魚類遊離感丘の成長に伴うクブラの形態変化

向井幸則, 小林 博

(1991 年 2 月 9 日受付)

Morphological Studies on the Cupulae of Free Neuromasts along with the Growth of Larvae in Cyprinid Fish

Yukinori Mukai* and Hiroshi Kobayashi*

The free neuromasts were morphologically investigated in the larvae of two cyprinid fish, *Zacco platypus* and *Gnathopogon elongatus caeruleus*. In *Z. platypus* that mainly inhabits rivers, cupulae increased in length and became flat in shape (the so-called nail type) along with growth in the larval stage. Afterwards, the cupulae became shorter during the juvenile stage. The short and nail type cupulae of *Z. platypus* seem to be adaptive to rheotactic swimming. On the other hand, in *G. elongatus caeruleus* that lives in lakes, the cupulae were long and did not change in length until the 72nd day after hatching in the juvenile stage, but it changed in shape from a stick to a flat type like marine algae (laminaria). The surface area of these cupulae is larger than that of *Z. platypus*, and therefore the cupulae of *G. elongatus caeruleus* will be more receptive to mechanical stimulus by water flow. The photographs (SEM) of neuromast showed that the direction of the best physiological sensitivity of sensory hair cells coincided with the minor axis of the outline of the neuromast area, namely the bending direction of cupulae. From these results, it was considered that the neuromasts of *G. elongatus caeruleus* have a high sensitivity not only regarding their swimming behavior but also for perceiving weak water movements caused by prey and predators.

魚類稚仔期には、側線系感覚器の一つである遊離感丘が体表上に数多く分布する。遊離感丘は稚仔魚の走流行動、摂餌行動、対敵逃避行動などに重要な役割を果たすと言われている。¹⁾ 稚仔魚の遊離感丘のクブラは体表面上に突出しているために、直接外部刺激を受ける。したがって、その形態が遊離感丘の感度と大きな関係があると考えられる。これまで、稚仔魚の生態とクブラの形態との関係について調べた報告は少ない。^{1,2)}

本報告では、生息環境の異なるオイカワ *Zacco platypus* とホンモロコ *Gnathopogon elongatus caeruleus* の稚仔魚について、その成長に伴うクブラの形態変化を調べた。オイカワは主に河川中流域に生息し、^{3,4)} 稚仔魚は常に流水刺激を受ける環境下にある。ホンモロコは湖に生息し、^{4,5)} オイカワとは全く異なる環境に生息している。このように生活様式の異なる魚種について、クブラの形態を比較し行動との関係を考察した。

なお、従来の報告ではクブラに数種類のすじが観察されることが指摘されている。しかし、そのすじについて詳細な報告はなされていない。両魚種のクブラは仔魚の成長に伴い棒状⁶⁻¹⁰⁾ から平たいツメ型¹¹⁻¹³⁾ のクブラへ

と変化した。ツメ型クブラの側面に明瞭な縦のすじが観察された。このクブラのすじは弱電魚 *Eigenmannia* の一種¹⁴⁾ で報告された Ribbon-like structure に似ているが、それはツメ型クブラの周辺が薄い膜状を呈することによって観察されるものと考えられた。本研究でもホンモロコにおいてクブラの周辺の薄い膜が大きくひだ状にしゅう曲し、あたかも海藻のコンブの様な形を呈し、従来のツメ型クブラより一層伸長したものが観察された。これらのことについてとくに報告する。

材料および方法

オイカワは親魚を奈良県下を流れる富雄川で採集し、研究室で人工受精により卵を得て、ふ化、飼育したものである。室温 18~28°C で飼育し、配合飼料を与えた。ホンモロコは滋賀県水産試験場より分譲を受けた発眼卵、および同じく分譲を受けた親魚から研究室で人工受精により得た卵について、それぞれ、ふ化、飼育したものである。飼育水温は 18~22°C で、配合飼料を与えた。

生体のクブラ観察には、位相差顕微鏡を用いた。ホロ

* 近畿大学農学部水産学科 (Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Kinki University, Nakamachi, Nara 631, Japan).

