

## 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究—IV. 摂餌とともに腸前部および中部上皮層の変化と脂肪の吸収

田 中 克

(1971年8月17日受領)

### Studies on the Structure and Function of the Digestive System in Teleost Larvae—IV.

### Changes in the Epithelium Related to Fat Absorption in the Anteromedian Part of the Intestine after Feeding

Masaru Tanaka

When teleost larvae finish their first organization of digestive system in which basic structure becomes to be functional, they start to require nutrients from external environment. Many of them search for small zooplankters, such as bivalve larvae, rotifers, cirripede larvae and copepoda larvae, for their foods.

Proceeding their feeding activity, a few conspicuous changes take place in their digestive organs, especially in the gut epithelium. One of them is the appearance of many vacuoles in the anteromedian part of the intestine, and the other is acidophilic granules in the posterior part. Details of the former were histologically investigated in 21 species which were reared in laboratory tanks and sampled in nature, in the relation of fat absorption from food animals predated.

Specimens actively fed or well-grown have more and larger vacuoles, which are found in the upper half than in the bottom of mucosal folds. In such specimens, vacuoles occupy the most part of the anteromedian intestinal epithelium except the bottom region of mucosal folds. The diameter of the largest vacuoles reaches to  $10\mu$ . The identical spots which are observed as vacuoles in general paraffin preparations are stained with Sudan black B or 1.0% osmium tetroxide in another preparations treated histochemically. Therefore, it is concluded that vacuoles are formed as a result of dissolution of fat droplets in the gut epithelium into organic solvents used in the production process of preparations. These fat droplets have origin in lipids of food animals predated, because they are found more remarkably in actively feeding larvae and never found in prelarvae and postlarvae in starvation. They are formed as a result of the absorption of food lipids through the striated border.

Food animals of postlarvae vary not only from species to species, but also change with growth in the same species. In this study trochophoras of bivalves, rotifers, nauplii of brine-shrimp, water fleas, and small sea animals collected by a plankton net were used as their foods. Larvae reared absorb fat from these various kinds of animals in laboratory tanks, and ones sampled in nature similarly absorb fat from suitable small animals around them.

These facts point out the importance of fat during postlarval stage. After consumption of internal yolk and oil globule, larvae begin to swim actively for searching food animals. At this stage individuals are on the confines of death: some ones which succeed in feeding suitable foods are able to obtain energy for further searching activity and nutrients for growth; the others which fail in feeding, reabsorb oneselves and become feeble. At the early days of postlarval stage the more active ones have the more possibility of survival. As fat is the most efficient nutrient to supply energy of movement, it may be one of the most important nutrients as energy source to secure larval feeding movement. Larvae which obtained foods above a certain level enough to maintain themselves both in quality and quantity, pass through the "critical period" and continue to grow. These larvae gradually store up

fat droplets in the epithelium. The process of fat accumulation in the gut closely corresponds with the increase in the growth rate during early postlarval stage. For this stage the gut epithelium are used for depot of fat, which is available at starvation.

These results indicate that larval plankton containing more fat are suitable for foods for teleost larvae at the early days.

(Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Kyoto University, Kitashirakawa, Sakyo-ku, Kyoto, Japan)

硬骨魚類の仔魚の消化系の基本構造が確立する仔魚前期の最終段階すなわち卵黄吸収期には、腸上皮に条紋縁をそなえた円柱上皮細胞が規則正しく配列する（田中, 1969 a; 1969 b）。筆者は摂餌開始後後期仔魚の腸前部や中部の上皮層に大小多数の空胞が出現することを報告した（田中, 1971）。本報ではこの空胞の摂餌条件による出現状態の変異や成長とともに消長と、脂肪の吸収との関係を明らかにするとともに後期仔魚の生活における脂

肪の役割について論議する。

#### 材料および方法

摂餌開始後の仔魚の腸上皮層の変化と脂肪の吸収の観察には次の種を用いた。(1) アユ *Plecoglossus altivelis* Temminck and Schlegel, (2) ワカサギ *Hypomesus olidus* (Pallas), (3) ニジマス *Salmo gairdneri irideus* Gibbons, (4) コイ *Cyprinus carpio* Linnaeus, (5) キ

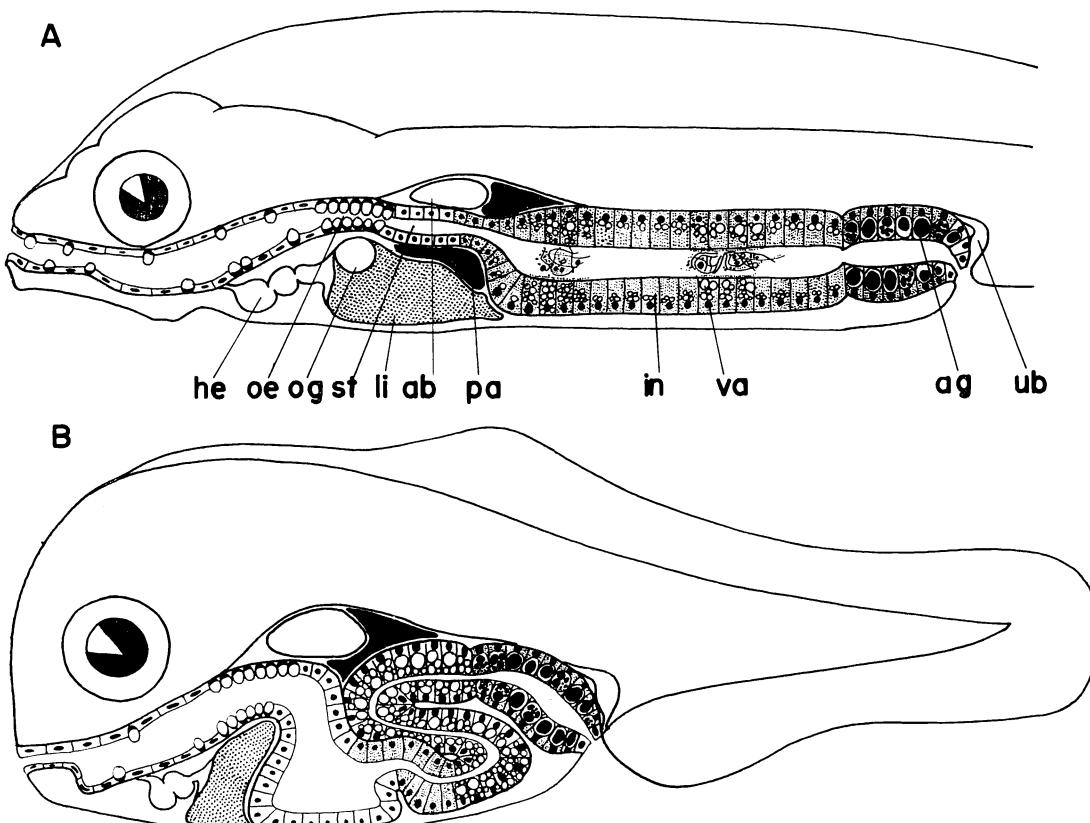


Fig. 1. Schematic illustration of postlarval gut epithelium, showing vacuoles (va) in the anteromedian part of intestine and acidophilic granules (ag) in the posterior part.

