

## アユ稚仔魚の側線系感覚器の形態変化と刺激受容方向

向井 幸則<sup>1</sup>・小林 博<sup>1</sup>・吉川 弘正<sup>2</sup>

<sup>1</sup> 631 奈良市中町 3327-204 近畿大学農学部水産学科

<sup>2</sup> 602 京都市上京区五辻通七本松西入東柳町 540 (財)環境科学総合研究所

## Development of Free and Canal Neuromasts and Their Directions of Maximum Sensitivity in the Larvae of Ayu, *Plecoglossus altivelis*

Yukinori Mukai<sup>1</sup>, Hiroshi Kobayashi<sup>1</sup>  
and Hiromasa Yoshikawa<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Kinki University, Nakamachi, Nara 631, Japan

<sup>2</sup> The Foundation of Interdisciplinary Research Institute of Environmental Sciences,  
Nishi-iru, Hichihon-matsu, Itsutsuji-dori, Kamigyo-ku, Kyoto 602, Japan

Morphological changes in free neuromasts are reported from larvae of the Ayu, *Plecoglossus altivelis*. In newly-hatched larvae, free neuromasts were already recognizable in both the head and trunk. During larval growth, the number of free neuromasts increased, and the number of its sensory cells 2 days after hatching was constant. In the trunk, two types of free neuromasts, one with maximum sensitivity in the antero-posterior direction and the other with maximum sensitivity in the dorso-ventral direction, were observed. The former type predominated. In the head, free neuromasts were located around the eye and nose, their directions of maximum sensitivity forming lines tangential to concentric circles about the eye and nose. Distinct changes in free neuromasts occurred during the formation of the canal organ. The canal organ was first observed in the head region 64 days after hatching and in the trunk region 100 days after hatching. Concomitant with the formation of the canal organ, the profile of the cupulae of the free neuromasts changed from a flat bar to semispherical. Sensory cells in the canal neuromasts did not differ morphologically from those in the free neuromasts. It is considered that there is a close relationship between the sensitivity of the neuromast and the shape of the cupula, i.e., that the free neuromasts are adapted to slow water flow, as in lakes and the sea, while the neuromasts in the canal organ are adapted to rapid water flow.

アユ *Plecoglossus altivelis* は河川中流域で産卵し、ふ化仔魚は湖あるいは海へと流下する。その後、沿岸域において回遊生活をするが(塙本, 1988), 稚魚期には河川に遡上して走流行動を伴う生活様式へと変化する。アユふ化仔魚の体表上には、すでに側線系感覚器の一つである遊離感丘が存在することが報告されているが、成長に伴う形態変化については明らかにされていない(川村ほか, 1983)。

稚仔魚の体表上に分布している遊離感丘は、水流を圧刺激として受容する感覚器であると考えられている(Cahn and Shaw, 1965; 岩井, 1972)。近似種間における生息環境の差異と遊離感丘の形態の違いに関する報告は見られるが(Vischer, 1990; Teyke, 1990; Webb, 1989), 特定の魚種について各成長段階における生息環境の変化と

遊離感丘の形態変化との関係について調べた報告は見あたらない。アユのように成長に伴い生息環境(水流環境)が大きく変化する魚種では、遊離感丘が受容する機械的刺激も大きく変化すると考えられる。したがって、アユの遊離感丘の形態変化を明らかにすることは、遊離感丘の形態と機能の関係を知る上において有意義である。

本報告では、アユのふ化直後から遡上期までの各成長段階における遊離感丘の分布状態、形態変化、刺激受容方向および管器内への埋没過程、管器内の感丘の形態、さらにクプラの形態変化を調べた。

### 材料および方法

供試魚として、和歌山県日高川鮎種苗センターにおい

て1/4希釈海水(水温約19°C)で飼育されたふ化後150日目までのアユ稚仔魚を用いた。ただし、ふ化後7日目までの供試魚は、和歌山県内水面漁業センターから入手した発眼卵を本学水産学科研究室でふ化させ、おもにワムシを給餌して淡水飼育(水温17-20°C)したものである。

