

TUMSAT-OACIS Repository - Tokyo

University of Marine Science and Technology

(東京海洋大学)

魚類の嗅覚機能に関する生理学的研究

メタデータ	言語: jpn 出版者: 公開日: 2008-05-29 キーワード (Ja): キーワード (En): 作成者: 太田, 淳也 メールアドレス: 所属:
URL	https://oacis.repo.nii.ac.jp/records/771

修士学位論文

魚類の嗅覚機能に関する生理学的研究

平成 19 年度

(2008 年 3 月)

東京海洋大学大学院

海洋科学技術研究科

海洋生命科学専攻

太田 淳也

目次

第1章 緒言	— 1
第2章 魚類の嗅覚受容器官の形態学的観察	— 8
1. ウナギの成長と嗅覚受容器官の関係	— 8
1) 実験方法	
2) 実験結果	
3) 考察	
2. 様々な魚類の成長と嗅覚受容器官の関係と形態比較	— 26
1) 実験方法	
2) 実験結果	
3) 考察	
第3章 感覚に関わる脳の形態	— 37
1. ウナギの成長と嗅覚機能に関わる脳の関係	— 37
1) 実験方法	
2) 実験結果	
3) 考察	
第4章 嗅覚受容器官における組織生理学的実験	— 55
1. ウナギの成長と嗅覚機能に関わる細胞の関係	— 55
1) 実験方法	
2) 実験結果	
3) 考察	
第5章 総合考察	— 65

謝 辭

— 70

參 考 文 獻

— 71

第 1 章 緒言

魚類が一般に鋭い嗅覚をもつことはよく知られており，水界に生きる魚類にとって嗅覚は重要な感覚である．嗅覚には外部環境に存在する化学物質が重要な情報源となり，この化学物質の存在を感知するために原生生物から脊椎動物にいたるすべての動物が化学感覚を発達させてきた．魚類もその例外ではなく，非常に発達した 2 つの化学感覚器官，すなわち嗅覚器官と味覚器官を有している．通常，嗅覚器は遠隔受容器，味覚器は接触受容器として認知されているが，これは陸生動物の嗅覚は空気中を漂う揮発性物質の，味覚は唾液に溶けた水溶性物質の検知に関わることに端を発する．一方，魚類の場合は空気とは異なった水という媒体の中に生活するため，嗅覚も味覚も水溶性の物質を検知することになる．この意味で魚類の場合，嗅覚と味覚の区別は一見あいまいなように見うけられるが，事実，アミノ酸は魚類にとっては匂い物質でもあり味物質でもある．しかしながら，魚類は陸生動物と同じように分化した嗅覚器官と味覚器官を有しており，しかも両感覚器官の化学物質に対する感受性は異なる．また，中枢への投射部位(情報処理部位)もそれぞれに異なるため，魚類においても嗅覚と味覚は独立した感覚として捉えることができる．¹⁾

魚類の嗅覚の機能として，索・摂餌行動や繁殖行動，回帰行動，あるいはなわばりや群れ形成などの社会行動といった様々な行動への関与があるが，多様な生息環境に適応するために様々な形で嗅覚機能が発揮されている．²⁾嗅覚機能の発達には様々な度合いがみられ，行動が嗅覚に大きく依存するウナギ，ナマズ，マダイ，タラなどの高度嗅覚

性魚類から，主に視覚に基づいて行動するメダカ，トゲウオ，フグなどの低度嗅覚性魚類まであり，嗅覚器官の構造も嗅覚機能の発達の程度に応じて異なっている．^{3)~5)}魚類の嗅覚器官の構造は硬骨魚の場合，鼻は上側の唇と眼の間に正中線を挟んで左右一対が位置している．鼻腔には前後一対の鼻孔があり前鼻孔と後鼻孔が上方に向って開いている．鼻孔は，小孔状のもの，管状のもの，弁をもつものなど，種によって異なる形態を示す．⁶⁾前鼻孔と後鼻孔の間にある鼻孔間のしきりは，抵抗板のように鼻腔上部に突出しており，魚の前進運動によって生じる鼻腔への水の流入をより効率よく行えるようになっている．魚種によっては，呼吸運動にともなう鼻腔の伸縮作用(マイワシ，ゴンズイ，メバル)や鼻腔内の繊毛運動(ウナギ)によって鼻腔の灌水を行うものもある．⁷⁾鼻腔内には一般に多数の嗅板からなる嗅房を形成している．この嗅房上にある嗅板の配列は魚種によって様々に異なり，Holl⁸⁾は嗅板の配列を3型に分類している．一方，Yamamoto and Ueda^{9)~18)}は，硬骨魚18目70科130種について比較研究し，嗅板の配列様式を次の8型に分類している．

- 1) A: 嗅板のないもの(メダカ)
- 2) B: 長軸方向嗅板1枚(マハゼ)
- 3) C:長軸に直角方向の嗅板1枚(サンマ)
- 4) D:平行な多数の嗅板(クサフグ)
- 5) E: 扇形の嗅板(ベラ)
- 6) F: 短い中心隆起から放射状に配列する嗅板(マグロ)
- 7) G: 少し長い中心隆起から直角あるいは斜め方向に配列する嗅板(ブリ)

8) H: 長い中心隆起に直角に 2 列の櫛状に配列する嗅板(マダイ)
この硬骨魚類の嗅板の配列様式の分類を Fig. 1-1 に示した. 一般に F, G, H などの H 型に近い配列様式をもつものほど嗅板の形態比較において優れていると言われている. また, Yamamoto and Ueda^{9)~18)}は嗅板の配列様式の分類とともに多くの種において嗅板数を計測しており, 高度嗅覚性魚類は嗅板の数が多く, 低度嗅覚性魚類では嗅板の数が少ない傾向にある.

嗅板は嗅上皮で覆われており, 嗅上皮は感覚上皮と非感覚上皮に区別することができ, 魚種によって分布様式は著しく異なる. 感覚上皮中には匂い物質(化学物質)を感知する嗅細胞が存在する. 嗅細胞は一次感覚細胞であり, その無髄の軸索は嗅神経となり嗅覚の第一次中枢である嗅球に達する. 嗅神経の終末は嗅球内で僧帽細胞とシナプスしており, 僧帽細胞の軸索は嗅索となって終脳に達する. 嗅覚関連器官の配列を Fig. 1-2 に示した.¹⁹⁾嗅球の位置は魚種によって異なっており, 嗅上皮の直下に位置する場合と終脳の先端に位置する場合がみられる.

嗅覚器官について, 嗅板の配列形態の分類や嗅板数の計測が多くの種で行われているが, 成長を通しての嗅房の形成や発達に関する報告はほとんどない. 嗅球や終脳などの嗅覚に関連する脳についても形成や発達に関する報告はほとんどない. そこで, 主にウナギ *Anguilla japonica* を実験魚とし, 様々な器官を計測し成長段階別に検討することにより, 嗅覚器官の発達過程を明らかにすることを本研究の目的とした. 第 2 章では, 嗅覚受容器官である嗅房と嗅房に配列している嗅板を実体顕微鏡により観察し, 成長と嗅覚受容器官の形成や発達との関係について成長段階別に検討した. また, 他魚種との比較をおこな

い，発達 の 程度 について 検討 を 行っ た． 第 3 章 では ， 嗅 覚 に 関 連 す る 脳 について 測定 を お こ ない ， 成 長 と 嗅 覚 に 関 連 す る 脳 の 発 達 や 形 成 と の 関 係 ， 成 長 と 視 覚 に 関 わ る 脳 の 関 係 ， 成 長 と 化 学 感 覚 に 関 わ る 脳 の 関 係 について 検討 し た． 第 4 章 では ， 嗅 板 上 に 存 在 し 第 一 次 感 覚 細 胞 である 嗅 細胞 と 成 長 と の 関 係 について 検討 し た． 実 験 に 用 い た ウ ナ ギ は ， 2005 年 10～11 月 と 2006 年 4～5 月 に 東 京 海 洋 大 学 水 圏 科 学 フ ィ ールド 教 育 研 究 セ ン タ ー 吉 田 ス テ ー シ ョ ン か ら 入 手 し た． ウ ナ ギ は 全 長 50～795mm， 重 量 0.077～700g の 範 囲 に あり ， 水 槽 に お い て 飼 育 し た． (Fig. 1-3, Fig. 1-4)

