

硬骨魚類における体節以外の周期的構造 —体節性だけでは脊椎動物のボディープランを説明できない—

大澤得二・田口奈美

Repeating structures other than somites in teleosts.
— Somites alone do not explain the vertebrate body plan —

Tokuji OSAWA and Nami TAGUCHI

要 約

ヒトを含む脊椎動物のボディープランは体節的に説明されるが、体節性では説明がつかない部位も存在する。本研究では2種の硬骨魚類（マイワシ、メダカ）を用いて体節以外の周期性構造を観察し、解剖学的に考察した。硬骨魚類における椎骨の棘突起—担鰭骨—鰭条は1対1対1に対応していなかったが、これらの構造物は体幹の正中部の結合組織中に存在するため、体節と同じ周期性を示さないとしても体節的な体幹の筋への影響はないものと考えられた。節足動物では体節だけが唯一の周期的構造であるが、脊椎動物においては椎骨系の体節以外に、正中鰭とそれを支える担鰭骨、腹肋骨、鰓弓など、異なる周期性を示す構造があり、脊椎動物のボディープランは複数の周期性構造よりなっているという事ができる。

キーワード: 硬骨魚類, 体節, 棘突起, 担鰭骨, 鰭条

Abstract

The body plan of vertebrates, including humans, is explained in a segmental manner, however there are some parts that cannot be explained in a segmental manner. In this study, we observed periodic structures other than body segments, using teleosts such as sardine and killifish. The spine - pterygophores - fin rays did not have a one to one correspondence. These structures are located in the connective tissue in the midline of the trunk, therefore it is thought that they do not disturb the arrangement of segmental muscles, even if they do not show the same periodicity as body segments. In arthropods, the somites are the only periodic structure, but in vertebrates, some other periodic structures, such as median fin and pterydophore which support median fin, abdominal ribs and branchial arch, are seen. It can be said the body plan of vertebrates is based on the multiple periodic structure .

Keywords: teleost, segments, spines, pterygophore, fin ray

緒言

多くの動物が体節 (segment) を持つことが知られており^{1,2)}、それらの動物のボディープランについて体節性に基いて理解していくことは一般的であると思われる。すなわち体節動物は各体節に対性の神経節や付属肢を持ち、これらの神経節や付属肢が部位により分化・特殊化する事により高度なボディープランを達成しているのだという考え方である。ヒトのボディープランについても同様で、ヒトは体節的に配列した椎骨系の骨格を持ち、体節的に脊髄神経が全身を支配している。皮膚における皮神経の分布に関しても皮膚分節 (dermatome) の考え方により、全ての皮膚に対して脊髄神経が体節的に分布していると考えられている³⁾。

しかし、体節性では説明が明瞭につかない部位がいくつかあることも事実である。皮膚分節の考え方により上肢や下肢の皮膚への末梢神経の分布を説明するとしても、上肢・下肢の基部に存在する神経叢 (腕神経叢、腰神経叢、仙骨神経叢) の存在をどのように説明すればよいのだろうか。神経叢においては、脊髄神経が互いに神経線維を複雑に交換し合い、実際に末梢に分布する神経は、複数の脊髄神経由来の神経線維が混在したものとなっている。腕神経叢は第5,6,7,8頸神経 (C5-8) と第1胸神経 (Th1) という5本の脊髄神経前枝から構成されるが、それらが分岐・吻合した結果、尺骨神経、正中神経、橈骨神経、筋皮神経の大きく4本の末梢神経が形成され、上肢に分布する。同様に腰神経叢は第12胸神経 (Th12) と第1,2,3,4腰神経 (L1-4) という5本の脊髄神経前枝が構成し、腰神経叢由来の神経としては最大の末梢神経である大腿神経のほか、腸骨下腹神経、腸骨単径神経、陰部大腿神経、外側大腿皮神経、閉鎖神経を出す。また仙骨神経叢は第4,5腰神経 (L4,5) と第1,2,3仙骨神経 (S1-3) から形成され、人体最大の末梢神経である坐骨神経のほか、上殿神経、下殿神経、後大腿皮神経などを出す⁴⁾。従って脊髄神経前枝・後枝の出現部位は体節的であるが、神経叢に由来する上肢・下肢を支配する末梢神経は、それぞれが体節に対応しているわけではない。従って、それらの末梢神経の支配領域もまた、体節的に配列しているわけではないだろう。すなわち上肢・下肢は複数の体節由来の要

素が混在するように形成されているとみられる。

また腹直筋は体幹腹側を縦走する細長い筋であり、いくつかの腱画により分割されているが、その腱画の数 (3~4) はそこに分布する肋間神経 (Th5~Th12の8本) より明らかに少ない^{5,6)}。解剖学のアトラスには腱画と腱画の一つの間に複数の肋間神経が分布している図が掲載されている³⁾。部分的な体節の癒合の可能性は考えられるが、腹直筋の全体を体節性をそのまま示す構造であるとは言えない。