供試魚(ふ化直後、ふ化後2, 7, 14, 37, 64, 100, 150日目)は、カルノフスキーハ液で固定し、常法に従いエタノールによる脱水後、酢酸イソアミルに移した。臨界点乾燥後、金スパッタリングを施し、走査型電子顕微鏡(日本電子T-200, JSM-6100)による遊離感丘の観察を行った。クプラの観察は主として前報(向井・小林, 1991)と同様に位相差顕微鏡によって行った。

## 結 果

**遊離感丘の分布** 各成長段階における遊離感丘の出現分布をFig. 1に示した。内田ほか(1958)によると、ふ化後2日目までは前期仔魚、7日目から37日目のものは後期仔魚、64日目のものはシラス型仔魚後期に相当する。体側部の遊離感丘は各筋節の前端部に出現し、体側正中線付近に位置する傾向があった。遊離感丘の出現する筋節部位に特定の傾向はなく、個体により異なっていた。Table 1に示すように、1尾当たりの遊離感丘の総数は成長につれて増加するが、37日目以後は大きな増加はみられなかった。各筋節毎に遊離感丘が出現するのはふ化後37日目で、この時期には遊離感丘が2個出現する筋節も認められた。頭部では、眼と鼻孔の周囲に遊離感丘が集中していた。

**遊離感丘の形態変化** ふ化直後の遊離感丘はやや小型で感覚細胞の少ないものが多いが、ほぼ完成した形態をもつ遊離感丘も存在する。ふ化後2日目の体側部の遊離感丘をFig. 2に示す。この遊離感丘は形態がほぼ完成したもので、偏平上皮細胞に囲まれた遊離感丘の輪郭(クプラ基部における感覚細胞の分布領域)は菱形を呈し、中央部に感覚毛をもつ感覚細胞が集合している(Fig. 2A)。1本の太く長い約6μmの動毛の片側には、30-40本の短い不動毛が階段状に配列されていた(Fig. 2B)。Table 1に示したように、1個の遊離感丘に存在する感覚細胞の個数は、ふ化直後には平均8.0個であったものが、ふ化後2日目には14.2個に増加した。しかし、64日目には17.6個で顕著な増加はみられなかった。管器形成は、ふ化後64日目に頭部で初めて認められた(Fig. 2C)。管器は遊離感丘が表皮下に埋没するのではなく、表皮が遊離感丘を覆うことによって形成されるようであった。また、管器形成に伴い遊離感丘の形態も大きくな

変化した。すなわち、菱形を呈していた輪郭の短軸方向が伸長し、各感覚細胞の間隔が広がっていくが、その伸長方向は側線管の伸びる方向と一致していた(Fig. 2D)。体側部における管器形成は、ふ化後約100日目の供試魚で認められ、表皮が遊離感丘を覆い、鱗が被覆して側線孔が出現する。遊離感丘の埋没に伴う形態変化は頭部の場合とほぼ同様であった。Fig. 2E, Fに、ふ化後150日目の遡河期に相当する稚アユの体側部の管器内感丘を示す。感丘の形態は、輪郭の長径と短径がほぼ等しくなることによって円形に近くなるとともに遊離感丘の輪郭内の面積(いわゆる neuromast area)は拡大し、各感覚細胞の数も平均119個に増加した(Table 1)。個々の感覚細胞の間隔は仔魚期のものに比べると広がるが(Fig. 2F)、感覚毛の形態はふ化後2日目のものとほとんど差は認められなかった。

**遊離感丘の刺激受容方向** 感丘内における個々の感覚細胞の刺激受容方向は、不動毛から動毛への方向であるが(Lowenstein and Wersäll, 1959; Flock and Wersäll, 1962)、アユの遊離感丘内には相互に正反対の感覚毛の配列をもつ感覚細胞が対をなして存在する。Fig. 3に、ふ化後2日目の仔魚について感覚毛の根元だけが切株状になって残った体側部の遊離感丘を示す。このような感覚毛の配列から、アユの体側部の遊離感丘には、感覚毛の位置関係からみて2種類のものがあって、魚体の前後方向からの刺激に対して最大感度をもつ前後方向型(Fig. 3A)と背腹方向からの刺激に対して最大感度をもつ背腹方向型(Fig. 3B)に分けられる。また、これらの刺激受容方向は、遊離感丘の輪郭における短軸の方向と一致していた。

