

メナダの消化系特に胃幽門部の器官形成

福所 邦彦

(1972年7月31日受領)

Organogenesis of Digestive System in the Mullet, *Liza haematocheila*, with Special Reference to Gizzard

Kunihiro Fukusho

The so-called gizzard in mugilid fishes is a pyloric portion of the stomach, which is thickly muscularized, and adapted to the detritus feeding. To clarify the critical stage in the development from larval to juvenile, which is often found corresponding to the change of feeding habit as well as the development of digestive organs, the menada mullet, *Liza haematocheila* (Temminck and Schlegel), was tested for the understanding of the problem. Samples, selected in series from the batch hatched and cultured artificially in laboratory, were studied anatomically and histologically, with special attention to the development of gizzard.

The differentiation of the organs in digestive system can be categorized into 10 (I-X) stages, each characterized by the type of intestinal convolution taking place in the larvae to juveniles, 3-30 mm in total length or during about 2 months after hatching. The development of the gizzard and other organs in the system—liver, gall-bladder, pancreas, stomach, pharyngeal pad, etc.—are clearly distinguished by the 10 stages as to their development and differentiation. The blind sac shows its anticipative body at the junction between oesophagus and intestine when larvae grow to 6.2 mm in length and intestinal convolution falling on IV to V stages, and gastric gland appears beneath the epithelium of anticipative blind sac. Upon the establishment of the blind sac, the gizzard begins to develop at pyloric portion in the larvae 9.0 mm long with intestinal convolution of V stage, and the organ establishes in VI stage, and they change habit from pelagic to benthic swimming during the development. With the growth in size of the gizzard, the blind sac dwindles gradually until the former fully establishes its shape in the juveniles 20 mm long. The occurrence of gastric gland in cardiac portion and blind sac of stomach (instead of pyloric portion) was confirmed in *Liza haematocheila* and also in other mugilids, *Liza carinata* (Valensiennes) and *Mugil cephalus* Linnaeus.

It is well known that the *L. haematocheila* brings out extremely high yield of seedling (fry) under artificial breeding as compared with other fishes such as *Seriola quinqueradiata* Temminck and Schlegel, *Pagrus major* (Temminck and Schlegel), and *Plecoglossus altivelis* Temminck and Schlegel, which are also bred under nearly the same process for the mullet. This may be explained by the reason that the larvae of the mullet in early stages are already provided with digestive function of high fidelity which is derived from early differentiation of the gastric gland, early growth of the strong pharyngeal organ, and faster development of the gizzard.

(Laboratory of Aquiculture, Nagasaki Prefectural Institute of Fisheries, Nomo, Nomozaki, Nagasaki)

ボラ類の胃幽門部は、筋肉層が著しく肥厚し、強固かつ算盤珠状を呈するので、嚙囊 (gizzard), ヘソ, ウス等と呼ばれている (Suyehiro, 1942; 松原, 1955; 松原・落合・岩井, 1965)。ボラ類は一般に海底の有機物、珪藻、緑藻および藍藻などを泥と共に混食することが知ら

れており、gizzard の存在はこれらの餌料生物を機械的に磨碎する必要性とよく適合しているといわれる (Suyehiro, 1942; 江草, 1950; Lagler et al., 1962).

ボラ *Mugil cephalus* Linnaeus の消化系の構造と機能および生態との関連性に関しては多くの研究があり

(Ishida, 1935; Suyehiro, 1942; 堀田, 1955・1966; 1961 Castro et al.,), さらにボラ稚魚の消化系の発達についても江草 (1950) による消化管の発達と食性の転換との関連につき詳細な報告がある。しかし、メナダ *Liza haematocheila* (Temminck and Schlegel) の消化系の発達についてはこれまでにほとんど研究が行なわれていない。ただし、元水産庁遠洋水産研究所長の矢部博博士は戦前メナダの gizzard の発達について研究されたが、戦争中の混乱期にその資料を消失したと聞いている。

今回、筆者はメナダの種苗生産試験に従事し、人工ふ化仔魚を飼育して若魚にいたる間の連続標本を採取する機会を得たので、消化系の発達過程および gizzard の発達についての観察を試みた。なお、メナダがその種苗生産過程において著しく高い生残率を示すことから、この原因についても検討したので、その結果も合せて報告する。

材料および方法

メナダの供試魚は、佐賀県太良町沿岸の有明海で枠網で漁獲した成熟魚より長崎大学水産学部増殖学科のメナダ研究グループが採卵し、受精後野母崎町の同学部水産実験所に輸送後同所で 1971 年 4 月 16 日にふ化した仔魚の提供を受けたものである。その後増養殖研究所で飼育して用いた。

ふ化直後の仔魚約 5,000 尾を室内に設置した 0.5t 円型プラスチック製水槽 (パンライト水槽) に移し、止水の全海水 green water (*Chlorella* sp. が主体) で、通気を行ないながら飼育し、そのさい全容量の 1/3 を毎日換水した。飼育に際しては、マガキ *Crassostera gigas* のトロコフォラ幼生、シオミズツボワムシ *Brachinus plicatilis*, brine shrimp *Artemia salina* のノウブリウス幼生、天然採集のコペポーダおよび市販の配合餌料の順に与え、最後に魚肉を用いて餌付けした。飼育開始後 22 日までは毎日 7-54 尾を、その後は不定期に 8-42 尾を固定し、成長を調べた。その飼育経過は Table 1 に示した。また、近縁種と消化系の比較観察を行なう目的で長崎市内の鹿尾川で小型地曳網により採集した、全長それぞれ 188 mm と 210 mm のボラとセスジボラ *Liza carinata* (Cuvier and Valenciennes) を試験に供した。

胃幽門部の構造と発生の解剖学的観察には、解剖顕微鏡下で、開腹して食道部から肛門まで切り出し、腸管に付着する脂肪を除去して、腹面図、背面図および側面図をスケッチした。なお、胃幽門部の発達段階を表す指標として、腸の腹腔内の走向 (convolution) の成長に伴う変化も併せて観察した。走向を示す模式図は腹面図を用

い、腸管の屈曲の説明には腹面図に対して上下左右の用語を用いた。

組織学的観察には、供試魚を 4% 中性ホルマリン液で固定後、常法によりパラフィンに包埋し、7-9 μ の横断および縦断の連続切片を作製した。染色法はヘマトキシリン・エオシンによる二重染色を用いた。

結果

飼育経過 ふ化直後の仔魚の全長は平均 2.89 mm で、次いで卵黄を吸収して成長し、平均全長 3.51 mm (ふ化後 5 日目) では開口してマガキのトロコフォラ幼生を摂取するのを確認した。その後成長を続けて全長 10mm 前後 (ふ化後約 20 日) に達すると、順次に游泳層を表層から底層に変えることが観察された。平均全長 11.6 mm (ふ化後 34 日) に達した時、魚肉による餌付けを開始した。その時に直ちに魚肉を摂る個体も若干を認めたが、平均全長 30 mm 前後 (ふ化後約 60 日) に達した時には全魚が魚肉を摂ることが確認された。

