

硬骨魚類仔魚の free neuromast の形態について

岩 井 保

(1972年8月4日受領)

On the Free Neuromasts of Some Teleost Larvae

Tamotsu Iwai

The structure of the free neuromasts was studied with 13 species of teleost larvae. In general, the neuromasts were onion-like in shape, and consisted of pear-like receptor cells and pillar-shaped supporting cells. The rod-like cupula extending out from the apical edge of each neuromast showed PAS positive reaction.

Species differences were recognized in the period of initial formation of cupulae on the free neuromasts. In larvae of *Lateolabrax japonicus*, *Acanthopagrus schlegeli*, *Kareius bicoloratus*, *Blennius yatabei*, *Tridentiger obscurus*, *Tridentiger trignocephalus* and *Fugu niphobles*, the free neuromasts were provided with well-developed cupulae at hatching. On the other hand, in larvae of *Hypomesus transpacificus nipponensis*, *Tribolodon hakonensis*, *Zacco platypus*, *Cyprinus carpio*, *Carassius auratus*, and *Oryzias latipes*, the cupulae on the free neuromasts became visible one day or a few days after hatching.

(Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Kyoto, Japan)

硬骨魚類の仔魚の体表にならぶ free neuromast はかなり古くから知られていて、イワシの類の仔魚の体側にみられる肉質突起が側線感覚器であると示唆した Cunningham (1884) の報告をはじめ、現在までにそれを扱った報告は少なくない。仔魚の free neuromast は体表に露出しているが、構造と配列様式が成魚の側線管器とよく似ているところから、側線と同じ機能を有するものと考えられてきた。近年、その遊離縁に付属する透明なジェリー状のクブラの存在が各種の仔魚でつぎつぎに確認され、この受容器が成魚の管器または孔器と何ら異なる点のない事実が明らかにされるにいたり、この推察は一層確実なものとなった (Thomopoulos, 1957; Cahn and Shaw, 1962; Iwai, 1967; Blaxter, 1969 a*).

側線系は眼とともに仔魚の摂食行動あるいは成群行動に大きな役割をはたし、仔魚の生活には欠くことのできない受容器の一つと考えられる。筆者は仔魚の摂食機構を研究中、free neuromast およびそれらに付属するクブラの出現時期に、種類によって多少の違いがあることに気づき、十数種の淡水魚・海産魚の仔魚について側線

系の比較研究を行なった。その結果、仔魚期の free neuromast の形態に関して若干の知見を得ることができたので、ここに報告する。

材料と方法

研究に用いた魚種はつぎの 13 種で、産卵場から採集した卵、あるいは人工受精を行なった卵からふ化した仔魚を材料とした。1. ワカサギ *Hypomesus transpacificus nipponensis* McAllister, 2. ウグイ *Tribolodon hakonensis* (Günther), 3. オイカワ *Zacco platypus* (Temminck and Schlegel), 4. コイ *Cyprinus carpio* Linnaeus, 5. キンギョ *Carassius auratus* Linnaeus, 6. メダカ *Oryzias latipes* (Temminck and Schlegel), 7. スズキ *Lateolabrax japonicus* (Cuvier), 8. クロダイ *Acanthopagrus schlegeli* (Bleeker), 9. イソギンポ *Blennius yatabei* Jordan and Snyder, 10. チチブ *Tridentiger obscurus* (Temminck and Schlegel), 11. シマハゼ *Tridentiger trignocephalus* (Gill), 12. クサフグ *Fugu niphobles* (Jordan and Snyder), 13. インガレイ *Kareius bicoloratus* (Basilevsky).

組織学的研究にあたっては、ふ化した仔魚を約 10 日

* Iwai (1967) に引用した文献の多くはここでは省略する。

間にわたって毎日約 10 尾ずつ 10% 中性ホルマリン液で固定し、パラフィン法により、厚さ 5~10 μ の切片を作り、ヘマトキシリン・エオシン二重染色を施して観察した。クブラの多糖類の検出には McManus の PAS 染色法を用いた。neuromast への神経分布の確認には Holmes の軸索渡銀法を用いた。また、クブラの形態は生きた仔魚を深さ 1.5 mm のホロウグラスに封じて干渉位相差顕微鏡によって観察した。

結 果

free neuromast の形態：仔魚の free neuromast は体表の表皮中に位置し、遊離縁は表皮の外側へ突出する。形態には種による違いはほとんどなく、いずれもタマネギ状で、幅 25~35 μ 、高さ 10~27 μ であった。完成した free neuromast は受容細胞と支持細胞とからなり、遊離縁に棒状のクブラが付属していた。

