

イカなのに歩く?!

海底をのんびり歩くハナイカの足の不思議

The Morphology of the 'Hind Limb' in Paintpot Cuttlefish:
What Structures Enable Cuttlefish to Walk on the Sea Floor?

三重大学生物資源学研究所リサーチフェロー 大村 文乃 (Omura, Ayano)

はじめに イカの運動様式

「イカはしゃべるし、空も飛ぶ」という奥谷喬司氏の著書(2009)があるように、イカは非常に面白い動物である。海洋生物と言えば魚類を中心とした脊椎動物が関心を持たれやすいが、イカの面白さも脊椎動物に負けてはいない。発達した神経系を持ち、知能の高さからは海の霊長類と呼ばれ、墨を吐き、瞬時に体色変化を行うなんともユニークな生物である。

イカを含む頭足類は貝類から進化し、体を守る硬い殻を体内に収めた。これにより彼らは軟体動物の中で最も高い運動能力を有し、海洋を広く3次元的に利用することに成功した。運動能力はイカの繁栄の鍵となるため、イカの運動様式の知見はイ

カの多様性を理解する上で非常に重要である。

なんと、イカの運動様式は遊泳のみではない。飛ぶイカ、歩くイカ、砂に潜るイカ、上昇流を滑翔するイカ、漂うイカも存在するのだ(Hanlon and Messenger, 2018)。本稿では歩くイカについて私が行った研究を紹介する。

イカなのに四足歩行をするハナイカ

歩くイカにはハナイカ *Ascarosepion tullbergi* と近縁種のミナミハナイカ *Ascarosepion pfefferi* が挙げられる。両種とも外見と運動様式が非常に似ている。ミナミハナイカがインドネシアなどで見られるのに対し、ハナイカは国内で観察可能であり、紀伊半島以南から南シナ海まで分布する。彼らは鮮やかな黄色、ピンク、白、赤茶色の体色を持ち、その名の通り花のようにも見える(図1A)。本研究では国内で研究可能なハナイカを扱った。

上記に述べたとおり、ハナイカは歩行を行う。歩行様式は第IV腕(腹側の腕)を前肢、外套膜腹側後方に隆起する構造物を後肢とする四足歩行である。四足歩行時、ハナイカは他の陸上四足動物のように前肢と後肢を左右交互に動かす(図1B-D)。また、前進、後退、左右への方向転換も可能である(Roper and Hochberg, 1988)。この歩行により、ハナイカは平坦な砂地を歩くだけでなく、岩場に登ることもできる。

Roper and Hochberg (1988) は、この後肢として用いる突起を Ambulatory flap と命名した(Amble とは「のんびり歩く」という意味であり、単に walking flap にしなかったところに、イカへの Roper らの愛情を感じる)。のんびり歩きフラップと呼ぶと長いので、以下本稿では歩行フラップと呼ぶことにする。

歩行フラップは Roper and Hochberg (1988) により「筋性のフラップ」と記され、頭足類学の教科書等にそのまま引用されていた。確かに、一般に運動を担う組織は「筋」である。後肢として用いる器官であれば歩行フラップは筋性であると考えても自然である。しかし実際の構造は確かめられていないままであった。そこで、いったいハナイカはどのような構造の歩行フラップを持っているのだろうか? と考え、本研究テーマが生まれた。

仮説検証により振り出しに戻る

まず歩行フラップの構造を調べるために、解剖学的、組織学的に断面を観察してみた。すると、筋性であると考えられていた歩行フラップの位置には、大きな筋が見当たらない。その代わり、歩行フラップの内部に細いコラーゲンのメッシュ構造が観察された(図2A)。このコラーゲンのメッシュ構造は、Thompson and Voight (2003) の論文のタコの交接腕構造に類似していた。彼らはこのコラーゲンのメッシュ構造を erectile tissue とみなし、ヒトの生殖器のように体液の流入により隆起すると考察していた。もしハナイカの歩行フラップがこの erectile tissue であれば、液体の流入により隆起して動く仕組み