さらに、副乳が腋窩から外陰部に向かう乳線上に分節的に存在するとされるが、その数は体節の数より明らかに少ない。一般に哺乳動物の乳房は腋窩から外陰部に向かう乳線上に分節的に存在するが、ヒトでは第4対目のもののみが発育するとされている⁷⁾。発生学の教科書においても、mammary line (乳線) または mammary ridge (乳腺堤) 上の4番目以外 (1-3番目、5-7番目) の乳腺は accessory nipples と呼ばれている⁸⁾。Sadler (1984)⁸⁾ はその図中で、腋窩から単径線直下の大腿内面に至る mammary line 上に7箇所の nipple を表しているが、それだけ広範囲の体幹、そして一部は上肢や下肢にまたがる領域が、わずか7個の体節で形成されているはずはなく、乳腺の配列と体節性とは対応していないことになる。

そして、さらに大きな体節性に従わない構造物としては鰓弓・鰓裂がある。この構造物には脊髄神経ではなく鰓弓神経が分布することも体節とは別の構造物であることを示している⁵⁾。ヒトの頭部において脳神経が12対見られるが、これらの脳神経から、I. 嗅神経のような特殊なものや、II. 視神経のように脳神経と呼ぶには相応しくないものを除くと、脊髄神経前枝と同じもの (III. 動眼神経、IV. 滑車神経、VI. 外転神経、XI. 副神経、XII. 舌下神経) と鰓弓神経 (V. 三叉神経、VII. 顔面神経、VIII. 内耳神経は顔面神経の一部とする。IX. 舌咽神経、X. 迷走神経) が入り乱れている。この事より、ヒトの頭部は体節性構造物に由来する部分と、もう一つの周期的構造物である鰓弓由来の部分が入り乱れていることを示している。従って、頭部の成り立ちは体節性だけでは説明することはできない。

以上述べてきた例、すなわち上肢・下肢の支配神経を出す神経叢、腹直筋の腱画、副乳の存在、鰓弓神経の存在は、人体が体節に分かれ、それ

らに対して整然と脊髄神経が分布している、という考え方だけではヒトのボディープランが説明できないことを示している。

では、このような体節性では説明がつかない構造物の存在、また体節性と異なる周期性を示す構造物の存在をどのように考えたらよいのであろうか。それには、脊椎動物以外の体節動物(環形動物や節足動物など)と脊椎動物のボディープランの成り立ちがどう異なるのか、その基本に立ち返って考えてみる必要がある。

本研究では硬骨魚類をヒトがすでに失っている脊椎動物の基本構造を多く残している動物と考え、特に上肢・下肢の形成と大きくかわる鰭と、それを支える体幹の骨格である椎骨の骨格系について、体節性により全て考えていけるものであるのかどうか、解剖学的に検索した。

材料と方法

硬骨魚綱 (*Osteichthyes*)、真骨上目 (*Teleoste*)、ニシン亜目 (*Clupeina*)、ニシン科 (*Clupeina*) のマイワシ (*Sardinops melanosticta*) を用い、体幹左側の筋を除去して鰭条、担鰭骨、椎骨、肋骨を露出させ、それぞれの位置関係を記録した。

また、メダカ目 (*Cyprinodontida*) メダカ科 (*Cyprinodontidae*) のヒメダカ (*Oryzias latipes*) を10%ホルマリンで固定したのち、軟骨を青色に染色するアルシアンブルーと、骨を赤色に染色するアリザリンレッドで二重染色した透明標本とし、棘突起、担鰭骨、鰭条の位置関係を観察した。

結果

マイワシ (*Sardinops melanosticta*) の体幹左側の筋を除去することにより、体幹の骨格の概要を観察することができた(図1a, b) 椎骨、肋骨、神経棘、血管棘、担鰭骨、鰭条が見られたが、それらの関係を明らかにするには、さらに若干の剖出が必要であった。

若干の筋を除去することにより、背鰭直下の担鰭骨と神経棘を露出させた(図2a, b)。背鰭の担鰭骨と神経棘とは、その方向性も異なるが、それらの周期性は一致していなかった。骨同士の間接結合もなかった。

次に臀鰭の担鰭骨と腹側の棘突起である血管

棘との関係を観察したが、背鰭と同様に1対1の関係は見られなかった(図3a, b)。

さらに腹部において肋骨と稜鱗の関係を観察した。方向性と周期性が一致していないことは、棘突起と担鰭骨との関係と同様であったが、肋骨と稜鱗とでは存在する層が異なり、肋骨は深層に、稜鱗は浅層に位置していた。稜鱗は担鰭骨のように鰭条との結合はなく、幅も広いので、周期的な構造物ではあるが皮骨の性格を示すものであった。肋骨との結合は見られなかった(図4a, b)。



