



Title	魚鱗相の發現機構について : (1) 虹鱒の鱗の初期發生
Author(s)	山田, 壽郎; YAMADA, Juro; 齋藤, 三郎 他
Citation	北海道大學農學部邦文紀要, 1(3), 354-360
Issue Date	1953-03-05
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/11534
Type	departmental bulletin paper
File Information	1(3)_p354-360.pdf



魚鱗鱗相の發現機構について

(I) 虹鱒の鱗の初期發生

山田 壽郎・齋藤 三郎

(北海道大學農學部水産動物學教室)

On the appearing mechanism of the scale structure.

(I) The early development of the scale in the rainbow trout, *Salmo irideus* Gibbons.

By Juro Yamada and Saburo Saito

緒 言

魚類資源の研究における年齢決定には種々の方法があるが、その中でも鱗相による査定法はもつとも普通に用いられている方法の一つである。しかしながら、その査定基礎となるさまざまな事實、即ち鱗自身の構造とか、核、環狀線、放射線、年輪等の形成や成長の機構については従來研究者により種々異説があつて一定していない。これらの問題についての正當な解釋は魚類生態の研究上大きな利便をもたらすことと信ずる。

このために近年水産學の立場から魚鱗の發生について二、三の研究が報告せられているが、いずれも鱗が形成されてしまつてからの鱗相の變化についての表面觀察であり、それらの形成の因果的分析は單に推測の域を脱していない。

一方古くから鱗の研究がさかに行われたヨーロッパ諸國に於いても、その殆どが皮膚の比較發生學の見地からなされたもので鱗相と魚の生態との關連を度外視したものである。

筆者等はまず鱗の發生經過を鱗相發現の基礎的問題として觀察しここに報告する。

材料の採集には北海道水産孵化場佐野調査課長ならびに同千歳支場の方々に再三お世話になつた。厚く御禮申し上げる次第である。

材料及び方法

材料として用いた虹鱒 (*Salmo irideus* Gibbons) は北海道水産孵化場千歳支場において、人工孵化により1951年4月15日から約1箇月の間に孵化したもので、採集に當つては、孵化期日の異なる稚魚がまぎつて一つの池に放養してあつたので各々の孵化後日数は知り得ず、魚体の全長をもつて成長の大体の程度をうかがうにとどめた。採集は6月5日から9月20日まで10回にわたり、全長30mm-52mmのものを採集し、直ちに Bouin 氏液で固定し Ehrlich 氏ヘマトキシリン液で染色して厚さ10 μ の連続切片を作り觀察した。

觀 察

I) 鱗の發生時期及び出現順序

取扱つたすべての稚魚(全長30~52mm)について解剖顯微鏡により檢べたところ、鱗は体表面上からはまったく見られなかつたが、これらの体表面をメスでこすり取り檢鏡した結果、大体全長42mm以上のものでは表皮の下に明らかに鱗が認められた。

切片による觀察では全長36mmまでの稚魚においては表皮の下の真皮層は平らでそこには何の變化も認められなかつたが、37mmのものでは背

鰭末端と脂鰭の間の尾柄部で側線附近の部分の真皮にわずかの分化が観察された。即ちそれまで皮膚は平らな比較的薄い真皮葉とその上に載っているやや厚い表皮とから成っているが、この段階になると真皮細胞は活潑な分裂を開始し、表皮の下に並んだ乳頭を形成する。

更に大きな全長 38 mm から 40 mm の稚魚の連続切片を順次に観察すれば、やはり前記の部分の分化が最も進んでおり、その部分を中心に体の頭、尾、背、腹の方向にと分化が次第に遅れていることが判る。この大きさの稚魚では、頸部、尾鰭基部、背腹正中線附近においてはその真皮はまったく未分化である。42 mm と 45 mm の稚魚の観察では分化は頸部と尾鰭基部附近まで達しているが、背腹正中線附近は依然未分化のままである。従つて鱗の發生はまず側線附近の尾柄部に始まりそれから前後の距離の大きい水平方向にかえつて早く進行し、垂直方向にはむしろより遅く進むと考えられる。

鱗の發生の最初の段階としての真皮葉中の分化が始まる時期については、その魚の棲息する環境の諸要因との関連において考えねばならず、更に相當数の観察を必要とする。筆者等の観察した場合ではその時期は全長 37 mm であつたが、この數字は上に述べた諸要因を無視したものであつて相對的なものでしかないことは勿論である。