第 2 章 魚類の嗅覚受容器官の形態学的観察

1. ウナギの成長と嗅覚受容器官の関係

魚類の鼻腔内には一般に多数の嗅板からなる嗅房が形成されており、その嗅房において匂いとなる化学物質を受容している。嗅房上に多数存在する嗅板の配列様式は魚種によって様々であり、Yamamoto and Ueda^{9)~18)}は多くの魚種について嗅板の配列様式を比較し、8型に分類している。しかし、嗅覚受容器官である嗅房と嗅板の発達過程に関する報告はほとんどない。そこで、成長と嗅覚受容器官の形成や発達との関係を明らかにするために、ウナギを対象種として実体顕微鏡により観察をおこなった。ウナギは成長にともなって形態や体色を変化させるため、成長段階別に検討した。レプトケファルス後の、魚体が葉形から筒状に変化し、やや透明な変態仔魚をシラスウナギとし、シラスウナギから黒い色素が発達し魚体が黄色のようになる 20cm 位までをクロコとした。²⁰⁾それ以上の個体は成魚とした。

1) 実験方法

2-1-1 実験魚

実験魚は、東京海洋大学水圏科学フィールド教育研究センター吉田ステーションで養殖されていたウナギ *Anguilla japonica* を用いた。全長 50~62mm 重量 0.077~0.131g の 8 個体をシラスウナギとし、全長 58~213mm 重量 0.115~11g の 8 個体をクロコとし、全長 253~795mm 重量 15~700g の 71 個体を成魚として、合計で 87 個体のウナギを使用した。なお、重量についてはすべての個体において

は計測できなかった。

2-1-2 処理方法

観察はウナギをブアン液で固定した後におこなった。ウナギの頭部を裁断した後、ブアン液によって固定した。固定用ブアン液は、ピクリン酸 (2, 4, 6-Trinitrophenol) 飽和水溶液, ホルマリン (Formalin), 酢酸 (Acetic Acid), を 15 : 5 : 1 の割合で混合して作成し, よく攪拌させてから使用した。固定後, 48 時間経過してから 70%アルコールに移し保存した。

2-1-3 観察方法及び計測方法

70%アルコールに保存したウナギの頭部から, 前鼻孔と後鼻孔の間の表皮を切り取り, 嗅房を露出させた標本を作製した。標本から嗅房の大きさについて調べるため, 全長 50~768mm のウナギにおいて, シラスウナギ 2 個体, クロコ 4 個体, 成魚 17 個体の合計 23 個体の左の嗅房をノギスにより計測した。嗅房の重量においては, 全長 334~730mm の成魚 26 個体について左の嗅房を切り出した後, 電子天秤 (sartorius) により計測した。また, 嗅房上に配列している嗅板を全長 50~795mm の 87 個体について観察した。全長 334~730mm の成魚 38 個体は, 左右嗅房上の嗅板を比較観察した。その他の個体については, 左の嗅房上の嗅板に関して観察をおこなった。観察には実体顕微鏡 (OLMPUS) を用い, 顕微鏡の像はデジタルカメラ (NIKON COOLPIX950) により撮影し, COMPACTFLASH CARD に記録した。検鏡システムについては Fig. 2-1-1 に示す。記録した画像はパソコン

の画面上に表示し，嗅板数の計数や嗅板の配列様式の観察に用いた．
嗅板の配列様式の観察においては，Yamamoto and Ueda^{9)~18)}により
分類された硬骨魚類の嗅板の配列様式である Fig. 1-1 を参考にして配
列様式を分類した．

2-1-4 解析方法

成長にともなう嗅覚機能の変化について検討をおこなうため，全長
- 嗅房長関係，全長 - 嗅房重量関係，全長 - 嗅板数関係，重量 - 嗅板
数関係を示した．また，それぞれのデータから最小二乗法により，近
似式への当てはめをおこなった．ある生物の標準部分と定めた部分 (X)
に対するその生物のある部分あるいは器官 (Y) などの成長は相対成長
と呼ばれ，生物が成長過程にある場合その 2 部分の成長関係はいわゆる
アロメトリー式

$$Y = BX^a \quad (2. 1. 1)$$

で表現されることが経験的に確かめられている²¹⁾．したがって，魚類
の全長と嗅房長の関係，魚類の全長と嗅房重量の関係，魚類の全長と
嗅板数の関係，魚類の重量と嗅板数関係は(2. 1. 1)式で表すことがで
きるとして解析し，検討した．

2) 実験結果

嗅房の計測から得られた代表的なウナギの嗅房の計測結果を Fig.
2-1-2 に示した．この個体は全長 334mm の成魚であり，嗅房長さが 5.
8mm，嗅房重量は 0. 0032g であった．また，全長と嗅房長さの関係
については Fig. 2-1-3，全長と嗅房重量の関係については Fig. 2-1-4

に示した。横軸は全長，縦軸は嗅房長さ及び嗅房重量を表し，全長と嗅房長さの関係については(2. 1. 2)式，全長と嗅房重量の関係については(2. 1. 3)式で示された。

$$y = 0.025x^{0.868} \quad R^2 = 0.961 \quad (2. 1. 2)$$

$$y = 1E - 07x^{2.810} \quad R^2 = 0.744 \quad (2. 1. 3)$$

嗅房長さの計測結果から，シラスウナギ，クロコ，成魚の全成長段階をとおして見てみると，個体が成長するにしたがって嗅房長さは増長していることが確認できた。嗅房重量の計測では成魚段階のみの結果となるが，嗅房重量も個体の成長とともに増大しており，嗅房を大きくする傾向があることが確認された。

実体顕微鏡で観察した標本から，シラスウナギ，クロコ，成魚それぞれの代表的な嗅板の標本を Fig. 2-1-5～Fig. 2-1-7 に示した。これらの標本について，シラスウナギは全長 58mm に相当する個体を示しており，観察の結果，シラスウナギではすでに前鼻孔と後鼻孔が存在し，嗅房及び嗅板も形成され，嗅板数は 10 枚であった。クロコは全長 98mm と 204mm の個体に相当し，全長 98mm では嗅板数が 18 枚，全長 204mm では 35 枚であった。成魚は全長 342mm と 406mm，490mm，590mm，706mm，795mm に相当する個体を示しており，全長 342mm では嗅板数が 52 枚，全長 406mm では 62 枚，全長 490mm では 70 枚，全長 590mm では 74 枚，全長 706mm では 92 枚，全長 795mm では 87 枚であった。

また，左右嗅房上の嗅板について比較観察した結果を Fig. 2-1-8 に示した。横軸は全長，縦軸は嗅板数を表している。全長 389mm と 470mm の 2 個体のみ左右の嗅板数に差があり，全長 389mm の個体

では左 52 枚，右 53 枚，全長 470mm の個体では左 70 枚，右 69 枚となり，左右の差は 1 枚のみであった。

全長及び重量と嗅板数の関係については Fig. 2-1-9～Fig. 2-1-16 に示した。横軸は全長及び重量，縦軸は嗅板数を表している。成長段階別で表した全長と嗅板数の関係から(2. 1. 4)～(2. 1. 7)の関係式が得られた。さらに重量と嗅板数の関係から(2. 1. 8)～(2. 1. 11)の関係式が得られた。

全長と嗅板数の関係

シラスウナギ	$y = 0.109x^{1.409}$	$R^2 = 0.735$	(2. 1. 4)
クロコ	$y = 0.094x^{1.148}$	$R^2 = 0.963$	(2. 1. 5)
成魚	$y = 1.046x^{0.678}$	$R^2 = 0.832$	(2. 1. 6)
全個体	$y = 0.312x^{0.874}$	$R^2 = 0.975$	(2. 1. 7)