A. *Lateolabrax japonicus*; B. *Fugu rubripes*.

ab, air bladder; he, heart; in, intestine; li, liver; oe, oesophagus; og, oil globule; pa, pancreas; st, stomach; ub, urinary bladder.

ンギョ *Carassius auratus* (Linnaeus), (6) ホンモロコ *Gnathopogon caerulescens* (Sauvage), (7) メダカ *Oryzias latipes* (Temminck and Schlegel), (8) サヨリ *Hemiramphus sajori* (Temminck and Schlegel), (9) トウゴロウイワシ *Allanetta bleekeri* (Günther), (10) スズキ *Lateolabrax japonicus* (Cuvier), (11) ドロメ *Chasmichthys gulosus* (Guichenot), (12) マダイ *Pagrus major* (Temminck and Schlegel), (13) クロダイ *Acanthopagrus schlegeli* (Bleeker), (14) ウマヅラハギ *Navodon modestus* (Günther), (15) トラフグ *Fugu rubripes* (Temminck and Schlegel), (16) クサフグ *Fugu niphobles* (Jordan and Snyder), (17) カサゴ *Sebastiscus marmoratus* (Cuvier and Valenciennes), (18) クジメ *Agrammus agrammus* (Temminck and Schlegel), (19) キヌカジカ *Furcina oshima* Jordan and Starks, (20) イシガレイ *Kareius bicoloratus* Basilewsky, (21) シマウシノシタ属 *Zebrias* の一種 (セトウシノシタ *Zebrias japonicus* (Bleeker) と思われる)。

トウゴロウイワシは 1968 年 6 ~ 8 月に舞鶴湾で表層遊泳中の後期仔魚を採集し、キヌカジカは 1971 年 3 月に舞鶴湾のガラモ場で遊泳している後期仔魚を採集した。他の魚種の採卵年月日、採卵場所および採卵方法は前報 (田中, 1969 a; 1969 b; 1971) で述べたとおりである。後期仔魚の餌としてはマガキ *Crassostrea gigas* およびムラサキイガイ *Mytilus edulis* のトロコフォラ幼生、ブラインシュリンプ *Artemia salina* のノウブリウス幼生、シオミズツボワムシ *Brachionus plicatilis*、タマミジンコの一種 *Moina sp.* および天然の動物性プランクトンなどを魚種と成長段階に応じて投与した。

一般的な組織の観察にはヘマトキシリソ・エオシン二重染色、マロリー三重染色およびアザン染色を行い、脂質は仔魚を Baker 氏のカルシウムホルマリン液に 24 時間固定後ゼラチンに包埋し、10~15 μ の氷結切片をズダン黒 B のイソプロピルアルコール溶液やナイル青硫酸塩の飽和水溶液で染色する方法ならびに 1.0% 四酸化オスミウム溶液で固定後パラフィン切片を作製する方法により検出した。

## 結果

仔魚の消化系は摂餌開始前に急速に発達し、消化管各部に固有の上皮層が分化するとともに、腸後部に括約筋が分化し弁状の構造をそなえた収縮部が形成される。腸上皮細胞はよく発達した条紋縁をそなえ、核は細胞基部よりに位置し、細胞質はほぼ均質な状態を呈している

(Fig. 2, A)。卵黄や油球を吸収した仔魚は外界に餌を求める、それらの餌料生物から必要な栄養物質を吸収して生命を維持するとともに成長していく。しかし、各個体の生理状態やそれをとりまく環境条件によって摂餌に成功しないまま死にいたるものも多くある。それらの個体は体を構成する成分を再吸収するため体長・体高・体幅は縮小し、肝臓をはじめ内臓諸器官は退縮して腸管壁・腸上皮層とも急激に薄くなる。このような個体の腸上皮細胞の細胞質には特別な形態学的変化は認められない。一方、摂餌に成功した個体では内臓諸器官を構成する細胞や組織にいくつかの形態学的变化が生じるが、その中で最も顕著な変化は腸上皮細胞内に空胞が出現することである (Fig. 2, B)。

これらの空胞は摂餌開始直後の個体にはほとんど認められず、摂餌開始 2~3 日以後の個体には共通して出現していく。その後仔魚が成長するとともに個々の空胞は大型化し、魚種によっては最大径 10 μ 以上に達するものが現われ、量的にも著しく増加する (Fig. 2, C)。空胞の出現部位は輸胆管開口部から腸後部の収縮部直前まで広範囲にわたっているが、主要な出現部位は魚種によって多少変異がみられる。たとえば、ワカサギ・アユ・サヨリ・キンギョなどの直線的な消化管を有する魚種では腸中部の後半部ほどより顕著に出現するのに対し、マダイ・クロダイ・クサフグ・トラフグ・カサゴ・クジメなどでは腸中部のほぼ全域に均等に出現する。しかし、いずれの場合にも胃(仔魚後期の段階では胃腺は未分化)や腸最前部(胃から腸への移行部と輸胆管開口部の間)および腸後部には出現しない (Fig. 1; Fig. 2, D)。腸粘膜は仔魚の成長とともにひだを形成するが、空胞はひだの基部を構成する上皮細胞にはほとんど認められず、その頂部に近い部分に位置する細胞ほど多数の空胞を内包する傾向がみられる (Fig. 2, E)。個々の細胞内における空胞の分布は通常核より腸腔側に集中しているが、個体によっては核より基部にのみ空胞を内包しているものが認められる。

後期仔魚の腸上皮に出現するこれらの空胞は内部が完全に無構造であるため、上皮細胞の構造物とは考えられず、またマロリー三重染色やアザン染色によてもアニリンブルーに全く染色されないため粘液分泌細胞でもない。これらの空胞は前期仔魚や摂餌をしていない個体には全く認められない点、活発に餌摂している仔魚ほど顕著に認められる点および腸粘膜のひだの上部ほどよく発達している点などの観察結果は腸上皮の空胞化が餌料生物からの物質の吸収過程を示す組織像であることを示唆している。切片作製過程で必ず石油ベンジンやキシロー