受容細胞は西洋ナシ型をし、上端は neuromast の遊離縁に面するが、基部は支持細胞の間に終り、neuromast の基底部に達することはない。また、その上端には 1 本の線毛と数十本の不動毛からなる、いわゆる感覚毛が突出する。核は基部に偏在する。

支持細胞は neuromast の遊離縁から基底部にわたって受容細胞を包みこむようにならび、形も受容細胞に接する部分は複雑である。細胞質内には PAS 陽性反応を示す顆粒がみられた。核は多くの細胞で基部に偏在する。

クブラは細長く棒状で、生体では neuromast の遊離縁に直立するのが観察された。長さは種により、あるいは仔魚の発育状態により多少の違いがあり、*メダカ*で約

50 μ 、*オイカワ*・*イソギンボ*で約 70 μ 、*クロダイ*・*インガレイ*で約 90 μ 、*スズキ*で約 120 μ 、*チブ*・*シマハゼ*で約 140 μ であった。クブラはゼリー状で弱く、物に触れたり、固定液に入れるとすぐ破損するので、生体をよほどいねいに取扱わないと、完全な形を観察するのは困難であった。固定標本のクブラの破片は PAS 陽性反応を示すところから、多糖類を含むものと思われる (Fig. 1 A)。クブラと neuromast の付着状態や組織化学的性質からみて、クブラは支持細胞から分泌形成されるものと思われる。クブラの基部へは受容細胞の感覚毛が入りこみ、しばしば細いすじとして観察された。クブラは弾力性に富み、水流によって激しく振動するのがみられた。

free neuromast の基部へは神経線維束が入りこむ。これは neuromast の形成初期から観察された。*スズキ*や*クロダイ*のように皮下腔 (subdermal space) の発達する仔魚では、皮下腔を neuromast の基部へ向かって走る神経線維束が位相差顕微鏡で容易に観察できた (Fig. 1 B)。

free neuromast の形成と配列：最初の free neuromast は眼後部に形成されることが多く、発生が進むにしたがって分布域は頭部および体側へ広がる。眼後部の free neuromast は他のものと比較して大型で、クブラも長い。たとえば、*クロダイ*のふ化直後の仔魚ではクブラをそなえた free neuromast は眼後部のものだけであったが、クブラの長さは約 90 μ に達し、その後形成される体側の free neuromast のクブラの長さが 60~75 μ であることと比較すると目立って長い。free neuromast の形成時期は比較的早く、多くの種で、ふ

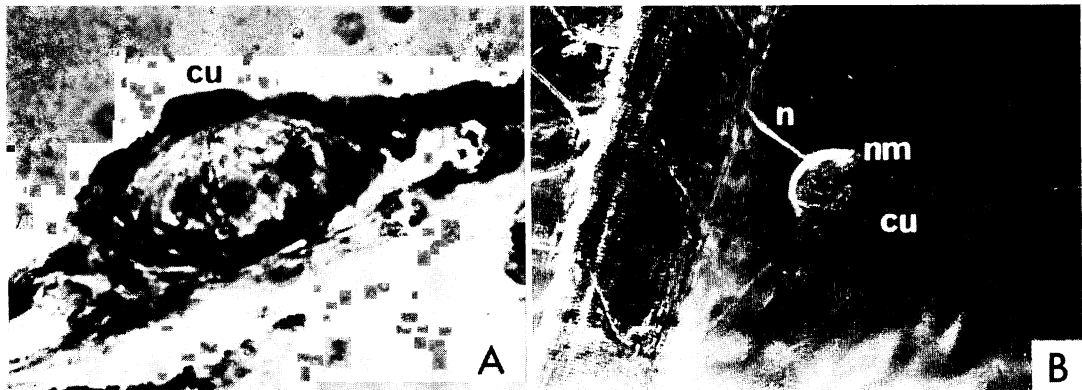


Fig. 1. Photomicrographs of free neuromasts in teleost larvae. A. Longitudinal section of free neuromast with PAS positive cupula in 5-day larva of *Fugu niphobles*. $\times 1000$. B. Free neuromast on the trunk of 2-day larva of *Acanthopagrus schlegeli*. $\times 450$. cu: cupula, n: nerve, nm: neuromast.

