

マダイ前期仔魚の体表に見出された感覚突起 Cupulae

山下 金 義

Sensory Cupulae Found in Prelarvae of Red Seabream *Pagrus major*

Kaneyoshi Yamashita

(Received October 7, 1981)

Free neuromasts and accompanying cupulae distributed on the body surface of artificially hatched *Pagrus major* at the prelarval stage, i.e., from 0 to 72 hrs after hatching, were examined. Ten pairs of free neuromasts and cupulae were distributed on either side of the body from the head to the caudal peduncle in prelarvae (3.02~3.30 mm TL) 48 hrs after hatching. The size of cupulae were from 66 μ long by 8.8 μ wide to 137 μ long by 23 μ wide. Many of the cupulae were rod-shaped, whereas the cupulae in the postorbital region were larger in size because the tips spread out in a bugle shape. Two pairs of cupulae were found in the postorbital and infraorbital region of larval fish just hatched. Another pair of cupulae appeared in the dorsal region in 5-hr-old larvae (2.84 mm TL). In 24-hr-old larvae (2.88~3.10 mm TL), 10 pairs of free neuromasts were found from the head to the caudal peduncle region, but there were no cupulae on the postcaudal region. Cupulae were found on all the free neuromasts in 48-hr-old larvae (3.02~3.30 mm TL). Each cupula could be clearly discriminated on the free neuromasts in all regions in 72-hr-old larvae (3.09~3.53 mm TL).

(Nagasaki Prefectural Institute of Fisheries, Matsugae-cho, Nagasaki 850, Japan)

硬骨魚の仔魚の体表には、透明な棒状突起クブラ (cupulae) を有する遊離感丘 (free neuromasts) が分布していることは古くから知られ、その刺激受容機構が成魚の側線器官と共通しているところから、クブラを付帯する遊離感丘は側線器官の前駆感覚器と考えられている。視覚その他感覚受容器の未発達な前期仔魚にとって、体表に分布するクブラを付帯した遊離感丘は極めて重要な受容器官と思われる。

筆者は、すでにふ化後間もないマダイ仔魚の頭部先端から尾柄部にいたる体側表面に分布するクブラをもつ感丘を観察し報告した (山下, 1960)。その後、ふ化直後から3日までの前期仔魚におけるクブラの形状と形成過程について観察したので、概要を報告する。

材料および方法

供試魚は、池中で飼育中の養成親魚が自然産卵した受精卵を人工ふ化させたもので、いずれも、ふ化直後からふ化後72時間までの健全と思われる仔魚を用いた。供試魚は、クブラの損傷をさけるため、500 cc ビーカーで

すくい取り、MS 222 溶液を徐々に加えて麻酔させた。麻酔個体は口径の大きい (約 5 mm) 特製のコマゴメベットで静かに吸い取り、ホールグラスに海水と共に移した。クブラの観察に当っては、生体染色その他の処理をすることなく、光学顕微鏡 ($\times 50$, $\times 150$) を用いた。感丘の組織学的検査は別途に作成したパラフィン切片標本 (H-E 染色およびアザン染色) を用いて観察の参考とした。

結 果

クブラの分布と形状 体表に分布するクブラの出現部位とその形状がほぼ定常となるふ化後48時間の仔魚 (全長 3.02~3.30 mm) で、クブラの分布と形状について述べる。

クブラは吻端から尾柄にわたる左右の体側表面に10対が見出された (Fig. 1A, B)。出現部位は、頭部では上吻端に体前方へ突出する1対があり (Fig. 2A, B, E)、鰓蓋部のやや上方に斜め前方へ突出した1対と、さらに眼胞と耳胞の間に2対ある (Fig. 2C, D)。頭部では少