Fig. 1. A, B, scanning electron micrographs (SEM) showing the cupulae of free neuromasts. Scale bar, 10 μm ; A, cupula, fully developing into a flat shape, located in the head of 7-day larva in *Z. platypus*. Longitudinal striations are clearly observed in the cupula. B, cupula, developed considerably in the trunk of a newly hatched larva in *G. elongatus caerulescens*. C, D, photomicrographs (phase-contrast) showing the cupulae in living larvae. C, located in the trunk of 7-day larva in *Z. platypus*: left, front view, right, lateral view. D, located in the head of 2-day larva in *G. elongatus caerulescens*.

ウグラス上で、稚仔魚の尾部をセルフィンで挟み、腹位または背位に固定して観察した。麻酔薬は MS222 の 50~100 ppm, またはウレタン 0.7~1.0% を用いた。走査電子顕微鏡 (JSM, T-200) による遊離感丘およびクブラの観察には、供試魚をカルノフスキー氏液で固定した。観察にあたってはエタノール脱水後、酢酸イソアミルに移し、臨界点乾燥後、金スパッタリングを行った。

結 果

クブラ出現の時期 オイカワふ化直後の仔魚では、走査電子顕微鏡 (SEM) により未発達の小な遊離感丘が頭部および体側に確認できたが、クブラは認められなかった。しかし、ふ化後 1 日目のもので棒状のものや、やや扁平したクブラが観察された。7 日目になるとよく発達した、そしてかなり扁平したツメ型のクブラが体側にも頭部にも確認できた (Fig. 1, A)。Fig. 1, C は同じく 7 日目のオイカワ体側のクブラで、同図左がクブラの正面から観察したもの、右が側面からのものである。正面

から見ればクブラはかなり幅の広がったものであることがわかる。ホンモロコでは、ふ化直後の仔魚の遊離感丘に、かなり発達した棒状のクブラが頭部および体側に見られた (Fig. 1, B)。Fig. 1, D はホンモロコふ化後 2 日目頭部のものである。

クブラの長さ 生体観察から、両種ともに長短様々なクブラが見られた。クブラのおよその長さは、オイカワでは 50~150 μm , ホンモロコでは 100~250 μm であった。観察個体の頭部および体側における最も長いものから 5 番目までのクブラについてその長さを測定した。Fig. 2 は成長に伴うこの長さの変化を示したものである。この図によると、ホンモロコでは観察期間中ほとんどクブラの長さが変化していない。しかし、オイカワでは次のように、変化した。ふ化後 2 日目のクブラの長さは、頭部、体側ともに 50~60 μm である。5 日目には頭部で最大 150 μm のクブラが見られ、かなり伸長している。体側のものは、長さ 50~120 μm の範囲であり、体側の前部にあるものほど長い。その後 24 日目には、体

Fig. 2. Change in length of the cupulae with growth of fish. Each value indicates the mean and standard deviation of the five measurements obtained in decreasing order of the longest cupula. Broken lines imply the process of sinking into a lateral organ. Circles, *G. elongatus caeruleus*; Triangles, *Z. platypus*; Open, located in head; Closed, in trunk.

