ニジマスにおける脊椎骨椎体の成長型と硬組織

久保 喜 計, 浅 野 博 利

(1987 年 12 月 18 日受理)

Growth Type of Vertebral Centra and the Hard Tissue Observed by
Microradiography of the Rainbow Trout

Yoshikazu Kubo* and Hirotohi Asano*

To clarify the growth feature and the structure of hard tissue, we studied the vertebral centrum of rainbow trout *Salmo gairdneri*, using three specimens (BL: 21.0, 29.0 and 40.0 cm). We examined the ratio of centrum length to centrum diameter in each vertebral centrum and obtained the value of 0.8-1.0 in most centra. This indicates that the vertebral centra of rainbow trout belong to the so-called equivalent type. The hard tissue was observed by microradiography, with the longitudinal and cross sections (about 100 μ m) cut through the center of notochordal pore. The microradiograph of thin section of centrum differentiated serially and changed in pattern, but it is clear to sustain the specific characteristics. In longitudinal sections, the V-shaped part of bone was composed of structure like compact bone through the length of vertebral column. In cross sections, the notochordal pore was enclosed by the radial trabecular bones, the arrangement gradually turning toward the posterior centra like paired fans set opposite each other laterally.

魚類の脊椎骨は、中軸骨格として魚体の伸長成長に大きく関与している。¹⁻³⁾ また、脊椎骨は数的ならびに形態的变化に富むが、種の特徴を示すとともに、体制の維持や遊泳運動の支点となるなど、生活機能と深く関連している。

脊椎骨椎体の長さについては、多くの魚種で報告されているが、⁸⁻¹³⁾ その太さに関する報告は比較的少ない。脊柱における個々の椎体の長さや太さの関係を明らかにすることは、正常な脊椎骨の成長を知るために有効である。また、硬骨魚類の硬組織に関しては、細胞学的な微細構造についてかなり多くの報告があり、¹⁴⁻²¹⁾ 高等脊椎動物よりも多様であることが知られている。²²⁾ しかし、椎体の骨梁構造は、魚体の支持や遊泳運動と深い関係を持つと思われるが、まだ一部の魚種について断片的に報告されているに過ぎない。²³⁻²⁵⁾ 椎体硬組織の骨梁構造の解明は、正常魚の成長特性を知るとともに、椎体異常の解明にも役立つものと思われる。

このような観点から、筆者らは多数の魚種について調査を進め、興味ある知見を得た。本報告は、ニジマス *Salmo gairdneri* について得られた結果をとりまとめたものである。

材料および方法

材料 供試魚は 1979 年 10 月に兵庫県十戸のマス釣り場において釣獲した体長 40.0 cm, 29.0 cm および 21.0 cm (大型魚, 中型魚および小型魚) の 3 個体である。

椎体長, 椎体径および椎体長比 魚体の側面より撮影した軟 X 線写真 (ソフテックス社製 Softex-EMB 型; X 線管からフィルム面までの距離 57 cm, 二次電圧 30 kV, 管電流 7 mA, 露出時間 30~40 秒) により、3 個の尾鰭

Fig. 1. Showing the methods of measurements of centra in the abdominal vertebra (AV) and the caudal vertebra (CV). L: length, D: diameter.

* 近畿大学農学部水産学科 (Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Kinki University, Higashiosaka, Osaka 577, Japan).

椎のうち最後の椎を除き、椎体長は椎体背縁部の前後端で、椎体径は椎体の前縁部の背腹端でそれぞれ測定した (Fig. 1)。椎体の成長状況を長さ太さの関係で示し、椎体長比 (椎体長/椎体径) を算出した。この値により椎体の成長型を次の 3 型に大別した。すなわち、この値が 0.8 から 1.2 の範囲のものを等成長型、この範囲より大きいものを伸長成長型、小さいものを肥大成長型とした。なお、脊椎骨数には第 3 尾鰭椎もふくめた。

椎体硬組織切片の作成 切片作成用の椎体は生鮮魚または凍結解凍魚から丁寧に取り出し、顕微 X 線法 Microradiography の手法に従って、アルコール (50~100%) 脱水、スチレンモノマーと B.P.S. (Bio-Plastic Specimen) 樹脂 (ポリエステル系樹脂) による包埋前処理および B.P.S. 樹脂包埋を行った。²⁰⁾ 包埋の完了した椎体試料はトリミングしてアクリル樹脂台に固定し、マルトー社製高速精密切断機で 500 μm 程度の厚さに切り出した。さらに、マルトー社製自動研磨機とアーカンサス石を用いて、50~100 μm 程度の薄切片を作成した。付着研磨粉は流水または超音波洗浄機を用いて除去した。なお、薄切片は、魚体の部位や個体間、魚種間でも比較が出来るように、魚体の 4 部位について、原則として椎体の脊索孔の最狭部で切り出した、縦切りと横切りの 2 種類を作成した。

