

日本産発電魚類の研究

2) トビツカエイの発電器官の構造*

石山礼蔵・桑原誠之

The Electric Fish of Japan, 2.

The Electric Organ of *Breviraja tobitukai* (HIYAMA).

By

Reizo ISHIYAMA and Seishi KUWABARA.

The present paper embodies macro- and microscopical observations on the electric organ of *Breviraja tobitukai* which inhabits deep-seas off Aichi, Mie as far as Kochi Prefectures, including Kumanonada sea area. The method employed for the present study is the same as has already been described in the previous paper on the electric organ of *Raja pulchra*.

The electric organ of Japanese rajid fishes is characterized by having socalled "cup-formed element". In other words, this is peculiar to the organ of northern forms, to which the present species belongs.

The organ in question is situated in posterior one-third of comparatively long tail (Fig. 1, A), quite distinct from that of *Raja pulchra* which extends from base to tip of the tail.

Cross sections made through the organ reveal much uneven configuration of the surface (Fig. 1, B), but when viewed *en face* the body assumes a spindle shape in general aspect (Fig. 1, A). Each organ is composed of about 3480 electric units as illustrated in Fig. 2.

The fine structure of the unit or element of the organ was found almost the same as that of European electric skates such as *Raja radiata* and *R. circularis*. Namely, it consists of six components (Fig. 4); nervous lamellae, striated tissue, nucleated and cortical layers and gelatinous substance, last two of which are permeated with blood capillaries.

Of these, nucleated layer was found to lie beneath an extremely thin layer which covers up the anterior wall of the cup.

The thin layer slightly turns in along its rim, and comes in contact with nerve endings, a feature which shows its being an electric plate. The nerve endings form nervous laminae before reaching the electric plate as is the case with the corresponding body of *R. pulchra* (Fig. 4, A).

Striations are evident in almost all parts of the cup. This also holds true with

* 水産講習所研究業績 第140号。

posterior process of the cup, viz. stem. The process is usually long and assumes club-like shape (Fig. 4, B).

A thin membrans surrounds the cup. This is cortex layer, and slightly different from the sarcolemma of an ordinary muscle fibre, since it contains minute nuclei. Numerous blood capillaries are found closely attached to the outside of cortex layer. It may be mentioned that each cup lies embedded in the gelatinous substance, without any transverse septum or a membrane formed by connective tissue.

The existence of the nucleated and thin cortical layers coupled with some other structural characteristics supports the view that the electric organ of the present species stands intermediate between the corresponding ones of *R. radiata* and *R. circularis*.

緒 言

前報³⁾に於いてメガネカスベの発電器官の構造に就いて観察した結果を述べ、特にその組織学的構造が大西洋産の *Raja batis* のそれと非常によく一致して居ることを明らかにした。更に別の報告⁷⁾で、日本近海産のガンギエイ科魚類はその尾部両側の組織中に必ず発電器官を持つてゐることを発見し、而も該器官の存在する部位並びにその電函構造によつて明らかなる2型に分けられることを発表した。即ち、南方系とした種では発電器官は尾部の殆んど全長に亘る部分の両側に存在し、盤状の電函で構成されて居るが、之に反して北方系では尾部の後方の部分に在つて、而もその電函は杯状である。EWALT^{1~4)}の研究によつて既に明らかにされて居る様に、歐州産の本科魚類に於いても上述の日本近海産のものと持つてゐる発電器官と殆んど同様な2型が認められ、この器官に関する多くの研究が既に発表されて居るのに対して、日本近海産の種の該器官に就いての研究は筆者等の前報を除いては全くないのでこゝに引続いて形態学的研究の結果を記述する。

トビックカエイは北方系の種の中でも最も南方に分布し、現在までに判明して居るところでは熊野灘⁵⁾、⁶⁾と高知沖⁹⁾の深海から採られたに過ぎない。本種の発電器官は後述する様に他の種に比較して著しく小さく、更に構造上興味深い点が多いばかりでなく、外部形態的な特徴にも注意すべき事実を認めたので、先づ本種の発電器官の構造を観察し、次いで歐州産の種の該器官との比較を試みた結果に若干の考察を加へた。