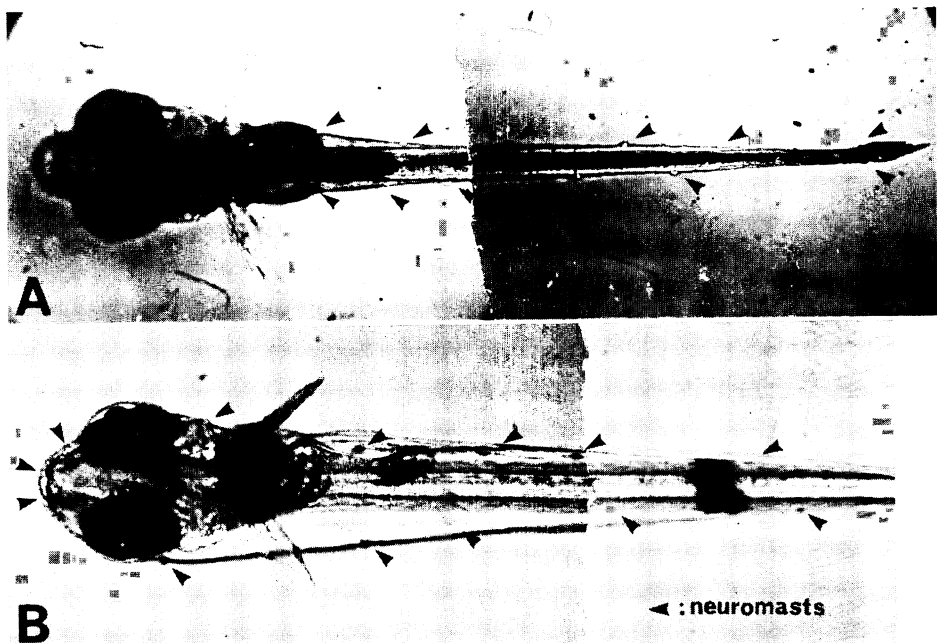


Fig. 1. Photomicrographs showing cupulae extending out from free neuromasts of 72-hr-old larva (3.55 mm TL) of red seabream, *Pagrus major* (live specimens). A: Dorsal view. B: Ventral view.

なくとも4対が見出され、軀幹部では2対、尾部では4対があり、いずれも体側に直立している。体側におけるクブラの配列状態は、横断切片標本による感丘の出現部位でみると、軀幹部では体側の中央からやや背側寄りに位置し (Fig. 3B)、尾部では腹側寄りとなり (Fig. 3C)、成魚の側線域の分布傾向がみられた。また、生体の背面からクブラの配列状態をみると頭部から胴部の体側では体正中線に対して左右対称の配列を示すが、胴部から尾部においては非対称配列として認められた (Fig. 1A)。

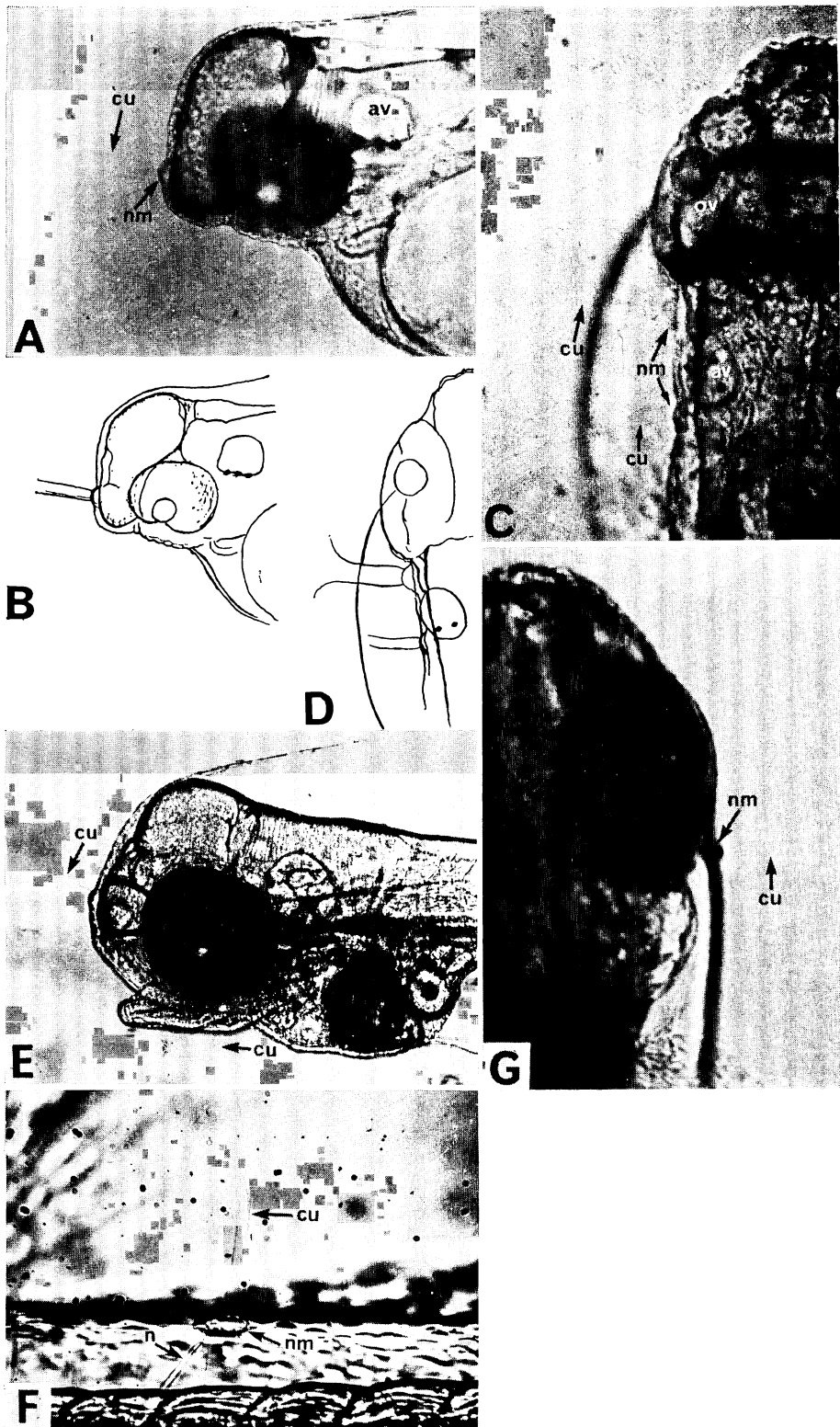
クブラは透明で細長い棒状を呈するが、その先端部は不鮮明で、一般に知られている嚢状形態は確認できなかった (Fig. 2A~F)。クブラの付着基部には乳頭状の小突起があり、これに分布する1本の神経繊維束が明瞭に観察された (Fig. 2F)。組織標本によれば、小突起は体表に位置し、その遊離縁は体表から突き出した一群の感覚細胞と支持細胞からなる遊離感丘であることが確認された (Fig. 3A~C)。

