

コイの側線系感覚器の発生

佐藤 光雄

(弘前大学文理学部生物学教室)

On the development of the neuromasts of the carp,

Cyprinus carpio

Mitsuo SATO

(Biol. Lab., Fac. of Literature and Science, Hirosaki Univ.)

魚類の側線系感覚器 neuromast の発生については、ALLIS ('89), WILSON ('91), WILSON & MATTOCKS ('97), BECKWITH ('07), LANDACKE ('10, '13), JOHNSON ('17), RUND ('20), HOLMGREN & PEHRSON ('49), LEKANDER ('49) 及び筆者 ('52) 等によつて研究されたが、コイのそれについてはまだ報告がなく、また側線系感覚器の2つの型即ち側線管感覚器 canal sense organ (以後管器と呼ぶ) と、管内に埋入しない孔器 (壺状器) pit organ (free neuromast) の発生経過を相関聯させて考察した報文が殆んどないので、筆者はこの点を主として明らかにするために本研究を行つた。本文に入るに先きだち、材料を分譲された弘前養魚場並に本研究に助力された中村徳子氏に厚くお礼申しあげる。

材料及び方法

弘前養魚場から受精直後の卵を研究室に持ち帰り、内径 22cm の円型ガラス鉢に飼育、6時間おきに数個の卵をプアン氏液に固定、型のようにパラフィン切片、デラフィロドヘマトキシリン-エオシン及びハイデンハインヘマトキシリンで染色、これらのプレパラートに基づいて reconstruction を行い、発生経過を追求した。なお受精卵の飼育水温は 18-21°C であつた。

結 果

1. 成魚の側線系感覚器 発生経過を述べる前に成魚の側線系感覚器を簡単に説明する。この魚には管器のほか孔器が認められる (Fig. 1, a. b)。前者は全く型的で、頭部においては上眼窩管 supra-orbital canal (soc), 下眼窩管 infra-orbital canal (ioc), 鰓下顎管 operculo-mandibular canal (omc), 及び supra-temporal commissure (stc) を、軀幹部においては主側管 main lateral canal (mlc) を区別できる。孔器は頭部にのみ存在し、その数も非常に多い。この事はこれ迄報告されていないようである。孔器は吻端、頭部背面、頬部及びその腹縁、鰓ぶた上に分布し、それぞれ決まつた神経を受けている。これらについては近く発表される拙文を参照されたい。

2. 発生経過 neuromast の原基は受精後24時間 (体長約4mm) の胚において、外胚葉の肥厚として始めて認められる。この肥厚すなわち placode は頭部と胴部に現われる (Fig. 2, a)。頭部のもは眼胞 (ov) の背方に位し、長さ約 500 μ 、巾約 40 μ で、将来これから上眼窩管の感覚器が分化する故、supra-orbital placode (sop) と命名する。この placode の組織学的構造を示したのが Fig. 3, a である。この部分の細胞はこの時期にはまだ放射状配列をとらなく、感覚細胞と支持細胞の別ももちろん生じていない。胴部の placode は側面正中線よりやや背方に位し、僅かな距離を置いて3個が前後に連らなつている。前端のものは耳胞 (av) から約 350 μ 後