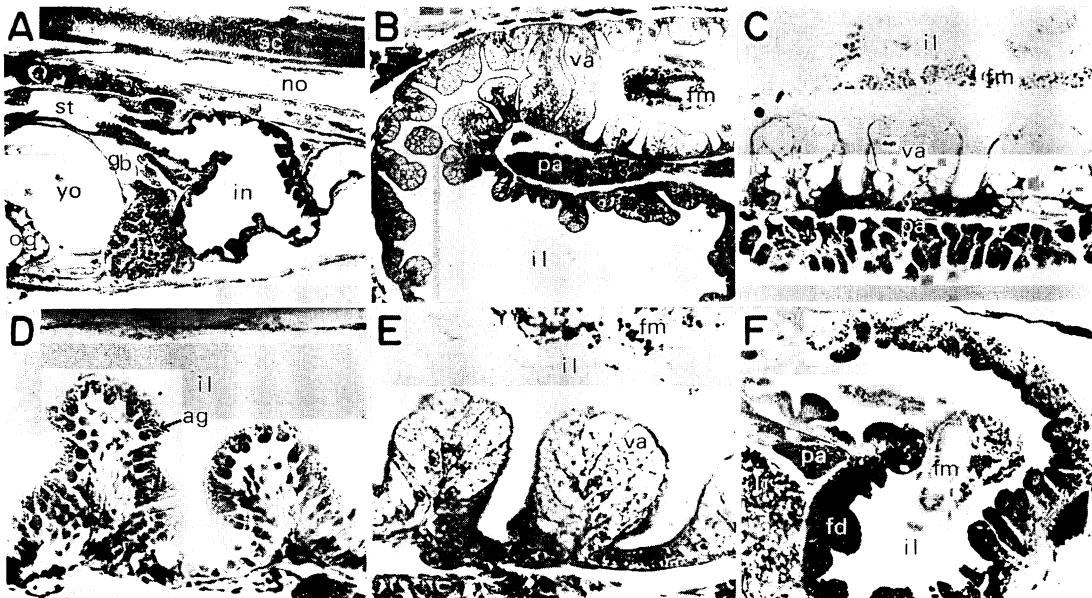


Fig. 2. Photomicrographs of intestinal epithelia of postlarvae.

- A. Longitudinal section through the axis of abdominal cavity of 1-day *Agrammus agrammus* larva, showing the intestinal epithelium which has no vacuole. ( $\times 68$ )
  - B. Longitudinal section through the axis of intestine of 8-day *A. agrammus* larva, showing many vacuoles (va) in the median part of intestine. ( $\times 97$ )
  - C. Longitudinal section through the median part of intestine of 15-day *Hemiramphus sajori* larva, showing large vacuoles (va) which occupy epithelial cells. ( $\times 387$ )
  - D. Longitudinal section through the posterior part of intestine of 15-day *H. sajori* larva, showing many small and large acidophilic granules (ag) in epithelial cells. ( $\times 387$ )
  - E. Longitudinal section through the median part of intestine of 8-day *A. agrammus* larva, showing no vacuole in the bottom of mucosal folds. ( $\times 387$ )
  - F. Longitudinal section through the axis of intestine of 8-day *A. agrammus* larva, showing fat droplets (fd) which were stained with 1.0% osmium tetroxide. ( $\times 97$ )
- ag, acidophilic granules; fd, fat droplets; fm, food materials; gb, gall bladder; il, intestinal lumen; li, liver; no, notochord; og, oil globule; pa, pancreas; sc, spinal cord; st, stomach; yo, yolk.

ルなどの有機溶媒を使用することを考慮するとこれらの空胞は吸収された脂肪の蓄積像であると推定される。

以上の推察にもとづき筆者はまずシオミズツボワムシ・ブラインシュリンプのノウプリウス幼生・天然の動物性プランクトンなどを混食している摂餌開始後3日(ふ化後8日)のトラフグを1.0%四酸化オスミウム溶液に固定後、パラフィン切片を作製した。その結果、Fig. 2, Fで明らかなように空胞の部位が特異的に黒染しており、この部分に脂肪が存在していることが判明した。さらに摂餌開始後4日(ふ化後10日)のスズキにシオミズツボワムシを投与し、摂餌後2時間を経過した個体をBaker氏のカルシウムホルマリン液に24時間固定してゼラチン包埋により10~15 $\mu$ の冰結切片を作

製した。切片はズダン黒Bあるいはナイル青で染色した。その結果、腸中部の円柱上皮細胞には条紋縁に続く約2 $\mu$ の層を除き、核上部や下部に1 $\mu$ 以下の脂肪粒子が多数検出された(Fig. 3, A)。脂肪を吸収している部分の内腔には餌料生物が観察され、それらの殻の内外には脂肪が粒子状に散在している。これらの事実は仔魚が餌として摂取した動物性プランクトンから脂肪を活発に吸収していることを示しており、パラフィン切片で腸上皮細胞に出現する大小の空胞は吸収された脂肪粒子であると断定できる。

仔魚が卵黄吸収後最初に摂餌する餌料生物は魚種により異なり、種類も大きさもさまざまである。今回の飼育に際してはマダイをはじめ浮性卵より生まれる仔魚の多

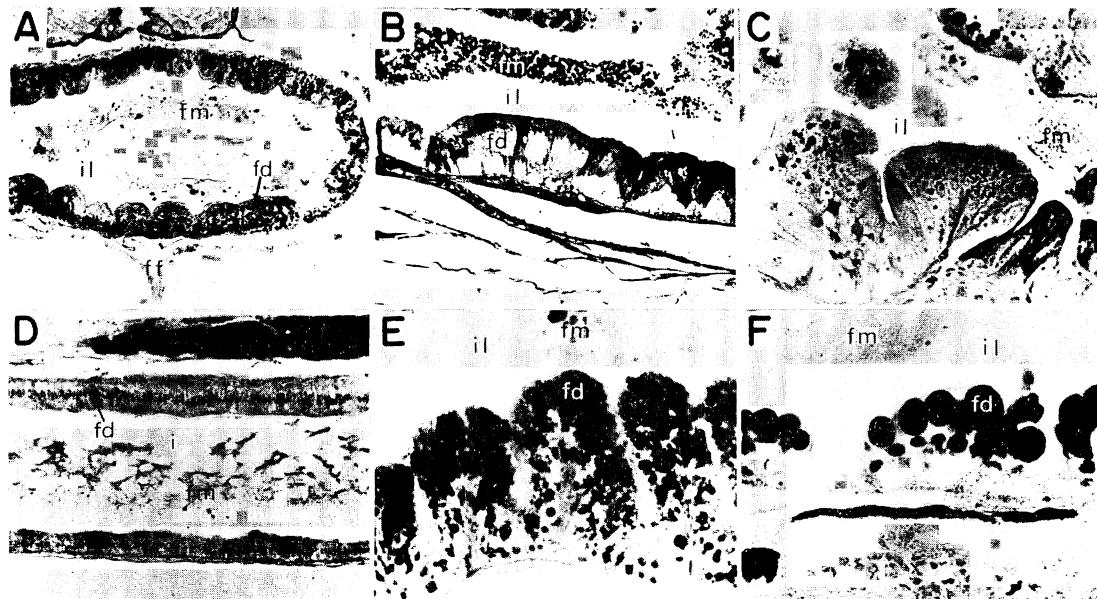


Fig. 3. Photomicrographs of intestinal epithelia of postlarvae.

