

発光性頭足類の研究

岡 田 要*

Study of Luminous Cephalopoda III Lycoteuthidae

Yô K. OKADA

(With 10 Text-figures)

1. *Lycoteuthis diadema* (Chun)

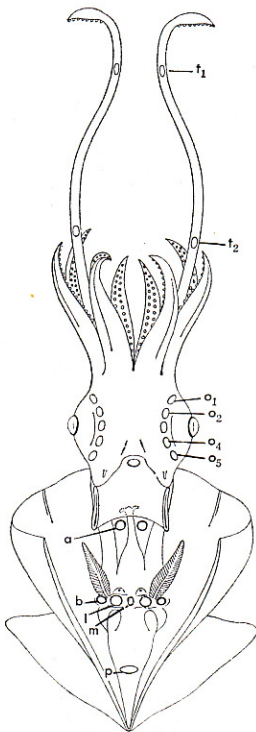
このイカは有名なドイツ海洋探検船 Voldivia 号が 1898 年アフリカ大陸南端大西洋岸の沖合, 31° 21' S, 15° 58' E, 深度 3,000 m と 40° 31' S, 15° 6' E, 深度 1,500 m の各地点で 1 匹あて捕獲したもので, 隊長の Chun, C. (1900) は最初それらを *Enoploteuthis diadema* の名で発表した, 後 (1903) *Thaumatolampas diadema* と属名を改め, Enoploteuthidae の 1 亜科として取扱った。ところがこれとはほぼ同種のものと思われるイカが既に南大西洋で捕獲されたイルカの胃中から発見されていて, Pfeffer, G. (1900) によって *Lycoteuthis jattai* と命名されていた。よって上記 Chun の種名は命名規約にしたがって *Lycoteuthis diadema* と書き改められると同時に, Pfeffer はそ

の所属を脊甲の構造からみてむしろツメイカ科 Onychoteuthidae に属すべきものとした。

さて, このイカの分類学上の所属についての Chun と Pfeffer 両者の見解はともかくとして, 問題のバルディビア号の捕獲した標本は大きい方で外套の脊長 30 mm, 最大幅 12 mm., 小さい方は外套脊長 21.5 mm, 最大幅 10.5 mm., 発光性のイカの間では決して大きなものではない。しかし発光力はすこぶる強く, あまつさえ発する光は器官の位置によって色彩を異にし, 発光器の構造もまた, 他にあまり類をみない程に変化に富んでいる。

発光器の数は全部で 22 個, それらは次のごとくに分布する (Fig. 1):

- 1) 左右触手に各 2 個ずつ 4 個
- 2) 各側眼球に 5 個ずつ 10 個
- 3) 外套腔内に 8 個



第 1 図 *Lycoteuthis diadema* (Ch.) における発光器の分布と位置 Distribution and site of luminous organs in *Lycoteuthis diadema* (Ch.), after Chun (1910)

a 肛門部発光器 anal organ, b 鰓部発光器 branchial organ, l 側腹部発光器 lateral ventral organ, m 腹部中央発光器 median ventral organ, o₁-o₅ 第 1 ~ 第 5 眼球発光器, first to fifth ocular organ, p 後腹部発光器 posterior ventral organ, t₁ 末梢触手発光器 distal tentacular organ, t₂ 基部触手発光器 proximal tentacular organ.

* 東京大学名誉教授

これらは一括して内臓器官 visceral organs とも称えるが、また個々に a) 最前位の漏斗基部にある頗る大で、消化管の末端、直腸部をはさんで左右に相称的に配置しているものは、その位置的關係から特に肛門器 **anl organ** と呼ばれる。b) 次に体の中央よりやや後方に横にならぶ5個の器官中、中央部の1個はやや小さく縦長であるが、隣接する左右の2個は球形で大きく、また列の両端にある2個も球形で大きさは前者に比してやや劣る。この2個は1個あて各側の鰓基部にあるところから特に鰓器官 **branchial organ** の名がある。e) さらに第3の内臓器官として左右の鰓のほぼ中間に位する特別大きな1個をあげる。そしてその長軸が体軸に直角の方向に向っていることもこの器官の特徴である。なお *Lycoteuthis diadema* 発光器の分布の詳細については附図 Fig. 1 を参照

