

研究成果情報

側線の点々を延々と数えてみる

はせがわ こう (水産資源研究所さけます部門 資源生態部)・なかえ まきのり (国立科学博物館 動物研究部)・みやもと こうた (水産技術研究所環境・応用部門 沿岸生態システム部)

共同研究の始まり

さけます資源を絶やすことなく利用していく鍵は野生魚が握っているという考え方は、今では国内の関係者にだいぶ浸透しています。しかし、10年以上前は資源としての野生魚の存在はあまり認識されていませんでした。そのような状況を打開すべく、平成 27 (2015) 年度のさけます関係研究開発等推進会議で、北海道区水産研究所繁殖保全グループ (当時) が主体となって「野生魚を活用した持続可能なさけます漁業と増殖事業」と題したワークショップが開催されました (伊藤 2016; 大熊ら 2016)。そこで、長谷川 (第 1 著者) は、ふ化放流事業が野生魚の生物学的特性に与える影響について発表したのですが、発表準備のために既存文献を調べていた時に、継代飼育したニジマスは、脳が小型化したり、側線の点々 (後にこれは感丘のことだと知る) が減少することを示した米国での研究事例 (Brown et al. 2013) を知りました。

一方、中江 (第 2 著者) は、種を問わず魚類の側線系の様相を記載することをライフワークとしています。加えて、魚類にとって側線系は水流を感知する重要な器官ですので、生息環境が違えば側線系も違うのではないかとということにも興味を持っていました。そこで、同じサケ科であるイワナ (河川に生息) とビワマス (湖に生息) の継代飼育魚の側線系を比較した研究を、2015 年に近畿大学で開催された魚類学会年会でポスター発表しました。そのポスターの前で、中江曰く、いかにも“生態学の人”らしいラフな出で立ちの長谷川が議論を持ち掛けたのが、それから 10 年に及ぶ共同研究の始まりでした。

側線系や感丘って何？

長谷川がそうであったように、魚類の研究をしている人であっても側線系って何？と聞かれるとほとんどが「体の横に見える点々で、水流を感じる器官」としか答えられないと思います。それで間違いではないのですが、答えとしては不十分です。

側線系 (lateral line system) とは水流や振動を感知する感覚器で、魚類と一部の両生類 (幼生や生

涯を水中で暮らす種) のみがあります。刺激の観点からは側線感覚と呼ばれます。さて、視覚の受容器は眼 (狭義では網膜)、味覚の受容器は味蕾ですが、側線感覚の受容器は感丘と呼ばれるものです。感丘はサイズ、数、配列が魚種により異なり、種の生態や生息環境、系統 (どの魚種と近縁なのかの類縁関係) を反映すると言われていいます。また、感丘には皮膚や鱗の表面にある表在感丘 (遊離感丘) と頭の骨や鱗の中を通る管 (側線管) 内にある管器感丘の 2 タイプが存在します。表在感丘は主に水流を感知して走流性 (例えば川の流れの中での定位) などに関わり、管器感丘は主に水の振動を感知して摂餌や外敵からの逃避などに関わっているようです。ただし、機能の重複も大きいと考えられ、まだ不明な点も多いです。感丘は体の側面だけでなく、頭などにも点線状に分布します (図 1, 2)。ちなみに、肉眼で見える「体の横の点々」は鱗 (側線鱗) の中を通る側線管が外部とつながる孔で、この孔と孔の間辺りに管器感丘があります。これら全部を引くくめて側線系です。

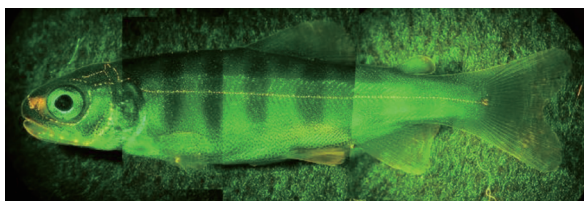


図 1. サクラマス稚魚の側線系

蛍光色素で染色された点が感丘。1 個体全体の撮影ができないため、写真を継ぎ接ぎして作成した。

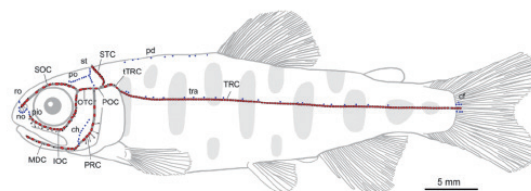


図 2. サクラマス稚魚の側線系全体図 (Nakae and Hasegawa 2022 より抜粋)

