

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。

石山礼蔵・桑原誠之

The Electric Fish of Japan.

1) Some Observations on the Structure of the Electric Organ of the Skate, *Raja pulchra*.

By

Reizo ISHIYAMA & Seishi KUWABARA.

The present paper deals largely with the general observation on the structure of the electric organ of the common skate, *Raja pulchra* LIU, which inhabits throughout the coastal waters of Japan.

The investigations were first directed to preliminary consultation of many papers concerning the organ of European skates, which has long been known to exist in the tail. The electric organ of the skates of Japan was classified, from the structural characters, into two categories of the elements, disc- and cup-form, which are considered to be essentially of the same construction as those of European skates. The organ of *R. pulchra* is regarded as a disc-form one, and is found advanced in structure from that of other species of the genus *Raja*.

The number and arrangement of the elements in an organ were estimated by sections, which were cut in both horizontal and longitudinal directions at seven positions (2 to 8 in B of Fig. 1 and Fig. 2). The number of the elements computed graphically of an organ of the male and female amounts to 13115 and 11856 respectively, in so far as the present investigation goes.

The electric element was microscopically observed consisting of five functional components as shown in Fig. 3. Of these, electric plate, striated and alveolar layers were regarded as an electric disc characterizing, and discriminating the skate organ from those of other electric fishes. The electric plate is made of a layer of protoplasm, containing numerous nerves which divide dichotomously as they pass backwards through a supporting connective tissue framework (Fig. 3, D). The striated or meandriform layer consists of a compact mass of lamellae, which, though often represent an extremely sinuous appearance, are seemingly continuous from one end of disc to the other. The alveolar layer which lies posterior to the striated layer is smooth and even anteriorly, while the posterior

* 水産講習所研究業績第133号

portion ends extremely irregular, presenting a number of spaces or alveoles which somewhat resembles the sacculations in a frog's lung. In a large space behind the alveolar layer there is a thick cushion of gelatinous tissue, which fills up the gap between the alveolar and septum of connective tissue binding the chamber in which the disc lies. Each disc may hence be said to lie in a cell or chamber, giving off the numerous nerves in front and fibrous investment involving blood-vessels which enter the chamber from behind. Thus, the electric organ of *R. pulchra* was found to have essentially the same construction as that of a European skate, *R. batis*.

発電魚として古から知られて居るものに、デンキウナギ *Electrophorus electricus*, デンキナマズ *Malopterus electricus*, *Mormyrus* sp., ミシマオコゼの一種 *Astrocopus* sp., シビレエイ科 *Torpedinidae* 及びガンギエイ科 *Rajidae* 等に属する多数の種類がある。之等の魚類は夫々属する科或は属により特有の構造をもつた発電器官を有し、一般に該器官の発達程度に応じた起電力を有して居り、生物の発光現象と共に生物界に於ける特殊な器官として注目されて来た。以上挙げた発電魚類の中、ガンギエイ科魚類では尾部の筋肉中に発電器官があつて、比較的弱い電気を発生する事実が欧州産の種類では以前から知られ、既に多くの研究が発表されているが、日本近海産の種類も欧州産のものと略同様な構造の発電器官を有し、而も該器官の発達程度に可成り明瞭な種の相違が認められることが最近知られた(石山, 1954)⁹⁾。而して本科魚類の有する発電器官は魚体の後方死角を護る尾部の保護をする可く作用し、該器官の発達によつて尾部は一層有効に働くと共に或る程度尾部の長さが補償されることによつて魚体の後方から襲ふ外敵に対する防衛が強化されていると推論した(石山, 1953)。然し、以上の推察が実際に肯定されるには更に多くの実験と研究を行い、詳細な分析、検討が必要である。そこで著者等は本科魚類の発電器の構造と電気を発生する際の機構を知る可く研究に着手した。