重量と嗅板数の関係

シラスウナギ	$y = 25.79x^{0.459}$	$R^2 = 0.771$	(2. 1. 8)
クロコ	$y = 20.00x^{0.518}$	$R^2 = 0.942$	(2. 1. 9)
成魚	$y = 25.78x^{0.169}$	$R^2 = 0.800$	(2. 1. 10)
全個体	$y = 18.82x^{0.284}$	$R^2 = 0.976$	(2. 1. 11)

計測結果から，シラスウナギでは嗅板の枚数が 8～10 枚の間で推移した。クロコでは嗅板数は 10～48 枚の間で推移し，成長するにしたがって嗅板数が増加する傾向にあることが確認された。成魚段階における嗅板数は 44～94 枚であり，クロコ段階に続いて嗅板数は成長とともに増加していた。全個体をとおして計測結果を見てみると，シラスウナギとクロコの成長段階において嗅板数がよく増加していることが確認

できた。その後の成魚段階においても嗅板数は増加するが、シラスウナギやクロコ段階と比べ増加傾向が緩やかになっていた。

嗅板の配列様式については、Yamamoto and Ueda^{9)~18)}により分類された硬骨魚類の嗅板の配列様式で表すと、シラスウナギ、クロコ、成魚段階のすべてにおいて H 型の長い中心隆起に直角に 2 列の櫛状に配列する形態をしており、形態学的にみて優れた嗅板の配列様式をしていることが確認された。

3) 考察

硬骨魚類の嗅板の配列様式は 8 型に分類されており、一般に F, G, H などの H 型に近い配列様式をもつものほど嗅板の形態比較において優れていると言われている。これは、嗅板の配列様式が H 型に近づくほど嗅板数が多く、嗅板の増加にともなって嗅房の表面積が拡大することに由来すると考えられる。嗅房の表面積が拡大することとは、匂いとなる化学物質を受容する面積が増えるということである。

本実験の結果から、ウナギの嗅板の配列様式は、シラスウナギの段階において、形態学的にみて優れた嗅板の配列様式である H 型をしており、クロコ、成魚段階においても配列様式を変化させることなく H 型であった。嗅房においては、シラスウナギ、クロコ、成魚の全成長段階をとおして増大し、嗅板数についても増加していた。これにより、嗅房自体の拡大とともに、嗅板数を増加することによって表面積を拡大し、成長するにつれて、より効率良く化学物質を受容できる形態に発達していくことが考えられた。上田ら²²⁾は、嗅板数について、個体発生につれて増加し、あるところまで成長が進むとそれ以上増加せず

一定となると説明している。本実験において、700mmを超え成熟したウナギに関しても、シラスウナギやクロコ段階における増加傾向と比べ、やや緩やかではあるが嗅板数は増加傾向にあり、まだ平衡に達していないことから、今後もウナギはさらに嗅板数が増加するものと考えられる。また、シラスウナギとクロコの成長段階において嗅板数の増加が大きかったが、これは生息環境や生態の変化に対応するために急速に発達したものと考えられる。河川に遡上を始めたシラスウナギはデトライタスを少し食べ、クロコになるまで体腔内にある無色透明な物質を栄養とする。²³⁾その後、着底し、クロコになって動物プランクトンや甲殻類、昆虫小魚などの多種多様な水生生物を捕食するようになるが、この索・摂餌行動と着底による生息環境の変化がシラスウナギとクロコの成長段階において嗅板数を大きく増加させた要因であると考えられる。

植松ら²⁴⁾は、ウナギレプトケファルスとシラスウナギの感覚器官について調べ、20mmクラスのレプトケファルスで鼻腔が形成され、30mmクラスのレプトケファルスにおいては複数の嗅板の形成が認められたと報告している。シラスウナギについては、鼻腔が拡大するがレプトケファルスと比べ、嗅板数の増加は顕著でないと報告している。嗅板の配列様式や嗅板数については言及されていないが、シラスウナギ以前のレプトケファルスの段階で、すでに嗅覚受容器官が発達し、嗅覚機能を有していることが考えられる。

2. 様々な魚類の成長と嗅覚受容器官の関係と形態比較

魚類は多様な生息環境に適応するために様々な形で嗅覚機能を発揮している。嗅覚機能の発達には様々な度合いがみられ、行動が嗅覚に大きく依存する高度嗅覚性魚類から、主に視覚に基づいて行動する低度嗅覚性魚類まであり、嗅覚器官の構造も嗅覚機能の発達の程度に応じて異なっている。そこで、本実験では淡水魚から海水魚まで、生態や生息環境の異なる魚種を使用し、成長と嗅覚受容器官の形成や発達との関係について検討するために、実体顕微鏡を用いて観察をおこなった。また、第2章の1でのウナギの結果と比較し、ウナギの嗅覚受容器官の発達度合いについて検討した。

1) 実験方法

2-2-1 実験魚

実験魚はアカムツ *Doederleinia berycoides*, アユ *Plecoglossus altivelis altivelis*, イワナ *Salvelinus leucomaenis pluvius*, ウグイ *Tribolodon hakonensis*, コイ *Cyprinus carpio*, シロアナゴ *Ariosoma shiroanago shiroanago*, ハモ *Muraenesox cinereus*, マアジ *Trachurus japonicus*, マアナゴ *Conger myriaster*, メバル *Sebastes inermis* の10魚種を用いた。アカムツ、シロアナゴ、ハモは鹿児島湾沖で底曳き網により漁獲されたものを用い、アカムツは全長191mmの1個体、シロアナゴは全長225~325mmの4個体、ハモは全長820mmの1個体を使用した。アユは、栃木県那珂川で釣獲された全長174mmの1個体を使用した。イワナは全長190mmの1個体を使用した。ウグイは、東京海洋大学水圏科学フィールド教育研究センター吉田ステーション

ヨシで養殖されていた全長 127~198mm の 4 個体を使用した。コイは全長 140mm と全長 152mm の 2 個体については、東京海洋大学水圏科学フィールド教育研究センター吉田ステーションで養殖されていたもの、全長 280~405mm の 3 個体については東京都多摩川で釣獲されたものを用い、合計 5 個体を使用した。マアジは静岡県沼津で養殖されていた全長 187~235mm の 4 個体を使用した。マアナゴは東京湾で釣獲された全長 250~416mm の 3 個体を使用した。メバルは、神奈川県三崎港で釣獲された全長 225mm の 1 個体を使用した。

2-2-2 処理方法

観察は第 2 章の 1 と同様に、実験魚をブアン液で固定した後におこなった。各個体の頭部を裁断した後、ブアン液によって固定した。固定後、48 時間経過してから 70%アルコールに移し保存した。

2-2-3 観察方法及び計測方法

70%アルコールに保存した各個体の頭部から、前鼻孔と後鼻孔の間の表皮を切り取り、嗅房を露出させた標本を作製した。標本から、各個体の左嗅房上に配列している嗅板の観察をおこなった。観察には実体顕微鏡 (OLMPUS) を用い、顕微鏡の像はデジタルカメラ (NIKON COOLPIX950) により撮影し、COMPACTFLASH CARD に記録した。記録した画像はパソコンの画面上に表示し、嗅板数の計数や嗅板の配列様式の観察に用いた。嗅板の配列様式の観察は、様々な魚種の嗅板の配列について比較検討をおこなうため、Yamamoto and Ueda^{9)~18)} により分類された硬骨魚類の嗅板の配列様式である Fig. 1-1 を参考に

して、それぞれの魚種の嗅板の配列様式を分類した。

2-2-4 解析方法

成長にともなう嗅覚機能の変化について検討を行うため、全長 - 嗅板数関係を示した。また、ウグイ、コイ、シロアナゴ、マアジ、マアナゴのそれぞれのデータから最小二乗法により、近似式への当てはめを行った。第2章の1より、魚類の全長と嗅板数の関係は(2.1.1)式で表現することができるとして解析し、検討をおこなった。