赤い点は管器感丘を、青い点は表在感丘を表す。大文字は側線管の要素名 (SOC 眼上管, IOC 眼下管, OTC 耳管, PRC 前鰓蓋管, MSC 下顎管, POC 後耳管, STC 上側頭管, tTRC 側頭部躯幹管, TRC 躯幹管) を、小文字は表在感丘群の要素名 (ro 吻, no 鼻孔, pio 前眼下, po 後眼, ch 頬, st 上側頭, pd 前背側, tra 副躯幹, cf 尾鱗) を示す。サケとカラフトマスの側線系は、要素のいくつかで感丘数が異なるものの、基本的にはサクラマスと同様であった。

さけますの放流種苗の感丘数は野生魚と違わない！

さて、学会で長谷川と中江が初対面を果たした後、2人でメールでの議論を続けたのですが、そこで洗い出された要点は以下の通りです。

- 継代飼育すると感丘が減少することを示した Brown et al. (2013)ではあるが、この論文では側線系全てを観察していない。

- Brown et al. (2013)で用いた継代飼育魚と野生魚は別々の水系由来なので、個体群間変異の可能性を否定しきれない。

- 日本の主要さけます3種(サケ・カラフトマス・サクラマス)の側線系をまずちゃんと記載したい。

- Brown et al. (2013)では、蛍光色素を用いて感丘を生体染色した後に計数していたが、中江も同じ手法を習得済み(図1)。

ということで、まずは日本の主要さけます3種の側線系を記載するためにこれらを扱っている当研究所の徳志別さけます事業所を訪れました。なお、方法の制約上、側線系の観察は稚魚でしか行えません。これら3種の稚魚が同時に入手できる時期として訪問は2016年4月としたのですが、徳志別が位置する北海道のオホーツク海側北部はまだまだ冬。茨城県つくば市からやって来た中江は山間の雪深い光景に衝撃を受けました。

徳志別さけます事業所では、飼育されていた放流種苗のほか、横を流れる徳志別川で野生魚を採集し、サケ・カラフトマス・サクラマスの放流種苗と野生魚について感丘の数や配列をはじめとした側線系を観察することができました。これら3種の側線系を記載するという第一の目的は果たせたのですが(図2)(Nakae and Hasegawa 2022)、いずれの種においても、放流種苗と野生魚の間に感丘数の違いは認められませんでした。さけますの放流種苗は基本的に遡上してきた親魚を用いて生産されます(本稿ではF1魚と表記)。彼らは、自然環境の中を生き抜いてきたので、極端に感丘が少ない魚は淘汰されてしまい、感丘が少ないという形質は次代に引き継がれないのかもしれませんが。継代飼育魚と同じようにF1魚も感丘数が少ないかもね、と期待した長谷川と中江はやや浅はかだったようです。

サクラマスならば野生魚・F1魚・継代飼育魚で感丘数を比較できる

では、次に試してみたいとなるのが、野生魚・F1魚・継代飼育魚間での感丘数比較です。とはいえ、魚種は言うまでも無く、個体群の由来まで条件が揃ったそんな都合のいい研究材料があるだろうか?と思索していたところ、栃木県中禅寺湖のほ

とりにある日光庁舎(当時は増養殖研究所の傘下)では、北海道尻別川産のサクラマスが10世代以上にわたって継代飼育されているという情報を得ました。尻別川では今でもサクラマスのふ化放流事業が行われているのでF1魚を入手することは容易です。しかも、日光庁舎には長谷川とは旧知の宮本(第3著者)が在職しているので、多少面倒なことでも頼みやすい!ということで、以後は、中江・長谷川・宮本の3名で研究に取り組むことになりました。

