

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

田 中 克

Studies on the Structure and Function of the Digestive System in Teleost Larvae—I. Development of the Digestive System During Prelarval Stage

Masaru Tanaka

近年、仔魚の飼育法に関する研究が進み、多くの仔魚が卵黄吸収後は種々の動物性プランクトンを主な初期餌料として生活すると考えられるようになってきた(笠原・平野・大島, 1960; 平野, 1963; 山下, 1963a; 平野・大島, 1963; Shelbourne, 1965; Blaxter, 1965, 1968)。しかし、仔魚がそれらに含まれるいかなる栄養素をどのように消化吸収しているかについては全く不明であるが、栄養素の消化吸収と仔魚の消化系の発達状態との間には深い関係があるに違いない。仔魚の消化系に関しては、Stewart (1926), Smallwood and Smallwood (1931), Smallwood and Derrickson (1933), 山下 (1963 b), Iwai (1962), 田中 (1968) などが二、三の魚種についてその形成過程を組織学的に論じている。最近、Iwai (1967a, 1967b, 1968), Iwai and Tanaka (1968a, 1968b) は電子顕微鏡を用いて仔魚の腸上皮の微細構造を観察しているが、研究対象となった魚種が限られており、器官の形成や構造に不明な点がまだ多く残されている。これらの問題を解明する目的で筆者らは 1965 年以来、多くの仔魚の消化系の発達過程について比較研究をすすめてきた。この一連の報告では仔魚の消化系の比較形態を基礎に、仔魚の栄養と消化吸収機構を組織学的、組織化学的ならびに酵素化学的に追求した結果を記述する。

第一報ではふ化後卵黄吸収までの仔魚前期における消化系の形成過程を比較検討する。

本研究をすすめるにあたり、終始懇切な御指導をいただいた故松原喜代松先生に心より感謝の意を表する。研究上の問題点について種々の有益な御助言と御批判をいただいた岩井保教授はじめ京都大学水産学教室の諸氏に厚く御礼申し上げる。海産仔魚の飼育方法については瀬戸内海栽培漁業協会伯方島事業場鶴川正雄場長、樋口正毅技術主任はじめ事業場員各位の親切な御指導に負うと

ころがきわめて大きく、また標本の採集と保存に御協力いただいた同事業場山岡秀臣氏、スズキおよびクロダイの人工受精に御協力頼った舞鶴市田井漁業協同組合の皆様に深謝する。

材料および方法

本研究にはアユ *Plecoglossus altivelis* Temminck and Schlegel, ワカサギ *Hypomesus olidus* (Pallas), ニジマス *Salmo gairdnerii irideus* Gibbons, キンギョ *Carassius auratus* (Linné), ホンモロコ *Gnathopogon caerulescens* (Sauvage), メダカ *Oryzias latipes* (Temminck and Schlegel), サヨリ *Hemiramphus sajori* (Temminck and Schlegel), スズキ *Lateolabrax japonicus* (Cuvier), チチブ *Tridentiger obscurus* (Temminck and Schlegel), シマハゼ *Tridentiger trigonocephalus* (Gill), ヨシノボリ *Rhinogobius similis* (Gill) Jordan and Snyder, マダイ *Pagrus major* (Temminck and Schlegel), クロダイ *Acanthopagrus schlegelii* (Bleeker), ウマヅラハギ *Navodon modestus* (Günther), トラフグ *Fugu rubripes* (Temminck and Schlegel), クサフグ *Fugu niphobles* (Jordan and Snyder), カサゴ *Sebastiscus marmoratus* (Cuvier and Valenciennes) およびウンノシタの一種を用いた。これらの魚種の採卵年月、採卵場所、採卵方法などは Table 1 にまとめた。

海産魚の卵は流水式水槽で飼育し、ふ化後 1~2 日目に飼育槽に移し、止水の green water で飼育した。一方淡水魚はふ化槽と飼育槽を同一の水槽で兼用し、止水あるいは循環水で飼育を行なった。

一般的な組織の観察には仔魚を 10% 中性ホルマリン液、あるいはブアン氏液で固定後、常法によりパラフィンに包埋し、5~7 μ の横断および縦断の連続切片を作製

Table 1. Data and records of the materials studied: the types of eggs are designated by FD (freshwater demersal), MD (marine demersal), MP (marine pelagic) and MO (marine ovoviparous).