2) 実験結果

実体顕微鏡で観察した標本から、それぞれの魚種の代表的な嗅板の標本を Fig. 2-2-1～Fig. 2-2-2 に示した。これらの標本について、アカムツは全長 191mm に相当する個体の嗅板を示しており、嗅板数が 21 枚であった。アユは全長 174mm に相当する個体を示しており、嗅板数は 18 枚であった。イワナは全長 190mm の個体を示し、嗅板数は 17 枚であった。ウグイは全長 127mm の嗅板であり、嗅板数は 22 枚であった。ウナギは全長 598mm の嗅板を示しており、嗅板数は 83 枚であった。コイは全長 152mm の嗅板で、嗅板数は 21 枚であった。シロアナゴは全長 299mm の嗅板を示しており、嗅板数は 68 枚であった。ハモは全長 820mm の嗅板を示し、嗅板数は 134 枚であった。マアジは全長 235mm の嗅板を示し、嗅板数は 46 枚であった。マアナゴは全長 250mm の嗅板であり、嗅板数は 92 枚であった。メバルは全長 225mm の嗅板を示しており、嗅板数は 19 枚であった。

全長と嗅板数の関係については Fig. 2-2-3～Fig. 2-2-7 に示した。

横軸は全長，縦軸は嗅板数を表し，Fig. 2-2-3 はウグイ，Fig. 2-2-4 はコイ，Fig. 2-2-5 はマアナゴ，Fig. 2-2-6 はシロアナゴ，Fig. 2-2-7 はマアジについて示した．また，ウグイ，コイ，マアナゴ，シロアナゴ，マアジについて表した全長と嗅板数の関係から(2. 2. 1)～(2. 2. 4)の関係式が得られた．

ウグイ	$y = 1.530x^{0.888}$	$R^2 = 0.740$	(2. 2. 1)
コイ	$y = 0.624x^{0.712}$	$R^2 = 0.982$	(2. 2. 2)
マアナゴ	$y = 0.480x^{0.846}$	$R^2 = 0.983$	(2. 2. 3)
シロアナゴ	$y = 1.016x^{0.744}$	$R^2 = 0.738$	(2. 2. 4)
マアジ	$y = 4.122x^{0.442}$	$R^2 = 0.621$	(2. 2. 5)

ウグイ，コイ，マアナゴ，シロアナゴ，マアジのいずれの全長と嗅板数の関係についても，成長段階が進むにつれて嗅板数が増加する傾向にあることが確認された．

10 魚種すべてと第 2 章の 1 で得られたウナギの計測結果を比較するため，それぞれの魚種の全長と嗅板数の関係をまとめ，Fig. 2-2-8 に示した．アカムツ，アユ，イワナ，メバルについては 1 個体ずつであるが，同じ成長段階のウナギと比較すると，ウナギよりも嗅板数が少なかった．コイについても同様のことが確認された．ウグイについては，ウナギと同じような嗅板数の増加傾向であることが確認された．マアナゴ，シロアナゴ，マアジ，ハモにおいては，ウナギよりも嗅板数が多かった．特に，マアナゴ，シロアナゴは高い増加傾向を示した．

嗅板の配列様式については，アユが F 型の短い中心隆起から放射状に配列する嗅板形態をしていることが確認された．アカムツ，イワナ，ウグイ，コイ，マアジ，メバルにおいては，G 型の少し長い中心隆起か

ら直角あるいは斜め方向に配列する嗅板形態を有していた。マアナゴ、シロアナゴ、ハモは H 型の長い中心隆起に直角に 2 列の櫛状に配列する嗅板形態をしており、ウナギと同様の嗅板の配列様式をしていることが確認された。

3) 考察

10 種類の魚類について、嗅板の配列様式と嗅板数について比較すると、魚種によって異なり、多様な生息環境に適応するために様々な形で嗅覚機能を発揮していることが考えられた。

嗅板数について、数個体を使用したウグイ、コイ、マアナゴ、シロアナゴ、マアジについて比較すると、いずれの魚種においても成長とともに嗅板数が増加する傾向にあり、特に、マアナゴ、シロアナゴは高い嗅板数の増加傾向を示した。第 2 章の 1 におけるウナギの結果との比較では、マアナゴ、シロアナゴ、マアジがウナギより嗅板数が多く、コイはウナギより嗅板数が少なかった。また、ウグイについてはウナギと同じような嗅板数の増加傾向であった。しかし、ウグイとマアジについてはウナギほど成長することはないため、成長するにしたがってウナギの方が、嗅板数が多くなるものと考えられる。1 個体のみを使用したアカムツ、アユ、イワナ、ハモ、メバルについてもウナギと比較すると、アカムツ、アユ、イワナ、メバルはウナギよりも嗅板数が少なく、ハモについては嗅板数が多かった。これらの結果から、比較に使用した魚種は多くはないが、他の魚種と比べてウナギは嗅板数が多いことがわかった。また、ウナギを含む、マアナゴやシロアナゴ、ハモのウナギ目について嗅板数が多かった。

嗅板の配列様式については、アユが F 型，アカムツ，イワナ，ウグイ，コイ，マアジ，メバルにおいては G 型，マアナゴ，シロアナゴ，ハモは H 型の配列様式をしており，本実験で使用したどの魚種についても H 型に近く，比較的優れた嗅板の配列様式をしていると考えられた．イワナは G 型の嗅板の配列様式をしていたが，嗅板上に襞状のものが確認された．Hara⁴⁾はサケ目の多くの種で，Yamamoto and Ueda¹⁸⁾はコトヒキやニザダイなどにおいて，嗅板の両面に二次的な褶曲がみられることを報告している．イワナの嗅板上にみられた襞状のものも，この二次的な褶曲とみられ，嗅房の表面積を拡大し，化学物質の受容面を増やす働きをしていると考えられる．

H 型の嗅板の配列様式をしていたマアナゴ，シロアナゴ，ハモは，ウナギと同様の配列様式であり，ウナギ目において同様の配列様式をしていた．Yamamoto and Ueda^{9)~18)}はウナギ目魚類のウツボとモンガラドオシについて，嗅板数の計測と嗅板の配列様式の観察をおこない，ともに嗅板数が多く，H 型の配列様式をしていると報告している．このことから，ウナギに限らず，ウナギ目魚類の多くの種において，嗅板数が多く，形態学のみで優れた H 型の嗅板の配列様式をしており，嗅覚受容器官が発達していることが考えられた．また，嗅覚器官の発達には嗅覚機能の発達に関連しているということから，ウナギ目は嗅覚機能が発達しており，様々な行動や生態に機能を発揮していると考えられた．

第3章 感覚に関わる脳の形態

1. ウナギの成長と嗅覚機能に関わる脳の関係

魚類の生息環境や生態は脳の形態に如実に反映している。²⁴⁾例えば、水面に浮くものを餌としている種では、脳の領域の中でも視覚や前庭側線感覚にかかわる部分が発達し、底生有機物を食べ、濁った水域に生息する種では、化学感覚に関する部分が発達する。²⁵⁾また、変態や移行によって体外の形態を変化させる魚種は、同様に生態も変化させるので、生態に対応した脳形態の多様さから見て、脳の形態は変態や移行前後で異なることが推測される。Uematsu, K. and Toyoda, J.²⁶⁾はマダイについて、摂餌様式の変化や運動能力の発達に対応して脳形態が変化することを観察している。

第2章で観察した嗅房で受容された匂い物質の情報は、嗅神経を通り嗅覚の第一次中枢である嗅球に達する。嗅神経の終末は嗅球内で僧帽細胞とシナプスしており、僧帽細胞の軸索は嗅索となって嗅覚の第二次中枢である終脳に達する。本実験では、成長と嗅覚に関連する脳の発達や形成との関係について検討するために、嗅神経と嗅球、終脳の嗅覚中枢について実体顕微鏡を用いた観察をおこない、電子天秤によって測定した。感覚に関わる脳の形態の比較として、視覚の中枢である視蓋、味覚の中枢がある延髄についても同様の実験をおこなった。