Fig. 4に、最大感度方向からみた遊離感丘の分布状態を模式的に示した。ふ化直後では19個中2個の背腹方向型のものが認められたが、体側部では前後方向型のものが圧倒的に多く、背腹方向型のものは少ない。この傾向は成長に伴い遊離感丘が増加しても同様であった。64日目では、観察した61個のうち15個の筋節に2個の遊離感丘が認められたが、概してその前部の遊離感丘は前後方向型で、後部のものは背腹方向型であった。また、この様な筋節は体側全体を見れば、その前部に多かった。

頭部における遊離感丘の刺激受容方向は、体側部とは大いに異なっていた(Fig. 4B, C)。眼の周囲のものは眼を中心とした同心円上の接線方向に最大感度方向があった。また、鼻の周囲の遊離感丘は鼻孔を中心とした橢円上の接線方向にその最大感度方向があった。

**クプラの形態と刺激受容方向** アユのクプラは非常に

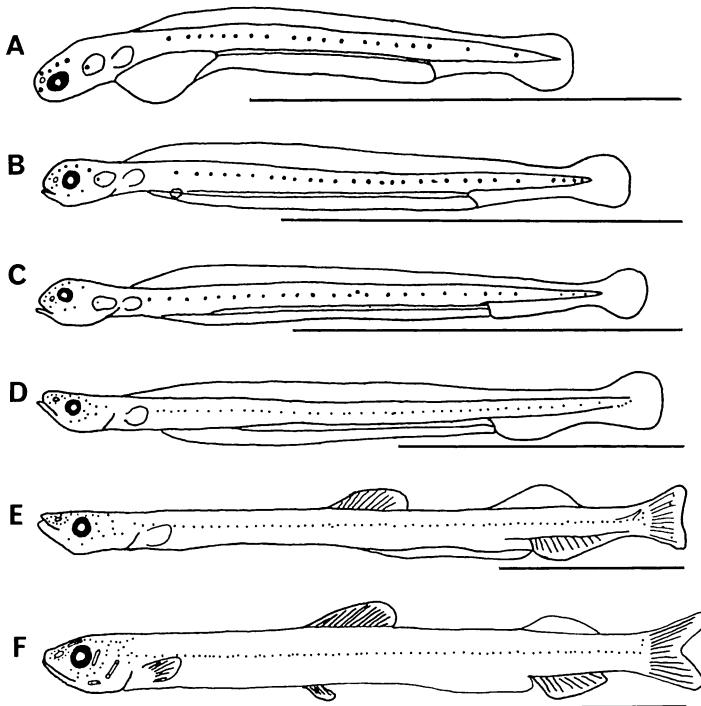


Fig. 1. Distribution of free neuromasts (black spots) during larval growth of *Plecoglossus altivelis*. Scale bar: 5 mm. A, newly hatched larva; B, 2 days after hatching; C, 7 days; D, 14 days; E, 37 days; F, 64 days.

傷つきやすく、生体では、ふ化直後のものを除き完全な形態は観察できなかった。しかし、オスミウム酸による後固定を行った場合、Fig. 5 に示すようにふ化後 12 日目の仔魚で、クプラの像を得ることができた。これによるとクプラの形態は、棒状よりは偏平した板状に近いことがわかる。流水刺激を受けてクプラが屈伸する場合、クプラの正面すなわち遊離感丘の輪郭の短軸方向にたわむと考えられる。したがって、アユ仔魚の遊離感丘は最大

感度方向に選択的に刺激を受容しうる形態と言える。また、クプラの側面中央部に明瞭な縦のすじが観察されたが、これはホンモロコとオイカワで観察したものと同様な像であった（向井・小林、1991）。アユ稚魚をヤーヌスグリーンで染色して（Blaxter et al., 1983）、管器内クプラを管器表面から観察すると、クプラは円形ないし橢円形に見えた。これはクプラの形態が半円球状を呈していることによる像であると推察された。つまり、Fig. 2E で示