なお、Table 1 にみられるように、ふ化後 24-27 日以後、平均全長がふ化後の日数経過に平行しない現象がみられたが、これは成長に伴ない游泳行動が活発化し、それによる sampling error に起因するものである。また日数とともに標準偏差値が大きくなる現象は成長に伴う個体差が顕著になったためと解される。

成魚の消化系の形態 口裂は小さく、やや下向している。口は多少伸出させ得る。口唇部はかなり厚く、外縁には小歯があり、口唇部の裏側には oral valve にいたる横走褶曲がある。口腔から咽頭にかけての背壁には縦走する褶曲があり、乳頭状突起が散在する。鋤骨、口蓋骨、咽頭骨には歯がないが、咽頭部の左右背壁に沿って咽頭器官 (pharyngeal organ) を具え、その表面には先端が黒褐色の小歯が散在する。

肝臓は 3 葉よりなるが、中央の 1 葉は他の 2 葉に比較して著しく小さく、2 叉することもあり、幽門垂の基部を僅かに覆うのみである。胆囊は卵形をなし、肝臓中に埋没している。輪胆管は幽門垂の基部で腸に開口する (Fig. 1-A-a, b)。脾臓は散在性で、肝脾臓を形成しない。脾臓は細長く、中央部がやや太い。胃形は V 型ないし Y 型で、幽門部の筋肉層が肥厚して gizzard を形成する。gizzard の外見は光沢があり、中央部が膨隆して算盤珠状を呈する。幽門垂数は 6 (ボラでは 2, セスジボラでは 5), gizzard を覆うようにして存在する (Fig. 1-A-c)。

胃の粘膜皺は幽門部 (gizzard) では極めて密な縦走皺で、噴門部と盲囊部では網目状皺よりなる。噴門部と盲

Table 1. Record on the rearing of the larvae of *Liza haematocheila* in standing sea water in 0.5 ton plastic tank from April 16 to June 24, 1971. The food given included 5 items: a, laboratory made trochophore larvae of oyster (*Crassostrea gigas*); b, tank reared rotifer (*Brachionus plicatilis*); c, laboratory hatched brine shrimp (*Artemia salina*) in nauplius stage; d, marine copepods collected; e, prepared mixed foods of fish meal and other ingredients; f, fish meat paste.

Days after hatching	Number of fish examined	Total length (mm)	\bar{x}	Standard deviation	Temperature of water (°C)	Items of food given
1	50	2.5-3.1	2.89	0.15	—	
2	48	2.5-3.1	2.91	0.18	—	
3	32	3.2-3.7	3.42	0.12	—	
4	22	2.9-3.7	3.37	0.16	—	
5	23	3.4-3.7	3.51	0.09	20.2	a
6	12	3.5-3.7	3.58	0.06	18.0	a, b
7	10	3.4-3.9	3.63	0.14	17.6	a, b
8	15	3.5-4.4	3.83	0.32	18.7	a, b
9	7	3.9-4.6	4.28	0.24	18.8	b
10	23	4.6-5.5	5.04	0.33	20.5	b
11	54	4.6-6.2	5.28	0.35	18.9	b
12	38	5.2-6.2	5.70	0.36	18.1	b
13	15	5.2-6.2	5.80	0.28	18.2	b, c
14	14	5.7-6.8	6.24	0.32	—	b, c
15	14	6.5-7.5	6.83	0.38	17.3	b, c
16	18	7.0-8.0	7.35	0.30	18.3	b, c
17	11	6.8-8.3	7.67	0.50	—	b, c
18	8	7.7-9.1	8.36	0.41	22.6	b, c
19	16	7.9-9.5	9.00	0.39	20.8	b, c
20	32	7.1-10.5	8.95	0.91	—	b, c
21	21	7.4-10.8	9.10	0.87	17.1	b, c
22	13	8.4-11.0	9.72	0.76	17.8	e, b
24	45	7.4-11.0	9.79	1.01	18.8	c, d, e
26	23	7.0-12.0	9.93	1.12	21.4	c
27	22	8.5-13.5	11.06	1.57	22.3	c
28	21	8.0-13.4	10.70	1.35	22.5	b, c
31	20	8.8-15.4	12.18	1.73	—	b, c
33	38	8.4-14.6	11.23	1.33	22.3	b, c
34	27	9.2-14.0	11.56	1.17	21.5	c, f
35	32	9.6-14.6	12.43	1.25	19.5	c, f
36	42	8.6-17.4	11.80	1.69	20.9	f
37	16	8.8-14.3	11.36	1.68	21.6	d, f
41	27	11.5-20.1	15.88	2.96	22.6	f
43	21	10.4-19.5	15.41	2.07	20.8	f
45	13	10.4-18.2	16.10	2.14	21.1	f
48	24	11.5-19.0	15.88	1.82	22.6	c, f
50	16	12.0-26.0	17.25	3.51	22.3	f
53	35	13.0-29.0	18.02	4.43	23.9	f
55	10	14.1-32.5	20.87	5.85	23.8	f
57	8	14.3-31.0	22.99	6.05	—	f
58	4	26.0-38.5	32.33	5.41	—	f
61	19	15.5-35.0	24.25	7.48	22.3	f
64	34	16.0-36.1	26.01	6.32	23.3	f
70	8	26.0-59.1	46.81	9.37	24.6	f

囊部の粘膜下には胃腺が発達するが, gizzard では胃腺を欠く。なお, ボラおよびセスジボラ成魚の盲囊部の粘膜下にも胃腺が発達する。gizzard の漿膜は他の 2 部の漿膜と比較して極めて薄く, 痕跡的に存在する。gizzard の粘膜上皮は円柱細胞よりなるが, 他の 2 部の上皮に較べて核が基底膜寄りにあるのが特徴である。Castro et al. (1961) は, ボラ類 *Mugil* sp. の gizzard の粘膜壁は外側より膠原纖維性の結合織層, 粘液細胞層, 粘液性の分泌物が凝固して出来た層板の 3 層よりなるとしている。今回の観察でも gizzard 内腔の上皮細胞周縁には溶出物状がエオシンによって淡染されて認められたが, これが層板と思われる。gizzard の内腔は非常に狭く, 腸管との連結部分に近い程狭い。腸管と gizzard との連結部の周縁の筋肉層は薄く, 固定標本あるいは煮沸した場合にはこの部分で腸管と gizzard が離れやすい。

腸管は長く, その腹腔内の走向(腸型)は複雑であるが, 堀田(1955)が報じたように種固有の巻き方を示す。その腹面觀を模式的に表すと Fig. 1-d のごとくになる。すなわち, 食道は胃噴門部にいたり, 盲囊部に連なる幽門部(gizzard)に発した腸管は左上方に進み, ゆるい弧を描いて左下方に進む。下行した腸管は, 食道上端と肛門を結ぶ線の中間付近で折れ曲り(1)を作り下進した後上方に進み, 幽門垂の基部近くで折れ曲り(2)を作る。腸管は再び下進して折れ曲り(3)を形成し, 更に折れ曲り(1)の外周に沿って上方に進んだ後下進し, 折れ曲り(1)の基部と折れ曲り(3)の中央を通って上進する。gizzard の下端付近に達した腸管は, 最外周を弧を描いて下進し, 肛門に達する。

