

マダコの平衡石の相対成長ならびに成長過程

坂口秀雄^{†1}, 荒木 晶², 中島 歩³, 中園明信⁴Relative Growth and Development Processes of the Statoliths in *Octopus vulgaris*Hideo SAKAGUCHI^{†1}, Akira ARAKI², Ayumi NAKASHIMA³ and Akinobu NAKAZONO⁴

The relative growth and development processes of the statoliths in *Octopus vulgaris* were investigated from specimens collected by small beam-trawls and octopus-pots in the northeastern area of the Iyo-Nada of the Seto Inland Sea, Japan, from May, 1995 to June, 1996. Eggs, their mothers were identified as *O. vulgaris*, were cultured at the Ehime Prefectural Chuyo Fisheries Experimental Station in 1000 l tanks under flowing natural sea water conditions and the hatchlings were collected to obtain their statoliths. The shape of the statolith in adults was like an oblique circular cone and the nucleus was shaped as a dome on the top of the statolith. The statolith of hatchlings was egg-shaped. To calculate the relative growth, 1101 pairs of statoliths and the ventral mantle length from adults were used. The relationship between the statolith length and the ventral mantle length showed a break point at 80.0 mm in the ventral mantle length in males and at 70.3 mm in females. It is possible that the statoliths of the paralarvae grew concentrically during the planktonic phase because the nuclei in the statoliths of adults, nuclei which are statoliths in paralarvae, were larger than the statoliths in hatchlings (Mann-Whitney test, $P_s < 0.001$), and the statoliths changed the direction of growth in the vicinity of settlement. A growth model of the statolith was drawn with allometric equations between the length and height, and the length and width in the statoliths.

Key words: development process, Iyo-Nada, nucleus, *Octopus vulgaris*, relative growth, statolith

はじめに

マダコ *Octopus vulgaris* は頭軟骨の腹側末端内部にリンパ液で満たされた一對の軟骨嚢を有しており、その内部に平衡胞が繊維状組織により固定されている。平衡胞の内部には、有毛感覚細胞からなる2種類の感覚器官が存在している。一つは、平衡胞の内壁に環状に配置しているクリスタで、リンパ液の動きを捕らえ角加速度を受容している。も

う一つは、感覚細胞が楕円盤状に集まったマクラで、その上に存在する平衡石により重力および直線加速度を受容している (Young, 1960; Williamson, 1995; 夏刈, 1995; 武田, 1999)。

マダコは現在のところ適当な年齢形質がないことから、その成長や寿命については、漁獲物の体重組成や体長組成の経時的推移や飼育試験の結果から推定されており (伊丹ほか, 1963; Mangold-Wirz, 1963; Nixon, 1969; Guerra, 1979; 畑中, 1979; 坂口ほか, 2000b; Sakaguchi *et al.*, 2002)、成長や寿命に関する統一的な見解は得られていない。頭足類の年齢形質としては、顎板や平衡石が利用できる可能性を有している。このうち顎板については、タコ類に関する研究はみられないものの、ミナミニユウドウイカ *Moroteuthis ingens* で年齢形質としての有効性が報告されている (Clarke, 1965)。しかしながら、顎板は、摂餌による磨耗を考慮する必要があるなど年齢形質としては問題を含んでいる。平衡石に関しては、数種のイカ類について詳細な記載および計測がおこなわれており、種の分類形質等に利用されている (Clarke, 1978; Clarke and Fitch, 1979; Clarke *et al.*, 1980; 中田・窪寺, 1980)。また、魚類の耳石に見られる

2002年9月27日受付, 2003年8月27日受理

¹ 愛媛県中予水産試験場

Ehime Prefectural Chuyo Fisheries Experimental Station, Iyo, Ehime 799-3125, Japan

² 水産大学校生物生産学科

National Fisheries University, P. O. Box 3, Yoshimi, Shimonoseki 759-6595, Japan

³ さけ・ます資源管理センター千歳支所

National Salmon Resources Center, Chitose-Branch, Rankoshi, Chitose, Hokkaido 066-0068, Japan

⁴ 九州大学大学院農学研究院動物資源科学部門

Department of Animal and Marine Bioresource Science, Graduate School of Bioresource and Bioenvironmental Sciences, Kyushu University, Hakozaki, Higashi, Fukuoka 812-8581, Japan

[†] sakaguchi-hideo@pref.ehime.jp

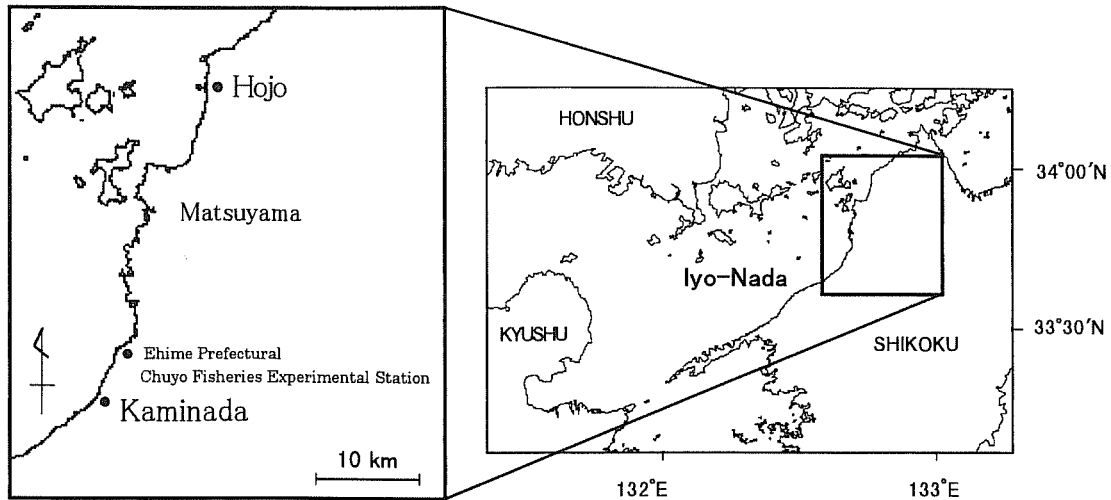


Figure 1. Map showing the study area in the northeastern Iyo-Nada of the Seto Inland Sea, Japan.

