

イワナ, *Salvelinus pluvius*, の尾骨の発達について

駒田 格知

Development of Caudal Skeleton of the Hatchery-reared Char, *Salvelinus pluvius*.

Noritomo KOMADA

緒 言

魚類における脊椎骨の形態異常の発現は、発生初期の水温や水質等の外部環境条件に著しく影響される、そして、それぞれの魚種の脊柱の骨化時期や骨化順序はこれらの事に深く関与していると考えられている (Gabriel, 1944¹⁾; Komada, 1985²⁾; 駒田, 1990³⁾; 1991⁴⁾). 一般的に、魚類の脊柱の後部における尾椎骨の形態異常の発現頻度は15~50%と他の部位に比較して著しく高い (Gabriel, 1944¹⁾; 板澤, 1954⁵⁾; Komada, 1982⁶⁾; 1983⁷⁾; 1985²⁾), そして、その原因の一つが、脊柱後部の脊椎骨の骨化が他の部位よりも遅延することにある (Gabriel, 1944¹⁾) と言われたり、それ以前の軟骨形成時にすでに付属骨の配列に異常が認められることから、さらに初期に感受期があるのではないかと (駒田, 1986⁸⁾; 1986⁹⁾) とも言われてきた. サケ科魚類における脊柱後部の脊椎骨の形態異常の発現原因を追求する一環として、アマゴの脊柱および尾骨の発達 (駒田, 1991⁴⁾; 1991¹⁰⁾), さらに、イワナの脊柱の骨化について (駒田, 1991¹¹⁾) 報告してきた. 今回は、イワナの尾骨の骨化時期および骨化順序を明らかにすることによって、イワナの尾椎骨の形態異常の発現機序の一端を考察しようとした

材料および方法

1989年12月1日にガラス水槽 (60×30×30cm) 内にて人工孵化したイワナ仔魚を同水槽内で、研究室において人工配合餌料をを給与して120日間飼育した. この間、飼育仔・稚魚は約10日間隔 (孵化後15日, 25日, 35日, 45日, 55日, 65日, 75日, 85日, 95日, 105日, 120日目) で20~30尾ずつ標本として取り上げられ、10%中性ホルマリン溶液にて固定された. そして、これらの標本は孵化後の経過日数別に0.1%アリサリン・レッド S, 1.0% KOH 溶液にて全身を染色された後、KOH-グリセリン系統にて透明化され、最終的に100%グリセリン溶液中にて保存された

これら透明骨格標本に関して、標準体長をノギスにて1/20mmまで測定した後、顕微鏡下にて尾骨を構成している骨格の骨化の進行状況について鏡検した. イワナの尾骨の構成要素は基本的に Figure 1 に示す通りで、中心となるのは尾鰭椎および尾鰭椎前脊椎骨であり、主な付属骨として下尾骨、準下尾骨、上尾骨および尾神経骨があり、これらによって尾骨は構成されている.

なお、本研究においては、孵化後の経過日数をイワナの日齢と表現した.

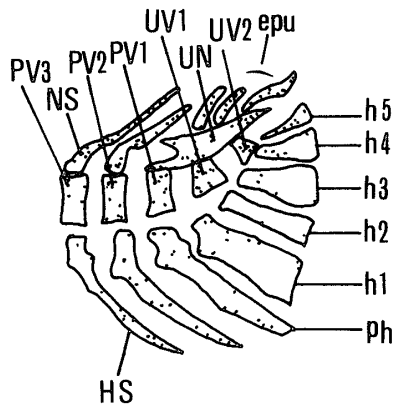


Fig 1 Caudal skeleton of the juvenile char, *Salvelinus pluvius* h1-5, first-5th hypural bone, ph, parhypural bone, HS, hemal spine, NS neural spine, PV1 3, first 3rd preural vertebrae, UV1 2, first and second ural vertebrae Un uroneural bone, epu, epural bone

