

陸水産橈脚類 *Sinodiaptomus valkanovi* の発生

富 川 哲 夫

Abstract

The present paper deals mainly with development of a fresh water copepod, *Sinodiaptomus valkanovi* KIEFER.

An egg of this species is of the mesolecital type, and is opaque because of abundant yolk. After fertilization it is 0.07-0.1 mm diameter and light green in color. Eggs hatched out in 52 hrs after fertilization at 18-20°C.

Cleavage of the egg is not a holoblastic type but a special superficial type. At yolk pyramid stage the cleavage furrow abruptly proceeds to the center of the egg, and forms a complete blastomere. Nuclei move gradually toward egg surface with the progress of cleavage, reaching to egg surface at 128 cell stage. At 19 hrs after fertilization the blastula is completed.

Blastopore invagination in gastrula stage of this species begins at 22 hrs after fertilization, showing a concave gastrula, and blastopore is large. It shows a large triangular cavity at the highest concave stage.

はじめに

この研究は陸水産橈脚類 *Sinodiaptomus valkanovi* KIEFER の正常発生に伴う外部形態の変化と、発生期間などを明らかにするために行ったものである。

甲殻類の卵の発生に関する研究は数多くあるが、一般に十脚類を対象としたものが多く、橈脚類に関するものは少ない。

海産の橈脚類では、*Calanus finmarchicus* の発生が Marshall & Orr (1955) によって報告されている。陸水産橈脚類では Amma (1911) によって、*Cyclops* 属および *Diaptomus* 属の発生について詳細な報告がある。また、*Cyclops viridis* の発生は、Fuchs (1914) により報告されている。

材料および方法

この研究に使用した材料は、兵庫県三木市にある溜池より直接採集したものを飼育して用いた。産卵前の雌雄を 1 : 2 の割で、30 ml 容試験管に収容して産卵させたものから、直接卵囊だけを取り、小形シャーレに収容して観察した。

本種の卵は、中黄卵の形態を示すが、卵黄が豊富なた

め不透明である。受精卵は、淡緑色を呈し、卵色は発生途中で変化することはない。

受精卵および発生各期の卵径は、0.07-0.1 mm である。卵数は体長と比例し、15粒から50粒程度である。卵の観察には特別な染色剤は使用しなかったが、発生初期における卵割溝、および卵内における発生経過の観察にはパラフィン組織切片を作製して行った。切片用の材料は、ブアン液で固定後80%アルコールで保存し、切片は 5 μ の厚さに切った。染色は Weigert 氏の鉄ヘマトキシリンと、Van Gieson 氏のピクロフクシンの二重染色を行った。

観 察

(1) 発生期間

同一の雌から産卵したものを孵化まで飼育して観察した結果、水温18~20°Cにおいて52時間程度で孵化が行われる。各期の所要時間はつきのごとくである。

- | | |
|-------------------|------|
| 1) 1細胞期より卵黄錐期形成まで | 16時間 |
| 2) 1)期到達後より胞胚完了まで | 6時間 |
| 3) 2)期到達後より囊胚完了まで | 20時間 |
| 4) 3)期到達後より孵化まで | 10時間 |

しかし、これらの所要時間は、外界の状況とくに水温によって左右されることは当然のことで、著者が行った観察では、飼育温度の上昇にともなって発生期間の短縮がみられた。

(2) 発生経過の区分

発生にともなう形態変化の記述には、全発生の経過を、幾つかの区分に分けて行うのが便利である。主として、外部形態上の変化を基準として、つきのごとき区分をした。

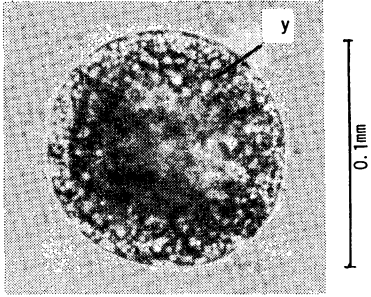
- 1) 卵割および胞胚期…受精後より22時間まで。受精直後から卵黄錐期を経て、胚盤形成、胞胚まで。
- 2) 囊胚期……22時間後より42時間まで。原口の陥入より眼葉、中内胚葉の形成まで。
- 3) 器官形成期……42時間より52時間まで。内胚葉と中胚葉の分化、原口の閉鎖、ノープリウス眼、附属肢の形成完了まで。

