

瀬戸内海の硬骨魚の半規管に関する形態計測学的研究 — 特に運動能との関係 —

田 村 聡 一 郎

広島大学医学部解剖学第二講座 (主任: 片岡勝子教授)

受付 平成 12 年 9 月 8 日

受理 平成 12 年 10 月 24 日

魚類の耳石に関する研究の多くは耳石組成についての研究であった。しかし、魚の運動能と迷路、特に三半規管の形態と関連づけた研究はほとんどなかった。同じ魚類でも運動量や頭部を基準とした泳ぐ方向性や特性の異なる種類では、その三半規管の形態や機能は当然のことながら異なることが予測される。そこで、各種の魚の運動能と三半規管の形態との関係について検討した。

ボラ、サバ、タチウオ、アジ、キス、メバル、ヒラメの7種類の魚を対象とし、魚の頭部を左右に分割し固定した後、三半規管を取り出し観察を行った。ヒラメについてはふ化後経時的に観察を行った。また、二半規管であるヤツメウナギについては電子顕微鏡による観察を行い、以下の結果を得た。

- 1) 頭部の大きさと三半規管の大きさには相関関係が見られた。しかし、頭部の大きさが 180 mm を超える群では、三半規管の大きさは頭部の大きさに無関係であり一定の値 (14.8 mm) を示した。
- 2) 各半規管のなす角度は、俊敏な運動能力をもつ魚であるキス、メバル、アジでは直角に近い値を示したが、俊敏な運動能力をもたないと思われるボラ、サバ、タチウオおよびヒラメにおいては直角より大きくはずれていた。特にヒラメの各半規管のなす角度はいずれも鋭角であり、三半規管の位置は眼のずれ分だけがずれていた。魚の種類により各半規管のなす角度や形態は異なり、運動能との関連性が示唆された。
- 3) ヤツメウナギの感覚細胞の構造は球形囊斑においては一本の長い動毛と数十本の階段状に整列した不動毛で構成されていた。二半規管のヤツメウナギでは前後の半規管膨大部上の感覚細胞では、動毛が卵形囊側に位置した。また、球形囊斑も卵形囊斑も存在することが観察された。

Key words : 魚の運動能, 三半規管の形態, 瀬戸内海硬骨魚, 三半規管の角度, ヤツメウナギ

動物の運動能に内耳前庭迷路が関与することは周知の事実である。哺乳類の前庭迷路の研究は、これまで多くの研究者によってなされ、ヒトにおいては前庭迷路とめまい、動揺病³⁾、今日では宇宙酔い^{9,10)}との関係など数多くの研究がある。しかしながら、古来より前庭器は迷路と名づけられ、側頭骨の骨内に存在するために、その構造と機能には不明な点が多くあった。近年、骨迷路の表面解剖法^{1,22)}と電子顕微鏡による微細構造の観察法^{4,6-8,16-18)}の発達により、これらの構造が次第に明らかになるとともに、細胞レベルでの機能の解析が行われ、半規管並びに耳石器の機能が明らかになってきた。

迷路は動物の系統発生学上古い感覚器でありながら、耳石器は重力、遠心力、直線加速度に、半規管は回転に関係があるということが理解されているのみであった^{24,25)}。魚の前庭器に関する研究は1600年代にさかのぼり¹⁹⁾、耳石の存在、三半規管の存在については Scarpa も硬骨魚 (川魚) について報告をしている。魚類の耳石に関する研究は Aelianus と Plinius (1610) が硬骨魚に2ヶの耳石の存在することを発見し、次いで Casserius (1610) も同じく2ヶの耳石の存在を確認していることを嚆矢として¹⁹⁾、多くの研究者によりなされているがその多くは魚の生育と耳石組成との関係についての研究であり²¹⁾、魚の平衡器と運動に関する

る研究は見られない。

動物は固有の運動能をもち、基本的には平衡器である前庭迷路の機能のもとに運動している。しかし、魚の運動能を迷路、特に三半規管の形態と関連づけた研究はほとんどない。魚の運動の種類としては、アジやサバのように俊敏な回遊魚、タチウオのように水面近くで立ち泳ぎ浮遊する魚、ヒラメのように海底でじっとしていることの多い魚などに大別される。同じ魚類でも運動量や頭部を基準とした泳ぐ方向性や特性の異なる種類では、当然のことながらその三半規管の形態や機能は異なることが予測される。そこで今回、私は各種の魚の運動能と三半規管の形態との関係について検討した。また、円口類のヤツメウナギは最も下等な脊椎動物で、平衡を司る一つの耳石器と回転運動のための二つの半規管を持つ動物として知られているので、他の魚との比較のため検討した。

材料と方法

1. 対象

ボラ (スズキ目ボラ亜目ボラ科ボラ *Mugil cephalus*) : 9匹, サバ (スズキ目サバ亜目サバ科マサバ *Scomber japonicus*) : 11匹, タチウオ (スズキ目サバ亜目タチウオ科タチウオ *Trichiurus japonicus*) : 12匹, アジ (スズキ目アジ亜目アジ科マアジ *Trachurus japonicus*) : 2匹, キス (スズ

キ目スズキ亜目ニベ科シロギス *Sillago japonica*) : 6匹, メバル (カジカ目カジカ亜目フサカサゴ科メバル *Sebastes inermis*) : 4匹, ヒラメ (カレイ目ボウズガレイ亜目カレイ科カレイ *Paralichthys olivaceus*) : 3匹の7種類の成魚を対象とした。材料は主に鮮魚店、生け簀料理店、釣りにより入手したが、特にヒラメはカネト水産株式会社、ヤツメウナギは東京大学水産試験場より寄贈された。ヒラメは生後30日目ぐらいまでの稚魚は他の魚と同様に背腹軸を重力と同じ方向に向けて泳ぐが、生後50日以上成魚は海底にじっとしていることが多い。そこで、ヒラメについては、ふ化後14日目 (5匹), 17日目 (5匹), 24日目 (5匹), 49日目 (3匹) について観察を行った。また、二つの半規管しかもたない円口類のヤツメウナギ3匹 (成魚) についても観察を行った。

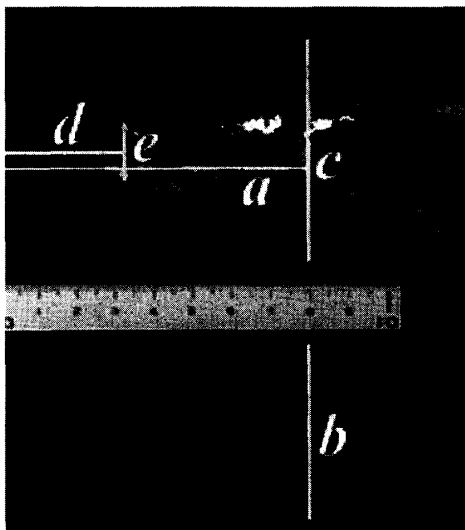
2. 試料の作成

魚の頭部を正中線に沿って (ヒラメは背腹軸に沿って) 左右に分割し、2.5%グルタルアルデヒド (0.1 M 磷酸緩衝-pH 7.4) に3日以上常温で浸漬固定した。その後、実体顕微鏡下で三半規管を取り出し、計測と観察を行った。

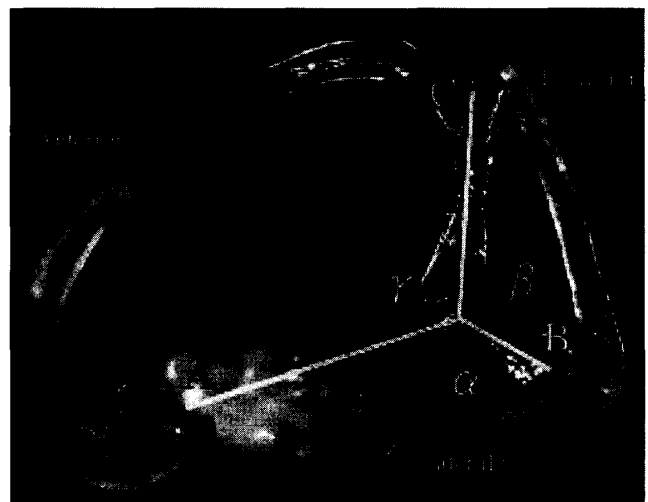
3. 測定方法

1) 頭部の測定

頭部の各部位について下記の項目を測定した。測定部位を Photo. 1-a に示す。



(a)



(b)

Photo. 1. (a) Measurement of the head. a: Nose-gill length, b: Width of head, c: Height of head, d: Nose-eyeball distance, (b) Measurement of semicircular canals.

