

ふ化技術のワンポイント・アドバイス 魚鱗の構造，形成と鱗相分析

福若雅章*

Structure and formation of fish scale, and scale pattern analysis

Masa-aki Fukuwaka*

はじめに

おそらく皆さんは、「鱗」というと魚類の硬い鱗を思い浮かべることだろう。しかし、ほかにも「鱗」を持つ動物はたくさんいる。例えば、「ウロコムシ」という動物は、環形動物の多毛類つまり海にすむゴカイの仲間である。鱗は「動物の体表の大部分または一部を覆う、多少とも硬質の小薄片状の形成物」であり、脊椎動物の中では、魚類をはじめ、爬虫類・鳥類・哺乳類などに広く見られる（八杉ら 1996）。脊椎動物の皮膚は、表皮と真皮の2層からなる。魚類の鱗は真皮中に形成される骨の様な組織である（山田・麦谷 1988）。それに対し、爬虫類などの鱗は表皮が角質化したもので、魚類の鱗とは異なる。特に魚類の鱗は、年齢査定によく用いられるので読者の皆さんにもなじみがあるだろう。ここでは鱗に関するこれまでの知見を紹介する。

鱗の種類

魚類の鱗は、古生代（5.6-2.4億年前）に出現した無顎類（ヤツメウナギの仲間）の頭部を覆う「皮甲」に起源を持つ（落合 1987）。これらの皮甲を持つ化石種は甲皮類と呼ばれている。その中の異甲類の皮甲は骨様組織の層と象牙質結節から構成されており、一部の種では象牙質結節の表面にエナメル質様組織（エナメロイド）が存在していた（後藤 1988）。この骨様組織・象牙質・エナメロイドなどの構造は、魚類の鱗や私達の歯にも共通して観察される。

魚類の鱗は、その構造からコスミン鱗、ガノイン鱗（硬鱗）・楯鱗・骨鱗の4種に大別される（表1）。楯鱗は、軟骨魚類の板鰓類（サメ・エイ類）に見られる。俗に「さめはだ」と言われるように、楯鱗は突起を持つものが多くざらざらしている。楯鱗は顎にある歯と起源が同じなので「皮歯」と

北海道さけ・ますふ化場業績B第52号

* 北海道さけ・ますふ化場調査課(Research Division, Hokkaido Salmon Hatchery, Fisheries Agency of Japan, 2-2 Nakanoshima, Toyohira-ku, Sapporo 062, Japan)

表 1. 魚類における鱗構造の比較

構造	皮甲	楯鱗	コスミン鱗	ガノイン鱗	骨鱗
エナメル質	エナメロイド	エナメロイド	エナメロイド	ガノイン	
象牙質	象牙質結節	象牙質	コスミン	コスミン	
骨様組織	アスピディン	基底層の骨様組織	海綿状骨質層 イソペディン	イソペディン	骨質層 繊維層板
分布	無顎類 (化石種)	軟骨魚類 (サメ・エイ類)	総鱗類 肺魚類	ポリプテルス チョウザメ ガー アマリア類	真骨魚類

も呼ばれる。楯鱗は、外層からエナメロイド・象牙質・骨様組織の3層からなる。楯鱗の発生は表皮と真皮の境界でおこり、その原基は表皮と真皮の両方の要素から形成される(後藤 1988)。

硬骨魚類に見られるコスミン鱗・ガノイン鱗(硬鱗)・骨鱗は、真皮の結合組織中に形成され、表皮細胞の関与はないと考えられる(山田・麦谷 1988)。典型的なコスミン鱗は、古代の総鱗類(シーラカンスの仲間)や肺魚類に見られる。コスミン鱗は体表からエナメロイド層・象牙質(コスミン)層・海綿状の骨質層・層板状骨質層(イソペディン)の4層よりなる。ポリプテルス類・チョウザメ類・ガー類・アマリア類などに見られるガノイン鱗(硬鱗)は、その外層がガノイン(硬鱗質)と呼ばれる厚いエナメロイドで覆われる。その構造は、ガノイン層・薄いコスミン層(退化してしまっているものもある)・イソペディン層の3層よりなる。