(3) 外部形態の変化過程

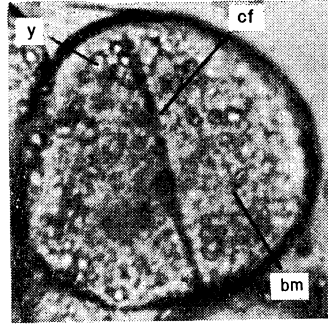
卵の外部形態の変化過程を正確に記載することは卵の発生では最も重要なことで、発生にともなう形態の変化過程を生きた卵を主にして観察した。

- 1) 卵割および胞胚期

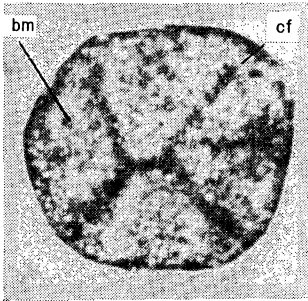
EXPLANATION OF PLATES



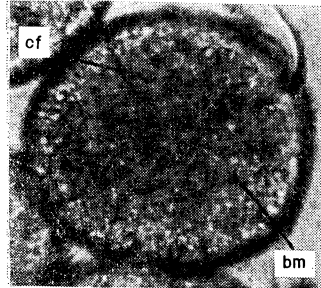
1. Immediately after fertilization, surface view.



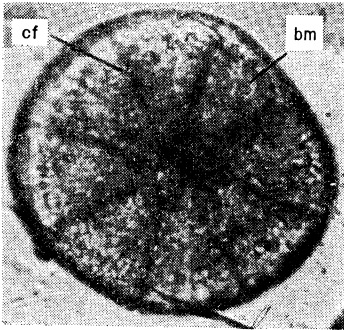
2. 2-cell stage, surface view. 2hr. 30min.



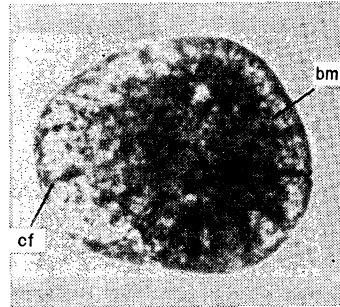
3. 4-cell stage, dorsal view. 4hr. 50min.



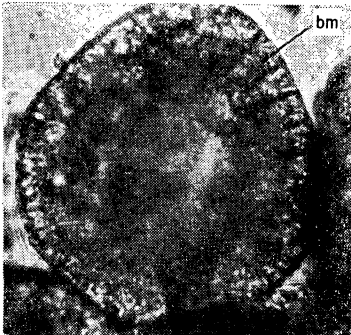
4. 8-cell stage, side view. 6hr. 20min.



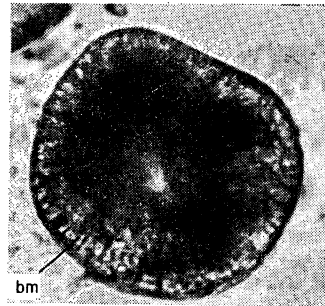
5. 16-cell stage, dorsal view. 7hr. 40min.



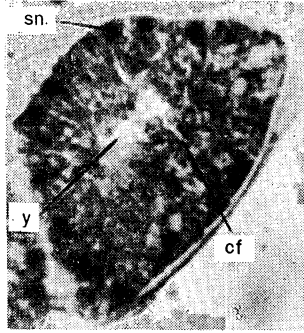
6. 32-cell stage, dorsal view. 9hr.



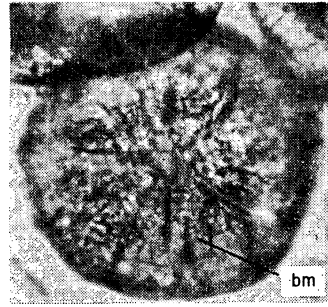
7. About 60-cell stage, dorsal view. 12hr. 20min.