このイカは Chun (1903, '10) によると捕獲時にはまだ生きて、船内暗室の水槽に移された後もしばらくは氷で冷した海水中で発光しつづけ、写真にも充分写すことができたとある。その時の光景をは次のように記している。“Man möchte glauben, datz der Körper mit einem Diadem bunter Edelsteine besetzt sei: das mittelste der Augenorgane glänzte Ultramarinblau und die seitlichen wiesen Pearlmutterglanz auf; von den Organen auf der Bauchseite erst-rahnten die vorderen in rubinroten Schiller, während die hinteren silberwiss oder pearl-mutterfarben waren, mit Ausnahme des mittelsten, das einen himmelblauen Ton aufwies. Es war eine Pracht!” そしてこの多彩な光に対する感激が彼の心にこのような光を発する器官の構造をきわめんとする意欲をもやし、ひいては本探検船採集の全頭足類の研究に導いたと述懐している (Chun 1910, p. 68)。

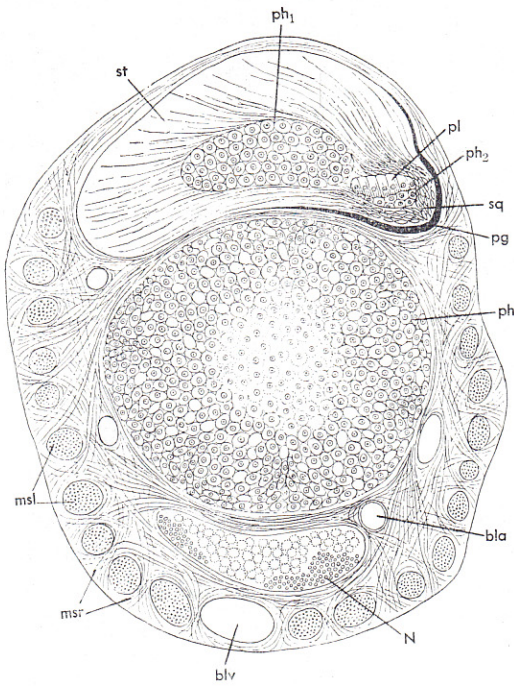
著者は 1929 年の秋ベルリンの自然史博物館を訪れた際、はからずもそこに Chun が研究したこのイカの発光器の切片がきわめて良好な状態で保管されてあるのに巡会い、管理者の好意ある計らいで、それらを再検することができた。茲に過去を顧みて改めて感謝する次第である。それによると *Lycoteuthis diadema* 発光器の構造は Chun の観察に対して全般的にはそう間違はないが、それでもなお幾つかの個所に修正を要する点のあることに気付いた。

1. 触手発光器官 Tentacular Organs

その第一は二重の発光中心をもついわゆる重複器官として記載されている末梢触手発光器 **distal tentacular organ** であって、Chun はそれを触手内部に発生した巨大な発光体の外側に色素被包で遮蔽された第二の発光器の重なったものとしているが、実はこの第二発光器がすでに第二の発光装置を伴った複合器官であって、遮蔽の色素層と中央の第一次発光体との間に独自の線条体 (striate body) に相等する柵状細胞列をもった別の発光構造の存在を認めるのである (Fig. 2, *ph₂*)。しかもその発光体をめぐって後方繊維層の一部では繊維が繩状に振れ合って Chun のいう鱗状細胞 (scale cells) を形成しているが、仔細に検すると第二発光器の第一発光体 (*ph₁*) の前、側両面を広くおおっている放射繊維 (*st*) もその根元をすべてこの鱗状細胞層に発している。