ような成長輪がイカ類の平衡石にも存在することが確認されており、スルメイカ *Todarodes pacificus* など数種のツツイカ類では日周輪の存在も明らかにされている (Dawe *et al.*, 1985; Hurley *et al.*, 1985; Lipinski, 1986; Nakamura and Sakurai, 1991; 夏刈, 1995)。

ところがタコ類については、平衡胞の神経系に関する詳細な研究がおこなわれているものの (Young, 1960; Vinnikov *et al.*, 1967; Budelmann *et al.*, 1987; Williamson, 1995), 平衡石の構造や成長過程に関する記述は、マダコの平衡石をアリザリン・コンプレクソンにより生体染色し標識放流をおこなった研究 (坂口ほか, 2000a) の中に一部みられるのみである。したがって、今後、タコ類の平衡石が年齢形質として利用可能かどうかを検討する必要がある。本研究では、将来における年齢形質としての有効性の検討に向けて、基礎的知見としてマダコの平衡石の成長過程を明らかにした。

試料と方法

愛媛県北条市にある北条市漁業協同組合および同県伊予郡双海町にある上灘漁業協同組合において (Fig. 1), 小型底びき網およびたこつぼにより水揚げされたマダコを、1995年5月から1996年6月までの間、原則として毎月1回ずつ購入した。小型底びき網により水揚げされたマダコは、1回につき9~45 kgを船単位で購入した。たこつぼにより水揚げされたマダコは、上灘漁協では1回につき20 kg程度を船単位で購入し、北条市漁協では海面生簀に蓄養されているものの中から30 kg程度を無作為に抽出して購入した。購入尾数は、北条市漁協では小型底びき網による568個体およびたこつぼによる368個体の合計936個体で、上灘漁協では小型底びき網による279個体およびたこつぼによる148個体の計427個体であった (Table 1)。

マダコは氷蔵して愛媛県中予水産試験場に持ち帰り、外套腹面長 (外套後端から外套腹面開口部までの長さ) を測定するとともに、生殖腺を確認し雌雄を判別した。次に頭軟骨を切開し、腹側末端に左右1対ある平衡胞 (Fig. 2) の中から、平衡石を摘出した。取り出した平衡石は、覆っている薄膜を取り除き自然乾燥させたのち、プラスチック容器に個体別に收容し保管した。平衡石は、万能投影機によって50倍に拡大し、輪郭をトレースした後、デジタイザを用いて測定を行った。

また、ふ化稚仔の平衡石を得るために、1997年から1998年の間に、成熟した雌マダコ6個体 (平均体重771 g, 体重範囲294 g~2318 g) を中予水産試験場の1000 l黒色ポリエチレン水槽で1個体ずつ飼育し、6群のふ化稚仔を得た。平衡石はホルマリン溶液に溶解するので、ふ化稚仔は70%エタノールで保存し、後日、実体顕微鏡下で各群30個体ずつ平衡石を摘出し、MEASURESCOPE (ニコンMM-11) を用いて各部位の測定をおこなった。

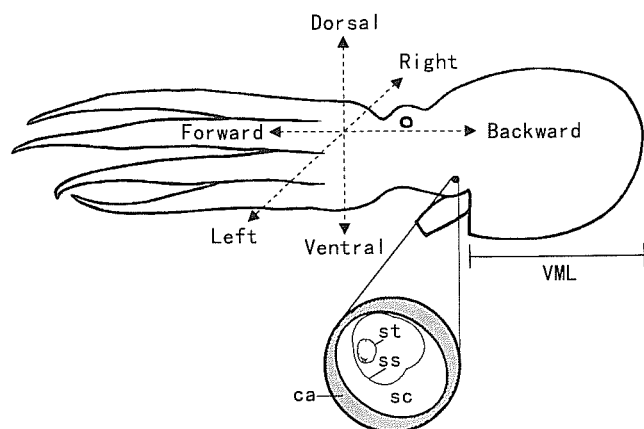
平衡石の測定部位は、成体では斜円錐形の底面部の長径を平衡石長 (Fig. 3-a), 短径を平衡石幅 (Fig. 3-b) とした。また、平衡石の頂点部にあるドーム状の部分を核とし、底面から核の下縁基部までの長さを平衡石高 (Fig. 3-c), 核の最大高を核高 (Fig. 3-d), 最大幅を核幅 (Fig. 3-e) とした。ふ化稚仔の平衡石は、長径を平衡石高 (Fig. 3-f), 短径を平衡石幅 (Fig. 3-g) とした。さらに、成体における平衡石の核は、稚仔期の平衡石に該当すると考えられたので、そのことを検証するために、両者の形態および大きさを比較した。

結果

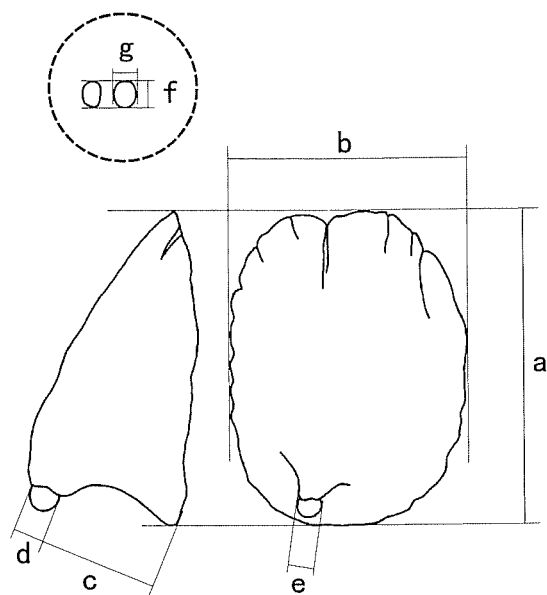
マダコの成体における平衡石の形状は、底面が垂楕円形の斜円錐形である (Fig. 3)。斜円錐の頂点には白色半透明の

Table 1. Number of specimens of *Octopus vulgaris* used in this study. Parenthesized numbers include the specimens which were not used in this study because their statoliths were abnormal or broken.