メガネカスベ *Raja pulchra* Liu は本邦近海産のガンギエイ(カスベ)類の中でも比較的発達した発電器官を有し、而も広範囲の水域に棲息して居るので、先ずこの種に就て、該器官の解剖学的観察を行い、且つ欧州産の類似種の器官との比較を試みた結果の一部をここに報告する。供試魚は主として石山が北海道から東支那海までの本邦沿岸各地で蒐集したものである。肉眼的構造の解剖にはホルマリン 10% 液漬標本を使用し、組織学的研究は新鮮な魚体から該組織の一部を採り、ホルマリン液及び Gilson 氏液で固定後、ツエロイデン切片となし Haematoxylin-eosin, van Gieson, Weigert 氏 Eisen-haematoxylin 染色等を行つて検鏡した。

結 果

発電器の肉眼的所見: メガネカスベの発電器は尾部両側の殆んど全域に亘つて存在している。即ち、尾部前方に於いては腹鰭基底の後端から後方の体側筋に相当する部分に在る(Fig. 1, A)。発電器全体は結締組織で被覆され、細長い紡錘形をした柔軟な組織で出来て居る。全長 1052 mm の雄成魚の該組織の長さは 371 mm で、第一背鰭起点の最も太い部分の直径は約 9 mm であつた。尾部中央部の横断面(Fig. 1, B)に示す如く、横断面全体の約 $\frac{1}{3}$ ~ $\frac{1}{2}$ を占め、比較

的よく発達している。この部分の該組織面は略々扇形をなし、外方に向う部分は強く変曲しているが、脊柱に接近して内方に向う部分では背腹部筋肉に挟まれて内側に窪み乍ら鋭角をなし

て終つている。而して該組織の横断面の形状は前後に於ける位置によつて可なり相違し、前方では漸次楕円形に近くなるが、後方では尾部末端に近づくに従ひ脊柱に向つて突出する部分が広くなつて円形となり、尾部の断面全体に対する該組織の占める割合が大きくなつて居る。尾部の5ヶ所に於いて横断し、発電組織と筋肉束及び他との関係を示すと図の如く (Fig. 1, B; 1...8), 尾部前方では筋肉が脊柱を除いた部分の主体となり、後方では反対に発電組織が主として尾部の軟組織を形成している。以上の事実から筋肉の変換によつて生じた発電器官が尾部の後方の部分程該器官として有力に作用していると考えられる。次に発電組織を縦に薄く切断すると多数の小房が密に重畳して配列して居るのが見られる (Fig. 3)。この小房が後述する電函であつて、本種の電函は大形で、該組織の中央 (Fig. 1, B; 3, 5) では $.0.08 \times 0.16 \text{mm}$ であつた。各電函は茸の傘の様な形をなし、組織の中心程傘の直径は大きい、周縁部で小さくなつている。電函は前方から後方に幾分斜に配列し、前後の配列では電函が割合に規則正しく並んでいるが左右及び垂直面に於ける配列は不規則である。各

電函は薄い隔壁で相隔離せられ (Fig. 3, A; ts), 縦走する隔壁は1個の電函を挟んで数条走つて居る。従つて実際には、発電組織内の電函は周縁部に向つて縦走する隔壁で出来た数個の錐が重畳し、その間隙に前述の如く配列している。Fig 1, B; 1に於て示す様に、尾部の前方