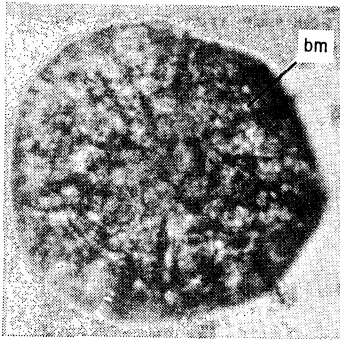
8. About 120-cell stage, dorsal view. 13hr. 50min.



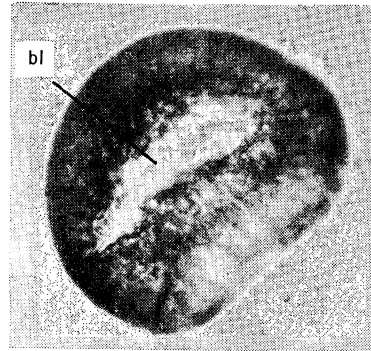
9. Yolk pyramid stage, sectional view. 16hr.



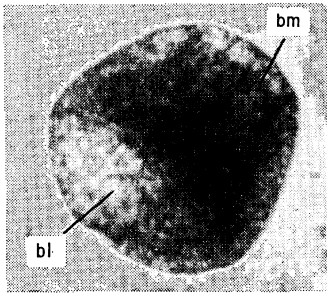
10. Blastula stage, dorsal view. 19hr.



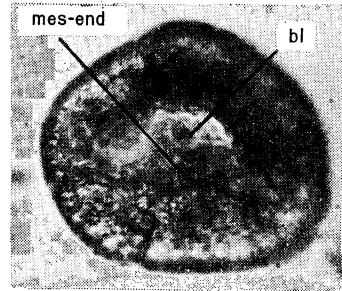
11. Gastrula stage(invagination of blastopore), dorsal view. 22hr.



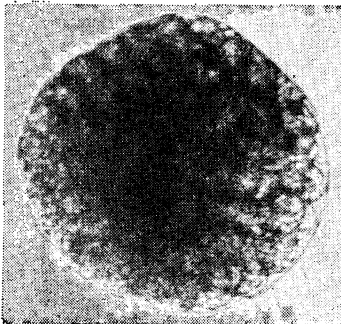
12. Gastrula stage(invagination of blastopore), ventral view. 26hr.



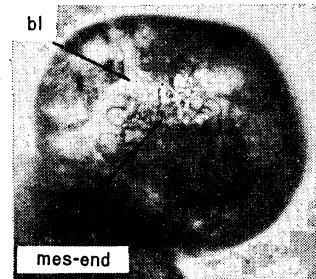
13. Gastrula stage(invagination of blastopore), side view. 28hr.



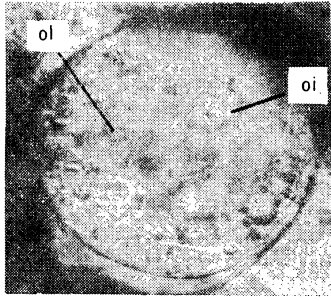
14. Gastrula stage(invagination of blastopore), ventral view. 30hr.



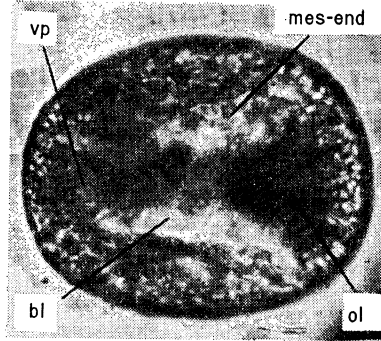
15. Gastrula stage(invagination of blastopore), dorsal view. 34hr.



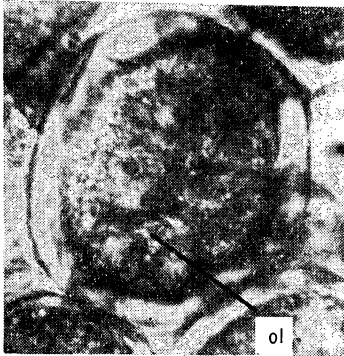
16. Gastrula stage(invagination of blastopore), ventral view. 40hr.