Species	Type of egg	Date	Locality	Method of collection of eggs	Temperature of water (°C)
<i>Salmo gairdnerii</i>	FD	Jan. 1967	Samegai	Artificial fertilization	10-12
<i>Plecoglossus altivelis</i>	FD	Oct. 1966	Fukuchiyama	"	14-16
<i>Hypomesus olidus</i>	FD	Mar. 1967	Lake Suwa	"	16-18
<i>Carassius auratus</i>	FD	Jul. 1967	Laboratory	Spawning in tank	28-30
<i>Gnathopogon caerulescens</i>	FD	Apr. 1966	Lake Biwa	Artificial fertilization	17-21
<i>Oryzias latipes</i>	FD	Aug. 1968	Laboratory	Spawning in tank	25-28
<i>Hemiramphus sajori</i>	MP	May 1967	Maizuru Bay	Artificial fertilization	18-20
<i>Lateolabrax japonicus</i>	MP	Jan. 1967	Tai, Maizuru	"	16-18
<i>Tridentiger obscurus</i>	FD	Aug. 1966	Isazu River	Natural spawning	26-28
<i>Tridentiger trigonocephalus</i>	MP	May 1967	Laboratory	Spawning in tank	22-25
<i>Rhinogobius similis</i>	FD	Aug. 1966	Isazu River	Natural spawning	24-25
<i>Pagrus major</i>	MP	May 1966	Hakata I.	Artificial fertilization	17-19
<i>Acanthopagrus schlegelii</i>	MP	May 1968	Laboratory	"	18-20
<i>Navodon modestus</i>	MD	May 1966	Hakata I.	"	19-21
<i>Fugu rubripes</i>	MD	May 1966	"	"	17-19
<i>Fugu niphobles</i>	MD	Jun. 1967	Laboratory	Spawning in tank	22-23
<i>Sebastiscus marmoratus</i>	MO	May 1966	Hakata I.	Birth in tank	16-17
A soleid species	MP	Jun. 1966	"	Natural spawning	19-21

した。染色法は主としてヘマトキシリソ・エオシンによる二重染色を用い、適宜マロリーの二重染色およびアザン染色を併用した。脂質は Baker 氏のカルンウムホルマリン液に固定した標本を 1.0% オスマウム酸で 24 時間処理後パラフィン切片を作製する方法により検出した。多糖類の検出にはゲンダー液に 1 時間固定した標本のパラフィン切片に McManus の Periodic acid schiff (PAS) 反応を行ない、グリコーゲンはプレパラートをジャスターで消化した後 PAS 反応を行なう対照試験を併用して識別した。

結 果

硬骨魚類はさまざまな産卵生態を示し、卵の形状は種により変異に富むが、一般に浮性卵と沈性卵に大別される。この研究に用いた魚種のうち、アユ、ワカサギ、ニジマス、キンギョ、ホンモロコ、メダカ、サヨリ、チブ、シマハゼ、ヨシノボリ、トラフグ、クサフグおよびウマヅラハギの 13 種は沈性卵をうみ、スズキ、マダイ、クロダイおよびウシノシタの一種は浮性卵をうみ、カサゴは卵胎生種である。これらの魚種について発生に要する時間、ふ化時および卵黄吸収期における体長などは Fig. 1 に示すとおりである。

一般に浮性卵は卵径が比較的小さく、受精後ふ化までの時間が短く、発生のかなり早い段階でふ化する。これに対して沈性卵は受精後ふ化までに比較的長い時間を要し、黒色素胞の形成された機能的と考えられる眼をそなえ、器官形成の進んだ状態でふ化する傾向にある。このような傾向はふ化後卵黄吸収（摂餌開始）期までに増加する体長と卵黄吸収期の体長との比からも推察される (Fig. 1)。

18 種の魚種について消化系の形成過程を比較検討した結果、近縁種では類似した傾向がみられる一方、卵の性質により顕著な差異が認められた。したがって、ここでは淡水でふ化後海へ下るワカサギ、淡水産沈性卵のキンギョ、海産浮性卵のマダイおよび海産沈性卵のトラフグを中心として消化系の発達過程を記述し、論議することにする。

ワカサギ 仔魚はふ化後直ちに海水に移して飼育した。仔魚は細長い体を左右に S 字状に屈曲させて活発に遊泳し、強い正の走光性を示した。

1. ふ化直後の仔魚： ふ化直後の仔魚では両顎は可動的で、外鰓孔は開き、鰓弓も完全に分化している。消化管は直線的で長く、粘液細胞が多数集合した食道、立方状細胞が単層に配列した胃（胃腺は未分化）、円柱細胞