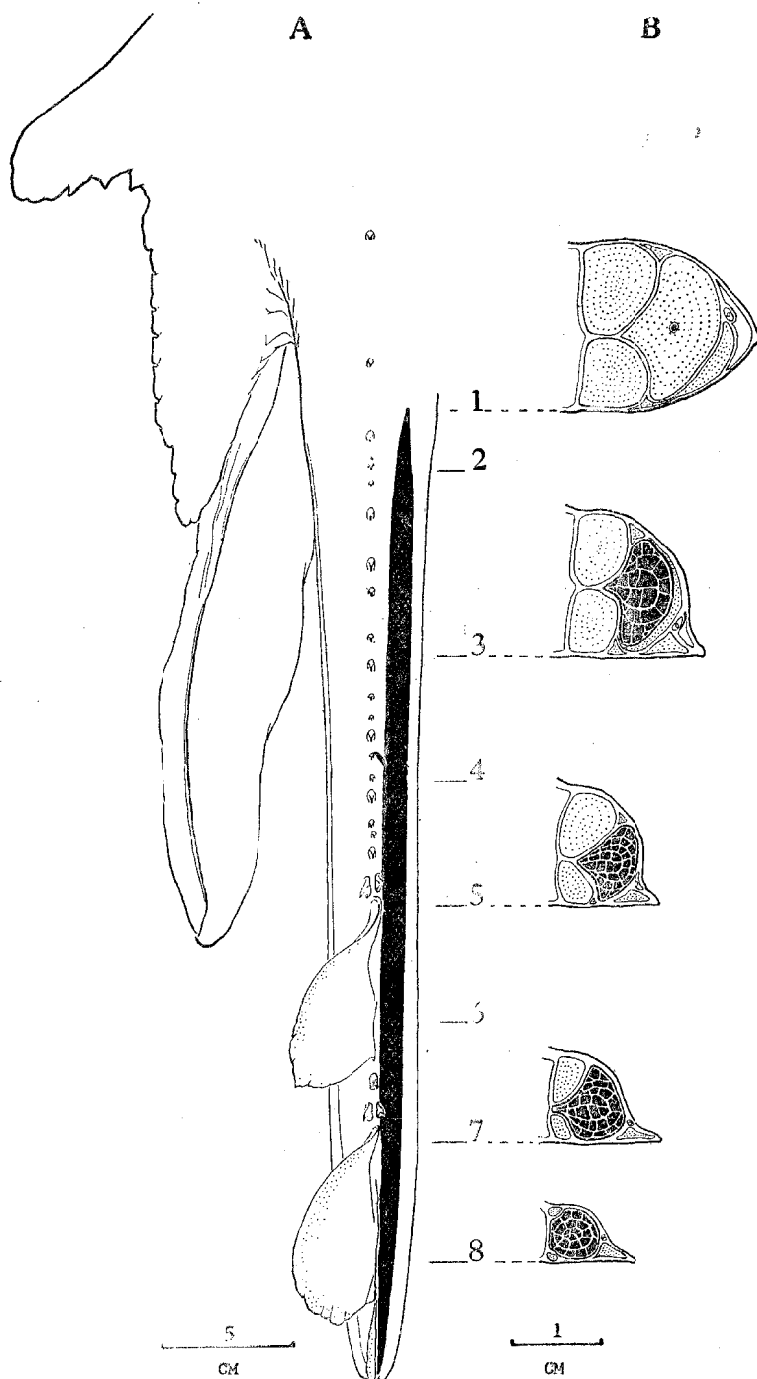


Fig. 1. Sketches showing the electric organ of *R. pulchra* Liu. Black in A, dorsal aspect; B, transverse sections at 1, 3, 5, 7 and 8. All the numbers assigned other than 1 correspond with those positions, where it were cut in sections. See also Fig. 2.

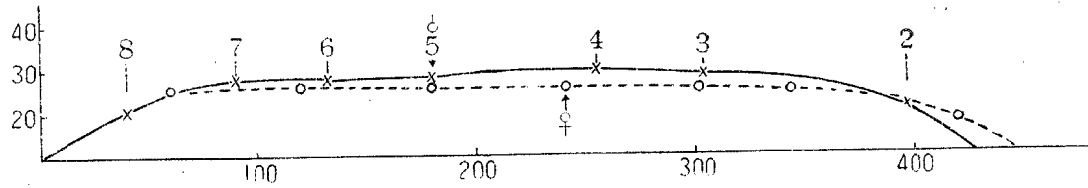


Fig. 2. Showing the presumptive distribution of the electric elements in an organ of two sexes of *R. puchra* Liu. Average number of the elements in cross sections (vertical axis); the number in a series through an organ (horizontal axis), so that, respective area enclosed by the curve represents magnitude of assumptive number of the elements involved in an organ; the numbers (2—8) at cross signs on the line corresponding those positions where cut in sections in the organ of male, and also the number are indicated in Fig. 1, A; circles on the broken line subject to that of female; arrow of respective curve shows the insertion of first dorsal fin.