Month	Hojo				Kaminada			
	Small beam-trawl		Octopus-pots		Small beam-trawl		Octopus-pots	
	Male	Female	Male	Female	Male	Female	Male	Female
May 1995	22 (25)	25 (27)	13 (15)	7 (7)	0 (16)	0 (9)	0 (7)	0 (7)
June	—	—	—	—	0 (37)	0 (21)	—	—
July	18 (23)	26 (30)	10 (12)	8 (10)	21 (25)	8 (14)	—	—
Aug.	24 (27)	30 (33)	16 (18)	13 (14)	15 (19)	11 (12)	—	—
Sep.	28 (33)	18 (23)	15 (16)	18 (20)	28 (31)	7 (8)	5 (7)	20 (24)
Oct.	—	—	—	—	—	—	—	—
Nov.	44 (45)	31 (33)	20 (21)	9 (9)	17 (21)	8 (10)	13 (15)	8 (10)
Dec.	31 (32)	17 (18)	14 (14)	10 (11)	—	—	12 (18)	9 (9)
Jan. 1996	16 (19)	13 (19)	14 (17)	5 (5)	7 (7)	8 (9)	15 (17)	3 (3)
Feb.	18 (22)	9 (14)	14 (15)	7 (10)	0 (13)	0 (6)	6 (6)	1 (2)
Mar.	15 (19)	11 (11)	16 (17)	2 (3)	—	—	—	—
Apr.	14 (19)	21 (24)	25 (29)	17 (19)	6 (6)	4 (4)	—	—
May	17 (18)	18 (28)	26 (26)	9 (10)	—	—	—	—
June	15 (16)	19 (20)	28 (29)	20 (21)	7 (7)	4 (4)	14 (14)	8 (9)
Total	262 (298)	238 (270)	211 (229)	125 (139)	101 (182)	50 (97)	65 (84)	49 (64)


Figure 2. Left statolith seen from the lateral side. VML, ventral mantle length; st, statolith; ss, statocyst sac; sc, statocyst cavity; ca, cartilage.

ドーム状をした硬い核があり、白色不透明でややもろい斜円錐部とは、容易に識別することができる (Fig. 3)。平衡石は斜円錐の底面部を内側に、核を腹側に向けて配置されている (Fig. 2)、平衡石の大きさは外套腹面長に対応しているように見えるが、核の大きさは外套腹面長や平衡石長には無関係で、ほぼ一定のように見える (Fig. 4)。また、平衡石の中には明らかに異常な形状をしたものが認められた (Fig. 5)。全観察個体数 (雄793個体、雌570個体) に占


Figure 3. Size measurements of the statolith in *Octopus vulgaris*. Adult (lower diagrams: left side, frontal view; right side, lateral view): a, length; b, width; c, height; d, height of the nucleus; e, width of the nucleus; Paralarva (left upper diagram): f, height; g, width.

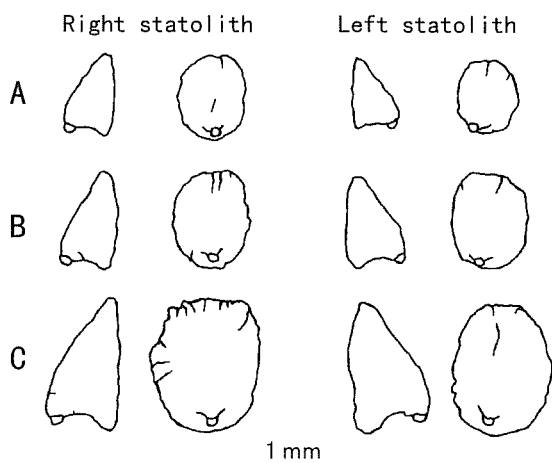


Figure 4. Frontal and lateral views of the right and left statoliths of the smallest, the average and the largest *Octopus vulgaris*. Left side: frontal view, right side: lateral view. A, the smallest animal (male), 42 mm in ventral mantle length (VML); B, the average animal (male), 91 mm in VML; C, the largest animal (female), 160 mm in VML.

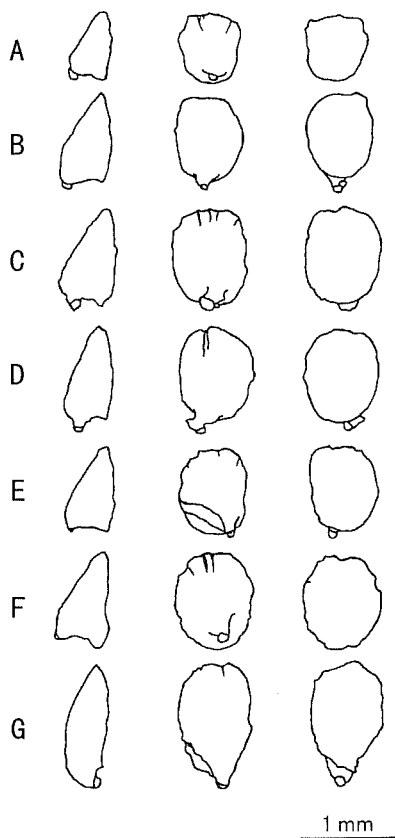


Figure 5. Abnormal statoliths of *Octopus vulgaris*. Left, frontal view; middle, lateral view; right, medial view. A, female, 60 mm in ventral mantle length (VML); B, male, 61 mm in VML; C, male 77 mm in VML; D, female 84 mm in VML; E, female, 88 mm in VML; F, male 120 mm in VML; G, male, 124 mm in VML.

Table 2. Results of a Wilcoxon test for the right statolith (nucleus) and left one of hatchlings in *Octopus vulgaris* hatched out in an aquarium. Wet body weight of the mother was 2318 g. n.s., $P > 0.05$.