クブラの長さは出現部位により多少の差があり、同じ部位でも個体差がみられた。全長 3.03 mm の仔魚の測

定例では、最小のクブラは尾柄部にあるもので長さ 66 μ 、幅 8.8 μ 、最大のそれは眼胞後方で長さ 137 μ 、幅 23 μ であった。軀幹部では長さ 77~88 μ 、幅 16.5 μ 、尾部では長さ 66~77 μ を示し、概して、体後部ほど小型になる傾向がある。形状については、多くは付着基部と先端部は同幅または先端部がやや細い棒状であるが (Fig. 2F)、眼胞後方の大型のクブラは先端部が開いたラッパ状を呈している (Figs. 2C, D)。測定例 (上述個体) では長さ 137 μ 、幅は中央部で 23 μ 、先端部で 27.5 μ であった。

クブラは柔軟で弾性に富み、鏡下で生体観察中しばしば魚の動きに応じてゆるやかな動揺を示すが、再び直立状に復する。しかし、中には魚の動きに関係なく、クブラの上半部が軽く彎曲したものや、クブラ自体は真直であるが、感丘の遊離縁を支点に体の前方または後方へ傾いたものが観察された。このようなクブラの傾きは眼球後方と下方の2本のクブラでしばしば認められた (但し同一焦点では見えない)。しかし、多くの場合これらのクブラは平行して直立するが (Fig. 4A)、ときに両者は

Fig. 2. Photomicrographs showing the cupulae of live larvae of red seabream. A: Cupula extending from nostril region of 20-hr-old larva. $\times 50$. B: Schematic illustration of A. C: Postorbital region of 20-hr-old larva. $\times 50$. D: Schematic illustration of C. E: Nostril region of 48-hr-old larva. $\times 50$. F: Trunk region of 72-hr-old larva. $\times 150$. G: Infraorbital region of 72-hr-old larva. $\times 150$. av, auditory vesicle; cu, cupula; n, nerve; nm, free neuromast; ov, optic vesicle.