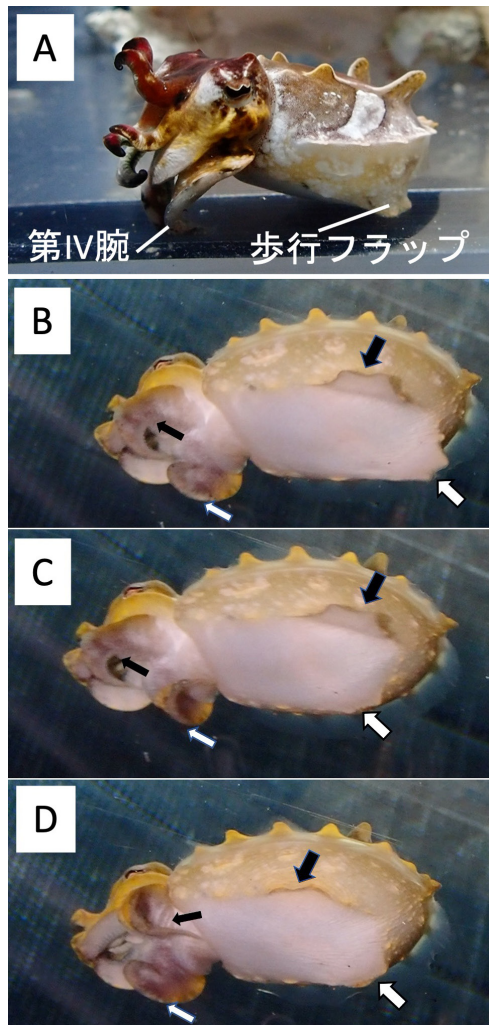


図1 ハナイカの歩行。A: 側面。第IV腕を前肢、歩行フラップを後肢として用いる。B-D: 腹面。第IV腕と歩行フラップを左右交互に動かして四足歩行する。黒矢印が左側、白矢印が右側。経時変化はBからD。(Omura et al., 2023より一部改変)



図2 A：フラップ内部の組織像。細いコラーゲン（ピンク色に染色された繊維）によるメッシュ構造。スケール=100 μ m。B：CTで撮影した画像の解析の様子。造影剤を入れた部分が青く可視化されている。C：動画撮影中の様子。ハナイカを水槽に入れ、多方向から撮影と観察を行った。

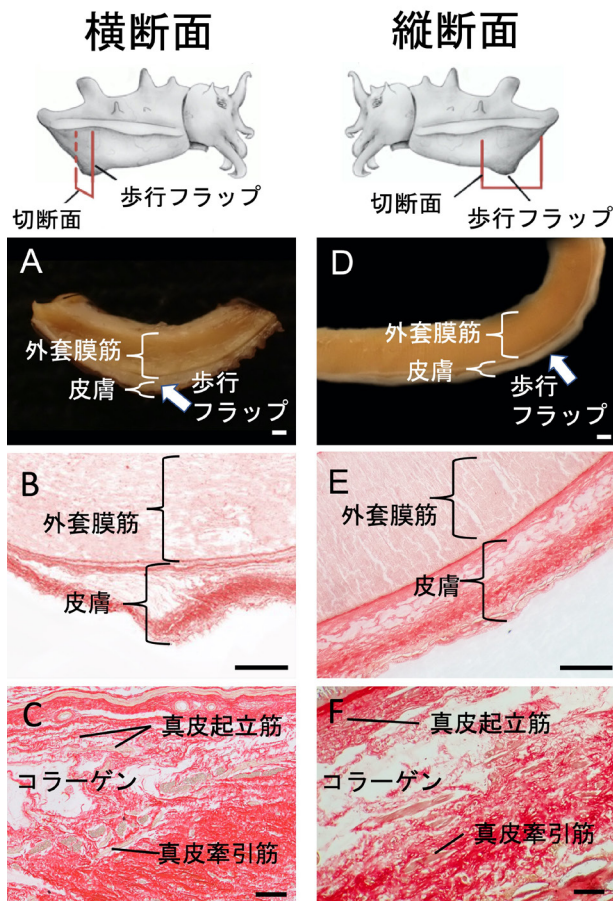


図3 ハナイカの歩行フラップの内部形態。左列が横断面、右列が断面。矢印は歩行フラップの位置を指す。A, D：ホルマリン固定標本。B, C, E, F：ピクロシリスレッドによる組織染色。B, E：歩行フラップ付近の組織全体像。外套膜筋と皮膚ははっきり分かれている。C, F：皮膚内組織拡大像。皮膚内に真皮起立筋と真皮牽引筋が観察される。A, B, D, E スケール=1 mm。C, F スケール=100 μ m。（Omura et al., 2022より一部改変）