化前にすでに形成されるが、その数は種によって、また同じ種でも個体によって異なる。形成位置は頭部では眼上、眼下および鰓蓋-下顎の各群に分けられ、体側では体側中央部からやや背側よりの、軀幹部から尾柄にわたる線状域であった (Fig. 2)。

クブラの形成時期は free neuromast の形成より多少遅れ、種類によってかなりの差があり、ふ化前に完成するものと、ふ化後に出現するものとがあった。

スズキ・クロダイ・インガレイ・イソギンポ・チチブ・シマハゼ・クサフグなどでは、ふ化当日の仔魚の体側に明瞭なクブラをそなえた free neuromast を観察することができた。とくに、浮性卵からふ化して1日目の全長約 3.8 mm のスズキ、2.7 mm のクロダイ、3.2 mm のインガレイでは、また眼の網膜に黒色素胞が十分に形成されていない状態で、すでにいくつかのクブラをそなえた free neuromast が体側にならんでいた。この時態期にはいずれの仔魚も遊泳力に乏しく、ほとんど浮遊状態で動かない。free neuromast の数は仔魚の発育とともに増加する。たとえばクロダイの仔魚では、クブラをそなえた free neuromast はふ化直後の倒立姿勢をとる頃には眼後部に1対みられ、翌日には体側に5対みられるようになり、4日目になって正常に泳ぎ、物を近づけると速やかに逃げるようになると8対に増加していた。さらに10日目には10対に増加し、neuromast の基部は表皮下へやや埋没しかけていた。

クサフグはふ化時に眼に黒色素胞が発達し、走光性を示すが、遊泳力はほとんどない。しかし、この時期にすでにクブラの発達しつつある free neuromast が体側にみられた。イソギンポの仔魚はふ化時に眼に黒色素胞が発達し、刺激を与えると泳ぐ。眼後部および体にはクブラをそなえた free neuromast が発達していた。チチブ

やシマハゼはふ化前の胚体の体側にクブラをそなえた free neuromast があり、体が動くたびにクブラの振動するのが卵膜を通して観察された。ふ化時の仔魚は眼も発達し、泳ぐこともでき、体側の free neuromast のクブラは水流によって激しく振動していた。

一方、オイカワ・コイ・キンギョ・メダカ・ウグイ・ワカサギなどでは free neuromast のクブラの完成時期がやや遅れる。コイのふ化直後の仔魚は水底に横臥してあまり動きがないが、この時期の free neuromast にはクブラはまだ完成していなかった。1日たつと体側の free neuromast に形成されつつあるクブラがみられるようになった。全長約 8 mm になって泳ぐようになると、体側の free neuromast は急に数を増し、それらのクブラもよく発達していた。オイカワ・キンギョの free neuromast もコイの場合とよく似た経過をたどって発達し、完成したクブラは全長 7 mm 前後の遊泳活動を始めた仔魚で多く観察された。メダカもふ化後1日の全長約 4.5 mm の仔魚で、体側の free neuromast にクブラが認められた。

ウグイはふ化時の仔魚が全長 7 mm 前後にも達するが、器官形成は遅れていて、口もまだ開かず、眼に黒色素胞もない状態で、free neuromast の形成も遅れていた。ふ化後5日目で約 10 mm になり、遊泳を始め、刺激に敏感に反応するようになったが、この時期に眼後部の free neuromast に明瞭なクブラが認められた。その後、日を追ってクブラをそなえた free neuromast の数は急に増加した。

ワカサギの仔魚の free neuromast にクブラの形成される時期はさらに遅れ、ふ化後6日目の全長約 7 mm の仔魚で、初めて眼後部の free neuromast にクブラが認められた。

これらの種は沈性卵からふ化し、ウグイを除くと、いずれもふ化時にはかなり器官形成が進んでいるし、眼に黒色素胞の発達するのも比較的早い方である。ところが、浮性卵からふ化する仔魚に比べて、これらの仔魚では free neuromast のクブラの完成する時期は遅れる傾向にある。ただ、さきに述べたイソギンポ・ハゼの類・クサフグなどは沈性卵からふ化し、ふ化時に器官形成も進み、眼の黒色素胞も発達した状態にありながら、free neuromast の完成時期も早い点で注目される。

考 察

硬骨魚類の仔魚の体表に free neuromast が存在し、かつ、これらの neuromast に長い棒状のクブラが付属することは多くの種で確認されてきた (Iwai 1967

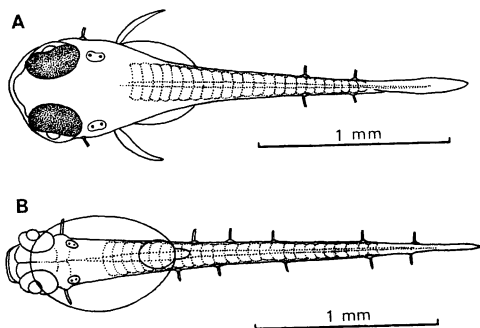


Fig. 2. Dorsal view of 1-day larva of *Fugu niphobles* (A) and ventral view of 1-day larva of *Acanthopagrus schlegeli* (B), showing cupulae extending out from free neuromasts.