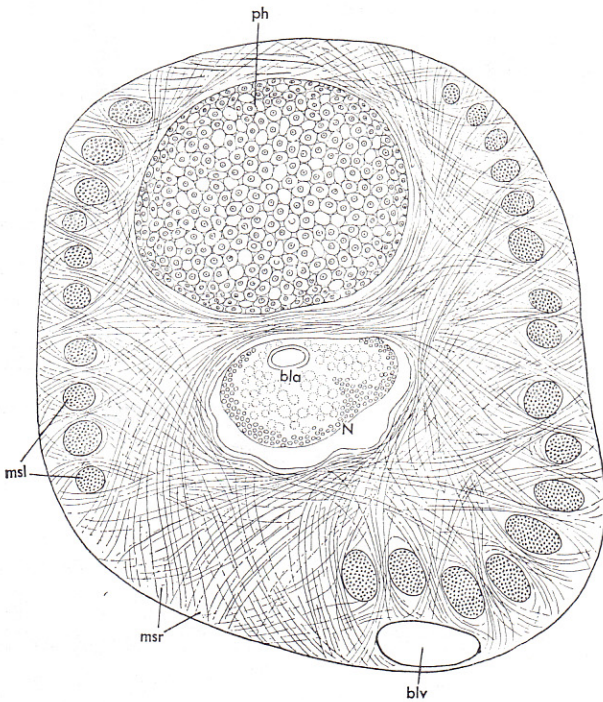
要するに末梢触手発光器は後方の基部触手発光器 **proximal tentacular organ** (Fig. 3) の主体をなす発光細胞塊が触手の中心部に移行して、さらにその大きさを増したため一方では触手内部の筋肉の排列に影響をおよぼすと同時に、他方では中軸神経を触手の一側に押し下げた。おそらくその原因をなしたのが第二発光器の発生であろうと思われるが、第二発光器もまた中央部発光体の巨大化に伴う空間的圧迫によって自由な発達をとげることができず、やむなく主軸の方向を横に倒して自体を中央発光体の上に積み重ねる結果となったものと思われる。

ところで頭足類にみる重複発光器のうちこの末梢触手発光器のように第二発光器が主要発光器の前面に発達している例は稀である。そこで、もし上述の見解が是認されるものとする、Chun に



第2図 末梢触手発光器の横断 Transverse section of distal tentacular organ, which shows double constitution with a luminous organ piled upon large central photogenic cell mass.

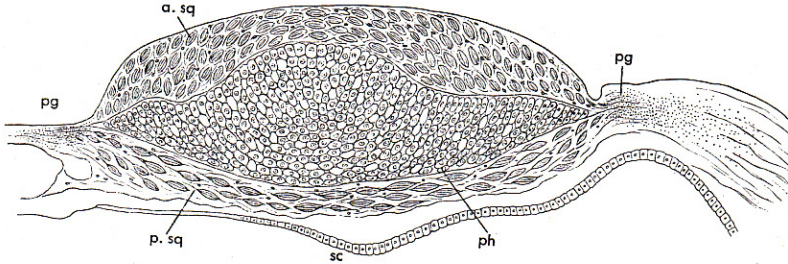
pl 柵状細胞 cellular palisade or row of palisade cells in front of the photogenic mass, *pg* 色素包 pigment coat, *ph* 主要発光塊 central photogenic cell mass, *ph₁*, *ph₂* 第2発光器の第1, 第2発光塊 first and second photogenic cell masses of second luminous organ, *sq* 第2発光塊後方にある鱗片層 squamous layer behind second photogenic cell mass, *st* 線状構造 anterior fibrous striation, その他の省略文字に就ては第3図参照 Others see Fig. 3.



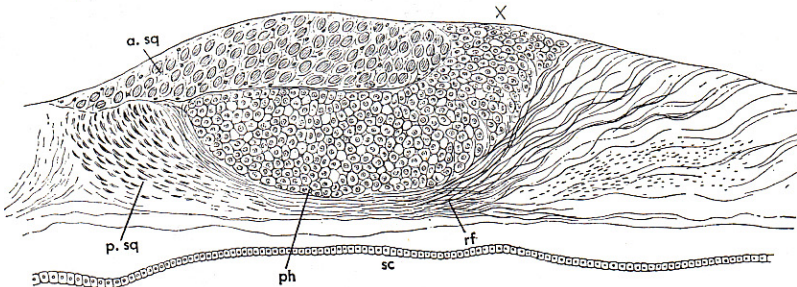
第3図 基部触手発光器の横断 Transverse section of proximal tentacular organ;

bla 動脈 aorta, *blv* 静脈 vein, *msr* 輪筋性放射筋纖維 radial circular muscle fibres, *msl* 縦筋束 bundles of longitudinal muscle fibres, *N* 中軸神經 axial nerve, *ph* 発光細胞塊 photogenic cell mass, その他は第2図参照 Others see Fig. 2.

