

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

田 中 克

(1969年5月7日受領)

Studies on the Structure and Function of the Digestive System in Teleost Larvae—II. Characteristics of the Digestive System in Larvae at the Stage of First Feeding

Masaru Tanaka

著者は前報で前期仔魚の消化系について、その発達程度はふ化直後の段階では種により大きな変異が認められるが、摂餌開始時にはある基準以上に達することを報告した(田中, 1969)。本報では摂餌開始時の仔魚について、消化管の形態比較や成魚の消化系との比較を中心に記述し、この時点における仔魚の消化系の機能に考察を加えたとともに消化系の分化程度から仔魚の生残にも若干の論議を行なう。

材料および方法

摂餌開始時の仔魚の消化系の観察には次の20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* Linné, (5)キンギョ *Carassius auratus* (Linné), (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)スズキ *Lateolabrax japonicus* (Cuvier), (10)チチブ *Tridentiger obscurus* (Temminck and Schlegel), (11)シマハゼ *Tridentiger trigonocephalus* (Gill), (12)ヨシノボリ *Rhinogobius similis* (Gill), (13)アゴハゼ *Chasmichthys dolichognathus* (Hilgendorf), (14)マダイ *Pagrus major* (Temminck and Schlegel), (15)クロダイ *Acanthopagrus schlegeli* (Bleeker), (16)ウマヅラハギ *Navodon modestus* (Günther), (17)トラフグ *Fugu rubripes* (Temminck and Schlegel), (18)クサフグ *Fugu niphobles* (Jordan and Snyder), (19)カサゴ *Sebastes marmoratus* (Cuvier and

Valenciennes), (20) ウシノシタの一種。

コイは1968年5月兵庫県養父の養鯉場より受精卵を入手し、アゴハゼは1967年5月舞鶴湾の藻場で仔魚を採集した。これら2種以外の採卵方法その他は第一報(田中, 1969)に述べたとおりである。研究方法も田中(1969)とほぼ同様であり、生体観察と組織切片観察を併用して消化系の形態を比較検討した。

本研究を進める上で、故松原喜代松先生には終始変わらぬ御指導を賜わり深謝の意を表す。また種々有益な御助言をいただいた教授岩井保先生に厚く御礼申しあげる。

結 果

成魚の消化管はその食性の多様性とも関連してきわめて変異に富むが、仔魚の消化管は成魚の消化管に比較してきわめて単純な構造をしている。発生のどの時点でふ化が行なわれるかは魚種や卵の性質により著しく異なるため、ふ化直後の仔魚の消化管は形態変化の種々の段階にあるといえる。大多数のふ化仔魚の消化管は直線的であるが、摂餌開始時には一定の形に達している。したがって、仔魚の消化管の形態は摂餌開始時の時点で比較するのが妥当であり、代表種について図示すると Fig. 1 のようになる。

摂餌開始時の仔魚の消化管は二つの型に大別できる(Fig. 1)。第一の型は口から肛門までが長く消化管は直線的である(Fig. 1, B~F)のに対し、第二の型では口から肛門までが短く、消化管は反対に回旋あるいは曲折している(Fig. 1, G~I)。前者には図に示した魚種の他にアユ・コイ・ホンモロコ・メダカ・チチブ・ヨシノボ