に於いて発電組織の占める部分の少ないのは、相重なる筋肉錐の中、発電組織に変換したものゝ頂点に近い故である。反対に後方では同円錐の重覆部になるが故に該組織も肥大するが、更に背鰭より後方では相重なる円錐の数が少くなり遂に数個の電函を包む単一の円錐となつて終つて居る。従つて、尾部の各部分を横断すると、発電器の最前方 (Fig. 1, B; 1) では電函を圍繞する隔壁即ち円錐の周縁に相当するものは唯一個であり、その外側に体側筋の筋肉錐が数層重なつて居る。更に第一背鰭起点附近の横断では (Fig. 1, B; 5) 電函の錐は4層となり、筋肉錐は薄いものが1層か或は全く見られない。この部分より更に後では (Fig. 1, B; 7, 8) 再び発電組織は少くなり後端の附近では一層の電函で占められるに至る。

1個の発電器の単位長さの組織内に含まれて居る電函は以上述べたところにより、前後両端では少く、中央部に於いて多いことになる。そこで Fig. 1, A に示す7ヶ所 (2—8) の部分に於ける縦横断切片を作つて、各部分の夫々の断面に見られる電函の平均数を数えて1器官内に含まれる電函の分布状態を作図によつて述べた (Fig. 2)。即ち、本種の電函の分布は全体として略平均して居り、前後両端に近い部分で急に少くなつて居る。この事は前掲の断面でも大体

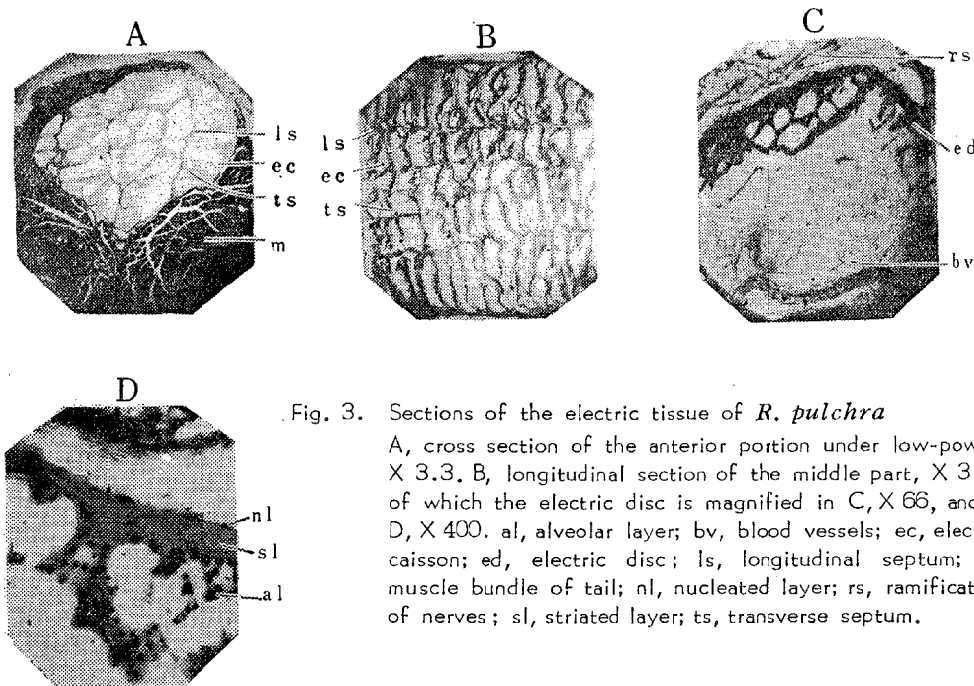


Fig. 3. Sections of the electric tissue of *R. pulchra*

A, cross section of the anterior portion under low-power, X 3.3. B, longitudinal section of the middle part, X 3.3, of which the electric disc is magnified in C, X 66, and in D, X 400. al, alveolar layer; bv, blood vessels; ec, electric caisson; ed, electric disc; ls, longitudinal septum; m, muscle bundle of tail; nl, nucleated layer; rs, ramification of nerves; sl, striated layer; ts, transverse septum.