側のクブラの最長のものも、頭部のものとはほぼ同じ 160 μm 前後となる。約 42 日目のものは短くなり、頭部、体側ともに最長のもので、60~80 μm の範囲である。約 85 日目では光学顕微鏡ではクブラは観察出来なかった。

ここでクブラの長さや成長段階との関係をみるために、本研究で観察した両種の成長段階の区別を中村⁴⁾に従って述べる。オイカワではふ化後 4 日目に仔魚後期に移行し、約 42 日目のものでは稚魚期へ移行直前の形態をもち、約 85 日目のものは鱗が出現していた。ホンモロコではふ化後 5 日目に卵黄を吸収し、仔魚後期となる。その後 53 日目のものでは、ほぼ各鱗が完成し稚魚期に移行し始めていた。約 72 日目のものでは、鱗が体側に現れ始めていた。したがって、ホンモロコでは仔魚期から稚魚期の鱗が出現し始める頃まで、クブラの長さはそれ程変化しない。一方、オイカワでは、仔魚期にクブラは伸長し、その後稚魚期に短くなると言える。Fig. 2 に示す値は体表上のみのクブラの長さである。しかし、両種ともにふ化後約 55 日目の成長の進んだ、体側に鱗が現れたものを SEM で観察すると、オイカワでは頭部、体側ともに管器が形成されつつあったが、ホンモロコでは未だ管器の形成は始まっていなかった。オイカワでは約 100 日目のもので管器がほぼ完成していた。したがって、オイカワのクブラの長さが成長に伴って小さくなっているのは、管器形成に伴うものと考えられる。

クブラと刺激受容方向 感覚毛の配列状態を知るために、遊離感丘のクブラを除いた SEM 像を Fig. 3 に示した。これらの写真には感覚毛の極性を示す一定の配列

が明らかに見られる。クブラが刺激を受けてたむむ方向と、遊離感丘のいわゆる sensory strip における感覚細胞がもつ刺激受容方向との関係について述べる。一個の感覚細胞の感覚毛は、一本の太い動毛とその片側から動毛を囲む 30~40 本の不動毛群とで構成されている (Fig. 3, H, I)。感覚細胞の刺激受容方向は、不動毛から動毛への向きと言われている。¹³⁾ 遊離感丘の中の感覚細胞は、感覚毛の配列がそれぞれ反対の向きのものが、およそ一対一に対をなして存在している。したがって、Fig. 3, I に示した遊離感丘の最大刺激受容方向は、感覚毛の極性を示した同図 J の矢印の向きとなり、それはクブラ基底部の横断面における楕円形をした輪郭 (いわゆる outline of neuromast area) の短軸の方向となる。さらに、この輪郭上に位置するクブラの形態から考えると、最大刺激受容方向は偏平したクブラのたわみやすい方向と一致していた。したがって、両種ともに体側にある遊離感丘を最大刺激受容方向からみると、仔魚前期には魚の前後方向型のものが圧倒的に多かったが、仔魚後期には背腹方向型のものもだいに増加してきた。また、頭部における遊離感丘では、最大刺激受容方向は眼を中心とした同心円上の接線方向にあった。なお、仔魚の成長に伴い遊離感丘は増加したが、ホンモロコの方が多く、とくにその頭部のものが多かった。

クブラの形態変化 両種ともに、クブラは仔魚の成長に伴い、次第に棒状のものから幅の広がった偏平な形に変化していった。そこで、前述の遊離感丘の輪郭が示す楕円形の長軸と短軸を SEM 像から計測した。この計測

Fig. 3. Scanning electron micrographs (SEM) showing neuromasts removed cupulae in *Z. platypus* (A-D, I) and in *G. elongatus caeruleus* (E-H): White thick scale bar, 1 μm ; White thin scale bar, 10 μm : A, E newly hatched larvae; B, 1-day larvae; C, F, 7-day larvae; D, G, 34-day larvae, and the shape of the neuromast outline area is changing from a round to an elliptic shape. H, lateral view of neuromast in the trunk of 7-day larva. I, showing the sensory strip of neuromast in the trunk of 7-day larva; K, kinocilia of hair cells; S, stereocilia; J, map showing opposite polarity of hair cells of I, each arrow pointing from the stereocilia to the kinocilia.