II) 發生經過

切斷はすべて体の長軸に對して平行で皮膚を横斷するようにしてなされた。ただ 42 mm のもの 1 個体が長軸に對して直角に横斷された。切片による微細構造の觀察は主として全長 38 mm の材料によつたものである。

鱗の發生が始まる前の段階では鱗胚の皮膚は Fig. 1. で示される。一番外側の上皮は所々に粘液細胞を含む數層の比較的大きな細胞群からなり、その最下層の細胞はその下に横たわる結締織の最外層である薄い真皮葉と接している。更にその下には纖維性の真皮の形成層が存在し、それは間に色素細胞層をはさんで筋肉組織にと續いている。この段階ではいずれの層もまだ平らである。

真皮葉の細胞は表皮細胞に比してより小さく

その中には大きな核と一つか二つの仁を含んでいるが、これは間もなく活潑な分裂を始め、一定のわずかな間隔を置いて並んだ小山狀の突起を形成する。これらの真皮性の突起は、真皮乳頭 (cutis papilla) と呼ばれている (Fig. 2.)。真皮乳頭の出現に呼應して残りの真皮葉は纖維化し、ヘマトキシリンによつてより強く染まるようになる。纖維は最初は網目様であるが、のちに集まつて長い纖維束を形成する。乳頭は大體 1 筋節に對して二つづつ形成される。

真皮乳頭の細胞は卵形の平板を形づくるように整理され、そのなかに微かな割れ目が現れることによつて、それは上下の細胞層に分けられる (Fig. 3.)。これらの細胞中の核を取囲む原形質は次第に同質的にかつ透明になり、細胞の形は多角形から球形乃至橢圓形をとるようになる。更に進んだ段階 (Fig. 4.) では各乳頭の形は大きく、しかも扁平に細長くなり、その後端は互いに重なりあつていわゆる覆瓦狀排列を結果する。乳頭の成長に伴つてその中の割れ目は伸長し、その割れ目の中に光屈性の薄い層が現れてくる。これが鱗の原基である。この鱗の原基をとりかこむ乳頭の細胞は従つて生鱗細胞 (scleroblast) と認められ、それらは Fig. 4. に示される如く今や上皮細胞からは勿論纖維化した他の真皮細胞からも明瞭に識別されるのである。それ故乳頭の中の割れ目はその上下の生鱗細胞から鱗構成物質が分泌されたために現れたものと考えられる。

Figs. 2, 3. における乳頭と乳頭の間の実皮の谷の部分は、その後乳頭が成長してその前部は纖維化した真皮葉の中に次第に入り込み、後端は厚い表皮を押し上げるにつれて細長く伸びて鱗と鱗の間を區切り真皮葉と表皮をつなぐ真皮性の薄い膜に變化する。これは、のちに明らかになる鱗囊 (scale pocket) の壁の一部をなすものである。

生鱗細胞は最初球形乃至橢圓形に變化することは前に述べたが、ここでそれぞれの間の原形質膜ははつきりしなくなり、同時に細胞は瘠せて細長く扁平になり核の形もそれに従う。遂には各々の細胞の境界は全く消失し、核は一様で透明な細胞質の中に散在する。

その細胞質が次第に消耗されると同時に、中の核は裸になつて單に細い數本の絲狀原形質でつながれるに至る。このことは生鱗細胞が鱗物質の分泌のためにその細胞質を失つたものとして理解される。これは乳頭の上層でも下層でも同じようにして起る (Fig. 5.)。