徳志別の時と同様に、尻別さけます事業所蘭越施設で中江と長谷川がF1魚と野生魚を観察し、中江が日光庁舎に足を運んで宮本が準備した13世代継代した魚(2018年当時)を観察した結果は会心でした。感丘の総数は、野生魚とF1魚ではそれほど違いませんでしたが、日光庁舎の継代飼育魚は野生魚よりも約10%少なくなっていました(図3)(Nakae et al. 2022)。野生魚やF1魚と違って、一生を飼育環境下で過ごす継代飼育魚は、餌を十分に与えられ、外敵に襲われる心配もないので、水流の感知が鈍くても生存にさほど問題はないのかもしれませんが。ですので、感丘数が少ない魚も生き延びて、人工授精の際に親魚として使用されてきたことから、感丘数が少ないという性質が次代に伝わっていた可能性が考えられます。ちなみに、日光庁舎では多摩川産のヤマメ(サクラマスの河川型個体群に対する一般的な呼称)も継代飼育されていたので、それらを多摩川の野生魚と比較してみても、やはり感丘数は少ない傾向にありました(Nakae et al. 2022)。

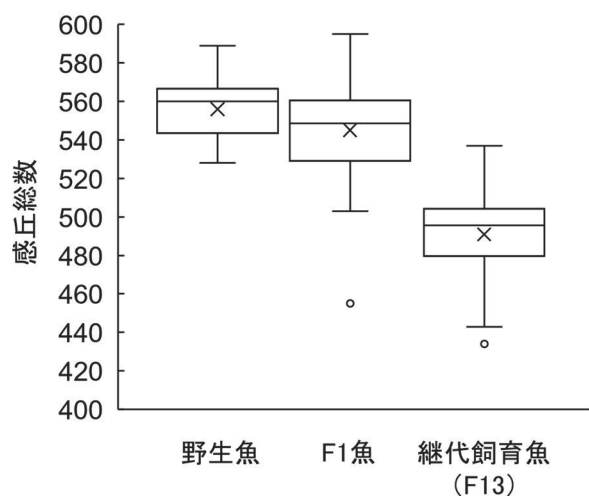


図3. 尻別川産サクラマスの野生魚・F1魚・継代飼育魚(F13)の感丘数を示した箱ひげ図
各四分位数、平均値(x)、外れ値(o)、外れ値を除いた際の最大値と最小値を示す。

ドボン！と物が沈んで来たときの魚の反応は側線系と関係があるのか??

サクラマスには、全部で 500~550 個ほど感丘があるのですが、それらが“ただか 10%減っただけ”で、彼らの行動は変わるのでしょうか？それをどうやって調べるのかもなかなかの難題です。流れる餌に対する反応を見るとか、アイデアが浮かんで消えるのを繰り返していたところ、別件での知人との議論の最中に「ドボン！と上から物を沈めてみたら？」というなんとも単純明快な助言を頂きました。ただ、水の上から「ドボン」と落とすと音（聴覚）がメインになりますので、水面直下からほぼ無音で落下し、ある程度の水流を発生させ、毎回の落下がほぼ同一となる実験装置が必要でした。そんなものはこの業者も取り扱っていませんので、ホームセンターや通販で材料を集めて中江が自作することとなりました(図4)。そしていつの間にか、上から沈める物を「ドボン」、実験装置を「ドボン装置」、実験のことを「ドボン実験」と呼ぶようになりました。なんともユーモラスな実験ですが、中江・長谷川・宮本の3名で大真面目に議論を交わし、2023年に論文が公開されたのでその概要を紹介しします(Hasegawa et al. 2023)。

ドボン実験でポイントとなったのは、いかに視覚の機能を排除するかです。一昔前ならば、針などで魚の目を潰してしまったかもしれませんが、実験動物に対する倫理が厳しく問われる昨今では、そのような手法はほぼ間違いなく学術誌に論文を受け付けてもらえないでしょう。そこで、実験室の窓を暗幕で覆い照明を消し、真っ暗にして(照度は0lx)、暗視スコープでドボンに対する魚の回避行動を観察しました。ねらいとしては、感丘数が少ない方が回避失敗をするというデータを得ることだったのですが、ここでも我々の考えはかなり虫が良すぎたようです。宮本が準備した日光庁舎で継代飼育した尻別川産サクラマスで実験したところ、回避の成否は30回の試行のうち、12回成功、18回失敗と分かれたのですが、統計解析をするまでもなく各個体の感丘数と成否との間に何ら関係がないことは明らかでした。このままでは実験は失敗に終わってしまいます。そこで、ふと思いついて照明を点けて同様の実験を繰り返してみました。すると、魚達はみな素早くドボンを回避しました(25回の試行で失敗は2回)。明条件下では、失敗が極端に少なかったため、やはり回避の成否と感丘数の間には関係はなさそうでしたが、視覚が効かない暗条件下では、感丘の数以外の側線系の何かが回避成功率の低下を招いていると印象づけられました(図5)。