本研究に使用した材料はすべて熊野灘の深海（深さ約300m,）で獲られ、三谷町市場に揚げられた全長470mm前後の成魚から得た。

研究の方法はすべて前報に準じて行い、先づ解剖結果の肉眼的観察を行ひ、次いで細微構造を観察したが、特に電函に於ける神経終末部の精査をする為に新鮮な固定標本の凍結切片を作り Bielschowsky の鍍銀を行つて観察した。

材料の採集に際し愛知県水産試験場の諸氏並びに三谷町の小田三喜次氏から非常に親切な御配慮をいただいたことに対し深く御礼を申し上げる。

結 果

発電器官の肉眼的観察：発電組織は尾部両側の側筋の部分に存在し、その前端は尾部全長の

中央部に遙かに達しないで著しく尾部の後方に偏して居る。即ち、479mm の雄成魚に於ける該器官長は 95mm であつた。更に注意すべきは、第一背鰭起点より前方にある該組織の長さはそれより後方にある部分よりも短いことである。斯の如く本種の発電器官は比較的小さく、而も尾部に於ける分布範囲が後方に限られている状態は、北方系の他の種の持つている該器官との比較に於いて、その発達程度が非常に低いことが推察出来る⁷⁾。

発電器官の背面概形は略々紡錘形であるが、詳細に観察すると後述する様に、背腹側筋、脊椎骨及び皮膚組織等に囲繞されて居る為に各部分で非常に複雑な形状に変化をして居る。発電組織は著しく柔軟で粘液質に富むが、その程度はメガネカスベに於ける程ではなく、更にシビレエイの発電組織には遙かに及ばない。

尾部の数ヶ所に於いて横切し、発電器官の複雑な外形を観察すると、該器官の前端はその部分の最内層に相当する側筋の中央に位置し、その外側に 3 個の筋肉錐の重層が認められる(Fig. 1, B; 1)。後方に移るに従い筋肉錐は電函錐に変換し、発電組織の最も肥大して見える第一背鰭前方の部分に於いては側筋錐はすべて電函錐になり 4 重層となつて居る。そして発電組織は背腹両側に挟まれて内方に向つて居る部分は鋭角状になり、その内側先端は脊椎骨に接して居る(Fig. 1, B; 3—4)。更に第一背鰭よりも後方に於いては他の軟組織に比較して発電組織の占める部分が多くなり、内方への突出した部分は肥厚する為に該組織横断面は略々 5 角形になり、広い部分で脊椎骨に接して居る(Fig. 1, B; 6)。後端部に於いては之等の軟組織はすべて著しく縮小するが、側筋の部分はすべて発電組織に変換して居ることが認められる(Fig. 1, B; 7)。

尾部に於ける筋肉、発電の両組織が以上記述した様に、前後の部分でそれ等の発達程度が逆転する事実はメガネカスベに於いても観察され、恐らく本科魚類の発電器官に見られる共通な現象かと思われる。

本種の発電器官を構成する電函は肉眼で漸く判別出来る位の大きさで、その拡大した部分の平均径は約 350μ であつた。該器官内に於ける電函の配列状態はメガネカスベの場合と略々同様で、筋肉纖維