Fig. 4. Changing in ratio of flat shape in neuromasts with growth of fish. Ratio is calculated as the proportion of longitudinal length to the width of the neuromast outline area. Open circles, *G. elongatus caerulescens*; Closed circles, *Z. platypus*. Each value indicates the mean and standard deviation of ten neuromasts in the trunk. In both species, the ratio changing from a round to an elliptic shape during an early stage suggests that the cupulae become flat in shape from a slender stick-type one.

にはクブラの存在下では測定が困難になるので、カセイソーダ 10~50 ppm でクブラを溶かした後に魚体を固定したものを用いた。また、SEM 像において遊離感丘の輪郭を真正面から測定するために、SEM のユーセントリック試料装置によってその観察角度を調節した。Fig. 4 はこの長軸/短軸（偏平率）を魚の成長に対して描いたものである。各測定値は前述の刺激受容方向が前後方向の遊離感丘を選び、体側の前から 10 個を選んで測定した。クブラは遊離感丘の全体を覆っているが、⁴⁾ 本実験においてもこの事は生体観察において確認できたので (Fig. 1, C), 上述の長軸/短軸の比はクブラの偏平の度合を反映しているものと考えられる。したがって、Fig. 4 はクブラが棒状から偏平した形に変化していく過程をよく現している。この変化は Fig. 3, A-G の写真に示されているように、遊離感丘の輪郭の短軸の成長に比べ、長軸方向が大きく伸長するために起こるものであり、短軸方向が薄くなることではない。Fig. 4 によれば、この変化は仔魚前期に起こり、ふ化後 10 日目前後までに偏平した形に変化していることがわかる。オイカワとホンモロコの成長に伴うクブラの形態変化を、Fig. 5 に模式的に示した。オイカワは 7 日目のもので、かなり偏平したツメ型をしているが、42 日目のものはさらに短いツメ型のクブラへと変化していった。Fig. 6, A にその側面からの写真を示す。ホンモロコでは、ふ化直後のものは Fig. 1, B に示すように棒状であるが、7 日目になると横幅の広がった偏平した形になっている。しかし、オイカワに比べると偏平率は Fig. 4 にも示すようにその平均値は小さい。ホンモロコの 28 日目には長さは変わらず、側面像も太く、正面像は幅の広い、あたかも海藻のコンブのようなクブラが観察された。これについては次に項を改めて述べる。

コンブ状クブラ オイカワ、ホンモロコともにクブラ

Fig. 5. Schematic diagrams of the shape of cupulae in relation to fish growth. L, lateral view; F, front view, Numerals, number of days after hatching. Cupulae of *Z. platypus* are seen to resemble a nail in the 42-day juvenile, those of *G. elongatus caerulescens*, like an algae (laminaria) in the 28-day larva and in the 72-day ones, further folded in the margin.

Fig. 6. Photomicrographs (phase-contrast) showing the cupulae in living larvae. A, in *Z. platypus*; Others, in *G. elongatus caerulescens*; A, located in the trunk of the 42-day larva, the so-called nail-shaped cupula; B, located in the head of the 24-day larva: B₁ and B₂ are the same cupula, but these were obtained by changing the focus distance of the microscope. One spiral line was observed in each B₁ and B₂; C, another cupula observed in the approximate lateral view: the margin of the cupula appears to be a thin bent membrane; D, located in the head of the 28-day larva: the cupula was observed from the vertical plane against the lateral side shown in B. The shape of cupula is the so-called algae (laminaria); E, located in the head of 72-day juvenile: the margin of the cupula appears to a membrane which is much more bent.