図1a. マイワシ (*Sardinops melanosticta*) 左側の筋を取り去った状態。椎骨、担鰭骨、鰭条が見られる。

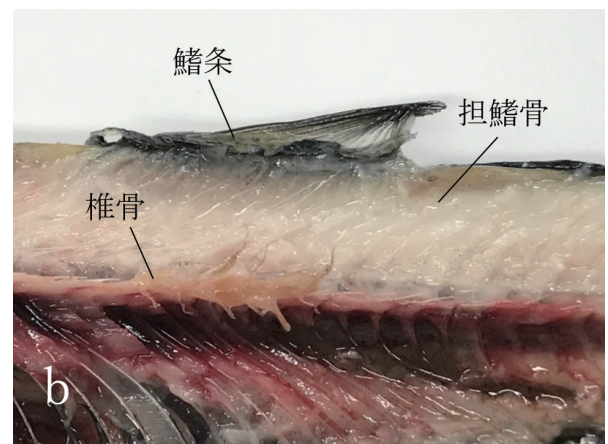


図1b. 背鰭の鰭条と、その直下の担鰭骨、さらにその下方に椎骨の棘突起が存在するが、どの構造も筋にうずもれており、このままではそれらの関係は不明瞭である。

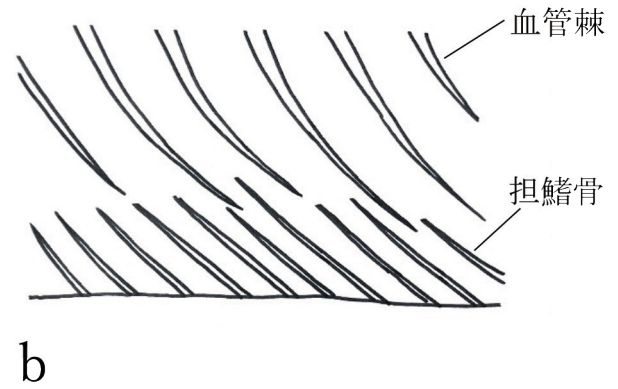
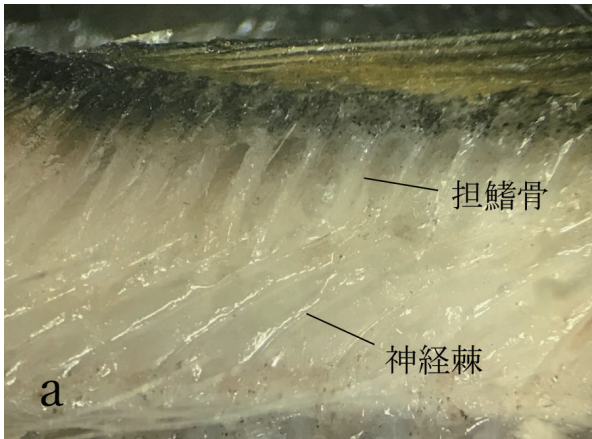


図 3b. 図 3a の模式図

図 2a. 背側の骨格周囲の筋を一部取り去り、背鰭直下の担鰭骨と椎骨棘突起（神経棘）との対応関係を示す。1対1の対応はしていないことが分かる。方向性も異なり、骨の先端同士での結合は認められない。

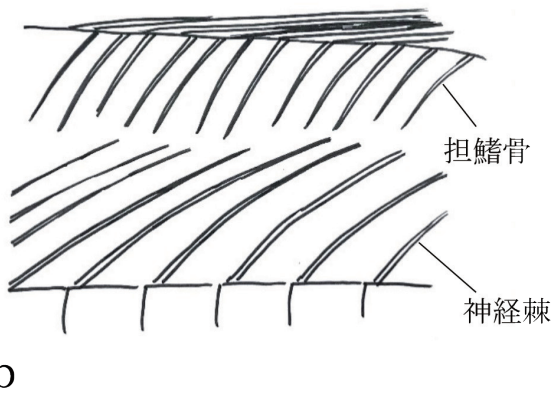


図 2b. 図 2a の模式図

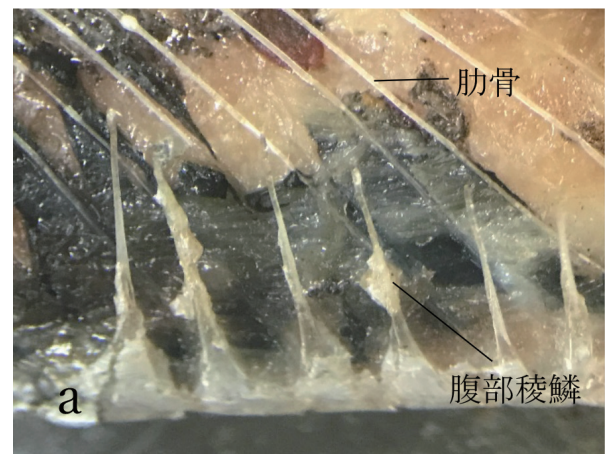


図 4a. 腹部稜鱗と肋骨。全く周期性は一致していない。肋骨は深層に、稜鱗は浅層に存在し、両者の結合関係はない。稜鱗は腹部正中において前後幅を広め、隣接する稜鱗どうしが一部重なるように結合している。体表の防御装置としての皮骨の性格を示している。