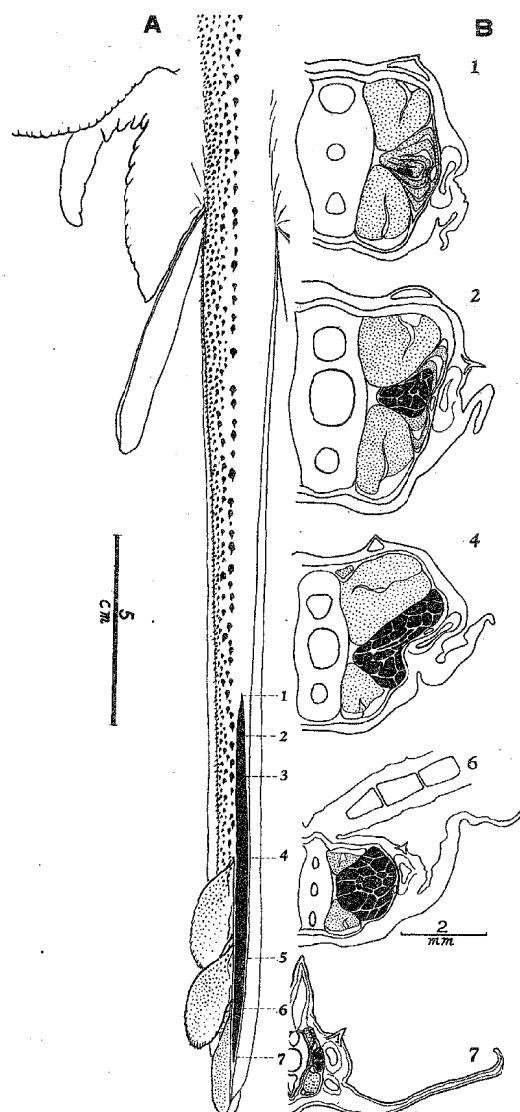


Fig. 1. Sketches showing the electric organ of *Breviraja tobitukai* (Hiyama). Black in A, dorsal aspect, and also B, transverse sections at 1, 3, 4, 5, and 7, where correspond with those positions respectively assigned in A.

から変換した電汎が略々 1 縦列に並び 1 個の錐を形成して居る (Fig. 3, A)。各 1 個の発電器官内の電汎の分布状態を前報と同様にして、該器官内の 5ヶ所に於いて縦横断切片を作り、各断面に現はれた電汎の平均数を求め、作図して示すと Fig. 2 の如くである。即ち、電汎は

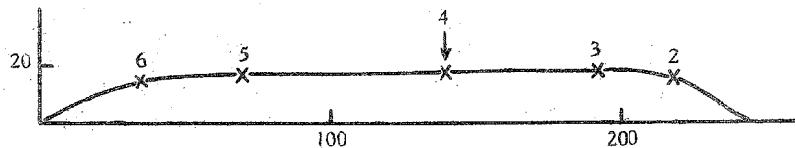


Fig. 2. Curve showing the presumptive distribution of the electric elements in an organ of *B. tobikutai*. Average number of the elements in cross sections in five positions (vertical axis); the number in a series through an organ (horizontal axis); so that, the area enclosed by the curve represents the magnitude of assumptive number of the elements involved in an organ. Numbers on the curve correspond with those assigned in Fig. 1, A, B, and the arrow denotes the origin of 1st dorsal fin.

該器官の主部に於いて均一に含まれ、両端附近で急激に減じて居る。次いでこの図から求めて電汎総数は 3480 個で、第一背鰭起点を境とした前後部での電汎数の比は 0.65 : 1 となり、前方部では遙かに少数の電汎を含んで居たと言える。以上の事実は本種の発電器官が小さく、而も第一背鰭起点よりも後方に該器官の重心があることをよく示して居る。

微細構造：発電組織を体軸に並行に薄切すると、杯状をした電汎が筋肉膜と相同の纖維性結合組織で隔離された間隙に略々 1 列に並んで居る (Fig. 3, A)。各 1 個の電汎の前後には明瞭な隔壁ではなく、膠液様基質で満されて居る。電汎は前方に拡大した部分があり、後方の中央部には 1 個の細長い突起が在つて、電汎全体は幾分傾斜している。前方拡大部の前縁は中心に向つて少し陷入し、この部分に多くの神経末端部が接続して居る。その他の電汎周囲の部分には多数の毛細血管が分布して、神経と血管の分布している部分が明確に分れて居ることはメガネカスペその他の発電魚類でみられる構造と一致して居る (Fig. 3, B)。各電汎を更に詳細に観察すると次に述べる 4 部分で 1 個の電汎は構成されて居る。