- A. Cross section through the median part of intestine of 10-day *Lateolabrax japonicus* larva, showing fat droplets (fd) which were stained with Sudan black B. ( $\times 180$ )
  - B. Longitudinal section through the median part of intestine of 6.2 mm *Chasmichthys gulosus* larva sampled in nature, showing fat droplets (fd) in the upper portion of epithelium. ( $\times 140$ )
  - C. Longitudinal section through the anterior part of intestine of 12-day *Agrammus agrammus* larva, showing the fat absorbing stage I. ( $\times 387$ )
  - D. Longitudinal section through the median part of intestine 6-day *Hypomesus olidus* larva, showing the fat absorbing stage II. ( $\times 180$ )
  - E. Longitudinal section through the median part of intestine of 8-day *A. agrammus* larva, showing the fat absorbing stage III. ( $\times 387$ )
  - F. Longitudinal section through the median part of intestine of 15-day *Hemiramphus sajori* larva, showing the fat absorbing stage IV. ( $\times 387$ )
- fd, fat droplets; ff, fin fold; fm, food materials; il, intestinal lumen.

くには二枚貝のトロコフォラ幼生を与えた、アユ・ワカサギ・スズキ・クサフグ・トラフグ・イシガレイなどにはシオミズツボワムシを、コイ・キンギョ・メダカ・サヨリ・クジメなど沈性卵より生まれる仔魚の多くにはブラインシュリンプのノウブリウス幼生を与えた。

筆者は魚種によって、また餌料生物となる動物性プランクトンによって脂肪の吸収に変異がみられるかどうかを追求するため、マガキおよびムラサキイガイのトロコフォラ幼生・シオミズツボワムシ・ブラインシュリンプのノウブリウス幼生・タマミジンコの一種・天然産の動物プランクトンなどを魚種や成長段階に応じて投与し、一定時間後に固定して吸収状態を比較検討した。結果はTable 1にまとめたとおりである。この表より飼育条件下において仔魚は与えられた動物性プランクトンの種類

にかかわりなく脂肪を吸収していることが理解される。

さらに、天然状態でも同様の現象が生じているかどうかを調べるために数種の後期仔魚を採集後ただちに 10% カルンシウムホルマリン液に 24 時間固定し脂肪の吸収状態を調べた。用いた 5 種の後期仔魚（サヨリ・トウゴロウイワシ・ドロメ・クサフグ・キヌカジカ）のすべてに飼育条件下の仔魚と同様に腸前部および中部の上皮層に脂肪粒子が検出された (Table 2; Fig. 3, B)。以上の事実は仔魚後期における動物性プランクトンからの脂肪の活発な吸収は硬骨魚類一般に広く認められることを示している。

脂肪の腸上皮における吸収像は魚種によりまた成長段階や摂餌条件によって変異するが、次のような諸段階に類別することができる。

Table 1. Details of fat absorption of postlarvae and food animals.  
AI indicates the anterior part of intestine, MI the median part of intestine.

Food animals	Predator	Days after hatching of predator	Site of absorption	Hours of fixation after feeding
<i>Mytilus edulis</i> (trochophora)	<i>Hypomesus olidus</i>	6	AI-MI	2
	<i>Acanthopagrus schlegeli</i>	10	MI	2
<i>Brachionus plicatilis</i>	<i>Hypomesus olidus</i>	6	AI-MI	2
	<i>Plecoglossus altivelis</i>	8	AI-MI	2
	<i>Lateolabrax japonicus</i>	8	MI	2
	<i>Acanthopagrus schlegeli</i>	13	MI	2, 3
	<i>Fugu niphobles</i>	3	MI	2
<i>Artemia salina</i> (nauplius)	<i>Hypomesus olidus</i>	6	AI-MI	1, 2, 3
	<i>Plecoglossus altivelis</i>	20	AI-MI	2
	<i>Carassius auratus</i>	2	AI-MI	3
	<i>Hemiramphus sajori</i>	6	AI-MI	2
	<i>Chasmichthys gulosus*</i>	(6.7 mm)**	AI-MI	3
	<i>Acanthopagrus schlegeli</i>	15	MI	2
	<i>Fugu niphobles</i>	10	MI	2
	<i>Agrammus agrammus</i>	5	MI	2
<i>B. plicatilis</i> and <i>A. salina</i>	<i>Fugu rubripes</i>	8	AI-MI	2-4
	<i>Sebastiscus marmoratus</i>	5***	AI	2-4
<i>Moina sp.</i>	<i>Carassius auratus</i>	15	MI	2
	<i>Hemiramphus sajori</i>	20	MI	2
	<i>Fugu niphobles</i>	20	MI	2
Natural zooplankton	<i>Plecoglossus altivelis</i>	8	AI-MI	3
	<i>Acanthopagrus schlegeli</i>	8	MI	2

\* natural origin.

\*\* total length.

\*\*\* days after birth because of ovoviparity.

Table 2. Details of fat absorption of postlarvae sampled in nature.

AI indicates the anterior part of intestine, MI the median part of intestine. State of absorption is expressed as three states in accordance with the size of fat droplets found in the gut epithelium; above 4  $\mu$  (##), 2-4  $\mu$  (#) and below 2  $\mu$  (+).