その少し以前から鱗の表面には、環狀線 (circulus) の断面と思われる小さな突起が明らかになる (Fig. 6.)。この小突起は最初鱗の後端に近く、まだ大部分の生鱗細胞が健全である頃に現われ、それらの細胞が鱗の眞中附近から次第に上述の變化を経て崩壊し、それに伴い鱗が前後に伸張するに従つて、その前端附近の表面にも明らかになり、次第にその數を増し鱗の表面に鋸齒狀の排列をする。鱗の表面の眞中附近にはこの突起がまつたく現われない部分があり、この部分が核 (focus) の断面を示すものと思われる。核から体表面に近い部分—即ち鱗の後部—の上の突起も、逆に核より体内に近い部分—鱗の前部—の上の突起も、各々の尖端は曲つてともに核の方に向いている。換言すればその方向は鱗の前部と後部とでは互いに逆で内側を向いている。これは体の長軸に對し直角に切られた切片でも同様に觀察される。鱗の周縁に近く現に形成されつつあるのか、またはまだ形成されてから間もないと思われる突起はすべてその内側の面に接して一つの丸い大きな細胞を有している。その細胞の表面の一部は彎曲した突起の窪みにはまり込んで突起と鱗の表面とによつて支えられているように見える。この細胞は周囲の生鱗細胞と較べて形がやや大きいということ以外にはまつたく異なるところがなく、それがどのようにしてやつてきたのか、又これが鱗の環狀線を形成するために乳頭上層の細胞の中で特に分化したものか、さらに環狀線がどのようにして形成されるのかについては明らかではないが、環狀線の形成がこの特殊な細胞に負うところ大であらうとは當然考えられることである。この細胞ものちに次第に退化し、成長した鱗では核に近い部分の突起に接してその痕跡がわずかに認められ、より古く形成された突起には全く見られなくなる。

このように鱗の成長とともに鱗片中央の上下

層の生鱗細胞は崩壊し退化するが、その前後兩端にはなお肥つた正常の細胞が認められ、42 mm の体の長軸に對して直角に切られた切片の觀察でもその兩端には多くの細胞が残つて鱗の周縁を包んでいる。従つて生鱗細胞は鱗の中心—核—からその周縁に向つて鱗物質を分泌しながら退化してゆくが、それは常に鱗の周縁において上下から鱗を包み、その成長に寄與すると考えられる。

乳頭の細胞が鱗の周縁を残して退化してしまうと、そこに鱗を取り囲む一つの真皮性の小嚢が明らかになる。これが鱗嚢 (scale pocket) と呼ばれるものである (Fig. 7.)。これについて Klaatsch (1894) は次のように述べている。

この鱗嚢には外側の壁と内側の壁を見分け得る。その外壁は後部においては澤山の色素顆粒を含む疎な結締織からなつている。その前部に於ては外壁は隣接する前の鱗嚢の内壁に似ている密な結締織からなつている。鱗嚢外壁のこの結締織の纖維性突出は鱗の前部境界においてその纖維が体表面と平行に層をなしているところの真皮の最深層に結びついている。

Klaatsch の觀察は大體において筆者等のそれと一致する。結締織の纖維性突出とは、さきに述べた乳頭の谷の部分の真皮が變化した鱗と鱗を區切る薄い膜のことであつて、この後端はその内壁の後端にまで達していない。即ち鱗の後端は鱗嚢の外壁によつて包まれずその部分の生鱗細胞群は上では直接上皮に接し、下では鱗嚢内壁の後端に接している。

52 mm の稚魚の切片で鱗の断面を觀察すると、それは上下二層からなつていることが判る (Fig. 8)。上層は一樣な物質からなり、下層より薄くかつ透明で環狀線の突起はこの層に屬している。突起を構成する物質は上層と全く同質で突起を上層から區切る何らの構造も認められない。下層は上層より強く染まり、數本の細線による成層が見られる。

鱗が大きい程下層は厚くなるが、上層の厚さには變化はない。

考 察

すでに魚鱗の發生については多くの研究者によつてさまざまな研究や議論が行われてきたのであるが、Hoffbauer (1898, 1900) が鯉の鱗で稠密輪を観察し、これが生長輪であろうとの考えを發表して以來、魚鱗に関する主な興味は鱗相の魚の生活史との結びつきにおける生態學的意義について向けられ、その結果それまで論議せられてきた鱗の組織發生上の諸問題は未解決のままに Nusbaum (1906) の論文を最後に一應休止符が打たれたかの如くである。

Nusbaum は 1906 年の彼の論文の冒頭でそれまでに決定されていない事項として、鱗が結局は真皮乳頭の産物であるのか、それとも乳頭とは別に生じた鱗囊の結締織が鱗の發生に關與するのかわからぬ鱗の兩層が發生史的に同一の状態を示すかどうか等を擧げている。そしてこれは今日でも決定されていない問題なのである。