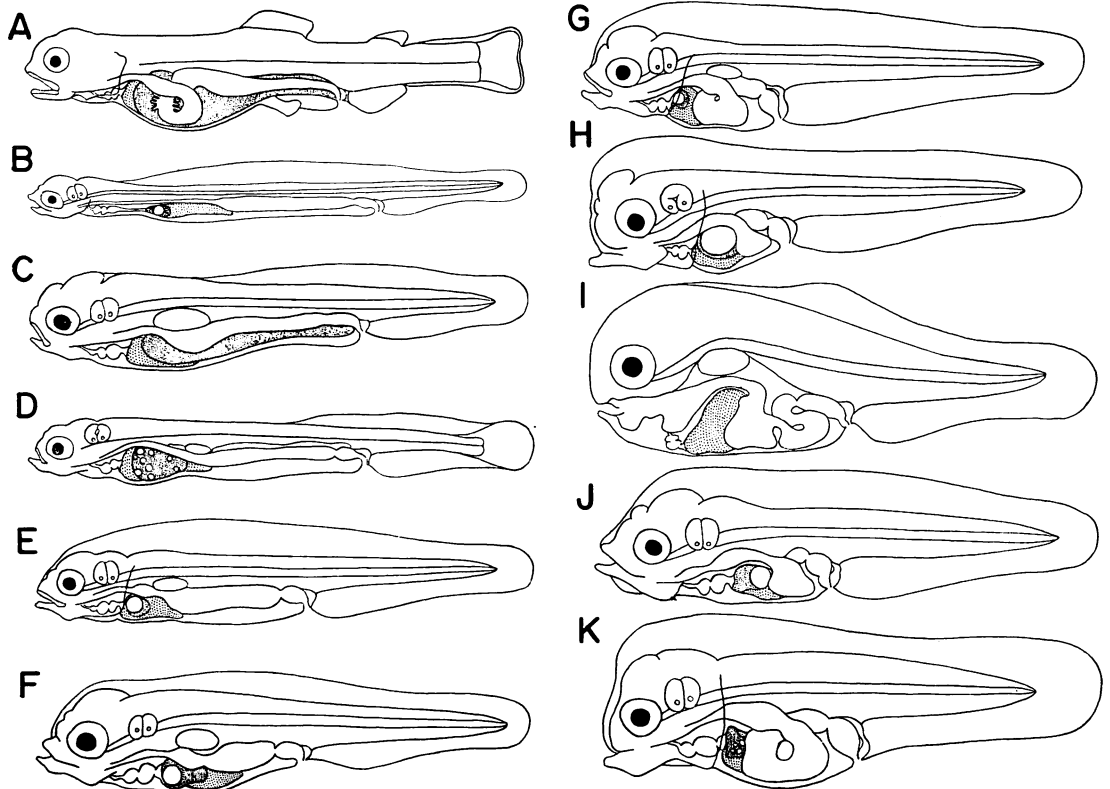


Fig. 1. Diagrammatic outlines of the digestive tract in teleost larvae at the first feeding. A, *S. gairdneri*; B, *H. olidus*; C, *C. auratus*; D, *H. sajori*; E, *L. japonicus*; F, *T. obscurus*; G, *P. major*; H, *N. modestus*; I, *F. rubripes*; J, *S. marmoratus*; and K, a soleid. The dotted area shows liver, and finely dotted area yolk mass having a single large or several small oil globules remained. See Table 1 for the names of fishes.

リ・アゴハゼなどが属し、後者には同じくクロダイ・クサフグなどが含まれる。ニジマス (Fig. 1, A) は他の魚種とは異なり、摂餌開始時には機能的な両顎歯・咽頭歯および発達した胃腺をそなえ、幽門垂も分化し始めており、ほとんど成魚に近い消化系をそなえている。見かけ上本種は第二型に該当するが、摂餌開始時までの消化管の発達過程は第一型に近く、例外的存在として取り扱うのが適当と考えられる。

仔魚の消化管はこのように2型に分類できるが、全種に共通した特徴として、腸管完成期にその後部に括約筋が形成される。ニシン魚群や中生魚群の各魚種では一般に括約筋の発達は微弱であるが、スズキ魚群の魚種ではよく発達しており、この部位の粘膜は弁状に隆起している。

硬骨魚類の成魚の消化管は種により胃・腸・幽門垂などの形状が著るしい変異を示し、胃や幽門垂を欠く魚種

も多い。これに対して仔魚の消化管ははるかに単純で、種による変異も少ない (Fig. 1)。しかし、直線型に属する魚種の中にも 1) アユ・ワカサギ・サヨリなどのように前腸・中腸とも長くて細い型や、2) チチブ・シマハゼ・ヨシノボリなどのように中腸はかなり短くて太い型および 3) 両者の中間の形態を示すキンギョ・メダカ・スズキなどに分類される。第二・第三のグループはいずれもその後の成長過程で回旋あるいは曲折する共通点を有している。さらに、アユとワカサギのように近縁種できわめて類似した消化管を有する魚種間においても、ふ化後 3 日の仔魚の消化管に対する腸管の比は前種で 0.46、後種で 0.40 と差異が認められる。他方、回旋型は腸前部の腹側部を中心に前後に一回転したものが多数を占め、例外的にフグ類の曲折型がみられるが、これはこの類が膨脹嚢を有し、きわめて特化した消化管を持つことと関連したものであろう。

