5 nauplius では第1肢にも関節が現われはじめるが、第6 nauplius になると4箇の明瞭な関節を認めることができる。第3肢の関節は第4 nauplius 時代から明瞭であって、第5 nauplius 以後にはこの関節の内側に球形のふくらみを認めることができ、その内部の円形の部分は歯が生えているようにみえる (Fig. 3-2)。また、体にも変化がみられ第3 nauplius になると口唇に下唇がはっきりと認められるようになる。また、腹部にはこの時期に4対の顎肢が現われてくるが、これは将来、小顎、および顎脚となる部分である³⁾。

(2) Zoea 期

水温19°C前後で産卵後約6時間経過すると zoea 期に変態する。第6 nauplius 期からは約2時間後で脱皮後不連続的にその形態が変ってくる (Fig. 4, Plate II 3)。この期

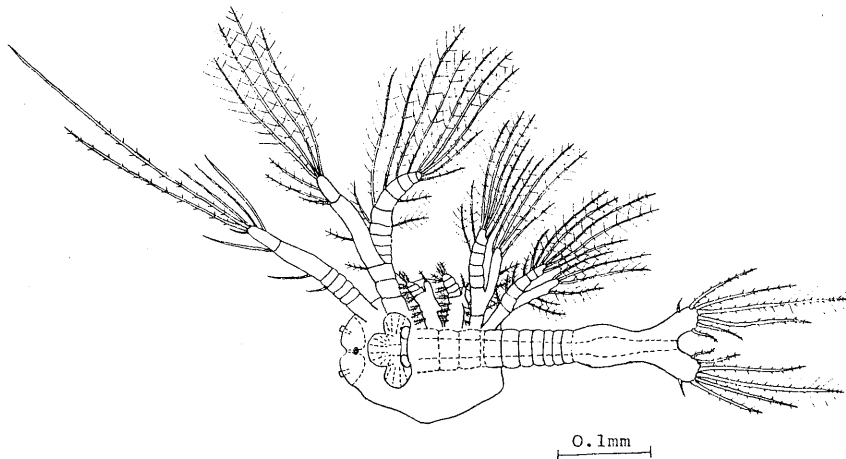


Fig. 4 1st zoea, ventral view.

では2回脱皮し3回目の脱皮で mysis 期に変態する。それぞれの脱皮時間および体長は Table 2 に示している。体長は zoea 期の終りでは当初の約2倍以上にも成長しているが、これは胴部が急激にのびたためである。nauplius 期から zoea 期に変態すると甲殻が急にはっきりとなり不規則な8角形をして体の前半を蔽っているが (Fig. 5, 6), 側面は頭胸部の上半を蔽っているにすぎない。nauplius 末期にみられる前額器官³⁾はこの期でもまた認めることができる。また、第1 zoea 期の後期には複眼となる部分が突出してくる (Fig. 5.)。胴部は細長く原体節がみられ第1 zoea 期の前期では6箇であるがやがて11箇に増してくる。尾部は nauplius の叉状部分が肥厚しそれぞれ半球形を示し

