

スルメイカの相対成長と生活史形質

Allometric growth patterns in Japanese common squid *Todarodes pacificus*: implications for life history traits

内川和久・木所英昭（日本海区水産研究所）

Kazuhisa UCHIKAWA and Hideaki KIDOKORO

一般に生物の形態は成長とともに大きく変化するが、器官ごとに見た場合、ある器官は成長とともに大きく変化する一方で、別の器官では成長に関わらずほぼ一定の形状が保持される。この際、成長とともに大きな変化が認められる器官においては、生活史形質の大きな変化とほぼ同調していることが多い。海洋生物のなかで、イカ類は魚類と異なる成長様式を持つと考えられている (Pauly 1998)。スルメイカが属する鞘形亜綱に属するイカ類においては、魚類一般に認められる体成長の停滞（漸近的成長）がほとんど認められない (Moltschaniwskyj 2004)。これは成長停滞に伴う体器官のエネルギー配分の切り替えの有無や、魚類においては最大サイズに達すると体成長は筋繊維の肥大 (hypertrophy) のみに依存するのに対し、イカ類では生活史を通じて筋繊維の増殖 (hyperplasia) が行われることと関係すると考えられている (Moltschaniwskyj 2004)。したがって、体器官のサイズや形状、あるいはその器官へ投資される摂取エネルギーの配分などについて成長過程における変化パターンを知ることは、イカ類の成長様式、生残過程および生活史戦略を理解する上で重要であろう。

本研究では、スルメイカ *Todarodes pacificus* の体器官についてアロメトリー分析を行い、成長に伴う形態変化のパターンが大きく変化する時期を特定するとともに、形態変化の機能的な意義と生活史形質の関連について検討した。

試料と方法

2004～2011年の4月および7月、日本海の北緯35度以北の海域において、夜間に表層トロール、LC ネットおよびイカ釣り機に採集したサンプルを用いた。サンプルは冷凍保存して持ち帰り、外套長 (ML) 13.9～250.4mm のスルメイカ (n=298) について、体器官の長さや幅の10箇所の部位 (内川 2012) について計測した。これらに併せて、外套部 (鰭を除く)、鰭、頭部、漏斗、触腕、第III腕、口球および眼球の8箇所に切り分け、部位ごとに乾燥重量を測定した。これらのデータをもとに、外套長および外套重量を独立変数とする以下のアロメトリー式を作成した。

$$\ln(y) = \ln a + b \ln (ML \text{ or } MM)$$

ここで、*ML* は外套長 (mm)、*MM* は外套重量 (g)、*y* は各形態形質であり、この時の *a* を初期成長定数、*b* は相対成長係数と呼ぶ。さらに、アロメトリー式における回帰直線の傾きが変化する屈折点を折れ線回帰 (piecewise regression analysis) により推定した。ここで *b* について傾き=1と有意に異なっているかどうかを検定し、各形質が等成長 (*b*=1) か不等成長 (*b*<1: 劣成長、*b*>1: 優成長) かを判断した。なお、形態のアロメトリー分析においては、モデルI型回帰 (最小2乗法による回帰) およびII型の回帰分析のいずれの適用においても問題点が指摘されている (たとえば、Eberhard *et al.* 1999; Green 1999; Sokal and Rohlf 1995)。そこで、本研究では、両種法を併用して回帰直線の傾きを評価した。II型の回帰分析は減少主軸回帰分析 (Reduced major axis regression: RMA) を使い、分析はフリーのソフトウェア SMART (Falster *et al.* 2006) を使用した。

結果

モデル I 型および II 型のいずれにおいても、各形質の成長様式は類似した傾向が認められた (附表 1、2)。長さおよび幅の 7 測定部位に 1~2 の屈折点が認められ (図 1、附表 1)、これらは 46~84mm ML および 104~153mm ML の範囲にあった。また、屈折点が認められた全ての形質において、若齢ほど相対成長係数 (b) が低い値を示していた。さらに、100mm ML 以降の屈折点においては、7 形質のうち 5 形質 (外套径、頭幅、第 III 腕長、触腕長および口球径) が等ないし劣成長から優成長に転じていた。一方、鰭基底長および鰭幅には屈折点が認められず、いずれも優成長を示していた。

