

スルメイカとヤリイカの側線相似器官
(lateral line analog) の構造と機能に関する研究

学位論文内容の要旨

【目的】 イカ・タコ類に代表される頭足類の頭部および腕部には魚類の側線器官と解剖学的に相似な器官が存在し、さらにこの器官は側線器官によく似た機能を持つことが近年の研究で明らかにされつつある。このため、この器官は側線相似器官 (lateral line analog) と呼ばれている。頭足類の側線相似器官上に存在する感覚細胞は、魚類の側線器官と同じ有毛細胞であるが、魚類の場合と異なり、十から数十本の動毛と数千本にも及ぶ微絨毛から構成され、不動毛を欠くとされる。また、頭足類の側線相似器官は機能的には魚類の遊離感丘に相当する機能を持つとされている。しかし、これらの機能と頭足類の行動との関連について扱った研究は少なく、未解明な部分を残している。音響を用いてイカを蝟集するために、1970年代に各水試によって精力的な操業実験が試みられ、その成果を応用してスルメイカを蝟集する目的で音を録音したテープとスピーカのセットが実用化されたが、その効果を明確にできなかったため、現在では用いられていない。この結果は音による刺激とスルメイカの行動との間の因果関係についての詳細な研究が不足していたためであると考えられる。また、現在のいか釣漁業に用いられている集魚灯は、多大なエネルギーを消費するため、光に代わる刺激を用いた蝟集装置の開発が必要であると考えられる。

そこで、本研究では、いか釣漁業に応用可能な刺激装置開発のための基礎的研究として、頭足類のうちスルメイカ（ツツイカ目アカイカ科）とヤリイカ（ツツイカ目ジンドウイカ科）の側線相似器官の構造および機能を明らかにすることを目的として実験を行った。

【側線相似器官の形態】 実験には平均外套長 211 mm のスルメイカ未成体 3 個体と、平均外套長 4.4 mm のヤリイカ幼生 3 個体を用いた。定法に従い試料を固定・脱水・乾燥した後、走査型電子顕微鏡を用いて観察を行った。その結果、スルメイカ・ヤリイカ幼生ともに背面頭部表皮の正中線周囲に 1 対の線が観察され、更に高倍率での観察からこの線上には有毛細胞の動毛が観察された。画像解析により、この動毛の表皮基底部から先端までの長さおよび直径を計測したところ、スルメイカでは動毛の長さの平均は 9.59 μm 、直径の平均は 0.26 μm で、ヤリイカ幼生では動毛の長さの平均は 11.89 μm 、

直径の平均は $0.22 \mu\text{m}$ であった。これらの結果は、Sundermann-Meister (1978) や Budelmann et al. (1997) 等で報告されているヨーロッパコウイカ等の他のイカ類の側線相似器官の動毛の長さおよび直径とほぼ一致する。また従来の研究と同様に、スルメイカとヤリイカ幼生の側線相似器官にも魚類の管器に相当する管状の構造が観察されなかったことから、イカ類の側線相似器官は魚類の遊離感丘に相当するものであると考えられる。

【側線相似器官の振動覚特性】 実験には、平均外套長 22.3 cm のスルメイカ 5 個体と平均外套長 12.8 cm のヤリイカ 5 個体を用いた。実験個体を麻酔・不動化した後、生体用瞬間接着剤を用いて木板に接着し自作の亚克力水槽に斜めに立てかけた。亚克力水槽に実験個体の背面頭部にある側線相似器官の前半分が水没するように海水を張り、マグネットスピーカを改造した先端の球の直径が 8 mm と 2 mm の振動装置を実験個体の体表面から $1\text{-}3 \text{ mm}$ (直径 8 mm) と $2\text{-}4 \text{ mm}$ (直径 2 mm) の距離に設置した。刺激周波数にはファンクションジェネレータから発生させオーディオアンプで増幅した $10\text{-}150 \text{ Hz}$ を用いた。刺激に対する応答は Budelmann and Bleckmann (1988) の方法に従い、直径約 $100 \mu\text{m}$ のガラス電極を用いて体表の側線相似器官上の受容器電位を電気生理学的手法によって記録した。その結果、スルメイカでは 90 Hz の振動に感度のピークがあり、水粒子変位の最小閾値は $0.4 \mu\text{m}$ 、平均閾値は $0.62 \mu\text{m}$ であった。ヤリイカでは 100 Hz の振動に感度のピークがあり水粒子変位の最小閾値は $0.4 \mu\text{m}$ 、平均閾値は $0.70 \mu\text{m}$ であった。また、反応のあった周波数では必ず刺激周波数と等倍の周波数と 2 倍の周波数の反応が確認され、これは、魚類や両生類の聴側線系や陸上の脊椎動物の持つ聴覚系特有のマイクロホン電位と同じ反応電位であると考えられる。また、Budelmann and Bleckmann (1988) および Bleckmann et al. (1991) が報告しているヨーロッパコウイカの側線相似器官と比較すると、若干閾値が高めではあるものの感度のピークを示す周波数はほぼ一致しており、さらに、振動覚閾値曲線が単峰性である点も一致している。しかし、ヨーロッパコウイカに比べ本実験で用いたスルメイカとヤリイカでは高感度を示す周波数帯域がより狭くなっていることが明らかになった。この感度の高い周波数帯域はイカ自身や餌生物、外敵などの遊泳によって生ずる水粒子変位の振動の周波数帯とほぼ一致しており、夜間などの光環境のあまり良くない海域でのイカの行動に密接に関係しているものと考えられる。