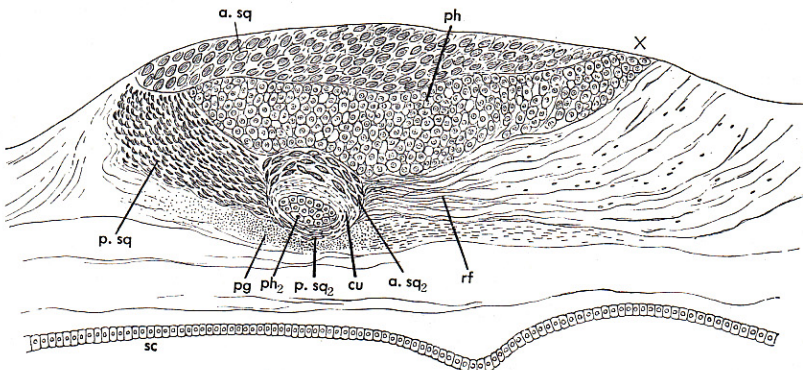
眼球発光器の縦断，図は中央及び片側2個の統合切片より個々に描く
 Three kinds of structurally different ocular organs, drawn separately from joint section of median and two lateral organs



第4図 中央または第3眼球発光器 Median or third ocular organ
a. sq 前鱗層 anterior squamous layer, *pg* 色素顆粒 pigment granules,
ph 発光細胞塊 photogenic cell mass, *p. sq* 後鱗層 posterior squamous layer, *sc* 鞏膜 sclera



第5図 第4眼球発光器 Fourth or subterminal ocular organ
rf 一部鱗片化した後部繊維層 partly scaly modified posterior fibrous layer,
 X 発光塊の一部皮下露出個所 place where anterior squamous layer is defective to let inner photogenic cell mass in directly contact with outer surface.



第6図 末端眼球発光器 Fifth or terminal ocular organ, which is double with accessory photogenic organ in posterior fibrous layer,
cu 第2発光器の前面を覆う繊維層 fibrous cushion in front of the second photogenic mass, *a. sq₂* 第2発光器の前鱗層 anterior squamous layer of the second photogenic organ, *rf* 後部繊維層, この中に第2発光器を宿す, Posterior fibrous layer in which second photogenic organ (*ph₂*) develops, *p. sq₂* 第2発光器の後鱗層 posterior squamous layer of the second photogenic organ, *pg* 色素床 pigment sheet.

よって示された前方触手発光器の重複性は1つの発光体の分離によって作られたものでなく、むしろ2つの器官の重合と見るべきではあるまいか。

2. 眼球発光器 Ocular Organs

この発光器群は各側眼球の腹面に発達した1列5個の器官であって、いずれの端より数えても3番目にあたる1個を中心に左右相称的に排置され相互に少しあて構造を異にする (Fig. 1 c₁-c₄)。

まず第3の中央器官 (Fig. 4) では発光体の前面中央部が盛り上って凸状をなし、それを覆って紡錘形鱗片層 (前鱗片層 anterior squamous layer) の発達は完全である。同様な紡錘構造は後方の反射層にも見られるが、層の厚味は前面のそれに較べてはるかに劣る。これら二層の間には何の連りもなく、両層は中央の発光体をつつむ繊維薄層の横への広りで完全に遮断されており、かつこの部分に弱いながらも色素顆粒の沈積がみられる。

