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^{*1}

川村 軍蔵・向井 幸則・太田 開之

1983 年 1 月 31 日受理

Morphology of the Eye and Free Neuromast of Larval Ayu and Pale Chub
and its Relation to Behaviour in Water FlowGunzo KAWAMURA,^{*2} Yukinori MUKAI,^{*2} and Hiroyuki OHTA^{*3}

While ayu *Plecoglossus altivelis* and pale chub *Zacco platypus* lay their eggs on spawning beds with similar conditions in water flow and bottom sediments in rivers, the former achieves downstream migration after hatching and the latter remains in the river after its emergence from the spawning bed. To find out a possible explanation for these markedly different behaviour patterns of the larvae, the eye and neuromast which are important sensory organs in rheotaxis were examined morphologically.

Upon hatching, the larval ayu already have morphologically well-developed free neuromasts with cupula and eyes with pure cone retina while the larval pale chub have no developed sensory organs. Thereafter, the eyes and neuromasts of the latter developed fast, and upon its emergence from the spawning bed and exposure to water flow at 4 days old, these sensory organs have already developed almost as well as those of ayu. Both sensory organs of these two larvae were considered functional enough to enable the larvae to respond to water flow visually and mechanically. Therefore, it is suggested that there might be an active behavioural process governing the downward migration of the ayu, such as a choice of downward water flow or an active downward swimming.

アユ *Plecoglossus altivelis* TEMMINCK et SCHLEGEL の産卵床は細かに見ると河川によって差があるが、大まかには河川の緩やかな流れのある浅い場所で、水底は砂礫質である。¹⁻³⁾ 産着卵は石の側面と裏面に多く、沈み石の場合は卵は砂中に埋れている。¹⁾ ふ化仔魚は産卵床から流下し、湖や海へ出る。³⁾ オイカワ *Zacco platypus* (TEMMINCK et SCHLEGEL) の場合も大まかに見るとアユと同様な環境の産卵床で、卵は砂中に埋れ、ふ化仔魚は数日間砂中で過ごした後産卵床から浮上するが、流下することなく河川内に留る。⁴⁻⁷⁾ 両種は良く似た水流条件下でふ化しながら、なぜ対照的な行動が可能であるかは興味深い。向流行動は視覚と密接な関係があり^{8,9)}、仔魚の遊離感丘は水流感覚器としての機能を持つと考えられるので、¹⁰⁻¹²⁾ 本報告では、アユとオイカワ仔魚の眼と遊離感丘の形態を述べ、さらに、両種の上記の行動の違いがなぜ可能かについて考察した。

材料および方法

アユ卵は宮崎県水産試験場小林分場で人工的に採卵受

精したもので、親魚は同分場で数代に亘って飼育したものであるが、元は海産である。発眼卵を鹿児島大学水産学部の実験室に運搬し、ふ化させた。ふ化直後の個体をふ化水槽からふ化時間帯毎に飼育水槽に 5~10 尾ずつ移し、15-16°C の水温で 3 日間無給餌飼育した。仔アユはふ化後数時間で摂餌能力を持つが¹³⁾、無給餌で 10 日間は生存し得(太田、未発表)、ここで用いた仔アユはふ化後 3 日間無給餌でも死亡個体はなかった。飼育水槽内の仔アユを行動観察およびノマルスキー微分干渉顕微鏡による生体観察の後、随時オスミウム酸固定(2% オスミウム酸, 0.1 M リン酸緩衝液 pH 7.4)とブアン液固定した。前者はエタノール脱水後、臨界点乾燥、金蒸着し、主として遊離感丘の走査電顕観察に供し、後者はエタノール脱水後、パラフィン包埋、4 μ 切片、アザン染色し、光顕観察に供した。

オイカワは、鹿児島市内を流れる甲突川の中流域で捕獲した親魚から、学部の実験室で人工的に採卵し、受精させた。ふ化仔魚はアユの場合と同様にふ化水槽から飼育水槽に移し、行動と生体の感覚器の観察後随時オスミ

^{*1} 本研究の一部は文部省科学研究費補助金によった。

^{*2} 鹿児島大学水産学部漁法学教室 (Faculty of Fisheries, Kagoshima University, 4-50-20 Shimoarata, Kagoshima 890, Japan).

^{*3} 宮崎県水産試験場小林分場 (Miyazaki Prefectural Fisheries Experimental Station, Kobayashi Laboratory, Idenoyama 1091, Kobayashi, Miyazaki 886, Japan).

Plecoglossus altivelis

Fig. 1. Photomicrograph of a longitudinal section of a larva immediately after hatching. 4 μ m thick, Azan stained. Scale, 50 μ m.

Fig. 2. Photomicrograph of a longitudinal section of a 3-day old larva. 4 μ m thick, Azan stained. Scale, 50 μ m.