みがある筈である。そこで、この仮説を検証するために、液体を注入し、歩行フラップの形に隆起するかを調べた。しかし液体を注入しても、注入箇所付近の皮膚が液体で伸びてコブのように膨らむだけだった。また、歩行フラップ以外の箇所でも同様の結果であった。さらに、液体の経路を可視化するため、死亡したばかりの新鮮個体に造影剤を注入し医学部のCT（Computed Tomography：コンピュータ断層撮影）で撮影したが、腹側全体に一塊の造影剤の像が映ったのみで、液体の経路らしきものは可視化できなかった（図2B）。これでは歩行フラップの動く仕組みは説明できない。振り出しに戻ってしまった。

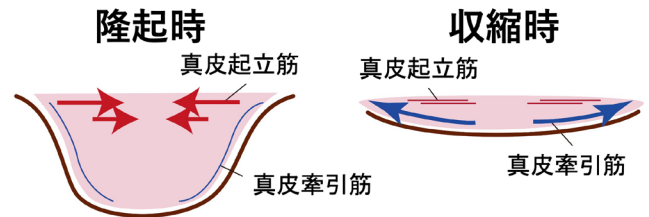


図4 歩行フラップの動く仕組みの模式図（仮説）。真皮起立筋（赤）と真皮牽引筋（青）が拮抗して働き、歩行フラップを隆起・伸縮させて動かす。矢印は筋の動く方向を示す。（Omura et al., 2022より一部改変）

皮膚が足となっている！

仮説が外れてしまったので、再びハナイカの行動を観察し直した（図2C）。すると彼らはフラップをかなり柔軟に伸縮させおり、その伸縮は背側と横側に存在する皮膚突起と類似しているのではないかと。

組織サンプルの皮膚内を注意深く観察すると、なんと皮膚内に筋の走行が観察された。これは頭足類の皮膚突起に特有の構造だ（皮膚突起に特有の構造とは、皮膚内に真皮起立筋とその拮抗筋である真皮牽引筋、およびコラーゲン等の柔軟な組織が存在する）（図3）。真皮起立筋と真皮牽引筋の伸縮弛緩により、皮膚突起を隆起・収縮させる仕組みである（Allen et al., 2013; 2014）（図4）。

また、歩行時は歩行フラップの白い模様がフラップの動きとともに変化していた。これにより皮膚が伸縮してフラップとなっていることがわかる（図5）。

以上の結果より、ハナイカの歩行フラップは皮膚突起であると結論付けた（Omura et al., 2022）。

ハナイカの歩行フラップの特徴

皮膚突起の役割 頭足類の皮膚突起の主な役割はカモフラージュだと考えられている。遊泳時は突起等の構造物が無い方が水の抵抗を減らすことができるため、停止時のみ3次元的に皮膚表面の凹凸を作る方が運動効率が良い。皮膚突起のその他の役割としてコミュニケーション、威嚇、擬態等が考えられている（Allen et al., 2013; 2014）。皮膚突起は体の背側もしくは横側に存在することが多い事からも、やはり外部からの見た目を変える役割が主だと推察される。一方ハナイカは背側と横側のみではなく、腹側にも皮膚突起（歩行フラップ）を持つ。そしてこの腹側の皮膚突起に運動の役割を持たせている。これは歩行を行うハナイカ特有の皮膚突起の使用法である。