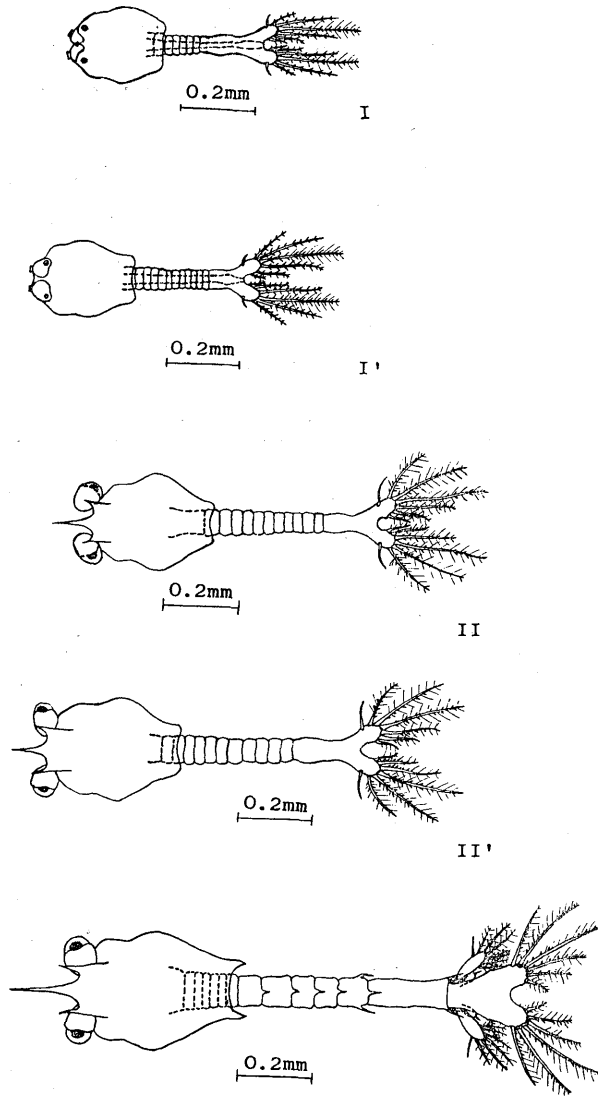


Fig. 5 Zoea stage, dorsal view.
Roman numerals show various substages.

ている (Fig. 5)。また、この部分に生えている棘の棘式は7+7で外側の短い棘を除けば全部鋭い短い剛毛が生えている。第1肢は関節によって大きく3つの部分に分けられているが第1節はさらに5つの部分に細く分けられている。第1節の第4関節と第2節の中程、および第3節の関節部分からは棘がでている (Fig. 4)；また、第3節の先端にも4本の剛毛が生え、その側面には2本の剛毛が生えている。第2肢は肢基が3節に分かれていて内肢は2節、外肢は10節に分節している。また、この内肢には9本の剛毛が生えており外肢には12本の剛毛が生えている。大顎は nauplius 時代第3肢に相当する部分であって内、外肢に分かれていたものがこの期になると両肢ともなくなってしまう。また、

nauplius 時代の頭胸部の4対の顎肢はこの期においてそれぞれ第1小顎肢, 第2小顎肢, 第1顎脚, 第2顎脚とはっきりと形を整えてくる. 第1小顎肢の基節は分節しないが, 先の方は2つに分かれ内側の肢は3節に分節している.

各肢には毛が生えた剛毛がみられる. 第2小顎肢は第1小顎肢より多少大きくその基節は同様分節しないが, 内側には5箇の半球形の突起がみられる. また, その内方の肢は4節に分かれているが外方の肢は盃型の特異な形をしている. 各々の肢には毛が生えた剛毛がみられる. 第1顎脚は基節が2つに分かれており, 内方の肢は5節に分かれているが外方の肢は分節がみられない. 内肢の先端には5剛毛, 外肢の先端には3剛毛が生えており外肢の外側には4剛毛が生えている. 第2顎脚では基節の分節は不明瞭である. しかし内方の肢は5節に分節して

おり各々からは1本ずつの剛毛が生えている. またその先端からは5本の剛毛が生えている. 一方, 外側の肢にはその先端に3本と外側に3本の剛毛が生えている. zoea 期では2回脱皮し3回目には mysis に変態するので, この期を3つの亜期に分類することができる. それ等の形態は脱皮ごとに多少異はくがその原形は保たれたままである. 甲殻はその形が次第に角張り, 後方に伸びてきて胸節を完全に蔽うようになる. また第1 zoea の後期に出現した複眼は第2 zoea になると, その形が整えられやがて前方をむくようになる. 眼の形が整ってくると同時に, 眼の上の甲殻の縁にはすどい眼上棘³⁾が現われそれ等の間から額角³⁾が伸びてくる

(Fig. 5, 6). 眼上棘には第2 zoea 期にのみ副棘が生えてくる (Fig. 6) が第3 zoea 期になると消失する. しかし額角はますます伸びてくる. 体節は第1 zoea 期の初期には6節しかみられない