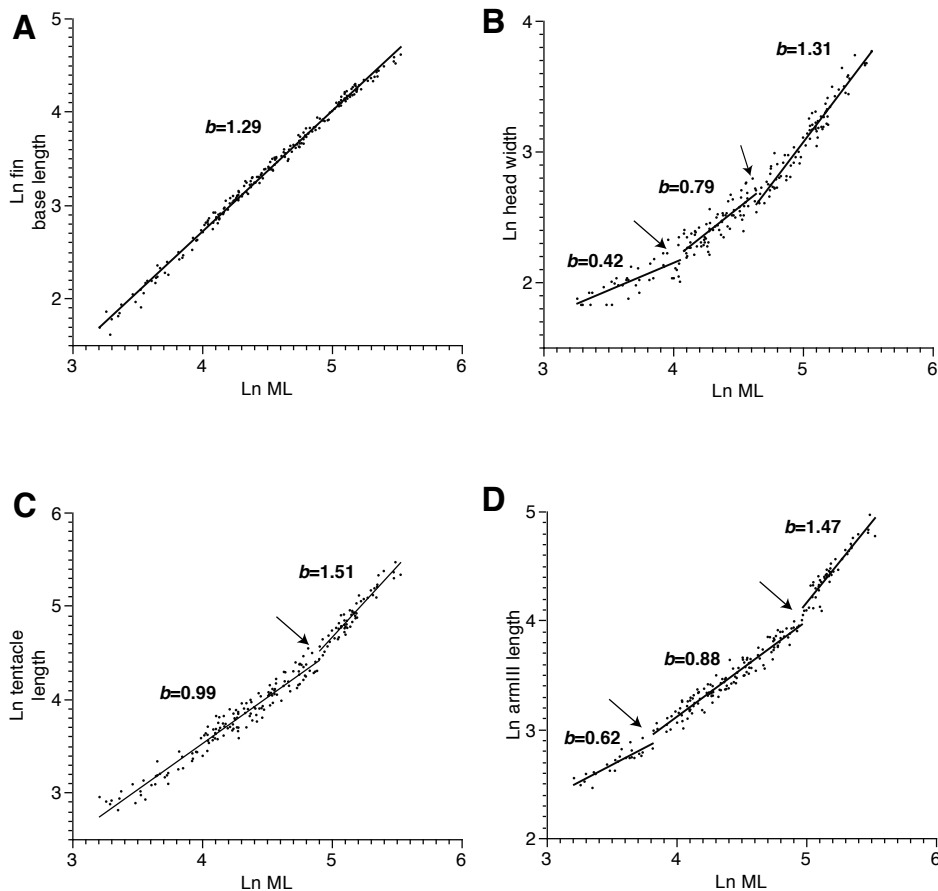


図 1 スルメイカの各形態サイズ (長さ・幅) と外套長の関係 (両軸とも単位は mm)。矢印は折れ線回帰分析により推定した屈折点を示す。A; 鰭基底長, B; 頭幅, C; 触腕長, D; 第 III 腕長

乾燥重量の分析結果は、長さや幅による結果と大きく異なった (図 2、附表 2)。重量による鰭の分析では外套重量 10.4g (およそ 170~180mm ML に相当) に屈折点が存在し、屈折点を境に優成長から等成長に変化するなど、屈折点の有無や位置、また相対成長係数のパターンなどにおいて全ての器官で長さや幅の分析結果と差異が認められた。両分析結果の不一致は特に触腕や第 III 腕で顕著であった。触腕重量では外套重量 5.3g (およそ 140~150mm ML に相当) を境に優成長から等成長に転じており、屈折点は触腕長の結果とほぼ一致したが、等成長から優成長に転じる触腕長の分析結果とは逆のパターンを示した。また、第 III 腕重量は、第 III 腕長の結果と異なり屈折点が認められないと