の側面に明瞭な縦のすじが観察された。それは真っすぐなもの、ラセン状にしゅう曲したものなどである。とくにホンモロコでは、多くのクブラでラセン状の縦のすじが見られ (Fig. 6, B-D), オイカワでは真っすぐなものが多く見られた。このすじは光顕観察時に焦点深度を変えると、それぞれ模様の違うすじが一本ずつ合計二本観察された (Fig. 6, B₁, B₂)。そしてクブラをやや斜めの角度から観察したもの (Fig. 6, C), さらに、クブラを真正面から観察したもの (Fig. 6, D) では、周辺が薄く、ひだ

状にしゅう曲していた。したがって、クブラの側面に現れる縦のすじは、クブラの周辺が薄い膜状を呈しているために観察されるものと考えられる。Fig. 5 の側面図に示したすじは、観察されたものを模式的に描いたものである。ホンモロコ約 72 日目のものでは、さらに周辺が著しくしゅう曲したものが観察された (Fig. 6, E)。また、真っすぐに見えるすじについてはその周辺がしゅう曲せずに伸びているために見られるものと考えられる。したがって、オイカワのツメ型クブラにおいても、ホンモロ

コのコンプ状クブラにおいても、周辺が薄い膜状を呈していることに変わりはない。Fig. 3, A-G に示すように、クブラの形は遊離感丘の輪郭が規定することは明らかである。遊離感丘は発達に伴いその輪郭の長軸方向が伸び、Mantle cell の領域であるその先端が細いくさび形になり、扁平上皮にくい込むような形へと変化している。この時にクブラの側面に縦のすじが見られるようになる。したがって、クブラのこのすじはこのくさび形の上にクブラの周辺が薄い膜として存在することによって生じるものと考えられる。なお、コンプ状クブラについては、頭部切断による即殺仔魚によっても、ウレタン麻酔魚と同様のものが観察されたので、麻酔薬の影響による収縮とは考え難い。

その他、クブラには別の種類のすじが観察された。それはクブラを正面から見た場合に見られるもので、細いすじがクブラの長軸の方向に幾本も観察された (Fig. 6, D)。このすじはもちろん SEM 像によっても明らかに見られた (Fig. 1, A)。

考 察

オイカワ、ホンモロコの遊離感丘における感覚細胞の配列は他の魚種と同様に観察され、¹⁸⁻¹⁹⁾ 本実験でもそれぞれの遊離感丘は一方の最大刺激受容方向をもつことが明らかになった。遊離感丘が外部刺激を受容する過程はまずクブラがたわみ、その刺激が感覚毛へ伝わり、感覚細胞が興奮することである。¹⁵⁾ 稚仔魚の体表面の遊離感丘は、クブラが体表面から外部へ突出しているもので、クブラが直接外部刺激を受ける。そのためのクブラの形態は遊離感丘の感度を左右する重要な意味を持つと考えられる。

河川に生息するオイカワ稚仔魚の場合は、流水環境下にあるため魚の生活にとってはゆるやかな流れを選択することが極めて重要であると思われる。²⁰⁾ 高村²¹⁾によれば、オイカワ稚仔魚の河川における生息場の流速は、魚の全長に比例しているという。オイカワは産卵床を出る時にはすでに遊離感丘が出来ているので、高村²¹⁾の結果は、稚仔魚の遊泳能力のみならず、遊離感丘を含む側線系感覚器官が流速選択にあずかることを示すものであろう。

オイカワのクブラはホンモロコに比べると短い。クブラは仔魚期に伸長し、その後稚魚期に短いクブラに変化している。また、産卵床から浮上する時期はふ化後4日目前後と言われているが、²²⁾ Fig. 4 に示すように、その時期に急速にクブラの偏平率が大きくなり、ツメ型のものへと変化していく。ツメ型クブラではそのたわむ方向

が感覚細胞の最大刺激受容方向と一致している。これは *Eigenmannia*¹⁴⁾ での報告と同様である。また、体側の遊離感丘は前後方向型のものが多い。その結果、体側の遊離感丘に限れば、河川で向流している魚では頭から尾への方向の流水刺激に、選択的に応じているものと言える。このようなオイカワのクブラの形態は、その流水環境下における生活様式を反映した合目的な適応をしていると考えられる。