真骨魚類に見られる骨鱗は、外層の薄い骨質層と内層の繊維層板よりなる(図1)。骨鱗は、さけ・ます類・サンマ・マイワシなどに見られる突起や棘のない円鱗とタ

イ・スズキ・マハゼなどに見られるような棘のある櫛鱗に大別される(山田・麦谷 1988)。

鱗の機能

鱗は体表にある硬い組織なので、その重要な機能の一つは体表の保護である(落合 1987)。最初の脊椎動物である無顎類の皮甲も、淡水サソリの捕食からの防御組織として獲得されたと言い説もある(山田・麦谷 1988)。なお、現生の無顎類であるヤツメウナギ類やメクラウナギ類には皮甲も鱗も持つものはない。

魚類の鱗はリン酸カルシウムが沈着している骨様組織である。動物にとってカルシウムは、神経刺激や運動機能など様々な機能を有し、なくてはならない元素である。しかし、必要以上にあると生体活動の阻害も起こる。海水中にはカルシウム・イオンが豊富に含まれているが、淡水中には非常に少ない。そこで、鱗や骨組織はこれらの環境に適應するためにカルシウムやリンなどの排泄や貯蔵の機能も果たしていると考えられる(山田・麦谷 1988)。

また、側線鱗のように孔があいて、中に

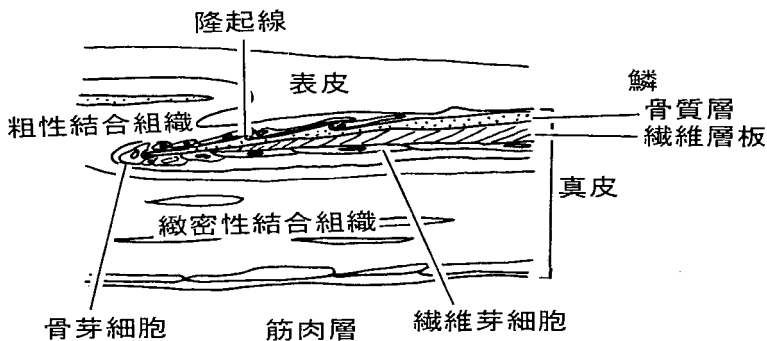


図1. 真骨魚類の皮膚の構造の模式図 (山田・麦谷 1988)

水の動きや水圧を感じる側線管という感覚器官が通っている鱗もある。皮甲・楯鱗・コスミン鱗・一部のガノイン鱗に見られる象牙質層は、硬組織中に細胞突起が入り込み、皮膚感覚の受容器として働く(後藤 1988)。私達の歯の感覚もこれと同じ象牙質の果たす皮膚感覚として受けつがれていると言われる。

骨鱗の発生

綿山(1986)は、サケの初めて鱗が形成される体長が37-50 mmであることを示し、初生鱗発生を稚魚期と幼魚期に分ける指標として用いた。初生鱗発生体長は、発育段階を示すほかにも後に述べるバックカルキュレーションの妥当性判定にも有効なので、他魚種でも広く調べられている。例えば、サケ属魚類ではサクラマスは初生鱗発生体長は36-42 mm、ヒメマス・ギンザケ・カラフトマスではそれぞれ平均41.2, 41, 57 mmであった(Kaeriyama 1989; 大熊 1991; Fukuwaka and Kaeriyama 印刷中)。また、マイワシ・ワカサギ・コイ・

サンマ・スズキでは、それぞれ31.5, 15.0, 16-17, 約20, 18-20 mmであった(松原ら 1979)。初生鱗の発生部位も魚種によって異なる。サケ属魚類の初生鱗発生部位は背鰭から脂鰭にかけての側線付近であり(小林 1961; 大熊 1991), アユ・ワカサギ・スズキ・コクチクロマスなどでも尾柄部付近であった(松原ら 1979)。それに対し、コイ・オイカワなどでは、軀幹の前部であった(松原ら 1979)。

骨鱗の形成と吸収

鱗は、骨質層が最初に形成され、次に繊維層板が骨質層を裏打ちするように形成が進む(山田・麦谷 1988)。最初、表皮直下の真皮結合組織内に集まった乳頭細胞の間に、コラーゲン繊維とその間を埋める無定型の有機物質からなる骨基質が分泌される。次にリン酸カルシウム結晶が有機物質上に現れ、石灰化が進み骨質層が形成される。骨質層の直下の繊維芽細胞により、コラーゲン繊維が分泌され繊維層板が形成される。

成長中の鱗の縁でも同様に骨基質が骨芽細胞によって分泌される(図1;山田・麦谷 1988)。丸形の骨芽細胞は基質を分泌すると扁平になり消失していく。鱗の上面にある骨芽細胞は、扁平化の過程でその間に骨基質を分泌し隆起線を形成する。骨質層下面に接する骨芽細胞は、繊維芽細胞となり、コラーゲン繊維と無定型有機物質を分泌し繊維層板を形成する。