1) 実験方法

3-1-1 実験魚

実験魚は、東京海洋大学水圏科学フィールド教育研究センター吉田

ステーションで養殖されていたウナギ *Anguilla japonica* を用いた。使用したウナギは合計 43 個体であり，全長 62mm のシラスウナギを 1 個体，全長 90mm と 175mm のクロコを 2 個体，全長 256～795mm の成魚を 40 個体使用した。

3-1-2 処理方法

実験は第 2 章の 1 と同様にウナギをブアン液で固定した後におこなった。ウナギの頭部を裁断した後，ブアン液によって固定した。固定後，48 時間経過してから 70%アルコールに移し保存した。

3-1-3 観察方法及び計測方法

70%アルコールに保存したウナギの頭部を，実体顕微鏡(OLMPUS)で観察しながら解剖し，嗅神経と嗅球から延髄までの脳全体(全脳)を取り出した。延髄と脊髄の境界の目安は門である²⁷⁾ということから，延髄は門までとして切り出した。取り出した嗅神経について，左右に一对ある嗅神経の左部分のみを切り取り，全長 334～730mm の 30 個体において電子天秤(sartorius)により重量を計測した。また，全脳においても重量を計測した後，全脳から嗅球，終脳，視蓋，延髄の各領域に切り出し，それぞれ重量を電子天秤により計測した。脳の計測及び観察においては，全長 62～795mm の 13 個体を用いた。

3-1-4 解析方法

成長にともなう嗅覚機能の変化について検討をおこなうため，全長 - 嗅神経重量関係，全長 - 嗅球重量関係，全長 - 終脳重量関係，全長

- 視蓋重量関係，全長 - 延髄重量関係を示した．脳においては，嗅球，終脳，視蓋，延髄の各領域の相対重量(各領域の全脳重量に対する割合)を求め，全長 - 嗅球相対重量関係，全長 - 終脳相対重量関係，全長 - 視蓋相対重量関係，全長 - 延髄相対重量関係を示した．また，それぞれのデータから最小二乗法により，近似式への当てはめをおこなった．第 2 章の 1 より，魚類の全長と脳や神経の関係及び脳の各領域の相対重量は(2. 1. 1)式で表現することができるとして解析し，検討をおこなった．

2) 実験結果

実体顕微鏡で観察した個体から，嗅神経と脳の各領域の代表的な標本を Fig. 3-1-1 に示した．この個体は全長 334mm の成魚であり，嗅神経重量は 0.0011g，全脳が 0.0145g，嗅球 0.0018g，終脳 0.0027g，視蓋 0.0016g，延髄 0.0029g であった．

全長と嗅神経重量の関係については Fig. 3-1-2 に示した．横軸は全長，縦軸が嗅神経重量を表している．また，全長と嗅神経重量の関係から(3. 1. 1)式が得られた．

$$y = 6E - 13x^{0.8204} \quad R^2 = 0.8204 \quad (3. 1. 1)$$

嗅神経重量の計測結果から，個体が成長するにしたがって嗅神経重量が増加していることが確認できた．

全長と全脳，嗅球，終脳，視蓋，延髄の重量の関係及び全長と嗅球，終脳，視蓋，延髄の各領域の相対重量の関係については Fig. 3-1-3～Fig. 3-1-11 に示した．横軸は全長，縦軸は脳の各領域の重量及び相対重量である．全長 62mm のシラスウナギについては脳のいずれの領域

においても軽量すぎるため，計測することができなかった．全長 90mm のクロコにおいても全脳と延髄のみ計測することができ，その他の領域は軽量なため測定できなかった．

また，これらの全長と脳の各領域の重量及び相対重量の関係から(3. 1. 2)～(3. 1. 10)の関係式が得られた．

全長と全脳重量の関係

$$y = 3E - 06x^{1.4744} \quad R^2 = 0.9746 \quad (3. 1. 2)$$

全長と嗅球の関係

重量 $y = 4E - 08x^{1.8318} \quad R^2 = 0.9333 \quad (3. 1. 3)$

相対重量 $y = 0.636x^{0.4848} \quad R^2 = 0.6674 \quad (3. 1. 4)$

全長と終脳の関係

重量 $y = 2E - 06x^{1.2148} \quad R^2 = 0.8866 \quad (3. 1. 5)$

相対重量 $y = 32.322x^{-0.122} \quad R^2 = 0.108 \quad (3. 1. 6)$

全長と視蓋の関係

重量 $y = 2E - 06x^{1.1827} \quad R^2 = 0.9484 \quad (3. 1. 7)$

相対重量 $y = 27.539x^{-0.184} \quad R^2 = 0.7201 \quad (3. 1. 8)$

全長と延髄の関係

重量 $y = 1E - 06x^{1.2202} \quad R^2 = 0.9689 \quad (3. 1. 9)$

相対重量 $y = 42.224x^{-0.124} \quad R^2 = 0.5956 \quad (3. 1. 10)$

全脳と嗅球，終脳，視蓋，延髄のいずれの全長と重量の関係においても，成長するにしたがって重量が増加する傾向にあった．相対重量においては，嗅球は成長とともに全脳に占める割合が増加していた．終脳は測定結果にばらつきが大きい，成長するにしたがって全脳に占

める割合が減少していることが確認された。視蓋，延髄は成長するにしたがって全脳に占める割合が減少していることが確認された。嗅球，終脳，視蓋，延髄の各領域の重量と相対重量をそれぞれ比較するため，全長と脳領域の重量の関係を Fig. 3-1-12，全長と脳領域の相対重量の関係を Fig. 3-1-13 に示した。重量において脳の各領域を比較すると，いずれの領域も成長とともに増加しているが，特に嗅球は増加する傾向が大きいことが確認された。全長 175mm について脳の各領域の重量を比較すると嗅球は 0.0007g で，もっとも軽量であるが，全長 795mm では 0.01g で，もっとも大きくなった。相対重量において脳の各領域を比較すると，終脳，視蓋，延髄は成長とともに全脳に占める割合が減少しているが，嗅球は成長とともに全脳に占める割合が大きく増加していることが確認された。全長 175mm について脳の各領域の相対重量を比較すると嗅球は 9.7% で，もっとも全脳に占める割合が小さいが，全長 795mm では 22.7% で全脳に占める割合がもっとも大きくなった。

さらに，感覚に関わる脳領域の相対重量の関係について Fig. 3-1-14 と Fig. 3-1-15 に示した。Fig. 3-1-14 については，横軸は視覚機能に関わる脳である視蓋の相対重量，縦軸が嗅覚機能に関わる脳である嗅球と終脳の相対重量の和を表し，Fig. 3-1-15 においては横軸が視蓋の相対重量，縦軸が匂いと味をつかさどる化学感覚に関する領域である嗅球と終脳と延髄の相対重量の和を表している。Fig. 3-1-14 から，いずれの成長段階のウナギにおいても嗅球と終脳の相対重量の和が大きく，視蓋の相対重量が小さいことが確認された。また，ウナギが成長するにつれ視蓋の相対重量は減少するが，嗅球と終脳の相対重量の和

は増加する傾向にあった。Fig. 3-1-15 から、いずれの成長段階のウナギにおいても嗅球+終脳+延髄の相対重量の和が大きく、視蓋の相対重量が小さかった。また、ウナギが成長するにつれ視蓋の相対重量は減少するが、嗅球と終脳と延髄の相対重量の和はほとんど変化しない傾向にあることが確認された。

3) 考察

ウナギの感覚に関わる脳の形態は、成長にともなって明らかに変化し、特に嗅覚に関する部分が発達しており、生息環境や生態の影響が大きく関わっていると考えられた。

実験から、嗅神経については、成長にともなって重量が増加していくことが確認された。嗅神経は、嗅覚の一次感覚細胞である嗅細胞の無髄の軸索で構成されており、軸索が多くなることによって嗅神経の重量が増加したと考えられる。軸索が多くなるということは、嗅細胞の総数が多くなっていることを意味している。