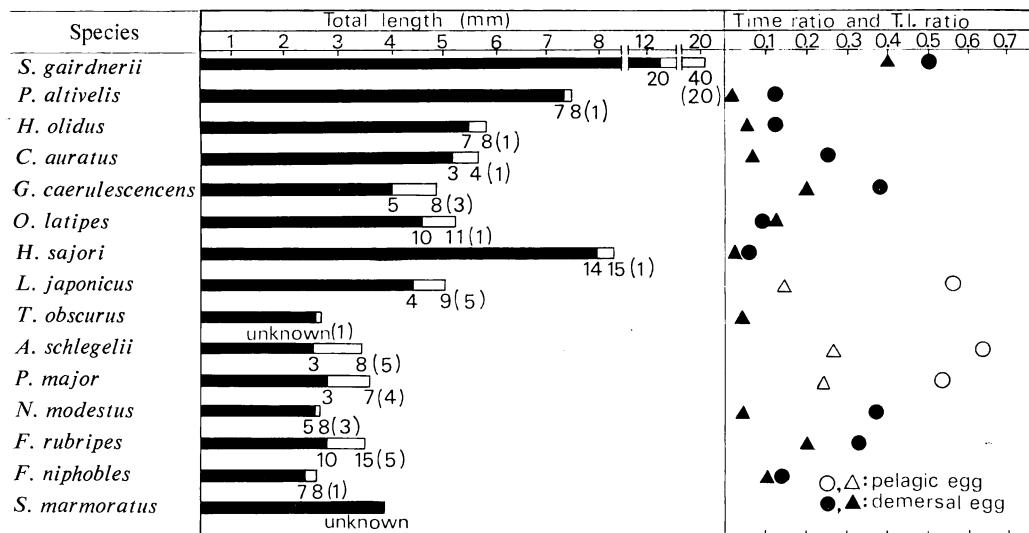


Fig. 1. Growth in terms of time and length of prelarvae in 15 species of teleosts. Solid bars indicate the total length of the larva at the time of hatching, and blank bars the growth gained during prelarval stage; figures show the days of hatching elapsed after fertilization of eggs, and those in parentheses the duration of prelarval stage in day or days. Time ratio (duration of prelarval stage in that of total larval development) is indicated by circles, solid or hollowed. Total length ratio (increase of body length during prelarval stage against total length attained at the end of prelarval stage) by triangles, solid or hollowed.

からなる腸と、各部位がそれぞれ特徴ある上皮をそなえる。腸上皮層には纖毛をそなえた細胞が通常の円柱細胞に混在しており、腸後部ほどその分布密度は高い。脾臓は充実性の細長い細胞塊として胃の右側に位置し、チモーゲン顆粒がすでに認められる。卵黄は胃の中央下側に存在し、卵黄後端と腸最前部の間には肝臓が位置している。肝臓前端から発した肝静脈は卵黄囊壁に密着し、胃の腹側を前方にのびて静脈洞に入る。胆嚢は卵黄・肝臓・胃で囲まれた部分に位置し、輸胆管は腸前部の脾管開口部の腹側に開く。

2. ふ化後2日の仔魚：消化系はふ化直後の仔魚のそれと基本的には差異が認められない。味蕾と考えられる小細胞群が咽頭上皮に少数分化し始めている。卵黄はほぼ完全に吸収し尽くされ、油球のみがかなり多量に残存している。腸後部には括約筋による弱い収縮部が形成され腸管は二部分に区切られる。胃腺・胃盲嚢部・幽門垂は未分化である。

キンギョ 仔魚はふ化後しばらくの間水槽の壁面や藻類に付着静止しているが、ふ化後2日目より水槽壁面を離れて遊泳し始め、索餌行動を開始する。

1. ふ化直後の仔魚 (Fig. 2-A): 口は頭部の腹面より開き、上顎には口腔弁が形成されている。口腔およ

び咽頭腔上皮には味蕾の分化が認められる。外鰓孔は開き、鰓弓も分化している。食道および腸は開腔しているが、上皮層は分化の過程にある。肛門は閉鎖している。肝臓は腸管壁から分化し、体腔前部の左側に位置する。その内部には血管網が発達し、卵黄囊腹面にそって走る幅広い血管により肝臓と静脈洞は連絡する。

2. ふ化後2日の仔魚：咽頭腔および食道上皮には粘液腺が形成され、PAS陽性物質を内腔に分泌している。食道最外層の環走筋はよく発達し、粘膜は数条の縦走するひだを形成している。直線的な腸には条紋縁をそなえた高さ約 10μ の円柱細胞が単層に配列する。PAS陽性分泌物を細胞上部に包含した杯状細胞も分化し、円柱細胞の間に混在する。肝臓は肥大し、腸前部の腹側から左側部をとりまき、部分的に卵黄囊とのゆ合が認められる。チモーゲン顆粒を含んだ充実性の脾臓は腸前部の右側に存在する。

3. ふ化後2日の仔魚：味蕾の数は著しく増加する。口腔上皮や鰓弓上に分布する味蕾は高さ約 25μ で、基部を除き大部分が内腔に突出するが、咽頭腔の味蕾は上皮の多層化にともない上皮層中に埋没している。咽頭後部の粘膜下組織層には下咽頭歯が形成され、粘膜のひだの底部をつらぬいて内腔に突出している。これに対応

する咽頭背壁の上皮層にはエオシンに濃染する特殊な細胞塊が形成され、コイ科魚類特有の cornified pad の分化が認められる。食道後部で消化管は腹側へ拡張し、腸へ移行する。この腸前部のふくらみはしばしば intestinal bulb と呼ばれている。腸最前部背壁には気道が開き、右腹側部には輸胆管が開く。腸最前端より 2/3 の位置には弱い括約筋が存在し、腸管は二分される。卵黄は体腔腹側部に少量残存している。

マダイ ふ化直後の仔魚は水面に接して仰向位に静止している。ふ化後 2 日目には倒立状態で浮遊し始め、4~5 日目より尾柄を激しく左右に振る正常な遊泳を行なう。

1. ふ化直後の仔魚 (Fig. 2-C): 口および肛門は未開口である。体腔背壁を直走する消化管は部分的に開通しているが内腔はきわめて狭く、管壁の各層も未分化な状能である。中腸前部の両側には肝臓および脾臓の始原

細胞群が存在する。体腔はほとんど卵黄で占められ、油球は卵黄後端に位置する。約 4μ の厚さの卵黄襄と表皮の間、あるいは胚体と表皮の間には顕著な組織間隙が存在し、その内部にはきわめて細い纖維状物質が分布している。