年齢査定の際に障害となる鱗の吸収は、成熟や飢餓によって起こる(大池ら 1971)。鱗の吸収は、成長縁の骨質層側から始まり、ついで繊維層板に及ぶ。鱗吸収に働く細胞は鱗形成細胞に似ており、これと同じ起源の結合組織性細胞から分化したものと考えられる。哺乳類では骨の吸収は、多核の巨大な破骨細胞によって起こるが、鱗吸収が進むと破骨細胞に似た細胞が観察されるようになる。

鱗相形成

鱗の後部は表皮直下に露出し(露出部)、前部はその前の鱗の下に潜り込み(被覆部)、多くの硬骨魚類の鱗は、瓦状に重なり合い体表を覆う(図1)。鱗の表面構造には、骨質の線状隆起によって形成される隆起線、鱗の中心から縁辺にのびる放射状に骨質層が欠損した条溝、また楯鱗の露出部には縁辺の切れ込みや隆起線の肥厚によって形成される突起や棘などがある(図2)。隆起線は等間隔に形成されるのではなく、体成長の良いときは間隔が広く、悪いときは狭くなる。これは体成長速度と関連した鱗成長の速度が隆起線間隔に大きく影響していると考えられる(Fukuwaka and

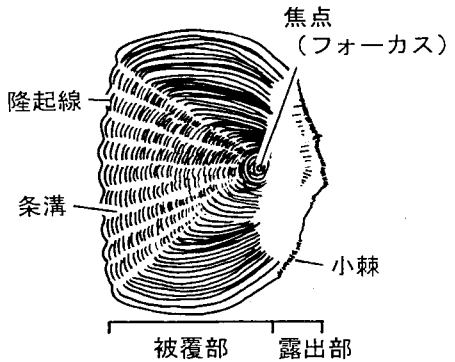


図2. 楯鱗の表面構造の模式図

Kaeriyama 印刷中)。

年輪や擬年輪は、隆起線間隔が狭いか、または隆起線が不連続になっているものとして観察される(小林 1961)。年輪や擬年輪の形成は、日長や水温など無機的环境要因によって起こるという説もあるが、体成長によって大きな影響を受けていると考えられている。また成熟時期に鱗吸収が起こりその後再び鱗が成長すると、隆起線が不連続になり「産卵記号」が形成される(大池ら 1971)。

海洋生活中のサケ属魚類の年輪形成時期は初春であると考えられる。サケでは2-5月、ベニザケでは1月、カラフトマスでは12月末に年輪形成が起こっていた(小林 1961; Bilton and Ludwig 1965; 石田・桜井 私信)。

また、サクラマスなど淡水生活が長い魚種では、淡水生活中に形成される隆起線の間隔は狭く、海洋生活中に形成される隆起線間隔は広がっている。このことから、後述するバックカルキュレーションによって降海時の体長が推定できる(大熊・真山

1985)。

鱗がはがれ落ち再生した鱗は、中心部の隆起線間隔が極端に広くなる。このため、年齢査定や成長パターン推定には通常使用されない。隆起線数やその間隔から脱落・再生の時期がある程度推定可能であるといわれる。サクラマスでは体の中央部の側線付近は、最も再生鱗が多く正常鱗率が小さい(大熊 1991)。

鱗を用いた年齢査定と成長速度推定

年齢査定は、年輪を計数して行われる。年輪数から年齢を調べるには、第1年輪形成時期と1年に形成される年輪の本数を知る必要がある。通常1年に1本形成されるので年輪というが、1年に2本形成される輪を用いて年齢査定される魚種もある。

年齢表記には様々な方式がある。例えば、淡水帯の年輪数1と海洋帯の年輪数2をもつサケ属魚類の年齢は、明け年齢(年輪数+1)では4、満年齢では3⁺、ヨーロッパ方式では1.2、Gilert and Rich (1927)の方式では4₂(4は明け年齢、2は淡水年齢)と表される。また、産卵された年月が分かっている場合には、月齢で表される場合もある。

鱗相分析を利用して体成長を求める方法で、最も普通に使われるのはバックカルキュレーション法である。鱗と体長の関係が生活史を通して一定で、年輪の鱗径と年輪

形成時の体長も同じ関係で表すことができる。バックカルキュレーションは、これを利用して年輪形成時の体長を逆算する方法である。バックカルキュレーションは、平均的な成長パターンを求めるための回帰法(regression method)と個体の成長パターンを求める比例法(proportional method)に大別される(Francis 1990)。