Nakae et al. (2022)で用いた同じ尻別川産の野生

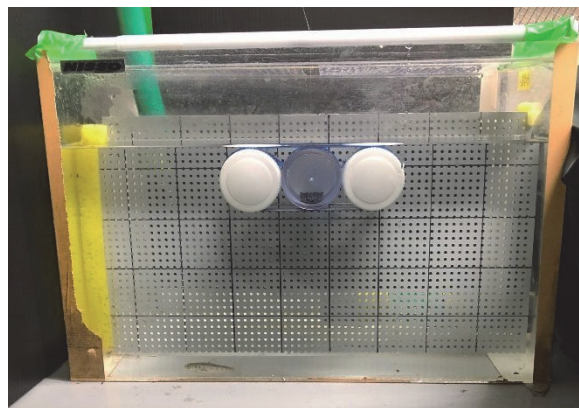


図4. ドボン装置

水面で固定されている円柱3つ繋げた物がドボン。釣り糸で吊られており、魚がこの下を通過したら、長谷川の合図で中江が釣り糸を外し、ドボンを落下させた。

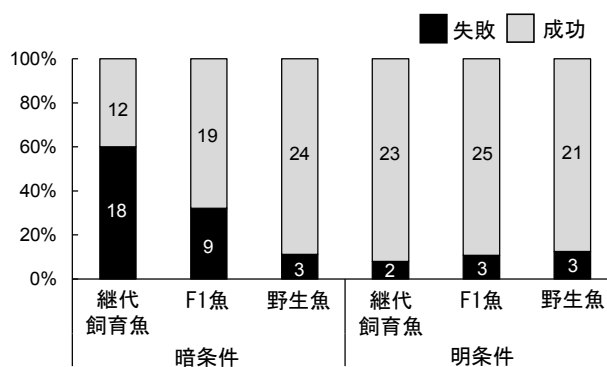


図5. 野生魚・F1魚・継代飼育魚のドボン回避の成否割合を明暗条件別に示す(バーの中に書かれた数字はそれぞれの回数)。Hasegawa et al. 2023のFig3を改変。

魚やF1魚の回避行動も気になるところですので、同様の実験を繰り返して、野生魚・F1魚・継代飼育魚のデータを並べてみると実に興味深い傾向が認められました。明条件下ではいずれも回避失敗することはわずか(10%程度)だったのですが、暗条件下では、回避失敗の割合が野生魚(11%)<F1魚(32%)<継代飼育魚(60%)の順で増えていきました(図5)。なぜ、視覚が効かない暗条件下でのみこれだけの違いが見られたのか考えてみましょう。まず、F1魚は継代の影響はありませんが、放流まで飼育環境下で過ごすので身に及ぶ危険(外敵や落石・倒木といった落下物など)から回避するという学習の機会がありません。ですので、彼らはドボンの接近は感知しつつもそれを回避しなければいけない物とは認識していなかったのかもしれませんが。さらに、継代飼育魚では、やはり飼育環境下で過ごすために学習機会の喪失に加えて、側線系も含めた刺激の情報伝達が継代の影響によって劣化したことが、この結果の原因なのかもしれません。また、本実験では、

回避行動には2パターンあるという結果も得られています(図6)。何気ない助言をきっかけに始めたドボン実験ですが、ユニークな手法を編み出したが故に(?), 野生魚・F1魚・継代飼育魚の行動特性について多くの課題がみつかりました。実は、「感丘数と回避行動の間に関係性はない」と結論づけるのも時期尚早で、今回とは違う速度でドボンを落下させてみるなど、検討の余地は多く残されています。