2. ふ化後 1 日の仔魚: 卵黄量は少し減少しているが、消化器官の分化程度や油球の吸収状態はふ化直後の仔魚とほとんど変わらない。

3. ふ化後 2 日の仔魚: 咽頭部は開腔し、肛門直前まで消化管の内腔は開く。腸の上皮細胞や肝臓および脾臓の始原細胞群は増大し、分裂像が多数観察される。

4. ふ化後 3 日の仔魚: 両頸は形成され、全消化管が開通する。外鰓孔は開くが、鰓弓は未分化である。食道内腔は狭く、粘液細胞も未分化であるが、環走筋はよく発達している。腸管は前部で腹側方向へ弱く曲析する。腸管の上皮は条紋縁をそなえた円柱細胞で構成され

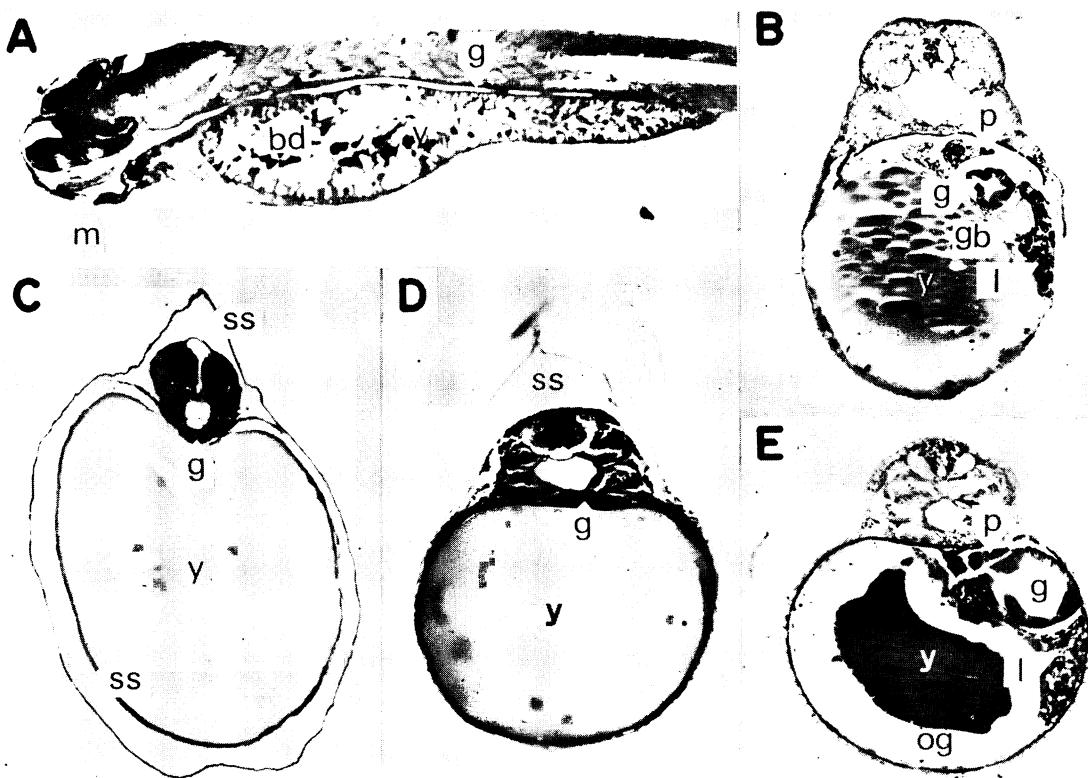


Fig. 2. Photomicrograph of newly hatched larvae of 5 species of teleosts; the total length of larvae is given in Fig. 1. A. Longitudinal section of *Carassius auratus*. $\times 39$: B. Cross section of *Hemiramphus sajori*. $\times 71$: C. The same of *Pagrus major*. $\times 106$: D. *Lateolabrax japonicus*. $\times 104$: E. *Fugu niphobles*. $\times 114$. Symbols are: bd, bile duct; g, gall bladder; l, liver; m, mouth; og, oil globule; p, pancreas; ss, subdermal space; y, yolk.

る。肝臓および脾臓は消化管壁から分離し、前者はその左側、後者は右側ないし背側に接して位置する。卵黄は大部分消費され、体腔前部に少量残存し、その前端は心臓、左側部は肝臓に密着している。

5. ふ化後4日の仔魚：両顎は完成し、口は大きく開く。口腔上皮の味蕾や粘液細胞は未分化である。外鰓孔は完全に開き（鰓蓋完成）, 鰓弓も分化する。食道上皮には粘液細胞が、それに続く比較的短い胃の上皮には立方状細胞がならび、粘膜は特有の縦走するひだを形成している。腸前部は腹方へ膨出し、それに続く部分は膨出部の右前部から弧を描くように後方へ伸びて肛門に達する。腸後部に括約筋が形成される。腸前部背側に位置する脾臓中にはチモーゲン顆粒が準備されている。

トラフグ ふ化直後の仔魚は飼育槽の底に横臥し、時折上方への狂ほん的な浮上行動を繰り返す。ふ化後3日目より水槽の中層から上層を遊泳し始める。

1. ふ化直後の仔魚：両顎は未形成で口腔は眼の後端下より開口している。外鰓孔は開いているが鰓弓は未分化である。消化管は直線的で内腔はきわめて狭い。腸前部背側には鰓が分化し、その後方に脾臓始原細胞群が腸管壁から膨出している。体腔腹側部の表皮と卵黄囊との間には幅広い偏平な血管が前後に走り、前部は静脈洞に、後部は次第に細くなり、体腔左側壁にそって上方へ曲がり、完全に分化した肝臓につながる。