Species	Total length (mm)	Sampling date	State of absorption	Site of absorption
<i>Hemiramphus sajori</i>	9.8	'70. 6. 5	##	AI-MI
	12.5	'70. 6. 5	#	MI
<i>Allanetta bleekeri</i>	7.6	'70. 6. 30	+	MI
<i>Chasmichthys gulosus</i>	6.2	'70. 5. 24	#	MI
<i>Fugu niphobles</i>	7.2	'70. 7. 4	#	MI
<i>Furcina oshimai</i>	12.7	'71. 3. 29	##	AI-MI
	15.6	'71. 3. 29	#	AI-MI

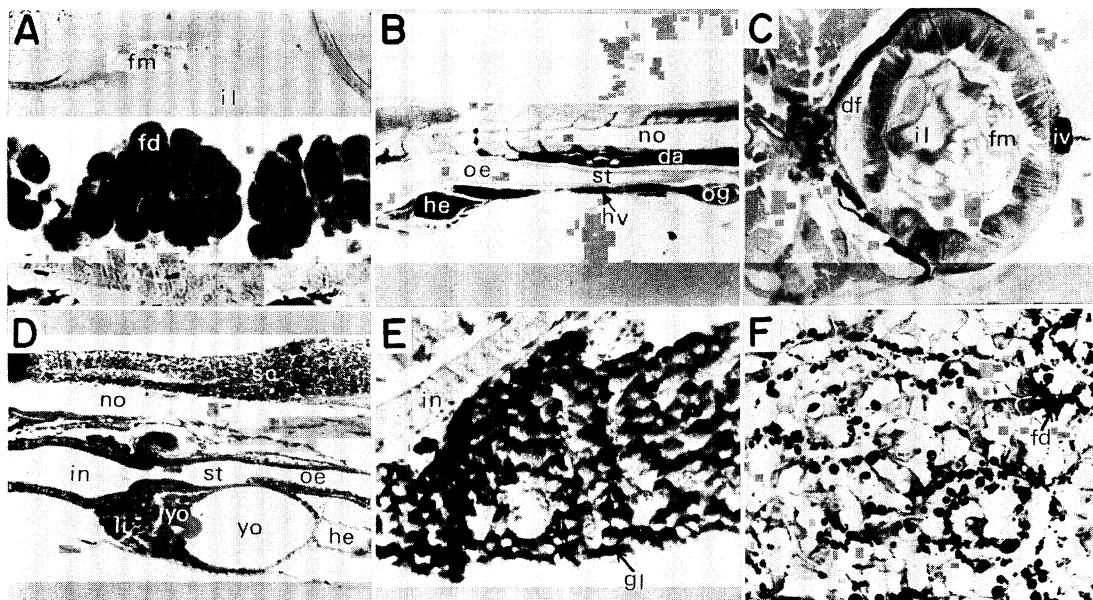


Fig. 4. Photomicrographs of fat accumulation in digestive organs of postlarvae.

- A. Longitudinal section through the median part of intestine of 15-day *Hemiramphus satori* larva, showing the fat absorbing stage V. ( $\times 387$ )
  - B. Longitudinal section through the axis of body of 6-day *Hypomesus olidus* larva, showing heart (he), hepatic vein (hv), oil globule (og) and dorsal aorta (da) containing fat stained with osmium tetroxide. ( $\times 48$ )
  - C. Cross section through the median part of intestine of 30-day *H. olidus* larva, showing deposit of fat (df) around the upper part of intestinal wall and intestinal vein (iv) containing fat. ( $\times 90$ )
  - D. Longitudinal section through the axis of anterior body cavity of 5-day *Lateolabrax japonicus* larva, showing large oil globule (og) and little yolk (yo). ( $\times 147$ )
  - E. Longitudinal section through liver of 20-day *Carassius auratus* larva, showing much glycogen (gl) which stained with PAS reaction and few vacuoles. ( $\times 404$ )
  - F. Longitudinal section through liver of 8-day *Agrammus agrammus* larva, showing small fat droplets (fd) and large vacuoles which may be glycogen accumulation. ( $\times 387$ )
- da, dorsal aorta; df, deposit of fat; fd, fat droplets; fm, food materials; gl, glycogen; he, heart; hv, hepatic vein; il, intestinal lumen; iv, intestinal vein; li, liver; oe, oesophagus; og, oil globule; no, notochord; sc, spinal cord; st, stomach.

I : 1  $\mu$  以下の小粒子が細胞上部に少数存在する

(Fig. 3, C).

II : 核より上部に 2  $\mu$  の脂肪粒子が数個存在する

(Fig. 3, D).

III: 細胞上半部は 2~4  $\mu$  の脂肪粒子で満たされる

(Fig. 3, E).

IV: 核より上部には単一の大粒子が形成される

(Fig. 3, F).

V: 脂肪粒子は核より上部のみならず、核と基底膜の間をも満たす (Fig. 4, A).

このように脂肪の吸収像にいくつかの段階が認められ

るのは、一つは摂餌量や摂餌後の経過時間など摂餌状態の相違にもとづき、一つは種による脂肪の吸収や吸収後の移動・蓄積などの様式の相違にもとづくと考えられる。前者に関しては活発に摂餌している個体ほど、また成長状態のよい個体ほど脂肪粒子は腸中央部のより広い範囲に出現するとともに各上皮細胞内には吸収段階 IV や V のような大形の粒子が出現する傾向が認められる。一方、後者についてはアユ・キンギョ・ワカサギなどは吸収段階 I および II のみで、III・IV・V などは全く認められないのに対し、サヨリ・マダイ・クロダイ・トラフグ・クサフグ・カサゴ・クジメなどにはすべての吸収

段階の上皮細胞が認められ、成長状態のよい個体ではIVやVの段階の上皮細胞が一般的であるという傾向が認められる。

吸収段階I~IIは仔魚の成長段階にかかわらず仔稚魚に共通して認められるが、サヨリ・クサフグ・クジメなどの腸上皮層にみられるIVやVの吸収像は仔魚が一定の成長段階に達すると認められなくなる。その時期はサヨリではふ化後20日目前後、クロダイでは25日目前後、クサフグでは30日目前後、カサゴでは35日目前後である。これらの時期は背鰓・臀鰓・尾鰓などが形成され体形も成魚の基本形に変化する時期、すなわち後期仔魚から稚魚への移行期に相当する。吸収段階IVやVにみられる脂肪の大粒子は仔魚期の脂肪の吸収および蓄積の特殊性を反映したものと考えられる。

仔魚の腸管では固有層と粘膜下組織層の区別は多くの場合困難であり、しかもそれらの結合組織層はきわめて薄く、毛細血管をかろうじて支持し得る状態にある。したがって、上皮細胞から結合組織への脂肪の移動や結合組織層における脂肪粒子の分布を明確にとらえることはできないが、仔魚の縦断切片を用いて脂肪の体内分布を比較すると吸収後の移動状態がある程度推察できる。ふ化後6日のワカサギ仔魚では脂肪は体腔壁と脊索の間、筋節の間隙、消化管と体表との間および頭部の随所に分布している(Fig. 4, B)。これらの部位は生体および組織切片観察による血管の分布と一致している。とくに頭部では腹大動脈・頸動脈、胸部や尾部では脊索直下を走る背大動脈・腸管直下を走る腸静脈・肝臓から静脈洞へ入る肝静脈・背大動脈から各体節へ分枝する体節動脈などの分布と脂肪の体内分布が密接な対応関係にあり、心房・心室・静脈洞など心臓内部も四酸化オスミウムに黒染し、脂肪の存在を示している。一方、ふ化後30日のワカサギ仔魚ではこれらの部位に脂肪の存在が認められると同時に腸前半部では腸管壁全体に、その後部では背面と側面に、さらに鰓の周辺にも厚さ40~130μの脂肪層が蓄積している(Fig. 4, C)。