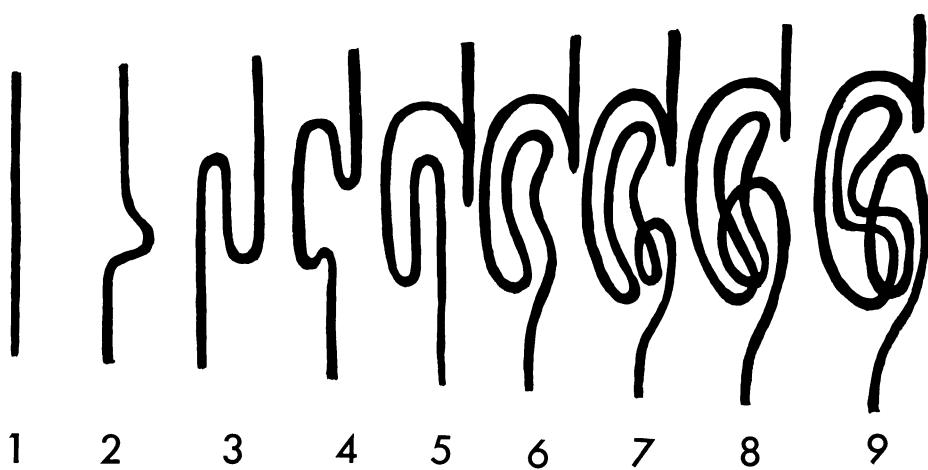
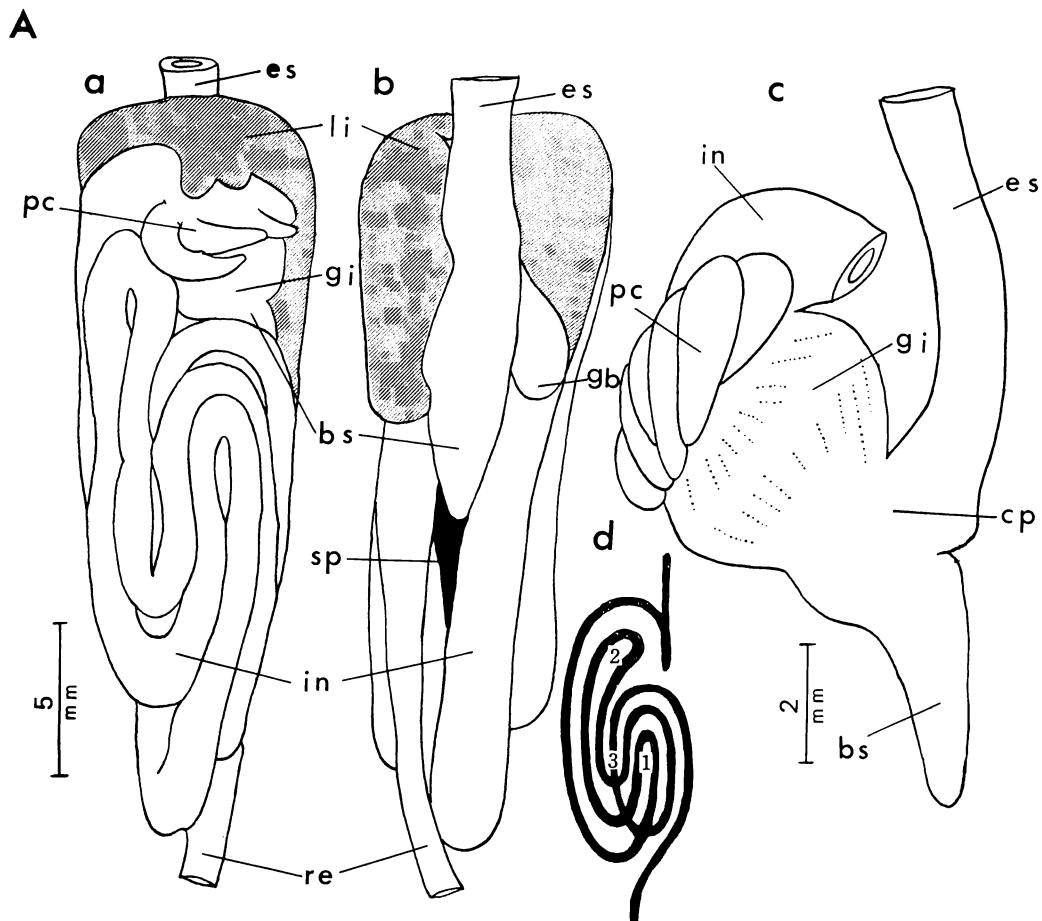
近縁種であるボラとセスジボラの腸型は, 巡き方の様式においてはメナダの腸型と同じであるが, ボラでは上述の折れ曲り(1)と(2)がさらに変化して, 巡き方が複雑化している。

消化系の発達と外部形態および行動との関係 消化系の発達の段階を識別するための尺度としては, 人為的にふ化させて飼育した場合にはふ化後日数, そして天然採取標本であれば体長等が普通に用いられている。しか

し, 魚類を集団として飼育する場合には, ふ化日が同じでも成長に伴い体長等において著しい個体差が観られるので成長に伴う腸管の convolution の状態の変化を追跡し, その変化を 10 段階に規定して消化系の発達を表す指標として採用することを試みた。そして, その各々の型を次のように模式的に表現した。

- 1型: 口から肛門にいたる直線である (Fig. 1-B-1).
 - 2型: 口から肛門にいたる途中に 1 彎曲がある (Fig. 1-B-2).
 - 3型: 2 型で現れた彎曲が左上方にせり上り, N字状を呈する (Fig. 1-B-3).
 - 4型: 3 型で現れた第 1 の N 字状の彎曲に対応して, 直腸より僅かに上方で第 2 の彎曲が生じ, 左方に C 字状の弧が出現する (Fig. 1-B-4).
 - 5型: 4 型において現れた第 2 の彎曲が上方に延びて, C 字状弧の中で逆 N 字状を示す (Fig. 1-B-5).
 - 6型: 5 型で生じた C 字状弧中の逆 N 字状彎曲全体が, S 字状に屈曲している (Fig. 1-B-6).
 - 7型: 6 型で生じた S 字状の屈曲の肛門に近い端において, 腸管は 1 回転して肛門に達している (Fig. 1-B-7).
 - 8型: 7 型で生じた肛門上方における腸管の回転の大きさが増している (Fig. 1-B-8).
 - 9型: C 型字状の弧を描く腸管に囲まれた S 字状屈曲が, その蛇行の度合を強めている (Fig. 1-B-9).
 - 10型: 前述の成魚の種固有の腸型である (Fig. 1-A-d). このように定義した 10 型を指標として用いるとそれぞれの型を示したときの体形および消化系の発達段階は次のようになる。
- 1 段階: 鰓褶が発達するが, 游泳力はなく, 水面を浮游する。開口していないので攝餌はせず, もっぱら卵黄の吸収によって生活している。体形は前期仔魚期の特徴を具える。消化管を体側面より観ると, 体腔の背壁に沿い, 卵黄との間で縱扁した状態で弧を描いて食道から肛門にいたる。
 - 2 段階: 体形は, 卵黄がかなり吸収された前期仔魚期