2. ふ化後1日の仔魚：下顎が形成され始め、頭部腹面により口が開く。肝臓は体腔前部へ向かって次第に肥大し、その内部には脂肪球と考えられる空胞が出現する。肝臓と腸管との間には胆嚢が形成される。

3. ふ化後2日の仔魚：下顎は形成が進み、口腔は著しく拡張する。咽頭腔は外鰓孔と完全につながり、鰓弓は第3鰓弓まで完成する。食道上皮には粘液細胞が出現し、粘膜は特徴的な縦走するひだを形成し、粘膜下組織や筋肉層も発達していく。胃への移行にともない粘膜下組織層は薄くなり、上皮細胞も円柱状の細胞に変化する。胃の後部は腹側方向へ膨出し、膨張嚢の分化が始まる。腸管は膨張嚢右側壁から始まり、水平面上でゆるく3回蛇行して肛門に達する。脾臓は分化を完了し、腸管背側に分散しており、チモーゲン顆粒の蓄積が認められる。

4. ふ化後3日の仔魚：口腔・咽頭底・鰓弓上などには粘液細胞が出現する。肝臓は腹腔前部でさらに肥大し、内部の血管分布が発達する。腸管は2回前後に方向転換して肛門に達する。

5. ふ化後4日の仔魚：味蕾が口腔および咽頭底に少数出現する。胃・膨張嚢・腸の上皮はほぼ同形の円柱

細胞で構成され、染色性にも明瞭な差異は認められない。腸後部には括約筋による収縮部が形成され、その後部の粘膜下組織中には毛細血管が密に分布する。輸胆管の腸前部への開口が明確に認められる。油球は体腔各所に多く残っており、卵黄も比較的多く残存している。

上述の4種の消化系の発達過程を比較してみるとマダイと他の3種の間に顕著な差異が認められる。すなわちマダイ仔魚の消化系各器官はふ化後しばらくの間ほとんど未分化な状態にあり、卵黄吸収末期に急速に発達するのに対し、他の3種では程度の差こそあれふ化時に分化程度の高い消化系を有しており、ふ化後短時間内に両顎は形成され、全消化管は開通し、腸管の左側には肝臓が、両者の間には胆嚢が、右側ないし背側にはチモーゲン顆粒をそなえた脾臓が完成する。

消化系形成過程において、スズキ (Fig. 2-D)・クロダイ・ウシノシタの一種はマダイと類似し、アユ・ホンモロコ・サヨリ (Fig. 2-B)・メダカ・チヂブ・シマハゼ・ヨシノボリ・クサフグ (Fig. 2-E)・ウマヅラハギなどはワカサギ・キンギョ・トラフグと多少の例外はあっても基本的には類似した傾向を示す。前者のグループは浮性卵からふ化する点で共通している。他方、後者に属するものは沈性卵からふ化するという共通点をそなえている。浮性卵グループではきわめてよく似た消化系の発達過程を示すのに対し、沈性卵グループではその過程にかなりの変異が認められる。たとえばワカサギ・アユ・チヂブ・シマハゼ・ヨシノボリなどはふ化時に卵黄は少量しか持たず (Fig. 3-B, F), 肝臓・脾臓の分化はもとより、両顎・口腔・咽頭・食道・胃・腸も分化していて、直ちに摂餌可能な状態にある。メダカやサヨリ (Fig. 3-D) もふ化とともに水面近くを活発に泳ぎまわり、ほぼ完成した両顎をそなえ、前腸には味蕾や粘液腺の他に咽頭歯が分化し始めている。一方、コイ科のキンギョやホンモロコおよびクサフグ・トラフグなどの仔魚はかなり多量の卵黄を有した状態でふ化し (Fig. 3-C, H), 両顎は未形成か形成途上の段階にあるが、肝臓は腸管壁から分化し、機能的な状能に達している。ニジマス (Fig. 3-A) は上述の魚種とは異なり、ふ化後摂餌開始までの期間がきわめて長く（水温 10~12°C で約 20 日）、ふ化時には両顎・肝臓・胆嚢の分化をみるとどまるが、卵黄吸収末期には胃腺はもとより幽門垂も形成され始め、粘液腺と味蕾が発達した前腸には両顎歯と咽頭歯が分化している。粘液腺が密集した食道粘膜は深い縦走ひだをなし、腸上皮や幽門垂上皮には杯状細胞が分布し、成魚と変わぬ消化系に達している。