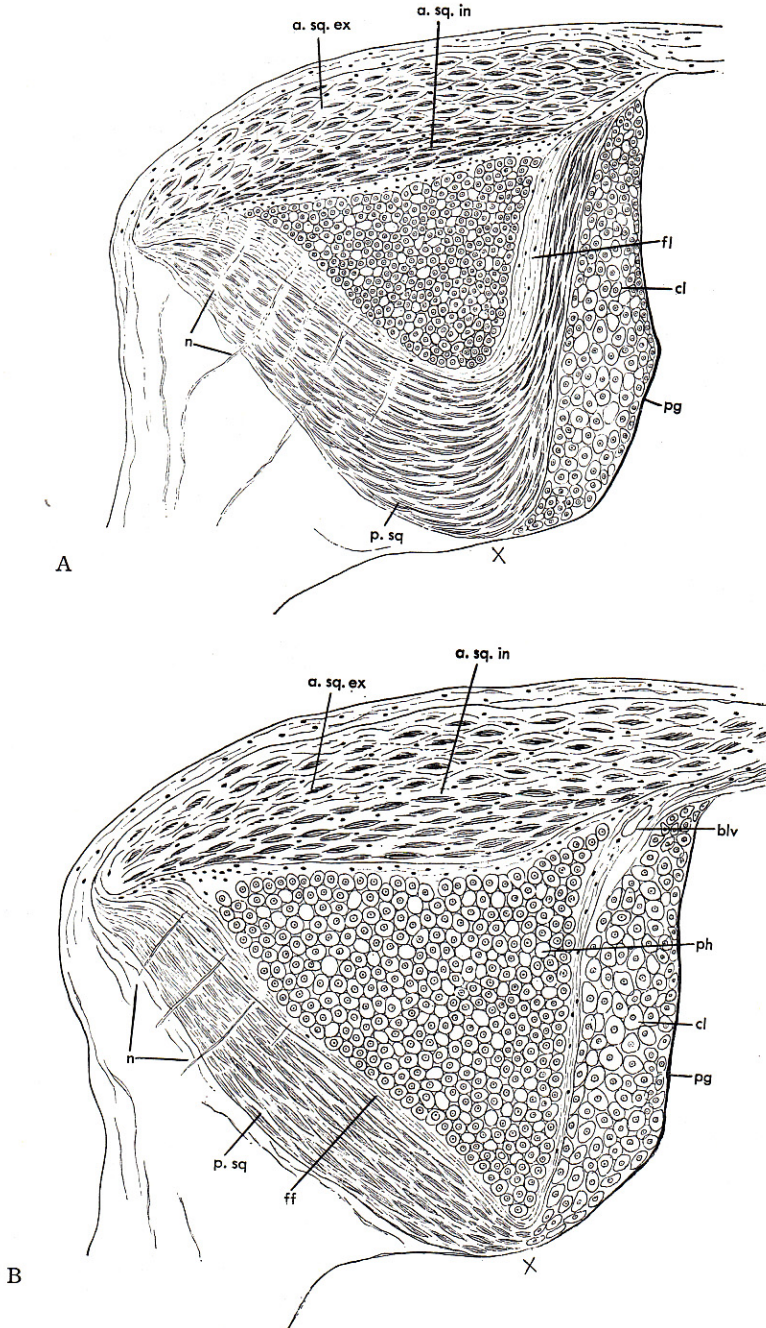
第2または第4 (Fig. 5) と第1または第5 (Fig. 6) の発光器では前方の紡錘形鱗片層が不完全で、いずれも列の内側に向った側で発光体の一部が繊維薄層をへだてて事実上表面に露出しており、また後方の反射層においては繊維の鱗片化は単に発光体露出の反対側の一部にとどまり、他の大部分の場所ではほとんど平行で、わずかに波状を示しているのに過ぎない (Fig. 5. rf)。さらに列の両端をなす第1と第5の発光器 (Fig. 6) では以上のような構造をもつ反射層の鱗片と繊維層との境目に主要発光体に接しても一つ別の発光装置の発達が見られる。そしてその水晶体の前半と反射層は共に典型的な紡錘体、または紡錘形鱗片から構成されていて外側に主要器官の範囲にまで延長した可な広範な色素顆粒の沈積がみられる (Fig. 6)。