脳の各領域において、嗅球、終脳、視蓋、延髄のいずれの重量においても、成長するにしたがって重量が増加する傾向にあった。相対重量においては、嗅球は成長とともに全脳に占める割合が増加していたが、視蓋、延髄は減少していることが確認された。終脳はばらつきが多いが、減少の傾向が見られた。嗅覚の中枢である嗅球の相対重量が増加する傾向にあるということから、嗅覚機能は成長にともない向上し続けるものと考えられる。植松ら²⁴⁾によると、嗅覚の中枢である嗅球、終脳は 10mm クラスのレプトケファルスから存在し、成長とともに増加傾向にあると報告されている。また、脳の相対体積についても

調べ、マダイでは稚魚期以降の嗅球の相対体積がほとんど変わらないことから、嗅球の相対体積が成長にともなって増加傾向を示すことはウナギの特徴であるとしている。終脳には嗅覚の第二次中枢以外の機能があると考えられている。²⁸⁾成長にともない嗅覚機能が向上するという観点から考えると、終脳においてばらつきが多いが相対重量に減少の傾向が見られたのは、嗅覚以外の機能の中枢となる領域が減少したものと考えられる。

嗅覚、視覚、嗅覚と味覚を合わせた化学感覚について、どの感覚に関わる脳領域の相対重量が大きいか比較すると、嗅覚と視覚に関わる脳領域の相対重量では、いずれの成長段階のウナギにおいても嗅球と終脳の相対重量の和が大きく、視蓋の相対重量が小さいことが確認された。植松ら²⁴⁾は、視蓋は10mmクラスのレプトケファルスから存在し、かなりの相対体積を占めるが、20mmクラス以降の成長にしたがい相対体積は減少する傾向にあると報告していることから、嗅覚に関わる脳の領域が成長にともなって視覚に関わる脳の領域より大きくなることが考えられる。

嗅覚と味覚を合わせた化学感覚と視覚に関わる脳領域の相対重量を比較すると、いずれの成長段階のウナギにおいても嗅球+終脳+延髄の相対重量の和が大きく、視蓋の相対重量が小さかった。また、ウナギが成長するにつれ視蓋の相対重量は減少するが、嗅球と終脳と延髄の相対重量の和はほとんど変化しない傾向にあることが確認され、化学感覚に関わる脳の領域においても、成長にともなって視覚に関わる脳の領域より大きくなることが考えられた。しかし、植松ら²⁴⁾によると味覚の中枢がある延髄の相対体積は、クロコの段階で最高値をとり、

この時期に延髄の機能がほぼ確立し、以後他の領域の成長が優先すると説明している。Rasquin, P.²⁹⁾は、レプトケファルス幼生では味蕾の出現が極めて遅いので、レプト期に味覚は機能化しないと報告している。これらのことから、ウナギにとって、嗅覚は重要な感覚であるとともに、成長とともに嗅覚への依存度が高くなっていくことが考えられた。

第 4 章 嗅覚受容器官における組織生理学的実験

1. ウナギの成長と嗅覚機能に関わる細胞の関係

嗅房上に配列する嗅板は，嗅上皮で覆われており，嗅上皮は感覚上皮と非感覚上皮に区別することができ，魚種によって分布様式は著しく異なる．Yamamoto and Ueda¹⁸⁾は，硬骨魚類の嗅板表面における感覚上皮の配列様式を 4 型に分類している．(Fig4-1-1)鋭敏な嗅覚をもつと考えられている種は，感覚上皮が I または II の配列様式をしており，主として視覚を用いる種は，感覚上皮が III または IV の配列様式をしている傾向にある．¹⁸⁾また，硬骨魚類の嗅上皮の一般的な構造を Fig4-1-2 に示した．感覚上皮中には匂い物質(化学物質)を感知する嗅細胞や，非感覚性繊毛細胞，支持細胞，基底細胞，杯細胞などが存在する．³⁰⁾嗅細胞は一次感覚細胞であり，その無髄の軸索は嗅神経となり嗅覚の第一次中枢である嗅球に達する．非感覚性繊毛細胞は嗅上皮表面に粘液を分泌する機能や，灌水をおこなう機能があると考えられている．³⁰⁾嗅細胞が多いことは言うまでもないが，非感覚性繊毛細胞についても，鋭敏な嗅覚をもつと考えられている種は密度が高く，主として視覚を用いる種は密度が低い傾向にある．本実験では，成長と嗅細胞または非感覚性繊毛細胞の発達との関係について検討するために，光学顕微鏡を用いた観察をおこなった．

1) 実験方法

4-1-1 実験魚

実験魚は，東京海洋大学水圏科学フィールド教育研究センター吉田

ステーションで養殖されていたウナギ *Anguilla japonica* を用い、全長 56mm のシラスウナギ 1 個体、全長 58mm と 204mm のクロコ 2 個体、全長 332mm と 405mm と 706mm の成魚 3 個体の合計 6 個体を使用した。

4-1-2 処理方法

実験は第 2 章の 1 と同様にウナギをブアン液で固定した後におこなった。ウナギの頭部を裁断した後、ブアン液によって固定した。固定後、48 時間経過してから 70%アルコールに移し保存した。

4-1-3 観察方法及び計測方法

嗅上皮組織標本はパラフィン包埋法及びヘマトキシリン・エオシン染色法により作製した。標本の作成方法を Fig4-1-3 に示す。70%アルコールに保存したウナギの頭部から嗅房を切り出し、嗅房上に配列している嗅板の上皮層である嗅上皮の組織標本を作製した。嗅上皮の様々な部位について調べるため、全長 332mm と 405mm と 706mm の成魚 3 個体については嗅板数が均等になるように嗅房を半分に切り出し、パラフィン包埋を行った。全長 204mm のクロコについては嗅房が小さいためそのままパラフィンに包埋し、全長 56mm のシラスウナギと全長 58mm のクロコについては吻端から後鼻孔の後ろあたりまでを切り取り包埋した。パラフィン包埋は脱水、置換、包埋の過程からなり、それぞれ手動により行った。なお、包埋用パラフィンには融点 58~60℃のものを使用した。包埋した嗅房は、マイクロームにより 4~6 μ m の縦断切片にし、その後ヘマトキシリンおよびエオシンにより染

色し，標本用封入剤 MGK-S によって封入した．

嗅上皮組織標本は 1 個体に対して，1~6 枚作製し，観察には光学顕微鏡 (ARCH COMPANY WRAYMER BX-3500T) を用いた．顕微鏡の像は，デジタルカメラ (NIKON COOLPIX950) により撮影し，COMPACTFLASH CARD に記録した．検鏡システムについては Fig. 4-1-4 に示す．記録した画像は，パソコンの画面上に表示し，嗅細胞数と非感覚性繊毛細胞の計数に用いた．本実験で用いた観察システムでは，嗅細胞と非感覚性繊毛細胞を区別することが困難であったため，嗅細胞と非感覚性繊毛細胞の和を計数し，対物マイクロメーター (OLMPUS Objective Micrometer) を用いて嗅上皮組織の長さを測定して細胞密度を算出した．また，成長にともなう嗅覚機能の変化について検討を行うため，全長 - 嗅細胞 + 非感覚性繊毛細胞密度関係を示した．

2) 実験結果

光学顕微鏡で観察した嗅上皮組織標本から代表的な標本を Fig. 4-1-5 に示した．全長 58mm のクロコの組織標本は包埋の状態が良くなかったため細胞を観察することができなかった．残りの個体については，1 個体につき嗅板の中央付近の嗅上皮を 1~3 部位観察し，0.02mm 範囲内にある嗅細胞と非感覚性繊毛細胞を計数し，密度を求めた．

計測した結果について，全長 56mm のシラスウナギについては 3 部位観察し，嗅細胞 + 非感覚性繊毛細胞の密度は 5cell/0.02mm, 6 cell/0.02mm, 8cell/0.02mm であった．全長 204mm のクロコは 1 部位観察し，細胞密度は 6cell/0.02mm だった．全長 332mm の成魚も 1 部