ともに、弱い優成長を示していた。

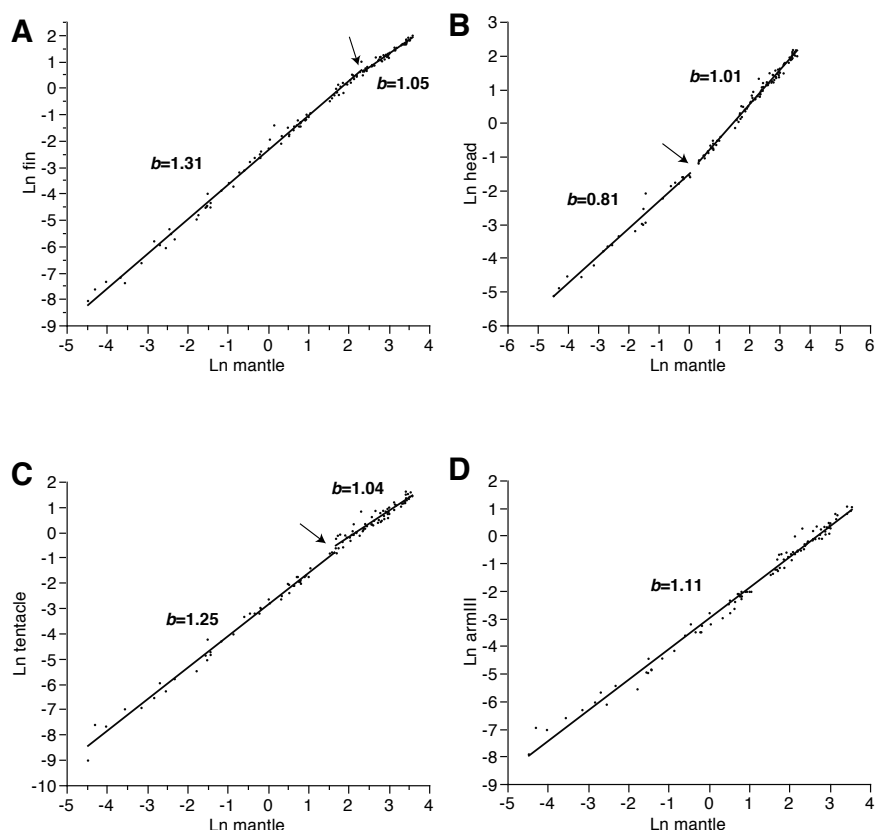


図2 スルメイカの形態（重量）と外套重量の関係（両軸とも単位は g）。矢印は折れ線回帰分析により推定した屈折点を示す。A; 鰭, B; 頭部, C; 触腕, D; 第 III 腕

考察

形質の長さや幅の相対成長係数 (b) は、鰭のみが一貫して優成長を示し、その他の形質は若齢期ほど劣成長を示す傾向があった (図 1、附表 1)。外套径、頭幅、眼径、口球径、漏斗幅および第 III 腕は類似した傾向を示し、最初の屈折点まで外套が伸張するにつれ相対的に縮小する。やがてその傾向は緩和し、100mm ~150mm ML 以降の屈折点で外套径、眼径および漏斗幅は一定の増加率を示すようになり、頭幅、口球径および第 III 腕は外套の伸張よりも早い増加率を示していた。一方、触腕は外套とほぼ同じペースで伸張するが、100mm ML 以降の屈折点で外套の伸張につれて相対的に長くなると解釈される。したがって、スルメイカにおいては若齢期ほど外套の伸張が優先する成長様式であると考えられる。また、劣成長を示した形質においては、46~84mm ML までは劣成長がより顕著であったことから、スルメイカはおよそ 40~90mm ML まで急激に体型を変化させ、その後緩やかに変化し、およそ 150mm ML までに“成体の形態”へ至るものと考えられる。ただし、150mm ML 以降においても頭幅や第 III 腕は明瞭な優成長を示しており、このことはスルメイカには一定の成体の形態がないことを示唆している。この形態変化は若齢期ほど顕著ではないものの、死亡あるいは少なくとも南下回遊の開始まで継続するのかもしれない。これらの特徴の適応的意義は不明であるが、

イカ類においては筋繊維の増殖 (hyperplasia) が生活史を通じて行われ、最大体サイズが筋繊維数に制約されないこと (Moltschaniwskyj 2004) と関係すると考えられる。

さらに、これらの“発育段階”はスルメイカの遊泳能力の発達過程の変化と一致すると考えられる。イカ類は稚仔から若齢期にかけてジェット推進による鉛直方向優先の遊泳行動を示すが、成長に伴い鰭を活用した多様な遊泳行動を示すようになる (Bartol *et al.* 2008; 山本ら 2012)。前述のスルメイカの形態変化は遊泳速度や運動性の向上と関係すると考えられることから (内川 2012)、40~90mm ML の急激な体型の変化は稚仔における鉛直方向主体の遊泳行動から成体における水平方向主体の遊泳行動への過渡的段階を示しているのであろう。こうした遊泳力の変化は生残にとって重要である摂餌と捕食者からの逃避に大きな影響を与えるものと考えられる。実際にスルメイカの成長に伴う食性の変化は形態の変化パターンとよく一致しており、動物プランクトン食の時期を経て、50mm ML に達すると魚類を捕食するようになり、>100mm ML で主要餌生物が魚類へ変化する (内川 2012)。