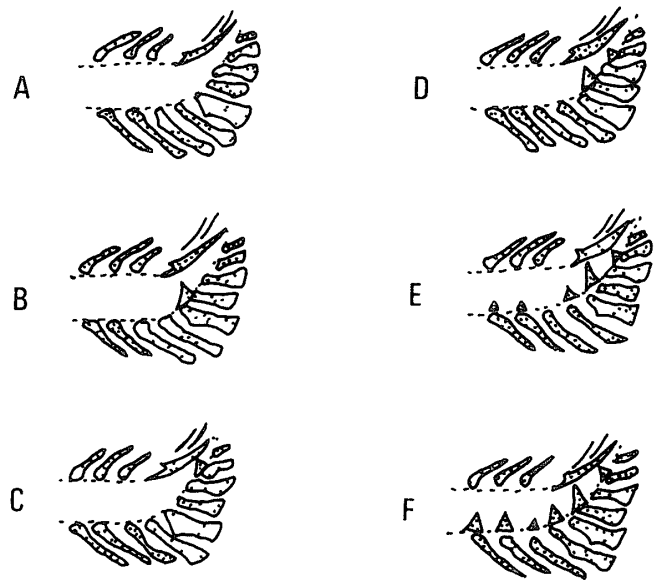


Fig 2 Types of the caudal skeleton of the larval and juvenile char

結 果

まず、孵化直後から25日齢（標準体長17.6~19.3mm）までの人工孵化イワナ仔魚においては、脊柱および尾骨の骨化は全く確認されなかった。しかし、35日齢（体長19.8~21.7mm）に達すると大部分の標本（35尾中32尾，91.4%）において、下尾骨の一部または大部分で骨化の進行が確認された。この場合、下尾骨における骨化は、まず、第2、第3および第4下尾骨ではほぼ同時期に進行することによって開始され、次いで第1および第5下尾骨の骨化が進み、最も遅れて準下尾骨の骨化が始まった。一方、この時期に大部分の標本（35尾中31尾，88.6%）において、尾神経骨の骨化も進み、その開始は第2、第3および第4下尾骨の石灰化とほぼ同時であった。なお、この時には尾部における神経弓および血管弓の骨化は未だ確認されなかった。45日齢（体長19.0~24.0mm）に達すると一部の標本（20尾中5尾，25.0%）において第1尾鰭椎の骨化が開始されているのが確認された。そして、この時期には全ての標本で第1~第5下尾骨および準下尾骨の骨化の進行が認められた。次に55日齢（体長18.0~23.0mm）仔魚では、第1尾鰭椎のみの骨化が確認された標本、第2尾鰭椎のみの骨化が確認された標本および第1、第2尾鰭椎の両方の骨化が確認された標本の出現率は、いずれも18尾中3尾（16.7%）で、3者間で全く差はみられなかった。さらに、この時期にこれら尾骨の中軸骨格の骨化が全く確認されない標本の割合は50%（18尾中9尾）の高率であった。その後のこれら尾骨の骨化の進行速度は極めてゆっくりであり、65日齢（体長20.0~23.9mm）、75日齢（19.7~24.9mm）そして85日齢（20.4~32.6mm）の仔・稚魚において、これらの椎体要素の骨化が確認されない標本の割合はそれぞれ、48.6%（35尾中17尾）、43.6%（30尾中13尾）、26.7%（30尾中8尾）であった。さらに、第1尾鰭椎のみの骨化が確認された標本の割合はそれぞれ11.4%、13.3%、10.0%であったのに対して第2尾鰭椎のみの骨化が見られた標本の割合は14.3%、20.0%、33.3%であった。一般的に第2尾鰭椎の方が第1尾鰭椎よりも骨化の開始が早い傾向がみられたが、両者間に有意な差異はみられなかった（ χ^2 -検定、 $P>0.05$ ）さらに、95日齢（体長21.0~32.0mm）に至っても第1、第2尾鰭椎および第1尾鰭椎前脊椎骨全てにおいて骨化の確認された固体は