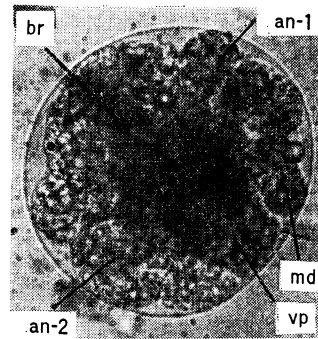
17. Gastrula stage (invagination of blastopore), dorsal view. 40hr.



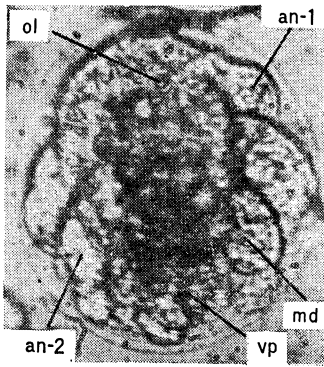
18. Stage of germinal disc formation, ventral view. 42hr.



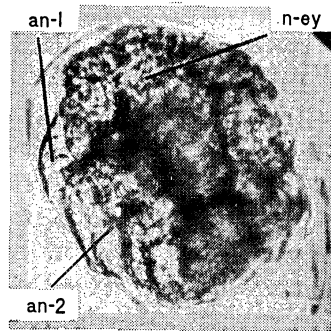
19. Stage of germinal disc formation, dorsal view. 42hr.



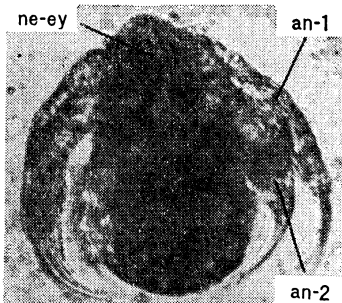
20. Nauplius stage, ventral view. 46hr.



21. Nauplius stage, dorsal view. 48hr.



22. Nauplius stage, dorsal view. 50hr.



23. Hatched out, dorsal view. 52hr.

an-1 : 1st antenna
 an-2 : 2nd antenna
 bm : blastomere
 br : brain
 bl : blastopore
 cf : cleavage furrow
 md : mandible
 mes-end: mesoendoderm cell complex
 ol : optic lobe
 oi : oil
 ns : nucleus
 vp : ventral plate
 y : yolk

本種の卵は受精後2時間30分に第1卵割面の形成によって、卵表面に等大の2細胞に分裂するごとく観察されるが、切片での観察では割溝は浅く不完全なため全割は行われない。(PL. 2)°

受精後4時間50分で第2卵割面が第1卵割面に対し直角に形成され4細胞期(PL. 3)となり、6時間20分には第3卵割が行われる。第3卵割は緯割が行われ、第2卵割面のほぼ中央部、すなわち赤道面に沿って形成され8細胞期(PL. 4)となる。各割球は卵表面上それぞれ等大で、整然と並ぶのが観察される。その後も卵割はつづいて行われ、受精後7時間40分には16細胞期(PL. 5)、9時間後には32細胞期(PL. 6)となり、しだいに割球数は増加する。一方卵内における卵核は分裂を行って核数を増加しながら原形質と共に卵表面に向かって移動する。受精後12時間20分には64細胞期(PL. 7)となり、13時間50分後には128細胞期(PL. 8)となる。この時期の分裂核は卵表面に到達して胚盤葉となる。受精後16時間を経過するころ、細胞数は300前後となり、割溝は卵内深く進入し、卵黄の大部分は割球に分けられて卵黄錐期となり、卵の中央には中心卵黄体が残る(PL. 9)。

その後核分裂はつづいて行われ、細胞数は増加し、割球の高さはしだいに減じて卵割腔は広がる。この時期の卵表面上の形態には大きな変化は認められないが、割球は分裂ごとに増加し、卵表面に核を收容する細胞は極めて扁平となる。受精後19時間には胞胚が完成される。(PL. 10)。受精後20時間を経過するころ、将来卵の後部に相当する部分に、比較的短い割溝が現われ、やがてこの部分の細胞数は増加する。これが原口となる部分である。