Fig. 3. Scanning electronmicrograph showing free neuromasts (arrows) found between the nostrils (N) of a larva immediately after hatching. Scale, 17 μ m.

Fig. 4. Scanning electronmicrograph showing free neuromasts (arrows) on the trunk of a larva immediately after hatching. Scale, 38 μ m.

ウム酸とブアン液で固定した。オイカワ仔魚は産卵床から浮上して卵黄吸収後摂餌するが⁶⁾ それよりも早いふ化後2日目からワムシを与え、22.6–24.2°Cの水温で飼育した。各種の感覚器の発達を調べるために79日間飼育したが、本報告ではふ化後10日目までの仔魚についてのみ述べた。

結 果

アユ ふ化直後は水底に沈んでいたが、5時間以上経過すると浮上し活発に遊泳した。24時間後には正の走光性を示したが、飼育期間中、明瞭な向流性は認められなかった。

内田¹⁴⁾が記述したように、胚期の眼球に黒色素胞とグアノフォアとが認められた。ふ化仔魚は眼球運動をし、十分に発達した層状構造のレンズを持っていた。角膜は多層化に至らないが形成されており、外見的には後期仔魚の眼球と大差が認められなかった。視細胞は錐体のみであり、その他の網膜構成要素が明瞭な層状を成してい

た (Fig. 1)。また、網膜から出る視神経線維束が視葉に入っているのが連続切片から確認できた。

ふ化後3日目の仔魚の網膜の組織学的所見はふ化直後のものと顕著な差は認められず (Fig. 2)、ふ化時に既に十分発達した眼を持っていると考えられた。

遊離感丘は生時に光学顕微鏡でも観察され得たが、その正確な位置と数の確認は困難であった。走査電顕用試料ではクブラの収縮が著しかったが破損は少なく、観察が容易であったので、ここでは主として走査電顕観察の結果について述べる。

ふ化時にはクブラを持った遊離感丘が2つの鼻孔の間に2対 (4個) (Fig. 3)、眼の上部と後部にそれぞれ1個、胸鰭より後部の片側体側で13–18個認められた (Fig. 4)。頭部の遊離感丘の位置と数には個体差が認められなかった。体側では左右を比較することができなかったが、片側のみの観察では個体によって明らかに異なった。Fig. 5にふ化時の仔アユの遊離感丘の分布を模式的に示した。

Fig. 5. Illustration showing the distribution of free neuromasts (triangles) of a larval ayu immediately after hatching.

Zacco platypus. Photomicrographs of a longitudinal section of a larval eye. 4 μ m thick, Azan stained. Scale, 50 μ m.

- Fig. 6. Larva immediately after hatching. L, lens; R, retina.
- Fig. 7. 6-hour old larva.
- Fig. 8. 24-hour old larva.
- Fig. 9. 39-hours old larva.
- Fig. 10. 48-old larva. Inner and outer plexiform layer are developing and annular ligament (arrow) differentiated.
- Fig. 11. 4-days old larva. The eye is well-developed and there is no remarkable morphological difference from that of a 10-day old larva.

Free neuromast of *Zacco platypus*

Fig. 12. Photomicrograph of a longitudinal section of a 3-hour old larva showing a placode (arrow) on the trunk. 4 μ m thick. Azan stained. Scale, 50 μ m.

Fig. 13. Scanning electron micrograph showing free neuromasts (arrows) on the trunk of a 4-day old larva. Scale, 50 μ m.

Fig. 14. Scanning electron micrograph showing free neuromasts (arrows) found under an eye (E) and lower jaw of a 4-day old larva. Scale, 50 μ m.

ふ化後、眼球の周辺と鼻孔の周辺に新しい遊離感丘が出現して急速に数が増え、48時間後には下顎の下側にも認められた。ふ化後3日目ではまだ管器は形成されていなかった。

オイカワ ふ化仔魚は水底に沈み、時々動くがほとんど静止していた。1日目(24時間以上経過)には動きが活発になり、水底に接したまま向流性を示した。2日目には動きがさらに活発化し、3日目には卵黄の吸収が顕著であった。4日目には水底の角に頭を突っ込むようにして集まっていた。5日目には卵黄が消失し、水底から

離れて遊泳して浮袋が認められた。

ふ化時の眼には色素は欠き、外見的には眼球を認めることができなかった。しかし、組織的には眼の原形が出来ていて、未熟な網膜と表皮から完全に分離したレンズ小胞が認められた (Fig. 6)。