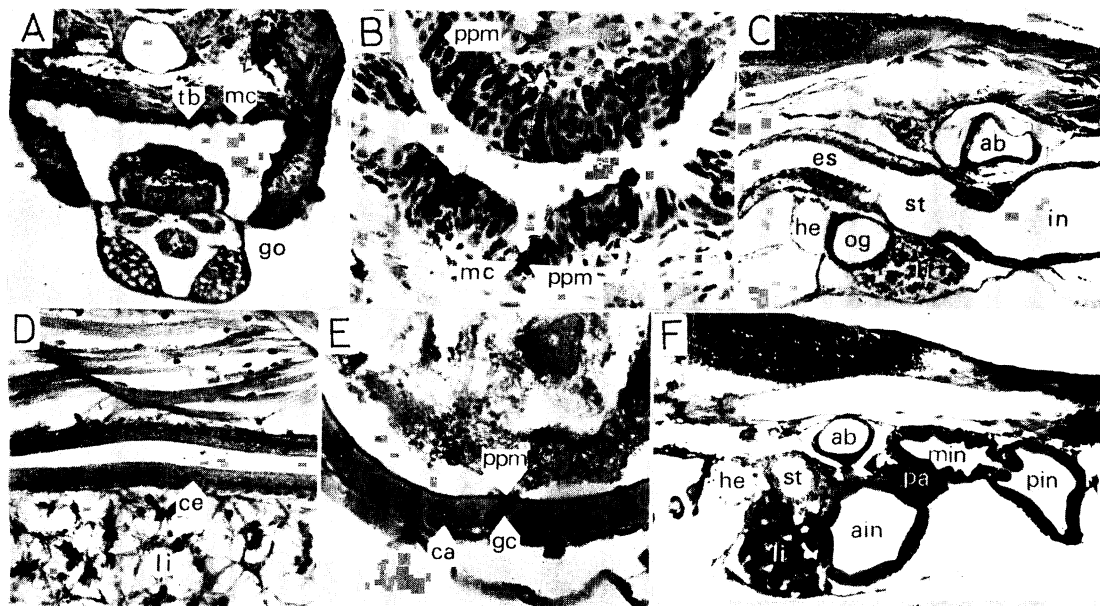


Fig. 2. Histomicrograph of larval fishes. A, cross section of posterior oral cavity of *G. caeruleus*, a number of taste buds seen in dorsal epithelium ($\times 133$); B, cross section of oesophagus of *C. auratus*, mucous cells accumulating PAS-positive materials, PAS-staining ($\times 311$); C, longitudinal section of anterior abdominal cavity of *L. japonicus*, distending portion located between oesophagus and intestine identified as stomach ($\times 90$); D, longitudinal section of stomach of *H. olidus*, gastric epithelium consisting of cuboidal cells with flat nucleus lying basally ($\times 264$); E, cross section of intestine of *C. auratus*, a few goblet cells with PAS-positive mucous scattered in columnar absorptive cells ($\times 451$); F, cross section of body cavity of *A. schlegeli*, intestinal canal rotated and its anterior part inflated ventrally ($\times 131$). ab, air bladder; ain, anterior intestine; ca, columnar absorptive cells; ce, cuboidal epithelial cells; es, oesophagus; gc, goblet cells; go, gill opening; he, heart; in, intestine; li, liver; mc, mucous cells; min, middle intestine; og, oil globule; pa, pancreas; pin, posterior intestine; ppm, PAS-positive material; st, stomach; tb, taste bud. For species of fishes, refer to Table.

Table 1 は摂餌開始時の仔魚の各消化器官やそれらを特徴づける形質の分化状態を示したものである。各魚種に該当する形質をすべてそなえているのはニジマスとサヨリのみで、他はすべて何らかの形質が未分化である。各魚種に共通して分化の認められる形質は既に（田中, 1969）述べたように両顎・口腔弁・外鰓孔・鰓弓・食道粘膜の縦走ひだおよび粘液腺・腸管上皮の円柱細胞・腸後部括約筋・肛門・肝臓・胆嚢・輸胆管・脾チモージェン顆粒・ランゲルハンス氏島・膵管などである。

他方、ニジマスを除くすべての魚種に未分化な形質は胃腺・胃盲囊および幽門垂である。両顎歯・咽頭歯・味蕾・腸上皮の杯状細胞などは数種の魚種で分化が認められる。

コイ科魚類や他の二、三の魚種では前腸上皮に粘液細胞の他に味蕾が分化しているが、一般に咽喉部に分布密

度が高く、多くは内腔に突出している。キンギョ・コイ・ホンモロコなどのコイ科魚類にはとくによく発達しており、咽喉蓋にはたがいに相接するほど密に分布している（Fig. 2, A）。食道の完成は特徴的な粘膜の縦走ひだと上皮の粘液細胞の分化で判定し得る。粘液細胞は摂餌開始時の段階では口腔や咽頭前部には少ないが、咽頭後部から食道にかけて分布密度が高い。とくにキンギョ・ホンモロコ・メダカ・サヨリなどによく発達しており、形成と同時に PAS 陽性の粘液物質を内腔に分泌しているのが観察される（Fig. 2, B）。

有胃魚では食道と腸の間に胃の前駆体と考えられる部分が分化している（Fig. 2, C）。この部分の粘膜は食道から縦走するひだをうけつぎ、上皮層は単層の立方状細胞で構成される。この細胞の核は基底部に位置し、細胞質はヘマトキシリンに淡染し、条紋縁をそなえない点な