諒解出来やう。そして雄に於ては発電器の主部に於いて僅かに多くの電函を含んでいる部分が認められるが、雌ではこの様な変化は殆んどなく発電器主部に於ける電函は一様に分布して居る。一方1縦列数では (Fig. 2の横軸に示す) 雌の方が雄よりも幾分多いことを示して居る。之等の電函の分布曲線の囲む部分は夫々の性に於ける一つの器官内に含む電函の総数を示して居る故に、之等を測定して雌11856個、雄13115個の電函が夫々の器官を構成して居たと云える。

肉眼的観察による本種の発電器官は以上述べた如く；1) 尾部の殆んど基底から後端までの両側にあつて、比較的良好に発達し；2) 紡錘形をした該器は多数の複雑に配列する電函で出来て居り；3) 電函は該器の中央では多層に、両端近くでは僅層に重疊した錐に圍繞されて分布し；4) 従つて各部分に於ける電函の分布状態は中央部に多く両端近くで急に激少し；5) 1器官を構成する電函の総数は、雄が雌よりも多いことが認められた。

微細構造：発電器官を構成する電函は筋隔と相同の薄い結締組織の隔壁で相互に隔離されて居り、この隔壁は後述する様に各電函に血管及び神経を導入している。各1個の電函は次の5つの要素から出来て居る。

即ち、Nervous lamina, Nucleated layer, Striated layer, Alveolar layer 及び Blood vessel で、之等の中、前二者は電板 (electric plate) として知られ、発電現象に直接最も重要な関係を有するものと考えられて居る。電函は一種の膠液状組織で満たされ、その中に一個の電板があつて前後部に夫々 Nervous lamina と Blood vessel が分布している (Fig. 3, C)。

Nucleated layer : electric plate とも云はれ、電板の前面を覆ふ稍々透明な原形質で、薄板状を呈し、ワングーソンの染色液で鮮かな黄色に染まる。この層にはワイグルト氏鉄ヘマトキシリンで染色される可なり大きな楕円形の核が散在する点で次に述べる Striated layer と異つて居る。本種の Nucleated layer は厚さが約 $1\frac{1}{2}\mu$ 、核の長径は 0.6μ であつた。電板の前部に分布する多くの神経終末は後述する如くこの層と接続して居る (Fig. 3, D; nl)。

Striated layer : Nucleated layer の後方にある稍々厚い層で、多数の条紋 (striae) があり、それらは複雑に彎曲し乍ら各条紋が並行的に並んで居る。この層には核はなく、層の厚さは約 3μ で、条紋の間隔は約 0.2μ であつた (Fig. 3, D; sl)。

Alveolar layer : 電板の最後部にあつて、非常に凹凸の多い複雑した表面と多数の腔所を有する原形質層から出来て居り、所謂蜂巢状 (alveolar) を呈し、全体がワングーソン氏液で黄色に染まる。この層には多数の核があり、而も基部には前述の条紋も認められる (Fig. 3, D; al)。

Nervous lamina : 電板の前方を満して居る膠液状組織に多くの神経繊維として分布し、之の末梢神経は先ず脊髓神経の腹側根として発して後、筋隔及び各電函を隔離して居る隔壁を作る結締組織に沿つて分枝し乍ら走り、各電函に分布する。電函内に分布する各神経末端は更に数本の filament に分枝すると共に、明かな核を有する無鞘神経叢となつて電板の Nucleated layer に接続して居ることが認められた (Fig. 3, C; rs)。而してこの部分の一層詳細な観察は今後の研究に俟ちたい。

Blood vessel : 電板の後方に於ける比較的広い部分に分布する毛細血管叢で、その末端は Alveolar layer に分布している (Fig. 3, C; bv)。而して電板の前面にはこの様な毛細血管は認められなかつた。以上が各電函を形成して居る5つの主要要素に就いての観察結果である。