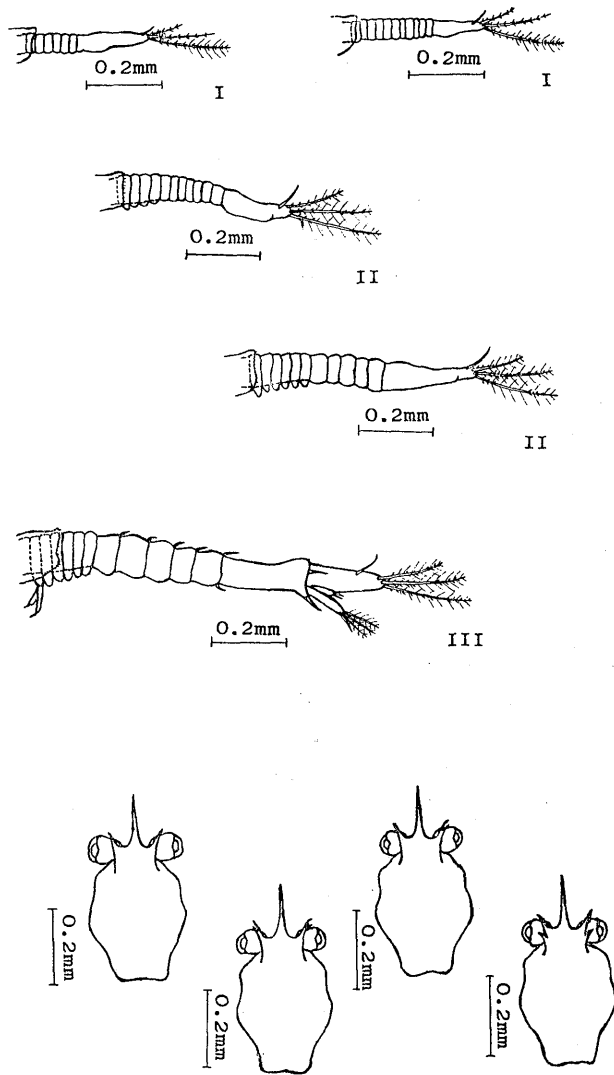


Fig. 6 Lateral view of the abdomen in zoea stage and dorsal view of the supraorbital spine in 2nd zoea stage. Roman numerals show various substages.

が、後期になると11節にふえ6節は胸節に5節は腹節に分かれてくる。また第6番目にあたる節間は長く伸び、第2 zoea 期で生じ始めていた尾節を区切る節が次第に明瞭になってくる。またこれは第3 zoea 期で完成し第6節となりその側縁および下側縁には棘が生じかつ尾肢³⁾も生じてくる。また、胸節には付属肢が生じてくるが第1節目のものは第3顎脚となってくる³⁾ (Fig. 6)。尾節の棘式は第2 zoea までは7+7であるが、第3 zoea になると8+8とかわってくる。また、尾肢にも棘が生え外肢の先端付近には7本の棘がみられる (Fig. 5)。

(3) Mysis 期

水温19°C前後で第3 zoea 後約2日目に mysis に変態する。産卵後からは約2週間目である。形態は一層親の形に似るようになる。また、体長も1mm以上になり運動も活発になってくる (Fig. 7)。この期も前の期の場合と同様2回脱皮し3回目に post-larva へと変態するが、脱皮間の間隔は第2 mysis 期が特に短く約1日である (Table 5)。形態上の特徴的变化をみると、甲殻は頭胸部を蔽いその形は親と同じようになる。また、nauplius 期以来の第1肢、第2肢は次第に触角らしくなってくる。しかし、その機能はまだ遊泳に使用されているにすぎない。また、遊泳には発達しきった5対の胸肢が使用されていて第3顎脚も補助的な役目を果している。このため遊泳も力強く水槽の中層および上層を遊ぎまわりますが、泳ぐときは頭を下方にむけた変則的な形で泳いでいる。この期では脱皮にともなう形態上の変化は見分けにくいだが体が次第に細長くなっていくことはよくわかる。甲殻における眼上棘は脱皮ごとに小さくなっていく (Fig. 8)。肝上棘⁴⁾は第1 mysis 期に出現し同時に前側角棘⁴⁾も現われてくる。額角は各期とも眼柄より伸びているが、その上縁には第2 mysis 期では1箇、第3 mysis 期では2箇の歯がみられる (Fig. 8)。腹部の体節中第6腹節目は脱皮のたびによく長く伸

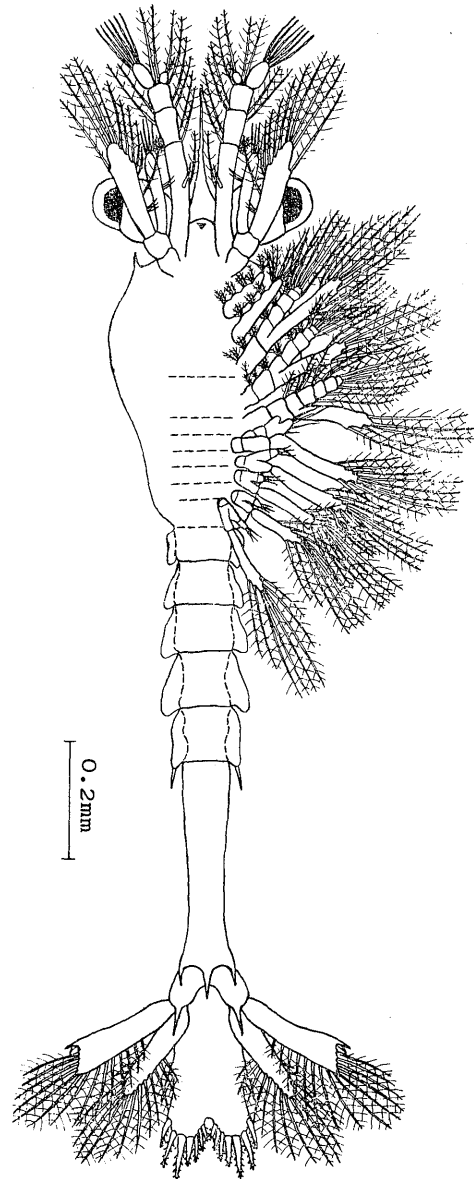


Fig. 7 1st mysis, ventral view.