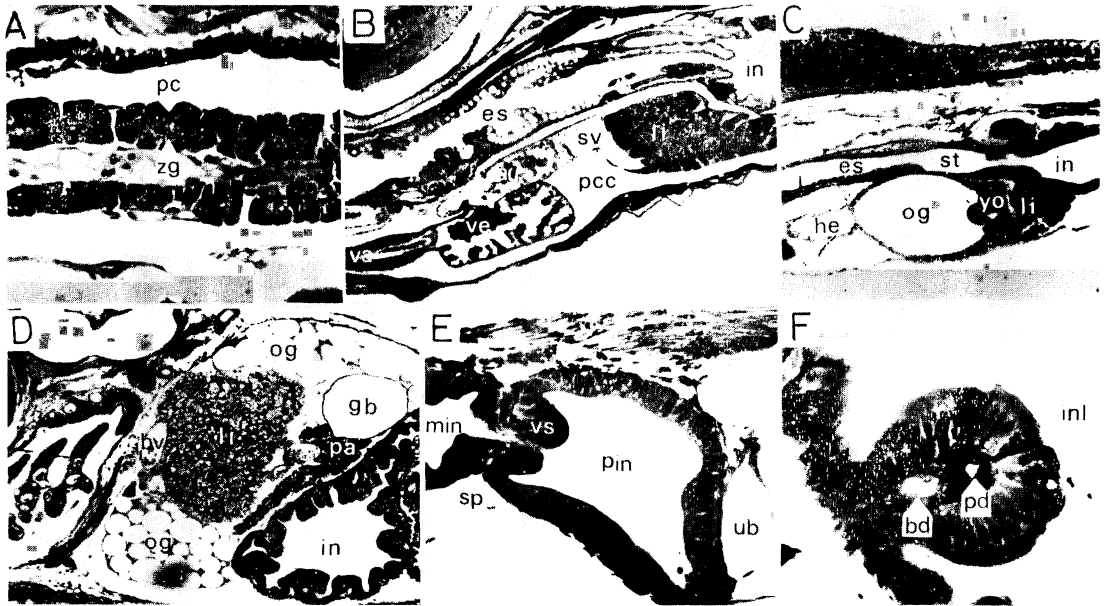


Fig. 3. Histomicrograph of larval fishes. A, longitudinal section of pancreas of *H. sajori*, central parts enclosed by pancreatic exocrine secreting cells carrying many zymogen granules ($\times 368$); B, longitudinal section of pericardial cavity of *H. sajori* showing general form of heart and its connection to liver ($\times 87$); C, longitudinal section of liver, yolk mass and oil globule of *L. japonicus*, single large vacuole seen attached with heart and liver ($\times 82$); D, longitudinal section of *F. rubripes*, a number of small vacuoles seen sporadically ($\times 80$); E, transitional part (from middle to posterior) of intestine of *A. schlegeli*, constricted by sphincter and mucosal valvular structure ($\times 389$); F, openings of bile and pancreatic duct of *S. marmoratus*, the two ducts opening side by side in intestinal submucosa ($\times 325$). au, auricle; an, anus; bd, bile duct; bv, blood vessel; gb, gall bladder; inl, intestinal lumen; pc, pancreatic cells; pcc, pericardial cavity; pd, pancreatic duct; sp, sphincter; sv, sinus venosus; va, ventral aorta; ve, ventricle; vs, valvular structure; yo, yolk; zg, zymogen granule. Other symbols are same as those in Fig. 2. See Table 1 for the names of fishes.

どより腸の円柱上皮細胞とは容易に識別し得る (Fig. 2, D). 胃と腸の間には弱い括約筋が形成される。腸上皮層は肛門直前の外胚葉起原の部分を除き、円柱細胞のみで構成され、アユおよびワカサギの繊毛細胞を除き、特殊な細胞は認められないが、コイ科魚類をはじめ数種の魚種では杯状細胞がすでに少数分化している。杯状細胞の上半部にはヘマトキシリン・エオソリンには染色されず、PAS 反応に陽性を示す物質が包含され (Fig. 2, E), 細くなった下半部の基部には核が存在し、形態的には成魚のものとは変わらないが、分布密度ははるかに低い。腸粘膜はニジマス・アユ・ワカサギ・サヨリなどでは環走するひだを形成するのに対し、マダイ・トラフグ・カサゴなどではあまり規則的ではないが縦走傾向のひだを形成している。回旋型の消化管を有する仔魚の回転部は腹側後方へ大きく膨れるが (Fig. 2, F), これは胃の盲嚢部で

はなく、腸前部である。

膵臓の分化はヘマトキシリンに対する染色性、チモーゲン顆粒の有無 (Fig. 3, A), ランゲルハンス氏島の存否および膵管の開口などで決定される。マダイ・クロダイ・トラフグ・クサフグ・カサゴなどでは摂餌開始期に膵臓は腸壁の周辺に散在し始めるが、アユ・ワカサギ・サヨリなどでは充実した組織として存在している。内臓諸器官で最も早く分化する肝臓は摂餌開始時には体腔前部の腹側に囲心腔と接して位置し、前端は肝静脈で静脈洞とつながり、後端には腸静脈が入り込んでいる (Fig. 3, B)。摂餌開始前には肝細胞にグリコーゲンや脂肪の蓄積は顕著でない。

多くの仔魚では摂餌開始時に少量の卵黄が残っているが、その量は種により異なり、アユ・ワカサギ・キンギョ・コイ・メダカ・サヨリなど沈性卵仔魚では比較的多

く、浮性卵のスズキ・マダイ・クロダイなどではごく微量にすぎない。油球は卵黄よりは残存している割合（ふ化時の量に対する摂餌開始時の量の割合）が高く、単一の大油球を有するスズキ・マダイ・ハゼ類などでは肝臓前上部と心臓の間に (Fig. 3, C), また小油球を多数そなえるトラフグ・クサフグなどでは体腔各所に分散してかなり残存している (Fig. 3, D)。

考 察

摂餌開始時の仔魚の消化管は前述のように直線型と回旋・曲折型に大別される。代表種を目単位に検討すると、ニシン目・コイ目・メダカ目・ダツ目などのニシン魚群や中生魚群に属する魚種はすべて直線型に含まれるのに対し、スズキ魚群の魚種には直線型と回旋型が混在しているが、この傾向はスズキ目に限り、フグ目・カジカ目・カレイ目などは曲折型あるいは回旋型を示している。消化管の構造上の変異には魚類の系統に対応した二三の傾向が認められる。すなわち、腸管は肛門の位置の前進にともない短くなるとともに筋肉層が厚くなり、粘膜のひだが発達する。さらに、腸後部の括約筋と粘膜の弁状構造の発達も著しくなる (Fig. 3, E)。このような構造上の変化に相応して、スズキ魚群の魚類では腸管の蠕動運動も顕著になり、直線的な消化管を有するニシン魚群や中生魚群との間には餌料物質の輸送や消化機構にも多少差異があるものと推察される。

摂餌開始時に通常味蕾は浮性卵仔魚には未発達であるが、沈性卵仔魚には発達した味蕾をそなえるものが多く、キンギョ・コイ・ホンモロコなどではとくにその分布密度が高く、口腔後部から咽頭前部の背側は肥厚し、コイ科魚類に特有の口蓋器官の分化が認められる (Fig. 3, F)。このような魚種による味蕾の発達程度の相違は浮性卵仔魚では餌料の対象がキチン質に包まれた動物性プランクトンに限定され、味覚による選択の余地が少ないのに対し、沈性卵仔魚では餌料の対象がより複雑化し、視覚による第一次選択に続き、第二次選択の必要性が生じることと関連していると推察される。