Disler, 1971). これらの事実から、多少の例外はあっても、free neuromast は仔魚の側線系の特徴ということができよう。しかも、free neuromast のクブラは管器や孔器のそれと比較して著しく細長い点で特異的である。このような状態ではクブラはきわめて破損しやすく、仔魚の側線器官として機能できるのかという疑問もおこる。Cahn and Shaw (1965) によると、このような弾力性に富む細長いクブラは水流によってよく曲がり、ひずみ力を受容細胞へ与え、刺激の伝達を効果的にしているという。確かに仔魚には成魚と比較して neuromast の数が少なく、敏感な細いクブラをそなえることによって、受容器の働きは一段とよくなっているのかもしれない。クブラの形成過程については、まだこれを実証する結果は得られていないが、クブラが neuromast の支持細胞にみられる PAS 陽性顆粒と同じ反応を示すこと、支持細胞に粗面小胞体やゴルジ装置が発達し、縁辺部に多数の分泌顆粒がみられることなどから、クブラは支持細胞から分泌されるムコ多糖類によって形成されるという意見が強い (Thomopoulos, 1957; Satō, 1962; Hama, 1965; Petraitis, 1966; Ishida and Sato, 1971).

仔魚の free neuromast がどの時期から機能的になるかという点については、電気生理学的な研究結果がないので推論のしようがないが、形態的な特徴から推察すれば、受容細胞と神経終末の間に 2 種のシナプス、すなわち求心性シナプスと遠心性シナプスが完成する時期と考えてよからう。その時期はクブラが完成した後のことであるので (Iwai, 1967)、少なくともクブラ完成以後に free neuromast は受容器として働くようになるのであろう。多くの種で、neuromast の形成は比較的早期に始まるが、クブラの形成はやや遅れるようである。佐藤 (1955) によると、コイの頭部・軀幹部の管器の原基は受精後 63 時間の胚体に現われ、ふ化後 24 時間までに neuromast の形を整え、クブラはふ化後 24 時間くらいで明瞭になるという。2 種のシナプスの完成がさらにその後になるとすれば、ふ化当日のコイの仔魚の free neuromast はまだ機能をもたないことになる。

仔魚が卵黄を吸収した後、自ら餌を求め、あるいは捕食者から逃れて生活するためには、あらゆる受容器が一刻も早く完成する必要がある。仔魚の摂食行動においては視覚が最も重要な役割をはたすといわれる (Braum' 1967; Blaxter, 1969 b; Rosenthal and Hempel, 1970)。たとえ、視覚の発達が不十分で、餌生物の形態視が不可能な状態でも、餌生物の動きを追ってこれを捕食することは可能であろう (Schwassmann, 1965)。これに対し、体表に露出する free neuromast は水中における物理的

刺激に反応するものであり、遊泳とか成群行動に必要なものと考えられてきた。トウゴロウイワシの類の仔魚では群れの安定する時期と側線系の完成時期が一致するところから、neuromast の成群行動にはたす役割の重要性が論じられている (Cahn et al., 1968)。

Disler (1971) は仔稚魚の側線系が水流の感受だけにとどまらず、捕食者からの逃避および餌生物の摂食行動にはたす役割を指摘している。すなわち、初期の段階では neuromast は水流に反応し、近づく捕食者の察知に寄与するが、成長とともに餌生物の探知にも関与するようになり、表層で摂食する種では体側に密にならび、底層で摂食する種では頭部や体の腹面に集中するという。筆者も、すでに眼が十分に発達したイソギンポやクロダイの仔魚が、体の後腹方の眼の死角と思われる位置でシオミズツボムンが動くのを敏感に感じ、その方向へ向きを変えてこれを捕食するのを何度か観察した。このようなことから考えると、free neuromast が単独で仔魚の摂食行動を左右することはまずないとしても、化学受容器とともに視覚をたすけ、補助的に摂食行動に関与していることは否定できない。とくに、例外はあっても、眼の発達が遅れる浮性卵からふ化する仔魚の多くで、クブラをそなえた free neuromast がふ化直後にすでに形成されている事実は、視覚が不十分な時期に異物の接近を察知するうえで大きな意義を有するものと思われる。