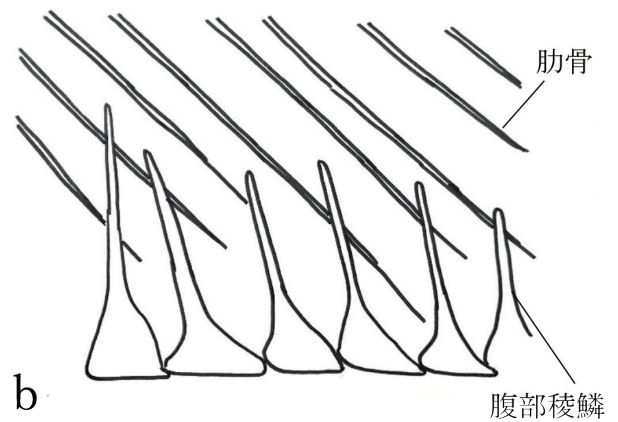


図 4b. 図 4a の模式図

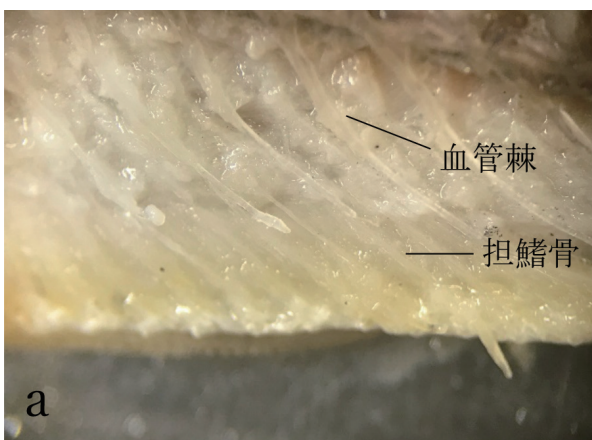


図 3a. 臀鰭直下の担鰭骨についても背鰭直下の担鰭骨と同様で、血管棘とは1対1の対応はしていない。背鰭におけるよりも担鰭骨の間隔は小さい。

ヒメダカ (*Oryzias latipes*) の透明標本において、全身の骨格はほとんどアリザリンレッドのみに染色され、ほとんど骨により形成されていた。背鰭は6本の鰭条よりなり、6つの担鰭骨が鰭条を支えていた。6本の鰭条の基部の領域に近接する神経棘は4本であり、神経棘と鰭条、および担鰭骨との1対1の対応は見られなかった (図 5a,b)。

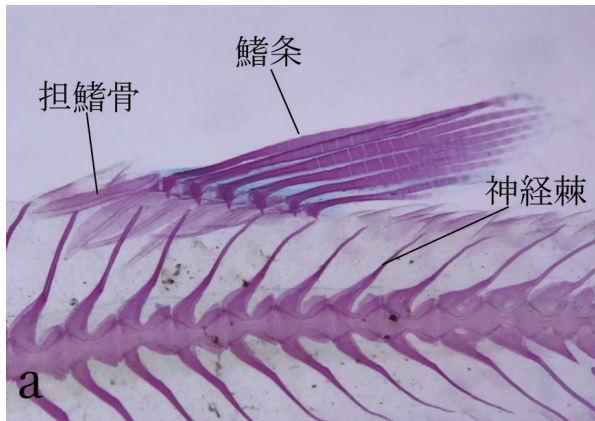


図 5a. ヒメダカ (*Oryzias latipes*) の透明標本。鰭条、担鰭骨、神経棘がどれもアリザリンレッドにより染色され、骨組織により形成されていることが分かる。鰭条と担鰭骨は、その方向と数がほぼ一致しており、担鰭骨は鰭条の支持構造であると考えられるが、神経棘は、その方向と数が異なっている。