仔魚の口腔・咽頭腔・食道には杯状細胞とは形態が多少異なる粘液腺が存在し、咽頭後部から食道にかけて例外なく高密度に分布している。とくに摂餌開始時に咽頭歯の発達しているニジマス・キンギョ・コイ・ホンモロコ・メダカ・サヨリなどにその分布密度が高く、粘膜は溝状の深い凹部を形成し、その部位に粘液腺が集合し、横断切片では腺房様の構造を呈している。Iwai (1964) はアユのふ化仔魚で食道の粘液腺を観察し、それより分泌される粘液は微小餌料物質の濃縮に役立つと推論して

いる。山根 (未発表) によれば有胃魚と無胃魚では粘液腺の種類やその組織化学反応に明瞭な差異があるという。魚類の前腸は哺乳類などとは異なり、化学的消化に関与していないと考えられているが、Sarbah (1951), Fish (1960), Nagase (1964) らは食道に炭水化物分解酵素やたんぱく分解酵素の存在を示唆している。最近、池田および川合 (未発表) はコイの食道にアミラーゼ・マルターゼおよびトリプシン様酵素の存在を、口腔背部 (口蓋器官) にはマルターゼとトリプシン様酵素の存在を探知している。筆者がすでに報告したように、食道の粘液腺は摂餌開始時に急増し、同時に PAS 反応陽性分泌物の存在が認められる。仔魚に胃腺その他の分泌腺が未発達なことを考慮すると食道・咽頭などの消化にはたす役割を再検討してみる必要があろう。

成魚の消化管に関してはかなり広範な魚種について組織学的に研究されている。それらの研究では消化管は通常その組織学的特徴により、口腔・咽頭腔・食道・胃・幽門垂・腸・直腸に分けられている。すべての魚種がこれらの部分を完備しているとは限らず、コイ科魚類のように胃や幽門垂を欠く種も多い。特別な腺組織としては Greene (1912), Dawes (1929), Blake (1930; 1936), Al-Hussaini (1946), Weinreb and Bilstad (1955) その他により胃腺の構造が詳しく観察されているが、一般に腸には哺乳類の腸腺のような多細胞の腺組織は存在しない。しかし、例外的にタラの類ではヘマトキシリンに濃染する球形の細胞で構成された腸腺が内腔に開くといわれている (Bilstad and Odense, 1966)。摂餌開始時の仔魚には胃腺は通常未分化で、腸腺その他の多細胞の腺組織は認められない。したがって仔魚期においては腸が吸収のみならず、消化においても中心的役割を果たすものと考えられる。

摂餌開始時の仔魚の腸管は発達した条紋縁をそなえる円柱細胞が単層に配列した上皮層とそれに続く結合組織層・筋肉層・漿膜層よりなるが後三者はいずれもきわめて薄く、結合組織層は毛細血管をかろうじて支持し得る状態にある。Greene (1912) によればマスノスケ *Onco-rhynchus tschawytscha* の腸粘膜は上皮層・固有層・ち密層、顆粒層から成るが、仔魚の粘膜にはち密層や顆粒層は認められない。

成魚の腸管上皮の主な構成細胞である円柱細胞および杯状細胞は哺乳類のそれらと細部では多少の差異が認められるが、基本構造はよく類似しており、microvilli や細胞内小器官もよく発達していることが近年電子顕微鏡的に確認されている (尾崎, 1965; Yamamoto, 1966; Odense and Bishop, 1966)。Iwai (1967 a; 1967 b) は

アユやワカサギのふ化仔魚で腸管上皮の微細構造を観察し、円柱上皮細胞はすでに成魚と同様なレベルに達していることを見出ししている。筆者の光学顕微鏡による観察においても、すべての魚種で摂餌開始前に円柱細胞の配列と条紋縁の発達が認められ、その細胞の構造は成魚で古くより報告されている組織学的観察結果とよく一致している。したがって、摂餌開始時の円柱上皮細胞はある程度の機能、少なくとも吸収機能を十分有していると考えられる。

ふ化後1日のアユ仔魚では腸管上皮に成熟した杯状細胞は認められず、杯状細胞への分化の過程にあると考えられる mucigen 顆粒を内包した円柱上皮細胞が少数存

在している (Iwai, 1967 a)。ヤツメウナギの腸上皮に真の杯状細胞は存在しないが、条紋縁をそなえたある種の円柱上皮細胞内に PAS 陽性物質の蓄積が認められ、この細胞は吸収と粘液分泌の両機能をかねそなえられている (Yamamoto, 1965)。Table 1 に示したように通常摂餌開始時の仔魚の腸上皮に成熟した杯状細胞はニジマス・サヨリなど数種の魚種で分化しているにすぎない。杯状細胞の機能に関しては不明な点が多いが、上述の報告や観察結果はこの細胞が腸管上皮の機能的成長の一基準として利用し得るのではないかと推察される。

魚類に特有な腸管の付属構造物として幽門垂の存在が認められている。幽門垂の内部構造が腸管のそれと全く

Table 1. Degree of differentiation in 26 characters (6 organs) of larval digestive system at the stage of the first feeding examined in 20 species of fishes. + indicates the character already differentiated, - the character under differentiation, and ± the character lacked in the species.