一方、ホンモロコは、オイカワに比べると静水に近い湖に生息し、卵は水草などに産みつけられる。^{4,5)} オイカワに比べると生息する環境から受ける水流刺激は小さいものであろうと推察される。ホンモロコのクブラの長さはふ化後約72日目まで、あまり変化しなかった (Fig. 2)。また、このクブラはオイカワに比べると偏平率が小さく、そして仔魚前期のクブラは棒状に近い。棒状のクブラではその形態からみれば、全方向からの刺激によりたわむと思われる。感覚細胞の動毛を囲む不動毛群は、その片側をかなり広範囲な角度から囲んでいるので、棒状のクブラがたわむ時、かなり広い角度からの刺激にも感覚細胞は応ずることが出来ると考えられる。このことは、ホンモロコの生息場が空間的な広がりを持ち、広角度から刺激がくると考えれば、このクブラの棒状の形態はよく理解できる。

成長が進み、ホンモロコ仔魚後期に見られるようになったコンプ状クブラの特徴は、長いクブラの横幅が広がったために、遊離感丘の最大刺激受容方向に対するクブラの表面積が大きくなることであり、さらにその周辺が薄い膜状を呈してしゅう曲していることである。この遊離感丘では、最大刺激受容方向は表面積の大きな方向、つまりオイカワのツメ型クブラと同様に選択的な一方方向であると考えられる。しかしながら、この形態のクブラが確認される時期には、頭部、体側ともに遊離感丘の数が増加している。その体側における遊離感丘は最大刺激受容方向から判断すると、仔魚前期には魚の前後方向型のものが圧倒的に多いが、仔魚後期には背腹方向型のものもしだいに増加している。また、頭部における遊離感丘では、その最大刺激受容方向は、アユ、* ニゴロブナ、* シクリッド科の *Oreochromis aureus*²³⁾ および *Eigenmannia*¹⁴⁾ と同様に、眼を中心とした同心円上の接線方向にあって、遊離感丘は眼を囲むように分布する。これらの遊離感丘の分布の増加から考えると、後期仔魚では個々の遊離感丘はしだいに選択的な刺激受容方向をもつようになるが、それが重なりあい、総合して空間的に広範囲な角度からの刺激受容を可能にしていると言える。

オイカワ稚魚の食性は雑食ではあるが、主に藻類²²⁾

* 向井幸則・小林博：平成2年度日本水産学会春期大会講演要旨集，469 (1990)。

であることに対して、ホンモロコ稚魚の食性は主に動物プランクトン⁶⁾と言われている。さらに、ホンモロコの場合、湖というその生息環境から推察すると、この型のクブラは走流行動のみに適したものではなく、餌生物の動きや外敵の接近などによって起こる微弱な瞬間的な水粒子の乱れを察知するという、摂餌行動や対敵逃避行動などに適したものではないかと思われる。生息環境の異なる魚種についてのこのようなクブラの形態の違いは成魚のものであるが、Teyke²⁾による *Astyanax* 属の二種についての報告がある。Blind cave fish である *Astyanax hubbsi* と Sighted river fish の *Astyanax mexicanus* との比較である。*A. hubbsi* のクブラは長く最大 300 μm で遊離感丘も大形であるが、*A. mexicanus* のクブラは、はるかに短く遊離感丘も小形である。Teyke²⁾ は *A. hubbsi* の長いクブラをもつ遊離感丘は、高い感度を持つと考察している。ホンモロコとオイカワのクブラに見られた形態上の違いも *Astyanax* と同様にその生息環境を反映したものと考えられる。