欧州産の類似種の発電器官との比較： Ewalt⁵⁻⁸⁾ は欧州産本科魚類の発電器の詳細な解剖

学的比較研究を行ひ該器官を形成する電函の形状によつて盤状(disc-form)と杯状(cup-form)の2型に分けた。本邦産の種類の有する該器官も同様に分類され、盤状型は南方系 *Raja* 属に、杯状型は主として北方系 *Breviraja*, *Rhinoraja* 属に包含される種に見られることは既報の如くである(石山, 1954)⁹⁾。

メガネカスベの発電器官は明かに盤状型に属し而も、比較的良好に発達した状態にある。そこで欧州産の種の該器官と比較すると *Raja batis* と甚だよく一致して居るのみならず、外形的にも両者は類縁性が深い事を知つた。

即ち、本種の成魚の体長は *R. batis* のその約 $\frac{1}{2}$ に達するに過ぎないが、両種の発電器官の長さの魚体長に対する割合は略々等しく、本種の 0.35 倍に対して後者では 0.31 倍 (Ewalt, 1892; p. 403) である。次に該器官の横断面の形状では、本種では主部に於いて扇形に近いが、後者では多角形に近く (Sanderson and Gotch; 1888; p. 141, Ewart, 1892; pl. 26, fig. 5), 本種の該器官の後部のそれに近似した形である。この点から考えると、後者の該器官は本種のそれより幾分発達した段階にある様に思われる。更に1個の該器官を構成して居る電函の数に就いて比較すると、本種では前述の如く約 11,000 (♀), 13,000 (♂) であつたが、*R. batis* では 10,000 (Ewalt, 1892; p. 397) であつた。後者は前述の如く本種より遙かに大形に達し、而かも該器官は発達した状態にあると思われるにも拘らず、電函の数では本種の方が却つて幾分多いことは、両水域に於ける本科魚類の該器官の発達過程の系統的相違によるものか或は測定方法の違いによつて生じたものかは現在不明であるが将来尙研究を要することである。

両種の有する該器官の微細構造に就いて比較すると、それ等の電函は同じく前述の5要素で構成されて居る点では全くよく一致している。唯之等の発電要素の中、条紋及び蜂窩層の形状に多少の相違が見られるが、この様な相違は本邦産の種間に於いても屢々認められる故に之等の違いはむしろ該器官の発達程度の種的相違であると考えられる可きである。

以上述べた如く、メガネカスベの発電器官は欧州産の *R. batis* の該器官の形態並びにその微細構造との比較に於いて後者の方が幾分発達した状態にあるとしても、両者は甚だ、酷似した該器官を有する故に、後者について行われた各方面からの研究はそのまゝ前者に対しても適用できると共に、両者の夫々類似種間に就いても同様のことが考えられる。

考 察

本科魚類の尾部に特殊な組織で出来た発電器様の構造の存在を初めて発見した Stark (1845)¹²⁾ は該器官は各々が隔壁で仕切られた透明なゼラチン質で充たされた小室 (compartment) で出来て居る四角な膜状の管で出来て居ると記載し、Robin (1846)¹⁰⁾ によれば該器官は紡錘形をなし、隔壁で仕切られた菱形の小室で構成され、その中には多角形の盤 (disc) があり、各小室は縦の隔壁でも区劃され、「行・列」に並んで居るとした。更に Sanderson と Gotch (1888)¹¹⁾ は該器官は相互に胞室中に不完全に分かれて存在し、各々は1個の盤 (disc) を有するところの紡錘形の管であると説明して居る。Ballowitz (1897)²⁾ は器官を構成する電函は次の3要素

1. die vordere (glatte) Rindenschicht.
2. die (lamellare oder mäandrische) Innensubstanz.
3. die (anregelmässig netzformige) Rindenschicht.

