

## 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

田 中 克  
(1971年8月17日受領)

### Studies on the Structure and Function of the Digestive System in Teleost Larvae—III. Development of the Digestive System during Postlarval Stage

Masaru Tanaka

The digestive organs of postlarvae in 13 teleost species chiefly reared in laboratory were compared with one another to make clear their developmental processes. Characters differentiated during postlarval stage are teeth on jaws, pharyngeal teeth, taste buds, hepatopancreas, goblet cells in intestinal epithelium, gastric gland, pyloric caeca, and others. The time when teeth on jaws and pharyngeal teeth are formed varies from species to species. In general the jaw teeth in the species with stomach differentiate and develop at about the time when the gastric gland differentiates, and the pharyngeal teeth appear earlier than the former except for the puffer. The development of the lower pharyngeal teeth in cyprinoids is followed by the enlargement of upper cornified portion, or the cornified pad. Taste buds, which have already differentiated during prelarval stage in many species with demersal eggs, are formed within a week after feeding in every species. Pancreatic tissues which have already dispersed at prelarval stage partly invade into the liver along the hepatic portal vein to form hepatopancreas during the middle period of the postlarval stage.

After the start of feeding two conspicuous features appear in the epithelium of the intestine. One is the appearance of many vacuoles in the antero-median part of intestine, and the other is acidophilic granules in the posterior part of intestine. The posterior constriction with valvular structure forms the border between the two parts of the intestine. Their histological features and relationships with feeding conditions carry conviction that they are both absorptive features, and the vacuoles are fat, and granules are protein absorbed. These points will be explained in detail in reports which will be published in the future.

Many larvae change their body forms, and their fins except the pectoral differentiate during the final period of postlarval stage, when the gastric gland appears in the mucosa of the stomach. At the first stage of the formation of the gland, cuboidal cells well stained with hematoxylin constitute glandular acinus without ducts to lumen in the anterior part of stomach, and afterward vesicles with secretory granules increase to construct a few layers in the whole part of the stomach. This remarkable event is attended with appearance of teeth on jaws and goblet cells with PAS positive materials in the epithelium of the intestine.

The age when gastric gland differentiates varies from species to species, for example, 90 to 120 days after hatching in *Plecoglossus altivelis*, 25 days in *Acanthopagrus schlegeli* and 20 days in *Pagrus major*. But the time corresponds with length of larval stage, and the relative differentiation time, which is nearly three fourths of larval period, hardly varies from species to species. This fact indicates that the differentiation of the gastric gland is strongly related to the transition from larvae to juveniles, which require more developing digestive mechanisms preparing for new foods in a new habitat.

Pyloric caeca appear following the completion of gastric gland. They are formed through projection of the intestinal wall at the most anterior part, so that their epithelium is identical with that of intestine. At the period when pyloric caeca differentiate, fishes are at the

transitional stage from larvae to juveniles. At this time body forms are regulated to approach basic forms of their adults, and all fins are completed.

The digestive system of postlarvae is stomachless in structure, and may be at the undifferentiated state in function. Therefore it may be speculated that larvae have characteristic digestive mechanisms different from those of adults.

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

摂餌開始時の仔魚の消化系の基本構造は無胃魚の構造に類似し、胃腺や幽門垂は未分化な状態にある（田中，1969 a, b）。本報では摂餌開始後成長とともにこれら組織や器官の分化および両顎歯・咽頭歯・味蕾・杯状細胞などの形成を比較検討するとともに、摂餌とともに腸上皮層の変化についても観察結果を記述する。

#### 材料および方法

後期仔魚の消化系の観察には次の 13 種の魚種を用いた：(1) アユ *Plecoglossus altivelis* Temminck and Schlegel, (2) ワカサギ *Hypomesus olidus* (Pallas), (3) キンギョ *Carassius auratus* (Linnaeus), (4) サヨリ

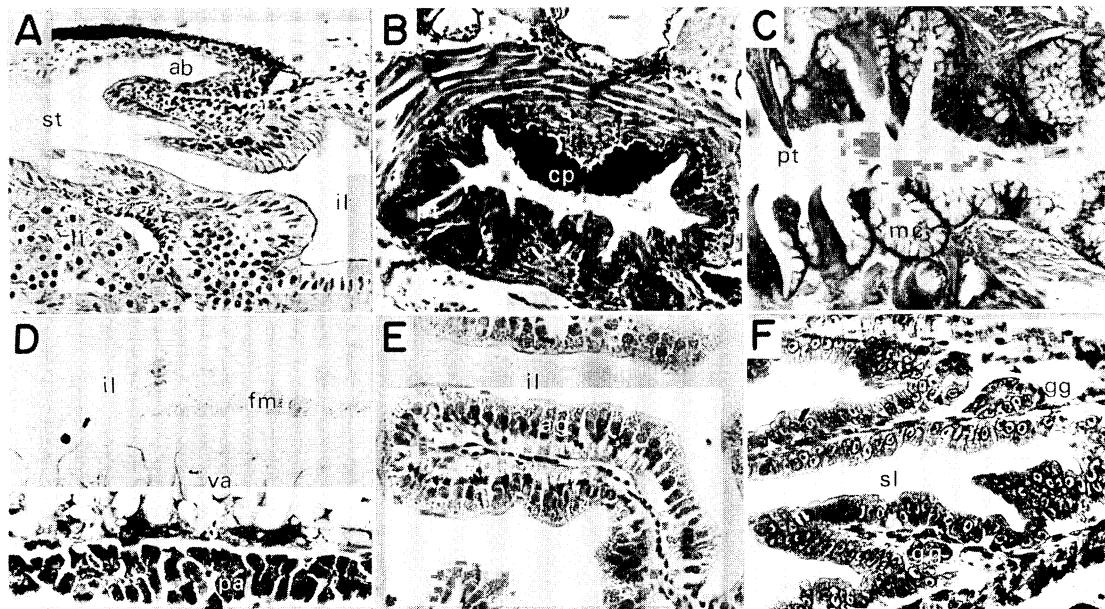


Fig. 1. Photomicrographs of digestive organs in teleostean larvae. A, longitudinal section through the posterior part of the stomach (st) of a 20-day larva of *Hypomesus olidus*, showing differentiation of air bladder (ab).  $\times 387$ . B, cross section through the posterior part of the pharynx of a 2-day goldfish larva (*Carassius auratus*), showing upper cornified pad (cp) and lower pharyngeal tooth (pt).  $\times 144$ . C, longitudinal section through the mid part of the intestine of a 20-day halfbeak larva (*Hemiramphus sajori*), showing slender pharyngeal tooth (pt) and numerous mucous cells (mc).  $\times 41$ . D, longitudinal section through the mid part of the intestine of an 8-day halfbeak larva (*H. sajori*), showing large vacuoles (va) in epithelium.  $\times 387$ . E, longitudinal section through the posterior part of the intestine of a 15-day halfbeak larva (*H. sajori*), showing acidophilic granules (ag) in epithelium and capillary vessel (cv) in axis of mucosal fold.  $\times 387$ . F, longitudinal section through the posterior part of the stomach of a 18-day red sea bream larva (*Pagrus major*), showing differentiation of gastric glandular acinuses (gg) under epithelium.  $\times 387$ . fm, food materials; il, intestinal lumen; li, liver; pa, pancreas; sl, stomach lumen.