3. 内臓または外套腔内発光器 Visceral Organs

Visceral or Intrapallial Organs は先にも言ったように外套腔内に発達した発光器を総称したものであって、全部で8個、その中漏斗基部にある肛門器官 anal organ (Fig. 1, a) は頗る大で、内方は深く肝臓内に没入して逆円錐形をなし、その底辺にあたる発光面に光の照射方向に直角に排列する紡錘形鱗片の厚い層がある (Fig. 7)。仔細にみると層は前後の2層よりなり、中心に近い約3分の1では鱗片の集合が外側部に比して密である。ただしその他の点では両層間に特別な区別はなく、両者は合して一つの弱い凸レンズを構成する。なお個々の鱗片は一つ一つが繊細な繊維の網の中に収められていて、それ自身には核を含んでいない。

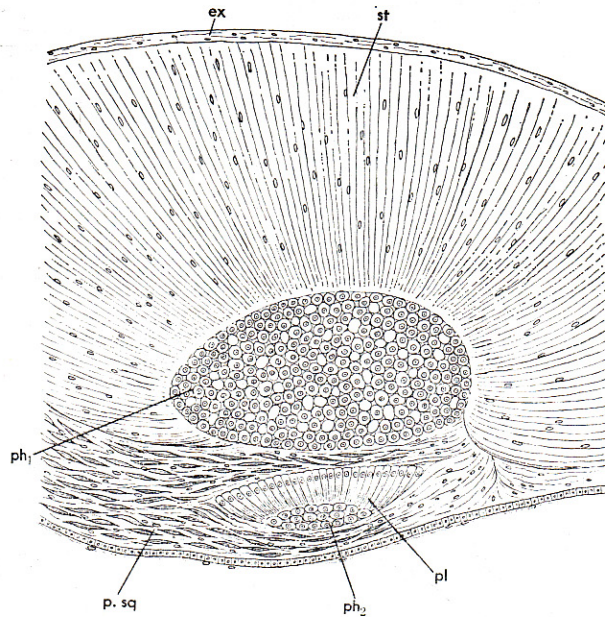
一方発光器の後方部にも部厚な反射層の発達が見られるが、Chun (1910, p. 75) によると円錐形の発光体を囲んで、その外斜面をなす部分ではレンズ内層にみる編平な紡錘形鱗片をさらに扁平化した繊維束からできているが、肝臓に面した内斜面では中央に核を有する鈍多角形細胞で構成されている。事実、この発光器を中央部正中面で切断した切片では、層はたしかに Chun の言う通り構造を異にする二つの部分が円錐の頂点 (Fig. 7. B の×で示してある位置) で相会して前後一つの層に連っているが、それと同じ発光器を中央よりやや隔った位置で切断した別の切片でみると、それとは可なり違った構造を示している (Fig. 7. A)。すなわち鱗片よりなる外斜層は発光体円錐の頂点に達して急に内折して鈍多角細胞よりなる内斜層の内面にそってレンズ層の位置まで逆昇している。そこで、もしこれを狭義に反射層というならば、多角細胞よりなる内斜層は、その外側に発生した第二、または補助的構造と見做さねばならない。そしてその外側の肝組織に接した部分には貧弱ながらも歴然とした一層の色素層の発達が見られる。一方狭義の反射層と中央の発光体との間には紡錘形はもとより波状さえも示さない平行で繊細な繊維の一層が介在する。なお反射層の外斜面を直角に貫いて多数の神経が発光塊中心部に向って入りこんでいる。

他の6つの内臓器官については、Chun は体の中部に横に並ぶ5つの器官中、中央の最小器官



第7図 肛門部発光器 Sections of anal Organ;

A) 中央部断面 median, B) 中央より一方に偏した位置での断面 deviates from median
a. sq. 1 前鱗外層 outer anterior squamous layer, *a. sq. 2* 前鱗内層 inner anterior squamous layer, *cl* 特殊細胞層 particular cell layer outside the posterior squamous layer, *ff* 発光塊を取囲む繊維層 fine fibrous layer surrounding the photogenic cell mass, *n* 後鱗層を貫く神経繊維 nerve fibers pass through posterior squamous layer, *pg* 色素層 pigment layer, *p. sq* 後鱗層 posterior squamous layer, *X* 後鱗層と問題の深所細胞層との接点 point where posterior squamous layer meets questionable innermost cell layer.