一方で重量で見た比成長率は、長さや幅の成長パターンと一致せず、その違いは特に腕および触腕で顕著であった (図 2、附表 2)。各形質の重さをそれぞれの器官に割り当てられたエネルギー量と考えるならば、触腕と第 III 腕へのエネルギー配分比は外套部が大きくなるにつれ増加し、触腕では屈折点 (外套重量 5.3g ; 140~150mm ML) 以降一定になると解釈される。したがって、外套の伸張に対する各器官の長さや幅の成長パターンは必ずしも摂取エネルギーの配分比を反映していない。若齢期における触腕や腕におけるエネルギー配分比と長さによる成長パターンの不一致は、おそらく筋肉量の増加が一因である。イカ類の捕食行動において、触腕と腕は餌の捕獲と処理 (handling) に重要な役割を担う (たとえば、Kier 1982; Kier and Van Leeuwen 1997)。イカ類の筋肉においても脊椎動物同様、単位体積あたりの筋肉の仕事量が一定である (Schmidt-Nielsen 1984) ならば、スルメイカの触腕や腕は、若齢期においては長くなることよりもむしろより強い出力パワーを得るための成長パターンであり、これにより、より大型で逃避能力の高い餌を捕獲し処理できるようになると考えられる。

以上より、スルメイカの成長による形態の変化パターンは遊泳力の向上や餌の捕獲および処理能力の向上を示し、成長による食性の変化は形態変化を介した行動の変化を反映した結果であると考えられる。スルメイカにおいては、摂餌強度が成長とともに増加する傾向が認められており (内川 2012)、本種の形態変化とそれを介した捕食能力の向上は摂餌における利用餌生物の質的な変化だけではなく、量的な変化にも影響している可能性がある。アカイカ科のイカ類では体の維持、体成長および繁殖にまわすエネルギーが蓄積エネルギーではなく主として摂取した餌に直接由来することが示されている (Hatfield and Rodhouse 1992; Rosa *et al.* 2005)。このことは、アカイカ科のイカ類にとり、生活史戦略上どのように栄養摂取するかがきわめて重要であり、大きな選択圧になり得ることを示唆している。そして、スルメイカ若齢期の急激な形態変化は、これらの生理生態的、進化的要因を反映したものであると考えられる。

文献

- Bartol I. K., Krueger P. S., Thompson J. T. and Stewart W. J., 2008: Swimming dynamics and propulsive efficiency of squids throughout ontogeny. *Integ. Comp. Biol.*, **48**, 720-733.
- Eberhard, W. G., Huber B. A. and Rodoriguez, R. L., 1999: Don't forget the biology: a reply to Green. *Evolution*, **53**, 1624-1627.
- Falster D. S., Warton D. I. and Wright I. J., 2006: SMATR: Standardised major axis tests and routines, ver 2.0. <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/>.

- Green A. J., 1999. Allometry of genitalia in insects and spiders: one size does not fit all. *Evolution*, **53**, 1621-1624.
- Hatfield E. M. C. and Rodhouse P. G., 1992: Production of soma and gonad in maturing female *Illex argentinus* (Mollusca: Cephalopoda). *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **72**, 281-291.
- Kier W. M., 1982: The functional morphology of the musculature of squid (Loliginidae) arms and tentacles. *J. Morphol.*, **172**, 179-192.
- Kier W. M. and Van Leeuwen J. L., 1997: A kinematic analysis of tentacle extension in the squid *Loligo pealei*. *J. Exp. Biol.*, **200**, 41-53.
- Moltschaniwskyj N. A., 2004: Understanding the process of growth in cephalopods. *Mar. Freshwater Res.*, **55**, 379-386.
- Pauly D., 1998: Why squid, though not fish, may be better understood by pretending they are. *S. Afr. J. Mar. Sci.*, **20**, 47-58.
- Rosa R., Costa P. R., Bandarra N. and Nunes, M. L., 2005: Changes in tissue biochemical composition and energy reserves associated with sexual maturation in the ommastrephid squids *Illex coindetii* and *Todaropsis eblanae*. *Biol. Bull.*, **208**, 100-113.
- Schmid-Nielsen K., 1984: Scaling: Why is animal size so important? Cambridge University Press, Cambridge, 256pp.
- Sokal R.R. and Rohlf F.J., 1995: Biometry. Freeman, New York, 887 pp.
- 内川和久, 2012 : スルメイカの摂餌生態. スルメイカ資源評価協議会報告 (平成 23 年度), 60-84.
- 山本 潤, 宮長 幸, 福井信一, 桜井泰憲, 2012 : スルメイカふ化幼生の遊泳行動に対する水温の影響. 水産海洋研究, **76**, 18-23.