*Hemiramphus satori* (Temminck and Schlegel), (5) スズキ *Lateolabrax japonicus* (Cuvier), (6) ドロメ *Chasmichthys gulosus* (Guichenot), (7) マダイ *Pagrus major* (Temminck and Schlegel), (8) クロダイ *Acanthopagrus schlegeli* (Bleeker), (9) トラフグ *Fugu rubripes* (Temminck and Schlegel), (10) クサフグ *Fugu niphobles* (Jordan and Snyder), (11) カサゴ *Sebastiscus marmoratus* (Cuvier), (12) クジメ *Agrammus agrammus* (Temminck and Schlegel), (13) イシガレイ *Kareius bicoloratus* (Basilewsky).

クジメは 1968 年 11 月 29 日に舞鶴湾で、イシガレイは 1969 年 2 月 13 日に福井県高浜でそれぞれ採集した成熟親魚を用いて人工受精を行ない受精卵を得た。他の魚種の採卵年月日、採卵場所および採卵方法は田中 (1969 a) 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* やムラサキイガイ *Mytilus edulis* のトロコフォラ幼生、シオミズツボワムシ *Braconis plicatilis*、ブライインシェリンプ *Artemia salina* のノウブリウス幼生、タマミジンコの 1 種 *Moina* sp. および天然のコベボーダ類を用い、仔魚の種類と成長段階に応じて適当な大きさの餌料生物を投与した。組織観察に用いた方法は田中 (1969 a, b) と同様である。

## 結果

仔魚の消化系諸器官が分化する様式は種に固有の特徴を持つとともに飼育水温などの環境条件によってかなり変異すると考えられる。したがって、各器官や組織ごとに形成期をふ化後の日数で比較することには問題があるので、本報では代表種について消化系各器官の形成期と形成順序の概略の記述に重点を置く。観察に用いた 13 種のうち、無胃魚はキンギョ・サヨリ・トラフグ・クサフグの 4 種であり、摂餌開始時に消化管が回転あるいは曲折している魚種はマダイ・クロダイ・トラフグ・クサフグ・カサゴ・クジメの計 6 種である。他方、浮性卵を生む魚種はスズキ・マダイ・クロダイ・イシガレイで、カサゴ(卵胎生)を除き、他は沈性卵である。これらの特徴を考慮して、ここではワカサギ・キンギョ・サヨリ・マダイ・トラフグの 5 種を中心後に後期仔魚期における消化系器官の形成過程を記述する。

**ワカサギ:** 咽頭上皮の味蕾はふ化後 4 日で形態的には成魚と同じ段階に達する。前腸上皮の味蕾や粘液細胞は成長とともに増加するが、前者は咽頭底に、後者は咽頭蓋に分布密度が最も高い。両顎歯はふ化後 30 日前後に歯芽の状態で出現し、それと相前後して 2-3 本の円錐歯が下咽頭骨後部に形成される。ふ化後 5 日目前後には胃

の最後部、すなわち腸との境界の消化管背側に好塩基性細胞塊が出現し、その後次第に肥大して、ふ化後 15 日で内部に腔所が形成され、ふ化後 20 日目の仔魚では完全に組織分化を終え、内側から外側へ向かって上皮組織・結合組織・筋肉組織が配列する。この内腔は胃の内腔と完全につながり、鱗の基本構造が完成する (Fig. 1, A)。

消化管は飼育した 40 日まで直線的であるが、成長にともないその長さは相対的に短くなる。腸粘膜は不規則ではあるが環走する弱いひだを形成し、その上皮層は主として高さ約 20-28  $\mu$ 、幅 3.0-3.5  $\mu$  の細長い円柱細胞で構成される。上皮層各所に散在する杯状細胞と纖毛細胞はともに腸後部に分布密度が高く、前者はふ化後 25-30 日以後急増するのに対し、後者は成長とともに次第に減少する。摂餌した個体の腸前部ないし中部の円柱上皮細胞の核上部には微小な空胞が集合しており、上皮層全体としては連続した空胞帶として観察される。微弱な括約筋によって形成された収縮部で区分された腸後部には空胞をそなえた上皮細胞は存在せず、微小な好酸性顆粒の存在が特徴的である。肝臓・脾臓・胆嚢などの位置関係は摂餌開始時の状態を基本にして発達する (Fig. 2)。

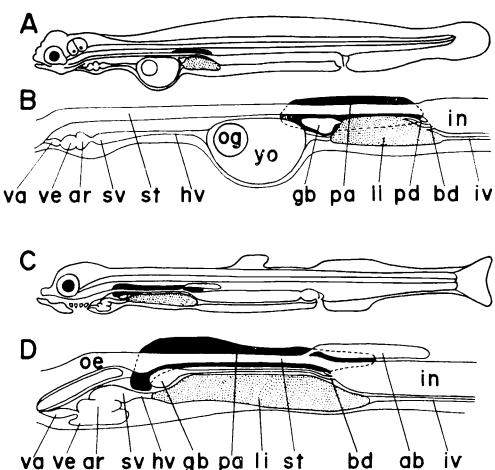


Fig. 2. Schematic illustration of larvae of *Hypomesus olidus*, showing developmental process of digestive system. A, outline of newly hatched larva (5.4 mm). B, digestive system of newly hatched larva. C, outline of 30-day larva (14.0 mm). D, digestive system of 30-day larva. ab, air bladder; ar, auricle; bd, bile duct; gb, gall bladder; hv, hepatic vein; li, liver; in, intestine; iv, intestinal vein; oe, oesophagus; og, oil globule; pa, pancreas; pd, pancreatic duct; st, stomach; sv, sinus venosus; va, ventral aorta; ve, ventricle.