ふ化後レンズと網膜が急速に成長して眼球全体が大きくなる。24時間後にはレンズ繊維が発達し、レンズが2層に分化し始めた。39時間以後は網膜細胞の分化が進み、48時間後には色素上皮層に黒色素が出現し、内網状層と外網状層が形成され始めた。また、この時に

annular ligament の分化が認められ、網膜からの視神経線維束が視葉に入り込んでいるのが連続切片より確認された。その後さらに眼の発達が進み、4日目には虹彩を持っていた。しかし、角膜は成魚のような多層構造を成しておらず、網膜に桿体細胞は認められなかった。10日目の眼は4日目のものと顕著な差は見られなかった。ふ化後4日目までの眼の発達を Figs. 6-11 に示した。

遊離感丘は、ふ化後3時間で体側表皮にブラコードとして見られ (Fig. 12)、9時間ではそれがさらに肥厚するが、支持細胞と感覚細胞との区別は不明瞭であった。

クブラを持った遊離感丘が出現するのはふ化後12時間で、それは体側に認められた。鼻孔が開いた18時間後には、眼の後部に2個、体側には片側で4個新しく出現した。39時間後には鼻孔の間の仔アユと同じ位置に4個、その後顔面部と体側に新しい遊離感丘が出現して、3日目には体側片側に19個、4日目には鼻孔と眼球の周辺および鰓蓋骨上に片側で15個、下顎下側に2個、体側片側に20個を数えることができた (Figs. 13, 14)。その後さらに遊離感丘の数が増えたが、正確な数の確認はできなかった。

考 察

オイカワ仔魚が産卵床から出る時を名越ら⁹⁾は仔魚が直線的に遊泳するふ化後3~4日と推定している。筆者の1人である向井は甲突川の産卵床の周辺で水底に沈んでいる仔魚を見ているので、浮袋が形成される以前のふ化後4日位と考えて良いであろう。アユはふ化時に既に発達した眼と遊離感丘を持っているのに比べ、オイカワは総ての感覚器が極めて未熟な状態でふ化するが、ふ化後急速に眼と遊離感丘が発達し、産卵床から出る時には両感覚器が形態的にはふ化時のアユと同程度に発達している。

仔魚の感覚器がどの時期から機能的になるかは明らかでないが、遊離感丘については岩井¹⁹⁾が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良く、その時期はクブラが完成した後のことであるので、少なくともクブラ完成以後に遊離感丘は受容器として働くようになるであろうと述べている。従って、ふ化時の仔アユに見られた十分発達したクブラを持った多数の遊離感丘は十分機能できると考えて良いであろう。また、この時の眼は組織学的に十分発達しており、摂餌能力を持ち、¹⁹⁾走光性を示すことから、ふ化時から仔アユの眼は明らかに機能していると言える。

オイカワの場合はふ化後24時間で向流行動を示すのでこの時期に頭部と体側に見られた完成したクブラを持った遊離感丘は機能できると考えられる。眼が機能するのは網膜の色素上皮層に黒色素胞が出来、視神経線維束

が視葉に入り込むふ化後48時間以後のことと思われる。両感覚器は仔魚が産卵床から出る以前に機能的になっていると考えられるが、ふ化時のアユのそれらと形態的に同程度に発達し、且つ、直線的遊泳が可能になってから産卵床から出ることは興味深い。

アユはふ化直後から、オイカワは産卵床から出た時点から水流にさらされるが、感覚器から見ると、これらの時期に両種とも水流を遊離感丘で受容でき、流された時の目標物の移動を視認できるにもかかわらず、アユは流下し、後者は抗流して河川内に留まることになる。向流性は保目標走性で説明され、周囲の目標物が見えなくなる明るさでは向流性が失われる。¹⁶⁾ ALI¹⁷⁾ はサケ類幼魚が日没後に降河するのは、目標物が見えなくなり流れと共に河を下ると述べている。小山ら¹⁸⁾は仔アユは水流のまにまに海に下ると考えており、仔アユの流下は夜間であるので、¹⁹⁾ サケ類幼魚と同様に説明できるかも知れない。しかし、この説明をオイカワに当てはめようとすると矛盾を生ずる。オイカワ仔魚の網膜には桿体が無いので、夜間、仔アユが見えない目標物に見える程視感度が高いとは考え難い。また、サケ幼魚の場合でも、なぜ降河期以前に流下しないかは ALI の説では説明できない。

河川の流行流速の微小分布を考えた場合、水は常に川下の方に流れているとは限らず、流れの無い場所や渦のような逆流もあろう。このような時空間的に非常に複雑な流れの中を、流れのまにまに受動的に降河するには不確実性が大き過ぎる。東¹⁹⁾が琵琶湖に流入する河川で行った調査では、仔アユの流下は産卵床に比較的近い地点では20時に集中し、それより下流では20時以後にもひろがった。短い時間帯に流下が集中するこの現象は、仔アユの水流の選択などの何らかの能動的な行動を考えないと説明し難い。