Fig. 1. Anatomy of digestive system (A) and the coiling of intestine (B) in *Liza haematocheila*. A-a, ventral view of the organs in the young 82 mm in total length (91 days after hatching); A-b, ventral view in the same fish; A-c, lateral view in the young 58 mm (77 days); A-d, ventral view of intestinal coiling completed in the young 30 mm, and 1,2 and 3 indicating the first, second and third loop respectively: bs, blind sac; cp, cardiac portion of stomach; es, oesophagus; gb, gall bladder; gi, gizzard (pyloric portion of stomach); in, intestine; li, liver; re, rectum; sp, spleen. The development of intestinal coiling (B) is diagrammatically presented in 10 stages (or types) starting from a tubular duct (1) to the 2-loop duct (9) and finally to the completed type (as A-d). The development of each type referred to the size of fish is given in Fig. 2.



の特徴を具える。浮遊生活をするが、時々体を屈曲させて僅かながら移動する。かなり吸収された卵黄の下端附近の右側に、最初の消化管の弯曲が生じ、その弯曲部は他の部分より太い。腸後部には括約筋が形成され、消化管は2部分に分割される。外見上くびれが生じるので、直腸形成の目安となる。次の3段階に移る間に、消化管は円味をおび、やがて開口して口と肛門の間が開通し、摂餌する個体もある。肝臓は消化管の弯曲の上方に、胆嚢は肝臓組織と消化管にはさまれた位置に、そして脾臓は直腸上端のくびれ等に分化を開始する。

3段階：卵黄は多少残存するが、体形は前期仔魚期から後期仔魚期への移行の状態にある。口と肛門を結ぶ消化管の前部にくびれが生じ、食道部が外見上明確に識別され、消化管、食道、腸管および直腸よりなる。食道部分の上皮細胞中には粘液細胞が分化する。腸管の上皮細胞には空胞を有するものが多く出現し、直腸部の上皮細胞にはエオシンに濃染される顆粒状物質が多く観察される。脾臓は、食道と腸管との連結部のくびれや腸管の周囲に沿って発達する。咽頭の背部には、川本・東(1966)

がボラで見出した咽頭器官(pharyngeal organ)の原基と考えられるコブ状突起が現れる。鰓褶には、背鰓、臀鰓および尾鰓の鰓条原基が出現し、尾柄部の鰓褶にはくびれが生じ、若干の游泳力を具える。尾部棒状骨が分化を始めている。4段階に移行する間に、体形は後期仔魚期の特徴を示す。

4段階：腹鰓が生じ、その他の各鰓の分化は完成し、鰓条も定数具わる。これらを連ねる鰓褶は多少残存するが、体形は後期仔魚期から稚魚期への移行を示す。かなりの游泳力を具え、群をなして表層を游泳し、活発な摂餌行動を示す。胃の盲囊部の原基が、食道と腸管との間のくびれよりやや右下方付近に生じ、盲囊部の粘膜の上皮下には胃腺が発達を開始する。幽門部にはくびれが生じ、食道に続く胃は噴門部、盲囊部および幽門部の区別が明瞭になる。腸管に沿って脂肪組織が発達し始める。脾臓は腸管のC字状弧中に発達する。咽頭の背部は滑らかでなく、pharyngeal organ がさらに発達して、壁面は波状を呈する。

5段階：各鰓の鰓条数、鰓耙数等計数形質は、成魚の

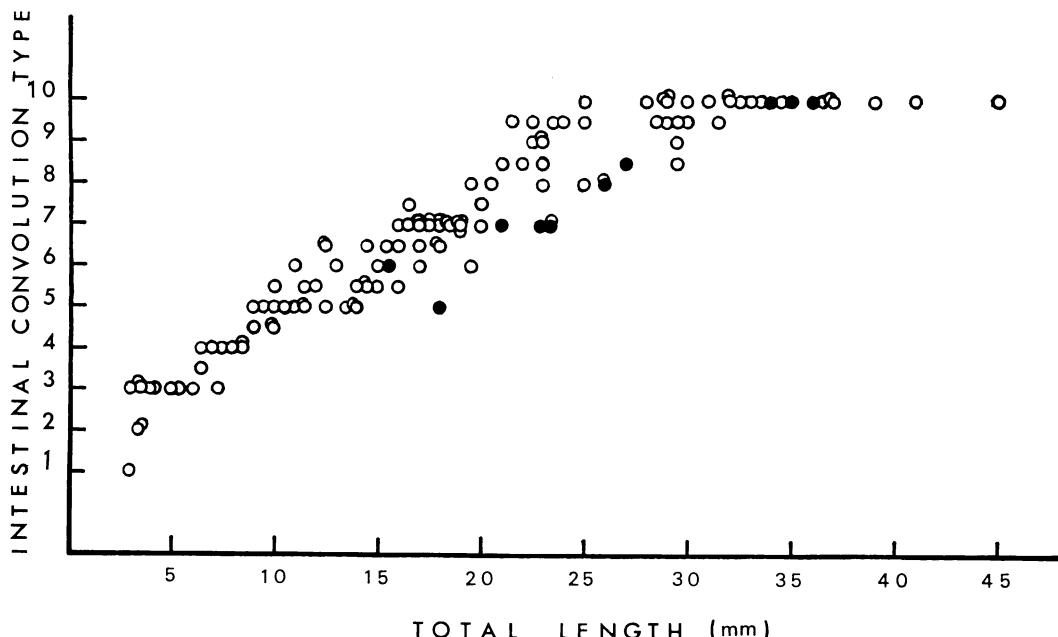


Fig. 2. Relation in the development of 10 types of intestinal coiling to the growth of body length shown by its length observed *Liza haematocheila*. Circles showing the individual larval fishes examined which were sampled randomly during the course of experiment; dots the young fishes 64 days old after hatching, each dot representing the average in length of 10 individuals. It appears that the intestinal coiling reaches final stage in the fish 30 mm long, while, the development of coiling is far less related to the age of fish. See Table 1 for the growth of fish by the days after hatching.