【側線相似器官の行動的役割】 実験には平均外套長 21.8 cm のスルメイカを、「正常個体」、側線相似器官を閉塞するために 0.5g/l ストレプトマイシン硫酸塩で処理を施した「感覚閉塞個体」および「sham handling 個体」の 3 群に分けた 3 つの処理について各 10 個体、計 30 個体を用いた。実験には、直径 4 m 、深さ 90 cm の円筒状の室内循環水槽を用い、各処理とも 10 個体を 1 群として扱い、遊泳の様子を 3 方向からデジタルビ

デオカメラで記録し、それぞれの群における各個体間の最近接距離 (NND1) と第2近接距離 (NND2) を画像解析によって求めた。さらにストレプトマイシンによって側線相似器官の機能が閉塞されることを確認するために上記3群の周波数 90 Hz, 水粒子変位 13 μm の振動刺激に対する側線相似器官の受容器応答を電気生理学的手法によって確認した。その結果、正常個体および sham handling 個体では周波数 90 Hz, 水粒子変位 13 μm の振動刺激に反応があり、刺激周波数の2倍の応答 (マイクロホン電位) が検出されたが、感覚閉塞個体では反応は検出されず、マイクロホン電位も検出されなかった。このことから、ストレプトマイシン硫酸塩はスルメイカの側線相似器官を閉塞する働きがあることが確認された。行動実験の結果、各処理個体ともに群を形成したが、正常個体では、NND 1 の平均は 26.5 cm, NND2 の平均は 35.9 cm であった。Sham handling では、NND 1 の平均は 27.4 cm, NND2 の平均は 34.5 cm で、正常個体と比較して有意な差はなかった。これに対し、感覚閉塞個体では NND1 の平均は 19.9 cm, NND2 の平均は 27.0 cm で、正常個体と比較して有意に狭くなった。また、川村ら (1990) の行った側線系全体を閉塞したマダイとブルーギル群の個体間距離は本実験の結果とは逆に有意に広く、Partridge and Picher (1980) の行った後側線の管器を切断したシロイトガラ群の個体間距離は本実験の結果と同様に有意に狭くなることが報告されている。側線相似器官を閉塞したスルメイカの個体間距離が有意に狭くなった本実験の結果から、側線相似器官は群の中における個体間距離の調節に利用され特に間隔を広げる機能があると考えられる。

【まとめ】本研究はスルメイカとヤリイカの背面頭部における側線相似器官 (lateral line analog) の構造と機能を明らかにするために、1) 走査型電子顕微鏡による側線相似器官の形態学的観察を行い、2) 電気生理実験によって側線相似器官の振動覚閾値曲線を求め、3) 群形成における側線相似器官の役割について室内水槽における行動実験を行ったものである。その結果、スルメイカとヤリイカの側線相似器官は魚類の側線器官と同様の構造と機能を持つ非接触型の機械受容器であることが明らかになった。このイカ類の側線相似器官の振動覚特性はいか釣り漁業における光に代わる新たな音刺激装置の開発に利用できる可能性が示唆された。