オイカワはふ化後早い時期に向流性を示すが、ふ化直後の仔アユは走流性が無い極めて弱い。このことは両種の遊泳能力の差だけで説明できないことは、後期仔期のアユは飼育池では3—5 cm/s で遊泳するが実験的に得た向流限界流速はそれよりかなり低い1 cm/s であったという岩井²⁰⁾の報告からも明らかである。河川に留まるオイカワにとって向流性と緩やかな流れの選択が極めて重要であるが、仔アユは川下への流れを選択できれば良いのであって向流性は重要で無いばかりでなく流下の妨げになるであろう。ふ化仔アユは遊泳が活発でほとんど静止することが無いので、無方向な動きを繰返すうちに流下に不都合な流れから脱出し、結果的に川下への流れと共に流下するという説明も可能であろうが、仔アユの十分発達した遊離感丘と高い遊泳能力を考えると、さらに能動的な流れの選択や遊泳による流下を考えても良

いのではないだろうか。

井上他²¹⁾はオイカワを含む8種類の河川魚(体長6—17 cm)の向流行動を視覚目標を与えずに水槽実験し、低照度程向流性が明瞭になったことから、側線系のような機械感覚に依存した向流行動を示唆した。オイカワ仔魚の場合も同様に、視覚の手掛りを失った時には遊離感丘に依存して向流行動を保つことができ、仔アユは逆に能動的に従流あるいは遊泳して捕食の危険の少ない夜間に確実に降下すると考えても大きな矛盾は無い。BURI and KAWAMURA²²⁾はサバヒー仔魚が海岸に大量に特定の時期に出現するのは、魚自身の能動的な行動の結果であると種々の観点から説明している。アユとオイカワの場合も、これらの仔魚の対照的に異なっているがそれぞれの合目的的な能動的行動故に種特有の生活史が保証されると考えた方が合理的と思われる。

本研究を行うに当たり、走査電子顕微鏡の使用に便宜を賜った鹿児島大学上笹貫猛氏、塚原潤三博士、多数の貴重な文献を賜った京都大学川那部浩哉博士、同岩井保博士、信州大学小山長雄博士、長崎大学千田哲資博士に深謝申し上げる。

文 献

- 1) 川那部浩哉・水野信彦・宮地伝三郎・森 主一・大串竜一・西村 登: 生理生態, 7, 145-167 (1957).
- 2) 石田力三: 日水誌, 30, 478-485 (1964).
- 3) 東 幹夫: 日生態誌, 23, 147-159 (1973).
- 4) 中村一雄: 淡水研報, 1, 2-25 (1952).
- 5) 水野信彦・川那部浩哉・宮地伝三郎・森 主一・児玉浩憲・大串竜一・日下部有信・古屋八重子: 京大生理, 81, 1-48 (1958).
- 6) 名越 誠・川那部浩哉・水野信彦・宮地伝三郎・森 主一・杉山 執・牧 岩男・斎藤洋子: 京大生理, 82, 1-19 (1962).
- 7) 水野信彦: Natural study, 11, 60-64 (1965).
- 8) J. H. S. BLAXTER: in "Marine Ecology" (ed. by O. KINNE), Vol. 1, Environmental Factors, Part 1, Willey-Interscience, London, 1970, pp. 214-320.
- 9) V. R. PROTASOV: Vision and Near Orientation of Fish, (translated from Russian), Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1970, 175 p.
- 10) P. H. CAHN and E. SHAW: Copeia, 1962 (1), 109-114 (1962).
- 11) T. IWAI: Bull. Japan. Soc. Sci. Fish., 29, 503-506 (1963).
- 12) T. IWAI: Copeia, 1965 (3), 379 (1965).
- 13) T. IWAI: Physiol. & Ecol., 12, 38-44 (1964).
- 14) 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: 日本産魚類の稚魚期の研究, 第1集(復刻版), 金子書店, 東京, 1975, pp. 18-20.
- 15) 岩井 保: 魚類学雑誌, 19, 307-310 (1972).
- 16) W. A. KENNEDY: J. Fish. Res. Bd. Canada, 8, 267-274 (1951).
- 17) M. A. ALI: Canadian J. Zool., 37, 965-996 (1959).
- 18) 小山長雄・滝沢達夫・荒井優実・伴野正利: 木曾三川資料, 2, 129-134 (1965).
- 19) 東 幹夫: 生理生態, 12, 55-71 (1964).
- 20) 岩井寿夫: 三重大学水産研報, 4, 93-105 (1977).
- 21) 井上 実・任 為公・有元貴文: 日水誌, 48, 1697-1701 (1982).
- 22) P. BURI and G. KAWAMURA: Mem. Kagoshima Univ. Res. Center S. Pac., 3 (2), 10-25 (1982).