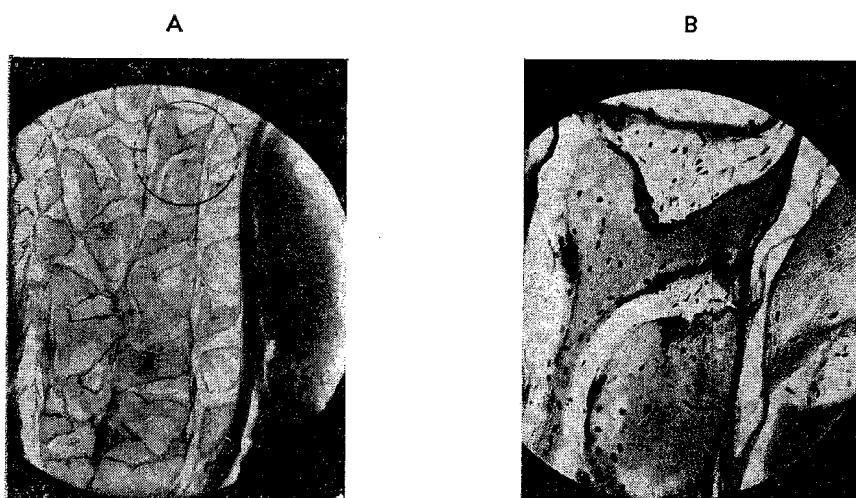


Fig. 3. Photographs of the longitudinal sections of the electric organ through part of the tail of *B. tobikutai*, showing the arrangement of the cups under low magnification in A, ($\times 75$), in which a cup encircled under considerable high magnification in B, ($\times 340$).

電板(Electric plate)：電函の前方陷入部は原形質に富み核を持つている薄い層で覆はれて居る。縦に走る隔壁に沿つて導かれた神経の末端は電函前縁の薄層に接近するとその被鞘装置を失つて分枝した後、電函の内部に侵入して、更に数回分枝を繰返して、筋核或はシユワン核類似の核の有る神経終末部を形成して居る。即ち、上記の構造を持つて居る電函前縁の薄層とこの部分に分布している多くの神経終末叢を合したもののが電板に相当して居る(Fig. 4, A; ep)。

横紋組織(Striped tissue)：電函の主部は明かな横紋を有し、各横紋の配列状態は通常横紋筋纖維に見られるものと非常によく似て居り、略々直走する明暗の互層として認められる。

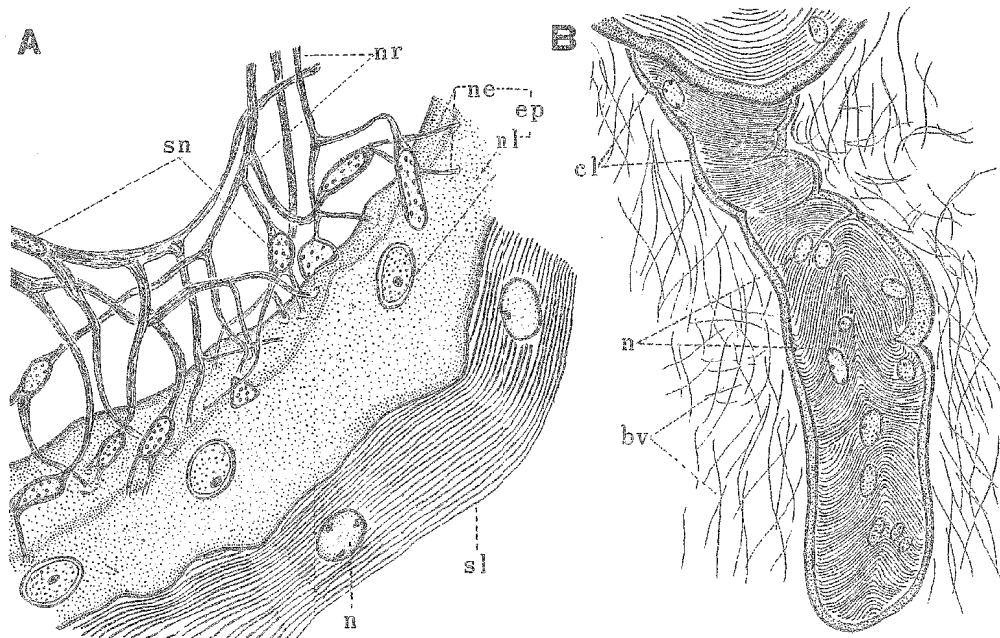


Fig. 4. Sketches of the longitudinal sections through two parts on a cup of *B. tobiukai*, showing fine structure of the electric plate of the cup in A, ($\times 1350$) and also the posterior portion in B. ($\times 750$). bv, blood capillaries; cl, cortical layer; ep, electric plate; n, nucleus; ne, nerve endrig; nl, nucleated layer; nr, nervous rami; sl, striated layer; sn, Schwann's nucleus.