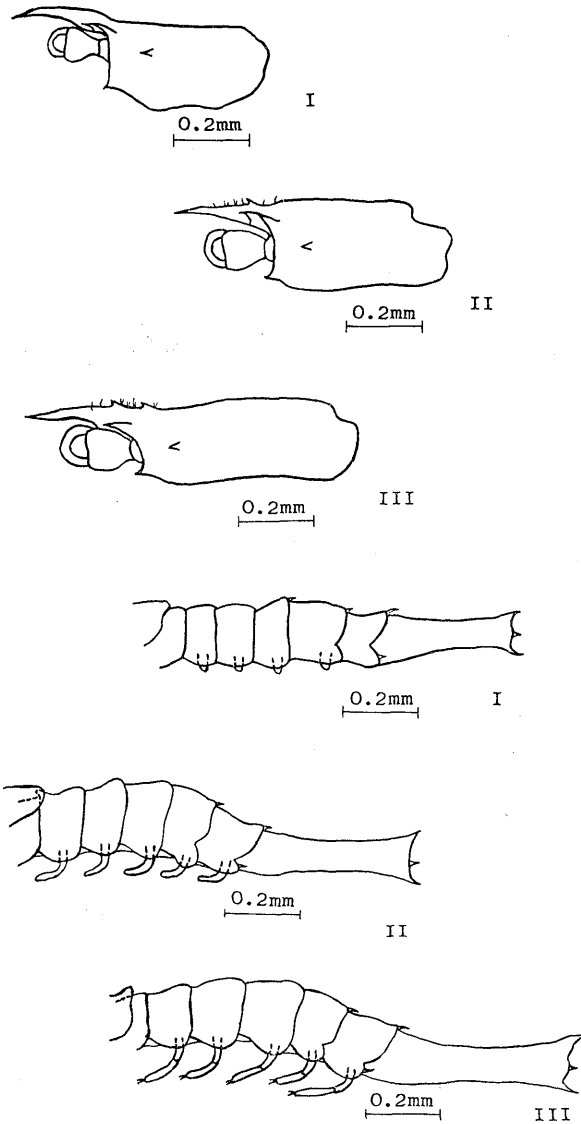


Fig. 8 Lateral view in mysis stage. Roman numerals show various substages.

びてくる。第6腹節の後縁にはその腹部に面したところに長く棘が生じてきて、尾節ではその叉状の突起が脱皮ごとに小さくかつ次第に近づいてくる。また、棘式は8+8で変わらないが、第1 mysis 期では尾節の側方棘が1本であるのに第2 mysis 期では2本となり第3 mysis 期には3本となっている。尾肢はよく発達していてその肢基には最初は1本の棘があるが、第2 mysis 期以後になると2本となっている。また、尾肢における外肢の剛毛は2本の棘を含めて16, 18, 22本と脱皮のたびにふえている (Fig. 9)。第1触角は3節に分かれているが第3 mysis 期にはその第1節の基部に平衡器³⁾があらわれてくる。最先端の第3節には2本の鞭毛の原形があり、外方には6本内方のものには2本

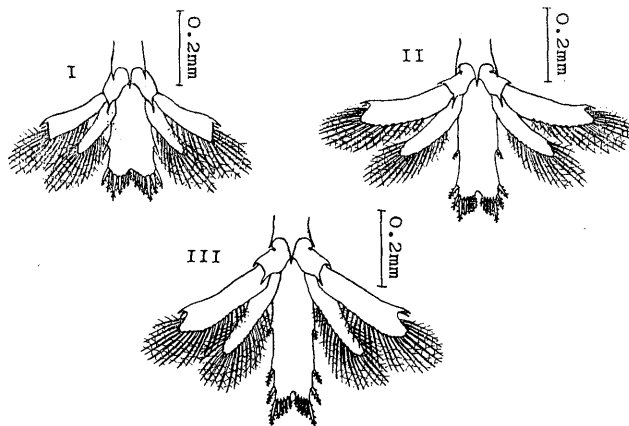


Fig. 9 Telson in mysis stage, ventral view. Roman numerals show various substages.