クブラに見られるすじについては、次の様に二種類に分けることが出来る。一つはクブラの側面から見た時に観察されるものであり、Vischer¹⁴⁾ によって報告された Ribbon-like structure に相当するものである。Vischer¹⁴⁾ は *Eigenmannia* のクブラにおいてラセン状に観察された Ribbon-like structure はクブラの中心部分と周辺部分を分けるものと述べている。しかし、本実験結果ではクブラの周辺がしゅう曲した膜状を呈していることが明らかとなったので、これがすじとして観察されるものと考えられる。したがって、しゅう曲していることが水流刺激を受けるクブラの表面積をより大きくすることになり、これは感度の増大に役立つことが推察され、生理学上の興味がある。また、このすじはアユ、ニゴロブナのクブラにおいても同様なものが観察されているので、ツメ型クブラの周辺は一般的に薄い膜状を呈しているのではないかと考えられる。他の一つはクブラを正面から見た場合に観察されるもので、一本のクブラに幾本も観察される細いすじである。⁸⁻¹⁰⁾ 本研究に用いた魚種でも、生体および SEM 像による観察において、このような幾本ものすじが観察された。このすじの本質についてはクブラから感覚毛への刺激の伝導系と言われているが、⁸⁾ これについては本研究では検討しなかった。

謝 辞

本研究を行うにあたり、ホンモロコ発眼卵および親魚

を提供していただいた滋賀県水産試験場、藤原公一氏に御礼申し上げる。また、貴重な御教示および採集にご協力をいただいた上野紘一博士および中村聡一氏に深謝申し上げます。

文 献

- 1) 岩井 保: 魚類学雑誌, **19**, 307-311 (1972).
- 2) T. Teyke: *Brain Behav. Evol.*, **35**, 23-30 (1990).
- 3) 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: 京都大学理学部 生理生態学研究業績, **81**, 1-41 (1958).
- 4) 中村守純: 日本のコイ科魚類, (財) 資源科学研究所, 東京, 1969, pp. 117-125, 224-231.
- 5) 中村守純: 日水誌, **15**, 88-96 (1949).
- 6) T. Iwai: in "Lateral Line Detectors" (ed. by P. Cahn), Indiana Univ. Press, Bloomington, 1967, pp. 27-44.
- 7) T. Iwai: *Bull. Misaki Marine Biol. Inst., Kyoto Univ.*, **4**, 1-20 (1963).
- 8) T. Iwai: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **29**, 503-506 (1963).
- 9) T. Iwai: *Bull. Misaki Marine Biol. Inst., Kyoto Univ.*, **5**, 31-37 (1964).
- 10) T. Iwai: *Copeia*, **1965**, 379 (1965).
- 11) 勝木保次: 科学, **40**, 513-522 (1970).
- 12) G. Kawamura and K. Ishida: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **51**, 155-165 (1985).
- 13) G. Kawamura and N. Washiyama: *Trans. Amer. Fish. Soc.*, **118**, 203-213 (1989).
- 14) H. A. Vischer: *Brain Behav. Evol.*, **33**, 205-222 (1989).
- 15) 古河太郎, 石井義久: 生物物理, **7**, 243-257 (1967).
- 16) A. Flock: *Acta Oto-Laryngol., Suppl.*, **199**, 1-90 (1965).
- 17) J. H. S. Blaxter, J. A. B. Gray, and A. C. G. Best: *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, **63**, 247-260 (1983).
- 18) J. Janssen, S. Coombs, D. Hoekstra, and C. Platt: *Brain Behav. Evol.*, **30**, 210-229 (1987).
- 19) T. Iwai: *Nippon Suisan Gakkaishi*, **49**, 1935 (1983).
- 20) 川村軍蔵, 向井幸則, 太田開之: 日水誌, **49**, 1527-1532 (1983).
- 21) 高村健二: 日生誌, **29**, 295-306 (1979).
- 22) 名越 誠, 川那部浩哉, 水野信彦, 宮地伝三郎, 森 主一, 杉山幸丸, 牧 岩男, 齊藤洋子: 京都大学理学部 生理生態学研究業績, **82**, 1-19 (1962).
- 23) J. F. Webb: *J. Morphol.*, **202**, 53-68 (1989).