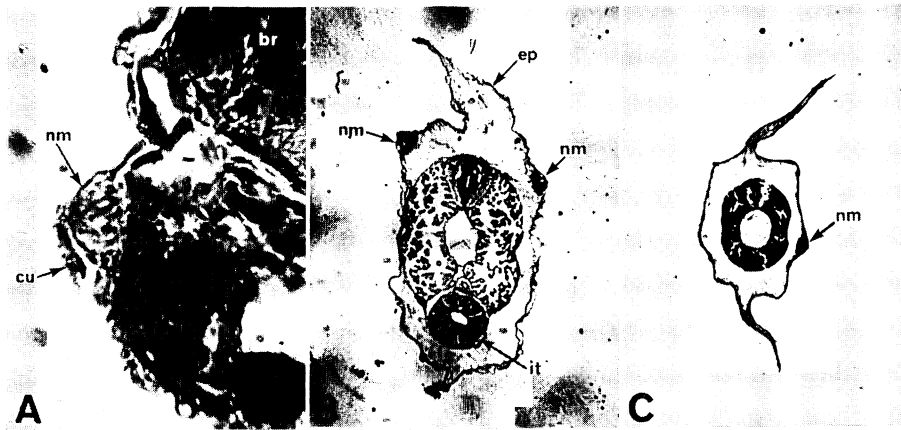


Fig. 3. Cross sections of free neuromasts of larva of red seabream 24 hrs after hatching. H-E stained. A: Free neuromast on the opercle region. $\times 220$. B: Free neuromasts on the trunk region. $\times 110$. C: Free neuromast on the tail region. $\times 110$. br, brain; ep, epidermis (for other symbols, see legend to Fig. 2).

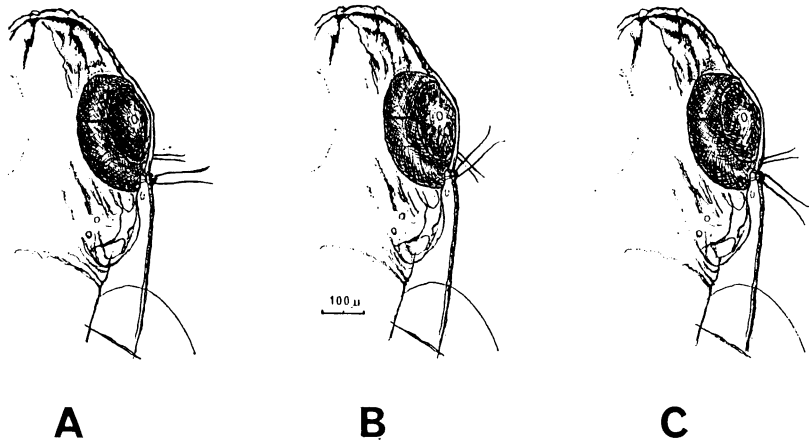


Fig. 4. Schematic illustrations showing cupulae on the postorbital and infraorbital regions of larva 48 hrs after hatching. A: Parallel up-right 2 cupulae on the postorbital and infraorbital regions. B: Crossing 2 cupulae on the postorbital and infraorbital regions. C: V-shaped 2 cupulae on the postorbital and infraorbital regions.

互いに体の前方または後方の異なった方向へ傾き、それらの方向によっては2本のクブラは交差状 (Fig. 4B), またはV字状 (Fig. 4C) に認められることがあった。このような傾きが正常か否かについては明らかでないが、クブラ自体はとくに変形や損傷は認められなかった。

クブラの形成 ふ化直後の仔魚 (全長 2.37~2.67 mm) では眼胞後方 (眼胞と耳胞の間) と耳胞下方に2対のクブラが認められた (Fig. 2C, D) 全長 2.44 mm の仔魚の場合では前者はラッパ状を呈し、長さ 132 μ , 幅は中央部で 22 μ , 先端部で 44 μ を示した。後者は長さ 99 μ , 幅は中央部で 11 μ , 先端部で 15 μ と軽度の開きが

みられた。軀幹部および尾部ではまだ感丘は見出されず未完成と思われる。なお、胎動中の胚体頭部に卵膜を透してクブラを認めているので、上記の2対はふ化前にはすでに形成されていたものと思われる。ふ化後5時間を経過すると、前記の2対の他に、腹部体側に1対が見出され、その長さは 77 μ , 幅は 11 μ であった (全長 2.84 mm)。ふ化後 20 時間に至ると軀幹部から尾部前半にわたる両体側に遊離感丘が明瞭に認められるようになるが、尾部の感丘にはクブラは確認できなかった。また、このとき吻端部に1対の比較的大型のクブラを認めたが形成時期は明らかでない (Fig. 2A, B)。ふ化後 24 時間