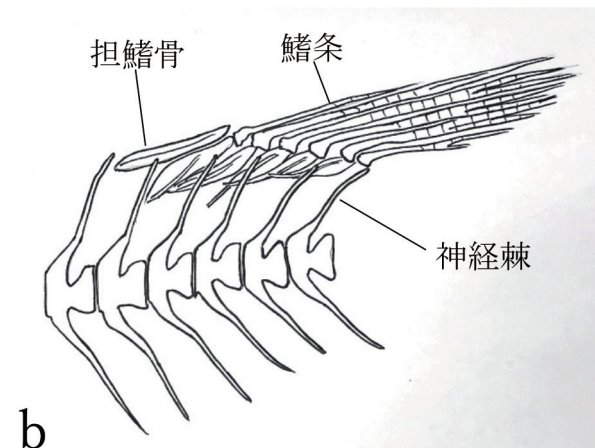


図 5b. 図 5a の模式図

臀鰭の領域 (後方) において、血管棘、担鰭骨、および鰭条の関係を詳細に観察したところ、鰭条の基部は拡大して開いた構造を示しており、担鰭骨に対して、扁平な担鰭骨を挟み込むような位置関係にあった。血管棘の先端は鰭条に近接していたが、担鰭骨とは関連のない存在の仕方であった (図 6a,b)。

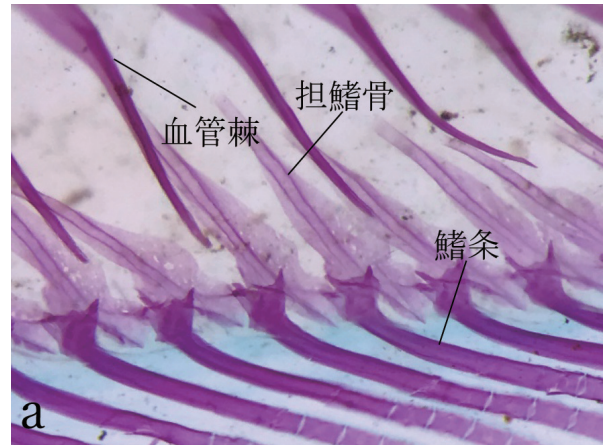


図 6a. ヒメダカ (*Oryzias latipes*) の透明標本。臀鰭の鰭条の基部が担鰭骨を挟み込むような構造を示している。一方、血管棘の先端は鰭条に近接はするものの、鰭条と担鰭骨とは結合していない。

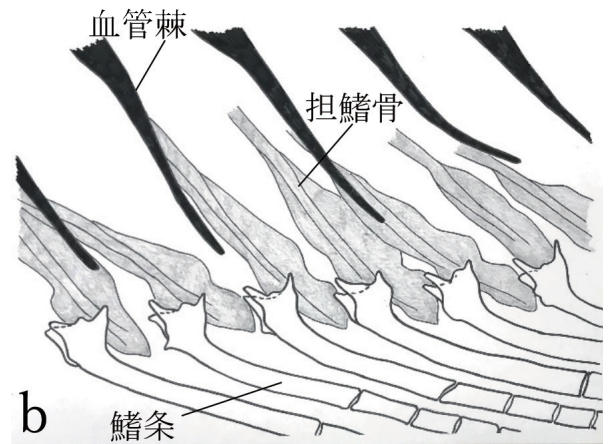


図 6b. 図 6a の模式図。血管棘を黒く塗りつぶし、担鰭骨を薄墨で表現している。血管棘と担鰭骨の配列において、その周期性は明らかに異なっている。

臀鰭の領域 (前方) において椎骨の血管棘を観察すると、その基部は分岐し、血管を入れるための椎孔が大きく開口していたが、血管棘の先端では1本に癒合し、体幹の正中面を下行していた。同じ正中面に担鰭骨が配列していたが、血管棘とは異なる周期を示していた (図 7a,b)。

考察

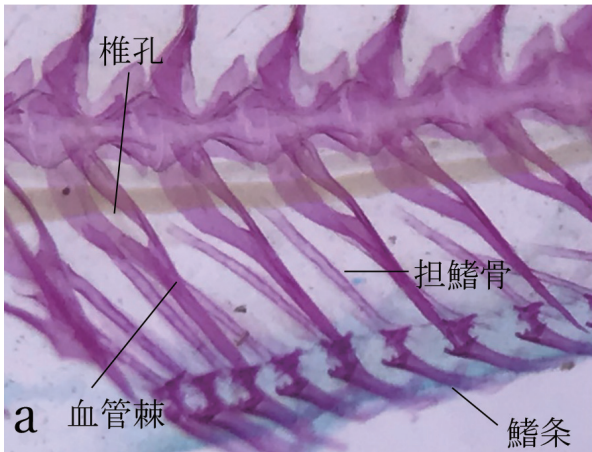


図7a. ヒメダカ (*Oryzias latipes*) の透明標本。臀鰭の前方部分。血管棘の基部に大きく椎孔が開いている。血管棘と担鰭骨はどちらも体幹の正中部分に配列しているが、それぞれが異なる周期を示している。