学位論文審査の要旨

主査	教授	山本 勝太郎
副査	教授	飯田 浩二
副査	教授	川村 軍蔵 (鹿児島大学)
副査	助教授	平石 智徳
副査	助教授	山下 成治

学位論文題名

スルメイカとヤリイカの側線相似器官 (lateral line analog) の構造と機能に関する研究

イカ・タコ類に代表される頭足類の頭部および腕部には魚類の側線器官と解剖学的に相似な器官が存在することが近年の研究で明らかにされつつあり、この器官は側線相似器官 (lateral line analog) と呼ばれている。頭足類の側線相似器官上に存在する感覚細胞は、魚類の側線器官と同じ有毛細胞であるが、魚類の場合と異なり、十から数十本の動毛と数千本にも及ぶ微絨毛から構成され、不動毛を欠くとされている。また、頭足類の側線相似器官は機能的には魚類の遊離感丘に相当する機能を持つとされている。しかし、これらの機能と頭足類の行動との関連について扱った研究は少なく、未解明な部分が多い。

本研究は、漁業重要種であるスルメイカとヤリイカについて、側線相似器官が存在することを走査型電子顕微鏡による詳細な観察によって証明し、また電気生理学的実験によってその機能を、さらに室内水槽実験によってその役割を明らかにしたものであり、審査員一同が高く評価した点は以下の通りである。

1) 走査型電子顕微鏡を用いた観察により、スルメイカ未成体・ヤリイカ幼生ともに背面頭部表皮の正中線周囲に1対の線が存在すること、また、この線上に存在する絨毛の長さおよび直径を画像解析により求め、スルメイカ未成体で平均の長さが $9.59 \mu\text{m}$ 、平均直径が $0.26 \mu\text{m}$ であること、ヤリイカ幼生では平均の長さが $11.89 \mu\text{m}$ 、平均直径が $0.22 \mu\text{m}$ であることを明らかにしている。この結果は、既報のイカ類の側線相似器官の動毛の長さおよび直径とほぼ一致すること、またその存在位置も同じであることから、スルメイカ未成体・ヤリイカ幼生の背面頭部に存在する絨毛は側線相似器官の動毛であることを明らかにしている。さらに、魚類の管器に相当する管状の構造が観察されなかったことから、イカ類の側線相似器官は魚類の遊離感丘に相当するものであることを明らかにしている。ここで得られた解剖学的知見は、今後、他のイカ類の側線相似器官の存在証明に貢献するものと考えられる。

2) スルメイカとヤリイカの側線相似器官が水粒子振動に応答することを電気生理学

的に確認し、側線相似器官が水粒子振動を特異的に捉える機械受容器であることを証明している。電気生理学的手法によって得られた振動覚閾値曲線は、スルメイカでは 90 Hz に感度のピークがあり、水粒子変位の最小閾値は 0.4 μm 、平均閾値は 0.62 μm 、ヤリイカでは 100 Hz に感度のピークがあり、水粒子変位の最小閾値は 0.4 μm 、平均閾値は 0.70 μm であることを明らかにしている。また、反応のあった周波数では必ず刺激周波数と等倍の周波数と 2 倍の周波数のマイクロホン電位が得られていることから、その電気生理学的手法は信頼できる。ここで得られた知見は、振動刺激に対する機械受容特性の今後の研究に重要な基礎的知見となるものと考えられる。

3) スルメイカの側線相似器官の役割を明らかにするために、スルメイカを「正常個体」、0.5g/l ストレプトマイシン硫酸塩で側線相似器官を閉塞した「感覚閉塞個体」および「sham handling 個体」の 3 群に分けた 3 つの処理について各 10 個体、計 30 個体を用いて、直径 4 m、深さ 90 cm の円筒状の室内循環水槽で行動実験を行っている。各処理とも 10 個体を 1 群として扱い、遊泳の様子を 3 方向からデジタルビデオカメラで記録し、それぞれの群における各個体間の最近接距離 (NND1) と第 2 近接距離 (NND2) を画像解析によって求めている。その結果、NND 1 と NND 2 は、正常個体と Sham handling 個体の間には有意な差はないこと、感覚閉塞個体では正常個体と比較して有意に狭くなることから、側線相似器官は成群行動に関与し個体間距離を広げる方向に機能することを明らかにしている。また、この実験においてストレプトマイシンによって側線相似器官の機能が閉塞されることを確認するために上記 3 群の周波数 90 Hz、水粒子変位 13 μm の振動刺激に対する側線相似器官の受容器応答を電気生理学的手法によって確認したことは、研究に対する慎重な姿勢が伺われ、高く評価できる。機械受容と成群行動との関係は魚類でも定説がなく、ここで得られた知見はイカ類における定説確立に貢献するものと考えられ、ひいてはイカ漁業の新たな漁具漁法の開発につながることを期待される。

以上の成果は、知見の少ないイカ類の側線相似器官に関して重要な知見を得たものと高く評価できる。よって、審査員一同は本論文が博士 (水産科学) の学位を授与される資格のあるものと判定した。