Table 1. Number of free neuromasts detected on a unilateral side of a fish and average number of sensory cells.

| Days after hatching | Number of free neuromasts |       | Average number* of sensory cells (mean $\pm$ SD) |
|---------------------|---------------------------|-------|--|
|                     | Head                      | Trunk |  |
| 0                   | 7                         | 19    | 8.0 $\pm$ 2.8                                    |
| 2                   | 13                        | 23    | 14.2 $\pm$ 4.3                                   |
| 7                   | 13                        | 26    | 16.0 $\pm$ 6.3                                   |
| 14                  | 19                        | 44    | 14.5 $\pm$ 6.4                                   |
| 37                  | 38                        | 78    | 12.7 $\pm$ 3.3                                   |
| 64                  | 48                        | 76    | 17.7 $\pm$ 2.5                                   |
| 150**               | —                         | —     | 119.3 $\pm$ 19.1                                 |

\* Average was obtained from ten free neuromasts of anterior-posterior type, in order of position from pectoral fin toward tail, and from seven neuromasts in the case of the canal organ.

\*\* Free neuromasts have been buried in canal.

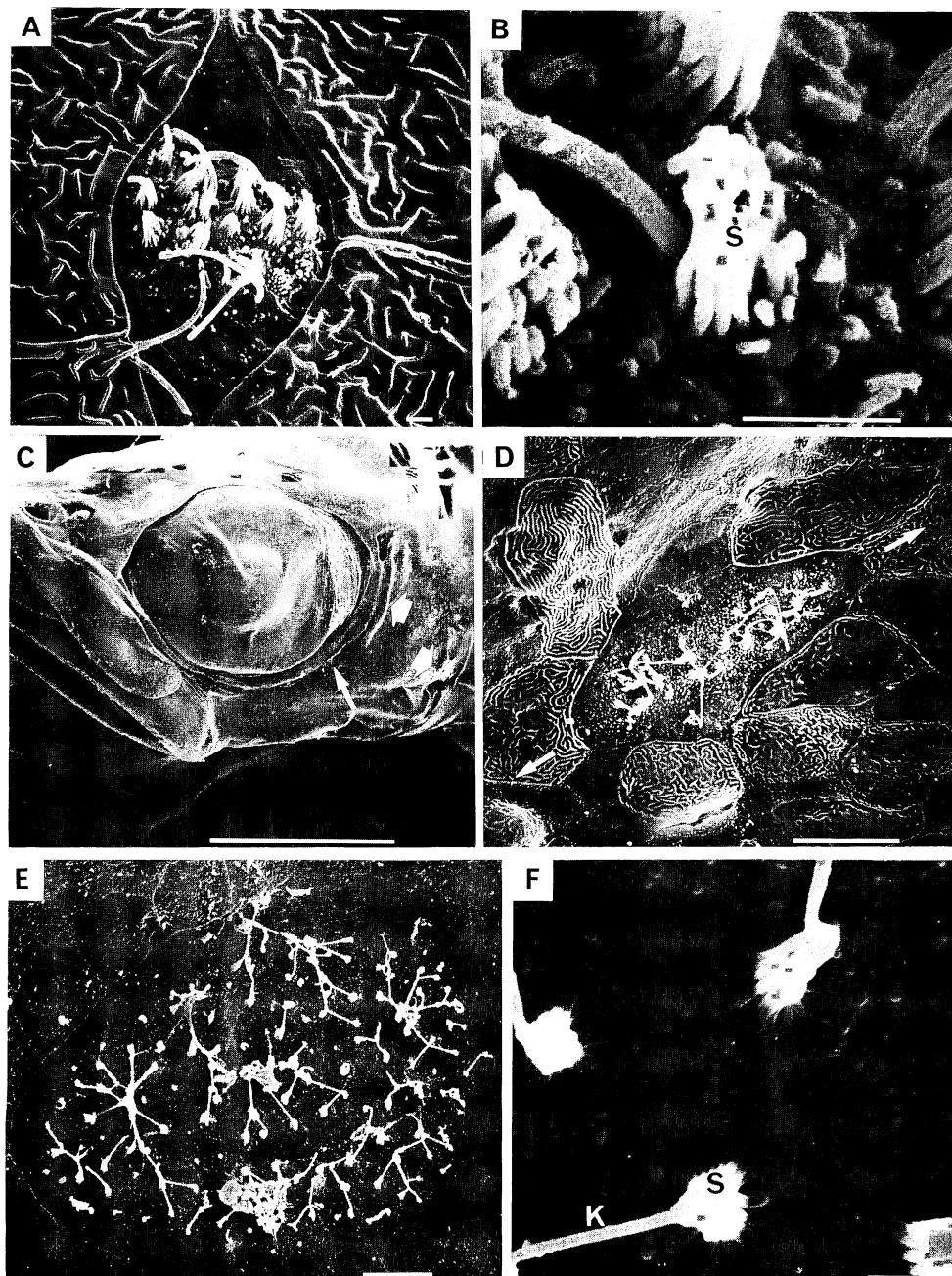


Fig. 2. Scanning electron micrographs of free and canal neuromasts, cupulae removed; the head is to the left in all photos. A, overall profile of free neuromast; B, sensory hairs; K, kinocilium; S, stereocilia; scale bar in both photographs, 1  $\mu\text{m}$ . C and D: neuromasts in a 64-day-old larva. C, forming canal organs around the eye. Thick white arrows, canal organs: thin white arrow, position of the neuromast shown in D (scale bar, 1 mm); D, a neuromast sinking into the canal: white arrows, the direction of elongation which is the same as the axis of the canal (scale bar, 10  $\mu\text{m}$ ). E and F: neuromasts in the trunk canal organ of a 150-day-old juvenile. E, overall profile of a canal neuromast (scale bar, 10  $\mu\text{m}$ ); F, high magnification of the sensory cells: K, kinocilium; S, stereocilia (scale bar, 1  $\mu\text{m}$ ).

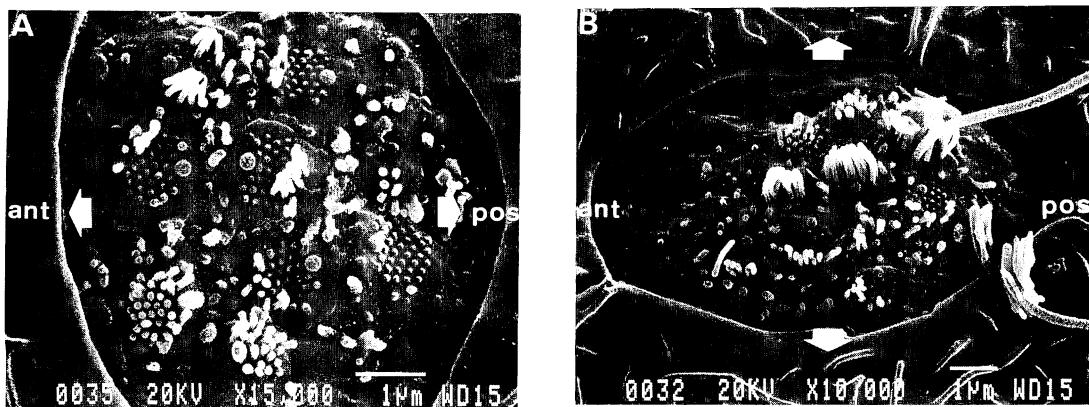


Fig. 3. Scanning electron micrographs of free neuromasts located in the trunk of a 2-day-old larva. Bases of sensory hairs of each hair cell with opposite polarity are clearly visible. Thick white arrows, direction of maximum sensitivity of neuromast. ant, anterior direction; pos, posterior direction. A, neuromast with maximum sensitivity in the antero-posterior direction; B, neuromast with maximum sensitivity in the dorso-ventral direction.