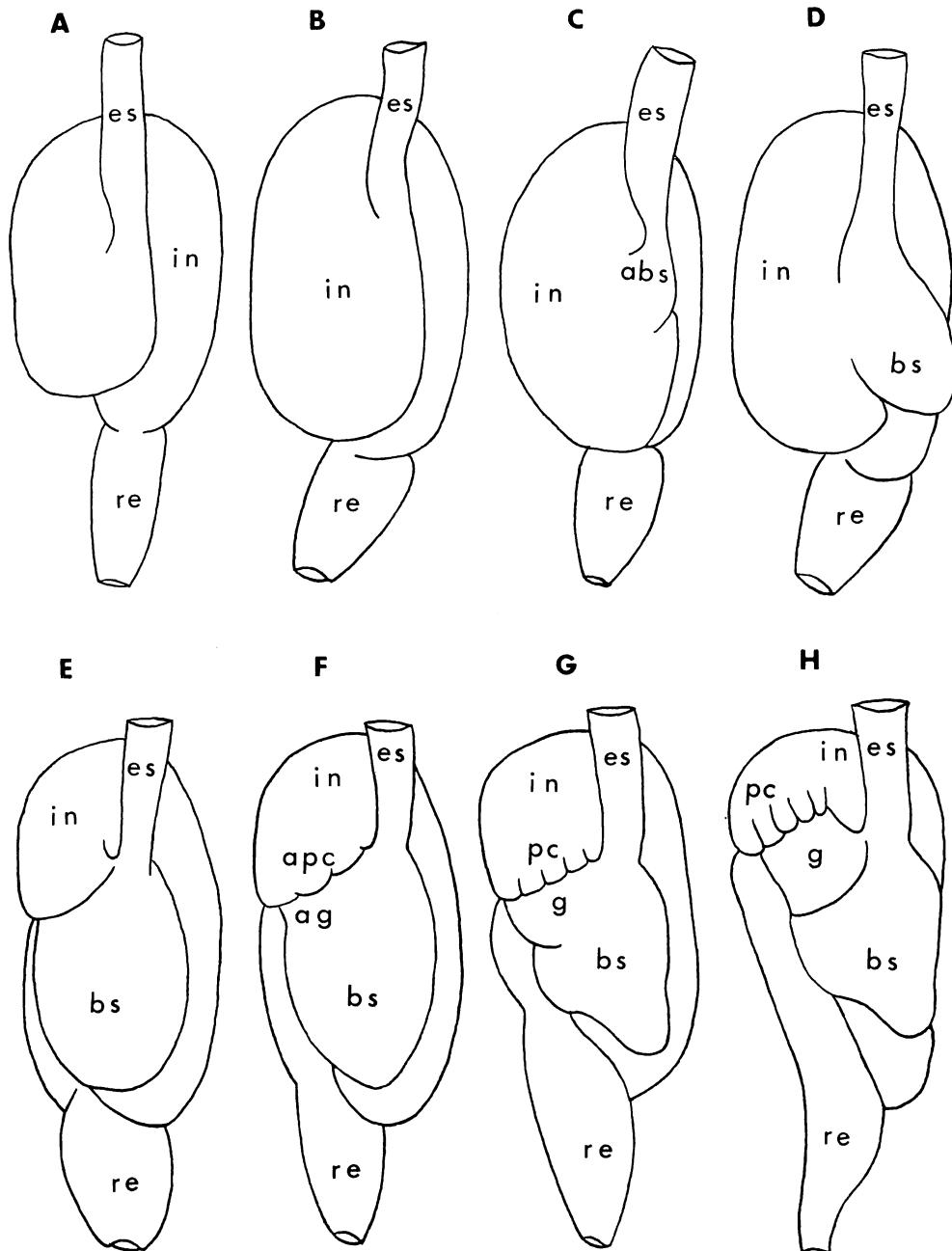


Fig. 3. Diagrammatic drawings (left side) to show the development of blind sac, pyloric caeca, and gizzard in *Liza haematocheila* traced with the growth. A, 3.5 mm in total length (8 days after hatching); B, 4.0 mm (8); C, 4.1 mm (8), D, 8.5 mm (17); E, 9.5 mm (36); F, 11.5 mm (24); G, 12.0 mm (43); and H, 15.0 mm (55). In stages A, B, E, and H the intestinal coiling 3-, 4-, 5- and 6-type (see Fig. 1) respectively are observed; in stages C, D, F, and G the coiling is transitional from respective type to the next. abs, anticipative blind sac; ag, anticipative gizzard; apc, anticipative pyloric caeca; other abbreviations same as those in Fig. 1.

特徴を示すようになり、体形は稚魚期の特徴を具える。十分な游泳力を具え、飼育魚の中には游泳層を表層から底層に移す個体が出現する。胃盲嚢部が発達し、胃形はいわゆるト型を呈する。幽門部（正確には幽門弁を囲む腸壁）には、幽門垂の原基が生じ、相前後して gizzard が発達し始める。胃盲嚢部、噴門部に胃腺が発達する。腹膜には黒色素が散在し、背部に近い部分は腹部に比して色素の分布密度が高い。腸間脂肪はさらに発達する。咽頭の波状壁面には、角質の犬歯状小歯が 2-3 本出現する。

6 段階：活発な游泳力を具え、游泳層を完全に底層に移す。幽門垂も 6 個分化し、gizzard と腸管の連結部を基部として gizzard を被覆するように突出する。gizzard が完成し、5 段階において著しく発達しト型を呈した胃盲嚢部はやや退縮し、胃形は Y 型の状態となる。直腸上方のくびれは消失し、直腸部分は外見では識別できない。腹膜の色調は黒さを増し、灰黒色となる。

7 段階：肝臓の形態は成魚と同じく 3 葉よりなる。腹膜はほぼ黒色に近い。

8 段階：胃盲嚢部はさらに退縮し、胃形は Y 型ないし V 型となる。

9 段階：胃囊部はなお退縮して、胃形は V 型を示す。腸の convolution の状態を除いて、他の消化器官の形態は成魚のものと差異がない。腹膜は真黒色。

10 段階：体色素も成魚と同様で、稚魚期から若魚期への移行がうかがえる。消化系の形態は成魚のものと全く差異がない。

以上のごとく消化系の発達を 10 段階に分けてみた結果、1 段階と 2 段階は、それぞれふ化後 1-3 日（全長 2.9-3.4 mm）、4-5 日（全長 3.4-3.5 mm）の前期仔魚において観察された。ついで、全長 3.0-82.0 mm の仔、稚および若魚を無作為に 140 尾選んで調査した結果、3