	Nuclei	N	Mean \pm S.E. (mm)	Range (mm)	Wilcoxon test
Height	Right	30	0.0919 \pm 0.0005	0.087–0.096	n.s.
	Left	30	0.0921 \pm 0.0004	0.087–0.096	
Width	Right	30	0.0770 \pm 0.0005	0.072–0.082	n.s.
	Left	30	0.0763 \pm 0.0004	0.073–0.082	

める、異常と考えられる平衡石の出現割合は、雄の右側平衡石が3.7%、左側平衡石が2.5%、雌の右側平衡石が1.7%、左側平衡石が3.5%であった。左右ともに異常なものは雄の1個体(0.07%)のみであった。形状の異常は核およびその周辺部分に多く、核高が大きいもの (Fig. 5-A), 小さいもの (Fig. 5-E, F), および核幅が大きいもの (Fig. 5-C), 小さいもの (Fig. 5-B) が見られた。また、成長の途中でねじれたり (Fig. 5-D), 斜円錐の頂点部分が極端に底部に湾曲したもの (Fig. 5-G) などが見られた。そこで、以降の解析では、左右いずれかの平衡石の形状が明らかに異常な個体、および摘出時または測定時に平衡石を破損した個体を除いた雄639個体、雌462個体、合計1101個体(平均体重771 g, 体重範囲56 g~3287 g)の平衡石を試料とした (Table 1)。水揚げされた漁協、採集年月および採集漁具については区別をしなかった。

ふ化稚仔の平衡石は、成体のものとは形状が異なり、やや扁平な卵型をしている (Fig. 3)。予備的に、体重2318 gの親から生まれたふ化稚仔1群について、左右の平衡石の大きさに有意差があるかどうかを、Wilcoxonの符号順位検定により検討をおこなったが、平衡石高、平衡石幅ともに左右による有意差はみられなかった (Table 2)。そこで、他の5群については右側平衡石のみを測定した。

成体の平衡石における核の相対成長

成体の平衡石における核高および核幅は、平衡石長に関わらずほぼ一定であった (Fig. 6)。そして、雌雄別左右別にLevene検定を用いて等分散性の検定をおこなった結果、核高は等分散 ($P < 0.05$)、核幅は不等分散 ($P > 0.05$) と判断された。そこで、核高について、雌雄別左右別の平均値に違いがあるかどうかをBonferroniの多重比較検定を用いて検討したところ (Table 3)、雄の左右についてのみ有意差がみられ、右側(平均0.0995 mm)が左側(平均0.0980 mm)よりも有意に大きかった ($N=639, P < 0.05$)。核幅についてはKruskal Wallis検定を用いて同様の検討をおこなったが、有意差はみられなかった ($P > 0.05$)。

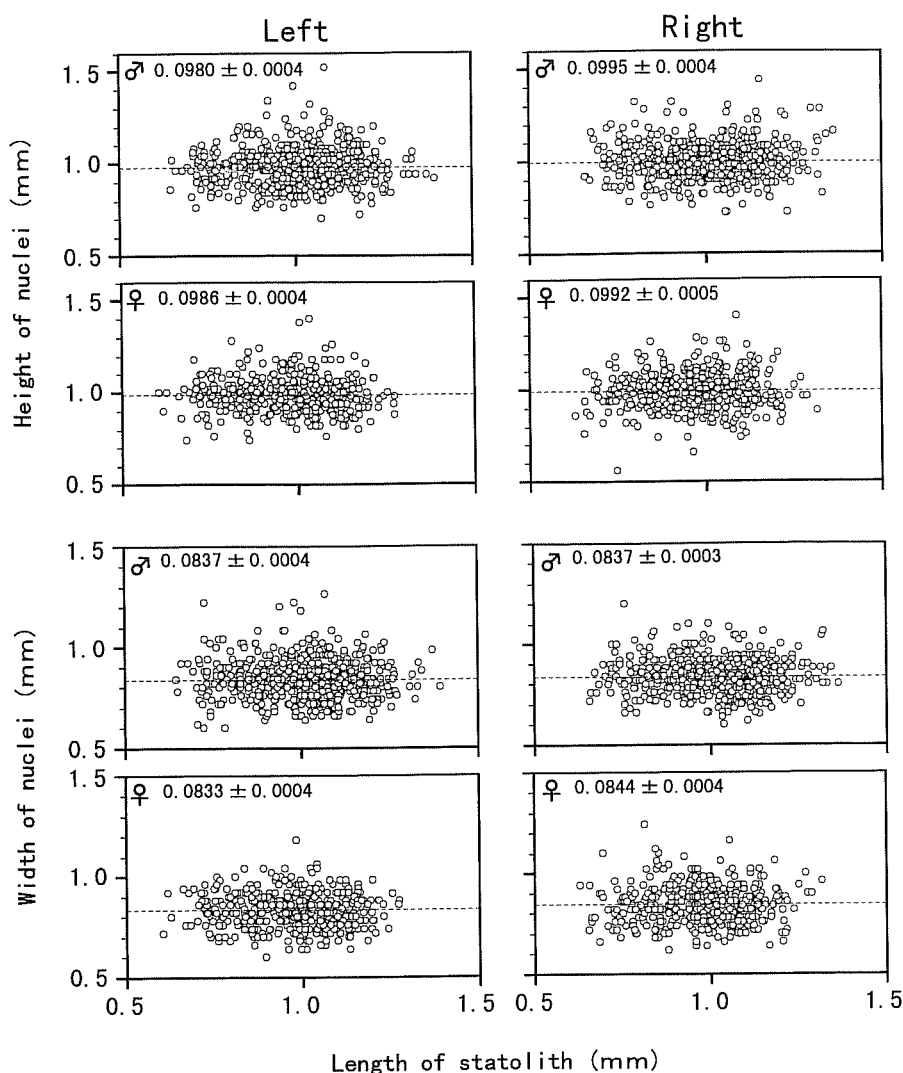


Figure 6. Relationships between the length of the statolith and the height and width of the nucleus of *Octopus vulgaris*. Broken lines indicate the average values of the nucleus data. Numerical values are given as the mean \pm S.E.

成体の平衡石における核とふ化稚仔の平衡石の比較

成体の右側平衡石における核の大きさとふ化稚仔の右側平衡石の大きさを Mann-Whitney の U 検定により比較した (Table 4). 成体の平衡石における平均核高は 0.0993 mm, ふ化稚仔の平均平衡石高は 0.0915 mm; 成体の平衡石における平均核幅は 0.0840 mm, ふ化稚仔の平均平衡石幅は 0.0756 mm で, 成体の平衡石における核の方がふ化稚仔の平衡石よりも有意に大きかった ($P_s < 0.001$).