このように仔魚の消化系の発達過程には卵の性質によ

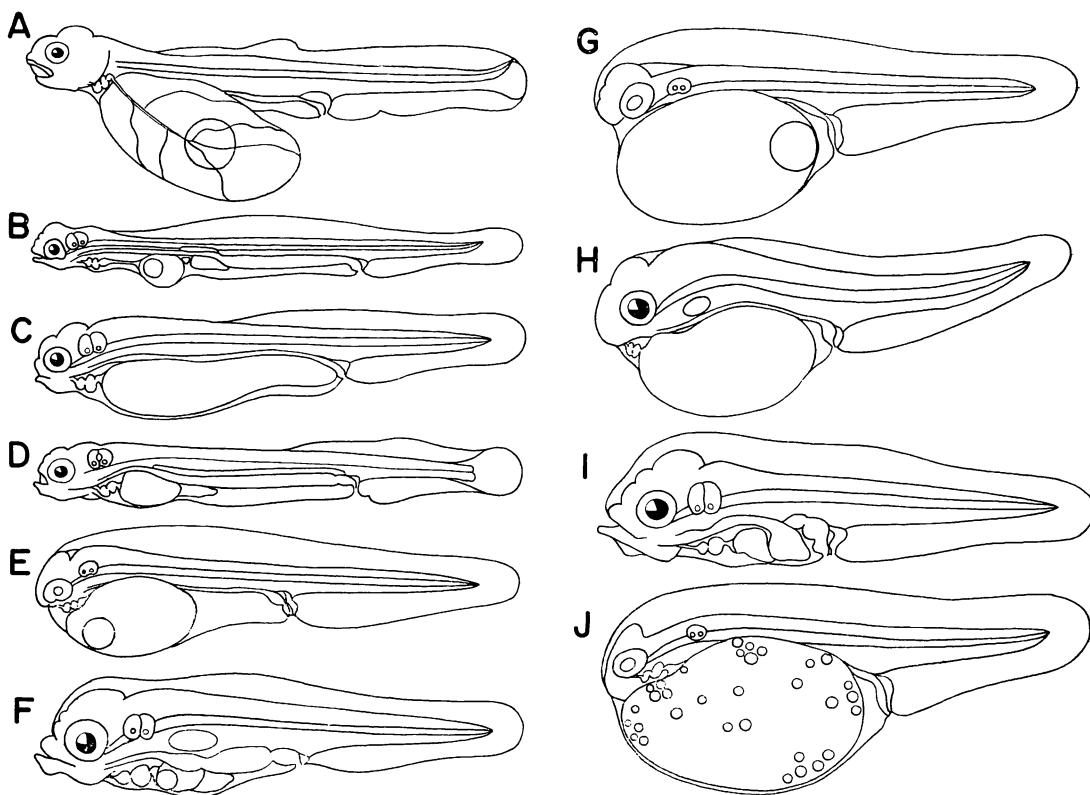


Fig. 3, Lateral view of newly hatched larvae of 10 species of teleosts. See Fig. 1 for the total length of larvae. A. *Salmo gairdnerii*; B. *Hypomesus olidus*; C. *Carassius auratus*; D. *Hemiramphus sajori*; E. *Lateolabrax japonicus*; F. *Tridentiger trigonocephalus*; G. *Pagrus major*; H. *Fugu rubripes*; I. *Sebastiscus marmoratus* (an ovoviparous fish); J. a soleid species.

り、また種によりかなりの変異が認められる。しかし、摂餌開始時の器官形成の程度には各魚種に共通した点が多く、主なものをあげると次のようになる。

1. 両顎は完成し、外鰓孔・鰓弓の分化が完了する。
2. 食道には縦走する粘膜のひだが形成され、上皮層には粘液腺の分化がみられる。
3. 腸上皮には条紋縁をそなえた円柱細胞が規則的に配列する。
4. 腸後部には括約筋が形成され、腸管は二部分に分割される。
5. 肛門は開く。
6. 肝臓は腸前部の腹側ないし左側に位置し、太く短い肝静脈で静脈洞と連結し、組織内には血管網が発達する。
7. 脾臓は腸管の右側ないし背側に分化し、チモーゲン顆粒の合成が始まっている。
8. 胆嚢が腸管と肝臓との間に分化する。

9. 輪胆管および脾管が腸前部に開く。

これらは、いわば、摂餌開始に必要不可欠な条件であり、器官形成の進んだ魚種では、さらに前腸における味蕾や粘液腺の分化、咽頭歯・両顎歯の形成および腸上皮における杯状細胞の分化などが認められる。

考 察

仔魚の消化系はふ化直後の時点では魚種によって種々の発達段階にあるが、摂餌開始時には一定レベル以上に達している。消化系の発達順序をみると種による変異は比較的少なく、多くの仔魚は次のような過程をへて摂餌可能な状態に達する。

口および肛門の開口に先がけて外鰓孔が分化し、狭い咽頭腔とつながる。内臓諸器官で最初に分化するのは肝臓であり、腸管前部の左側に形成される。肝臓完成後に両顎は頭部の腹面よりに形成され始め、消化管は開通する。両顎形成と同時に口腔弁が分化する。

脾臓は肝臓よりかなり遅れて、腸管をはさみ肝臓と対在する位置（腸前部の右側）に分化し、短時間内にチモーゲン顆粒の合成が始まる。脾臓の形成と相前後して胆嚢が形成され、さらに食道粘膜は縦走するひだを形成するとともに上皮層には粘液細胞が分化する。無胃魚のキンギョ・ホンモロコ・メダカ・サヨリなどでは腸は食道に直接続き、上皮は条紋縁をそなえた円柱細胞からなるが、有胃魚のアユ・ワカサギ・チチブ・シマハゼ・スズキ・クロダイ・マダイ・カサゴなどでは腸の円柱細胞とは染色性の異なる立方状細胞が配列した比較的短い部分が食道と腸との間に分化する。これは成魚の胃に相当する部分と考えられ、粘膜には縦走ひだが形成されているが、胃腺は未分化である。その後卵黄吸収末期には輸胆管および脾管が腸最前部に開き、腸後部には括約筋が形成され、仔魚前期の基本的な消化系の発達は完了する。