体成長速度と隆起線間隔の相関関係を利用して、隆起線間隔から成長速度を求める方法がある。Healey (1982)はこれを利用して、サケの海洋生活初期の死亡率が体サイズによって変わることを示した。しかし、隆起線間隔と体成長速度の関係は個体により大きくばらつくので、隆起線間隔から個体の成長を推定することはあまり望ましくない(Fukuwaka and Kaeriyama 印刷中)。

さけ・ますにおける鱗分析

北太平洋漁業国際委員会(INPFC)ではさけ・ます類の共同研究を進めるために、鱗採取部位を記号化した(Mosher 1963)。その中で、背鰭後端から脂鰭前端の間の中点から前半部の側線の上下1-4列から、鱗を採取することがもっとも望ましいとされた(図3)。この部位では、最も鱗が大きく、その隆起線数が多く、また最も早く鱗が発生する(小林 1961; 大熊 1991)。

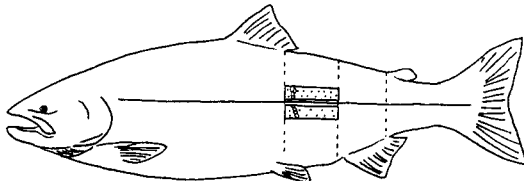


図3. さけ・ます類の最も望ましい鱗採取部位(本文参照)

鱗標本作製は、ガムカードに鱗を張り付け、油圧器を用いて加熱・加圧し酢酸ビニルなどの樹脂板に刻印し、鱗表面構造のレプリカを採る方法が広く用いられている。この方法は、同一の鱗から複数のレプリカがとれるので、複数の人による年齢の読み合わせに適している。幼魚の小さな鱗の標本作製には、グリセリン・ジェリーやバルサムなどで封入する方法が採られている。

さけ・ます類での鱗相分析は、年齢査定や成長パターン推定のほかに系群識別にも用いられている(田中ら 1969)。これは鱗が付加成長をし、吸収が少ないことと鱗相が体成長を通して生息環境の影響を受けることから、鱗相が過去の生活歴を保存していると考えられるためである。

鱗分析と資源管理

水産資源の管理とは、資源の状態(生物学的諸特性)を人間の望む値に近づけ、維持することである(田中 1985)。資源の状態を調べてなにが望ましくないかを判定することを、資源診断あるいは資源評価という。資源評価には、水産生物個体群の量(密度やバイオマス)、年齢組成、成長速度、繁殖形質(孕卵数、成熟サイズ、性比など)などのデータが必要となる。

水産生物の年齢組成や体成長速度の推定には、飼育法、標識放流法、体長組成法、年齢形質法が用いられている(能勢ら 1988)。これらのなかでも、年齢形質法は、処理に手間がかかるが必要であるとされる。年齢形質とは年齢を記録している形質のことで、魚類では鱗、脊椎骨、耳石、鱗条、貝類では貝殻、鯨では耳垢が利用され

る。

年齢形質は、以下の条件を備えなければならない。1) 年齢表示(年輪)と物理的時間との関係が明らかであり、生涯にわたって一定であること。2) 年齢表示の変更や消失のないこと。3) 取り扱いが簡便であること。4) 読みとりが容易であること。魚類では採取や前処理が容易なことから、鱗が使われることが多い。

一般に、鱗の読みとりは高齢の魚ほど難しいと言われる。年齢査定の誤差は、資源評価に非常に大きな影響を与える(タイラーら 1993)。査定者による誤差を小さくするためには、複数の人による年齢の「読み合わせ」が行われることが多い。また、複数の年齢形質を組み合わせて査定し、誤差を調べることもある。鱗による年齢査定は、耳石による査定と比べ年齢を過小評価することが多い(Beamish and McFarlane 1987)。例えば、ギンダラでは鱗から3-8歳であったが耳石では4-40歳と査定された。

おわりに

1898年のコイを対象とした研究以来、100年間にわたり、魚類の鱗は年齢査定に用いられている(Carlander 1987)。ここで紹介したように、鱗自体の形成機構は生理的・形態的に明らかにされてきた。しかし現在においても、年輪形成機構をはじめ、鱗相形成機構がすべて明らかにされたわけではない。もちろん私には、鱗を見てこの魚にながったか言い当てるような神通力もない。しかし、研究が進み将来にはもっとたくさんの情報を鱗分析から取り出せるようになる日が来るかも知れない。