の仔魚(全長 2.88~3.10 mm)では吻端から尾柄部にいたる両体側に 10 対の遊離感丘を認めたが、尾部後半の感丘にはクブラはまだ確認できない。ふ化後 48 時間の仔魚(全長 3.02~3.30 mm)では、前述のとおり、頭部から尾柄部の間に分布する感丘のすべてにクブラが確認された(Fig. 1A)。ふ化後 72 時間の仔魚(全長 3.09~3.55 mm)では各部位の遊離感丘とそれに付帯するクブラは一層明瞭となるが、吻端部のそれはむしろ萎縮状態と思われるような形状を示す個体もあった(Fig. 2E)。しかし、分布状態はふ化後 48 時間と変りないことから、クブラをともなった遊離感丘の定型は少なくともふ化後 48 時間には確立されるものと思われる。

考 察

感丘ならびにクブラの形成時期については魚種によって差のあることが知られている。例えば、海産魚ではシマハゼやイソギンポはふ化時にはすでに 5 対のクブラを有する感丘が形成され(Iwai, 1963a, b)、スズキ、クロダイ、イシガレイおよびクサフグではふ化前にはクブラをそなえた感丘を有することが報告されている(岩井, 1972)。一方、淡水魚ではコイは胚体期にはすでに感丘は形成されるが、クブラはふ化後 24 時間頃形成される(佐藤, 1955)。メダカはふ化後 20 時間頃、キンギョはふ化後 4 日頃形成される(Iwai, 1964, 1965)。また、オイカワ、ウグイおよびワカサギではいずれもふ化後にクブラが形成されるという(岩井, 1972)。このように、クブラの発達には淡水魚では遅く海産魚では早い傾向があり、とくに海洋浮遊性仔魚では顕著であるといわれ(Cahn and Show, 1962; Iwai, 1963a, b, 1967; 岩井, 1972)、海産浮遊仔魚にとっては外敵や索餌など生活環境の変化を感知する上でクブラをそなえた遊離感丘は極めて重要な感覚器官であることを示している。

マダイ仔魚については、すでに述べたとおり、胚体の頭部にクブラを認めているので、上述の海産魚と同様な早期形成を示すものと思われる。感丘ならびにクブラの発達経過を、マダイの近縁種であるクロダイと比較すると、クロダイのふ化直後の仔魚は眼胞後部に 1 対のクブラがあり、発育にともない逐次増加して、10 日目には体側に 10 対が形成される。また、眼胞後部のクブラは体側のものより日立って大型であるという(岩井, 1972)。マダイではふ化直後には眼胞後方には大小 2 対のクブラがあり、大型の先端はラッパ状を呈し、ふ化後 48 時間にはすでに頭部から尾柄にいたる体側に 10 対が形成される。このことから判断すると、クブラの形成時期はクロダイより多少早いように思われる。

眼胞後方のクブラは体側のものに比べて大型であることはマダイ、クロダイばかりでなく、スズキ、イソギンポ、イシガレイ、クサフグ(岩井, 1972)やコイ(佐藤, 1955)でも認められているが、マダイで観察されたラッパ形状のクブラについては他の魚種では報告がない。ふ化直後から 72 時間にいたる各時期の仔魚でいずれもラッパ形状を認めていることから、この形状は異常とは思われない。いずれにしても、遊離感丘と発生学的ならびに組織学的に同一起源とされている耳胞(羽生, 1970)に隣接してしかも初期に大型クブラをともなった感丘が形成されることは、耳胞との機能上の関係は別にして、本受容器の機能的特殊性を予測させる。