摂餌開始後肝臓内には空胞の存在が著しくなる。脾臓はふ化後 40 日まで充実性である。

**キンギョ：**他の魚種に比較してはるかに高密度に分布する味蕾は成長とともにますます増加する。ふ化後 15 日の仔魚では鰓域背側の上皮層は数層の細胞で構成され、その下部は横紋筋繊維が縦横に走る厚い筋層で支持されている。この部位の上皮最外層はほぼ粘液腺で占められ、平均  $30 \mu$  間隔で味蕾が分布し、口蓋器官を形成している。咽頭背側の cornified pad は下咽頭歯とともにしだいに発達し、エオシンに好染する角質化した多角形の細胞が層をなす (Fig. 1, B)。摂餌開始後 1 日の全長 6.3 mm の個体では腸管の長さは約 2.7 mm で、前端から 1.8 mm の部位には微弱な括約筋が存在する。腸後部前半の上皮層は微小な好酸性顆粒を上半部にそなえた高さ約  $20 \mu$  の円柱細胞で、後半のそれは好酸性顆粒を含まない外胚葉起源の高さ約  $12 \mu$  の立方状細胞で構成されている。腸上皮の杯状細胞や径  $2.6\text{--}3.5 \mu$  程度の好塩基性遊走細胞は成長とともに増加の傾向にあるが、ナシ状細胞はどの成長段階の個体にもほぼ同密度に分布している。

腸管はふ化後 10 日目以後曲折し始め、最前部から体軸に対して約 20-25 度腹方へ下降し (全長 9.1 mm の個体で 0.85 mm), 斜め上後方へ向かった (0.65 mm) 後、肛門へ直走 (1.86 mm) する。腸管最前部はその後次第に膨大するとともに、ふ化後 15 日の仔魚では第 2 の曲折点で腸管は体腔左側部を腹方へ曲折し、その後順次前方、斜め後方へと方向転換して直線的な腸後部に続く (Fig. 3)。

摂餌にともない腸中部の上皮細胞上半部には  $1\text{--}2 \mu$  の空胞が密に分布しているが、核より下部には認められず、また腸後部の上皮層中にも認められない。腸後部の上皮層上半部はエオシンし好性を示すが、多くの細胞ではエオシンに特に好染する好酸性顆粒 ( $1\text{--}2 \mu$ ) を多数内包している。これらの空胞や好酸性顆粒の出現はふ化後 1 週間以内の摂餌状態の良好な仔魚に著しい。

**サヨリ：**サヨリ仔魚は摂餌開始時にすでに高度に分化した消化系を有し、前腸には両顎歯・咽頭歯・粘液細胞・味蕾が発達するとともに腸上皮には成熟した杯状細胞が分化している。両顎歯や咽頭歯は次第に大型化と増加の傾向にあり、後者はふ化後 20 日の仔魚では  $50\text{--}120 \mu$  に発達し、やや後方へ傾いて内腔に突出している (Fig. 1, C)。この部分の上皮は咽頭歯基部で陷入し、多数の粘液細胞で歯の基部をとり囲む。歯の先端周辺の上皮層には味蕾が多数分布する。食道上皮は成長とともに結合組織層下へ溝状に陷入し、横断切片では粘液腺の集

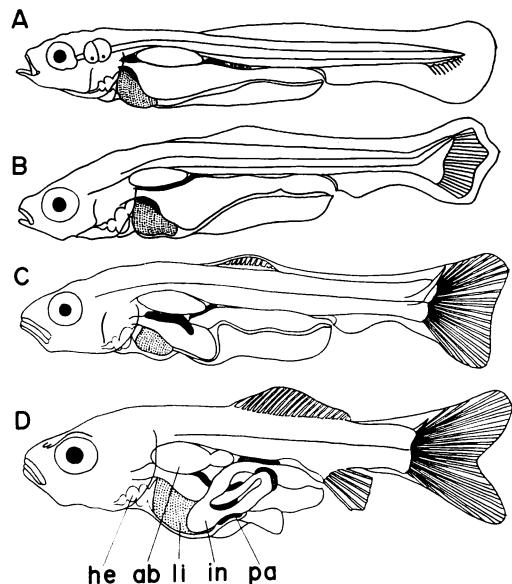


Fig. 3. Schematic illustration of goldfish larva (*Carassius auratus*), showing developmental process of digestive system. A, 2-day larvae (6.3 mm). B, 5-day larva (7.0 mm). C, 10-day larva (8.5 mm). D, 20-day larva (11.5 mm). ab, air bladder; he, heart; in, intestine; li, liver; pa, pancreas.

合した腺胞様構造を呈している。腸前部腹側に位置する肝臓は摂餌開始後急激に空胞を蓄積する。脾臓は腸前部から最後部までその背壁に充実性の細長い器官として存在するが、ふ化後 20 日前後よりその 1 部は肝門脈枝にそって肝臓内へ入り込み、肝脾臓を形成する。脾管内には多量のチモーゲン顆粒が内包されている。

腸後部の収縮部の粘膜は仔魚後期の初期の段階ですでに弁状に発達している。腸粘膜のひだはふ化後 15 日以後しだいに発達し、規則的な環走するひだを形成する。ふ化後 20 日の仔魚では腸中部のひだは高さ約  $70 \mu$ 、後部のそれはより発達し  $130 \mu$  に達する。ひだの基部には血管が多数分布し、頂部へ向かって毛細血管が分枝している。ひだの発達とともに腸上皮層上半部にはナシ状細胞が少数出現し、杯状細胞や上皮基部の遊走細胞が増加する。摂餌開始前には腸後部の収縮部の前後で上皮層に顕著な差異は認められないが、摂餌開始にともなう両者間には著しい形態的差異がみられる。活発に摂餌している仔魚の腸前部では上皮細胞中央部の核を境に上半部には  $1 \mu$  以下の小胞が含まれ、下半部には  $2 \mu$  前後の单一の空胞が出現する。空胞は腸後半部ほど大型化し、腸中部では最大径  $14 \mu$  に達する大空胞が密に分布する (Fig.