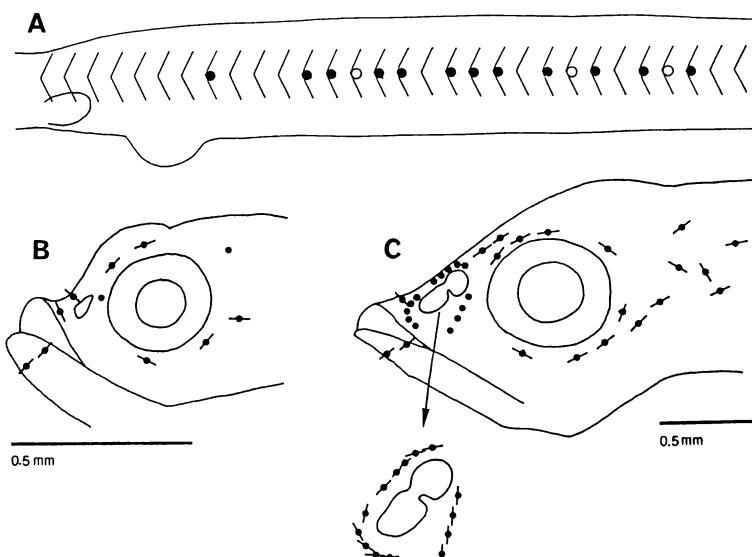


Fig. 4. Schematic diagrams of the distribution of free neuromasts indicating the direction of maximum sensitivity. A, portion of the trunk region of a 2-day-old larva; solid circles, neuromasts with maximum sensitivity in the antero-posterior direction; open circles, neuromasts with maximum sensitivity in the dorso-ventral direction. B and C: heads of 2-day-old and 37-day-old larvae, respectively; bars through dots indicate direction of maximum sensitivity of the free neuromasts.

した管器内感丘の輪郭と同様に、クプラは横断面がほぼ円形を呈したものに変化したと考えられる。しかし、最大感度方向は遊離感丘のときと同じであった。管器内に存在する事も併せ考えれば、半円球状の管器内クプラは、刺激に対して遊離感丘のクプラよりかなりたわみに

くい形態と言える。

#### 考 察

ふ化直後のアユには、未発達なものもあるがほぼ形態

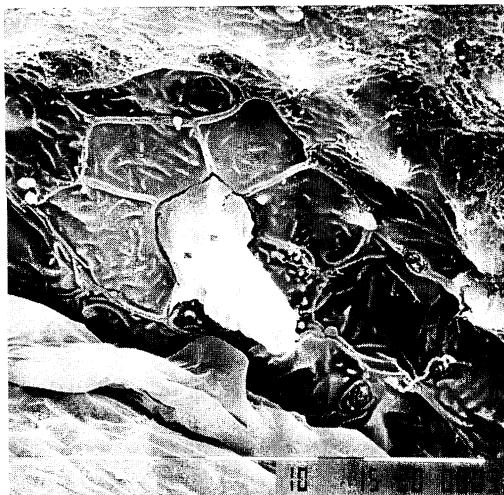


Fig. 5. Scanning electron micrograph showing the cupula of free neuromast, located in the head of a 12-day-old larva (scale bar 10 μm).

学的に完成した遊離感丘が存在し、その中にある感覚細胞の個数もふ化後2日目にはほぼ定数に近い値となつた。この結果は、ふ化直後のアユの遊離感丘が充分に機能することを示唆するものである。川村ほか(1983)もふ化直後のアユ仔魚の流下は遊離感丘を利用した能動的なものではないかと推測している。