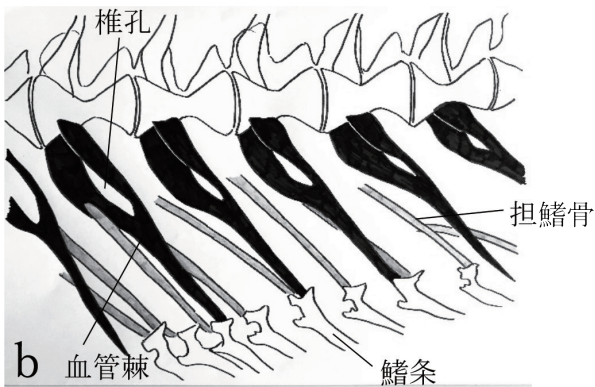


図7b. 図7aの模式図。血管棘を黒く塗りつぶし、担鰭骨を薄墨で表現している。血管棘において、その基部は二叉に分かれて椎孔を形成しているが、遠位半部は一本となり、体幹の正中面に存在している。担鰭骨も正中面に存在するが、この両者は規則的に交互に配列しているわけではない。しかし両者とも体幹の左右の筋の間隙に存在していると見ることができる。

ヒトにおける体節性では説明することができない周期的な構造物の存在について考察するため、本研究では硬骨魚類の正中鰭—担鰭骨—棘突起の対応関係を詳細に観察した。その結果、脊椎動物では体幹深部の椎骨系が示す周期性が基本となるが、担鰭骨と体表に存在する構造においては、椎骨の周期性と異なる周期性を示す部分があることが明らかであった。

多くの魚類の解剖図鑑や図譜に掲載されている硬骨魚類の骨格図において、神経棘（あるいは血管棘）—担鰭骨（神経間棘または血管間棘）—鰭条という3つの構造は、1対1対1に対応し

て一組の連続した構造を形成しているわけではない⁶⁻¹¹⁾。医学における人体解剖の知識を基礎とするならば、魚類において骨格のようなボディープランに関わる基本的な構造物が体節的ではないことには驚くべきことのように思えるが、どの図鑑、どの図譜においても、それは当然のこととして記載されている。

ヒトは正中鰭を全て失い、従ってヒトには担鰭骨も存在しないので、棘突起周囲の筋（ヒトでは固有背筋）と担鰭骨との関係を考えることは、人体解剖学の知識からは難しい。またヒトは尾をほとんど失っているので、椎骨の腹側の棘突起である血管棘と臀鰭の担鰭骨とがどのような筋によって結び付けられているかを考える事は人体解剖の範囲ではない。

さて、人体解剖学の知識では、体節的に配列している骨と骨の間は体節的な筋によって埋められている。肋間は肋間筋（外肋間筋、内肋間筋）が充たし、これらの筋は体節的である。また椎骨の棘突起の両側は棘筋、半棘筋などによって占められているが、これらも棘突起の側面から他の棘突起の側面（棘筋）、あるいは横突起から棘突起の側面（半棘筋）へ走行・結合し、体節的である。

しかし人体の正中部分において、棘突起と棘突起の間をつなぐ筋は乏しく、腰椎の棘突起間をつなぐ腰棘間筋はある程度発達しているものの、胸棘間筋は多くは欠損している^{5,6)}。従って人体においては椎骨背側の正中面には大変筋が乏しいこととなる。そこで硬骨魚類においても体幹の正中面には筋の存在は乏しいのではないかと予想できる。

硬骨魚類の骨格を側面から観察したとき、棘突起と担鰭骨が不規則に配列していたとしても、そこに棘突起と担鰭骨を結びつける筋が不規則に存在していることはなく、正中面にはコラーゲン線維を主体とした骨間膜様の結合組織の膜が存在し、その結合組織の中に棘突起も担鰭骨も埋入しているのであろう（図7a,b, 8a,b）。

棘突起と担鰭骨が距離をもって存在している場合は、これも筋の走行とはかわりなく、正中面の結合組織の中に埋入するように棘突起も担鰭骨も存在していると考えられる（図2a,b, 3a,b）。

マイワシにおいて腹部稜鱗と肋骨の周期が全く一致していなかったが、腹部稜鱗は皮骨であ

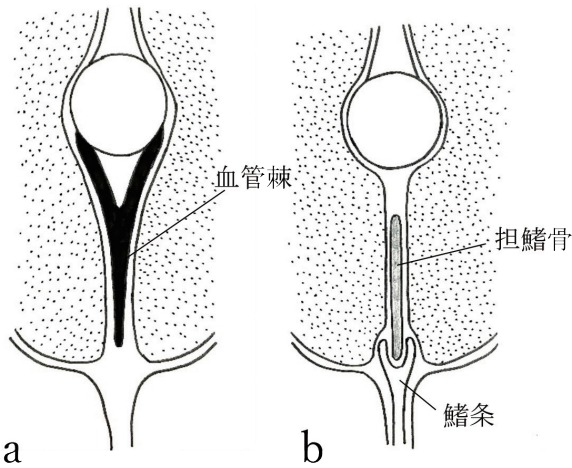


図8 ヒメダカ (*Oryzias latipes*) の体幹を前方から見た模式図。

a (左) . 血管棘は存在するが担鰭骨が存在しない部位での断面。血管棘の両側は体幹の筋により占められている。それら左右の体幹の筋の間隙の結合組織中に血管棘が存在している。