Species	Characters																										
	Upper and lower jaws	Teeth on jaws	Oral valves	Mucous cells	Taste buds	Gill-openings	Gill-arches	Pharyngeal teeth	Longitudinal folds	Mucous cells	Longitudinal folds	Cuboidal cells	Gastric gland	Blind sac	Columnar cells	Goblet cells	Post. constriction	Anus	Convolution	Pyrolic caeca	Zymogen granules	Pancreatic duct	Islet of Rongerhans	Vascularization	Gall bladder	Bile duct	
	Buccopha. cav.	Eso.	Stomach	Intestine	Panc.	Liver																					
<i>Hypomesus olidus</i>	+	-	+	+	-	+	+	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Plecoglossus altivelis</i>	+	-	+	+	-	+	+	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Salmo gairdneri</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	±	±	±	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carassius auratus</i>	+	±	+	+	+	+	+	+	+	+	±	±	±	±	+	+	+	+	-	±	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cyprinus carpio</i>	+	±	+	+	+	+	+	+	+	+	±	±	±	±	+	+	+	+	-	±	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gnathopogon caerulescence</i>	+	±	+	+	+	+	+	+	+	+	±	±	±	±	+	-	+	+	-	±	+	+	+	+	+	+	+
<i>Olyzias latipes</i>	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	±	±	±	±	+	+	+	+	-	±	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hemiramphus sajori</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	±	±	±	±	+	+	+	+	±	±	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lateolabrax japonicus</i>	+	-	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tridentiger obscurus</i>	+	-	+	-	-	+	+	-	+	+	+	+	-	±	+	-	+	+	-	±	+	+	+	+	+	+	+
<i>T. trigonocephalus</i>	+	-	+	-	-	+	+	-	+	+	+	+	-	±	+	-	+	+	-	±	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rhinogobius similis</i>	+	-	+	-	-	+	+	-	+	+	+	+	-	±	+	-	+	+	-	±	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chasmichthys dolichognathus</i>	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	±	+	-	+	+	-	±	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pagrus major</i>	+	-	+	-	-	+	+	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Acanthopagrus schlegeli</i>	+	-	+	-	-	+	+	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Navodon modestus</i>	+	-	+	-	-	+	+	-	+	+	+	+	±	±	+	-	+	+	+	±	+	+	+	+	+	+	+
<i>Fugu rubripes</i>	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	±	±	+	-	+	+	+	±	+	+	+	+	+	+	+
<i>F. niphobles</i>	+	-	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	±	±	+	-	+	+	+	±	+	+	+	+	+	+	+
<i>Sebastes marmoratus</i>	+	-	-	+	-	+	+	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
A soleid species	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	±	+	+	+	+	±	+	+	+	+	+	+	+	+

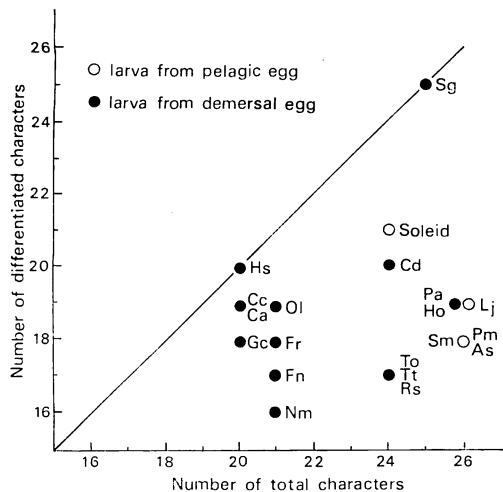


Fig. 4. Comparison of the differentiation in the 26 characters of digestive system examined on the larvae of 20 species of teleosts at the time of their first feeding. Each dot and circle, plotted from the data in Table 1, represents the species as named below. The diagonal line implies the full differentiation of the characters, and vertical distance from the line will indicate its degree; the longer the departure from the line, it is speculated, the lower the viability of the larvae. As, *A. schlegeli*; Ca, *C. auratus*; Cc, *C. carpio*; Cd, *C. dolichognathus*; Fn, *F. niphobles*; Fr, *F. rubripes*; Gc, *G. caeruleus*; Ho, *H. olidus*; Hs, *H. sajori*; Lj, *L. japonicus*; Nm, *N. modestus*; Ol, *O. latipes*; Pa, *P. altivelis*; Pm, *P. major*; Rs, *R. similis*; Sg, *S. gairdnerii*; Sm, *S. marmoratus*; To, *T. obscurus*; Tt, *T. trigonocephalus*. See Table 1 for the names of fishes.

同様であることは組織学的に確認されているが、その存在意義については明確にされていない。しかし、無胃魚に幽門垂が欠如するという事実は両者の形成順序を示唆しており、胃の未完全な摂餌開始期の仔魚に幽門垂が未分化なのは当然であろう。胃の発達や幽門垂の分化は後報で述べることにする。

成魚の消化管上皮層にはナン状細胞と呼ばれる特殊な小細胞が (Al-Hussaini, 1949; Vickers, 1962; 岩井, 1968), 上皮層や固有層には顆粒細胞あるいはその集合体である顆粒層が (Greene, 1912; Weinreb and Bilstad, 1955) 存在する。摂餌開始期の仔魚にはこれらの細胞や層は全く認められないが、アユおよびワカサギの腸上皮には Iwai (1964; 1967 a; 1967 b) が詳細に報告しているように 4~5 μ の繊毛を遊離線にそなえた繊毛細胞が