1, D) ため、各上皮細胞の判別は不可能な状態にある。他方腸後部の粘膜のひだの底部はヘマトキシリンに好染する上皮細胞で構成され、ひだの頂部を構成する円柱上皮細胞の核上部はエオシンやオレンジ G に好染する顆粒で満たされている (Fig. 1, E). 顆粒の大きさは  $1\text{ }\mu$  以下から  $5\text{--}6\text{ }\mu$  までさまざまであるが、1 細胞内の顆粒数と大きさには逆相関の傾向が認められる。これらの空胞や好酸性顆粒はふ化後 15 日前後まで顕著であるが、その後次第に不鮮明化し、前者は小型化の傾向、後者はエオシンに対する染色性低下の傾向が認められる。

**マダイ:** 成長にともない前腸上皮には粘液細胞 (ふ化後 10 日) と味蕾 (ふ化後 15 日) が分化し、上咽頭歯 (ふ化後 12 日) および下咽頭歯 (ふ化後 15 日) が発達してくる。腸前部は体腔後方へますます膨大し、餌料生物が充満しているのが観察される。腸前部の上皮には攝

餌にともなう顕著な変化は認められないが、腸中部 (回転部) の上皮は小空胞が密に分布した細胞で、腸後部のそれは好酸性顆粒を内包した円柱上皮細胞で構成される。後者は成長とともに明瞭になり、飽食した個体では 1 個の大顆粒が核上部を占める場合が多い。

ふ化後 18 日の仔魚では食道後方の立方状細胞層下にヘマトキシリンに濃染する細胞で構成され中央部に小腔所を有した細胞塊が出現する (Fig. 1, F). これらの細胞塊、すなわち胃腺房は次第に増加し、ふ化後 21 日の仔魚では 2-3 層に発達する (Fig. 4, A). 結合組織で支持された腺房を構成する分泌細胞は染色性では比較的脾細胞に類似しているが、脾チモーゲン顆粒のような典型的な分泌顆粒は認められない。胃腺の発達と前後して両頸には犬歯が形成され (Fig. 4, B), 腸上皮には杯状細胞が分化する。胃腺や犬歯の発達とともに胃や腸の内腔には

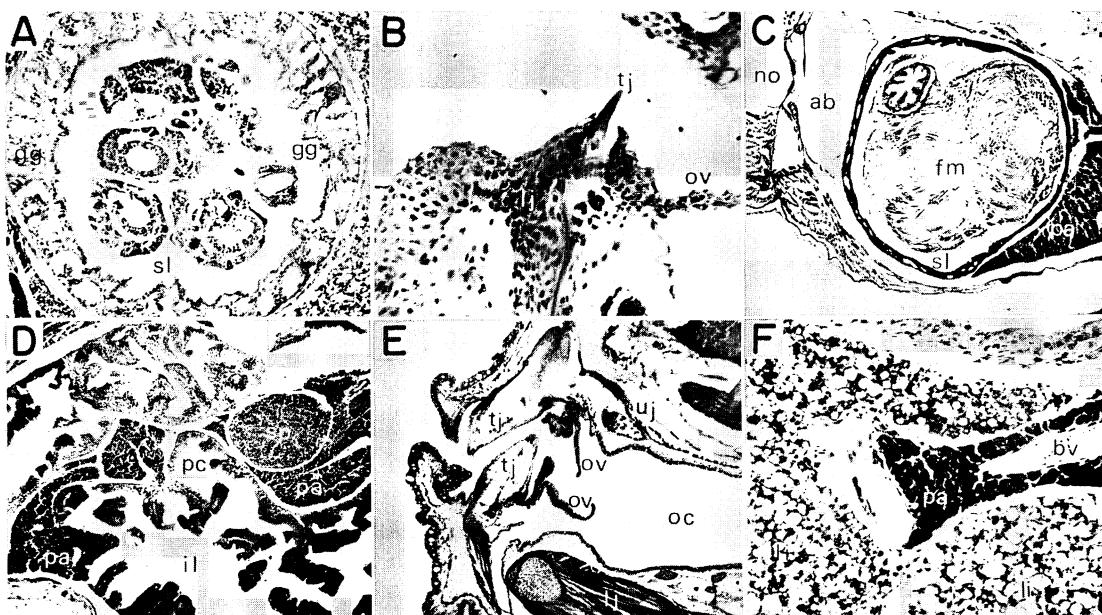


Fig. 4. Photomicrographs of digestive organs in teleostean postlarvae. A, cross section through the mid part of the stomach of 21-day red sea bream (*Pagrus major*), showing a few layers of gastric glandulae acinuses (gg).  $\times 88$ . B, longitudinal section through the axis of the mouth of 18-day larva of *P. major*, showing a canine tooth (tj) on lower jaw (lj).  $\times 272$ . C, cross section through the mid part of the stomach of 21-day larva of *P. major*, showing inflation of the stomach (st) with food materials (fm), which are muscle and gut of other fish larva.  $\times 68$ . D, longitudinal section through the axis of the abdominal cavity of 30-day larva of *P. major*, showing differentiation of pyloric caeca (pc) from the most anterior part of the intestine (in).  $\times 68$ . E, longitudinal section through the axis of the mouth of 21-day larva of *Fugu rubripes*, showing characteristic beak-like teeth (tj) on both jaws.  $\times 72$ . F, longitudinal section through the liver of 18-day larva of *F. rubripes*, showing invasion of pancreatic tissues (pa) into liver (li) along blood vessel (bv).  $\times 271$ . ab, air bladder; oc, oral cavity; ov, oral valve; no, notochord; sl, stomach lumen; sp, spleen; uj, upper jaw.

他の仔魚の筋組織や諸器官が半消化の状態でしばしば吐き出される (Fig. 4, C). 幽門垂はふ化後 30 日で分化し始め (Fig. 4, D; Fig. 5), ふ化後 40 日の仔魚では 1-1.5 mm の幽門垂を 3 本そなえ、成魚のそれに近い状態に達している。腸後部の好酸性顆粒はこれらの消化系の発達、とくに胃腺の発達とともに不明瞭になる。

**トラフグ：**両顎上皮層下にふ化後 12 日前後に形成され始めた両顎歯芽はふ化後 15 日には上顎に 3 本、下顎に 2 本の大歯に発達する。ふ化後 18 日にはこれらの大歯間に歯層が沈着し始め、ふ化後 21 日前後にフグ類特有のくちばし状の歯板が完成する (Fig. 4, E). 腸と食道の間に分化した膨張囊粘膜はふ化後 15-18 日までは腸上皮と同様な円柱細胞で構成されたなめらかなひだをしているが、ふ化後 18-21 日に急激な形態変化が生じる。粘膜のひだは複雑化し、細い突起状のひだが分岐したり、それらの先端がたがいにゆ合したような複雑な形