2) 囊胚期

受精後22時間を経過すると、原口の陥入が開始されるが、卵表面上は胞胚にひきつづいて表割が行われ、細胞数は増加する(PL. 11)。原口の陥入部となるべき細胞の密集部は、最初表面に少し窪みを生じ、この窪みを中心として細胞が放射状に並ぶ。やがて原口部位ならびにその周辺は、しだいに拡大すると共に、窪みはやがて凹所に発達し(PL. 12)て、細胞の沈入は急速に進み、その下には短時間に多数の沈入細胞が集積して、細胞塊を形成する。この沈入細胞の塊りは、中胚葉と内胚葉の分化の明らかでない中内胚葉細胞団である。やがて、原口より沈入した細胞は、つきつきと前方に送り出される。原口下の中内胚葉細胞団は、自身の細胞分裂によってしだいに増加する。さらに原口陥入部は、じょじょに拡大し、細胞沈入の最も盛んな時期には、縦横径とも大きな楕円形凹所(PL. 13)から三角形凹所まで発達する(PL. 14)。この時期の卵の外部形態は、原口陥入当初はほぼ円錐形であつたものが、陥入が盛んになるにつれて高さがしだいに減じ、やがて胚体は浅い皿状を呈す

ようになる(PL. 15)。

受精後34時間を経過すると、背面のほぼ中央部より幾分前側に、赤色の眼葉が小さな点状となって現われる。原口からの細胞沈入は広い陥入部全域の至るところで行われる。受精後40時間を経過するころには、原口前後の外胚葉の発達によって原口はしだいに縮小し、H字形を呈するようになる(PL. 16)。この時期の卵表面には大形の油球が現われ(PL. 17)、また胚体内部では未分化の中内胚葉細胞団は、しだいに分化の方向に向うようになる。

3) 器官形成期

原口のH字形の前後は細胞の増殖によって、まもなく連接する(PL. 18, 19)。原口陥入にともなって沈入細胞は盛んに増殖し、やがて山形状の細胞密集部を形成する。この山形状帯の頂上部分にある大形の細胞密集部域が眼葉で、後に発達してノープリウス眼となる。この時期に山形状帯の後側に、外胚葉から分化した1対の隆起した腹板が現われる。受精後46時間を経過すると、胚体背面の油球は、表面からは認められなくなる。この時期に原口の閉鎖が行われる。

同じくこのころに山形状帯の側面から、3対の附属肢の基部が出現する(PL. 20)。それぞれ第1触角、第2触角、大顎の原基で、これらは発達して遊泳肢となる(PL. 21)。つきに眼葉は、しだいに胚体前部に移動し、やがて大形のノープリウス眼にまで発達する。形状はx状を呈し、赤色はさらに鮮明となる(PL. 22)。受精後50時間を経過するころには3対の付属肢の形成も終り、一見してノープリウスの形態を示し、胚体は盛んに運動を行ない孵化が始まる。

考 察

橈脚類および十脚類の卵は中卵黄卵を示すものが多く、また本種の卵も典型的な中卵黄卵の形態を示すことから、特有な発生形式をとりながらも、一方他の中卵黄卵をもった甲殻類とも共通する発生形式も多く認められる。

前述したごとく、本種の卵割の形式は、受精後第1回の卵割から表割が行われる。切片での観察では卵表面の割溝は極めて浅く、割球の形成が不完全なため全等割とは認めがたい。したがって本種の卵割形式はイセエビ(推野, 1950)と同じく、特殊形式の表割とするのが妥当と思われる。しかし割溝は不完全な形式をとりながらも、卵表面は通常的全割卵とほぼ同様な形態が観察される。さらにこの不完全な割溝は、卵黄錐期まで続き、卵黄錐期に到達すると割溝は突然卵の中央部付近にまで達し、完全な割球が形成され、中央には中心卵黄体が残る。以上のごとき割球の増加は核数の増加にともなって