楯鱗から圓鱗に至る各種の鱗をはじめ系統發生學的立場から研究した Klaatsch (1890, 1894) は硬骨魚鱗について、その上層を真皮乳頭の産物として又生鱗細胞の分泌産物として観察し、下側の鱗層はこれに反して細い纖維束を有し細胞の消失した硬化結締織であつて、それは鱗囊下壁の産物であると述べている。

Ussow (1897) はこれに反して、兩層とも真皮乳頭の産物であつて、しかもその上層は乳頭の上層の生鱗細胞にその起源を有し、下層は同じく乳頭の下側の要素の費消によるといい、Nusbaum も彼の意見に賛成し、さらにつけ加えて、鱗の下層は最初まったく一様で上層と同じであるが、ややのちになるとその中に微かな縞が現われ、これは今まで一様だつた物質の特別な物理的變化であつて決して纖維性結締織の骨化の結果ではないと述べている。彼によれば兩層の石灰化が同時に起らず、上層は下層より早くしかも硬いだけである。

彼の見解に従えば鱗の下層の肥厚を説明することが出来ないと筆者等は考える。観察のところて述べたように、薄い鱗片が分泌されて、その上下の生鱗細胞が退化したあとで鱗の下層の肥厚が

行われる。いま最初に乳頭の中に現れた鱗片は鱗の上層のみか、薄いために見分けられないが、上下兩層が分泌されたのか、それとも下層のみかとの三通りを考えてみると、まだ鱗の肥厚が始まらない初期においてすでに環狀線の突起が見られることから、これが下層のみであると考へられない。又上下兩層が分泌せられたとすれば、鱗の中央下面で生鱗細胞が退化してしまつてからの肥厚は鱗囊内壁からの層の添加としか考へられず、同じ機能を乳頭下層の細胞と鱗囊下壁の結締織の二つの異つた組織がもつていふことになり不合理である。従つて乳頭の生鱗細胞は鱗の上層のみを分泌するものであつて、鱗の下層は乳頭の出現によつて二次的に明らかになる鱗囊内壁によつて産出され、それは次第にその下面への層の添加により肥厚すると考へるのが最も妥當であらう。

Klaatsch は鱗の下層は分泌産物ではなく、その中に細胞の消失した硬化結締織であると論じたが、筆者等はこれについては決定的な觀察をなし得なかつた。

鱗の周縁を包む乳頭の生鱗細胞はその縁邊を分泌したのちに同じく退化するが、鱗の周縁には常に生鱗細胞が存在して鱗を成長せしめるのであるから、その一部は分裂増殖して更に次の生鱗細胞を生ずるのか、それとも新らしく縁邊を包む細胞は鱗囊の結締織から次々と分化してくるのかという問題がある。即ち最初真皮乳頭を分化したのち纖維化した真皮葉が、機能的に乳頭細胞の形成能力をのちまで持續するかどうか。果してそうであるとすれば、纖維性真皮葉には鱗の上層を分泌する乳頭細胞を分化する能力と、鱗の下層を形成する能力との二重の機能を同時に持つと考へねばならない。Nusbaum が乳頭細胞の一部が無絲分裂により増殖すると述べていることからしても、真皮葉は鱗の上層を形成する能力をすべて初めの乳頭形成の際に乳頭細胞に與え、自らは鱗の下層のみを生産する能力を維持するのではないかと考へられる。

環狀線の突起の内側に見られる大きな細胞については Nusbaum も認めており、これは乳頭上層の残つた細胞であり、鱗が分泌されたのち、そ

の外表面に密集し、すでに形成された鱗物質を所々吸収してそこに溝を作り、小さな突起を形成するといっている。この細胞が彼のいう如く行動するとすれば、それは乳頭上層の細胞の中で更に分化した複雑な機能を持つものである。またこの細胞が鱗の分泌や乳頭細胞増殖の過程において機械的な役割をはたし、そこに鱗物質が多く分泌されて突起が生ずると推測することもできる。いずれにせよ、これが環状線の内側の窪みに沿つて並びその形成に與ることだけは確實であろう。突起の先端がすべて鱗の中心に向いていることは鱗の成長する方向との関係から興味深い。