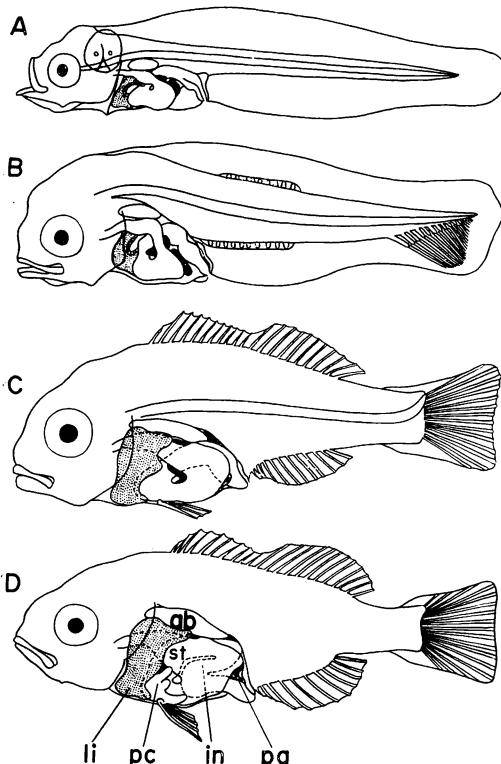


Fig. 5. Schematic illustration of larvae of *Pagrus major*, showing developmental process of digestive system. A, 10-day larva (3.8 mm). B, 18-day larva (5.8 mm). C, 24-day larva (9.1 mm). D, 30-day larva (10.5 mm). ab, air bladder; in, intestine; li, liver; pa, pancreas; pc, pyloric caeca; st, stomach.

をとる。このようなひだの変化と同時に上皮細胞は細胞質が粗な構造の特異な立方状細胞に変化する。これらの変化が生じる時期は膨腹現象が開始する時期とほぼ一致している。

摂餌開始後 1-2 日の仔魚の腸管は上皮の特徴により 3 部分に分けられる。腸最前部は充実した細胞質をそなえる典型的な円柱上皮細胞で、腸中部は大小多数の空胞を有した円柱上皮細胞で、そして腸後部は核上部に好酸性顆粒を有した円柱上皮細胞で構成される。これら 3 部分の境界は輸胆管開口部と腸後部収縮部である。腸上皮にはふ化後 15 日以後杯状細胞が形成され、肝臍もほぼ同期に形成され始める (Fig. 4, F). 腸中部の空胞や後部の顆粒はふ化後 21-24 日以後しだいに不鮮明になる。

## 論 議

硬骨魚類の仔魚の消化系の分化は各々の種がもつ固有の発生のパターンにしたがって行なわれるものと思われるが、それは一定の環境条件下で固定されたものであり、飼育条件下のように天然とは異なる環境下では細部において変異が生じることも推察される。Hayes, et al. (1953) によると *Salmo salar* の初期発生において種々の形質が分化する時期は水温によって変異が生じるという。たとえば高温域では輸胆管の腸管への開口は卵黄嚢をとりまく血管分布の完了や尾部における血管の確立に先行するが、低温域では両者の順序は逆になる。さらに、幽門垂や体側の黒色素胞の分化は高温域 (11.4°C) では前者が後者に、低温域 (6.6°C) では後者の分化が前者に数日も先行する。一般に、生物はその幼期において最も環境に対する適応性が高く、種々の変異が生じやすいといわれている (徳田, 1957, 1963). 嚙密に器官形成を追究する場合には水温・塩分濃度・光・溶存酸素・水質・栄養条件などの影響を十分検討しなければならない。とくに水温の影響は大きいと考えられ、脊椎骨数や鰓条数のような体節的構造は発生初期の水温により影響をうけることが多いと報告されている (Hubbs, 1922, 1940; Gabriel, 1944; 相川, 1948; 板沢, 1957; Tåning, 1952; Lindsey and Ali, 1965).

本報は環境条件による消化器官の分化と発達の変異を知ることを目的にしていないため、環境条件の与える影響は未知数であり、ここで得られた各々の種の消化器官の分化期を固定的にとらえることはできない。しかし、Table 1 および Fig. 6 にあげた魚種に関しては自然界とほぼ同じ水温域で飼育し、良好な成長結果を得たものを試料として用いたものであり、これらの魚種について後期仔魚期における消化系分化の一般的傾向を論議す

Table 1. Age at differentiation of 8 digestive characters during the postlarval stage.  
+ : characters differentiated during the prelarval stage, - : characters under differentiation, ± : the character lacked in the species. Ho, *Hypomesus olidus*; Pa, *Plecoglossus altivelis*; Ca, *Carassius auratus*; Hs, *Hemiramphus sajori*; Lj, *Lateolabrax japonicus*; Pm, *Pagrus major*; As, *Acanthopagrus schlegeli*; Fr, *Fugu rubripes*; Fn, *Fugu niphobles*; Sm, *Sebastiscus marmoratus*.

Species	Ho	Pa	Ca	Hs	Lj	Pm	As	Fr	Fn	Sm
Age at first feeding (day)	2	2	1	1	6	5	5	3	2	0
teeth on jaws	30	-	±	+	15	18	21	12	10	20
pharyngeal teeth	30	90	+	+	13	10	10	15	13	10
taste buds	2-3	2-3	+	+	8	12	10	+	2-3	10
goblet cells	+	+	+	+	18	18	20	15	14	18
convolution of gut	-	90	10	±	-	+	+	+	+	+
hepatopancreas	±	±	±	20	±	15	23	18	15	±
gastric gland	-	90	±	±	-	21	25	±	±	22
pyloric caeca	-	135	±	±	-	30	35	±	±	35
Age at last observation	40	180	20	40	30	40	40	40	40	40
Age at first juvenile stage	?	135	20	30	?	30	35	30	25	35