20尾中13尾 (65.0%) であり, 30%の標本では第1尾鰭椎前脊椎骨の骨化が認められなかった. そして, この時期に骨化の認められなかった固体が未だ1尾 (5%) 存在していた. しかし, 105日齢 (体長27.0~37.0mm) に達するとすべての標本でこれら尾骨の完成が確認された (Table 1). すなわち, イワナの尾骨の中心的構成要素である尾鰭椎および尾鰭椎前脊椎骨の骨化の進行速度はゆっくりであり, 孵化後45日目頃に開始され, 完成までに約1.5ヶ月を要した. この場合, 第1尾鰭椎と第2尾鰭椎の間で骨化の進行速度に明瞭な差異はみられなかったが, 第1尾鰭椎前脊椎骨の骨化は2個の尾鰭椎よりも明らかに遅延し, 第2尾鰭椎前脊椎骨の骨化はこれらよりもさらに遅れた.

Table 1 Frequencies of types A–F of the caudal skeleton (Fig 2) in the larval and juvenile char

Type *		Age (days old)							
		45	55	65	75	85	95	105	120
A	n	14	9	17	13	8	1	0	0
	(%)	(70.0)	(50.0)	(48.6)	(43.6)	(26.7)	(5.0)	(0.0)	(0.0)
B	n	0	3	5	6	10	0	0	0
	(%)	(0.0)	(16.7)	(14.3)	(20.0)	(33.3)	(0.0)	(0.0)	(0.0)
C	n	6	3	4	4	3	0	0	0
	(%)	(30.0)	(16.7)	(11.4)	(13.3)	(10.0)	(0.0)	(0.0)	(0.0)
D	n	0	3	9	7	8	6	0	0
	(%)	(0.0)	(16.7)	(25.7)	(23.3)	(26.7)	(30.0)	(0.0)	(0.0)
E	n	0	0	0	0	1	13	15	0
	(%)	(0.0)	(0.0)	(0.0)	(0.0)	(3.3)	(65.0)	(71.4)	(0.0)
F	n	0	0	0	0	0	0	6	30
	(%)	(0.0)	(0.0)	(0.0)	(0.0)	(0.0)	(0.0)	(28.6)	(100.0)
Total		20	18	35	30	30	20	21	30

* Type A–F as for details, see Fig 2

次に, これら尾骨の形成と脊柱を構成する脊椎骨の骨化の進行との時期的な関係をみたところ次の様であった. 尾骨格のうち, 第1尾鰭椎の骨化が開始された時期は脊柱を構成する椎体の骨化が脊柱の前端から第30~56番目の椎体に至る範囲にまで進行した時に一致していた. そして, 大部分の第2尾鰭椎の骨化は脊柱の前端から第42~58番目の椎体まで骨化が進行した頃に開始された. すなわち, 尾鰭椎の骨化と脊柱の骨化の進行状況の間には一定の傾向がみられるが, 個体間の変動も著しいことが確認された. そして, 第1尾鰭椎前脊椎骨の骨化が開始された時には, 第2尾鰭椎前脊椎骨以外の全ての椎体において骨化が始まっていた (Fig 3, 4).

イワナにおける尾骨を含めた脊柱の骨化の完成までに要する日数は, 最も早く骨化の開始される神経弓の骨化が始まってから約70日, 椎体の骨化が開始されてから約60日であることが判明した.

120日齢人工孵化イワナ稚魚196尾における尾椎骨形態異常の発現頻度を調べたところ20.4%であった (Table 2). この場合の形態異常脊椎骨の類型は神経弓 (棘) を1本過剰に有する型であった (Fig 5). さらに, 尾骨の第2尾鰭椎の形成が全く確認されなかった, いわゆる第2尾鰭椎欠損を呈した標本が8尾 (4.08%) 認められた (Fig 6).