A, B, C: distance

α , β , γ : angle

- a：鼻先からエラ部までの距離 (mm)
- b：エラ部における頭部の幅 (mm)
- c：エラ部における頭部の高さ (mm)
- d：鼻先から眼球の角膜中心までの距離 (mm)
- e：眼球の直径 (mm)

2) 三半規管の測定

三半規管の各部位について下記の項目を実体顕微鏡下で測定した。Photo. 1-b に測定部位を示す。

- A：総脚の下端から前半規管膨大部中心までの距離 (mm)
- B：総脚の下端から後半規管膨大部中心までの距離 (mm)
- C：総脚の下端から上端の分岐点までの距離 (mm)
- α ：前半規管と後半規管のなす角度 (度)
- β ：前半規管と外側半規管のなす角度 (度)
- γ ：後半規管と外側半規管のなす角度 (度)

4. 解析方法

魚頭部の測定値より、「頭部の大きさ」を示す指標として $(a + b + c)$ の値を算出した。また、種差や個体差を調整した「頭部長さの形状」を示す指標として a/c を、「頭部厚さの形状 (輪切り)」を示す指標として b/c を、「頭部における眼の位置」を示す指標として d/a を算出した。三半規管については、「三半規管の空間における大きさ」を示す指標として $(A + B + C)$ の値を算出した。三半規管総脚の下端から各部位までの距離を「三半規管の大きさ」で除した、 $A/(A + B + C)$ 、 $B/(A + B + C)$ 、 $C/(A + B + C)$ の値を算出した。

上記算出した値及び測定値を魚類別に比較した。魚群間の測定値の検定には、ノンパラメトリック多重比較検定 (Kruskal-Wallis 検定) を行った。また、頭部形状と前-後半規管角度の関連性、頭部の大きさと三半規管の空間における大きさの関連性の検討には回帰分析を行った。

5. 電子顕微鏡による観察

1) 走査型電子顕微鏡 (Scanning electron microscope) による観察

魚の頭部を正中線に沿って左右に分割し、リン酸緩衝液で pH 7.4 に調整した 2.5% グルタルアルデヒド液中 (0.1 M リン酸緩衝液, pH 7.4) にて 1 時間浸漬固定し、膜迷路を摘出後、1% 四酸化オスミウム溶液 (4℃) 中に 2 時間固定、エタノール系列で脱水後、酢酸イソアミルで置換、臨界点乾燥 (CO₂) 後、プラチナイオンスパッターでコーティングを施し、HITACHI S800 走査型電子顕微鏡で観察した。

2) 透過型電子顕微鏡 (Transmission electron microscope) による観察

魚の頭部を正中線に沿って左右に分割し、脳を除去し、可及的に速やかに 2.5% グルタルアルデヒド液中に投入した。グルタルアルデヒド内で膜迷路を摘出し、2.5% グルタルアルデヒド溶液 (4℃) 中に 1 時間固定、リン酸緩衝液で 30 分洗浄した。つづいてペロナール緩衝液で pH 7.4 に調整した 1% 四酸化オスミウム液 (4℃) 中に約 2 時間固定後、エタノール系列にて脱水、EPON 812 にて包埋した。

メバルの半規管膨大部は実体顕微鏡下で前半規管、後半規管、外側半規管にわけ、Epon 812 に包埋した。

超薄切片は Porter-Blum I 型超ミクロトームを用いて作製し、飽和酢酸ウランと Millonig の鉛による 2 重染色後、JEOL 100CX で観察した。

結 果

1. 魚の形態

魚の形態については Table 1 に示すごとく紡錘形 (flat type) と側扁形 (spindle type) に分類される。

2. 頭部の形状

頭部の測定結果を Table 2 に示す。鼻先からエラ部までの距離 (a) はタチウオ (129.2±3.58 mm) が、頭部の幅 (b) はヒラメ (106.7±8.82 mm) が、頭部の高さ (c) はタチウオ (82.1±1.14 mm) がそれぞれ最も大きかった。また、鼻先から眼の中心までの距離 (d) は、メバルが最も小さい値 (18.5±0.5 mm) を示した。なおヒラメの頭部の高さとは幅は魚の泳ぐ方向と向きで上下を決定したため、扁平な部分を頭部の幅とした。

魚の種類および各個体差を調整して「頭部長さの形状」を比較すると、頭部の大きさに対する頭部の長さの比率の最も大きいのは、ヒラメ (3.4±0.54) で他の魚類と比較すると大きく値が離れていた。長さの比率が小さいのはメバル (0.9±0.03) であった。頭部の大きさに対する頭部の厚さの比率 (頭部厚さの形状) の大きいのもヒラメ (4.4±0.03) であり、これも他の魚類と大きく値が離れていた。また、厚さの比率が小さいのはタチウオ (0.3±0.01) であった。

「頭部における眼の位置」を示す指標については、その値が小さいと眼は鼻先に近いことを示すが、ヒラメ、ボラが小さい値 (0.3) を示した。全体的に 0.3~0.6 の値を示し、種類間に相違は見られなかった。

3. 三半規管の形状

ボラ、サバ、タチウオ、アジ、キス、メバル、ヒラメの三半規管を Photo. 2 に示す。また、前半規管と

Table 1. Classification of fishes ^{13-15, 22-24)}

	Mullet	Mackerel	Cutlass fish	Pompano	Sand borer	Rockfish	Flatfish
	Bora	Masaba	Tachiuo	Maaji	Sirogisu	Mebaru	Hirame
Scientific name	<i>Mugil cephalus</i>	<i>Scomber japonicus</i>	<i>Trichiurus japonicus</i>	<i>Trachurus japonicus</i>	<i>Sillago japonica</i>	<i>Sebastes inermis</i>	<i>Paralichthys olivaceus</i>
Distribution	Warm sea, All over the world	Districts of Japan	The south of the Mainland central part, Japan	Districts of Japan	Coast of districts of Japan	Coast of districts of Japan	Hokkaido, The Mainland and Kyuushuu of Japan
Habitat region	Bay	Wandering in vicinity of coast	A little deep point	Wandering in crowds in vicinity of the coast	Bottom of the sea	Shore reef	Bottom of the sea
Food	Small livings of bottom life, Algae	Fingerlings, Squids	Fingerlings, Squids	Sardines, Squids, Krill	Plankton, Shrimps	Small shells, Fingerlings	Fishes of bottom life, Shellfishes
Length (cm)	80	45	100~150	40	25	20~30	50~80
Figure	Spindle type	Spindle type	Flat type	Spindle type	Spindle type, crushed right and left	Spindle type, crushed right and left	Extreme flat type
Movement	Occasionally dashes out in the air	Swims fast	Standing swim; in the vicinity of the water surface in the morning and the evening	Swims fast	Swims quickly	Swims quickly	Swims slowly