以上考察した如く、鱗の構造、環状線形成の機構については不明の點が多く、これらの問題の解明は今後の研究に負うところが大きい。

鱗の体表面への出現順序及びその時期については多くの報告があり、それぞれ詳しく研究されているので筆者等はそれについて簡単にふれるにとどめた。

摘 要

全長 30 mm から 52 mm までの虹鱒稚魚を切片により観察し大要次のことがわかつた。

(1) 鱗形成のための真皮葉中の分化は魚が全長約 37 mm に達した時に始まり、その順序は背鰭末端と脂鰭の間の側線附近でもつとも早く、その部分を中心に頭、尾、背、腹の方向へ擴がり、背腹正中線附近でもつとも遅い。

(2) 鱗は上下の二層からなり、上層は薄く同質で環状線の突起を有する。下層は上層より厚く鱗の成長とともに肥厚し、その断面には細い縞の成層が見られる。

(3) 鱗の上層は最初真皮葉から分化した乳頭の細胞の分泌により形成されるが、下層は恐らく上層の分泌細胞が退化したのちに明らかになる鱗囊基底の纖維化した真皮葉から産出されると思われ。

(4) 鱗の成長は上層ではその周縁に残つた乳頭細胞の分泌により、下層では基底真皮葉からの層の添加により行われると考えられる。

(5) 環状線の尖端は必ず鱗の中心に傾き、そこに接して一つの大きな細胞が見られる。これは環状線の形成細胞と考えられ、のちに他の乳頭細胞と同様に退化消滅する。

文 献

- Baudelot, E.: Recherches sur la structure et le développement des écailles des poissons osseux. Arch. zool. expér. (1873).
- Hofer, B.: Über Bau und Entwicklung der Cycloid- und Ctenoidschuppen. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. u. Physiol. München. (1899).
- Klaatsch, H.: Zur Morphologie der Fischenschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morph. Jahrl. XVI. (1890).
- Klaatsch, H.: Über die Herkunft der Skleroblasten. Ibid. XXI. (1894).
- 幸内慎次郎: 鮭稚魚の鱗の研究. 北海道千歳鮭鱒孵化場試験報告 I. (1933).
- Nusbaum, J.: Materialien zur vergleichenden Histologie der Hautdecke der Wirbeltiere. III. Zur Histogenese der Lederhaut und der Cycloid-Schuppen der Knochen-fische. Anat. Anzeig. XXX. (1907).
- Ussow, S. A.: Die Entwicklung der Cycloid-Schuppe der Teleostier. Bull. de la Soc. Imp. d. Nat. d. Moscou. (1897).

Résumé

The writers took up the rainbow trout (*Salmo irideus* Gibbons) to define the manner of the early development of fish scales, fixed young fishes with Bouin's solution, stained in Ehrlich's hämatoxylin, and sectioned into 10 μ in thickness by the paraffin method.

The total length of the sample ranged from 30 to 52 mm. In the longitudinal section of 37 mm long, the cutis papillae as the origin of scales were at first observed, where only in the vicinity of lateral line below the space between the dorsal end and adipose fin. Scales appear first in the above

portion, then, they develop head- and caudal-wards appearing last on the back and belly.

Cells in the cutis papilla (scleroblasts) are arranged into two layers and among them a thin scale appears. This is a product of the papilla and probably only the upper layer of the scale. When the secretion of upper scale substance is completed, scleroblasts disappear remaining only on the margin of the product, and a scale pocket which consists of dermal wall is formed. Our observation showed that the lower layer of a scale was added from the fibrilated inner wall of the scale pocket.

Thinner upper layer of the scale is homogenous in structure with small ridges of circuli, while the lower becomes increasingly thicker showing some striped stratification. Growth of the upper layer of the scale is brought about by the scleroblasts existing around the scale margin.

The tip of a ridge always tends toward the focus, and a newly formed ridge holds a large cell which is considered as the ridge formative scleroblast.

圖 版 説 明

Fig. 1. 真皮乳頭の現われる直前の皮膚。e: 上皮, c: 真皮葉, f: 真皮の形成層, m: 筋肉組織。8×40.

Fig. 2. 真皮葉の乳頭形成。残りの真皮葉は繊維化する。p: 真皮乳頭。8×40.

Fig. 3. 乳頭の細胞は鱗物質を分泌しそのために割れ目が現われる。s: 鱗, 8×40.