次に、クブラの形成過程と仔魚の浮遊行動との関係についてみると、ガラス水槽(50×20×30 mm、水温 19.8°C、比重 25.25)での止水観察によれば(山下, 1966)、ふ化後数時間を経過した仔魚は仰向位(または倒立位)で自然に沈降と上昇を始める。このとき沈降中の魚は槽底に近づくにつれ徐々に速度が落ち、槽底より 1~3 cm に達すると停止し、そのまま水平に移動しつつ上昇に移る。水面近くに達すると再び沈降する。それも、高い収容密度(約 50 尾/l)のため数 mm の間隔で無規則な浮沈行動を示すにもかかわらず魚は互いに接触するようなことはなかった。このような浮遊時にみられる自然な浮沈現象は微細な局所流動によることも考えられるが、数 mm 間隔で浮上と沈降を繰返す様は魚自体の調節能力の存在を予測させる。とくに、このときに示す速度の調節と転向および魚体間の接触の回避など一連の微妙な浮沈行動にはクブラが関与しているのではないかと考えられるが、その機構は明らかでない。Cahn and Shaw (1962)によれば、クブラは微細な渦流でも反応して曲がり、これによって刺激の伝達をはかるとしているが、羽生(1970)によれば、*Lota vulgaris* や *Acarima cerma* のクブラを人為的に押すと遊離縁より最大約 10 μ 動いたという。これらの事実から判断すると、クブラ基部は直立固定されたものではなく、外因による刺激の程度によっては、Cahn らの云うような曲がり反応以外に、クブラ自体の傾きも起るのではあるまいか。本研究で観察されたクブラの傾きは(Fig. 4A~C)このことを示す現象とも考えられる。ふ化後 48 時間を経過すると(水温 20.3~21.5°C)、魚体に浮遊生物が近づいたり、スポットを近づけると(魚体より約 1 cm)、仔魚は突発的に直進運動を示すようになる(山下, 1966)。これは外部刺激に対する反応が行動上に明確に現われたもので、一種の逃避行為とみなされる。このような行動が発現する時期とクブラの完成期とが一致していることは極めて興味深いことで

ある。

クブラは体表から外部に突出していながらぜい弱であり、多少の衝激でも損傷しやすいことは各研究者 (Cahn and Snaw, 1962; Iwai, 1963a, 1976; 羽生, 1970; 岩井, 1972) が一致して指摘している。このことはマダイでも同様であり、その人工飼育において、初期仔魚の運搬や移植時において取り扱いに慎重さを欠いた場合や、強い通気中での飼育ではクブラの損傷が考えられる。とくに、強い通気を施した高密度飼育の場合では、おそらく仔魚は前述の浮遊態勢の調節機能はもはや無効となり、ときには魚体間の接触や槽壁への接触 (衝突) も考えられる。このような場合、クブラの破損やときには遊離感丘の損傷も起り得る。諸感覚器の未分化な前期仔魚においてクブラまたは遊離感丘が損傷したとき、その程度にもよろうが、側線器官の形成不全などのような発育上重大な障害をもたらすことも考えられる。

謝 辞

本報のご校閲を頂いた京都大学農学部水産学教室の岩井保博士に対し深謝し、また、発表の機会を与えられた長崎県水産試験場長藤田矢郎博士に謝意を表す。

引用文献

Cahn, P. H. and E. Shaw. 1962. The first demonstration of lateral line cupulae in the Mugiliformes. *Copeia*, 1962(1): 109~114.

羽生 功. 1970. 側線器官. 魚類生理 24, (pp. 488~491). 恒星社厚生閣, 東京, 554 pp.

Iwai, T. 1963a. Development of lateral-line cupulae in the gobioid fish, *Tridentiger trignocephalus* (Gill). *Bull. Misaki Mar. Biol. Inst. Kyoto Univ.*, (4): 1~20.

Iwai, T. 1963b. Sensory cupulae found in newly hatched larvae of *Blennius yatabei* Jordan et Synder. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fisheries*, 29(6): 503~506.

Iwai, T. 1964. Development of cupulae in free neuromasts of the Japanese Medaka *Oryzias latipes* (Temminck et Schlegel). *Bull. Misaki Mar. Biol. Inst. Kyoto Univ.*, (5): 31~37.

Iwai, T. 1965. Notes on the cupulae of free neuromasts in larvae of the goldfish. *Copeia*, 1965(3): 379.

Iwai, T. 1967. 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.

岩井 保. 1972. 硬骨魚類仔魚の free neuromasts の形態について. 魚類学雑誌, 19(4): 307~311.

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.

山下金義. 1960. マダイ仔魚の行動に関する観察. 総合海洋科学, 2: 201~208.

山下金義. 1966. マダイ養殖の基礎的研究 1. 稚仔の行動について. 水産増殖, 11(4): 189~206, figs. 1~43

(850 長崎市松ヶ枝町 7-29 長崎県水産試験場)