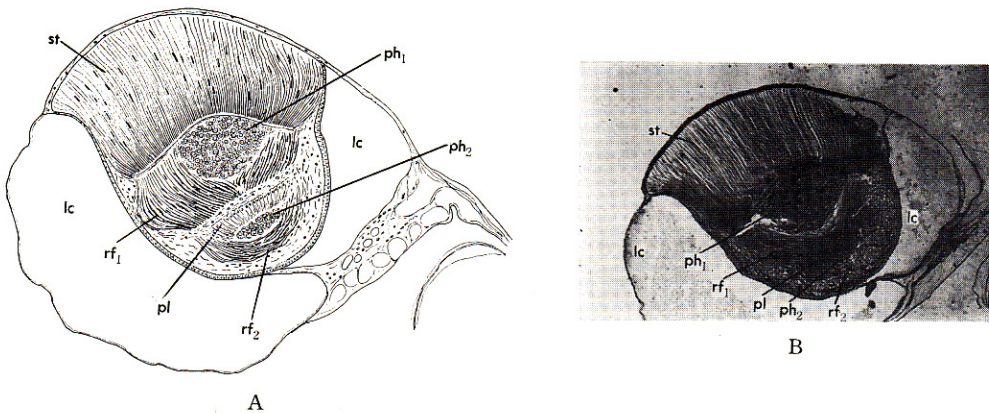


第8図 中腹部正面右側発光器の正中断面 Median transverse section of right ventral organ

*ph*₁ 主要発光器の発光体 photogenic cell mass of primary organ, *ph*₂ 附属発光器の発光体 photogenic cell mass of accessory Organ, *ex* 外被層 external covering layer, *pl* 柵状細胞列 cellular palisade in front of photogenic cell mass, *p. sq* 第2発光器を含む後部鱗片層 posterior scaly layer in which accessory photogenic organ develops.

median ventral organ とそれに隣接する左右一対の器官 **lateral ventral organs** の1つを切片で観察しているが、列の両端をなす**鰓器官 gill organs** と列の後方にある最大の内臓器官 **posterior ventral organ** は共に切片製作の労を省いて、単に丁子油で透明化したものを表面より観察して作図している。よってこれら両器官の内部、殊に発光中心部の後方の暗黄色に塗りつぶしてある部分 (Chun's Pl. IV, Figs. 16, 17; "Polster von Tapetum Zellen") の構造については未解のままとなっている。しかし幸なことに、ベルリン自然博物館には Chun が研究したこれら発光器の残余の一つ、片側の鰓器官が液漬のままに残されているのを発見した。もちろん管理者の許可を得てのことであるが、著者はそれを切片に製作して観察した。Fig. 9 A はそのカメラルンダによる描写であり、Fig. 9 B は同切片の顕微鏡写真である。それによるとこの器官の Chun によって暗黄色に塗りつぶされた部分には、確にも一つ発光器が隠されていることが明となった。同様にして後方の最大内臓器、**posterior ventral organ** も主要発光体の外に第二発光装置を伴った重複器官であることを推測することができる。そうなると、肛門発光器以外の内臓諸器官はすべて構造的には同一型のもので、ただ腹部中央列の中央に位する最小の **median ventral organ** だけが第二発光装置を伴わない単一構造ということになる。

これらの器官では構造の単復にかかわらず発光器の前面、すなわち他の発光器のレンズに相当する部分は Chun によって "eine machtige Schichte seidenglangender Fasern" と記されてあるとおり、発光の投射方向に平行に発達した繊細な繊維の厚い層で覆われている (see Fig. 8)。しかもこのような繊維構造は中心部の発光組織の発光範囲を越えて横に広がり、その部分で直接後方の反射層にも接しているが、両層の繊維は互に混ざることなく結締組織の薄層で明瞭に区分されて



第9図 A 左側鰓基部発光器の正中切断面 Median transverse section of branchial organ and its microphotograph; B その顕微鏡写真 Compare to Chum's 1910, pl. IV, Fig. 17. *lc* 空隙 lacuna, *ph₁* 主要発光体 primary photogenic mass, *ph₂* 附属発光器の発光体 photogenic cell mass of accessory organ, *pl* 柵状細胞列 cellular palisade, *rf₁* 第1次発光器の反射層 reflector of primary photogenic organ, *rf₂* 第2次発光器の反射層 the same of the secondary organ, *st* 線状構造 anterior fibrous striation.