付表1 I型およびII型の回帰分析による各器官の相対成長係数 (b) および推定された折れ点 (inflection point). CIは95%信頼区間を, アステリクスは相対成長係数が傾き1と有意に異なる ($P < 0.05$) ことを示す.

Character	Inflection point Mantle length (mm)	Type I			Type II		
		Slope(b) (CI)			Slope(b) (CI)		
		segment 1	segment 2	segment3	segment 1	segment 2	segment3
Mantle diameter	84.0&147.5	0.491* (0.450-0.532)	0.742* (0.655-0.828)	1.144* (1.082-1.205)	0.528* (0.4894-0.5706)	0.814* (0.732-0.9048)	1.162* (1.1023-1.2256)
Head width	58.5&103.6	0.420* (0.306-0.533)	0.786* (0.673-0.900)	1.314* (0.791-1.381)	0.547* (0.4448-0.6716)	0.928 (0.8218-1.049)	1.357* (1.2849-1.4327)
Eye diameter	57.1&152.7	0.486* (0.394-0.578)	0.725* (0.676-0.774)	1.039 (0.901-1.177)	0.558* (0.4728-0.6574)	0.772* (0.7245-0.8223)	1.134 (1.0046-1.2809)
Arm III	45.7&144.3	0.624* (0.481-0.766)	0.878* (0.839-0.918)	1.474* (1.325-1.624)	0.706* (0.5775-0.8628)	0.906* (0.8679-0.9466)	1.567* (1.425-1.7236)
Funnel aperture width	60.0&103.6	0.512* (0.416-0.609)	0.700* (0.650-0.749)	0.898 (0.762-1.034)	0.601* (0.5118-0.7046)	0.747* (0.6992-0.7979)	1.003 (0.8763-1.1479)
Tentacle length	135.1	0.989 (0.952-1.023)	1.514* (1.392-1.637)	-	1.013 (0.978-1.05)	1.582* (1.464-1.709)	-
Buccal mass diameter	128.4	0.684* (0.656-0.711)	1.395* (1.285-1.506)	-	0.703* (0.676-0.7302)	1.458* (1.3511-1.5726)	-
Fin base length	-	1.293* (1.280-1.306)	-	-	1.297* (1.284-1.31)	-	-
Fin width	-	1.116* (1.102-1.130)	-	-	1.121* (1.107-1.135)	-	-

付表2 I型およびII型の回帰分析による各器官の相対成長係数 (b) および推定された折れ点 (inflection point). CIは95%信頼区間を, アステリクスは相対成長係数が傾き1と有意に異なる ($P < 0.05$) ことを示す.

Character	Inflection point Mantle (g)	Type I		Type II	
		Slope(b) (CI)		Slope(b) (CI)	
		segment 1	segment 2	segment 1	segment 2
Fin	10.37	1.311* (1.288-1.335)	1.053* (1.000-1.100)	1.315* (1.292-1.339)	1.067* (1.018-0.1.119)
Tentacle	5.32	1.249* (1.209-1.288)	1.042 (0.964-1.119)	1.256* (1.217-1.296)	1.090* (1.015-1.171)
Head	1.21	0.808* (0.750-0.867)	1.014 (0.990-1.038)	0.819* (0.763-0.880)	1.021 (0.997-1.045)
Eye	-	0.840* (0.816-0.863)	-	0.845* (0.826-0.874)	-
ArmIII	-	1.112* (1.088-1.136)	-	1.118* (1.095-1.143)	-
ArmIV	-	1.176* (1.143-1.208)	-	1.180* (1.147-1.213)	-
Arm (Total)	-	1.052* (1.086-1.124)	-	1.110* (1.091-1.129)	-
Funnel	-	0.944* (0.899-0.989)	-	0.957 (0.914-1.003)	-
Buccal mass	-	0.993 (0.973-1.014)	-	0.999 (0.979-1.020)	-