一方、腸上皮細胞内に脂肪の大粒子が出現するサヨリ・クサフグ・クジメなどの仔魚ではワカサギやアユ仔魚と対称的に血管系が四酸化オスミウムに黒染することは少なく、また腸壁に脂肪が蓄積される割合も少ない傾向が認められる。

## 考 察

硬骨魚類の仔稚魚の形態・生態および生理などについては不明な点が多いが、近年その実態がかなり明らかにされてきた(内田ほか, 1958; 横田, 1961; Blaxter and

Holliday, 1963; 服部, 1964; 水戸, 1967)。硬骨魚類の卵には多くの種類があり(内田, 1941), それらは海産浮性卵、海産沈性卵および淡水産沈性卵に大別できる(Shelbourne, 1956)。これら三つのグループでふ化仔魚の体の構造は異なり、それとともに各々異なる生態を示すことが知られている。しかし、いずれの場合にも発生初期の栄養源は母体より与えられた卵黄(たんぱく質)および油球(脂肪)である。卵黄は主として細胞増殖の栄養源として用いられ、摂餌を開始する段階では大部分消費されている。このように卵黄の60~80%は組織に転化する(Lasker and Theilacker, 1962; Blaxter and Hempel, 1966)のに対し、油球は主に体を維持するエネルギーや運動のエネルギーに消費されていると考えられる。

浮性卵より生まれる仔魚の組織切片観察では油球は器官形成の最も活発な仔魚前期の最終段階までに消費され

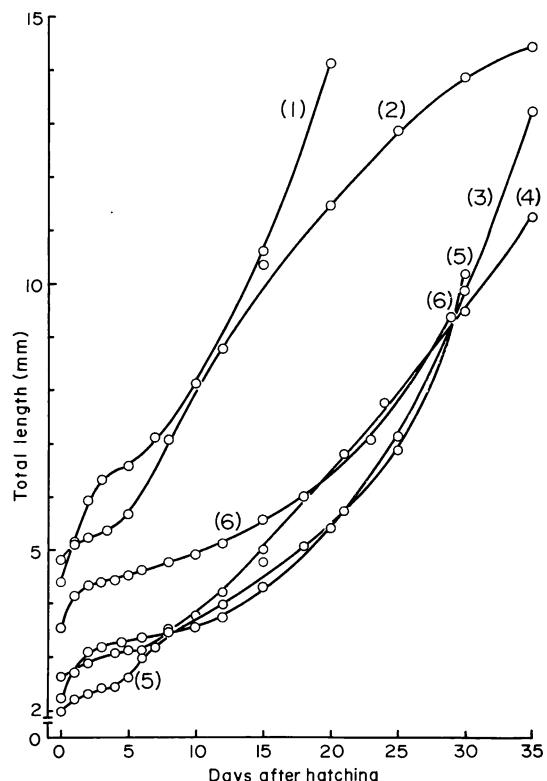


Fig. 5. Growth curve of 6 teleost larvae reared in laboratory.

- (1), *Carassius auratus*; (2), *Hypomesus olidus*; (3), *Acanthopagrus schlegeli*;
- (4), *Fugu rubripes*; (5), *Fugu niphobles*;
- (6), *Lateolabrax japonicus*.

る割合は比較的少なく、器官形成をほぼ完了して遊泳活動を開始する段階から急速に消費される。したがって、油球は正常に初期発生の進んだ個体では摂餌開始期にかなりの量が残存している (Fig. 4, D). Smith (1952)によればニジマスの卵黄囊中に存在する脂肪はふ化後卵黄吸收 3 日前までの間にふ化時の脂肪量の約 10% が消費され、その後遊泳活動の活発化にともない急速に減少するが、卵黄吸收期には約 56% が残存している。これらの事実は油球が仔魚の運動のエネルギー源として利用され、仔魚前期の器官形成を完了した個体の索餌活動を保障する源となっていることを暗示している。Fig. 5 はこの研究に用いた 6 種の仔魚前期から仔魚後期への移行期の仔魚の成長状態を示したものである。これによれば仔魚の成長はクロダイに典型的にみられるように仔魚期の初期の成長はふ化後の急速な成長期から摂餌開始後の停滞期が続き、その後再び成長率が高まるという傾向を持っている。この停滞期は内部栄養から外部栄養への転換期にあたり、各個体にとっては生き残るか斃死するかの“危機状態”の時期である。この時期にできるだけ少ない運動量で、できるだけ能率的な摂餌を行ない得た個体、換言すれば異化作用による同化作用を保障し得るだけの摂餌を行ない得た個体が生残し、逆の場合には体を構成する諸成分を再吸収し死にいたると考えられる。したがって、この時期には活発な摂餌活動（遊泳活動）を保障するエネルギー源の確保がとくに重要と考えられる。

以上の点より摂餌を開始した仔魚は油球にかわるエネルギー源として摂餌した動物性プランクトンより脂肪を吸収する必要があると推察されるが、前述したように摂餌開始後 2 ~ 3 日の間は腸上皮や肝臓に脂肪の顕著な蓄積は認められない。これはこの時期には、仔魚が脂肪を吸収しないことを意味しているのではなく、摂餌した個体の油球がかなり長く残存する事実が裏づけているように吸収された脂肪はあらたな運動のエネルギーとして消費されるためと推察される。こうした脂肪の供給と消費の微妙な平衡状態から個体をとりまく環境に適応してエネルギー消費を上まわる脂肪を中心とした栄養源の供給を得た個体の腸上皮には顕著な脂肪の蓄積がみられるのではないかと推察される。前述した仔魚後期初期の成長のパターン (Fig. 5) はこのような脂肪の蓄積過程と密接に対応しているものと考えられる。

仔魚の腸上皮細胞には脂肪粒子が多量に出現するが、肝臓内にはその存在は顕著でない (Fig. 4, E; F)。一方、グリコーゲンは摂餌開始後肝臓内に急速に蓄積される (田中、未発表)。腸上皮細胞内の脂肪の蓄積は餌の供給を中断された個体では時間の経過とともに減少する。