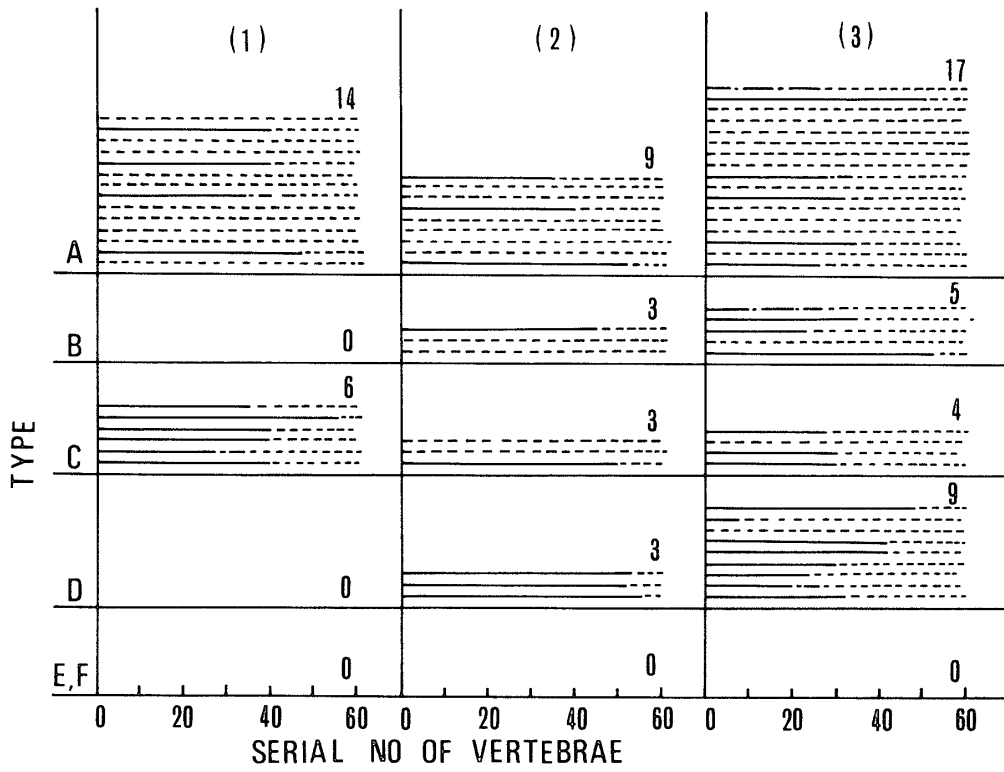


Fig 3 Ossification sequence of the vertebral centra in 45 days old (1) 55 days old (2) and 65 days old (3) char line = ossified dotted line = no ossified Number to the right represent number of specimens Type A-F, as for details, see Fig 2