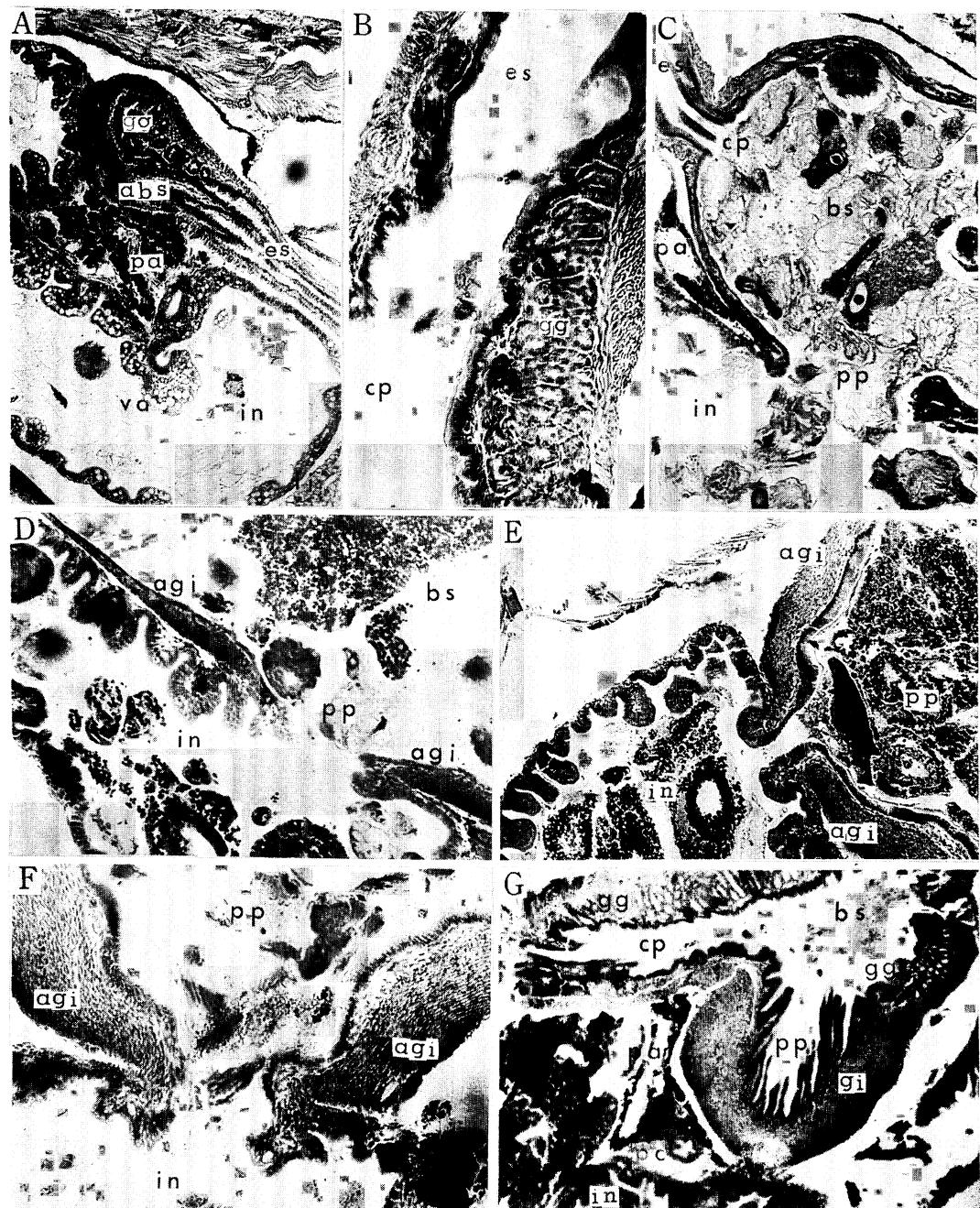
型以後の変化では同一日にふ化したメナダであっても、成長に伴って体長に個体差が認められ、その結果消化系の発達状態にも個体差がみられた。例えばふ化後 36 日の全長 8.6-16.5 mm の供試魚 10 尾では 4 型から 7 型が体長と相関して出現した (Fig. 2)。さらにふ化後 64 日の全長 15.5-36.0 mm の供試魚 10 尾では 5 型から 10 型が体長と相関して出現した (Fig. 2)。

したがって、消化系の発達を示す 3-9 段階が観られる体長にはかなりの幅が見られたが、その平均値はそれぞれ、5.0 mm, 7.5 mm, 11.5 mm, 15.5 mm, 18.5 mm, 22.5 mm および 26.0 mm であった (Fig. 2)。成魚の消化系の形態は、全長 25.0 mm の個体にも観られたが、全長 30.0 mm 以上の供試魚では全個体に観察された。Gizzard の発達 gizzard は腸型 5 型において発達を始め、6 型において完成する。したがって全長 9.0 mm には発達を開始し、11.0 mm ではほぼ完成されることになる (Fig. 2)。

解剖学的観察では盲嚢部は腸型 4 型から 5 型に変化する間に発達する。盲嚢部が著しく発達し、胃形がト型を呈して、噴門部、盲嚢部および幽門部の区別が明瞭になった状態、すなわち腸型 5 型が確立すると (Fig. 3-E)，胃幽門部に幽門垂の原基が現れる (Fig. 3-F)。幽門垂の発達と平行して、幽門部が腸管に索引されるようにして伸長し、光沢を増し半透明化する (Fig. 3-G)。腸型 6 型では、6 個の幽門垂が完成し、gizzard が完成する (Fig. 3-H)。

組織学的観察では胃腺は腸型 4 型において現れた盲嚢部の原基の粘膜上皮下に発達する (Fig. 4-A)。そして盲嚢部の発達とともに発達し、ト型に達した胃噴門部および盲嚢部の粘膜上皮下によく発達する。ト型の胃の形成に続いて、先ず幽門部の腸への開口部分の周縁の筋肉層が肥厚し始める (Fig. 4-C)。そして筋肉層の肥厚化は幽

Fig. 4. Photomicrographs to show the development especially of gastric gland and gizzard in *Liza haematocheila* by the views in longitudinal section of respective portion in digestive system. A, oesophagus, anticipative blind sac of stomach, pancreas and intestine, showing differentiation of anticipative blind sac and development of gastric gland; B, oesophagus and cardiac portion, showing further development of gastric glands; C, mid portion of established blind sac, showing their muscle layer developed around the opening of blind sac to intestine; D, opening of blind sac to intestine, showing thickened layer of the muscle; E, pyloric portion connected to intestine, showing the development of anticipative gizzard; F, same portion as E, showing further development of anticipative gizzard; G, mid-portion of stomach. Materials examined and magnification; A, 6.2 mm in total length, 14 days after hatching, magnification $\times 100$; B, 13.5 mm, 36 days, $\times 200$; C, 7.5 mm, 21 days, $\times 100$; D, 10.0 mm, 21 days, $\times 200$; E, 11.0 mm, 34 days, $\times 100$; F, 11.5 mm, 33 days, $\times 200$; G, 14.0 mm, 43 days, $\times 40$. Abbreviation: va, vacuoles in epithelium; others are same as those in Figs. 1 and 3.



部全体に拡がり、これと同時に幽門部全体が腸管側に伸長する (Fig. 4-E, F). やがて幽門部の中央付近が最も厚くなり、算盤珠状を呈した gizzard が完成する (Fig. 4-G).