これらの事実は仔魚後期において腸中部上皮層は脂肪の吸収部位であるとともに貯蔵部位としても重要な役割を果たすことを示している。このような機能は無脊椎動物ではよく知られており (Lawrence et al, 1965; Fuji, 1961)，より高等なグループの個体発生の初期に、より低次の系統群に一般的にみられる機能が存在することは興味深い。

硬骨魚類は一般に多産性であり、個々の卵は小さく、したがって仔魚の運動器官や感覚器官をはじめ多くの器官の発達程度は低く、摂餌能力も限定されている。このような硬骨魚類の多産性と仔魚の特殊性とが関連して仔魚期には多量の個体が短期間に死滅する、いわゆる “critical period” の存否が論じられてきた (Hjort, 1926; Sette, 1943; Ahlstrom, 1954; Marr, 1956)。こうした一連の研究で、Shelbourne (1957) はカレイの一種 *Pleuronectes platessa* について仔魚の成長や生残と産卵された海域の餌料条件を同時に調べ重要な結論を得ている。すなわち、餌が少なければほとんどすべての個体が発生初期に死滅し、生き残った個体の成長状態もきわめて悪いのに対し、量・質ともに好適な餌条件下では生残率も高く、大部分が順調に成長する。これは後期仔魚の生残は餌プランクトン、いい換えれば栄養条件に大きく依存していることを意味している。

海産仔魚の初期餌料としては二枚貝のトロコフォラ幼生、櫛脚類や蔓脚類のノウブリウス幼生など幼生プランクトンが中心であることが知られている (平野・大島, 1963; 平野, 1966)。Barnes (1965) によれば蔓脚類の一種 *Balanus balanoides* と *B. balanus* のふ化直前の卵 (ノウブリウス幼生とはほぼ同じ組成と考えられる) には脂質が約 38% 含まれている。海産生物の脂質含量は通常 2~20% であり (Lovern, 1964), これらの幼生は運動性が低く、遊泳力の乏しい仔魚が捕食しやすいばかりでなく、栄養的にみてもきわめて好適であるといえる。

魚類の脂肪の消化と吸収に関しては Van-Herwerden (1908), Greene (1913), Dawes (1930), Al-Hussaini (1949), Sivadas (1965) などの組織学的な研究がある。脂肪の吸収機能は多くの魚種で主に腸と幽門垂に認められているが、マスノスケ *Oncorhynchus tschawytscha*, カレイの一種 *Pleuronectes platessa* などでは胃にも認められている。これらの研究の多くは飢餓処理を施した後、成魚または若魚に油脂を強制的に口や肛門から注入して調べたものであり、かならずしも正常な吸収部位と吸収像を示しているとは考えられない。これに対し、今回の研究では動物性プランクトンを自然に摂餌した標本を用いたため、その吸収部位はほぼ本来の状態を反映し

ていると考えられる。

仔魚の脂肪の吸収部位が直線的な消化管を有した魚種では主に腸中部の後半にあることは摂餌された餌が比較的すみやかに腸の後方へ運ばれることと関連しており、一方回転した腸をもつ魚種では餌を腸前部の回転部に一時的に貯えるため腸前部の後半部から腸中部が中心的な脂肪の吸収部位となっていると考えられる。

脂肪の消化吸収は哺乳類を中心に種々の角度から検討されているが、脂肪酸とグリセロールに分解後吸収されるという説と脂肪のまま飲細胞運動によって腸上皮へとり込まれるという説が存在する（今井・坂上, 1966; Weiseman, 1964; Trier and Rubin, 1965）。硬骨魚類でも脾臓と腸粘膜にリバーゼの存在が知られている（MacKay, 1929; Al-Hussaini and Kholy, 1953; Nagase, 1964）が、Brokerhoff (1966) は大西洋産タラ *Gadus morhua* に哺乳類と同様な  $\alpha$  位のエステル結合を水解する脂肪分解酵素の存在を明らかにしている。しかしながら仔魚期におけるリバーゼの存在は不明である。ブラインショーリングのノウブリウス幼生を飽食したふ化後 8 日のサヨリ仔魚では脂肪吸収部位の腸上皮細胞に飲細胞運動は認められていない (Iwai and Tanaka, 1968)。

筆者がこれまで調べたすべての魚種では摂餌開始前に肝臓・胆嚢・脾臓は完成され、脾臓中にはチモーゲン顆粒が形成され始めている (田中, 1969a; 1969b)。さらに腸上皮細胞の遊離縫にはこの期にすでにアルカリ性フォスファターゼの分化が認められている (田中, 未発表)。これらの諸事実から筆者は仔魚期においても脂肪はリバーゼによって水解後吸収され、腸上皮細胞内で再合成されて蓄積していくのではないかと推察している。この点については脾リバーゼや腸リバーゼが分化する時期を酵素化学的ならびに組織化学的に明らかにする必要がある。

## 要 約

天然で採集した 5 種の後期仔魚と人工飼育した 19 種の後期仔魚について摂餌とともに腸前部および中部の上皮層の変化を比較検討し、組織学的に脂肪の吸収を追究した。常法により作製したパラフィン切片では摂餌開始後 3 ~ 4 日以上経過した後期仔魚の腸前部および中部の上皮に多数の空胞が出現する。これらの空胞の内部は四酸化オスミウム溶液で固定した標本やズダン黒 B で染色した冰結切片では黒染する。腸上皮細胞内に出現する空胞は仔魚が摂餌した動物性プランクトンより吸収された脂肪粒子が切片作製過程で有機溶媒に溶出した結果生じたものである。成長状態がよく活発に摂餌している個体では腸中部上皮層のほぼ全域が最大径 10  $\mu$  に達する

脂肪粒子で充満する。

脂肪の吸収部位は魚種によって多少変異するが大多数のものでは輸胆管開口部から腸中部全域にわたり、一部の例外を除き腸後部には吸収能は認められない。後期仔魚は飼育条件下で餌料プランクトンの種類にかかわりなく脂肪を吸収する。天然状態においても後期仔魚は飼育条件下と同様に餌料生物から脂肪を吸収している。

仔魚後期において腸上皮層は脂肪の吸収とともに一時的な貯蔵部位として重要な役割を果たしている。腸中部全域の上皮層が脂肪粒子で充満する現象は稚魚への移行とともに認められなくなる。脂肪は仔魚前期から仔魚後期への移行期において索餌活動を保障する運動のエネルギー源として各個体の生残を左右する重要な栄養素である。

幼生プランクトンは運動性が低く仔魚が捕食するのに好適であるばかりでなく、脂肪含量が高いため栄養的にも仔魚後期初期の餌として好適である。

## 謝 辞

本研究を進める上で、故松原喜代松先生には終始変わぬ御指導を賜わり深謝の意を表する。また種々有益な御助言と御批判をいただいた本教室教授岩井保先生に厚く御礼申しあげる。海産仔魚の飼育に御指導と多大の御協力をいただいた瀬戸内海栽培漁業協会伯方島事業場の鵜川正雄場長はじめ事業場員各位に感謝する。