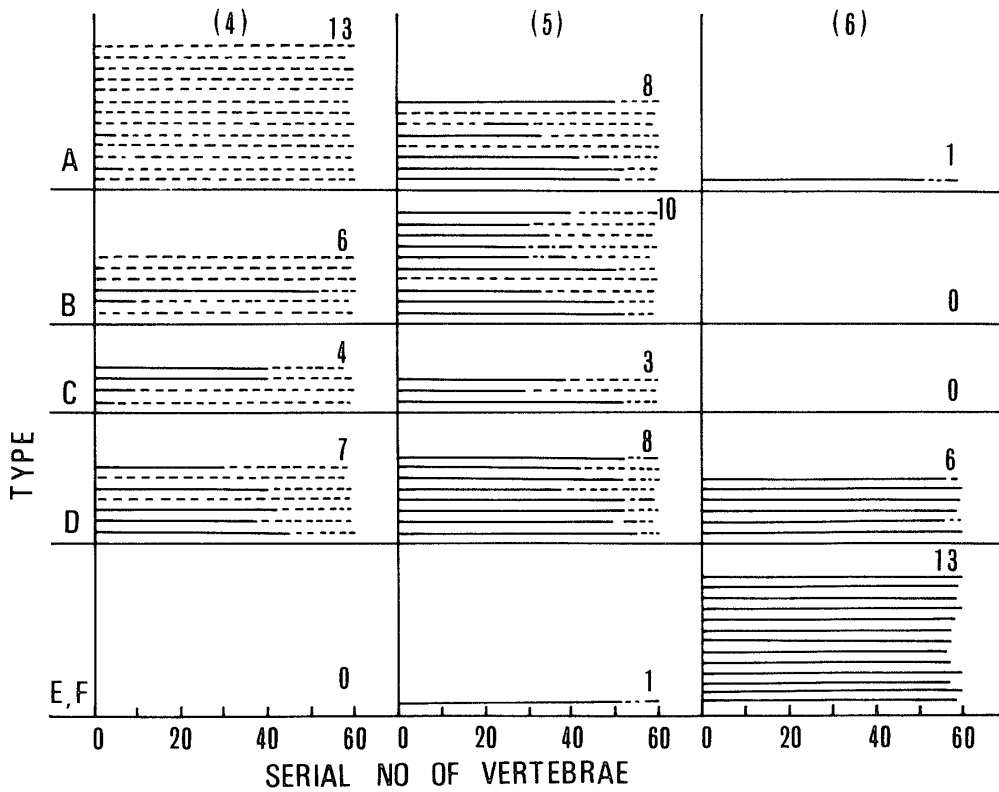


Fig 4 Ossification sequence of the vertebral centra in 75 days old (4), 85 days old (5) and 95 days old (6) char As for details, see the legend of Fig 3

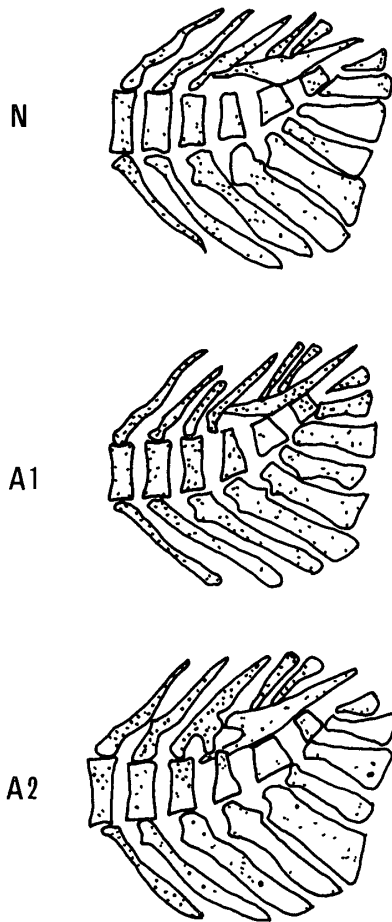


Fig 5 Caudal skeleton of the juvenile char N, normal, A1 and A2, abnormal vertebrae showing duplication of neural spine on the last vertebrae before the first preural vertebra

Table 2 Frequencies of abnormal vertebrae with one additional neural spine on the last vertebrae in the juvenile char (120 days old)

Standard length (mm)	No specimens	Frequency	
		n	(%)
27.0-47.0	196	40	20.41

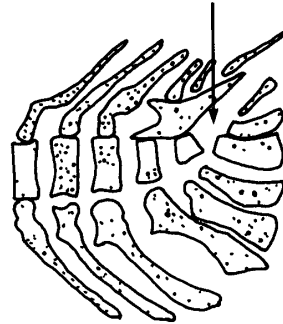


Fig 6 Absence of the second ural vertebrae (arrow) in juvenile (120 days old) char