Table 2. Average of measurement value divided by fish's species

		Mullet	Mackerel	Scabbard fish	Pompano	Sand borer	Black rockfish	Flatfish
		Bora	Masaba	Tachiuo	Maaji	Sirogisu	Mebaru	Hirame
Number of individuals		9	11	12	2	6	4	3
Nose-gill length	a (mm)	89.4±2.94	86.8±1.22	129.2±3.58	55.0±5.00	49.2±3.27	41.3±1.25	83.3±6.67
Width of head	b (mm)	69.4±2.94	43.6±0.97	22.9±1.14	29.0±1.00	22.2±1.42	26.3±1.25	106.7±8.82
Height of head	c (mm)	63.3±1.67	61.4±0.97	82.1±1.14	52.5±7.50	28.0±2.45	45.0±0.01	25.0±2.89
Nose-eyeball distance	d (mm)	27.2±1.21	39.1±0.61	60.4±1.99	27.5±2.50	26.3±0.88	18.5±0.50	25.0±2.89
Diameter of eyeball	e (mm)	3.3±2.20	12.7±3.72	8.5±2.89	15.0±0.01	10.2±0.00	15.1±0.00	9.3±0.67
Length of anterior ampulla to common limb of membranous semicircular canals	A (mm)	5.4±1.67	6.8±1.40	5.9±1.89	4.9±1.19	3.9±2.00	3.8±1.20	4.1±1.12
Length of posterior ampulla to common limb of membranous semicircular canals	B (mm)	3.8±1.67	2.3±1.35	2.9±1.49	3.0±5.50	2.6±0.82	2.30±0.95	3.3±1.67
Length of common limb of membranous semicircular canals	C (mm)	5.4±2.22	6.1±1.55	5.7±0.70	6.3±1.00	4.0±2.76	5.8±0.96	6.2±5.77
Shape of length of head	a/c	1.4±0.02	1.4±0.02	1.6±0.04	1.1±0.06	1.8±0.03	0.9±0.03	3.4±0.54
Shape of thickness of head	b/c	1.1±0.03	0.7±0.02	0.3±0.01	0.6±0.05	0.8±0.03	0.6±0.03	4.4±0.03
Position of eyeball in head	d/a	0.3±0.01	0.5±0.01	0.5±0.01	0.5±0.02	0.5±0.02	0.4±0.03	0.3±0.01
A/A+B+C (%)		37.0±0.94	44.7±1.17	40.6±1.01	34.7±3.10	37.2±2.26	31.7±0.36	30.2±0.54
B/A+B+C (%)		26.3±1.74	15.1±1.21	20.0±1.15	20.9±5.38	25.0±0.68	19.7±1.06	24.9±3.32
C/A+B+C (%)		36.7±1.42	40.3±1.37	39.4±0.52	44.4±2.28	37.9±2.09	48.6±1.17	44.9±3.77
Angle of anterior semicircular and posterior semicircular canals	α (°)	127.8±10.21	96.4±3.38	104.6±2.17	101.0±9.00	95.0±8.37	82.0±2.86	78.3±15.90
Angle of anterior semicircular and lateralis semicircular canals	β (°)	68.9±7.63	100.0±3.87	82.1±2.78	90.0±0.01	95.5±4.23	89.5±2.25	75.0±15.58
Angle of posterior semicircular and lateralis semicircular canals	γ (°)	79.4±4.20	70.5±3.40	66.7±3.04	85.0±5.00	85.0±3.42	82.3±1.31	86.7±3.33

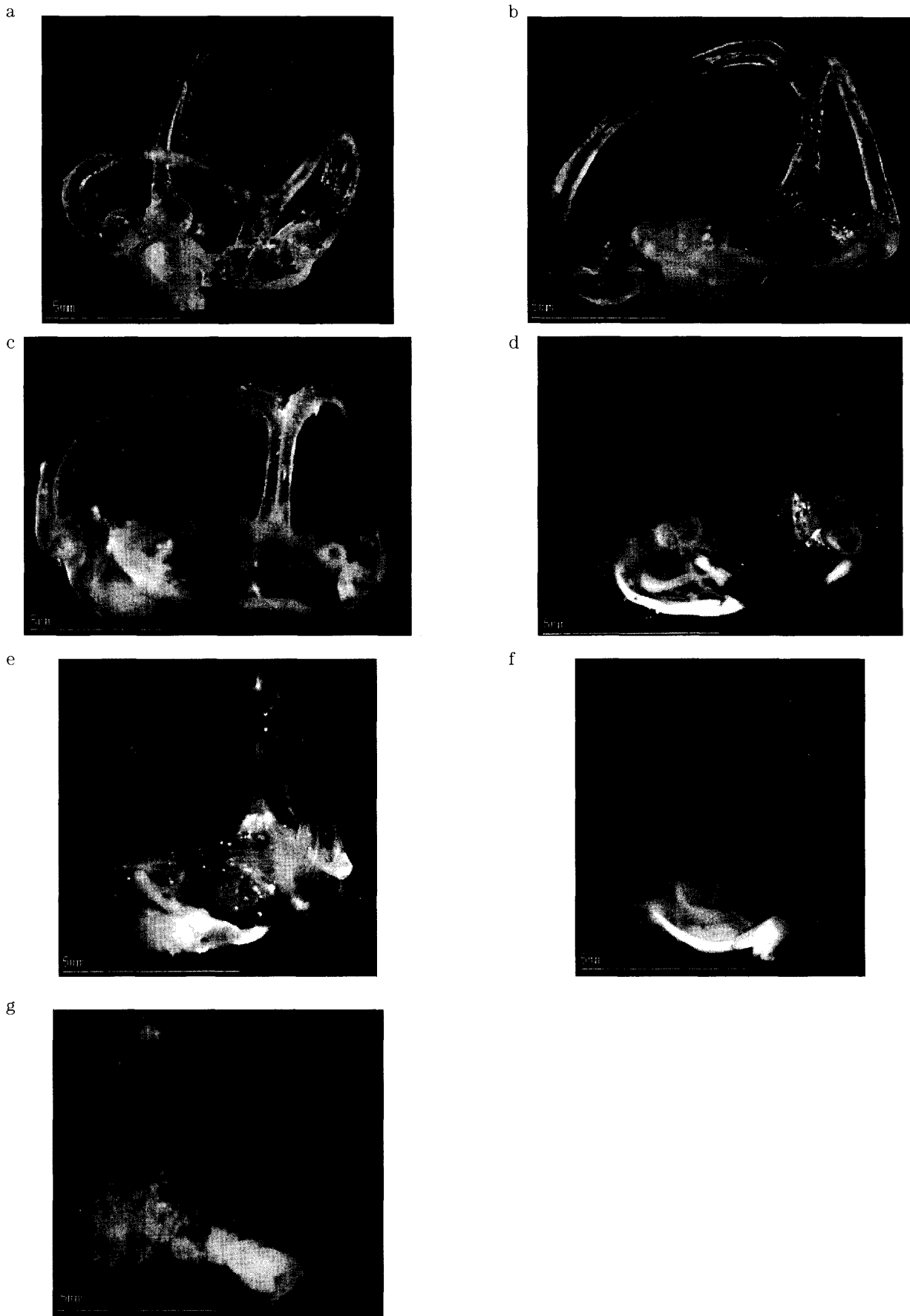


Photo. 2. Semicircular canals of a mullet (a), mackerel (b), cutlass fish (c), pompano (d), sand borer (e), rockfish (f), and flatfish(g).