b (右) . 鰭条と担鰭骨は存在するが血管棘が存在しない部位での断面。担鰭骨は血管棘と同様に、左右の体幹の筋の間隙の結合組織中に存在している。

り、肋骨とは存在する層が異なるので、そもそも肋骨と腹部稜鱗をつなぐ不規則な筋の存在など考える必要はなく、それぞれ真皮の内部（腹部稜鱗）と腹壁の筋層の内部（肋骨）という異なる層に存在しているものであると考えられる。

硬骨魚類の稜鱗と類似した構造物に腹肋骨 (gastralia) がある。これは恐竜にも存在していた皮骨の一つであるが¹⁵⁾、他の骨格との結合がないものであり、椎骨系でない事は明らかである。Claessens (2004)¹⁵⁾ の報告によれば、アルバートサウルスの腹肋骨は、肋骨の周期よりはるかに狭い間隔の周期性を示している。

また現生の動物では、ワニ¹⁵⁾ やムカシトカゲ^{16, 17)} において腹肋骨 (gastralia) が見られ、その発生は腹直筋に関係していると言われている¹⁷⁾。腹肋骨が腹直筋との関わりのあるものであれば、腹直筋に腱画があり、その周期が椎骨のものとは異なるのもうなずける。腱画が腹肋骨の名残と仮定すれば、腹直筋は腹部における肋間筋が連なったものと考え事ができる。またカメにおいては腹甲が腹肋骨と肩帯皮骨要素によって形成されるとされている^{18, 19)}。

さらに両生類において、*Leiopelma* (ムカシガエル) および *Necturus* (ホライモリ) の腹直筋の筋節中隔に軟骨片があり、腹肋 (abdominal

rib) と呼ばれている²⁰⁾。

文献により使用されている用語に相違が見られるが、腹直筋の腱画に存在する骨格であるので、これらの構造物は相同であると考えてよいであろう。

脊椎動物の通常体節性部分以外の繰り返し構造には、鰓弓部分、正中鰭の鰭条と担鰭骨が存在する領域、そして腹側の体表付近の腹肋骨を形成する部分がある。これらを模式図にまとめたものが図9aである。

脊椎動物においては、一つの体節に一つの椎骨が存在し、一对の脊髄神経がその体節を支配するという、本来の体節的な考え方で説明ができる部分は体の深部のみである。正中部分においては正中鰭と、それを支える担鰭骨の領域があり、この部分の周期性は深部の周期性と全く一致していない。

また脊椎動物においては体の前方部分に鰓弓が存在し、これも深部体節とは全く一致していない。これらの鰓弓に、脳より鰓弓神経 (V、VII、IX、X 番目の脳神経) が分布するが、脳からは本来の脊髄神経と同じものである脳神経 (III、IV、VI、XI、XII 番目の脳神経) も出ているので、頭部は極めて複雑な構造を呈することになる²¹⁾。さらに腹部浅層においては腹肋骨が存在し、腹直筋の腱画やカメの腹甲の形成に関与しているという事になる。図9bは環形動物や節足動物のように全身が一種類の体節、一種類の周期性によって形作られている例であるが、体の浅層から深層に至るまで完全に体節的に仕切られており、一つの体節と一对の神経節および付属肢が見られるものである。

以上のように、ヒトがすでに失った正中鰭、尾、さらに腹肋骨などまで含めて脊椎動物のボディープランを考察した。節足動物がただ一つの体節性を有しているのに対し、脊椎動物のボディープランは椎骨系以外の複数の繰り返し構造を設定しなければ理解できないものであると考えられる。

結論

2種の硬骨魚類、マイワシとメダカを用いて、鰭条、担鰭骨、棘突起の関係を、また肋骨と腹部稜鱗の関係を明らかにした。これらの構造物は1:1の対応関係を示さず、脊椎動物のボディー