組織全体に橢円形の小核(長径約 4.5μ)が散在して居るが、特に周辺部には多く分布して居る(Fig. 4, A, sl)。

外皮層(Cortical layer)：前記の電板の部分を除く部分の外縁には無構造に見える薄い膜状物があつて電函を包んでいる。この薄膜が外皮層で、筋鞘に相同のものと思われ微小な核(径約 3μ)が散在して居る(Fig. 4, A; Cl)。

軸様突起(Stem)：電函の後部は斜後方に延長して細長い棍棒状となり、その後端は縦走する隔壁に殆んど接して居る。この軸様突起は電函の後端中央から出て居て電函の主部との間に何等の間壁もないがその横紋の配列状態が幾分複雑となつて居る(Fig. 4, B)。

考 察

本種の発電器官は EWALT^{2,3)} が嘗て大西洋産の *Raja radiata* 及び *R. circularis* の該器官に於いて発見したと同様な杯状の電函で構成されて居り、尾部に存在する位置並びにその微細構造等の点に於いて多くの類似点が認められる。即ち、肉眼的には 3 者の発電器官はいづれも尾部の後方に在つて南方系に見られる様に尾部のすつと前方にまで達して居ない。一方、

その微細構造に就いて比較すると、本種と *circularis* では電函前縁に明らかな核層のある電板が認められるのに対し、*radiata* では未だその様な構造上の分化が見られず、核層の発達までに至つて居ない (EWALT 1888, p. 540)。然るに外皮層は、本種と *radiata* では非常に薄いのに対して、*circularis* では著しく肥厚して、電函の主部を覆つて居ることは大きな相違である。更に、横紋の配製状態では、*radiata* に於いては本種と同様に並行的に走る単調な線として観察され、通常筋繊維の横紋に近似して居るが、*circularis* では甚だしく彎曲して、複雑になつて居る (EWALT, 1888)。又、電函の後部にある軸様突起に就いて比較すると、本種では *radiata* のよりも明らかに細いが *circularis* に於けるよりも長大である。既に EWALT の詳細な研究で明らかな様に、軸機突起は元来筋繊維として発生したものがその発生の途中に於いて電函に変換した際に筋繊維の後端部が前方部の様に拡大しないで比較的原形に近い形態で残つて居るものであると考へられる故に、該突起が大きく明瞭に残存する電函程、筋繊維からの変換が不完全に近いと言へる。従つて該突起の退化の程度の最も著しい *radiata* はこの性質に関する限り三種の中、最も原始的であり、次いで本種から *circularis* の順に分化の程度が高いと考へられる。電函前縁に於ける陷入程度の比較に於いても軸機突起の退化に於ける上述の順序と略々同様な関係が 3 種間に認められる。然し乍ら、EWALT (1888, p. 411) もこの性質に就いて既に指摘して居る様に、電函の形態には部分的な変異が著しく、その標準的形態を決定することは困難であるが、Fig. 3, B に示した電函を本種に於ける標準形態と考えるならば、その前縁陷入の度は之等 3 種間に於いて略々中間に相当すると思はれる。

以上述べた 3 種間に於ける比較の結果を総括すると、本種の発電器官の電函構造は *radiata* よりも一層進んだ状態にあるが、*circularis* に比較するとその分化の程度が低い様に思われる。従つて本種の発電器官はその微細構造から判断すると上記の大西洋産 2 種の丁度中間に相当する発達程度にあると言えるが、各種の魚体の大きさに対する発電器官の大きさの比較を試みると、本種では全長 475mm の成魚に於いて該器官の肉眼的長さは 95mm、長径 2.7mm、*radiata* では 480mm の成魚で夫々 130mm 及び 2 mm (EWALT, 1888, p. 539), *circularis* の 680mm 未成魚で 210mm 及び 5 mm (p. 410) で、本種の発電器官の長さは全長に対して他の 2 者のよりも非常に短かいことが注目される。発電組織は前掲の様に著しく複雑な形態を有する故に、その長さだけを以て一概に以較することは無理かも知れぬが、長さの比に於いてこの様な大きな相違のあることは見逃し難い事実である。更に EWALT の記載によると、上記大西洋産 2 種に於ける発電組織はその主部の内側、脊椎骨との間に明らかに背腹側筋が介在し、該組織が直接に脊椎骨に接して居ないが、本種では組織の内側中央部が突出して背腹筋の間に深く入り込み、脊椎骨との間に筋肉組織の介在を見ない。電函構造に於ける前述の様な著しい類似性が認められるのに反し、発電器官の尾部組織中に於ける規模にこの様に可なり著しい相違が認められる事実に就いては今後もつと別の方向から比較考察す可きかと思われる。