位観察し，細胞密度は 6cell/0.02mm だった．全長 405mm の成魚では 2 部位観察し，細胞密度は両部位とも 5cell/0.02mm であった．全長 706mm では 3 部位観察し，密度は 2 部位で 7cell/0.02mm，1 部位で 8 cell/0.02mm であった．

全長と嗅細胞+非感覚性繊毛細胞密度の関係について Fig. 3-1-6 に示した．横軸は全長，縦軸が嗅細胞+非感覚性繊毛細胞密度を表している．各個体における細胞密度に顕著な差はなく，成長による変化はほとんどなく一定であった．また，嗅板数と嗅細胞+非感覚性繊毛細胞密度の関係について Fig. 3-1-7 に示した．横軸は嗅板数，縦軸が嗅細胞+非感覚性繊毛細胞密度を表している．この関係から，嗅板数の増加にともなう細胞密度の顕著な変化はないことが確認された．

3) 考察

嗅細胞と非感覚性繊毛細胞の和を計数し，細胞密度を算出した結果，成長にともなう顕著な変化はなかった．これより，細胞密度は成長に関係なく，ほぼ一定の値で推移することが考えられた．

Yamamoto and Ueda¹⁸⁾は，硬骨魚類の嗅板表面における感覚上皮の配列様式を 4 型に分類しているが，ウナギは I 型に分類されると考えられており，嗅板上に大きな感覚上皮面積を有している．感覚上皮の面積が大きいということは，嗅細胞数や非感覚性繊毛細胞数について多いということが言え，ウナギは成長とともに嗅板数を増やし，細胞密度は一定ではあるが感覚上皮の面積を拡大していくことにより，嗅細胞や非感覚性繊毛細胞の総数を増加させていくものと考えられる．また，第 3 章において，嗅覚の一次感覚細胞である嗅細胞の無髄の軸

索で構成されている嗅神経の重量が，成長にともなって増加していくことを確認したが，軸索が多くなることによって嗅神経の重量が増加したと考えられ，嗅細胞の総数が多くなっていることを表していると考えられる．Zeiskeら³⁰⁾は，電子顕微鏡による感覚上皮表面の観察から嗅細胞の密度を求め，魚種によって異なるが嗅細胞の密度は 25,000/mm²～500,000/mm²であると説明している．G. Gemne and K. B. Døving³¹⁾は，電子顕微鏡により嗅神経の横断面について観察し，嗅細胞の軸索から嗅細胞数を計測し，カワメンタイ(体長 20～40cm)が 6～9×10⁶ 個の嗅細胞をもっていると報告している．M. Yamamoto⁵⁾は，同様の方法でメダカ(約 3cm)について計測し，4.2×10⁴ 個の嗅細胞数があったと報告している．本実験では，0.02mm 長さ当たりの嗅細胞と非感覚性繊毛細胞の和の細胞密度を求めており，これらの報告とは単純に比較できないため，統一した実験方法を確立することが必要である．

第 5 章 総合考察

魚類の嗅覚機能は，索・摂餌行動や繁殖行動などの様々な行動に関連しており，嗅覚の研究は，魚類の生態を把握するという基礎科学において重要な課題である．そこで本研究では，ウナギの嗅覚生理について実験をおこない，嗅覚機能と密接に関連すると考えられている嗅覚器官の構造や発達過程を明らかにすることを目的とした．

魚類の嗅覚受容は，前鼻孔と後鼻孔の間の鼻腔内に存在する嗅房でおこなわれ，嗅房上には一般に多数の嗅板が形成されている．嗅板は魚種によって様々な配列があり，Yamamoto and Ueda^{9)~18)}により 8 型に分類されているが，嗅板数が多くなるような配列様式が形態学的にみて優れていると言われている．これは，嗅板数を増やすことによって嗅房の表面積が拡大し，匂い物質を受容する面積が増加することによって起因するものだと考えられる．ウナギの嗅板の配列様式や嗅房，嗅板数について観察をおこなった結果，嗅板の配列様式はシラスウナギ，クロコ，成魚のすべての段階で形態学的にみて最も優れた嗅板の配列様式である H 型をしていた．嗅房においては，シラスウナギ，クロコ，成魚の全成長段階をとおして増大し，嗅板数についても増加しており，嗅房自体の拡大とともに，嗅板数が増加することによって表面積を拡大していた．これは，ウナギが成長するにつれて，より効率良く，またはより多くの匂い物質を受容できるようにするために，嗅房の受容形態が発達したものであると考えられた．植松ら²⁴⁾は，シラスウナギ以前のレプトケファルスの段階で嗅板が形成されていると報告しており，レプトケファルスの段階で嗅覚受容器官の発達が始まり，すでに

嗅覚機能を有していることが考えられる。また、様々な魚種との比較により、ウナギは嗅板数が多いことがわかった。マアナゴやシロアナゴ、ハモについても嗅板数が多く、H型の嗅板の配列様式をしていることから、ウナギを含む多くのウナギ目魚類において発達した嗅覚受容器官を有していると考えられた。

嗅板表面の感覚上皮に存在する嗅細胞(嗅覚の一次感覚細胞)と非感覚性繊毛細胞の観察では、細胞密度に成長にともなう顕著な変化はなかった。しかし、Yamamoto and Ueda¹⁸⁾は、硬骨魚類の嗅板表面における感覚上皮の配列様式を4型に分類し、ウナギは最も感覚上皮面積が大きいI型に分類されている。ウナギは成長とともに嗅板数が増加していくことから、感覚上皮の面積を拡大し、細胞密度は一定ではあるが、嗅細胞や非感覚性繊毛細胞の総数は増加していくと考えられた。嗅細胞の無髄の軸索で構成されている嗅神経について重量を計測した結果、成長にともなって増加していた。これは、軸索が多くなることによって嗅神経の重量が増加したと考えられ、嗅細胞の総数が多くなっている可能性が示唆された。

ウナギの感覚に関わる脳の形態は、成長にともなって明らかに変化し、特に嗅覚に関する部分が発達しており、生息環境や生態の影響が大きく関わっていると考えられた。感覚に関わる脳を領域ごとに観察した結果、嗅覚に関わる領域である嗅球と終脳、視覚に関わる領域である視蓋、味覚に関わる領域である延髄のいずれの領域においても成長とともに重量が増加していたが、相対重量は嗅球のみが増加し、終脳、視蓋、延髄は減少していた。しかし、嗅球と終脳の相対重量の和は増加していることから、成長とともに嗅覚機能が向上すると考えられた。

また、嗅覚と視覚に関する脳領域について比較すると、いずれの成長段階のウナギにおいても嗅球と終脳の相対重量の和が大きく、視蓋の相対重量が小さかった。嗅覚と味覚を合わせた化学感覚と視覚に関する脳領域について比較すると、いずれの成長段階のウナギにおいても嗅球+終脳+延髄の相対重量の和が大きく、視蓋の相対重量が小さかった。植松ら²⁴⁾は、視蓋は10mmクラスのレプトケファルスから存在し、かなりの相対体積を占めるが、20mmクラス以降の成長にしたがい相対体積は減少する傾向にあることを確認している。延髄については、相対体積は、クロコの段階で最高値をとり、この時期に延髄の機能がほぼ確立し、以後他の領域の成長が優先すると報告している。これらのことから、嗅覚に関わる脳の領域が視覚に関わる脳の領域より大きくなるとともに、化学感覚においても味覚より嗅覚の占める割合が大きくなり、成長にともなって視覚、味覚よりも嗅覚への依存度が高くなっていくことが考えられた。

以上のことから、ウナギは優れた嗅覚受容器官を有し、成長とともに発達させることによって嗅覚受容細胞を増加させ、より効率良く、またはより多くの匂い物質を受容し、嗅覚機能を向上させていると考えられた。また、成長するにしたがって、視覚や味覚よりも嗅覚の重要性が増し、様々な行動や生態において嗅覚への依存度が高くなっていくことが推察された。

ウナギは産卵回遊の際に長距離移動をおこなうことが知られているが、東京大学海洋研究所の塚本勝巳教授らのチームは、北太平洋・マリアナ諸島の西の海域でプレレプトケファルスを大量に捕獲し、これまで謎であったウナギの産卵場を日本の南約2000キロにあるスルガ海