他の四足歩行動物との比較 陸上四足歩行動物の後肢は、骨が

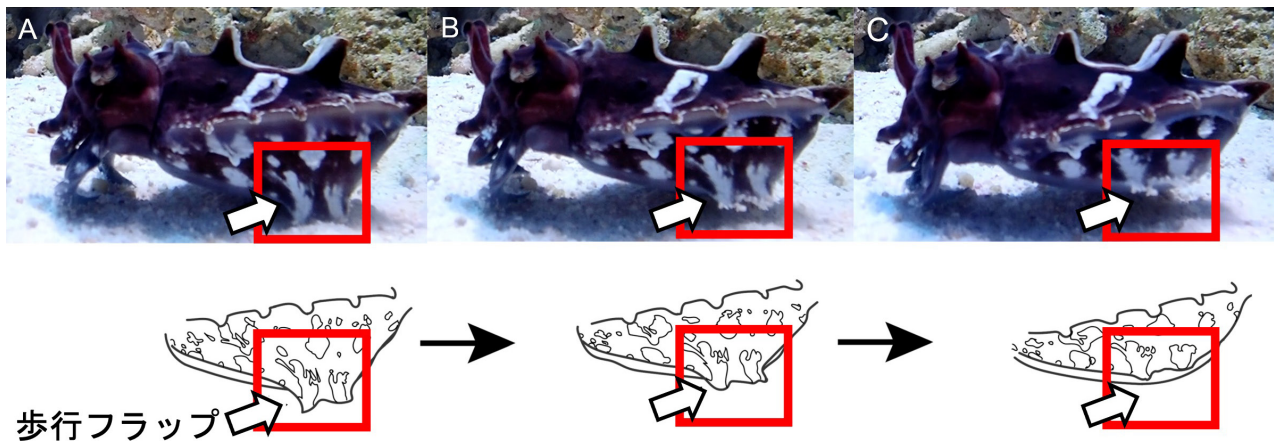


図5 ハナイカの歩行時のフラップ形態の変化。歩行フラップの動きに伴い、白い模様の形が変化している。経時変化はAからC。白矢印は歩行フラップを指す。(Omura et al., 2022より一部改変)

筋の起止や運動軸となり、筋が伸縮して動きを担う仕組みである。この構造により体重支持と四足歩行を可能とする (Liem et al., 2001)。しかしハナイカが後肢として使う歩行フラップは皮膚突起の構造を持ち、内部は柔軟な組織である。そのため歩行フラップの物理的強度は陸上四足動物より遥かに弱い可能性が高い。強度が弱いにもかかわらず皮膚突起構造を後肢として使用できるのは、水中の浮力により歩行フラップの体重支持の負荷が減るためだと考えられる。

まとめと今後の展望

本研究によりハナイカの歩行フラップは皮膚突起であることが明らかになった。皮膚突起を四足歩行に利用することは、底生生活に適応したハナイカのユニークな特徴である。本研究ではハナイカの歩行様式の一部が明らかになったに過ぎない。そこで現在はハナイカの発生学的調査や歩行フラップの3次元的解析も進めている。今後はフィールド観察や成長に伴う変化等の知見を合わせ、ハナイカの運動機構や生態を総合的に解明していきたい。

最後に

この研究内容は私が昔から行いたかったものである。実行できたのはかなり後になってからだが、形にすることができて非常に嬉しい。

一般に研究助成金の申請はバックアップをもらえる所属がないと申請ができず、年齢や学位取得後の年数も加味されるため、中断期間が長いと不利になりやすい。研究中断理由として出産等は制度上考慮されるが、それ以外の事情は中断理由として考慮される事は少ない。しかし人生で起きる出来事やタイミングは人それぞれであり、誰もが人生前半で自分の夢を自分の為に追える状況にあるわけでも、制度通りの出来事が起きるわけでもない。そんな中、胸に持ち続けていた研究テーマに光を当ててください、論文出版の形になるまでご支援くださった公益財団法人無脊椎動物研究所個別研究助成は本当にありがたかった。人生には自分の力ではどうしようもないことも起きるが、その時その時にできる限りの事を行い、好奇心を持ち続けていれば、何らかの機会が訪れる事があるのかもしれない。今後はさらにイカの研究を進め、その成果を還元していきたい所存である。