観察される。

硬骨魚類では膵臓は一般に散在的であり、かなり多くの種ではいわゆる肝膵臓を形成している。魚類の肝膵臓は発生的には無脊椎動物のものとは異なり、摂餌開始時に肝臓と膵臓はたがいに分離した状態にある。統報で述べるように肝膵臓の形成は後期仔魚期の半ばより開始する。Smallwood and Derrickson (1933) はコイ仔魚では膵管は輸胆管に合流後腸内腔に開くことを発生的に追求している。他方, McVay and Kaan (1940) はキンギョ成魚の腸前部縦断面図で膵管と輸胆管が分離して筋肉層を貫くことを図示している。仔魚の膵管や輸胆管はきわめて細く、5-7 μ の切片では開口様式を観察しにくい場合が多い。カサゴ仔魚では両管が隣接した状態で上皮層を貫く像が認められ、他のほとんどすべての魚種においても両管はたがいに接した状態で腸管の筋肉層から結合組織層に入るのが確認された (Fig. 3, F)。したがって、硬骨魚類では膵管と輸胆管は個々に腸管に開くのが、一般적으로思われるが、さらに詳しく魚種による変異を追求する必要がある。

消化系各器官や組織について摂餌開始期の状態を成魚の状態に対比しながら論議してきたが、ニジマスのみは明らかに成魚のそれに近い消化系を有している (Table 1 参照)。これは鮭鱒類が厳しい産卵場の環境条件 (少なくとも栄養条件においては) に対する適応として多量の卵黄と油球をそなえる大型卵を産卵することに起因すると考えられ、摂餌開始時に各鱗は完成し、すでに稚魚の段階に達している。したがって、ニジマスには他の硬骨魚類に認められる後期仔魚期に該当する段階が存在しないと考えられ、他の魚種と同列に取り扱うことはできない。

以上述べてきたように摂餌開始時の仔魚の消化系は成魚の消化系を最も単純化した形であるが、肝臓・膵臓・腸管などは機能的にかなり発達し、種々の物質を消化吸収する能力を有していると考えられる。多くの仔魚の摂餌開始時における消化系は構造上、無胃魚のものに類似しており、消化吸収機構においても基本的な類似性が推察される。

摂餌開始時の仔魚の消化系の発達状態から仔魚の餌料物質の種類や食性を推察することは困難であり、これはむしろ感覚系の構造や機能の解明に待たなければならない。また、前述したように味蕾の発達した魚種では、非動性の餌料を摂餌し得る可能性が強く、早期から人工餌料に餌付けできる可能性が考えられる。

Fig. 4 は Table 1 の資料をもとに、横軸にはその種にあてはまる形質数を、縦軸には摂餌開始までに分化し

た形質数をそれぞれとり、各種の消化系の分化程度を図示したものである。したがって、横軸に45°の角をなす中心線はすべての形質が分化している場合であり、中心線との垂直距離は分化程度の高低を表わし、その距離が短いほど高度に分化した状態を示す。消化系の分化程度は対象となる摂料物質の範囲を規定する主要な要因であり、それはその種の卵黄吸収後の生存とも不可分の関係にあると仮定し得る。もちろん、仔魚の生命力は感覚系・排出系・循環系・内分泌系・呼吸系などの各器官や種々の酵素系の発達とも密接に関係していると推察され、消化系の発達程度のみでその強弱を推断することはできない。しかし、ニジマス、サヨリあるいはコイ科魚類のように比較的飼育しやすい魚種ではほとんどすべての形質が分化しているのに対し、飼育に困難をとまなう浮性卵仔魚では未分化な形質を多数有する事実は上述の仮定を裏付けている。

要 約

1. 海産魚 11 種、淡水魚 9 種の摂餌開始時の仔魚の消化系を観察し、成魚の消化系との比較を基礎にその機能に推察を加えた。
2. 摂餌開始時の仔魚の消化管は直線型と回旋型に大別され、前者は主としてニシン魚群・中生魚群に属する魚種の、後者はスズキ魚群に属する魚種の特徴である。
3. 味蕾の発達は一般に海産仔魚で悪く、淡水産仔魚とくに摂餌開始前に咽頭歯が分化した仔魚でよく発達している。
4. 食道の粘液腺は摂餌開始時に PAS 陽性物質を分泌している。
5. 有胃魚では食道と腸との間に胃の前駆体と考えられる部分が存在するが、その上皮は条紋縁を欠く立方状細胞で構成され、胃腺や胃盲嚢部は未分化の状態であり、機能的にこの段階の仔魚は無胃魚といえる。
6. 成魚の消化管にみられるち密層や顆粒層は仔魚には認められない。
7. 一部の魚種を除き、摂餌開始時の仔魚の腸上皮は円柱細胞のみで構成され、その遊離縁には条紋縁がよく発達している。
8. 一般に幽門垂は後期仔魚の初期には分化していない。
9. 摂餌開始前に肝臓中にグリコーゲンの蓄積はほとんど認められない。
10. 肝臓と脾臓はたがいに分離し、肝脾臓は未形成である。
11. 摂餌開始時の仔魚の消化系の基本構造は無胃魚の