## 引 用 文 献

- Ahlstrom, E. H. 1954. Distribution and abundance of egg and larval population of the Pacific sardine. U. S. Fish and Wildlife Service, Fish. Bull., 56: 83-150, figs. 1-32.
- Al-Hussaini, A. H. 1949. On the functional morphology of the alimentary tract of some fishes in relation to differences in their feeding habits: Cytology and physiology. Quart. J. Microscop. Sci., 90: 323-354, figs. 1-20.
- Al-Hussaini, A. H. and A. A. Kholy. 1953. On the functional morphology of the alimentary tract of some omnivorous fish. Proc. Egypt. Acad. Sci., 4: 17-39.
- Barnes, H. 1965. Studies in the biochemistry of cirripede eggs. I. Changes in the general biochemical composition during development of *Balanus balanoides* and *B. balanus*. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 45: 321-339, figs. 1-4.
- Blaxter, J. H. S. and G. Hempel. 1966. Utilization of yolk by herring larvae. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 46: 219-234, figs. 1-4.
- Blaxter, J. H. S. and F. G. T. Holliday. 1963. The behavior and physiology of herring and other

- clupeids. *Adv. Mar. Biol.*, 1: 274-291, figs. 1-3.
- Brockhoff, H. 1966. Digestion of fat by cod. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 23: 1835-1839.
- Dawes, B. 1930. The absorption of fats and lipoids in the plaice. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 17: 75-102, figs. 1-11.
- Fuji, A. 1961. Studies on the biology of the sea urchin. IV. Histological observation of the food canal of *Strongylocentrotus intermedius*. *Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ.*, 11: 195-202, figs. 1-15.
- Greene, C. W. 1913. The fat absorbing function of the alimentary tract of the king salmon. *Bull. U. S. Bur. Fish.*, 32: 72-100, figs. 1-13.
- 服部茂昌. 1964. 黒潮ならびに隣接海域における稚魚の研究. 東海区水産研究所報告, (40): 1-158, figs. 1-62.
- 平野礼次郎. 1966. 水産種苗生産とプランクトンの培養. 日本プランクトン研究連絡会報, (13): 72-75, figs. 1-3.
- 平野礼次郎・大島泰雄. 1963. 海産動物幼生の飼育とその餌料について. 日本水産学会誌, 29: 282-297, figs. 1-5.
- Hjort, J. 1926. Fluctuations in the year classes of important food fishes. *J. Cons.*, 1: 5-38, figs. 1-18.
- 今井陽・坂上利夫. 1966. 脂質の生化学. 朝倉書店, 東京, 284 pp., 117 figs.
- Iwai, T. and M. Tanaka. 1968. The comparative study of the digestive tract of teleost larvae-IV. Absorption of fat by the gut of halfbeak larvae. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 34: 871-875, figs. 1-5.
- Lasker, R. and G. H. Theilacker. 1962. The fatty acid composition of the lipids of some Pacific sardine tissues in relation to ovarian maturation and diets. *J. Lipid Res.*, 3: 60-64.
- Lawrence, J. M., A. L. Lawrence, and N. D. Holland. 1965. An annual cycle in the gut of *Strongylocentrotus purpuratus*. *Nature*, 205: 1238-1239.
- Lovern, J. A. 1964. The lipid of marine organisms. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 2: 169-191, fig. 1.
- MacKay, M. E. 1929. The digestive system of the eel-pout (*Zoarces anguillaris*). *Biol. Bull.*, 56: 8-23, figs. 1-4.
- Marr, J. C. 1956. The critical period in the early life history of marine fishes. *J. Cons.*, 21: 160-170, figs. 1-4.
- 水戸敏. 1967. プランクトン期における仔稚魚の生態. 日本プランクトン研究連絡会報, (14): 33-49, figs. 1-7.
- Nagase, G. 1964. Contribution to the physiology of digestion in *Tilapia mossambica* (Peters): Di-  
gestive enzymes and the effects of diets on their activity. *Z. Vergl. Physiol.*, 49: 270-284, figs. 1-8.
- Sette, O. E. 1943. Biology of the Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) of North America. Part I. Early life history, including the growth, drift, and mortality of the egg and larval population. *U. S. Fish. Bull.*, 50: 149-237, figs. 1-4.
- Shelbourne, J. E. 1956. The effect of water conservation on the structure of marine fish embryos and larvae. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 35: 275-286, figs. 1-2.
- Shelbourne, J. E. 1957. The feeding and condition of plaice larvae in good and bad plankton patches. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 36: 539-552, figs. 1-3.
- Sivadas, P. 1965. Absorption of fat in the alimentary canal of *Tilapia mossambica* (Peters) (Teleostei). *J. Cell Comp. Physiol.*, 65: 249-254, figs. 1-3.
- Smith, S. 1952. Studies in the development of the rainbow-trout (*Salmo irideus*). II. The metabolism of carbohydrates and fats. *J. Exptl. Biol.*, 29: 650-666, figs. 1-2.
- 田中克. 1969 a. 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究—I. 前期仔魚の消化系の発達. 魚類学雑誌, 16: 1-9, figs. 1-3.
- 田中克. 1969 b. 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究—II. 摂餌開始時の仔魚の消化系の特徴. 魚類学雑誌, 16: 41-49, figs. 1-4.
- 田中克. 1971. 仔魚の消化系の構造と機能に関する研究—III. 後期仔魚の消化系の発達. 魚類学雑誌, 18: 164-174, figs. 1-6.
- Trier, J. S. and C. E. Rubin. 1965. Electron microscopy of the small intestine: A review. *Gastroenterology*, 49: 574-603, figs. 1-9.
- 内田恵太郎. 1941. 魚卵の生態. 海洋の科学, 1: 9-16, figs. 1-15.
- 内田恵太郎・今井貞彦・水戸敏・藤田矢郎・上野雅正・床島洋一・千田哲資・田福正治・道津喜衛. 1958. 日本産稚魚期の研究第I集. 九州大学農学部水産第二教室, viii+89 pp., 86 pls.
- Van-Herwerden, M. 1908. Zur Magenverdauung der Fische. *Z. Physiol. Chem.*, 56: 453-494.
- Weiseman, C. 1964. Absorption from the intestine. Academic Press, New York, 564 pp., 313 figs.
- 横田滝雄. 1961. 後期仔魚の食性の研究. 南海区水産研究所報告, (14): 7-40, figs. 1-10.

(京都市左京区北白川 京都大学水産学教室)