なお、胃幽門部の縦走筋あるいは環走筋いずれの筋肉層が肥厚するのか、今回は確認するにいたらなかった。

考 察

Ishida (1935) は体長 200 mm のボラの胃について消化機構および構造を研究し、ボラの胃には胃腺がなく、ペプシンは全く検出されないが、代わりに炭水化物分解酵素であるアミラーゼやマルターゼが分泌されることを報告した。そして一般にボラの胃は胃腺を欠くとされている (松原・落合・岩井, 1965)。しかし、今回の観察によればナダの胃の幽門部 (gizzard) は胃腺を欠くが、噴門部、盲囊部は胃腺を具え、さらに近縁種であるボラやセスシボラの胃盲囊部も胃腺を具える事を認めた。この事実はコノシロ類 *Dorosoma cepedianum* (Leseur) の gizzard が腺構造を具える現象 (Wier and Churchill, 1945) と異なる。したがって、少くとも上記 3 種のボラ類の胃は他の有胃魚の胃と比較して胃盲囊部はやや未発達と思われるが胃腺を具えた通常の胃の機能に加えて gizzard の肥厚した筋肉層の物理的な磨碎による消化力をも具えるといえるであろう。

なお、gizzard が胃腺を欠くことから、この器官が腸に由来し幽門垂とは相同器官である可能性も考えられたが、前述の発生過程の観察と輸胆管が gizzard の胃側ではなく腸側の端、すなわち幽門垂の基部に開口することから、明らかに胃幽門部が特異的に変化した器官であることが確認された。

飼育中のメナダは全長 10 mm を越えるところから、その游泳層を表層から底層へと変えるが、この現象は gizzard の発達と平行する。このことは底層游泳に伴う benthos feeder としての生活への適応と解釈されるようと思われる。さらに成長に伴う胃形の変化から判断して、天然水界でのメナダは表層游泳 (plankton feeder) 時代では摂餌したものを十分発達した胃盲囊部に一時に貯え、胃腺より分泌される胃液によって消化し、その消化機構はト型の胃形の魚の性質を具えることがうかがえる。そして gizzard が十分発達した後、すなわち benthos feeder 時代には、胃盲囊部が退縮してその内腔も狭いことから、海底の泥等と共に混食された有機物、珪藻、緑藻および藍藻などは、もっぱら十分発達した gizzard によって機械的に磨碎され、胃盲囊部での消化能力は減ずるように考えられる。

田中 (1969 a, b; 1971) は、仔魚の消化系の構造と機能について、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を示す標識であり、この時期は体形の変化と尾鰭・臀鰭・背鰭の分化が生じる段階であると述べている。そして、胃腺の形成期はアユ *Plecoglossus altivelis* Temminck and Schlegel ではふ化後 90-120 日、クロダイ *Acanthopagrus schlegeli* (Bleeker) では 25 日、カサゴ *Sebastiscus marmoratus* (Cuvier) では 22 日、またマダイ *Pagrus major* (Temminck and Schlegel) では 20 日であると報じた。ブリ *Seriola quinqueradiata* Temminck and Schlegel については落合・榎田 (1972) の報告があり、胃腺の形成はふ化後 34 日 (全長平均 6 mm) には開始する。メナダでは全長 6.2 mm (ふ化後 11 日) で胃盲囊部の原基が食道と腸の間に生じ、粘膜上皮下に胃腺が発達を開始する。すなわち、他魚種より比較的早く胃腺が形成され、早い時期に仔魚から稚魚への移行を遂げることになる。

マダイおよびブリの種苗生産過程においては、ふ化後 15-20 日が生残率の高低を決定する critical period と考えられる (山下, 1966; 長崎県水試, 1969)。この段階は仔魚から稚魚への移行期であり、このころ、培養したシオミズツボワムシからコペポーダ類への餌料転換が必要とされる。コペポーダ類は培養法が確立されずに天然採集に依存している現状であるので、一定した供給は困難である。一方メナダは、これらの魚種と比較してはるかに高い歩留りを示し、飼育が容易である (道津・田北・三浦, 1971)。この事実はメナダにおいてはシオミズツボワムシ投餌中に仔魚から稚魚へ移行し、胃腺の発達、咽頭部の小骨歯の分化、さらには gizzard の発達も相まって強い消化力を具えるようになるためと解される。したがって、コペポーダ類より消化が悪いとされる brine shrimp 幼生もよく摂餌・消化するので、コペポーダ類への依存の度合が減り、餌料の供給が容易である。

代田 (1970) は 40 種の魚類の摂餌開始時における口径を算出し、餌料生物の大きさと比較検討した。それによるとボラの口は他魚種に比較して大きく、摂餌開始時から大型のコペポーダ類を摂餌できることを推論した。当研究所の 1972 年 4-6 月のメナダの種苗生産試験では餌料としてシオミズツボワムシ-brine shrimp 幼生-鮎用市販配合餌料の順に与え、飼育し、極めて良好な結果を得た。このことから、メナダの摂餌開始時の口径は少くとも長径 100-250 μ のシオミズツボワムシを摂餌するに十分大きいと言い得る。また、本種の種苗生産過程においてカキ幼生を与える手間も省けるので本種は極め

て飼いやすい魚種と言えやるであろう。

筆者は *Tilapia* 属魚種(福所, 1967)とイシダイ *Oplegnathus fasciatus* (Temminck and Schlegel)(未発表)の消化系の発達について観察したが、魚類を集団として飼育する場合には体長および体重に著しい個体差が生じることもある、ふ化仔魚特に卵黄を吸収しつくし、摂餌を開始した後期仔魚期以後において、諸器官の分化の様式および形成期をふ化後日数で表現することは問題があると思われる。メナダにおいて比較検討した結果、後期仔魚期以後における諸器官の発達を表す法としては体長を用いるのがより妥当であることが確認された。ふ化後日数が絶対時間を示すのに対して、体長は水温、比重、光、O₂量、餌量密度および収容密度等の生育環境がもたらす影響を受けながら成長した総合的結果を示すものであり、生物時間を見せるものと考えられる。

種苗生産において、種苗サイズの問題があるが、その定義は明確ではない。しかし、マダイ、イシダイ、ブリ等養殖魚の場合では、親魚と同じ餌(通常は魚肉)を完全に摂餌するようになった時の大きさをもって種苗サイズとしている。今回のメナダの飼育では平均全長 11.6 mm(ふ化後 34 日)には魚肉ミンチを与え、大型魚から順次餌つき、平均全長 30 mm(ふ化後 60 日)に達するころには殆ど全魚が餌付くのを確認した。この時のメナダは外部形態の特徴から判断して稚魚期から若魚期への移行期にあり、腸型は成魚の型に達している。ボラの場合でも、採捕され種苗に供されるのは全長 20-31 mm のハクから全長 35-50 mm のオボコ、すなわち稚魚期から若魚期への移行期の個体であり(江草, 1950; 中村, 1967), このころ種固有の腸型が完成される。このことは、腸型の発達についての既往の知見、例えばフナ属魚種(吉崎, 1957・1958), *Tilapia* 属魚種(福所, 1967), イシダイ(末広, 1935)等においても適合する。したがって、かなり複雑な種固有の腸型を具えた魚種では、種固有の腸型の完成が稚魚期から若魚期への移行の標識となり、その時の魚体の大きさがいわゆる種苗サイズを示唆していると思われる。この観点からメナダの種苗サイズは全長 30 mm 以上であれば十分であると考えられる。