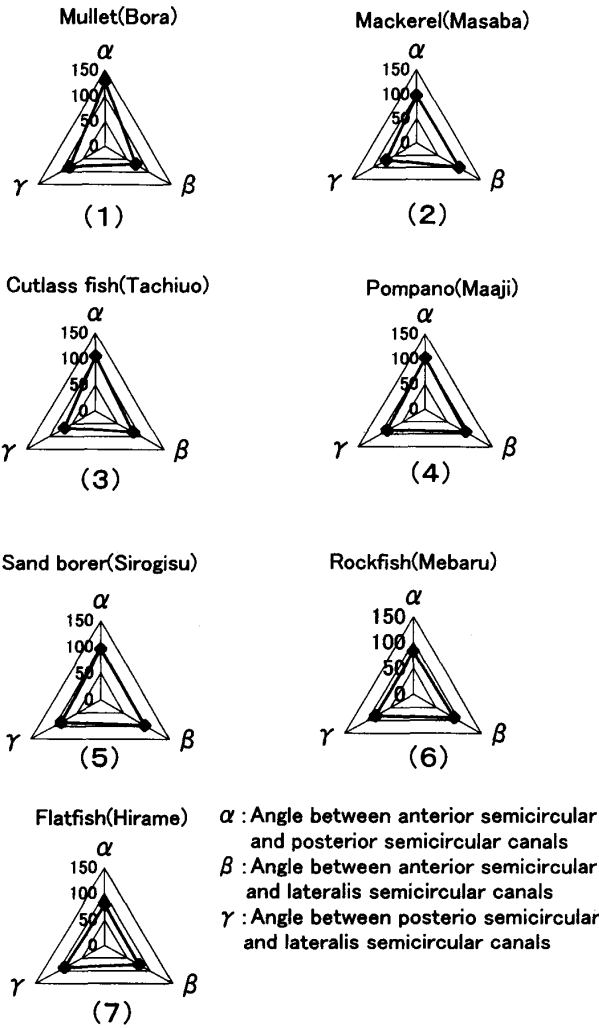


Fig. 1. Triangular graphs of angles of semicircular canals

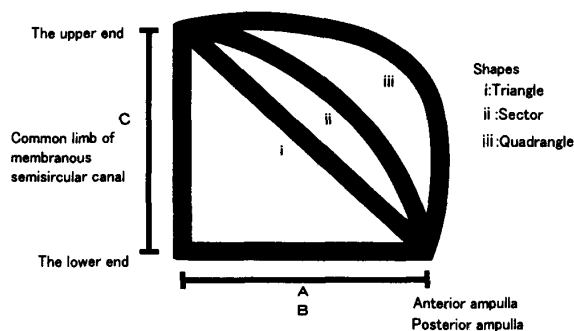


Fig. 2. Shapes of anterior and posterior semicircular canals

後半規管のなす角度 (α), 前半規管と外側半規管のなす角度 (β), 後半規管と外側半規管のなす角度 (γ) を三角グラフ (Fig. 1) に示す。

ボラの三半規管については, 外側半規管の管が非常

に長く横に張り出していることが特徴的であり, 前半規管の形状は鋭角の扇型形状を示した。また, 総脚の下端から前半規管膨大部中心までの距離 (A), 総脚の下端から後半規管膨大部中心までの距離 (B), 総脚の下端から上端の分岐点までの距離 (C) はほぼ同じ長さを示した。三半規管の角度については, 前半規管と後半規管のなす角度 (α) が 127.8 ± 10.21 と特に大きい値を示すことが特徴的であり, 逆に他の角度 (β, γ) は小さい値を示した ($\beta: 68.9 \pm 7.63, \gamma: 79.4 \pm 4.20$)。

サバについては, A は B と比べて長いことが特徴的であり, 全体的に四角形状 (Fig. 2-iii) を示していた。さらに, 前半規管の形状は三角形状 (Fig. 2-i) を示しているが, 後半規管は四角形状 (Fig. 2-iii) を示した。また, α と β はそれぞれ $96.4 \pm 3.38, 100.0 \pm 3.87$ とほぼ同じ値を示すが, 後半規管と外側半規管のなす角度 (γ) は 70.5 ± 3.40 と比較的小さい値を示した。

タチウオの三半規管については B, C ともに短い, 総脚の下端から前半規管膨大部中心までの距離 (A) が長く, 全体の形状は四角形状 (Fig. 2-iii) を示した。前半規管, 後半規管ともに四角形状 (Fig. 2-iii) を示した。また, α は 104.6 ± 2.17 と大きく, アジと近似の値であった。

アジの前半規管および後半規管は Fig. 2 の i に示すような三角形状を示し, 各三半規管のなす角度 (α, β, γ) はそれぞれ $101.0 \pm 9.00, 90.0 \pm 0.01, 85.0 \pm 5.00$ で, α が β, γ に対し比較的大きく, 前半規管と後半規管が開いた形状を示していた。

キスについては, A と C がほぼ同じ長さであるが, 前半規管膨大部より前部のオーバーハングが大きく, Fig. 2 の iii の様な四角形状を示す。一方, 後半規管は Fig. 2 に示す ii の扇形形状を示した。また, 各三半規管のなす角度 (α, β, γ) はそれぞれ, $95.0 \pm 8.37, 95.5 \pm 4.23, 85.0 \pm 3.42$ と, いずれもほぼ同じ値を示した。

メバルの C は, 他の魚と比較すると長い値を示し, 後半規管の形状は四角形状を示した。各三半規管のなす角度 (α, β, γ) は, いずれも同程度の値 ($82.0 \sim 89.5$) を示しており, 他の種類の魚と比べ, 角度間に相違が見られなかった。

ヒラメの三半規管については, C は長く, B も長い, 全体的に四角形状を示していた。前半規管の形状は扇形形状を示した。また, 各三半規管のなす角度 (α, β, γ) はいずれも 90 度以下の $75 \sim 86$ 度と比較的小さい値を示し, 三半規管全体が空間的につぶんだ形状をしていた。

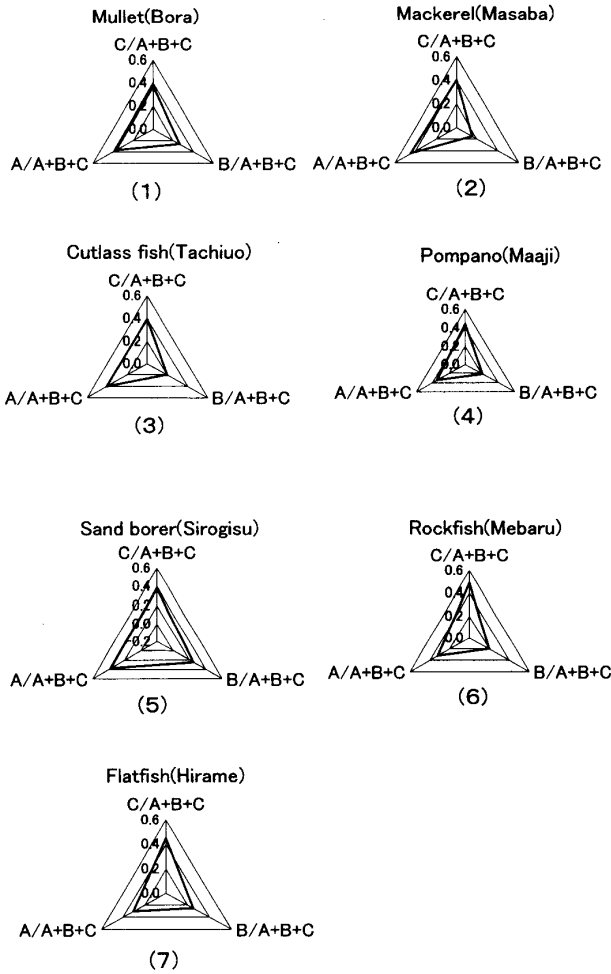


Fig. 3. Ratio of the length of each semicircular duct: total length of three semicircular canals

4. 三半規管の長さのバランス

三半規管における総脚の下端から前半規管膨大部、総脚の下端から後半規管膨大部、および総脚の下端から上端までの距離について、「三半規管の空間における大きさ」に対する比率で表した値をグラフ化し Fig. 3 に示す。魚の種類間において比較すると、いずれも種類別の相違は見られず、総脚の下端から前半規管膨大部までの距離の比率 ($A / (A + B + C)$) は0.3~0.5, 総脚の下端から後半規管膨大部までの距離の比率 ($B / (A + B + C)$) は0.2~0.3, 総脚の下端から上端の分岐点までの距離の比率 ($C / (A + B + C)$) は0.4~0.5を示した。

5. 頭部の大きさと三半規管の大きさの関連性

頭部の大きさ ($a + b + c$) 【 x とする】と、三半規管の大きさ ($A + B + C$) 【 y とする】の散布図を Fig. 4 に示す。魚の種類別に大きく二分された。すなわち、頭部の大きさが180 mm以下のアジ、キス、メバルの群とそれ以外の群では、頭部の大きさと三半規管の空間における大きさは比例関係にあり、両者間に有意な相関関係が見られた ($y = 0.07x + 3.80$, $R = 0.816$, $p < 0.001$)。しかし、頭部の大きさが180 mmを超える群では、三半規管の大きさは頭部の大きさに無関係であり、一定の値 (14.8 mm) を示した。

6. 頭部形状と前-後半規管角度の関連性

「頭部厚さの形状 (輪切り)」を示す指標 (b/c) 【 x とする】と、前・後の垂直半規管の角度 α 【 y とする】との関係を Fig. 5 に示す。魚の種類により、ば