Smallwood and Derrickson (1933)によればコイ *Cyprinus carpio* では肝臓原基は中腸前部の左右両側で中腸壁の膨出により生じ、右側の膨出部より胆嚢および脾臓が分化するが、チモーゲン顆粒の合成は 40 mm の幼魚まで認められず、コイの脾臓は仔魚期には機能的でないと述べている。しかし、筆者の観察では肝臓および脾臓原基はほぼ同時期に中腸前部の左側壁および右側壁にそれぞれ形成され、しかも摂餌開始前には観察したすべての魚種でチモーゲン顆粒の存在を認めている。

成魚の腸管後部に直腸弁が存在することは Dawes (1929), Al-Hussaini (1946), Barrington (1957), Hale (1965) など多くの研究者によって認められている。この弁より後部は一般に直腸と呼ばれているが、弁の形成期については明らかにされていなかった。仔魚の腸管が分化を完了する時期にその後部に括約筋の生ずることがすべての魚種で観察されたが、これはこの括約筋による収縮部位が発達して直腸弁を形成することを暗示しているといえよう。

先述のように浮性卵からふ化した仔魚と沈性卵からふ化したものとではふ化直後において器官形成の程度に著しい差異が認められる。これは卵黄の組織への転化率が後者で高いのではなく、ふ化時の転化の程度が両者で異なるためと考えられる。浮性卵を産むアメリカ産マイワシ *Sardinops caerulea* では卵黄の組織への転化率は 79.6% (Lasker, 1962), 沈性卵を産む大西洋産ニシン *Clupea harengus* では 49~65% (Blaxter and Hempel, 1966) という値が得られており、むしろ浮性卵の方が高く、この仮定を裏付けている。両者の卵黄の組織切片では沈性卵の卵黄がはるかにエオシンに濃染し、両者の卵黄の質的差異、とくに密度の差異を暗示している。この

ような卵黄の質的な差異がふ化時の器官形成の差異に関連しているとも考えられる。

いずれにせよ、沈性卵仔魚、とくに淡水沈性卵仔魚が消化系のみならず感覺系その他においてもかなり器官形成の進んだ状態でふ化し、卵黄・油球をかなり残した状態で摂餌を開始するが、その時期の消化系は成魚のそれに近い状態に達している。このことは安定した環境の海洋とはなり、比較的環境要因の変化しやすい沿岸水域や河川・湖沼を生息域とする沈性卵仔魚にとって生態上重要な意味を持つものと考えられる。

一般に沈性卵の産卵場は浮性卵のそれに比してはるかに多様性に富み、付着媒体の種類・塩分濃度・水流・濁度・水深・溶存酸素量など魚種により大きく異なる。その上気象条件その他により、短時間内に環境の変化をうけやすい状態にある。ふ化した仔魚の生態をみてもアユ・ワカサギ・チチブ・ヨシノボリなどのようにふ化後直ちに浮上して降河する魚種やキンギョ・ホンモロコなどのようにふ化後一定期間物体に付着して過ごす魚種など種々である。ふ化直後の仔魚の器官形成の程度はこれらの産卵生態やふ化仔魚の生態を反映して沈性卵仔魚の場合には種によってかなり異なるものと考えられる。二枚貝の外とう腔や砂中などに特殊な環境条件下で仔魚前期を過ごすタナゴ類やウグイなどでは各器官がきわめて未分化な段階でふ化が行なわれる。沈性卵グループにこのような特殊な例が見出されるのはその環境の多様性と易変性を考慮すればむしろ当然ともいえる。

要 約

沈性卵魚種 13 種、浮性卵魚種 4 種、卵胎生魚種 1 種計 18 種について前期仔魚の消化系の形成過程を比較検討し、次のような結果を得た。

1. ふ化仔魚の消化系の分化程度は浮性卵仔魚と沈性卵仔魚で大きく異なる。
2. ふ化時の器官形成の程度は、浮性卵仔魚ではほぼ一定しているのに対し、沈性卵仔魚では種によりかなり異なる。
3. これらは産卵場の環境、産卵生態、ふ化した仔魚の生態などと密接な関連があるものと考えられる。
4. 消化系の器官形成の順序には種による変異が比較的小なく、外鰓孔一肝臓一両顎・肛門一胆嚢・脾臓一鰓弓・食道・胃・腸一腸後部括約筋一脾管・輸胆管という形成過程をたどり、摂餌可能な段階に達する。
5. 胃腺・幽門垂は一部の例外を除き、仔魚前期には分化していない。
6. 咽頭歯・両顎歯・味蕾および腸上皮の杯状細胞は