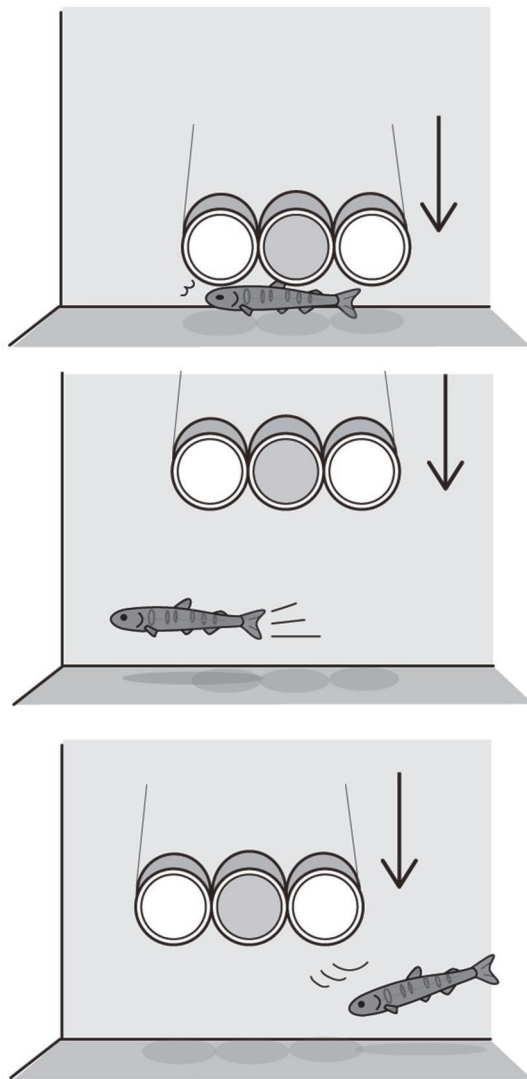


図6. ドボン実験で観察された行動パターン

(上) 落下してきたドボンに接触する。(中) 前方へ加速して回避する。(下) 静止し、ドボン落下時の水流に押し出されるようにして回避する。この行動については、フリージングという捕食者回避行動なのか(吉田 2011)、捕食者の行動に合わせて逃げる方向を見極めるために身構えているのか(Nishiumi and Mori 2020)、著者らの間でも見解は合致していない。Hasegawa et al. 2023 の Fig1 を改変。

イラスト作成者：小野寺直美

側線の点々を延々と数えて資源管理の役に立つのか？

側線の点々を数えるのは地道な作業です。日中にその日のノルマが終わらなくて宿に顕微鏡と魚を持ち込んで数えたこともありましたが(これまでに観察した魚は約 560 匹、計数した感丘は約 30 万個!です)。そうやって得た新知見や、必ずしも成功とは言えなくても新しい研究課題に挑戦したこと自体が魚類学の発展に対する貢献だと著者一同は信じているのですが、一連の研究が実際の資源管理にどう役に立つの?と思われる読者も多いでしょう。最後にその点について考えてみたいと思います。

一連の研究の主役になったサクラマス(ヤマメ)は、海面(沿岸漁業)・内水面(遊漁)の両方における水産重要種です(長谷川ら 2020)。その資源維持のために、種苗放流が行われてきましたが、放流効果は芳しくなく、特に沿岸漁業資源としての放流種苗については継代飼育魚の回帰率の低さはかねてから知られていました(青山ら 2010)。また、溪流漁場で放流される継代飼育魚の稚魚は野生の稚魚よりも生残率が低いことが示されています(水産庁 2021; 中村 2023)。継代飼育魚の放流効果が上がらない要因はこれまでもいくつか指摘されてきましたが、本稿で紹介した研究を踏まえれば、継代飼育魚の感覚器官の縮小や、感丘数との関係は未解明なものの回避行動の鈍化も要因のようです。冒頭でも述べたように、さけますや溪流魚資源の持続的利用には、ふ化放流事業よりも変遷する自然環境に適応しつつ生きる野生魚を保全した方が効果的という考え方が浸透してきましたが、サクラマス(ヤマメ)をはじめとした継代飼育魚に関して言えば、そもそも野外での生き残りが悪いので、そのような魚の放流による資源維持は難しいように思います。継代飼育魚を効果的に利用できる場面は、先住魚がいない(少ない)溪流漁場など(水産庁 2023)、かなり限定されるのではないのでしょうか。一方で、一連の研究成果を、側線系や回避行動が野生魚と遜色ない魚を育てるための飼育方法改善の基礎的知見とすることも可能でしょう。魚種を問わず人工飼育は、放流用の種苗生産だけでなく絶滅危惧種の生息域外保全という観点などからしても技術開発がまだまだ必要です。