いる。なお既述の末梢触手発光器 **distal tentacular organ** の巨大な中心発光体の上に乗りにかかっている第二発光器も上述の内臓諸器官と同一構造のものと見ることができる (Fig. 2 参照)。それに対して肛門器官と眼球上の諸器官では前面が光の照射方向に直角に排置された紡錘形鱗片、またはそれに類似の構造でおおわれている。その構成からみて、これらの構造は疑もなく光を集約するレンズの働をなすものと思われる。

処で Chun によると *Lycoteuthis diadema* の22個の発光器中、肛門器官の発する光だけが赤色を呈する。もしそれがこの発光器の前面をなすレンズと称せられる部分の構造に関係があるとするならば、それと同様な構造をもつ眼球諸器官が発する光が、なぜ赤色でなくて青色なのであろうか。この疑問に対して中央器官はともかくとして他の4つの眼球発光器で、発光体の一部が実事上外部に露出しているためだろうか。それとも肛門器官の赤色発光には反射層と肝臓との間に発達した特殊な細胞層が何かの係りをもっているのだろうか。それにしてもこの層の所在位置があまりにも深すぎるように思える。

2. *Nematolampas regalis* Berry

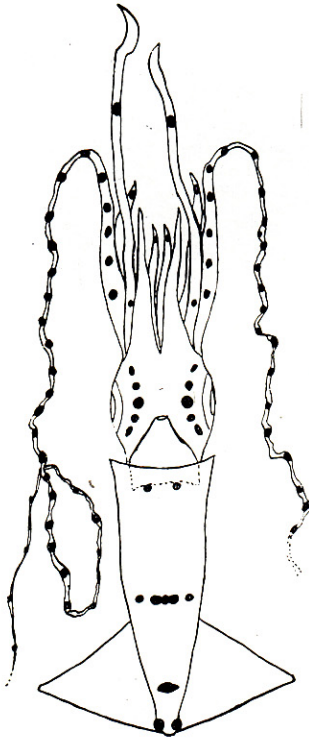
Lycoteuthidae にはも一つ別な発光性のイカが知られている。それは *Nematolampas regalis* で 1910 年ニュージーランドの北東にある The Kermadec group の一つである Sundry 島で捕獲され、1913 年アメリカの頭足類専門家 S. S. Berry によって上記のごとく命名されたものである。このイカの特徴は前記 *Lycoteuthis diadema* に比してさらに多くの発光器が体の広範囲に亘って発達していることである。今それを Berry の多小模式化した写生図 (Fig. 10) を元に各部における発光器の分布とその数を記すと;

a 眼球器官 Ocular Organs

眼球腹側周辺に 10 個

b 腕及び触手器官 Brachial and Tentacular Organs

- 1 脊腕の先端に 2
- 2 脊一側腕の先端に 2



第 10 図
Nematolampas regalis Berry
 (1913) Biol. Bull., XXV no. 3,
 text fig. 1 を転載

3	腹一側腕の先端に	62+
4	触手	4
c	外套腔内器官 Intrapallial Organs	
1	肛門位に	2
2	鰓基部に	2
3	その他の内臓器官	4
d	外套器官 Mantle Organs	
	外套後端に	2
		計 90 余个

以上のように *Lycoteuthis diadema* に較べて発光器の発達範囲がきわめて広く、かつその数が 90 個以上にも及ぶので、その生時における発光の有様はさぞ美事なものであると想像される。しかし、それは現段階においては単に頭に描くイメージに過ぎなく、実際的な観察もなければ発光器の構造についても何ら知るところがない。