アユ仔魚の体側には、ふ化直後からすでに、感覚毛の動毛・不動毛の位置関係からみた前後方向型の遊離感丘と、わずかではあるが背腹方向型の遊離感丘が存在する。このような方向性の異なる2種の遊離感丘はニシン(Blaxter et al., 1983)、カタクチイワシ(Iwai, 1983)およびシクリッド科魚類(Webb, 1989)の仔魚にも確認されている。また、マアナゴ成魚の体側では、前後方向型の感丘が管器内に、背腹方向型のものが孔器内に存在すること(Hama, 1978)、さらに、*Cottus bairdi*(体長2-9cm)の頭部における遊離感丘および管器内感丘もそれぞれ方向性をもつこと(Janssen et al., 1987)が報告されている。これらの遊離感丘はそれぞれ前後方向と背腹方向からの刺激に感度が良いと推察されており、その機能を推測すると水平方向および鉛直方向からの流れを感じし得ることになる。したがって、アユ仔魚にふ化直後からこれら両方向性の遊離感丘が存在していることは、河川流下と密接な関係があるのかもしれない。なお、Hama(1978)は前後方向型の管器内感丘と背腹方向型の孔器の感丘におけるそれぞれの機能の違いを、感覚細胞の神経支配から述べているが、本論文では走査電顕による観察のた

め、神経支配の相違については検討しなかった。

東(1964)によると、琵琶湖における仔魚期のアユの餌は主に動物プランクトンである。岩井(1972)は、仔魚の遊離感丘が摂餌行動や対敵逃避行動などの際に視覚の補助的な役割をする可能性を示唆している。これらの事実を裏付ける様に、アユ仔魚の頭部に分布する遊離感丘は体側部のものと異なり、眼と鼻孔を囲むように分布し、全方向からの刺激を受容しうるように位置している。

岩井(1977)によると、シラス型仔魚期のアユは明確な正の走流性を示し、遡上行動がみられると言う。この成長段階は、頭部に管器が形成され始める64日目と一致している。また、遡上期のアユにはすでに体側にも管器が形成されていることから、遊離感丘は群れ行動、摂餌行動、対敵逃避行動等に関する微弱な水流刺激に対して機能し、管器は河川における走流行動等の強い水流刺激に対して機能するものと考えられる。アユで認められた管器の発達と遡上行動との関係は、感覚器の発育と行動の変化が事前にプログラムされているという(川村, 1991)一例を示すものであり、遡上後の生活様式に備えて管器が事前に完成されることを意味する。同じことが、ふ化直後における背腹方向型の遊離感丘の存在と流下との関係にも当てはまるのかもしれない。

アユの遊離感丘と管器内感丘とでは、個々の感覚細胞には形態的な差がほとんど認められない。しかし、両者にはクプラの形態に大きな差がある。やや平たい棒状の遊離感丘クプラは半円球状の管器内クプラよりたわみやすく、遊離感丘クプラが刺激に対して高感度であることを示すが、一方クプラが剥離しやすいという欠点も生じることになる。しかし、Blaxter(1984)によるとクプラの再生に要する時間は短く、ニシンでは24時間という報告がある。一方、管器内クプラは感度の低下という犠牲を払うことにより、強い流水刺激を受容することが可能になったとも考えられる。しかし、個々の管器内感丘の感度低下は、感覚細胞の数の増加(Table 1)により補われるものかもしれない。

管器内クプラの形態については、ニシン(Blaxter et al., 1983)と*Eigenmannia*(Vischer, 1989)の報告がある。ニシンのものは、平たい板状で、管器の方向に沿って位置している。*Eigenmannia*の管器内クプラは比較的平たい形をしているが、クプラ基部の輪郭の長軸は管器の軸方向と垂直に位置しており、半円球状のアユのクプラとはかなり異なる。アユ成魚はニシンや*Eigenmannia*に比べると強い流水環境中に生息していると考えられ、アユの管器内感丘のクプラの形態はその生息環境を良く反映

していると言える。ホンモロコ、オイカワにおいても稚仔魚の遊離感丘のクプラは両種の生息環境をよく反映していた（向井・小林, 1991）。アユの場合では、遊離感丘のクプラと管器内感丘のクプラの形態は、成長段階に応じてアユがおかれたそれぞれの生息環境に対して合目的な適応をしていると考えられる。

## 謝 辞

本研究を行うにあたり、貴重なアユ稚仔魚を提供して頂いた和歌山県日高川鮎種苗センター池永泰久氏、ならびにアユ発眼卵を提供して頂いた和歌山県内水面漁業センター辻村明夫氏に深く御礼申し上げる。また、文献について種々御教示を賜わった本学浅野博利教授に御礼申し上げる。なお、走査電子顕微鏡の観察には、日本電子株式会社青柳貞夫氏の御援助を頂いた。併せて御礼申し上げる。