る。

前腸における主な形態変化は味蕾の分化、咽頭歯・両顎歯の分化と発達などである。コイ科魚類ではこれらその他に咽頭背側部が角質化した cornified pad の分化があげられる。味蕾は仔魚前期に未分化な魚種では摂餌開始後まもなく、遅くとも摂餌開始後1週間内には咽頭前部を中心前腸のはば全域に分布するようになる。咽頭歯と両顎歯の形成順序は魚種によって異なるが、特化したくちばし状の歯板をそなえるフグ類を除き、前者が後者に先行して形成される傾向が認められる (Fig. 6)。仔魚前期に咽頭歯が分化するキンギョやサヨリでは摂餌開始後咽頭歯の発達はとくにめざましい。キンギョの咽頭上皮背側にみられる cornified pad はコイ科の多くの魚種の成魚で報告されている (Rogick, 1931; Curry, 1939; Al-Hussaini, 1949; Gergis, 1952) が、その形成期については明らかにされていなかった。コイ *Cyprinus carpio* Linnaeus やホンモロコ *Gnathopogon caerulescens* (Sauvage) でも卵黄吸収前に咽頭背側の上皮に角質化が生じる (田中、未発表)。この構造はコイ科魚類が胃を欠くという消化系の特殊性に対応し、咽頭歯のそしゃく機能を高める役割を果すことにより雑食性に適応したものと推察される。さらに、この構造が発生の初期に形成されるという事実はこのグループの仔魚は早い段階から比較的多様な餌料を摂食することと、このグループの歴史のかなり早期においてこの食性の多様さが固定されたことを示唆している。

仔魚前期や摂餌開始時の段階では肝臓と脾臓はたがいに分離して存在している (田中, 1969 a, b)。肝脾臓の形成はマダイやクサフグではふ化後 15 日前後、サヨリ・クロダイ・トラフグなどではふ化後 20 日前後に認められる (Table 1)。Smallwood and Derrickson (1933) は 9-11 mm のコイ *Cyprinus carpio* 仔魚で脾組織の 1 部が輸胆管にそって肝臓内に入り込んでいるのを観察している。したがって、硬骨魚類では一般に後期仔魚期の中ばから後半に肝脾臓が形成されるといえる。肝脾臓の生理的意義についてはよくわかっていないが、肝臓中へ脾組織の一部が入っても組織的には全く分離しており、特殊な生理機能を有することは考えられない。魚類の肝脾臓は脾組織の分散性と関連して形成された構造上の特殊化にすぎないであろう。

アユではふ化後 90-120 日前後に、マダイやカサゴではふ化後 20 日前後、クロダイではこれらよりやや遅くふ化後 25 日前後に胃腺が形成され始める (Table 1)。胃腺形成の初期の段階ではヘマトキシリンに濃染する細胞で構成されたきわめて少数の腺房が分化しているにすぎないが、その形成速度は早く、3-4 日後には上皮層下に 2-3 層の腺房が分化する。胃腺の形成に先駆け消化系には種々の変化が生じるが、なかでも両顎の円錐歯と腸上皮層の杯状細胞の分化がもっとも顕著である。前者は捕食機構の発達と、後者は消化機構の発達と関連しており、胃腺の完成により消化吸收機構は新しい発達段階に達する。胃腺が発達した仔魚の胃内には他の個体の筋肉や内

臓諸器官の未消化部分がしばしば観察される。飼育条件下では生態的変化はとらえにくいが、自然界においては食性の転換を含む生態的変化をへるものと推察される。たとえば、クロダイはふ化後一定期間沿岸域の中層～表層で浮遊生活を送っているが、全長 10-12 mm (飼育環境下ではふ化後約 1 カ月) の段階で沿岸浅海帯の藻場周辺に移動してくる。この段階は外部形態的には鱗の分化、体高の増大など体型が急速に変化する。これらの体構造の一連の変化は遊泳力などの機能的質的高まりを保証し、それに応じて新しい環境を要求するものと考えられる。消化系の面では胃の分化とそれに付随した一連の構造の変化が外部形態の変化と対応しており、食性の転

換をともなった新しい生活域への移行が実現されるものと推察される。

胃腺の形成にひきつき、胃から腸への移行部の管壁は外側へくびれ幽門垂が分化する。幽門垂の組織学的特徴は成魚で観察されている (Green, 1912; Blake, 1930, 1936; Weinreb and Bilstad, 1955; Bishop and Odense, 1966) ように腸管のそれと同様であり特殊な構造は認められない。後期仔魚の消化系の分化は幽門垂の形成で終了し (Fig. 6), 成魚の消化系と基本的には同じ段階に達する。胃腺の分化は背鱗や臀鱗の分化と、幽門垂の分化は各鱗の完成と尾鱗基部を構成する諸骨の分化と平行している。したがって内部形態的には幽門垂の分化が稚魚