要 約

13 種の硬骨魚類仔魚の free neuromast の形態の比較研究を行なった。

free neuromast の形態には種による差はみられず、いずれもタマネギ状で、受容細胞と支持細胞とからなり、遊離縁に直立するクブラが付属する。クブラは細長くジェリー状で、PAS 陽性反応を示す。

クブラをそなえた free neuromast はスズキ・クロダイ・イシガレイ・イソギンポ・チチブ・シマハゼ・クサフグなどでは、ふ化直後の仔魚でみられるが、ワカサギ・ウグイ・オイカワ・コイ・キンギョ・メダカなどでは、ふ化後 1~数日の仔魚で初めてみられる。

謝 辞

仔魚の組織学的研究の重要性を強調され、つねに有益な助言を賜った故松原喜代松先生に心から御礼申し上げます。また、実験に御協力いただいた田中克氏に謝意を表す。

引用文献

- Blaxter, J. H. S. 1969 a. Experimental rearing of pilchard larvae, *Sardina pilchardus*. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 49 : 557-575, figs. 1-7, pl. 1.
- Blaxter, J. H. S. 1969 b. Development : Eggs and larvae. pp. 177-252, figs. 1-15. In : W. S. Hoar and D. J. Randall, ed. "Fish physiology, Vol. 3". Academic Press, New York and London.
- Braum, E. 1967. The survival of fish larvae with reference to their feeding behaviour and the food supply. pp. 113-131, figs. 1-7. In : S. D. Gerking, ed. "The biological basis of fresh-water fish production". Blackwell Sci. Publ., Oxford and Edinburgh.
- Cahn, P. H. and E. Shaw. 1962. The first demonstration of lateral line cupulae in the Mugiliformes. Copeia, 1962 : 109-114, figs. 1-3.
- Cahn, P. H. and E. Shaw. 1965. A method for studying lateral line cupulae bending in juvenile fishes. Bull. Mar. Sci., 15 : 1060-1071, figs. 1-4.
- Cahn, P. H., E. Shaw and E. H. Atz. 1968. Lateral line histology as related to the development of schooling in the atherinid fish, *Menidia*. Bull. Mar. Sci., 18 : 660-670, figs. 1-4.
- Cunningham, J. T. 1894. The life-history of the pilchard. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 3 : 148-153, figs. 1-3.
- Disler, N. N. 1971. Lateral line sense organs and their importance in fish behavior. iii+328 pp, 57 figs. (Translated By H. Mills and M. Yariv). Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- Hama, K. 1965. Some observations on the fine structure of the lateral line organ of the Japanese sea eel *Lyncozymba nystromi*. J. Cell Biol., 24 : 193-210, figs. 1-19.
- Ishida, and M. Satō. 1971. Fine structure of the large pit organ of the goby, *Chaenogobius castaneus*. Japan. J. Ichthyol., 18 : 17-24, figs. 1-9.
- Iwai, T. 1968. Structure and development of lateral line cupulae in teleost larvae. pp. 24-44, figs. 1-9. In : P. H. Cahn, ed. "Lateral line detectors" Indiana Univ. Press, Bloomington and London.
- Petrattis, R. 1966. Fine structure of supporting cells in the lateral-line canal-organ of *Fundulus*. J. Morph., 118 : 367-378, figs. 1-8.
- Rosenthal, H. and G. Hempel. 1970. Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae. pp. 344-364, figs. 1-10. In : J. H. Steele, ed. "Marine food chains". Oliver & Boyd, Edinburgh.
- 佐藤光雄. 1955. コイの側線系感覚器の発生. 魚類学雑誌, 4 : 105-112, figs. 1-6.
- Satō, M. 1962. Studies on the pit organs of fishes. V. The structure and polysaccharide histochemistry of the cupula of the pit organ. Annot. Zool. Jap., 35 : 80-88, figs. 1-7.
- Schwassmann, H. O. 1965. Functional development of visual pathways in larval sardines and anchovies. Calif. Mar. Res. Comm., CALCOFI Rep., 10 : 64-70, figs. 1-12.
- Thomopoulos, A. 1957. Sur la ligne latérale des téléostéens. II. La cupule et les neuromastes chez des embryons et des larves planctoniques d'espèces marines. Bull. Soc. Zool. France, 82 : 437-442, figs. 1-4.
- (京都市左京区北白川追分町 京都大学農学部水産学教室)