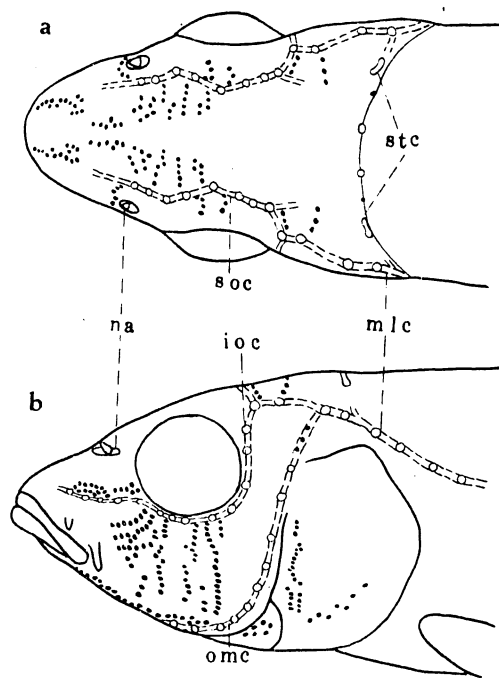


Fig. 1. Schema showing the canal line and pit system on the head. a, dorsal view; b, sideview. circles, pores of canal line; black dots, pit organs; ioc, infra-orbital canal; mlc, main lateral canal; na, nasal aperture; omc, operculo-mandibular canal; soc, supra-orbital canal; stc, supra-temporal commissure.

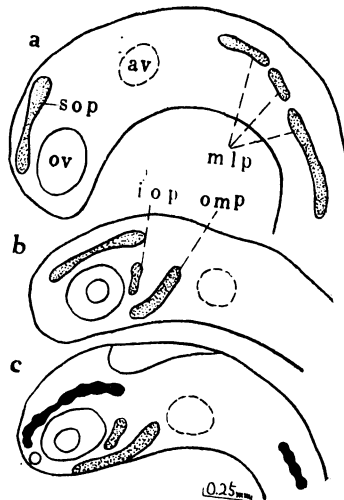


Fig. 2. Embryo showing the rudiments of neuromasts on the head. a, 24-hr embryo; b, 41-hr embryo; c, 63-hr embryo. av, auditory vesicle; iop, infra-orbital placode; mlp, main lateral placode; omp, operculo-mandibular placode; ov, optic vesicle; sop, supra-orbital placode.

方に位し、長さ約 150μ 中央及び後端のもの長さはそれぞれ約 100μ 及び 500μ であり、これら組織学的構造はいずれも頭部のそれと同じである。胴部の肥厚からは主側管感覚器が分化するので、main lateral placode (mlp) と呼ぶことにする。

受精後 41 時間の胚 (体長約 5.2mm) になると、前記の supra-orbital placode のほかに、眼胞の直後及び耳胞の前方にそれぞれ 1 個の placode が生ずる (Fig. 2, b)。眼胞の直後のものは著しくないが、耳胞前方のものは長さ及び巾がそれぞれ約 400μ 及び 100μ で、顕著である。前者からは下眼窩管、後者からは鰓下顎管の感覚器が形成されるので、それぞれ infra-orbital placode (iop) 及び operculo-mandibular placode (omp) と名付ける。胴部においてはほとんど変化はみられない。

受精後 63 時間の胚 (体長約 5.5mm) になると、supra-orbital placode は約 8 個の細胞塊に分れ、眼胞の後背方から鼻孔近くまで達する (Fig. 2, c)。これらの細胞塊は ALLIS ('89) が既に報告しているように、暫らくの間特殊な細胞索によつて連結されている。各細胞塊を構成