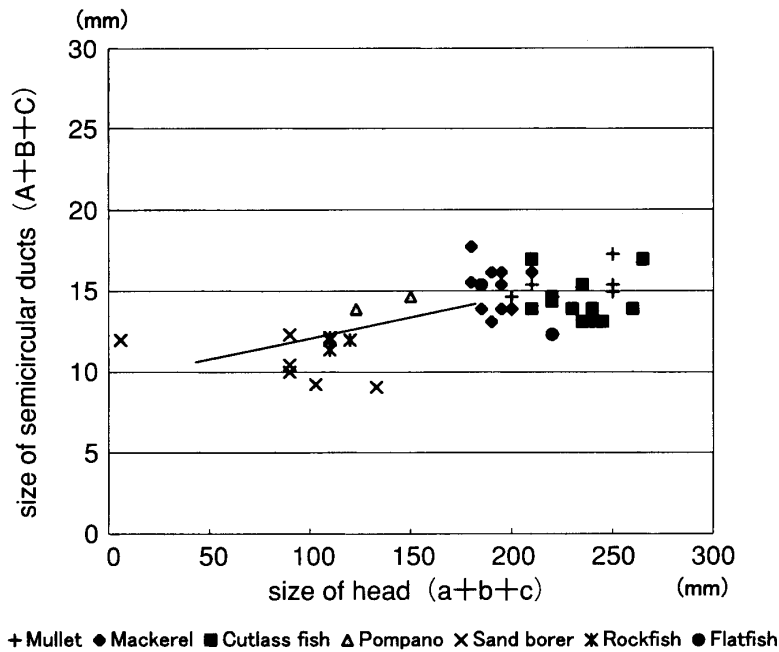


Fig. 4. Relation between size of head and size of semicircular canals

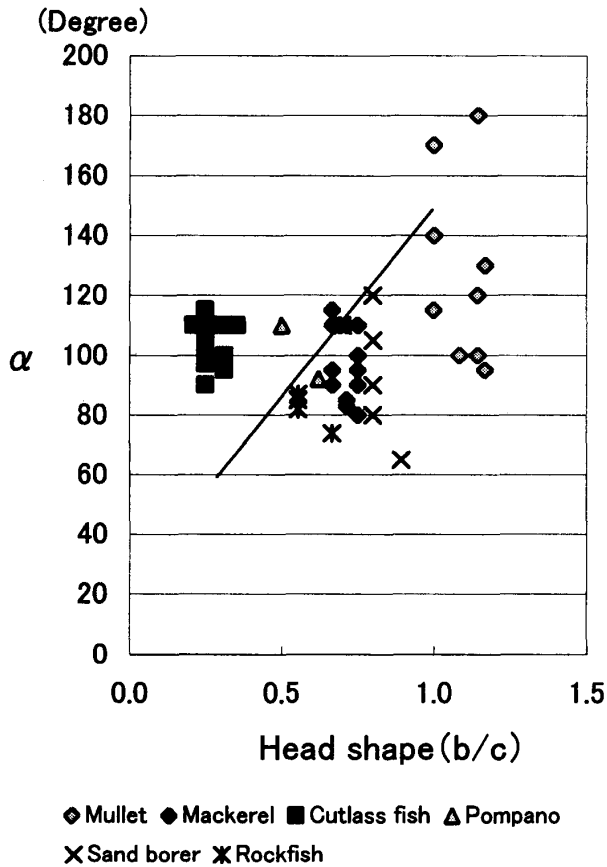


Fig. 5. Relation between head shape and angle α

らつきが見られるが、(b/c) の値が大きいボラでは α は大きい値を、サバ、アジ、キス、メバルでは70~120度の値を示し、(b/c) の値が小さいタチウオでは90~115度の値を示す。回帰直線は $y=25.1x+85.3$ ($R=0.34, p<0.01$) となり、有意な相関関係を示していた。

7. ヒラメの三半規管

ヒラメの成長過程を Photo. 3 に示す。生後14日は体長約5mmで、眼は体軸に対称に位置している。生後17日では体長は約10mmになり、右側の眼が背びれ方向に移動している。生後24日になると頭部背びれ方向から右の眼が見えるまで移動は進んでいる。生後49日になるとほぼ成魚に近い形状となり、目は完全に左側に移動している。

三半規管を剖出したヒラメ(成魚)の頭部を後ろから見た写真を Photo. 4 に示す。左右の三半規管の位置関係は、普通の硬骨魚の頭部においては、左右前後、同じレベルに位置しているのに対し、ヒラメでは右側が左側よりも背びれ方向にずれが見られた。さらに頭部の前後軸に対してもずれを生じ、左側の半規管が後方に位置し、右側の半規管はわずかに前方に位置した。