成体の外套腹面長に対する平衡石長の関係

外套腹面長と左右の平衡石長の関係を雌雄別に, アロメトリー式を用いて求めた. 相対成長は, 二次性徴などによる形態的, 生理的な変化により, ある時点で変曲することがあり, 多相アロメトリーを適用する研究もみられる (Teissier, 1960; 高井・穂吉, 1981; 木村, 1987; 坂口ほか, 1999). そこで, 求めた 4 回帰式について, 次の方法によ

り変曲点の有無を検討した. まず, 外套腹面長-平衡石長散布図 (Fig. 7) から, 変曲点が存在する可能性があると考えられる外套腹面長を 65~100 mm の範囲と仮定し, その範囲内に分割点を設け, 標本を 2 分割し, 分割点以下の試料を用いた回帰式 (A 式) とそれより大きい試料を用いた回帰式 (B 式) を求めた. この作業を, 分割点を 1 mm ずつ変化させて繰り返しおこない, 以下の 2 条件を同時に満たす場合に A 式と B 式の交点を変曲点とした. ただし, 条件 (2) のみを満たさない場合は, A 式と B 式の交点 (変曲点) が, 分割点に最も近い組み合わせを採用した. (1) A 式, B 式および分割前の式のすべてに有意差がみられる (ANCOVA, $P_s < 0.05$). (2) A 式と B 式の交点 (変曲点) が, 分割点と分割点 + 1 の範囲内にある.

雄では, 分割点前後の 2 回帰式における残差平方和の合計の推移から判断して, 変曲領域は左右の平衡石ともに外

Table 3. Results of multiple comparisons, Bonferroni method, for the nuclei of the right and left statoliths in adult *Octopus vulgaris*. *, $P < 0.05$.

A	B	Difference (A-B)	Standard error	P
♂ Right	♀ Right	3.070×10^{-4}	0.001	1.000
	♂ Left	1.524×10^{-3}	0.001	0.024*
	♀ Left	8.676×10^{-4}	0.001	0.798
♀ Right	♂ Right	-3.070×10^{-4}	0.001	1.000
	♂ Left	1.217×10^{-3}	0.001	0.211
	♀ Left	5.606×10^{-4}	0.001	1.000
♂ Left	♂ Right	-1.524×10^{-3}	0.001	0.024*
	♀ Right	-1.217×10^{-3}	0.001	0.211
	♀ Left	-6.560×10^{-4}	0.001	1.000
♀ Left	♂ Right	-8.676×10^{-4}	0.001	0.798
	♀ Right	-5.606×10^{-4}	0.001	1.000
	♂ Left	6.560×10^{-4}	0.001	1.000

Table 4. Results of a Mann-Whitney test for the right statoliths in hatchlings and nuclei of the right statoliths in adults of *Octopus vulgaris*. ***, $P < 0.001$.

Right nuclei	N	Mean ± S.E. (mm)	Range (mm)	Mann-Whitney test	
Height	Larva	180	0.0915 ± 0.0003	0.083–0.105	***
	Adult	1101	0.0993 ± 0.0003	0.056–0.144	
Width	Larva	180	0.0756 ± 0.0002	0.069–0.085	***
	Adult	1101	0.0840 ± 0.0003	0.060–0.124	

外套面長 74~90 mm の範囲に広がっていることが推察された。このうち、上記の条件をすべて満たす分割点は、右側平衡石が 81 mm、左側平衡石が 82 mm のところにあった。一方、雌では、雄にみられたような広範囲な変曲領域は確認できなかったが、条件を満たす分割点は右側平衡石が 69 mm、左側平衡石が 70 mm のところにあった。そこで、試料を分割点で 2 分割し、それぞれについて回帰式を求めた (Table 5)。これらの 8 回帰式は左右による差がみられなかった (ANCOVA, $P_s > 0.05$)、左右を区別せずに最適な分割点を求め、4 回帰式を得た (Table 6, Fig. 7)。分割点を境とした 2 回帰式の交点として計算される変曲点は、雄では外套面長 80.0 mm、雌では外套面長 70.3 mm のところにあった。

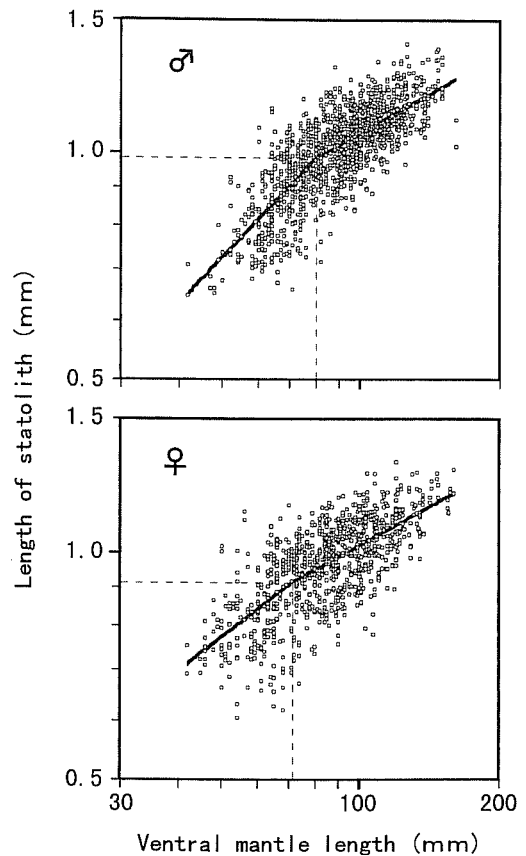


Figure 7. Relationships between the ventral mantle length and length of the statolith in *Octopus vulgaris*. Bold solid lines are regressions lines. Broken lines indicate the breakpoint.

平衡石長に対する平衡石高および平衡石幅の関係

平衡石長に対する平衡石高および平衡石幅の関係を雌雄別左右別に、アロメトリー式を用いて求めた (Fig. 8)。すべての回帰式において変曲点はみられなかった。平衡石長-平衡石高 4 回帰式および平衡石長-平衡石幅 4 回帰式について、それぞれ共分散分析により、有意差を検定したが、有意差はみられなかった (ANCOVA, $P_s > 0.05$)。そこで、雌雄および左右を区別せずに、平衡石長-平衡石高 1 回帰式および平衡石長-平衡石幅 1 回帰式を得た (Table 6)。

これらの回帰式をもとに、平衡石の標準成長モデルを作成した (Fig. 9)。本研究で使用した試料の平衡石長範囲は 0.604~1.394 mm であったので、モデルは平衡石長 0.6~1.4 mm の範囲で 0.1 mm 間隔の成長過程を図示した。

考察

イカ類の平衡石および魚類の耳石は、発生段階の初期に微少な核が形成され、平衡石は核を中心に同心円状に成長していくことが知られており、平衡石を年齢形質として利用した研究も多い (阪本, 1976; Dawe *et al.*, 1985; Hurley *et al.*, 1985; Lipinski, 1986; 木村, 1987; Nakamura and Saku-

Table 5. Results of analysis of covariance between regressions for the ventral mantle length (X) and the length of right and left statoliths (Y) for each sex. n.s., $P>0.05$.