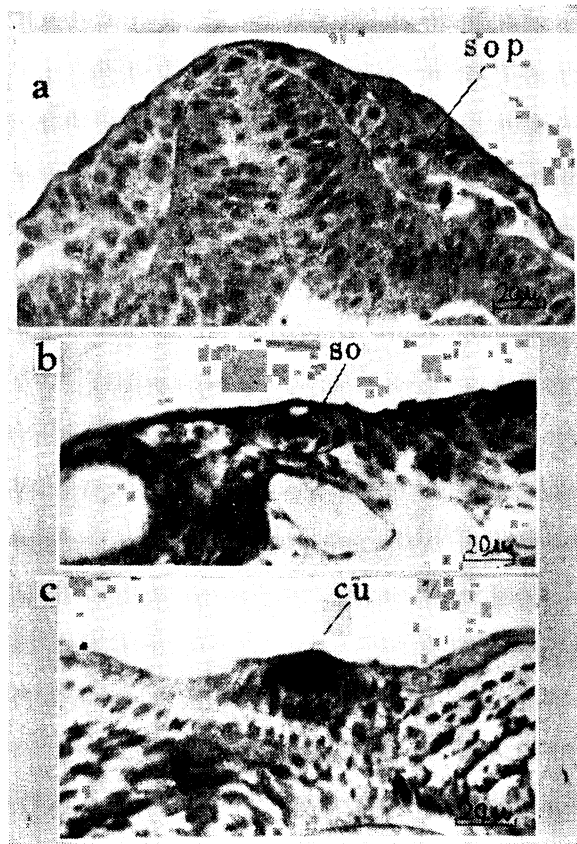


Fig. 3. a, Longitudinal section of the supra-orbital placode (sop). b, Longitudinal section of a developing organ (so). c, Longitudinal section of a formed organ. cu, cupula.

する細胞は周囲の表皮細胞より大形であり、且放射状に並んでいる (Fig. 4, a)。これらの細胞塊はいうまでもなく、LEKANDER ('49) の第1次 (primary neuromast) であり、これらの各々が 1 個の感覚器になるのである。眼胞直後に現われた infra-orbital placode は前の stage とほ

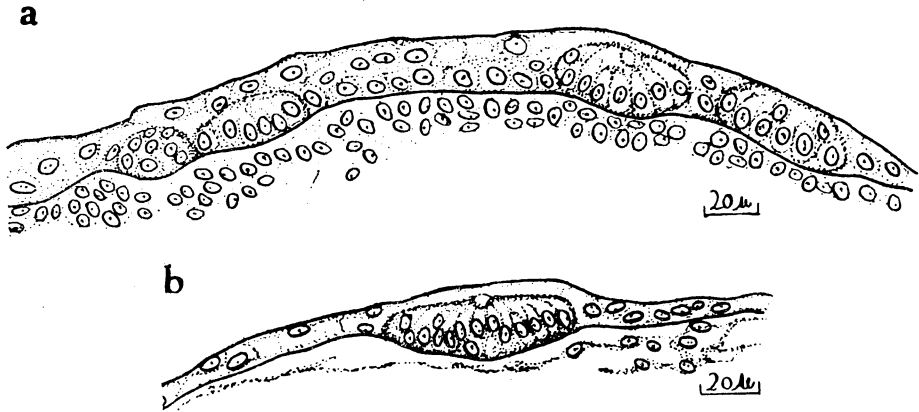


Fig. 4. a, Longitudinal section of the supra-orbital placode which divides into cell masses.
b, Longitudinal section of a developing organ with a vacuolar space at top of it.

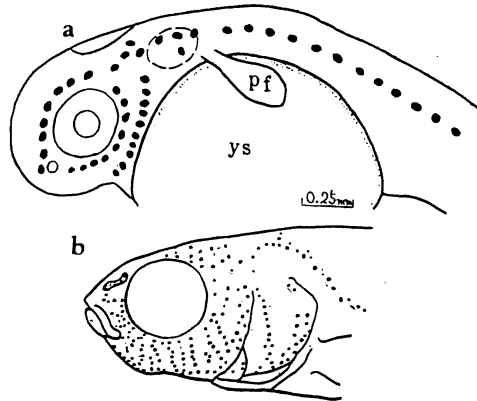


Fig. 5. a, Larva in 24 hours after hatching. black dots, neuromasts;
pf, pectoral fin; ys, yolk sac.
b, Larva in about a week after hatching. black dots, neuromasts.

ほ同じ状態に止まるが、operculo-mandibular placode は急速に発達し、耳胞前方から下顎前端近くまで達する (Fig. 2, c)。一方胴部に形成された3個の placode も亦約20個の細胞塊に分れる。各細胞塊の構造は前記のものと同じである。

受精後72時間の胚においては、各 placode には著しい変化がみられない。ただ前の stage に生じた各細胞塊は扁平な円屋根状となり、この頂上にある1個の小さな円形の空所に向つて各細胞が放射状に配列するに至る (Figs. 3, b, 4, b)。しかしこの時期にはまだ感覚細胞と支持細胞の区別がはつきりしない。