顕微 X 線法による椎体硬組織の撮影 薄切片は Eastman Kodak 社の Spectroscopic film 649-O を用い、ソフテックス社の軟 X 線撮影装置、Softex-CMR 型により密着撮影を行った。撮影条件は X 線管からフィルムまでの距離 40 mm、二次電圧 6.75 kV、管電流 3 mA で、それぞれ一定にし、露出時間は薄切片の厚さにより 12~17 分に調整した。撮影したフィルムは、一般の検鏡用標本と同様に、スライドガラスとカバーガラスで封入した後、観察と写真撮影に供した。

結 果

脊椎骨数 小型魚で 36 (腹椎骨)+27 (尾椎骨)=63、中型魚で 36+22=58、大型魚で 36+26=62 であった。中型魚で少ないのは、尾椎骨部の第 41, 42 椎体の癒合による異常骨のためである。両椎体とも神経棘・血管棘の形状から、それぞれ 3 椎体が癒合したものと考えられる。

椎体長、椎体径および椎体長比 小型・中型・大型魚の椎体長、椎体径および椎体長比の変化を Fig. 2 に示した。各形質ともに、中型魚の第 41, 42 椎体およびその前後の椎体の特異的な値は、前述の椎体癒合による異常のためである。

椎体長は後峰型の変化を示し、体長差による型の違いはみられない。椎体径の変化も、ほぼ後峰型を示すが、各椎体間での差は小さく、峰の高さが椎体長の場合より

幾分低い。椎体長比は台形状に変化し、3 個体の値はほぼ同水準となり、相互に重なり合っている。その値は、中型魚の異常骨部を除くと、0.6~1.0 であり、前部腹椎骨と尾端部尾椎骨の数個を除くと、大多数の椎体は 0.8~1.0 の範囲にある。すなわち、本種の椎体の大多数は、椎体の長さ太さがほぼ等しく、等成長型に相当する。

椎体硬組織像 顕微 X 線写真による椎体硬組織像を Fig. 3 に示した。椎体は魚体の 4 部位 (腹椎最前部、腹椎主部、腹椎・尾椎移行部および尾椎主部) から取り出し、ほぼ基準軸を通る切片像をしめしている (B-1, C-3 は左側に、B-2 は後方に、それぞれやや偏在している)。3 個体とも同じ部位の椎体はよく似た形状をしめす。

縦切り切片像にみられるように、上下両片とも V 字状の軸部には、緻密骨様構造が発達している。しかし、背側および腹側部の中間域の骨梁は、個体間では類似するが、魚体の部位によって変化がみられる。すなわち、前部椎体 (小型・大型魚では第 1~31 椎体付近まで、中型魚では第 1~33 椎体付近まで) では、骨梁は背腹方向ともによく発達しているが、それより後方では背腹方向の骨梁は短く、特に下片部の短縮が著しい。

横切り切片像では、骨梁は脊索孔を中心に多放射状を呈し、内部には大小の腔所をもち、外縁部で相互に連結するものが多い。後部椎体では、骨梁は脊索孔を中心に左右方向で扇形となる。また、上下方向では、縦切り切片像と対応して、脊索孔より下方の骨質部が相対的に短縮している。なお、脊索孔の背側および腹側で V 字状に発達する緻密骨様構造の骨梁は、それぞれ神経弧および血管弧の支持部に当たる。前部椎体では、両側部から分離した骨梁が脊索孔の上下で垂直に発達している。

なお、本種では脊索孔の最狭部は各椎体のほぼ中央部に位置する。また、最狭部の脊索孔孔径は魚体の大小にかかわらず、多くの椎体ではほぼ一定 (0.4~0.6 mm; 平均約 0.5 mm) であった。

中型魚の異常骨部の硬組織像 異常骨第 41, 42 椎体とその前後の軟 X 線写真と顕微 X 線写真を Fig. 4 に示した。第 41 椎体の縦切り切片は、正常骨に比べて脊索孔の狭部が筒状に延長し、椎体長比の値の大きい原因となる。第 42 椎体の横切り切片では、骨梁の形状にやや乱れがみられる。外観的に正常な第 40, 43 椎体でも、それぞれの切片像は骨梁の形状や対称性に幾分乱れやひずみがみられる。しかし、本種の基本的な骨梁構造の特徴は、異常骨においてもかなり維持されている。

椎体骨梁の微細構造 Fig. 5 は、大型魚の第 37 椎体 (縦切り) と第 38 椎体 (横切り) の骨梁部 (Fig. 3A の第 37, 38 椎体の枠部) の顕微 X 線写真の拡大像である。骨梁内部には微小な腔所が多数みられる。また、X 線像の

Fig. 2. Centrum length, centrum diameter and the ratio of centrum length in three specimens.
 □: large-sized fish (BL 40.0 cm), △: middle-sized fish (29.0 cm), ○: small-sized fish (21.0 cm).
 Arrows indicate the first caudal vertebra.