太西洋産の *R. fullonica* の電函の様な盤状と杯状の中間型は現在日本近海産の種では未だ発見されて居ないが、既に述べた 2 型の発電器官は大西洋と太平洋の両水域のものが共同の祖先型から発出して現在の形態になるに至つたと考えることには略々疑のないことであろう。そして、恐らく盤状型は温暖水域に、杯状型は冷水域に於いて夫々多くの種的分化を生ずるに至つたと思はれ、之等 2 型の中、いづれが発電器官として高位の発達段階にあるかに就いては、両型の発電機構或は起電力等の研究等が両者の優劣の決定に有力な根拠を与へると思ふ。

摘要

1. トビツカエイは本州中部の太平洋岸側の深海に棲息し、その尾部の両端に小さい発電器官を有する。
2. 発電器官は尾部の中央より後方に偏して存在し、背腹側筋に挟まれ、側筋の一部が変換することによつて生じたものである。
3. 発電器官の背面概形は略々紡錘形であるが、尾部の横断切片に示す如く各部分で外形は著しく変化して居る。
4. 発電器官は径約 350μ の杯状の電函で構成され、中央の最も肥大した部分では4重層になつた錐で出来て居り、前後両端に近づく程発電錐は少くなる。
5. 尾部の片側の1器官内に含まれる電函数は約3480個で、第一背起部より後方の部分に全体の約60%があるが、器官の主部では単位長さの組織内には略々一様に分布して居る。
6. 電函は前後に略々1列に並んで居るが、その前後の間に隔壁はなく、各列の間には明らかな隔壁がある。
7. 1個の電函は微細構造上、電板・横紋組織・外皮層・軸様突起の4部分に区別せられ、電函前縁の陷入部には神經終末が、外部周縁には毛細毛管が接して居る。
8. 本種の発電器官は本邦近海産の同型に属する他の種に比較すると著しく小さく、その電函構造から判断すると大西洋産の *R. radiata* と *circularis* の中間程度の発達をして居る。
9. 之等3種の有する様な発電器官は恐らく共同の祖先から分化し、寒冷水域で発達して来たに違いない。
10. 盤状型と杯状型のいづれが発電器官として発達した段階にあるかは未だ決定し難い。

参考文献

- 1) EWART, J. C.: 1888. The electric organ of the skate. On the development of the electric organ of *Raja batis*. Phil. Trans. Roy. Soc. London, 179B, 399—409.
- 2) ——— : On the electric organ of *Raja circularis*. Ibid, 410—416.
- 3) ——— : On the electric organ of *Raja radiata*. Ibid, 539—622.
- 4) ——— : 1892. Observation of the structure, relations, progressive development, and growth, of the electric organ of the skate. Ibid, 183B, 378—420.
- 5) HIYAMA, Y.: 1940. Descriptions of Two New Species of Fish, *Raja tobitukai* and *Chlorophthalmus acutifrons*. Jour. Zool. 9 (1), 169—170.
- 6) ISHIYAMA, R.: 1952. Studies on the Ray and Skates Belonging to the Family *Rajidae*, Found in Japan and Adjacent Regions. 4) A Revision of Three Genera of Japanese Rajids, with Descriptions of One New Genus and Four Species Mostly occurred in Northern Japan. Jour. Shimonoseki Coll. Fish. 2 (1), 1—9.
- 7) ——— : 1955. ——— 5) Electric Organ supposed as an Armature. Mem. 60th Jubil Prof. Y. OKADA, (in Press).
- 8) 石山礼藏・桑原誠之: 1954. 日本産発電魚類の研究1. メガネカスベ *Raja pulchra* LIU の発電器官の構造, 農水講研報, 1 (3), 61—68.
- 9) KAMOHARA, T.: 1952. Revised Descriptions of the Off-shore Bottom-Fishes of Prov. Tosa, Shikoku, Japan Rept., Kochi Univ. Nat. Sci. (3), 10.