前 stage から約2時間後に稚魚が孵化したが、この稚魚 (体長約5.6mm) (Fig. 5, a) の各 placode の状態には著しい変化がみられない。ただ胴部においては耳胞後方に数個の細胞塊が新たに附加され、主側管を形成する細胞塊が30個以上となる。また各細胞塊を構成する細胞には、これまで感覚細胞と支持細胞との別を認め得なかつたが、この稚魚においてこれら2つを区別することができる。なわち細胞塊は完全な neuromast に分化したわけであり、かく形成された

neuromast の頂端は表皮の遊離面上に達するようになり、これとともに前 stage にみられた円形の空所が消失する。

孵化後 24 時間の稚魚 (体長約 6.3mm) (Fig. 5, a) になると、これまで未分化のままであった下眼窩管及び鰓下顎管の placode もそれぞれ10個近くの細胞塊に分れ neuromast 形成を開始する。胴部においてはほとんど変化がみられない。なおこの stage になると、さきに分化した感覚及び支持の両細胞はますます判然と識別され、これとともに感覚細胞上に頂体 cupula が明らかに認められるに至る (Fig. 3, c)。しかし頂体がどのようにして形成されるのか確かめ得なかつた。これは今後の問題としたい。

以上の経過から知られるように supra-temporal commissure を除くほかの管器は、孵化後 24 時間までに分化しおわるが、成魚の頭部に多数認められる孔器は孵化後に形成され始め、孵化後約 1 週間の個体 (体長約 11mm) (Fig. 5, b) になると孔器の数が成魚のそれとほぼ同じ位になる。またこの時期までには、supra-temporal commissure line の感覚器も形成される。孔器形成のばあいには、placode は明らかに認められなく、表皮細胞のあるものがそのまま分化して孔器を形作るようであり、このようにしてでき上つた孔器の状態は、前記の管器と同じであるが、大きさにおいて少しく劣っている。管器も孔器も形成後暫らくの間は等しく表皮の上面から少しく突出して、25倍位に拡大すると直径約 2mm の白点としてみられる (Fig. 6, a)。

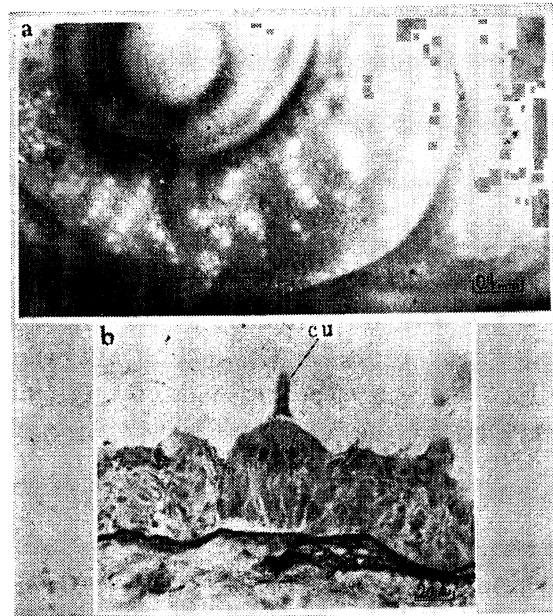


Fig. 6. a, Neuromasts (white dots) on the cheek of the young fish.
b, Longitudinal section of a neuromast of the young fish.

この状態は断面についてみると一層明らかであり、突出した感覚器の遊離面上に頂体もはつきり認められる (Fig. 6, b)。このような感覚器のうち placode から分化形成されたものは、間もなく附近の表皮の沈凹とともに表皮下に深く沈み始め、ALLIS ('89) が *Amia calva* について既に報告したと全く同じ経過をたどつて管に包まれ、典型的な管器となる。完成された管器は体長 25-30mm の個体で認められる。一方孵化後に急速に形成された孔器には上記のような変化が起らず、表皮内にそのまま留まるが、表皮上面から少しく突出していたその頂端は、稚魚の成長