の剛毛が生えている。しかし第3 mysis 期になると内方、外方ともに2節にわかれていて内方の剛毛は4本となる。また、外方の独特な6本の剛毛は感覚毛³⁾である。第2触角の基部は2節に分かれており、第1節のふくらみのなかには排泄器官^{2・3)}が生じている。外肢は平たくなっており毛が生えた剛毛はそれぞれの期で順次11本、19本、23本と増していく。内肢は棒状で先端に4本、内側面に2本の剛毛が生えているが、第2 mysis 期では先端の2本のみとなり第3 mysis 期では3本となっている。また、その内肢は4節に分かれている (Fig. 10)。歩脚は最初から脚基^{2・4)}が2節に分かれていて第1歩脚～第3歩脚にはその先端にはさみがあらわれはじめる。これは第3 mysis 期になるとますます明瞭になってくる。さらに第2 mysis 期では第1歩脚～第3歩脚は4節にわかれているが、第3 mysis 期になると5節にわかれてくる。しかし残りの2歩脚は第2 mysis 期から5節にわかれたままである。遊泳脚は mysis 期では本来の機能は働かないが、第1 mysis 期でその芽が出始め第3 mysis 期になると長くのび2節に分かれてくる。またその先端には2本の剛毛が生えている (Fig. 8)。

(4) Post-larva 期

第3 mysis 期になってから水温19°C前後で約3日後に第1 post-larva 期へと変態する。産卵してからは約21日目である (Table 2)。この期になると遊泳脚によって水平に泳ぎまわるようになる。ことに第3 post-larva 期以後は水底をはいまわりはじめるが、本格的になるのは post-larva 期の中頃頃からである。この期では脱皮回数が多く20回以上である。したがってこの期の期間も長く約1ヶ月ほどで、その間に脱皮しつづけば少しずつその形態を修正し親と同一の形態になり、体長約3cm近くにまで成長する (Table 2)。第1 post-larva では額角の相対的長さが mysis 期より減じ眼柄とほぼ等しくなる。また、額角背面の歯は2歯で第3 mysis 期と変らないが、第2期で3歯となり第5期では5、第8、9期では上縁で6歯、下縁で2歯と増し額角の長さも伸び眼柄の1.5倍となる。18 post-larva 期になると歯数は上縁で8、下縁で3或いは4となり成体の数と同じになる。眼上棘は第1期から全く消失しているが、中期以後の期になると再びあらわれ他の棘もますますはっきりとしてくる。胴部では mysis 以来第5、第6節の外骨格の側方後縁の中央部に棘がみられるが、第6節のものは特に長い。尾節の叉状は消失しかかって

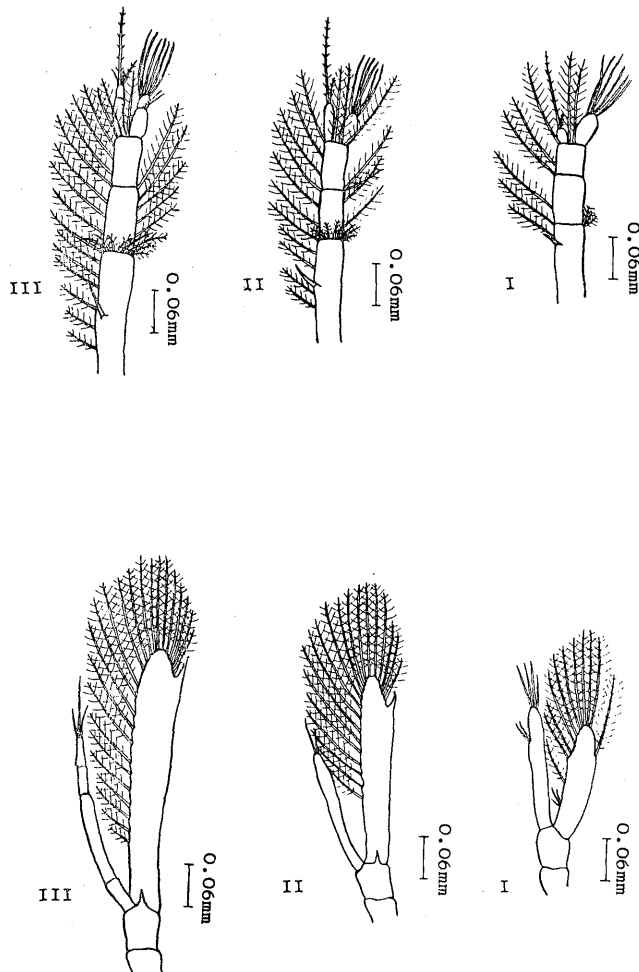


Fig. 10 1st and 2nd antennae in mysis stage. Roman numerals show various substages.