で出来て居るとした。一方 Ewart (1888—92)⁵⁻⁸⁾ は該器官の形態並びに組織発生等の研究を詳細に行い、当時に於ける該器官の解剖学的研究に一応の終止符をつけ、研究の対称は専ら該器官の生理学的領域に移つた。即ち du Bois Reymond (1881)⁴⁾ その他は外の発電魚類の該器官に比較して本科魚類のそれを“pseudo-electrical”或は“incomplete organ”と称す可きことを主張して居る。その理由は Torpedo や Gymnotus 及びその他の発電魚の電函構造とガンギエイ類のそれと比較すると；1) 膠液状組織の中に唯1個の電板を有する事；2) 神経系と血管系とは電板を挟んで完全に分離して居ると云う2つの点では両者は一致しているが、ガンギエイ類の電函には元来横紋筋に見られる特性が残存する条紋層があり、而も起電力は非常に弱いと云う特徴を有するからである。然し、発電魚類はすべて夫々特有な構造の放電器官を有するが、それらはいづれも筋肉系からの変換によつて生じたものであり、ガンギエイ類では Ewart の研究で明らかな如く尾部の体側筋から変つて出来たものである。而もこの類には特種な構造を有する蜂窩層が発達して居ること並びに従来記載せられて居るものより遙かによく発達した該器官を有する種が最近発見されて居ること等から考えて、du Bois Reimond 等が行つた様な他の発電魚類の該器官と本科魚類のそれとの区別は困難で、他の発電魚類が夫々特有な構造の該器官を有すると同様に本科魚類も特化した発電機構を持つた器官として発達を遂げて来たのではないかと思われる。然しこの事に対する正確な比較は両者の放電機構に關聯した詳細な生化学的研究によつて行われる可きであろう。こゝに報告したメガネカスベの発電器官は欧州産の *R. batis* のそれと構造上殆んど一致して居る故に、欧州産の種について今日までに行われた多くの研究の結果は日本産の類似種に対しても適用出来るのみならず本邦産の種の中には外形的に見て種々の発達段階を示す該器官を有するものが見られること等から之等本邦産の種類に於ける該器官の研究は生物学的に興味があるのみならず、最初に述べた本科魚類の発電器官の生態的意義を明かにするため有力な根拠をあたえるものと思う。

本研究をなすに当り多くの貴重な文献の借覧を許された名古屋大学理学部椋山正雄博士並びに石川優氏に対し深く御礼を申上げる。

文 献

- 1) ALTAMIRANO, M., C. W. COATES, H. GRUNDFEST and D. NACHMANSON; 1953: The mechanisms of bioelectric activity in electric tissue (I). The response to indirect and direct stimulation of Electoplaques of *Electrophorus electricus*. Jour. Gen. physiol. 37 (7) 91~110.
- 2) BALLOWITZ, E., 1897: Über den feineren Bau des elektrischen Organs des gewöhnlichen Rochen (*R. clavata* L.). Anat. Hefte, Bd. 7, 283~375.
- 3) COATES, C. W., 1949: Electric fishes. Repts. Electrical Engineering.
- 4) du BOIS REYMOND; 1881: Untersuchungen am Zitteraal, 63.
- 5) 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, 179, B. 399-409.
- 6) ———, ———: ———. On the structure of the electric organ of *R. circularis*. Ibid. 179, B. 539.
- 7) ———, ———: ———. On the electric organ of *R. radiata*. Ibid, 179, B. 539-552.
- 8) ———, 1892: ———. Observation on the structure, relations, progressive development, and growth of the electric organ of the skate. Ibid, 183, B. 378-420.
- 9) ISHIYAMA, R., 1954: Studies on the ray and skates belonging to the family Rajidae,

- found in Japan and adjacent regions (5). Electric organ supposed as an armature. Mem. 60:h Jubil. Prof. Yaichiro Okada, (in press).
- 10) ROBIN, CH., 1845: Recherches sur un organe particulier qui se trouve sur les poissons du genre des Raies (Raia Cuv.). C. R. Acad. Sci. Paris, T. 22, 507-535.
 - 11) SANDERSON, J. B., and F. GOTCH, 1889: On the electrical organ of the skate. Part II. Jour. Physiol., 10, 259—278.
 - 12) STARK, DR., 1845: On the existence of an electrical apparatus in the flapper skate and other rays. Ann. Mag. Nat. Hist., 15, 121.