要 約

ボラ科魚種メナダの人工ふ化仔魚を飼育して、主として胃幽門部(gizzard)の発達時期と発達過程について観察した。メナダの胃幽門部は胃腺を欠くが、噴門部と盲囊部は胃腺を具える。近縁種のボラとセスジボラの胃盲囊部も胃腺を具える。メナダは種固有の腸型を有し、その腸型は全長 30 mm(ふ化後 50-60 日)で完成する。

成魚の腸型を 10 型とし、ふ化時の腸型を 1 型とすれば、1-10 型はそれぞれ消化系の発達の各段階を示す指標となり得る。メナダの胃盲囊部原基は、腸型が 4 型から 5 型に移行する間、すなわち全長 6.2 mm(ふ化後 11 日)に生じ、その粘膜上皮下には胃腺が発達し始める。gizzard は 5 型(全長 9 mm, ふ化後 20 日前後), すなわち胃がいわゆるト型を示した後発達を始め、幽門垂の分化と平行して幽門部の筋肉層が徐々に肥厚して、6 型(全長 11.0 mm, ふ化後 27-28 日)で完成する。gizzard が形成され始めるころから、飼育中のメナダは游泳層を表層から底層へ移行する。少くともメナダにおいては、後期仔魚期以後は、諸器官の発達程度を表す尺度としてはふ化後日数より体長を用いる方法が妥当である。メナダの種苗サイズは全長 30 mm 以上と考えられる。

謝 辞

京都大学水産学教室在籍中、故松原喜代松先生には温かい御指導を賜った。ここに謹んで感謝と追悼の意を表する。本研究を進めるについて、御鞭達と原稿の御校閲を賜った前東京水産大学長黒沼勝造先生ならびに京都大学農学部教授岩井保先生に心から感謝の意を表する。また、種々有益な御助言をいただいた長崎県水産試験場増養殖研究所長藤田矢郎博士、そして長崎大学水産学部教授道津喜衛博士に、厚く御礼申し上げる。さらにメナダふ化仔魚を提供下さり、種々お世話をいたいた長崎大学メナダ研究グループの皆様に深謝する。増養殖研究所魚介類科長市来忠彦氏、ならびに同科研究員山下金義、北島力の両氏には本研究途上御便宜を受け、飼育については本研究所職員北田哲夫氏に負う所が多い。記して感謝の意を表する。

引 用 文 献

- Castro, N. M., W. S. Sasso and E. Katchburian. 1961. A histological and histochemical study of the gizzard of the *Mugil* sp. *Acta Anat.*, 45 : 15 5-163, figs. 1-3.
- 道津喜衛・田北徹・三浦信雄. 1971. 有明海メナダの採卵と稚仔育成. 日本水産学会春季大会講演要旨, 37-38.
- 江草周三. 1950. マボラの後期稚魚期における食性に関する二三. 日本水産学会誌, 15(11) : 715-720, fig. 1.
- 福所邦彦. 1967. Cichlids の消化系特に消化管の形態について. 動物分類学会誌, 3 : 29-40, figs. 1-7.
- 堀田秀之. 1955. 長崎県樺島のいわゆる“カラスミボラ”について〔附〕ボラ科魚類の腸型. 魚類学雑誌, 4(4-5-6) : 162-169, figs. 1-5, pl. 1.
- 堀田秀之. 1966. 幽門垂数第 1 神經間棘に基くボラ科・

- 魚類の識別, 魚類学雑誌, 14(1・2・3) : 62-66, fig. 1.
- Ishida, J. 1935. The stomach of *Mugil cephalus* and its digestive enzymes. Annot. Zool. Jap., 15(2) : 182-189, fig. 1.
- 岩井保. 1971. 魚学概論. 恒星社厚生閣, 東京, vi + 228 pp, 75 figs.
- 川本信之・東禎三. 1966. 魚類の咽頭腔, 特にボラ (*Mugil cephalus* L.) の咽頭器官 (Pharyngeal organ) について. 海洋科学, 8 : 51-61, figs. 1-3.
- Lagler, K. F., J. E. Bardach and R. R. Miller. 1962. Ichthyology. John Wiley and Sons, Inc., New York, xiii+545 pp, 183 figs.
- 松原喜代松. 1955. 魚類の形態と検索 I. 石崎書店, 東京, xi+789 pp, 289 figs.
- 松原喜代松・落合明・岩井保. 1965. 魚類学 (上). 水産学全集 9, 恒星社厚生閣, 東京, ii+xi+342 pp, 397 figs.
- 松原喜代松・落合明. 1965. 魚類学 (下). 水産学全集 19, 恒星社厚生閣, 東京, iii+xxi, 343-958 pp, 546 figs.
- 中村中六. 1967. ボラ. 川本信之編養魚学各論. 水産学全集 19, 恒星社厚生閣, 東京, 212-228 pp, 6 figs.
- 長崎県水産試験場. 1969. 種苗生産技術研究報告書-II. 長崎県水試資料第 297 号, 14 pp, 1 pl.
- 落合明・桟田晋. 1972. 稚仔魚期におけるブリ消化器官系の構造と分化について. 日本国水産学会春季大会講演要旨, p. 118.
- 代田昭彦. 1970. 魚類稚仔期の口径に関する研究. 日本国水産学会誌, 36(4) : 353-368, figs. 1-10.
- 末広恭雄. 1935. 魚類の消化系の発達と食性の変化に就て (予報). 動物学雑誌, 47(560) : 346-352, figs. 1-2.
- Suyehiro, Y. 1942. A study on the digestive system and feeding habits of fish. Jap. J. Zool., 10 (1) : 1-303, figs. 1-190, pls. 1-15.
- 田中克. 1969a. 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) : 1-9, figs. 1-3.
- 田中克. 1969b. 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(2) : 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(4) : 164-174, figs. 1-6.
- Wier, H. C. and E. D. Churchill. 1945. The anatomy and histology of the digestive system of the gizzard shad. Proc. South Dakota Acad. Sci., 25 : 34-43, figs. 1-8.
- 山下金義. 1966. マダイ養殖の基礎的研究-IV. 稚仔の疾病について (2). 鰓の異常膨満. 日本国水産学会誌, 32(12) : 1006-1014, pls. 1-2.
- 吉崎方. 1957. フナ (*Carassius auratus*) の稚魚期にみられる腸の形の変化. 第1報ゲンゴロブナについて. 魚類学雑誌, 7(3・4・5・6) : 78-83, figs. 1-2, pl. 1.
- 吉崎方. 1958. フナ (*Carassius carassius*) の稚魚期にみられる腸型の変化. 第2報キンブナについて. 魚類学雑誌, 7(2・3・4) : 104-107, figs. 1-2, pl. 1.
- (長崎県野母崎町野母 長崎県水産試験場増養殖研究所)