いるが第2期まではこの様子がかすかに認められる(Fig.11). しかし第3期以後は叉状はみられず中央部が逆に突出してくる. また, 尾節の棘で側縁の3本以外は次第に消失してくるが成体ではこの3本も消失している. 第1, 第2期における尾節の棘式は8+8で6~7期まではわからない. 尾肢は第1期においては第3 mysis期とほとんど変りないが, 第5期以上はその外肢が尾節より長くなる. 第1触角ではその基部の平衡器^(*)が一層はっきりしてくる (Fig.11). また, 第3節の先端にある外べんは第1期では2節であるが第2期では3節となっている. さらに第5期では4節となり第8, 9期では9節と増加している. 内べんも次第にその節を増してくるが第1期では3, 第2期では4, 第4・5期では5, 第9期では12と増してくる. 外べん上の感覚毛は第4・5期には外べんの先端から第3節上にかたよってくるが, 脱皮にともなって次第に下方の節にうつってくる. 第2触角外肢は第1期から第3期までは前の巾が基部の巾より大きい, 第4・5期からは

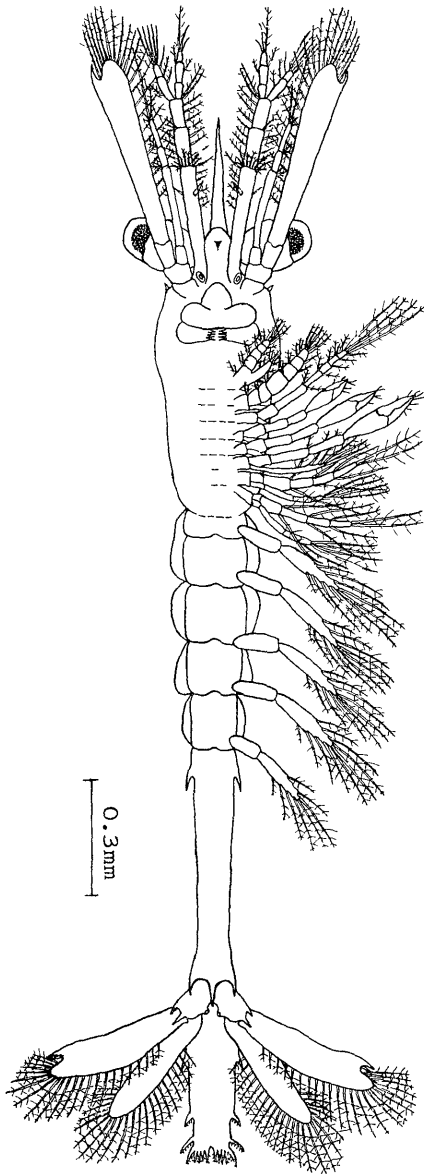


Fig 11 1st post-larva, ventral view

る第4歩脚基部の白状のものがゆるめられ、補助器の両側前方から精子が放出される。排出卵は排卵孔縁辺および生殖補助器前端の突起に生えている毛によって生殖補助器の開口部に導かれてくる。同時に卵内のゼリー状物質は外部に突出して放出された精子がひっかかり易いようになり、授精を容易にしている。授精された卵は水温 $18^{\circ}\sim 20^{\circ}\text{C}$ の間では34時間30分後に孵化する。その間の卵の発生については Table 1 および Fig 2, Plate I に示すとおりである。また、孵化後6日間で zoea に変態し、14日半で mysis に21日で post larva に変態する。そして50日目に稚エヒへと変態を完成するかその間の時間経

等巾になり第12・13期では前方が基部の巾よりやや小さくなっている。しかもその外側は部厚かたいふちとなっている。また、内肢は第1期では外肢より短いか第4期になると外肢より長くなる。歩脚ではその脚基が2節に分かれていて内肢は5節にわかれている。外肢は第2期から消失しているが第4・5脚には中期頃に再び現われてくる。また、4・5期から第1から第4歩脚までの基部には、関節鰓がみられるが第5脚にはあらわれてこない。遊泳脚は歩脚と異って post larva 期に出現し完成されるからその形は急速に変化してくる。脚基は最後まで無節であり茎部は第1期から第6・7期頃までは巾がせまいが、その後は次第に巾を増してくる。また剛毛は第1期で8~10, 第5期で18~20, 第13第14期で30と増加している。しかしその剛毛の長さは逆に次第に短してくる。第8・9期には内肢が生してくるが剛毛はまた生えていない。この内肢も脱皮ごとに長くなり、最終回の脱皮時には周辺に毛が生え外肢の%程度の長さになっている。