仔魚前期において沈性卵仔魚の一部には分化している。

引用文献

- Al-Hussaini, A. H. 1946. The anatomy and histology of the alimentary tract of the bottom feeder, *Mulloides auriflava* (Forsh). *J. Morph.*, 78: 121-154.
- Barrington, E. J. W. 1957. The alimentary canal and digestion. In "The physiology of fishes" (M. E. Brown, ed.), vol. 1: 109-161. Academic Press Inc., New York.
- Blaxter, J. H. S. 1965. The feeding of herring larvae and their ecology in relation to feeding. *Calif. Coop. Ocea. Fish. Invest.*, Rep. 10: 79-88.
- Blaxter, J. H. S. 1968. Rearing herring larvae to metamorphosis and beyond. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 48: 17-28.
- Blaxter, J. H. S. and G. Hempel. 1966. Utilization of yolk by herring larvae. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 46: 219-234.
- Dawes, B. 1929. The histology of the alimentary tract of the plaice (*Pleuronectes platessa*). *Quart. J. Microscop. Sci.*, 73: 243-274.
- Hale, P. A. 1965. The morphology and histology of the digestive systems of two freshwater teleosts, *Poecilia reticulata* and *Gasterosteus aculeatus*. *J. Zool.*, 146: 132-149.
- 平野礼次郎. 1963. 種苗生産用飼料の問題点; マダイを中心にして. *水産増殖*, 臨時号 2: 93-100.
- 平野礼次郎・大島泰雄. 1963. 海產動物幼生の飼育とその餌料について. *日水誌*, 29: 282-297.
- Iwai, T. 1962. Studies on the *Plecoglossus altivelis* problems: Embryology and histophysiology of digestive and osmoregulatory organs. *Bull. Misaki Mar. Biol. Inst. Kyoto Univ.*, (2); 1-101.
- Iwai, T. 1967a. The comparative study of the digestive tract of teleost larvae-I. Fine structure of the gut epithelium in larvae of Ayu. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 33: 489-496.
- Iwai, T. 1967b. The comparative study of the digestive tract of teleost larvae-II. Ciliated cells of the gut epithelium in pond smelt larvae. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 33: 1116-1119.
- Iwai, T. 1968. The comparative study of the digestive tract of teleost larvae-V. Fat absorption in the gut epithelium of goldfish larvae. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 34; 973-978.
- Iwai, T. and M. Tanaka. 1968a. The comparative study of the digestive tract of teleost larvae-III. Epithelial cells in the posterior gut of halfbeak larvae. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 34: 44-48.
- Iwai, T. and M. Tanaka. 1968b. 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.
- 笠原正五郎・平野礼次郎・大島泰雄. 1960. クロダイ人工ふ化仔魚の飼育とその成長について. *日水誌*, 26: 239-244.
- Lasker, R. 1962. Efficiency and rate of yolk utilization by developing embryos and larvae of the pacific sardine, *Sardinops caerulea* (Girard). *J. Fish. Res. Bd. Canada.*, 19: 867-875.
- Shelbourne, J. E. 1965. Rearing marine fish for commercial purposes. *Calif. Coop. Ocea. Fish. Invest.*, Rep. 10: 53-63.
- 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.
- Smallwood, W. M. and M. B. Derrickson. 1933. The development of the carp, *Cyprinus carpio*. II. The development of the liver-pancreas, the island of Langerhans, and the spleen. *J. Morph.*, 55: 15-28.
- Stewart, N. H. 1926. Development, growth and food habits of the white sucker, *Catostomus commersonii* Lesueur. *Bull. Bur. Fish.*, 42: 147-184.
- 田中 克. 1968. 仔魚の消化管の形態と脂肪の吸収. *水産増殖*, 15: 9-21.
- 山下金義. 1963a. マダイ養殖の基礎的研究 I. 稚仔の餌料について. *水産増殖*, 臨時号 2: 101-107.
- 山下金義. 1963b. マダイ養殖の基礎的研究 II. 稚仔の行動について. *水産増殖*, 11: 189-206.

(京都大学農学部水産学教室, 京都府舞鶴市長浜)

Summary A comparison in developmental process of larval digestive system was made in 18 species of teleosts. Based on the morphological features of digestive system, teleost larvae may be roughly divided into two main groups. In newly hatched larvae belonging to the first group, digestive organ is scarcely formulated; in those of the second group, digestive organs have differentiated in a certain extent at this stage, for example, mouth opened, liver and pancreas differentiated, and so on. The former is observed commonly in the larvae derived from pelagic eggs, and the latter represented by those came out from demersal eggs. But there is a considerable variation in the degree of differentiation of the system at the time of hatching among the larvae from demersal eggs, and these characteristics are believed to have developed closely connected to the spawning habit of the species as well as to the behaviour of the newly hatched larvae. No marked specific difference is found as to the sequence of formation of the organs, and

田中：仔魚の消化系の構造と機能に関する研究

the system has developed to a certain level at the end of prelarval stage. Most of the larvae show the process of development as follows; differentiation of gill opening—liver—mouth; anus—pancreas; gall bladder—gill arch—oesophagus; stomach; intestine—sphinctor of posterior intestine—pancreatic duct; bile duct. Some prelarvae hatched out from demersal eggs have oral teeth, pharyngeal teeth, taste buds and goblet cells, but lacked the gastric gland

and pyloric caeca. Trout and probably salmon are exceptional. It is generalized that the digestive system in prelarval stage may be regarded as the most simplified among these of adult fish.

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