濃淡は骨梁の部位による化骨状況や石灰化度の違いを示すもので、特に縦切り切片では骨梁軸に沿った多数の線条構造と、これを横切る輪紋様構造が形成される。このような構造は、他の椎体や中型・小型魚においてもみとめられる。

考 察

山田⁸⁾は硬骨魚類 100 余種について、椎体長曲線（全椎体長に対する各椎体の長さの変化）を描き、前峰型、

後峰型および双峰型の 3 型に大別し、魚種によってほぼ一定であることをみている。また近縁種間や生態的特徴の類似種間では椎体長曲線が同型を示すものもあることなどを明らかにしている。駒田¹¹⁻¹³⁾は脊柱上の椎体の位置によって椎体長や椎体径に成長差が現れる体長を、アユ、ウグイ、オイカワなどで精査し、種類によって変化の状況は異なるが、成長差の現れる時期は魚類の遊泳・摂餌行動や生活場所などの変化する時期と深く関係することを見ている。

Fig. 3. Microradiographs of thin sections of vertebral centra. A: large-sized fish, B: middle-sized fish, C: small-sized fish. Upper series: longitudinal sections, lower series: cross sections. Numbers indicate the serial number of vertebral centra. Bars indicate 1 mm. Enclosed parts on the 37th and 38th centra in A are enlarged in Fig. 5.

本種の椎体長・椎体径の変化は、後峰型を示した。また、魚体の成長に伴い部位による伸長差はみられるが、両形質の成長度合は大部分の椎体ではほぼ一定である。したがって、椎体長比は3個体ともほぼ同水準となり、峰の部分平坦化されて台形を呈する。一般に、若魚期以後の魚体各部の相対比は安定すると考えられるので、椎

体長比の変化の状況 (Fig. 2) は、種の特徴を表しているものと判断される。本種の椎体の成長型は、椎体長比がほぼ0.8~1.0の範囲にあることから等成長型とした。本種と同様に等成長型にはアユ、コイ、スズキ、ヒラメなどが、また伸長成長型 (椎体長比1.2以上) にはマサバ、サワラ、ブリ、マダイなどがふくまれる。* なお、肥大成

* 未発表資料

Fig. 4. Abnormal vertebrae and the neighbors in middle-sized fish. Numbers indicate the serial number of vertebral centra. A: soft-X ray photograph, B: microradiographs of thin sections of four centra (41 and 43: longitudinal sections, 40 and 42: cross sections). Bars indicate 3 mm in A and 1 mm in B.

長型(椎体長比 0.8 以下)の椎体は、多くの魚種の前部および尾端部椎体にみられるが、種類としてこの型に含まれるものは、これまでの調査魚種(100 余種)にはみられていない。

椎体の成長型と脊椎骨数、体制、遊泳運動などとの関連性については、多数の魚種の調査結果に基づいて考察したい。

椎体薄切片の顕微 X 線像から、骨梁の形状は脊柱の椎体の位置により型の変化を伴うが、調査個体間ではよく類似し、かなりの安定性がみとめられた。このような基本的な形状は、3 カ月魚の椎体横断面像においてもみられている。²⁵⁾ このことは、骨梁構造の種の特徴が成長段階のかなり早い時期に発現することを示唆している。

なお、個体差や体長差を考慮しても、前記中型魚の骨質部内の腔所は、大型・小型魚に比べて相対的に広い傾向がみとめられる。このことが異常椎体の影響によるか

Fig. 5. Microradiographs of thin sections in large-sized fish. Numbers as in Fig. 3. 37th centrum: longitudinal section, 38th centrum: cross section. Bars indicate 100 μ m.

どうかは断定し難い。隆島²⁷⁾によると、人工採苗マダイの仔稚魚期における椎体形成異常において、短軀症の異常椎体は発育不全状態を呈するが、前彎症の異常椎体は変形していても、組織的構造に格別の異常はみとめられない。また、Komada and Moyer²⁸⁾は、脊柱彎曲ヒラマサについて、異常脊椎骨と他の脊椎骨との間で重さや骨の組織像に差はみられないと報告している。

脊索孔について Amaoka²⁹⁾はカレイ亜目魚類(カレイ科を除く)の椎体中央部縦断面の形状が分類学的に属の特徴となることなることを明らかにし、脊索孔最狭部の位置や孔径の形状により 6 型に大別した。ニジマスでは、脊索孔の最狭部が各椎体のほぼ中央に位置しており、ヒラメと同型である。また、本種の脊索孔孔径は前述のように調査個体間ではほぼ一定(およそ 0.5 mm)であり、また 3 カ月魚においてもほぼ同様であると推定される。²⁵⁾ ちなみに、アユ(体長 7.8~14.7 cm, 孔径約 0.5 mm)の脊索孔孔径は、本種と同程度であり、シャチブリ(70.0 cm, 約 1 mm)やコンニャクイワシ(36.1 cm, 約 2 mm)では、比較的大きく、一方マナガツオ(21.5 cm)のように脊索孔は閉鎖状態を示すものもある。^{*} このよう