要 約

授精の状況、卵内発生、幼生発生についてその形態的特徴を記載した。排卵と同時に雌性生殖補助器の蓋に相当する部分の前縁を締めつけてい

過, 温度等については Table 1 に示している また, それぞれの変態過程については Fig. 3~Fig.11 および Plate 2 に示しているが, 幼生の変態速度は卵発生同様水温の影響を受け易く, 適温24°Cでは全変態の経過時間は前者の%程度となる.

文 献

- 1) 范景泉: 淡水養対蝦初歩成功, 中国水産, 26—27 (1958)
- 2) 岡正雄・白旗絵一郎: コウイエビの研究—I, 長崎大水研報, 17, 55—67 (1964)
- 3) Hudinaga, M.: Reproduction, development and rearing of *P. Japonicus*, *Jap. Journ. zool.*, 10, 305—422 (1942)
- 4) 池末弥: 有明海におけるエビ・アミ類の生活史, 生態に関する研究, 西水研報, 30, 1—124 (1963)

Explanation of Plates

Plate I. Embryonal development.

1. 1st polar body appear on the cytoplasm of the fertilized egg.
2. 2nd polar body appear.
3. 1st cleavage.
4. Embryo swelling their middle part, the root of 2nd appendage.
5. Nauplius in egg-membrane, 25 hours after spawning.
6. Nauplius in egg-shell before hatching.

Plate II. Larvae.

1. Nauplius stage, immediately after hatching.
2. 3rd nauplius stage.
3. 2nd zoea stage.
4. 3rd mysis stage.
5. Young prawns, 76 days and 100 days after hatching.