おこる現象であるが、核は分裂と共にしだいに卵表面に向って移動する。このような卵割は他の橈脚類と著しく異なる形式である。海産の *Calanus finmarchicus* は初期では全等割で、後に表割に移行 (Marshall & Orr, 1955) し、また *Cyclops* 属および *Diaptomus* 属の初期は、全等割で、後に表割が行われ、また *Cyclops viridis* も全等割で、しかも表割が行われる (Amma, 1911 Fuchs, 1914)。以上のことから本種の卵割形式は他の橈脚類と異なることが明らかである。

つぎに囊胚形成の方法は、卵割形式の相違により、また動物の種によって異なることは当然のことであるが、甲殻類の中で比較的近縁の橈脚類と軟甲類とはかなり共通した点が認められる。一般に全割卵の囊胚形成は卵黄が多いため、内胚葉細胞の陥入が不可能な場合が多く、その上を外胚葉細胞が包んでゆく、いわゆる外包積折の方法がとられるが、しかし表割卵の原口陥入はこれに対し極めて浅く、しかも微弱であるのが一般的特徴と思われる。原口は胚体の後端にあたるので、原口の陥入によって卵の前後背腹が明らかとなり、原口は常に肛門に移行し、口はその前方、すなわち第1触角と第2触角の間に新生される。また後方体節の新生は、大顎の後部、すなわち原口の周辺に隆起する腹板によって形成される。本種の囊胚は明らかに陥入囊胚が行われることはすでに述べたが、とくに原口の陥入部位は明瞭で、しかも大形である。陥入の最も盛んな時期の原口は卵の植物極の全域にまで及ぶ三角形の広い凹所に発達し、また原口底には未分化の中内胚葉細胞団が形成されるが、この中内胚葉細胞団は自身の細胞分裂によって増殖するもののほか、原口陥入部全域からも供給されるものと推察される。橈脚類の原口陥入については海産の *Calanus finmarchicus* では陥入囊胚の形式がとられ、原口は明瞭であるが大形ではなく (Marshall & Orr, 1955)、また *Cyclops viridis* もほぼ同様 (Amma, 1911 Fuchs, 1914) であることが報告されている。本種のごとく大形の原口を示すものは橈脚類の中では未だ例がなく、本種の発生の上からも大きな特徴と思われる。

摘 要

陸水産橈脚類 *Sinodiaptomus valkanovi* の発生についてつぎの点が要約される。

- 1) 本種の卵は中卵黄卵で、卵黄が豊富なため不透明である。受精卵は淡緑色を呈し、卵径は0.07~0.1mmの範囲である。産卵数は個体の大きさに比例し、15~50粒程度である。受精卵は水温18~20°Cで52時間程度で孵化する。
- 2) 本種の卵割は特殊形式の表割が認められる。発生初期における割溝は浅く不完全なもので等大の割球の形成は認められない。しかし卵黄錐期に到達すると突然割溝は卵の中央部まで達して完全な割球を形成する。一方分裂核は卵割の進行にともなって卵表面に移動し、128細胞期に卵表面に到達する。受精後19時間程度で胞胚が完成する。
- 3) 本種の原口陥入は22時間後より始まり、陥入囊胚の形式がとられ、原口は大形で明瞭である。陥入の最も盛んな時期の原口は大形の三角形凹所を呈する。

終わりに、この研究を進めるにあたり、ご懇切なご指導をいただいた北海道大学名誉教授・新山英二郎先生に対し衷心より厚く御礼申し上げる。

文 献

- Amma, K. (1911): Über die Differenzierung der keibahnzellen bei den Copepoden. *Arch. Zellforschung*, 6: 497-576.
- Fuchs, K. (1914): Die Keimblätterentwicklung von *Cyclops viridis* Jurine. *Zool. Jah. Abt. Anat. Ontog.*, 38: 103-156.
- Marshall, S. M. & A. P. Orr. (1955): The biology of a marine copepod. *Calanus finmarchicus* (Gunnars). *Oliver & Boyd. London*: 1-188.
- 椎野季雄. (1950): 伊勢蝦の胚期発生に関する研究. 三重県大産学部紀要, 1: 1-168.