8. 魚類前庭感覚細胞の形態

壺囊 (lagena) を除いた前庭迷路を Photo. 5-a に示す。

1) メバルの半規管上皮

走査型電子顕微鏡 (SEM) で観察したメバルの半規

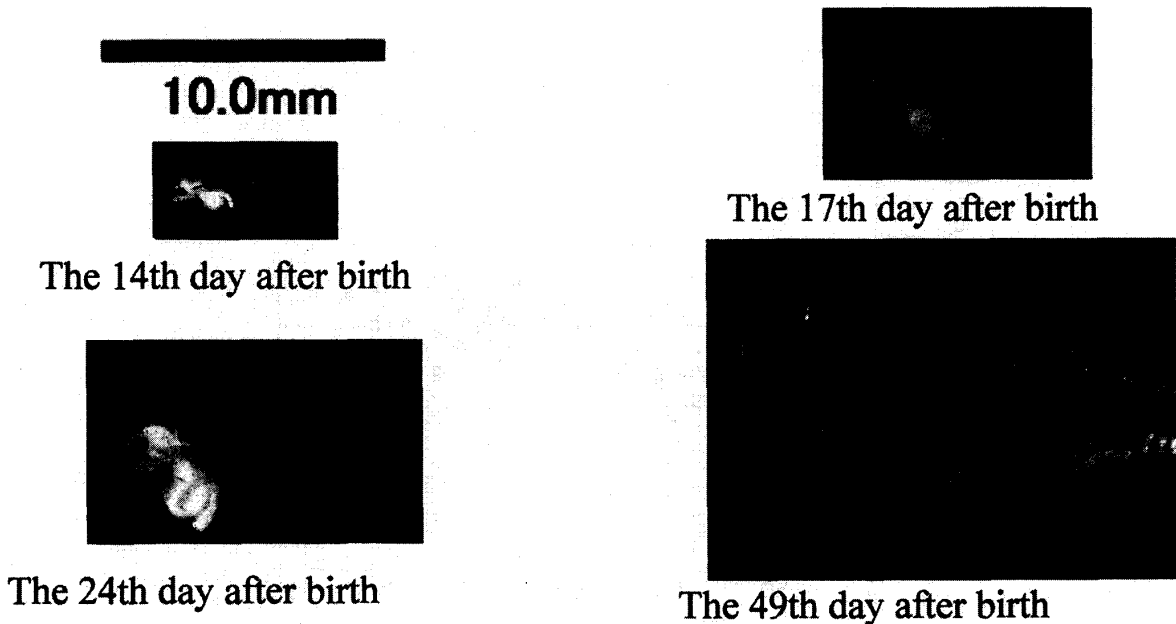


Photo. 3. Development of a flatfish. Day 0=day of the birth

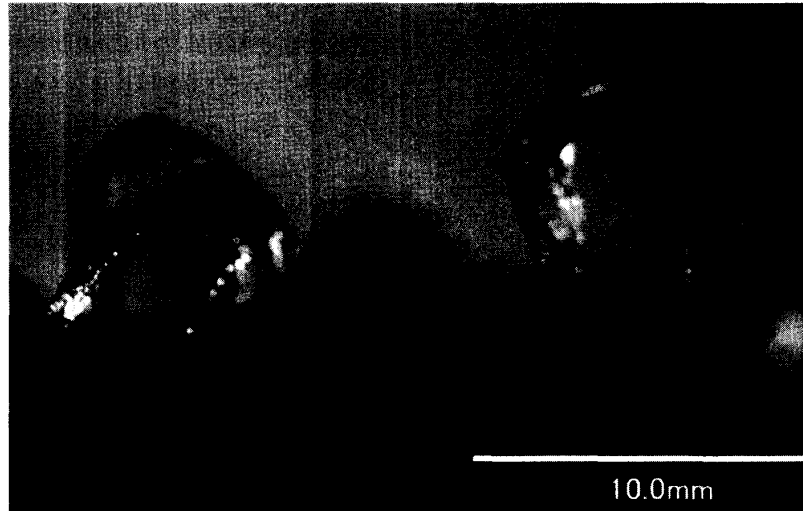


Photo. 4. Semicircular canals of a flatfish seen from the caudal side

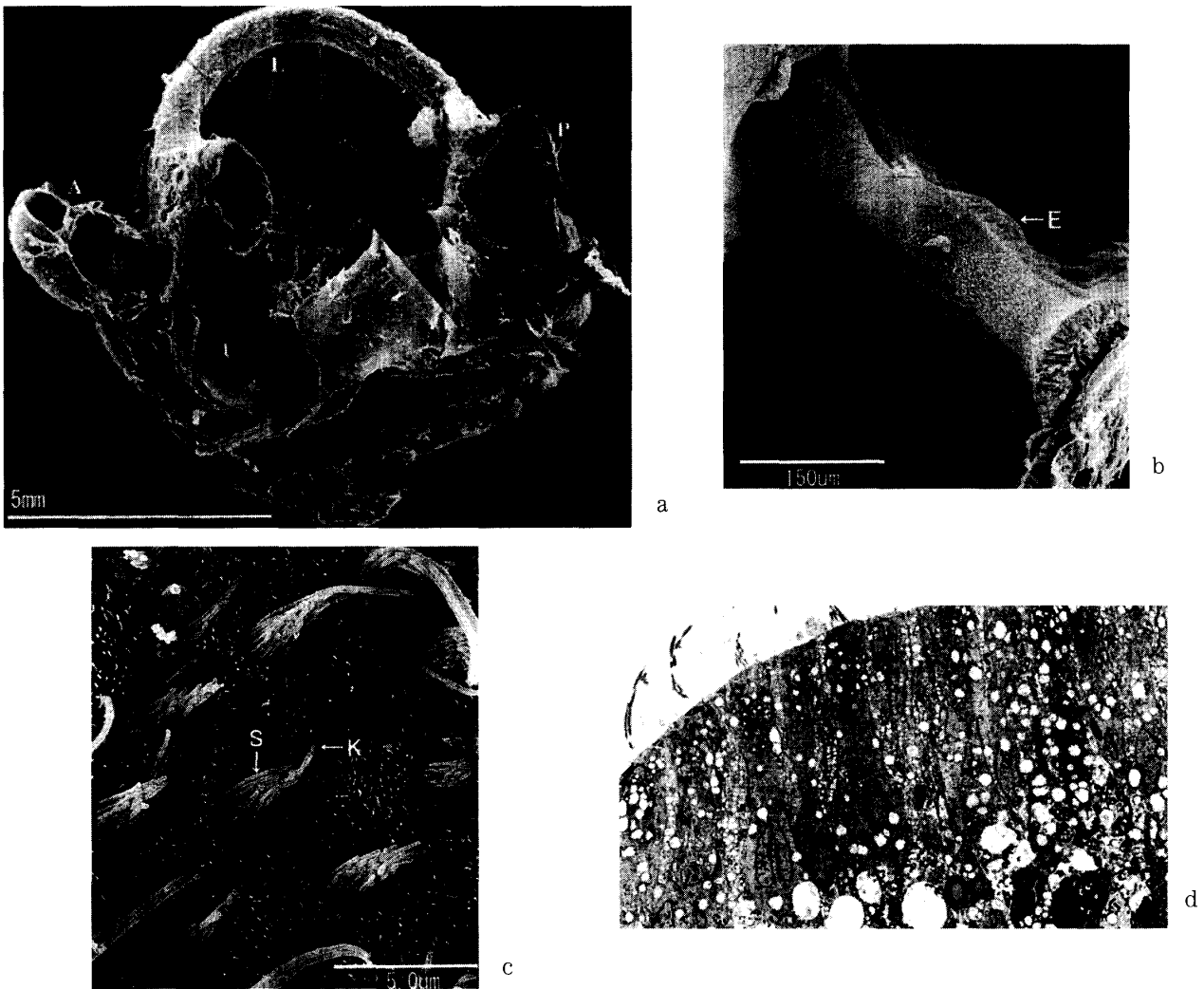


Photo. 5. (a) Vestibular labyrinth of a rockfish. A: anterior ampulla, L: lateral semicircular duct, P: posterior ampulla, U: utriculus, (b) Crista ampullaris of posterior semicircular duct of a rockfish. E: eminentia cruciate, (c) Sensory cells of posterior semicircular duct of a rockfish. S: stereocilia, K: kinocilium, (d) Sensory epithelium of posterior semicircular duct of a rockfish. H: hair cells, S: supporting cells,

管膨大部稜を Photo. 5-b に示す。前、後の半規管膨大部稜 (crista) の側腹部中央がやや突出し、十字架隆起 (eminentia cruciata) が観察された (Photo. 5-b E)。この突出はカエルの eminentia とほぼ同様の大きさで、鳥類のように十字状に突出しているほど顕著なものではない^{5,12)}。

また、膨大部稜中央を Photo. 5-c に示す。膨大部稜感覚上皮には一本の長い動毛 (kinocilium) (Photo. 5-c

K) と多数の不動毛 (stereocilia) (Photo. 5-c S) を持つ感覚細胞が存在した。膨大部稜中央より両側の半月状面に向かって比較的短い、感覚毛束を有する感覚細胞が並び、前、後の半規管共に動毛は半規管脚側に位置していた。また、外側半規管膨大部の感覚上皮では動毛は卵形囊側に位置していた。

感覚細胞の表面には一本の長い動毛と30~40本の不動毛が階段状に並び、形態的にはほぼ完成された感覚

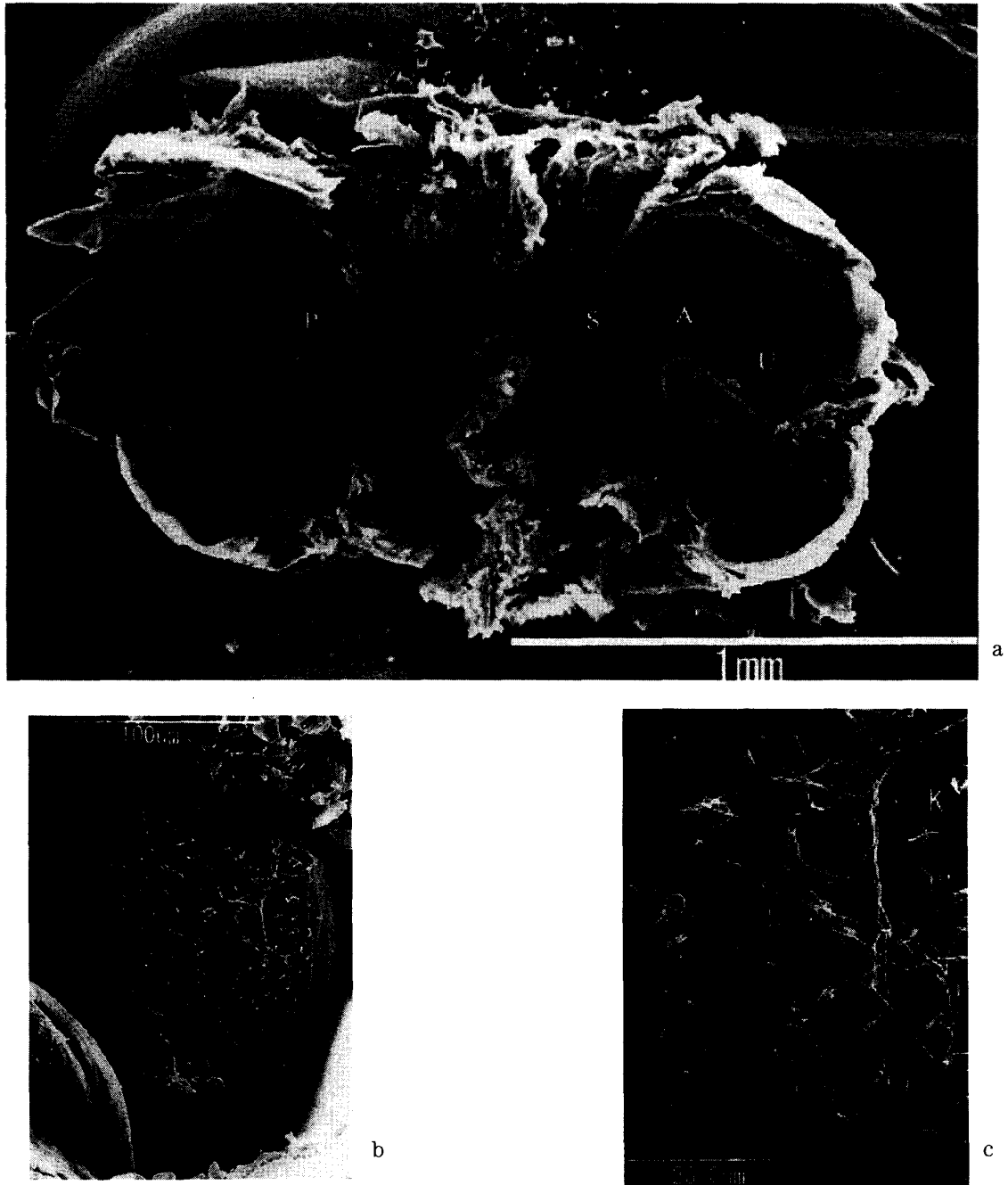


Photo. 6. (a) Semicircular canals of a lamprey. A: anterior ampulla, P: posterior ampulla, S: sacculus, U: utriculus, (b) Crista ampullaris of anterior semicircular duct of a lamprey, (c) Enlarged picture of surface of Photo. 6-(b). S: stereocilia, K: kinocilium,