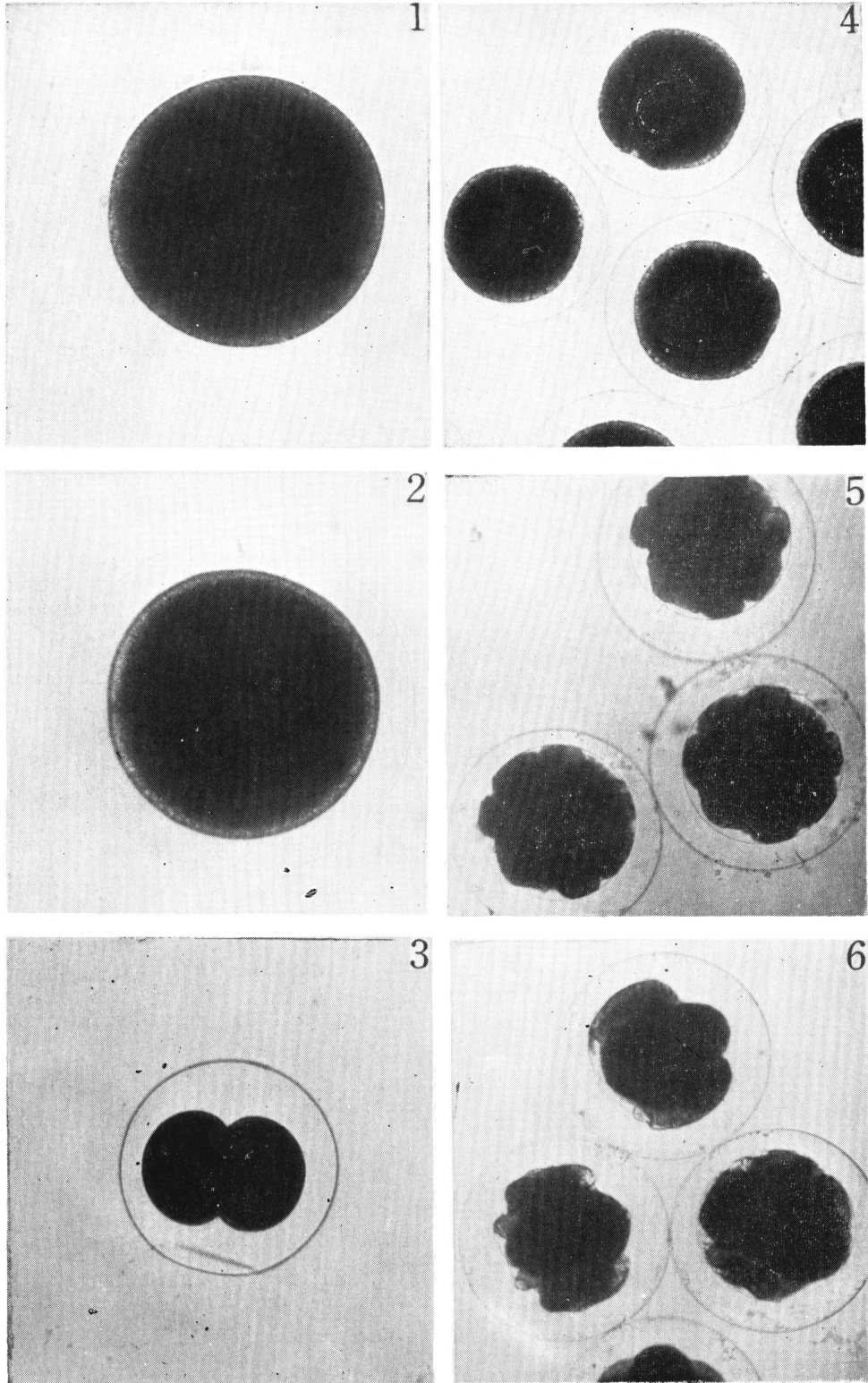


Plate I

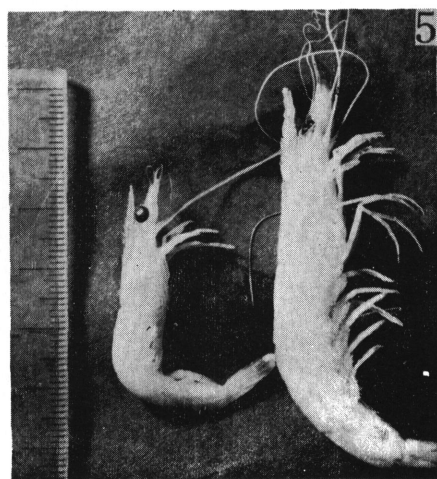
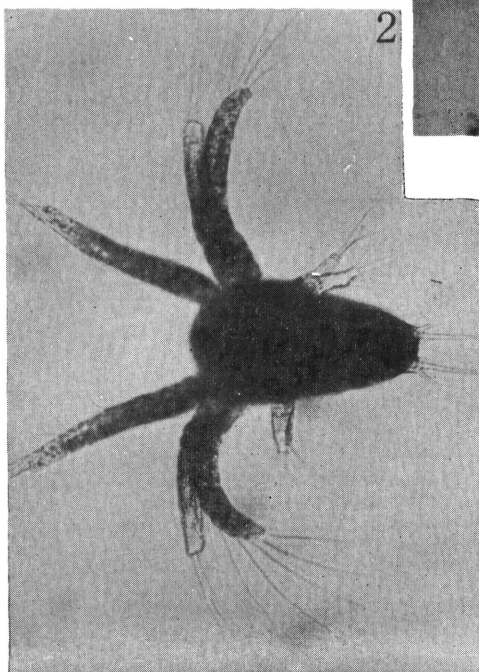
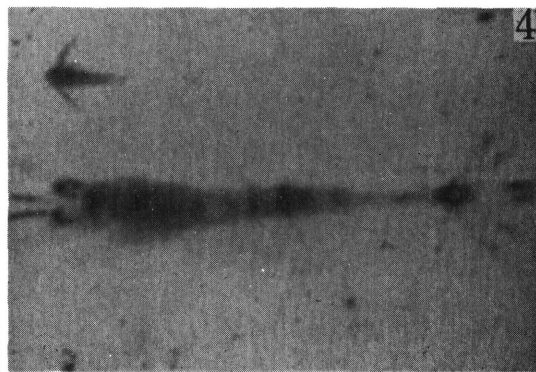
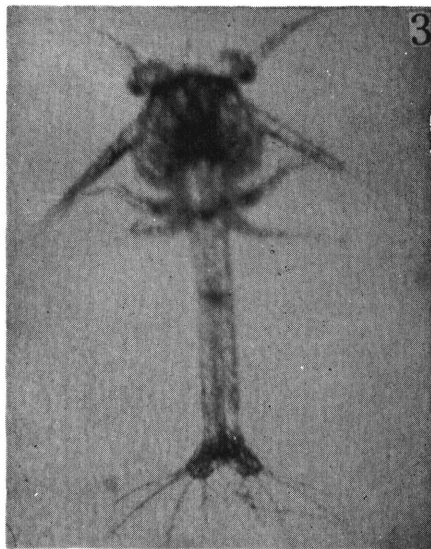


Plate I