考 察

魚類の脊柱の後端部で多発する神経弓または血管弓の過剰形成に代表される脊椎骨形態異常の発現原因の一端を追求する目的で、数種魚類の尾椎骨および尾骨の骨化時期や骨化順序について研究が進められてきた(駒田, 1986^{8,9)}; 1990³⁾; 1991^{4,11)}) 今回の研究で明らかになったように人工孵化イワナ, *Salvelinus pluvius* における尾椎骨形態異常の発現率は20.4%であったが、この出現頻

度は人工孵化アマゴ, *Oncorhynchus rhodurus* の場合の32.8%(駒田, 1991⁴⁾) に比べて有意に低かった (χ^2 -検定, $P > 0.01$)

イワナの尾骨を構成する骨のうち、最も早く骨化の進行するのは第2, 第3, 第4下尾骨および尾神経骨であり、次いで第1, 第5下尾骨および準下尾骨, さらに遅れて尾鰭椎の骨化が進み, 第1尾鰭椎前脊椎骨および脊柱の最後端の脊椎骨(第2尾鰭椎前脊椎骨)の骨化が最も遅れた。この場合, 第2尾鰭椎の骨化は第1尾鰭椎のそれよりも早い傾向がみられたが, 個体変動が著しく一定の順序は認められなかった。これらの骨化順序に関する結果は基本的にアマゴの場合(駒田, 1991⁴⁾)と同様であった。しかし, 両魚種間で尾骨の骨化の時期や進行速度にはかなりの差が認められた。すなわち, アマゴの場合, 尾骨の中軸骨格(尾鰭椎および第1尾鰭椎前脊椎骨)の骨化が確認された個体が早くも35日齢仔魚の中に出現したが, 全ての標本で同様な状態に骨形成が進行したのは95日齢に達した頃であり, この間に60日間も要した(駒田, 1991⁴⁾)。これに対して, イワナの尾骨の骨化の進行速度は著しく遅く, 尾骨の中軸骨格の骨化が十分に進行した個体が始めて出現したのは85日齢に達してからであり, 105日齢に至った時には早くも全標本でこれらの骨の骨化の進行が完了し, この間わずかに20日間であった

さらに、2個の尾鰭椎が両方とも出現した時期をみると、アマコの場合には35日齢、45日齢、55日齢および65日齢でそれぞれ41.9%、72.4%、35.7%、44.7%と高率であったが(駒田, 1991¹⁾)、イワナの場合には0.1%、0.0%、16.7%、25.7%の標本で両方の尾鰭椎が確認されたにすぎず、アマコに比べて著しく低いことが判った。そして、これら尾骨における椎体要素の骨化の確認されない個体の割合は、アマコの場合には35日齢ですでに16.1%、55日齢では3.6%に低下し、さらに75日齢に達すると全くみられなかった(駒田, 1991¹⁾)。が、イワナにおいては、35日齢では100%、55日齢では50%、さらに75日齢に至っても43.6%の高率であり、95日齢に達した稚魚の中にもまた認められた。この様に、イワナにおける尾骨の構成要素の骨化時期はアマコの場合に比べて著しく遅れ、個体間の差も大きい、しかし、尾骨の骨化が完了する時期は両者間でほとんど差が認められないことが判った。すなわち、イワナの尾骨の骨化の開始時期はアマコの場合に比べてかなり遅れるが、短期間に形成が進行するとも言える。短期間に形成が進行するということは外的環境要因の影響を大きく受ける感受性の高い器官形成期間が短いということになる。このような事が、イワナの尾部における脊椎骨形態異常の発現率がアマコの場合よりも有意に低いということに関連していると考えられる。