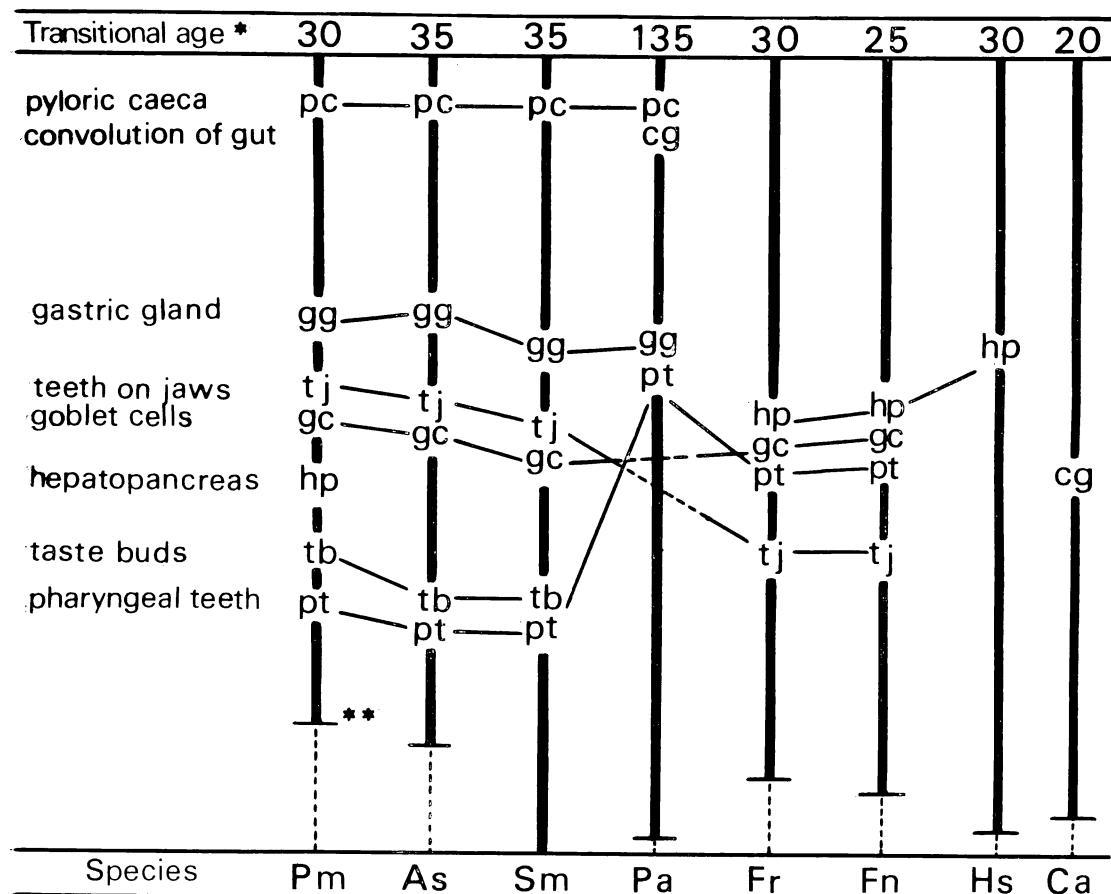


Fig. 6. The relative time and the order of the appearance of 8 characters in the digestive tract. The larval period of each species is expressed in the same length for comparison. Pm, *Pagrus major*; As, *Acanthopagrus schlegeli*; Sm, *Sebastiscus marmoratus*; Pa, *Plecoglossus altivelis*; Fn, *Fugu niphobles*; Fr, *Fugu rubripes*; Hs, *Hemiramphus sajori*; Ca, *Carassius auratus*.

\* Indicating the number of days between hatching and juvenile stage.

\*\* Transitional time from prelarvae to postlarvae.

期への移行の重要な指標といえる。

胃腺の分化期はアユとマダイやクロダイとの間にみられるように各々の種の仔魚期の長短に応じて著しく変異する。しかし、咽頭歯・両顎歯・杯状細胞などの仔魚後期に分化する諸形質は相対的にも分化期に変異が認められるのに対し、胃腺は相対的には仔魚後期のほぼ同じ時期に分化する傾向が認められる(Fig. 6)。これは硬骨魚類が仔魚期から稚魚期へと生活様式を変化させる個体発生のパターンを獲得した過程で食性の転換と関連して消化系が総合的に変化する中で重要な柱として胃腺の形成が固定したことを示しているのではないかと推察される。胃腺が後期仔魚期の最終段階で分化する事実は、硬骨魚類の仔魚は無胃魚として成魚とは異なった特殊な消化吸収機構を有することを示唆している。

前述のようにワカサギ・キンギョ・サヨリ・マダイ・トラフグなどの後期仔魚の腸管上皮層には種々の大きさの空胞やエオシンに好染する好酸性顆粒が出現する(Fig. 1, D; E)。これらの腸管上皮層の変化は上記の魚種の他にスズキ・ドロメ・クロダイ・クサフグ・カサゴ・クジメなど実験に用いたほとんどすべての魚種に認められた。腸中部の空胞の出現状態は魚種により異なり、サヨリ・トラフグ・クサフグ・カサゴ・クジメなどでとくに著しく、大部分の個体では最大径  $10\mu$  を超える大空胞が腸上皮層に密に分布している。一般に空胞の分布密度は粘膜のひだの頂部ほど高く、個々の大きさは細胞の上部で小さく、下部で大きい傾向が認められる、このような特徴を持った空胞の出現部位は輸胆管開口部から腸後部の収縮部位にいたる腸の前部から中部であり、腸後部にはほとんど認められない。

一方、腸後部の上皮細胞上半部には空胞にかわりエオシンに好染する好酸性顆粒の分布が特徴的である。この顆粒の出現状態も空胞のそれと同様に魚種による変異が大きく、サヨリ・ドロメ・マダイ・クロダイ・トラフグ・クサフグ・カサゴなどでとくに著しく数  $\mu$  を超える顆粒の存在が認められるのに対し、アユ・ワカサギ・キンギョなどでは  $1\mu$  以下の小顆粒に限定される傾向にある。

これらの空胞や好酸性顆粒は摂餌開始後出現し(前期仔魚には決して認められない)、活発に摂餌している仔魚ほど、また粘膜のひだの頂部に近い部分ほど分布密度が高い事実は摂食したシオミズツボワムシやブラインシュリンプのノウプリウス幼生より物質を吸収した結果生じたものと推察される。前者は有機溶媒可溶の性質より脂質、後者は染色性よりたんぱく質性の物質と考えられる。Iwai and Tanaka (1968 a, b) はブラインシュリン

プのノウプリウス幼生を飽食したふ化後 8 日のサヨリ仔魚の腸管上皮を電子顕微鏡で観察した結果、腸中部の空胞は脂質、腸後部の顆粒はたんぱく質であることを確認している。これらの物質の出現状態が魚種によりかなり異なることを先に述べたが、これは飼育水温その他の環境条件の相違、摂餌量あるいは摂食様式の相違および吸収した物質の貯蔵あるいは輸送様式の相違などに起因するものと推察される。空胞や顆粒の組織化学反応結果やそれらの消長ならびに生理的意義などについては後報で詳しく述べる。

硬骨魚類の消化系形成過程には二つの重要な分化期が認められる。第一の時期は基本構造の確立する卵黄吸収末期であり、第二は胃腺が完成し、幽門垂が分化する時期すなわち稚魚への移行直前である。前者は栄養的には外界とは独立した状態から外界への全面的な従属状態へ、つまり卵黄および油球に依存した状態から外界の動物性プランクトンに依存した状態への移行を保証する準備階である。

他方、後者の場合は飼育条件下では前者のような顕著な生態変化は観察し得ないが、この時期に表皮と胚体との組織間隙—仔魚期の浮遊性を保障する構造—が縮少消滅し、諸骨が発達するとともに体型が整い(体側の筋肉組織の発達をともなう)成魚の基本構造が確立する事実は遊泳力の増大を意味し、天然状態では生活場所や食性的微妙な変化あるいは行動形態の分化、すなわち、生活の総合的な質的転換が生じるものと推察される。Blaxter and Jones (1967) はこの推察を裏づける興味ある観察を行なっている。大西洋産ニシン *Clupea harengus Linnaeus* 仔魚の視細胞は円錐体細胞のみで構成され網膜は光の強弱に反応しないが、変態期(仔魚から稚魚への移行期)には網膜に area temporalis が分化するとともに桿細胞が出現し、はじめて視細胞の移動や色素層の収縮—retinomotor response—が認められ、識別し得る最小角度も成魚に近い値に近づく。このような視覚の発達はニシンの摂餌行動、群形成、垂直回遊などに密接に結びついていると報告されている。