謝辞

本研究の遂行にあたり、ハナイカの行動観察にご協力いただいた高野はるか氏（水産庁）、岡慎一郎氏（沖縄美ら島財団総

合研究所）、富田武照氏（沖縄美ら島財団総合研究所）、宮本圭（沖縄美ら島財団総合研究所）、笹井隆秀（沖縄美ら島財団総合研究所）、研究の便宜を図ってくださった長谷川和範氏（国立科学博物館）、瀬能宏氏（神奈川県立生命の星地球博物館）、昆健志氏（琉球大学）、船原大輔氏（三重大学）、木村政司氏（日本大学）、池田譲氏（琉球大学）、岸田拓士氏（日本大学）、標本観察でお世話になった川口亮氏（琉球大学）、土屋幸太郎氏（東京海洋大学）、武井史郎氏（中部大学）、研究に有用な助言をくださった奥谷喬司氏（国立科学博物館）、Jonathan Albert氏（Natural History Museum, London）、Joseph Thompson氏（Franklin & Marshall College）、窪守恒己氏（国立科学博物館）に深謝申し上げます。本研究の一部は公益財団法人無脊椎動物研究所2021年度個別研究助成にご支援をいただきました。最後に、執筆機会をくださった公益財団法人水産無脊椎動物研究所の片山英里氏に厚く御礼申し上げます。

引用文献

- Allen, J. J., G. R. Bell, A. M. Kuzirian, R. T. Hanlon. 2013. Cuttlefish skin papilla morphology suggests a muscular hydrostatic function for rapid changeability. *J. Morphol.* 274: 645–656.
- Allen, J. J., G. R. Bell, A. M. Kuzirian, S. S. Velankar, and R. T. Hanlon. 2014. Comparative morphology of changeable skin papillae in octopus and cuttlefish. *J. Morphol.* 275: 371–390.
- Hanlon, R.T., and J. B. Messenger. 2018. *Cephalopod behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Liem, K. F., W. E. Bemis, W. B. Walker, and L. Grande. 2001. *Functional anatomy of the vertebrates: An evolutionary perspective third edition*. Brooks/Cole Publisher, USA.
- 奥谷喬司. 2009. イカはしゃべるし、空も飛ぶ。面白いイカ学入門。講談社。
- Omura, A., H. Takano, S. Oka, and S. Takei. 2022. Quadrupedal walking with the skin: The ambulatory flaps in “walking” cuttlefish (paintpot cuttlefish, *Metasepia tullbergi*). *Biol. Bull.* 243(1): 44–49.
- Omura, A., H. Takano, T. Tomita, T. Yamaguchi, and S. Oka. 2023. Ventral adhesive area in the limbs of walking cuttlefish (paintpot cuttlefish, *Ascarosepion tullbergi*): an adaptation for stable aquatic locomotion. *Acta Zool.* <https://doi.org/10.1111/azo.12491>.
- Roper, C. F. E., and F. G. Hochberg. 1988. Behavior and systematics of cephalopods from Lizard Island, Australia, based on color and body patterns. *Malacol.* 29: 153–193.
- Thompson, J. T., and J. R. Voight. 2003. Erectile tissue in an invertebrate animal: The octopus copulatory organ. *J. Zoo.* 261: 101–108.

コラム ～絵本の制作～

「イカ」 福音館書店 かがくのとも 2022年2月号 ぶん・え 大村文乃

サンゴ礁の大きなイカ、コブシメ *Ascarosepion latimanus* の生態について描いた絵本である (図A)。

一般に、イカと聞くと多くの人が細長いツツイカ類 (スルメイカなど。英語では squid) を思い浮かべる。しかし、海には様々な形のイカが存在する。そこで、イカの多様性を示すために、この絵本の主役にはあえて扁平な形のコウイカ類 (英語では cuttlefish) を選んだ。

実は私がコウイカ類の研究をしたいと思ったのは、高校生の頃に「イカ・タコガイドブック」(土屋ら, 2002) でコウイカ科のコブシメやハナイカの写真を見た時である。当時私が知っていたイカといえはツツイカ類であり、コウイカ類を日常生活で目にするのは皆無であった。このガイドブックの写真を一目見たとき、その愛らしさに心を奪われた。それゆえ、このガイドブックで最初に紹介されるコブシメを絵本に描きたい思いもあった。