山とほぼ特定している。³²⁾ニホンウナギは産卵のために海に下った後、回遊を続け、2000キロも離れたスルガ海山にピンポイントで到達しているわけであるが、本実験の観点からこのウナギの産卵回遊について考えると、成長するにつれて嗅覚機能が発達し嗅覚への依存度が大きくなっていることから、嗅覚をもとに産卵場を探しているのではないかと考えられた。ウナギは産卵回遊が始まり、川を下る際、網膜の錐体数は減少すると言われている。³³⁾蒲谷³⁴⁾はウナギの視力が低いことを報告している。また、西ら³⁵⁾は、無嗅覚化したニホンウナギが磁気感覚を失うことを確認し、サケやニジマスが方位を感じ取るために有している磁気感覚器がウナギの鼻孔またはその周辺にもあると報告している。このことから、ウナギの嗅覚が何らかの匂い、もしくは磁気感覚を産卵場から感じとり、ピンポイントでスルガ海山に到達できていると考えられた。スルガ海山に到達したウナギは繁殖相手を探すわけであるが、産卵場は深海の暗闇であるため、この際にも嗅覚が大いに役立ち、ウナギの出すフェロモンなどにより繁殖相手を探しているのではないかと考えられた。

最後に、資源量の維持や増大を目的にウナギの種苗放流がおこなわれているが、単に多くの種苗を放流すればいいのではなく、放流効果を上げるために、健苗性と種苗性を兼ね備えたものを放流しなくてはならない。種苗性のある種苗とは、成長が早く、体の様々な器官の発達が順調で、放流しても天然の同種のものとは比べて遜色なく泳げて餌をとることもでき、まわりと上手くやっていくことができるものことである。ウナギにおいては、シラスウナギかクロコを餌付けし10g位まで育成したものを放流場所に適応できる状態にしてから放流する

のが望ましいとされているが，明確な基準はない．²⁰⁾本実験で，ウナギにとって嗅覚が重要な感覚であることが確認されたが，ウナギの嗅覚機能は種苗性があるかどうかを判断する材料の一つになることが可能であり，嗅覚機能と関連する嗅覚受容器官や嗅覚受容細胞，脳が天然の同じ大きさのウナギと比較して遜色ないことが，種苗性があると判断できる条件の一つとなると考えられる．

謝辞

本論文の作成にあたって、終始格段のご指導、ご鞭撻を賜りました東京海洋大学魚群制御学研究室の有元貴史教授に深甚の謝意を表し厚く御礼申し上げます。また、研究の遂行に際して多くのご助言とご協力を賜った同研究室の稲田博史助教授と秋山清二助教授に深く御礼を申し上げます。

研究室の諸姉諸兄には、様々な場面でお世話になり、心励まされました。これまで自分を支え、応援してくれた皆様に心よりお礼申し上げます。

参考文献

- 1) 会田勝美. 魚類生理学の基礎. 恒星社厚生閣. 2002: 67-71.
- 2) 高木貞敬, 渋谷達明. 匂いの科学. 朝倉書店. 1989: 174-182.
- 3) Kleerekoper, H. Olfaction in Fishes, Indiana University Press. 1969.
- 4) Hara, T. J. Olfaction in fish. Prog. Neurobiol. 1975;5:271-335.
- 5) Yamamoto, M. Comparative morphology of peripheral olfactory organ in teleosts. Chemoreception in Fishes(Hara, T. J. ed.). Elsevier. 1982:39-59.
- 6) 高木貞敬 渋谷達明. 匂いの科学. 朝倉書店. 1989: 55-61.
- 7) 原俊昭. 嗅覚, 魚類生理(川本信之編). 恒星社厚生閣. 1970: 403-422.
- 8) A. Holl. Vergleichende morphologische und histologische Untersuchungen am Geruchsorgan der Knochenfische. Z. Morph. Oekol. Tiere. 1965;54:707-782.
- 9) M. Yamamoto and K. Ueda. Comparative morphology of fish

olfactory epithelium. I. Salmoniformes. Bull. Japan. Soc. Sci. Fish. 1977;43:1163-1174.

10)M. Yamamoto and K. Ueda. Do. II. Clupeiformes. *ibid.* 1978;44:855-859.

11)M. Yamamoto and K. Ueda. Do. III. Cypriniformes. *ibid.* 1978;44:1201-1206.

12)M. Yamamoto and K. Ueda. Do. IV. Anguilliformes and Myctophiformes. *ibid.* 1978;44:1207-1212.

13)M. Yamamoto and K. Ueda. Do. V. Gasterosteiformes, Channiformes and Syndbranchiformes. *ibid.* 1978;44:1309-1314.

14)M. Yamamoto and K. Ueda. Do. VI. Siluriformes. Zool. Mag. 1978;87:254-261.

15)M. Yamamoto and K. Ueda. Do. VII. Gadiformes. Lophiiformes and Gobiesociformes. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sec. 1978;IV, 14:115-125.

16)M. Yamamoto and K. Ueda. Do. VIII. Atheriniformes. Zool. Mag. 1979;88:155-164.

17) M. Yamamoto and K. Ueda. Do. IX. Tetraodontiformes.
ibid. 1979;88:210-218.

18) M. Yamamoto and K. Ueda. Do. X. Perciformes,
Beryciformes, Scorpaeniformes and Pleuronectiformes. J. Fac.
Sci. Univ. Tokyo, Sec. 1979;IV, 14:273-293.

19) 田村保. 魚類生理学概論. 恒星社厚生閣. 1991: 288.

20) 広瀬慶二. うなぎを増やす. 成山堂書店. 2001:2-138.

21) 久保伊津男, 吉原友吉. 水産資源学. 共立出版. 1969:156-157.

22) 上田一夫, 佐藤真彦, 岡良隆. 魚類の化学感覚と摂餌促進物質. 恒
星社厚生閣. 1981:9-25.

23) 落合明, 田中克. 魚類学(下)改訂版. 恒星社厚生閣. 1998:555-566.

24) 植松一眞, 友田秀一, 大村百合. ウナギレプトケファルス幼生の脳
と感覚系の形態. 月刊海洋. 1994;26, 5:282-287.

25) Kotrschal, K. and Jungers, H. Patterns of brain morphology
in mid-European cyprinidae (pisces, teleostei). A quantitative
histological study. Journal fur Hirnforschung. 1988;3:341-352.

- 26) Uematsu, K. and Toyoda, J. Brain morphogenesis in the red sea bream *Pagrus major*. Brain, Behavior and evolution.
- 27) 会田勝美. 魚類生理学の基礎. 恒星社厚生閣. 2002: 28-44.
- 28) 板沢靖男, 羽生功. 魚類生理学. 恒星社厚生閣. 1991: 363-402.
- 29) Rasquin, P. Observation of the metamorphosis of the bonefish, *Albula vulpes*(Linnaeus). Journal of Morphology. 1955;97:77-117.
- 30) E. Zeiske, B. Theisen and H. Breucker. Structure, development, and evolutionary aspects of the peripheral olfactory system. In Fish Chemoreception. Chapman&Hall. London. 1992:13-39
- 31) G. Gemne and K. B. Døving. Ultra-structural properties of primary olfactory neurons in fish(*Lota lota*). Am. J. Anat. 1969;126:457-476.
- 32) Tsukamoto, K. Spawning of eels near a seamount. Nature. 2006;439:929.
- 33) Hope, A. J. Partidge, J. C. Hayes, P. K. Seitch in Rod Opsin Gene Expression in the European Eel(*Anguilla*

anguilla). Proc. R. Soc. Lond. B. 1998;265:869-874.

34) 蒲谷道香. ウナギの視覚機能に関する研究. 東京海洋大学修士論文.
2007:1-75.

35) 西隆昭, 川村軍蔵, 三宮幸. Anosmic Japanese eel *Anguilla japonica* can no longer detect magnetic fields. Fisheries Science.
2005;71(1):101-106.