とともに次第に表皮内に埋在するようになる。すなわち筆者 ('49, '50) のいう「裸出型」から「沈没型」へと移行するに至る。なおこの魚の「裸出型」及び「沈没型」については近く発表される拙文を参照されたい。

考 察

管器はまず placode として現われることは前記の通りであるが、この placode と耳胞を形成する placode との関係については、2つの説がある。その1は WILSON ('91, '97) などの考え方で、側線感覚器は耳胞を形成すべき placode に続く前後の組織から形成されるとするものであり、その2は PLATT ('95-'96), CLAPP ('99), BECKWITH ('07) 及び LANDACRE ('10, '13) の唱えるもので、側線感覚器の原基は耳胞のそれに非常に接近した部位に現われるも、両者は相連続した組織ではなく、無関係なものとしている。筆者 ('52) もメダカにおいてこれら2つの原基には特別密接な関係がみられないことを報告したが、コイにおいても筆者の観察した限りではやはり特別な関聯を認め得なかつた。しかしこの問題についてはもつと精細な考察が必要であると思われる。

LEKANDER ('49) は neuromast をその形成過程から、第1次、第2次 secondary 及び第3型 third type に分け、第1次 neuromast は placode から直接分化するものであり、第2次 neuromast は第1次からの budding によつて主として形成されるものであり、第3型 neuromast は placode とはもちろん第1次のものとも関係なく突然現われるものと定義している。さらにこれらのうち第1次のは管器となり、特定の孔器例えば rostral commissure, nasal line 及び antorbital line を構成するものはやはり第1次 neuromast に属するが、そのほかの孔器は第2次及び第3型に属すると報告している。筆者のコイにおける観察によれば、temporal commissure を構成する感覚器を除くほかの管器は凡て第1次 neuromast に属し、この点上記の LEKANDER の結論と同じであるが、この魚の大部分の孔器は第3型に属するものと考えられる。なぜならば placode から直接分化したもの及び第1次 neuromast から budding したものを確実に認め得なかつたし、孔器はいずれも孵化直後に急速に形成されるからである。ただ上眼窩管附近及び眼窩直前にある孔器の形成については若干の疑問があり、第1次 neuromast と何か関聯をもつものではあるまいかと思われる。また temporal commissure を構成する感覚器は LEKANDER のいずれの neuromast に属するものか確かめ得なかつた。これらは今後の問題としたい。

要 約

1. コイには管器のほか、多数の孔器が頭部に存在する。
2. 上眼窩管及び主側管器の原基は受精後 24 時間 (水温 18-21°C) の胚において、眼の背方及び胴部に、下眼窩管器及び鰓下顎管器の原基は受精後 41 時間の胚において、眼胞の直後及び耳胞の前方にそれぞれ外胚葉の肥厚すなわち placode として形成される。
3. これらの placode のうち早期に形成されたものは受精後 63 時間、おくれで形成されたものは孵化後 24 時間中に、それぞれ一定数の細胞塊に分れ、これらの各々に感覚細胞及び支持細胞の別が生じ、且頂体も認められるに至る。
4. temporal commissure を構成する感覚器以外の管器はすべて第1次 neuromast に属する。
5. 孔器は管器よりもおくれ孵化後に形成される。大部分の孔器は第3型 neuromast に属するものと考えられる。