細胞の形態を示していた。感覚毛の形態からは、太い感覚毛束をもつ細胞のなかに、不動毛数が少なく感覚毛束の細い細胞が散在していた。半規管膨大部を透過型電子顕微鏡(TEM)で観察すると、哺乳類や鳥類とは異なってI型感覚細胞は見られず、II型感覚細胞と丈の長い支持細胞が交互に並んで感覚上皮を構成していた(Photo. 5-d)。II型細胞の中には、感覚毛束の太い感覚毛が良く発達したものの他に不動毛が少ないものも見られた。

2) ヤツメウナギの半規管

ヤツメウナギ内耳を観察すると写真(Photo. 6-a)の如く耳石器としての球形囊と卵形囊の二つの器官を持ち、半規管は前半規管と後半規管をもつ二半規管動物であった。

卵形囊の後方に前水平斑が存在し、その後方に球形囊斑が位置する。前半規管膨大部稜と後半規管膨大部稜とは半規管を中心に頭部冠状面に対して対称位置にあり、また前水平斑と後水平斑も半規管を中心に頭部冠状面に対して対照的位置にある。

前半規管膨大部稜の表面には感覚毛を有する感覚細胞が見られた(Photo. 6-b)。感覚毛は特に長い一本の動毛と短い不動毛よりなり、動毛は卵形囊斑の反対側に位置していた(Photo. 6-c)。

考 察

今回、私は瀬戸内海に一般的に見られる硬骨魚の7種類を用い、主に三半規管の形状と運動能との関係を追った。特に魚においては三半規管は水中で急速に上下左右への方向転換や回転運動に関与するものであるため、各半規管のなす角度や形状と運動能との間に相関性が在るか否かにつき追求した。

1. 三半規管の形状

三半規管の形状を Fig. 2 に示すような三角形、扇形、四角形の3種に分け、それぞれの魚ごとに分類した(Table 3)。三半規管の形状と運動能との関係に顕著な相関関係は見られなかった。

2. 三半規管の大きさ

頭部の大きさと三半規管の空間における大きさは比例関係にあり、両者間に有意な相関関係が見られた。しかし、頭部の大きさが180 mmを超える群では、三半規管の大きさは頭部の大きさに無関係であり一定の値(14.8 mm)を示した。

3. 三半規管のなす角度と運動能

これまでの研究ではヒトでは各半規管相互のなす角度はお互いにはほぼ垂直に交差し、それぞれの方向の回転加速度刺激を感受している²⁾。しかし、今回の検討結果から、魚では種類により頭部の形や各半規管のなす角度は異なることが判明した。 α , β , γ が90度を基準とした場合にどの程度のずれがあるかを Table 4 に示す。90度±10%を直角とし、10%以上開いているものを鈍角とし、10%以上閉じているものを鋭角とした。ボラでは α が鈍角であるが β と γ では鋭角を示したので、上下方向の動きには敏感であるが、左右の動きには鈍感であると考えられる。サバでは β が鈍角で γ は鋭角を示すしたので、サバの運動能力は高いが小さな動きは不得意であると思われる。小さい魚であるキスやメバルは α , β , γ ともに直角に近い値を示し、俊敏な運動能力をもつ魚である。アジは α が鈍角を示すが値としては直角に近く、むしろキスやメバルと同じ仲間と思われる。ヒラメでは α , β ともに鋭角を示し、俊敏な運動は得意ではないと思われる。タチウオでは α が鈍角を、 γ が鋭角を示した。タチウオ

Table 3. Shape of canales semicirculares

	Mullet	Mackerel	Cutlass fish	Pompano	Sand borer	Rockfish	Flatfish
	Bora	Masaba	Tachiuo	Maaji	Sirogisu	Mebaru	Hirame
Anterior semicircular canal	Sector	Triangle	Quadrangle	Triangle	Quadrangle	Sector	Sector
Posterior semicircular canal	Sector	Quadrangle	Quadrangle	Triangle	Sector	Sector	Sector
Lateralis semicircular canal	Quadrangle	Quadrangle	Sector	Triangle	Sector	Sector	Sector

Table 4. Ratio to which α , β and γ shift from right angle

	Mullet	Mackerel	Cutlass fish	Pompano	Sand borer	Rockfish	Flatfish
	Bora	Masaba	Tachiuo	Maaji	Sirogisu	Mebaru	Hirame
α	42.0%	7.1%	16.2%	12.2%	5.6%	-8.9%	-13.0%
β	-23.5%	11.1%	-8.8%	0.0%	6.1%	-0.6%	-16.7%
γ	-11.7%	-21.7%	-25.9%	-5.6%	-5.6%	-8.6%	-3.7%

では前半規管と後半規管の成す角 (α) が最も大きかったが、タチウオの名は頭を上にして上下運動していることから“立魚”に由来するとされており²⁰⁾, α の値と運動能とが一致しない。しかし、タチウオはかなりの広範囲を回遊することが知られており、決して上下運動のみではないことからみると、 α の大きさと回遊が関係するものと思われる。

アジ、キス、メバルのような小魚では外敵から身を守るためには小さく俊敏に動く必要があり、三半規管のなす角度は互いに90度が理想的であると思われる。しかし、魚は生態系や生息する環境に応じてそれぞれ進化や分化しており、ヒラメのように海底にじっとしている魚はそれに合わせて三半規管も変化したものと考えられる。

4. ヒラメの三半規管

ヒラメは各半規管のなす角度がいずれも小さく、90度以下の72~83度で、三半規管全体がつぼんだ形状を示しており、俊敏な運動をするにはいささか半規管の発達が悪い傾向にあった。ヒラメもカレイも他の魚よりその運動能から見ても海底を擦るように泳ぎ、上下の泳ぎは通常はしない魚であり、三半規管の α , β , γ の角度が90度以下であることも興味のある所である。

ヒラメは個体発生途上で頭部の形状や眼の位置が変る。今回のヒラメの稚魚より成魚までの検討で、生後17日の稚魚の時には他の魚と同様なうごきをしているのに、49日となると成魚と形状も同様となり体に対して頭部も似たような形となり、体軸に対して90度ヒラメは右を鉛直線上で下方向に寝た状態で泳ぐようになる。カレイはその反対である。個体発生は系統発生をたどると言われており、このような形状になるために発生学的に何万年という長い時間がかかったものと思われる。三半規管の位置のずれに関しても、変態の過程において視神経の長さがほぼ一定であるので、眼のずれたぶんだけ半規管の位置がずれたものと思われる。

5. ヤツメウナギ

円口類のヤツメウナギは、ウナギやアナゴなどとよく似た形をしているが、魚類とは分類上区別されている。平衡器の発達から見て極めて興味ある点は、ヤツメウナギは二半規管で三半規管動物に進化する前の動物と考えられることである。外側半規管が無く、前後の垂直半規管のみ存在するので、運動能については、急速な水平回旋はできず、主に上下の垂直運動と視覚による水平の大きな弧を描くような運動を行う。

ヤツメウナギに観察された前水平斑と後水平斑は共

に哺乳類には存在せず、その機能も明らかではない。これらの前、後の水平斑は動物の運動能にいかなる機能を持つかはこれからの研究によるところである。また動物の進化の面からも lagena 斑と共に興味ある器官といえるであろう。