消化系の構造と共通しており、消化吸收機構の類似性が推察される。

12. 摂餌開始時の仔魚の消化系の分化程度はその種の摂餌し得る餌の範囲を規定する主要な要因であり、生命力とも密接な関係にあるものと推察される。

引 用 文 献

- Al-Hussaini, A. H. 1946. The anatomy and histology of the alimentary tract of the bottom feeder, *Mulloidis auriflamma* (Forsh). J. Morph., 78: 121-154.
- Al-Hussaini, A. H. 1949. On the functional morphology of the alimentary tract of some fish in relation to differences in their feeding habits: Cytology and physiology. Quart. J. Microscop. Sci., 90: 323-354.
- Bishop, C. and P. H. Odense. 1966. Morphology of the digestive tract of the cod, *Gadus morhua*. J. Fish. Res. Bd. Canada, 23: 1607-1613.
- Blake, I. H. 1930. Studies of the comparative histology of the digestive tube of certain teleost fishes. I. A predaceous fish, the sea bass (*Centropristes striatus*). J. Morph., 50: 39-70.
- Blake, I. H. 1936. Studies of the comparative histology of the digestive tube of certain teleost fishes. III. A bottom-feeder fish, the sea robin (*Prionotus carolinus*). J. Morph., 60: 77-102.
- Dawes, B. 1929. The histology of the alimentary tract of the plaice (*Pleuronectes platessa*). Quart. J. Microscop. Sci., 73: 243-274.
- Fish, G. R. 1960. The comparative activity of some digestive enzymes in the alimentary canal of Tilapia and Perch. Hydrobiologica, 15: 161-178.
- Greene, C. W. 1912. Anatomy and histology of the alimentary tract of the king salmon. Bull. U.S. Bur. Fish., 32: 73-100.
- Iwai, T. 1964. Feeding and ciliary conveying mechanisms in larvae of salmonoid fish, *Plecoglossus altivelis* Temminck and Schlegel. Physiol. and Ecol., 12: 38-44.
- Iwai, T. 1967 a. The comparative study of the digestive tracts of teleost larvae-I. Fine structure of the gut epithelium in larvae of Ayu. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 33: 489-496.
- Iwai, T. 1967 b. The comparative study of the digestive tracts of teleost larvae-II. Ciliated cells of the gut epithelium in pond smelt larvae. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 33: 44-48.
- 岩井 保. 1968. 魚類消化管上皮の Pear-shaped cell (Rodlet Cell) について. 日水会誌, 34: 133-137.
- McVay, J.A. and H.W. Kaan. 1940. The digestive tract of *Carassius auratus*. Biol. Bull., 78: 53-67.
- Nagase, G. 1964. Contribution to the physiology of digestion in *Tilapia mossambica* Peters:

- Digestive enzymes and effects of diets on their activity. *Z., vergl. Physiol.*, 49: 270-284.
- Odense, P.H. and C. Bishop 1966. The ultrastructure of the epithelial border of the ileum, pyloric caeca, and rectum of the cod, *Gadus morhua*. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 23: 1841-1843.
- 尾崎紀子. 1965. 海水魚腸管上皮の微細構造に関する電子顕微鏡的観察. *日組録*, 26: 23-38.
- Sarbahí, D.S. 1951. Studies of the digestive enzymes of the gold fish, *Carassius auratus* (Linnaeus) and the largemouth black bass, *Micropterus salmoides* (Lacépède). *Biol. Bull.*, 100: 244-257.
- Smallwood, W.M. and M.L. Smallwood. 1931. The development of the carp, *Cyprinus carpio*. I. The larval life of the carp with special reference to the development of the intestinal canal. *J. Morph.*, 52: 217-231.
- 田中 克. 1969. 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. *魚雑*, 16(1): 1-9.
- Vickers, T. 1962. A study of the intestinal epithelium of the goldfish, *Carassius auratus*: its normal structure, the dynamics of cell replacement, and the changes induced by salts of cobalt and manganese. *Quart. J. Microscop. Sci.*, 103: 93-110.
- Weinreb, E. L. and N. M. Bilstad. 1955. Histology of the digestive tract and adjacent structures of the rainbow trout, *Salmo gairdnerii irideus*. *Copeia*, 1955, (3): 194-203.
- Yamamoto, T. 1965. Some observations on the fine structure of the epithelium in the intestine of the lamprey (*Lampetra japonica*). *Okajimas Folia Anat. Jap.*, 40: 691-713.
- Yamamoto, T. 1966. An electron microscope study of the columnar epithelial cell in the intestine of fresh water teleosts: Goldfish (*Carassius auratus*) and rainbow trout (*Salmo irideus*). *Z. Zellforsch.*, 72: 66-87.

(京都大学農学部水産学教室, 京都府舞鶴市長浜)

Summary The digestive organs of 11 marine and

9 freshwater teleost larvae were compared one another and with those of adults to speculate their function at the transitional stage (from prelarvae to postlarvae). The digestive tract of larvae is divided into two major types: the straight- and convolute-type. The former is seen in the fishes referred to clupeichthyes and mesoichthyes and the latter in the fishes of percichthyes.

Generally, in parallel with the evolutionary trend of fish, the digestive tract tends to become shorter with development of internal mucosal folds, external muscular coats and posterior valvular constriction. The taste buds are obscure and few in number in many marine fish larvae, but, they are well developed in freshwater fish larvae, especially in those having pharyngeal teeth at the prelarval stage. These rules are also applicable to the case of mucous cells in the pharynx and esophagus which produce PAS-positive materials at the present stage.

The larvae whose adults have true stomach possess a shorter and slightly distending part between the esophagus and intestine. This is the early appearance of the stomach without gastric gland and blind sac. No differentiated pyloric caeca are seen, except in *Salmo gairdnerii*. In spite of some exceptions, intestinal epithelium is exclusively composed of columnar absorptive cells, provided with well developed striated border. Goblet cells, if exist, are extremely few. Glycogen and fat scarcely accumulate in the liver. The pancreatic tissues with eosinophile zymogen granules form the compact organs in all species examined, and hepatopancreas is not yet formed even in those having this peculiar structure in the adults. The fact that basic structure of digestive system in larvae at the stage of first feeding is common with that of stomachless fish suggests the similarity between them in function.

(Department of Fisheries, Faculty of Agriculture, Kyoto University Nagahama, Maizuru City, Kyoto Prefecture, Japan)