硬骨魚類の初期生活史では摂餌開始期とともにこの仔魚から稚魚への移行期がとくに重要な時期と考えられる。硬骨魚類の摂餌開始期においては各個体あるいは各個体群がおかれた環境の栄養条件、すなわち、好適な動物性プランクトンの量的質的分布の状態により成長や生残が著しく影響をうけることが知られている(Shelburne, 1957)。したがって、この時期が各個体にとって生死を、各年級群の生産量にとってはその大小を規定する上で重大な意味をもっと考えられる。一方、仔魚から

稚魚への移行期については不明な点が多いが、消化系をはじめとする内部構造の変化と外部形態の変化は新しい環境を必要とすることを示唆している。この変化の実体をとらえるためには形態的には仔魚から稚魚への移行期にあらわれる視覚系、側線感覚系、呼吸系、循環系ならびにそれらを支配する中枢神経系の発達を明らかにし、それらがいかに環境に適応的であるかを追究する必要がある。さらに、天然状態における生活空間、群れの構造、餌生物など生活の中味を総合的に把握しなければならない。これらの基盤の上に立ってはじめて、仔魚から稚魚への移行の必然性とそれがその種あるいは個体群を維持していくまでの意義が明らかになろう。

### 要 約

1. 海産魚 10 種、淡水産魚 1 種、両側回遊魚 2 種の後期仔魚期における消化系の発達について比較検討した。
2. 後期仔魚期に分化する形質としては前腸における両顎歯・咽頭歯・味蕾、肝臍臓、腸上皮の杯状細胞、胃腺および幽門垂などである。
3. コイ科魚類では摂餌開始後の生長とともに下咽頭歯の発達とともに咽頭背側の角質化層の肥厚が著しい。
4. 肝臍臓は後期仔魚期の中期に形成され始める。その形成過程は機能上の特殊化をともなわないことを示唆している。
5. 摂餌開始とともにすべての魚種の腸中部上皮層には空胞が、腸後部上皮層にはエオシンに好染する好酸性顆粒が多数出現する。
6. 胃腺は後期仔魚期の後期に分化する。この時期は体型の変化と尾鰭・臀鰭・背鰭の分化が生じる段階である。
7. 胃腺の形成と前後して両顎には円錐状の歯が、腸上皮層には杯状細胞が分化する。
8. 幽門垂は胃腺の形成にひき続いて分化する。この時期は体型が整い（成魚の基本型に近づく）、各鰭の基本構造が完成する段階である。すなわち、これは仔魚から稚魚への移行期にあたる。
9. 胃腺・幽門垂の形成による消化系の発達と外部諸構造の高度化は仔魚から稚魚への移行期に食性の転換や生活空間の変化を中心とする生活様式の新しい段階への移行が生じることを示唆している。

本研究を進める上で故松原喜代松先生には終始温かい御指導を賜った。ここに慎んで深謝の意を表する。また

種々有益な御助言をいただいた教授岩井保先生、仔魚の飼育を御指導下さった瀬戸内海栽培漁業協会伯方島事業場鶴川正雄場長はじめ事業場の職員各位に厚く御礼申し上げる。

### 引 用 文 献

- 相川広秋。1948. 魚族の脊椎骨数とその意義。農学, 2: 316-322.
- Al-Hussaini, A. H. 1949. On the functional morphology of the alimentary tract of some fishes in relation to differences in their feeding habits: Anatomy and Histology. Quart. J. Microscop. Sci., 90: 109-139.
- 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-feeding fish, the sea robin (*Prionotus carolinus*). J. Morph., 60: 77-102.
- Blaxter, J. H. S. and M. P. Jones. 1967. The development of the retina and retinomotor responses in the herring. J. Mar. Biol. Ass. U. K., 47: 677-697.
- Curry, E. 1939. The histology of the digestive tube of the carp (*Cyprinus carpio communis*). J. Morph., 65: 53-78.
- Gabriel, M. L. 1944. Factors affecting the number and form of vertebrae in *Fundulus heteroclitus*. J. Exp. Zool., 95: 105-143.
- Girgis, S. 1952. On the anatomy and histology of the alimentary tract of a herbivorous bottom-feeding cyprinoid fish, *Labeo horie* (Cuvier). J. Morph., 90: 317-362.
- Green, C. W. 1912. Anatomy and histology of the alimentary tract of the king salmon. Bull. U. S. Bur. Fish., 32: 73-100.
- Hayes, F. R., D. Pelluet and E. Gorham. 1953. Some effect of temperature and the embryonic development of the salmon (*Salmo salar*). Can. J. Zool., 31: 42-51.
- Hubbs, C. L. 1922. Variations in the number of vertebrae and other meristic characters of fishes correlated with the temperature of water during development. Amer. Naturalist, 56: 360-372.
- Hubbs, C. L. 1940. Speciation of fishes. Amer. Naturalist, 74: 198-211.
- 板沢靖男。1957. 魚類における体節的形質の変異、とくに環境との関係について（総述）。水産学集成。東京大学出版会 pp. 763-795.
- Iwai, T. and M. Tanaka. 1968 a. The comparative

- study of the digestive tract of teleost larvae-III. Epithelial cells in the posterior gut of halfbeak larva. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 34: 44-48.
- Iwai, T. and M. Tanaka. 1968 b. The comparative study of the digestive tract of teleost larvae-IV. Absorption of fat by the gut of halfbeak larva. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 34: 817-875.
- Lindsey, C. C. and M. Y. Ali. 1965. The effect of alternating temperature on vertebral count in the medaka (*Oryzias latipes*). Can. J. Zool., 43: 99-104.
- Rogick, M. D. 1931. Studies of the comparative histology of the digestive tube of certain teleost fishes. II. A minnow (*Campostoma anomalum*). J. Morph., 52: 1-25.
- Shelbourn, 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.
- 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: 15-27.
- 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.
- 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.
- Taning, A. V. 1952. Experimental study of meristic characters in fishes. Biol. Rev., 27: 169-193.
- 徳田御稔. 1957. 改稿進化論. 岩波書店, 東京, pp. 71-83.
- 徳田御稔. 1963. 進化学入門. 紀伊國屋書店, 東京, pp. 79-92.
- Weinreb, E. L. and N. M. Bilstad. 1955. Histology of the digestive tract and adjacent structures of the rainbow trout, *Salmo gairdneri irideus*. Copeia, 1955 (3): 194-203.

(京都府舞鶴市長浜 京都大学農学部水産学教室)