	Right	Left	Intercept	Slop
Male	$X \leq 81$ $Y = 0.0682X^{0.608}$	$X \leq 82$ $Y = 0.0592X^{0.640}$	n.s.	n.s.
	$X > 81$ $Y = 0.213X^{0.349}$	$X > 82$ $Y = 0.232X^{0.331}$	n.s.	n.s.
Female	$X \leq 69$ $Y = 0.121X^{0.474}$	$X \leq 70$ $Y = 0.119X^{0.477}$	n.s.	n.s.
	$X > 69$ $Y = 0.218X^{0.336}$	$X > 70$ $Y = 0.219X^{0.335}$	n.s.	n.s.

Table 6. Regression equations adopted in the present study for *Octopus vulgaris*. The break points occurred at 80.0 mm in male and 70.3 mm in female in the ventral mantle length (VML) between VML and the length of statolith. ***, $P<0.001$.

Sex	X (mm)	Y (mm)	Formulae	N	r^2	P
♂	Ventral mantle length (≤ 80.0 mm)	Length of statolith	$Y = 0.059X^{0.642}$	432	0.369	***
	Ventral mantle length (> 80.0 mm)	Length of statolith	$Y = 0.214X^{0.348}$	846	0.301	***
♀	Ventral mantle length (≤ 70.3 mm)	Length of statolith	$Y = 0.122X^{0.472}$	242	0.181	***
	Ventral mantle length (> 70.3 mm)	Length of statolith	$Y = 0.218X^{0.335}$	682	0.304	***
♂ + ♀	Length of statolith	Height of statolith	$Y = 0.360X^{0.769}$	2202	0.517	***
	Length of statolith	Width of statolith	$Y = 0.787X^{0.938}$	2202	0.884	***

rai, 1991; 夏刈, 1995). しかしながら, マダコの平衡石は, イカ類や魚類のものとは形態および成長過程が異なることが本研究により明らかとなった. すなわち, マダコの平衡石は核を頂点として斜円錐状に一方向に成長するため (坂口ほか, 2000a), 平衡石の成長に伴い核が平衡石中に埋没することはない (Figs. 4, 6). そして, 平衡石は一方向に成長すること, および核の形態, 大きさ, 質感がふ化稚仔の平衡石と類似していることから, 本研究で核と表現した部分は, ふ化稚仔における平衡石にあたると思われる. また, 核幅よりも核高の方が長いことから (Fig. 6), 核高および核幅は, ふ化稚仔の平衡石高および平衡石幅にそれぞれ対応するものと考えられる. しかしながら, 核の形態はふ化稚仔における平衡石の形態と同一であるものの, その大きさはふ化稚仔の平衡石よりも約1割大きくなっている (Table 4). この差については, マダコ稚仔は発生時期により体サイズや浮遊期間が異なることから (坂口ほか,

1999, 2000b), 発生群の違いに起因している可能性や, 2ヶ月程度の浮遊期間を持つことから (坂口ほか, 1999, 2000b), 浮遊期間中に平衡石が同心円状に成長している可能性などが考えられる.

平衡石のアロメトリー式における傾き (相対成長係数) をみると, 平衡石長に対して平衡石幅はほぼ等成長, 平衡石高は劣成長となっている (Table 6). これは, 平衡石が斜円錐状に成長することに起因している (Fig. 9). 坂口ほか (2000a) は, 平衡石をアリザリン・コンプレクソンにより生体染色したマダコを放流し, 再捕された個体の平衡石を観察している. その結果みられた平衡石の染色後に成長した部分は, 今回作成した平衡石標準成長モデルの成長パターンとほぼ一致している.

成体における雄の核高は左右による有意差がみられ (Bonferroniの多重比較検定, $P<0.05$), 雌にはそのような差はみられなかった (同検定, $P>0.05$). 浮遊期稚仔は雌