最後に、同じ魚類を研究対象にしてはいるけれど、得意分野や考え方がそれぞれ異なる3名で取り組んだ研究活動中は、新しい発見があったり、皆で知恵を絞って難題に取り組んだり、研究者として楽しい時間を過ごせました。そして何より、国内では片手で数えられる程度の研究者しかいなかった側線系について、玉石混交ながらいくつか

の研究成果を残したことで、新たな研究アプローチの道筋を付けられたことは有意義だったと思います。側線の点々を数えるために色々な場所へ赴きましたが、温かく迎え入れてくださった皆様には感謝の念に堪えません。

引用文献

- 青山智哉・大森 始・飯嶋亜内・村上 豊・伊澤敏穂・ト部浩一・宮腰靖之. 2010 池産系および遡上系サクラマスから生産されたスモルトの河川回帰率の比較. 北海道立水産孵化場研究報告. 64: 1-6.
- Brown, A.D., Sisneros, J.A., Jurasin, T., Nguyen, C., and Coffin, A. B. 2013. Differences in lateral line morphology between hatchery- and wild-origin steelhead. PLoS ONE. 8, e59162.
- 長谷川功・北西 滋・宮本幸太・玉手 剛・野村幸司・高木優也. 2020 沿岸漁業および内水面の遊漁における重要種 *Oncorhynchus masou masou* (サクラマス・ヤマメ) の包括的な資源管理に向けた提言. 日本水産学会誌. 86: 2-8.
- Hasegawa, K., Nakae, M., and Miyamoto, K. 2023. Effects of domestication and captive breeding on reaction to moving objects: Implications for avoidance behaviors of masu salmon *Oncorhynchus masou*. Royal Society Open Science, 10: 230045.
- 伊藤二美男. 2016 会議報告 さけます関係研究開発等推進会議. SALMON 情報. 10: 23-26.
- Nakae, M., and Hasegawa, K. 2022. The lateral line system and its innervation in the masu salmon *Oncorhynchus masou masou* (Salmonidae). Ichthyological Research, 69: 362-371.
- Nakae, M., Hasegawa, K., and Miyamoto, K. 2022. Domestication of captive-bred masu salmon *Oncorhynchus masou masou* (Salmonidae) leads to a significant decrease in numbers of lateral line organs. Scientific Reports, 12: 16780.
- 中村智幸. 2023. 養殖ヤマメ稚魚の放流後の残存率 より効率的な増殖に向けてできること. 養殖ビジネス. 756: 28-32.
- Nishiumi, N., and Mori, A. 2020. A game of patience between predator and prey: waiting for opponent's action determines successful capture or escape. Canadian Journal of Zoology, 98: 351-357.
- 大熊一正・長谷川 功・佐藤俊平・岸 大弼・市村政樹・飯田真也・森田健太郎. 2016 平成 27 年度さけます資源部第 1 回連絡会議ワークショップ「野生魚を活用した持続可能なさけます漁業と増殖事業」. SALMON 情報. 10: 30-37.
- 水産庁. 2021. 放流だけに頼らない! 天然・野生の溪流魚 (イワナやヤマメ・アマゴ) を増やす漁場管理. 水産庁パンフレット. <https://www.jfa.maff.go.jp/j/enoki/attach/pdf/naisui meninfo-31.pdf>
- 水産庁. 2023. いつも魚にあえる川づくり～溪流魚の漁場管理～ (イワナやヤマメ・アマゴ). 水産庁パンフレット. <https://www.jfa.maff.go.jp/j/enoki/attach/pdf/naisu imeninfo-26.pdf>
- 吉田将之. 2011 魚類における恐怖・不安行動とその定量的観察. 比較生理生科学. 28: 317-325.