ヤツメウナギは円口類であり、平衡器についての感覚細胞の構造は球形囊斑においては一本の長い動毛と数十本の階段状に整列した不動毛で構成されており、半規管の感覚細胞上のこれら感覚毛は耳石器のそれよりも長く不動毛の数も少ないのが今回の観察で確認された。半規管の感覚細胞は哺乳類ではI型とII型が存在し、感覚毛の配列はそれぞれ外側半規管では卵形囊斑に向って動毛が位置し、前後の垂直半規管では半規管脚側に動毛が位置する。今回、観察したメバルにおいても同じく半規管膨大部稜上の動毛は哺乳類及び他動物と同様に位置しており、また二半規管のヤツメウナギでも前後の半規管膨大部上の感覚細胞では、動毛が卵形囊側に位置する。このような下等動物でも半規管感覚細胞の配列は前後の垂直半規管では動毛が半規管脚側に位置することがわかった (Photo. 6-b)。なお、成書にはヤツメウナギでは、一つの耳石器と記載されているが¹¹⁾, 今回の観察で球形囊斑も卵形囊斑も存在することが観察され、直線加速として前、後、並びに上下の加速を感受する感覚器を有することがわかった。

結 語

今回、各種の魚の三半規管の形態を検討した結果、以下のことが判明した。

1. 頭部の大きさと三半規管の大きさは比例関係にあることがわかった。しかし、頭部の大きさが180 mm を超えると三半規管の大きさは一定値を示した。
2. これまでの研究では魚の各半規管のなす角度や形態を測定したものは無く、運動能との関連性を示唆した研究も無かった。今回の観測で魚の種類により各半規管のなす角度や形態は異なることがわかった。俊敏な魚では各半規管のなす角度は直角に近い角度を示し、ほとんど動かない魚では鋭角や鈍角を示した。また運動特性によって各半規管のなす角度に違いが見られ運動能との関連性が示唆された。
3. 今回の観察で、ヤツメウナギ感覚細胞は球形囊斑においては一本の長い動毛と数十本の階段状に整列した不動毛で構成されてることがわかった。また、下等動物のヤツメウナギでも半規管感覚細胞

の配列は動毛が半規管脚側に位置していることがわかった。さらにこれまでは一つの耳石器を持つとされていたが球形囊斑も卵形囊斑も存在していることが観察された。

謝 辞

稿を終えるに当たり、終始懇切なる御指導並びに御校閲を賜った、恩師・広島大学学長 原田康夫先生（元 広島大学医学部耳鼻咽喉科学教授）に深甚なる謝辞を表します。また本研究にあたり多大な御指導と御助言を頂いた広島大学医学部解剖学第二講座教授片岡勝子先生、湧永製薬研究室長 春日繁男先生、広島大学文学部教授・総合地誌研究資料センター長 中田高先生に厚く感謝いたします。

なお本要旨は第58回日本平衡神経科学会において発表した。

参 考 文 献

1. **Ades, H. W. and Engstrom, H.** 1973. Inner ear studies. *Acta Otolaryng. Suppl.* **301**.
2. **Flourens, P.** 1942. *Recherches experimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux.* Paris.
3. **Graybiel, A. and Lackner, J. R.** 1980. A sudden-stop vestibulovisual test for rapid assessment of motion sickness manifestations. *Aviat. Space Environ. Med.* **51** : 21-23.
4. **Harada, Y.** 1972. Surface structure of semicircular ampullae. *Equilibrium Res. Suppl.* **4** : 53.
5. **Harada, Y.** 1974. The shape of the vertical canal crista in various animals. *Equilibrium Res.* **33** : 82.
6. **Harada, Y. and Sugimoto, Y.** 1977. Metabolic disorder of otoconia after streptomycin intoxication. *Acta Otolaryngol.* **84** : 65-71.
7. **Harada, Y.** 1978. Morphological changes in the vestibular sensory organs after streptomycin intoxication, p. 1077-1081. *In* R. P. Becker and O. Johari (eds.), *Scanning Electron Microscopy.*
8. **Harada, Y.** 1988. *The Vestibular Organs, S. E. M. Atlas of the Inner Ear,* Kugler & Chedini Publications, Amsterdam, Berkeley, Milano.
9. **Homick, J. L., Reschke, M. F. and Vanderploeg, J. M.** 1984. Space adaptation syndrome: Incidence and operational implications for the space transportation system program. *In* AGARD Symposium on Motion Sickness: Mechanisms, Prediction, Prevention and Treatment. **26** : 1-19.
10. **Homick, J. L., Reschke, M. F. and Vanderploeg, J. M.** 1987. Prediction of susceptibility to space motion sickness, p. 39-49. *The Vestibular System Neurophysiologic and Clinical Research.*
11. **Hoshino, T.** 1975. An electron microscopic study in otolithic macular of the lamprey (*Entosphenus japonicus*). *Acta Otolaryngol.* **80** : 43-53.
12. **Igarashi, M. and Yoshinobu, T.** 1969. Comparative observation of the eminentia cruciata in birds and mammals. *Anat. Rec.* **155** : 269-277.
13. **岩井 保** 1986. 検索入門 魚の図鑑 I. 保育社, 東京.
14. **岩井 保** 1986. 検索入門 魚の図鑑 II. 保育社, 東京.
15. **蒲原稔治** 1966. 標準原色図鑑全集 4 魚. 保育社, 東京.
16. **Lim, D. J.** 1969. Three-dimensional observation with the scanning electron microscope. *Acta Otolaryngol. Suppl.* **255** : 1-38.
17. **Lim, D. J. and Lane, W. C.** 1969. Vestibular sensory epithelia -A scanning electron microscopic observation-. *Acta Otolaryngol.* **90** : 283-292.
18. **Linderman, H. H.** 1969. Regional differences in structure of the vestibular sensory regions. *J. Laryngol.* **83** : 1.
19. **松島 睦** 1958. 瀬戸内海産硬骨魚の球囊耳石について. *耳鼻咽喉科臨床.* **51** : 188-215.
20. **望月賢二** 1997. 図解 魚と貝の大辞典. 柏書房, 東京.
21. **大竹二雄, 新井崇臣** 1999. ウナギ仔魚の変態と回遊. *海洋.* **18** : 46-52.
22. **佐々木 寛** 1970. 耳石器管の基礎と臨床. *Science* **170 (956): Suppl.** 1278-1281.
23. **内田安茂** 1991. 学習科学図鑑 魚. 学習研究社, 東京.
24. **Werner, C. F.** 1960. Das Gehörorgan der Wirbeltiere und des Menschen, p. 1-6. Beispiel für eine vergleichende Morphologie der Lagebeziehungen, Kapital.
25. **Werner, C. F.** 1960. Das Gehörorgan der Wirbeltiere und des Menschen, p. 15-19. Beispiel für eine vergleichende Morphologie der Lagebeziehungen, Kapital.

A Morphometric Study on Semicircular Canals of *Teleostei* in the Seto Inland Sea of Japan with Special Reference to their Swimming Patterns

Soichiro TAMURA

Department of Anatomy II, Hiroshima University School of Medicine

Few studies on the relationship between the ability of movement and membranous labyrinth, especially semicircular canals, have been reported in fishes so far. It is conceivable that the extent and direction of movement in fishes are related to the morphology and function of semicircular canals. Thus, I measured the angle and length of semicircular canals and each part of the head from seven species of fishes (*Mugil cephalus*, *Scomber japonicus*, *Trichiurus lepturus*, *Trachurus trachurus*, *Sillago sihama*, *Sebastes inermis*, *Paralichthys olivaceus*) collected in the Seto Inland Sea in Japan, and investigated the relationship between the movement ability and the morphology of semicircular canals. In addition, the morphology of semicircular canals of lampreys, *Lampetra japonica*, was examined with scanning electron microscopy. The present study is summarized as follows: (1) sizes of the heads in the fishes are directly proportional to those of the semicircular canals, but the latter sizes are constant when the head is more than 180 mm in length; (2) The angle and morphology of semicircular canals are different between the fishes examined, suggesting a close relationship between the organ morphology and the movement ability, that is, the angle of semicircular canals shows almost 90° (right angle) among the fish with brilliant movement ability, while in contrast, that among the fish with poor movement ability shows quite different angle; and (3) In lampreys, a sensory cell of the saccular macula possesses a single kinocilium and many stereocilia showing step-like arrangements. The kinocilia of sensory cells in the semicircular canals are located in the proximal part, and both the saccular macula and the utricular macula are present in the membranous labyrinth.