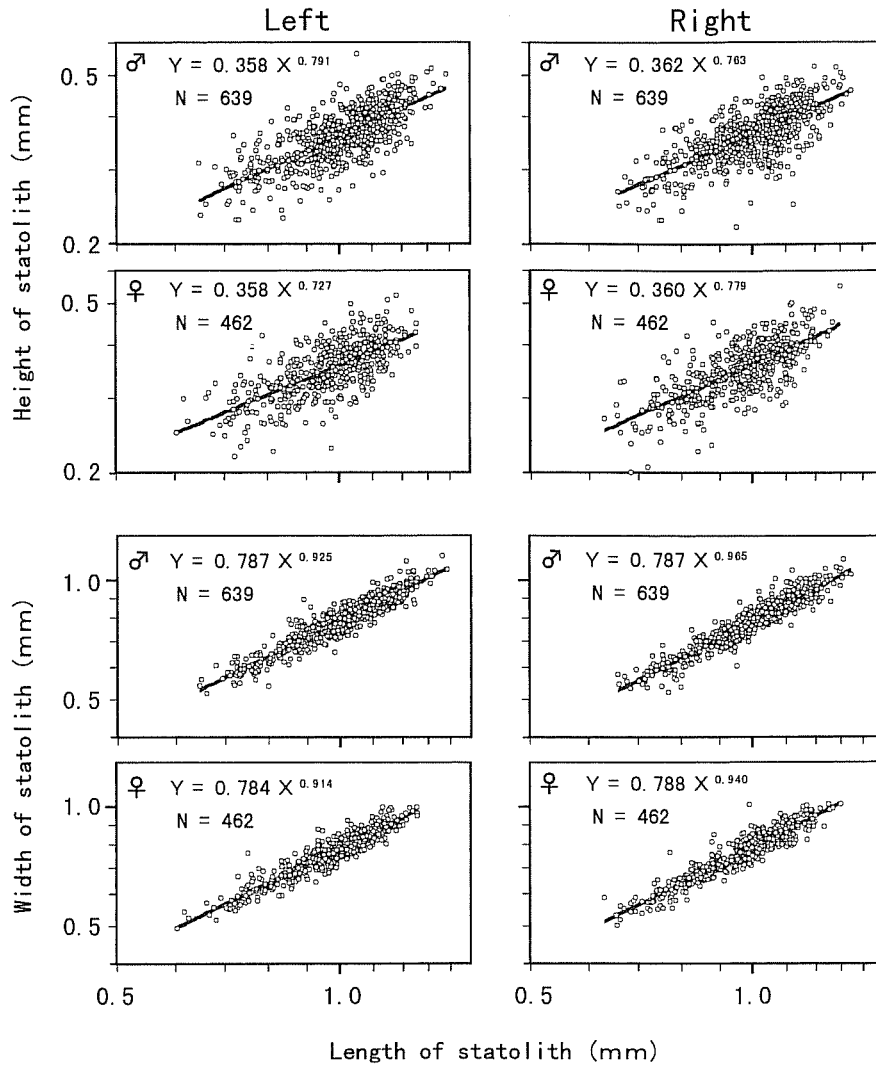


Figure 8. Relationships between the length and height of the statolith, and the length and width of the statolith of *Octopus vulgaris*. Bold solid lines are regressions lines.

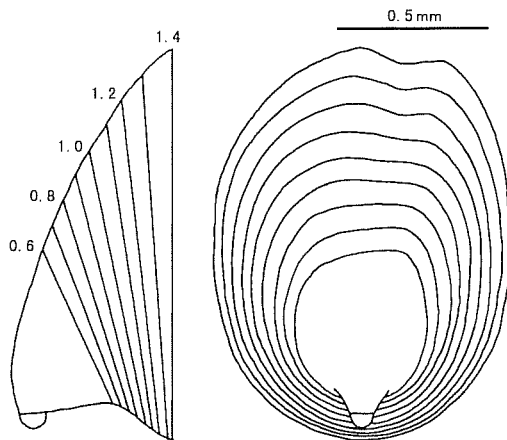


Figure 9. The ideal growth model of the statolith of *Octopus vulgaris*. Numerical values denote the length (mm) of the statolith.

雄の判別が困難であり、雌雄別の平衡石長データが得られない。したがって、ふ化稚子の雄にみられた平衡石長の左右差が、ふ化時には既に現れているのか、あるいは、浮遊期間中に現れるのかは本研究からは判断できない。

雄の外套腹面長と平衡石長間の相対成長には、外套腹面長74~90mmの広範囲に変曲領域が存在した。つまり、変曲箇所は1点ではなく、広範囲に広がっていることになる。本研究では、便宜状、変曲領域の範囲内で最も適当と思われる外套腹面長80.0mmを変曲点と判断した。マダコは複数発生群が存在し、それぞれの群により成体のサイズが異なっている（坂口ほか、2000b）。変曲領域が広範囲に存在するのは、異なる変曲点をもつ複数発生群が混在しているためかもしれない。マダコの雄の性成熟については、田中（1958）は全長が400mm以上で、Mangold-Wirz（1963）は体重が250~300gで起こると述べている。全長400mmおよび

体重250~300gは、外套腹面長にしてそれぞれ73mmおよび65~69mmである(Sakaguchi *et al.*, 2002)。また、坂口ほか(2003)は、伊予灘におけるマダコの雄の成熟開始サイズは、発生群により違いがみられるが、主発生群である10月発生群の成熟開始サイズは、外套腹面長にして73mmであると報告している。これらの結果は、本研究により求められた変曲開始点(外套腹面長74mm)とほぼ一致している。したがって、雄の外套腹面長と平衡石長間の相対成長は、性成熟の影響を受けて変曲するものと考えられる。

一方、雌の平衡石長は外套腹面長70.3mmのところに変曲点が存在したが、雄にみられたような広範囲な変曲領域は確認できなかった。マダコの雌の性成熟は、雄よりも大型サイズで起こることが知られている(田中, 1958; Mangold-Wirz, 1963; Nixon, 1969; 坂口ほか, 2003)。したがって、変曲が性成熟によって起こると仮定すると、雌の変曲は雄よりも大型サイズで起こるはずである。しかしながら、雌の変曲点は雄よりも小さく計算された。マダコの雌は成熟により卵巣が大きく発達し(Naef, 1923)、卵巣の肥大に伴い外套も拡張するため、同様なサイズの個体でも、成熟状況によって外套腹面長は大きく異なる。このため、外套腹面長-平衡石長関係図は雄に比べて分散が大きく、正確な変曲点が現れなかったのかもしれない(Fig. 7)。

平衡石の斜円錐部については、部位により成長速度は異なるものの、外套腹面長に対応した成長を示しており、内部に成長輪を形成している可能性がある。しかしながら、その材質が不透明なうえに軟弱なことから、この部位の成長輪を観察するのは難しいと推察される。また、核については、浮遊期間中に同心円状に成長している可能性があり、材質の外観も魚類の耳石に近いことから、成長輪を確認できる可能性がある。マダコ稚仔の浮遊期間は、飼育試験結果から推定したもの(伊丹ほか, 1963; Mangold and Boletzky, 1973; Villanueva, 1995; Villanueva *et al.*, 1995)、および天然海域におけるネットサンプリングによる稚仔の出現状況から推定したもの(Naef, 1923; Rees, 1950; 武田, 1990; 坂口ほか, 1999)が見られるが、いずれも推測の域を脱していない。核内における成長輪の存在が明らかとなれば、個体別に稚仔の浮遊期間を確定することができる可能性が高い。このためにも、今後、核を含めた平衡石の内部を詳細に観察する必要がある。

謝 辞

マダコの購入にあたり便宜を図っていただいた北条市漁業協同組合の柿本捷治参事(当時)、および上灘漁業協同組合の福本道男参事を始めとする各漁協職員の皆様、ならびに測定にご協力いただいた中予水産試験場企画開発室の皆様様に深謝する。