ここでは、鱗に関する基礎的知見の紹介を行った。採鱗・年齢査定などを行う際に、少しでも参考にしていただければ幸いである。

引用文献

- Beamish, R. J., and G. A. McFarlane (1987): Current trends in age determination methodology. *In* Age and Growth of Fish (edited by R. C. Summerfelt and G. E. Hall). Iowa State University Press, Ames, Iowa. pp. 15-42.
- Bilton, H. T., and S. A. M. Ludwig (1965): Times of annulus formation on scales of sockeye, pink, and chum salmon in the Gulf of Alaska. *J. Fish. Res. Board Can.*, 23, 1403-1410.
- Carlander, K. D. (1987): A history of scale age and growth studies of North American freshwater fish. *In* Age and Growth of Fish (edited by R. C. Summerfelt and G. E. Hall). Iowa State University Press, Ames, Iowa. pp. 3-14.
- Francis, R. I. C. C. (1990): Back-calculation of fish length: a critical review. *J. Fish Biol.*, 36, 883-902.
- Fukuwaka, M., and M. Kaeriyama: Scale analyses to estimate somatic growth in sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, (印刷中)
- Gilbert, C. H., and W. H. Rich (1927): Investigations concerning the salmon runs to the Karluk River, Alaska. *Bull. U. S. Bur. Fish.*, 43, 1-69.
- 後藤仁敏(1988): サメ類の皮歯および歯の発生と脊椎動物における硬組織の系統発生. 海洋生物の石灰化と系統進化(大森昌衛・須賀昭一・後藤仁敏編). 東海大学出版会, 東京. pp. 219-246.
- Healey, M. C. (1982): Timing and relative intensity of size-selective mortality of juvenile chum salmon (*Oncorhynchus keta*) during early sea life. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39, 952-957.
- 埴山雅秀(1986): サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum) の初期生活に関する生態学的研究. さけ・ますふ研報, (40), 31-92.
- Kaeriyama, M. (1989): Comparative morphology and scale formation in four species of *Oncorhynchus* during early life. *Japan. J. Ichthyol.*, 36, 445-452.
- 小林哲夫(1961): サケ *Oncorhynchus keta* (Walbaum) の年齢, 成長並びに系統に関する研究. さけ・ますふ研報, (16), 1-102.
- 松原喜代松・落合 明・岩井 保(1979): 新版魚類学(上). 恒星社厚生閣, 東京, 375 p.
- Mosher, K. H. (1963): Racial analysis of red salmon by means of scales. *Bull. Int. North Pac. Fish. Comm.*, (11), 31-56
- 能勢幸雄・石井丈夫・清水 誠(1988): 水産資源学. 東京大学出版会, 東京, 217 p.
- 落合 明(1987): 皮膚系. 魚類解剖学(落合 明編). 緑書房, 東京, p. 7-21.
- 大熊一正(1991): サクラマス魚体各部位の

- 鱗形質の相違と鱗の発現. さけ・ますふ
研報, (45), 35-46.
- 大熊一正・真山 紘 (1985): サクラマスの
成長と鱗相に関する研究. 2. 1982年に
回帰したスマルト放流魚の鱗相と成長.
さけ・ますふ研報, (39), 17-25.
- 大池一臣・山田寿郎・小坂 淳 (1971): サ
クラマス雄魚の早熟残留型にみられる鱗
吸収と関連細胞について. 日水誌, 38,
423-430.
- 田中昌一 (1985): 水産資源学総論. 恒星社
厚生閣, 東京, 381 p.
- 田中昌一・M. P. Shepard・H. T. Bilton
(1969): 鱗研究により決定した1956-
1958年の北太平洋沖合水域におけるシロ
ザケ (*Oncorhynchus keta*) の起源.
INPFC研報, (26), 53-145.
- タイラー, A. V.・R. J. ビーミッシュ・
G. A. マックファーレン (1993): 生産量
推定に与える年齢査定の影響.
INPFC研報, (49), 27-34.
- 山田寿郎・麦谷泰雄 (1988): 硬骨魚類の耳
石および鱗の成長と石灰化. 海洋生物の
石灰化と系統進化 (大森昌衛・須賀昭一・
後藤仁敏編). 東海大学出版会, 東京, p.
203-217.
- 八杉龍一・小関治男・古谷雅樹・日高敏隆
編 (1996): 岩波生物学辞典 第4版. 岩
波書店, 東京, 2027 p.