## 引 用 文 献

- 東 幹夫. 1964. びわ湖におけるアユの生活史—発育段階の研究の試み. 生理生態, 12: 55-71.
- Blaxter, J. H. S. 1984. Cupular growth in herring neuromasts. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 64: 935-938.
- Blaxter, J. H. S., J. A. B. Gray and A. C. G. Best. 1983. Structure and development of the free neuromast and lateral line system of the herring. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 63: 247-260.
- Cahn, P. H. and E. Shaw. 1965. A method for studying lateral line cupular bending in juvenile fishes. Bull. Mar. Sci., 15: 1060-1071.
- Flock, A. and J. Wersäll. 1962. A study of the orientation of the sensory hairs of the receptor cells in the lateral line organ of fish, with special reference to the function of the receptors. J. Cell Biol., 15: 19-27.
- Hama, K. 1978. Study of the fine structure of the pit organ of the common Japanese sea eel *Conger myriaster*. Cell Tiss. Res., 189: 375-388.
- 岩井寿夫. 1977. アユの流速反応に関する実験的研究. 三重大学水産学部研究報告, (4): 93-105.
- 岩井 保. 1972. 硬骨魚類仔魚のfree neuromastの形態について. 魚類学雑誌, 19: 307-311.
- Iwai, T. 1983. Surface morphology of the naked neuromast in anchovy larvae. Nippon Suisan Gakkaishi, 49: 1935.
- Janssen, J., S. Coombs, D. Hoekstra and C. Platt. 1987. Anatomy and differential growth of the lateral line system of the mottled sculpin, *Cottus bairdi* (Scorpaeniformes: Cottidae). Brain Behav. Evol., 30: 210-229.
- 川村軍蔵・向井幸則・太田開之. 1983. アユ、オイカワ仔魚の眼と遊離感丘の形態および流水中の行動. 日本水産学会誌, 49: 1527-1532.
- 川村軍蔵. 1991. 感覚器管. 田中 克編. 魚類の初期発育, 水产学シリーズ 83, pp. 9-20. 恒星社厚生閣, 東京.
- Lowenstein, O. and J. Wersäll. 1959. A functional interpretation of the electron-microscopic structure of the sensory hairs in the cristae of the elasmobranch *Raja clavata* in terms of direction sensitivity. Nature, 184: 1807-1808.
- 向井幸則・小林 博. 1991. 魚類遊離感丘の成長に伴うクプラの形態変化. 日本水産学会誌, 57: 1339-1346.
- Teyke, T. 1990. Morphological differences in neuromasts of the blind cave fish *Astyanax hubbsi* and the sighted river fish *Astyanax mexicanus*. Brain Behav. Evol., 35: 23-30.
- 塚本勝己. 1988. アユの回遊メカニズムと行動特性. 上野耀彌・沖山宗雄編. 現代の魚類学, pp. 100-133. 朝倉書店, 東京.
- 内田恵太郎・今井貞彦・水戸 敏・藤田矢郎・上野雅正・庄島洋一・千田哲資・田福正治・道津喜衛. 1958. 日本産魚類の稚魚期の研究第1集. 九州大学農学部水産学第2教室, pp. 18-20, pls. 18-20.
- Vischer, H. A. 1989. The development of lateral-line receptors in *Eigenmannia* (Teleostei, Gymnotiformes), I. The mechanoreceptive lateral-line system. Brain Behav. Evol., 33: 205-222.
- Vischer, H. A. 1990. The morphology of the lateral line system in 3 species of Pacific cottoid fishes occupying disparate habitats. Experientia, 46: 244-250.
- Webb, J. F. 1989. Neuromast morphology and lateral line trunk canal ontogeny in two species of cichlids: an SEM study. J. Morph., 202: 53-68.

(Received August 16, 1991; accepted October 26, 1991)