コブシメはコウイカ類の中で世界に2番目に大きい巨大種 (最大はオーストラリアコウイカ *Ascarosepion apama*) であり、サンゴ礁に生息するイカとして有名である。奄美諸島以南の熱帯インド太平洋のサンゴ礁域に分布する。沖縄では「くぶしめ」と呼ばれ親しまれており、コブシメという和名はくぶしみからきている。学名が *Ascarosepion latimanus* (*latus*: 幅広い, *manus*: 手)、英名が Broadclub cuttlefish であることから分かるように、コブシメは触腕の先端の掌部が他のコウイカと比べて幅広く大きい。

以下、絵本製作時のエピソードを少しご紹介したい。

絵本制作にあたり、取材のために沖縄でダイビングを行った (図B, D)。また、沖縄県名護市場で新鮮個体を購入し、形態を観察した (図C)。

生態についての絵本は、コブシメのみではなく餌生物、捕食者、周囲の環境等も描くことになる。この捕食者の選定が少しやっかいであった。それはコブシメの天敵はゼブラウツボであるという説があったからである。しかし、成体のコブシメは外套長が50cm以上にまでなるため、ゼブラウツボが天敵になるのは幼体の時期のみだろう。成体の天敵になるとは考えにくい。そこで、サメがイカを捕食することは

一般に知られているため、サメにしようと考えた。しかし、サメがコブシメを捕食している映像がなかなか見つからない上に、サメの種類が特定できない。そこで魚類分類学を専門とする神奈川県立生命の星・地球博物館瀬能宏氏に相談し、サメの捕食痕があるコブシメの情報を収集するとともに、サメの機能形態学を専門とする美ら島財団富田武照氏から知見を得て、捕食者をカマストガリザメに決定することができた。

描く際に特に苦労したのは産卵シーンである。コブシメのメスは卵を腕に持ち、腕を伸ばしてサンゴの奥深くに産みつける (図E, F)。サンゴの奥深くに産みつけることで、ウミガメ等に捕食されるのを防ぐと考えられている。(インターネットで検索するとコブシメの卵がサンゴの上に乗っている写真があるが、あれは自然下ではあり得ない。人間が撮影用に取り出したものと考えられる。目立つ場所に産んでいたら、卵はすぐ捕食されてしまうだろう。) そのため、卵を生みつけている場面では、メスの腕の様子を外から観察しにくい。しかし、「産卵中であることを分かりやすくするために、メスが卵を持っている様子を」という編集さんからの指摘があった。コブシメの行動生態の論文は多くあるが、産卵時の腕先端の様子がわかりにくい。そこで実際に産卵シーンを何度も観察すると、サンゴに腕を入れる直前にすでに腕の先端に卵を持っており、腕先端から卵が少し見える時があることがわかった。産卵シーンはその観察を基に描いている (図G)。

また、付録のポスターには多様な形態のイカを選定して描いた (図J)。これらのポスターは主に Natural History Museum, London と国立科学博物館の収蔵標本を基に描いている (図H, I)。

絵本を開き、沖縄の海中を旅する気分になりながら、イカの世界を少しでも楽しんでいただけたら幸いである。

参考

土屋幸太郎, 山本典暎, 阿部秀樹. (2002) イカ・タコガイドブック, 阪急コミュニケーションズ。



- A. 絵本表紙。コブシメのオスがサンゴ礁で泳いでいる姿を描いた。
- B. 沖縄の海中で取材中の様子。
- C. 沖縄名護市場。新鮮な魚類が並ぶ。コブシメが水揚げされない日も多いため、連日で通う。一般人は立ち入れないので研究連携のある魚屋さんに競り落としていただく。
- D. コブシメのオス。ダイビングにより撮影。
- E. コブシメのメスの産卵の様子。メスは腕を伸ばし、サンゴの奥に卵を産みつける。
- F. コブシメの卵。ユビエダハマサンゴの奥に生みつけられている。上面から撮影。矢印は卵。
- G. 腕の先端に卵を持つメスのコブシメの原画。
- H. Natural History Museum, London.
- I. ポスター作成時に観察した Natural History Museum, London の標本。どの標本もガラスの標本瓶に入っている。これらを基にポスターを作成する。
- J. 付録のポスター。多様な形態のイカを選び描いた。