引用文献

- Budelman, B.U., M. Sachse and M. Staudigl (1987) The angular acceleration receptor system of the statocyst of *Octopus vulgaris*: Morphometry, ultrastructure, and neuronal and synaptic organization. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, **315**, 305-343.
- Clarke, M.R. (1965) 'Growth rings' in the beaks of the squid *Moroteuthis ingens* (Oegopsida: Onychoteuthidae). *Malacologia*, **3**, 287-307.
- Clarke, M.R. (1978) The cephalopod statolith—An introduction to its form. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, **58**, 701-712.
- Clarke, M.R. and J.E. Fitch (1979) Statoliths of Cenozoic teuthoid cephalopods from North America. *Palaeontology*, **22**, 479-511.
- Clarke, M.R., J.E. Fitch, T. Kristensen, T. Kubodera and L. Maddock (1980) Statoliths of one fossil and four living squids (Gonatidae: Cephalopoda). *J. Mar. Biol. Ass. UK*, **60**, 329-347.
- Dawe, E.G., R.K. O' Dor, P.H. Odense and G.V. Hurley (1985) Validation and application of an ageing technique for short-finned squid (*Illex illecebrosus*). *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, **6**, 107-116.
- Guerra, A. (1979) Fitting a von Bertalanffy expression to *Octopus vulgaris* growth. *Inv. Pesq.*, **43**, 319-326.
- 畑中 寛 (1979) アフリカ北西岸水域におけるマダコの漁業生物学的研究。遠洋水産研究報告, **17**, 13-124.
- Hurley, G.V., P.H. Odense, R.K. O'Dor and E.G. Dawe (1985) Strontium labeling for verifying daily growth increments in the statolith of the short-finned squid (*Illex illecebrosus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **42**, 380-383.
- 伊丹宏三・井沢康夫・前田三郎・中井昊三 (1963) マダコ稚仔の飼育について。日本誌, **29**, 514-520.
- 木村清志 (1987) イサキの資源生物学的研究。三重水産研報, **14**, 113-235.
- Lipinski, M. (1986) Methods for the validation of squid age from statoliths. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, **66**, 505-526.
- Mangold-Wirz, K. (1963) Biologie des Cephalopodes benthiques et neotoniques de la Mer Catalane. *Vie Milieu (Suppl.)*, **13**, 1-285.
- Mangold, K. and S. v. Boletzky (1973) New data on reproductive biology and growth of *Octopus vulgaris*. *Mar. Biol.*, **19**, 7-12.
- Naef, A. (1923) Die Cephalopoden. *Fauna et Flora del Golfo di Napoli*, **35** Part I, 1-148.
- Nakamura, Y. and Y. Sakurai (1991) Validation of daily growth increments in statoliths of Japanese common squid *Todarodes pacificus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, **57**, 2007-2011.
- 中田 淳・窪寺恒己 (1980) 北太平洋に棲息するアカイカの外部形態と平衡石の地理的差異。昭和54年度イカ類資源・漁海況検討会議議事録(日本海区水研), 10-18.
- 夏刈 豊 (1995) イカの年齢はいくつ?—平衡石による日齢査定。イカの春秋。(奥谷喬司編著)成山堂書店, 東京, 139-144.
- Nixon, M. (1969) The lifespan of *Octopus vulgaris* Lamarck. *Proc. Malac. Soc. Lond.*, **38**, 529-540.
- Rees, W.J. (1950) The distribution of *Octopus vulgaris* Lamarck in British waters. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, **29**, 361-378.
- 坂口秀雄・浜野龍夫・中園明信 (1999) 伊予灘東部海域におけるマダコ浮遊期稚仔の出現状況。水産海洋研究, **63**, 181-187.
- 坂口秀雄・浜野龍夫・中園明信 (2000a) マダコの標識法に関する予備的研究—アリザリン・コンプレクソンを用いた平衡石染色。水産海洋研究, **64**, 155-160.
- 坂口秀雄・浜野龍夫・中園明信 (2000b) 水揚げ組成からみたマダコの個体群構造。水産海洋研究, **64**, 224-234.
- Sakaguchi, H., T. Hamano, A. Nakazono (2002) Growth of *Octopus vulgaris* in the northeastern Iyo-Nada of the Seto Inland Sea, Japan. *Bull. Jpn. Soc. Fish. Oceanogr.*, **66**, 11-15.
- 坂口秀雄・荒木 晶・中園明信 (2003) 伊予灘北東海域におけるマダコの性成熟。水産海洋研究, **67**, 254-260.
- 阪本俊雄 (1976) 紀伊水道産タチウオの年令と生長。日本水産学会

- 誌, **42**, 1-11.
- 高井省三・穂吉敏男 (1981) 多相アロメトリー式の新しい推定法-分割直線法とAICの応用. *The Journal of Growth*, **20**, 91-97.
- 武田直邦 (1999) 軟体動物学概説 (下巻) (波部忠重・奥谷喬司・西脇三郎共編). サイエンティスト社, 東京, 136-170.
- 武田雷介 (1990) 播磨灘におけるマダコ浮遊期稚仔の分布. *水産増殖*, **38**, 183-190.
- 田中二良 (1958) 外房に於けるマダコ *Octopus (Octopus) vulgaris* Lamarck 資源の性状について. *日本誌*, **24**, 601-607.
- Teissier, G. (1960) Relative growth. *In*, *The physiology of Crustacea*. I, (ed.) T.H. Waterman, Academic Press, New York, pp. 537-560.
- Villanueva, R. (1995) Experimental rearing and growth of planktonic *Octopus vulgaris* from hatching to settlement. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **52**, 2639-2650.
- Villanueva, R., C. Nozais and S.V. Boletzky (1995) The planktonic life of octopuses. *Nature*, **377**, 107.
- Vinnikov, Ya. A., O.G. Gasenko, A.A. Bronstein, T.P. Tsurulis, V.P. Ivanov and G.A. Pyatkina (1967) Structural, cytochemical and functional organization of statocysts of Cephalopoda. *Symposium on Neurobiology of Invertebrates*, 29-48.
- Williamson, R. (1995) The statocysts of cephalopods. *In*, *Cephalopod neurobiology: Neuroscience studies in squid, octopus, and cuttlefish*, (eds.) N. J. Abbott, R. Williamson and L. Maddock, Oxford University Press, New York, pp. 503-520.
- Young, J.Z. (1960) The statocysts of *Octopus vulgaris*. *Proc. Roy. Soc. Lond., B*, **152**, 3-29.