要 約

人工孵化イワナ, *Salvelinus pluvius* における尾骨の骨化の時期および進行順序について調査し、尾椎骨形態異常の発現原因について考察した。

イワナ仔・稚魚における尾骨の骨化は35日齢に下尾骨の一部で開始された。まず、第2、第3、第4下尾骨および尾神経骨の骨化が先んじ、次いで第1下尾骨と第5下尾骨の骨化が進行し、準下尾骨の骨化が最も遅れた。45日齢に達すると一部の標本で尾鰭椎の骨化が確認されたが、全般的にみれば、これら尾鰭椎の骨化の開始はこれよりもずっと後であり、個体差も大きかった。そして、第1尾鰭椎と第2尾鰭椎の間で骨化の進行速度の差異はみられなかった。これに続いて、第1尾鰭椎前脊椎骨の骨化が進行し、第2尾鰭椎前脊椎骨の骨化が最も遅れた。イワナの尾骨の骨化の進行速度および開始時期は極めて遅く、形成の完了した個体の出現は85日齢に達した時が最初であり、105日齢に至ると早くも全ての標本で骨化の完了が確認され、この間わずかに20日間であった。これらイワナ仔・稚魚における尾骨の骨化順序はアマコ, *Oncorhynchus rhodurus* の場合と基本的に同じであるが、開始時期はかなり遅く、さらに骨化の進行速度は早いために、短期間に完成するという傾向がみられた。これらの事は尾椎骨の形態異常の発現頻度にも深い関連があるものと考えられた。

引 用 文 献

- 1) Gabriel, M. L. Factors affecting the number and form of vertebrae in *Fundulus heteroclitus*. J. Exp. Zool. **95**, 105~145 (1944)
- 2) Komada, N. Occurrence and formation of vertebral anomalies in hatchery reared ayu, *Plecoglossus altivelis*. Growth, **49**, 318~340 (1985)
- 3) 駒田格知 オイカワの脊柱の形成について, 成長, **29**, 279~291 (1990)
- 4) 駒田格知 アマコの脊柱の骨化順序について, 成長, **30**, 29~36 (1991)
- 5) 板澤靖男 カタクチイワシ *Engraulis japonicus* (T. & S.) の脊椎骨数と形態異常に関する二、三、の観察, 日水会誌, **20**, 591~598 (1954)
- 6) Komada, N. Vertebral anomalies in the cyprinid fish *Tribolodon hakonensis*, Jap. J. Ichthyol. **29**, 185~192 (1982)

- 7) Komada, N Occurrence and formation of vertebral anomalies in the cyprinid fish, *Zacco platypus*, Jap J Ichthyol, **30**, 150~157 (1983)
- 8) 駒田格知・アユの尾椎骨における形態異常の発現について, 成長, **25**, 27~38 (1986).
- 9) 駒田格知: ウケイの尾椎骨における形態異常の発現について, 成長, **25**, 87~97 (1986)
- 10) 駒田格知・アマコ, *Oncorhynchus rhodurus* の尾骨の発達, 成長, **30**(2), (1991)
- 11) 駒田格知: イワナの脊柱の骨化順序について, 成長, **30**(2), (1991)

Summary

The orders of ossification of the caudal skeleton and the vertebral column in the char, *Salvelinus pluvius*, were described from the hatchery-reared series. Ossification of the caudal skeleton first took place at the 2nd, 3rd, 4th hypural bone and uroneural bone in 35 days old alevine (19.8-21.7mm in standard length (SL)). Then the first hypural, the 5th and the parhypural bone ossified in this order. The first and the second ural centra appeared as bones at 45 days old (19.5-24.5mm SL). Ossification of ural centra was slower after 45 days old. And the centra of the ultimate and preultimate vertebra (first and second preural vertebrae) ossified latest in the caudal skeleton. The full complement of the caudal skeleton was accomplished at 105 days old (27.0-37.0mm SL).

The percentage of occurrence of abnormal vertebrae having one additional neural spine on the last vertebra (second preural vertebra) in the hatchery reared char was about 24.0%. The frequency of the anomalies in the char was significantly lower than that of the hatchery-reared salmon, *Oncorhynchus rhodurus* (χ^2 -test, $p < 0.01$).