Fig. 4. 乳頭は扁平に水平に伸長し, 後端は覆瓦状となる。乳頭中の鱗もそれに伴い生長する。s: 鱗, o: 生鱗細胞。8×40.

Fig. 5. 生鱗細胞は乳頭中央から退化し始める。s: 鱗。8×40.

Fig. 6. 乳頭後端の拡大。環状線形成され突起の尖端は少しく内側を向く。そこに環状線形成細胞が見られる。r: 環状線の断面の突起, a: 環状線形成細胞。8×100. 油浸。

Fig. 7. 乳頭細胞は鱗の前後端にのみ残り, 鱗嚢が明らかになる。l: 鱗嚢内壁。その上の鱗を包む空間は鱗嚢, 鱗嚢上縁を形成する結締織は鱗嚢外壁。8×40.

Fig. 8. 鱗の上下兩層が明らかになる。上層には環状線の突起が見える。t: 鱗の上層, d: 鱗の下層。8×100. 油浸。

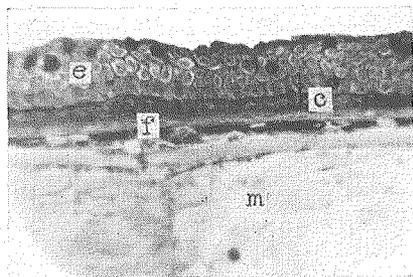


Fig. 1.

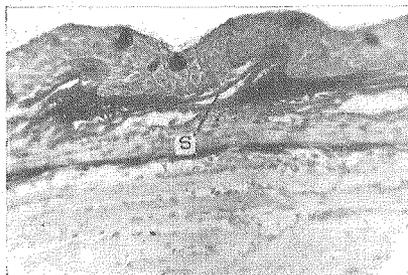


Fig. 5.

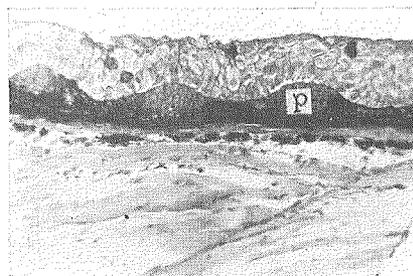


Fig. 2.

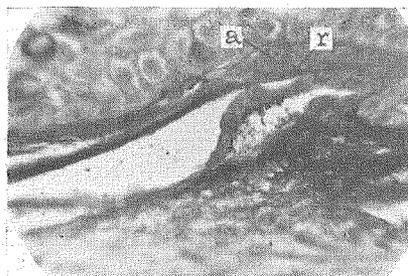


Fig. 6.

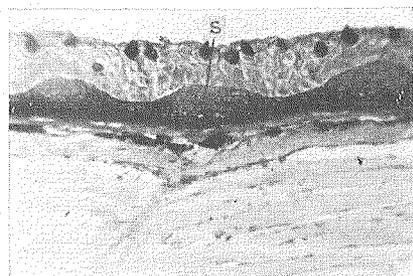


Fig. 3.

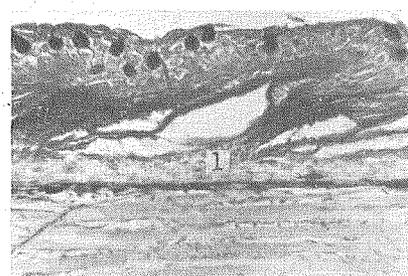


Fig. 7.

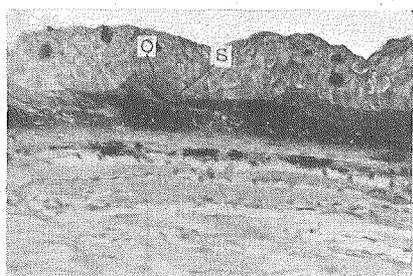


Fig. 4.

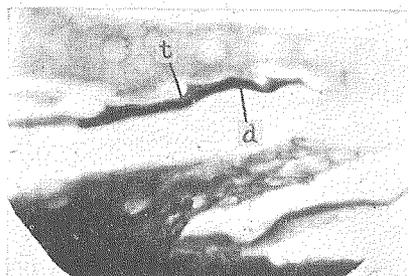


Fig. 8.