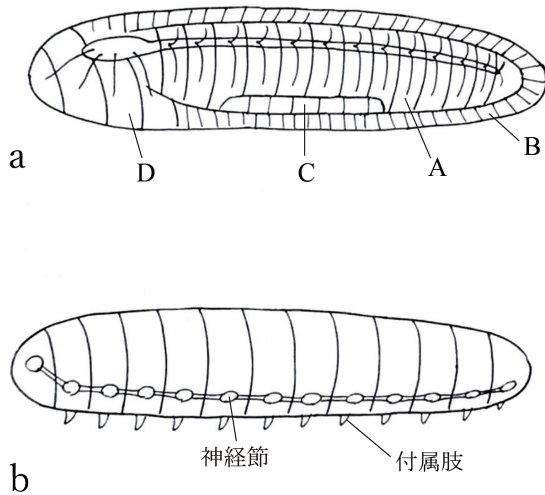


図 9a 脊椎動物の体節性を示す模式図。体幹の深部のみ、椎骨系および脊髄神経系の体節性が明らかである。各体節に椎骨一つと一対の脊髄神経が分布している (A の領域)。正中緒とそれを支える担鰭骨の領域は周期性も椎骨領域とは異なるが、特に尾緒の領域では分割の方向も異なり、放射状である (B の領域)。腹肋骨部分は A とも B とも異なる周期性を示している (C の領域)。さらに鰓弓神経が支配する鰓弓は、A、B そして C の領域とは全く独立した周期的構造物である (D の領域)。

図 9b 環形動物や節足動物のように全身が一種類の体節、一種類の周期性によって形作られている例

プランは体節性だけでは説明できないことが明らかとなった。鰭条、担鰭骨、棘突起は同じ周期性を示さないが、これらは体幹の正中部分の構造物であり、左右の体節筋の間の結合組織中に存在するので、体節の周期性と異なる周期性を示すものでも、それを乱すことなく存在しているものと考えられる。脊椎動物は節足動物の様な単一の体節性を示すものではなく、複数の周期性構造物からなるボディープランを持つものであることが明らかとなった。

利益相反

本研究における利益相反は存在しない。

引用文献

1) 内田亨 (監) : 動物系統分類学 第 6 巻 体節動物 環形動物 有爪動物 緩歩動物 舌形動物 1-7, 中山書店 東京 1967

2) 内田亨 : 動物系統分類の基礎 100-103, 131-208, 北隆館 東京 1971

3) Drake RL et al. 塩田浩平 (訳) : グレイ解剖学アトラス 原著第 1 版 16-17, 44-49, 134, 369-371, エルゼビア・ジャパン 東京 2008

4) 金子丑之助 : 日本人体解剖学 第三巻 脈管学 神経系 602-631, 南山堂 東京 1971

5) Feneis H. 山田英智 (監訳) : 図解解剖学事典 74-77, 86-87 医学書院 東京 1975

6) 金子丑之助 : 日本人体解剖学 第一巻 骨学 靱帯学 筋学 348-352, 401-403, 南山堂 東京 1974

7) 金子丑之助 : 日本人体解剖学 第二巻 内蔵学 感覚器学 483-484, 南山堂 東京 1974

8) Sadler, T.W. : Langman's medical embryology 5th Ed. 331-332, Williams & Wilkins London 1985

9) 大澤得二 : ヒトにおける本質的・基本的構造物であるが、理解が難しいものたち — 脊索、神経堤、鰓弓神経 — これらをどう教えるか その 3. 鰓弓神経 九州栄養福祉大学研究紀要 第 15 号 111-124, 2018

10) 落合明 (編) : 魚類解剖大図鑑 緑書房 東京 1994

11) 木村清志 (監) : 新魚類解剖図鑑 緑書房 東京 2012

12) 落合明 (編著) : 魚類解剖学 緑書房 東京 1987

13) 廣瀬一美、鈴木伸洋、岡本信明 : 新版 水産動物解剖図譜 成山堂書店 東京 2006

14) 岸本浩和、鈴木伸洋、赤川泉 : 魚類学実験テキスト 東海大学出版会 東京 2006

15) Claessens, L. P. A.: Dinosaur gastralia; origin, morphology, and function. J. Vertebrate Paleontology 24:89-106, 2004

16) Vickaryons, M. K. and Hall, B. K.: Development of the dermal skeleton in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia) with comments on the homology of osteoderms. J. Morphology 269:398-422, 2008

17) Hirasawa, T. and Kuratani, S.: Evolution of the vertebrate skeleton: morphology, embryology, and development. Zoological Letters 2015

18) 平山簾 : 化石記録から見えてきたカメ類の起源 J. Fossil Research 50:6-9, 2017

- 19) Schoch, R. R., Klein, N., Scheyer, T. M. and Sues, H-D.: Microanatomy of the stem-turtle *Pappochelys rosinae* indicates a predominantly fossorial mode of life and clarifies early steps in the evolution of the shell. Science Reports 2019
- 20) 内田亨、山田真弓(監): 動物系統分類学 第9巻 下A1 脊椎動物(IIa1) 両生類I 中山書店 東京 1996
- 21) 大澤得二: ヒトにおける本質的、基本的構造物であるが、理解が難しいものたち—脊索、神経堤、鰓弓神経— これらをどう教えるか その3 鰓弓神経 九州栄養福祉大学研究紀要 15:111-124, 2018