文 献

- ALLIS, E. P. 1889: The anatomy and development of the lateral line system in *Amia calva*. Jour. Morpho., ii, 463-566.
- BECKWITH, C.J. 1907: The early development of the lateral line system of *Amia calva*. Biol. Bull., xiv, 23-34.
- CLAPP, C. M. 1899: The lateral line system of *Bartrachus tau*. Jour. Morpho., xv, 223-264.
- HOLMGREN, N. and PEHRSON, T. 1949: Some remarks on the ontogenetical development of the sensory lines on the cheek in fishes and amphibians. Acta Zool., xxx, 251-314.
- JOHNSON, S. E. 1917: Structure and development of the lateral canal system of Selachians (*Mustelus canis* and *Squalus acanthias*). Jour. Comp. Neurol., xxviii, 1-74.
- LANDACRE, F. L. 1910: The origin of the cranial ganglia in *Ameiurus*. *Ibid.*, xx, 309-411.
-and CONGER, A. C. 1913: Origin of the lateral line primordia in *Lepidosteus osseus*. *Ibid.*, xxiii, 575-633.
- LEKANDER, B. 1949: The sensory line system and the canal bones in the head of some Ostariophysi. Acta Zool., xxx, 1-131.
- PLATT, J. B. 1896: Ontogenetic differentiations of the ectoderm in *Necturus*. Study II. On the development of peripheral nervous system. Quart. Jour. Micr. Sci., xxxviii, 485-547.
- RUND, G. 1920: Über Hautsinnesorgane bei *Spinax niger* BON. II. Die embryologische Entwicklung. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontoh. der Tiere. xxxxi. 457-546.
- 佐藤 光雄. 1949: ナマズの pit organ. 日本水産学会誌, xv, 272-276.
-, 1950: ドジョウの pit organ の形態学的考察, 同誌, xv, 862-864.
-, 1952: メダカの側線器の発生, 科学, xxii, 544-545.
-, Studies on the pit organs of fishes. (印刷中)
- WILSON, H. V. 1889-91: The embryology of the sea bass (*Serranus atrarius*). Bull. U. S. Fish Comm., ix, 209-277.
-, and MATTOCKS, J. E. 1897: The lateral sensory anlage in the salmon. Anat. Anz., xiii, 658-660.

Résumé

The carp has the lateral canal organs and pit organs as the neuromast (Fig. 1). The present paper deals with the development of these two kinds of sense organs. The first primordia of the supra-orbital organs and main lateral canal organs appear as placodes when the embryo is about 24 hours old from fertilization (water temp., 18-21°C) (Fig. 2, a, b). The placode (sop) of the supra-orbital organ stretches along the dorsal edge of the optic vesicle, and the rudiments of the main canal organs consist of three placodes (mlp) which are arranged to form a file on the trunk. These placodes are indicated by slight thickening of the epidermis in sections (Fig. 3, a), but are not visible by the surface view. In a 41-hour embryo, two new placodes appear (Fig. 2, b): one, behind the optic vesicle, and the other, in front of the auditory vesicle. These two placodes (iop, omp) form respectively the primodium of the infra-orbital and operculo-mandibular canal organ. In a 63-hour embryo, the supra-orbital and main canal placodes begin to divide into the distinct cell masses (Fig. 2, c). The cells which form these masses are slightly larger than the ordinary epidermal cells and are regularly

arranged with radial manner (Fig. 4, a). By 24 hours after the hatching, the remaining placodes (iop, omp) are also divided into the cell masses (Fig. 5, a). Then, the cell mass comes to have an appearance of a flat dome with a vesicle-like space which sets at the top of this structure (Figs. 3, and 4, b). Next, the cell mass begins to differentiate into the sense organ by the name of neuromast, and thus sensory cells, supporting cells and cupula become discernible (Fig. 3, b,c). The pit organs are formed after the hatching of embryo and seem not to be derived from the placodes. By 7th day after hatching, the number of the pit organs increases rapidly and attains the same condition as in the adult fish (Fig. 5, b). Both the canal organs and pit organs formed by the above-mentioned process project considerably out of the surrounding epidermis (Fig. 6, b), and they are easily recognized as white projections when they are magnified about 25 times under the microscope (Fig. 6. a). The canal organs, however, begin to sink under the epidermis and to be enclosed in the canal, through the similar process as that described by ALLIS ('89). But, the pit organs do not sink under the epidermis.

From the results above-mentioned, all the canal organs excepting those of the supra-temporal commissure belong to the "primary neuromast" named by LEKANDER ('49) and the most of the pit organs seem to belong to the "third type of neuromast."