* 未発表資料

に、脊索孔の大きさは魚種による相違がみられ、ニジマスは中庸であると判断される。

魚類の硬骨は、高等脊椎動物のものより多様であるが、大別すると細胞硬骨 cellular bone と非細胞硬骨または無細胞硬骨 acellular bone とにわけられる。^{22,30)} 一般に下等な魚類は前者を、大部分の真骨魚類は後者を持つようである。^{14,17,19,30)} ニジマスは細胞硬骨をもつ群に属し、^{20,28)} Fig. 5 にみられるように、顕微 X 線像では骨質中に骨小腔様の微小腔所が多数散在する。また、縦切り切片像にみられる輪紋様構造は、魚体の伸長成長に関与するが、同心円状ではなく、骨梁の脊索孔側（椎体の前・後縁辺部）の伸びが大きいことが特徴的である。骨梁のより微細な構造については、今後の研究課題とし、多数の魚種にわたって比較検討したい。

文 献

- 1) E. Ford: *J. Mar. Biol. Asso. U. King.*, **22**, 1-60 (1937).
- 2) W. A. Gosline: *Functional Morphology and Classification of Teleostean Fishes*. The University Press of Hawaii, Honolulu, 1971, pp. 17-22.
- 3) J. M. Crane, Jr.: *Los Angeles County Mus. in Sci.*, **115**, 1-29 (1966).
- 4) 落合 明: 京大みさき臨海研, 特別報告, **3**, 1-97 (1966).
- 5) 浅野博利: 近畿大農紀要, **10**, 29-37 (1977).
- 6) 三谷文夫: 日水誌, **24**, 626-631 (1958).
- 7) 三谷文夫: 近畿大農紀要, **1**, 81-300 (1960).
- 8) 山田鉄夫: 長崎大水研報, **10**, 192-209 (1961).
- 9) 山田鉄夫: 日水誌, **27**, 510-515 (1961).
- 10) 多々良薫, 山口義昭, 林 知夫: 内海区水研報, **16**, 199-228 (1962).
- 11) 駒田 格: 魚類学雑誌, **24**, 128-134 (1977).
- 12) 駒田 格: 魚類学雑誌, **26**, 351-356 (1980).
- 13) 駒田 格: 魚類学雑誌, **28**, 437-444 (1982).
- 14) L. S. Berg: *Trav. l'Inst. Zool. l'Acad. Sci. l'URSS*, **5**, 87-517 (1940).
- 15) A. Kölliker: *Roy. Soc. Lond. Proceed.*, **9**, 656-688 (1859).
- 16) M. L. Moss: *Amer. J. Anat.*, **108**, 99-100 (1961).
- 17) M. L. Moss: *Acta. Anat.*, **46**, 343-362 (1961).
- 18) M. L. Moss: *Acta. Anat.*, **48**, 46-60 (1962).
- 19) M. L. Moss: *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **109**, 337-350 (1963).
- 20) M. L. Moss: *Acta. Anat.*, **60**, 262-276 (1965).
- 21) M. L. Moss and M. Freilich: *Acta. Anat.*, **55**, 1-8 (1963).
- 22) L. B. Halstead: 硬組織の起源と進化 分子レベルから骨格系までの形態と機能 (後藤仁敏, 小寺春人訳), 共立出版, 東京, 1984, pp. 45-77.
- 23) E. Lopez: *Z. Zellforsch.*, **109**, 552-565 (1970).
- 24) E. Lopez: *Z. Zellforsch.*, **109**, 566-572 (1970).
- 25) W. T. Yasutake and J. H. Wales: *Microscopic Anatomy of Salmonids: An Atlas*. Resource Pub. 150, U. S. Fish and Wildlife Ser., Washington, 1983, pp. 7-11.
- 26) 星野 孝, 須賀昭一編: 顕微 X 線法, 医学書院, 東京, 1970, pp. 12-79.
- 27) 隆島史夫: 日水誌, **44**, 435-443 (1978).
- 28) N. Komada and J. T. Moyer: *Japan. J. Ichthyol.*, **30**, 313-317 (1983).
- 29) K. Amaoka: *J. Shimonoseki Univ. Fish.*, **18**, 65-340 (1969).
- 30) U. Welsch and V. Storch: 動物の比較細胞組織学 (本間義治訳), 講談社, 東京, 1980, pp. 63-86.